



HAL
open science

Effets d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française)

François Morneau

► To cite this version:

François Morneau. Effets d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française). Life Sciences [q-bio]. ENGREF (AgroParisTech), 2007. English. NNT : 07ENGR0001 . pastel-00002810

HAL Id: pastel-00002810

<https://pastel.hal.science/pastel-00002810v1>

Submitted on 30 Jul 2007

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.

THÈSE

Présentée à l'École du Génie Rural, des Eaux et des Forêts

par

François MORNEAU

Pour l'obtention du

Diplôme de doctorat

Spécialité : Sciences Forestières

EFFETS D'UN GRADIENT D'ENGORGEMENT SUR LA STRUCTURE

ET LA DYNAMIQUE D'UNE FORÊT TROPICALE HUMIDE

(PARACOU, GUYANE FRANÇAISE)

Soutenue le vendredi 2 mars 2007 devant le jury composé de

Jérôme Chave	Rapporteur
Pierre Couteron	Rapporteur
Daniel Epron	Examineur
Meriem Fournier	Examineur
Sylvie Gourlet-Fleury	Examineur
Jean-Pierre Pascal	Directeur de thèse
Bruno Ferry	Co-directeur de thèse

À Caro...

Remerciements

Le présent travail n'a bien évidemment pas pu être réalisé seul. Il est avant tout le fruit d'une rencontre avec Bruno Ferry, à l'occasion d'une période de transition de deux mois à l'ENGREF, avant de partir un an en tant que volontaire à l'aide technique, en Guyane déjà, mais à l'ONF. Ce temps fut mis à profit par Bruno pour monter et me proposer un sujet de thèse. Ce travail lui doit donc beaucoup, pour ne pas dire énormément, son investissement ayant été constant jusqu'au bout de l'aventure. Qu'il en soit ici chaleureusement remercié.

Je tiens également à remercier Jean-Pierre Pascal qui a accepté avec enthousiasme la direction de cette thèse. Les deux ans passés à ses côtés à Kourou ont été pour moi un véritable plaisir.

Je remercie également les membres du jury qui ont accepté de se pencher sur mes travaux.

Je remercie plus particulièrement Sylvie Gourlet-Fleury Fleury qui m'a permis et facilité l'accès à la base de données de Paracou. En me consacrant du temps au début de ce travail pour me présenter le dispositif de Paracou, elle m'a fourni les clés du site.

La base de données de Paracou est le fruit du travail de terrain effectué années après années par les ouvriers du CIRAD. Qu'ils en soient ici tous remerciés, en particulier Michel Baisie avec qui j'ai partagé mes premiers pas de botaniste en herbe.

Pendant ces débuts délicats, les conseils de Daniel Sabatier ont été une aide plus que précieuse pour m'éviter de m'égarer dans les méandres de la détermination botanique.

Cependant, si un travail d'identification a été possible, c'est avant tout grâce à l'aide de Pascal Petronelli. Il est difficile de dire tout ce que je lui dois mais une chose est sûre : si j'ai aujourd'hui quelques connaissances de la forêt guyanaise, des arbres qui y poussent ou des animaux qui y vivent, il n'y est pas étranger.

Je dois également beaucoup à Christopher Baraloto, aussi impressionnant sur le terrain que derrière son ordinateur. Merci l'ami, pour cet enthousiasme jamais démenti et pour la chance que j'ai eu de travailler avec toi.

Le terrain ne s'est pas limité à la botanique et j'ai eu grand plaisir (et mal au bras !) en allant faire des sondages à la tarière pédologique avec Lisa.

Je tiens également à remercier l'Office National des Forêts, en particulier Stéphane Guitet qui a suivi mon travail de près et m'a fourni les données du dispositif du BAFoG. Si le dispositif n'a finalement pas été retenu pour l'étude, j'ai eu la chance d'y rencontrer Thierry Breton, forestier passionné, qui m'a accompagné sur le terrain. Je tiens aussi à remercier Pierre Joubert, champion d'ArcView toutes catégories pour ses coups de pouce et son aide dans le maniement de ce logiciel retard.

Un grand merci à Éric Marcon qui m'a fait comprendre ce qu'est un ordinateur et pour ses explications lumineuses sur les statistiques spatiales.

Si les deux premières années de thèse passées en Guyane ont été un véritable plaisir, la bonne ambiance qui régnait à Kourou y est pour beaucoup. Merci donc à Sabrina, Gaëlle, Heidy, Jérôme, Julien, Polo, Henri, Carole, Cécile, Isabelle, Vincent, Josie, Amicelda, Jean-Christophe, Éric, Damien, Lilian, Louise, Jean-Yves, Meriem, Éliane, Noëlle et à tous ceux que j'oublie.

La dernière année de thèse s'est déroulée à Nancy. Elle a grandement bénéficié des discussions avec Jean-Daniel Bontemps et des conseils statistiques de Jean-Claude Pierrat. Je n'oublie pas non plus Jonathan, Benoît, Fabrice, Linde, Ingrid, Bernard, Isabelle, François et Christian.

Par dessus tout je tiens à remercier Caro pour son soutien sans faille et pour l'incroyable patience dont elle a fait preuve en supportant notre éloignement pendant trois ans.

Table des matières

Introduction générale	1
A. La demande internationale pour une gestion durable	1
B. Gestion forestière en Guyane	2
C. Les forêts tropicales, le défi de la diversité	4
C.1. La théorie de la niche écologique	6
C.2. La théorie neutre	9
C.3. Bilan	11
D. Les effets du milieu sur la dynamique du peuplement	11
E. Problématique et plan du mémoire	12
F. Outils statistiques	13
Chapitre 1 - Présentation des données	17
1.1. Introduction	17
1.2. Historique du site	17
1.3. Contexte climatique	20
1.4. Contexte édaphique	21
1.4.1. Contexte géologique et géomorphologique	21
1.4.2. Caractéristiques générales des sols	22
1.4.3. Cartes des facteurs édaphiques sur le dispositif	24
1.5. Mesures des arbres	31
1.5.1. Précisions des mesures	31
1.5.2. Mortalité et recrutement	33
1.6. Identifications botaniques	34
1.6.1. Une identification par étapes	34
1.6.2. À la recherche d'espèces abondantes	35
1.6.3. Le cas de <i>Symphonia</i>	37
1.6.4. Bilan	38
Chapitre 2 - Effets du sol sur la répartition spatiale des espèces	43
2.1. Introduction	43

2.2. Synthèse des connaissances actuelles	44
2.2.1. Influence du sol : principaux facteurs	45
2.2.2. Échelles de travail	48
2.3. Gradient floristique induit par le milieu	50
2.3.1. Principe	50
2.3.2. Matériel et Méthodes	50
2.3.3. Résultat	51
2.3.4. Conclusion	53
2.4. Affinités édaphiques des espèces	53
2.4.1. Problématique	53
2.4.2. Matériel et Méthode	57
2.4.3. Résultats généraux	66
2.5. Regroupement des espèces selon leurs affinités au sol	68
2.5.1. Matériel et méthode	69
2.5.2. Résultats	70
2.6. Discussion : Peut-on généraliser les résultats obtenus ?	77
2.6.1. Problèmes spécifiques liés à la carte de l'hydromorphie de surface	77
2.6.2. Lien entre héliophilie et tolérance à l'engorgement	77
2.6.3. Comparaison avec les résultats de la littérature	78
2.6.4. Lien avec les théories de la diversité	85
2.7. Conclusions	87
Chapitre 3 - Effets du sol sur la performance des espèces	91
3.1. Introduction	91
3.2. Croissance radiale	92
3.2.1. Matériel et méthode – Construction de modèles de croissance en diamètre	92
3.2.2. Résultats	100
3.2.3. Discussion	104
3.3. Du jeune arbre recruté au vieil arbre déjà en place	107
3.3.1. Matériel et méthode	107
3.3.2. Résultats	108
3.3.3. Discussion	110
3.4. Du jeune plant à l'arbre adulte [Baraloto <i>et al.</i> 2007]	111
3.4.1. Matériel et méthode	111
3.4.2. Résultats	113

3.4.3. Discussion _____	115
3.5. Bilan : croissance et sélection par le sol _____	116
Chapitre 4 - Effets du sol sur la structure et la dynamique du peuplement _____	121
4.1. Introduction _____	121
4.2. Structure du peuplement et effets du sol _____	122
4.2.1. Structure diamétrique _____	122
4.2.2. Densité et surface terrière _____	123
4.2.3. Composition floristique _____	125
4.2.4. Loi d'autoéclaircie et forêt tropicale _____	127
4.3. Dynamique du peuplement et effets du sol _____	134
4.3.1. Mortalité _____	134
4.3.2. Recrutement _____	145
4.3.3. Accroissement en surface terrière et production du peuplement _____	146
4.4. Bilan : structure et dynamique du peuplement en et hors bas-fond _____	148
4.4.1. Les bas-fonds, un milieu plus dynamique _____	148
4.4.2. Comparaison avec les résultats de la littérature _____	150
Chapitre 5 - Discussion générale _____	155
5.1. Introduction _____	155
5.2. Résultats au niveau espèce _____	156
5.2.1. Gradients écologiques et distribution des espèces _____	156
5.2.2. Théorie neutre et niche à Paracou _____	159
5.3. Résultats au niveau du peuplement _____	160
5.3.1. Relations entre les conditions édaphiques et la densité du peuplement en Amazonie _____	160
5.3.2. Les bas-fonds, générateurs de biodiversité ? _____	162
5.4. Limites de l'étude et perspectives _____	163
5.4.1. Précision des données _____	163
5.4.2. Amplitude écologique _____	164
5.4.3. Perspectives méthodologiques _____	165
5.4.4. Pistes de réflexion pour la gestion forestière _____	166
Bibliographie _____	171
Liste des figures _____	193
Liste des tableaux _____	195

Table des matières

Annexes	198
Annexe A - Cartes	199
Annexe B - Publication	207
Annexe C - Tableaux complémentaires	227
Annexe D - Calcul d'un indice d'encombrement	239
Annexe E - Unités de sols et groupes édaphiques	242

- Introduction générale -

Introduction générale

Les forêts tropicales font partie des écosystèmes les plus riches de la planète. Pour Leigh Jr. *et al.* [2004] : « Tropical forests are clearly museums of diversity ». Elles pourraient concentrer jusqu'à 90 % de l'ensemble des espèces terrestres [Burley 2002]. Un seul hectare de forêt tropicale peut par exemple contenir plus de 250 espèces d'arbres et des parcelles de 25 ou 52 hectares en Équateur ou à Bornéo rassemblent plus de 1100 espèces différentes, soit autant que pour la zone tempérée comprenant l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie [Wright 2002].

Or, du fait des activités humaines, la sixième extinction de masse est en cours [May 1999 ; Chapin *et al.* 2000] et les forêts tropicales font partie des écosystèmes les plus menacés.

A. La demande internationale pour une gestion durable

Depuis quelques dizaines d'années, l'opinion publique ainsi que les instances internationales ont pris conscience des menaces qui pèsent sur l'ensemble des forêts tropicales. Celles-ci sont en effet soumises à une déforestation intense due en grande partie à la pression des populations et de l'exploitation forestière et à l'extension des terres agricoles. C'est l'équivalent de la surface boisée de la France métropolitaine qui disparaît chaque année. Dans les forêts tropicales humides, la disparition de la couverture arborée signifie à court terme des phénomènes de dégradation des sols [Bruijnzeel 2004], dont la pauvreté naturelle ne permet de soutenir que quelques années de culture. Il se développe en général sur ces milieux des phénomènes d'érosion massive.

Le premier pas marquant vers des politiques raisonnées de conservation et de valorisation des espaces naturels a été la réunion de la CNUED (Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement) qui s'est tenue à Rio-de-Janeiro en 1992. Cette conférence a officialisé l'importance du concept de développement durable, datant des années 60, et a fait adopter la Convention sur la Biodiversité. Le concept de durabilité, associé à la gestion forestière, est en fait un élargissement à l'ensemble des fonctions et usages de la forêt du concept de « rendement soutenu », bien connu des forestiers, mais qui ne concernait que la production de bois [Barthod 1993]. Une deuxième conférence s'est déroulée dix ans plus tard à Johannesburg. Ces

différents sommets ont amené les États à s'engager à améliorer leurs politiques environnementales, notamment en matière de gestion forestière.

Dans un tel contexte, la France a un statut particulier. C'est un des seuls pays industrialisés, avec l'Australie, à posséder une part importante de ses forêts dans la zone tropicale. En effet, un tiers de sa surface boisée est constituée par des forêts tropicales. Cette situation unique au sein de la communauté européenne est essentiellement liée à la forêt guyanaise, domaine privé de l'État, qui couvre plus de 8 millions d'hectares soit 90 % du territoire guyanais [Inventaire Forestier National 2006]. Au niveau mondial, la Guyane, comprise entre l'état brésilien de l'Amapá à l'est et au sud, le Suriname à l'ouest et limitée au nord par l'océan atlantique (voir carte 1 en Annexe A), représente ainsi la présence de l'Europe au sein de la plus grande forêt tropicale au monde : la forêt amazonienne. Aussi les pressions sont-elles nombreuses et l'attention internationale ainsi que celle des partenaires européens est tournée vers le territoire guyanais.

A partir du sommet de Rio (1992), la France s'est donc engagée à mettre en œuvre des méthodes de gestion durable en Guyane et c'est à l'Office National des Forêts (ONF.) qu'il revient de « gérer de manière exemplaire » [Office National des Forêts 1998] le domaine forestier de l'État.

B. Gestion forestière en Guyane

Tenus de développer des méthodes de gestion durable, les forestiers en Guyane voient leur possibilité d'action limitée par deux types de difficultés : de fortes contraintes économiques et politiques et d'importantes lacunes dans la connaissance du fonctionnement de la forêt.

La contrainte économique peut s'énoncer simplement : la forêt guyanaise n'est actuellement pas rentable pour la production de bois. Cela tient d'abord à son potentiel naturel : à l'échelle mondiale, les forêts denses humides tropicales d'Amérique du sud sont les championnes de la biodiversité, mais n'ont pas d'essences commercialement intéressantes aussi abondantes que sur les autres continents (diptérocarpacées du sud-est asiatique, Okoumé du Gabon...). Leur exploitation nécessite donc des frais d'ouverture de pistes et de prospection beaucoup plus élevés. Cela tient aussi à la situation économique et démographique de la Guyane : les entreprises forestières de Guyane ont un marché intérieur très limité, et sont concurrencées par les pays voisins, le Brésil en particulier, où le coût de la main d'œuvre est très inférieur. Il en résulte une filière bois locale constituée de petites entreprises, faiblement réactives aux évolutions du marché mondial du bois,

et économiquement fragiles. Par ailleurs, les exportations sont rendues difficiles par le faible développement des zones portuaires [Valeix et Mauperin 1989]. Comme le développement économique et la stabilité sociale sont des priorités majeures de la Guyane, une pression politique forte est exercée sur l'ONF pour que le prix du bois vendu sur pied reste à un niveau extrêmement bas. En outre, toute modification des règles d'exploitation visant à une gestion plus durable fait l'objet d'âpres négociations...

Le manque de connaissances sur le fonctionnement de la forêt dense tropicale humide est l'autre contrainte majeure qui limite la mise en œuvre d'une gestion plus durable. En attendant que la recherche apporte des réponses précises aux nombreuses questions posées, la gestion s'appuie sur l'extrapolation des connaissances actuelles, l'intuition et le principe de précaution.

La première étape vers une véritable maîtrise de l'espace forestier en Guyane a été l'abandon des permis de type « minier » et la mise en place, dès 1993, d'aménagements simplifiés. Pour assurer une gestion « durable et multifonctionnelle » de la forêt [Dutrève *et al.* 2001], qui prenne véritablement en compte la biodiversité, l'ONF a développé une démarche précise d'aménagement. La méthode utilisée procède par étapes successives. Dans les forêts à aménager, le milieu est stratifié à partir des données disponibles (géologie, topographie, réseau hydrographique,...), selon un protocole inspiré des travaux de Paget [1999]. Ainsi sont identifiées des unités homogènes du point de vue géomorphologique. Afin de préserver la biodiversité, une série, dite « série écologique » est systématiquement définie par les gestionnaires. Elle doit regrouper un maximum d'unités géomorphologiques et d'hétérogénéités du milieu. Cette démarche s'appuie sur l'hypothèse que la biodiversité est liée à la diversité des habitats et des milieux [Fuhr *et al.* 2001]. Les zones de forêt délimitées de cette manière sont situées loin du réseau de desserte et ne font l'objet d'aucun prélèvement.

Dans les séries destinées à l'exploitation, des inventaires par échantillonnage de la ressource en bois commercialisable sont effectués avant la vente aux exploitants. La rotation (durée entre deux passages en coupe d'une parcelle) a, quant à elle, été estimée à partir des travaux réalisés sur le dispositif expérimental de Paracou, installé par le CIRAD-Forêt¹ en 1984. L'hypothèse a été faite

¹ Département Forêt du CIRAD : centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.

d'une généralisation possible des données de croissance et de renouvellement extraites de ce dispositif à l'ensemble des forêts aménagées. De nombreux travaux suggèrent toutefois que la composition floristique, la structure et la dynamique des peuplements sont fortement influencées par les conditions stationnelles. Or, les forêts aménagées par l'ONF couvrent une diversité de types de sols qui pose le problème de l'extrapolation des vitesses de renouvellement calculées à Paracou. Les gestionnaires en sont parfaitement conscients, mais, dans un souci et un besoin d'agir, il leur a fallu passer outre en attendant d'avoir davantage de données pour mieux programmer le deuxième passage en coupe des premières parcelles exploitées. Ils sont donc fortement demandeurs de résultats concrets de la part des chercheurs concernant les effets du milieu sur deux points : la distribution des espèces et la dynamique du peuplement [Ashton et Brunig 1975]. Ces points sont essentiels pour assurer les missions de conservation de la diversité et de production de bois.

C. Les forêts tropicales, le défi de la diversité

La question de l'assemblage des communautés végétales et du lien entre la diversité et le fonctionnement de l'écosystème intéresse en fait à la fois les gestionnaires et les chercheurs. Pour le forestier, il s'agit notamment d'adopter des stratégies efficaces de préservation de la biodiversité [Ashton et Brunig 1975]. Pour l'écologue, il s'agit de questions majeures, dont certaines ne sont toujours pas résolues à l'heure actuelle [Loreau *et al.* 2001 ; Hooper *et al.* 2005].

Pourquoi les forêts tropicales sont-elles si riches en espèces et comment s'organise cette richesse dans le temps et dans l'espace ? Il y a, en fait, deux aspects dans cette question : le premier touche à la compréhension des mécanismes de coexistence des espèces et constitue une question centrale en écologie, quel que soit le règne étudié et le lieu d'étude ; le second touche à la spécificité de la forêt tropicale, ensemble de plantes vasculaires d'un même niveau trophique, dans un contexte climatique particulier, et qui se distingue de la plupart des autres modèles par son extraordinaire richesse, le modèle le plus proche étant sans doute celui des barrières de corail [voir par exemple Connell 1978 ; Hubbell 1997 ; Dornelas *et al.* 2006].

Le principe d'exclusion compétitive (PEC), formalisé par Gause [1934], stipule que si plusieurs espèces sont en compétition, toutes, sauf une, seront éliminées. Le PEC semble donc aller à l'encontre de ce qui est observé dans la nature, à savoir le maintien d'un grand nombre d'espèces coexistant en un même lieu. La recherche des conditions de ce maintien a suscité de nombreux

travaux. Palmer [1994] en a ainsi listé plus de 120. Selon lui, tous ces travaux sont basés sur des hypothèses qui ont en commun de violer au moins une des conditions nécessaires pour que le PEC s'applique. Ces conditions sont au nombre de 7 [Palmer 1994] :

1. Le temps a été suffisant pour parvenir à l'exclusion ;
2. L'environnement est constant dans le temps ;
3. L'environnement est constant dans l'espace ;
4. La croissance est limitée par une seule ressource ;
5. Les espèces rares ne sont pas favorisées en terme de survie, de reproduction ou de croissance ;
6. Les espèces peuvent véritablement entrer en compétition ;
7. Il n'y a pas immigration de nouvelles espèces.

Selon Palmer [1994], le corollaire du principe d'exclusion compétitive est donc le suivant : il y a d'autant plus d'espèces qui peuvent coexister que les conditions listées ci-dessus s'appliquent moins voire ne s'appliquent pas.

La question était initialement « Pourquoi y-a-t-il autant d'espèces en un même lieu ? ». Les modèles, par relâchement des conditions nécessaires au PEC, permettent en fait d'expliquer la coexistence d'un très grand nombre. La bonne question est donc peut-être « Pourquoi y en a-t-il si peu ou plutôt ce nombre exactement et pas beaucoup plus ? » [Tilman et Pacala 1993 ; May 1999].

Les forêts tropicales sont un cas particulier, extrême, de coexistence d'espèces et il semblerait que cette richesse ne soit pas un fait récent mais ait une origine tertiaire [Ricklefs et Schluter 1993, cités par Dick *et al.* 2003]. Les espèces tant animales que végétales y sont extrêmement nombreuses. La grande diversité des animaux pouvant être mise en relation avec la diversité des plantes [Novotny *et al.* 2006], c'est d'abord la diversité de ces dernières, en particulier celle des arbres, qui a suscité le plus d'interrogations.

Les théories de maintien de la diversité, parfois contingentes aux systèmes étudiés, ne s'appliquent pas toutes aux forêts tropicales. Par exemple, le fait qu'il s'agisse d'un ensemble de plantes de même niveau trophique implique que toutes les espèces sont en compétition pour un faible nombre de ressources (eau, lumière, nutriments et oligo-éléments). Seules les espèces fixa-

trices d'azote échappent à la compétition pour ce nutriment particulièrement essentiel. Les conditions sont donc proches de la condition d'unicité de la ressource requise par le PEC (condition 4 de Palmer [1994], voir ci-dessus). Les ressources, à elles seules, sont donc *a priori* trop peu diverses pour expliquer la présence de plusieurs centaines d'espèces sur un même hectare de forêt.

Deux théories sont particulièrement mises en avant dans le débat sur la richesse des forêts tropicales². La première se fonde sur le principe de la différence entre espèce, c'est la théorie de la niche écologique, la seconde se fonde au contraire sur l'hypothèse d'une équivalence entre espèces, c'est la théorie neutre. Cette dernière est d'ailleurs sans doute la plus discutée dans le contexte actuel.

C.1. La théorie de la niche écologique

Sous le terme de « niche assembly theory » sont souvent regroupées l'ensemble des théories densités-dépendantes permettant d'expliquer le maintien d'espèces rares et, par là, celui de la diversité. Cette définition large cache finalement une notion fondamentale en écologie, celle de la niche des espèces. S'intéresser à la niche pose immédiatement le problème de sa définition [Palmer 1994]. Sous ce terme sont en effet regroupés un ensemble de concepts aux sens parfois éloignés [Smith 1990, cité par Palmer 1994].

Contrairement à l'acception commune, la niche d'une espèce, en écologie, est un concept abstrait et ne définit pas une position de l'espace physique : elle ne peut donc pas être observée directement [Begon *et al.* 1996]. Il s'agit plutôt d'une propriété (mathématique) de l'espèce [Chave *et al.* 2002], définie pour la première fois de façon précise par Hutchinson [1957 ; 1959] : la niche est un hypervolume à n dimensions, chaque dimension (ou axe de la niche) correspondant à une ressource ou à une condition environnementale, au sein duquel une espèce est capable de se maintenir durablement (*i.e.* conserver un taux de reproduction moyen ≥ 1).

Plusieurs définitions de niches ont ensuite été proposées à partir de cette définition initiale. Les principales sont les suivantes [Silvertown 2004] :

² Pour une vision plus complète des différentes théories existantes, voir Wright [2002], Blanc [2003], Leigh Jr. *et al.* [2004], Chave [2004] et bien sûr Palmer [1994].

- La niche fondamentale [Hutchinson 1957] : c'est la région de la niche qu'une espèce est susceptible d'occuper en l'absence de compétiteurs et de prédateurs ;
- La niche réalisée [Hutchinson 1957] : c'est la région de la niche qu'une espèce est susceptible d'occuper en présence de compétiteurs et de prédateurs ;
- La niche de régénération [Grubb 1977] : il s'agit du sous-ensemble de la niche de l'espèce qui concerne les processus de régénération (production de graine, germination, croissance juvénile, etc.).

La donnée de ces seules définitions ne permet cependant pas d'expliquer comment les espèces peuvent coexister. Pour Hutchinson [1957 ; 1959], la niche est une généralisation du PEC de Gause. Il y a bien exclusion des espèces lorsqu'elles sont en compétition. Seulement, deux espèces ne seront en compétition que si elles partagent la même niche ou plutôt que si leurs niches diffèrent peu. *A contrario*, si leurs niches sont différentes, il n'y a pas compétition et la coexistence en un même lieu devient possible. La question de la coexistence est donc celle du niveau de différence requis entre espèces pour qu'elles n'occupent pas la même niche [Hutchinson 1959]. Il faut qu'il y ait différenciation des niches pour qu'il n'y ait pas exclusion compétitive. Si tel est le cas, une communauté diversifiée peut se maintenir à l'équilibre.

Dans le cas des plantes, qui sont, toutes ou presque, à un même niveau trophique et qui partagent un nombre de ressources limité, une des questions est : pourquoi y aurait-il différenciation des niches et non pas domination d'une espèce occupant tout l'espace défini par les axes de la niche ? La réponse tient à l'idée suivante : pour des raisons fondamentalement énergétiques, aucune espèce ne peut faire tout bien [Leigh Jr. *et al.* 2004]. Les espèces doivent en effet réaliser des compromis (trade-offs) entre leurs différents traits de vie, qui constituent autant d'axes de la niche. De tels compromis opposent, par exemple, les espèces pionnières - capables de pousser très vite mais peu longévives - aux espèces de fin de succession -longévives mais à croissance lente -. Ces dernières sont aussi souvent celles qui produisent de grosses graines riches en réserves mais en faibles quantités tandis que les héliophiles ont plutôt tendance à émettre énormément de graines mais qui disposent de peu de réserves [Baraloto 2001 ; Baraloto et Goldberg 2004 ; Baraloto *et al.* 2005a ; Baraloto *et al.* 2005b]. Ces caractéristiques ont d'ailleurs trait aux processus de régénération que Grubb [1977] considère comme fondamentaux pour comprendre le maintien de la diversité.

La notion de « densité-dépendance », évoquée au début de cette section consacrée à la niche, est une conséquence des processus de séparation des espèces selon des niches différenciées. Cela implique, en particulier, que la compétition intra-spécifique est plus forte que la compétition inter-spécifique. Deux individus de deux espèces différentes coexisteront plus facilement dans un même lieu, si leurs niches diffèrent suffisamment, que deux individus d'une même espèce qui possèdent, par définition, la même niche. Il y a bien là un mécanisme « densité-dépendant » qui favorise les espèces rares, moins concurrencées par leurs congénères que les espèces communes.

Dans le cadre de la définition de la niche, un autre concept est particulièrement utile pour comprendre la coexistence des espèces. Il s'agit de la notion d'habitat. Là encore, le concept peut prêter à confusion. Au contraire de la niche, l'habitat définit une portion de l'espace au sein de laquelle les conditions de milieu et les ressources satisfont aux besoins (définis par la niche) d'un grand nombre d'espèces. Pour Odum [1959, cité par Palmer 1994], l'habitat est l'adresse de l'organisme tandis que la niche est sa profession. L'habitat est un concept purement descriptif, au contraire de la niche qui, lui, est mécaniste [Kearney 2006]. Au sens le plus général, une prairie ou une savane constituent par exemple un habitat. Il n'y a pas de liens *a priori* entre la définition de l'habitat et les espèces qui y cohabitent et qui peuvent être fondamentalement différentes, de l'herbacée au lion [Begon *et al.* 1996]. Entre l'habitat et la niche, Kearney [2006] distingue une troisième notion : l'environnement. Selon lui, l'environnement - comme la niche mais contrairement à l'habitat - est spécifique à l'espèce mais reste descriptif - comme l'habitat mais contrairement à la niche. Cette définition de l'environnement correspond en fait à ce qui est communément désigné sous le terme d'« habitat de l'espèce ». Cet « habitat » est alors souvent confondu avec la notion de niche alors que les deux concepts sont fondamentalement différents [Mitchell 2005]. En particulier, un parallèle est généralement fait entre l'habitat de l'espèce - l'ensemble des conditions de milieu au sein desquelles l'espèce est observée - et la niche réalisée - le sous-espace de la niche occupé par l'espèce sous l'effet des phénomènes de compétition.

Si les concepts diffèrent, ce parallèle est cependant logique. Sous l'effet de la compétition, l'espèce se restreint à sa niche réalisée, ce qui peut se traduire par une réduction des milieux au sein desquels elle sera susceptible de se maintenir, donc par une réduction de son habitat. Par ailleurs, la niche d'une espèce n'est pas un concept statique et la compétition, justement, en maintenant l'espèce dans un sous-espace de sa niche, exerce une pression évolutive [MacArthur et Levins 1964]. De plus, l'évolution de la niche est également soumise au type d'habitat sélectionné par l'espèce [Ackerly 2003], et en particulier à la structure spatiale de ce dernier. Un habitat for-

tement morcelé impose, par exemple, des contraintes fortes aux espèces qui s'y développent par la nécessité qu'elles ont d'en atteindre les différentes parties.

Du point de vue pratique, la détermination de la niche est un exercice souvent difficile voire impossible. Il requerrait en effet de déterminer la réponse de l'espèce à l'ensemble des conditions et ressources qui lui sont nécessaires. Même en ne se consacrant qu'aux principales ressources, voire à une seule, l'exercice devient impossible quand il y a de nombreuses espèces qui, de surcroît, n'ont pas les mêmes besoins et limites selon leur stade de développement, comme dans le cas des forêts tropicales. Plutôt que la niche, la plupart des études s'intéressent donc à l'habitat des espèces, beaucoup plus simple à décrire par un ensemble de variables du milieu ; c'est le cas du présent travail. Ces variables peuvent parfois représenter des ressources ; elles correspondent alors effectivement à un axe de la niche. Mais ce n'est pas forcément le cas. Par exemple, une variable comme l'altitude, souvent pertinente pour décrire l'habitat d'une espèce, regroupe en fait un ensemble de conditions et de ressources constituant autant d'axes de la niche.

Étant donné sa complexité, Palmer [1994] propose de ne pas faire appel à la notion de niche écologique pour expliquer la diversité des espèces. Chase [2005] note d'ailleurs une diminution des travaux y faisant explicitement référence. La théorie de la niche est en fait surtout discutée en regard des théories neutres, en particulier celle de Hubbell [1997].

C.2. La théorie neutre

La théorie neutre a été proposée par Hubbell [2001], sur la base de travaux plus anciens menés en forêt tropicale [Hubbell 1979, 1997]. L'intérêt suscité par ces travaux a plusieurs origines. La principale est sans doute l'extrême simplicité de la théorie, proposée non seulement pour expliquer la diversité des forêts tropicales mais, plus généralement, celle des communautés fermées d'organismes sessiles comme les récifs coralliens (mais Magurran [2005] cite également le cas de l'application du modèle à des communautés de poissons en Amazonie). Trois (voire même deux) paramètres suffisent en effet pour représenter avec précision les diagrammes d'abondance des espèces observés en forêt [Hubbell 1997].

Le postulat de base de la théorie est presque provocateur pour les écologues [Bell 2001] : les espèces sont considérées comme fonctionnellement équivalentes. La théorie est donc neutre du point de vue des espèces. En fait, Hubbell [1997 ; 2005 ; 2006] ne nie pas l'existence de la niche

mais questionne son intérêt puisque, sans avoir besoin de considérer les espèces comme différentes, il parvient tout de même à reproduire avec précision les abondances observées dans la nature.

Le mécanisme qui sous-tend le modèle neutre est la limitation de la dispersion et du recrutement. Il y a limitation de la dispersion quand une espèce ne parvient pas en un site qui lui serait favorable et il y a limitation du recrutement quand une espèce ne parvient pas à se développer sur un site favorable [Nathan et Muller-Landau 2000 ; Muller-Landau 2002]. Ces mécanismes permettent donc en théorie à des espèces moins compétitives de s'installer quand même. Pour les partisans de la théorie neutre [Hubbell 1997 ; Bell 2001], l'installation d'un nouvel individu dépend plus du hasard que de ses capacités à s'installer (de sa niche de régénération, donc). Dans les modèles neutres, le PEC ne s'applique pas [Ricklefs 2004]. La disparition d'espèces résulte du processus aléatoire compensé par la seule spéciation.

Outre sa relative simplicité, la théorie neutre est également à la croisée de plusieurs disciplines. Il s'agit, en effet, d'une généralisation de la théorie biogéographique [MacArthur et Wilson 1963, 1967] et elle est, par ailleurs, comparable aux modèles neutres de dérive déjà bien connus en génétique des populations [Hu *et al.* 2006]. Le passage du modèle de « dérive écologique » de Hubbell à celui de la génétique se fait simplement, en considérant que les espèces (d'arbres, de coraux,...) sont les allèles d'un même locus [Nee 2005].

La théorie neutre est cependant extrêmement discutée car elle se heurte à un certain nombre de problèmes. L'un des principaux tient aux temps d'extinction des espèces que la théorie permet de prévoir et qui ne semblent pas réalistes [Hubbell 2003 ; Ricklefs 2003 ; Nee 2005 ; Ricklefs 2006]. Un autre problème important tient à la façon de tester proprement cette théorie [McGill 2003b ; Chave 2004 ; McGill 2006]. La théorie neutre est une théorie macroécologique : elle prédit notamment les richesses spécifiques à large échelle en fournissant un modèle du type aire-espèce. Selon McGill [2003b], la plupart des travaux se sont concentrés sur l'étude de courbes, particulièrement sur l'étude de la relation aire-espèce et l'étude de la courbe de distribution des abondances spécifiques [Volkov *et al.* 2003 ; Alonso et McKane 2004 ; Chisholm et Burgman 2004]. Or, de nombreux modèles, y compris non-neutres, permettent d'obtenir des courbes qui s'ajustent également à ce type de données [Chave *et al.* 2002] ; il est donc difficile de séparer les différentes hypothèses sur la seule base de la comparaison des courbes [Volkov *et al.* 2005]. Les différents tests effectués jusqu'à présent aboutissent parfois à des contradictions menant soit au rejet [McGill 2003a ; Harpole et Tilman 2006], soit à l'acceptation [Chave *et al.* 2006] de la théorie.

Quoi qu'il en soit, pour ses auteurs, une des grandes forces de la théorie neutre est qu'elle satisfait au principe de parcimonie, étant donné le faible nombre de paramètres qu'elle requiert pour prédire la coexistence de plusieurs centaines d'espèces. C'est d'ailleurs sur la base de ce principe, par le biais de l'AIC (Akaike Information Criterion), « indice statistique de parcimonie », que Chave *et al.* [2006] tranchent en faveur du modèle neutre.

C.3. Bilan

En fait, si l'opposition entre la théorie neutre et celle de la niche est souvent mise en avant [Whitfield 2002], il devient de plus en plus évident que toutes deux ont un rôle important dans la structuration des communautés, peut-être à des échelles différentes [Condit *et al.* 2002]. Les deux théories ne sont en effet pas mutuellement exclusives, les mécanismes à la base de chacune ne l'étant pas [Chave 2004] et plusieurs travaux tentent d'ailleurs de les unifier [Tilman 2004 ; Gravel *et al.* 2006].

Cependant, pour le gestionnaire, la comparaison des deux théories fait apparaître des différences importantes concernant l'effet du milieu sur la végétation. Dans un cas (la théorie de la niche), il faut s'attendre à une relation forte entre les variables environnementales et la distribution des espèces ; dans l'autre (la théorie neutre), cette relation n'est pas prévue par le modèle. L'importance relative des mécanismes propres à la théorie de la niche ou à la théorie neutre est donc déterminante pour mettre en place des stratégies de conservation efficaces de la biodiversité.

D. Les effets du milieu sur la dynamique du peuplement

L'autre point qui intéresse particulièrement le forestier est la question de la productivité. Si la demande existe depuis de nombreuses années, la production ligneuse des forêts tropicales humides naturelles n'a fait l'objet que récemment de comparaisons quantitatives, à partir de mesures standardisées dans des dispositifs de suivi de la dynamique de peuplements. Pendant longtemps, les dispositifs ont été conçus pour répondre à des questionnements locaux, et les nombreux problèmes techniques soulevés par les inventaires de ces peuplements étaient résolus de façon non standardisée, avec de nombreux biais induits dans les calculs de production ou de turnover [Sheil 1995]. La question du rôle des forêts tropicales dans le stockage du carbone, dans un contexte de changements globaux, a encouragé la constitution de réseaux de dispositifs utilisant des protocoles homogènes [Malhi *et al.* 2004]. Un des principaux résultats à ce jour est sans doute celui de

l'étude de Malhi *et al.* [2004] qui porte sur l'ensemble du massif amazonien, et qui compare la productivité aérienne bois-fort de 104 placeaux de forêt naturelle. La productivité varie presque de 1 à 3, avec une moyenne de 3,1 Mg C ha⁻¹an⁻¹. Il n'y a pas de relation évidente entre la productivité et la pluviosité, la durée de la saison sèche ou le rayonnement, mais une corrélation positive évidente avec la fertilité du sol.

En Guyane, la fertilité chimique varie peu et c'est principalement l'alimentation en eau qui différencie les sols [Boulet *et al.* 1979b]. Un réseau hydrographique dense dissèque en effet le paysage forestier. Les cours d'eau évacuent une grande part des abondantes précipitations et alimentent des nappes perchées de part et d'autre de leur lit. Ces nappes peuvent, suivant la géomorphologie locale, inonder des zones de forêts riveraines plus ou moins vastes lors des pics de pluviométrie de la saison des pluies. Les variations d'alimentation en eau se traduisent ainsi parfois par un engorgement important des sols.

Si l'effet de l'alimentation en eau sur la production ligneuse n'a pas été démontré, quelques résultats illustrent tout de même ses effets sur différents paramètres de la dynamique. La croissance des arbres, en particulier, y est sensible. Elle est notamment réduite lorsque la saison sèche est marquée [Baker *et al.* 2003b] ou en cas d'engorgement prolongé [Schöngart *et al.* 2004 ; Schöngart *et al.* 2005]. De même, la sécheresse a tendance à augmenter la mortalité des espèces, ce qui s'observe en particulier lors d'épisodes El Niño marqués [Condit *et al.* 1995 ; Potts 2003 ; Condit *et al.* 2004 ; Aiba *et al.* 2005].

Le milieu, en particulier l'alimentation en eau, semble donc avoir des effets sur la dynamique forestière et ces points seront justement étudiés dans le cadre du présent travail.

E. Problématique et plan du mémoire

Comme le notaient Ashton et Brunig [1975], la connaissance des relations entre le peuplement forestier et les variables environnementales intéresse le gestionnaire à plus d'un titre. Le forestier a particulièrement besoin de :

1. comprendre le lien entre diversité et milieux dans un but de conservation et de gestion durable ;


2. comprendre le lien entre la ressource et le milieu afin de centrer l'exploitation sur des zones productives ;
3. connaître les conditions requises pour une bonne régénération ;
4. connaître le taux de renouvellement de la ressource afin d'asseoir les durées de rotation.

L'objectif de cette étude est justement de s'intéresser aux relations entre le milieu, la composition floristique et la dynamique du peuplement, points qui seront abordés avec plus ou moins de détails. Le travail est organisé selon deux niveaux : celui de l'espèce et celui du peuplement et les questions abordées peuvent être déclinées en trois items principaux :

- Dans quelle mesure les espèces se distribuent-elles spatialement en fonction des paramètres du milieu ?
- Le milieu a-t-il une influence sur les performances de ces espèces ?
- Compte tenu de ses effets sur les espèces, en quoi le milieu influe-t-il sur la dynamique du peuplement ?

Le présent mémoire décline ces trois questions sous forme de cinq chapitres. Le premier est consacré à la présentation du dispositif d'étude et aux données utilisées, en particulier les cartes de sol qui permettent de définir le « milieu » tel qu'il est étudié par la suite. Le chapitre 2 présente l'étude des effets du sol sur la répartition spatiale des espèces. Le chapitre 3 est consacré à l'analyse de la performance des espèces et complète ainsi au niveau de l'espèce les résultats acquis au chapitre précédent. Le chapitre 4 traite des effets du sol au niveau du peuplement. Enfin, l'ensemble des résultats sont repris dans une discussion générale (chapitre 5). Ce dernier chapitre permet de resituer dans un cadre écologique plus général les résultats obtenus, de discuter des liens avec les théories de la diversité présentées en introduction et d'aborder les perspectives et les pistes de travail dégagées par l'étude.

F. Outils statistiques

L'ensemble des calculs, des analyses statistiques, des programmes développés et la plupart des graphiques présentés dans ce mémoire ont été réalisés grâce au logiciel , versions 1.8.1 à 2.4.1

[R Development Core Team 2006], une implémentation libre du langage de programmation S [Ihaka et Gentleman 1996].

Les différents outils d'analyse existant sous R se présentent sous forme de « fonctions » regroupées au sein de « paquets » thématiques. Ainsi, les analyses multivariées réalisées au cours du présent travail l'ont été grâce aux fonctions du paquet *ade4* [Chessel *et al.* 2004] ; des simulations de semis de points (cf. § 2.4.2.3, Chapitre 2) ont pu être réalisées grâce au paquet *spatstat* de Baddeley et Turner [2005] et des modèles linéaires mixtes ont été ajustés grâce aux fonctions des paquets *nlme* [Pinheiro *et al.* 2006] et *lme4* [Bates et Sarkar 2006] (§ 3.2, Chapitre 3). Quand elles n'existaient pas déjà, des fonctions complémentaires ont été développées. C'est le cas en particulier des techniques de permutation développées dans le chapitre 2.

Les différentes méthodes d'analyse utilisées seront présentées en détail dans les chapitres concernés.

Chapitre 1

- Présentation des données -

1.1.	Introduction	17
1.2.	Historique du site	17
1.3.	Contexte climatique	20
1.4.	Contexte édaphique	21
1.4.1.	Contexte géologique et géomorphologique	21
1.4.2.	Caractéristiques générales des sols	22
1.4.3.	Cartes des facteurs édaphiques sur le dispositif	24
1.4.3.1.	Carte des bas-fonds	24
1.4.3.2.	Carte de l'hydromorphie de surface	26
1.4.3.3.	Carte du drainage	27
1.4.3.4.	Carte de la topographie	29
1.4.3.5.	Synthèse	30
1.5.	Mesures des arbres	31
1.5.1.	Précisions des mesures	31
1.5.2.	Mortalité et recrutement	33
1.6.	Identifications botaniques	34
1.6.1.	Une identification par étapes	34
1.6.2.	À la recherche d'espèces abondantes	35
1.6.3.	Le cas de Symphonia	37
1.6.4.	Bilan	38

Chapitre 1 - Présentation des données

1.1. Introduction

L'ensemble des données utilisées au cours de ce travail proviennent du dispositif de recherche sylvicole de Paracou, installé il y a plus de vingt ans par le CTFT³ - devenu depuis le CIRAD-Forêt - près de la commune de Sinnamary, à environ 50 km au nord-ouest de Kourou (5°18' N, 52°53' O et voir figure 1-1), en Guyane française. Le dispositif a été installé dans une zone de forêt « primaire » c'est à dire sans trace perceptible d'exploitation humaine.

Ce chapitre présente les données mises à disposition par le département Forêt du CIRAD ainsi que celles, complémentaires, produites lors du présent travail. L'historique du dispositif de Paracou est ainsi rapidement présenté. Le site est ensuite replacé dans le contexte climatique de la Guyane et les caractéristiques générales des sols tropicaux sont alors décrites pour introduire les différentes cartographies réalisées sur le dispositif. Les mesures des arbres, réalisées par le CIRAD, sont alors décrites en listant les problèmes susceptibles d'affecter les analyses présentées dans la suite de l'étude. Enfin, un important travail d'identification botanique, réalisé à l'occasion de la présente étude, est présenté.

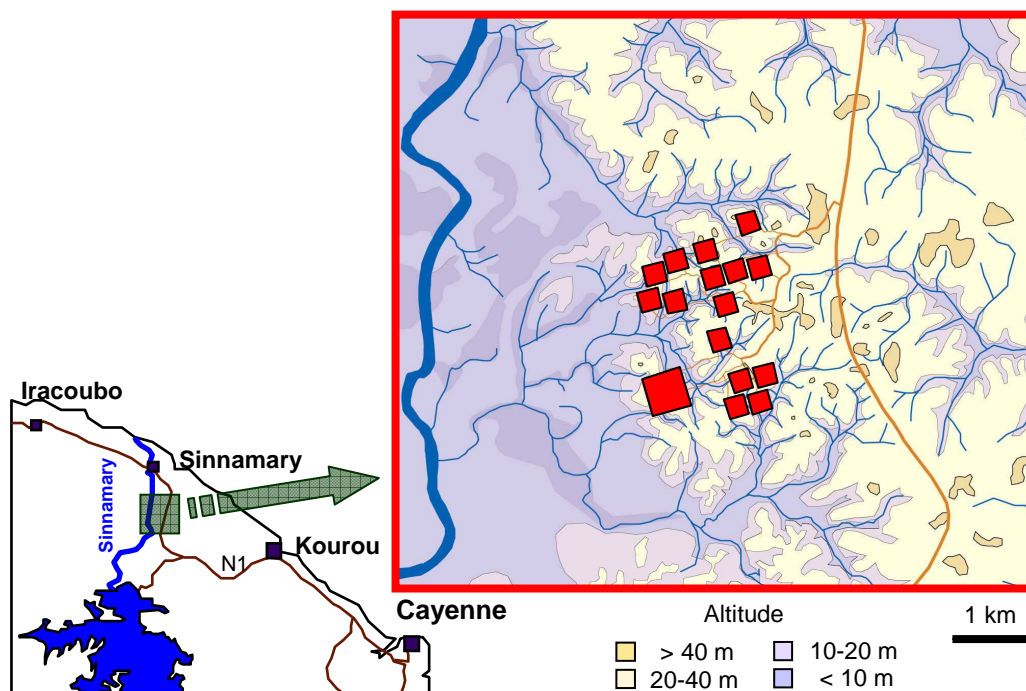
1.2. Historique du site

Lors de l'implantation du dispositif de Paracou, l'objectif était de tester les effets de différents traitements sylvicoles sur la dynamique des espèces commercialisables et d'étudier la possibilité de mise en œuvre de telles techniques à plus grande échelle [Schmitt et Bariteau 1989]. Ultérieurement, le dispositif a été utilisé dans un cadre scientifique plus large de connaissance de l'écosystème forestier tropical [Gourlet-Fleury *et al.* 2004].

L'installation du dispositif, décidée en 1982, a débuté par une prospection pédologique et le comptage des essences commerciales sur 450 ha de forêt environ. Ce travail préliminaire visait à

³ CTFT : Centre Technique Forestier Tropical

installer les parcelles d'étude sur des sols relativement homogènes et représentatifs des sols dominants dans le domaine aménagé par l'ONF en Guyane septentrionale, et dans des peuplements ayant une richesse suffisante en essences commerciales pour être représentatifs des peuplements exploités.



En 1984, 12 parcelles carrées de 9 ha (P1 à P12), orientées nord-sud / est-ouest selon la direction du nord magnétique de l'époque, ont été installées et réparties en 3 blocs géographiques de 4 parcelles. De 1986 à 1988, 3 parcelles sur les 4 de chaque bloc ont subi une intervention sylvicole, selon 3 niveaux de traitement d'intensité différente, la 4^{ème} parcelle restant à l'état de témoin [Gourlet-Fleury *et al.* 2004].

En 1990, 3 nouvelles parcelles de 9 ha (P13, P14 et P15) ont été rajoutées dans l'attente d'un nouveau traitement sylvicole. Aucun traitement n'ayant finalement été appliqué, il s'agit donc également de parcelles témoin. En 1992, une dernière parcelle de 25 ha (P16) a été installée pour les études concernant la structure spatiale, la phénologie ou la génétique. Au total, le dispositif sylvicole de Paracou comprend donc 16 parcelles expérimentales, d'une surface totale de 120 hectares et dispersées sur une emprise d'environ 400 hectares (figure 1-1 et figure 1-2).

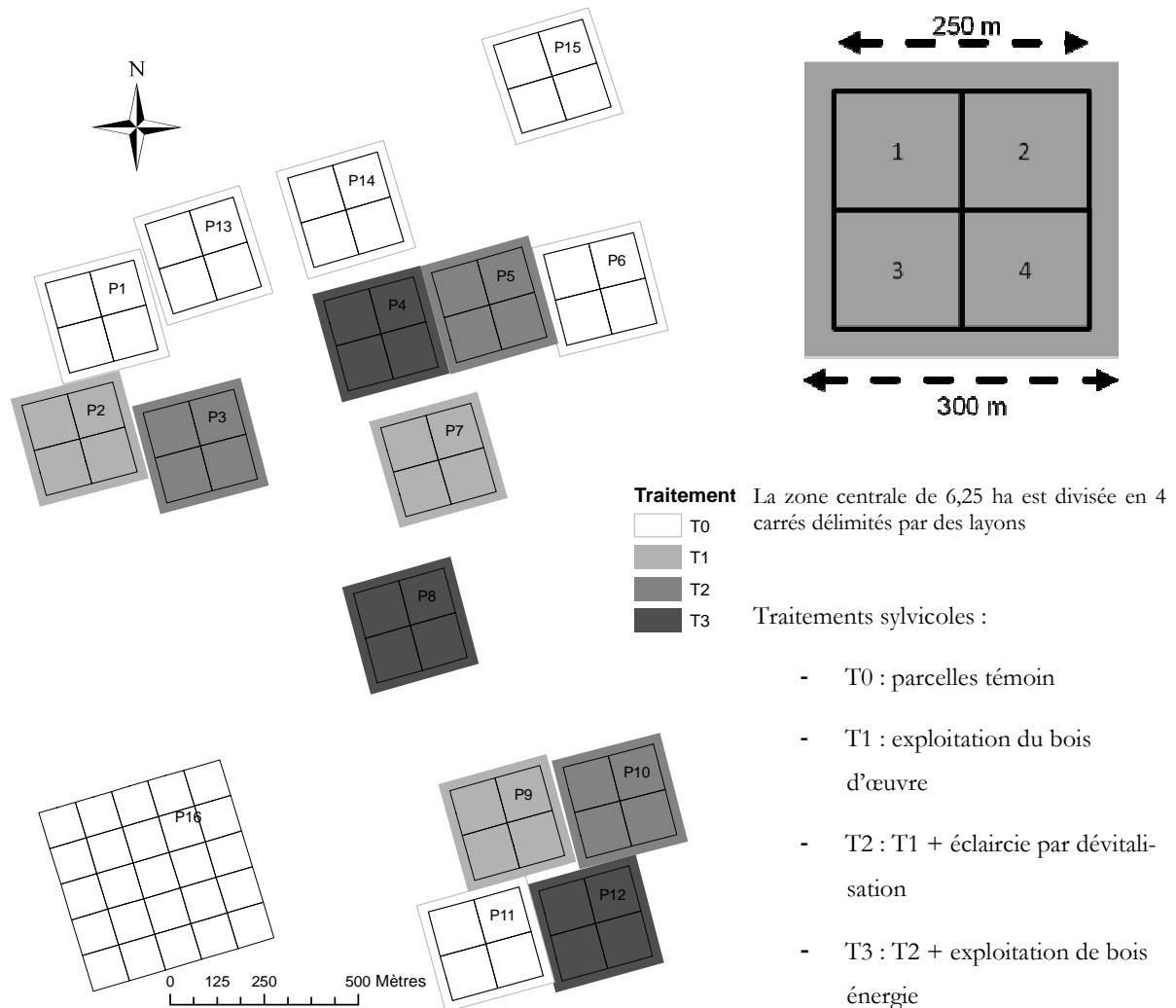


Figure 1-2 : Schéma du dispositif de Paracou et détail d'une parcelle.

Hormis la P16, les parcelles sont des carrés de 300 m de côté au sein desquels est individualisée une zone centrale de 250 m de côté, découpée en 4 « carrés » délimités par des layons⁴ (figure 1-2). Seule cette partie fait l'objet d'un suivi régulier, les 25 m restants de part et d'autre constituant la zone tampon (figure 1-2). Par la suite le terme de « parcelle » désignera donc exclusivement cette zone centrale de 6,25 hectares.

Les layons délimitant les parcelles et les carrés ont été positionnés avec des instruments de levé topographique simples (boussole, clinomètre, topofil). Lors du premier inventaire, tous les arbres

⁴ Petits chemins forestiers, généralement dégagés à la machette.

de diamètre (dbh⁵) supérieur ou égal à 10 cm ont été numérotés et positionnés au double décimètre, avec une précision de l'ordre du mètre. Au cours des inventaires ultérieurs, les arbres recrutés ont été positionnés « à l'œil » par rapport aux voisins ; les erreurs de positionnement peuvent alors atteindre plusieurs mètres.

En 1996, les layons périphériques des parcelles ont fait l'objet d'un nouveau levé par un géomètre expert. Il est apparu des petits écarts entre la forme théorique des parcelles et leur forme réelle, ce qui génère une petite imprécision supplémentaire sur les coordonnées des arbres.

La présente étude ne concerne en fait que les parcelles témoin. Les traitements sylvicoles, en modifiant profondément le milieu, la composition floristique (exploitation préférentielle de certaines espèces), la structure et la dynamique du peuplement, troublent en effet la compréhension du rôle du sol sur ces paramètres. La P16, quant à elle, a été écartée par manque d'informations pédologiques la concernant (voir plus loin le § 1.4.3). Les parcelles retenues sont donc : P1, P6, P11, P13, P14 et P15, ce qui représente une surface totale de 37,5 ha.

1.3. Contexte climatique

Le climat guyanais, de type équatorial humide, est relativement stable. Cette stabilité s'explique par la proximité de l'équateur et l'influence de la façade océanique. Les vents sont modérés et les cyclones absents de la région. Les températures sont stables tout au long de l'année, avec une moyenne de 26°C et des variations d'un mois à l'autre inférieures à 2°C. L'humidité atmosphérique est très élevée (80 à 90%).

En Guyane comme dans toute la zone intertropicale, la pluviométrie et ses variations constituent le facteur déterminant du climat [Aubréville 1938]. Ces variations sont liées aux déplacements saisonniers de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC), où se rencontrent les alizés nord-est et les alizés sud-est. En se déplaçant entre 3° de latitude sud et 15° de latitude nord, cet « équateur météorologique » détermine l'existence de quatre saisons :

- une petite saison des pluies de mi-novembre à fin janvier. La ZIC, initialement au nord, se déplace vers le sud et passe une première fois sur le département ;

⁵ Diameter at Breast Height : diamètre à hauteur de poitrine, soit 1,30 m.

- une petite saison sèche ou « petit été de mars » qui a lieu entre début février et mi-mars et pendant laquelle la ZIC atteint son niveau le plus au sud ;
- une grande saison des pluies, de fin mars à mi-juillet pendant laquelle la ZIC, repartant vers le nord, passe une seconde fois sur la Guyane ;
- une grande saison sèche de mi-juillet à mi-novembre lorsque la ZIC se positionne beaucoup plus au nord, vers les Antilles. Les mois les plus secs sont ainsi septembre et octobre avec souvent moins de 50 mm de pluie.

Les précipitations annuelles sont de l'ordre de 3000 mm par an mais varient fortement selon un gradient décroissant vers l'ouest et vers le sud. Ainsi, la région de Régina, Kaw et Cacao reçoit en général plus de 4000 mm par an tandis que celle de Saint-Laurent du Maroni ne recueille que 2000 mm par an. À Paracou, la pluviosité calculée est de 3041 mm (moyenne de 1977 à 2001 [Gourlet-Fleury *et al.* 2004]).

Ces moyennes masquent de fortes variations interannuelles. Les limites entre saisons peuvent varier facilement de plusieurs semaines. Certaines années, la petite saison sèche n'est même pas observée. La Guyane est en effet soumise aux alternances d'épisodes « El Niño » qui se traduisent par des années plus sèches et d'épisodes « La Niña » où, au contraire, les précipitations sont plus abondantes.

1.4. Contexte édaphique

1.4.1. Contexte géologique et géomorphologique

Le dispositif de Paracou est situé sur le socle précambrien du « bouclier des Guyanes », qui, dans le contexte du massif amazonien, contraste avec les roches sédimentaires tertiaires et quaternaires du bassin de l'Amazone. Dans le contexte guyanais, cela le rattache aux « terres hautes », couvrant 90% du territoire, par opposition aux « terres basses » de la bande côtière, géologiquement beaucoup plus récentes.

Plus précisément, le dispositif est situé sur les schistes de Bonidoro [Choubert 1974] (voir Carte 2 en Annexe A), intégrés par Milesi *et al.* [1995] dans la série sédimentaire détritique Armina, qui couvre une surface importante au nord de la Guyane (au nord du parallèle 5°). Le faciès local est constitué de schistes, traversés par des filons plus ou moins puissants de pegmatite. Ces roches ne

sont connues que par leurs saprolites⁶ : celle des schistes est le plus souvent rouge-violacé, de texture limono-sableuse, sans éléments grossiers, tandis que celle des pegmatites est plutôt blanche, de texture sablo-limoneuse, et riche en quartz grossiers, ou en plaquettes de muscovite (mica blanc). Ce même substrat géologique se retrouve également au niveau des dispositifs de recherche forestière de la piste de Saint-Élie, situés à une vingtaine de kilomètres plus à l'ouest, de l'autre côté du fleuve Sinnamary, et c'est aussi sur ce substrat que se trouve une part substantielle du domaine aménagé par l'ONF pour la production.

D'un point de vue géomorphologique, le dispositif de Paracou se trouve dans une zone au relief particulièrement peu marqué [Roullier 1997 ; Le Fol 2002], avec une altitude maximale à peine supérieure à 40 m, et un modelé constitué d'une mosaïque de petites collines de dénivelé compris entre 20 et 35 m. Ces collines sont délimitées par un réseau dense de petits cours d'eau et de criques⁷, qui vont se jeter dans le fleuve Sinnamary, à 3-4 km à l'ouest (figure 1-1, p. 18).

1.4.2. Caractéristiques générales des sols

Comme partout sur les Terres Hautes de Guyane, les conditions climatiques anciennes à actuelles ont favorisé une altération poussée de tous les minéraux primaires et déterminé la formation de sols ferrallitiques sur la grande majorité du dispositif [Gourlet-Fleury *et al.* 2004]. La plupart des horizons supérieurs ont ainsi les caractéristiques générales des vieilles couvertures ferrallitiques : de bonnes propriétés physiques (macro et microporosité importantes), dues à une structure microagrégée des constituants élémentaires (kaolinite, gibbsite, hématite, goéthite, quartz), et une fertilité chimique en revanche très limitée : faible capacité d'échange cationique (CEC : le plus souvent entre 2 et 4 méq / 100 g, d'après Freycon *et al.* [2003]), acidité marquée (pH compris entre 4 et 4,5), abondance de l'aluminium échangeable (environ 70% de la CEC), forte rétention du phosphore sur les oxydes de fer.

D'après Boulet *et al.* [1979b], les sols sur socle du nord de la Guyane sont relativement uniformes du point de vue de la fertilité chimique, faible partout, mais présentent en revanche des variations importantes de propriétés physiques, qui ont des impacts majeurs sur le drainage et l'alimentation en eau des arbres. Le facteur le plus discriminant est l'épaisseur des horizons supérieurs à structu-

⁶ Il s'agit des premiers stades d'altération de la roche mère, à volume constant.

⁷ De l'anglais « creek » : petite rivière dans le vocabulaire guyanais

re microagrégée et à drainage interne rapide, au dessus d'horizons d'altération à structure massive ou polyédrique, beaucoup moins perméables. Quand les horizons d'altération peu perméables apparaissent à faible profondeur (ordre de grandeur : moins de 80 cm), les épisodes pluvieux importants entraînent la formation de nappes perchées, qui s'évacuent par drainage latéral dans les horizons de surface et par ruissellement [Humbel 1978 ; Guehl 1984 ; Grimaldi et Boulet 1989 ; Grimaldi et Pedro 1996]. Quand s'ajoutent à de telles conditions de drainage interne des conditions topographiques défavorables à une évacuation rapide des nappes (bas de pente, sommet aplani), l'engorgement se prolonge et génère des conditions anoxiques, qui entraînent une décoloration progressive des horizons de surface, par solubilisation et évacuation du fer.

En règle générale, les horizons à structure microagrégée sont plus épais au sommet des unités de relief et plus minces au milieu des pentes, mais les valeurs maximale et minimale de ces épaisseurs peuvent varier fortement d'une unité de relief à une autre [Boulet *et al.* 1982]. Cette différenciation latérale, bien observée à Paracou, résulterait d'une reprise d'érosion dans les pentes, due à un abaissement accéléré du niveau de base des cours d'eau, causé par un léger soulèvement du socle [Boulet 1978 ; Boulet *et al.* 1979a].

Les phénomènes d'engorgement hydrique ont des intensités et des durées maximales dans les bas-fonds, au voisinage des cours d'eau. Lors de la mise en place du dispositif de Paracou, les parcelles ont été disposées de manière à éviter autant que possible ces zones de bas-fonds, mais la taille des parcelles ne le permettait pas complètement. Les bords des criques, larges de 5 à 40 m, sont caractérisés par la présence en toute saison d'une nappe perchée d'accompagnement qui confère un régime hydrique très particulier à ces milieux : pas d'assèchement sévère en saison sèche, comme cela peut se produire sur interfluve, et un engorgement fréquent, jusque près de la surface du sol, en saison des pluies. Salvado [2002] a étudié le régime de fluctuation de cette nappe d'accompagnement au cours d'une saison et a montré que l'évacuation des eaux de surface en période pluvieuse est assez rapide dans la quasi totalité des bas-fonds des parcelles d'étude : en cas de forte pluie, les nappes perchées gonflent vite jusqu'à la surface du sol, mais il ne leur faut guère plus d'un ou deux jours pour redescendre fortement après l'arrêt des pluies. Les bas-fonds susceptibles de rester noyés plusieurs jours d'affilée (voire plusieurs semaines) sont très rares dans les parcelles du dispositif, et absents dans les parcelles témoin concernées par le présent travail.

Il existe par ailleurs quelques différences de composition chimique entre les bas-fonds et le reste des parcelles, les interfluves. Les sols de bas-fonds ont une texture plus sableuse et contiennent

un peu moins de matière organique ; il en résulte une capacité d'échange cationique un peu plus faible. Le rapport C/N, le pH et le taux de saturation en bases de la CEC ne diffèrent pas entre les milieux [Baraloto 2001 ; Delme 2003]. La différence majeure tient au phosphore assimilable, presque deux fois plus abondant dans les sols de bas-fonds que dans ceux d'interfluve [Baraloto 2001 ; Delme 2003], ce qui est sans doute dû au fait qu'il n'y a pas d'oxydes de fer pour les adsorber.

Dans sa typologie des forêts inondables en Amazonie, Prance [1980] distingue 7 cas de figure. Les bas-fonds de Paracou se rattachent aux « forêts de basse altitude, inondées par des précipitations irrégulières, généralement en amont des rivières ». C'est une situation écologique très différente des forêts à inondation saisonnière du bassin amazonien, qui peuvent rester sous l'eau plusieurs mois de suite lors des crues des rivières de type varzea (eaux blanches, riches en limon et en nutriments) ou igapo (eaux plus ou moins noires, riches en matière organiques solubles et acides), et pour lesquelles il existe une littérature abondante.

1.4.3. Cartes des facteurs édaphiques sur le dispositif

Une première série de cartes pédologiques du dispositif de Paracou a été réalisée dans 5 parcelles (P1, P5, P6, P8, P11) par Barthès [1991a ; 1991b]. L'auteur a réalisé plusieurs cartes thématiques : drainage, hydromorphie, horizons sableux, pH, carbone. Ces travaux ne seront toutefois pas présentés ici car d'autres cartes plus précises ont été établies depuis, au moins pour les facteurs auxquels la végétation est la plus sensible (drainage, hydromorphie).

1.4.3.1. Carte des bas-fonds

A la fin des années 90, des études de relations sol-végétation suggèrent l'intérêt d'affiner la cartographie de Barthès des zones de bas-fonds [Collinet 1997 ; Barbe-Russier *et al.* 1998]. Une cartographie des bas-fonds de toutes les parcelles de Paracou est alors réalisée au cours de saisons sèches successives, dans le cadre d'exercices de terrain pour les étudiants de l'ENGREF encadrés par B. Ferry [Janet *et al.* 1999 ; Angelier *et al.* 2000 ; De Miguel *et al.* 2001].

Cette cartographie a été basée sur la profondeur de la nappe d'accompagnement du cours d'eau, en saison sèche, à une période (fin septembre) où ces nappes sont stables et proches de leur plus bas niveau. Trois seuils de profondeur de nappe ont été définis : 1 m, 0,60 m et 0,10 m. Les bas-fonds désignent les zones où une nappe se trouve à moins de 1 m de profondeur et comportent 3

sous-unités, définies par les 2 autres seuils. Les bas-fonds avec une nappe à moins de 10 cm sont toutefois rares sur le dispositif et absents des 6 parcelles témoin étudiées dans ce travail.

Des sondages à la tarière ont été réalisés à intervalles réguliers pour faire une mesure réelle de la profondeur de nappe. S'il s'avère, et c'est le cas général, que la nappe a un profil horizontal perpendiculairement à la direction du cours d'eau, il devient possible de faire un grand nombre de mesures avec précision et rapidité (sans creuser), à l'aide d'un clinomètre. La profondeur de nappe peut alors être estimée au pied de tous les arbres susceptibles d'être en limite d'unité à cartographier. Le tracé des limites s'obtient ensuite facilement grâce à la position des arbres, déjà connue (cf. § 1.2).

Pour des raisons de complémentarité avec la cartographie de l'hydromorphie de surface présentée au § 1.4.3.2 ci-dessous, l'unité de sol délimitée par les profondeurs de nappe de 1 m et de 0,6 m sera nommée **Hydr5** et l'unité de sol limitée par la profondeur de nappe de 0,6 m **Hydr6**. Le bas-fond en lui-même sera désigné indifféremment par **BF** ou **Hydr5-6**. La répartition des surfaces est donnée dans le tableau 1-1 ci-dessous :

Tableau 1-1 : Proportion des parcelles témoin occupées par les deux sous-unités des bas-fonds.

Parcelles	Hydr5	Hydr6	Bas-fond Hydr5-6
P1	6,5%	8,7%	15,2%
P6	9,7%	3,7%	13,4%
P11	2,5%	3,4%	5,9%
P13	8,6%	14,8%	23,4%
P14	3,7%	4,0%	7,7%
P15	3,0%	3,1%	6,1%
Moyenne	5,7%	6,3%	12,0%

Une parcelle, la P13, se distingue particulièrement par l'ampleur de ses bas-fonds. À l'inverse, P11 et P15 sont caractérisées par des bas-fonds couvrant une faible proportion de leur surface (voir carte 3 en Annexe A, p. 203).

La précision de la limite du bas-fond dépend de la précision du positionnement des arbres du dispositif qui ont permis de la cartographier. Elle est donc de l'ordre du mètre au minimum. Du fait de la méthode utilisée, la géométrie des unités est complexe : les limites passant entre les arbres, elles sont constituées d'un grand nombre de segments.

1.4.3.2. Carte de l'hydromorphie de surface

À partir d'une étude sur les liens précis entre le régime d'engorgement hydrique et la couleur des différents horizons [Cantet *et al.* 2003], Cantet [2004] a réalisé des cartes de l'hydromorphie de surface en se limitant aux interfluves des 6 parcelles témoin.

L'hydromorphie a été classée en 4 niveaux, déterminés par la couleur du sol à 20 cm de profondeur. Pour cela, environ 150 sondages ont été réalisés sur chacune des 6 parcelles, soit 900 échantillons. Leur couleur a été déterminée avec précision au code Munsell (teinte, saturation, clarté). Une table de correspondance a ensuite été établie entre les nombreuses couleurs possibles et le niveau d'hydromorphie. Elle a été élaborée de la manière suivante : (i) une AFC a été réalisée sur le tableau relevés x espèces, où les relevés sont constitués de tous les arbres situés à moins de 15 m des points de sondage, (ii) le premier axe de l'AFC étant apparu comme un axe d'engorgement, la coordonnée de chaque sondage sur cet axe a été interprétée comme un niveau d'engorgement, (iii) un niveau d'engorgement moyen a été calculé pour chaque couleur, à partir des valeurs prises par les échantillons de cette couleur, (iv) les couleurs proches (en teinte, saturation, clarté) et de niveau d'engorgement voisin ont été rassemblées en 4 groupes, équidistants le long du premier axe de l'AFC. La table de correspondance ainsi constituée a ensuite été utilisée pour affecter une classe d'engorgement à chaque relevé. La cartographie des différentes unités a alors pu être réalisée par interpolation manuelle sous SIG, en utilisant la topographie comme covariable.

Les quatre unités d'hydromorphie obtenues sont notées de **Hydr1** à **Hydr4** et sont complémentaires avec les deux unités de bas-fonds décrites précédemment **Hydr5** et **Hydr6** (carte 3 en Annexe A, p. 203). La figure 1-3 présente les proportions, en termes de surfaces, des différentes unités sur chacune des six parcelles.

Il apparaît clairement que la catégorie **Hydr4**, qui correspond à l'hydromorphie de surface la plus forte en dehors des bas-fonds, ne représente partout qu'un faible pourcentage de la surface. Les sols de cette catégorie se trouvent systématiquement dans les talwegs et ne se rencontrent jamais en situation de pente ou sur plateau (voir carte 3).

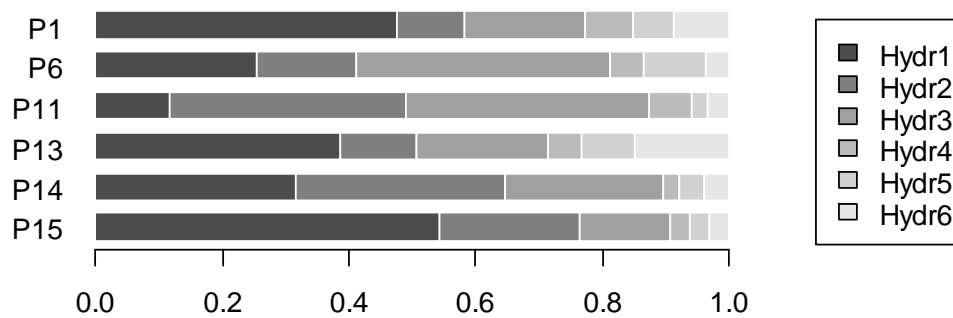


Figure 1-3 : Proportion des surfaces occupées par les différentes unités d'hydromorphie de surface en parcelles témoin.

Étant donné le grand nombre de points de sondage effectués, les limites des unités sont positionnées à environ 5 m près.

1.4.3.3. Carte du drainage

De façon à pouvoir mieux comparer les études écologiques à Paracou et sur la piste de Saint-Élie, V. Freycon (CIRAD-Forêt) a dirigé à partir de 2004 la cartographie des types de drainage sur les parcelles de Paracou, en utilisant une typologie mise au point sur la piste de Saint-Élie par Guillaume [1992], et mise en perspective écologique par Sabatier *et al.* [1997]. Cette cartographie est faite par prospection à la tarière et utilise la classification suivante :

- **DVD** pour **Deep Vertical Drainage**, le drainage vertical libre : le sol a une structure microagrégée sur au moins 1,2 m de profondeur ;
- **Alt** : apparition d'une **Allotérite**⁸ rouge limoneuse, mais humectée en période pluvieuse, à moins de 1,2 m de profondeur : le drainage est toujours vertical et profond mais ralenti au niveau de l'allotérite ;
- **SLD** pour **Superficial Lateral Drainage**, le drainage latéral superficiel : apparition, à moins de 1,2 m d'une allotérite limoneuse rouge « sèche au toucher ». La circulation de l'eau est latérale, au dessus de l'allotérite ;
- **UhS** pour **Uphill System**, le système hydromorphe amont : présence à moins de 1,2 m d'une allotérite rouge pâle. Cette couleur est due à la présence prolongée de nappes

⁸Type d'ensemble tacheté à taches claires (jaunes ou blanches) sur fond rouge [Ferry *et al.* 2003].

perchées en saison des pluies. Il s'agit de sols proches des **SLD** mais pour lesquels l'écoulement latéral est très lent du fait de leur situation sur pente faible ;

- **DhS** pour **Downhill System**, le système hydromorphe aval : présence d'un horizon tacheté à moins de 1,2 m de profondeur. Ces sols sont soumis aux battements d'une nappe permanente et se situent donc en bas de pente, non loin des cours d'eau ;
- **SH** pour **Sols Hydromorphes** : ces sols présentent des horizons gris hydromorphes déferruginisés. Ils se trouvent en fond de talweg et englobent les bas-fonds.

Soucémariadin [2004] a réalisé les premières cartes du drainage dans 2 parcelles. En 2005, le travail a été étendu aux 4 autres parcelles témoin et il est actuellement en cours d'achèvement sur le reste du dispositif.

Les six unités de sol décrites (**DVD**, **Alt**, **SLD**, **UhS**, **DhS** et **SH**) n'apparaissent pas sur toutes les parcelles. Les sols profonds à drainage vertical libre ne se trouvent au sommet que de quelques collines - les plus hautes - et ne couvrent qu'une faible proportion de la surface des parcelles. Les catégories **DVD** et **Alt**, qui représentent les meilleurs drainages à Paracou, ont donc été rassemblées. De la même manière, les unités **SLD** et **UhS**, pédologiquement proches, qui représentent les drainages médiocres des sols sur pente et sur plateau, dominants à Paracou, ont également été rassemblées.

Une cartographie simplifiée à quatre unités (**DVD-Alt**, **SLD-UhS**, **DhS** et **SH**) est ainsi obtenue. Les proportions respectives de ces unités sont présentées dans la figure 1-4.

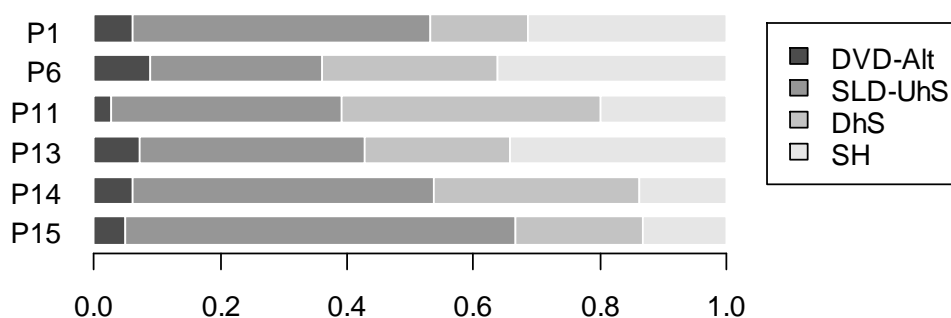


Figure 1-4 : Proportion des surfaces occupées par les différents types de drainage sur les 6 parcelles témoin.

Les catégories de drainage montrent une organisation nettement liée à la topographie des parcelles (voir carte 4 en Annexe A, p. 204).

Comme pour l'hydromorphie de surface, les limites des unités de drainage ont été positionnées par interpolation à partir d'un réseau de points de sondage. La précision est là aussi de 5 m environ. C'est en tout cas celle qui était recherchée lors de ce travail.

1.4.3.4. Carte de la topographie

En première approximation, la topographie est un bon indicateur du régime hydrique des sols [Daws *et al.* 2002]. La cartographie de la topographie, beaucoup plus simple à mettre en place que les précédentes, pourrait ainsi constituer une description des sols efficace et rapide. Elle a donc été utilisée et testée, au même titre que les autres.

Toutes les parcelles de Paracou ont fait l'objet de levés topographiques. Les courbes de niveau en résultant sont espacées tous les 2,5 m. Chaque courbe est caractérisée par son altitude relative par rapport au point le plus bas de la parcelle. Les courbes de niveau ont permis de réaliser un découpage « à l'œil » de chaque parcelle en trois unités :

- Le **Plateau** correspondant aux altitudes relatives les plus fortes et de pente faible à nulle ;
- Le bas de pente (**BasPente**) qui correspond aux zones d'altitude faible (en général inférieure à 10 m) et de pente faible à nulle ;
- La **Pente** qui correspond au reste de la parcelle.

Ce travail a été réalisé sous SIG (voir carte 5 en Annexe A, p. 205). La répartition des surfaces par unité topographique est présentée dans la figure 1-5 ci-après. La P13 se distingue des autres par la grande surface occupée par le bas de pente, ce qui l'oppose en particulier à la P11.

Avec cette cartographie, les variations topographiques sont simplifiées à l'extrême. Le tracé des limites sous SIG implique que, par croisement, tout individu peut être attribué sans équivoque à une seule unité topographique. La précision de ces limites est cependant difficile à définir, ces dernières ayant été positionnées « à la main ».

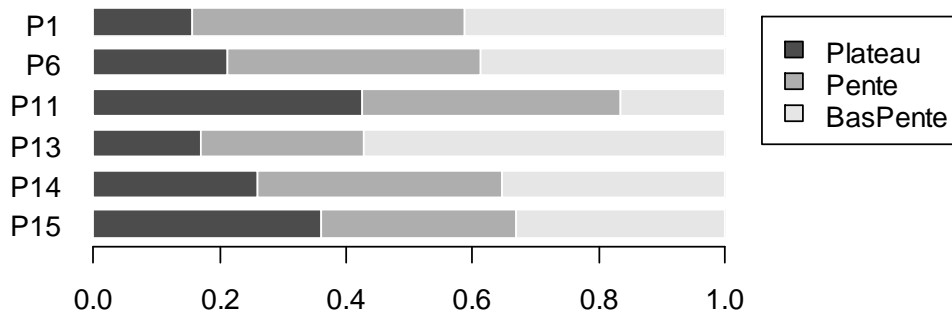


Figure 1-5 : Proportions, en surface, des trois classes de topographie, pour les 6 parcelles témoin.

1.4.3.5. Synthèse

La figure 1-6 présente les surfaces moyennes occupées par les différentes unités édaphiques cartographiées sur les 6 parcelles d'étude. Elle est reprise sur une feuille A3 dépliant à la fin du document (Annexe E, p. 241).

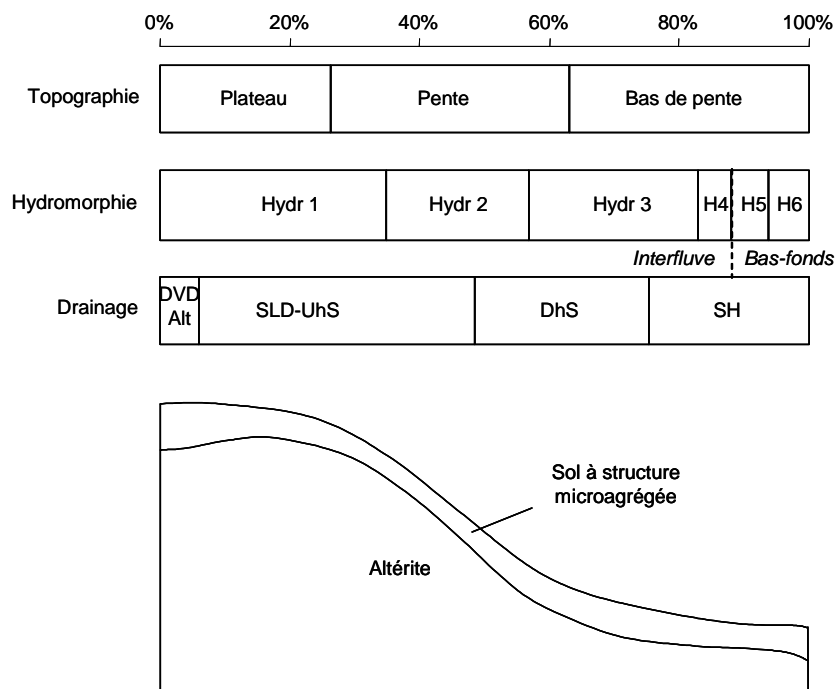


Figure 1-6 : Proportion moyenne, en surface, des différentes unités de sol cartographiées sur les 6 parcelles témoin de Paracou et correspondance avec la coupe schématique d'une colline.

La position topographique étant une variable structurante assez forte pour toutes ces variables édaphiques, la figure 1-6 permet d'établir à l'œil des correspondances approximatives entre les unités de drainage, d'hydromorphie et de topographie.

La précision des limites de sol diffère selon la cartographie considérée. Elle est au minimum du mètre dans le cas des bas-fonds. Cet aspect est un point particulièrement important pour tous les calculs incluant la surface des différentes unités retenues. Ainsi, il va de soi que plus les unités cartographiées sont petites, complexes ou (et) allongées, plus le rapport longueur / surface augmente et, par conséquent, plus l'erreur commise dans le calcul de la surface est importante. C'est typiquement le cas des bas-fonds, unités très allongées et géométriquement complexes. Dans la suite du document, il faudra donc garder en mémoire ce problème d'imprécision des surfaces.

1.5. Mesures des arbres

Des inventaires annuels complets du dispositif sont réalisés depuis 1984. Les mesures sont effectuées en saison sèche, généralement de septembre à décembre. À chaque inventaire, les individus qui atteignent 10 cm dbh sont inventoriés. Ce sont les « recrutés » et leur effectif constitue le « recrutement annuel ». Le positionnement d'un nouvel individu est effectué « à l'œil », relativement aux individus environnants. Pour les individus morts, le type de mortalité apparent est noté, la mort naturelle pouvant appartenir à 3 catégories : mort sur pied, chablis primaire, chablis secondaire. Depuis 1995, les inventaires complets ne sont plus effectués qu'une année sur deux, les années impaires. Les années paires, jusqu'en 2002, des inventaires partiels ont eu lieu au cours desquels seuls la mortalité et le recrutement ont été notés. L'année 1996 fait exception puisqu'aucun recruté n'a été inventorié. Ces inventaires ont ensuite été abandonnés car ils sous-estimaient fortement les effectifs réels (figure 1-7, p. 33). La parcelle 16 est à part puisqu'elle n'est inventoriée que tous les 5 ans depuis son installation.

1.5.1. Précisions des mesures

Favrillon [1995] a proposé une critique complète des problèmes de précision de mesure rencontrés à Paracou. Les principaux points en sont repris ici.

La circonférence des arbres est mesurée à 1,30 m de hauteur en général ou, le cas échéant, au-dessus des contreforts ou d'un gros défaut. La remontée de la mesure touche préférentiellement les plus gros individus. Les valeurs ne sont donc pas toutes comparables entre elles. La hauteur de mesure est matérialisée sur l'arbre par un trait de peinture et la mesure se fait à l'aide d'un ruban souple, précis à 0,5 cm près. L'erreur de calcul sur un accroissement peut donc atteindre 1 cm, ce qui représente une incertitude absolue très forte si l'on considère que l'accroissement annuel moyen sur la circonférence est de l'ordre de 0,4 cm en parcelles témoin (accroissement

moyen sur la période 1991 à 2003). De plus, plusieurs effets et erreurs peuvent encore diminuer cette précision ou (et) induire un biais :

- Le trait de peinture, parfois effacé, est plus large que le ruban, ce qui peut conduire à un mauvais positionnement de ce dernier ;
- un arbre mal conformé (« pas rond ») est, mécaniquement, mesuré avec une précision moindre, de l'ordre du centimètre au moins ;
- les arbres dont la hauteur de mesure est inaccessible sont mesurés au relascope de Bitterlich avec une précision de 5 à 10 cm ;
- Ledoux (cité par Favrichon [1995]) note une tendance des opérateurs de terrain à arrondir la mesure au centimètre plutôt qu'au demi-centimètre, induisant ainsi un biais ;
- la mesure des circonférences est normalement réalisée en saison sèche. Comme la période d'inventaire s'étale en fait sur plusieurs mois (de septembre à décembre en principe), les conditions climatiques, en particulier l'hygrométrie, ne sont pas forcément stables d'un inventaire à l'autre. Ainsi, le taux de saturation en eau de l'écorce peut varier entre relevés successifs, ce qui peut avoir un effet notable sur la mesure [Prévost et Puig 1981] ;
- La durée des inventaires a aussi pour effet de décaler dans le temps la mesure des individus. La périodicité de un an (ou deux, après 1995) n'est ainsi pas toujours respectée.

Il faut ajouter que, sur les parcelles P13, P14 et P15, les plus gros individus dont la hauteur de mesure était inaccessible n'ont fait l'objet d'une estimation du diamètre qu'à partir de 2003. Or, il s'agit forcément d'individus structurants pour le peuplement et représentant une part importante de la surface terrière locale. Par conséquent, il n'est pas possible de calculer des accroissements diamétriques pour ces individus et, plus généralement, pour tous les arbres ayant fait l'objet de remontées, parfois successives, de la hauteur de mesure.

Selon Favrichon [1995], il faut environ 77 individus pour calculer un accroissement moyen en parcelles témoin avec une erreur relative de 25%. Pour une espèce donnée, cet effectif représente plus de 2 individus par hectare en moyenne (surface totale des 6 parcelles témoin : 37,5 ha). Un tel calcul n'est donc possible (ou plutôt précis) que pour les espèces les plus communes.

1.5.2. Mortalité et recrutement

La détection des individus recrutés et des individus morts pose également un certain nombre de problèmes. La détermination des morts sur pied exige une observation fine de chaque individu et notamment de son houppier. Des individus morts peuvent ainsi échapper à la vigilance des opérateurs de terrain ou, inversement, un individu noté mort peut finalement ne pas l'être. Ceci explique sans doute en partie les variations présentées en figure 1-7.

La mortalité par chablis peut également prêter à confusion, notamment lors de la détermination du type de chablis. Le chablis primaire est l'arbre qui tombe en premier et entraîne un certain nombre d'autres, les chablis secondaires. Dans un enchevêtrement de troncs à terre, il n'est pas toujours aisé de pointer celui qui est tombé en premier et a entraîné les autres.

Les individus recrutés posent un autre problème, plus délicat encore. La détection d'un nouvel individu (atteignant 10 cm dbh) est soumise à l'appréciation et à la vigilance de l'opérateur. Les individus qui échappent à l'attention des prospecteurs ne seront comptabilisés au mieux qu'à l'inventaire suivant, à la condition qu'ils aient survécu jusque là.

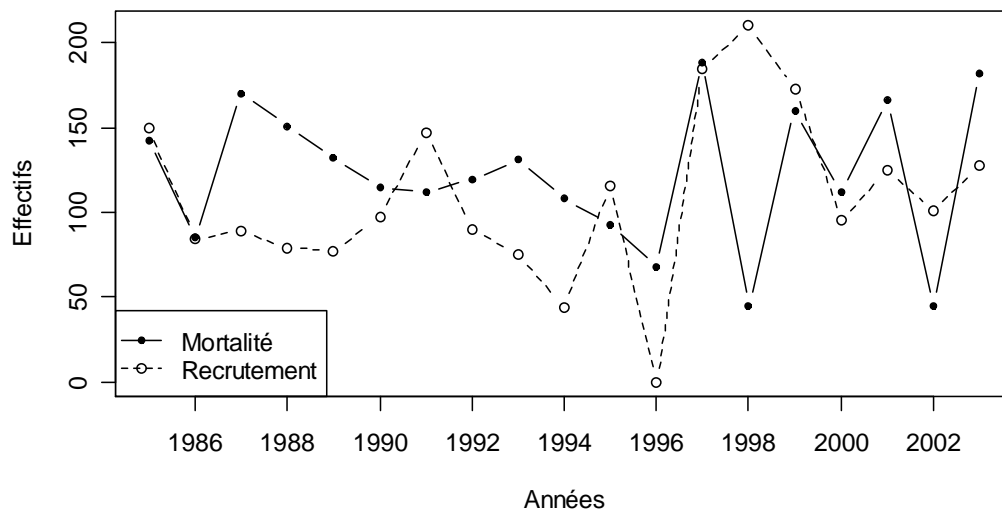


Figure 1-7 : Évolution de la mortalité et du recrutement depuis 1985 en parcelles 1, 6 et 11 de Paracou.

Les données annuelles concernant la mortalité et le recrutement ne sont donc pas utilisables directement. Comme pour l'accroissement, elles devront être moyennées sur plusieurs années afin de lisser les irrégularités. Dans le cas du recrutement, l'irrégularité des données sur la période 1992-1999 montre qu'aucune valeur annuelle n'est fiable.

1.6. Identifications botaniques

1.6.1. Une identification par étapes

De la mise en place du dispositif à 1992, seul un petit nombre d'Espèces ou de Groupes d'Espèces [EGE, Gourlet-Fleury 1997] ont été identifiés : 58 EGE ayant un intérêt commercial, et 6 autres EGE regroupant le reste du peuplement, dont une EGE « divers ». À chaque EGE correspond un code-essence. Par exemple, le code 103 correspond à la seule espèce *Dicorynia guianensis* tandis que le code 501 regroupe toutes les espèces de palmiers.

Favrichon [1994 ; 1995] a entrepris un important travail d'identification botanique, centré sur 6 parcelles, dont les trois témoins P1, P6 et P11. Ce travail a ensuite été étendu aux autres parcelles par les équipes de terrain. Il a ainsi abouti à une liste de 200 codes-essence correspondant en principe à des espèces bien identifiées, ou à des taxons regroupant plusieurs espèces d'un même genre, et supposées « écologiquement proches ». Il distingue, par exemple, trois taxons pour *Tovomita* spp., genre qui compte sans doute plus de trente espèces en Guyane (dont une grande partie non décrites). Cependant, le fait que ce travail ait été basé sur des échantillons stériles n'a pas permis d'identifier à l'espèce tous les individus. Favrichon a donc conservé un certain nombre de codes-essence rassemblant des groupes d'espèces de genres, voire de familles, différents. En 2003, Baraloto (comm. pers.) estimait ainsi que seuls une soixantaine de codes-essence correspondaient effectivement à des espèces correctement identifiées.

Gourlet-Fleury *et al.* [2004] ont évalué la qualité des codes-essence de Paracou en se référant à un inventaire botanique précis de Molino et Sabatier [2001], portant sur quelques 17000 tiges de plus de 2 cm dbh, réalisé sur dix transects de 20 m par 250 m traversant les parcelles (témoins et traitées). Dans le cas du genre *Tovomita*, cité plus haut, Molino et Sabatier [2001], sur une surface bien inférieure (5 ha) à celle de Favrichon, ont identifié 6 espèces. Plus généralement, pour un même code-essence, ils ont trouvé jusqu'à 33 espèces distinctes (code 401). Leur travail montre aussi que le nom associé par Favrichon à un code particulier ne correspond pas toujours aux espèces qui s'y trouvent. Ainsi, le code 703 « *Sloanea cf. guianensis* », qui devrait correspondre à des individus de la famille des Elaeocarpaceae, est en fait composé majoritairement par l'espèce *Pogonophora schomburgkiana*, une Euphorbiaceae. Ici l'erreur est imputable au travail sur des échantillons stériles. La confusion entre les deux espèces est effectivement fréquente à partir de la feuille [Ribeiro *et al.* 1999, p. 258], tandis qu'elle est impossible à partir du fruit.

Non seulement un code-essence regroupe souvent plusieurs espèces mais il n'est pas rare qu'une même espèce se retrouve sous plusieurs codes-essence (tableau 1-2, p. 36). La deuxième espèce qui se retrouve dans le code 703, cité plus haut, est *Licania alba*, une Chrysobalanaceae qui possède un code propre, 701, mais que l'on retrouve également en effectifs importants dans les codes 401 ou 705. Or, cette espèce est *a priori* une de celles dont les effectifs à Paracou sont susceptibles d'être les plus importants (Sabatier, comm. pers.). Il y a là un défaut majeur du dispositif qui ne permet pas même de distinguer toutes les espèces les plus communes.

1.6.2. À la recherche d'espèces abondantes

La présente étude exigeait au minimum que soient correctement identifiées les espèces les plus communes. Pour cela, un important travail d'identification a été réalisé en 2004-2005.

Sur la base des informations disponibles [Gourlet-Fleury *et al.* 2004], un petit nombre d'espèces potentiellement communes à Paracou ont été sélectionnées et l'ensemble des individus appartenant aux codes-essence susceptibles de contenir ces espèces ont été visités. Dans la mesure du possible, chaque tige a été identifiée à l'espèce, généralement à partir de critères stériles (architecture du houppier, ramification, feuille, écorce, aspect du tronc) et parfois à partir d'échantillons fertiles (fleurs, fruits) quand ils étaient disponibles. La nomenclature retenue suit celle de Boggan *et al.* [1997]. Les espèces initialement choisies pour ce travail étaient *Eschweilera sagotiana*, *Lecythis persistens* et *Licania alba*, auxquelles ont été ajoutées *Symphonia globulifera* et *Symphonia sp1* qui constituent un cas à part qui sera développé plus loin (§ 1.6.3). Les genres *Eschweilera* et *Licania* font partie des dix genres les plus communs en forêt amazonienne [ter Steege *et al.* 2006].

La phase de terrain a permis d'observer 7200 individus parmi lesquels 6550 ont pu être déterminés à l'espèce. En plus des 5 espèces initialement ciblées, plus de 20 autres ont pu être identifiées.

Concernant le genre *Licania*, des problèmes d'identification ont été rencontrés dans deux cas. Dans le premier cas, une partie des individus identifiés comme *Licania heteromorpha* peuvent en fait appartenir à l'espèce *Licania latistipula*. Cette dernière est cependant largement minoritaire d'après les inventaires effectués par J.-F. Molino (comm. pers.) : un seul individu identifié sur 40. Le deuxième cas concerne les individus rassemblés sous le nom de *Licania micrantha*. Il n'a pas été possible de distinguer *Licania densiflora* de *Licania micrantha* sur la seule base de critères morphologiques et d'échantillons stériles. Des différences d'aspect du tronc ont cependant été notées mais elles ne pouvaient être rattachées sans ambiguïté à une espèce ou à l'autre. Par ailleurs, les distinc-

tions proposées par les flores et la comparaison avec les échantillons de l'herbier de Cayenne n'ont pas permis de séparer clairement les deux espèces. Sur les conseils de D. Sabatier, elles ont donc plutôt été rassemblées sous le nom de *L. micrantha* que sous celui *L. densiflora* choisi par J.-F. Molino.

Tableau 1-2 : Effectifs des espèces identifiées, répartis dans les principaux codes-essence auxquels ils appartiennent.

Espèces	Codes-essence												
	401	403	404	607	608	701	703	704	705	706	709	710	712
<i>Couepia bracteosa</i>	18					3		17	16	2			2
<i>Couepia caryophylloides</i>	1					1							12
<i>Couepia guianensis</i>	2							1					
<i>Eschweilera coriacea</i>		112	2										
<i>Eschweilera decolorans</i>		95	5										
<i>Eschweilera sagotiana</i>		1378	53										
<i>Hirtella bicornis</i>	2										1		
<i>Hirtella glandulosa</i>	10												2
<i>Humiriastrum subcretum</i>	1								22				
<i>Lecythis persistens</i>		265	1218	1		1							
<i>Licania alba</i>	338		1			161	1	4	541			1	
<i>Licania canescens</i>	119					33			2		6	17	
<i>Licania heteromorpha</i>	5					1		565					
<i>Licania laxiflora</i>	25					4		1			1		
<i>Licania licaniiflora</i>	4					3			1	2	6		6
<i>Licania membranacea</i>	24					227		1	3	1	75		
<i>Licania micrantha</i>	11		1			103			4	30	17		
<i>Licania ovalifolia</i>	20					41				17	5	1	
<i>Licania parvifructa</i>	5					2							
<i>Licania sprucei</i>	67					1			1				
<i>Poraqueiba guianensis</i>	92					1					2		
<i>Symphonia globulifera</i>				83									
<i>Symphonia sp1</i>				415	4		1						

Ce travail d'identification a permis de lever de nouvelles sources d'erreur. Il est ainsi apparu qu'un même code pouvait être attribué à deux espèces différentes selon la parcelle. L'explication de ce phénomène réside sans doute dans le fait que, d'une parcelle à l'autre, les identifications n'ont pas été réalisées par les mêmes observateurs. Les déterminations botaniques ont également permis de confirmer l'important mélange existant entre espèces et codes-essence. Le tableau 1-2 ci-dessus en donne une bonne idée.

1.6.3. Le cas de *Symphonia*

Symphonia globulifera Linnaeus f. (Clusiaceae) est une espèce tropicale à structure agrégative [Degen *et al.* 2001], présente en Amérique du Sud et en Afrique de l'Ouest [Dick *et al.* 2003], et fréquente sur sol hydromorphe, comme en atteste son nom vernaculaire : « Manil marécage ». Depuis une dizaine d'années, les botanistes (D. Sabatier, IRD, comm. pers.) distinguent deux morphotaxons, qui semblent avoir des préférences écologiques différentes. Cette distinction n'est pas nouvelle : Bena [1960] parlait déjà de l'existence d'une « variété » de terrain sain. Cette variété est désignée sous le nom de *Symphonia sp1*, puisque non encore décrite, tandis que le nom de *Symphonia globulifera* est associé au taxon typique des milieux humides. Morphologiquement, *Symphonia sp1* se distingue de *Symphonia globulifera* par ses fleurs et ses fruits nettement plus petits et par son écorce plus fine. Il y a également un décalage de floraison et de fructification, *Symphonia globulifera* commençant à fleurir un peu plus tôt. Toutefois, ce décalage dans le temps n'est *a priori* pas suffisant pour que des flux de pollen croisés ne puissent pas avoir lieu.

Deux études de génétique récentes ont testé l'hypothèse selon laquelle il s'agirait de 2 espèces distinctes, mais sans succès. Selon Degen *et al.* [2004], qui ont travaillé sur les individus de Paracou, la fréquence allélique de trois marqueurs microsatellites ne varie pas significativement entre les deux « écotypes ». Dick *et al.* [2003] se sont quant à eux intéressés à la phylogéographie de *Symphonia globulifera* et ont, entre autres, utilisé des données provenant de Paracou. Il faut toutefois signaler que les marqueurs nucléotidiques utilisés par Dick *et al.* [2003] ne permettent pas non plus de distinguer des espèces proches, et pourtant bien différentes, du genre *Inga*. La double hélice de Watson et Crick [1953] n'a donc pas permis ici de lever les ambiguïtés existant entre les deux espèces supposées.

Quoi qu'il en soit, les *Symphonia* de Paracou ont été différenciés sur la base des critères morphologiques évoqués plus haut (taille des fruits, taille des fleurs, aspect de l'écorce), et ces 2 populations seront traitées comme si elles appartenaient à des espèces différentes. Le présent travail montrera par la suite qu'il y a des arguments écologiques forts pour soutenir la thèse de 2 espèces distinctes. Ainsi, 422 individus de *Symphonia sp1* et 83 de *Symphonia globulifera* ont pu être identifiés sur les 6 parcelles témoin de Paracou (voir aussi tableau 1-2). Il est d'ailleurs ressorti de ce travail que la distinction entre les deux taxons est très nette, les critères morphologiques se séparant en deux ensembles bien distincts.

1.6.4. Bilan

En considérant qu'il y avait une soixantaine de codes-essence correspondant effectivement à des espèces, le travail d'identification entrepris lors de la présente étude a permis de faire passer le taux de détermination à l'espèce de 34% à 66%⁹ en nombre de tiges. Comme prévu, les trois espèces supposées abondantes le sont effectivement et représentent les 2^{èmes}, 3^{èmes} et 4^{èmes} espèces les plus communes en parcelles témoin de Paracou¹⁰. De plus, parmi les autres espèces déterminées à cette occasion, une dizaine font partie des espèces possédant plus de 2 individus à l'hectare (tableau 1-3), ce qui en fait également des espèces « communes » dans un contexte de forêt tropicale diversifiée.

En 2003, la base de données de Paracou recensait 27.206 individus dont 23.450 vivants pour les 6 parcelles témoin. En considérant uniquement le peuplement vivant, les familles dominantes sont dans l'ordre les Lecythidaceae (15,6%), les Caesalpiniaceae (13,7%) et les Chrysobalanaceae (11,3%). Viennent ensuite les Clusiaceae (5,9%), les Euphorbiaceae (5,5%) et les Sapotaceae (5,5%). La forêt de Paracou fait donc partie du faciès à Caesalpiniaceae (décrit par Sabatier et Prévost [1990], en opposition au faciès à Burseraceae).

Il reste encore un nombre important de tiges non identifiées au niveau de l'espèce et même souvent du genre. La famille est parfois également difficile à préciser. Il y a ainsi 7444 tiges dans la base de données pour lesquelles ni l'espèce ni le genre ne sont connus et 4664 d'entre elles pour lesquelles la famille ne l'est pas non plus. Elles sont cependant réparties dans différents codes-essence. Dans la suite du travail et sauf mention contraire, le terme EGE s'appliquera soit à des espèces en tant que telles, soit à des groupes d'espèces du même genre. Dans ce cadre, une EGE particulière est rajoutée et rassemble les 7444 tiges au niveau taxonomique incertain. Ce groupe représente 32% des tiges de la base de données et 22% des tiges du peuplement vivant en 2003.

⁹ Un même travail d'identification a été poursuivi sur les 9 parcelles traitées de Paracou, permettant de passer à un taux global d'identification à l'espèce de 60%.

¹⁰ Ce résultat est également vrai pour les parcelles traitées, donc pour l'ensemble du dispositif, avec, cependant, un ordre légèrement modifié.

Tableau 1-3 : Classement des principales espèces (+ de 2 ind. / ha) par effectifs décroissants, sur les 6 parcelles témoin de Paracou.
L'astérisque* désigne les principales espèces identifiées en 2004-2005.

Espèces	Effectif	Espèce	Effectif
<i>Eperua falcata</i>	1491	<i>Qualea rosea</i>	206
<i>Lecythis persistens</i> *	1486	<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>	201
<i>Eschweilera sagotiana</i> *	1431	<i>Moronobea coccinea</i>	190
<i>Licania alba</i> *	1051	<i>Licania canescens</i> *	177
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	757	<i>Licania micrantha</i> *	166
<i>Oxandra asbeckii</i>	679	<i>Catostemma fragrans</i>	158
<i>Licania heteromorpha</i> *	572	<i>Oenocarpus bacaba</i>	118
<i>Bocoa prouacensis</i>	514	<i>Eschweilera coriacea</i> *	114
<i>Symphonia sp1</i> *	422	<i>Goupia glabra</i>	106
<i>Eperua grandiflora</i>	395	<i>Eschweilera decolorans</i> *	100
<i>Vouacapoua americana</i>	367	<i>Poraqueiba guianensis</i> *	96
<i>Licania membranacea</i> *	331	<i>Conceveiba guianensis</i> *	94
<i>Jessenia bataua</i>	329	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	92
<i>Pradosia cochlearia</i>	299	<i>Pterocarpus officinalis</i>	89
<i>Iryanthera hostmanni</i>	252	<i>Dendrobangia boliviana</i>	87
<i>Iryanthera sagotiana</i>	231	<i>Hevea guianensis</i>	86
<i>Carapa procera</i>	224	<i>Licania ovalifolia</i> *	84
<i>Dicorynia guianensis</i>	222	<i>Symphonia globulifera</i> *	83
<i>Recordoxylon speciosum</i>	220	<i>Sextonia rubra</i>	83
<i>Simaba cedron</i>	217	<i>Swartzia polyphylla</i>	78

Les notations utilisées pour les EGE dans la suite de ce travail seront les trois premières lettres du genre, suivies des trois premières lettres de l'espèce s'il y a lieu. Ainsi « Esc » désignera un ensemble d'espèces indéterminées du genre *Eschweilera* (Lecythidaceae) tandis que « Escdec » désignera l'espèce *Eschweilera decolorans*. L'EGE des espèces non déterminées est simplement notée d'un tiret : « - ».

Même si ce n'était pas précisément le but initial, le travail d'identification a donc permis un saut qualitatif et quantitatif important pour la base de données de Paracou. Cependant, la détermination à l'espèce de tous les individus est loin d'être complète. Si 34% des individus vivants ne sont pas identifiés au niveau de l'espèce (tableau 1-4), cela ne signifie pas pour autant que l'effort nécessaire pour y parvenir soit comparable à celui réalisé. En effet, les identifications réalisées représentent un nombre de tiges important mais un nombre d'espèces limité.

Tableau 1-4 : Bilan des identifications selon le statut des arbres, vivants ou morts, en 2003.

Nombre d'individus(%)	Arbres Vivants en 2003	Arbres Morts en 2003
Identifiés à l'espèce	15453 (66 %)	1100 (29 %)
Identifiés au genre	2866 (12 %)	343 (9 %)
Autres	5131 (22 %)	2313 (62 %)
Somme	23450 (100 %)	3756 (100 %)

En incluant également les identifications de Molino [Gourlet-Fleury *et al.* 2004] sur une petite partie des parcelles témoin, le nombre d'espèces identifiées est de 202 (pour 27.206 individus) sur un total de 258 EGE. Une grande partie de ces espèces n'est représentée que par un faible nombre d'individus et n'a pas toujours fait l'objet d'une recherche systématique sur l'ensemble des parcelles.

Le taux de détermination à l'espèce a progressé à Paracou. Pour s'en convaincre, il suffit de comparer le pourcentage de détermination à l'espèce entre individus vivants en 2003 et individus morts (tableau 1-4). Il est passé de 29 % à 66 %. Cette comparaison soulève un autre point essentiel concernant les arbres morts. Dans 71 % des cas, les individus morts ne sont identifiés au mieux qu'au genre. Il y a là un problème majeur qui contraint fortement l'utilisation de ces données. Tout arbre qui meurt sans avoir été identifié est une donnée perdue ou presque, du moins pour toute étude intégrant le niveau de l'espèce. C'est le cas du présent travail.

Chapitre 2

***- Effets du sol sur la répartition spatiale des
espèces -***

2.1.	Introduction	43
2.2.	Synthèse des connaissances actuelles	44
2.2.1.	Influence du sol : principaux facteurs	45
2.2.2.	Échelles de travail	48
2.3.	Gradient floristique induit par le milieu	50
2.3.1.	Principe	50
2.3.2.	Matériel et Méthodes	50
2.3.3.	Résultat	51
2.3.4.	Conclusion	53
2.4.	Affinités édaphiques des espèces	53
2.4.1.	Problématique	53
2.4.1.1.	Structure spatiale propre aux espèces	55
2.4.1.2.	Structure spatiale du milieu	55
2.4.1.3.	Séparer les deux effets	55
2.4.2.	Matériel et Méthode	57
2.4.2.1.	Test des translations toroïdales	57
2.4.2.2.	Données utilisées	61
2.4.2.3.	Analyse de sensibilité du test	62
2.4.2.4.	Effectif minimum	66
2.4.3.	Résultats généraux	66
2.4.3.1.	Sensibilité du test	66
2.4.3.2.	Bilan des tests effectués	67
2.5.	Regroupement des espèces selon leurs affinités au sol	68
2.5.1.	Matériel et méthode	69
2.5.2.	Résultats	70
2.5.2.1.	Constitution des groupes	70
2.5.2.2.	Interprétation des groupes	73
2.5.2.3.	Caractérisation complémentaire des groupes	75
2.6.	Discussion : Peut-on généraliser les résultats obtenus ?	77
2.6.1.	Problèmes spécifiques liés à la carte de l'hydromorphie de surface	77
2.6.2.	Lien entre héliophilie et tolérance à l'engorgement	77
2.6.3.	Comparaison avec les résultats de la littérature	78
2.6.3.1.	Comparaison des méthodes et des résultats à Paracou	79
2.6.3.2.	Comparaison de l'écologie des espèces, à Saint-Élie et en Amazonie	81
2.6.4.	Lien avec les théories de la diversité	85
2.7.	Conclusions	87

Chapitre 2 - Effets du sol sur la répartition spatiale des espèces

2.1. Introduction

Parmi les nombreuses espèces que recèle la forêt tropicale guyanaise, certaines sont connues pour être typiques de milieux particuliers comme les bords de crique ou les bas-fonds. Le nom vernaculaire donne parfois une idée de l'habitat : Cacao-rivière (*Pachira aquatica*), Wapa-rivière (*Eperua rubiginosa*), Manil-marécage (*Symphonia globulifera*) ou Manil-montagne (*Moronobea coccinea*). L'information est cependant très partielle. La base « Aublet2 » de l'IRD, constituée à partir des échantillons déposés à l'herbier de Guyane (<http://www.cayenne.ird.fr/aublet2/>), fournit la liste des espèces rencontrées dans des « habitats » définis selon la nomenclature de la classification CORINE biotopes. La base fournit également, par espèce, la liste des habitats dans lesquels celle-ci a été rencontrée. La précision de ces listes est liée, entre autres, au taux d'échantillonnage de chaque habitat et à la bonne caractérisation de ce dernier par le collecteur de l'échantillon. Ainsi, pour une espèce typique des bords de crique comme le Wapa-rivière (*Eperua rubiginosa*), sur 53 spécimens recensés, 27 sont associés aux « Forêts denses et hautes de terre ferme de basse altitude » et seulement 19 aux « Forêts ripicoles ». Ce cas, pourtant simple, montre que les informations de la base Aublet2 ne permettent pas de savoir précisément si une espèce est inféodée à un habitat particulier et moins encore de savoir si cette espèce évite tel ou tel autre habitat. Les habitats distingués par les collecteurs restent en effet souvent à des niveaux de généralité importants qui peuvent masquer de fortes hétérogénéités locales, même si, dans les faits, la description pourrait être beaucoup plus fine. Ainsi, Paget [1999] a-t-il montré un fort effet du sol sur la composition floristique de parcelles forestières appartenant toutes à l'ensemble des « Forêts denses et hautes de terre ferme de basse altitude », un habitat fréquemment associé aux échantillons de la base Aublet2. De même, au Pérou, Pitman *et al.* [1999] constatent que la majeure partie des 825 espèces d'arbres qu'ils ont recensées se trouve essentiellement en forêts de terre ferme (terra firme forests). Ce niveau de description des « habitats » apparaît donc peu pertinent.

Les différences de flore et de structure observées par Paget [1999] concernent des couvertures pédologiques fortement contrastées [Freycon *et al.* 2003] : cuirasses affleurantes, cuirasses déman-

telées, sols profonds de versant, saprolite profonde, saprolite superficielle et sols à drainage vertical libre. Les différences de sol observées à Paracou sont peu marquées en regard de celles de l'étude de Paget. Malgré tout, quelques études, ayant concerné un nombre relativement limité d'espèces, parfois mal identifiées et ne disposant pas de cartes de sol aussi précises que celle existant actuellement, ont mis en évidence des relations entre le sol et la végétation à Paracou [Barthès 1991a ; Collinet 1997]. Avec les cartes des facteurs édaphiques plus complètes (cf. § 1.4.3) et des identifications botaniques nettement plus poussées (cf. § 1.6), est-il possible de généraliser ces premiers constats à tout ou partie des espèces ?

Plusieurs points seront abordés dans ce chapitre pour tenter de répondre à cette question :

1. Que sait-on déjà des relations sol-végétation en forêt tropicale ?
5. Le sol ou (et) la topographie de Paracou ont-ils une influence sur l'organisation spatiale du peuplement forestier ?
6. Si tel est le cas, quelles espèces sont liées à un (des) sol(s) particulier(s) et quel(s) sol(s) évitent-elles ?
7. Peut-on généraliser les résultats obtenus hors de Paracou ?
8. Que conclure du rôle du sol sur la composition floristique ?

2.2. Synthèse des connaissances actuelles

Depuis de nombreuses années, une grande partie de l'attention portée aux forêts tropicales se concentre sur les mécanismes écologiques capables d'expliquer la composition floristique des communautés et d'en expliquer la richesse [Connell 1978 ; Wright 2002 ; Leigh Jr. *et al.* 2004]. La composition floristique en un lieu résulte, a priori, de la distribution spatiale des espèces, distribution qui peut être modifiée par les conditions environnementales [Tuomisto *et al.* 2003].

Deux théories principales structurent le débat scientifique visant à comprendre les interactions de la flore avec le milieu (voir le § C, p. 4, pour une présentation plus détaillée). La première est la théorie de la niche, théorie déterministe qui suppose que les communautés sont constituées d'espèces possédant chacune une combinaison de traits unique, lesquelles forment des assemblages en équilibre avec le milieu. La seconde est la théorie neutre, théorie stochastique qui suppose que les espèces sont fonctionnellement équivalentes et que leur évolution démographique n'est

fonction que de leur abondance et de mécanismes limitant la dispersion et le recrutement. Selon la théorie de la niche, les communautés sont structurées par le milieu : deux milieux semblables auront une composition floristique comparable. Selon la théorie neutre, les communautés sont structurées par la distance : deux communautés auront d'autant plus d'espèces communes qu'elles seront proches géographiquement. La théorie prévoit d'ailleurs que la similarité des flores devrait décroître linéairement avec le logarithme de la distance [Condit *et al.* 2002]. Les prédictions des deux théories peuvent être semblables, ce qui explique qu'il est parfois délicat de les séparer [McGill 2003b]. En effet, deux milieux proches géographiquement auront plus de chances d'être semblables et donc de partager les mêmes espèces à la fois pour des questions d'habitats communs et de distances faibles [Gilbert et Lechowicz 2004]. Par ailleurs, les deux théories n'étant pas mutuellement exclusives (§ C.3, p. 11), la théorie neutre est souvent présentée comme l'hypothèse la plus simple donc l'hypothèse nulle à laquelle confronter les autres théories [Hubbell 2005].

La question de l'influence du milieu se pose alors en terme d'effets nets, une fois tenu compte des effets de limitation de la dispersion. Mais qu'entend-on par milieu ou environnement dans ce contexte ? À l'échelle d'un dispositif tel que Paracou, il s'agit essentiellement du sol, le climat pouvant être considéré comme constant. La description d'un sol peut faire appel à un très grand nombre de variables et de descriptions possibles. Les données disponibles à Paracou ne sont que de trois types : le drainage, l'hydromorphie de surface et l'engorgement en bas de pente (la cartographie des bas-fonds). La première question est donc : ces variables sont-elles les plus pertinentes pour étudier les relations entre le sol et la végétation ? Que dire, par ailleurs, de l'importance d'autres facteurs tels que la composition chimique ?

2.2.1. Influence du sol : principaux facteurs

Dans une revue de 18 études, Sollins [1998] fait le bilan des facteurs du sol ayant montré un effet sur la composition spécifique en forêt tropicale et liste également d'autres facteurs pour lesquels cet effet reste à prouver. Selon lui, dans un ordre décroissant d'importance, les principaux facteurs qui devraient avoir un effet **direct** sur la végétation sont : (i) le phosphore assimilable, nutriment essentiel des plantes, souvent limitant en forêt ; (ii) la toxicité aluminique (Al), responsable de dysfonctionnements racinaires ; (iii) la profondeur de la nappe d'eau (cf. § 1.4.2) ; (iv) la porosité du sol, responsable de la qualité du drainage et de l'aération du sol et (v) la disponibilité en cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^{2+}), en oligoéléments et en azote. Le pH, presque toujours acide en zone tropicale, a plutôt des effets **indirects**, au travers de la toxicité aluminique à laquel-

le il est très fortement corrélé. Elle apparaît, en effet, en dessous de pH 5,3 et est d'autant plus forte que le pH diminue. Sollins [1998] constate toutefois que les facteurs édaphiques présentant effectivement des corrélations significatives avec des distributions d'espèces sont le plus souvent des facteurs physiques, tels que le drainage ou l'hydromorphie. Il note par ailleurs que la plupart des facteurs du sol sont naturellement corrélés entre eux, ce qui complique fortement l'interprétation de l'effet des uns et des autres.

Une revue de littérature actualisée confirme ces vues. Sur une cinquantaine d'articles traitant des relations sol-végétation en forêt tropicale (Tableau C-1 en Annexe C, p. 229), treize comportent des analyses chimiques plus ou moins poussées d'où il ne ressort pas d'effet prépondérant d'un élément chimique par rapport aux autres. Ainsi, sur cinq études l'ayant dosé [Barthès 1991a ; Potts *et al.* 2002 ; Tuomisto *et al.* 2003 ; Hall *et al.* 2004 ; Jones *et al.* 2006], seules deux notent un effet de l'aluminium sur la composition floristique. De même, l'effet du phosphore n'est mis en évidence que dans quatre études [Gartlan *et al.* 1986 ; Newbery *et al.* 1986 ; Baillie *et al.* 1987 ; Paoli *et al.* 2006] parmi huit l'ayant testé.

La teneur en éléments chimiques des sols ne semble donc pas jouer un rôle prépondérant sur distribution des espèces. En revanche, l'effet du drainage apparaît significatif dans toutes les études où il a été pris en compte [Lescure et Boulet 1985 ; Lieberman *et al.* 1985 ; Barthès 1991a ; ter Steege *et al.* 1993 ; Collinet 1997 ; Sabatier *et al.* 1997 ; Svenning 1999 ; Pyke *et al.* 2001 ; Duque *et al.* 2002 ; Péliissier *et al.* 2002 ; Phillips *et al.* 2003]. La prise en compte de la variable « hydromorphie » n'est explicite que dans quelques travaux, tous français et réalisés en Guyane [Lescure et Boulet 1985 ; Barthès 1991a ; Collinet 1997 ; Sabatier *et al.* 1997 ; Couteron *et al.* 2003] et dans un cas seulement, celui de la forêt de Counami [Couteron *et al.* 2003], l'effet de la variable n'est pas mis en évidence.

Cependant, la « variable sol » la plus couramment testée est en fait la topographie, pour des raisons de coût et de rapidité de mise en œuvre sans doute, mais également parce qu'il s'agit en général d'un découpage judicieux du milieu. La topographie en tant que telle n'a, en effet, pas d'effet direct reconnu sur la composition floristique. Elle agit au travers des variables du sol, en particulier le drainage, auxquelles elle est souvent fortement corrélée. Chen *et al.* [1997] montrent aussi que les teneurs en certains éléments chimiques peuvent être corrélées à la topographie. Sur l'ensemble des études listées dans le tableau c-1, vingt-huit ont tenu compte d'un découpage topographique plus ou moins poussé [Ashton 1976 ; Gartlan *et al.* 1986 ; Clark *et al.* 1995 ; Sabatier

et al. 1997 ; Clark *et al.* 1998 ; Davies *et al.* 1998 ; Clark *et al.* 1999 ; Svenning 1999 ; Plotkin *et al.* 2000 ; Webb et Peart 2000 ; Harms *et al.* 2001 ; Svenning 2001 ; Debski *et al.* 2002 ; Plotkin *et al.* 2002 ; Potts *et al.* 2002 ; Tuomisto *et al.* 2002 ; Bunyavejchewin *et al.* 2003 ; Itoh *et al.* 2003 ; Miyamoto *et al.* 2003 ; Sri-Ngernyuang *et al.* 2003 ; Tuomisto *et al.* 2003 ; Aiba *et al.* 2004 ; Hall *et al.* 2004 ; Valencia *et al.* 2004 ; Vormisto *et al.* 2004 ; Gunatilleke *et al.* 2006 ; Jones *et al.* 2006] et vingt-cinq d'entre elles ont montré un effet significatif sur la végétation.

Dans plusieurs études des référentiels pédologiques sont utilisés pour caractériser et nommer les sols. Pour Sollins [1998], la définition des types de sol, telle qu'elle est proposée dans ces référentiels, ne permet pas de comprendre en détail les relations avec la végétation. Cela est dû, selon lui, au fait que les critères de classification des référentiels ne sont pas uniquement des variables susceptibles d'affecter la végétation. Autrement dit, deux sols, semblables du point de vue de la végétation, pourront être classés dans deux types différents et inversement deux sols, différents du point de vue de la végétation, pourront être classés sous un même type. Ces systèmes de classification permettent cependant aux chercheurs de positionner leurs études dans des classifications régionales, voire mondiales (ex le WRB : World Reference Base de la FAO) et sont donc souvent utilisés, ne serait-ce qu'à titre de comparaison. Sur les cinquante-quatre études revues, dix-sept incluent les types de sol comme variable de milieu et quinze d'entre elles montrent qu'ils ont un effet net [Ashton 1976 ; ter Steege *et al.* 1993 ; Clark *et al.* 1995 ; Clark *et al.* 1998 ; Clark *et al.* 1999 ; Pitman *et al.* 1999 ; Yamada *et al.* 2000 ; Pyke *et al.* 2001 ; Svenning 2001 ; Debski *et al.* 2002 ; Duque *et al.* 2002 ; Tuomisto *et al.* 2003 ; Cannon et Leighton 2004 ; Fine *et al.* 2004 ; Russo *et al.* 2005 ; Jones *et al.* 2006 ; Paoli *et al.* 2006]. Il semble donc que ces classifications soient tout de même assez pertinentes.

L'examen de ces études fait clairement apparaître un effet net de la disponibilité en eau du sol sur la composition floristique des forêts tropicales, quel que soit l'endroit du monde où cela a pu être étudié. Ce résultat se traduit par le grand nombre d'études mentionnant un effet de la topographie, du drainage, de l'engorgement [Junk 1989 ; Collinet 1997 ; Nebel *et al.* 2001c ; Baraloto *et al.* 2007] voire du type de sol. Toutes ces variables ont trait, en effet, à la dynamique de l'eau dans le sol. Il s'agit donc d'un facteur majeur de l'organisation de la diversité en forêt tropicale, au moins à l'échelle locale. Cette structuration de la flore par un premier axe lié à l'eau est d'ailleurs relevée par un grand nombre d'auteurs. Ainsi, en forêt mixte à Diptérocarpacées du sud-est asiatique, Ashton et Brunig [1975], citant des travaux antérieurs, notent un effet prépondérant de la disponibilité en eau sur la composition et la richesse floristique pour différents types de sols. Ce cons-

tat est également repris par Johnston [1992] à Porto Rico. De même, Debski *et al.* [2000] montrent un effet dominant de la pente, qu'ils relient notamment à l'alimentation en eau. Svenning [2001], en forêt équatorienne de montagne, observe également un premier axe allant des sols profonds et secs aux sols peu épais et plus humides mais, parmi les 5 espèces de palmiers qu'il a étudiées, une seulement est sensible aux conditions topographiques. C'est un résultat moins net que ceux obtenus par d'autres auteurs, sur des palmiers également, mais en forêts basses [Clark *et al.* 1995 ; Clark *et al.* 1999 ; Svenning 1999 ; Vormisto *et al.* 2004]. Svenning [2001] interprète cela par le fait qu'en forêt de montagne, l'intense pluviosité et l'humidité permanente du sol nivellent les contrastes liés à la topographie puisque l'eau est rarement limitante, quel que soit le type de sol.

Comme cela a été vu précédemment, la chimie semble également jouer un rôle mais il est moins net. Sollins [1998] propose comme explication partielle le fait que les teneurs en éléments peuvent varier fortement dans le temps et de façon différente selon les milieux. Il cite ainsi les travaux de Newbery *et al.* [1988] qui, échantillonnant les mêmes forêts que Gartlan *et al.* [1986], trouvent un effet contraire du phosphore assimilable sur la présence de plusieurs Caesalpiniaceae. Les teneurs en phosphore s'étaient en effet inversées entre saison sèche et saison des pluies, moments respectifs où les mesures des deux études ont été effectuées. Cette variabilité spatiale et temporelle des éléments chimiques pose également la question de l'adaptation des échantillonnages de sol aux surfaces sur lesquelles sont effectuées les études et de la possibilité ou non d'en inférer des cartographies fiables. Malgré tout, le principal défaut des variables chimiques est sans doute d'un autre ordre. Il tient à leur coût, bien plus élevé que celui d'un diagnostic visuel et tactile sur sondage à la tarière pédologique. Ce « défaut » majeur explique certainement en grande partie le faible nombre d'études un peu complètes sur le sujet.

2.2.2. Échelles de travail

L'effet des différents facteurs du sol dépend de l'échelle de travail. Parmi les études listées dans le tableau c-1 (Annexe C, p. 229), les surfaces considérées varient de un hectare à plusieurs milliers de kilomètres carrés. Des variables comme les précipitations ou la géologie rentrent alors en compte pour décrire le milieu et la diversité étudiée n'est plus seulement locale (α) mais aussi régionale (γ). À cette échelle les variations de diversité (β -diversité) en fonction des facteurs du milieu ont également un sens. Il y a donc plusieurs niveaux d'analyse qui dépendent de l'échelle de travail.

Il existe, cependant, des surfaces minimales quel que soit le niveau de diversité étudié. Ces surfaces sont dictées par les effectifs minimaux à prendre en compte pour prétendre parvenir à un résultat fiable. En effet, comment tirer des conclusions quant aux préférences écologiques d'une espèce représentée seulement par quelques individus, cas typique en forêt tropicale. Ashton [1976] questionne ainsi les résultats d'une étude précédente réalisée à Pasoh (Malaisie). Ce premier travail ne concernait que 10 placettes de 0,4 ha et avait échoué à montrer une relation entre sol et végétation. En reprenant les placettes de la première étude, en les étendant et en complétant le dispositif, Ashton a pu mettre en évidence un fort effet du sol et de la topographie sur la composition floristique du même peuplement.

Les surfaces d'inventaire dépendent par ailleurs évidemment du type de végétation étudiée, toujours pour des questions d'effectifs minimaux. Ainsi, les travaux de Tuomisto *et al.* [2002 ; 2003], qui traitent de la diversité des Ptéridophytes et des Melastomataceae, concernent un ensemble de transects de 0,25 ha, taille suffisante pour obtenir des effectifs conséquents de ces plantes, généralement petites.

Avec le temps, les travaux concernent des surfaces de plus en plus grandes ou (et) des territoires de plus en plus vastes, ce qui va de pair avec des questionnements concernant l'organisation de la végétation à plus grande échelle. À l'échelle locale, les travaux se font désormais plutôt sur des dispositifs permanents couvrant plusieurs dizaines d'hectares comme les parcelles du CTFS¹¹. À l'échelle de quelques centaines d'hectares et au delà, les études utilisent les données de réseaux de placettes ou de parcelles. Le dispositif de Paracou, couvrant quelques 400 hectares, permet donc d'étudier la structuration de la végétation à l'échelle du massif forestier, échelle souvent dénommée « mesoscale » [Clark *et al.* 1998 ; Clark *et al.* 1999 ; Clark et Clark 2000 ; Svenning 2001 ; Svenning *et al.* 2004 ; Jones *et al.* 2006 ; Paoli *et al.* 2006].

¹¹ Le « Center for Tropical Forest Science » (CTFS) du Smithsonian Tropical Research Institute, coordonne un réseau de placettes permanentes couvrant l'ensemble des forêts tropicales mondiales. Les placettes font de 16 à 52 ha [Condit *et al.* 2005] et toutes les tiges de plus de 1 cm dbh sont identifiées à l'espèce et mesurées régulièrement.

2.3. Gradient floristique induit par le milieu

2.3.1. Principe

L'approche traditionnelle de la phytoécologie est celle de l'étude, en parallèle, de la diversité floristique et des conditions environnementales. Dans ce cadre, un ensemble de méthodes statistiques descriptives ont été mises en place qui permettent le couplage de tableaux écologiques. Parmi les méthodes couramment utilisées figurent par exemple l'analyse factorielle des correspondances (AFC ou COA pour Correspondance Analysis) ou l'analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales (AFCVI ou CCA pour Canonical Correlation Analysis) [Gégout et Houllier 1993, 1996]. L'AFC permet de résumer un tableau écologique, qui se présente généralement comme une table de contingence entre des espèces et des relevés, en déterminant les principaux axes de structuration. Il s'agit d'une méthode particulièrement bien adaptée à l'utilisation de données botaniques. En effet, ter Braak [1985] a montré que l'AFC fournit une bonne approximation de la réponse des espèces à un facteur du milieu. Autrement dit, les axes fournis par l'AFC peuvent être interprétés chacun comme une dimension de la niche des espèces. Cependant, cela suppose que la réponse des espèces soit bien unimodale et qu'elle peut être approximée par une gaussienne. L'interprétation des axes trouvés se fait ensuite par corrélation avec les variables du milieu.

La première question qui se pose à Paracou est : observe-t-on une structuration de la composition floristique ? Et si oui, quelles variables de milieu semblent le mieux l'expliquer ? L'AFC semble une méthode adaptée pour répondre à cette question.

2.3.2. Matériel et Méthodes

L'analyse factorielle présentée ici est comparable à celle de Cantet [2004], présentée brièvement au § 1.4.3.2, mais avec des données rendues plus précises par les identifications botaniques réalisées.

Considérons les six parcelles témoin de Paracou. Chaque parcelle est découpée selon une grille de 25 mètres de côté. Il y a donc cents carrés par parcelle. Chacun des 600 carrés ainsi formés constitue un relevé pour lequel les effectifs de chaque EGE sont comptabilisés. Pour des raisons de sensibilité de l'AFC aux espèces rares, les EGE ayant moins de 10 individus sont exclus. Cela revient à considérer tout de même 98% des tiges.

Par croisement sous SIG (ArcGis 9, ESRI), la position topographique, l'altitude relative et l'appartenance de chaque individu aux catégories de sol est connue. Le tableau des variables environnementales est constitué des effectifs par relevé et par unité de sol. Les variables retenues sont ainsi : les six catégories d'hydromorphie de surface (Hydr1 à Hydr6), les quatre catégories de drainage (DVD-Alt, SLD-UhS, DhS, SH) et les trois catégories de topographie (BasPente, Pente, Plateau), soit 13 variables. L'altitude relative moyenne de chaque espèce est également calculée, en faisant la moyenne des altitudes respectives de chacune des tiges.

L'analyse consiste à réaliser l'AFC du tableau écologique, puis à ajouter les variables environnementales en variables supplémentaires.

2.3.3. Résultat

L'examen des premières valeurs propres montre qu'un axe de structuration majeur de la végétation se détache nettement. La projection des données dans le plan factoriel formé par les deux premiers axes montre une organisation des espèces en forme d'arc parabolique (figure 2-1).

Le premier axe ordonne nettement les données. Les six catégories d'hydromorphie s'organisent régulièrement le long de l'axe F1. Cependant, sans tenir compte de ces variables, l'axe F1 apparaît fortement corrélé à la topographie et aux catégories de drainage. Il oppose en effet les situations de bas de pente hydromorphe aux sols plus profonds et drainants de plateau. Cet axe respecte également les gradients de topographie et de drainage qui s'organisent dans le sens attendu. Le gradient des sols de Paracou est bien celui observé classiquement en Guyane et il organise très fortement la végétation selon la topographie. Cette interprétation est confirmée par la corrélation linéaire très forte entre l'altitude relative moyenne des espèces et l'axe F1 ($r = 0,95$; $p < 2.10^{-16}$).

Le second axe se détache moins et est plus délicat à interpréter. Il est essentiellement tiré par un petit nombre d'espèces particulièrement typiques des bas-fonds très engorgés (Hydr6). Les deux espèces les plus représentatives sont *Pterocarpus officinalis*, le moutouchi-marécage et *Symphonia globulifera*, le manil-marécage.

Le troisième axe ne montre pas de tendance nette et n'est pas interprétable. Il n'a donc pas été conservé.

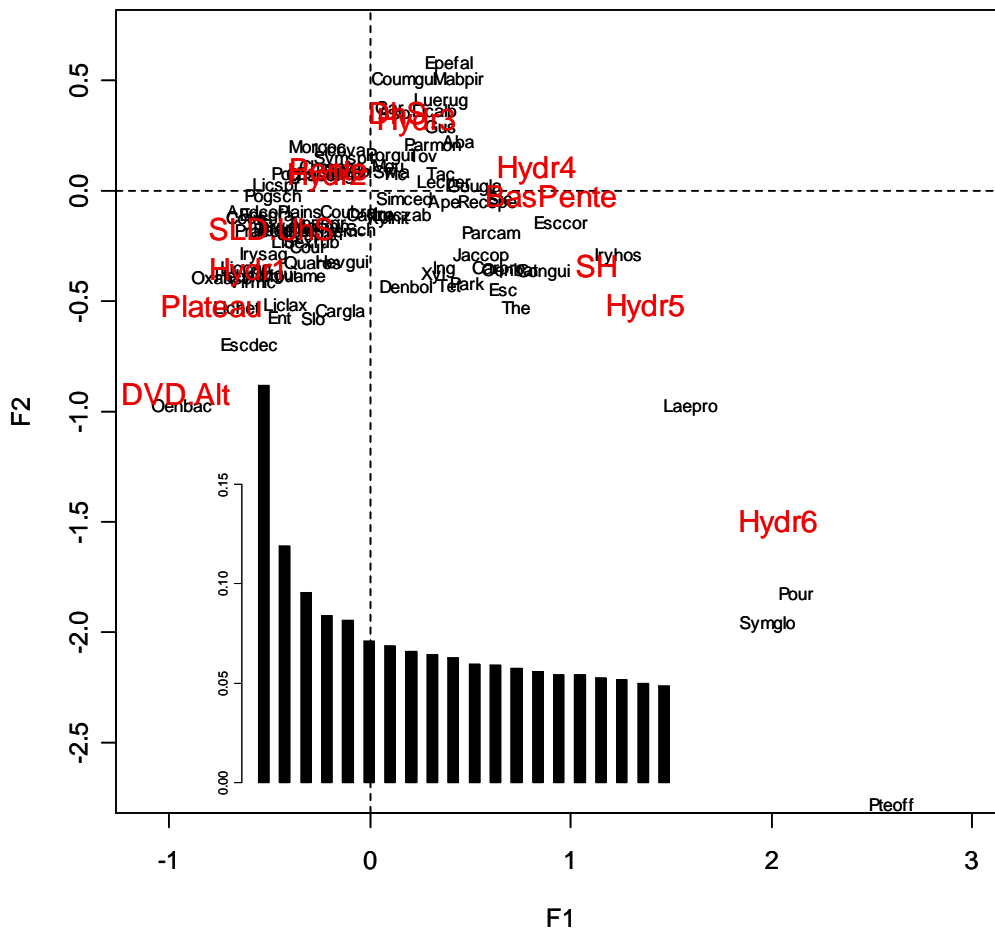


Figure 2-1 : AFC de la végétation en parcelles témoin de Paracou. Plan factoriel et histogramme des trente premières valeurs propres.

La forme parabolique, en « fer à cheval », que présentent les données (figure 2-1) est en fait typique de l'AFC d'un tableau écologique : il s'agit d'un effet Guttman. Pour des raisons liées à la non linéarité des données, l'AFC a tendance à replier les gradients écologiques sur deux axes au lieu d'un. Le deuxième axe, bien qu'artefact, est tout de même utile pour l'interprétation puisqu'il isole les espèces les plus caractéristiques aux extrémités de la parabole. Les espèces moins caractéristiques, à amplitude large, sont projetées à l'intérieur de la parabole [Bachacou 1973]. Ainsi, le code « Pour », qui rassemble plusieurs espèces du genre *Pourouma*, des héliophiles, se situe du côté nettement engorgé du gradient. Cette position signifie donc que le comportement écologique des différents *Pourouma* est homogène vis-à-vis du gradient de disponibilité en eau de Paracou.

D'autres EGE, tels « Esc » ou « Ing », situés entre les deux branches de la parabole, légèrement en dehors du nuage principal, rassemblent sans doute des espèces aux comportements écologi-

ques contrastés, respectivement des genres *Eschweilera* et *Inga*, ce qui explique cette situation dans le plan factoriel.

2.3.4. Conclusion

L'analyse de la composition floristique ne fait apparaître **qu'un gradient écologique d'organisation de la composition floristique à Paracou**. La végétation se structure en effet autour d'un axe édaphique majeur lié à la disponibilité en eau. Ce gradient est topographique : du plateau jusqu'au bas-fond, les conditions sont a priori de moins en moins favorables pour la végétation, avec d'abord une diminution de la profondeur utile liée à l'amincissement des sols et parallèlement une augmentation des conditions d'engorgement qui atteignent leur maximum en bas de toposéquence. L'ensemble des variables testées ayant trait, de près ou de loin, à la dynamique de l'eau dans le sol, il n'est pas possible de conclure quant à l'effet d'autres facteurs qui pourraient également être corrélés à cet axe.

La plupart des EGE, qui rassemblent a priori plusieurs espèces, sont situées dans le cœur du nuage, ce qui semble indiquer qu'ils sont relativement homogènes, soit parce que dominées par une seule espèce, soit parce que constituées d'espèces aux comportements écologiques proches vis-à-vis du gradient écologique de Paracou.

Cette analyse ne constitue cependant qu'une première approche descriptive. Est-il possible de quantifier le lien entre les espèces et le sol et d'affiner le rôle des différentes variables sur la structure observée ?

2.4. Affinités édaphiques des espèces

2.4.1. Problématique

Selon la théorie de la niche, la réponse des espèces aux conditions du milieu peut se résumer par un hyper volume ayant de nombreuses dimensions qui correspondent à chaque condition environnementale et à chaque ressource. L'analyse de la composition floristique à Paracou montre qu'il n'y a qu'un axe d'organisation des espèces ou, plutôt, qu'un seul se distingue à cette échelle de travail. Autrement dit, il n'est possible d'étudier qu'une des dimensions de la niche : la réponse des espèces au gradient topographique d'alimentation en eau. Ce gradient semble le plus à même de différencier les espèces. Pour autant suffit-il à les séparer toutes ? Sans doute pas, sinon la ni-

che pourrait ne se résumer qu'à cet axe unique. Il est donc probable que plusieurs espèces réagissent en fait de façon similaire vis-à-vis de la disponibilité et des contraintes liées à l'eau. À l'inverse, est-il possible que toutes les espèces aient le même comportement, qu'elles soient fonctionnellement semblables du point de vue de ce gradient ? Sans doute pas non plus, car cela signifierait que le gradient observé est un artefact et que la position des espèces vis-à-vis des conditions du milieu ne serait due qu'à des phénomènes de dynamique spatiale liés aux mécanismes de dispersion propres à chacune. Cette hypothèse extrême peut être rejetée d'emblée puisqu'une partie des espèces est connue pour avoir un même comportement ailleurs en Guyane et en Amazonie. La question qui se pose est donc de savoir s'il est possible de montrer des différences de comportement entre espèces (elles sont supposées) et plus précisément de savoir quelles espèces sont sensibles aux facteurs du sol et enfin de quantifier la part que représentent ces espèces au sein du peuplement.

En forêt tropicale, les premiers travaux significatifs sur les relations entre le milieu et la composition floristique datent des années 60. Les analyses développées initialement étaient essentiellement descriptives, comparables à celle proposée au § 2.3 [Ashton 1976 ; Newbery et Proctor 1984 ; Lieberman *et al.* 1985]. Il s'agissait en premier lieu de comprendre la structuration des flores en fonction des facteurs du milieu. En parallèle, un certain nombre d'études [par exemple Lescure et Boulet 1985] ont commencé à s'intéresser également aux espèces elles-mêmes et ont essayé de déterminer si leurs répartitions spatiales étaient ou non dépendantes du sol. Ce type d'étude, généralement effectué à partir d'inventaires en plein se heurte rapidement à un problème statistique : les positions des individus d'une même espèce sont rarement indépendantes, elles sont autocorrélées, ce qui biaise fortement les tests « classiques ».

En fait, l'autocorrélation spatiale est une propriété très générale des données écologiques et environnementales [Legendre 1993]. La structure spatiale d'une population résulte ainsi de trois facteurs [Wagner 2003] :

1. sa structure spatiale propre, liée à son mode de dissémination ;
2. sa réponse aux conditions environnementales, elles-mêmes structurées spatialement ;
3. ses interactions avec les autres espèces qui dépendent des distances.

La structuration spatiale résultant des mécanismes décrits au point 3 se fait à courte distance. Ils sont en effet susceptibles d'agir plus au niveau de l'individu qu'à l'échelle de la population et sont souvent délicats à mettre en évidence. Les interactions n'ayant lieu, par définition, que quand les espèces sont installées, elles seront étudiées lors de l'analyse de la croissance, présentée au chapitre suivant. C'est le point 2 qu'il s'agit d'élucider ici, et c'est la structure spatiale propre aux espèces (point 1) qui en complique l'analyse.

2.4.1.1. Structure spatiale propre aux espèces

La grande majorité des espèces de forêt tropicale présentent une structure agrégée [Condit *et al.* 2000]. La répartition spatiale des individus ne se fait donc pas au hasard. Lorsqu'une espèce est agrégée, cela signifie que la probabilité de trouver un autre individu de cette espèce dépend de la distance à ses congénères (particulièrement aux individus reproducteurs) et est d'autant plus forte que cette dernière est faible. Un exemple typique est donné par le wacapou, *Vouacapoua americana*, une Caesalpiniaceae. Cette espèce commune est présente sur le plateau des Guyanes, plus précisément au Brésil (état de l'Amapá et Nord-est de l'état du Pará), en Guyane française et à l'Ouest du Suriname [Dutech 2001]. Elle forme des agrégats de quelques dizaines de mètres de rayon [Collinet 1997 ; Forget *et al.* 1999], eux-mêmes organisés en plaques et en « super-plaques » de plusieurs kilomètres [Aubréville 1961 ; Traissac 1998, 2003] mais est absente en dehors de ces zones. Cette structure est notamment due au fait que les grosses graines de wacapou, sont essentiellement disséminées à faible distance (moins de 50 m en général) [Traissac 2003].

2.4.1.2. Structure spatiale du milieu

Les différentes unités définies au § 1.4.3 constituent un découpage des parcelles selon un gradient de sols. Il y a donc entre elles une « logique » spatiale, essentiellement topographique à Paracou. Ainsi, l'unité de sol Hydr4 ne se trouvera jamais en contact avec les unités Hydr1 ou Hydr2 mais toujours avec l'unité Hydr5 (voir carte 3 en Annexe A).

2.4.1.3. Séparer les deux effets

Les structures d'autocorrélation des unités de sol (résultant de l'évolution graduelle de la couverture pédologique selon la topographie) et des espèces (résultant de la dynamique spatiales des populations) agissent dans le même sens : une espèce présente sur une unité de sol aura d'autant plus de chances de se trouver sur une unité adjacente que i) les caractéristiques physico-chimiques

de cette unité sont proches de celles qu'elle occupe déjà et ii) que la distance entre les deux unités est suffisamment faible pour permettre la colonisation. Est-il possible de séparer ces deux effets ?

Prenons un exemple caricatural : soient deux populations, l'espèce 1 et l'espèce 2, ayant chacune 22 individus répartis sur deux sols, tel que présenté dans la figure 2-2 ci-dessous. L'espèce 2 a une structure fortement agrégative. C'est moins évident pour l'espèce 1.

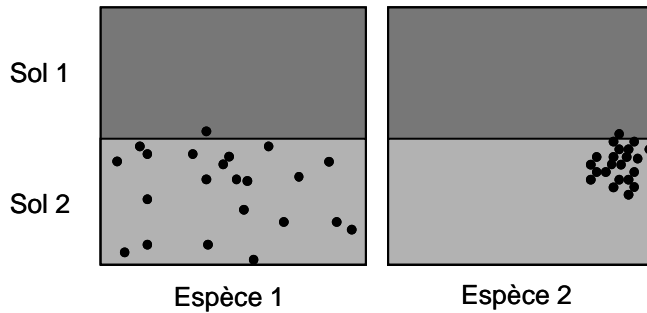


Figure 2-2 : Exemple de répartition spatiale de deux espèces sur deux types de sols.

La table de contingence est la même pour les deux espèces : 21 individus sur le sol 2 et 1 sur le sol 1. Un test du χ^2 conclura la même chose dans les deux cas : le nombre de tige diffère fortement selon le type de sol. En revanche, il n'est pas possible de conclure à partir des seuls résultats du test quant à l'affinité des deux espèces avec le sol. Les hypothèses du test ne sont à peu près satisfaites que dans le cas de l'espèce 1, les individus de l'espèce 2 n'étant clairement pas indépendants. L'espèce 1 est sans doute effectivement liée au sol 2 puisqu'elle couvre l'ensemble de la surface au contraire de l'espèce 2, cantonnée sur une surface beaucoup plus réduite. L'exemple de ces deux espèces montre bien que la structure spatiale propre aux espèces est responsable des distances relatives entre individus et donc du caractère plus ou moins agrégé de la population tandis que la structure spatiale liée au sol se traduit plutôt au niveau de la limite de répartition de l'espèce. Seules quelques espèces particulières ont des comportements aussi tranchés que celui de l'espèce 1. Ce sont toutes ces espèces au comportement « connu », que leur nom vernaculaire reflète parfois, et dont une partie a été listée en introduction à ce chapitre. Pour les autres, les comportements sont beaucoup moins tranchés. Il est donc nécessaire d'utiliser une statistique adaptée pour les mettre en évidence. Ces deux exemples extrêmes montrent une voie pour y parvenir : prouver que l'espèce 1 est associée au sol 2 et que l'espèce 2 ne l'est pas revient à quantifier et à tester la concordance des limites de répartition des espèces avec celles de l'unité de sol.

La question du lien entre espèces et unités de sol peut donc se résumer à un problème de corrélation entre deux types de données spatialisées, de nature différente. D'une part, les individus des

différentes espèces sont des données ponctuelles, d'autre part les unités de sol sont des données surfaciques. Transformer les positions des arbres en surface est extrêmement délicat. Cela suppose de trouver les limites des agrégats. Or, ces limites dépendent de la distance minimale choisie pour dire si, oui ou non, deux individus appartiennent à un même ensemble [Plotkin *et al.* 2002]. Une fois les agrégats définis, il faut alors en prendre l'enveloppe convexe pour obtenir une surface. Le test retenu pour cette étude permet de se passer de ce type de transformation.

2.4.2. Matériel et Méthode

2.4.2.1. Test des translations toroïdales

Le test utilisé est un test de permutation, proposé par Harms *et al.* [2001] sous le nom de « torus translation test » et largement repris depuis [Bunyavejchewin *et al.* 2003 ; Miyamoto *et al.* 2003 ; Aiba *et al.* 2004 ; Cannon et Leighton 2004 ; Hall *et al.* 2004 ; Potts *et al.* 2004 ; Morneau *et al.* 2005 ; Suzuki *et al.* 2005 ; Gunatilleke *et al.* 2006 ; Baraloto *et al.* 2007]. Les tests de permutation sont des méthodes statistiques simples qui ne requièrent aucune hypothèse sur la distribution des variables mesurées. Le principe de ces tests est de ne travailler qu'avec les données observées à partir desquelles une statistique de test est calculée. À chaque étape, il y a permutation des données et la statistique de test est de nouveau calculée. La valeur de la statistique obtenue à partir des données réelles est ensuite comparée à l'ensemble des valeurs obtenues par permutation. L'hypothèse nulle associée à ce type de tests est que toutes les permutations sont équiprobables [Peyrard *et al.* 2005].

Le « test des translations toroïdales » doit son nom au fait que chaque permutation correspond à la translation de la carte des sols d'une parcelle donnée par rapport à la carte des positions des espèces qui, elle, ne bouge pas et que, pour conserver les mêmes surfaces, la carte est repliée selon la convention du tore [Diggle 1983, p. 108]. Supposons une parcelle orientée selon les directions cardinales. À chaque translation, en X (axe est-ouest) ou en Y (axe nord-sud), la carte des sols est déplacée relativement à celle des espèces et « dépasse » de cette dernière du côté indiqué par le sens de la translation. Il se trouve par conséquent une zone à l'opposé du déplacement pour laquelle les individus ne sont plus sur aucune unité de sol. Pour pallier cet inconvénient, la carte des sols est « repliée » comme si les bords opposés de la parcelle étaient en continuité spatiale. Mettre en continuité à la fois les extrémités nord et sud et les extrémités est et ouest de la parcelle revient à former une figure géométrique en trois dimensions : le tore. Dans les faits et pour les tests, les données restent en deux dimensions et ce qui dépasse à l'ouest se retrouve à l'est

tandis que la partie dépassant au nord se retrouve au sud. Il y a ainsi toujours correspondance entre la carte des espèces et la carte des sols nouvellement constituée. La figure 2-3 montre un exemple de carte ainsi produite.

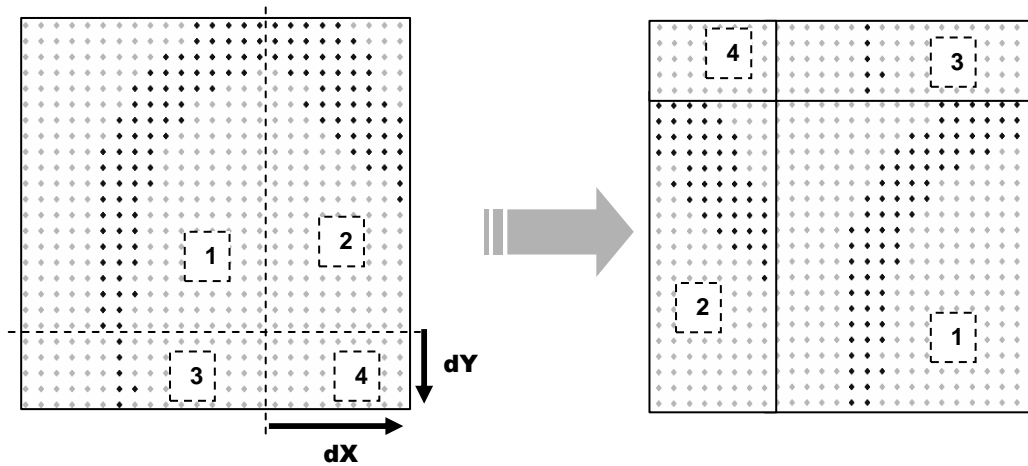


Figure 2-3 : Exemple de translation d'une carte des sols selon la convention du tore. La carte initiale (P13) est à gauche et la nouvelle carte, simulée par déplacement (dX , dY) de la première, est à droite. Les bas-fonds sont en noirs, les interfluves en gris. La carte est translaturée de dX vers la droite et de dY vers le bas. Ce déplacement définit 4 zones. La zone 1, en haut à gauche est simplement translaturée selon dX et dY et se retrouve en bas à droite. La zone 2 en haut à droite est translaturée de dY vers le bas mais ne peut se déplacer selon dX à droite. Elle est donc accolée à gauche. Il en est de même pour la zone 3 qui d'en bas à gauche passe en haut à droite. La zone 4, quant à elle, d'en bas à droite passe au coin opposé.

Pour réaliser le test de permutation du tore, la carte des sols est découpée en cases de 10 x 10 m correspondant chacune à une unité de sol et à une seule. À chaque itération, la carte des sols est déplacée d'une unité de longueur (10 m), en X ou en Y, sans que la position des tiges ne change. La statistique associée au test est la densité relative de chaque espèce sur chaque unité de sol [Harms *et al.* 2001]. La prise en compte de la densité relative, et non absolue, permet de donner d'autant plus de poids à une espèce sur une unité donnée qu'elle représente une proportion importante des tiges de cette unité. À chaque nouvelle permutation, les valeurs de densité sont calculées pour chaque unité de sol. Le test consiste alors à comparer la densité obtenue pour la vraie carte aux densités obtenues pour l'ensemble des cartes simulées. Si la densité observée fait partie des 2,5% supérieurs, l'espèce est considérée comme positivement associée avec l'unité de sol en question. Si, à l'inverse, la valeur fait partie des 2,5% les plus faibles, l'espèce est considérée comme négativement associée, autrement dit elle « évite » cette unité de sol. Concrètement, la valeur critique « p » associée au test est le rapport du rang de la densité vraie sur le nombre de permutations effectuées ; elle varie entre 0 et 1.

Le nombre de permutations possibles est lié à la taille des cases. Le choix de 10 m permet de découper chaque parcelle en 625 cases. Il y a 624 déplacements possibles et donc autant de permutations (la 625^{ème} correspondant à la carte initiale). En plus de la carte initiale, sept autres cartes, correspondant à des rotations de 90° de la carte d'origine et à l'image par symétrie de ces cartes sont également considérées (figure 2-4). Au total, ce sont donc 4999 (625 x 8 - 1) permutations qui sont possibles.

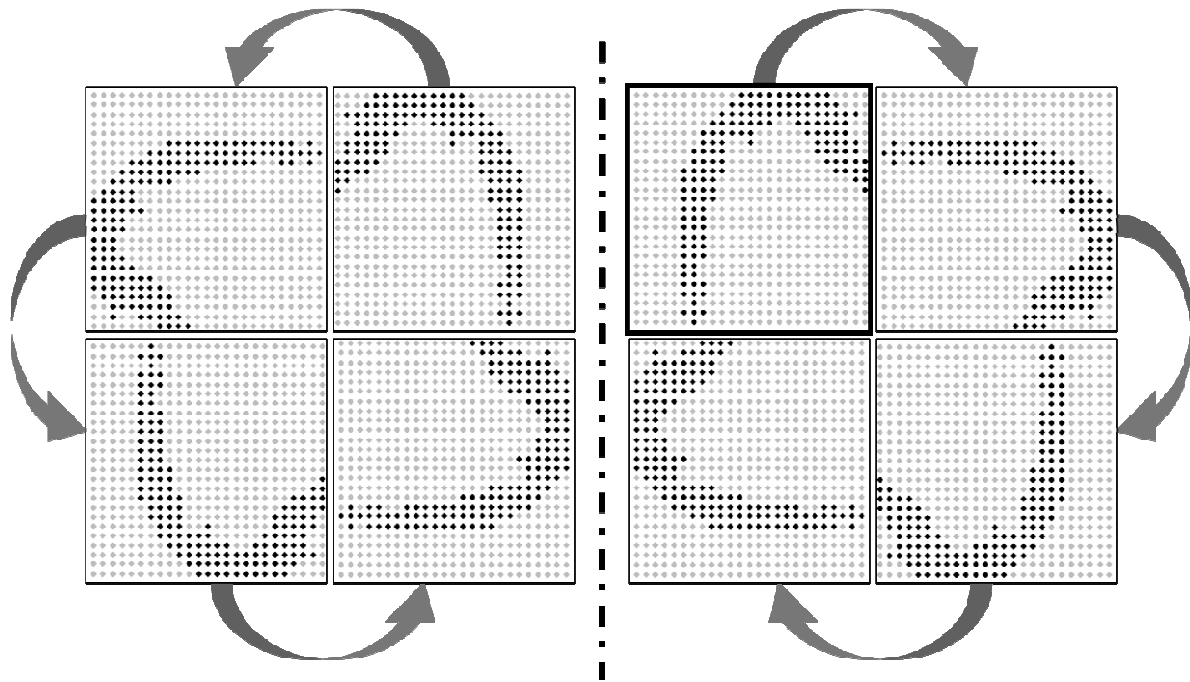


Figure 2-4 : Les huit cartes utilisées pour le test de translation toroïdale. La carte initiale (P13) est entourée d'un trait noir épais. Les quatre cartes de droite sont obtenues par rotation et les quatre cartes à gauche sont leurs images obtenues par symétrie. Les flèches indiquent des rotations de 90°.

Harms *et al.* [2001], travaillant à Barro Colorado sur une parcelle rectangulaire, n'ont pu se servir des cartes correspondant aux rotations de 90° et de 270°, ni de leurs images miroir et n'ont donc utilisé que quatre cartes. Ce n'est cependant pas sur ce point qu'a eu lieu le principal changement par rapport au test initialement proposé. Au contraire de Harms *et al.* [2001], les associations recherchées à Paracou concernent non pas une mais six parcelles géographiquement distinctes. Une nouvelle statistique de test a donc été proposée pour tenir compte de cette différence d'importance [Baraloto *et al.* 2007, voir Annexe B]. La valeur calculée est la même à la base : la densité relative de chaque espèce, sur chaque unité de sol, mais pour chaque parcelle cette fois. La statistique de test est alors la moyenne des densités calculées par parcelle, pondérées par l'effectif relatif de l'espèce dans la parcelle. La statistique de test (TS), s'écrit alors :

$$TS_{ij} = \sum_p \left(\frac{n_{i \cdot p} n_{ijp}}{n_{i \cdot \cdot} n_{\cdot jp}} \right)$$

où $n_{i,j,p}$ est le nombre de tiges de l'espèce i , dans l'unité de sol j de la parcelle p . Un point représente la somme pour l'indice.

Pour chaque espèce et pour chaque unité de sol, la valeur TS de la carte originale est ensuite comparée aux 4999 valeurs générées à chaque permutation. La pondération par l'effectif relatif de l'espèce dans la parcelle a trois implications :

1. Une parcelle sur laquelle l'espèce n'est pas présente à un poids de zéro et la statistique calculée reste valable ;
2. Une parcelle aura d'autant plus de poids sur le résultat que l'espèce y est présente en nombre. Ceci est cohérent avec l'idée que plus une espèce est présente, plus elle est susceptible de se développer sur l'ensemble des sols auxquels elle est adaptée ;
3. Cette pondération peut être vue comme une façon de minimiser les effets de la limitation de la dispersion et donc, en quelque sorte, de minimiser l'effet des mécanismes neutres.

Les translations sont effectuées de la même manière et en parallèle sur les six parcelles. Cette façon d'agir est conservative. Pour s'en convaincre, il suffit de penser à l'effet d'un faible déplacement par rapport à la carte d'origine. L'ensemble des cartes ayant peu changé, la statistique calculée aura tendance à produire une valeur proche de la valeur vraie, ce qui minimise la probabilité de détecter une association. Réaliser, à chaque permutation, une translation indépendante par parcelle aurait pour effet de moyenniser les valeurs calculées, donc de diminuer les queues de distributions et par là d'augmenter la probabilité de détecter une association.

Revenons maintenant sur la donnée de base, calculée par parcelle : la densité relative de l'espèce sur une unité de sol. Il s'agit de l'effectif de l'espèce divisé par le nombre de tiges, toutes espèces confondues, de l'unité en question. Si la densité des tiges était homogène en tout point des parcelles, utiliser la densité absolue de l'espèce reviendrait au même, le dénominateur ne changeant pas. Ce n'est pas tout-à-fait le cas et ce point sera développé plus loin, dans le chapitre 4. Une conséquence de l'utilisation de densités relatives est que, dans le cas de deux unités de sols et par

le jeu des densités de tiges différant de l'une à l'autre, une espèce peut être statistiquement associée à une unité sans pour autant ne pas l'être à l'autre. Cela signifie qu'elle est plus présente que la normale sur la première unité mais qu'elle ne l'est pas moins que la normale sur l'autre. Il n'est donc pas inutile de tester les différentes associations d'une espèce avec chacune des unités de sol, même lorsque celles-ci sont complémentaires.

La programmation du test en langage S sous R a bénéficié d'une première version développée par K. E. Harms qui a bien voulu partager son code. Cette version a ensuite été profondément modifiée pour adapter le test aux spécificités de Paracou et pour améliorer sensiblement sa vitesse d'exécution.

2.4.2.2. Données utilisées

Les unités de sol définies au § 1.4.3 l'ont été selon des critères susceptibles d'affecter les espèces (drainage, hydromorphie de surface) mais la limite entre unités de sol ne repose pas sur une hypothèse forte concernant les espèces. Que signifie en effet la profondeur de 1,20 m, retenue pour distinguer les différentes catégories de drainage ? Est-ce la bonne valeur ? La plus discriminante ? Est-elle valable pour toutes les espèces ? Ce problème des limites est d'autant plus délicat que les variations de sol sont surtout continues, sans changement brusque. Afin de tester le plus finement possible, à partir des données disponibles, cette relation entre espèces et sol, un grand nombre de découpages cartographiques a été utilisé.

Au total, 34 unités de sols différentes ont été définies. Ces unités sont celles présentées au § 1.4.3 (Hydr1, Hydr2, Hydr3, Hydr4, Hydr5, Hydr6, BasPente, Pente, Plateau, DVD-Alt, SLD-UhS, DhS, SH) ainsi que différents regroupements possibles d'unités adjacentes d'une même carte (Hydr1-2, Hydr1-3, Hydr1-4, Hydr1-5, Hydr2-3, Hydr2-4, Hydr2-5, Hydr2-6, Hydr3-4, Hydr3-5, Hydr3-6, Hydr4-5, Hydr4-6, Hydr5-6, HorsBasPente, DhS-SH, DVD-Alt-SLD-UhS, HorsSH). En plus de cela, une unité de sol, SHHorsBF a été définie par croisement des couches bas-fond et drainage et correspond aux sols hydromorphes, à l'exclusion des bas-fonds et une zone tampon de 10 m autour des bas-fonds (Buffer) a également été définie hors de toute considération topographique ou pédologique. Pour ces deux unités, l'idée était de représenter une situation a priori favorable aux espèces : non loin de l'eau en saison sèche mais pas en situation d'engorgement permanent en saison des pluies. La dernière unité correspond au complément cartographique de la zone tampon (HorsBuffer) qui couvre l'ensemble des surfaces à plus de 10 m des bas-fonds.

Le croisement sous SIG de la carte des parcelles, découpées en carrés, et de chaque carte des sols permet d'affecter une seule unité de sol à chaque carré. Les carrés reposant sur plus d'une unité se sont vus affecté celle minimisant les changements pour les individus, autrement dit l'unité de sol sur laquelle se trouvaient le plus de tiges. Il ne s'agit donc pas forcément de la plus grande unité du carré.

L'ensemble des 258 EGE ont été utilisées pour ces tests. L'information recherchée étant la liaison entre chaque espèce et le sol, tous les individus recensés dans la base de données soit 27206 tiges ont été utilisées. Un individu, même mort, marque, par la position qu'il occupait sur une unité de sol donnée, la possibilité pour son espèce de s'y installer étant donné qu'il y a au moins atteint le diamètre de 10 cm, taille nécessaire pour être recensé dans la base de données.

2.4.2.3. Analyse de sensibilité du test

Le test de permutation du tore fonctionne sur le principe de la comparaison des positions des individus d'une espèce avec un ensemble de cartes simulées par translation et censées respecter la structure spatiale de la carte des sols d'origine. Cette structure est cependant rompue au niveau des limites lorsque la carte est repliée selon la convention du tore. Il y a alors mise en relation d'unités de sol discordantes et la carte ainsi produite perd de son « réalisme » au niveau de ces zones de contact. Cela crée donc des effets de bord susceptibles de biaiser le test qui sont d'autant plus importants que la carte est moins réaliste. En fait, les seules cartes parfaitement réalistes, en plus de la carte d'origine, sont les sept cartes produites par rotation et par symétrie. Toute translation provoque des discordances.

Afin de quantifier et de mesurer l'importance de tels effets, deux études ont été menées :

- La simulation d'espèces n'ayant aucun rapport avec le sol afin de vérifier la validité du test ;
- La comparaison des résultats obtenus en ne conservant qu'une partie des permutations, celles provoquant *a priori* le moins d'effets de bords.

Détermination de l'erreur de type α

Pour toute espèce i et toute unité de sol j , le test de permutation doit permettre de trancher entre deux hypothèses. L'hypothèse H_0 est que la répartition de l'espèce i n'est pas modifiée par l'unité de sol j . L'hypothèse H_1 est qu'elle l'est au contraire. Le risque de première espèce α est la proba-

bilité de choisir H1 alors que H0 est vraie. Pour le test, la valeur désirée de α est 5%. Pour que le test soit bon, il faut qu'il conduise effectivement à ne conclure à tort que dans cinq cas sur cent. Les effets de bords impliquent que l'hypothèse de base d'un test de permutation n'est pas parfaitement respectée. En effet, toutes les cartes ne sont pas équiprobables, elles le sont en fait d'autant moins qu'elles sont moins réalistes. La question est : cela biaise-t-il gravement le test ? La zone de rejet bilatérale de 2,5%, utilisée à partir de la distribution des valeurs simulées correspond-elle effectivement au risque α recherché ?

Une façon de le savoir est de simuler des distributions d'arbres indépendantes du sol et de regarder la fréquence des tests positifs, concluant à tort qu'il y a une association.

Dans le cadre de l'analyse des processus ponctuels, de nombreuses méthodes ont été mises au point afin de simuler des semis réalistes [Diggle 1983 ; Marcon en cours]. Les différents procédés permettent de simuler des semis de points plus ou moins agrégés. Les processus classiquement utilisés sont le processus de Neyman-Scott [Plotkin *et al.* 2000] ou celui de Gibbs [Goreaud *et al.* 2002]. La méthode choisie ici est celle des « agrégats de Matérn », très proche de celle de Neyman-Scott. Pour obtenir un semis de point, trois paramètres sont nécessaires λ , r et μ :

- Tirage de points « parents » selon un processus de poisson (c'est le tirage aléatoire pour les processus ponctuels) d'intensité λ ;
- Les points « parents » constituent le centre de cercles de rayon r et sont supprimés ;
- Au sein de chaque cercle de rayon r , tirage aléatoire de points selon un second processus de poisson d'intensité μ .

Les simulations ont été réalisées grâce à la fonction « rMatClust » du paquet « spatstat » v. 1.9-6 de Baddeley et Turner [2005]. Les espèces ainsi simulées sont plus ou moins agrégées, selon la valeur des trois paramètres. L'agrégation, qui avait conduit à privilégier l'emploi du test de permutation sur celui d'un test du χ^2 , est surtout définie par les paramètres r et μ . En effet, si la répartition des individus d'une espèce était parfaitement aléatoire (résultant d'un processus de poisson donc), l'indépendance des tiges permettrait de faire usage d'un test plus classique, tel celui du χ^2 . Les valeurs de r choisies pour ces simulations sont donc relativement faibles afin de simuler des distributions nettement agrégées. Quatre valeurs de r ont ainsi été choisies : 10, 20, 30 et 40 mètres. En parallèle, cinq valeurs de λ ($5 \cdot 10^{-5}$, $1 \cdot 10^{-4}$, $2 \cdot 10^{-4}$, $3 \cdot 10^{-4}$, $4 \cdot 10^{-4}$) et de μ (2, 5, 10, 15 et 20) ont également été sélectionnées, conduisant à 100 jeux de paramètres. Pour chacun de ces jeux,

100 espèces ont été simulées. La figure 2-5 montre un exemple de la simulation d'un tel processus pour quatre jeux de paramètres.

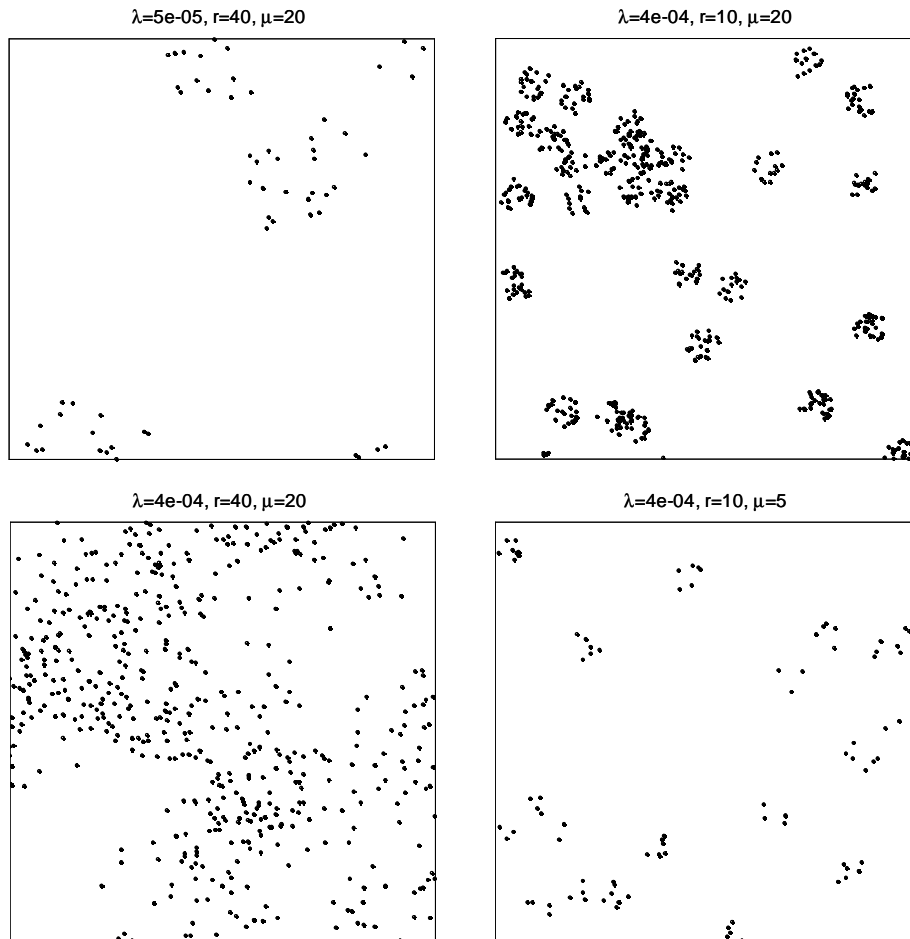


Figure 2-5 : Exemple de quatre semis de points simulés par un processus de Matérn. Les carrés font la taille des parcelles de Paracou, soit 250 mètres de côté. Les trois paramètres λ , r et μ utilisés pour chaque semis sont donnés au dessus des figures.

Les effectifs des espèces simulées varient de 12 à 3785 pour les 6 parcelles ce qui est supérieur à l'effectif de l'espèce la plus présente (*Eperna falcata*, 1580 individus) mais inférieur à l'effectif de l'EGE rassemblant l'ensemble des tiges indéterminées (7444 individus).

Pour tester la relation entre de telles espèces et le sol, le peuplement de Paracou dans son ensemble est considéré comme une seule espèce « grise ». Les effectifs de l'espèce simulée et de l'espèce grise sont calculés par case de 10 mètres et lorsque les deux sont en présence, l'effectif de l'espèce simulée est retranché à l'espèce grise afin de ne pas modifier les densités. Le test de permutation est ensuite effectué normalement.

Réduction du nombre de permutations

Les tests effectués à partir des espèces simulées se sont appuyés sur l'ensemble des permutations possibles, 4999 au total. Afin de mieux cerner l'impact des effets de bords sur les résultats du test, seules les permutations en provoquant le moins ont été conservées. Pour ce faire, il suffit de se représenter que toute permutation de la carte des sols est entièrement déterminée par la donnée de deux informations. La première est : quelle carte a été utilisée, la carte « vraie » ou l'une de ses sept images par rotation ou symétrie. La seconde est : où se situe, après translation, l'origine O, de la carte avant translation. O étant connu, l'ensemble de la nouvelle carte l'est également. O peut se déplacer par pas de 10 mètres en X et en Y, ce qui définit les 625 positions différentes. Plus il est proche du centre en X ou (et) en Y, plus la carte créée est irréaliste.

Deux réductions du nombre de permutations ont été effectuées. La première conserve 2047 permutations, la seconde 1151. Cela correspond à des restrictions des translations possibles en X et en Y. Elles sont représentées dans la figure 2-6 ci-dessous.

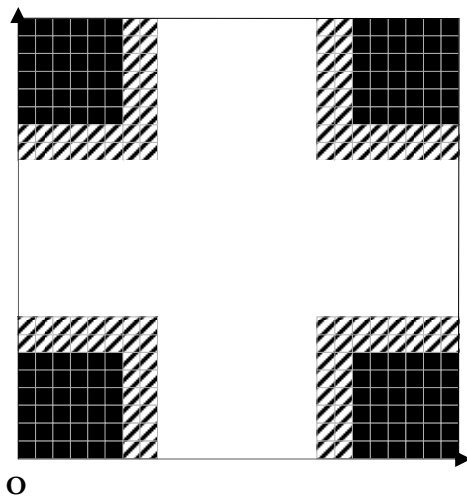


Figure 2-6 : Représentation schématique des trois niveaux de permutation.

La parcelle est découpée en 625 cases de 10 mètres de côté. Pour le test restreint à 1152 permutations, les translations de l'origine O ne sont réalisées que dans les zones noires (carrés de 36 cases : 60 x 60 m). Pour le test avec 2047 permutations, il faut ajouter également les zones hachurées (carrés de 8 x 8 cases). Pour le test général (4999 permutations), les translations utilisent l'ensemble de la parcelle.

L'analyse de sensibilité du test de permutation a été réalisée pour 21 unités de sol différentes, provenant des trois types de cartes disponibles à Paracou.

La dernière question abordée dans ce paragraphe sera celle de l'effectif minimum. À partir de quel effectif le test a-t-il un sens ?

2.4.2.4. Effectif minimum

La question de l'effectif minimum requis pour que le test de permutation ait un sens est relativement délicate car cet effectif dépend en fait de la taille de l'unité de sol. Comme le test se base sur la concordance spatiale des tiges et du sol, il ne faudra parfois que 10 à 20 individus pour détecter une association avec une unité de faible surface là où il en faudra peut-être 100 pour une unité beaucoup plus grande. Plutôt que de définir un seuil de densité, variable selon l'unité, Harms *et al.* [2001] ont proposé de se limiter aux espèces « communes », ayant au moins un individu par hectare soit, en parcelles témoin de Paracou, 37 individus. Ce seuil sera utilisé dans un premier temps pour présenter les résultats généraux des tests et sera ensuite adapté pour tenir compte des espèces ayant un comportement bien marqué malgré des effectifs plus modestes.

2.4.3. Résultats généraux

2.4.3.1. Sensibilité du test

L'analyse de sensibilité du test montre qu'avec le seuil bilatéral choisi de 5%, l'erreur de type α est systématiquement supérieure, même en ne considérant qu'une partie des permutations (Tableau 2-1). La diminution du nombre de permutations diminue cependant bien l'erreur commise, faisant passer de 6,2% à 5,4%. Une autre constatation de cette étude est que le test est plus conservatif pour les associations négatives que pour les associations positives.

Tableau 2-1 : Bilan de l'étude de sensibilité du test de permutation du tore.

Relation entre le nombre de permutations effectuées et le taux d'associations positives et négatives détectées pour les espèces simulées. La somme des deux taux donne une estimation du risque de première espèce α

Nombre de Permutations	Taux d'association négatives	Taux d'associations positives	Erreur de type α
1152	2,55%	2,87%	5,42%
2048	2,71%	3,13%	5,84%
5000	2,85%	3,39%	6,24%

Une étude plus détaillée montre que la détection d'une association n'est pas indépendante de la structure spatiale de l'espèce simulée. Il y a un effet positif des trois paramètres λ , r et μ mais c'est surtout r , définissant la taille des agrégats, qui a l'effet le plus important (modèle linéaire généralisé, test du χ^2 , $p < 2.10^{-3}$ quel que soit le nombre de permutations retenues). Cependant, ces résultats sont aussi et surtout dépendants de l'unité de sol. Un tel effet ne peut être dû qu'à la géométrie des unités en question. Ainsi, il y a un peu plus d'associations détectées à tort pour des

unités larges, centrées sur le bas-fond, comme Hydr3-6 ou DhS-SH et un peu moins sur des unités fines et très découpées telles que Hydr4 ou Hydr2.

Malgré tout, les valeurs obtenues restent tout à fait acceptables et le test, même en tenant compte de l'ensemble des permutations possibles, est solide puisque le risque de première espèce est de l'ordre de 6%. Il y a donc bien des effets de bords mais ils ne biaisent pas gravement les résultats.

2.4.3.2. Bilan des tests effectués

L'ensemble des tests effectués peut être synthétisé dans une matrice contenant les valeurs critiques p associées à chacune des 258 espèces ou groupes d'espèce (EGE) pour chacune des 34 unités de sol. Sur l'ensemble des 8772 (258×34) valeurs de p calculées, 662 sont inférieures à 2,5% (associations négatives) et 833 sont supérieures à 2,5% (associations positives). Cependant tous ces tests n'ont pas la même valeur.

Pour dresser un véritable bilan des associations détectées, il est judicieux de ne s'intéresser, dans un premier temps, qu'aux espèces correctement identifiées - pour lesquelles une association a effectivement un sens - et ayant un effectif suffisant - pour pouvoir également considérer qu'un test non significatif a également un sens. En se limitant ainsi aux espèces ayant au moins 1 individu à l'hectare (§ 2.4.2.4) cela revient à ne considérer que 57 espèces. Parmi elles, seules 3 espèces ne montrent aucune association avec le sol, au contraire des 54 autres. Il s'agit de *Luebeopsis rugosa*, *Parinari montana* et *Ruitzeriana albiflora*. Notons que ces trois espèces ne sont pas représentées par plus d'une quarantaine de tiges. Cela pose la question du seuil d'un individu à l'hectare soit 37 individus au minimum. Malgré tout, 95% des tiges montrent au moins une association avec une unité de sol et 36 espèces en ont plus de dix parmi les 34 possibles.

La figure 2-7 met en relation, pour chaque unité de sol, le nombre d'associations, positives et négatives ainsi obtenues. Il y a une corrélation positive nette entre la surface des unités et le nombre d'associations positives ($t = 5,663$, $dl = 32$, $p = 2,9 \cdot 10^{-6}$), ce qui n'est pas du tout le cas pour les associations négatives ($t = -0,838$, $dl = 32$, $p = 0,4085$). L'unité de sol la plus « évitée » est en effet le bas-fond (Hydr5-6) qui ne représente pourtant qu'une faible surface. Ce résultat est comparable à celui obtenu par Harms *et al.* [2001] pour lesquels la zone marécageuse a le plus grand nombre d'associations négatives.

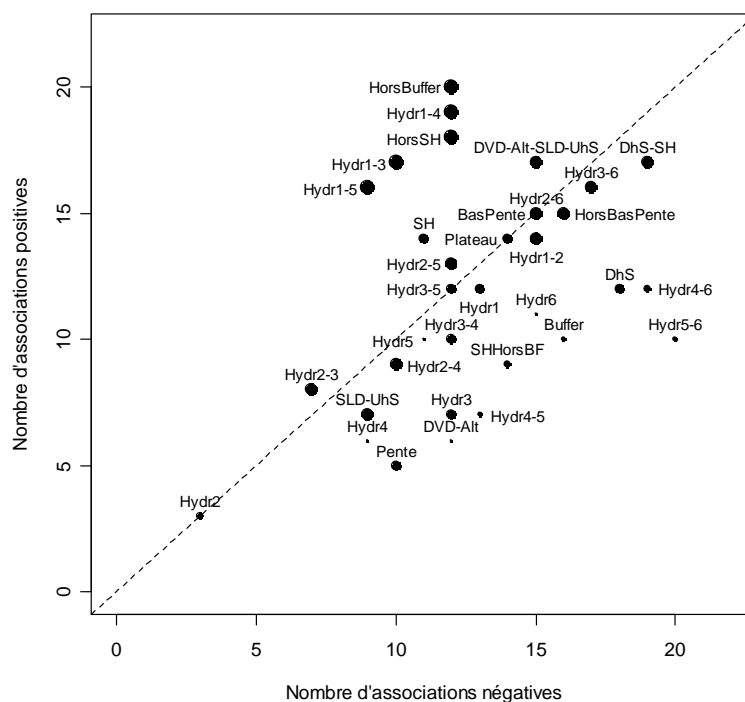


Figure 2-7 : Relation entre le nombre d'associations positives et le nombre d'associations négatives pour les 34 unités de sol. Les valeurs ont été calculées à partir des résultats d'association obtenus en parcelles témoin de Paracou pour les 57 espèces les plus présentes et correctement identifiées. La taille des points est proportionnelle à la surface (log-transformée) des unités de sol.

En rapportant le nombre d'associations par unité de surface, les unités de sol les plus discriminantes pour les espèces sont celles situées aux extrêmes du gradient de sol (DVD-Alt et Hydr6). Ces unités, petites, se singularisent par l'importance du nombre d'associations négatives, autrement dit par le nombre d'espèces qui les évitent. Les sols aux deux extrémités du gradient se distinguent donc moins par les espèces qui y sont particulièrement adaptées que par le fait qu'une part non négligeable du pool des espèces présentes ne les colonise pas.

2.5. Regroupement des espèces selon leurs affinités au sol

Étant donné le nombre important de tests effectués (258 EGE x 34 unités de sol), au seuil choisi de 5% et avec le risque de première espèce calculé, de 6% environ, près de 530 résultats positifs au test sont susceptibles de n'être dus qu'au hasard. Une solution à ce type de problème consiste à adopter une correction de Bonferroni [Cabin et Mitchell 2000] ce qui revient à diminuer le seuil d'acceptation de l'hypothèse H1 en fonction du nombre de tests effectués. Appliquer ce type de correction conduirait ici à ne plus détecter aucune association, le nouveau seuil défini étant infé-

rieur à 2.10^{-4} , la limite de détection du test. Dans les faits, la logique de la position de chaque espèce résulte non pas de l'interprétation des tests un à un mais de l'ensemble des 34 tests de chaque espèce. Étant donné le test effectué, la valeur critique p représente la force de l'association de l'espèce avec le sol. C'est donc directement la matrice des valeurs de p qui sera utilisée.

2.5.1. Matériel et méthode

Le tableau des valeurs extraites du test (entre 0 et 1) est comparable à une matrice de corrélation entre unité de sol et espèce. Pour avoir une valeur de corrélation type, la transformation $p' = 2p - 1$ pourrait être utilisée. Des valeurs plus classiques, comprises entre -1 et 1, seraient alors obtenues. L'interprétation en tant que matrice de corrélation est satisfaisante puisque le test de permutation a bien été défini dans le but de quantifier la corrélation entre deux processus spatiaux, l'un ponctuel et l'autre surfacique.

La matrice de corrélation est simplifiée en utilisant une analyse en composantes principales (ACP). Les individus-lignes sont toutes les espèces ou groupes d'espèces (EGE) pour lesquelles les tests de permutation ont été effectués. Les variables sont les 34 unités de sol. Les EGE considérées sont toutes les espèces correctement identifiées ayant plus de 10 individus et montrant au moins 10 associations. Il y en a 39. Une classification par la méthode des nuées dynamiques est ensuite effectuée afin de constituer neuf groupes. Cette méthode, non hiérarchique, consiste à rassembler des points selon un critère de moindre carré des distances. Le nombre de groupes est spécifié à l'avance et la solidité des groupes est attestée par la répétition de la méthode, ici mille fois. Les EGE restantes sont ensuite projetées en tant que lignes supplémentaires et rattachées aux différents groupes sur la base de critères de distance si elles n'appartiennent pas à un dixième groupe qui rassemble les EGE n'ayant pas ou peu d'affinité avec les différentes unités de sol. Ce rattachement aux groupes permet de trancher, pour chaque EGE, si elle présente ou pas une affinité au sol. C'est une façon de contourner le problème des corrections de Bonferroni évoquées plus haut. Les EGE rassemblées dans le dixième groupe seront considérées comme n'étant pas affectées par les conditions édaphiques, même si, individuellement, certaines d'entre elles montrent une ou plusieurs associations significatives avec des unités de sol.

Les groupes d'espèces étant constitués, leurs préférences édaphiques ont été explicitées en revenant au tableau des valeurs du test. D'éventuelles caractérisations complémentaires, ont ensuite été recherchées en utilisant les données de la littérature relatives au comportement des espèces.

2.5.2. Résultats

2.5.2.1. Constitution des groupes

Deux axes suffisent à résumer l'ensemble des tests de permutation. Ils expliquent à eux seuls 89,8% de l'information apportée par les 34 variables de sol.

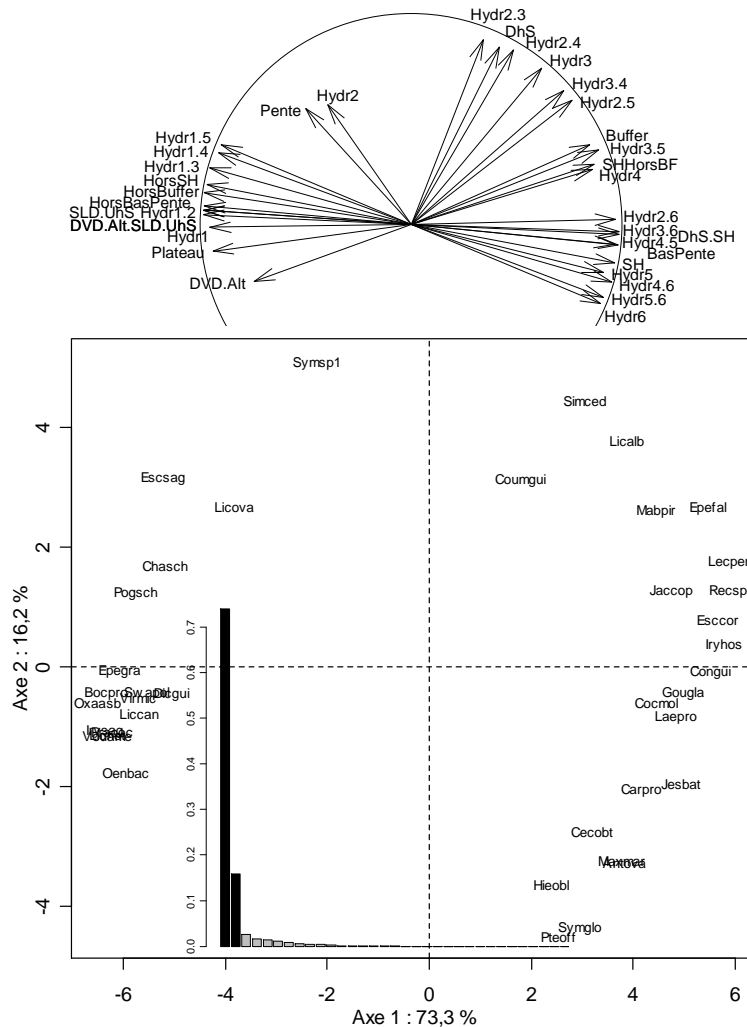


Figure 2-8 : ACP de la table de corrélation entre les 34 unités de sol et 39 espèces.

Le cercle des corrélations (figure 2-8) montre une organisation nette allant, dans le sens des aiguilles d'une montre, des sols drainants de plateau (DVD-Alt) aux sols de bas-fonds (Hydr5-6, Hydr6), en passant par toutes les catégories intermédiaires bien ordonnées selon le gradient topographique décrit précédemment (§ 2.3).

Les deux axes n'ont toutefois pas la même importance. En effet, l'ensemble, ou presque, des unités de sol concourent à la définition du premier axe. Il y a donc un effet taille fort qui explique en partie cet axe. Les plus fortes contributions sont le fait des variables suivantes : BasPente, SH et Hydr3-6 d'un côté et HorsBuffer, Hydr1-2, DVD-Alt-SLD-UhS, HorsSH et HorsBasPente de l'autre. Il faut noter que ces variables définissent une partition de l'espace en deux ensembles dont la limite se situerait au niveau des sols hydromorphes (SH), à quelque distance du bas-fond (HorsBuffer), autrement dit une distinction presque topographique entre le bas de pente (BasPente) et le reste des parcelles (HorsBasPente).

L'axe 2 est un axe défini presque exclusivement par les catégories Hydr2-3, Hydr2-4 et DhS. Il correspond donc aux espèces trouvant leur optimum sur les sols de pente à hydromorphie de surface moyenne, peu drainants. Cependant, la projection des espèces dans le plan factoriel (figure 2-8) montre que cet axe, plus encore qu'au § 2.3, est nettement un artefact. Il n'y a bien **qu'un gradient topographique et édaphique** depuis les espèces clairement associées aux sols de plateau et qui évitent le reste des parcelles comme *Oenocarpus bacaba*, *Oxandra asbeckii*, *Vouacaponia americana* ou *Bocoa pronacensis* jusqu'aux espèces restreintes aux bas-fonds que sont *Pterocarpus officinalis* et *Symphonia globulifera*. Il y a donc convergence, pour la distinction de ce gradient entre l'approche synécologique, adoptée au § 2.3, et l'approche autécologique développée ici. L'axe 2 peut être interprété comme un axe de « spécialisation des espèces ». Du côté du pôle négatif se trouvent les espèces les plus spécialisées et ayant le comportement le plus tranché. Du côté positif, les amplitudes écologiques sont plus importantes et les espèces couvrent des gammes de sol plus vastes mais pédologiquement proches.

La classification en 9 groupes est faite sur la base des coordonnées des 39 espèces dans le plan factoriel défini par les axes 1 et 2. Le groupe 10, qui rassemble les espèces n'ayant pas de lien avec le sol, est au centre du plan factoriel. Les EGE complémentaires sont associées à l'un des 10 groupes ainsi définis, celui dont elles sont le plus proches. La figure 2-9, p. 72, montre le résultat obtenu.

Chaque groupe et les EGE qui y sont associées sont distingués par leur couleur. Les EGE représentées en gris sont toutes celles ayant moins de 5 individus et pour lesquelles les résultats des tests signifient peu de choses. Pour cette raison, même si, projetées, elles se retrouvent au cœur d'un autre groupe (4 essentiellement), elles sont considérées comme appartenant également au groupe 10.

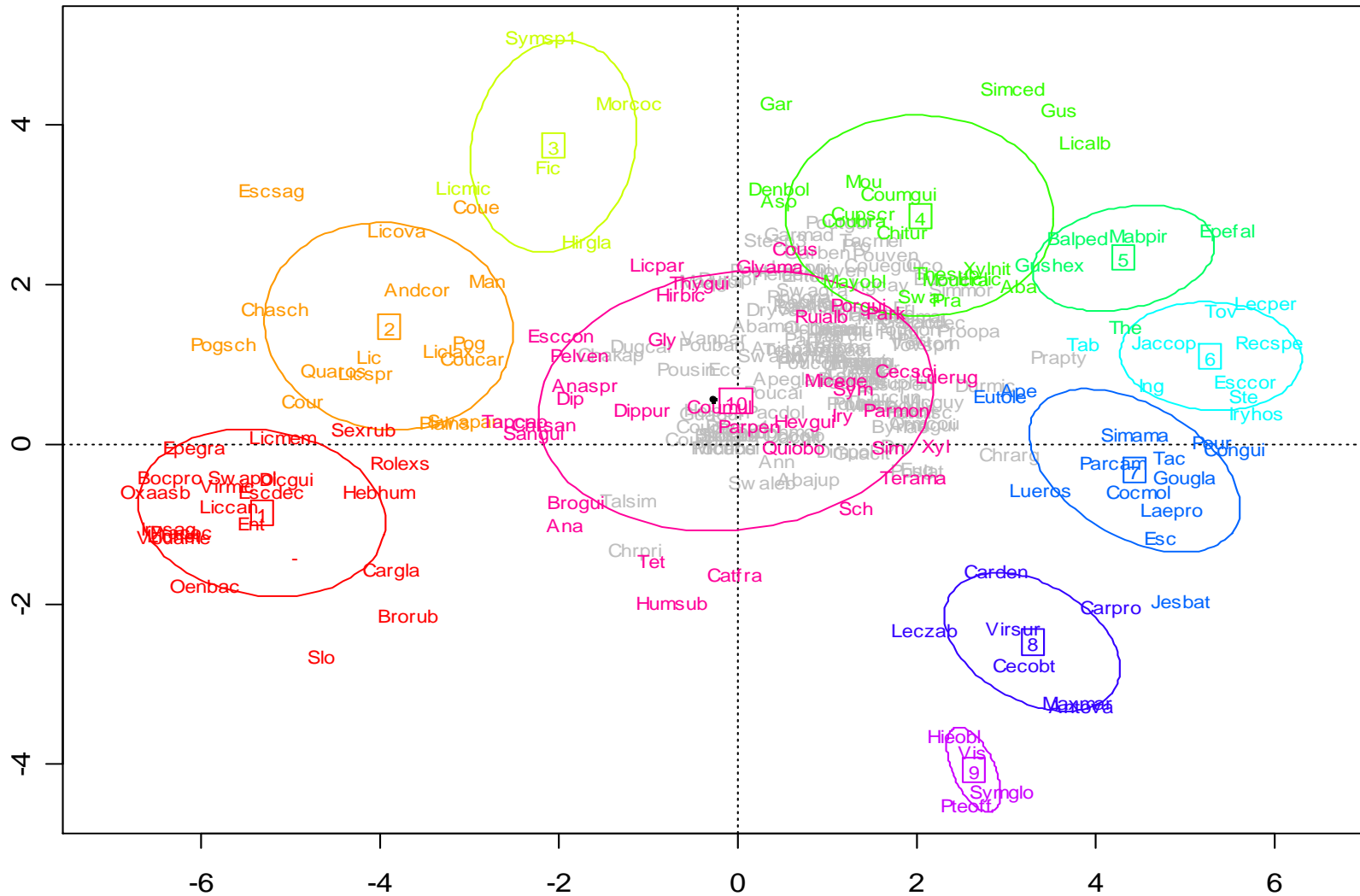


Figure 2-9 : Classification des espèces en 10 groupes dans le plan de l'ACP.

Chaque couleur correspond à un groupe. Les espèces en gris appartiennent au groupe 10 (rose) mais ont moins de 5 individus.

Le point noir représente la position d'une espèce qui serait parfaitement neutre vis-à-vis de l'ensemble des unités de sol ($p = 0,5$).

Les dix « groupes édaphiques » ainsi définis diffèrent fortement par leurs effectifs et par le nombre d'EGE qu'ils rassemblent (tableau 2-2, ci-dessous). Le groupe le plus important, en effectif, est le groupe 1. En effet l'EGE rassemblant l'ensemble des tiges indéterminées fait partie de ce groupe, ce qui a pour effet d'augmenter considérablement l'effectif. Cependant, même en ne tenant pas compte de cette EGE particulière, le groupe 1 reste le plus important. Il rassemble une grande partie des espèces structurantes de la forêt guyanaise, espèces qui se distinguent en particulier par leurs effectifs importants. Ces espèces structurantes sont celles-là mêmes qui avaient été recherchées lors des campagnes d'identification botanique (voir § 1.6.2, p. 35). Par construction, elles pèsent en fait sur la définition de l'ensemble des groupes qui se structurent finalement autour d'elles. Ainsi, le groupe 5, qui contient 1779 individus de 5 espèces, est représenté à près de 90 % par *Eperua falcata*, l'espèce la plus présente en parcelles témoin de Paracou.

Tableau 2-2 : Nombre d'EGE et effectif en nombre de tiges par groupe édaphique.

Groupes	Nb EGE	Effectif
1	22	12450
2	16	3501
3	5	856
4	19	2261
5	5	1779
6	9	3299
7	13	1138
8	7	385
9	4	224
10	158	1313

En admettant que les EGE de chaque groupe correspondent effectivement à des espèces associées au sol, il y a donc plus de 90 % du peuplement (en nombre de tiges) qui montre une association avec le sol, même en ne tenant pas compte de l'EGE « - » rassemblant les espèces dont le genre est inconnu. Par ailleurs, 76 % des espèces correctement identifiées et ayant plus de 5 individus appartiennent aux groupes 1 à 9 et montrent donc des affinités fortes avec le milieu.

Le tableau c-2 (Annexe C, p. 235) liste les espèces correctement identifiées, classées par groupe et donne le bilan du test de permutation pour chacune des 34 unités de sol.

2.5.2.2. Interprétation des groupes

À partir des résultats de l'ACP et de la lecture directe de la table des associations entre espèces et unités de sol, l'interprétation suivante peut être proposée pour les différents groupes :

- Groupe 1 : espèces typiques de plateau et des sols drainants évitant toute forme d'hydromorphie. Espèces type : *Bocoa prouacensis*, *Vouacapoua americana* ;
- Groupe 2 : espèces préférant les sols de plateau à faible hydromorphie de surface et évitant fortement les sols hydromorphes et les bas-fonds. Espèces type : *Eschweilera sagotiana*, *Licania ovalifolia* ;
- Groupe 3 : espèces préférant les sols de pente à hydromorphie de surface modérée et évitant les sols hydromorphes et les bas-fonds. Espèces type : *Moronobea coccinea*, *Symphonia sp1* ;
- Groupe 4 : espèces préférant les sols à hydromorphie de surface moyenne, typiquement sur DhS et évitant les sols de plateau à hydromorphie de surface faible. Espèces type : *Licania alba*, *Simaba cedron* ;
- Groupe 5 : espèces préférant les sols hydromorphes de bas de pente, à large amplitude sur les sols à hydromorphie intermédiaire, typiquement sur DhS-Sh et évitant les plateaux. Espèces type : *Eperua falcata*, *Mabea piriri* ;
- Groupe 6 : espèces préférant les sols à hydromorphie de surface forte, les sols hydromorphes et les bas-fonds et évitant les sols de plateau et de pente. Espèces type : *Lecythis persistens*, *Recordoxylon speciosum* ;
- Groupe 7 : espèces de sols hydromorphes et de bas-fond mais à préférence peu marquée pour le centre des bas-fonds. Espèces type : *Conceveiba guianensis*, *Goupia glabra* ;
- Groupe 8 : espèces typiquement sur sols hydromorphes et de bas-fond, couvrant l'ensemble des bas-fonds. Espèces type : *Virola surinamensis*, *Cecropia obtusa* ;
- Groupe 9 : espèces exclusives des bas-fonds. Espèces type : *Symphonia globulifera*, *Pterocarpus officinalis* ;
- Groupe 10 : espèces peu ou pas sensibles au sol. Espèces type : *Catostemma fragrans obovata*, *Hevea guianensis* ou espèces pour lesquelles la relation n'a pas pu être mise en évidence, faute d'effectifs suffisants.

Cette qualification des groupes est reprise sur une feuille A3 dépliant à la fin du document (Annexe E, p. 241).

Contrairement aux autres, le groupe 10 rassemble donc 2 types d'espèces. Les premières n'ont, effectivement, aucune sensibilité au gradient de sol de Paracou. A priori, ces espèces peuvent se développer partout. Les secondes sont trop peu nombreuses pour pouvoir prétendre déterminer leurs préférences édaphiques. La limite entre les deux est difficile à distinguer. Si une quinzaine de tiges peuvent suffire à indiquer des préférences édaphiques marquées dans certains cas (ex *Cecropia obtusa*), il s'agit sans doute là d'un minimum.

Le regroupement effectué a abouti à la distinction d'au moins quatre groupes (6, 7, 8 et 9) associés plus ou moins fortement à une unité de faible surface : les bas-fonds. Cela signifie qu'il y a, au niveau de ces milieux, des différenciations suffisamment fortes et rapides qui justifient de telles distinctions.

2.5.2.3. Caractérisation complémentaire des groupes

La connaissance des liens entre la diversité floristique et la diversité fonctionnelle est un axe de recherche important en Guyane [Blanc *et al.* 2003]. Des informations sont ainsi disponibles sur des listes d'espèces plus ou moins importantes, concernant les allométries hauteur-diamètre [Collinet 1997], la répartition spatiale [Collinet 1997], la dynamique [Favrichon 1994 ; Picard et Franc 2003 ; Gourlet-Fleury *et al.* 2005], la fixation d'azote [Guehl *et al.* 1998 ; Roggy et Prévost 1999], l'efficacité d'utilisation de l'eau [Guehl *et al.* 1998 ; Bonal *et al.* 2000] ou la capacité photosynthétique [Coste *et al.* 2005].

Parmi toutes ces études, celle de Favrichon [1994 ; 1995] est sans doute celle qui concerne le plus d'espèces étudiées dans le présent travail et qui possède par ailleurs l'avantage de proposer une caractérisation écologique des groupes obtenus. C'est donc avec les groupes de Favrichon [1995] que la comparaison des groupes édaphiques, établis à l'occasion du présent travail, a été effectuée. Les groupes de Favrichon, au nombre de cinq, ont été réalisés à Paracou sur la base de paramètres de dimension et de dynamique des espèces (hauteur maximale, recrutement, mortalité, croissance par classe de diamètre, etc.). Le but de Favrichon était de modéliser la dynamique forestière sur la base de ces groupes mais il a, de surcroît, pu en fournir une caractérisation écologique, qui leur donne beaucoup plus de poids. L'interprétation fournie par Favrichon [1995] est la suivante :

- Groupe 1 : taxons tolérants (à l'ombre) de strate inférieure et moyenne ;
- Groupe 2 : taxons tolérants de la voûte ;
- Groupe 3 : taxons semi-tolérants émergents ;

- Groupe 4 : taxons héliophiles de la voûte ;
- Groupe 5 : taxons héliophiles de strate inférieure.

Cette classification ayant été faite à Paracou, elle est basée sur les codes-essence et les espèces distinguées alors. Pour les espèces identifiées depuis, le classement au sein d'un groupe a été effectué d'après le classement du principal code-essence auquel elles appartenaient ou par choix, d'après le comportement écologique.

Le croisement des groupes édaphiques avec les cinq groupes dynamiques de Favrichon permet d'obtenir la figure 2-10. Seuls les neuf premiers groupes édaphiques y sont représentés, le dixième, hétérogène, est omis.

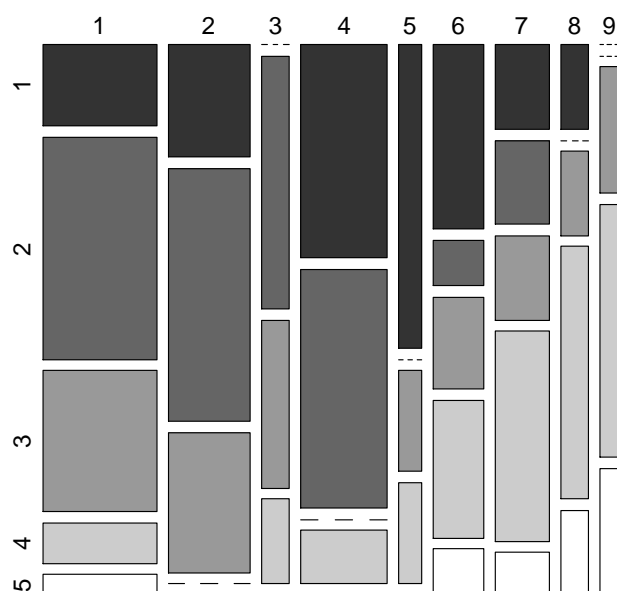


Figure 2-10 : Relation entre les 9 groupes édaphiques, en abscisse (sans le groupe 10) et les 5 groupes de Favrichon (en ordonnée, distingués par les niveaux de gris). La largeur d'une colonne correspond au nombre d'EGE du groupe.

Cette figure montre une nette augmentation de la part des héliophiles (groupes 4 et 5 de Favrichon) dans les groupes 6 à 9, caractérisés par la tolérance des espèces à des conditions d'engorgement relativement fortes (bas-fonds, bas de pente et hydromorphie forte). Ce constat fait écho à l'observation faite au § 2.3.3 à propos du genre *Pourouma*. Ce genre, rassemblant uniquement des héliophiles, se positionnait en effet à proximité des bas-fonds dans le plan de l'AFC (figure 2-1, p. 52). L'EGE « Pour » se trouve d'ailleurs dans le groupe édaphique 7, associé aux bas-fonds.

2.6. Discussion : Peut-on généraliser les résultats obtenus ?

2.6.1. Problèmes spécifiques liés à la carte de l'hydromorphie de surface

La carte de l'hydromorphie de surface en dehors des bas-fonds pose un petit problème d'interprétation puisque le premier axe de l'AFC sur les relevés floristiques a été utilisé pour calibrer la relation entre couleur du sol à 20 cm et catégorie d'hydromorphie (cf. § 1.4.3.2). Le gradient floristique utilisé étant parallèle au gradient topographique, la carte de l'hydromorphie de surface peut-être considérée comme un découpage essentiellement topographique qui segmenterait particulièrement les zones basses, où la différenciation écologique est la plus forte. L'unité Hydr4, en particulier, est relativement étroite, en bordure des bas-fonds.

Cependant, cette cartographie est avant tout un regroupement de couleurs de sol et, si les limites entre ensembles de couleurs rassemblés au sein d'une même unité de sol sont bien corrélées au gradient topographique, les limites sur le terrain, basées sur les points de sondage, ne le sont pas directement. Cette cartographie propose ainsi un découpage original de l'espace qui a donc été conservé. Ce choix est d'autant plus défendable que l'analyse des tests de permutation en excluant les unités d'hydromorphie de surface produit les mêmes résultats : un seul gradient topographique et édaphique replié sur deux axes le long duquel les espèces se positionnent de la même façon. L'utilisation de la carte d'hydromorphie de surface permet en fait d'affiner les positions respectives des espèces. Plus encore, si le but est bien de décrire finement les différences entre espèces, le fait que les catégories d'hydromorphie soient finalement basées sur des associations d'espèces (approche synécologique) permet de montrer que ces associations sont bien liées au sol puisque, indépendamment, chaque espèce les constituant l'est (approche autécologique).

En conclusion, le biais induit par l'utilisation de la carte d'hydromorphie de surface réside plus dans le nombre d'associations détectées, qui n'est pas le résultat principal, que dans l'organisation de la composition floristique en fonction des facteurs édaphiques où elle se justifie pleinement et peut-être d'autant plus qu'elle est basée sur le gradient floristique.

2.6.2. Lien entre héliophilie et tolérance à l'engorgement

Le lien entre héliophilie et tolérance à l'engorgement mis en évidence au § 2.5.2.3 est loin d'être trivial. Ce lien semble impliquer deux choses :

- La première est que les forêts de bas-fond sont moins fermées que celles de terre ferme, ce qui permettrait de comprendre en partie la présence accrue d'héliophiles. En forêt tempérée, Svenning [2002] note effectivement cette plus grande ouverture des zones de bas-fond pendant le quaternaire, avant la présence massive de l'homme. Il attribue le phénomène à la présence dans ces milieux d'importantes populations de grands herbivores. Wittmann et Junk [2003] notent également un surcroît de lumière en conditions engorgées, mais ils travaillent sur un écosystème bien particulier : les forêts inondables situées au bord des grands fleuves amazoniens. La situation est donc peu comparable à celle des bas-fonds de Paracou, puisqu'il s'agit de zones où le niveau de l'eau peut se maintenir longtemps plusieurs mètres au dessus du niveau du sol. La structure des différents milieux sera justement abordée dans le chapitre 4, ce qui permettra de répondre à cette question.
- La deuxième est que le lien entre ces deux traits *a priori* distincts que sont la tolérance à l'engorgement et l'héliophilie semble indiquer un compromis (trade-off) entre les deux [Hall et Harcombe 1998 ; Battaglia et Sharitz 2006]. Plus généralement, les héliophiles et les espèces pionnières semblent avoir une forte capacité à coloniser les milieux les plus contraignants, ce que notent par exemple Condit *et al.* [1999] sans pouvoir l'expliquer.

Par ailleurs, si la composition floristique change le long du gradient édaphique avec des espèces de plus en plus héliophiles, cela doit avoir une incidence sur la dynamique forestière en termes de croissance, de mortalité ou de recrutement. Le chapitre 4 tentera justement de faire le point sur ces relations.

2.6.3. Comparaison avec les résultats de la littérature

L'étude des relations sol-végétation a déjà fourni en Guyane un ensemble de résultats qui concernent une partie des espèces étudiées ici. Les premiers travaux marquants sont sans doute ceux de Lescure et Boulet [1985] sur le dispositif ECEREX¹² de la piste de Saint-Élie. Sur une placette de un hectare, ils se sont intéressés au comportement de 32 espèces ou groupes d'espèces en fonc-

¹² Dispositif mis en place par l'ORSTOM (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération, désormais IRD : Institut de Recherche pour le Développement) dans un but, notamment agronomique, de mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais [Sarrahilh 1984, 1989].

tion de deux facteurs : la présence ou l'absence d'hydromorphie et le drainage vertical libre (DVD) ou bloqué. Les résultats semblent assez cohérents avec ceux de la présente étude mais la faible surface étudiée rend cependant difficile la comparaison. Parmi les autres études, deux méritent sans doute une attention particulière. La première parce qu'elle s'est déroulée sur le même site, à Paracou et permet donc de comparer les résultats obtenus en utilisant des identifications botaniques plus complètes et des techniques d'analyse différentes [Collinet 1997] ; la seconde parce qu'elle concerne un très grand nombre d'espèces bien identifiées, sur un dispositif situé non loin de Paracou et reposant sur un même substrat (les schistes du Bonidoro) : le dispositif de la piste de Saint-Élie [Sabatier *et al.* 1997]. Cette seconde étude, ainsi que d'autres travaux moins complets mais réalisés ailleurs en Guyane ou en Amazonie, permettent une comparaison de l'écologie des espèces.

2.6.3.1. Comparaison des méthodes et des résultats à Paracou

À Paracou, Collinet [1997] a étudié la réponse de 32 espèces, ou plutôt codes-essence, à trois facteurs du milieu : les bas-fonds, l'hydromorphie de surface et l'épaisseur du profil utile correspondant au drainage. Les cartes des sols utilisées sont celles de Barthès [1991b]. Le travail de Collinet a essentiellement concerné trois parcelles témoin (P1, P6 et P11). La méthode utilisée est une habile décomposition de la statistique du χ^2 , permettant de décorréler proprement les effets des différents facteurs étudiés. La méthode souffre malgré tout des biais déjà évoqués puisque les positions des individus sont supposées indépendantes (cf. § 2.4.1).

Les résultats de Collinet sont synthétisés dans le tableau 2-3, repris de son tableau 4.7. Le tableau original a légèrement été modifié pour tenir compte des nouvelles déterminations botaniques. En effet, bien que Collinet ait sélectionné des codes-essence censés correspondre de façon fiable à une espèce unique, il s'est avéré que plusieurs d'entre eux correspondaient à une autre espèce, ou à un mélange d'espèces.

Un exemple particulièrement démonstratif est celui de *Licania alba* (groupe 4) que Collinet pensait étudier. En fait, il ne s'agissait pas de cette espèce mais plutôt de *Licania membranacea* qui domine le code-essence 701 auquel Collinet se référait pour *Licania alba*. La même espèce, *Licania membranacea*, domine également le code 709, que Collinet avait associé à *Licania cf. hypoleuca*.

Tableau 2-3: Comparaison entre les résultats d'association de 32 espèces par Collinet [1997] avec les groupes édaphiques établis à partir des tests de permutations.

Les données proviennent du tableau 4.7 de Collinet [1997, p. 91 - Typologie des espèces basée sur leur abondance en fonction de trois facteurs édaphiques sur les parcelles témoins de Paracou-]. Les associations positives + et négatives - sont notées entre parenthèses lorsqu'elles ne sont pas systématiques. Les classes EP2 à EP5 distinguent des épaisseurs de profil utile allant de moins de 60 cm (EP5) à plus de 100 cm (EP2).

Les espèces notées entre parenthèses sont les noms fournis par Collinet d'après le code-essence quand ils ne correspondent pas au nom de l'espèce dominante du code, notée devant. L'astérisque* désigne un simple changement de nom pour une même espèce.

Espèces	Facteurs édaphiques			Groupe édaphique
	BF	HY	EP	
Espèces plus abondantes dans les BF et/ou sur les sols hydromorphes				
<i>Simaba cedron</i>	0	+	EP2	4
<i>Eperua falcata</i>	+	+	0	5
<i>Iryanthera hostmanni</i>	+	+	0	6
<i>Recordoxylon speciosum</i>	0 ou +	0	0	6
<i>Jessenia bataua</i>	+	(+)	0	7
<i>Goupia glabra</i>	(+)	0	0	7
<i>Carapa procera</i>	+	(+)	0	8
<i>Symphonia globulifera</i>	+	+	0	9
Espèces plus abondantes hors BF et/ou sur les sols non hydromorphes				
<i>Bocoa prouacensis</i>	-	-	0	1
<i>Caryocar glabrum</i>	-	-	0	1
<i>Dicorynia guianensis</i>	(-)	(-)	0	1
<i>Eperua grandiflora</i>	-	0	EP3, 4 et 5	1
<i>Iryanthera sagotiana</i>	-	-	0	1
<i>Licania heteromorpha</i> (<i>Couepia</i> cf. <i>caryophylloides</i>)	-	(-)	EP2 et3	1
<i>Licania membranacea</i> (<i>Licania alba</i>)	-	-	-	1
<i>Licania membranacea</i> (<i>Licania</i> cf. <i>hypoleuca</i>)	(-)	0	0	1
<i>Oxandra asbeckii</i> (et spp.)	-	-	0	1
<i>Pradosia cochlearia</i>	-	(-)	0	1
<i>Sloanea</i> cf. <i>grandiflora</i>	-	-	0	1
<i>Vouacapoua americana</i>	-	-	0	1
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>	-	-	0	2
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> (<i>Sloanea</i> cf. <i>guianensis</i>)	-	(-)	EP4, 5	2
<i>Qualea rosea</i>	-	(-)	EP2	2
<i>Symphonia</i> sp1	-	-	-	3
<i>Duroia micrantha</i> (<i>Pouteria guianensis</i>)	-	(-)	EP4, 5	10
<i>Sandwithia guianensis</i> (<i>Sagotia racemosa</i>)	-	0	(EP3)	10
<i>Tapura</i> sp.	-	-	EP4, 5	10
Espèces indifférentes				
<i>Sextonia rubra</i> * (<i>Ocotea rubra</i>)		(- pinotière)		1
<i>Swartzia polyphylla</i>				1
<i>Couratari multiflora</i> (et spp.)		(- pinotière)		2
<i>Micropholis egensis</i> (<i>Micropholis guianensis</i>)		(- pinotière)		10

Une même espèce a ainsi été étudiée deux fois, sous deux noms différents. Par conséquent, les résultats sont moins nets que ce qu'ils auraient pu être. Cela est dû au fait que les effectifs de

l'espèce sont répartis dans au moins deux codes-essence (701 et 709) mais aussi que sous ces deux codes sont également rassemblées d'autres espèces (cf. tableau 1-2, p. 36). Les comportements mis en évidence par Collinet restent malgré tout cohérents avec celui de *Licania membranacea* (groupe 1). Les deux « espèces » de Collinet évitent en effet les bas-fonds.

La détection par Collinet d'associations, pour des espèces classées dans le groupe 10, tient sans doute au fait que la méthode des tests du χ^2 est moins conservatrice que celle des tests de permutation. Malgré tout, le comportement des 32 espèces est finalement assez cohérent avec les résultats de la présente étude. Entre autres, les deux premiers ensembles que Collinet distingue (« Espèces plus abondantes dans les BF et/ou sur les sols hydromorphes » et « Espèces plus abondantes hors BF et/ou sur les sols non hydromorphes ») correspondent respectivement à des espèces des groupes édaphiques 4 à 9 et des groupes 1 à 3.

Le troisième ensemble, les « Espèces indifférentes », rassemble en revanche des espèces surtout associées au plateau (groupe 1 et 2). Collinet note cependant que trois d'entre elles évitent une zone de bas-fond dominée par *Euterpe oleracea*, le palmier pinot. Cette zone correspond cependant au bas-fond particulier et très étendu de la P16, avec une contrainte d'engorgement beaucoup plus forte que dans tous les autres bas-fonds (nappe à moins de 10 cm en toute saison). À noter, à propos du palmier pinot, qu'avec seulement 5 individus, les tests de permutation conduisent à l'associer au groupe 7, ce qui est cohérent avec son comportement même si un effectif plus important aurait sans doute permis de l'associer au groupe 9 avec *Symphonia globulifera* et *Pterocarpus officinalis*.

2.6.3.2. Comparaison de l'écologie des espèces, à Saint-Élie et en Amazonie

Sabatier *et al.* [1997] ont étudié les relations avec le sol d'un grand nombre d'espèces sur le dispositif de la piste de Saint-Élie. Le substrat étant le même qu'à Paracou, le gradient de sol est relativement comparable. Il y a toutefois, à Saint-Élie, une importance accrue des sols profonds à drainage vertical libre (DVD), rares à Paracou. La comparaison, pour les espèces communes (une cinquantaine), montre que les réponses des espèces appartenant aux groupes édaphiques 5 et 6 de Paracou sont très homogènes avec celles observées à Saint-Élie. Pour Sabatier *et al.* [1997], ces espèces (ex : *Eperua falcata*, *Eschweilera coriacea*, *Iryanthera hostmanni*, *Lecythis persistens*) évitent fortement les sols de haut de pente à drainage vertical libre (DVD) et sont particulièrement associées aux sols de bas de pente hydromorphes (SH). D'autres espèces, telles que *Thyrsodium guianense*, *Peltogyne venosa* ou *Unonopsis rufescens*, qui montrent des associations fortes avec les sols profonds

de haut de pente (DVD) à Saint-Élie, sont affectées au groupe 10 des espèces sans lien avec le sol à Paracou, essentiellement par manque d'effectif pour détecter les associations. Il y a donc, là encore, une bonne concordance entre les résultats obtenus à Paracou et ceux de Sabatier *et al.* [1997] et une confirmation de l'idée qu'une partie des espèces du groupe 10 a bien des affinités avec le sol.

L'analyse des données de Sabatier *et al.* [1997] a été reprise avec de nouvelles méthodes d'ordination par Pélissier *et al.* [2002]. Ils observent une organisation des espèces selon deux axes et non un comme à Paracou. Le premier est un axe de tolérance à l'engorgement prolongé qui oppose les sols hydromorphes engorgés aux sols profonds et drainants. Il est très extrêmement bien corrélé au premier axe de l'AFC (cf. § 2.3), comme le montre la figure 2-11. La corrélation entre les deux axes est de 88 %.

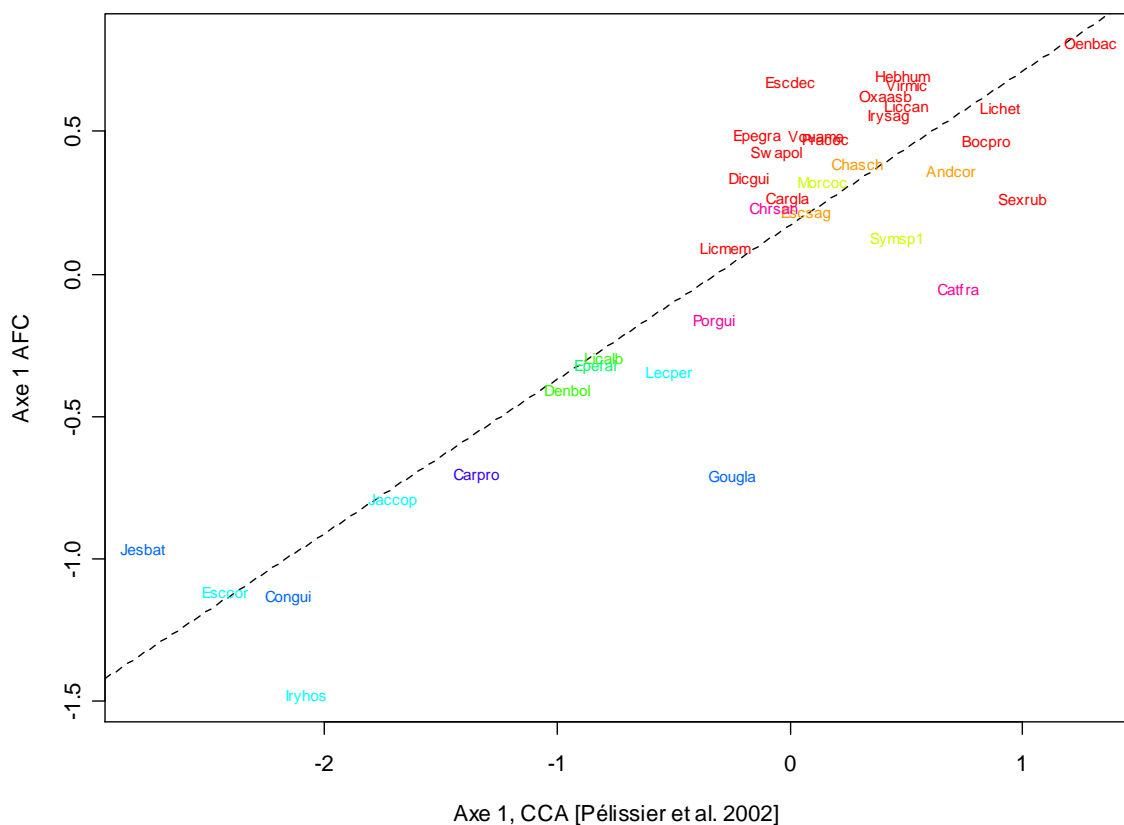


Figure 2-11 : Relation entre le premier axe de l'AFC à Paracou (cf. Figure 2-1) et le premier axe de la CCA de Pélissier *et al.* [2002] à Saint-Élie. Les données concernent 36 espèces communes aux deux dispositifs. La droite en pointillé est la relation linéaire entre les deux ($R^2 = 0,78$). Les couleurs différencient les groupes. Ce sont les mêmes que celles de la Figure 2-9.

Le second axe distingue les espèces tolérantes à un engorgement temporaire de celles qui ne le sont pas. Il oppose les sols à drainage vertical libre (DVD) aux sols à système hydromorphe

amont (UHS) et aux sols peu épais (SLD). L'interprétation à Paracou n'est cependant pas la même puisque les sols de l'unité SLD-UHS contribuent uniquement à la définition de l'axe 1. Cette différence est sans doute liée au fait que le gradient de sol est plus limité qu'à Saint-Élie. Les sols de plateau à Paracou appartiennent en effet en grande partie à l'unité SLD-UHS et les sols véritablement drainants sont rares. Par rapport à Saint-Élie, les espèces de Paracou sont donc réparties sur un gradient moins étendu mais l'organisation spatiale des espèces est globalement la même.

D'autres comparaisons entre les résultats obtenus à Paracou et ceux de la littérature peuvent également être proposées pour quelques espèces communes. La première, très présente en Guyane est *Eperua falcata*. C'est l'espèce la plus abondante en parcelles témoin de Paracou, bien qu'elle ne soit pas présente en parcelle P1. Le genre *Eperua* (Wapa en langue vernaculaire) est d'ailleurs le cinquième genre le plus présent en Amazonie [ter Steege *et al.* 2006], tout en étant relativement peu diversifié. Seules sept espèces sont distinguées en Guyane dont trois dominantes : *E. falcata*, le wapa, de loin la plus présente, *E. grandiflora* et *E. rubiginosa*, le wapa-rivière, cantonné aux bords des criques. La plupart des travaux s'accordent sur le fait que *E. falcata* préfère les sols hydromorphes en bas de pente, tandis que *E. grandiflora* occupe les plateaux et évite les sols à hydromorphie marquée. Cela est observé à Paracou [Barthès 1991a ; Collinet 1997 ; Baraloto *et al.* 2007 et la présente étude] , sur la piste de Saint-Élie [Sabatier *et al.* 1997], aux Nouragues¹³ [Sabatier et Prévost 1992] et dans une forêt à engorgement saisonnier au Guyana [ter Steege *et al.* 2003]. En outre, Barthès [1991a] suggère que les différences de distribution entre les deux populations pourraient être aussi dues à une sensibilité plus forte d'*E. grandiflora* à la toxicité aluminique. Quoi qu'il en soit, là encore, le comportement de cette espèce est semblable sur différents sites du plateau des Guyanes qui représente peu ou prou son aire de distribution, ce qui confirme bien l'écologie de cette espèce.

Le cas d'*Eschweilera coriacea* est également emblématique. Il s'agit sans doute d'une des espèces les plus communes du bassin amazonien [Mori et Lepsch-Cunha 1995, cités par Ribeiro *et al.* 1999]. La distribution de cette espèce est comparable :

1. à Paracou : elle est classée dans le groupe 6 des espèces associées aux bas de pente hydromorphes évitant les plateaux ;

¹³ Dispositif de recherche situé à 100 km au sud de Cayenne et mis en place par le CNRS en 1986.

2. sur la piste de Saint-Élie : Sabatier *et al.* [1997] notent qu'elle évite les sols de haut de pente à drainage vertical libre et qu'elle est associée aux sols hydromorphes de bas de pente ;
3. dans la région de Saül : Mori *et al.* [2002] notent un effet de l'humidité du sol comme principal facteur influençant la structure spatiale de cinq espèces de Lecythidaceae dont *Eschweilera coriacea* qu'ils observent en bas de pente ;
4. dans l'état brésilien du Pará : Bentes-Gama *et al.* [2002] l'observent en forêt inondable ;
5. en Équateur : Valencia *et al.* [2004] notent la présence préférentielle de l'espèce sur les pentes d'une parcelle d'étude de 25 ha, à la topographie proche de celle du dispositif de Paracou (collines de dénivelé de 30 m et bas-fonds larges d'environ 15 m).

Par ailleurs, les résultats disponibles dans la littérature permettent de comparer les tempéraments de quelques espèces supplémentaires à l'échelle de l'Amazonie et parfois même au-delà :

- *Pterocarpus officinalis* : cette légumineuse fixatrice d'azote [Bonhême *et al.* 1998 ; Koponen *et al.* 2003], de la famille des Fabaceae, est souvent citée comme très abondante dans des forêts marécageuses (swamp forests) en Guadeloupe [Bonhême *et al.* 1998], au Costa Rica [Webb et Peralta 1998], au Guyana [ter Steege *et al.* 2003] ou en Guyane [Koponen *et al.* 2004]. Entre le dispositif de Paracou et le Sinnamary, Koponen *et al.* [2004] observent une corrélation positive entre le niveau d'engorgement du sol et la quantité relative d'espèces fixatrices d'azote et suggèrent qu'une carence en azote minéral favorise ces espèces, notamment *Pterocarpus officinalis*. À Paracou, l'espèce est cependant bien moins abondante par rapport à ces observations réalisées dans des forêts marécageuses ;
- *Symphonia globulifera* : cette espèce commune, typique des milieux humides (groupe éda- phique 9), est observée depuis le Panamá [Harms *et al.* 2001] jusqu'aux forêts atlanti- ques du Brésil [Scarano *et al.* 1997], en passant par les forêts marécageuses du Guyana [van Andel 2003]. Elle est par ailleurs également présente sur le continent Africain. La présence de pneumatophores illustre particulièrement bien l'adaptation de l'espèce aux milieux engorgés ;

- *Virola surinamensis* : cette espèce (groupe édaphique 8) est signalée comme d'importance majeure dans une forêt inondable d'Amazonie brésilienne (état du Pará) [Bentes-Gama *et al.* 2002] et est également présente dans les forêts marécageuses du Guyana [ter Steege *et al.* 2003]. Des expérimentations ont d'ailleurs mis en évidence sa bonne résistance aux conditions d'engorgement et sa forte sensibilité à la sécheresse [Engelbrecht et Kursar 2003].

Les comparaisons de résultats à grande échelle sont malheureusement limitées à un très faible nombre d'espèces - les plus communes - pour des questions d'effectif évidentes. La discussion des résultats disponibles pour les espèces citées précédemment conduit également à formuler une remarque : toutes ces espèces ont en commun de tolérer plus ou moins fortement l'engorgement du sol. Cela va en effet des espèces du groupe 5 qui supportent l'engorgement (*Eperua falcata*) aux espèces du groupe 9 qui se développent presque exclusivement en milieu humide (*Symphonia globulifera* et *Pterocarpus officinalis*). Il semble donc que la tolérance à l'engorgement confère à ces espèces un avantage en terme de dispersion puisqu'elles parviennent à coloniser des zones parfois extrêmement éloignées, ce qui se traduit par leur mention dans les diverses publications. À l'inverse, les espèces des groupes 1 à 4, donc typiquement de terre ferme, se rencontrent moins fréquemment dans d'autres forêts, lorsque la distance augmente. Couteron et Pélissier [2004] faisaient déjà ce constat en remarquant qu'à Counami, la dissimilarité de la flore des bas de pente évolue peu avec la distance tandis qu'elle augmente fortement en dehors. Une hypothèse est peut-être que les bas-fonds et les zones inondables fournissent aux espèces qui parviennent à s'y développer un vecteur de dissémination puissant - surtout si les graines supportent l'engorgement ou mieux encore flottent - et continu - grâce aux diverses connections des réseaux hydrographiques - mais qui constitue au contraire une barrière écologique parfois difficile à franchir pour les espèces de terre ferme.

2.6.4. Lien avec les théories de la diversité

À l'échelle de Paracou, le milieu semble avoir un rôle prépondérant sur la répartition des espèces, même s'il est délicat de quantifier cet effet. Parmi les 54 articles listés dans le tableau c-1 (Annexe C), il est possible de déterminer la proportion d'espèces montrant une affinité avec le sol pour une trentaine de travaux environ et les chiffres varient de 25 à plus de 90%, avec une médiane aux alentours de 60 à 70%. En se limitant aux études incluant de nombreuses espèces et utilisant des méthodes robustes tenant compte de l'autocorrélation spatiale, les valeurs les plus basses sont de 40 %, les plus hautes de 80 %. Pour Paracou, le chiffre obtenu à partir des espèces

de plus de 5 individus est de 76 % (voir § 2.4.3.1) et il est sans doute sous-estimé du fait du faible effectif minimum pris en compte et de la difficulté de mettre en évidence des associations dans ces cas. Quoi qu'il en soit, si les effets du sol n'expliquent pas la présence des espèces rares (ce qui ne signifie pas que, dans les faits, elles n'y sont pas sensibles), il joue un rôle prépondérant sur la répartition spatiale des espèces et par là *a priori* sur la diversité locale.

Un tel résultat est donc en accord avec la théorie de la niche mais n'exclue pas pour autant l'existence de phénomènes neutres. Par exemple, *Eperua falcata*, l'espèce la plus abondante de Paracou, ne se trouve pas sur la parcelle P1, parcelle qui ne se différencie pourtant pas particulièrement des cinq autres. Il s'agirait plutôt ici d'un phénomène de limitation de la dispersion plutôt que de recrutement, *Eperua falcata* étant une espèce autochore, disséminant ses grosses graines à faible distance.

Une des observations qui ont amené Hubbell à proposer comme une bonne approximation l'équivalence fonctionnelle des espèces est basée sur ses observations à Barro Colorado Island (BCI). Il a en effet constaté qu'il y avait principalement un axe de différenciation de niche entre les espèces du dispositif [Hubbell 2005]. Selon lui, elles se différencient essentiellement d'après un compromis (trade-off) entre survie à l'ombre et croissance dans les trouées. En simplifiant fortement, cet axe oppose les sciaphiles aux héliophiles et, contrairement aux prévisions des mécanismes de différenciation de niche, les espèces ne se répartissent pas régulièrement le long de cet axe. Il y a en effet beaucoup d'espèces sciaphiles indifférenciables sur l'axe et en revanche relativement peu d'héliophiles. À Paracou, la répartition des espèces le long du gradient de sol montre un effet comparable. Il y a beaucoup plus d'espèces dans les premiers groupes édaphiques que dans les derniers et il y a, par ailleurs, une corrélation entre ces groupes et le taux d'héliophilie (cf. tableau 2-2, p. 73 et figure 2-10, p. 76). De plus, les groupes édaphiques rassemblent des espèces qui sont de toute façon présentes sur des gammes de sol assez vastes (en comparaison de l'ensemble de la gamme présente à Paracou qui, elle, est assez peu importante dans l'absolu) et il y a finalement peu de spécialistes strictes, à l'exception peut-être des espèces de bas-fond (groupe édaphique 9). Les espèces sont donc plutôt généralistes et, même si l'analyse fine a montré que leurs comportements diffèrent effectivement, elles cohabitent bien au sein d'un même habitat. Ce constat, qui est aussi celui de Harms *et al.* [2001] à BCI, a conforté Hubbell [2005 ; 2006] dans l'idée d'une équivalence fonctionnelle des espèces. Cependant, il est bien évident que résumer la niche des espèces à un seul axe ne peut permettre de les différencier toutes. En caricaturant, un second axe qui différencierait toutes les espèces sciaphiles permettrait de comprendre que par

projection sur le premier axe, toutes se retrouvent peu ou prou au même niveau. La question de Hubbell [1997 ; 2001] est : dans quelle mesure supposer que les espèces sont équivalentes est-il suffisant ? Concernant la position des espèces dans l'espace, cette hypothèse est visiblement trop simpliste, étant donné qu'il apparaît une structure claire d'organisation des espèces en fonction du milieu.

Concernant la théorie de la niche, rappelons cependant que la compréhension de l'agencement des espèces le long d'une dimension de la niche en suppose une compréhension mécaniste [Kearney 2006]. Or, à supposer que le gradient d'engorgement hydrique mis en évidence à Paracou constitue effectivement une dimension de la niche, les variables sol étudiées n'en sont pas des mesures directes. Si toutes sont effectivement liées, d'une façon ou d'une autre, à la dynamique et à la ressource en eau, ce lien n'est pas quantitatif.

2.7. Conclusions

À Paracou, une très forte majorité d'espèces -en tout cas parmi les plus communes- se répartissent le long d'un gradient écologique parallèle au gradient topographique, depuis les sols profonds non hydromorphes en haut des unités de relief jusqu'aux bas-fonds très hydromorphes.

La méthode utilisée, consistant à effectuer des tests de permutation en parallèle sur un ensemble de parcelles, assure une grande cohérence des résultats à l'échelle de Paracou. En effet, les associations détectées ne sont pas valables seulement au niveau de la parcelle mais à celui du dispositif, soit plusieurs centaines d'hectares. Par ailleurs, les résultats obtenus à Paracou semblent cohérents avec un certain nombre d'études en Guyane, notamment à Saint-Élie, dispositif situé sur le même substrat géologique. Il est donc raisonnable de penser qu'ils sont extrapolables au moins à la zone des schistes du Bonidoro. La comparaison avec d'autres études en Amazonie montre également le comportement écologique des espèces mais ces comparaisons sont malheureusement limitées à trop peu d'espèces pour pouvoir en inférer une règle commune.

Par ailleurs, les analyses présentées dans ce chapitre ne sont que corrélatives et ne permettent pas de comprendre comment le milieu agit sur la présence ou l'absence des espèces. L'effet du sol sur la performance de ces dernières sera donc abordé dans le chapitre 3.

Enfin, le rassemblement des espèces au sein de groupes édaphiques et la caractérisation de ces derniers a permis de mettre en évidence la relation existant entre la tolérance à l'engorgement et le tempérament plus héliophile des espèces. Les groupes utilisés pour faire cette caractérisation étant des groupes de dynamique, la relation avec les groupes édaphique pose la question du lien entre le milieu, la composition floristique et la dynamique du peuplement. Les espèces qui se développent dans un même milieu ont en plus en commun d'avoir plus souvent la même dynamique. Le chapitre 4 traitera justement des implications que cela peut avoir au niveau du peuplement.

Chapitre 3

- Effets du sol sur la performance des espèces -

3.1. Introduction	91
3.2. Croissance radiale	92
3.2.1. Matériel et méthode – Construction de modèles de croissance en diamètre	92
3.2.1.1. Choix de la variable à modéliser	93
3.2.1.2. Prise en compte de l'effet du diamètre	94
3.2.1.3. Choix des variables de compétition	96
3.2.1.4. Prise en compte des effets du sol et de la pluviosité	98
3.2.1.5. Choix du modèle	99
3.2.2. Résultats	100
3.2.3. Discussion	104
3.3. Du jeune arbre recruté au vieil arbre déjà en place	107
3.3.1. Matériel et méthode	107
3.3.2. Résultats	108
3.3.3. Discussion	110
3.4. Du jeune plant à l'arbre adulte [Baraloto <i>et al.</i> 2007]	111
3.4.1. Matériel et méthode	111
3.4.2. Résultats	113
3.4.3. Discussion	115
3.5. Bilan : croissance et sélection par le sol	116

Chapitre 3 - Effets du sol sur la performance des espèces

3.1. Introduction

Les résultats exposés au chapitre 2 montrent que la répartition d'une grande partie des espèces, en tout cas les plus communes, est nettement corrélée à celle des unités de sol. Comment expliquer ces distributions ? Sont-elles le fruit des seuls mécanismes agissant à l'installation des individus (déterminés par la niche de régénération et les limitations de la dispersion et du recrutement) ou correspondent-elles également à des mécanismes agissant aux stades ultérieurs ?

Pour répondre à cette question, le présent chapitre traitera de la performance des espèces. Si les processus expliquant la distribution des espèces sont bien des processus liés à la niche des espèces, la performance devrait être supérieure sur les sols auxquels les espèces sont associées. Russo *et al.* [2005] définissent la performance des espèces par deux composantes : **la croissance et la mortalité**, paramètres que Condit *et al.* [2006] rassemblent sous le terme de « niche démographique ». Une espèce adaptée au milieu où elle se développe devrait y croître mieux et y mourir moins.

Les données d'inventaire du peuplement adulte ($\text{dbh} \geq 10 \text{ cm}$), depuis 1984 ou 1991, permettent d'étudier la croissance de nombreuses espèces (sous réserve d'effectifs suffisants) en fonction des différentes unités de sol sur lesquels elles se développent. Ce sera l'objet de la première partie de ce chapitre.

En revanche, les données disponibles à Paracou ne permettent pas d'étudier correctement la mortalité des espèces car les effectifs d'arbres morts sont trop faibles, même pour les espèces les plus fréquentes. Les problèmes d'identification évoqués au chapitre 1 (voir § 1.5.1 et tableau 1-4, p. 40) contribuent d'ailleurs fortement à cette situation, car il n'est pas possible de revenir sur l'identification botanique d'arbres déjà morts. Les effets du milieu sur la mortalité spécifique seront toutefois abordés de manière indirecte, par l'étude des effets du sol sur la distribution diamé-

trique des espèces, moyennant certaines hypothèses sur la dynamique des populations, qui seront à discuter.

Dans une troisième partie, une étude approfondie des effets du sol sur la performance de huit espèces sera présentée. Cette étude couple différents niveaux d'approche, depuis la distribution des espèces en forêt jusqu'à l'étude expérimentale des effets du sol sur la croissance et la mortalité. L'étude permet par ailleurs de mettre en relation des résultats obtenus pour différents stades de développement, depuis le jeune plant jusqu'à l'arbre adulte.

3.2. Croissance radiale

La croissance d'un arbre en forêt tropicale dépend de plusieurs facteurs. En premier lieu, de son stade de développement : la croissance varie avec l'âge de l'individu. Elle dépend, en second lieu, de son environnement et particulièrement des différentes ressources qu'il est susceptible d'exploiter. Ces ressources se répartissent en deux ensembles distincts : la lumière, disponible au niveau de la canopée et l'eau, l'oxygène et les nutriments du sol. Les individus sont en compétition pour ces deux types de ressources au niveau de leurs houppiers et de leurs racines. Cette compétition agit comme un réducteur d'une croissance « potentielle », qui serait observée en son absence [Gourlet-Fleury 1997 ; Gourlet-Fleury et Houllier 2000].

La croissance d'une espèce peut s'analyser sous différents aspects : la croissance en hauteur et la croissance en diamètre. La combinaison des deux fournit la croissance en volume. Les données disponibles à Paracou ne permettent d'étudier que la croissance en diamètre.

Les espèces de Paracou ne sont jamais complètement cantonnées à une seule unité de sol. Elles couvrent plutôt une gamme d'unités plus ou moins restreinte selon les cas (cf. chapitre 2). Est-il possible d'observer des différences de croissance entre les individus qui se développent sur ces différentes unités ?

3.2.1. Matériel et méthode – Construction de modèles de croissance en diamètre

La démarche adoptée a été de construire un modèle de croissance individuel pour un grand nombre d'espèces. Afin d'essayer de quantifier les effets du sol sur la croissance, les modèles doivent tenir compte des différents facteurs susceptibles d'affecter la croissance et notamment de la com-

pétition. Le choix des espèces est basé sur un critère d'effectif, condition nécessaire pour ajuster les modèles avec une fiabilité satisfaisante. Seules les espèces correctement identifiées et ayant au moins 80 individus dans la base de données ont ainsi été retenues. Elles sont trente-neuf en tout. Une espèce, répondant pourtant à ce critère, n'a cependant pas été conservée : *Swartzia polyphylla*, le bois corbeau, dont le tronc aux formes tourmentées rend impossible sinon dépourvue de sens toute mesure de diamètre aux stades avancés (cf. § 1.5.1, p. 31).

3.2.1.1. Choix de la variable à modéliser

La variable « dépendante » à modéliser est l'accroissement en diamètre, en centimètres par an. Pour limiter au maximum les effets des erreurs de mesure signalés au § 1.5, il y avait intérêt à lisser les données sur des périodes longues. Cela a toutefois l'inconvénient de moyenniser les variations inter-annuelles dues à la compétition et à la pluviosité, et de réduire un peu l'effectif d'arbres utilisés, puisque ceux-ci doivent être recrutés et vivants sur toute la période de calcul. Une durée de quatre ans a finalement été retenue. La variable « Accroissement » modélisée est la pente de la régression entre les diamètres successifs et la date d'inventaire [voir Gourlet-Fleury 1997]. Les individus présentant des déformations (code 4 dans la base de donnée), de fortes anomalies de croissance ou ayant fait l'objet d'une remontée de la mesure (code 2 et 3) ont été exclus du jeu de données.

Malgré ces transformations, qui minimisent les imprécisions dues aux erreurs de mesure, il subsiste un grand nombre d'accroissements négatifs, comme le montre l'histogramme par exemple de la figure 3-1 (p. 94) pour *Eperua falcata*. Ces accroissements négatifs, même s'ils ont déjà été constatés en Guyane [Prévost et Puig 1981] et parfois attribués au gonflement des écorces sous l'effet de l'hygrométrie ou au dépérissement des individus [Durrieu de Madron 1993], sont toutefois trop nombreux pour être tous « normaux ». Ils résultent en partie des imprécisions et des erreurs de mesures. S'il existe des accroissements négatifs anormaux, cela signifie qu'il existe également des accroissements positifs, également anormaux mais beaucoup plus difficiles à détecter. L'ensemble des accroissements a donc été conservé, en faisant l'hypothèse que la distribution des erreurs est normale, au sens statistique cette fois.

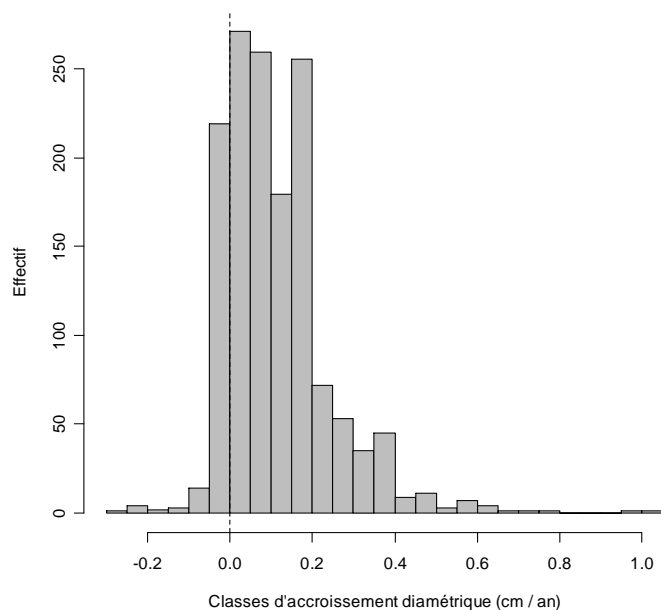


Figure 3-1 : Histogramme de distribution des accroissements d'*Eperua falcata* en parcelles témoin de Paracou. Les valeurs sont les accroissements de 1451 individus sur la période 1999-2003.

Pour un individu donné, ce sont en fait quatre accroissements successifs qui ont pu être calculés et utilisés dans le modèle : les accroissements 1987-1991, 1991-1995, 1995-1999 et 1999-2003. La prise en compte de ces accroissements successifs permet d'estimer la variabilité individuelle. Les accroissements étant moyennés sur plusieurs années, ils ont été considérés, en première approximation, comme relativement indépendants.

3.2.1.2. *Prise en compte de l'effet du diamètre*

La relation entre l'accroissement diamétrique d'un arbre et son diamètre est généralement modélisée par des fonctions non linéaires. Les modèles souvent utilisés sont, par exemple, ceux de Gompertz ou de Lunqvist-Matérn [Franc *et al.* 2000 ; Bontemps 2002]. Ce sont d'ailleurs ces modèles qui ont été privilégiés par Gourlet-Fleury [1997] pour modéliser la croissance du peuplement à Paracou (figure 3-2).

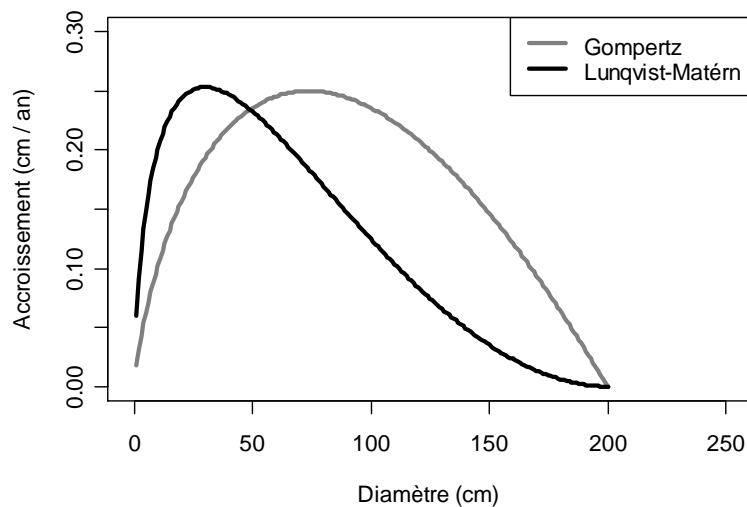


Figure 3-2 : Exemple des modèles de croissance de Gompertz et de Lunqvist-Matérn. Les deux modèles atteignent l'asymptote en K qui vaut ici 200 cm.

L'intérêt de la prise en compte explicite de la structure non linéaire de l'effet du diamètre réside en partie dans l'interprétation biologique qu'il est possible de fournir des paramètres du modèle. Ainsi, un modèle de croissance propose généralement un démarrage par une croissance lente, qui s'accélère ensuite pour passer par un maximum (souvent un paramètre du modèle) pour diminuer enfin jusqu'à s'annuler complètement. Le diamètre de l'individu atteint alors une asymptote, paramètre commun à la plupart des modèles et souvent noté K. Le modèle de Gompertz, à deux paramètres, montre par exemple un maximum de croissance pour un diamètre valant K/e . Le modèle de Lunqvist-Matérn, plus flexible grâce à un paramètre supplémentaire, peut passer par un maximum de croissance plus tôt et converge plus lentement vers l'asymptote (voir figure 3-2).

L'ajustement de tels modèles aux relations observées entre le diamètre et la croissance a été tenté par espèce mais s'est heurtée à de nombreuses difficultés pour les faire converger. La cause de ces difficultés tient sans doute à la très grande variabilité des accroissements diamétriques et au fait que la non linéarité de la relation entre accroissement et diamètre n'est pas toujours flagrante. La figure 3-3 illustre cela avec le cas de deux espèces. Pour la première, *Eperua grandiflora*, la relation entre accroissement et diamètre semble bien non linéaire, avec un maximum de croissance atteint vers 20-25 cm. Ce type de relation est bien moins évident avec la seconde, *Eschweilera sagotiana*, pour laquelle il est difficile d'identifier un maximum net, si ce n'est, peut-être, en examinant uniquement la courbe enveloppe.

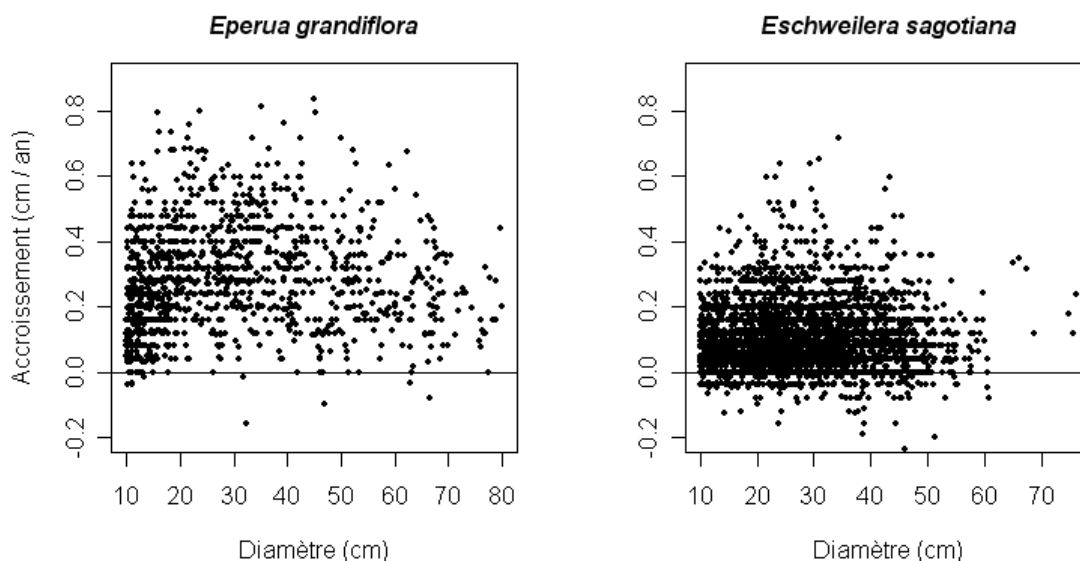


Figure 3-3 : Relation entre accroissement diamétrique et diamètre pour *Eperua grandiflora* et *Eschweilera sagotiana*.

Les données correspondent aux accroissements lissés sur 4 années consécutives. Le diamètre correspondant est le diamètre initial.

Outre la grande dispersion des accroissements observés pour une même valeur du diamètre, la figure 3-3 illustre également le fait que les plus gros individus sont loin d'avoir une croissance nulle, ce qui avait déjà été observé précédemment [Clark et Clark 1999]. Ce phénomène montre bien qu'il est souvent difficile d'ajuster les modèles, notamment le paramètre K , justement très sensible aux diamètres importants [Gourlet-Fleury 1997]. Par ailleurs, cela pose également la question de la justesse « biologique » de ces modèles. En effet, il n'est pas évident que la croissance diamétrique ait véritablement une limite. Lebourgeois [2004] montre ainsi que des chênes (*Quercus petraea*) de plus de 300 ans et de 90 cm de diamètre produisent encore des accroissements comparables à ceux qu'ils avaient à 40 ans. Contrairement à la croissance en hauteur, il ne semble pas y avoir de limite physique forte à la croissance diamétrique.

Pour toutes ces raisons, les modèles de croissance « classiques » n'ont finalement pas été retenus dans cette étude. L'effet du diamètre a simplement été considéré comme linéaire mais un terme au carré a tout de même été ajouté pour tenir compte de courbures dans la relation diamétrique.

3.2.1.3. Choix des variables de compétition

La prise en compte de la compétition est nécessaire dans le modèle afin d'en contrôler les effets sur la croissance. Il s'agit en effet des variables les plus susceptibles d'affecter l'évolution du diamètre. Mais comment tenir compte des effets de la compétition en forêt tropicale ?

La grande diversité des forêts tropicales implique que les individus d'une espèce donnée sont rarement en compétition directe avec les mêmes espèces et dans des conditions comparables. Les interactions compétitives entre espèces deux à deux sont donc difficilement quantifiables. Par conséquent, elles sont généralement simplifiées par des indices de compétition qui ne tiennent pas compte des distinctions entre espèces. Ces indices peuvent être liés à la densité ou la surface terrière des arbres environnants [Gourlet-Fleury 1998], à la structure de la canopée [Svenning 1999 ; Aiba *et al.* 2004 ; Jones *et al.* 2006], ou à l'éclairement du houppier [Sheil *et al.* 2006], etc. Il en existe un très grand nombre [Moravie *et al.* 1999 ; Weigelt et Jolliffe 2003 ; Prévosto 2005].

Dans le cadre de la présente étude, plusieurs indices de compétition ont été utilisés, en s'inspirant essentiellement de ceux décrits par Gourlet-Fleury [1998]. Les indices testés étaient la densité des arbres (N) et leur surface terrière (G), calculées dans un rayon de 20 m autour de chaque individu, ce rayon étant à la fois biologiquement justifié, et, pragmatiquement, celui qui donne les meilleurs prédicteurs [Gourlet-Fleury 1998]. À partir de ces deux indices initiaux, il est possible d'en bâtir deux autres par restriction des premiers. Il s'agit à nouveau de la densité et de la surface terrière dans un cercle de 20 m mais en ne considérant que les arbres plus gros que l'arbre central. La notion de « plus gros » se base uniquement sur la comparaison des diamètres, seule variable disponible pour établir cette distinction. L'hypothèse implicite est que les individus ayant un plus gros diamètre que l'arbre central exercent sur lui une compétition forte pour la lumière. Les deux indices ainsi constitués sont respectivement notés N_{sup} et G_{sup}. Ce dernier a par exemple été utilisé avec succès pour prédire la croissance d'espèces de forêt inondable au Pérou [Nebel 2001]. Par ailleurs, d'autres indices ont également été testés : SCirc, la somme des circonférences et Alpha, la somme des angles, ainsi que les indices « supérieurs » correspondants : SCirc_{Sup} et Alpha_{Sup}. La figure 3-4 illustre le calcul de ces différents indices. Contrairement aux autres, le dernier indice, Alpha, introduit l'effet des distances entre individus. À diamètre égal, un arbre aura d'autant plus d'effet qu'il est proche et, à distance égale, un arbre aura d'autant plus d'effet que son diamètre est important. Cet indice s'inspire du tour d'horizon relascopique qu'effectue le forestier, à la différence près que la distance maximale de prise en compte est ici fixée à 20 m.

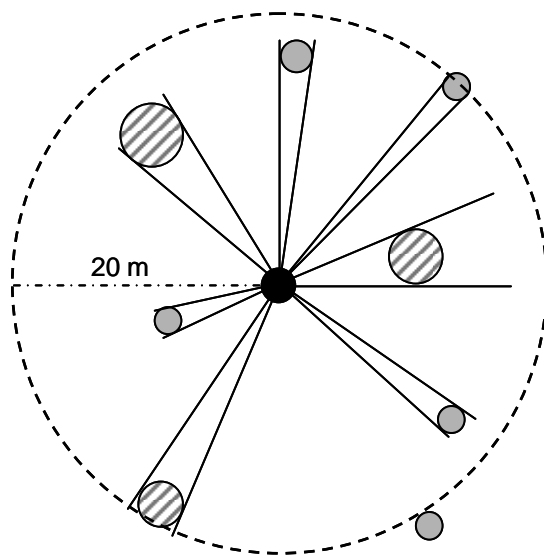


Figure 3-4 : Exemple de calcul des indices de compétition.

Les arbres sont représentés par leur section à 1,30 m, considérée circulaire.

La densité N est le nombre d'individus situés dans le cercle de 20 m, à l'exception de celui en noir, pour lequel les indices sont calculés. G est la somme de leurs surfaces, $SCirc$, la somme de leurs circonférences et $Alpha$, la somme des angles matérialisés par les traits noirs.

Les indices supérieurs N_{sup} , G_{sup} , $SCirc_{sup}$ et $Alpha_{sup}$ sont les mêmes indices restreints aux seuls arbres hachurés, plus gros que l'individu central.

Les calculs de ces différents indices (8 en tout) ont été effectués pour tous les individus, aux quatre dates correspondant au début des accroissements calculés. La valeur des indices N , G et $SCirc$ est rapportée à la surface, exprimée en hectares. Pour les individus se trouvant à moins de 20 m du bord des parcelles, les valeurs calculées ont été corrigées en multipliant par un facteur correspondant au rapport de la surface de la partie du cercle à l'intérieur de la parcelle sur la surface totale du cercle de 20 m. Ce facteur varie ainsi de 1, quand le cercle est entièrement dans la parcelle, à 4 quand l'individu est dans un coin de la parcelle.

Contrairement à Gourlet-Fleury [1997], l'analyse de la croissance ne concerne que les parcelles témoin. Ceci a une influence majeure sur la variabilité des indices de compétition, qui est ici beaucoup plus faible. Cette gamme de variation moins étendue permet de faire l'hypothèse d'une relation linéaire entre accroissements et indices de compétition même si, intrinsèquement, cette relation n'a aucune raison de l'être. En effet, il existe sans doute un seuil bas à partir duquel la compétition par ses voisins commence à influencer la croissance d'un individu et un seuil haut au delà duquel la présence d'un voisin supplémentaire n'a plus d'effet sur la croissance. En parcelles témoin la situation se rapprocherait de ce seuil haut si les chablis n'intervenaient pas en diminuant localement la pression compétitive. En première approximation, l'effet des indices de compétition sera donc considéré comme linéaire.

3.2.1.4. *Prise en compte des effets du sol et de la pluviosité*

L'ensemble des unités de sol définies dans le cadre de cette étude sont liées, de près ou de loin, à la dynamique de l'eau (voir chapitre 1, § 1.4.3). La quantité d'eau disponible pour les plantes dé-

pend, bien entendu, des caractéristiques pédologiques du sol définissant notamment sa réserve utile, autrement dit sa capacité de stockage, et des apports en eau. Ces derniers sont notamment fonction de la situation topographique et, bien sûr, de la pluviosité, ou plutôt de la résultante entre pluviosité et évapotranspiration. L'évapotranspiration n'étant pas déterminée sur le site, seule la pluviosité a été utilisée.

Des variables sol et pluviosité ont donc été utilisées puisque c'est la combinaison des deux qui définit *a priori* le mieux les ressources en eau disponibles pour la croissance. Sachant que la distribution des espèces est biaisée en fonction du sol, les différents découpages en unités considérées pour une espèce donnée sont ceux qui permettent de conserver des effectifs non négligeables de chaque espèce sur chaque unité. Ainsi, pour une espèce centrée sur les bas-fonds et couvrant essentiellement les unités Hydr4 à Hydr6 (exemple : *Symphonia globulifera*, groupe 9), les découpages considérés pourront être les distinctions Hydr1-5/Hydr6 ou Hydr1-4/Hydr5-6 qui assurent un minimum d'individus dans chaque catégorie. Le minimum choisi est de 20 arbres.

La pluviosité peut être considérée comme constante sur l'ensemble du dispositif de Paracou. En revanche, elle peut varier fortement d'une année à l'autre, sous l'effet notamment, des effets El Niño [Potts 2003]. Les accroissements étant moyennés sur quatre années consécutives, les données pluviométriques considérées couvrent la même période. Après plusieurs essais, deux variables ont été retenues. La première est la moyenne sur quatre ans de la pluviosité annuelle (Ptot) et la seconde est la pluviosité moyenne du mois le plus sec, en général septembre ou octobre (minP-sec).

3.2.1.5. Choix du modèle

Le but de ce travail est d'examiner la part des effets du sol sur la croissance. La modélisation linéaire de l'effet du diamètre permet de se limiter aux cas des modèles linéaires pour lesquels l'effet des différentes variables est additif. Le choix du modèle a par ailleurs été guidé par la volonté d'estimer, pour chaque espèce, la part de la variabilité individuelle sur la croissance. Le faire dans le cadre des modèles linéaires classiques reviendrait à estimer autant de paramètres qu'il y a d'individus (en fait un de moins), conduisant à un sur-paramétrage évident. Une solution pour surmonter ce problème et ne pas estimer un aussi grand nombre de paramètres est fournie par la classe des modèles mixtes. Le modèle choisi est donc un modèle linéaire mixte.

Un modèle mixte est un modèle qui associe l'estimation d'effets fixes (comme en approche linéaire classique) et l'estimation d'effets aléatoires. Ici, l'effet aléatoire recherché correspond au facteur « individu ». Pour estimer l'effet de cette variable, le modèle mixte le décompose en un effet fixe, correspondant à l'espérance de la variable (estimée par la moyenne) et en un effet aléatoire correspondant à sa variance.

L'estimation de l'effet des différents facteurs a été réalisée par maximum de vraisemblance plutôt que par maximum de vraisemblance restreint, ce choix permettant de disposer d'un test de comparaison des modèles emboîtés [Pinheiro et Bates 2000]. Le choix des variables retenues dans les modèles ajustés pour chaque espèce a donc été réalisé sur la base du test F de rapport des vraisemblances pour les modèles emboîtés et en tenant compte de l'AIC.

Les premiers modèles ajustés présentaient une hétéroscédasticité marquée, les résidus augmentant avec la valeur ajustée. Une fonction de variance a donc été utilisée pour les normaliser. La fonction de variance choisie est une constante qui multiplie l'accroissement prédit. La valeur de cette constante est ajustée par itérations successives du modèle.

3.2.2. Résultats

Le bilan des modèles ajustés pour les 39 espèces est présenté dans le tableau 3-1. La valeur des différents effets y est reportée, ainsi que la variance des effets fixes, des effets aléatoires et des résidus. Les coefficients, correspondant à des variables dans des unités différentes, ne sont pas comparables entre eux.

Le premier constat est le faible pouvoir explicatif des modèles ajustés. Le R^2 , calculé comme le rapport des effets fixes sur la somme des effets, varie ainsi de 0,1% à 24,5%. Les interprétations devront donc être prudentes car ces taux indiquent que les variables utilisées sont peu pertinentes pour rendre compte de la croissance observée. La part des effets fixes augmente en fait avec le niveau de croissance moyen des espèces. Ce constat est cohérent avec l'idée que plus une espèce pousse vite, plus les variations de sa croissance seront importantes et plus il sera facile de distinguer et de quantifier l'effet des variables l'influençant. Le deuxième constat tient à la part des effets aléatoires. Elle est presque systématiquement supérieure aux effets fixes et peut même atteindre 50% dans le cas de *Gouppia glabra*. L'effet « individu » semble donc au moins aussi important que celui de la compétition, de la pluviosité et du sol réunis.

Les effets du diamètre ne sont pas homogènes d'une espèce à l'autre. L'effet du diamètre intervient 31 fois, celui du carré du diamètre 22 fois et le signe de ces deux effets montre que la relation générale peut être soit positive soit négative selon les espèces. Ce constat est cohérent avec la grande dispersion des accroissements en fonction du diamètre. Il ne se dégage pas, en effet, de relation générale pour toutes les espèces à l'examen de ces relations.

Les effets de la compétition, quant à eux, sont beaucoup plus nets. Toutes les espèces montrent une sensibilité au moins à un indice de compétition. L'indice le plus souvent retenu est Alpha, la somme des angles. Cela indique que les effets compétitifs dépendent bien des distances entre individus et sans doute de la taille des arbres. Cet effet taille semble d'autant plus juste que l'effet de l'indice « supérieur », représentant la seule compétition des arbres de plus gros diamètre, est fréquemment retenu et parfois seul. Dans ce cas, il semble qu'il s'agisse plus souvent d'espèces héliophiles donc *a priori* plus sensibles à la compétition pour la lumière. Cependant, il est délicat de généraliser ce constat à toutes les héliophiles. Dans le cas de *Carapa procera*, par exemple, le seul indice de compétition retenu est un indice de compétition global. Par ailleurs, l'effet de la première variable de compétition est parfois positif. Dans ce cas, le second indice de compétition sort systématiquement et il est toujours négatif. Ce type de réponse correspondrait à des espèces sensibles à la compétition pour la lumière mais profitant plutôt de la présence de compétiteurs plus petits.

Les effets du sol, moins importants que ceux de la compétition, sont cependant significatifs pour vingt-cinq espèces sur les trente-neuf étudiées, comme le montre le tableau 3-1 ci-après.

Tableau 3-1 : Bilan des modèles de croissance pour 39 espèces, en parcelles témoin de Paracou.

L'effet du diamètre est décliné sous forme de 2 variables D et D². L'effet de la compétition est séparé en 2 variables, la première correspond à un indice utilisant tous les arbres du voisinage (Tot), la seconde ne prend en compte que les arbres de diamètre supérieur (Sup). Le nom des indices est également fourni. Les effets du sol sont organisé en 4 catégories maximum, ordonnées des sols de plateau (Sol1) aux sols de bas-fond (Sol4). La valeur 0 désigne l'unité de sol à laquelle ont été comparées les autres. Le nom des unités est également précisé. La pluviosité est séparée en pluviosité totale (Ptot) et pluviosité du mois le plus sec (minPsec). La décomposition de la variance [Hervé 1999] est fournie et le « R² » du modèle également ainsi que la part des effets aléatoires. Enfin le groupe édaphique de l'espèce est précisé et sert à ordonner le tableau. Il n'y a pas de fonction de variance pour les espèces marquées d'un astérisque*.

Espèce	Diamètre			Compétition				Effets sols							Pluviosité		Décomposition de la Variance						
	Nb	D	D ²	Tot	Effet Tot	Sup	Effet Sup	Sol1	Effet Sol1	Sol2	Effet Sol2	Sol3	Effet Sol3	Sol4	EffetSol4	minPsec	Ptot	Var Fixe	Var Aléa.	Var Résid.	R ² fixe	Part aléa.	Grp
<i>Bocopa prouacensis</i>	571	-	-	Alpha	-3,6E-04	-	-	Hydr1	0	Hydr2-6	-8,3E-03	-	-	-	-	-	6,1E-05	8,3E-04	5,5E-02	0,1%	1,5%	1	
<i>Dicorynia guian.</i>	236	-3,6E-03	-	-	-	Nsup	-3,4E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,9E-03	1,1E-02	3,6E-02	5,8%	21,4%	1	
<i>Eperua grandiflora</i>	412	-1,4E-02	7,6E-05	Alpha	4,1E-04	AlphaSup	-5,1E-03	Hydr1	0	Hydr2-6	-2,7E-02	-	-	-	-	1,5E-04	5,8E-03	1,3E-02	3,3E-02	11,2%	24,3%	1	
<i>Eschweilera dec.</i>	101	-	-	Alpha	-1,0E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,6E-04	4,0E-03	3,8E-02	0,6%	9,5%	1	
<i>Iryanthera sagot.</i>	266	-	-	Alpha	-7,2E-04	-	-	Hydr1	0	Hydr2-6	-3,7E-02	-	-	-	-	-	4,6E-04	3,1E-03	4,6E-02	0,9%	6,2%	1	
<i>Licania canescens</i>	177	-1,9E-03	-	Alpha	-8,4E-04	-	-	Hydr1	0	Hydr2-6	-1,1E-02	-	-	-	-	-	3,2E-04	1,6E-04	8,4E-02	0,4%	0,2%	1	
<i>Licania hetero.</i>	598	-2,9E-02	2,7E-04	Alpha	2,0E-03	AlphaSup	-5,1E-03	DVD-Alt	1,3E-02	SLD-UhS	-1,3E-02	DhS	0	SH	-6,9E-02	7,6E-05	2,3E-03	6,4E-03	2,9E-02	6,1%	16,8%	1	
<i>Licania memb.</i>	334	-1,2E-02	7,6E-05	Alpha	7,7E-04	AlphaSup	-3,6E-03	-	-	HorsBasPente	3,8E-02	-	-	BasPente	0	9,3E-05	2,2E-03	8,7E-03	1,9E-02	7,3%	28,8%	1	
<i>Oxandra asbeckii</i>	769	-4,6E-02	1,1E-03	Alpha	1,8E-03	AlphaSup	-2,5E-03	-	-	DVD-Alt-SLD-UhS	-8,6E-03	DhS-SH	0	-	3,2E-05	1,9E-04	4,3E-04	5,0E-02	0,4%	0,8%	1		
<i>Pradosia coch.</i>	332	-3,1E-03	-	-	-	Nsup	-2,5E-03	Hydr1	0	Hydr2-6	-3,3E-02	-	-	-	-	-7,3E-05	1,9E-03	6,7E-03	6,0E-02	2,6%	9,0%	1	
<i>Sextonia rubra</i>	99	1,1E-02	-9,5E-05	-	-	GSup	-4,6E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,3E-02	5,7E-03	5,5E-02	17,7%	7,7%	1	
<i>Vouacapoua ame.</i>	388	1,3E-03	-	SCirc	-2,7E-04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,2E-04	1,9E-03	6,1E-02	1,0%	3,0%	1	
<i>Chaetocarpus sch.</i>	215	-7,0E-03	9,5E-05	Alpha	-4,4E-04	AlphaSup	-1,1E-03	-	-	Hydr1-3	0	-	-	Hydr4-6	-5,1E-02	5,8E-05	5,8E-04	3,8E-03	5,1E-02	1,0%	6,8%	2	
<i>Eschweilera sagot.</i>	1446	-8,5E-03	8,1E-05	Alpha	-2,0E-04	AlphaSup	-1,7E-03	Plateau	1,9E-02	Pente	1,1E-02	BasPente	0	-	-	-7,5E-05	5,1E-04	1,9E-03	5,2E-02	0,9%	3,4%	2	
<i>Licania ovalifolia</i>	85	5,9E-03	-1,1E-04	-	-	GSup	-3,7E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	3,7E-05	1,5E-03	3,7E-03	2,3E-02	5,5%	13,1%	2	
<i>Pogonophora sch.</i>	832	-3,2E-02	6,7E-04	Alpha	1,1E-03	AlphaSup	-2,4E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	7,3E-05	4,0E-04	1,1E-03	3,4E-02	1,1%	3,2%	2	
<i>Qualea rosea</i>	226	-3,4E-03	-	-	-	Nsup	-4,5E-03	DVD-Alt	5,3E-02	SLD-UhS	1,0E-01	DhS	0	SH	-2,0E-02	6,0E-05	6,9E-03	2,0E-02	4,8E-02	9,2%	27,0%	2	
<i>Licania micrantha</i>	167	-4,2E-03	-	-	-	SCircSup	-5,9E-04	DVD-Alt	6,2E-02	SLD-UhS	8,2E-03	DhS	0	SH	-1,1E-02	-	2,0E-03	3,2E-03	2,2E-02	7,2%	11,6%	3	
<i>Moronobea coc.</i>	214	-2,0E-02	1,8E-04	Alpha	8,7E-04	AlphaSup	-4,5E-03	Hydr1	0	Hydr2-6	-3,1E-02	-	-	-	-	-	2,6E-03	8,3E-03	2,8E-02	6,7%	21,1%	3	
<i>Symphonia sp1</i>	429	-3,3E-02	2,7E-04	Alpha	2,6E-04	AlphaSup	-6,5E-03	-	-	DVD-Alt-SLD-UhS	2,7E-02	DhS-SH	0	-	-	1,1E-04	5,6E-03	2,0E-02	2,3E-02	11,5%	41,3%	3	
<i>Dendrobangia bol.</i>	93	-1,3E-02	-	SCirc	4,0E-04	SCircSup	-1,5E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,2E-03	9,2E-03	5,0E-02	6,6%	14,5%	4	
<i>Licania alba</i>	1066	-8,8E-04	-	Alpha	-5,7E-04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9E-04	3,2E-03	2,9E-02	0,6%	9,8%	4	
<i>Simaba cedron</i>	226	-2,9E-02	9,0E-04	-	-	AlphaSup	-6,0E-04	-	-	Hydr1-3	0	Hydr4-6	1,5E-04	-	-	-	1,1E-04	1,2E-04	1,3E-01	0,1%	0,1%	4	
<i>Eperua falcata</i>	1580	-7,6E-03	4,6E-05	SCirc	-1,8E-05	SCircSup	-6,4E-04	-	-	DVD-Alt-SLD-UhS	1,9E-02	DhS-SH	0	-	-	2,2E-05	1,2E-03	5,1E-03	6,4E-02	1,7%	7,3%	5	
<i>Mabea piri</i>	81	1,2E-02	-9,6E-05	-	-	AlphaSup	-3,6E-04	-	-	HorsSH	0	SHHorsBF	8,5E-02	Hydr5-6	-1,3E-02	-	8,0E-03	2,2E-03	8,0E-02	8,9%	2,4%	5	
<i>Eschweilera coriac.</i>	116	-1,6E-02	9,2E-05	Alpha	3,4E-04	AlphaSup	-4,5E-03	Hydr1-2	0	-	-	Hydr3-4	-6,9E-02	Hydr5-6	-3,1E-02	-	3,8E-03	3,3E-03	6,6E-02	5,2%	4,5%	6	
<i>Iryanthera host.</i>	278	-1,6E-02	4,1E-04	Alpha	-6,4E-04	-	-	-	-	Hydr1-4	0	-	-	Hydr5-6	2,0E-03	-5,2E-05	-7,8E-05	2,8E-04	2,7E-04	9,4E-02	0,3%	0,3%	6
<i>Jacaranda copaia</i>	86	-4,4E-03	-	-	-	GSup	-1,1E-02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,3E-03	1,3E-02	6,6E-02	5,2%	15,6%	6	
<i>Lecythis persistens</i>	1494	-3,8E-03	8,9E-05	Alpha	-5,8E-04	-	-	-	-	HorsBasPente	-2,2E-03	-	-	BasPente	0	9,6E-05	1,6E-04	3,8E-04	7,2E-02	0,2%	0,5%	6	
<i>Recordoxylon spe.</i>	239	-1,1E-02	5,5E-05	Alpha	-2,5E-04	AlphaSup	-3,9E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	1,5E-04	4,1E-05	3,5E-03	3,6E-02	6,0%	31,0%	6	
<i>Conceveiba guian.</i>	117	-	-	SCirc	-3,2E-04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,4E-04	5,6E-04	4,3E-04	1,1E-01	0,5%	0,4%	7	
<i>Goupia glabra*</i>	114	-3,3E-02	2,8E-04	Alpha	1,7E-04	AlphaSup	-7,7E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,2E-03	1,8E-02	9,7E-03	22,9%	50,1%	7	
<i>Carapa procera</i>	271	-	-	G	-4,6E-03	-	-	-	-	HorsSH	0	-	-	SH	3,2E-02	-	1,6E-03	1,2E-02	4,1E-02	3,0%	21,9%	8	
<i>Pterocarpus offi.</i>	99	-	-	SCirc	-5,7E-04	-	-	-	-	-	-	Hydr1-5	0	Hydr6	-5,3E-02	-	1,9E-03	4,6E-03	9,1E-02	2,0%	4,8%	9	
<i>Symphonia globu.</i>	86	5,6E-03	-1,2E-04	Alpha	-5,5E-03	-	-	-	-	-	-	Hydr1-5	0	Hydr6	6,0E-02	-	1,7E-02	6,0E-02	4,3E-02	14,0%	50,1%	9	
<i>Catostemma fragr.</i>	170	-	-	-	-	GSup	-2,8E-03	-	-	HorsSH	0	-	-	SH	3,3E-03	-	4,3E-04	1,4E-03	6,7E-02	0,6%	2,0%	10	
<i>Chrysophyllum sa.</i>	104	-1,4E-02	1,2E-04	-	-	AlphaSup	-3,4E-03	-	-	-	-	-	-	-	-	1,2E-04	-4,8E-05	1,9E-03	4,0E-03	4,6E-02	3,6%	7,7%	10
<i>Hevea guianensis*</i>	94	-2,8E-02	3,0E-04	Alpha	-2,2E-04	AlphaSup	-4,7E-03	Hydr1-2	0	-	-	Hydr3-4	-6,5E-02	Hydr5-6	5,4E-03	-	5,1E-05	3,8E-03	7,9E-03	3,7E-03	24,5%	51,5%	10
<i>Poraqueiba guian.</i>	98	-	-	SCirc	-4,0E-04	-	-	-	-	DVD-Alt-SLD-UhS	2,6E-02	DhS-SH	0	-	-	-	6,0E-04	1,1E-03	6,0E-02	1,0%	1,9%	10	

En règle générale, la croissance a tendance à être supérieure sur les sols où les espèces sont les plus fréquentes. Ainsi, dans 6 cas sur 12, les espèces du groupe édaphique 1 (associées aux plateaux à hydromorphie faible) montrent une croissance plus faible sur une large unité Hydr2-6. De même, une autre espèce de ce groupe, *Licania heteromorpha*, croît plus sur DVD-Alt que sur toutes les autres unités de drainage : SLD-UhS, DhS et SH. La plupart des espèces des groupes 2 et 3 (espèces de plateau et haut de pente) ont des accroissements supérieurs en haut de topographie, mais pour des unités de sol plus étendues comme le plateau ou l'unité DVD-Alt-SLD-UhS et ont des accroissements plus faibles en bas de toposéquence. Dans le groupe 5 (espèce de bas de pente), *Mabea piriri* a un optimum de croissance parfaitement corrélé à son optimum de fréquence, sur sol hydromorphe en bas de pente, mais en dehors des bas-fonds. Dans les groupes 6 à 9 (espèces de bas-fonds), la plupart des espèces montrent un effet positif des sols hydromorphes et du bas-fond sur la croissance. La croissance plus faible sur Hydr6 de *Pterocarpus officinalis*, espèce typique du bas-fond, ne signifie pas qu'elle pousse moins en bas-fond. Elle se répartit en effet essentiellement sur les unités Hydr5 et Hydr6. Ce coefficient négatif indique donc qu'elle pousse mieux sur Hydr5 que sur Hydr6, contrairement à *Symphonia globulifera* que l'engorgement ne gêne pas, bien au contraire.

Trois espèces affichent un léger décalage entre les optima de fréquence et de croissance : *Oxandra asbeckii* et *Licania membranacea*, appartenant au groupe 1, ont un optimum de croissance typique des groupes 2 ou 3, tandis que c'est exactement l'inverse qui est observé pour *Moronobea coccinea*, du groupe 3.

Trois espèces ont un comportement nettement plus paradoxal, avec une croissance optimale sur une unité de sol très différente de celles où elles sont les plus fréquentes. C'est le cas de *Simaba cedron*, du groupe 4, qui pousse mieux sur Hydr4-6 que sur Hydr1-3, et aussi d'*Eperua falcata*, du groupe 5 (préférant les bas de pente) mais dont la croissance est moins forte sur l'unité de bas de pente DhS-SH, et enfin d'*Eschweilera coriacea*, du groupe 6 mais qui pousse mieux sur Hydr1-2 que sur Hydr3-4.

Enfin, parmi les 13 espèces ne montrant aucun effet du sol, 6 ont un R^2 supérieur à 5 %. C'est le cas notamment de *Dicorynia guianensis* et surtout de *Goupia glabra* ($R^2 = 22,9 \%$).

Les espèces du groupe 10, bien que ne montrant pas d'associations nettes avec les unités de sol, y sont cependant sensibles pour la croissance. *Catostemma fragrans* et *Hevea guianensis* poussent mieux sur sol engorgé tandis que *Poraqueiba guianensis* montre des accroissements plus forts sur DVD-Alt-SLD-UhS, comportement qui rapproche cette espèce des groupes 3 et 4.

Les effets de la pluviosité sont, quant à eux, encore moins nets que ceux du sol. Leur examen ne permet pas de dégager de tendance générale qui mettrait en évidence, par exemple, des interactions avec le type de sol. Les effets de la variable « minPsec », généralement positifs, indiquent tout de même une limitation de la croissance par les mois physiologiquement les plus secs. Selon les espèces, l'effet de la pluviosité annuelle « Ptot » est soit positif soit négatif.

3.2.3. Discussion

Les deux résultats majeurs de cette étude sont i) la très forte cohérence entre la position des espèces vis-à-vis des facteurs du sol et leur croissance vis-à-vis de ces mêmes facteurs mais ii) le fait que cet effet direct du sol sur la croissance reste faible en comparaison de l'effet de la compétition.

Un résultat assez surprenant est la meilleure croissance en bas-fond, observée par exemple chez *Symphonia globulifera* qui pousse mieux sur Hydr6. En effet, quelque soit l'espèce, l'engorgement est une contrainte physiologique importante. Un tel résultat semble signifier une très forte intolérance à la sécheresse chez cette espèce.

S'il y a bien sélection de l'habitat par les espèces, cette sélection est en accord avec un meilleur développement de l'individu. Une telle étude, mettant en relation la répartition des espèces et leurs performances sur différents milieux, est rare en forêt tropicale. Au Ghana, Baker *et al.* [2003a] montrent ainsi des différences de croissance entre deux espèces aux distributions contrastées. Selon eux, les individus des deux espèces poussent mieux en forêt semi-décidue, aux sols plus riches en phosphore et ce serait plutôt la faible teneur en azote de la forêt sempervirente qui limiterait l'une des deux espèces. Dans une étude portant sur un très grand nombre d'espèces, Russo *et al.* [2005] ont étudié le lien entre la performance (définie par les taux de croissance et de mortalité) et la distribution des espèces sur le dispositif de Lambir, en Malaisie. S'ils mettent en évidence des différences de croissance en fonction des types de sol, la réponse des espèces n'est pas toujours cohérente avec leur distribution spatiale. Par exemple, quel que soit le type de sol considéré, les espèces associées aux sols argileux et aux sols limono-sableux ont une croissance

systématiquement inférieure à celle des autres espèces. Par ailleurs, les espèces associées aux sols limono-argileux ont une croissance plus faible sur les sols auxquels elles sont associées que sur les autres sols. Ces conclusions sont toutefois à considérer avec prudence, sachant que les auteurs n'ont pas tenu compte de la compétition, effet *a priori* plus important sur la croissance que celui du sol. Ainsi, Russo *et al.* [2005] observent une croissance maximale des espèces sur limon et limon fin, sols où, justement, ils notent un plus grand nombre d'ouvertures qui sont liées au fait que les pentes y sont fortes. La prise en compte de la compétition apparaît d'ailleurs d'autant plus nécessaire que les individus considérés sont plus petits, ce qui est le cas de leur étude, basée sur des inventaires à partir de 1 cm dbh. Ce biais lié à la lumière n'est pas discuté par les auteurs, ce qui jette un doute sérieux sur l'interprétation proposée d'un effet « sol » sur la croissance.

L'interprétation des effets de la pluviosité, positifs pour certaines espèces, négatifs pour d'autres, est délicate, d'autant plus que les deux effets sont plausibles. Une année très pluvieuse a des effets positifs sur l'alimentation en eau, au moins sur sol drainé, mais va de pair avec une forte couverture nuageuse et donc un rayonnement beaucoup plus faible [Condit *et al.* 2004]. En revanche des effets surtout négatifs sont attendus en bas-fonds, où l'alimentation en eau est supposée peu ou pas limitante, mais où l'engorgement a les effets les plus sévères. Par ailleurs, il ne faut pas oublier que les variables sont moyennées sur 4 ans pour correspondre à la durée des accroissements, ce qui limite fortement leur portée prédictive.

Deux espèces, *Eperua falcata* et *Divorynia guianensis*, ont également été étudiées par Ferry [1999] qui note de fortes différences de croissance selon le type de sol pour chacune d'elle. Dans le cas d'*E. falcata*, les résultats de la présente étude rejoignent ceux de Ferry [1999] : la croissance est plus forte sur les sols profonds de plateau que sur les sols superficiels. L'espèce appartient pourtant au groupe 5 ; elle est donc centrée sur les sols hydromorphes de bas-fond et se trouve rarement sur plateau. Par conséquent, il y a là un décalage important entre sa répartition spatiale et sa croissance. Une telle différence s'explique peut-être par le mode de dissémination autochore d'*E. falcata* qui pourrait expliquer sa difficulté à atteindre les sommets. L'hypothèse d'une telle limitation avait été émise précédemment pour cette même espèce (cf. § 2.6.3, p. 78) sur la base de sa distribution spatiale. Dans le cas de *D. guianensis*, les résultats diffèrent nettement de ceux obtenus par Ferry [1999]. Contrairement aux résultats de son étude, aucun effet du sol n'a été détecté sur la croissance. Cette différence de résultat peut-être reliée à plusieurs choses. Les accroissements mesurés par Ferry [1999] l'ont été à l'aide de rubans dendrométriques fixés sur les arbres. Outre que la précision de mesure est beaucoup plus grande (de l'ordre du millimètre contre 50 millimè-

tres avec les inventaires), la méthode permet également d'éviter un certain nombre d'erreurs, notamment sur la position de la mesure qui, dans le cas des rubans, ne bouge pas. Par ailleurs, Ferry [1999] a sélectionné ses arbres parmi les individus dominants et correctement conformés, ce qui n'est évidemment pas le cas de tous les individus étudiés lors du présent travail. Il est donc normal que des différences de croissance apparaissent plus nettement avec le type d'approche utilisé par Ferry [1999], d'autant plus que les sols profonds qu'il a sélectionnés sont meilleurs que ceux de Paracou, plus superficiels. Les différences de croissance mises en évidence par Ferry [1999], entre des sols contrastés sont ainsi beaucoup plus grandes. Il faut cependant noter que les individus comparés par Ferry [1999] sont répartis dans un grand nombre de forêts éloignées. Les conditions d'alimentation en eau, liées entre autres à la pluviosité, fortement variable entre ces forêts, ne sont donc pas comparables et expliquent peut-être en partie les différences de croissance constatées.

Cependant, il faut bien garder à l'esprit que les modèles ajustés dans le cadre de cette étude restent peu performants pour prédire l'accroissement des espèces. En particulier, les modèles dans leur ensemble échouent à rendre compte des accroissements les plus forts. Il faut d'ailleurs noter que les résultats ne changent pas si seuls les accroissements positifs sont considérés seuls ou si la variable modélisée est le logarithme de l'accroissement au lieu l'accroissement réel. Il est donc naturellement difficile de mettre en évidence des effets faibles comme ceux du sol, de second ordre par rapport aux effets de la compétition. Il peut y avoir au moins deux raisons, non exclusives, à cela. La première est que les variables, notamment les indices de compétition [Picard et Bar-Hen 2002] et le diamètre, ne rendent pas compte correctement des phénomènes réels tels que les interactions compétitives entre espèces ou la « loi » de croissance en diamètre ; la seconde est qu'une ou plusieurs variables fondamentales manquent dans le modèle.

Concernant la modélisation, il est donc possible de lister deux voies d'amélioration. La première passe par la définition d'indices de compétition plus fins et rendant mieux compte des variations de l'environnement. Pour une variable comme le diamètre, sa meilleure prise en compte dans les modèles pose, elle, une question plus fondamentale sur la notion même de modèle de croissance et sur son application à une grandeur, le diamètre, dont la « loi » d'évolution générale est mal connue. Bontemps [2002] ajuste ainsi un modèle à « asymptote oblique » pour analyser la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica*) dans le nord-est de la France. La seconde voie d'amélioration implique de chercher d'autres variables ayant un effet sur la croissance radiale qui n'aurait pas été pris en compte dans les modèles précédents. À ce titre, un travail récent permet

de dégager quelques pistes. Charrière [2006] a étudié la croissance de sept espèces guyanaises en introduisant dans son modèle le diamètre du houppier, son éclaircissement (indice de Dawkins) et les traces de casse du tronc ou de branches charpentières, ainsi que la hauteur de l'arbre. Son modèle explique plus de 60 % de l'accroissement observé. Si cette relation était attendue (elle signifie qu'il y a bien une relation directe entre la taille du houppier et la croissance), le résultat le plus intéressant est sans doute l'effet majeur d'un indice de mortalité du tronc et des branches. À dimension de houppier constante et éclaircissement semblable, la croissance est nettement plus faible pour un individu présentant des marques de mortalité. Charrière [2006] identifie la casse des branches, due aux chablis environnants, comme cause principale de cet effet. Il y a donc là, sans doute, une cause de variabilité importante de la croissance radiale que les indices de compétition utilisés dans le présent travail ne décrivent pas. L'amélioration des modèles passe peut-être ainsi par la prise en compte d'un risque de casse lié à la proximité d'un chablis et il est fort probable que la grande variabilité individuelle s'en trouvera alors diminuée.

3.3. Du jeune arbre recruté au vieil arbre déjà en place

3.3.1. Matériel et méthode

La distribution des recrutés a été comparée à celle des arbres en place depuis le début des inventaires. Pour que cette comparaison puisse être réalisée sur les six parcelles témoin de Paracou, les « arbres en place » considérés sont en fait tous les individus inventoriés en 1991 (date à laquelle les parcelles P13 à P15 ont été inventoriées pour la première fois). C'est la distribution de ces individus qui a été comparée à l'ensemble des individus recrutés depuis (entre 1991 et 2003). Les espèces sélectionnées sont toutes celles qui ont eu au moins 10 individus recrutés depuis 1991. Elles sont au nombre de trente.

La comparaison entre le peuplement en place et les recrutés a été effectuée par un test du χ^2 sur la table de contingence des effectifs de chaque catégorie en fonction de divers découpages des cartographies du sol. Pour des raisons de faisabilité des tests (au moins 5 individus dans chaque case de la table de contingence [Saporta 1990]), les découpages testés sont en deux ou trois unités de sol, pas plus.

Tableau 3-2 : Exemple de table de contingence entre recrutés et non recrutés sur deux unités de sol pour *Carapa procera*.

	DVD-Alt-SLD-UhS	DhS-SH
Arbres en place	44	49
Recrutés	6	18

Le tableau 3-2 ci-dessus montre l'exemple de la table de contingence obtenue pour *Carapa procera* sur deux unités de sol. Ce tableau montre qu'il y a plus de recrutés sur DhS-SH, une des unités auxquelles l'espèce est fortement associée. Le test du χ^2 n'est cependant pas significatif au seuil de 5% ($\chi^2 = 3,023$; dl = 1 ; p = 0,082).

Les différents découpages du sol dépendent évidemment des espèces et de leur répartition spatiale mais seuls quelques découpages permettent de calculer les valeurs du test pour la plupart des espèces. Ces découpages sont les suivants :

1. découpage en deux classes Hydr1-4 et Hydr5-6 ;
2. découpage en deux classes DVD-Alt-SLD-UhS et DhS-SH ;
3. découpage en deux classes Hydr1-2 et Hydr3-6 ;
4. découpage en deux classes Hydr1 et Hydr2-6 ;
5. découpage en trois classes Hydr1-2, Hydr3-4 et Hydr5-6 ;
6. découpage en deux classes SH et HorsSH ;
7. découpage en trois classes SHHorsBF, Hydr5-6 et HorsSH ;
8. découpage en trois classes BasPente, Pente, et Plateau.

Le bas-fond (Hydr5-6) est le découpage qui revient le plus souvent, ce qui met à nouveau en avant le rôle central de cette unité.

3.3.2. Résultats

Les résultats sont synthétisés dans le tableau c-3 (Annexe C, p. 237) qui fournit la valeur critique des tests effectués en fonction des différents découpages. Les tests n'ont été possibles que pour 23 des 30 espèces et des différences significatives n'ont été observées que pour 9 espèces sur ces 23. La figure 3-5 ci-après illustre de façon plus claire le comportement des différentes espèces.

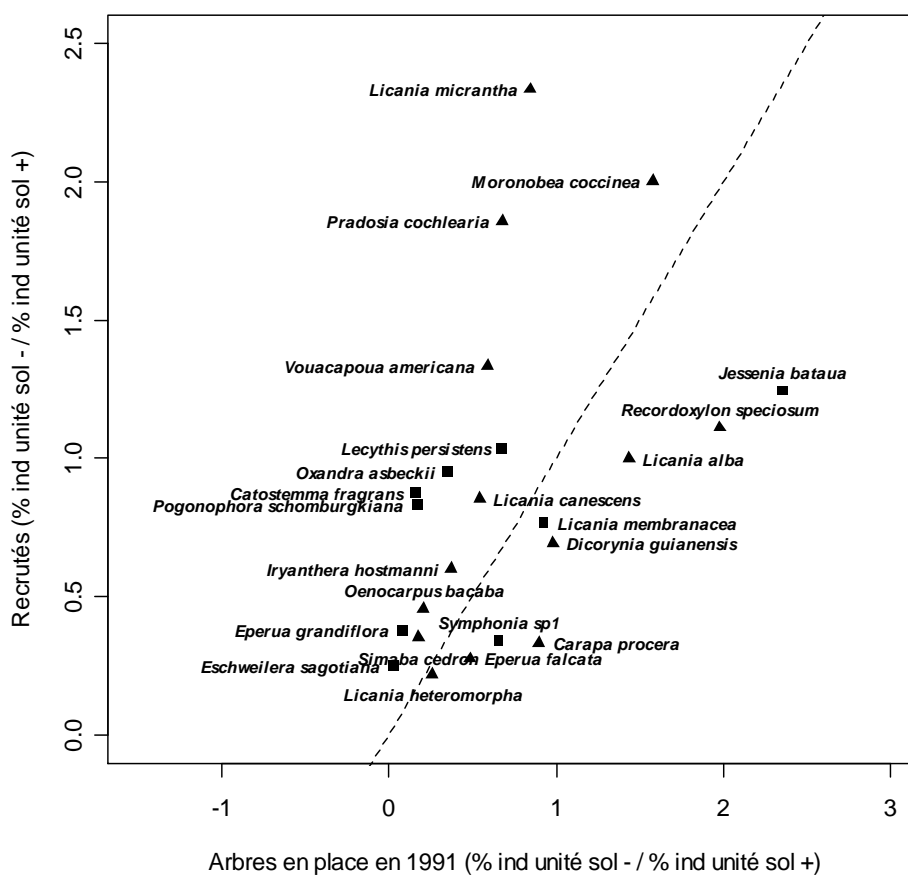


Figure 3-5 : Évolution de la distribution entre les arbres en place en 1991 et les arbres recrutés depuis.

La valeur calculée en X ou en Y est le rapport entre la proportion de tiges sur une unité de sol et la proportion de tiges sur une autre. Les unités de sol diffèrent pour chaque espèce et sont celles pour lesquelles les distributions diffèrent le plus entre arbres en place et recrutés. La première unité est celle à laquelle l'espèce est moins associée, la seconde est l'unité de sol à laquelle l'espèce est plus associée (densité plus forte).

Les espèces indiquées par un carré sont celles pour lesquelles un test du χ^2 indique une différence significative entre recrutés et arbres en place. Les autres sont distinguées par un triangle. La droite en pointillé est la première bissectrice.

Elle permet de les séparer selon trois cas :

1. Cas 1, le test n'est pas significatif : les distributions ne diffèrent pas. La plupart des espèces (14 sur 23, triangles sur la figure 3-5) sont dans ce cas ;
2. Cas 2, le test est significatif : les distributions diffèrent et la population des recrutés montre des différences moins marquées que celle du peuplement en place vis-à-vis du sol. Six espèces (carrés sur la figure 3-5, au dessus de la première bissectrice en pointillé) sont dans ce cas : la différence de densité entre unités est plus faible pour les recrutés que pour les arbres en place. Les

espèces ont plus de recrutés sur les unités de sol auxquelles elles sont moins associées ;

3. Cas 3, le test est significatif : les distributions diffèrent et la population des recrutés montre des différences plus marquées que celle du peuplement en place. Trois espèces, *Jessenia batana* (groupe édaphique 7), *Licania membranacea* (groupe 1) et *Symphonia sp1* (groupe 3), sont dans ce cas (carrés en dessous de la première bissectrice sur la figure 3-5). Il y a significativement plus de recrutés sur l'unité où il y a déjà le plus d'arbres en place. Les trois espèces ont donc plus de recrutés sur les unités de sol auxquelles elles sont le plus associées.

Dans les cas 2 et 3 il y a donc des « patterns » densité-dépendants. Dans le cas 2, le recrutement est plus important là où la densité de l'espèce est plus faible. Dans le cas 3 c'est le contraire.

3.3.3. Discussion

L'analyse effectuée ici n'a porté que sur une vingtaine d'espèces et seules 9 d'entre elles montrent des différences significatives entre la distribution des recrutés et celle des arbres en place. Pour 3 espèces, les individus recrutés sont plus centrés sur les sols « typiques » de la distribution de l'espèce. Les nouveaux individus parviennent moins à s'installer que les anciens sur une gamme de sols plus large. Dans les 6 autres cas, c'est le contraire. Les individus recrutés colonisent plus les sols auxquels l'espèce est moins associée. L'interprétation de ces résultats demande quelques précautions et dépend des hypothèses qui peuvent être émises.

En admettant que la probabilité de recrutement ne dépende pas du temps, les différences constatées entre recrutés et peuplement adulte peuvent alors être mise sur le compte d'une mortalité différentielle selon le type de sol. Dans de telles conditions, l'interprétation des effets du milieu varie selon les trois cas listés précédemment. Le cas 1 signifie alors qu'il n'y a plus d'effet sélectif du sol au delà de 10 cm dbh pour ces espèces. C'est le cas de la majeure partie des espèces étudiées (14 sur 23). Dans le cas 2, au contraire, le sol accentue son effet sélectif au delà de 10 cm dbh, d'où un rapport « arbres adultes / recrutés » qui augmente sur le sol préféré. Le cas 3 est en revanche plus difficile à comprendre. L'effet sélectif du sol, observé sur la population, s'exercerait avant le recrutement et serait ensuite atténué. Le même milieu aurait donc des effets opposés sur

les stades « jeunes » (de la germination au recrutement) et « vieux » (après le recrutement) de la même espèce.

En admettant *a contrario* que la probabilité de recrutement dépend du temps (cf. Traissac [2003] dans le cas de *Vouacaponia americana*), les interprétations précédentes sont à revoir, les différences constatées ne pouvant toutes être attribuées à un effet du sol sur la mortalité. Le cas 2 peut alors s'interpréter comme celui d'une population en phase d'extension où les recrutés colonisent préférentiellement de nouveaux milieux. Dans le cas 2, il y a donc deux hypothèses possibles (effet du sol sur la sélection ou dynamique spatiale d'expansion) et il n'est pas possible de trancher avec certitude en faveur de l'une ou de l'autre. La méthode présentée ici ne permet pas de séparer formellement les deux effets, ce qui incite à la prudence concernant l'interprétation des résultats obtenus.

Malgré tout, le constat général est celui d'un faible nombre d'espèces pour lesquelles l'hypothèse d'un effet du sol agissant encore après 10 cm dbh sur le taux de mortalité est envisageable. Étant donné les limites de la méthode utilisée, c'est surtout la comparaison avec les résultats obtenus pour la croissance des espèces qui peut permettre de dégager tout de même quelques pistes sur le lien entre le sol et la performance des espèces.

3.4. Du jeune plant à l'arbre adulte [Baraloto et al. 2007]¹⁴

Dans l'étude présentée ici, les auteurs ont recherché les liens entre la distribution spatiale des espèces à différents stades et la réponse écophysiological de jeunes plants de ces mêmes espèces à différents traitements expérimentaux réalisés en conditions contrôlées et censés reproduire les différences de milieu rencontrées en forêt.

3.4.1. Matériel et méthode

La description du matériel utilisé et des méthodes employées est présentée en détail dans l'article (cf. Annexe B). Seuls quelques éléments sont repris ici.

¹⁴ Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. & Ferry, B. (2007). Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* **88**(2) : 478-489. L'article complet ainsi que les annexes électroniques est reproduit en Annexe B.

L'étude porte sur 8 espèces appartenant à 4 genres différents. Au sein de chaque genre, 2 espèces vicariantes, c'est-à-dire présentant des distributions opposées en fonction du milieu, et en particulier des bas-fonds, ont été sélectionnées : une espèce « de terre ferme » évitant les bas-fonds et une espèce présente en bas-fond. Les espèces choisies sont présentées dans le tableau 3-3 ci-dessous.

**Tableau 3-3 : Liste des 8 espèces étudiées par [Baraloto *et al.* 2007].
Le numéro entre parenthèses donne le groupe édaphique de chaque espèce.**

Genre	Espèce associée au bas-fond	Espèce associée aux interfluves
<i>Eperua</i>	<i>E. falcata</i> (5)	<i>E. grandiflora</i> (1)
<i>Iryanthera</i>	<i>I. hostmanni</i> (6)	<i>I. sagotiana</i> (1)
<i>Symphonia</i>	<i>S. globulifera</i> (9)	<i>S. sp1</i> (3)
<i>Virola</i>	<i>V. surinamensis</i> (8)	<i>V. michelii</i> (1)

La mention des groupes édaphiques permet de voir que les préférences écologiques sont diverses à l'intérieur de chaque ensemble. Les espèces dites « de bas-fond » ont pour ce milieu une affinité qui va de la forte tolérance (*E. falcata*, groupe 5) à la préférence quasi exclusive (*S. globulifera*, groupe 9). Les espèces « de terre ferme » ont un comportement plus homogène et évitent strictement le bas-fond, à l'exception de *S. sp1* qui en supporte mieux les conditions.

L'intérêt de travailler sur des couples d'espèces appartenant à un même genre réside dans le fait qu'il y a *a priori* moins de différences de comportement pour l'utilisation de l'ensemble des ressources du milieu, donc moins de risque de biais lors de l'étude de l'effet d'un facteur édaphique. Par exemple, les couples de *Virola* et d'*Iryanthera* ont des comportements très différents vis-à-vis de la lumière : les *Virola* ont un tempérament héliophile marqué, tandis que les d'*Iryanthera* sont tolérants à l'ombre. Si les effets du sol sur la réaction des espèces sont affectés par une interaction avec la lumière, cela modifiera peu la comparaison des résultats à l'intérieur des genres, mais biaisera l'interprétation des différences observées entre les genres.

Trois jeux de données ont été utilisés au cours du travail :

1. les populations d'arbres de dbh ≥ 10 cm dans les 6 parcelles témoin de 6,25 ha, déjà présentées et utilisées dans les paragraphes et chapitres précédents ;
2. un réseau de 768 placettes de 50 m² en forêt, où les jeunes tiges (hauteur supérieure à 1,5 m & dbh < 10 cm) de 25 espèces sont suivies depuis 1995 [Gourlet-Fleury *et al.* 2004] ;

3. des jeunes plants élevés en serre, et soumis à trois traitements expérimentaux : (i) traitement témoin, avec un arrosage régulier, (ii) conditions engorgées comparables aux conditions extrêmes rencontrées en bas-fonds, (iii) conditions de sécheresse importante.

Les relations entre la distribution naturelle des espèces au stade adulte ($\text{dbh} \geq 10 \text{ cm}$) et au stade jeune tige ont été analysées par des tests de permutation, selon la méthode présentée au § 2.4.2.1 (p. 57). Par ailleurs, les effets des conditions édaphiques sur la croissance et la mortalité ont été analysés sur les 3 jeux de données, par des modèles linéaires et logistiques simples. La croissance des très jeunes tiges étant proportionnelle à leur taille, c'est la croissance relative en diamètre (dD/D) qui a été utilisée, afin d'éliminer l'effet taille.

Dans l'étude expérimentale, des variables morphologiques et écophysiologiques susceptibles d'avoir un lien avec la tolérance à l'engorgement ou la sécheresse ont été évaluées à plusieurs intervalles : surface moyenne d'une feuille, rapport racines / parties aériennes, assimilation potentielle du carbone, conductance stomatique, efficacité d'utilisation de l'eau. Les valeurs prises par ces différentes variables ont ensuite été étudiées par une analyse en composante principale.

3.4.2. Résultats

La figure 3-6 montre la relation entre les rapports de densité (densité en bas-fond sur densité hors bas-fond) des arbres ($\text{dbh} \geq 10 \text{ cm}$) en fonction de ceux des jeunes tiges ($\text{dbh} < 10 \text{ cm}$).

Les espèces associées au bas-fond y sont, en proportion, plus présentes encore au stade adulte qu'au stade de jeune tige et, inversement, les espèces qui évitent le bas-fond y sont encore moins présentes au stade adulte qu'au stade jeune tige. Les préférences observées au stade « jeune tige » apparaissent donc renforcées au stade « arbre ». Les espèces pour lesquelles cette évolution est la moins marquée sont *Eperua falcata* et *Symphonia sp1*. Ce résultat est à mettre en relation avec les groupes édaphiques respectifs de ces espèces : 5 et 3. Les bas-fonds ne constituent pas pour elles l'unité de sol la plus discriminante.

L'étude des performances en conditions naturelles a mis en évidence des effets du milieu significatifs, ou presque significatifs (*i.e.* au seuil de 10%), sur la mortalité des jeunes tiges de 3 espèces (*Iryanthera sagotiana*, *Iryanthera hostmanni*, *Symphonia globulifera*) et sur la croissance des arbres adultes, tous ces effets étant cohérents avec les affinités édaphiques de ces mêmes espèces. Les résultats

sur la croissance des arbres adultes sont plus faibles que ceux présentés dans le § 3.2, car les modèles de croissance utilisés sont moins performants. Avec le modèle du § 3.2, des effets significatifs du sol sont mis en évidence pour 6 espèces (toutes les espèces, sauf les deux *Virola*), cohérents dans 5 cas avec les préférences édaphiques des espèces, et paradoxaux pour *E. falcata*.

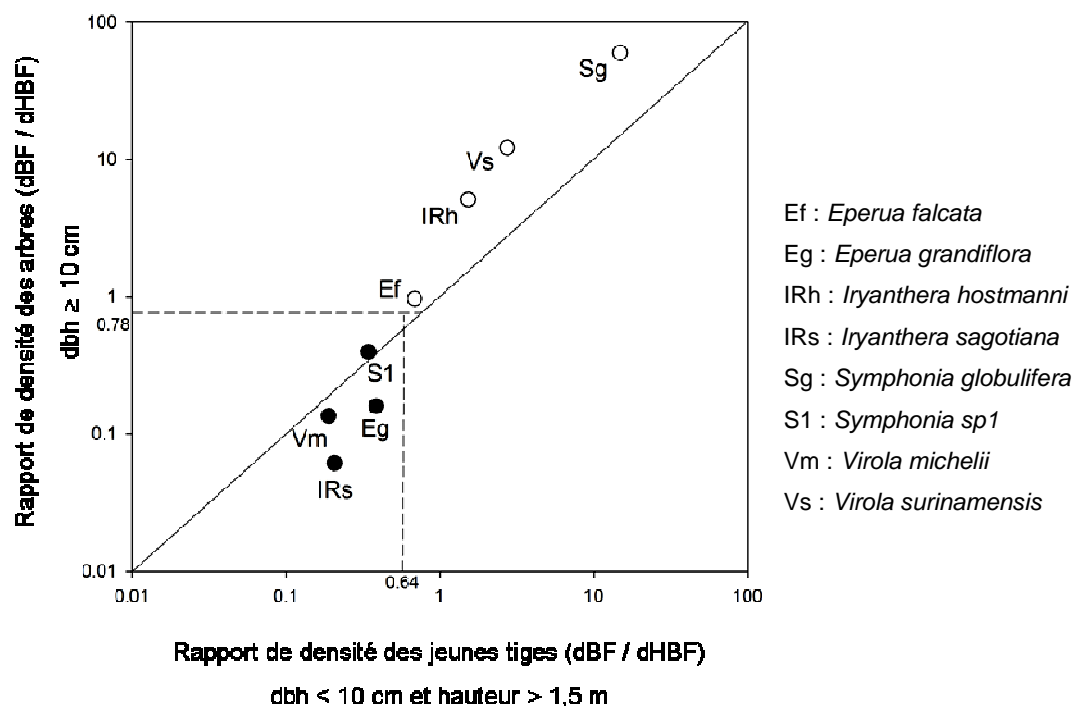


Figure 3-6 : Relation entre les rapports de densité (densité en bas-fond sur densité hors bas-fond) des jeunes tiges et des arbres (adapté de Baraloto *et al.* [2007]). Les espèces représentées par un point noir « évitent » les bas-fonds tandis que les espèces représentées par un point blanc y sont positivement associées. Les traits en pointillé désignent les rapports de densité « toutes espèces confondues ».

L'étude des paramètres physiologiques montre que les espèces de bas-fond ont une capacité photosynthétique plutôt supérieure à celle de leurs congénères associées aux sols de terre ferme. Par ailleurs, leur croissance et leurs échanges gazeux ont tendance à être plus réduits en conditions de sécheresse et moins réduits en conditions d'engorgement. Des différences fortes en terme de survie ont également été observées puisque les plants d'*Iryanthera sagotiana* et de *Virola michelii*, deux espèces d'interfluve, sont tous morts sous l'effet de l'engorgement prolongé.

L'ACP effectuée à partir des traits des espèces et de leurs performances fait ressortir deux axes d'organisation (figure 3-7, A). Le premier est un axe de tolérance à l'engorgement. Sa comparaison avec le rapport de densité des espèces montre qu'au sein de chaque genre, l'espèce associée aux bas-fonds y a la densité la plus forte et tolère mieux l'engorgement, à l'exception toutefois du

couple d'*Eperua* (figure 3-7, B). Le deuxième axe de l'ACP est un axe de tolérance à la sécheresse. Là encore, les comportements sont en majorité cohérents avec la distribution des espèces. Les espèces de terre ferme supportent mieux la sécheresse que leurs homologues de bas-fond, à l'exception, cette fois, des *Iryanthera* (figure 3-7, C).

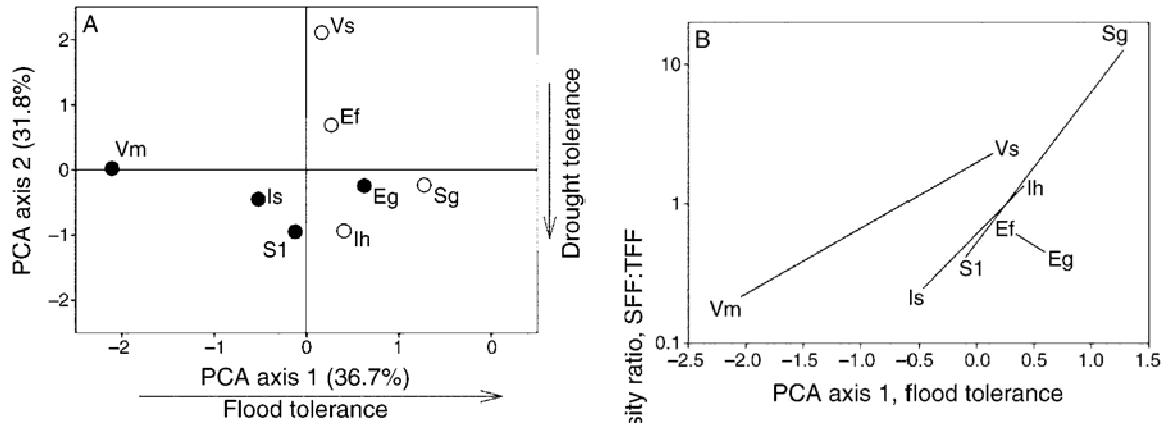


Figure 3-7: Réponse des jeunes plants aux traitements expérimentaux et comparaison avec les densités des jeunes arbres en bas-fonds (SFF) et sur interfluve (TFF).

(A) Analyse en composantes principales à partir des réponses morphologiques et physiologiques des jeunes plants aux différents traitements expérimentaux.

Les espèces de bas-fond sont représentées par des cercles vides, celles d'interfluve par des points noirs. (B, C) Projection du rapport de densité en bas-fond vs sur interfluve en fonction des deux axes de l'ACP. Les lignes relient les espèces du même genre.

(cette figure est adaptée de la figure 4 de Baraloto *et al.* [2007])

3.4.3. Discussion

Cette étude confirme l'existence de liens cohérents entre les effets du sol sur les performances et la distribution spatiale des espèces. En revanche, la réponse physiologique des espèces seule sépare mal les différents comportements. Il semble en effet qu'il y ait une plasticité importante des traits étudiés chez ces 8 espèces, ce qui pourrait être dû au fait que la réponse physiologique à l'engorgement et à la sécheresse est relativement semblable [Lopez et Kursar 1999 ; Lopez et Kursar 2003]. Cette interprétation semble en tout cas cohérente avec la forte réduction de l'assimilation et des échanges gazeux observée en cas de contrainte forte, que ce soit par engorgement ou par assèchement du milieu [Baraloto *et al.* 2007].

Par ailleurs, les résultats de Baraloto *et al.* [2007] démontrent à nouveau l'importance de l'engorgement qui agit comme une contrainte importante sur la survie et la distribution des espè-

ces [Junk 1989 ; ter Steege 1994]. Ce constat est en accord avec les résultats acquis à propos des bas-fonds dans le chapitre 2 (§ 2.4.3.1). Ces derniers constituent l'unité de sol pour laquelle les associations négatives sont les plus nombreuses, et ce malgré leur faible surface. Sous l'effet de l'engorgement, la sélection dans les bas-fonds agit tôt sur les espèces qui n'y sont pas adaptées et semble se poursuivre aux stades ultérieurs, ce que montrent les différences observées entre adultes et jeunes tiges (figure 3-6, p. 114).

3.5. Bilan : croissance et sélection par le sol

La performance d'une espèce sur un type de sol est définie par sa croissance et par sa survie sur ce sol. L'analyse de la croissance a montré qu'un grand nombre d'espèces croît mieux sur les sols auxquels elles sont le plus associées mais que cet effet est faible. L'analyse de la survie, qui se traduit en terme de sélection des espèces par le sol, n'a pu être explorée directement. Les travaux de Baraloto *et al.* [2007] montrent cependant l'importance de la sécheresse et de l'engorgement, ce dernier facteur ayant l'influence la plus nette, sur la sélection des individus aux premiers stades de développement. Certaines espèces qui ne se développent pas en bas-fond meurent effectivement en conditions engorgées. Baraloto *et al.* [2007] montrent ensuite que cette sélection par le milieu se poursuit également aux stades ultérieurs, entre jeunes tiges ($h \geq 1,50$ m et $dbh < 10$ cm) et arbres adultes ($dbh \geq 10$ cm). Cette analyse est cependant limitée à 8 espèces. Une analyse complémentaire, ne portant cette fois que sur les arbres adultes, a permis de comparer la distribution des arbres en place à celle des arbres recrutés. Pour la plupart des espèces testées, ces distributions ne diffèrent pas, suggérant ainsi un rôle mineur du sol sur la sélection à ces stades. Quelques espèces montrent cependant des différences qui pour 6 d'entre elles semblent conforter l'idée d'un effet sélectif possible du sol après 10 cm dbh. Pour 5 de ces 6 espèces, (la sixième étant *Pogonophora schomburgkiana*) l'analyse de croissance a par ailleurs mis en évidence un effet du sol. Les unités de sol impliquées diffèrent légèrement entre l'analyse de la croissance (§ 3.2) et l'étude de la répartition des recrutés et des non recrutés (§ 3.3), mais elles convergent cependant : la croissance est plus forte sur les unités de sols privilégiées par l'espèce et pour lesquelles la proportion d'individus recrutés est plus faible. Ce constat renforce l'hypothèse d'une meilleure performance de ces quelques espèces, en termes de croissance et de survie, sur les sols où elles se distribuent préférentiellement. Un tel résultat est justement un attendu des processus de niche mais il est sujet à caution du fait de l'influence possible de la dynamique spatiale de l'espèce qui n'est pas prise en compte. Russo *et al.* [2005] parviennent à un constat semblable pour un plus grand nom-

bre d'espèces mais en comparant la distribution des individus de 1 à 5 cm dbh à celle des individus de 10 à 20 et de plus de 20 cm dbh.

Le bilan des différentes études présentées dans ce chapitre est donc celui d'effets très modérés du sol sur la performance des espèces, particulièrement pour les individus de plus de 10 cm dbh. Ces faibles effets se comprennent d'autant mieux que la position d'un individu sur une unité de sol donnée définit finalement assez mal les conditions de milieu dans lesquelles il se développe et les ressources qui lui sont accessibles. En effet, si la position d'un arbre, définie par celle de son tronc, est fixe, il n'en est pas de même de l'individu dans son ensemble. Celui-ci explore l'espace par extension de son houppier et de ses racines. Il est alors facile de comprendre que, par cette exploration, en particulier racinaire, l'individu peut s'affranchir en partie du milieu sur lequel il a commencé à se développer et que cela est d'autant plus vrai qu'il atteint de grandes dimensions. Les racines de certains individus sont ainsi capables de prospecter à plusieurs dizaines de mètres du tronc voire plus encore pour quelques espèces. À Paracou par exemple, un arbre (*Ficus sp.*) positionné en haut de pente plonge une de ses racines directement dans le bas-fond en contrebas (obs. pers.). Toutes les espèces n'ont sans doute pas ces facultés mais cette observation conduit à relativiser la notion d'appartenance d'un individu à une unité de sol, en tout cas au stade adulte. Percevoir un effet du sol à ce stade est donc loin d'être évident, d'autant plus que les paramètres étudiés, en particulier la croissance, sont extrêmement variables.

Par ailleurs, les résultats présentés dans ce chapitre semblent indiquer une grande plasticité des espèces. Elles paraissent en effet plastiques en termes de traits physiologiques (§ 3.4) mais cette plasticité semble se traduire également en terme de variabilité individuelle, notamment au niveau de la croissance. En effet, la part des effets aléatoires individuels est aussi importante, si ce n'est plus, que celle des effets fixes dans les modèles de croissance ajustés (§ 3.2.3). Cette grande variabilité des espèces fait par ailleurs écho au constat énoncé en fin de chapitre 2 (§ 2.6.4) : il y a peu de spécialistes strictes d'un type de sol particulier mais plutôt un grand nombre d'espèces capables de se développer sur une large gamme de sols.

La mise en évidence des facteurs ayant une véritable influence sur la sélection et la performance des espèces passe sans doute en partie par des expérimentations contrôlées [Baraloto *et al.* 2007] ou des expériences de transplantation d'un milieu à l'autre [Fine *et al.* 2004 ; Palmiotto *et al.* 2004 ; Baltzer *et al.* 2005], mêmes si ces approches ne permettent pas de mettre en évidence les mécanismes agissant aux stades ultérieurs.

Chapitre 4

***- Effets du sol sur la structure et la dynamique du
peuplement -***

4.1.	Introduction	121
4.2.	Structure du peuplement et effets du sol	122
4.2.1.	Structure diamétrique	122
4.2.2.	Densité et surface terrière	123
4.2.3.	Composition floristique	125
4.2.4.	Loi d'autoéclaircie et forêt tropicale	127
4.2.4.1.	Définition	127
4.2.4.2.	Méthodes	129
4.2.4.3.	Résultats	130
4.2.4.4.	Discussion	133
4.3.	Dynamique du peuplement et effets du sol	134
4.3.1.	Mortalité	134
4.3.1.1.	Méthodes	135
4.3.1.2.	Résultats	138
4.3.1.3.	Discussion	141
4.3.1.4.	Autres approches possibles de la mortalité	143
4.3.2.	Recrutement	145
4.3.3.	Accroissement en surface terrière et production du peuplement	146
4.3.3.1.	Matériel et méthode	147
4.3.3.2.	Résultats et Discussion	147
4.4.	Bilan : structure et dynamique du peuplement en et hors bas-fond	148
4.4.1.	Les bas-fonds, un milieu plus dynamique	148
4.4.2.	Comparaison avec les résultats de la littérature	150

Chapitre 4 - Effets du sol sur la structure et la dynamique du peuplement

4.1. Introduction

Les chapitres précédents ont permis de montrer que le sol a un effet important sur la distribution des espèces. Cet effet se traduit, entre autres, par un plus grand nombre d'héliophiles en bas de séquence topographique, et en particulier en bas-fond. La sélection par le sol semble essentiellement s'effectuer aux premiers stades de développement des individus, même s'il persiste des effets faibles au stade adulte pour quelques espèces, en particulier en termes de croissance.

Les effets du sol sont donc manifestes au niveau espèce. En est-il de même en changeant d'échelle de travail et en étudiant cette fois le peuplement dans son ensemble ? Cette question sera abordée dans le présent chapitre en se penchant successivement sur différentes composantes de la structure d'abord et de la dynamique du peuplement enfin.

La structure du peuplement sera étudiée en commençant par l'analyse de la structure diamétrique des peuplements selon les types de sol. Cette étude sera ensuite complétée par l'analyse de la densité et de la surface terrière. Ces premiers points permettront de sélectionner les unités de sol les plus pertinentes, conduisant à ne conserver qu'un seul découpage cartographique pour la suite de l'étude. Les unités de sol ainsi choisies seront alors caractérisées par leur composition floristique, étudiée en termes de groupes d'espèces. Enfin, la structure sera analysée dans le temps en ayant recours pour cela à des représentations issues de la foresterie tempérée.

La dynamique du peuplement, quant à elle, sera abordée en étudiant plusieurs paramètres qui seront, dans l'ordre, la mortalité, le recrutement et la production en surface terrière. Tous ces points seront présentés sous l'angle des effets du sol et les modèles utilisés lors des analyses feront appel aux paramètres de structure identifiés précédemment.

4.2. Structure du peuplement et effets du sol

4.2.1. Structure diamétrique

Afin de comparer les structures diamétriques, 7 classes de diamètre de 10 cm ont été constituées. La dernière classe regroupe toutes les tiges de plus de 70 cm dbh. Les proportions de tiges par parcelle et par classe de diamètre sont données dans le tableau 4-1. Il y a un effet « parcelle » net sur la distribution diamétrique ($\chi^2 = 55,6$; dl = 30 ; p = 0,003) : la P15 est celle qui a proportionnellement le plus de petites tiges de moins de 20 cm, tandis que la P6 se distingue par une forte proportion de tiges de plus de 40 cm (11,3 % contre 9,1 % pour l'ensemble des autres parcelles).

Tableau 4-1 : Proportion de tiges par classes de diamètre sur les 6 parcelles témoin en 2003.

Parcelles	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70 et plus
P1	60,3%	21,1%	10,0%	4,1%	2,4%	1,1%	0,9%
P6	58,9%	19,6%	10,2%	6,0%	2,8%	1,6%	1,0%
P11	59,5%	21,4%	10,3%	4,9%	2,2%	1,1%	0,6%
P13	58,0%	22,6%	10,2%	4,7%	2,3%	1,1%	1,1%
P14	59,2%	20,9%	10,0%	5,4%	2,7%	1,0%	0,9%
P15	61,9%	19,2%	9,6%	4,6%	2,5%	1,3%	0,8%

La comparaison des structures diamétriques par unité de sol fait ressortir peu de différences fortes entre unités. Le découpage de l'espace pour lequel les différences sont les plus nettes est un découpage en trois unités de sol : Hydr1-2, Hydr3-4 et Hydr5-6 ($\chi^2 = 23,2$; dl = 12 ; p = 0,026). Les diamètres 30 à 50 cm sont sous-représentés en bas-fonds (Hydr5-6) tandis que les arbres de gros diamètres (dbh \geq 50 cm) sont plus présents en bas-fond et sur les sols à hydromorphie de surface faible (Hydr1-2).

Ce constat général est cependant fortement variable d'une parcelle à l'autre et la prise en compte de l'effet « parcelle » montre que c'est l'opposition entre les bas-fonds (Hydr5-6) et les interfluves (Hydr1-4) qui est la plus significative. La structure diamétrique dans ces deux milieux et par parcelle est représentée dans la figure 4-1 (p. 123). La P15, caractérisée par un grand nombre de petites tiges sur interfluve, se détache au contraire par une proportion de petites tiges plus faible en bas-fond et surtout une proportion de gros individus (dbh \geq 60 cm) beaucoup plus importante. Les parcelles P6 et P11 ont quant à elles très peu de gros individus en bas-fonds, ces derniers étant néanmoins présents sur interfluve.

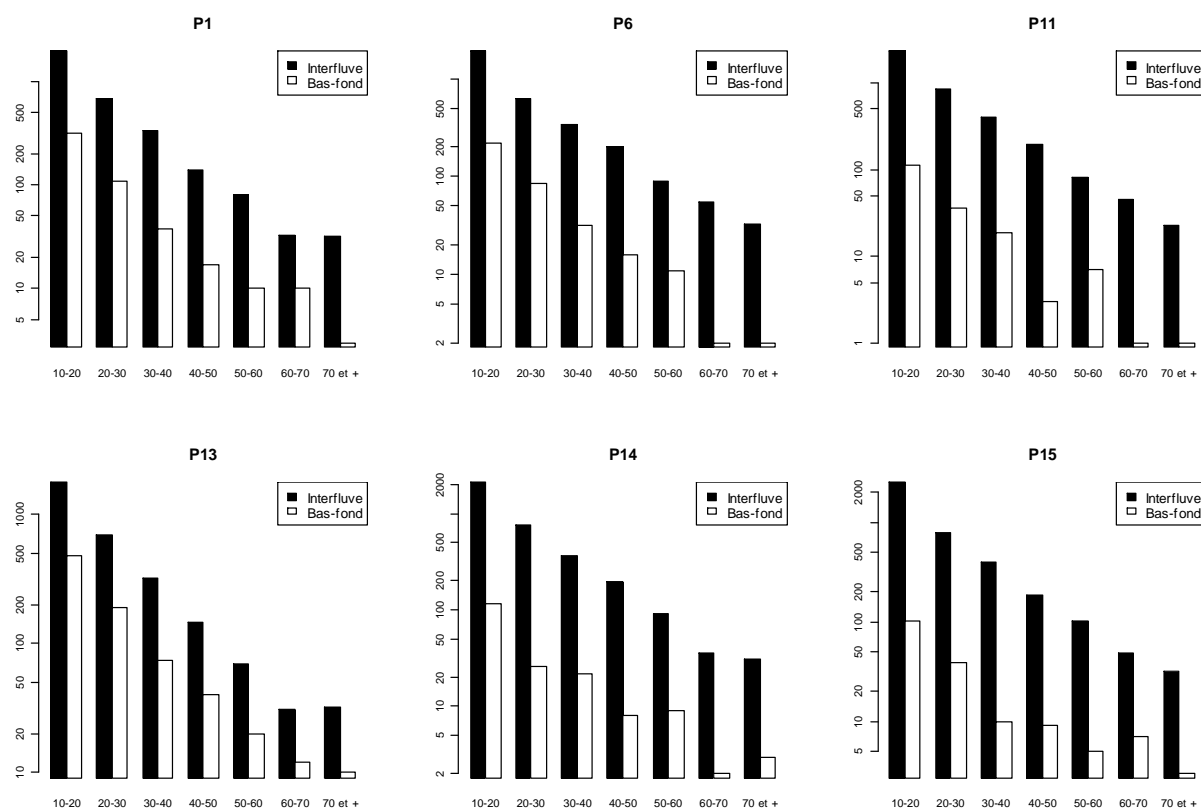


Figure 4-1 : Comparaison des structures diamétriques par parcelle, entre bas-fonds et interfluves. L'échelle des effectifs est logarithmique.

4.2.2. Densité et surface terrière

La densité et la surface terrière du peuplement donnent une idée de la structure et du matériel sur pied. Elles sont données, par parcelle, dans la figure 4-2 (p. 124). Les parcelles diffèrent nettement en densité, moins en surface terrière. Plusieurs parcelles se distinguent cependant. Il s'agit notamment de la P15 qui a, à la fois, la densité et la surface terrière la plus importante. Elle s'oppose à la P1 qui est la plus faiblement capitalisée avec une surface terrière de 30,2 m² / ha. La P6, en revanche, se distingue par sa faible densité (la plus faible de toutes) mais par une surface terrière comparable à la moyenne des autres parcelles. Cette position particulière est à mettre en relation avec la plus forte proportion de gros arbres (dbh \geq 40 cm) de la P6, signalée précédemment.

Les deux variables (densité et surface terrière) ont été calculées également par unité de sol et par parcelle, ce qui a permis de tester un grand nombre de découpages cartographiques. Les tests utilisés sont des tests de comparaison multiple (test de Wilcoxon). La comparaison des résultats permet de ne retenir que les niveaux des variables sol ayant un effet significatif sur la densité ou

sur la surface terrière. Il est alors possible de proposer les regroupements d'unités et donc les découpages des parcelles les plus pertinents.

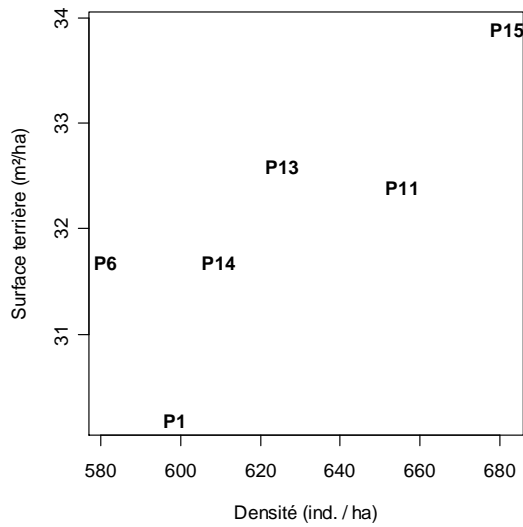


Figure 4-2 : Densité et surface terrière par parcelle en 2003.

Deux figures illustrent les résultats obtenus. Pour la densité, 6 découpages en deux unités ont été retenus (figure 4-3 ci-dessous). Pour la surface terrière, six découpages ont été retenus (figure 4-4, p. 125), dont un en trois unités : la topographie (BasPente, Pente et Plateau).

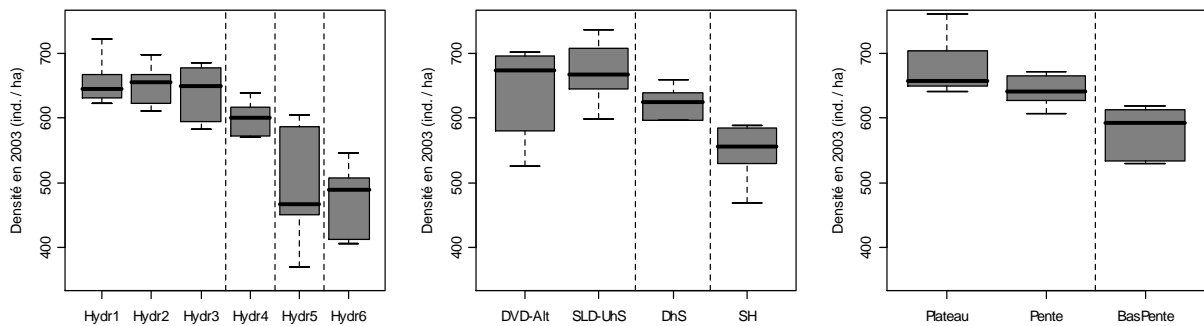


Figure 4-3 : Comparaison des densités entre unités de sol pour les trois découpages cartographiques des parcelles de Paracou.

Les traits en pointillé séparent en deux ensembles les groupes d'unités de sol pour lesquels les différences de densité sont significatives. Il y a ainsi 6 découpages cartographiques possibles.

Le trait noir épais des boîtes fournit la médiane, les limites correspondent aux quartiles et les « moustaches » au seuil de 99,9 %.

Les différences de densité s'observent exclusivement entre un ensemble allant des plateaux jusqu'aux pentes où la densité est de l'ordre de 650 tiges à l'hectare et un ensemble de bas de pente incluant les bas-fonds ou les sols hydromorphes où la densité est de l'ordre de 500 à 550 tiges à l'hectare. Les différences les plus importantes s'observent entre les bas-fonds (Hydr5-6) et le reste des parcelles.

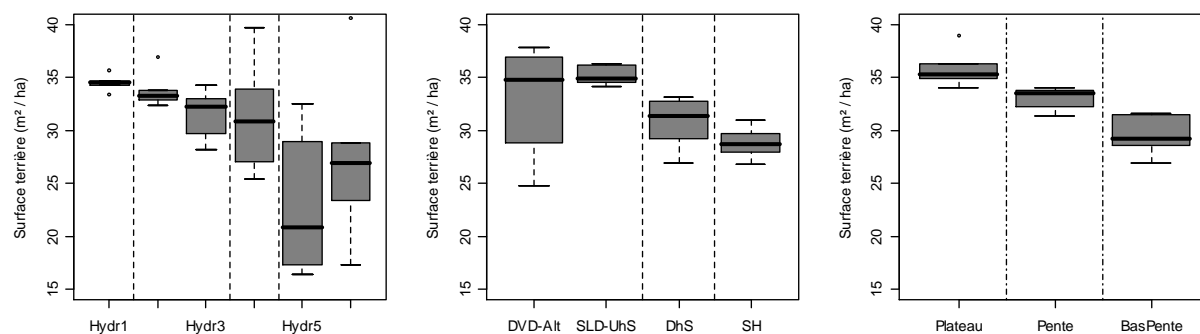


Figure 4-4 : Comparaison des surfaces terrières entre unités de sol pour les trois découpages cartographiques des parcelles de Paracou.

Les traits en pointillé des deux premières figures séparent les groupes d'unités de sol en deux ensembles pour lesquels les différences de densité sont significatives. Pour le découpage topographique, les tirets séparent les trois unités, significativement différentes.

L'analyse de la surface terrière montre que trois ensembles peuvent être différenciés. Le premier est le plateau non hydromorphe (Hydr1) où la surface terrière est de l'ordre de 35 à 36 m²/ha. Le second est constitué des sols sur pente dont la surface terrière est légèrement inférieure, de l'ordre de 33 à 34 m²/ha. Le dernier ensemble se distingue nettement des deux autres. Il s'agit une fois de plus des bas de pente, avec notamment les bas-fonds qui se distinguent par une surface terrière beaucoup plus faible, de l'ordre de 25 m²/ha.

L'opposition la plus nette en termes de densité et de surface terrière est donc celle qui existe entre les bas-fonds et les interfluves. Par souci de simplification et sauf mention contraire, seule cette distinction sera analysée dans la suite du chapitre.

4.2.3. Composition floristique

Si la séparation des parcelles entre bas-fonds et interfluves correspond à des différences de structure fortes, elle représente également une distinction importante au niveau de la flore. Les bas-fonds sont en effet apparus comme une unité singulière lors de l'étude des associations entre le sol et la végétation (voir chapitre 2). Cette unité de sol, bien que relativement peu étendue (sauf en P13 où elle représente près du quart de la surface), constitue une zone de transition écologique majeure à Paracou. Quatre groupes édaphiques, les groupes 6 à 9, y sont plus particulièrement associés, à des degrés divers, bien entendu. Ces groupes se distinguent en outre par le grand nombre d'espèces pionnières et héliophiles (groupes dynamiques 4 et 5 de Favrichon [1995]) qu'ils rassemblent (voir figure 2-10, p. 76). Les bas-fonds sont donc caractérisés par une flore nettement différente de celle des interfluves.

Cependant, le fait que des espèces sont associées à ce milieu ne signifie pas que tous les individus de ces espèces s'y cantonnent. Il y a donc des individus d'espèces de bas-fonds sur interfluve et le contraire évidemment. Pour comparer les deux milieux, il est donc utile de connaître la part d'individus des espèces de chacun des groupes édaphiques ou de chacun des groupes dynamiques qui se trouvent dans les deux milieux. Cette comparaison est présentée dans la figure 4-5 ci-dessous.

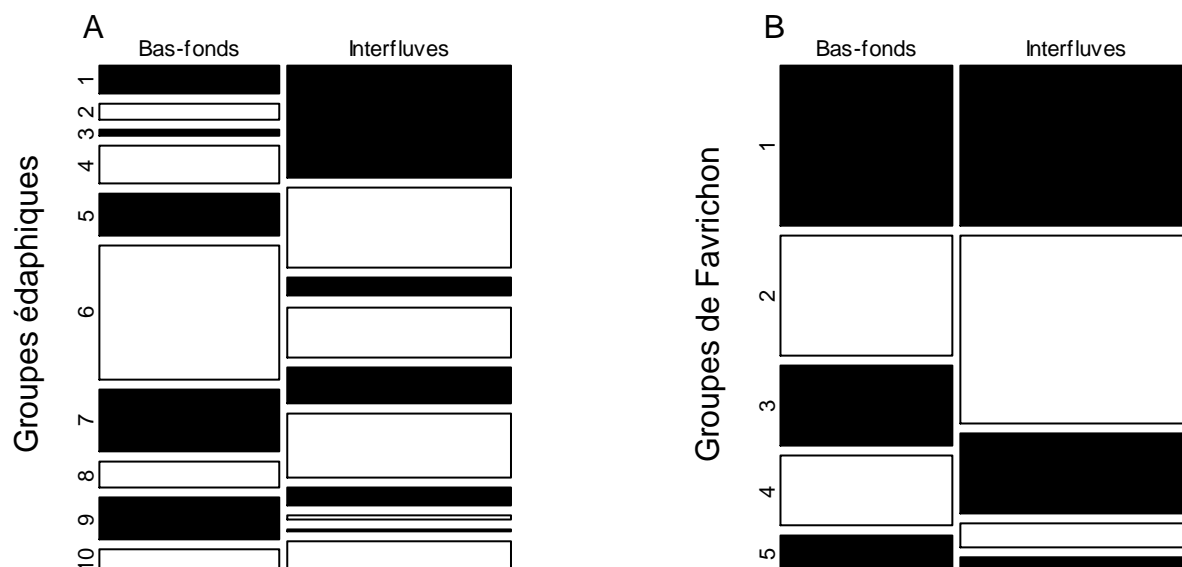


Figure 4-5 : Comparaison des proportions de tiges (nb. / ha) en bas-fonds et sur interfluves :
 (A) par groupes édaphiques (l'EGE rassemblant les 7444 tiges non identifiées a été omise du groupe 1)
 (B) par groupes dynamique
 La largeur des colonnes est proportionnelle à la densité de tiges dans chaque milieu.

La figure 4-5 (A) montre que c'est l'opposition entre les groupes édaphiques 1 à 5 et 6 à 9 qui différencie le mieux les deux milieux. La proportion de tiges des groupes 6 à 9 augmente en effet nettement dans les bas-fonds par rapport aux interfluves. Le groupe 10, qui rassemble les espèces sans association avec le sol se comporte plutôt comme les groupes 1 à 5 : sa proportion diminue en bas-fonds.

La figure 4-5 (B) montre que les bas-fonds se différencient des interfluves par la proportion de 3 des 5 groupes dynamiques. La principale différence entre les deux milieux est la plus grande proportion d'héliophiles (groupe 4 et 5 de Favrichon) en bas-fonds. Cette augmentation se fait au détriment du groupe 2, les taxons tolérants de la voûte, dont la proportion diminue considérablement en bas-fonds.

4.2.4. Loi d'autoéclaircie et forêt tropicale

4.2.4.1. Définition

La loi d'autoéclaircie est une relation liant la densité maximale d'un peuplement P aux dimensions (surface terrière, volume, diamètre) de l'arbre moyen de ce peuplement. Cette relation se présente sous la forme d'une courbe limite au-delà de laquelle un peuplement ne peut aller. La loi d'autoéclaircie a d'abord été proposée en forêt tempérée dans le cadre des peuplements homogènes monospécifiques [Reineke 1933], mais elle s'applique plus largement au cas des cultures végétales [Yoda *et al.* 1963]. Le terme d'autoéclaircie se réfère aux processus endogènes de mortalité qui se produisent quand un peuplement atteint les conditions limites définies par la courbe [Houllier 1994]. Par définition, ces conditions ne sont atteintes qu'en peuplements fermés, non soumis à des éclaircies. Il s'agit bien du cas des peuplements en parcelles témoin de Paracou qui n'ont subi aucune intervention sylvicole. La mortalité intervient quand, les plantes grandissant et leurs besoins avec elles, les ressources deviennent insuffisantes pour toutes [Pretzsch et Biber 2005]. La limite représentée par la courbe d'autoéclaircie est donc fondamentalement une limitation par la ressource.

La loi d'autoéclaircie est également appelée « loi puissance $3/2$ », en référence à la valeur du coefficient dans l'une de ses formulations, lorsque la dimension de l'individu moyen est exprimée en biomasse ou en volume (v) en fonction de la densité (N). La relation s'écrit en effet souvent :

$$v = kN^{-3/2} \quad (4-1)$$

Cette valeur de $-3/2$ a été constatée chez un grand nombre d'espèces, que ce soit pour des cultures ou des peuplements forestiers [Yoda *et al.* 1963]. Elle se déduit d'une analyse dimensionnelle simple entre la densité (nombre de tiges par surface : puissance 2 d'une unité de longueur) et le volume (puissance 3 d'une unité de longueur) [Franc *et al.* 2000]. Cette relation, essentiellement étudiée en forêt tempérée, serait relativement insensible au site et aux espèces et ne dépendrait que des ressources disponibles. De nombreux travaux ont cependant montré que le coefficient ne vaut pas systématiquement $-3/2$ et, plus généralement, que les paramètres de la relation dépendent de l'espèce étudiée [voir par exemple Hummel 2002].

En forêt, la relation (4-1) est plus facilement exprimée en diamètre qu'en volume. Elle est donc de la forme :

$$N = kd_g^b \quad (4-2)$$

En passant au logarithme, cette relation devient une droite d'équation :

$$\ln(N) = a + b \ln(d_g) \quad (4-3)$$

N est la densité du peuplement, généralement exprimée en nombre de tiges à l'hectare et d_g le diamètre quadratique moyen en centimètres. Le coefficient b est négatif, traduisant la relation décroissante entre la densité et le diamètre moyen en conditions limites. Il vaut en général de -1,2 à -1,9 [Pretzsch et Biber 2005]. Le diamètre quadratique moyen (d_g) est relié à la surface terrière (G) du peuplement par la relation :

$$G = N \pi d_g^2 / 4 \quad (4-4)$$

Définir un peuplement par le couple (d_g, N) revient donc à fournir les deux descripteurs de sa structure étudiés plus haut : la densité et la surface terrière. La connaissance supplémentaire de la loi d'autoéclaircie permet de comprendre (au moins en partie) l'évolution temporelle du couple (d_g, N), donc de faire le lien entre structure et dynamique du peuplement. Pour ce faire, il faut pouvoir caractériser la position d'un peuplement dans le plan (d_g, N) par rapport à la courbe d'autoéclaircie. Cela peut se faire naturellement en déterminant la distance de ce dernier, un point P du plan, à la courbe.

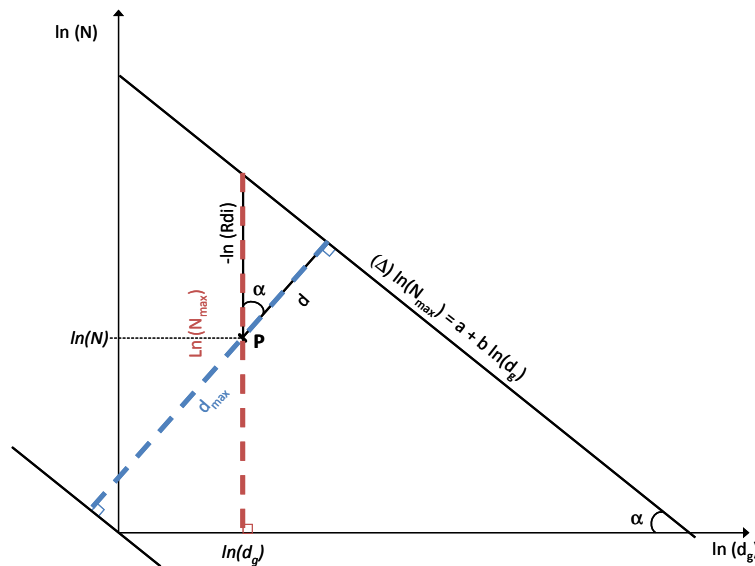


Figure 4-6 : Droite d'autoéclaircie (Δ) et notations utilisées.

Deux indices de distance ont été considérés dans le présent travail. Le premier est un indice classiquement utilisé pour décrire un peuplement forestier homogène. Il s'agit du Rdi (relative density index), le rapport entre la densité N d'un peuplement et la densité N_{max} qu'il aurait s'il était dans les conditions limites de l'autoéclaircie. Dans un repère logarithmique, $-\ln(Rdi)$ est la distance

verticale (à d_g fixé) entre le peuplement P et la droite d'autoéclaircie (Δ) (voir figure 4-6 ci-dessus). Le second indice testé est un « indice d'encombrement » noté IE. Il s'agit d'un rapport de distance (compris entre 0 et 1) à la droite d'autoéclaircie dans le plan logarithmique. Sa définition et son calcul sont présentés en Annexe D. En reprenant les notations de la figure 4-6, IE vaut $(d_{\max} - d) / d_{\max}$, avec d distance de P à Δ et d_{\max} , valeur maximale de d. Comme le Rdi, IE s'exprime simplement en fonction de N, d_g et a et b, les deux paramètres de la droite d'autoéclaircie.

Le concept d'autoéclaircie semble naturel en forêt tropicale non exploitée. Cependant, la loi du même nom, basée sur l'observation de peuplements homogènes, tant en âge qu'en essence, n'est *a priori* pas adaptée au cas de forêts inéquiennes et mélangées [Sterba et Monserud 1993 ; Monserud *et al.* 2004]. La notion de diamètre moyen perd en effet une partie de son sens pour des structures irrégulières.

Plusieurs questions peuvent donc se poser quant à l'application et la validité du concept d'autoéclaircie dans le cadre de la forêt tropicale humide. Observe-t-on une limite supérieure à la densité d'un peuplement ? Si cette limite existe, est-elle dépendante des conditions du milieu ?

4.2.4.2. Méthodes

Le problème est ici de calculer les valeurs du couple (d_g, N) pour les différentes parcelles et sur plusieurs milieux, en l'occurrence les bas-fonds et les interfluves. La première question méthodologique est celle du choix de la surface sur laquelle effectuer ces calculs. Plusieurs essais ont été tentés : dans le cadre de ce travail, deux de ces essais, paraissant plus intéressants, seront présentés.

Le premier est le calcul du couple (d_g, N) pour des petites unités de surface, définies indépendamment des cartes édaphiques. Une unité de surface est considérée comme appartenant au bas-fond ou à l'interfluve d'après le rapport de surface entre les 2 milieux. Par commodité, les calculs ont donc été effectués pour tous les individus des parcelles témoin sur la même surface que celle utilisée pour le calcul des indices de compétition (cercles de 20 m de rayon). Le peuplement considéré ici est uniquement celui de 1991.

Pour le second essai, qui sera plus amplement analysé et discuté, le choix a été de considérer une surface plus importante pour atténuer les effets des petites ouvertures, de l'ordre de quelques ares. Cela a conduit à ne considérer les bas-fonds d'une parcelle que comme une entité unique.

Les interfluves, quant à eux, ont été divisés en quatre, en suivant le découpage en carrés des parcelles (voir figure 1-2, p. 19). Cinq valeurs du couple (d_g , N) ont ainsi été calculées pour chacune des six parcelles témoin. Ce calcul a par ailleurs été répété à plusieurs dates successives, selon un intervalle de temps de deux ans. Les données sont donc calculées à partir de 1985 pour les trois parcelles P1, P6 et P11, à partir de 1991 pour les trois autres (P13, P14, P15) et jusqu'en 2003 pour toutes.

4.2.4.3. Résultats

La figure 4-7 ci-dessous est la représentation de la structure du peuplement en 1991 dans un repère logarithmique.

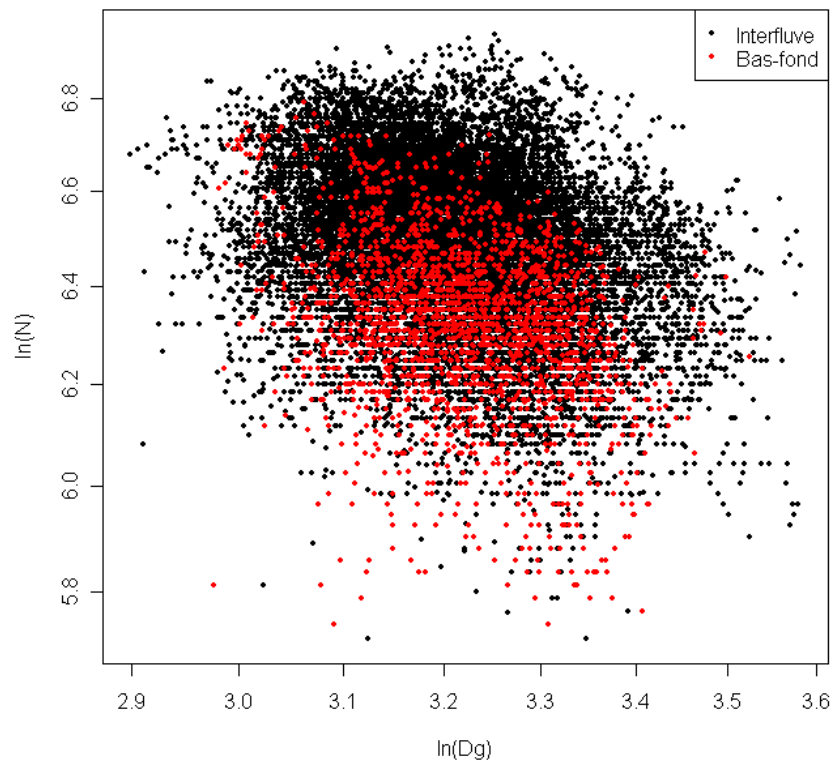


Figure 4-7 : Relation entre diamètre quadratique moyen et densité en 1991. Les valeurs ont été calculées pour tous les individus vivants en 1991 sur les six parcelles témoin (soit 23.764 individus), dans un cercle de 20 m autour de l'individu.

La figure 4-7 permet de voir que les valeurs en bas-fond (en rouge) sont nettement séparées de celles sur interfluve (en noir). Il y a cependant un fort recouvrement : les points calculés sur interfluve couvrent tout l'espace occupé par les points de bas-fond. Ce recouvrement est l'illustration de la forte variabilité qui apparaît lorsque de petites surfaces sont considérées. Les deux nuages de points semblent chacun pouvoir être limités par une droite d'autoéclaircie, même si les limites précises sont difficiles à déterminer. Si ces limites existent bien, celle des bas-fonds est alors nettement inférieure à celle des interfluves.

Le calcul des valeurs du couple (d_g, N) pour les entités plus vastes fournit au contraire la figure 4-8 ci-dessous où les bas-fonds se séparent nettement des interfluves.

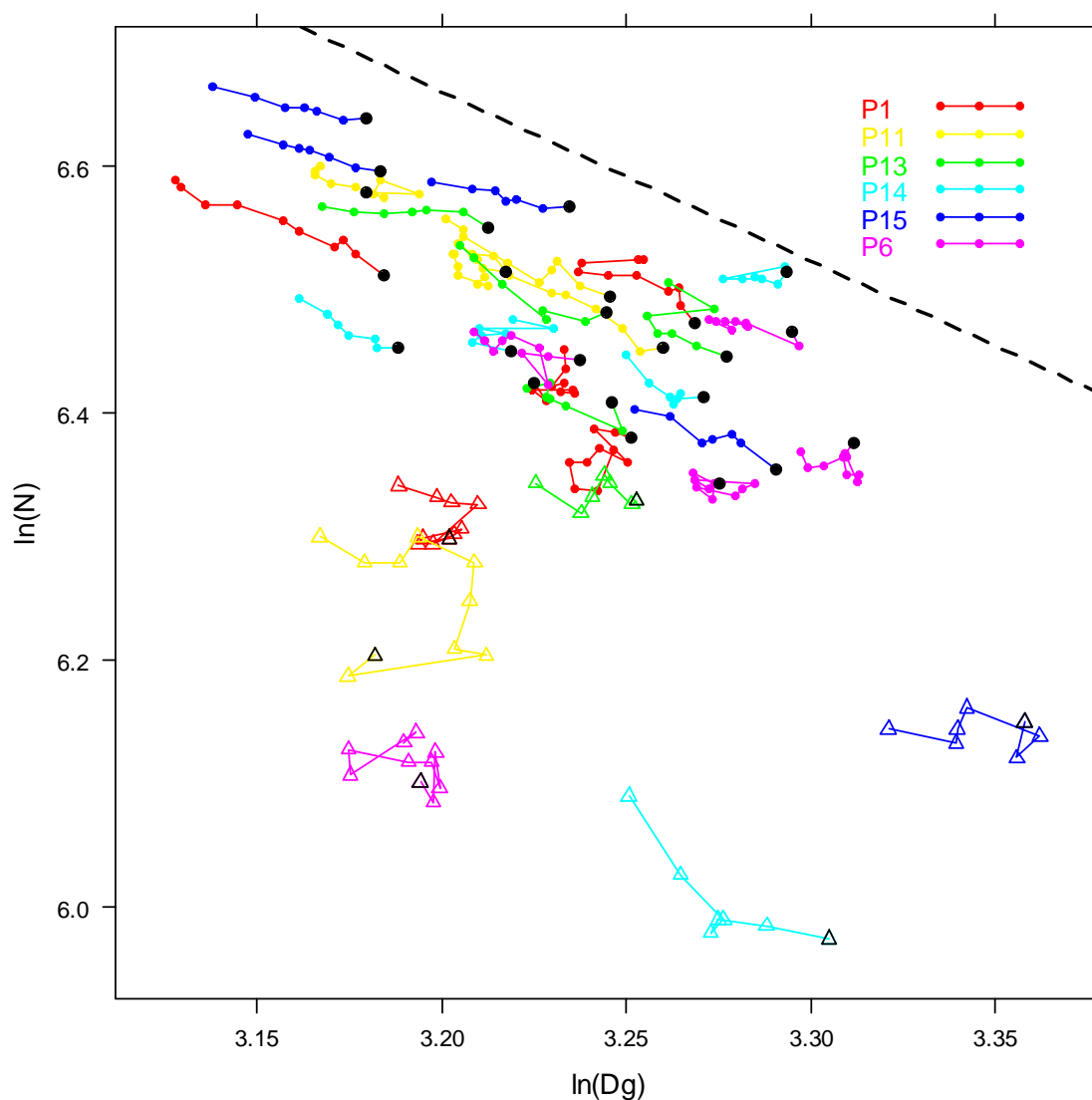


Figure 4-8 : Droite d'autoéclaircie ajustée sur les données des 6 parcelles témoin de Paracou. Chaque parcelle est découpée en 4 carrés hors bas-fond (points) et un bas-fond (triangle). Les symboles noirs identifient la dernière valeur du couple (d_g, N) , calculée en 2003. Les données de recrutement utilisées ont été lissées pour tenir compte des irrégularités (voir figure 1-7, p. 19).

Cette figure permet en outre de comprendre l'évolution de chaque unité dans le plan (d_g, N) . Une droite d'autoéclaircie, représentée en tirets sur la figure, a été tracée « à la main » pour être au-dessus de toutes les valeurs de couples. La pente (b) a cependant été calculée par régression linéaire simple à partir des valeurs des couples pour les seules entités situées hors bas-fond. La pente ainsi obtenue est de $-1,389$. La non prise en compte des bas-fonds pour le calcul de la pente tient au fait que les points sont très nettement en dessous de ceux des carrés sur interfluve et ne semblent pas être en conditions limites, contrairement aux autres.

La figure 4-8 montre une droite d'autoéclaircie nettement plus basse que celle que la limite qui apparaît dans la figure 4-7. Par ailleurs, dans la plupart des cas, particulièrement pour les carrés ayant une densité élevée de tiges et un diamètre faible (coin supérieur droit de la figure 4-8), les trajectoires vont vers une réduction de la densité avec une augmentation du diamètre quadratique moyen. Ce type d'évolution est particulièrement marqué pour les carrés de la P15. Pour trois d'entre eux, la position en haut à gauche du plan révèle un peuplement relativement jeune puisque constitué de tiges en moyenne plus petites et plus nombreuses. Un carré de la P1 et un autre de la P13 montrent également une évolution très importante avec augmentation nette de d_g et diminution de N . Tous ces carrés ne semblent donc pas en équilibre. *A contrario*, les trajectoires stagnent beaucoup plus dès que les valeurs de $\ln(d_g)$ sont supérieures à 3,20. L'exemple le plus convaincant est celui de la P6 dont trois carrés sur quatre montrent des points de rebroussement, qui ont lieu entre 1997 et 1999 pour deux d'entre eux, un peu plus tôt pour le troisième. Cependant, le quatrième carré de la P15, de même que deux carrés de la P11 font exception puisqu'ils montrent une forte évolution pour des valeurs de d_g élevées.

La P15 se distingue également par un bas-fond assez capitalisé mais surtout caractérisé par un diamètre moyen très important. Cependant, le bas-fond le plus capitalisé, et en cela le plus semblable des zones d'interfluve, est celui de la P13 dont les valeurs sont proches de celles d'un des carrés de la P1. Il faut rappeler ici que la P13 est la parcelle ayant le bas-fond le plus étendu et le plus large, ce dernier représentant près de 24 % de la surface (cf. tableau 1-1, p. 25). Ce constat est d'ailleurs valable également pour la P1 qui possède le deuxième plus grand bas-fond parmi les 6 parcelles. La trajectoire du bas-fond de la P1 est encore assez proche de celles des carrés sur interfluve. Un constat inverse peut-être fait pour la P14. Cette parcelle possède un bas-fond petit et étroit dont la trajectoire est fortement éloignée, de par une densité moindre, de l'ensemble des autres.

Les bas-fonds ont un comportement très différent des interfluves. Ils sont nettement moins capitalisés et ne montrent pas d'évolution particulièrement nette. Une droite de même pente que la droite d'autoéclaircie pourrait être proposée pour séparer presque parfaitement bas-fonds et interfluves, à l'exception du bas-fond de la P13. Celui de la P14 a une tendance à l'évolution vers un diamètre quadratique plus fort et des densités plus faibles, celui de la P11 à une diminution nette de la densité. Les autres bas-fonds sont plus stables.

4.2.4.4. Discussion

La comparaison de la figure 4-7 et de la figure 4-8 montre que la limite d'autoéclaircie est nettement plus haute avec les petites placettes de 20 m de rayon (soit environ 1250 m²) qu'avec les grandes d'un hectare environ. Cela implique l'existence d'une forte hétérogénéité de l'encombrement dans les petites placettes, qui est lissée à l'échelle de l'hectare. Une cause probable de cette hétérogénéité est sans doute à rechercher dans la taille des chablis qui sont en moyenne de 140 m² à Paracou mais avec un écart-type de plus de 200 m² [Durrieu de Madron 1993]. Ces surfaces sont donc susceptibles d'avoir un impact relatif important à l'échelle des placettes de 1250 m² de la figure 4-7 (p. 130).

L'analyse de la figure 4-8 permet de visualiser clairement les différences de structure entre les six parcelles témoin. La position relative des carrés et des bas-fonds dans la figure reflète bien les différences de structure diamétrique mises en évidence précédemment. Cela signifie entre autres que le diamètre quadratique moyen est une variable efficace pour rendre compte de la structure diamétrique de peuplements hétérogènes. La figure 4-8 permet également de visualiser les évolutions de cette structure, évolutions qui semblent toutefois dépendre des parcelles et des conditions initiales. En effet, dans la plupart des cas, les carrés sur interfluve évoluent selon un axe à peu près parallèle à celui de la droite d'autoéclaircie. Cette tendance générale dénote en fait une capitalisation des peuplements. En effet, si les peuplements évoluent parallèlement à la droite, dans le sens d'une augmentation de d_g cela signifie une augmentation du diamètre quadratique moyen et une diminution de la densité selon l'équation (4-1) (p. 127). Le passage en surface terrière par la relation (4-4) donne :

$$G = \frac{k\pi}{4} d_g^{2+b} \quad (4-5)$$

Comme b est en général supérieur à -2 (-1,389 ici), la relation (4-5) implique bien une augmentation de la surface terrière quand d_g augmente, donc une capitalisation de la plupart des parcelles, en tout cas sur interfluve. Les parcelles de Paracou ne sont donc pas stables, du moins à une échelle de temps de 12 à 20 ans.

La différence la plus nette qui apparaît sur la figure 4-8 est celle qui oppose les bas-fonds aux interfluves. Cette différence tient essentiellement à la moindre densité des bas-fonds. Pour autant, il est délicat de conclure à une plus forte limitation par la ressource en bas-fond, ce qui se traduirait par une droite d'autoéclaircie plus basse. Les points sont en effet trop dispersés et les trajec-

toires trop peu régulières en bas-fond pour se permettre de le faire, même si leur situation nettement en dessous de celle des interfluves et la limite qui apparaît sur la figure 4-7 semblent aller dans le sens de cette interprétation.

Par ailleurs, même sur interfluve, s'il est possible de disposer une « droite d'autoéclaircie », comme le montre la figure 4-8, cela ne prouve pas pour autant que les phénomènes expliquant l'évolution des peuplements soient bien des phénomènes de mortalité induits par la compétition entre individus se partageant des ressources limitées. En effet, la comparaison de la figure 4-7 et de la figure 4-8 montre qu'il y a des variations de structure très fortes à l'échelle de 20 m autour des individus qui sont gommées à l'échelle des carrés. Ces variations correspondent à des ouvertures du peuplement importantes qui vont bien au-delà de celles qui seraient attendues dans le cadre de peuplements évoluant sous la seule loi d'autoéclaircie *i.e.* proche de la droite. Les différences illustrées par les deux figures conduisent à se poser des questions sur les mécanismes expliquant ces variations brusques de structure. Les différences entre interfluves et bas-fonds conduisent en outre à se poser la question du lien entre ces mécanismes et le sol. En particulier une mortalité plus forte est-elle à l'origine de la moindre capitalisation en bas-fonds ?

4.3. Dynamique du peuplement et effets du sol

4.3.1. Mortalité

Une première étude détaillée de la mortalité a été réalisée à Paracou par Durrieu de Madron [1993]. En parcelles témoin, la mortalité est distinguée selon qu'elle a lieu sur pied, par chablis primaire lorsque l'arbre tombe de lui-même ou par chablis secondaire lorsqu'il est entraîné par la chute d'un voisin. À Paracou, près de la moitié des arbres morts le sont sur pied (47,8 %), l'autre moitié se divisant entre chablis primaire (31,2 %) et chablis secondaire (21,0 %). Ces taux de mortalité, calculés sur l'ensemble des données disponibles en 2003, sont relativement stables car proches de ceux calculés à Paracou par Durrieu de Madron [1993] sur la période 1984-1991. Durrieu de Madron [1993] montre par ailleurs que la mortalité sur pied ne dépend pas du diamètre tandis que le chablis primaire touche d'autant plus les individus qu'ils sont gros et qu'inversement, le chablis secondaire touche plus les petits arbres que les gros.

Une analyse de la mortalité à Paracou a également été effectuée par Gourlet-Fleury [1997] dans un but de modélisation. De cette seconde étude, il est ressorti que la mortalité sur pied ne dépen-

dait que de l'accroissement des individus. Le taux de mortalité moyen des individus ayant des accroissements de 0,1 cm par an est ainsi de 2 % tandis qu'il n'est que de 1 % pour des individus s'accroissant de 0,2 cm par an. Ce taux est pratiquement nul pour des individus croissant de plus de 0,6 cm par an. Ce qui est surprenant, c'est que les indices de compétition n'ont pas été retenus dans le modèle (ajusté par régression logistique). Une même démarche a été effectuée par Gourlet-Fleury pour la mortalité par chablis primaire et là, en plus de l'effet de l'accroissement, un effet de la compétition a été trouvé. La mortalité par chablis augmente lorsque la surface terrière environnante diminue. C'est donc un abaissement de la compétition qui explique en partie la mortalité par chablis primaire.

Si la mortalité a bien été étudiée à Paracou, les effets du sol ne l'ont que peu été. Ainsi, Durrieu de Madron [1993] compare rapidement la mortalité selon la topographie et les sols, cartographiés par Barthès [1991b], mais ne montre d'effet ni de l'un ni de l'autre. Il observe seulement une occurrence légèrement plus forte des chablis sur les sols profonds, ce qui semble difficile à expliquer. Ce manque de résultats est assez surprenant, plusieurs études (listées par Durrieu de Madron [1993]) ayant mis en évidence un effet net de la topographie, notamment des pentes, sur la mortalité. Durrieu de Madron attribue ce manque de résultat à la faiblesse des pentes à Paracou ainsi qu'au manque de recul et à la surface trop faible des trois parcelles témoin qu'il a étudiées.

Or, depuis cette étude, trois nouvelles parcelles témoin ont été ajoutées, multipliant ainsi la surface par deux. Par ailleurs, les inventaires successifs permettent de disposer de plus de recul sur la mortalité. La prise en compte de ces nouvelles données permet-elle d'observer des différences qui ne pouvaient être décelées il y a quelques années ?

Plusieurs points seront abordés pour répondre à cette question :

- La mortalité générale varie-t-elle selon le type de sol ?
- Y-a-t-il des différences selon le type de mortalité ?
- Les différences de structure observées entre parcelles et selon les sols se traduisent-elles par des différences de type de mortalité ?

4.3.1.1. Méthodes

Comme cela a déjà été vu précédemment, les arbres morts ont été dénombrés à chaque inventaire et le type de mortalité a été noté en distinguant les morts sur pied (MP), les chablis primaires (CI)

et les chablis secondaires (CII). Les causes de ces différents types de mortalité n'étant pas les mêmes, chaque type a fait l'objet d'une étude séparée avant de passer à l'étude de la mortalité globale (MI).

Les fortes variations de la mortalité observées d'une année à l'autre, notamment à partir de 1996 (figure 1-7, p. 33), incitent à penser que la date de mort d'un individu n'est pas parfaitement fiable. Par conséquent, il est délicat de considérer les données dans leur aspect longitudinal et donc, de rechercher un effet de la date. Un tel effet est pourtant naturel en forêt tropicale. La mortalité est ainsi supérieure dans les années qui suivent un épisode El Niño [Aiba et Kitayama 2002 ; Potts 2003 ; Condit *et al.* 2004]. De même, des années particulièrement pluvieuses peuvent se traduire par une augmentation des chablis sur des sols rendus meubles.

Les données concernant les individus morts ont été considérées dans leur ensemble et les variables codant les différents types de mortalité valent 0 si l'arbre est encore vivant, ou 1 s'il est mort. L'analyse de la mortalité a été effectuée en ajustant un modèle de régression logistique pour chacun des trois types de mortalité ainsi que pour la mortalité totale. Les individus considérés sont tous les arbres vivants en 1991. Le bilan de la mortalité est réalisé en 2003. Différentes variables explicatives ont été testées :

- Diam : diamètre de l'individu en 1991. L'effet du diamètre a également été introduit au carré, au logarithme et au carré du logarithme pour tenir compte d'éventuelles courbures dans la relation ;
- IE : l'indice d'encombrement calculé d'après la densité et le diamètre quadratique moyen du peuplement dans un cercle de 20 m autour de l'individu, en 1991. La pente d'autoéclaircie est celle présentée précédemment (voir équation (4-3) p. 128) : $b = -1,389$. L'ordonnée à l'origine a été ajustée pour que la droite limite tous les points ($a = 11,59$) ;
- BF : facteur à deux niveaux, le bas-fond (Hydr5-6) et l'interfluve (Hydr1-4) ;
- Hélio : facteur à deux niveaux, codé selon l'appartenance de l'individu aux groupes dynamiques 4 et 5 (espèces héliophiles, cf. § 2.5.2.3) ;
- Grp : ce facteur à deux niveaux distingue les espèces qui évitent plutôt les bas-fonds (appartenant aux groupes édaphiques 1 à 5), codées GrpHBF, des espèces qui y sont associées (groupes 6 à 9), codées GrpBF. Le choix de ces deux niveaux est lié au cons-

tat présenté au § 4.2.3. La prise en compte du facteur « Grp » permet de distinguer les différences de mortalité par milieu selon les affinités des espèces ;

- Par : un effet « parcelle », facteur à 6 niveaux. Il n'a été ajouté que dans le modèle de mortalité globale. Les effectifs d'individus morts par type de mortalité étaient en effet insuffisants pour que l'effet puisse être introduit dans les autres modèles.

De nombreuses autres variables ont également été testées dans les premières étapes de l'analyse. Par exemple, le Rdi a été abandonné au profit d'IE, les deux indices étant extrêmement corrélés et IE s'étant montré plus pertinent. De même, d'autres indices de structure et de compétition, tels qu'Alpha ou SCirc, utilisés au chapitre 3 pour modéliser la croissance des espèces, ont également été testés mais se sont révélés généralement moins efficaces qu'IE, qui a par ailleurs l'avantage de faire un lien direct avec la figure 4-8 (p. 131).

À part pour quelques points, les bas-fonds semblent suivre une droite d'autoéclaircie parallèle mais inférieure à celle des interfluves. Malgré tout, une même droite, commune à tous les individus, a été utilisée pour calculer IE. La figure 4-7 laisse supposer que l'indice IE est très corrélé à la variable BF qui distingue les bas-fonds des interfluves. Cependant, la signification des deux variables, en termes de mécanismes agissant sur la mortalité, est suffisamment différente pour que les deux variables aient été conservées lors de la modélisation.

De même, les trois facteurs « Grp », « BF » et « Hélio » introduits dans les modèles apportent des informations complémentaires. Les variables ne sont cependant pas indépendantes et présentent des corrélations allant parfois jusqu'à 30 %. Il a en effet été montré que les espèces héliophiles sont plus fréquentes en bas-fonds, de même que les espèces des groupes édaphiques 6 à 9 qui constituent précisément un des deux niveaux du facteur « Grp », le niveau « GrpBF » (§ 4.2.3, figure 4-5). En fait, pour la mortalité, la corrélation est suffisamment faible entre les facteurs « Grp » et « Hélio » pour se permettre de les étudier tous les deux. Il en est de même avec le facteur « BF » qui distingue les bas-fonds du reste des parcelles. La faible corrélation avec « Grp » se comprend bien puisque les individus d'espèces associées aux interfluves peuvent également se trouver en bas-fond, l'appartenance à un groupe ne traduisant finalement qu'une densité relative plus forte sur certaines unités de sol. Les différentes corrélations entre variables du modèle étant inévitables, il en sera tenu compte lors de l'interprétation des résultats.

Un modèle de régression logistique requiert l'indépendance des observations. Ce n'est évidemment pas le cas en ce qui concerne la mortalité. En effet, les chablis primaires sont la cause des chablis secondaires et plusieurs chablis secondaires entraînés par un même arbre ne sont donc pas indépendants, pas plus qu'ils ne le sont du chablis primaire initial. Il y a en fait une agrégation spatiale entre les différents individus morts qui est susceptible de biaiser les tests effectués [Madelaine *et al.* 2006]. Cependant, la mortalité étant d'abord étudiée par type, cela permet de contourner en partie le problème. En particulier, les individus morts sur pied et les chablis primaires peuvent être considérés entre eux comme relativement indépendants. C'est beaucoup moins le cas pour la mortalité par chablis secondaire et pour la mortalité globale. Il sera donc tenu compte de ces biais dans l'interprétation des résultats.

Tous les modèles ont été ajustés en utilisant une procédure de régression pas à pas. Seules les variables retenues lors de la sélection pas-à pas seront présentées. Pour de forts coefficients, la statistique z de Wald (rapport du coefficient sur son écart-type) n'est pas toujours pertinente pour déterminer si un facteur est significatif ou non. Elle est, en particulier, très sensible à l'estimation de l'écart-type, cette estimation dépendant notamment du fait que les observations sont bien indépendantes, ce qui n'est pas le cas ici. La statistique de test utilisée a donc été celle fournie par la comparaison des déviances ($-2 \log \text{Vraisemblance}$) de modèles emboîtés, plus robuste à la violation des hypothèses. Comme pour z , le test effectué est un test du χ^2 [McCullagh et Nelder 1989]. Le test de déviance dépendant de l'ordre d'introduction des facteurs, ces derniers ont été permutés pour s'assurer de la validité de la statistique fournie.

4.3.1.2. Résultats

Les résultats des 4 modèles ajustés (un par type de mortalité et un pour la mortalité totale) sont présentés dans le tableau 4-2 (p. 140).

L'effet parcelle n'est pas significatif sur la mortalité globale. Le facteur « Par » n'a, en effet, pas été retenu lors de la procédure pas à pas.

L'effet du diamètre varie selon le type de mortalité. La figure 4-9 (p. 139) synthétise ces effets pour chaque type de mortalité. La mortalité par CI augmente avec le diamètre, tandis que la mortalité par CII diminue, particulièrement pour les individus de plus de 40 cm dbh.

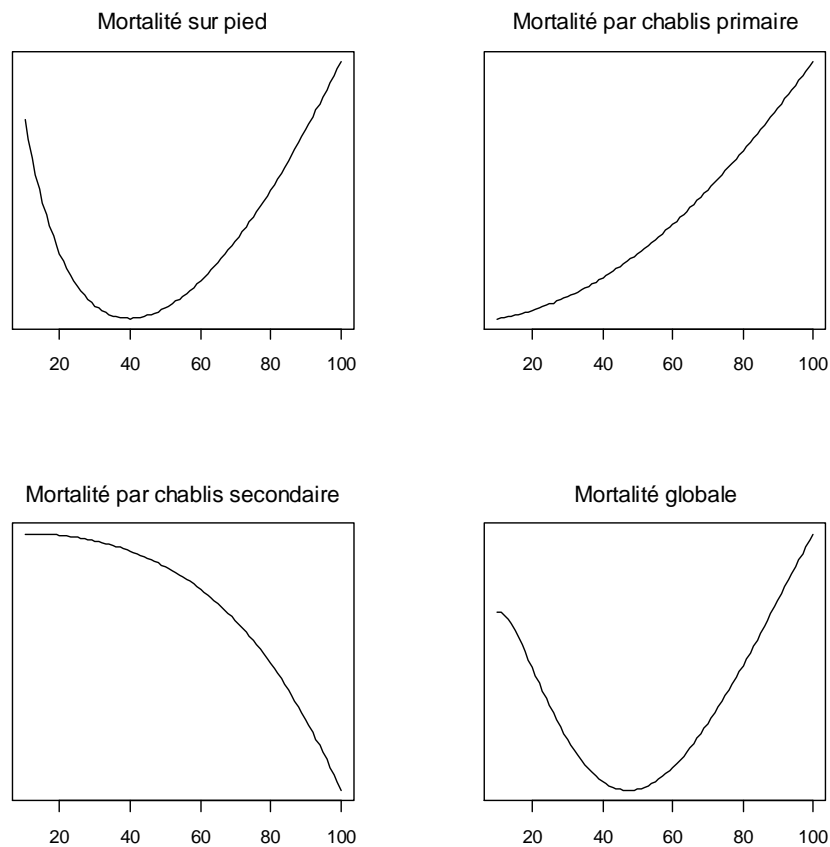


Figure 4-9 : Effet du diamètre sur la mortalité, par type de mortalité.

Un effet du diamètre sur la MP est également observé. La probabilité de mourir sur pied est plus importante pour les petits arbres de moins de 20 cm et pour les gros de plus de 60 cm dbh, effet que Durrieu de Madron [1993] n'avait pas observé. L'effet du diamètre au niveau global a la même forme que pour la mortalité sur pied avec une surmortalité des petits individus et des gros.

L'effet d'IE est retenu dans trois modèles sur quatre. Il n'a pas d'effet sur la mortalité sur pied. En revanche, l'effet est négatif pour les deux modèles de chablis, ce qui se répercute donc sur la mortalité globale. Cet effet d'IE traduit le fait que les chablis se produisent plus quand le peuplement est loin de la droite d'autoéclaircie (IE est faible).

L'effet de l'héliophilie est retenu dans tous les modèles et est systématiquement positif. Globalement, les espèces héliophiles meurent plus souvent que les autres, ce qui est bien cohérent avec leurs traits d'histoire de vie, notamment leur durée de vie plus courte. Cette surmortalité des héliophiles se constate non seulement pour MP mais également pour CI (les héliophiles tombent plus que les autres) et pour CII (les héliophiles sont plus facilement emportées que les autres).

Tableau 4-2 : Bilan des modèles de mortalité.

Les données proviennent des 6 parcelles témoin de Paracou, pour la période 1991-2003. Le symbole « / » sépare le nom du facteur du niveau du facteur.

La significativité de l'effet d'une variable est déterminée par un test du χ^2 effectué sur le rapport de déviance de modèles emboîtés.

		Coeff.	écart-type	exp(Coeff.)	p
Mortalité sur pied (MP)	Constante	-1,646	0,187	0,193	
	Diam	0,025	0,009	1,026	0,200
	ln(Diam) ²	-0,135	0,038	0,874	0,005**
	Hélio / Hélio	1,139	0,087	3,123	0,000***
	Grp / GrpHBF	0,514	0,088	1,672	0,000***
Mortalité par chablis primaire (CI)	Constante	2,408	2,280	11,11	
	Diam ²	0,000	0,000	1,000	0,000***
	IE	-6,496	2,419	0,002	0,003**
	Hélio / Hélio	1,120	0,107	3,066	0,000***
	Grp / GrpHBF	1,524	0,146	4,589	0,000***
	BF / Hydr5-6	0,467	0,116	1,595	0,000***
Mortalité par chablis secondaire (CII)	Constante	1,121	3,591	3,069	
	ln(Diam)	4,258	1,487	70,66	0,000***
	ln(Diam) ²	-0,824	0,248	0,439	0,001***
	IE	-12,00	3,051	0,000	0,000***
	Hélio / Hélio	0,664	0,152	1,942	0,023*
	Grp / GrpHBF	1,800	0,198	6,049	0,000***
	BF / Hydr5-6	1,023	0,125	2,783	0,000***
Mortalité totale (MT)	Constante	-0,964	2,214	0,381	
	Diam	0,053	0,018	1,055	0,100°
	ln(Diam)	2,512	1,316	12,33	0,003**
	ln(Diam) ²	-0,651	0,279	0,522	0,022*
	IE	-4,013	1,456	0,018	0,001***
	Hélio / Hélio	1,190	0,068	3,287	0,000***
	Grp / GrpHBF	1,104	0,074	3,018	0,000***
BF / Hydr5-6	0,416	0,072	1,516	0,000***	

Valeurs critiques p du test : ° p ≤ 0,10 ; * p ≤ 0,05 ; ** p ≤ 0,01 ; *** p ≤ 0,001

L'effet du bas-fond est significatif dans trois cas sur quatre. Le facteur n'est pas retenu dans le modèle de MP. La position en bas-fond a, en revanche, un effet positif très fort sur la probabilité de mourir par CI et surtout par CII. La surmortalité par CII est en effet 2,8 fois supérieure en bas-fonds.

Une interaction entre les facteurs « Grp » et « BF » a également été testée, bien qu'elle ne figure pas dans le tableau 4-2. Il ressort de ce test une surmortalité très nette des espèces associées aux interfluves (GrpHBF) quand elles se trouvent en bas-fonds et ce, quel que soit le type de mortalité. À l'inverse, les espèces associées aux bas-fonds y meurent moins sur pied. En revanche, ces mêmes espèces montrent une surmortalité par CI et CII en bas-fond. Globalement, le taux de mortalité est donc supérieur en bas-fond quel que soit le groupe édaphique auquel appartient

l'espèce mais la probabilité d'y mourir est cependant beaucoup plus élevée pour les espèces qui l'évitent.

4.3.1.3. Discussion

La comparaison de la mortalité entre parcelles n'a pas montré de différences significatives. Cela signifie que le modèle de MT rend relativement bien compte des différences constatées entre parcelles (figure 4-8, p. 131). Par ailleurs, la distinction des différents types de mortalité permet de comprendre et de séparer les mécanismes à l'œuvre. Ainsi, si la mortalité est plus forte pour les petites tiges et pour les grosses et plus faible pour les individus de 30 à 50 cm dbh, cela est dû à la combinaison de plusieurs phénomènes. Les petites tiges meurent principalement de deux façons : sur pied par des phénomènes de compétition et par chablis secondaire, car elles sont moins résistantes à la chute d'un gros arbre. Les gros individus, en revanche, meurent par CI mais également sur pied (MP), suite, sans doute, à des phénomènes de sénescence, leur grande taille les mettant en partie à l'abri des phénomènes compétitifs, du moins pour la lumière. Les grands arbres semblent également plus sujets au stress hydrique. En cas de sécheresse importante, ils meurent en effet plus que les individus du sous-étage [Condit *et al.* 1995 ; Clark et Clark 1996 ; Rolim *et al.* 2005 ; Van Nieuwstadt et Sheil 2005].

Concernant la MP, le fait qu'au moins deux phénomènes (la compétition et la sénescence) en soient à l'origine explique qu'il n'a pas été observé d'effet positif de l'indice IE. En effet, si MP était essentiellement le fait de la compétition, un peuplement fortement capitalisé (fort IE) devrait induire un taux de mortalité plus fort, par « autoéclaircie » du peuplement : plus le peuplement est proche des conditions limites et plus la mortalité augmente. Cette absence d'effet d'IE sur la mortalité sur pied est donc à mettre en relation avec le fait qu'une partie non négligeable du peuplement meurt sur pied suite à des phénomènes de sénescence qui ne sont pas forcément liés à la compétition ou, plus généralement, à la structure du peuplement. Ce qui est tout de même intéressant à noter, c'est que si IE n'intervient pas dans le modèle de mortalité sur pied, il a, en revanche, un fort effet sur les autres types de mortalité. Pour la mortalité par chablis (CI et CII), l'effet d'IE est négatif, indiquant que plus le peuplement est fermé (IE élevé) moins la probabilité de chablis est importante. Ce phénomène traduit l'idée que les peuplements fermés sont plus stables que les autres. Autrement dit, un peuplement moins dense favorise la survenue de chablis. Ce constat est comparable à celui de Gourlet-Fleury [1997] qui a montré que la probabilité de chablis est plus importante en cas de diminution de la surface terrière.

L'analyse des effets du bas-fond sur les différents types de mortalité permet de dégager un début de compréhension cohérent qui va de la répartition des espèces à la dynamique du peuplement, bien que les effets directs du sol ne soient pas manifestes. Un effet direct du sol sur la mortalité n'est observé que pour CI. Les arbres meurent plus par chablis primaire en bas-fond que sur interfluve. Ce résultat semble cohérent avec l'idée que les profils constamment humectés des bas-fonds assurent une moins bonne cohésion physique du sol pour l'ancrage racinaire, effet qui pourrait expliquer cette probabilité accrue de CI. Mais si la mortalité globale est supérieure en bas-fond, elle l'est aussi fortement pour la mortalité par CII qui y est très fortement supérieure. L'origine des CII étant liée à la survenue d'un chablis primaire, il ne s'agit pas là d'un effet direct du sol. Sans distinguer la mortalité par type, Madelaine *et al.* [2006] sont parvenus au même constat d'une mortalité accrue en bas de séquence topographique, sur les sols hydromorphes. Comme pour la présente étude, ils mettent aussi en évidence une probabilité de mourir plus forte des espèces héliophiles, ces dernières constituant selon eux un sous-ensemble des espèces des groupes dynamiques 4 et 5 de Favrichon [1995].

À partir des résultats obtenus ici, il est possible, pour comprendre les relations entre la dynamique du peuplement et la répartition des espèces par rapport à un type de sol bien particulier (les bas-fonds), de proposer le schéma suivant : la mortalité supérieure en bas-fond a deux origines. Elle provient en premier lieu de la mortalité par CI qui y est supérieure. Cette mortalité plus forte par CI explique bien que le taux de CII y soit également plus fort. Cependant, une autre origine, qui se combine à la première, peut être distinguée qui explique la grande probabilité de mourir par chablis secondaire en bas-fond. La fréquence accrue des CII en bas-fond tient sans doute également à la position topographique basse de ces derniers, ce qui pourrait augmenter la probabilité, pour un arbre s'y trouvant, de recevoir le houppier d'un chablis primaire venant de la pente, en dehors du bas-fond. Or, c'est au niveau de son houppier qu'un arbre qui tombe fait le plus de dégâts [Riéra 1983, 1987]. Par ailleurs, l'énergie cinétique d'un arbre situé en contre-haut est plus importante que celle d'un arbre au même niveau ou situé en contrebas, ce qui pourrait expliquer des dégâts et donc un taux de CII plus importants. Cette déstabilisation plus forte des bas-fonds par les deux formes de chablis induit notamment une densité plus faible (comme cela se voit dans la figure 4-8), ce qui signifie un IE plus faible. Or, la mortalité par chablis (CI et CII) augmente dans ces conditions. Il y a donc bien là un moteur de déstabilisation du peuplement qui va toujours dans le sens d'un peuplement moins dense. Une densité plus faible signifie également une compétition moindre, ce qui permet à des espèces héliophiles de s'y installer. Les héliophiles se trouvent bien, en effet, majoritairement en bas-fond (cf. figure 4-5, p. 126). Leur cycle de vie plus

court et leur résistance plus faible aux chablis, bref, leur mortalité plus forte va encore une fois dans le sens d'une déstabilisation plus forte du peuplement de bas-fond.

Il y a, dans le schéma précédent, une proposition d'enchaînements possibles, en tout cas cohérents avec les modèles ajustés et qui semblent tous aller dans le même sens d'une déstabilisation du peuplement. Si ce schéma est juste, la déstabilisation du peuplement devrait être plus importante au niveau des bas-fonds plus encaissés (plus de chablis secondaires dus à la chute des arbres sur pente). Le cas du bas-fond de la P13 est une illustration intéressante de cet effet supposé. La P13 est en effet la parcelle qui possède le plus grand bas-fond (près de 25 % de sa surface, cf. tableau 1-1) et surtout le plus large, notamment dans la partie nord (cf. carte 3 en Annexe A, p. 199). Or, le bas-fond de la P13 est aussi celui qui se trouve le plus près des valeurs de densité observée sur interfluve, comme le montre la figure 4-8 (p. 131).

Si la densité en bas-fond est effectivement moindre, elle n'est pas faible. Pour qu'un tel schéma puisse tenir à long terme, il faut que des forces opposées maintiennent un certain équilibre. Un mécanisme possible pour expliquer ce maintien du peuplement pourrait alors être le recrutement. Il faudrait pour cela que ce dernier compense notamment la surmortalité observée en bas-fond. Ce point fait justement l'objet du § 4.3.2 suivant.

Un dernier point mérite d'être souligné car particulièrement intéressant. Il s'agit de l'effet du bas-fond selon les affinités des espèces aux types de sol. Dans le modèle de mortalité sur pied, les espèces associées aux unités de sols sur interfluve meurent significativement plus en bas-fond et les espèces associées aux bas-fonds meurent plus sur interfluve. Ce constat n'est pas vérifié pour les chablis. Quelles que soient les affinités des espèces, elles meurent plus par chablis en bas-fond que sur interfluve, mais les espèces associées aux interfluves y meurent encore plus. Autrement dit, les effets de la sélection du sol sur les individus, qui ne pouvaient être étudiés directement au niveau spécifique dans le chapitre précédent faute d'effectifs suffisants (voir § 3.3), sont bien observés à l'échelle du peuplement et vont dans le sens attendu. Il y a des phénomènes de mortalité différentielle, particulièrement nets en ce qui concerne la mortalité sur pied : les espèces survivent moins sur les sols auxquels elles sont moins adaptées.

4.3.1.4. Autres approches possibles de la mortalité

L'étude des effets du sol sur la mortalité pose des problèmes de corrélation spatiale, qu'il n'a pas été possible de résoudre dans le cadre de ce travail. En effet, l'exemple des chablis secondaires

montre à l'évidence que les observations ne sont pas toutes indépendantes entre elles et cela fragilise les tests effectués. L'estimation des effets est correcte mais les variances sont sous-estimées conduisant à plus de tests significatifs [Hubbell *et al.* 2001]. Madelaine *et al.* [2006], étudiant la mortalité à Saint-Élie, ont ainsi utilisé des techniques de permutation (notamment des translations toroïdales) pour effectuer leurs analyses et se départir des problèmes d'autocorrélation spatiale. En utilisant ces techniques plus avancées, ils parviennent cependant aux mêmes résultats que la présente étude. En conclusion, les auteurs voient comme piste d'amélioration possible l'utilisation de modèles de survie permettant de prendre en compte l'évolution temporelle du taux de mortalité.

Le développement des techniques d'analyse de survie est dû en grande partie aux sciences médicales où la variable d'intérêt est classiquement la durée de survie des patients, suite à différents traitements ou opérations chirurgicales. L'originalité de l'analyse de survie et l'un de ses grands intérêts est de pouvoir tenir compte de données de suivi avec le temps [Hill *et al.* 1996] ou avec une autre variable d'état dépendante du temps. Dans le cas de peuplements forestiers, cela peut être directement le diamètre ou même l'accroissement [Woodall *et al.* 2005a ; Woodall *et al.* 2005b].

Le fait de disposer d'inventaires successifs à Paracou a permis d'utiliser des modèles de survie pour étudier la mortalité des arbres dans le temps. En analyse de survie, l'équivalent du modèle de régression logistique est le modèle de Cox [Harrell Jr. 2001]. Les résultats obtenus avec un tel modèle sont proches de ceux présentés précédemment. Cependant, en plus de l'indépendance des observations, il faut que la probabilité instantanée de mourir soit infiniment petite, ce qui nécessite que les dates de mort soit différentes [Hill *et al.* 1996]. Or, ce n'est pas le cas puisque les dates sont communes à un grand nombre d'individus. Il existe cependant des techniques utilisant des « tables de vie » pour tenir compte de ces problèmes qui n'ont pas été mises en œuvre dans le cadre du présent travail, faute de temps. Les techniques d'analyse de survie constituent donc sans doute une voie d'amélioration possible pour l'étude de la mortalité. Il faudra cependant les coupler à des techniques de permutation pour tenir compte également des biais qui demeurent, induits par l'autocorrélation spatiale des données.

4.3.2. Recrutement

Le recrutement est le nombre de tiges qui parviennent à s'installer au sein du peuplement. À Paracou, les recrutés sont inventoriés à partir de 10 cm dbh. Le recrutement dont il est question ici concerne donc uniquement ces arbres nouveaux, identifiés au cours des inventaires successifs.

Plus encore que la mortalité, les données concernant le recrutement sont peu fiables. Ce constat apparaît très nettement sur la figure 1-7 (p. 33). Il a donc été examiné globalement. Le modèle employé est très comparable à celui employé pour étudier la mortalité. Il s'agit d'un modèle de régression logistique où la variable modélisée vaut 1 si l'arbre est recruté, 0 sinon. Deux modèles ont été considérés : l'un se limitant aux parcelles implantées en 1984 (P1, P6 et P11) et considérant le recrutement en 1984 sur toute la période, l'autre étant ajusté sur les 6 parcelles, pour la période 1991-2003. Les résultats étant semblables, seuls ceux de cette deuxième approche seront présentés.

Comme dans le cas de la mortalité, différentes variables explicatives ont été testées pour rendre compte du recrutement : l'héliophilie, le groupe édaphique ou la position en bas-fond ont ainsi été étudiés, de même que des variables de structure, considérées en 2003 comme d_g , N ou IE. Ce dernier indice a été préféré au Rdi par souci de comparaison avec les modèles de mortalité. Un effet « parcelle » a également été recherché.

Globalement, seul IE a été retenu parmi les trois variables de structure testées. L'indice ne suffit pourtant pas à expliquer les différences entre parcelles. Le facteur « parcelle » a en effet été retenu lors de la procédure de régression pas à pas. Cet effet est dû en fait à la seule parcelle 13 pour laquelle le recrutement est le plus faible. Les résultats sont présentés dans le tableau 4-3, p. 146 (la statistique de test fournie est le z de Wald mais toutes les variables significatives le sont hautement au sens de l'analyse de déviance). L'interaction entre les variables « Grp » et « BF » a également été testée mais s'est avérée non significative.

Le constat le plus marquant est que, contrairement à la mortalité, il ne semble pas y avoir d'effet du sol, pas plus qu'il n'y a d'effet du groupe édaphique des espèces. Les facteurs « BF » et « Grp » ne sont en effet pas retenus. En revanche, deux variables sortent nettement : le recrutement est beaucoup plus fort chez les héliophiles et il est plus faible en peuplement plus fermé (IE élevé). Ceci semble parfaitement en accord avec l'écologie des espèces. Les héliophiles recrutent plus facilement (et meurent plus) que les autres espèces et, de façon générale, le recrutement se fait

d'autant mieux qu'il y a de la place pour les nouveaux individus, ce que traduit, entre autres, un IE faible.

Tableau 4-3 : Bilan du modèle de recrutement.

	Coeff.	écart-type	z	Pr (> z)
Constante	8,977	1,409	6,372	0,000***
Par / P6	0,108	0,078	1,379	0,168
Par / P11	-0,099	0,081	-1,233	0,218
Par / P13	-0,159	0,082	-1,940	0,052°
Par / P14	-0,015	0,080	-0,194	0,846
Par / P15	-0,010	0,080	-0,120	0,904
IE	-11,00	1,504	-7,315	0,000***
Hélio / Hélio	0,896	0,065	13,87	0,000***

Valeurs critiques p du test : ° p ≤ 0,10 ; * p ≤ 0,05 ; ** p ≤ 0,01 ; *** p ≤ 0,001

Si l'effet du sol ne sort pas, il ne faut pas perdre de vue que les espèces de bas-fond sont plus héliophiles et que la densité y est plus faible que sur interfluve, deux effets qui vont dans le sens d'un recrutement accru en bas-fonds. Et en effet, en ne supprimant même que la variable IE du modèle, l'effet du bas-fond apparaît significatif (Coeff = 0,202 ± 0,066 ; z = 3,07 ; p = 0,002**) : le recrutement est donc supérieur en bas-fond du seul fait que la densité y est plus faible (ce qui explique en outre la plus grande proportion d'héliophiles).

En revanche, quel que soit le milieu, la probabilité de recrutement est globalement la même pour les espèces des différents groupes édaphiques, aux affinités pourtant différentes.

4.3.3. Accroissement en surface terrière et production du peuplement

Les paragraphes précédents ont permis de montrer que le renouvellement du peuplement est plus rapide en bas-fond que sur interfluve. Ces différences permettent de comprendre les plus faibles densités et surfaces terrières des bas-fonds. Si la structure des peuplements diffère selon le type de sol, en est-il de même avec la production du peuplement ?

Faute de « tarifs de cubage » valables pour les différentes espèces et sans connaître la densité du bois de chacune, la production en biomasse ne peut pas être calculée avec une précision satisfaisante à Paracou. Cependant, il est possible d'étudier dans un premier temps la croissance en surface terrière du peuplement, grandeur proche de la production. L'accroissement étudié est alors l'accroissement des arbres en surface terrière auquel est ajoutée la surface terrière des individus recrutés, ce qui fournit une estimation de la production globale du peuplement. La question est

alors : cette production est-elle fonction du milieu ? Ou, plus précisément dans le cadre de cette étude, cette production diffère-t-elle entre bas-fond et interfluve ?

4.3.3.1. Matériel et méthode

La production en surface terrière, somme du recrutement en surface terrière et de l'accroissement de tous les individus vivants a été calculée sur la période 1991-2003 sur les mêmes unités de surface que celles utilisées pour obtenir la figure 4-8. Il y a donc 5 valeurs par parcelle : quatre hors bas-fond et une en bas-fond. Plusieurs variables ont été testées pour tenir compte des variations de production, dont le turnover, calculé comme la moyenne d'un taux de recrutement et d'un taux de mortalité [Phillips *et al.* 1994]. Ces taux sont tout simplement le rapport de l'effectif des recrutés ou des morts, respectivement sur l'effectif initial et l'effectif final. Le calcul des taux proposé par Phillips *et al.* [1994] a également été effectué mais n'a pas été conservé, les résultats dans le modèle étant identiques. Comme précédemment, un effet « parcelle » a été testé, de même qu'un effet de la structure du peuplement (variables d_g , N et IE). Enfin, le taux d'héliophiles (groupe 4 et 5 de Favrichon [1995]) et bien sûr l'effet du sol ont été introduits dans le modèle.

Les modèles ont été ajustés par régression linéaire simple. La sélection des variables a été effectuée par une procédure pas à pas.

4.3.3.2. Résultats et Discussion

La sélection des variables fournit le tableau suivant :

Tableau 4-4 : Bilan du modèle de production en surface terrière.

	Coeff.	écart-type	t	Pr (> t)
Constante	-2,831	0,858	-3,302	0,003**
IE	3,108	0,843	3,687	0,001**
Turnover	9,323	4,061	2,296	0,030*
Taux Hélio	0,420	0,146	2,884	0,008**

Valeurs critiques p du test : * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

Les variables « IE » et « Turnover » sont assez fortement corrélées ($R = 0,58$), le turnover étant plus fort quand IE est faible. La production est plus forte pour un IE élevé, ce qui signifie qu'un peuplement plus fermé produit plus. Par ailleurs, à IE fixé, la production augmente également avec le turnover. Le taux d'héliophiles a également un effet positif sur la production, certainement lié au fait que la croissance est nettement plus forte, en moyenne, chez les espèces héliophiles [Favrichon 1995].

Une simple comparaison de moyenne entre les deux milieux ne montre aucune différence ($t = -0,563$; $dl = 5,546$; $p = 0,596$; approximation de Welch sur les degrés de liberté). Les effets d'IE d'une part, du turnover et de l'héliophilie d'autre part se compensent donc, ce qui explique sans doute qu'aucune différence ne soit observée entre les bas-fonds et les interfluves.

Cette analyse montre donc que, globalement, le sol n'a pas d'effet significatif direct sur la production en surface terrière. Il est cependant très probable que la production en biomasse soit plus faible en bas-fonds. Deux faits viennent étayer cette hypothèse : (i) les espèces héliophiles ont une densité du bois plus faible en moyenne (0,58 ; moyenne calculée pour 22 espèces, données du CIRAD) que les espèces des 3 autres groupes dynamiques (0,86 ; moyenne calculée pour 55 espèces), (ii) une étude comparative des allométries hauteur-diamètre réalisée à Paracou en septembre 2006, sur 60 *Eperua falcata* et 60 *Eschweilera coriacea*, avec la moitié des arbres en bas-fonds et l'autre moitié sur interfluve, a mis en évidence un léger effet négatif du bas-fonds sur l'élanement d'*Eperua falcata* mais aucun sur celui d'*Eschweilera coriacea* (Ferry, non publ.).

Un calcul simple permet de donner un ordre de grandeur de l'effet du milieu sur la densité du bois. En affectant à tous les individus l'une des deux densités moyennes précédentes selon leur appartenance aux groupes héliophiles ou aux autres groupes dynamiques, il est possible de calculer une densité du bois moyenne par milieu, en utilisant les proportions en surface terrière des héliophiles (8% sur interfluve, 27% en bas-fonds). Les bas-fonds apparaissent alors avec une densité du bois moyenne inférieure de 6,4% à celle des peuplements d'interfluve. Il s'agit du même ordre de grandeur que pour la production en surface terrière : elle est inférieure de 6,3 % en bas-fond. Les deux effets sont donc complémentaires et plaident bien pour une production en biomasse inférieure en bas-fonds.

4.4. Bilan : structure et dynamique du peuplement en et hors bas-fond

4.4.1. Les bas-fonds, un milieu plus dynamique

La comparaison des bas-fonds et des interfluves a permis de mettre en évidence une structure différente, à l'origine d'une dynamique également distincte entre les deux milieux. Les bas-fonds se différencient avant tout par une densité moindre. Du fait de cette densité moindre, le turnover, qui permet d'apprécier la vitesse de renouvellement donc la dynamique d'un milieu, montre que

les bas-fonds sont des milieux plus dynamiques que les interfluves au sens où les arbres y meurent plus vite mais s’y renouvellent aussi plus rapidement.

Le mécanisme à l’origine de la différence entre bas-fonds et interfluves semble à chercher uniquement du côté de la mortalité et plus précisément de la mortalité par chablis. Les bas-fonds sont caractérisés par un plus grand nombre chablis primaires et surtout par davantage de chablis secondaires. Cela explique le fait que la densité locale y est plus faible, ce qui, en retour, a plusieurs effets. La compétition moindre en bas-fond permet à des héliophiles de s’y installer préférentiellement, ce que révélaient d’ailleurs les tests d’association réalisés au chapitre 2. La plus forte proportion d’héliophiles augmente *a priori* la probabilité moyenne de mourir en bas-fond, effet qui, une fois de plus, a tendance à diminuer la densité. De plus, la densité plus faible augmente encore la probabilité de chablis et donc d’ouverture du peuplement. La figure 4-10 montre par ailleurs qu’il y a une relation positive entre l’indice d’encombrement en bas-fond et la largeur de ce dernier. Cela semble signifier que plus un bas-fond est large, plus il est stable, ce qui est peut-être à relier au fait que les bas-fonds étroits sont plus encaissés et donc peut-être plus soumis aux chablis secondaires dus à la chute des arbres de la pente.

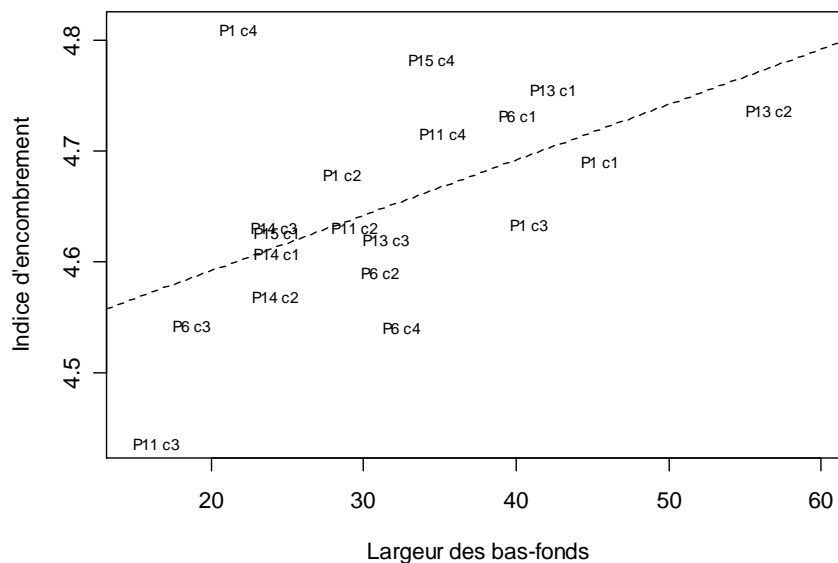


Figure 4-10 : Relations entre la largeur des bas-fonds et l’indice d’encombrement.
 La « largeur » des bas-fonds est le rapport surface / périmètre
 Les bas-fonds ont été séparés selon le carré (1 ou 4) qu’ils occupent.
 La droite en pointillé donne la relation générale entre les deux variables.

Un phénomène, en revanche, vient compenser cette diminution de densité liée à la surmortalité en bas-fond. Le recrutement est en effet plus important en bas-fond, et il l’est d’autant plus que les héliophiles, plus présentes, recrutent plus et se développent plus vite que les autres espèces. Le recrutement ne provient pas d’un effet direct du sol mais est justement à relier à la densité plus faible des bas-fonds. En résumé, tous les résultats obtenus dans ce chapitre pointent le chablis, ce

moteur de la dynamique forestière tropicale [Oldeman 1974, cité par Collinet 1997], comme le mécanisme à l'origine des différences constatées entre milieux, en particulier du turnover supérieur en bas-fond.

En revanche, la production du peuplement en surface terrière ne semble pas être affectée par les différences de structure et de dynamique entre milieux. Cela signifie que même si les bas-fonds sont nettement moins capitalisés que les interfluves, ils ne le sont pas suffisamment pour que cela se traduise par une diminution de la production. Cette absence de différence entre les deux milieux semble signifier en outre que si limitation par la ressource il y a, elle est équivalente entre les deux milieux. En effet, sur des sols pourtant contrastés, les communautés d'espèces qui les occupent semblent capables de maintenir un même niveau de production. Cette idée pose la question de la complémentarité entre espèces pour « exploiter » un milieu donné [Loreau et Hector 2001 ; Loreau 2004]. Cette dernière conclusion est cependant à tempérer. Il est en effet possible que la production en biomasse soit inférieure en bas-fond, les espèces s'y trouvant étant « en moyenne » moins denses, et peut-être moins hautes. Cela peut sembler contradictoire avec les mesures de Nebel *et al.* [2001b] qui notent au contraire une production en biomasse très supérieure dans les zones inondables des grands fleuves amazoniens par rapport aux autres types de forêt, et ce malgré l'arrêt de l'accroissement pendant une partie de la saison, quand les arbres sont sous l'eau. Cependant, les zones inondables amazoniennes diffèrent fortement des bas-fonds de Paracou et cette production supérieure constatée par Nebel [2001b] est sans doute à mettre en relation avec le fait que les placettes étudiées sont toutes situées sur des sols alluviaux riches.

4.4.2. Comparaison avec les résultats de la littérature

L'analyse de la structure, du turnover et de la production en forêt tropicale constitue un champ de recherche important qui a notamment pris de l'ampleur dans le cadre du changement global. La question est de savoir si les forêts tropicales constituent un puits de carbone [Phillips *et al.* 1998 ; Baker *et al.* 2004a] ou pas [Clark 2002], voire même si elles ne pourraient pas en devenir une source [Rolim *et al.* 2005]. La problématique de l'évaluation de la biomasse stockée en forêt tropicale suscite ainsi bien des questions, mais se heurte également au problème des méthodes à employer pour y répondre correctement [Phillips *et al.* 2002 ; Lewis *et al.* 2004 ; Chave *et al.* 2005].

Dans ce cadre, plusieurs études se sont intéressées aux interactions entre la structure et la dynamique forestière en fonction du sol. En forêt asiatique, Ashton et Hall [1992] montrent par exemple que la structure des peuplements, notamment la hauteur et l'organisation des différentes

strates de la canopée varient en fonction du type de sol. Ils montrent par ailleurs que la mortalité se structure différemment selon les milieux. Les morts sont en effet agrégés sur les sols argileux, agrégation qui n'est pas observée sur les sols sableux. Ce constat est plutôt contraire à celui effectué à Paracou où les bas-fonds, plus sableux, se caractérisent par une surmortalité par chablis secondaire, agrégée par nature.

Par ailleurs, un même constat revient régulièrement dans plusieurs études : les sols les plus riches sont également les plus productifs et ceux sur lesquels le turnover est le plus rapide. C'est en tout cas ce que montrent Phillips *et al.* [2004] pour qui le turnover est plus important sur les sols jeunes, riches en nutriments, du piedmont des Andes que dans le reste de l'Amazonie. Ce turnover supérieur des sols riches est d'ailleurs confirmé par Stephenson et van Mantgem [2005]. Russo *et al.* [2005] notent de même une mortalité plus faible sur les sols les plus pauvres du dispositif de Lambir en Malaisie indiquant *a priori* un turnover moindre. La comparaison avec Paracou est intéressante. En effet, les bas-fonds et les interfluves se différencient peu par leur fertilité chimique et la production (en surface terrière) des deux milieux est à peu près constante voire sans doute inférieure en bas-fond en tenant compte de la densité. En revanche, le turnover est supérieur en bas-fonds. Il y a là un découplage entre production et turnover qui s'oppose aux conclusions des autres études. Cependant, le lien entre turnover et richesse chimique est peut-être également à nuancer pour les autres travaux. En effet, Baker *et al.* [2004b] notent une densité moyenne du bois moindre sur les riches sols andins, suggérant par là un cortège peut-être plus héliophile qui pourrait expliquer en partie le turnover supérieur.

De même, plusieurs études se sont intéressées à la comparaison de la biomasse en fonction de la fertilité des sols. Clark et Clark [2000] montrent ainsi qu'il y a peu de différences notables selon les types de sols à La Selva, Costa Rica. DeWalt et Chave [2004] confirment cette faible influence du sol sur la biomasse pour 3 de leurs sites d'étude (La Selva au Costa Rica, BCI au Panamá et KM41 au Brésil) mais perçoivent une différence sur le site de Cosha Cashu au Pérou où la production est supérieure sur le sol le plus riche. Malhi *et al.* [2004] observent également une production de biomasse brute supérieure sur les sols riches des piedmonts andins. DeWalt et Chave [2004] notent par ailleurs une densité systématiquement inférieure sur les sols pauvres. À Paracou, les bas-fonds se distinguent également par une plus faible densité. Cette densité faible se traduit aussi par une surface terrière inférieure. Le passage en biomasse, pour des espèces, encore une fois, moins denses en bas-fonds, ne peut aboutir qu'à une différence notable entre les deux milieux. Ce n'est donc pas ici la fertilité chimique qui est en jeu mais la différence de dynamique

entre milieux qui explique les différences de biomasse, avec notamment le rôle central du chablis sur le turnover des bas-fonds.

Chapitre 5

- Discussion générale -

5.1. Introduction	155
5.2. Résultats au niveau espèce	156
5.2.1. Gradients écologiques et distribution des espèces	156
5.2.2. Théorie neutre et niche à Paracou	159
5.3. Résultats au niveau du peuplement	160
5.3.1. Relations entre les conditions édaphiques et la densité du peuplement en Amazonie	160
5.3.2. Les bas-fonds, générateurs de biodiversité ?	162
5.4. Limites de l'étude et perspectives	163
5.4.1. Précision des données	163
5.4.2. Amplitude écologique	164
5.4.3. Perspectives méthodologiques	165
5.4.3.1. Prise en compte de la structure spatiale	165
5.4.3.2. Approche expérimentale	166
5.4.4. Pistes de réflexion pour la gestion forestière	166

Chapitre 5 - Discussion générale

5.1. Introduction

Les différents résultats obtenus au cours de cette étude permettent de comprendre un peu mieux les effets du sol sur le dispositif de Paracou. Deux niveaux d'analyse ont été considérés pour cela : celui de l'espèce et celui du peuplement.

Au niveau de l'espèce, le chapitre 2 a permis de mettre en évidence l'organisation spatiale des espèces, structurées par un gradient défini alors comme un gradient d'engorgement topographique, principal facteur de différenciation des sols sur le dispositif. La quasi-totalité des espèces ayant un effectif suffisant pour être étudiées ont une préférence édaphique marquée le long de ce gradient. Le sol a par ailleurs des effets faibles mais néanmoins significatifs sur la croissance de deux tiers des trente-neuf espèces les plus communes (Chapitre 3) : à diamètre et concurrence égale, la plupart poussent mieux sur les sols qu'elles occupent préférentiellement, y compris quand ces sols correspondent à une contrainte forte pour le développement, comme c'est le cas pour les sols engorgés des bas-fonds.

Au niveau du peuplement (Chapitre 4), il est apparu que la probabilité de mourir par chablis était nettement plus forte dans les bas-fonds que sur interfluves. Il en résulte que les bas-fonds sont les milieux les moins denses et les moins capitalisés du dispositif. Ils sont en outre caractérisés par un turnover nettement supérieur aux interfluves. En revanche, la production en surface terrière est équivalente dans les deux milieux. La plus faible compétition qui règne en bas-fond explique par ailleurs le fait que les héliophiles, s'y développent préférentiellement, comme cela avait été observé lors des analyses au niveau de l'espèce.

Les deux niveaux d'analyses sont repris dans le corps de la présente discussion qui s'organise en trois points, le troisième traitant des limites et des perspectives de l'étude :

1. La discussion au niveau de l'espèce se concentrera sur les différents gradients écologiques mis en évidence et sur leur lien avec la distribution des espèces, ce qui conduit naturellement à discuter de la théorie de la niche et de la théorie neutre ;

2. La discussion au niveau du peuplement se centrera avant tout sur une mise en perspective des résultats de Paracou dans un contexte plus large, celui du bassin amazonien. Le rôle central de la mortalité sur la dynamique du peuplement conduira également à faire le lien avec une troisième théorie de la diversité : celle des perturbations intermédiaires qui sera présentée et discutée brièvement ;
3. Les limites de l'étude seront discutées en distinguant celles liées au site d'étude et aux données utilisées des limites méthodologiques. Différentes piste de travail seront dégagées sur la base de ces limites et quelques pistes de réflexion pour la gestion forestière seront finalement exposées.

5.2. Résultats au niveau espèce

5.2.1. Gradients écologiques et distribution des espèces

Finalement, le gradient écologique unique mis en évidence dans cette étude en cache donc deux, voire trois et peut-être même quatre, tous corrélés entre eux et à la topographie. Le premier est évidemment le gradient d'hydromorphie et de drainage qui structure la distribution spatiale de la plupart des espèces. Il en cache en fait deux : l'un est le gradient d'engorgement, c'est une contrainte qui augmente particulièrement en bas de toposéquence ; l'autre est le gradient d'alimentation en eau, c'est une ressource qui augmente elle aussi en bas de toposéquence et sans doute un peu dans les sols profonds de plateau (qui n'occupent qu'une faible surface dans les parcelles d'étude). Le troisième gradient est sans doute celui de la lumière, généré par la mortalité des arbres et notamment par les chablis, et qui présente une double structure : (i) des variations à l'échelle décamétriques, qui dépendent essentiellement du temps (cycle sylvigénétique d'ouverture par un chablis, puis de fermeture par l'installation de jeunes arbres et par l'extension latérale des houppiers) et (ii) une augmentation de la fréquence des ouvertures en bas de pente et surtout en bas-fonds, qui est peu dépendante du temps. Cette tendance se traduit floristiquement par un gradient d'héliophilie. Enfin, le quatrième gradient, évoqué seulement au début de l'étude, est peut-être un gradient de nutrition, les bas-fonds apparaissant comme plus riches en phosphore assimilable [Delme 2003]. En outre, bien qu'aucune différence n'ait été observée pour le rapport C/N entre bas-fonds et interfluves [Delme 2003], il est tout de même possible que la nutrition azotée soit plus difficile en milieu engorgé. En effet, l'engorgement favorise la dénitrification et limite en outre la minéralisation de l'azote [Kreibich et Kern 2003 ; Holtgrieve *et al.* 2006]. Cependant, l'engorgement, même en bas-fond, est somme toute modéré en comparaison de celui

des forêts marécageuses ou des sol soumis à des inondations prolongées, ce qui explique peut-être cette absence d'effet. Plus généralement, les variations de richesse chimique qui peuvent être observées sur les sols guyanais sont assez faibles et rendent difficile l'étude du gradient de nutrition (Ferry, comm. pers.).

Quelques études montre un lien entre le gradient de nutrition phosphorée et l'héliophilie : les espèces héliophiles tireraient plus facilement partie du phosphore assimilable qu'elles restitueraient plus vite par leur feuilles aux teneurs en phosphore (et en azote) importante. Les sciaphiles, au contraire, auraient tendance à stocker les nutriments [Raaimakers *et al.* 1995 ; Raaimakers et Lambers 1996]. Ces résultats, limités à un petit nombre d'espèces, semblent cependant en accord avec la teneur en phosphore des litières, plus élevée en bas-fond que sur interfluve à Paracou [Delme 2003] mais ils demandent encore à être confirmés.

Quelques espèces permettent d'illustrer les effets des différents gradients sur leur répartition spatiale. Ainsi, c'est sans doute avant tout le besoin en lumière qui explique qu'une espèce au tempérament pionnier comme le goupî, *Gouppia glabra*, montre une association nette pour les bas-fonds et les bas de pente. En effet, aucun effet du sol n'a été détecté dans le modèle de croissance. D'autres études considèrent d'ailleurs que le goupî n'a aucune préférence pour les milieux humides [Duivenvoorden 1995 ; Péliissier *et al.* 2002].

Un même besoin en lumière, au moins pour l'installation et les premiers stades de croissance, explique peut-être également la distribution d'une espèce comme *Eperua falcata* en bas de pente, le long des criques. Pour expliquer sa croissance, paradoxalement moins rapide dans les bas de pente hydromorphes que sur les sols profonds en haut d'interfluve (à compétition égale), une hypothèse pourrait être la nutrition azotée de l'espèce : *E. falcata* prélève son azote essentiellement sous forme de nitrate [Schimann *et al.* 2007] qui est justement la forme minérale de l'azote la plus sensible à l'engorgement.

C'est toujours ce besoin de lumière qui est sans doute la principale explication à l'association mise en évidence de *Cecropia obtusa* aux sols de bas-fond. Cette espèce, sans doute la plus héliophile de toutes les espèces arborées présentes en Guyane, se rencontre en effet sur tout type de sol, depuis les bords de crique même importante jusqu'aux bords de piste ouvertes par l'exploitation (obs. pers.). Un petit effet additif de la richesse en phosphore échangeable des sols de bas de pente et

de bas-fonds ne peut toutefois pas être exclu, *Cecropia obtusa* faisant partie des espèces qui réagissent le plus à ce facteur [Raaimakers *et al.* 1995].

La majorité des espèces associées aux bas-fonds y ont une croissance plus rapide, à diamètre et compétition égale. Comme l'engorgement ne saurait favoriser la croissance, cela ne peut s'interpréter que comme une sensibilité à la sécheresse, et (ou) éventuellement, à l'abondance de phosphore assimilable dans le sol. Cependant, la compétition plus faible en bas-fonds contribue certainement de façon non négligeable à déterminer la préférence de ces espèces pour ce milieu : l'effet négatif des indices de compétition sur la croissance est significatif pour toutes, avec plus de poids que les variables édaphiques. La disponibilité en lumière plus importante en bas-fond à un autre intérêt que celui de la croissance seule, c'est de fournir un surcroît d'énergie permettant aux espèces de développer des structures adaptées à l'engorgement mais énergétiquement coûteuses [Niinemets et Valladares 2006]. C'est le cas par exemple d'une espèce parfaitement adaptée aux bas-fonds, *Symphonia globulifera*, qui produit des pneumatophores pour lutter contre l'asphyxie racinaire. Cette adaptation se traduit notamment par le fait que sa croissance est supérieure dans les conditions les plus engorgées (Hydr6) et par le fait que sa conductance stomatique ne diminue pas en cas de fort engorgement ; au contraire, elle a même tendance à augmenter légèrement [Baraloto *et al.* 2007]. En revanche, l'expérimentation en serre n'a pas montré de sensibilité particulièrement forte de l'espèce à la sécheresse, mais les effets de cette contrainte sont sans doute moindres pour les jeunes plants que pour les arbres adultes [Condit *et al.* 1995], tandis que pour l'engorgement, ce serait le contraire [Niinemets et Valladares 2006].

Ces différents gradients, corrélés entre eux à Paracou, ont également été observés ailleurs, notamment en forêt tempérée. Battaglia et Sharitz [2006] se sont ainsi intéressés au compromis (trade-off) entre tolérance à l'ombre et tolérance à l'engorgement dans les forêts du sud-est des États-Unis. Comme à Paracou, ils observent que les espèces tolérantes à l'ombre se trouvent sur des sols plus secs que les espèces héliophiles. Niinemets et Valladares [2006] ont quant à eux étudié les corrélations existant entre la tolérance à l'ombre, à la sécheresse et à l'engorgement de 806 espèces d'arbres et d'arbustes de la zone tempérée de l'hémisphère nord. Ils montrent ainsi une corrélation négative générale entre les tolérances à l'engorgement et à la sécheresse, à l'exception des gymnospermes. Ils mettent également en évidence une corrélation négative entre les tolérances à l'ombre et à la sécheresse, pour les espèces poussant plutôt à l'ombre (forte à modérée) et une corrélation négative entre les tolérances à l'ombre et à l'engorgement, pour les espèces poussant plutôt à la lumière (ombre modérée à forte lumière).

5.2.2. Théorie neutre et niche à Paracou

Finalement, la distribution d'une espèce semble bien la réalisation de compromis entre ses besoins et les différentes ressources disponibles dans le milieu, que ce soit l'eau, l'oxygène dans le sol, la lumière et, peut-être, les nutriments. Un tel résultat est typiquement un attendu de la théorie de la niche et non de la théorie neutre. Un autre point va également dans le sens de cette interprétation : la très forte corrélation (88 %) entre la répartition des espèces le long du gradient écologique observé à Paracou et le premier axe de celui observé à Saint-Élie, soit à plus de 20 kilomètre de là et sur l'autre rive du fleuve Sinnamary.

Les résultats présentés dans ce travail, s'ils ne permettent pas de tester et de vérifier l'une ou l'autre des théories, permettent cependant d'améliorer un peu la compréhension des effets du milieu sur la végétation. En effet, un grand nombre d'études résumant parfois la niche ou plus simplement l'habitat des espèces, à un ou deux facteurs seulement. Par exemple, Potts *et al.* [2004] étudient la structure de niche en se limitant à la seule répartition altitudinale des espèces. De même, d'autres auteurs se contentent d'un découpage topographique pour définir l'habitat [Webb et Peart 2000 ; Harms *et al.* 2001 ; Gunatilleke *et al.* 2006]. Si l'étude menée à Paracou conclut également à l'importance du gradient corrélé à la topographique, ce dernier est en fait multiple et les résultats obtenus, notamment en terme de croissance, permettent de mieux séparer les effets et de mettre en évidence des tempéraments différents pour des espèces ayant cependant des distributions comparables.

Cependant, les espèces à Paracou couvrent généralement une large gamme d'unités de sol et parviennent donc à se développer sur des milieux où leurs performances sont moindres. Par exemple, toutes les espèces associées aux bas-fonds sont également présentes sur interfluve. L'explication à ces phénomènes réside peut-être dans l'effet des mécanismes neutres. Flores [2005] a ainsi mis en évidence les effets conjoints de la limitation de la dispersion et du milieu sur la régénération de 15 espèces non pionnières à Paracou. Les deux types de mécanismes agissent donc vraisemblablement mais l'ensemble des résultats obtenus concoure plutôt à supposer qu'à l'échelle de Paracou, les effets du milieu, et donc de la niche sont prépondérants. Il s'agit cependant d'une hypothèse qu'il reste à tester correctement.

Une autre hypothèse avait été émise précédemment, à la fin du § 2.6.3.2. Elle illustre les interactions possibles entre le milieu et les mécanismes qui sous-tendent deux théories. Il avait en effet

été proposé que les bas-fonds constituent un vecteur de dispersion efficace pour les espèces qui s'y développent. Si tel est effectivement le cas, cela pourrait expliquer en partie la plus faible richesse spécifique de ces milieux [Nebel *et al.* 2001a]. Les espèces qui parviennent à s'y développer seraient moins contraintes par la limitation de la dispersion d'où, peut-être, des phénomènes d'exclusion compétitive plus rapides dans ces milieux. Il y a là encore une piste de recherche sur les liens entre le milieu et les différents mécanismes de coexistence.

5.3. Résultats au niveau du peuplement

5.3.1. Relations entre les conditions édaphiques et la densité du peuplement en Amazonie

Une comparaison intéressante peut être faite à l'échelle du peuplement entre Paracou et un grand nombre de placettes amazoniennes étudiées par Phillips *et al.* [2004] et Malhi *et al.* [2004] – dont Paracou fait d'ailleurs partie. Les données collectées par ces auteurs permettent de représenter les différentes placettes dans le plan (d_g , N). La figure 5-1 ainsi obtenue, en distinguant les 6 parcelles témoin de Paracou et en séparant bas-fonds et interfluves, est présentée ci-dessous.

La droite d'autoéclaircie de la figure 5-1 est la même que celle ajustée à partir des seules données de Paracou (voir figure 4-8, p. 131) et limite également l'ensemble des placettes amazoniennes. Dans la majeure partie des cas, les placettes ont une surface de l'ordre de l'hectare, ce qui est plus ou moins la surface des unités utilisées pour ajuster la droite.

Sur cette figure, un ensemble de placettes se détachent. Il s'agit des forêts subissant une inondation saisonnière marquée qui se distinguent des forêts de terre ferme par leur densité moindre, mais se situent en revanche au même niveau que les bas-fonds de Paracou. Les forêts inondables correspondent pourtant à des zones de contraintes plus importantes que les bas-fonds puisqu'il s'agit de forêts situées en bordure des grands fleuves amazoniens, dans des lieux où le niveau de l'eau peut varier de plusieurs mètres et dépasser de beaucoup le niveau du sol pendant la saison des pluies. Or, sur la figure 5-1, les bas-fonds de Paracou, notamment ceux de la P6 et de la P14, ont une densité plus faible que ces forêts pourtant extrêmes. Le turnover des forêts inondables est en effet particulièrement important, de l'ordre de 2,5 à 3,8 % [Phillips *et al.* 2004], alors qu'il n'est que de 1,5 % dans les bas-fonds de Paracou (contre 0,96 % sur interfluve). Il y a là une différence de milieu importante qui ne conduit pas visiblement à une différence de structure notable. Le recrutement et la productivité très forte des forêts inondables [Nebel *et al.* 2001b]

expliquent sans doute en partie le maintien d'une densité de tiges comparable à celle des bas-fonds de Paracou et il est également possible que la mortalité n'y soit pas du même type mais que les individus de forêt inondable meurent avant tout sur pied.

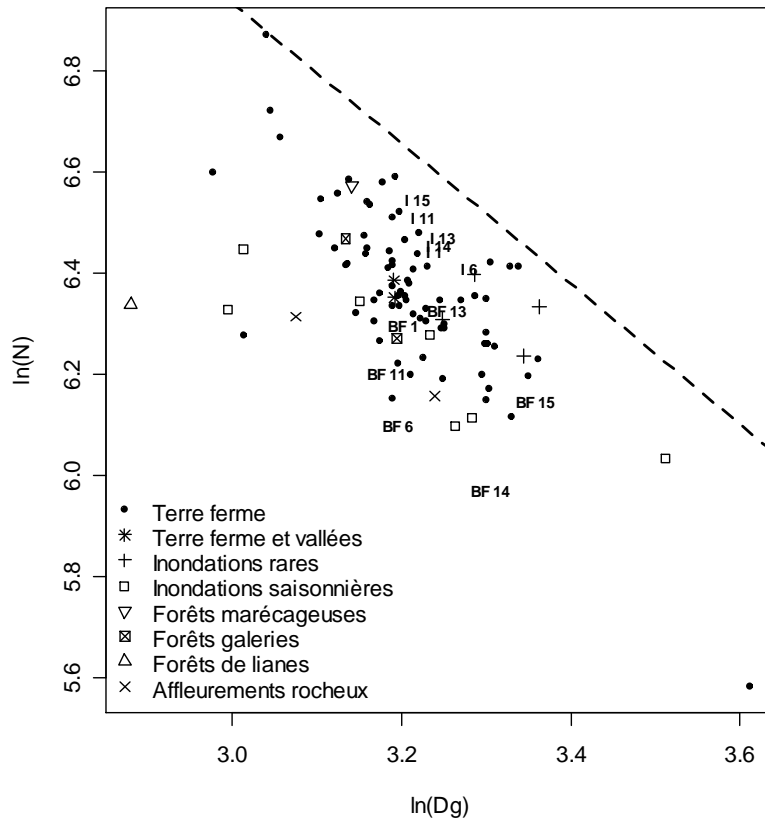


Figure 5-1: Comparaison des données de Paracou avec les forêts du bassin amazonien dans le plan (d_g , N).

Les données sont extraites de Phillips *et al.* [2004] et de Malhi *et al.* [2004].

Les données de Paracou proviennent de l'inventaire 2003. Un « I » désigne l'interfluve, et « BF » le bas-fond de chaque parcelle.

La droite d'autoéclaircie est la même que celle de la figure 4-8, p. 131.

De la même manière que les bas-fonds sont situés dans la partie basse de la figure 5-1, les interfluves de Paracou occupent la partie haute du nuage de points, au-dessus de la plupart des forêts de terre-ferme. Cela signifie notamment que les différences de densité entre bas-fonds et interfluves à Paracou sont au moins aussi grandes que les différences de densité pour l'ensemble des parcelles du bassin amazonien (dans une même gamme de diamètres). Une explication à ce phénomène pourrait être que les placettes amazoniennes sont situées préférentiellement dans des zones de forêt dense, ce qui minimise la représentation des forêts peu denses dans l'échantillon. En quelque sorte, c'est le cas de Paracou. L'implantation du dispositif avait en effet pour but de disposer d'un effectif suffisant de tiges d'essences commercialement intéressantes, ce qui conduisait nécessairement à ne sélectionner que des zones de forêt relativement denses. Si l'échantillon de Phillips *et al.* [2004] n'est pas biaisé, cela signifie que les bas-fonds de Paracou sont effectivement à un extrême du gradient de densité observé en Amazonie.

Comparée aux variations de densité, la gamme de variations en diamètre quadratique est moindre et Paracou se situe plutôt dans les valeurs hautes de la figure 5-1. Les variations entre parcelles, pourtant situées sur une surface de quelques centaines d'hectares seulement, sont tout de même importantes en regard de la dispersion des valeurs obtenues pour l'ensemble des placettes amazoniennes.

La comparaison de Paracou avec les données de Phillips *et al.* [2004] et Malhi *et al.* [2004] renforce donc l'idée que les bas-fonds constituent bien un milieu à part, fortement distinct du reste des parcelles et plus généralement des forêts de terre-ferme.

5.3.2. Les bas-fonds, générateurs de biodiversité ?

La cause des différences de structure, notamment de densité entre bas-fonds et interfluves provient avant tout des chablis, plus nombreux en bas-fonds (cf. § 4.3.1). Or, Connell [1978] a proposé une hypothèse selon laquelle c'est à un niveau de perturbation « intermédiaire » que la richesse spécifique est la plus importante. L'idée qui sous-tend l'Hypothèse des perturbations Intermédiaires (HPI) est celle des mécanismes de succession sylvigénétique [Sheil 2001]. En l'absence de perturbations ou à un niveau faible, ce sont les espèces sciaphiles, de fin de succession, qui dominent le peuplement, les espèces plus héliophiles ne pouvant s'installer dans un milieu très fermé. À l'inverse, si le niveau de perturbation est important, seules les héliophiles strictes dominent, excluant les sciaphiles, trop peu compétitives dans ce milieu. En revanche, un niveau intermédiaire permet le maintien de la plupart des espèces du gradient de succession, donc un niveau de diversité plus important. Pour Connell [1978], l'HPI est donc un mécanisme de non-équilibre permettant d'expliquer le maintien de la diversité : du fait des perturbations, l'exclusion compétitive n'est jamais complètement atteinte.

En forêt tropicale, la principale cause de perturbation est bien entendu la chute des individus liée au vent (les chablis), mais d'autres facteurs, plus exceptionnels, sont également susceptibles d'agir. Parmi eux, listons les tempêtes, les incendies, les sécheresses ou l'attaque de ravageurs [Cordonnier 2004]. L'analyse de la dynamique à Paracou a mis en évidence le rôle moteur du chablis comme facteur explicatif de la différence entre deux milieux : le bas-fond et l'interfluve (Chapitre 4). La mortalité supérieure explique une compétition moindre en bas-fond qui profite aux héliophiles mais ces dernières ne sont pas pour autant inféodées à ce milieu. Le taux de perturbation en bas-fonds permet donc d'expliquer la présence plus importante d'une guildes particulière. Pour autant, la richesse spécifique des bas-fonds, malgré un taux de perturbation plus fort,

n'est sans doute pas supérieure à celles des interfluves, du moins peut-on en faire l'hypothèse. Non pas que les perturbations en bas-fonds soient telles qu'elles dépassent le niveau « intermédiaire » mais plutôt par le fait que les bas-fonds constituent l'unité de sol évitée par le plus grand nombre d'espèces (cf. Chapitre 3). Les bas-fonds sont donc probablement plus riches que ce qu'ils seraient avec un taux de perturbation moindre (comparable à celui des interfluves) de par la sélection pour la lumière (« l'habitat lumineux ») des espèces plus héliophiles, mais moins riches que les interfluves du fait de la sélection pour l'habitat « hydrique » de ces mêmes espèces. Le parallèle généralement fait entre le turnover et la richesse spécifique [Phillips et Gentry 1994 ; Phillips *et al.* 1994 ; Aiba *et al.* 2005] est vraisemblablement faux dans le cas des bas-fonds de Paracou.

5.4. Limites de l'étude et perspectives

Plusieurs limites sont apparues au cours de cette étude. Les premières sont contingentes à la qualité des données utilisées et au site d'étude lui-même. Les secondes sont plutôt méthodologiques. Chacune ouvre des perspectives qui seront brièvement discutées. Enfin, quelques pistes de réflexion sur la gestion forestière seront évoquées.

5.4.1. Précision des données

La comparaison de nos résultats avec ceux de Collinet [1997] dans le chapitre 2 a clairement montré, si besoin était, la nécessité de disposer de données botaniques précises pour travailler sur la niche des espèces. En effet, il est apparu que les cas d'espèces du même genre, morphologiquement proches, mais ayant des préférences édaphiques très différentes, était fréquent. C'est le cas par exemple des genres *Eschweilera* (Lecythidaceae) et *Licania* (Chrysobalanaceae) mais également de beaucoup d'autres [Baraloto *et al.* 2007]. Le présent travail a ainsi contribué très significativement à améliorer la précision des identifications botaniques à Paracou, mais il reste encore 34% des tiges à identifier.

Les résultats obtenus ont aussi bénéficié de la précision des cartes pédologiques établies ces dernières années : bas-fonds, hydromorphie de surface et drainage. Il serait toutefois intéressant d'affiner les connaissances sur la distribution de certaines variables, relatives notamment à la teneur des sols en éléments chimiques. Les analyses très parcellaires de Delme [2003], portant sur 5 couples de points de sondage (bas-fond / interfluve), apportent un sujet de débat intéressant sur les liens entre la teneur en fer des sols, leur teneur en phosphore échangeable et l'importance des

espèces héliophiles dans le cortège floristique. Au moment où ce travail a commencé, des informations plus précises n'étaient pas disponibles, mais des analyses chimiques ont été réalisées depuis, qui vont permettre de disposer de données à l'échelle des parcelles du dispositif. Il semblerait ainsi que les teneurs en phosphore échangeable présentent des variations en partie indépendantes de la topographie (Freycon, comm. pers.), ce qui devrait permettre d'approfondir la compréhension des facteurs écologiques jouant un rôle dans la détermination de la niche des espèces.

5.4.2. Amplitude écologique

La nature des facteurs dont les effets ont été mis en évidence est contingente à la variabilité des conditions écologiques rencontrées sur les 6 parcelles de Paracou. Sur le dispositif, les différents gradients écologiques ne représentent ainsi qu'une partie des conditions rencontrées en Guyane. Par ailleurs, la corrélation de ces gradients ne permet pas de séparer formellement les différents effets dus à la lumière, à l'aération du sol, à l'alimentation en eau et aux nutriments (qui peuvent encore se décomposer en 3 : P, N, acidité-Al).

Le gradient d'engorgement étudié, même s'il est relativement modeste (pas de forêt marécageuse ou de forêt inondable) a malgré tout des effets importants sur la composition floristique et la dynamique du peuplement.

Le gradient de lumière, corrélé à celui d'engorgement est finalement faible en regard des situations rencontrées en Guyane, particulièrement si l'on considère l'exploitation. Une première étape de travail serait sans doute d'étudier les effets de ce gradient dans les parcelles exploitées de Paracou. L'intérêt est évident : celui de mieux décorréliser les effets de la compétition et des facteurs édaphiques sur un même gradient de sols.

Le gradient d'alimentation en eau est également relativement limité à Paracou. En dehors des bas-fonds, les sols sont majoritairement peu épais et le drainage y est superficiel. La question de l'alimentation en eau doit cependant se poser non seulement en termes de profondeur des sols mais également en termes de climat, la conjonction des deux déterminant la ressource disponible pour les arbres. Par exemple, sur le dispositif du BAFoG (Bureau Agricole et Forestier de Guyane), situé non loin de Saint-Laurent du Maroni, aux sols plus profonds qu'à Paracou, Charrière [2006] a observé que s'il y pleut moins, les précipitations y sont en revanche plus régulières, en particulier en saison sèche. Or la production semble, en première approche, supérieure à celle de

Paracou. Cependant, le cortège floristique est également plus héliophile, conséquence, sans doute, d'une exploitation antérieure [Gazel 1983 ; Collinet 1992]. Les effets de l'alimentation en eau, dans la mesure où ils sont susceptibles de modifier la production, intéressent particulièrement le gestionnaire. Or il s'agit justement d'un point qui pourra peut-être faire l'objet d'études ultérieures grâce à un réseau de placettes permanentes, mises en place par l'ONF et le CIRAD dans la zone des forêts aménagées. Il le pourra sans doute d'autant plus que les effets de la lumière auront été étudiés dans un premier temps à Paracou. Si Malhi *et al.* [2004] ne mettent pas en évidence un effet de la sécheresse sur la productivité forestière en Amazonie (pour eux, les différences observées sont liées avant tout à la nutrition), il semble tout de même que l'alimentation en eau ait des effets sur la croissance des arbres [Ferry 1999]. Au niveau de la production, les résultats obtenus à Paracou ne montrent pas d'effet important de l'engorgement ; il n'est donc pas évident que la sécheresse la modifie fortement. Malgré tout, la sécheresse affectant plutôt les plus gros arbres, il est possible de faire l'hypothèse que la structure du peuplement et peut-être les dimensions maximales des espèces dépendent de l'alimentation en eau. Le dispositif des placettes permanentes semble donc un outil pertinent pour la tester.

Le dernier gradient est celui de nutrition. À Paracou, il oppose essentiellement les bas-fonds aux interfluves, pour un seul élément, le phosphore. Les variations de nutrition observées sont faibles cependant, et ce constat est sans doute valable en partie à l'échelle de la Guyane, les sols riches des Andes, ou l'opposition forte entre varzea et igapo en bordure des grands fleuves amazonien ne s'y rencontrant pas. L'étude de ce gradient semble donc beaucoup plus difficile que celle des autres et passe sans doute par des collaborations avec les chercheurs d'autres pays. Malgré tout, si un seul nutriment était à étudier, ce serait le phosphore, quelques surprises étant possibles. Ferry *et al.* [1997] observent ainsi de fortes variations de phosphore échangeable entre différents sites de terre ferme.

5.4.3. Perspectives méthodologiques

5.4.3.1. Prise en compte de la structure spatiale

Les différentes analyses effectuées lors de cette étude se heurtent au problème de l'autocorrélation spatiale, inhérente à la plupart des données écologiques [Legendre 1993].

Si cet aspect a pu être pris en compte lors de l'analyse des associations entre le sol et la végétation par l'emploi de tests de permutation (cf. § 2.4, Chapitre 2), ces techniques n'ont pas été utilisées lors des autres études, faute de temps avant tout. Cela signifie que les différents effets mis en

évidence dans ce travail doivent être tempérés, l'autocorrélation spatiale augmentant la probabilité de conclure à tort à l'effet significatif des variables. Un grand nombre de techniques statistiques existent qui permettent de qualifier, de quantifier et de tenir compte proprement de l'autocorrélation spatiale. Ce sont, bien évidemment, les techniques d'analyses des processus ponctuels [Diggle 1983], déjà couramment utilisées en écologie forestière [Goreaud 2000 ; Marcon en cours] et les géostatistiques [Matheron 1970 ; Chauvet 1999], moins usuelles mais de plus en plus utilisées en écologie [Wagner 2003, 2004 ; Couteron et Ollier 2005] et en sciences forestières [Marbeau 1976]. Il s'agit là d'une voie d'amélioration méthodologique, sans doute importante, à considérer dans la perspective d'études futures.

5.4.3.2. Approche expérimentale

À l'exception d'une partie des résultats de l'article (cf. Annexe B et § 3.4, Chapitre 3), l'ensemble des analyses présentées dans cette étude découle d'une démarche avant tout corrélative. Les analyses permettent de montrer que les relations entre le sol et la végétation se traduisent en termes de répartition spatiale, de performance et de dynamique du peuplement. En revanche, elles ne permettent pas de répondre à la question des phénomènes ou des mécanismes à l'origine de cette relation.

Pour répondre avec précision à la question des facteurs auxquels les espèces sont effectivement sensibles et établir ainsi des liens de causalité, une voie d'amélioration passe sans doute par l'expérimentation [Sollins 1998]. Les expérimentations contrôlées en serre permettent d'obtenir des réponses précises à des hypothèses qui le sont tout autant mais atteignent rapidement des limites. Ces dernières résident un peu dans le fait que le nombre d'espèces qui peuvent faire l'objet de ce type d'études est forcément limité (ex : 8 pour Baraloto *et al.* [2007]), mais surtout dans le fait qu'il s'agit en général de jeunes plants, ce qui limite fortement l'inférence à des stades ultérieurs [Niinemets et Valladares 2006]. Une façon de dépasser cette limite passe sans doute par l'étude conjointe à différentes échelles de travail, depuis la serre jusqu'à la forêt [Baraloto *et al.* 2007].

5.4.4. Pistes de réflexion pour la gestion forestière

Les différents résultats obtenus au cours de ce travail permettent de discuter de deux points qui concernent les préoccupations des gestionnaires en forêt tropicale : la conservation de la diversité et la connaissance et la valorisation de la ressource exploitable.

Par rapport à l'objectif de production, les différences observées entre bas-fonds et interfluves intéressent peu le gestionnaire puisque la majorité de la ressource bois exploitée appartient aux espèces se développant uniquement sur la terre ferme donc hors des bas-fonds. Les bas-fonds constituent plutôt un obstacle dont il faut tenir compte lors de l'organisation de la desserte forestière. En revanche, dans un souci de gestion de la diversité, la prise en compte de ces milieux a de l'importance puisqu'ils apparaissent comme une source de diversité supplémentaire par rapport aux interfluves, par les espèces qui leur sont particulièrement associées, ou par le refuge qu'ils procurent aux espèces héliophiles. Plus généralement, le lien entre le milieu et la distribution des espèces est un aspect à prendre en compte lors de la délimitation des zones de protection. Dans les faits, la démarche d'aménagement développée et mise en place par l'ONF le fait déjà puisqu'elle appuie sur un zonage géomorphologique qui tient notamment compte du réseau hydrographique. L'hypothèse des gestionnaires est celle d'une relation entre habitats et diversité spécifique [Dutrève *et al.* 2001]. Les résultats du présent travail appuient donc la démarche d'aménagement adoptée.

Une préoccupation concerne le temps de renouvellement de la ressource et le type de ressource présent lors du prochain passage en coupe. S'il n'est pas possible de répondre directement à cette question, l'analyse des effets de l'exploitation en interaction avec le sol, n'ayant pas fait l'objet de la présente étude, quelques pistes peuvent malgré tout être dégagées. Les analyses de croissance ont montré que les espèces ont tendance à se développer mieux sur les sols qu'elles colonisent préférentiellement et, par ailleurs, l'analyse du peuplement a confirmé le rôle essentiel du chablis sur la dynamique. Ces deux points pris en considération incitent ne pas exploiter trop fortement un milieu si le but est d'y retrouver plus tard des espèces comparables. Il faut, entre autres, laisser suffisamment de tiges pour permettre aux espèces exploitées de recoloniser l'espace libéré et faire en sorte que les surfaces touchées se situent dans la gamme de celles affectées naturellement par les chablis sur le type de sol considéré, pour ne pas modifier trop profondément le gradient de lumière [Nebel *et al.* 2001d]. Dans les faits, c'est rarement le cas : les espèces présentant des distributions agrégées [Condit *et al.* 2000], les ouvertures créées par l'exploitation peuvent être beaucoup plus importantes localement. Il est alors fort probable que les espèces présentes à la prochaine rotation différeront fortement de celles exploitées initialement. Cependant, le gestionnaire essaie de mettre peu à peu en place des techniques d'exploitation à faible impact, destinées justement à limiter la taille des trouées et, par ailleurs, des essais de désignation de tiges sont également en cours.

La connaissance de la dynamique du peuplement, indispensable au forestier pour en planifier la gestion, demande un grand nombre de données, particulièrement dans le cadre de la forêt tropicale humide. Les dispositifs de suivi, nécessaires à l'obtention de ces données ont un coût important, ce qui en limite la multiplication. Les solutions adoptées pour répondre aux préoccupations des gestionnaires passent alors souvent par la modélisation. Les espèces sont ainsi classiquement assemblées au sein de groupes adaptés aux objectifs de l'étude [Picard et Franc 2003 ; Gourlet-Fleury *et al.* 2005]. Une amélioration des modèles existants, passant par la prise en compte des variations dues au sol exigerait de constituer des groupes qui tiennent compte des affinités des espèces. Le regroupement proposé dans ce mémoire, s'il vérifie cette condition, n'est cependant pas adapté à un objectif de modélisation. Les différents groupes rassemblent en effet des espèces aux stratégies de croissance extrêmement diverses. Cependant, une première hypothèse à tester avec un modèle de dynamique pourrait être la suivante : le taux de chablis observé en bas-fonds permet-il à lui seul d'expliquer la proportion d'héliophiles qui s'y développent et la structure obtenue est-elle stable ou non dans le temps ? Si tel est le cas, il n'est alors peut-être pas nécessaire de prendre en compte les affinités des espèces dans un modèle ; il suffit avant tout de moduler la prise en compte de la seule mortalité selon le milieu. Il s'agit là de questions qu'il serait intéressant d'étudier.

Enfin, un dernier résultat mérite d'être repris ici. Il s'agit de la possible application de la loi d'autoéclaircie aux peuplements hautement hétérogènes, non seulement de Guyane mais plus généralement d'Amazonie (cf. § 5.3.1). Si l'existence de la loi n'a pas été démontrée formellement, il reste que la droite limite ajustée aux données a permis de proposer une variable unique (IE) qui s'est avérée pertinente pour comprendre la dynamique forestière en termes de mortalité et de recrutement, donc de turnover. Il y a là sans doute une piste de recherche à approfondir.

- Bibliographie -

Bibliographie

1. **Ackerly, D. D. (2003).** Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S165-S184.
2. **Aiba, S.-I. & Kitayama, K. (2002).** Effects of the 1997–98 El Niño drought on rain forests of Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 215-230.
3. **Aiba, S.-I., Kitayama, K. & Takyu, M. (2004).** Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* **174(1)**: 147-161.
4. **Aiba, S.-I., Takyu, M. & Kitayama, K. (2005).** Dynamics, productivity and species richness of tropical rainforests along elevational and edaphic gradients on Mount Kinabalu, Borneo. *Ecological Research* **20(3)**: 279-286.
5. **Alonso, D. & McKane, A. J. (2004).** Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters* **7(10)**: 901-910.
6. **Angelier, A., Bricka, L., Cassagnaud, M. & Laurent, M.-P. (2000).** *Cartographie des bas-fonds du dispositif expérimental de Paracou*. Mémoire du module FTH. ENGREF, Kourou (Guyane française): 35 p.
7. **Ashton, P. S. & Brunig, E. F. (1975).** The variation of tropical moist forest in relation to environmental factors and its relevance to land-use planning. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft* **109**: 59-86.
8. **Ashton, P. S. (1976).** Mixed dipterocarp forest and its variation with habitat in the Malayan lowlands: a re-evaluation at Pasoh. *The Malaysian forester* **39(2)**: 56-72.
9. **Ashton, P. S. & Hall, P. (1992).** Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology* **80**: 459-481.
10. **Aubréville, A. (1938).** *La forêt coloniale. Les forêts de l'Afrique Occidentale Française*. Académie des Sciences Coloniales, Paris. 244 p.
11. **Aubréville, A. (1961).** Aperçus sur la forêt de la Guyane Française. *Bois et Forêts des Tropiques* **80**: 3-12.
12. **Bachacou, J. (1973).** *L'effet Guttman dans l'analyse de données phytosociologiques*. INRA: 30 p.
13. **Baddeley, A. & Turner, R. (2005).** Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* **12(6)**: 1-42.
14. **Baillie, I. C., Ashton, P. S., Court, M. N., Anderson, J. A. R., Fitzpatrick, E. A. & Tinsley, J. (1987).** Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on tertiary sediments in central Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* **3(3)**: 201-220.

15. **Baker, T. R., Burslem, D. F. R. P. & Swaine, M. D. (2003a).** Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **19(2)**: 109-125.
16. **Baker, T. R., Swaine, M. D. & Burslem, D. F. R. P. (2003b).** Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **6(1-2)**: 21-36.
17. **Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., di Fiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Monteagudo, A., Neill, D. A., Núñez Vargas, P., Pitman, N. C. A., Silva, J. N. M. & Vásquez Martínez, R. (2004a).** Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 353-365.
18. **Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D. A., Patiño, S., Pitman, N. C. A., Silva, J. N. M. & Vásquez Martínez, R. (2004b).** Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* **10(5)**: 545-562.
19. **Balslev, H., Luteyn, J., Ollgaard, B. & Holm-Nielsen, L. B. (1987).** Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica* **92**: 37-57.
20. **Baltzer, J. L., Thomas, S. C., Nilus, R. & Burslem, D. F. R. P. (2005).** Edaphic specialization in tropical trees: physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. *Ecology* **86(11)**: 3063-3077.
21. **Baraloto, C. (2001).** *Tradeoffs between neotropical tree seedling traits and performance in contrasting environments.* Thèse de doctorat, University of Michigan: 271 p.
22. **Baraloto, C. & Goldberg, D. E. (2004).** Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia* **141(4)**: 701-712.
23. **Baraloto, C., Forget, P.-M. & Goldberg, D. E. (2005a).** Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* **93(6)**: 1156-1166.
24. **Baraloto, C., Goldberg, D. E. & Bonal, D. (2005b).** Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* **86(9)**: 2461-2472.
25. **Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. & Ferry, B. (2007).** Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* **88(2)**: 478-489.
26. **Barbe-Russier, N., Cathala, S., Marchesi, S., Standaert, O. & Thepot, Y. (1998).** *Etude phytocéologique des bas-fonds de Paraou.* Mémoire du module FTH. ENGREF, Kourou (Guyane française): 30.
27. **Barthès, B. (1991a).** Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpiniaceae) en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie Terre et Vie* **46(4)**: 303-320.
28. **Barthès, B. (1991b).** *Caractérisation pédologique de parcelles du dispositif "Forêt naturelle" du C.T.F.T. à Paraou (Sinnamary, Guyane).* CTFT, Cayenne.

-
29. **Barthod, C. (1993).** La Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED, Rio-de-Janeiro, 3 au 14 juin 1992) et la forêt. *Revue Forestière Française* **1**: 7-19.
 30. **Bates, D. M. & Sarkar, D. (2006).** *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and syntax. R package*, version: 0.9975-10.
 31. **Battaglia, L. L. & Sharitz, R. R. (2006).** Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood–shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia* **147(1)**: 108-118.
 32. **Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1996).** *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford, U.K. 1068 p.
 33. **Bell, G. (2001).** Neutral macroecology. *Science* **293**: 2413-2418.
 34. **Bena, P. (1960).** *Essences forestières de Guyane*. Service Forestier du BAFoG, ONF, Cayenne. 101 p.
 35. **Bentes-Gama, M. d. M., Scolforo, J. R. S., Gama, J. R. V. & de Oliveira, A. D. (2002).** Structure and valuation of a high floodplain forest in Amazonia. *Cerne* **8(1)**: 88-102.
 36. **Blanc, L., Flores, O., Molino, J.-F., Gourlet-Fleury, S. & Sabatier, D. (2003).** Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise. *Revue Forestière Française (numéro spécial)*: 131-146.
 37. **Boggan, J., Funk, V., Kellof, C., Hoff, M., Cremers, G. & Feuillet, C. (1997).** *Checklist of the plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana)*. Smithsonian Institution, Washington, D. C.
 38. **Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D. & Guehl, J.-M. (2000).** Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* **124(3)**: 454-468.
 39. **Bonhême, I., Imbert, D., Rousteau, A. & Saur, É. (1998).** Pterocarpus officinalis swamp forest: its situation in Guadeloupe. *Bois et Forêts des Tropiques*(No. 258): 59-68.
 40. **Bontemps, J.-D. (2002).** *Analyse de la croissance radiale dans des hêtraies régulières du nord-est de la France. Evolution de la vitesse de croissance au cours du XXème siècle*. Mémoire du DEA de Biologie Forestière, ENGREF. Nancy (France): 23 p.
 41. **Boulet, R. (1978).** Existence de systèmes à forte différenciation latérale en milieu ferrallitique guyanais : un nouvel exemple de couvertures pédologiques en déséquilibre. *Sciences du Sol, bulletin de l'association française pour l'étude du sol* **2**: 75-82.
 42. **Boulet, R., Brugière, J.-M. & Humbel, F.-X. (1979a).** Relations entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale : conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Sciences du Sol, bulletin de l'association française pour l'étude du sol*(1): 3-18.
 43. **Boulet, R., Fritsch, E. & Humbel, F.-X. (1979b).** *Les sols des terres hautes et de la plaine côtière ancienne en Guyane française septentrionale. Organisation en systèmes et dynamique actuelle de l'eau*. ORSTOM, Cayenne (Guyane Française): 317 p.

44. **Boulet, R., Chauvel, A., Humbel, F.-X. & Lucas, Y. (1982).** Analyse structurale et cartographie en pédologie 1 - Prise en compte de l'organisation bidimensionnelle de la couverture pédologique : les études de toposéquences et leurs principaux apports à la connaissance des sols. *Cahiers de l'ORSTOM, série Pédologie* **19(4)**: 309-321.
45. **Bruijnzeel, L. A. (2004).** Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees? *Agriculture Ecosystems & Environment* **104(1)**: 185-228.
46. **Bunyavejchewin, S., LaFrankie, J. V., Baker, P. J., Kanzaki, M., Ashton, P. S. & Yamakura, T. (2003).** Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand. *Forest Ecology and Management* **175(1-3)**: 87-101.
47. **Burley, J. (2002).** La diversité biologique forestière : tour d'horizon. *Unasyha* **53(2)**: 3-10.
48. **Cabin, R. J. & Mitchell, R. J. (2000).** To Bonferroni or not to Bonferroni: when and how are the questions. *Bulletin of the Ecological Society of America* **81(3)**: 246-248.
49. **Cannon, C. H. & Leighton, M. (2004).** Tree species distributions across five habitats in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science* **15(2)**: 257-266.
50. **Cantet, L., Delattre, M. & Guérin, G. (2003).** *Engorgement hydrique et hydromorphie des sols.* ENGREF, Kourou (Guyane française): 22 p.
51. **Cantet, L. (2004).** *Prédiction de l'engorgement hydrique de surface par les cortèges floristiques en forêt tropicale humide (Guyane française).* Mémoire du DEA de Biologie Forestière, ENGREF. Nancy (France): 21 p.
52. **Chapin, F. S., III, Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. & Díaz, S. (2000).** Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**: 234-242.
53. **Charrière, M. (2006).** *Croissance de plusieurs espèces forestières guyanaises, en relation avec le développement de l'arbre et les facteurs environnementaux.* Mémoire du DEA de Biologie Forestière, ENGREF. Nancy (France): 26 p.
54. **Chase, J. M. (2005).** Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* **19(1)**: 182-186.
55. **Chauvet, P. (1999).** *Aide-mémoire de Géostatistique linéaire.* École Nationale Supérieure des Mines de Paris. 367 p.
56. **Chave, J., Muller-Landau, H. C. & Levin, S. A. (2002).** Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* **159(1)**: 1-23.
57. **Chave, J. (2004).** Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* **7**: 241-253.
58. **Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B. & Yamakura, T. (2005).** Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* **145(1)**: 87-99.
59. **Chave, J., Alonso, D. & Etienne, R. S. (2006).** Comparing models of species abundance. *Nature* **441(7089)**: E1-E1.

-
60. **Chen, Z.-S., Hsieh, C.-F., Jiang, F.-Y., Hsieh, T.-H. & Sun, I.-F. (1997).** Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecology* **132(2)**: 229-241.
 61. **Chessel, D., Dufour, A.-B. & Thioulouse, J. (2004).** The ade4 package-I: One-table methods. *R-News* **4(1)**: 5-10.
 62. **Chisholm, R. A. & Burgman, M. A. (2004).** The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: comment. *Ecology* **85(11)**: 3172-3174.
 63. **Choubert, B. (1974).** *Le précambrien des Guyanes*. BRGM: 213 p.
 64. **Clark, D. A., Clark, D. B., Sandoval M., R. & Castro C., M. V. (1995).** Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* **76(8)**: 2581-2594.
 65. **Clark, D. A. & Clark, D. B. (1999).** Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modelling and management. *Ecological Applications* **9(3)**: 981-997.
 66. **Clark, D. A. (2002).** Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecological Applications* **12(1)**: 3-7.
 67. **Clark, D. B. & Clark, D. A. (1996).** Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* **80(1-3)**: 235-244.
 68. **Clark, D. B., Clark, D. A. & Read, J. M. (1998).** Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* **86**: 101-112.
 69. **Clark, D. B., Palmer, M. W. & Clark, D. A. (1999).** Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* **80(8)**: 2662-2675.
 70. **Clark, D. B. & Clark, D. A. (2000).** Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* **137**: 185-198.
 71. **Collinet, F. (1992).** *Bilan sur les méthodes de modélisation en forêt dense tropicale humide*. Rapport bibliographique. Université Claude Bernard, Lyon.
 72. **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 Paracon, Guyane)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard. Lyon: 313 p.
 73. **Condit, R., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (1995).** Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* **65(4)**: 419-439.
 74. **Condit, R., Ashton, P. S., Manokaran, N., LaFrankie, J. V., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (1999).** Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50 ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **354**: 1739-1748.
 75. **Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S. P., Foster, R. B., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. & Yamakura, T. (2000).** Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* **288**: 1414-1418.

76. Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., Núñez Vargas, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H. C., Losos, E. & Hubbell, S. P. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* **295**(5555): 666-669.
77. Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Perez, R., Lao, S., Angehr, G., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (2004). Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *Journal of Tropical Ecology* **20**(1): 51-72.
78. Condit, R., Ashton, P., Balslev, H., Brokaw, N., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Co, L., Dattaraja, H. S., Davies, S., Esufali, S., Ewango, C. E. N., Foster, R., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hernández, C., Hubbell, S., John, R., Kenfack, D., Kiratiprayoon, P., Hart, T., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Liengola, I., Lagunzad, D., Lao, S. L. d., Losos, E., Magård, E., Makana, J.-R., Manokaran, N., Navarrete, H., Mohammed Nur, S., Okhubo, T., Perez, R., Samper, C., Hua Seng, L., Sukumar, R., Svenning, J.-C., Tan, S., Thomas, D., Thompson, J., Vallejo, M. I., Villa Muñoz, G., Valencia, R., Yamakura, T. & Zimmerman, J. K. (2005). Tropical tree α -diversity: Results from a worldwide network of large plots. *Biologiske Skrifter* **55**: 565-582.
79. Condit, R., Ashton, P., Bunyavejchewin, S., Dattaraja, H. S., Davies, S., Esufali, S., Ewango, C., Foster, R., Gunatilleke, I. A. U. N., Gunatilleke, C. V. S., Hall, P., Harms, K. E., Hart, T., Hernandez, C., Hubbell, S., Itoh, A., Kiratiprayoon, S., LaFrankie, J., de Lao, S. L., Makana, J.-R., Noor, M. N. S., Kassim, A. R., Russo, S., Sukumar, R., Samper, C., Suresh, H. S., Tan, S., Thomas, S., Valencia, R., Vallejo, M., Villa, G. & Zillio, T. (2006). The importance of demographic niches to tree diversity. *Science* **313**(5783): 98-101.
80. Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
81. Cordonnier, T. (2004). *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*. Thèse de Doctorat, ENGREF. Paris: 228 p.
82. Coste, S., Roggy, J.-C., Imbert, P., Born, C., Bonal, D. & Dreyer, E. (2005). Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. *Tree Physiology* **25**: 1127-1137.
83. Couteron, P., Péliissier, R., Mapaga, D., Molino, J.-F. & Teillier, L. (2003). Drawing ecological insights from management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **172**: 89-108.
84. Couteron, P. & Péliissier, R. (2004). Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos* **107**(1): 215-221.
85. Couteron, P. & Ollier, S. (2005). A generalized, variogram-based framework for multi-scale ordination. *Ecology* **86**(4): 828-834.
86. Davies, S. J., Palmiotto, P. A., Ashton, P. S., Lee, H. S. & LaFrankie, J. V. (1998). Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* **86**: 662-673.
87. Daws, M. I., Mullins, C. E., Burslem, D. F. R. P., Paton, S. R. & Dalling, J. W. (2002). Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil* **238**(1): 79-89.

-
88. **De Miguel, S., Degueret, A., Gaudrain, C., Salvado, A. & Tessier, L. (2001).** *Ecologie des bas-fonds du dispositif expérimental de Paraou.* Mémoire du module FTH. ENGREF, Kourou (Guyane française): 30 p.
89. **Debski, I., Burslem, D. F. R. P. & Lamb, D. (2000).** Ecological processes maintaining differential tree species distributions in an Australian subtropical rain forest: implications for models of species coexistence. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 387-415.
90. **Debski, I., Burslem, D. F. R. P., Palmiotto, P. A., LaFrankie, J. V., Lee, H. S. & Manokaran, N. (2002).** Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence. *Ecology* **83(7)**: 2005-2018.
91. **Degen, B., Caron, H., Bandou, É., Maggia, L., Chevallier, M.-H., Leveau, A. & Kremer, A. (2001).** Fine-scale spatial genetic structure of eight tropical tree species as analysed by RAPDs. *Heredity* **87(4)**: 497-507.
92. **Degen, B., Bandou, É. & Caron, H. (2004).** Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana. *Heredity* **93(6)**: 585-591.
93. **Delme, J. (2003).** *Relations entre la dynamique de quelques espèces de la forêt tropicale humide et les facteurs du milieu. Evaluation de certaines imprécisions des données disponibles dans le dispositif de Paraou (Guyane).* Mémoire du DEA de Biologie Forestière, ENGREF. Nancy (France): 45.
94. **DeWalt, S. J. & Chave, J. (2004).** Structure and biomass of four lowland neotropical forests. *Biotropica* **36(1)**: 7-19.
95. **Dick, C. W., Abdul-Salim, K. & Bermingham, E. (2003).** Molecular systematic analysis reveals cryptic tertiary diversification of a widespread tropical rain forest tree. *American Naturalist* **162(6)**: 691-703.
96. **Diggle, P. J. (1983).** *Statistical analysis of spatial point patterns.* Academic Press, London. 127 p.
97. **Dornelas, M., Connolly, S. R. & Hughes, T. P. (2006).** Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature* **440(7080)**: 80-82.
98. **Duivenvoorden, J. F. (1995).** Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio* **120(2)**: 91-113.
99. **Duque, A., Sánchez, M., Cavelier, J. & Duivenvoorden, J. F. (2002).** Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* **18(4)**: 499-525.
100. **Durrieu de Madron, L. (1993).** *Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paraou - Guyane Française.* Thèse de Doctorat, ENGREF: 203 p.
101. **Dutech, C. (2001).** *Diversité génétique et dynamique de la forêt tropicale humide : le cas d'une espèce ligneuse guyanaise Vouacapoua americana (Caesalpiniceae).* Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier II.
102. **Dutrève, B., Julliot, C. & Brunaux, O. (2001).** Biodiversité et aménagement forestier en Guyane : approche méthodologique. *Bois et Forêts des Tropiques* **269(3)**: 65-75.
103. **Engelbrecht, B. M. J. & Kursar, T. A. (2003).** Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136(3)**: 383-393.
-

104. **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 d'Ecologie Terre et Vie* **49(4)**: 379-403.
105. **Favrichon, V. (1995).** *Modèle matriciel 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: 252 p.
106. **Ferry, B., Nolibos, I. & Pellet, A.-M. (1997).** *Mise en place d'un dispositif d'étude de la croissance de *Dicorynia guianensis* et *Eperua falcata* sur différentes couvertures pédologiques du domaine forestier aménagé par l'ONF en Guyane*. Rapport scientifique. ENGREF, Nancy: 82 p.
107. **Ferry, B. (1999).** *Amplitude et causes des variations de la croissance en diamètre et de la hauteur maximale de *Dicorynia guianensis* et *Eperua falcata* en Guyane septentrionale*. Rapport scientifique. ENGREF, Nancy: 15 p.
108. **Ferry, B., Freycon, V. & Paget, D. (2003).** Genèse et fonctionnement hydrique des sols sur socle cristallin en Guyane. *Revue Forestière Française (numéro spécial)*: 37-59.
109. **Fine, P. V. A., Mesones, I. & Coley, P. D. (2004).** Herbivores promote habitat specialization by trees in amazonian forests. *Science* **305(5684)**: 663-665.
110. **Fine, P. V. A., Daly, D. C., Villa Muñoz, G., Mesones, I. & Cameron, K. M. (2005).** The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* **59(7)**: 1464-1478.
111. **Flores, O. (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*. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier: 165 p.
112. **Forget, P.-M., Mercier, F. & Collinet, F. (1999).** Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **15(3)**: 301-313.
113. **Franc, A., Gourlet-Fleury, S. & Picard, N. (2000).** *Une introduction à la modélisation des forêts hétérogènes*. ENGREF, Nancy. 312 p.
114. **Freycon, V., Sabatier, D., Paget, D. & Ferry, B. (2003).** Influence du sol sur la végétation arborescente en forêt guyanaise : état des connaissances. *Revue Forestière Française (numéro spécial)*: 60-73.
115. **Fuhr, M., Julliot, C., Dutrève, B. & Brunaux, O. (2001).** Prise en compte de la biodiversité dans les forêts aménagées de Guyane. *Revue Forestière Française Numéro spécial*: 163-170.
116. **Gartlan, J. S., Newbery, D. M., Thomas, D. W. & Waterman, P. G. (1986).** The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio* **65**: 131-148.
117. **Gause, G. F. (1934).** *The struggle for existence*
118. **Gazel, M. (1983).** *Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale française*. Office National des Forêts, Cayenne: 302 p.

-
119. **Gégout, J.-C. & Houllier, F. (1993).** Apports de l'analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales en typologie des stations : illustration sur la plaine de la Lanterne (Haute-Saône). *Revue Forestière Française* **45(5)**: 539-547.
120. **Gégout, J.-C. & Houllier, F. (1996).** Canonical correspondance analysis for forest site classification. A case study. *Annales Des Sciences Forestières* **53**: 981-990.
121. **Gilbert, B. & Lechowicz, M. J. (2004).** Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *PNAS* **101(20)**: 7651-7656.
122. **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. Nancy.
123. **Goreaud, F., Loreau, M. & Millier, C. (2002).** Spatial structure and the survival of an inferior competitor: a theoretical model of neighbourhood competition in plants. *Ecological Modelling* **158(1-2)**: 1-19.
124. **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: 274 p.
125. **Gourlet-Fleury, S. (1998).** Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). *Annales Des Sciences Forestières* **55(6)**: 623-654.
126. **Gourlet-Fleury, S. & Houllier, F. (2000).** Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **131(1-3)**: 269-289.
127. **Gourlet-Fleury, S., Ferry, B., Molino, J.-F., Petronelli, P. & Schmitt, L. (2004).** Paracou experimental plots: key features. in S. Gourlet-Fleury, J.-M. Guehl et O. Laroussinie, (Eds), *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana.* Elsevier, Paris: 3-60.
128. **Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., Swaine, M. D. & Forni, É. (2005).** Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science* **62**: 785-796.
129. **Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006).** Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* **9(4)**: 399-409.
130. **Grimaldi, C. & Pedro, G. (1996).** Importance de l'hydrolyse acide dans les systèmes pédologiques des régions tropicales humides. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **323(IIa)**: 483-492.
131. **Grimaldi, M. & Boulet, R. (1989).** Relation entre l'espace poral et le fonctionnement hydrodynamique d'une couverture pédologique sur socle de Guyane française. *Cahiers de l'ORSTOM, série Pédologie* **25(3)**: 263-275.
132. **Grubb, P. J. (1977).** The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52(1)**: 107-145.
133. **Guehl, J.-M. (1984).** Dynamique de l'eau dans le sol en forêt tropicale humide guyanaise. Influence de la couverture pédologique. *Annales Des Sciences Forestières* **41(2)**: 195-236.
-

134. **Guehl, J.-M., Domenach, A.-M., Béreau, M., Barigah, T. S., Casabianca, H., Ferhi, A. & 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.
135. **Guillaume, J. (1992).** *Cartographie du sol sous forêt naturelle en Guyane française. Influence des caractères pédologiques sur la structure de la forêt : étude préliminaire.* Mémoire de fin d'études, ENSAR. Rennes: 47 p.
136. **Gunatilleke, C. V. S., Gunatilleke, I. A. U. N., Esufali, S., Harms, K. E., Ashton, P. M. S., Burslem, D. F. R. P. & Ashton, P. S. (2006).** Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 371-384.
137. **Hall, J. S., McKenna, J. J., Ashton, P. M. S. & Gregoire, T. G. (2004).** Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. *Ecology* **85(8)**: 2171-2183.
138. **Hall, R. B. W. & Harcombe, P. A. (1998).** Flooding alters apparent position of floodplain saplings on a light gradient. *Ecology* **79(3)**: 847-855.
139. **Harms, K. E., Condit, R., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (2001).** Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* **89**: 947-959.
140. **Harpole, S. W. & Tilman, D. (2006).** Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters* **9(1)**: 15-23.
141. **Harrell Jr., F. E. (2001).** *Regression modeling strategies. With applications to linear models, logistic regression and survival analysis.* Springer, New York. 558 p.
142. **Hervé, J.-C. (1999).** Mixed-effects modelling of between-tree and within-tree variations. Application to wood basic density in the stem. in J.-M. Leban et J.-C. Hervé, (Eds), *Project: Product properties prediction - improved utilization in the forestry-wood chain applied on spruce sawnwood*, Nancy: 24-42.
143. **Hill, C., Com-Nougué, C., Kramar, A., Moreau, T., O'Quigley, J., Senoussi, R. & Chastang, C. (1996).** *Analyse statistique des données de survie.* INSERM, Paris. 190 p.
144. **Holtgrieve, G. W., Jewett, P. K. & Matson, P. A. (2006).** Variations in soil N cycling and trace gas emissions in wet tropical forests. *Oecologia* **146(4)**: 584-594.
145. **Hooper, D. U., Chapin, F. S., III, Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. & Wardle, D. A. (2005).** Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75(1)**: 3-35.
146. **Houllier, F. (1994).** *Théorie dendrométrique de la production ligneuse d'un peuplement homogène.* ENGREF, Nancy: 20 p.
147. **Hu, X.-S., He, F. & Hubbell, S. P. (2006).** Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos* **113(3)**: 548-556.
148. **Hubbell, S. P. (1979).** Tree dispersion, abundance, and diversity in tropical dry forest. *Science* **203**: 1299-1309.
149. **Hubbell, S. P. (1997).** A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral reefs* **16(Supplement 1)**: S9-S21.

-
150. **Hubbell, S. P. (2001).** *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Oxford. 375 p.
151. **Hubbell, S. P., Ahumada, J. A., Condit, R. & Foster, R. B. (2001).** Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research* **16**: 859-875.
152. **Hubbell, S. P. (2003).** Modes of speciation and the lifespans of species under neutrality: a response to the comment of Robert E. Ricklefs. *Oikos* **100(1)**: 193-199.
153. **Hubbell, S. P. (2005).** Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19(1)**: 166-172.
154. **Hubbell, S. P. (2006).** Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* **87(6)**: 1387-1398.
155. **Humbel, F.-X. (1978).** Caractérisation par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. *Sciences du Sol, bulletin de l'association française pour l'étude du sol* **2**: 83-94.
156. **Hummel, S. (2002).** Size-density relations in tropical forests: a role for research. *Journal of Tropical Forest Science* **14(2)**: 277-281.
157. **Hutchinson, G. E. (1957).** *Concluding remarks*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.
158. **Hutchinson, G. E. (1959).** Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* **93(145-159)**.
159. **Ihaka, R. & Gentleman, R. (1996).** R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**: 299-314.
160. **Inventaire Forestier National (2006).** *La forêt française : les résultats de la campagne de levés 2005*: 95 p.
161. **Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M., Palmiotto, P. A., LaFrankie, J. V., Ashton, P. S. & Lee, H. S. (2003).** Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research* **18(3)**: 307-320.
162. **Janet, B., Forestier, S. & Touroult, J. (1999).** *Cartographie pédologique des bas-fonds de Paraou.* Mémoire du module FTH. ENGREF, Kourou (Guyane française): 40 p.
163. **Johnston, M. H. (1992).** Soil-vegetation relationship in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* **8**: 253-263.
164. **Jones, M. M., Tuomisto, H., Clark, D. B. & Olivas, P. (2006).** Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* **94(1)**: 181-195.
165. **Junk, W. J. (1989).** Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. in L. B. Holm-Nielsen, I. Nielsen et H. Balslev, (Eds), *Tropical forests botanical dynamics. Speciation and diversity*. Academic Press, London: 47-64.
166. **Kearney, M. (2006).** Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* **115(1)**: 186-191.
-

167. **Koponen, P., Nygren, P., Domenach, A.-M., Le Roux, C., Saur, E. & Roggy, J.-C. (2003).** Nodulation and dinitrogen fixation of legume trees in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **19(6)**: 655-666.
168. **Koponen, P., Nygren, P., Sabatier, D., Rousteau, A. & Saur, É. (2004).** Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology* **173(1)**: 17-32.
169. **Kreibich, H. & Kern, J. (2003).** Nitrogen fixation and denitrification in a floodplain forest near Manaus, Brazil. *Hydrological Processes* **17(7)**: 1431-1441.
170. **Le Fol, J. (2002).** *Étude géomorphologique des sites de Paracon, Crique Plomb, Piste de Saint Élie*. Mémoire du DEA de Géographie, Environnement et Paysage, Université Le Mirail. Toulouse: 126 p.
171. **Lebourgeois, F., Cousseau, G. & Ducos, Y. (2004).** Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé ("Futaie des Clos", Sarthe, France). *Annals of Forest Science* **61**: 361-372.
172. **Legendre, P. (1993).** Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74(6)**: 1659-1673.
173. **Leigh Jr., E. G., Davidar, P., Dick, C. W., Terborgh, J., Puyravaud, J.-P., ter Steege, H. & Wright, S. J. (2004).** Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* **36(4)**: 447-473.
174. **Lescure, J.-P. & Boulet, R. (1985).** Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* **17(2)**: 155-164.
175. **Lewis, S. L., Phillips, O. L., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T. R., Brown, S., Graham, A. W., Higuchi, N., Hilbert, D. W., Laurance, W. F., Lejoly, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Núñez Vargas, P., Sonké, B., Nur Supardi, M. N., Terborgh, J. W. & Vásquez Martínez, R. (2004).** Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* **92(6)**: 929-944.
176. **Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G. S. & Peralta, R. (1985).** Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest. *Journal of Ecology* **73**: 505-516.
177. **Lopez, O. R. & Kursar, T. A. (1999).** Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* **19(14)**: 925-932.
178. **Lopez, O. R. & Kursar, T. A. (2003).** Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia* **136**: 193-204.
179. **Loreau, M. & Hector, A. (2001).** Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* **412**: 72-76.
180. **Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. A. (2001).** Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.
181. **Loreau, M. (2004).** Does functional redundancy exist? *Oikos* **104(3)**: 606-611.

-
182. **MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1963).** An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution* **17(4)**: 373-387.
183. **MacArthur, R. H. & Levins, R. (1964).** Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *PNAS* **51**: 1207-1210.
184. **MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967).** *The theory of island biogeography*. Princeton University Press
185. **Madelaine, C., Péliissier, R., Vincent, G., Molino, J.-F., Sabatier, D., Prévost, M.-F. & de Namur, C. (2006).** Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology* **accepté**.
186. **Magurran, A. E. (2005).** Species abundance distributions: pattern or process? *Functional Ecology* **19**: 177-181.
187. **Malhi, Y., Baker, T. R., Phillips, O. L., Almeida, S., Alvarez, E., Arroyo, L., Chave, J., Czimczik, C. I., Fiore, A. D., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Montoya, L. M. M., Monteagudo, A. L., Neill, D. A., Núñez Vargas, P., Patino, S., Pitman, N. C. A., Quesada, C. A., Salomao, R., Silva, J. N. M., Lezama, A. T., Vásquez Martínez, R., Terborgh, J., Vinceti, B. & Lloyd, J. (2004).** The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology* **10(5)**: 563-591.
188. **Marbeau, J.-P. (1976).** *Géostatistiques forestières : état actuel et développements nouveaux pour l'aménagement en forêts tropicales*. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure des Mines de Paris. Paris: 180 p.
189. **Marcon, É. (en cours).** *Analyse des processus ponctuels en écologie forestière*. Thèse de doctorat. ENGREF, Paris.
190. **Matheron, G. (1970).** *La théorie des variables régionalisées et ses applications*. Les cahiers du Centre de Morphologie Mathématique, Fascicule 5, Fontainebleau. 212 p.
191. **May, R. M. (1999).** Unanswered questions in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **354(1392)**: 1951-1959.
192. **McCullagh, P. & Nelder, J. A. (1989).** *Generalized linear models*. Chapman & Hall, Londres. 511 p.
193. **McGill, B. J. (2003a).** A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* **422(6934)**: 881-885.
194. **McGill, B. J. (2003b).** Strong and weak tests of macroecological theory. *Oikos* **102(3)**: 679-685.
195. **McGill, B. J. (2006).** Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* **87(6)**: 1411-1423.
196. **Milesi, J.-P., Egal, J., Ledru, P., Vernhet, Y., Thieblemont, D., Cocherie, A., Tegyet, M., Martel-Jantin, B. & Lagny, P. (1995).** Les minéralisations du nord de la Guyane française dans leur cadre géologique. *Chroniques de la recherche minière* **518**: 5-58.
197. **Mitchell, S. C. (2005).** How useful is the concept of habitat? - a critique. *Oikos* **110(3)**: 634-638.

198. **Miyamoto, K., Suzuki, E., Kohyama, T., Seino, T., Mirmanto, E. & Simbolon, H. (2003).** Habitat differentiation among tree species with small-scale variation of humus depth and topography in a tropical heath forest of Central Kalimantan, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* **19(1)**: 43-54.
199. **Molino, J.-F. & Sabatier, D. (2001).** Tree diversity in tropical rain forests: A validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* **294**: 1702-1704.
200. **Monserud, R. A., Ledermann, T. & Sterba, H. (2004).** Are self-thinning constraints needed in a tree-specific mortality model? *Forest Science* **50**: 848-858.
201. **Moravie, M.-A., Durand, M. & Houllier, F. (1999).** Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management* **117**: 221-240.
202. **Mori, S., Hecklau, E. F. & Kirchgessner, T. (2002).** Life form, habitat, and nutritional mode of the flowering plants of central French Guiana. *Journal of the Torrey Botanical Society* **129(4)**: 331-345.
203. **Morneau, F., Ferry, B. & Petronelli, P. (2005).** *De l'intérêt des botanistes en écologie : l'exemple de Symphonia en Guyane*. Séminaire de l'École Doctorale RP2E, Nancy.
204. **Muller-Landau, H. C. (2002).** Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. in D. J. Levey, W. R. Silva et M. Galetti, (Eds), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, Oxfordshire, UK: 35-53.
205. **Nathan, R. & Muller-Landau, H. C. (2000).** Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* **15(7)**: 278-285.
206. **Nebel, G. (2001).** *Minuartia guianensis* Aubl.: use, ecology and management in forestry and agroforestry. *Forest Ecology and Management* **150**: 115-124.
207. **Nebel, G., Dragsted, J. & Vanclay, J. K. (2001a).** Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon II. The understory of restinga forests. *Forest Ecology and Management* **150**: 59-77.
208. **Nebel, G., Dragsted, J. & Vega, A. S. (2001b).** Litter fall, biomass and net primary production in flood plain forests in the Peruvian Amazon. *Forest Ecology and Management* **150**: 93-102.
209. **Nebel, G., Kvist, L. P., Vanclay, J. K., Christensen, H., Freitas, L. & Ruíz, J. (2001c).** Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon I. Overstorey. *Forest Ecology and Management* **150**: 27-57.
210. **Nebel, G., Kvist, L. P., Vanclay, J. K. & Vidaurre, H. (2001d).** Forest dynamics in flood plain forests in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management. *Forest Ecology and Management* **150**: 79-92.
211. **Nee, S. (2005).** The neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? *Functional Ecology* **19(1)**: 173-176.
212. **Newbery, D. M. & Proctor, J. (1984).** Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak IV. Associations between tree distribution and soil factors. *Journal of Ecology* **72**: 475-493.

-
213. Newbery, D. M., Gartlan, J. S., McKey, D. B. & Waterman, P. G. (1986). The influence of drainage and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio* **65(3)**: 149-162.
214. Newbery, D. M., Alexander, I. J., Thomas, D. W. & Gartlan, J. S. (1988). Ectomycorrhizal rain-forest legumes and soil phosphorus in Korup National Park, Cameroon. *New Phytologist* **109(4)**: 433-450.
215. Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* **76(4)**: 521-547.
216. Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y. & Weiblen, G. D. (2006). Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* **313(5790)**: 1115-1118.
217. Office National des Forêts (1998). *Stratégie de l'ONF en Guyane*, Cayenne: 90 p.
218. Paget, D. (1999). *Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais : réflexion méthodologique et application*. Thèse de Doctorat, ENGREF. Nancy: 155 p.
219. Palmer, M. W. (1994). Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **29** 511-530.
220. Palmiotto, P. A., Davies, S. J., Vogt, K. A., Ashton, M. S., Vogt, D. J. & Ashton, P. S. (2004). Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology* **92**: 609-623.
221. Paoli, G. D., Curran, L. M. & Zak, D. R. (2006). Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *Journal of Ecology* **94(1)**: 157-170.
222. Péliissier, R., Dray, S. & 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(2)**: 143-156.
223. Peyrard, N., Calonnec, A., Bonnot, F. & Chadœuf, J. (2005). Explorer un jeu de données sur grille par tests de permutation. *Revue de Statistique Appliquée* **53(1)**: 59-78.
224. Phillips, O. L. & Gentry, A. H. (1994). Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* **263(5149)**: 954-958.
225. Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A. & Vásquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91(7)**: 2805-2809.
226. Phillips, O. L., Malhi, Y., Higuchi, N., Laurance, W. F., Núñez Vargas, P., Vásquez, R. M., Laurance, S. G., Ferreira, L. V., Stern, M., Brown, S. & Grace, J. (1998). Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science* **282(5388)**: 439-442.
227. Phillips, O. L., Malhi, Y., Vinceti, B., Baker, T. R., Lewis, S. L., Higuchi, N., Laurance, W. F., Núñez Vargas, P., Vásquez Martínez, R., Laurance, S. G., Ferreira, L. V., Stern, M., Brown, S. & Grace, J. (2002). Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. *Ecological Applications* **12(2)**: 576-587.
-

228. Phillips, O. L., Núñez Vargas, P., Monteagudo, A. L., Cruz, A. P., Zans, M.-E. C., Sánchez, W. G., Yli-Halla, M. & Rose, S. (2003). Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* **91**(5): 757.
229. Phillips, O. L., Baker, T. R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A. L., Neill, D. A., Núñez Vargas, P., Silva, J. N. M., Terborgh, J., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J. A., Czimczik, C. I., di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S. G., Nascimento, H. E. M., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N. C. A., Quesada, C. A., Saldias, M., Torres Lezama, A. & Vinceti, B. (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 381-407.
230. Picard, N. & Bar-Hen, A. (2002). La corrélation spatiale entre la surface terrière des arbres et leur accroissement est-elle un bon indicateur de la compétition ? *Annales Des Sciences Forestières* **59**: 41-51.
231. Picard, N. & Franc, A. (2003). Are ecological groups of species optimal for forest dynamics modelling ? *Ecological Modelling* **163**: 175-186.
232. Pinheiro, J. C. & Bates, D. M. (2000). *Mixed-effects models in S and S-plus*. Springer, New York. 528 P.
233. Pinheiro, J. C., Bates, D. M., DebRoy, S. & Sarkar, D. (2006). *nlme: Linear and nonlinear mixed effects models*. R package, version: 3.1-77.
234. Pitman, N. C. A., Terborgh, J., Silman, M. R. & Núñez V., P. (1999). Tree species distributions in an upper amazonian forest. *Ecology* **80**(8): 2651-2661.
235. Plotkin, J. B., Potts, M. D., Leslie, N., Manokaran, N., LaFrankie, J. V. & Ashton, P. S. (2000). Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* **207**: 81-99.
236. Plotkin, J. B., Chave, J. & Ashton, P. S. (2002). Cluster Analysis of Spatial Patterns in Malaysian Tree Species. *American Naturalist* **160**: 629-644.
237. Potts, M. D., Ashton, P. S., Kaufman, L. S. & Plotkin, J. B. (2002). Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in Northwest Borneo. *Ecology* **83**(10): 2782-2797.
238. Potts, M. D. (2003). Drought in a Bornean everwet rain forest. *Journal of Ecology* **91**(3): 467-474.
239. Potts, M. D., Davies, S. J., Bossert, W. H., Tan, S. & Nur Supardi, M. N. (2004). Habitat heterogeneity and niche structure of trees in two tropical rain forests. *Oecologia* **139**(3): 446-453.
240. Prance, G. T. (1980). The terminology of Amazonian forest types subject to flooding. *Acta Amazonica* **10**(3): 495-504.
241. Pretzsch, H. & Biber, P. (2005). A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. *Forest Science* **51**(4): 304-320.
242. Prévost, M.-F. & Puig, H. (1981). Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* **4**(3): 147-171.

-
243. **Prévosto, B. (2005).** Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites. *Revue Forestière Française* **5**: 413-430.
244. **Pyke, C. R., Condit, R., Aguilar, S. & Lao, S. (2001).** Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* **12**: 553-566.
245. **R Development Core Team (2006).** R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
246. **Raaimakers, D., Root, R. G. A., Dijkstra, P., Pot, S. & Pons, T. (1995).** Photosynthetic rates in relation to leaf phosphorus content in pioneer versus climax tropical rainforest trees. *Oecologia* **102(1)**: 120-125.
247. **Raaimakers, D. & Lambers, H. (1996).** Response to phosphorus supply of tropical tree seedlings: a comparison between a pioneer species *Tapirira obtusa* and a climax species *Lecythis corrugata*. *New Phytologist* **132(1)**: 97-102.
248. **Reineke, L. H. (1933).** Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* **46(7)**: 627-638.
249. **Ribeiro, J. E. L. d. S., Hopkins, M. J. G., Vicentini, A., Sothers, C. A., Costa, M. A. d. S., Brito, J. M. d., Souza, M. A. D. d., Martins, L. H. P., Lohmann, L. G., Assunção, P. A. C. L., Pereira, E. d. C., Silva, C. F. d., Mesquita, M. R. & Procópio, L. C. (1999).** *Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA, Manaus (Brésil). 800 p.
250. **Ricklefs, R. E. (2003).** A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model. *Oikos* **100(1)**: 185-192.
251. **Ricklefs, R. E. (2004).** A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* **7(1)**: 1-15.
252. **Ricklefs, R. E. (2006).** The unified theory of biodiversity: do the numbers add up? *Ecology* **87(6)**: 1424-1431.
253. **Riéra, B. (1983).** *Chablis et cicatrization en forêt guyanaise, forêt de la "Piste de St Elie"*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier. Toulouse: 139 p.
254. **Riéra, B. (1987).** *Rôle des chablis dans la dynamique d'une forêt tropicale en Guyane Française*. Association Française des Ingénieurs Ecologues, Bordeaux.
255. **Roggy, J.-C. & Prévost, M.-F. (1999).** Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rain forest in French Guiana: a taxonomic and ecological approach. *New Phytologist* **144(2)**: 283-294.
256. **Rolim, S. G., Jesus, R. M., Nascimento, H. E. M., do Couto, H. T. Z. & Chambers, J. Q. (2005).** Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia* **142(2)**: 238-246.
257. **Roullier, C. (1997).** *Segmentation de l'espace forestier : description géomorphologique d'une région naturelle de Guyane*. Mémoire de DESS, Université de Bourgogne. Dijon: 49 p.
258. **Russo, S. E., Davies, S. J., King, D. A. & Tan, S. (2005).** Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* **93(5)**: 879-889.
-

259. **Sabatier, D. & Prévost, M.-F. (1990).** Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques* **219**: 31-55.
260. **Sabatier, D. & Prévost, M.-F. (1992).** *Variations du peuplement forestier à l'échelle stationnelle: le cas de la station des Nouragues en Guyane française.* Actes de l'atelier MAB-IUFRO, Cayenne, mars 1990.
261. **Sabatier, D., Grimaldi, M., Prévost, M.-F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M. & 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.
262. **Salvado, A. (2002).** *Etude des relations entre sol et végétation en forêt tropicale humide : comparaison de la dynamique forestière selon les profondeurs de nappe en saison sèche (Bas fonds vs Sol drainé) et étude du comportement de la nappe en saison humide.* Mémoire de DEA de Biologie Forestière. ENGREF, Nancy (France): 46 p.
263. **Saporta, G. (1990).** *Probabilités, analyse des données et statistique.* Technip, Paris. 493 p.
264. **Sarrailh, J.-M. (1984).** Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais - Opération ECEREX : résumé des premiers résultats. *Bois et Forêts des Tropiques* **206**: 13-32.
265. **Sarrailh, J.-M. (1989).** L'opération ECEREX. Etudes sur la mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais après déboisement. Le point sur les recherches en cours. *Bois et Forêts des Tropiques* **219**: 79-97.
266. **Scarano, F. R., Ribeiro, K. T., Moraes, L. F. D. d., Lima, H. C. d., De Moraes, L. F. D. & De Lima, H. C. (1997).** Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **13(6)**: 793-803.
267. **Schimann, H., Ponton, S., Hättenschwiler, S., Ferry, B., Lensi, R., Domenach, A.-M. & Roggy, J.-C. (2007).** Nitrogen use strategies of two tropical rainforest tree species in French Guiana: evidence from ¹⁵N natural abundance and microbial activities. *Soil Biology and Biogeochemistry* **accepté**.
268. **Schmitt, L. & Bariteau, M. (1989).** Gestion de l'écosystème forestier guyanais. Etude de la croissance et de la régénération naturelle. Dispositif de Paracou. *Bois et Forêts des Tropiques* **220**: 3-24.
269. **Schöngart, J., Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Ayres, J. M., Hüttermann, A. & Worbes, M. (2004).** Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* **10(5)**: 683-692.
270. **Schöngart, J., Piedade, M. T. F., Wittmann, F., Junk, W. J. & Worbes, M. (2005).** Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolia* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia*: 8 p.
271. **Sheil, D. (1995).** A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo Forest, Uganda. *Forest Ecology and Management* **77(1-3)**: 11-34.
272. **Sheil, D. (2001).** Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. *Plant Ecology* **155(2)**: 183-199.
273. **Sheil, D., Salim, A., Chave, J., Vanclay, J. K. & Hawthorne, W. D. (2006).** Illumination-size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species. *Journal of Ecology* **94(2)**: 494-507.

274. **Silvertown, J. (2004).** Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* **19(11)**: 605-611.
275. **Sollins, P. (1998).** Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter? *Ecology* **79(1)**: 23-30.
276. **Soucémariadin, L. (2004).** *Recherche de critères du sol influençant la structure et la composition floristique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française)*. Mémoire de fin d'études, ENSAR. Rennes: 51 p.
277. **Sri-Ngernyuang, K., Kanzaki, M., Mizuno, T., Noguchi, H., Teejuntuk, S., Sungpalee, C., Hara, M., Yamakura, T., Sahunalu, P., Dhanmanonda, P. & Bunyavejchewin, S. (2003).** Habitat differentiation of Lauraceae species in a tropical lower montane forest in northern Thailand. *Ecological Research* **18(1)**: 1-14.
278. **Stephenson, N. L. & Van Mantgem, P. J. (2005).** Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecology Letters* **8(5)**: 524-531.
279. **Sterba, H. & Monserud, R. A. (1993).** The maximum density concept applied to uneven-aged mixed-species stands. *Forest Science* **39**: 432-452.
280. **Suzuki, R. O., Suzuki, J.-I. & Kachi, N. (2005).** Change in spatial distribution patterns of a biennial plant between growth stages and generations in a patchy habitat. *Annals of Botany* **96(6)**: 1009-1017.
281. **Svenning, J.-C. (1999).** Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* **87(1)**: 55-65.
282. **Svenning, J.-C. (2001).** Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* **17**: 97-113.
283. **Svenning, J.-C. (2002).** A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation* **104(2)**: 133-148.
284. **Svenning, J.-C., Kinner, D. A., Stallard, R. F., Engelbrecht, B. M. J. & Wright, S. J. (2004).** Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology* **85(9)**: 2526-2538.
285. **ter Braak, C. J. F. (1985).** Correspondance analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* **41**: 859-873.
286. **ter Steege, H., Jetten, V. G., Polak, A. M. & Werger, M. J. A. (1993).** Tropical rain forest types and soil factors in a watershed area in Guyana. *Journal of Vegetation Science* **4(5)**: 705-716.
287. **ter Steege, H. (1994).** Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* **100(4)**: 356-367.
288. **ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., Van der Hout, P., Daly, D. C., Silveira, M., Phillips, O. L., Vásquez Martínez, R., Van Andel, T., Duivenvoorden, J. F., Adalardo de Oliveira, A., Ek, R., Thomas, R., Van Essen, J., Baider, C., Mass, P., Mori, S., Terborgh, J., Núñez Vargas, P., Mogollón, H. & Morawetz, W. (2003).** A spatial model of tree α -diversity and -density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* **11**: 2255-2277.

289. **ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Phillips, O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P. & Vásquez, R. (2006).** Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* **443(7110)**: 444-447.
290. **Tilman, D. & Pacala, S. (1993).** The maintenance of species richness in plant communities. in R. E. Ricklefs et D. Schuller, (Eds), *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago press, Chicago: 13-25.
291. **Tilman, D. (2004).** Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* **101(30)**: 10854-10861.
292. **Traissac, S. (1998).** *Étude de la dynamique de la répartition spatiale de Vouacapoua americana (Aublet) arbre de forêt tropicale guyanaise*. Rapport de DEA. Université Claude Bernard, Lyon.
293. **Traissac, S. (2003).** *Dynamique spatiale de Vouacapoua americana (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard. Lyon: 194 p.
294. **Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Dalberg Poulsen, A., Moran, R. C., Quintina, C., Cañas, G. & Celi, J. (2002).** Distribution and diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* **34(4)**: 516-533.
295. **Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003).** Dispersal, environment, and floristic variation of western amazonian forests. *Science* **299(5604)**: 241-244.
296. **Valeix, J. & Mauperin (1989).** Cinq siècles de l'histoire d'une parcelle de la forêt domaniale de terre ferme d'Amérique du sud. *Bois et Forêts des Tropiques* **219**: 13-29.
297. **Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.-C., Hernandez, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E. & 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.
298. **van Andel, T. R. (2003).** Floristic composition and diversity of three swamp forests in northwest Guyana. *Plant Ecology* **167(2)**: 293-317.
299. **Van Nieuwstadt, M. G. L. & Sheil, D. (2005).** Drought, fire and tree survival in a Borneo rain forest, East Kalimantan, Indonesia. *Journal of Ecology* **93(1)**: 191-201.
300. **Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. & Maritan, A. (2003).** Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* **424**: 1035-1037.
301. **Volkov, I., Banavar, J. R., He, F., Hubbell, S. P. & Maritan, A. (2005).** Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature* **438(7068)**: 658-661.
302. **Vormisto, J., Svenning, J.-C., Hall, P. & Balslev, H. (2004).** Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* **92(4)**: 577-588.
303. **Wagner, H. H. (2003).** Spatial covariance in plant communities: integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology* **84(4)**: 1045-1057.

-
304. **Wagner, H. H. (2004).** Direct multi-scale ordination with canonical correspondence analysis. *Ecology* **85(2)**: 342-351.
305. **Watson, J. D. & Crick, F. H. C. (1953).** Molecular structure of nucleic acids, a structure for Deoxyribose Nucleic Acid. *Nature*: 737-738.
306. **Webb, C. O. & Peart, D. R. (2000).** Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* **88**: 464-478.
307. **Webb, E. L. & Peralta, R. (1998).** Tree community diversity of lowland swamp forest in Northeast Costa Rica, and changes associated with controlled selective logging. *Biodiversity and Conservation* **7(5)**: 565-583.
308. **Weigelt, A. & Jolliffe, P. (2003).** Indices of plant competition. *Journal of Ecology* **91**: 707-720.
309. **Whitfield, J. (2002).** Neutrality versus the niche. *Nature* **417**: 480-481.
310. **Wittmann, F. & Junk, W. J. (2003).** Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography* **30(10)**: 1533-1544.
311. **Woodall, C. W., Grambsch, P. L. & Thomas, W. (2005a).** Applying survival analysis to a large-scale forest inventory for assessment of tree mortality in Minnesota. *Ecological Modelling* **189(1-2)**: 199-208.
312. **Woodall, C. W., Grambsch, P. L., Thomas, W. & Moser, W. K. (2005b).** Survival analysis for a large-scale forest health issue: Missouri oak decline. *Environmental Monitoring and Assessment* **108(1-3)**: 295-307.
313. **Wright, S. J. (2002).** Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130(1)**: 1-14.
314. **Yamada, T., Itoh, A., Kanzaki, M., Yamakura, T., Suzuki, E. & Ashton, P. S. (2000).** Local and geographical distributions for a tropical tree genus, *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far East. *Plant Ecology* **148(1)**: 23-30.
315. **Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. & Hozumi, K. (1963).** Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology* **14**: 107-129.

Liste des figures

Figure 1-1 : Carte de situation, topographie et réseau hydrographique dans la zone d'étude du dispositif de Paracou. _____	18
Figure 1-2 : Schéma du dispositif de Paracou et détail d'une parcelle. _____	19
Figure 1-3 : Proportion des surfaces occupées par les différentes unités d'hydromorphie de surface en parcelles témoin. _____	27
Figure 1-4 : Proportion des surfaces occupées par les différents types de drainage sur les 6 parcelles témoin. _____	28
Figure 1-5 : Proportions, en surface, des trois classes de topographie, pour les 6 parcelles témoin. _____	30
Figure 1-6 : Proportion moyenne, en surface, des différentes unités de sol cartographiées sur les 6 parcelles témoin de Paracou et correspondance avec la coupe schématique d'une colline. _____	30
Figure 1-7 : Évolution de la mortalité et du recrutement depuis 1985 en parcelles 1, 6 et 11 de Paracou. _____	33
Figure 2-1 : AFC de la végétation en parcelles témoin de Paracou. _____	52
Figure 2-2 : Exemple de répartition spatiale de deux espèces sur deux types de sols. _____	56
Figure 2-3 : Exemple de translation d'une carte des sols selon la convention du tore. _____	58
Figure 2-4 : Les huit cartes utilisées pour le test de translation toroïdale. _____	59
Figure 2-5 : Exemple de quatre semis de points simulés par un processus de Matérn. _____	64
Figure 2-6 : Représentation schématique des trois niveaux de permutation. _____	65
Figure 2-7 : Relation entre le nombre d'associations positives et le nombre d'associations négatives pour les 34 unités de sol. _____	68
Figure 2-8 : ACP de la table de corrélation entre les 34 unités de sol et 39 espèces. _____	70
Figure 2-9 : Classification des espèces en 10 groupes dans le plan de l'ACP. _____	72
Figure 2-10 : Relation entre les 9 groupes édaphiques, en abscisse (sans le groupe 10) et les 5 groupes de Favrichon (en ordonnée, distingués par les niveaux de gris). _____	76
Figure 2-11 : Relation entre le premier axe de l'AFC à Paracou (cf. Figure 2-1) et le premier axe de la CCA de Pélissier <i>et al.</i> [2002] à Saint-Élie. _____	82
Figure 3-1 : Histogramme de distribution des accroissements d' <i>Eperua falcata</i> en parcelles témoin de Paracou. _____	94

Figure 3-2 : Exemple des modèles de croissance de Gompertz et de Lunqvist-Matérn. _____	95
Figure 3-3 : Relation entre accroissement diamétrique et diamètre pour <i>Eperua grandiflora</i> et <i>Eschweilera sagotiana</i> . _____	96
Figure 3-4 : Exemple de calcul des indices de compétition. _____	98
Figure 3-5 : Évolution de la distribution entre les arbres en place en 1991 et les arbres recrutés depuis. _____	109
Figure 3-6 : Relation entre les rapports de densité (densité en bas-fond sur densité hors bas-fond) des jeunes tiges et des arbres (adapté de Baraloto <i>et al.</i> [2007]). _____	114
Figure 3-7 : Réponse des jeunes plants aux traitements expérimentaux et comparaison avec les densités des jeunes arbres en bas-fonds (SFF) et sur interfluve (TFF). _____	115
Figure 4-1 : Comparaison des structures diamétriques par parcelle, entre bas-fonds et interfluves. _____	123
Figure 4-2 : Densité et surface terrière par parcelle en 2003. _____	124
Figure 4-3 : Comparaison des densités entre unités de sol pour les trois découpages cartographiques des parcelles de Paracou. _____	124
Figure 4-4 : Comparaison des surfaces terrières entre unités de sol pour les trois découpages cartographiques des parcelles de Paracou. _____	125
Figure 4-5 : Comparaison des proportions de tiges (nb. / ha) en bas-fonds et sur interfluves : ____	126
Figure 4-6 : Droite d'autoéclaircie (Δ) et notations utilisées. _____	128
Figure 4-7 : Relation entre diamètre quadratique moyen et densité en 1991. _____	130
Figure 4-8 : Droite d'autoéclaircie ajustée sur les données des 6 parcelles témoin de Paracou. ____	131
Figure 4-9 : Effet du diamètre sur la mortalité, par type de mortalité. _____	139
Figure 4-10 : Relations entre la largeur des bas-fonds et l'indice d'encombrement. _____	149
Figure 5-1 : Comparaison des données de Paracou avec les forêts du bassin amazonien dans le plan (d_g , N). _____	161

Liste des tableaux

Tableau 1-1 : Proportion des parcelles témoin occupées par les deux sous-unités des bas-fonds. ___	25
Tableau 1-2 : Effectifs des espèces identifiées, répartis dans les principaux codes-essence auxquels ils appartiennent. _____	36
Tableau 1-3 : Classement des principales espèces (+ de 2 ind. / ha) par effectifs décroissants, sur les 6 parcelles témoin de Paracou. _____	39
Tableau 1-4 : Bilan des identifications selon le statut des arbres, vivants ou morts, en 2003. _____	40
Tableau 2-1 : Bilan de l'étude de sensibilité du test de permutation du tore. _____	66
Tableau 2-2 : Nombre d'EGE et effectif en nombre de tiges par groupe édaphique. _____	73
Tableau 2-3 : Comparaison entre les résultats d'association de 32 espèces par Collinet [1997] avec les groupes édaphiques établis à partir des tests de permutations. _____	80
Tableau 3-1 : Bilan des modèles de croissance pour 39 espèces, en parcelles témoin de Paracou.	102
Tableau 3-2 : Exemple de table de contingence entre recrutés et non recrutés sur deux unités de sol pour <i>Carapa procera</i> . _____	108
Tableau 3-3 : Liste des 8 espèces étudiées par [Baraloto <i>et al.</i> 2007]. _____	112
Tableau 4-1 : Proportion de tiges par classes de diamètre sur les 6 parcelles témoin en 2003. ___	122
Tableau 4-2 : Bilan des modèles de mortalité. _____	140
Tableau 4-3 : Bilan du modèle de recrutement. _____	146
Tableau 4-4 : Bilan du modèle de production en surface terrière. _____	147

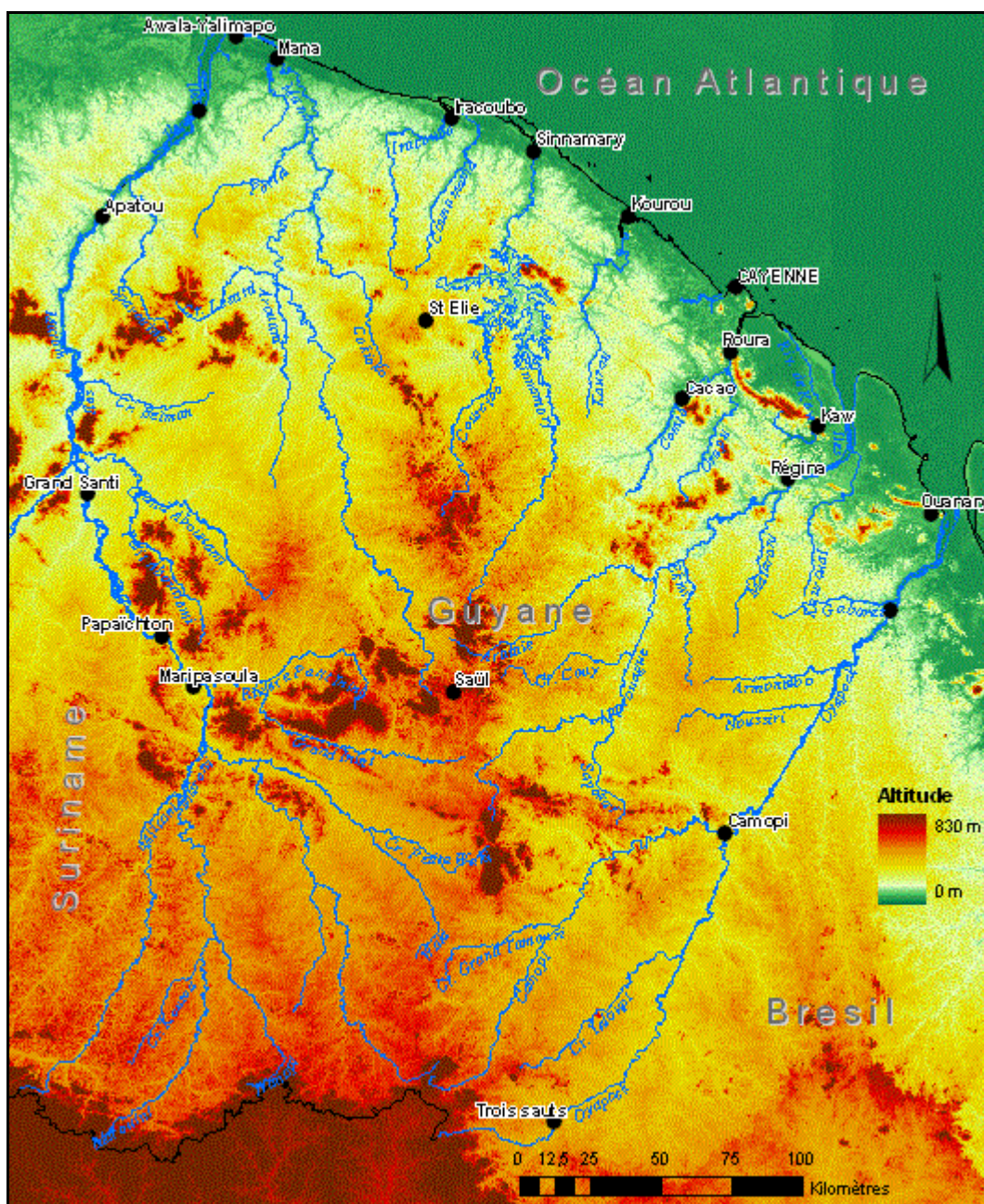
- Annexes -

Annexes

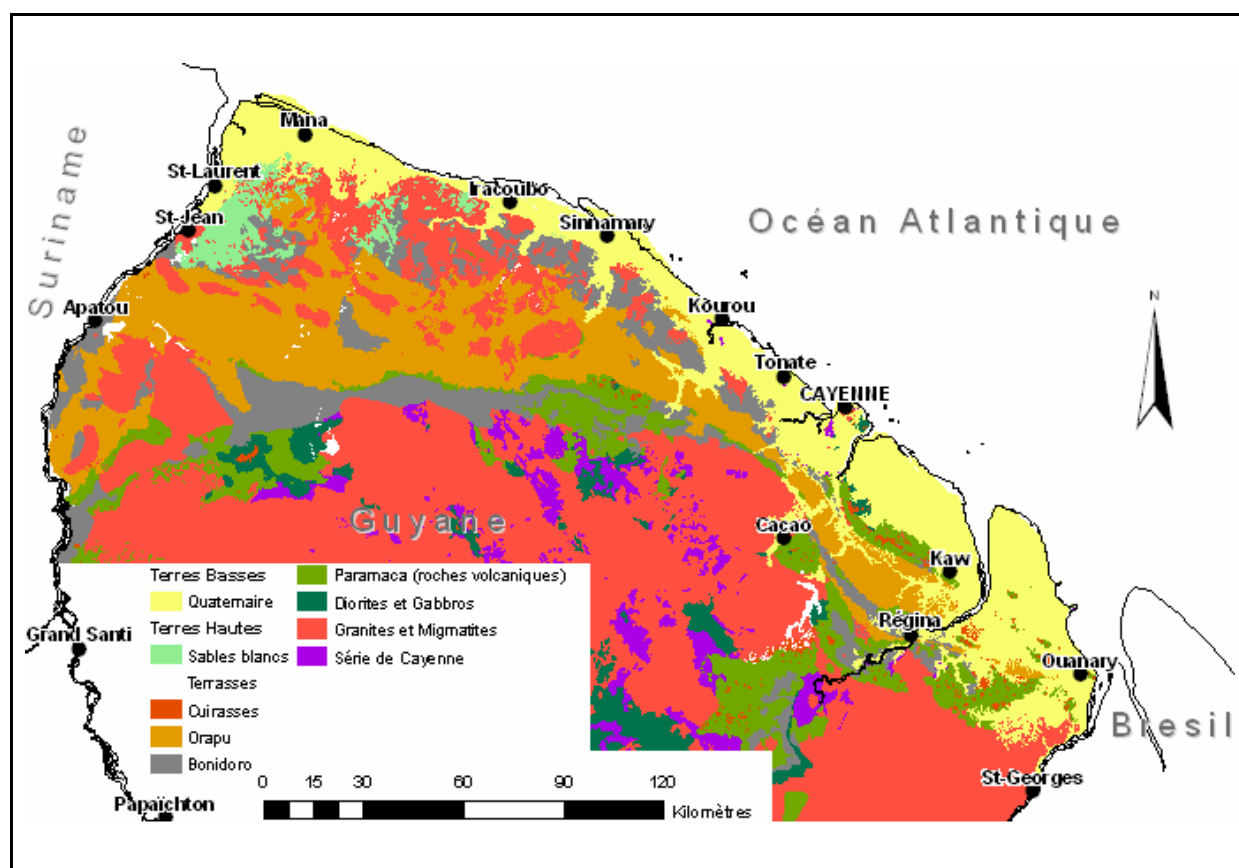
<i>Annexe A- Cartes</i>	<u>199</u>
<i>Annexe B- Publication</i>	<u>207</u>
<i>Annexe C- Tableaux</i>	<u>227</u>
<i>Annexe D- Calcul d'un indice d'encombrement</i>	<u>239</u>
<i>Annexe E - Unités de sols et groupes édaphiques</i>	<u>241</u>

Annexe A - Cartes

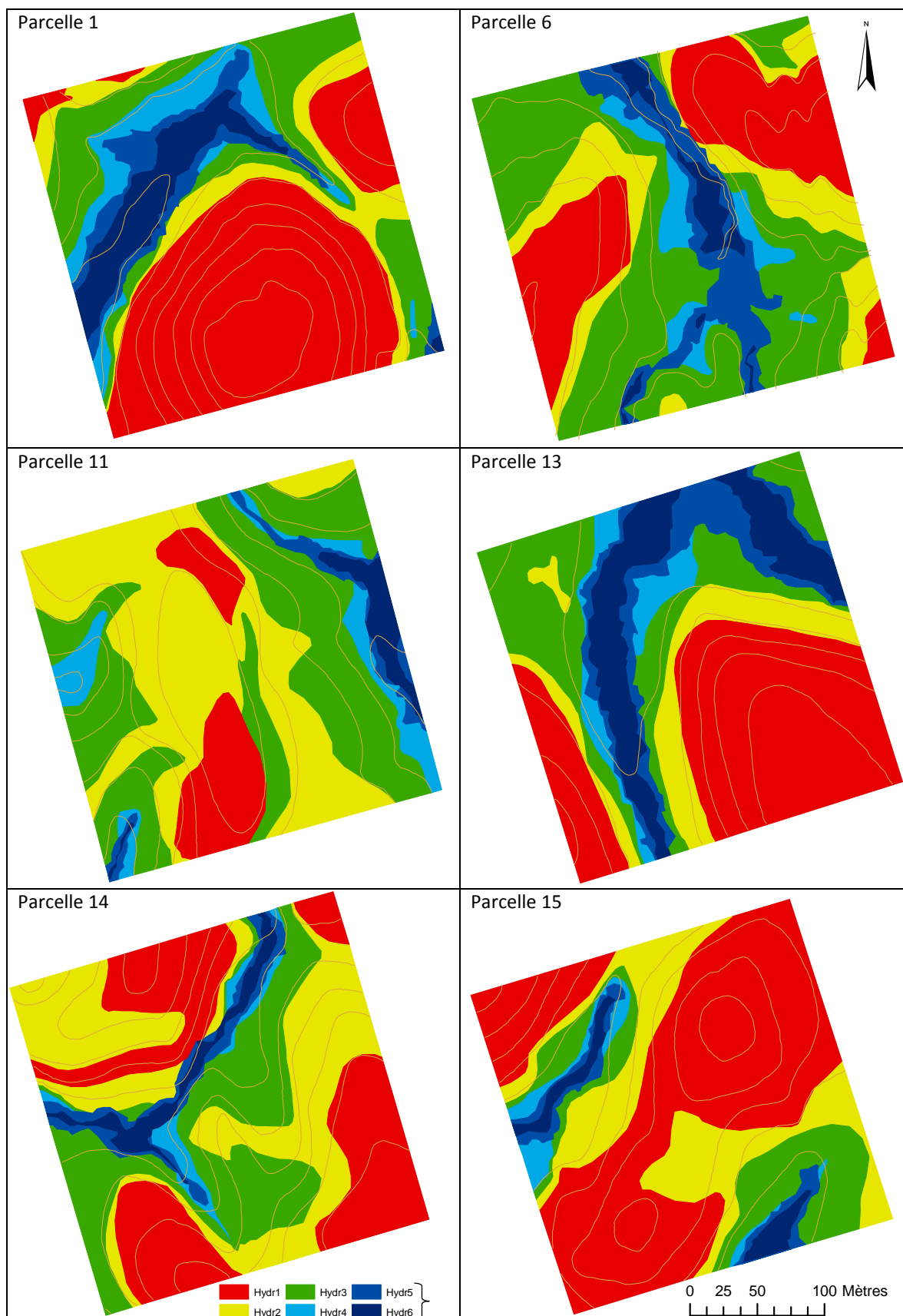
<i>Carte 1 : Modèle numérique de terrain et réseau hydrographique simplifié de Guyane (sources BRGM et ONF)</i>	201
<i>Carte 2 : Carte géologique simplifiée du nord de la Guyane (source BRGM).</i>	202
<i>Carte 3 : Cartes de l'hydromorphie de surface et des bas-fonds sur les 6 parcelles témoin de Paracou.</i>	203
<i>Carte 4 : Cartes des catégories de drainage sur les 6 parcelles témoin de Paracou.</i>	204
<i>Carte 5 : Cartes des classes topographiques sur les 6 parcelles témoin de Paracou</i>	205



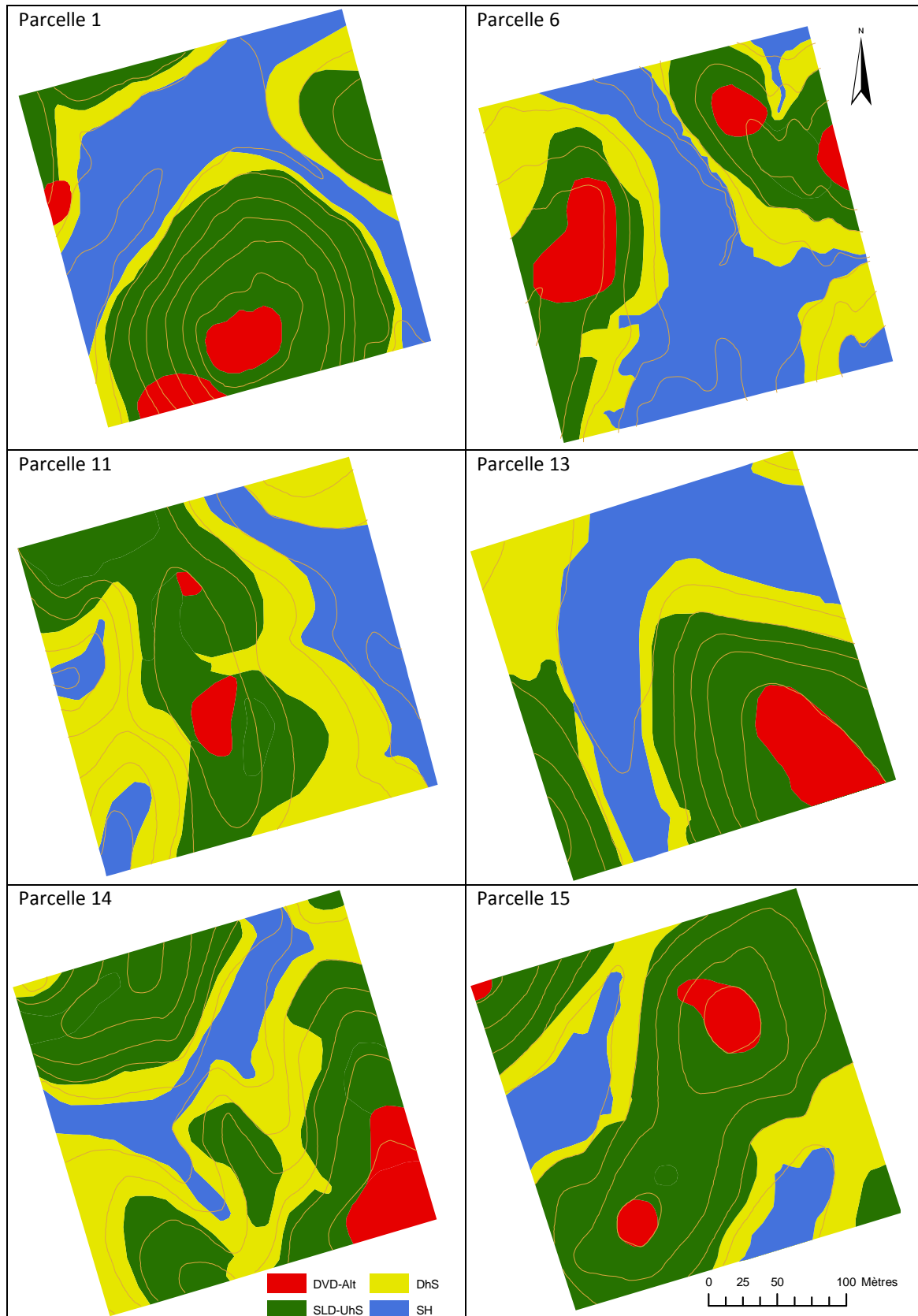
Carte 1: Modèle numérique de terrain et réseau hydrographique simplifié de Guyane (sources BRGM et ONF).



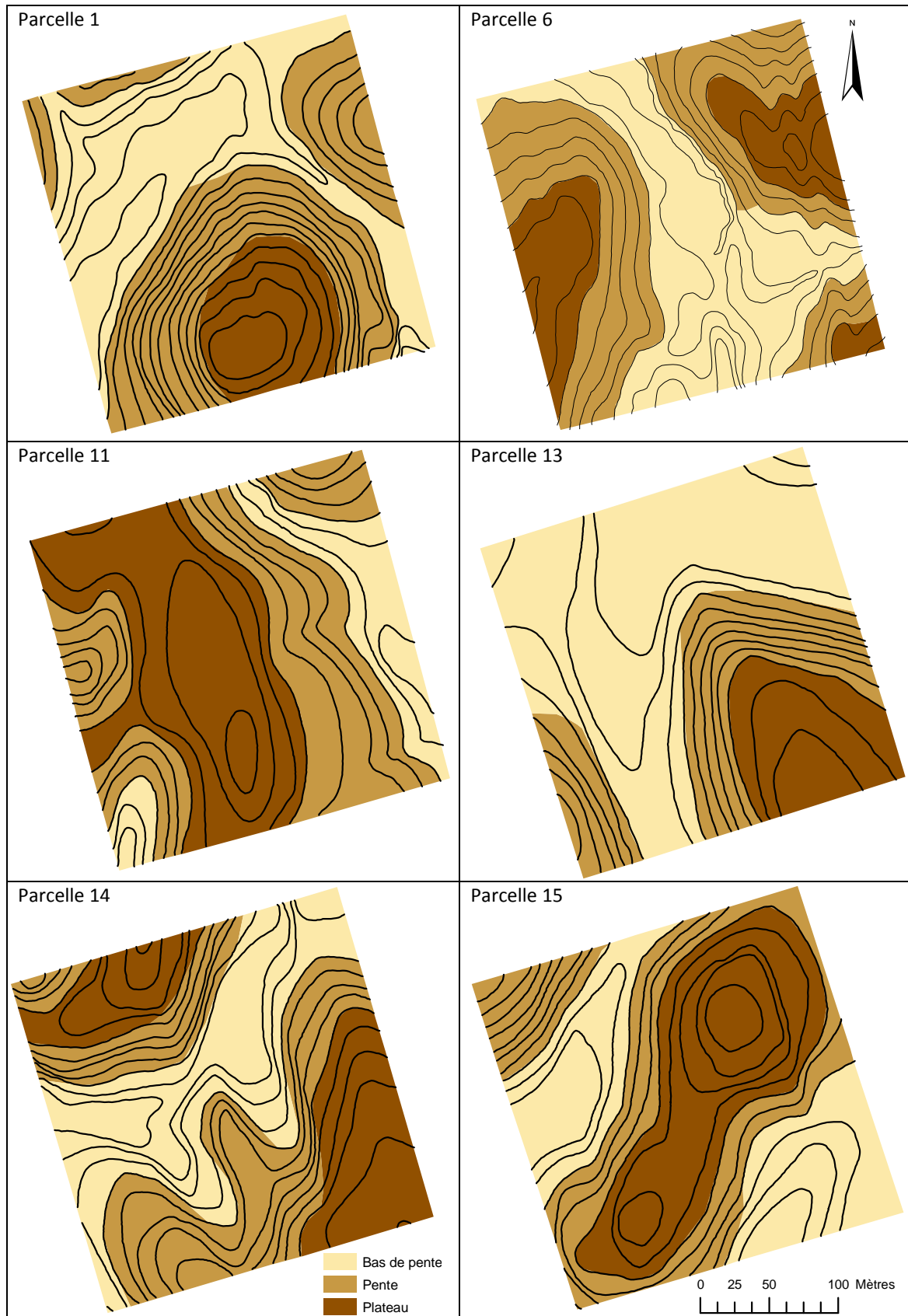
Carte 2 : Carte géologique simplifiée du nord de la Guyane (source BRGM).



Carte 3 : Cartes de l'hydromorphie de surface et des bas-fonds sur les 6 parcelles témoin de Paracou. Les courbes de niveaux sont espacées de 5 m.



Carte 4 : Cartes des catégories de drainage sur les 6 parcelles témoin de Paracou.
 Les courbes de niveaux sont espacées de 5 m.



Carte 5 : Cartes des classes topographiques sur les 6 parcelles témoin de Paracou.
Les courbes de niveaux sont espacées de 2,5 m.

Annexe B - Publication

Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. & Ferry, B. (2007).
Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four
neotropical tree genera. *Ecology* **88(2)**: 478-489

SEASONAL WATER STRESS TOLERANCE AND HABITAT ASSOCIATIONS WITHIN FOUR NEOTROPICAL TREE GENERA

CHRISTOPHER BARALOTO,^{1,5} FRANCOIS MORNEAU,² DAMIEN BONAL,¹ LILIAN BLANC,³ AND BRUNO FERRY⁴

¹ INRA, UMR "Ecologie des Forêts de Guyane," Kourou, French Guiana

² ENGREF, UMR "Ecologie des Forêts de Guyane," Kourou, French Guiana

³ CIRAD-Foret, UMR "Ecologie des Forêts de Guyane," Kourou, French Guiana

⁴ ENGREF, UMR "Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois," CS 14216, 54042 Nancy Cedex, France

Abstract. We investigated the relationship between habitat association and physiological performance in four congeneric species pairs exhibiting contrasting distributions between seasonally flooded and terra firme habitats in lowland tropical rain forests of French Guiana, including *Virola* and *Iryanthera* (Myristicaceae), *Symphonia* (Clusiaceae), and *Eperua* (Caesalpiniaceae). We analyzed 10-yr data sets of mapped and measured saplings (stems >150 cm in height and <10 cm diameter at breast height [dbh]) and trees (stems >10 cm dbh) across 37.5 ha of permanent plots covering a 300-ha zone, within which seasonally flooded areas (where water table never descends below 1 m) have been mapped. Additionally, we tested the response of growth, survival, and leaf functional traits of these species to drought and flood stress in a controlled experiment. We tested for habitat preference using a modification of the torus translation method. Strong contrasting associations of the species pairs of *Iryanthera*, *Virola*, and *Symphonia* were observed at the sapling stage, and these associations strengthened for the tree stage. Neither species of *Eperua* was significantly associated with flooded habitats at the sapling stage, but *E. falcata* was significantly and positively associated with flooded forests at the tree stage, and trees of *E. grandiflora* were found almost exclusively in nonflooded habitats. Differential performance provided limited explanatory support for the observed habitat associations, with only congeners of *Iryanthera* exhibiting divergent sapling survival and tree growth. Seedlings of species associated with flooded forest tended to have higher photosynthetic capacity than their congeners at field capacity. In addition, they tended to have the largest reductions in leaf gas exchange and growth rate in response to experimental drought stress and the least reductions in response to experimental inundation. The corroboration of habitat association with differences in functional traits and, to a lesser extent, measures of performance provides an explanation for the regional coexistence of these species pairs. We suggest that specialization to seasonally flooded habitats may explain patterns of adaptive radiation in many tropical tree genera and thereby provide a substantial contribution to regional tree diversity.

Key words: drought tolerance; French Guiana; photosynthetic capacity; phylogenetically independent contrast; relative growth rate; seasonally flooded forest; specific leaf area; torus translation method; tropical forest.

INTRODUCTION

One of the classical explanations for regional patterns of species diversity proposes that some species are limited to a subset of local abiotic or biotic conditions in which they outcompete other species (MacArthur and Levins 1964, Chase and Leibold 2003). Such niche differentiation in concert with habitat heterogeneity has been argued to permit coexistence and the maintenance of regional diversity (Tilman 1982, Kneitel and Chase 2004). In sessile species such as plants, strong associations between abundance and habitat descriptors have been interpreted to reflect habitat specialization (Clark et al. 1998, Svenning 2001). However, the contribution Manuscript received 23 December 2005; revised 24 July 2006; accepted 14 August 2006. Corresponding Editor: T. E. Dawson. ⁵ E-mail: baraloto@botany.ufl.edu

of habitat specialization to patterns of regional diversity in species-rich plant communities such as tropical trees has been questioned because most species exhibit naturally clumped distributions (Hubbell 1979, Condit et al. 2000), which may reflect a process other than habitat specialization, such as dispersal limitation (Condit et al. 2000, Dalling et al. 2002) or random events (Hubbell 2001).

Recent evidence for habitat associations among tropical trees has been provided by studies addressing this problem using at least one of four approaches. Most studies have focused on small-scale (50 ha) permanent plot data, using randomization tests such as the torus model (Harms et al. 2001) or Poisson cluster model (Plotkin et al. 2000) to account for spatial aggregation when computing correlations with environmental variables such as topography. A second approach has used distribution data from larger spatial scales (1000 km²) to

examine the consistency of patterns of habitat association across large distances (Fine et al. 2005). Other studies have provided evidence that species perform better in the habitat in which they are aggregated, using either long-term census data (Russo et al. 2005) or reciprocal transplant experiments with seedlings (Fine et al. 2004, Palmiotto et al. 2004, Baltzer et al. 2005).

A fourth approach has addressed the mechanisms underlying differential performance and/or distributions, testing for differences in traits hypothesized to confer a performance advantage in a particular environment. Trait screening that explicitly incorporates evolutionary relationships among species can provide considerable insight into adaptive evolution and niche assembly (Webb et al. 2002, Ackerly 2003). For example, Fine et al. (2006) show that seedling performance differences between Peruvian tree congeners that are white sand or clay specialists can be explained by a trade-off between investment in defense and rapid growth. Clearly, a more complete understanding of habitat specialization would result from studies integrating measures of distribution, performance, and traits in a phylogenetic context, yet few examples exist to date (Cavender-Bares et al. 2004, Fine et al. 2005, 2006).

A large number of recent studies have tested for edaphic habitat specialization among tropical trees by examining habitat types defined by soil nutrient availability (Harms et al. 2001, Potts et al. 2002, Palmiotto et al. 2004, Russo et al. 2005). However, despite the strong seasonality of most neotropical forests (Losos and Leigh 2004), relatively little attention has been paid to how habitats with seasonal differences in water stress can limit species distributions (Prance 1979, Lopez and Kursar 2003, Parolin et al. 2004). In particular, seasonally flooded forests inundated by high precipitation (floodplain forests, *sensu* Prance 1979) have been differentiated from terra firme forests for at least two reasons that might affect tree species distributions. First, seasonally flooded forest is characterized by periods of inundation, with soils saturated to the surface, for periods that may last several weeks during the height of the rainy season in many forests (Prance 1979, Parolin et al. 2004). In fact, the lower species richness found in seasonally flooded forest has been attributed to flood intolerance among species that occur in terra firme forest (Duijvenvoorden 1995). Second, trees in seasonally flooded forest may be less susceptible to drought during the dry season because the water table in many of these lowland areas remains within 60 cm of the soil surface (Salvado 2002). Severe drought has been shown to affect species composition in several tropical forests (Wright 1992, Condit et al. 1995, 2004). However, it remains unknown whether seasonally flooded forest may represent a refuge for species that are drought intolerant (Parolin 2001).

The lowland tropical forests of French Guiana provide good opportunities to examine tree associations with seasonally flooded forest because they contain

frequent examples of congeneric species exhibiting divergent patterns of habitat associations in a heterogeneous landscape of seasonally flooded and terra firme forest (Sabatier et al. 1997, Koponen et al. 2004). To examine the relationship between habitat association and physiological performance within four congeneric species pairs across seasonally flooded and terra firme forest, we combined experimental and observational data for species traits with patterns of performance and distribution of saplings and adult trees in the field to address the following questions. (1) Is a positive association with seasonally flooded forest accompanied by a negative association with terra firme forest? Does preference or avoidance of seasonally flooded forest occur at different developmental stages for these species? (2) Are performance measures of growth and survival consistent with habitat associations for each developmental stage? (3) Are flood-tolerant species characterized by particular combinations of morphological or physiological traits? (4) To what extent do traits that confer advantages in flooded forest and/or seasonal drought explain contrasting distributions for the four congener pairs?

METHODS

Overview and species

In lowland forests of French Guiana, at least 17 genera include congener pairs that exhibit contrasting distributions in seasonally flooded vs. terra firme forest. We chose four of these pairs for study because they are common, easily distinguished morphologically, and their fruit was available in 2003 when we began trait screening for juveniles. These four pairs show strong evidence of spatial aggregation at scales of 0.5–10 ha (Collinet 1997) and have been the subject of general consensus about habitat association among foresters, ecologists, and botanists in French Guiana. One species in each genus is associated with seasonally flooded forest, as reflected in local common names (Gourlet-Fleury et al. 2004), including *Iryanthera hostmanii* and *Virola surinamensis* (Myristicaceae), *Symphonia globulifera* (Clusiaceae), and *Eperua falcata* (Caesalpiniaceae). Four common congeners have been associated with terra firme forest, including *I. sagotiana*, *V. michelii*, *S. sp. 1*, and *E. grandiflora* (Sabatier et al. 1997). Nomenclature follows Boggan et al. (1997), with an undescribed but morphologically distinct species of *Symphonia* (*S. sp. 1*) as reported earlier by Molino and Sabatier (2001).

To address the first two questions, we analyzed data from long-term demographic inventories of trees and saplings of these species. To address the other questions, we integrated data from a shadehouse experiment on juveniles of the eight species grown under controlled conditions of water stress.

Demographic inventories

All inventories were conducted at the Paracou experimental site (5°18' N, 52°55' W), a lowland tropical

rain forest near Sinnamary, French Guiana (Gourlet-Fleury et al. 2004). The site receives nearly two-thirds of the annual 2875 mm (mean from 1986 to 2005, SD = 540 mm) of precipitation between mid-March and mid-June, and <50 mm per month in September and October (Bonal et al. 2000). Topographic contours within the site range between 0 m and 35 m above sea level, and soil physical and chemical characteristics differ markedly between the resulting topographic classes of plateau, midslope, and bottomland (Baraloto et al. 2005, Epron et al. 2006). Bottomland sites can be further subdivided based on the depth of water availability in the wet and dry season. In particular, a zone of seasonally flooded forest has been defined as an area where periodic inundation at least to the soil surface occurs during the rainy season, and where a permanent water table supplied by the streams persists during the dry season, almost never receding below 1 m in depth. This area covers about 10% of the permanent study plots. We define all other zones as terra firme forest, with less severe flooding periods in the rainy season (despite important variations relative to topographic position) and without any access to the riparian water table during the dry season.

Tree census data are from a series of 15 permanent plots of 6.25 ha each, and an additional plot of 25 ha, in which all stems >10 cm dbh were censused every one to two years from 1984 to 2003 (Gourlet-Fleury et al. 2004). Some of the plots at Paracou were logged and subjected to silvicultural treatments in 1986. Therefore, we limited our analyses of adult trees to censuses conducted within the six unlogged plots because most trees were harvested in terra firme forest. We also limited our analysis to the census period during which all of the focal species were identified by botanists, beginning in 1995 to the most recent inventory in 2003.

Saplings were defined as individuals >150 cm tall but <10 cm in dbh. Sapling data are from a series of 768 fixed-radius subplots of 50 m spaced every 20 m within an 8 X 8 grid centered within 12 of the Paracou plots. Within these subplots, saplings of 25 species, including the eight focal species of this study, were identified, mapped, and measured from 1995 to 2005 (Gourlet-Fleury et al. 2004). Patterns of habitat association for saplings did not differ between logged and unlogged plots, so we included the logged plots in subsequent analyses.

Association tests

To test for associations between trees and saplings in flooded vs. nonflooded forest habitats, we used a modification of the torus translation method described by Harms et al. (2001), which accounts for spatial aggregation by permuting rotations of habitat coordinates relative to those of trees. Our modifications are detailed in Appendix A. We also calculated density ratios as the relative density of stems in seasonally flooded vs. terra firme forest. To correct for the absence

of a species due to spatial aggregation unrelated to habitat preferences, we included only those sapling plots within the dispersal distance of extant trees of reproductive size for a given species calculation, using a modification of the procedure described in Baraloto and Goldberg (2004).

Field performance

For each species in each data set, we estimated performance parameters describing survival and growth. Survival was calculated as the mean proportion surviving between initial and final inventory dates (1995-2003 for trees; 1995-2005 for saplings). Growth was estimated as an average annual diameter increment. For saplings, this absolute growth rate may be influenced by size, because larger saplings tend to grow faster (C. Baraloto, unpublished data). Therefore, we calculated sapling growth as the relative growth rate (RGR) for dbh, as $RGR = (\log(\text{dbh}_{t_1}) - \log(\text{dbh}_{t_0})) / (t_1 - t_0)$. The original sapling data set measured dbh as 1 cm classes and not as a continuous variable, so we present growth data only from 2001, the first inventory date at which dbh measures were made to a precision of 0.1 mm.

To evaluate species performance in seasonally flooded vs. terra firme forest, we superimposed maps of stems for each species onto the maps of seasonally flooded forest in the GIS database, and we assigned the categorical variable of seasonally flooded/terra firme to each stem. Effects of seasonally inundated habitats on growth may occur because these sites tend to have fewer stems and lower basal area than terra firme forest (Prance 1979, Koponen et al. 2004), so we calculated a covariate describing neighborhood competition as the sum of basal areas of all stems >10 cm dbh within a radius of 20 m from trees, and 10 m from saplings. We then analyzed survival and RGR for each species with individual stems as replicates, using logistic regression and ANCOVA, with independent variables of seasonally flooded/terra firme forest (binary) and neighborhood basal area (continuous, log-transformed). *Virola surina-mensis* was excluded from the analyses because assumptions of the parametric models could not be met due to limited sample size.

Shadehouse experiment

We also tested the response of growth, survival, and leaf functional traits of these species to drought and flood stress in a controlled experiment in a shadehouse at the INRA research facilities in Kourou. Juveniles were grown in pots from 18 to 22 months of age, during which we measured six variables that have been linked to drought and/or flood tolerance and that describe performance (relative growth rate for biomass, RGR), morphology (specific leaf area, SLA; root: shoot ratio, R:S), and ecophysiology (carbon assimilation, A ; stomatal conductance, g_s ; water use efficiency, WUE). Full details of the experimental design and measurements are provided in Appendix B.

Month
2007

HABITAT PREFERENCES IN TROPICAL TREES

TABLE 1. Associations with seasonally flooded and terra firme soils for trees (>10 cm dbh) and saplings (>150 cm tall, <10 cm dbh) of four congeneric species pairs in the Paracou plots, French Guiana.

Species	Stage	Seasonally flooded†			Terra firme		
		JV	p	Association	JV	p	Association
<i>E. falcata</i>	tree	183	0.973	(+)*	1395	0.099	NS
	sapling	15	0.809	NS	183	0.467	NS
<i>E. grandiflora</i>	tree	10	0.004	(-)**	405	0.996	(+)**
	sapling	7	0.383	NS	84	0.445	NS
<i>I. hostmanii</i>	tree	111	1.000	(+)***	168	0.000	(-)***
	sapling	28	0.980	(+)*	105	0.082	NS
<i>I. sagotiana</i>	tree	3	0.000	(-)***	264	0.999	(+)***
	sapling	8	0.029	(-)*	206	0.900	NS
<i>S. globulifera</i>	tree	72	1.000	(+)***	10	0.000	(-)***
	sapling	32	1.000	(+)***	17	0.002	(-)**
<i>S. sp. 1</i>	tree	22	0.001	(-)**	407	0.996	(+)**
	sapling	10	0.029	(-)*	197	0.904	NS
<i>V. surinamensis</i>	tree‡	3	0.974	(+)*	2	0.011	(-)*
	sapling	3	0.912	NS	28	0.160	NS
<i>V. michelii</i>	tree	2	0.081	NS	58	0.933	NS
	sapling	7	0.605	NS	172	0.777	NS

Notes: Shown are the total number of stems censused (JV), the proportion of permutations with lower relative density within that category (p), and the corresponding positive (+) or negative (-) association.

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $p < 0.001$ (one-tailed); NS, not significant.

† The water table never descends below 1 m in depth.

‡ Trees were tested in an adjacent 25-ha plot because the species is rare at the site and does not occur in the main plots.

We used two approaches to test the effect of watering treatment on these correlated dependent variables based on multivariate analyses of variance (MANOVA). First, we analyzed the entire data set using three-way MANOVA to test the effects of genus, habitat preference (seasonally flooded or terra firme forest), treatment, and their interactions. We then performed MANOVA for each species to test for treatment effects. We compared means among treatments using Tukey's hsd post-hoc test.

We also examined correlations among species traits and their response to water stress treatments using principal components analysis (PCA). To describe the general morphology of the species, we included the mean value for the control treatment. To describe a species response to water stress treatments, we calculated the response ratios of those variables for which significant effects were found for any species (see Appendix B: Table B1), calculated as the mean proportional change in that variable between the control treatment and either the inundation treatment or the drought treatment. The analysis was conducted in Statistica, Version 6.0 (StatSoft, Tulsa, Oklahoma, USA) based on a correlation matrix using a varimax normalized rotation of the axes.

We examined whether habitat associations of species were consistent with their experimental response by calculating for each genus pair the difference between slopes describing the relationship between the PCA axes and a demographic index of the sapling density ratio in seasonally flooded forest vs. terra firme forest. The sapling data were used because they represent a more similar developmental stage to the juveniles grown in the experiment.

RESULTS

Habitat associations

Contrasting associations with seasonally flooded forest and/or terra firme forest habitats were detected in all four genera, and the magnitude of these associations and the stage at which they occurred varied between genera (Table 1). The four species positively associated with seasonally flooded forest all have density ratios greater than the community average at the tree stage, and their association with seasonally flooded forest strengthened between sapling and tree stages (Fig. 1). The four species negatively associated with seasonally flooded forest all have density ratios less than the community average at both tree and sapling stages, and all but *S. sp. 1* exhibit strengthening of this repulsion between stages.

Field performance in contrasting habitats

Habitat-dependent survival was observed for only one species, and only at the sapling stage (Fig. 2). *Iryanthera sagotiana* saplings had a five times lower survival rate in seasonally flooded forest than terra firme forest (estimate = -1.87, $P = 0.021$). Saplings of, *hostmanii* and *S. globulifera* had about a 40% greater survival rate in flooded vs. nonflooded forest, but these patterns were not statistically significant ($P = 0.061$ and 0.073, respectively). For no other species at the sapling stage, and for no species at the tree stage, did we detect an effect of habitat, or of the neighborhood basal area covariate, on survival.

Only within *Iryanthera* did we observe significant effects of habitat on tree diameter growth rate, with *I. hostmanii* growing faster in seasonally flooded forest

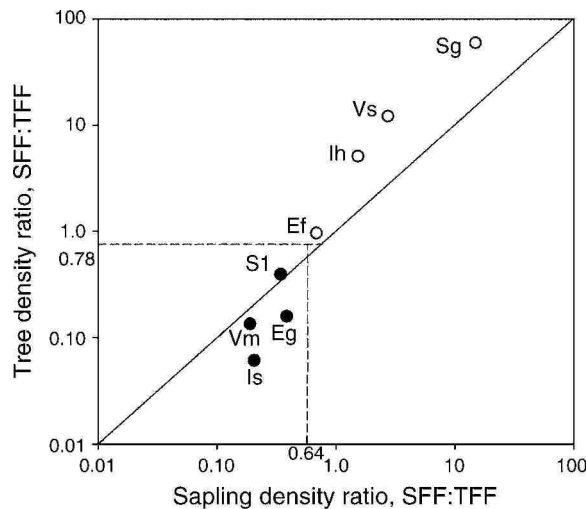


FIG. 1. Density ratios in seasonally flooded forest (SFF; water table never descends below 1 m depth) vs. terra firme forest (TFF) for four congeneric species pairs exhibiting contrasting distributions. Densities (no. stems/ha) were calculated as a proportion of total surface area sampled in each habitat for trees (dbh >10 cm) and as a proportion of the surface area sampled within dispersal areas of reproductive adults for saplings (>150 cm tall and <10 cm dbh). Dotted reference lines provide estimates of null density ratios, calculated for stems of all species combined based on sapling and tree stem densities in SFF:TFF of 3234:5062 and 498:642 stems/ha, respectively. Points above or below these reference lines indicate positive associations with SFF or TFF, respectively. Deviations above or below the solid diagonal indicate the strength of shifts between sapling and tree stages to associations with SFF or TFF, respectively. SFF-associated species based on torus translation tests (see Table 1) are indicated with open circles, and labels adjacent to each symbol are abbreviations for species epithets. Species abbreviations are as follows: *Eperua falcata*, Ef; *E. grandiflora*, Eg; *Iryanthera hostmanii*, lh; *I. sagotiana*, Is; *Symphonia globulifera*, Sg; *S. sp. 1*, S1; *Virola surinamensis*, Vs; and *V. michelii*, Vm. Note the log scale of both axes.

(effect of seasonally flooded forest = 0.05, $t = 2.76$, $P < 0.001$) and *I. sagotiana* growing more slowly there (effect = 0.26, $t = -2.10$, $P = 0.037$; Fig. 2). As well, *S. globulifera* showed a trend of faster growth in seasonally flooded forest (effect = 0.13, $t = 1.49$, $P = 0.14$). In addition to *I. sagotiana*, three other species (*E. falcata*, *E. grandiflora*, and *S. sp.1*) showed lower growth with increasing neighborhood basal area but no effect of habitat.

For no species was growth at the sapling stage influenced by habitat when neighborhood basal area was included in the model (see Fig. 2). Nonetheless, *S. globulifera* grew more slowly in areas with higher neighborhood competition (effect of neighborhood basal area = -0.024, $t = 2.22$, $P = 0.027$).

Experimental response to simulated flooding and drought

The effects of experimental treatments on juvenile performance varied among species. All juveniles of *V.*

michelii and *I. sagotiana* died within three weeks of inundation. Half of the juveniles of *S. sp. 1* also died in the inundation treatment, but only after more than six weeks. All of the other species had .80% survival over the four-month period during which the treatment was applied. No individuals expired under the drought treatment, although many of the plants had wilted leaves near the end of the treatment period.

Species within three of the four genera showed significant physiological responses to treatments, primarily a reduction in A and g_s in response to drought and/or inundation (Fig. 3). No significant effect of drought or inundation on any parameter was found in either species of *Symphonia*, and only the two species of *Eperua* showed significant growth reductions and changes in root allocation under water stress. These patterns contributed to the significant genus \times treatment interaction term in the MANOVA model (see Appendix B: Table B2). In addition, the magnitude of the differences between seasonally flooded forest/terra firme forest congeners for several parameters differed among genera, resulting in significant genus \times habitat preference interaction terms. This pattern was driven by differences between congeners only within *Eperua* for SLA, and only within *Symphonia* and *Virola* for R:S and RGR (Fig. 3).

The principal components analysis revealed the different patterns of traits and their response to water stress treatments both among genera and between seasonally flooded vs. terra firme forest species. The first axis (36.7% of variation) mostly represents flood tolerance, with strong positive loadings for the response ratio of relative growth rate and photosynthetic capacity to inundation (see Appendix B: Table B2 for full details). This axis also had a strong positive loading for WUE and a strong negative loading for SLA. The second axis (31.8% of variation) represents drought intolerance, with a strong negative loading for the response ratio of photosynthetic capacity to drought. This axis also had strong positive loadings for RGR, A , and g_s . Thus, the species least tolerant of inundation tended to have high SLA and low water use efficiency, whereas those least tolerant of drought tended to have higher leaf gas exchange and faster growth rates (Fig. 4A).

Patterns of experimental response were generally consistent with patterns of habitat association (Fig. 4B, C). Within all genera except *Eperua*, the species with the more positive values of the flood tolerance axis were more strongly associated with seasonally flooded forest as saplings, although with only three out of four genus pairs showing positive slopes in Fig. 4B. To a lesser extent, the species with more positive values of the drought intolerance axis were more strongly associated with seasonally flooded forest as saplings (three out of four genus pairs, including *Eperua*, show positive slopes in Fig. 4C).

Month
2007

HABITAT PREFERENCES IN TROPICAL TREES

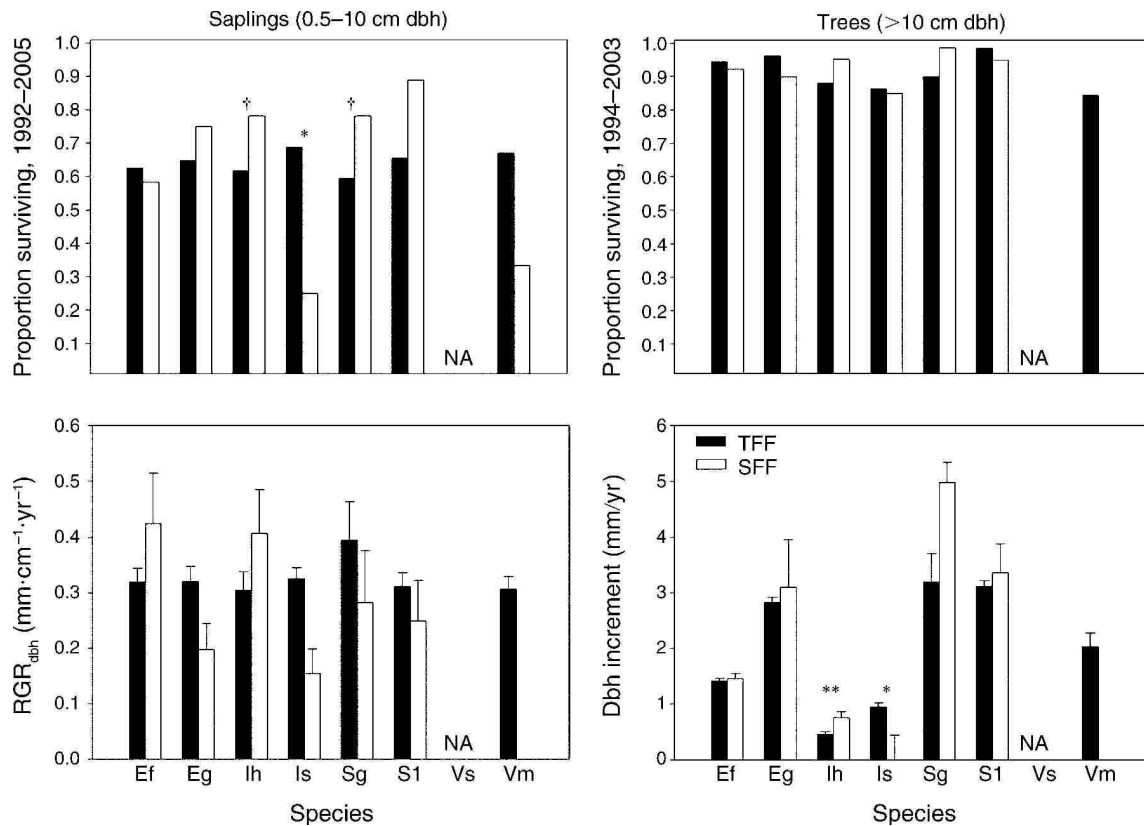


FIG. 2. Survival and growth of saplings (>150 cm tall, <10 cm dbh, beginning at 1.5 cm for growth) and trees (dbh >10 cm) for four congeneric species pairs in seasonally flooded (open bars) or terra firme (solid bars) habitats. Survival is shown as the proportion of stems surviving from 1995 to 2003 (trees) or 2005 (saplings). Growth of all saplings surviving from 2001 to 2005 was calculated as relative diameter growth (RGR), to account for the positive relationship between dbh and dbh increment found for these species in this size class. For adults, we report annual dbh increment for trees surviving from 1995 to 2003. Shown are the mean growth rates and standard errors. For each species, significant effects of habitat, following logistic regression (survival) or ANCOVA (growth), with neighborhood basal area as a covariate, are indicated as: $P < 0.10$, $*P < 0.05$, or $**P < 0.01$. Sample sizes are indicated in Table 1; for *V. surinamensis*, insufficient individuals were available to test these effects (NA). See Fig. 1 for species names.

DISCUSSION

Habitat preferences for seasonally flooded and terra firme habitats

We found strong evidence for contrasting habitat preferences between species pairs in all four genera (Table 1). Because the torus translation model compares relative densities of species, species could potentially exhibit positive associations in one habitat without a corresponding negative association with the other habitat if densities between habitat types differ (Harms et al. 2001). In our study, though, congener pairs show reversed patterns of both a strong positive association with either seasonally flooded forest or terra firme forest and the corresponding negative association with the other habitat type, indicating specialized ecological sorting. If we interpret the strength of these associations as a correlate of distribution restriction to one habitat or the other, then it appears that terra firme forest specialists such as *E. grandiflora* and *V. michelii* are less

likely to be found in seasonally flooded forest than vice versa for their congeners (Table 1). This pattern suggests that intolerance of terra firme forest species to seasonally flooded forest conditions may be a stronger constraint on distribution than limitations of terra firme conditions for species associated with seasonally flooded forest (Duivenvoorden 1995, Parolin 2001, Lopez and Kursar 2003).

Consistent strong habitat discrimination was found in all eight species for stems >10 cm dbh, yet there are differences among genera in the developmental stage at which habitat associations became apparent (Table 1, Fig. 1). Within *Iryanthera* and *Symphonia*, strong contrasting associations of the species pairs were observed beginning at the sapling stage, and these associations strengthened for the tree stage. Neither species of *Eperua* was significantly associated with seasonally flooded forest at the sapling stage, but *E. falcata* was significantly and positively associated with seasonally flooded forest at the tree stage, and trees of *E.*

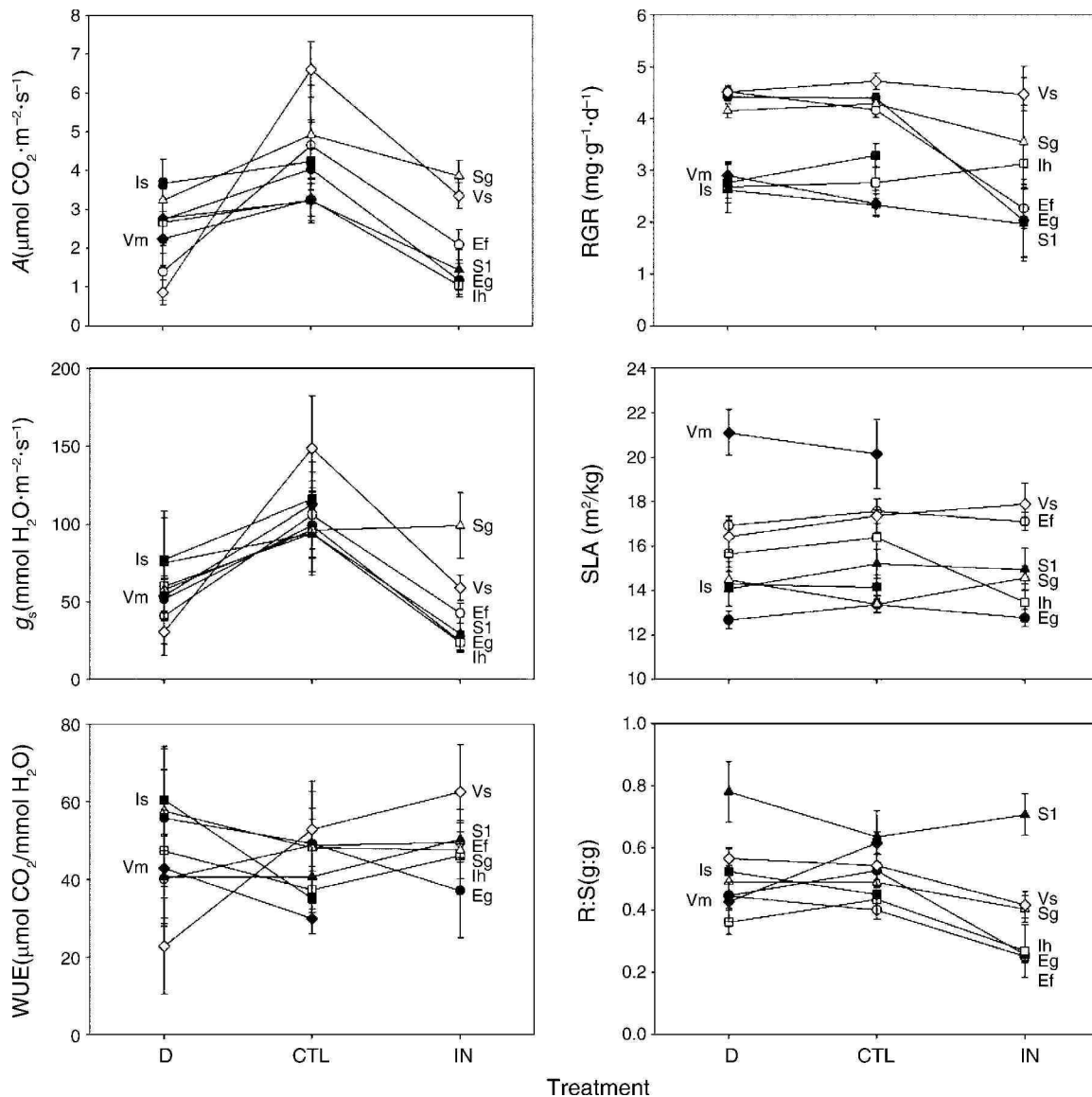


FIG. 3. Juvenile morphological and physiological traits under controlled (CTL) conditions of 8% PAR and field capacity, and trait response to experimental water stress treatments of drought (D) and inundation (IN). Each panel shows the mean trait value (6SE) for 6–10 individuals grown from 18 to 22 months of age. Trait values (y-axis) are: A , carbon assimilation; g_s , stomatal conductance; WUE, water use efficiency; RGR, relative growth rate; SLA, specific leaf area; and R:S, root:shoot ratio. Open and closed symbols indicate species associated with seasonally flooded or terra firme forests, respectively. Each of the four genera is indicated with a different symbol, with species abbreviations (see Fig. 1) adjacent in each panel for clarity. Results for statistical tests for effects of treatments on the different species are presented in Appendix B: Table B1.

grandiflora were found almost exclusively in terra firme forest (Table 1). Russo et al. (2005) report a similar pattern in the 50-ha Malaysian Lambir plot, with species diversity decreasing between dbh classes because of losses of species on soil types with which they were not significantly associated. Coupled with low survival rates and reduced performance exhibited by juveniles of *I. sagotiana*, *S. sp. 1*, and *V. michelii* in simulated inundation treatments (Fig. 3), this suggests that associations in *Virola* and *Eperua* occur because of

differential performance at some point between the sapling and adult tree stage.

Alternative explanations for correlations of distributions with habitats involve ecological processes that we did not study explicitly. First, seed dispersal may be constrained for these species by a lack of dispersal agents or limited colonization sites (Condit et al. 2000). Dispersal limitation may be particularly pronounced for autochorous *Eperua*, because unlike the other three genera that are dispersed by bats and terrestrial rodents

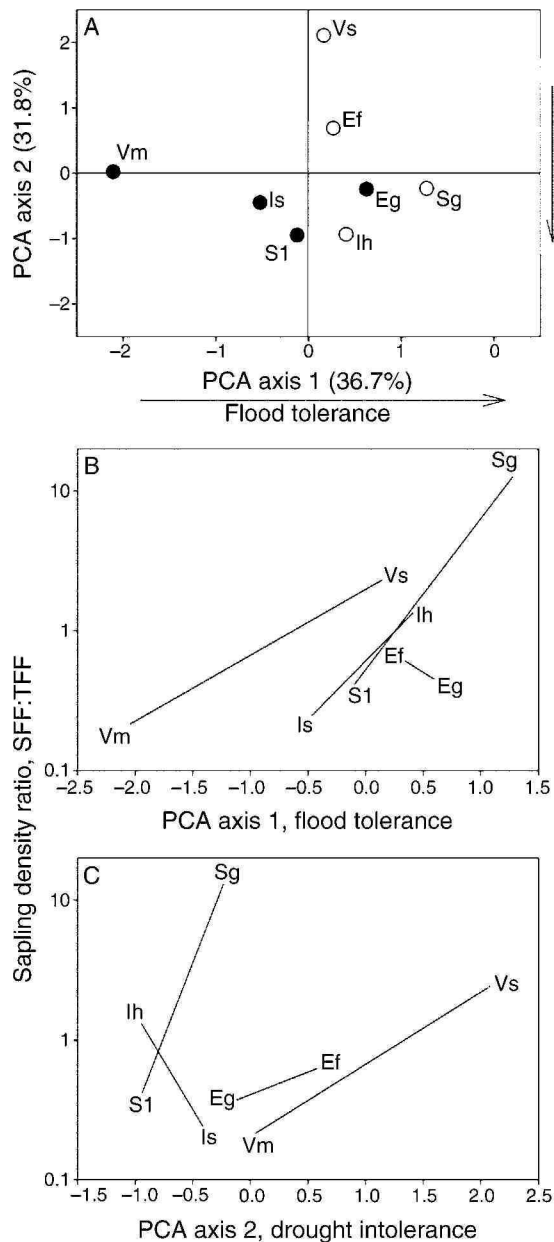


FIG. 4. Juvenile response to experimentally controlled conditions of water stress, and its relationship to sapling densities in seasonally flooded (SFF) vs. terra firme (TFF) forest habitats. (A) Results of a principal components analysis for juvenile morphological and physiological traits under controlled conditions of drought and water stress. Shown are four congeneric species pairs with contrasting associations with either seasonally flooded (open circles) or terra firme (solid circles) habitats. PCA Axis 1 represents flood tolerance, with strong positive loadings for the response ratio of relative growth rate and photosynthetic capacity to inundation. PCA Axis 2 represents drought intolerance, with a strong negative loading for the response ratio of photosynthetic capacity to drought. Labels adjacent to each symbol are abbreviations for species epithets (see Fig. 1). See Appendix B for a full description of methods and PCA axis loadings. (B, C) The ratio of the mean densities (stems/ha) across all undisturbed permanent plots at Paracou, French Guiana, in 2005, between

(Symphonia) or birds and primates (Virola, Iryanthera), seeds of *Eperua* are dispersed by explosive pod dehiscence, with median distances of ,20 m in *E. falcata* (Forget 1989) and ,10 m in the very large seeded *E. grandiflora* (Forget 1992). This might limit seeds to habitats where adults are found. However, dispersal limitation would predict similar distributions of saplings and trees, contrary to our observations (Table 1).

A second alternative is that germination may be inhibited by conditions in seasonally flooded or terra firme forest. For example, species that do not occur in seasonally flooded forest have been found to have lower germination rates under inundated conditions in both Amazonian river floodplains and Guiana Shield forests (ter Steege 1994, Parolin et al. 2004). Seedlings of all eight species have been observed to germinate in both flooded and terra firme forest, though the rates of germination have not been studied explicitly (*C. Baraloto*, personal observation). Selective filtering during germination may contribute to the observed habitat associations at the sapling stage, but cannot explain the strengthening of these associations between sapling and tree stages (Fig. 1).

A third alternative is that species distributions are constrained by herbivore or pathogen pressure (Gilbert et al. 1994, Fine et al. 2004). A characterization of these pressures for a large number of stems for multiple species would be a useful contribution for future research.

Differential performance in seasonally flooded tropical forests

Whereas randomization tests such as the torus translation method improve the interpretation of habitat associations, they still provide only correlative evidence for habitat specialization (Potts et al. 2002). One means by which such small-scale plot patterns can be confirmed is provided by consistent associations across sites separated by hundreds of kilometers, the data for which are currently lacking for this and many tropical forest sites (but see Fine et al. 2005). Alternatively, corroboration of these results may be achieved by evidence for better performance of species in the habitat with which they are positively associated, or by species outperforming all potential competitors in this "home" habitat (Valladares et al. 2000, Russo et al. 2005). We found the strongest evidence for performance that corroborated patterns of habitat association within Iryanthera, with congeners showing differential sapling survival and tree growth that matched habitat associations. A similar pattern was observed in *S. globulifera* but not its congener (Fig. 2).



seasonally flooded (water table never descends below 1 m depth) and terra firme habitats, of saplings (0.5 cm dbh, 10 cm), plotted against the first two principal components axes. Note the log scale of the y-axes. Lines connect congeneric species pairs.

Alternative explanations for differential performance incorporate factors other than seasonal water stress. For example, seasonally flooded forests may provide a refuge from competitive interactions because in addition to fewer species they generally have fewer stems (Fig. 1), lower basal area (Prance 1979, Koponen et al. 2004), and higher understory light levels (Baraloto et al. 2005). Therefore, it has been suggested that tree species found primarily in seasonally flooded forest may simply be outcompeted in all other areas by those species that are intolerant of seasonal inundation (Duivenvoorden 1995, Lopez and Kursar 2003). In the Paracou forest, for example, seasonally flooded habitats tend to have lower basal area (Salvado 2002), and thus stems may experience lower competition for both above- and belowground resources in addition to conditions of inundation or reduced drought stress. We attempted to account for this in our models of performance by including an individually based spatially explicit index of neighborhood basal area (Gourlet-Fleury and Houllier 2000). However, both seasonally flooded and terra firme forest species showed similar reductions in performance with increasing neighborhood basal area, suggesting that species associated with seasonally flooded forest are not restricted in distribution because they are inferior competitors in areas with higher competition.

Contrary to predictions, we found no performance differences between habitats at the sapling or adult stage within Eperua and Virola (Fig. 2). Despite the intensity of our sampling in both space and time, we may have failed to detect performance differences for at least two reasons. First, we may have failed to describe accurately the factors responsible for performance differences. Indeed, even the models with significant effects explained .5% of the variation in growth or survival, suggesting that performance is affected by factors other than the discrete habitat difference or covariate we studied. We attempted to account for differences in local competition, but herbivore and pathogen pressure, for example, may vary both within and among discrete habitat types (Fine et al. 2006).

Another limitation in the analysis of performance across habitats is that significant habitat associations often preclude sufficient sample size to test for differential performance. The models we used to analyze habitat effects on growth and survival approached the limitations of parametric analyses because we had few individuals in both habitats (see also Russo et al. 2005). An alternative to achieve sufficient sample sizes across habitats would be via reciprocal transplant studies (Fine et al. 2004, Palmiotto et al. 2004, Baltzer et al. 2005, Baraloto et al. 2005). However, such manipulations for long-lived large organisms such as trees are always restricted to seedlings for practical reasons, and performance at one developmental stage may not be correlated with that of another stage (C. Baraloto and L. Blanc, unpublished data).

Morphological and physiological adaptations to inundation and drought

A third means by which habitat specialization can be addressed is via differentiation in traits that are hypothesized to confer fitness in different habitats (e.g., Cavender-Bares et al. 2004). Specialization may be correlated with particular suites of traits, such as high osmotic adjustment in dry environments, or with trait plasticity across environmental conditions, such as stomatal closure in response to shade or drought (Chapin et al. 1993). In both cases, specialization to seasonally flooded or terra firme forest would not necessarily require trait divergence because similar suites of traits or plastic responses may be predicted as a general response to both types of water stress (Lopez and Kursar 2003).

We found inconsistent evidence for suites of traits associated with distributions restricted to seasonally flooded or terra firme forest. Three of the species that were strongly associated with seasonally flooded forest (*V. surinamensis*, *S. globulifera*, and *E. falcata*) shared a similar characteristic of high photosynthetic capacity and relatively high specific leaf area, but the other, *I. hostmanii*, did not share these traits (Fig. 3). This result is concordant with other trait screenings of tropical tree species associated with seasonally flooded forest, in which no consistent trait differences were associated with flood tolerance (Lopez and Kursar 1999, 2003, Parolin 2001).

We did not observe some leaf morphological responses reported to be shared between inundated plants and plants subjected to drought, including leaf shedding and the production of thicker and/or smaller leaves (ter Steege 1994, Lopez and Kursar 2003, Parolin et al. 2004). However, five of the eight species (but only one of four congener pairs) showed similar reductions in leaf gas exchange (A and g_s) in response to inundation and drought (Fig. 3). The main effect of flooding on plant growth is the deprivation of oxygen for the root system (Mendelssohn and Burdick 1988, Kozłowski 1997), which strongly and rapidly affects carbon and energy metabolism (Kozłowski 1997, Mitsch and Gosselink 2000, Kozłowski and Pallardy 2002). Decreases in both leaf transpiration (and stomatal conductance) and carbon assimilation have been observed in tree seedlings that survive after a few days of anoxia (Mendelssohn and Burdick 1988, ter Steege 1994, Kozłowski 1997, Lopez and Kursar 1999, 2003, Parolin 2001). Mielke et al. (2003) suggest that such adaptations are mainly related to stomatal closure rather than to any damage to the photosynthetic apparatus, which is consistent here with the increase in water use efficiency for these species, except *E. grandiflora*. The main effect of soil drought on plant functioning is the regulation of leaf gas exchange through stomatal closure, as exhibited by most tropical trees (Meinzer et al. 1993, Hogan et al. 1995, Bonal and Guehl 2001). The mechanisms underlying stomatal response to drought remain unclear, even though both hydraulic and metabolic root-to-shoot signals have been described to induce stomatal closure under drought

stress (see recent reviews in Kozłowski and Pallardy 2002, Chaves et al. 2003). The two species in our experiment that did not survive long-term inundation, *I. sagotiana* and *V. michelii*, were able to maintain photosynthetic rates under drought with some stomatal regulation (Fig. 3). Only one of their congeners, *V. surinamensis*, showed any other distinct morphological difference in response to experimental inundation (i.e., the development of lenticels and adventitious roots). These plastic responses have been suggested to contribute to the maintenance of stomatal conductance under waterlogged conditions (Mitsch and Gosselink 2000, Parolin 2001, Lopez and Kursar 2003, Parolin et al. 2004). Similar morphological responses were observed in *S. globulifera*, which actually maintained high stomatal conductance and had no significant reduction in photosynthetic rate under experimental flooding (Fig. 3).

The PCA analysis integrated information on suites of traits with physiological response to drought and inundation. Rather than indicating a trade-off between drought tolerance and flood tolerance (which would be represented by a positive relationship in Fig. 4A), the PCA axes separate at least three groups of species. The three species least tolerant of the inundation treatment (*V. michelii*, *I. sagotiana*, and *S. sp. 1*) have negative values for PCA Axis 1; these same species show negative associations with seasonally flooded forest and positive associations with terra firme forest (Table 1). Three other species (*I. hostmanii*, *E. grandiflora*, and *S. globulifera*) exhibited tolerance of both drought and inundation, with positive values of PCA Axis 1 and negative values of PCA Axis 2. *Virola surinamensis* and *E. falcata* tolerated experimental inundation but not drought.

We note, however, that the PCA axes represent only proxies for flood and drought tolerance. In our experiment, plants were maintained under inundation for 16 weeks until harvest, a situation that would occur only in extreme years in a small proportion of seasonally flooded habitats at Paracou (Salvado 2002). The fitness of these plants will depend not only on their ability to survive such extreme conditions, but also on their performance during drier periods when soils are not inundated. The magnitude of performance reduction during waterlogging treatment may not reflect the ability to recover; for example, no correlation exists between the response ratios of seedling height after 18 weeks of treatment and following 12 weeks of recovery, for control vs. waterlogged seedlings of six Amazonian varzea species (Parolin 2001).

In addition, we characterized drought tolerance based largely on response ratios for RGR or leaf gas exchange between two discrete treatments (control vs. drought) defined on the basis of volumetric water content during the experiment ($0.10 \text{ m}^3/\text{m}^3$ water per cubic meter of soil for at least four weeks, see Appendix B). An alternative definition of drought tolerance is the water potential at which stomata begin to close. For example, *E. falcata* has been characterized elsewhere as relatively drought

tolerant because it maintains leaf gas exchange until soil moisture drops below the $0.10 \text{ m}^3/\text{m}^3$ level, where it closes stomata completely and thus exhibits a drastic reduction in leaf gas exchange; in contrast, *V. michelii* might be characterized as even less tolerant of drought because it begins to close stomata at higher soil moisture fractions although the magnitude of this reduction is not as severe (Bonal and Guehl 2001). In fact, fitness for juveniles in seasonally flooded forest may require a combination of tolerance to both drought and inundation, as Lopez and Kursar (2003) suggest, because sandy seasonally flooded forest soils can have volumetric water reduced below $0.10 \text{ m}^3/\text{m}^3$ at the soil surface during extreme dry seasons (D. Bonal, unpublished data).

Convincing evidence for ecological filtering among these species was provided by the associations between the magnitude of habitat specialization, measured as a demographic response ratio, and the differential responses of morphology and physiology to experimental treatments, measured by the principal components analysis. Here we found patterns of experimental response that were strikingly consistent with species distributions (Fig. 4B, C). Noteworthy among these congeneric contrasts is the evidence for the distinction of a new species of *Symphonia*, based on significant differences from the described *S. globulifera* in distribution, performance, and morphological and physiological traits. *Symphonia sp. 1* has been accepted as a distinct morphotaxon for more than a decade based on smaller flower size, smooth bark, and adventitious roots but no pneumatophores, in addition to a distribution limited to terra firme forest (D. Sabatier, personal communication). Degen et al. (2004) reported that this "ecotype" showed no differences from *S. globulifera* in three microsatellite markers, citing also sampling by Dick et al. (2003) at the Paracou site. However, their study distinguished individuals using adult leaf size, which has been found to be highly variable within both of these morphotaxa (C. Baraloto, unpublished data). We believe that further studies on the genetic differences between these taxa, including assays for non-neutral markers and description of quantitative traits, will be necessary to resolve this species complex. If these two morphotaxa are indeed a single species, our results for this pair represent an even more conservative test of habitat differentiation.

The consistency of response to experimental water stress treatments and habitat preferences that we observed in four phylogenetically distant angiosperm genera suggests that specialization to seasonally flooded forest must have evolved repeatedly several times (Terborgh and Andresen 1998). We propose that adaptive radiation in many other tropical tree genera may lead to species filtering along soil hydrological gradients, providing a significant contribution to regional tree diversity. These effects may be even more pronounced in the western Amazon regions where the genera studied here are more diverse (ter Steege et al. 2000). Associations with seasonally flooded forest are

currently being described within *Sterculia* (Sterculiaceae), *Pachira* (Bombacaceae), *Pterocarpus* (Papilionaceae), *Protium* (Burseraceae), *Diospyros* (Ebenaceae), *Licania* (Chrysobalanaceae), *Parkia* and *Inga* (Mimosaceae), *Eschweilera*, *Lecythis*, and *Gustavia* (Lecythidaceae), *Carapa* (Meliaceae), and *Caryocar* (Caryocaraceae) (Koponen et al. 2004; C. Baraloto, unpublished data). Further experimental manipulation of these species, including the measure of other traits such as hydraulic conductance, will provide an understanding of how adaptive trait divergence may lead to speciation events and coexistence in this diverse plant community.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank CIRAD for permission to conduct research in the Paracou experimental site, and Silvobab-Guyane/UMR EcoFoG for the use of facilities in Kourou. We are grateful to Pascal Petronelli and the CIRAD inventory team for their work in tree inventories and botanical identification, and to P. Montpied, J. Merona, P. Imbert, and J.-Y. Goret for sapling inventories. The manipulative experiment was greatly enhanced by the efforts of J.-Y. Goret, E. Lentulus, and H. Grootfaam. K. Harms graciously shared the R-code for his torus translation method. J. Parelle and M. Tyree provided fruitful discussions on physiological mechanisms underlying flood tolerance, and P. Fine, F. Putz, C. Webb, and two anonymous reviewers provided useful comments on the manuscript. This project was conducted with financial support from the French ECOFOR group, and CB was supported by U.S. NSF OISE-0301937, an ENGREF visiting professorship, and an INRA foreign researcher fellowship. C. Baraloto is grateful to the Department of Botany at the University of Florida, where he was in residence during completion of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Ackerly, D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164:S165–S184.
- Baltzer, J. L., S. C. Thomas, R. Nilus, and D. F. R. P. Burslem. 2005. Edaphic specialization in tropical trees: physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. *Ecology* 86:3063–3077.
- Baraloto, C., and D. E. Goldberg. 2004. Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia* 141:701–712.
- Baraloto, C., D. E. Goldberg, and D. Bonal. 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86:2461–2472.
- Boggan, J., V. Funk, C. Kellogg, M. Hoff, G. Cremers, and C. Feuillet. 1997. Checklist of the plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA.
- Bonal, D., and J.-M. Guehl. 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., D. Sabatier, P. Montpied, D. Tremeaux, and J.-M. Guehl. 2000. Interspecific variability of delta C-13 among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124:454–468.
- Cavender-Bares, J., K. Kitajima, and F. A. Bazzaz. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs* 74:635–662.
- Chapin, F. S., III, K. Autumn, and F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142:S78–S92.
- Chase, J. M., and M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Chaves, M. M., J. P. Maroco, and J. S. Pereira. 2003. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30:239–264.
- Clark, D. A., D. B. Clark, and J. M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86:101–112.
- Collinet, F. 1997. *Essai de regroupement des principales especes structurantes d'une foret dense humide d'apres l'analyse de leur repartition spatiale*. Dissertation. Universite Lyon 1, France.
- Condit, R., S. Aguila, A. Hernandez, R. Perez, S. Lao, and G. Angeht. 2004. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impacts of an El Nino dry season. *Journal of Tropical Ecology* 20:51–72.
- Condit, R., et al. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288:1414–1418.
- Condit, R., S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419–439.
- Dalling, J. W., H. C. Muller-Landau, S. J. Wright, and S. P. Hubbell. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90:714–727.
- Degen, B., E. Bandou, and H. Caron. 2004. Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana. *Heredity* 90:1–7.
- Dick, C. W., K. Abdul-Salim, and E. Bermingham. 2003. Molecular systematic analysis reveals cryptic tertiary diversification of a widespread tropical rain forest tree. *American Naturalist* 162:691–703.
- Duivenvoorden, J. F. 1995. Tree species composition and rain forest–environment relationships in the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio* 120:91–113.
- Epron, D., A. Bosc, D. Bonal, and V. Freycon. 2006. Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 22:565–574.
- Fine, P. V. A., D. C. Daly, G. V. Munoz, I. Mesones, and K. M. Cameron. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59:1464–1478.
- Fine, P. V. A., I. Mesones, and P. D. Coley. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305:663–665.
- Fine, P. V. A., Z. J. Miller, I. Mesones, S. Irazuzta, H. M. Appel, M. H. H. Stevens, I. Saaksjarvi, J. C. Schultz, and P. D. Coley. 2006. The growth–defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87: S150–S162.
- Forget, P.-M. 1989. La regeneration naturelle d'une espece autochore de la foret guyanaise *Eperua falcata* Aublet (Caesalpiniaceae). *Biotropica* 21:115–125.
- Forget, P.-M. 1992. Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpiniaceae), a large-seeded tree in French Guiana. *Biotropica* 24:146–156.
- Gilbert, G. S., S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1994. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. *Oecologia* 98:100–108.
- Gourlet-Fleury, S., J. M. Guehl, and O. Laroussinie, editors. 2004. *Ecology and management of a neotropical rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Paris, France.
- Gourlet-Fleury, S., and F. Houllier. 2000. Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 131:269–289.
- Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89:947–959.

- Hogan, K. P., A. P. Smith, and M. Samaniego. 1995. Gas exchange in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons. *Biotropica* 27:324–333.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299–1309.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Kneitel, J. M., and J. M. Chase. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7:69–80.
- Koponen, P., P. Nygren, D. Sabatier, A. Rousteau, and E. Saur. 2004. Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology* 173:17–32.
- Kozłowski, T. T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology* 1:1–22.
- Kozłowski, T. T., and S. G. Pallardy. 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review* 68:270–334.
- Lopez, O. R., and T. A. Kursar. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19:925–932.
- Lopez, O. R., and T. A. Kursar. 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia* (Berlin) 136:193–204.
- Losos, E., and E. G. Leigh, Jr., editors. 2004. *Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- MacArthur, R. H., and R. Levins. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 51:1207–1210.
- Meinzer, F. C., G. Goldstein, N. M. Holbrook, P. Jackson, and J. Cavaleri. 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell and Environment* 16:429–436.
- Mendelssohn, I. A., and D. M. Burdick. 1988. The relationship of soil parameters and root metabolism to primary production in periodically inundated soils. Pages 398–428 in D. D. Hook, et al., editors. *The ecology and management of wetlands*. Volume 1: Ecology of wetlands. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- Mielke, M. S., A.-A. F. de Almeida, F. P. Gomes, M. A. G. Aguilar, and P. A. O. Mangabeira. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* 50:221–231.
- Mitsch, W. J., and J. G. Gosselink. 2000. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold, New York, New York, USA.
- Molino, J.-F., and D. Sabatier. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702–1704.
- Palmiotto, P. A., S. J. Davies, K. A. Vogt, M. S. Ashton, D. J. Vogt, and P. S. Ashton. 2004. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology* 92:609–623.
- Parolin, P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128:326–335.
- Parolin, P., O. De Simone, K. Haase, D. Waldhoff, S. Rottenberger, U. Kuhn, I. Kesselmeier, B. Kleiss, W. Schmidt, M. T. F. Piedade, and W. J. Junk. 2004. Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *Botanical Review* 70:357–380.
- Plotkin, J. B., M. D. Potts, N. Leslie, N. Manokaran, J. LaFrankie, and P. S. Ashton. 2000. Species–area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* 207:81–99.
- Potts, M. D., P. S. Ashton, L. S. Kaufman, and J. B. Plotkin. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in Northwest Borneo. *Ecology* 83:2782–2797.
- Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia. III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31:26–38.
- Russo, S. E., S. J. Davies, D. A. King, and S. Tan. 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93: 879–889.
- Sabatier, D., M. Grimaldi, M.-F. Prevost, J. Guillaume, M. Godron, M. Dosso, and P. Curmi. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 131:81–108.
- Salvado, A. 2002. Etude des relations entre sol et végétation en forêt tropicale humide : comparaison de la dynamique forestière selon les profondeurs de nappe en saison sèche (Bas fonds vs Sol draine) et étude du comportement de la nappe en saison humide. *Memoire de DEA de Biologie Forestière ENGREF, Nancy, France*.
- Svenning, J. C. 2001. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17:97–113.
- ter Steege, H. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* 100:356–367.
- ter Steege, H., D. Sabatier, H. Castellanos, T. Van Andel, J. F. Duivenvoorden, A. Adalardo de Oliveira, R. Ek, R. Lilwah, P. Maas, and S. Mori. 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.
- Terborgh, J., and E. Andresen. 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology* 14:645–664.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Valladares, F., S. J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima, and R. W. Pearcy. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81:1925–1936.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck, and M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505.
- Wright, S. J. 1992. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7:260–263.

Appendices

Appendix A: Methods: Habitat association tests.

Appendix B: Results: Figures describing survival and growth.

Appendix A. MODIFICATION OF THE TORUS TRANSLATION METHOD TO TEST FOR HABITAT ASSOCIATIONS

We made two major modifications to the torus-translation method to accommodate unique characteristics of our dataset. First, our plots are square, permitting eight translated habitat maps rather than the four originally described by Harms et al. (2001) for their rectangular plot. Our four supplementary maps correspond to 90° and 270° rotations and their mirror images of the original map. The second modification we made was because we used multiple plots rather than the single plot described by Harms et al. (2001). We calculated relative densities in all plots simultaneously and weighted the contribution from each plot to the final test statistic by the density of a species in each plot, as:

$$TS_{\psi} = \sum_p \left(\frac{n_{i \cdot p} n_{\cdot j p}}{n_{i \cdot} n_{\cdot j p}} \right)$$

where $n_{i \cdot p}$ is the number of stems of species i in habitat j in plot p , and dots represent the sum of a given index. This calculated test statistic (for the true map) was then compared to the distribution of the test statistic generated from the torus-translated permutations. Copies of the modifications to the R-language code are available from the corresponding author upon request.

For trees, complete inventories of all species were conducted throughout the study period; therefore, any individual of the eight focal species that recruited to 10 cm DBH during the study period could be contrasted with the absolute density of all species (Harms et al. 2001). For this dataset we divided our square 6.25 ha plots into 10 x 10-m quadrats. Each quadrat was then assigned to seasonally-flooded or terra firme forest, based on whether the majority of stems in the quadrat were located in the GIS database layer defined by seasonally-flooded forest, criteria of periodic inundation to soil surface and a water table never descending below 1 m (Salvado 2002). This procedure resulted in 4999 unique torus-translated habitat maps in addition to the original untranslated map.

For the sapling data set, three further modifications were necessary. First, we treated each subplot as a grid cell, and we thus treated an 8 x 8 grid, resulting in 511 torus-translated habitat maps.

Second, we analyzed only the five plots within which the subplots covered both seasonally-flooded and terra firme forest. Third, absolute density (number of stems of all species in each plot) was only available for the 2005 inventory. We thus report results only for those individuals present in 2005, as this is most consistent with the approach used for trees.

LITERATURE CITED

Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* **89**: 947-959.

Salvado, A. 2002. Étude des relations entre sol et végétation en forêt tropicale humide : comparaison de la dynamique forestière selon les profondeurs de nappe en saison sèche (Bas fonds vs Sol drainé) et étude du comportement de la nappe en saison humide. Mémoire de DEA de Biologie Forestière, ENGREF, Nancy (France).

Appendix: B. JUVENILE TRAITS IN RESPONSE TO DROUGHT AND INUNDATION

Experimental Design

Seeds of the eight species were collected at the Paracou experimental plots in March 2003 from within a 10 m radius of each of a minimum of five adult trees per species and mixed with respect to maternal source. For the two morpho-species of *Symphonia*, herbarium vouchers were collected for the adults from which seeds were gathered and deposited at the INRA herbarium at Kourou, French Guiana. Seeds were planted directly into 6.5 liter pots (15 cm square, 40 cm height) filled with a 2:1 mixture of a brown ferralitic clay soil from terra firme forest at Paracou, and a white sand of podzolic origin. The experiment was conducted in a shadehouse at the INRA research facilities in Kourou. A neutral density shade cloth and a plastic cover were used to reduce light levels to about 7.9 ± 1.3 % full sun and to prevent rainfall from entering the shadehouse. This light level was chosen to approximate that of a small single treefall gap (Baraloto et al. 2005) to best evaluate the effects of soil resources where deep shade does not limit growth (e.g., Bloor and Grubb 2003).

Soil in the pots was maintained at field capacity ($0.25 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$) with water added every two-three days, for 18 months from planting, when juveniles for most species reached the minimum size for sapling inventories (150 cm tall). At this time, eight juveniles of each species were harvested as described below. Subsequently, juveniles were subjected to one of three watering treatments designed to mimic the potential water stresses that distinguish seasonally-flooded and terra firme forest. Juveniles in the water limitation treatment received one-third of the water necessary to keep pots at saturation, to achieve soil water potentials similar to those reached in the middle of the dry season in terra firme forest at Paracou (Bonal et al. 2000; Baraloto et al. 2005). Juveniles in the inundated treatment were placed into PVC containers of 20 cm diameter that completely enclosed the pots in which they were planted and in which water levels were maintained above the soil surface with water added every two days, to simulate the most extreme conditions occurring in seasonally-flooded forest during the four-month rainy season. Juveniles in the control treatment continued to be watered as before. Between six and ten juveniles of each species were assigned to each treatment at random, and groups of one juvenile per species * treatment were arranged in the shadehouse in a completely randomized design.

Methods for trait measurement

About every four weeks after the treatments were imposed, leaf gas exchange measurements were conducted under non-limiting environmental conditions (PAR = $600 \pm 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; vapour pressure deficit = $1.2 \pm 0.4 \text{ kPa}$; air temperature = $30.0 \pm 2.1 \text{ }^\circ\text{C}$) using a portable photosynthesis system (IRGA, CIRAS1, PP-Systems, Hoddesdon, UK) operating in open mode and fitted with a Parkinson leaf cuvette. Gas exchange measurements were conducted on at least two leaves of each juvenile at each campaign. Equations of Caemmerer and Farquhar (1981) were used to calculate net carbon assimilation rate (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), stomatal conductance for water vapour (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and intrinsic water use efficiency ($\text{WUE} = A/g_s$). Pots in the drought treatment were weighed each time gas exchange measurements were made, and volumetric moisture content was calculated from soil weight at harvest, corrected for plant size using allometric formulas relating plant diameter and height to biomass for each species in previous harvests. Plants were assigned to the treatment of drought stress on an individual basis if they were exposed to conditions of less than $0.10 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ for at least four weeks.

Plants were harvested after 16 weeks, when juveniles were of about 22 months age. For each harvested plant, stem diameter at soil surface, height, and leaf number were recorded, and biomass was partitioned into leaf, stem and petiole, root, and remaining cotyledons. A separate sample of leaf tissue was obtained from the most recent fully-expanded growth unit, for the calculation of specific leaf area (SLA). Leaf surface area was measured immediately with a LI-COR 3000 leaf area meter (LI-COR Inc, Lincoln, Nebraska, USA). All plant parts were then dried to constant mass at $50 \text{ }^\circ\text{C}$ and weighed to a precision of 0.1 mg .

Based on these measurements, we calculated SLA as the ratio of leaf area to leaf biomass in the subsample, and root-shoot ratios (R-S) as the ratio of total root biomass to total shoot biomass (Hunt 1978). We then determined RGR during the six-month period over which treatments were applied, using the equation $\text{RGR} = (\ln m_2 - \ln m_1)/(t_2 - t_1)$, in which m is the total dry mass (g), and the denominator represents the number of days between the initial planting date and harvest dates for each individual. We used a randomized pairing (with replacement) of individuals at the final harvest with one of the eight juveniles sampled at the eighteen month inventory; this approach is conservative as it maximizes the variance in the initial juvenile size.

Table 1. Summary of experimental watering regimes on juvenile performance (relative growth rate during treatment period, RGR) and morphological (root-shoot ratio, RS; specific leaf area, SLA) and ecophysiological (photosynthetic capacity, A; stomatal conductance, gs; and water use efficiency, WUE) parameters under controlled conditions of inundation (I), field capacity (FC), and drought stress (D), for four congeneric species pairs. Seedlings were grown in a shadehouse at 8% of full sun, and watering treatments were imposed on six juveniles per treatment from 18 – 22 months age. The top rows present the summary of a three-way MANOVA testing for interactions between genus, habitat preference type and treatment, including univariate F-tests for each dependent variable. The bottom rows show summaries of one-way MANOVA for each species, including univariate F-tests and a summary of post-hoc Tukey's tests between the treatment means.

Level or Species	model df	model F	RGR18-24	R-S	SLA	A	gs	WUE
Genus (GEN)	6,80	4.62***	2.17 ns	27.1***	2.04 ns	2.10 ns	1.42 ns	0.01 ns
Habitat (HAB)	6,80	4.68***	11.3**	9.49**	2.34 ns	0.08 ns	0.38 ns	0.19 ns
Treatment (TMT)	6,80	6.49***	0.01 ns	0.07 ns	0.32 ns	32.0***	27.1***	0.43 ns
GEN*HAB	6,80	4.75***	7.40**	5.40*	15.2***	3.61 ns	0.30 ns	0.42 ns
GEN*TMT	24,240	1.72*	1.69 ns	2.81*	0.50 ns	3.59**	2.00 ns	0.69 ns
HAB*TMT	6,80	1.75 ns	0.01 ns	0.06 ns	0.45 ns	9.67**	2.39 ns	0.91 ns
GEN*HAB*TMT	24,240	1.26 ns	0.27 ns	2.46 ns	0.56 ns	2.04 ns	1.16 ns	0.70 ns
<i>E. falcata</i>	12,16	3.78**	18.7*** FC=D>I	9.42** FC=D>I	3.04 ns	8.07** FC>D=I	3.88* FC>D=I	0.42 ns
<i>E. grandiflora</i>	12,16	2.85*	8.57** FC=D>I	6.64* FC=D>I	1.80 ns	8.24** FC>D>I	4.75* FC>D>I	0.53 ns
<i>I. hostmanii</i>	12,10	0.61 ns	0.40 ns	1.56 ns	0.79 ns	4.87* FC>D>I	4.92* FC>D>I	0.64 ns
<i>I. sagotiana</i> ₁	7,1	0.77 ns	1.93 ns	0.89ns	0.04 ns	0.31 ns	1.19 ns	3.26 ns
<i>S. globulifera</i>	12,16	2.19 ns	0.66 ns	1.31 ns	1.47 ns	0.80 ns	1.00 ns	0.16 ns
<i>S. sp1</i>	12,8	0.68 ns	0.86 ns	2.45 ns	0.85 ns	1.55 ns	1.26 ns	0.33 ns
<i>V. surinamensis</i>	12,16	9.58***	0.24 ns	3.31 ns	0.97 ns	41.6*** FC>D=I	13.1*** FC>D=I	3.02 ns
<i>V. michelii</i> ₁	6,3	1.35 ns	1.33 ns	2.18 ns	0.16 ns	1.09 ns	3.16 ns	1.41 ns

ns P > 0.05; * P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.001

₁ no survivors in inundated treatment

Principal Components Analysis

To examine associations among traits of seasonally-flooded forest and terra-firme forest species, we conducted a principal components analysis (PCA) using data from the shadehouse experiment of 22-month old juveniles grown under controlled conditions. To describe the general morphology of the species, we included the mean value for the control treatment at field capacity (CTL). To describe a species response to water stress treatments, we calculated the response ratios of those variables for which significant effects were found for any species (see Table 1), as the mean proportion change in that variable between the control treatment and either the

inundation treatment (IN:CTL) or the drought treatment (D:CTL). The analysis was conducted in Statistica v. 6.0 based on a correlation matrix among variables, using a varimax normalized rotation of the axes.

Table 2. Results of a principal components analysis for juvenile morphological and physiological traits and their response to experimental water stress treatments including inundation (IN) and drought stress (D). Shown are the loadings of each variable along each principal component axis with eigenvalue greater than 1. Variables highly correlated with each axis (a loading greater than 0.65) are shown in bold. The two axes explained 36.5 and 31.1 % of variation in the system.

Variable	Axis 1 Flood Tolerance	Axis 2 Drought InTolerance
<i>Traits under control treatment</i>		
Specific Leaf Area (SLA)	-0.71	0.39
Root-Shoot Ratio (RS)	-0.47	-0.04
Relative Growth Rate (RGR)	0.63	0.66
Photosynthetic Capacity (A)	0.38	0.87
Stomatal Conductance (gs)	-0.25	0.87
Water Use Efficiency (WUE)	0.76	0.57
<i>Response to treatments</i>		
Survival (IN)	0.84	0.34
RGR (IN:CTL)	0.68	0.07
RGR (D:CTL)	-0.53	-0.05
A (IN:CTL)	0.80	0.21
A (D:CTL)	-0.16	-0.95

LITERATURE CITED

Baraloto, C., D. E. Goldberg, and D. Bonal. 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* **86**: 2461-2472.

Bloor, J. M. G. and P. J. Grubb. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* **91**: 77-83.

Bonal, D., C. Atger, T. S. Barigah, A. Ferhi, J. Guehl, and B. Ferry. 2000. Water acquisition patterns of two wet tropical canopy trees of French Guiana as inferred from H218O extraction profiles. *Annals of Forest Science* **57**: 717-724.

Caemmerer Von, S. and G. D. Farquhar. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange rates of leaves. *Planta* **153**: 376-387.

Hunt, R. 1978. *Plant Growth Analysis*. Edward Arnold, London.

Annexe C - Tableaux complémentaires

Tableau C-1 : Synthèse bibliographique _____ 229

Tableau C-2 : Bilan des associations détectées par les tests de permutation _____ 235

Tableau C-3 : Bilan des tests du χ^2 de comparaison des distributions entre arbres en place en 1991 et arbres recrutés _____ 237

Tableau C-1 : Synthèse bibliographique de 54 études traitant des relations entre le milieu et la végétation en forêt tropicale.

La taille minimale de prise en compte et le nombre d'espèces étudiées sont indiquées. Les méthodes statistiques employées sont listées succinctement. Le nombre d'espèces ayant montré une association avec au moins l'une des variables testées est également indiqué. L'astérisque* désigne les variables ayant une influence nette sur la présence ou la densité des espèces.

Groupe taxonomique	Lieu	Surface ⁽¹⁾	Taille min (cm) ⁽²⁾	Nombres d'espèces étudiées	Nombre d'espèces associées au milieu ⁽³⁾ (%)	Variables environnementales testées	Méthode statistique	Références
Arbres	Pasoh, Malaisie	5 x 2 ha	d ≥ 10	169	-	Topographie*, type de sol*	Classification	[Ashton 1976]
Arbres	Gunung Mulu National Park, Malaisie	4 x 1 ha, transect de 15 km	d ≥ 10	-	-	pH*, CEC*, MO*, N, P, K, Ca*, Na, Mg	Classification, ACP	[Newbery et Proctor 1984]
Arbres	Piste de Saint-Élie, Guyane française	1 ha	d ≥ 20	32	22 (69%)	Hydromorphie*, drainage*	χ^2	[Lescure et Boulet 1985]
Arbres	La Selva, Costa Rica	12,4 ha	d ≥ 10	269	-	Altitude*, drainage*, bas-fonds*	DCA	[Lieberman <i>et al.</i> 1985]
Arbres	Forêt de Korup, Cameroun	135 x 0,64 ha, 4 transects 5 km	d ≥ 30	100	44 (44%)	pH, topographie*, texture, P*, MO, Na, N, K	AFC, Classification	[Gartlan <i>et al.</i> 1986]
Arbres	Forêt de Douala-Edea, Cameroun	104 x 0,64 ha	d ≥ 30	96	33 (34%)	pH, texture, P*, MO, Na, N, K	AFC, Classification	[Newbery <i>et al.</i> 1986]
Arbres	Sarawak, Malaisie	291 points, 9000 km ²	d ≥ 30	33	28 (85%)	MO*, Schiste*, pH*, P*, Ca*, Mg*, Pente, profondeur	AFC	[Baillie <i>et al.</i> 1987]
Arbres	Paracou, Guyane française, ~400ha	5 x 6,25 ha	d ≥ 10	2	-	Al*, hydromorphie*, drainage*	AFC	[Barthès 1991a]
Arbres	Yasuni National Park, Équateur	Transects de 4020 et 2100 m	d ≥ 10	333	-	Engorgement*	-	[Balslev <i>et al.</i> 1987]
Arbres	Luquillo Mountains, Porto Rico	50 x 19,6 m ² , 7,2 ha	d ≥ 4	53	-	Ca*, Mg*, Na*, pH*	CCA	[Johnston 1992]

Annexes

Groupe taxonomique	Lieu	Surface ⁽¹⁾	Taille min (cm) ⁽²⁾	Nombres d'espèces étudiées	Nombre d'espèces associées au milieu ⁽³⁾ (%)	Variables environnementales testées	Méthode statistique	Références
Arbres	Guyana	252 x 0,05 ha	d ≥ 20	111	-	Type de sol*, drainage*	AFC, Classification	[ter Steege <i>et al.</i> 1993]
Palmiers	La Selva, Costa Rica	516 points, 468 ha	h ≥ 50	7	5 (71%)	Type de sol*, topographie*	χ^2	[Clark <i>et al.</i> 1995]
Arbres	Piste de Saint-Élie, Guyane française	19 ha	d ≥ 10	195	189 (97%)	Drainage*, topographie*, pente*, substrat*, hydromorphie*	CA	[Sabatier <i>et al.</i> 1997]
Arbres	Paracou, Guyane française	18,75 ha	d ≥ 10	32	28 (88%)	Drainage*, hydromorphie*, engorgement*	Décomposition du χ^2	[Collinet 1997]
Arbres	La Selva, Costa Rica	433 points, 216 ha	h ≥ 50	9	7 (77%)	Type de sol*, topographie*, pente*	χ^2	[Clark <i>et al.</i> 1998]
Arbres	Lambir, Sarawak, Malaisie	52 ha	d ≥ 1	11	9 (82%)	Microtopographie, texture*	G-test	[Davies <i>et al.</i> 1998]
Arbres et Palmiers	La Selva, Costa Rica	1170 points, 573 ha	d ≥ 10	132 et 110	33 (25%)	Type de sol*, topographie*, pente*	DCA, Khi-Deux et Monte Carlo	[Clark <i>et al.</i> 1999]
Arbres	Manu National Park, Pérou	> 36 ha	d ≥ 10	825	-	Type de sol*	Fréquence	[Pitman <i>et al.</i> 1999]
Palmiers et assimilés	Yasuni, Équateur	50 ha	h ≥ 50	31	20 (65%)	Topographie*, drainage*, altitude, pente, hauteur de la canopée*	Régression logistique	[Svenning 1999]
Arbres	Gambubal State Forest, Australie	1 ha	d ≥ 1	11	-	Pente*	DCA	[Debski <i>et al.</i> 2000]
Arbres et plantules	Gunung Palung, Kalimantan, Indonésie	28 plateaux dans 150 ha	d ≥ 10 et d < 1	49 et 22	17 (35%) et 5 (23%)	Topographie*	ACP et Monte Carlo	[Webb et Peart 2000]
Arbres	Lambir, Sarawak, Malaisie	52 ha	d ≥ 1	6	5 (83%)	Altitude*, type de sol*, texture*	ANOVA	[Yamada <i>et al.</i> 2000]

Tableau C-1

Groupe taxonomique	Lieu	Surface ⁽¹⁾	Taille min (cm) ⁽²⁾	Nombres d'espèces étudiées	Nombre d'espèces associées au milieu ⁽³⁾ (%)	Variables environnementales testées	Méthode statistique	Références
Arbres et arbustes	Pasoh, Malaisie	50 ha	d ≥ 1	534	212 (40%)	Topographie*	χ ² et Monte Carlo	[Plotkin <i>et al.</i> 2000]
Arbres	Loreto, Nord-est du Pérou	9 x 1 ha	d ≥ 10	321	262 (82%)	Engorgement*	-	[Nebel <i>et al.</i> 2001c]
Arbuste	Loreto, Nord-est du Pérou	0,64 ha dans 6 x 1 ha	h ≥ 150 et d ≥ 10	204	82 (40%)	Engorgement*	-	[Nebel <i>et al.</i> 2001a]
Arbres et arbustes	Barro Colorado Island, Panama	50 ha	d ≥ 1	171	74 (43%)	Topographie*	Test de permutation du tore	[Harms <i>et al.</i> 2001]
Arbres	Panama	24 placeaux de 1 à 50 ha, > 100 km ²	d ≥ 10	824	-	Précipitations*, géologie, type de sol*, drainage*	DCA	[Pyke <i>et al.</i> 2001]
Palmiers	Maquipucuna, Andes, Équateur	167 x 0,12 ha dans 9 km ²	-	5	1 (20%)	Altitude, topographie*, pente*, engorgement*, affleurements, profondeur du sol*, humus*	ACP	[Svenning 2001]
Arbres et arbustes	Colombie	30 x 0,1 ha, 1000 km ²	d ≥ 2,5	1502	-	Type de sol*, engorgement, drainage*, Ca, Mg, K, Na, P, C, N	Test de Mantel	[Duque <i>et al.</i> 2002]
Arbres	Piste de Saint-Élie, Guyane française	10 ha	d ≥ 10	120	-	Drainage *	CANCOR et Monte Carlo	[Pélissier <i>et al.</i> 2002]
Arbres	Pasoh, Malaisie	50 ha	d ≥ 1	6	3 (50%)	Topographie*	Processus ponctuels	[Plotkin <i>et al.</i> 2002]
Arbres	Sarawak, Malaisie	105 x 0,6 ha	d ≥ 9,8	60	43 (72%)	Topographie*, altitude*, pente*, texture*, humus*, substrat*, pH*, cations*, Al&Fe	Classification, Test de Mantel et bootstrap	[Potts <i>et al.</i> 2002]
Arbres	Lambir et Pasoh, Malaisie	52 ha et 50 ha	d ≥ 1	17 et 12	16 (94%) et 12 (100%)	Topographie*, Type de sol*	Test de permutation du tore	[Debski <i>et al.</i> 2002]
Ptéridophytes et Melastomataceae	Yasuni, Équateur	27 x 0,25 ha, 500 km ²	-	84 et 59	43 (51%) et 24 (41%)	Topographie, CEC*	χ ²	[Tuomisto <i>et al.</i> 2002]

Annexes

Groupe taxonomique	Lieu	Surface ⁽¹⁾	Taille min (cm) ⁽²⁾	Nombres d'espèces étudiées	Nombre d'espèces associées au milieu ⁽³⁾ (%)	Variables environnementales testées	Méthode statistique	Références
Arbres	Kinabalu Park, Thaïlande	50 ha	$d \geq 1$	4	4 (100%)	Topographie*	Test de Permutation du tore	[Bunyavejchewin <i>et al.</i> 2003]
Arbres	Counami, Guyane française	411 x 0,3 ha, 12240 ha	$d \geq 7,5$	59	-	Topographie*, pente, engorgement, hydromorphie, présence de cuirasse	CA	[Couteron <i>et al.</i> 2003]
Arbres	Kalimantan central, Indonésie	2 x 1 ha	$d \geq 5$	55	45 (82%)	Topographie*, épaisseur d'humus*	Test de Permutation du tore	[Miyamoto <i>et al.</i> 2003]
Arbres	Lambir, Sarawak, Malaisie	52 ha	$d \geq 1$	2	2 (100%)	Topographie*, texture*	Test de permutation du Tore	[Itoh <i>et al.</i> 2003]
Arbres	Madre de Dios, Sud-est du Pérou	88 x 0,1 ha dans 10000 km ²	$d \geq 2,5$	348	227 (65%)	Drainage*, texture, pH, Ca*, Mg*, K, Na*, Al*, P, CEC**	Test de Mantel, Régression multiple	[Phillips <i>et al.</i> 2003]
Arbres	Doi Inthanon National Park, Thaïlande	7,5 ha	$d \geq 1$	17	11 (65%)	Topographie*, pente*, convexité*	Test de Permutation du tore	[Sri-Ngernyuang <i>et al.</i> 2003]
Ptéridophytes et Melastomataceae	Ouest de l'Amazonie, Équateur, Colombie, Pérou	163 x 0,25 ha, > plusieurs milliers de km ²	-	286 et 265	-	Type de sol*, topographie*, texture*, CEC*, Al, pH	Test de Mantel, Régression multiples	[Tuomisto <i>et al.</i> 2003]
Arbres	Mont Kinabalu, Thaïlande	2,74 ha	$d \geq 10$	42	20 (48%)	Topographie*, Indice d'éclairement du houppier*	Test de permutation du tore	[Aiba <i>et al.</i> 2004]
Arbres	Gunung Palung National Park, Kalimantan, Indonésie	69 x 0,1 ha	$d \geq 1$	55	40 (73%)	Type de sol*	Test de permutation avec images miroir	[Cannon et Leighton 2004]
Arbres	Dzanga-Sangha Dense Forest Reserve, Centreafrique	100 ha	$d \geq 30$	4	4 (100%)	Topographie*, texture, CEC*, Al*, K, Mg*, Ca*, Mn*, Na, P, pH*	Test de permutation du tore	[Hall <i>et al.</i> 2004]
Arbres et arbustes	Lambir et Pasoh, Malaisie	52 ha et 50 ha	$d \geq 1$	484 et 250	-	Altitude*	Processus ponctuels, test de permutation du tore	[Potts <i>et al.</i> 2004]

Tableau C-1

Groupe taxonomique	Lieu	Surface ⁽¹⁾	Taille min (cm) ⁽²⁾	Nombres d'espèces étudiées	Nombre d'espèces associées au milieu ⁽³⁾ (%)	Variables environnementales testées	Méthode statistique	Références
Arbres et arbustes	Yasuni, Équateur	25 ha	d ≥ 1	25	19 (76%)	Topographie*	Régression et bootstrap	[Valencia <i>et al.</i> 2004]
Palmiers	Yasuni, Équateur et région d'Iquitos-Pebas, Pérou	10 et 11 x 0,25 ha	-	64	-	Topographie, altitude, CEC*, texture*	Régression multiple	[Vormisto <i>et al.</i> 2004]
Arbres	Yasuni, Équateur et 6 forêts au Pérou	67 x 0,1 ha ²	h ≥ 50	35	26 (74%)	Type de sol*	Test de Fisher	[Fine <i>et al.</i> 2005]
Arbres	Paracou, Guyane française	6 x 6,25 ha, ~400ha	d ≥ 10	2	2 (100%)	Engorgement*	Test de permutation du tore	[Morneau <i>et al.</i> 2005]
Arbres et arbustes	Lambir, Sarawak, Malaisie	52 ha	d ≥ 1	764	558 (73%)	Type de sol*	Processus ponctuels	[Davies <i>et al.</i> 2005, cités par Russo <i>et al.</i> 2005]
Ptérédophytes	La Selva, Costa Rica	3 x ~1 ha, 573 ha	h ≥ 10	96	-	Type de sol, topographie*, altitude, ouverture de la canopée, pH*, K, Ca*, Mg*, Mn, Fe, Al*, C, P	Test de Mantel, Régression multiple	[Jones <i>et al.</i> 2006]
Arbres	Gunung Palung National Park, Kalimantan, Indonésie	30 x 0,16 ha, 340 ha	d ≥ 1	22	18 (82%)	Type de sol, texture, C, N, P*, K, Ca*, Mg*, pH	Test de Mantel	[Paoli <i>et al.</i> 2006]
Arbres et arbustes	Sinharaja, Sri Lanka	25 ha	d ≥ 1	125	99 (79%)	Topographie*	Test de permutation du tore	[Gunatilleke <i>et al.</i> 2006]
Arbres	Paracou, Guyane française	6 x 6,25 ha, ~400ha	d ≥ 10	8	7 (88%)	Engorgement*	Test de permutation du tore	[Baraloto <i>et al.</i> 2007]

⁽¹⁾ surfaces inventoriées puis surface de la zone étudiée si elle diffère et qu'elle est disponible

⁽²⁾ la taille minimum de prise en compte est donnée en diamètre (d) ou en hauteur (h)

⁽³⁾ ce nombre ne découle pas toujours d'un test statistique, il s'agit parfois d'un effectif fourni par les auteurs

N.B. : la liste des références est donnée dans la bibliographie générale.

Tableau C-2 : Bilan des associations détectées avec le test de permutation du tore.

Seules les espèces correctement identifiées et appartenant au 9 premiers groupes édaphiques (Grp) sont présentes dans ce tableau.

Les 34 unités de sol sont ordonnées d'après leur position sur cercle des corrélations depuis les sols de plateau non hydromorphes jusqu'aux sols de bas-fond. Les espèces sont ordonnées par leur position dans le plan de l'ACP (figure 2-8) depuis les espèces associées aux plateaux (Grp 1) jusqu'aux espèces de bas-fond (Grp 9).

Un « + » désigne une association positive et un « - » désigne une association négative au seuil de 5%.

Espèce	Nb Ind.	Grp	DVD-Alt	Plateau	Hydr1	DVD-Alt-SLD-UHS	Hydr1-2	SLD-UHS	HorsBasPente	HorsBuffer	HorsSH	Hydr1-3	Hydr1-4	Hydr1-5	Pente	Hydr2	Hydr2-3	DhS	Hydr2-4	Hydr3	Hydr3-4	Hydr2-5	Buffer	Hydr3-5	SHHorsBF	Hydr4	Hydr2-6	Hydr3-6	DhS-SH	Hydr4-5	BasPente	SH	Hydr5	Hydr4-6	Hydr5-6	Hydr6		
<i>Brosimum rubescens</i>	37	1	+																																			
<i>Caryocar glabrum</i>	68	1	+	+	+	+	+																															
<i>Oenocarpus bacaba</i>	155	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																									
<i>Vouacapoua americana</i>	388	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																								
<i>Licania heteromorpha</i>	598	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																								
<i>Pradosia cochlearia</i>	332	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																								
<i>Iryanthera sagotiana</i>	266	1	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																							
<i>Hebepetalum humiriifolium</i>	54	1																																				
<i>Licania canescens</i>	177	1	+	+		+	+	+	+	+	+																											
<i>Eschweilera decolorans</i>	101	1		+	+	+	+	+	+	+	+		+																									
<i>Oxandra asbeckii</i>	770	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																								
<i>Dicorynia guianensis</i>	236	1		+	+	+	+	+	+	+	+																											
<i>Virola michelii</i>	65	1		+	+	+			+	+	+	+	+	+																								
<i>Swartzia polyphylla</i>	91	1		+	+	+		+	+	+	+	+	+																									
<i>Bocoea prouacensis</i>	571	1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																								
<i>Rollinia exsucca</i>	17	1	+																																			
<i>Eperua grandiflora</i>	412	1			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																								
<i>Licania membranacea</i>	334	1							+	+																												
<i>Sextonia rubra</i>	99	1		+																																		
<i>Platonia insignis</i>	39	2		+																																		
<i>Swartzia panacoco</i>	39	2				+		+																														
<i>Qualea rosea</i>	226	2					+		+			+	+	+										+														
<i>Licania sprucei</i>	69	2								+																												
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	831	2							+	+	+	+	+	+																								
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>	215	2				+	+	+		+	+	+	+	+																								
<i>Licania laxiflora</i>	31	2		+																																		
<i>Couepia caryophylloides</i>	15	2																																				
<i>Andira coriacea</i>	43	2								+	+																											
<i>Eschweilera sagotiana</i>	1446	2				+	+	+	+	+	+	+	+	+																								
<i>Licania ovalifolia</i>	85	2			+					+	+	+	+	+																								
<i>Licania micrantha</i>	167	3								+	+	+	+	+																								
<i>Hirtella glandulosa</i>	12	3																																				
<i>Symphonia sp1</i>	429	3								+	+	+	+	+	+	+	+		+	+																		
<i>Moronobea coccinea</i>	214	3								+																												
<i>Dendrobangia boliviana</i>	93	4		-																																		
<i>Couepia bracteosa</i>	59	4																																				
<i>Cupania scrobiculata</i>	6	4																																				
<i>Couma guianensis</i>	39	4																																				
<i>Maytenus oblongata</i>	7	4																																				
<i>Chimarrhis turbinata</i>	16	4																																				

Annexes

Espèce	Nb Ind.	Grp	DVD-Alt	Plateau	Hydr1	DVD-Alt-SLD-Uhs	Hydr1-2	SLD-Uhs	HorsBasPente	HorsBuffer	HorsSH	Hydr1-3	Hydr1-4	Hydr1-5	Pente	Hydr2	Hydr2-3	DhS	Hydr2-4	Hydr3	Hydr3-4	Hydr2-5	Buffer	Hydr3-5	SHHorsBF	Hydr4	Hydr2-6	Hydr3-6	DhS-SH	Hydr4-5	BasPente	SH	Hydr5	Hydr4-6	Hydr5-6	Hydr6	
<i>Simaba cedron</i>	226	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Licania alba</i>	1066	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Theobroma subincanum</i>	22	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mouriri crassifolia</i>	7	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Xylopia nitida</i>	25	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Licania licaniiflora</i>	22	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Balzia pedicellaris</i>	19	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gustavia hexapetala</i>	18	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mabea piriri</i>	81	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eperua falcata</i>	1581	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lecythis persistens</i>	1494	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Jacaranda copaia</i>	86	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Recordoxylon speciosum</i>	239	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eschweilera coriacea</i>	116	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Iryanthera hostmannii</i>	278	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euterpe oleracea</i>	5	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Simarouba amara</i>	9	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conceveiba guianensis</i>	117	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parinari campestris</i>	54	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Goupia glabra</i>	115	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coccoloba mollis</i>	10	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lueheopsis rosea</i>	8	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Laetia procera</i>	27	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carapa procera</i>	271	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caraipa densifolia</i>	23	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Virola surinamensis</i>	5	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Maximiliana maripa</i>	21	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Antonia ovata</i>	21	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cecropia obtusa</i>	18	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lecythis zabucajo</i>	26	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Symphonia globulifera</i>	86	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hieronyma oblonga</i>	22	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pterocarpus officinalis</i>	99	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tableau C-3 : Bilan des tests du χ^2 de comparaison des distributions entre arbres en place en 1991 et arbres recrutés depuis.

Les effectifs des arbres en place et des recrutés sont données dans les colonnes « Nb Arbres » et « Nb Recrut ».

Les colonnes suivantes sont les différents découpages de sol utilisés :

- BF : découpage en deux classes Hydr1-4 et Hydr5-6
- Drain2cl : découpage en deux classes DVD-Alt-SLD-UhS et DhS-SH
- Hydr2clbis : découpage en deux classes Hydr1-2 et Hydr3-6
- Hydr2clter : découpage en deux classes Hydr1 et Hydr2-6
- Hydr3clbis : découpage en trois classes Hydr1-2, Hydr3-4 et Hydr5-6
- SH : découpage en deux classes HorsSH et SH
- SHBF : découpage en trois classes HorsSH, SHHorsBF et Hydr5-6
- Topo : découpage en trois classes Plateau, Pente, BasPente

Espèces	Nb Arbres	Nb Recrut	BF	Drain2cl	Hydr2clbis	Hydr2clter	Hydr3clbis	SH	SHBF	Topo
<i>Bocoa prouacensis</i>	298	11	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carapa procera</i>	93	24	0,891	0,082	0,144	-	0,123	0,701	-	-
<i>Catostemma fragrans</i>	88	15	-	0,175	-	-	-	0,007*	-	-
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>	101	12	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conceveiba guianensis</i>	47	12	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicorynia guianensis</i>	93	22	-	-	-	0,628	-	-	-	-
<i>Eperua falcata</i>	1014	60	0,402	0,204	0,187	0,100	0,306	0,287	0,448	0,140
<i>Eperua grandiflora</i>	136	51	-	0,001**	0,001*	0,006*	-	-	-	0,038*
<i>Eschweilera sagotiana</i>	784	39	0,000***	0,003*	0,005*	0,099	0,000***	0,000***	0,000***	0,025*
<i>Iryanthera hostmanni</i>	148	16	0,930	-	0,553	-	-	0,602	-	-
<i>Iryanthera sagotiana</i>	145	12	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Jacaranda copaia</i>	28	12	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Jessenia bataua</i>	171	119	0,014*	0,911	0,234	0,572	0,036*	0,168	0,027*	0,486
<i>Lecythis persistens</i>	684	117	0,010**	0,000***	0,000***	0,000***	0,000***	0,000***	0,000***	0,002**
<i>Licania alba</i>	492	68	0,514	0,988	0,421	0,844	0,279	0,901	0,505	0,596
<i>Licania canescens</i>	94	13	-	-	-	0,640	-	-	-	-
<i>Licania heteromorpha</i>	311	67	-	0,944	0,579	0,550	-	-	-	0,269
<i>Licania membranacea</i>	129	45	-	0,268	0,862	0,823	-	0,317	-	0,001**
<i>Licania micrantha</i>	83	20	-	0,870	0,798	0,090	-	-	-	-
<i>Mabea piriri</i>	46	10	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Moronobea coccinea</i>	98	18	-	0,914	-	0,863	-	-	-	-
<i>Oenocarpus bacaba</i>	77	35	-	-	-	0,136	-	-	-	-
<i>Oxandra asbeckii</i>	321	117	-	0,000***	0,000***	0,000***	-	-	-	0,453
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	370	77	-	0,000***	0,000***	0,000***	-	0,095	-	0,023*
<i>Pradosia cochlearia</i>	119	20	-	0,118	-	0,070	-	-	-	-
<i>Qualea rosea</i>	31	10	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Recordoxylon speciosum</i>	131	19	-	-	-	-	-	0,359	-	-
<i>Simaba cedron</i>	94	23	-	0,957	0,755	0,934	-	0,332	-	-
<i>Symphonia sp1</i>	205	65	-	0,996	0,437	0,564	-	0,847	-	0,012*
<i>Vouacapoua americana</i>	183	21	-	0,870	-	0,123	-	-	-	-

Valeurs critiques p du test : * p ≤ 0,05 ; ** p ≤ 0,01 ; *** p ≤ 0,001

Annexe D - Calcul d'un indice d'encombrement

Le principe est ici est de formuler un indice pour qualifier la proximité d'un peuplement à la droite d'autoéclaircie, le terme de « droite » se référant à la forme de la loi d'autoéclaircie dans un repère logarithmique. Les notations utilisées sont reportées dans la figure d-1 ci-dessous.

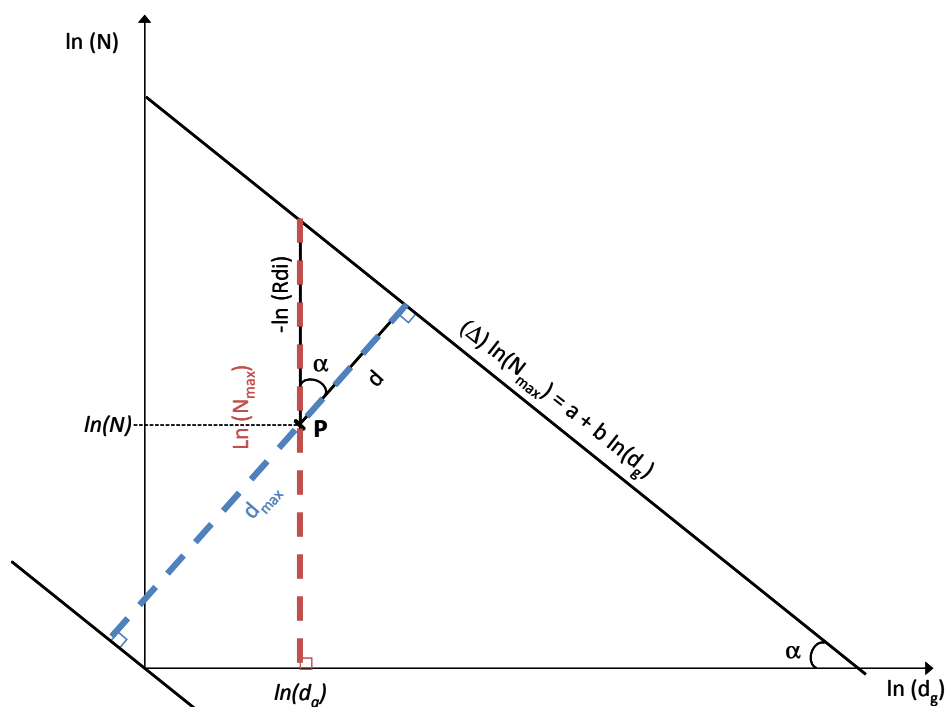


Figure d-1 : Droite d'autoéclaircie et notations utilisées.
Cette figure est reprise de la figure 4-6 présentée au chapitre 4.

Un indice couramment utilisé est le Rdi (Relative density index) défini par le rapport N/N_{\max} ou N est la densité du peuplement P et N_{\max} la densité maximale prédite par la droite d'autoéclaircie (Δ) pour un peuplement de même diamètre quadratique moyen d_g . Le Rdi du peuplement P peut s'exprimer en fonction de ses caractéristiques dendrométriques et des paramètres a (ordonnée à l'origine) et b (pente) de la droite d'autoéclaircie. En effet :

$$\begin{cases} (\Delta) : \ln(N_{\max}) = a + b \ln(d_g) \\ Rdi = N/N_{\max} \end{cases} \quad (d-1)$$

d'où

$$Rdi = \frac{Nd_g^{-b}}{\exp(a)} \quad (\text{d-2})$$

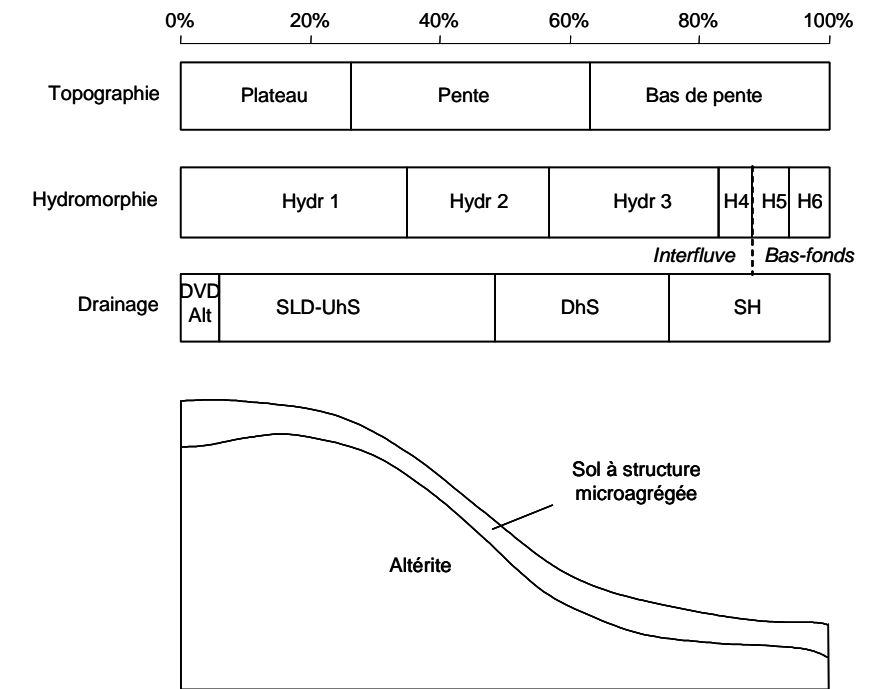
Dans le repère de la figure d-1, est placé $-\ln(Rdi)$ qui vaut $\ln(N_{\max}) - \ln(N)$ et représente la distance verticale entre le point P et la droite (Δ).

Soit d la distance du point P à la droite d'autoéclairement (Δ). La relation suivante relie d au Rdi : $d = -\ln(Rdi) \cos \alpha$. Or, $\cos \alpha = 1/\sqrt{1+b^2}$, d'où $d = -\ln(Rdi)/\sqrt{1+b^2}$. Il s'en déduit d_{\max} , la valeur maximale de d , distance entre la droite d'autoéclairement et l'origine du repère qui vaut $a/\sqrt{1+b^2}$.

L'indice d'encombrement noté IE est défini comme étant le rapport $(d_{\max} - d)/d_{\max}$. La relation est alors la suivante : $IE = 1 + \ln(Rdi) / a$. En remplaçant Rdi par son expression, IE vaut alors :

$$IE = \frac{\ln(Nd_g^{-b})}{a} \quad (\text{d-3})$$

Répartition des différentes unités de sol et coupe schématique d'une colline



Groupes édaphiques

- **Groupe 1** : espèces typiques de plateau et des sols drainants évitant toute forme d'hydromorphie ;
- **Groupe 2** : espèces préférant les sols de plateau à faible hydromorphie de surface et évitant fortement les sols hydromorphes et les bas-fonds ;
- **Groupe 3** : espèces préférant les sols de pente à hydromorphie de surface modérée et évitant les sols hydromorphes et les bas-fonds ;
- **Groupe 4** : espèces préférant les sols à hydromorphie de surface moyenne, typiquement sur DhS et évitant les sols de plateau à hydromorphie de surface faible ;
- **Groupe 5** : espèces préférant les sols hydromorphes de bas de pente, à large amplitude sur les sols à hydromorphie intermédiaire, typiquement sur DhS-Sh et évitant les plateaux ;
- **Groupe 6** : espèces préférant les sols à hydromorphie de surface forte, les sols hydromorphes et les bas-fonds et évitant les sols de plateau et de pente ;
- **Groupe 7** : espèces de sols hydromorphes et de bas-fond mais à préférence peu marquée pour le centre des bas-fonds ;
- **Groupe 8** : espèces typiquement sur sols hydromorphes et de bas-fond, couvrant l'ensemble des bas-fonds ;
- **Groupe 9** : espèces exclusives des bas-fonds ;
- **Groupe 10** : espèces peu ou pas sensibles au sol ou espèces pour lesquelles la relation n'a pas pu être mise en évidence, faute d'effectifs suffisants.

**Annexe E - Unités de sols et groupes
édaphiques**

EFFETS D'UN GRADIENT D'ENGORGEMENT HYDRIQUE SUR LA STRUCTURE ET LA DYNAMIQUE D'UNE FORÊT TROPICALE HUMIDE (PARACOU, GUYANE FRANÇAISE)

Résumé

L'objectif du travail était d'étudier les relations entre la composition floristique et la dynamique du peuplement, sous l'influence de facteurs édaphiques. L'étude s'est déroulée en Guyane française, et a concerné 6 parcelles permanentes non exploitées du dispositif de Paracou, soit une surface de 37,5 hectares.

En premier lieu, l'analyse des distributions spatiales a permis de montrer qu'un gradient unique d'engorgement hydrique structure les espèces de Paracou. Une typologie des espèces selon leur position sur ce gradient a ainsi pu être proposée. La comparaison de cette typologie avec le tempérament des espèces a mis en évidence l'association préférentielle des espèces héliophiles avec un milieu particulier : les bas-fonds.

Dans un second temps, les effets du sol sur la performance des espèces ont été étudiés. Dans ce cadre, des modèles de croissance ont notamment été élaborés pour tenir compte à la fois des effets de la compétition et du sol. Ils ont permis de montrer la forte concordance existant entre la croissance des espèces et leurs préférences édaphiques, en accord avec la théorie de la niche écologique.

Dans un troisième temps enfin, l'étude est passée au niveau du peuplement en se limitant à la comparaison entre les bas-fonds et les interfluves. Les bas-fonds sont caractérisés par une densité moindre, un cortège floristique plus héliophile et un turnover supérieur tandis que leur structure diamétrique et leur production en surface terrière sont quasi identiques à celles observées sur interfluve. Les interrelations entre densité, cortège floristique et turnover ont été approfondies, permettant de mettre en évidence le rôle central de la mortalité, notamment par chablis comme facteur explicatif des différences observées entre les deux milieux.

Mots-clés : distribution des espèces, dynamique forestière, facteurs édaphiques, niche, héliophilie, forêt tropicale humide, Paracou

EFFECTS OF A HYDROLOGICAL GRADIENT ON THE STRUCTURE AND DYNAMIC OF A TROPICAL RAIN FOREST (PARACOU, FRENCH GUIANA)

Abstract

We investigated the relationships between floristic composition and forest dynamics, under the influence of edaphic factors. The study was conducted in 6 permanent plots covering 37.5 hectares at Paracou, French Guiana.

In a first time, we analysed the distribution of species in relation to edaphic factors. A single hydrological appeared to organise the species at Paracou. We thus proposed a typology of species according to their position on this gradient. A comparison of this typology with some traits of the species highlighted the preferential association of the heliophile species with a particular habitat: seasonally-flooded soils.

In a second time, the effects of edaphic factors on species performance were investigated. Growth models were fitted to take into account both the effects of competition and soil. Growth response appeared generally consistent with the edaphic preferences of species, accordingly with the niche theory.

In a third time, the study was finally conducted at the forest level but was limited to the comparison between seasonally-flooded lowland and terra firme forest. The lowlands have a lower density, a more heliophilic flora and a higher turnover while their diametric structure and basal area production are nearly identical to those observed on terra firme. The relationships between density, floristic composition and turnover were deepened, highlighting the central role of mortality, particularly windfallen trees to explain forest dynamics and differences observed between the two environments.

Keywords: species distribution, forest dynamics, edaphic factors, niche, heliophile, tropical rain forest, Paracou