

EVALUATION MULTI-ÉCHELLES DE LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE, STRUCTURALE ET FONCTIONNELLE DES ARBRES EN FORÊT GUYANAISE

Prise en compte du substrat géologique, des types de sols et de la dynamique sylvigénétique (DIME)

Coordinateur : Daniel SABATIER (IRD), UMR AMAP, Boulevard de la Lironde, TA 40/ PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, tél : 04 67 61 65 83, fax : 04 67 61 56 68, mél : sabatier@mpl.ird.fr

Autres participants : UMR AMAP Montpellier Cayenne : Pierre Couteron (IFP), Georges Elfort (IRD), Cécile Madelaine (Agro-M), Jean-François Molino (IRD), Eric Nicolini (Cirad-Forêt), Marie-Françoise Prévost (IRD), Raphaël Pélissier (IRD), Christophe Proisy (IRD), Jean-Louis Smock (IRD), Michel Tarcy (IRD).

UMR Ecofog Kourou : Etienne Abner (Cirad-Forêt), Michel Baisie (Cirad-Forêt), Damien Bonal (INRA), Anne-Marie Domenach, (CNRS), Vincent Freycon (Cirad-Forêt), Isabelle Godard, (CNRS), Valery Gond (Cirad-Forêt), Jean-Yves Goret (INRA), Ficadici Kago (Cirad-Forêt), Martinus Koese (Cirad-Forêt), Frits Kwasié (Cirad-Forêt), Jérôme Le Fol, E. Lentillus (INRA), Onoefe Ngwete (Cirad-Forêt), Jean-Christophe Roggy (INRA), Richard Santé (Cirad-Forêt), Jean Weigel (Engref)

Valérie Trichon (Université Paul Sabatier, UMR Ladybio), A. Lafitte-Olano (Université Paul Sabatier, UMR Ladybio)

Collaborations : Alain Franc et Jean-Marc Guehl (INRA), Hervé Théveniaut (BRGM)

Mots-clés : forêt tropicale humide, spatialisation, télédétection, diversité, arbres, groupes fonctionnels d'espèces, fonctionnement du peuplement, relations espèces-environnement, gradients écologiques.

Rappel du contexte

Les forêts tropicales humides, par leur richesse biologique et structurale comme par leur emprise géographique et leur importante biomasse, jouent un rôle de premier plan dans les grandes questions sociétales que sont la conservation de la biodiversité, la gestion des ressources naturelles et les cycles biogéochimiques globaux. Or ce sont des écosystèmes dont la complexité pose, aux écologues comme aux gestionnaires, des problèmes théoriques, scientifiques et techniques considérables. Ces questions sont abordées en Guyane dans le cadre de plusieurs projets étroitement liés à DIME, notamment *Approches structurale et fonctionnelle de la Variabilité spatiale de la couverture forestière tropicale humide en Guyane française* (ACI Ecologie Quantitative) et *CARactériser l'Ecosystème FORestier guyanais pour mieux le gérer* (12^e CPER-Guyane).

Un des enjeux du projet DIME est de proposer des méthodes et des outils qui permettraient aux gestionnaires forestiers de mieux raisonner leurs actions à des échelles compatibles avec des objectifs d'exploitation et de conservation des ressources naturelles. Par exemple, si l'organisation spatiale de la diversité est avant tout déterminée par les conditions environnementales, une politique de conservation s'appuyant sur de petites unités représentatives des différents types d'habitats paraît pertinente. Si, au contraire, les facteurs historiques liés à la propagation des espèces sont prépondérants, les populations de petites réserves isolées seront probablement vouées à disparaître à long terme ; dans ce cas, une politique de conservation basée sur de grandes aires protégées (ou sur un maillage régulier de l'espace par des réserves interconnectées), paraît mieux adaptée. Aborder cette question passe par la compréhension des règles d'organisation spatiale de la diversité à méso-échelle (c'est-à-dire du paysage à la région écologique), ce qui nécessite de disposer à la fois d'importants jeux de données et d'outils d'analyse appropriés.

Nous avons donc cherché à décrire, analyser et comprendre, à l'échelle d'une région naturelle (en l'absence de gradient climatique), l'influence de deux causes importantes de variation de la diversité des espèces et de la diversité fonctionnelle du peuplement forestier arborescent : le substrat géologique et pédologique, et l'intensité du régime de perturbations naturelles. Ces deux facteurs ont de plus une influence marquée sur l'architecture et la stature des peuplements, ce qui a permis d'étudier divers moyens de spatialisation via la télédétection.

Résultats

Dispositif

L'étude s'est focalisée d'une part sur une localité, le secteur de Crique Plomb – Montagne Plomb (CP) où deux substrats géologiques sont en contact, le volcano-sédimentaire de la série Paramaca et les schistes de la série Armina (Orapu ou Bonidoro suivant les sites), et d'autre part sur une région, le Bas-Sinnamary, où divers sites, Counami (CO), Paracou (PAR), Piste de Saint -Elie (PSE) ont déjà été étudiés, ce qui a permis de mener des analyses comparatives.

Afin d'aborder l'influence des structures spatiales de l'environnement sur le peuplement forestier, nous avons choisi de mettre en place sur le site principal (CP) un dispositif d'échantillonnage à échelles emboîtées, s'appuyant sur une stratification environnementale préalable en trois niveaux hiérarchiques : géologie, géo-morphologie, pédologie. Nous avons parallèlement développé un cadre analytique de décomposition de la diversité permettant de prendre en compte de manière explicite la structure spatiale de l'échantillonnage (Couteron et Péliissier, 2004). Dans ce cadre méthodologique, la diversité s'exprime de manière très générale comme une variance pondérée de l'abondance relative des espèces. Elle se décompose alors en fractions additives, diversité bêta (expliquée) et diversité alpha (résiduelle), en fonction des facteurs environnementaux ou des classes de distance entre points d'échantillonnage.

Le niveau le plus fin de la stratification est une caractérisation en types de sols le long de toposéquences représentatives, via une étude géomorpho-pédologique fine (fosses pédologiques, sondages, profils d'humidité volumique). Les relevés de végétation ont été disposés en suivant les toposéquences pédologiques, selon une configuration originale en Points-Grappes (PG) qui permet un gain en termes d'effort d'échantillonnage de près de 40% par rapport au système plus classique des parcelles d'inventaire. Le PG est une ligne parallèle à la toposéquence le long de laquelle, à intervalles de 20 m, sont positionnés perpendiculairement des segments d'échantillonnage constitués de 3 points distants de 20 m où sont relevés $D_{130}^{(1)}$ et espèce des 4 arbres ($D_{130} \geq 10$ cm) les plus proches ; 18 PG ont été réalisés, soit un total de 8,5 km et 5335 arbres.

Ce dispositif a été complété pour les approches structurale, architecturale et fonctionnelle des peuplements par un ensemble de parcelles échantillons des principaux types de substrat pédologique et de situations structurales et architecturales : 8 (D_{130} ; espèce) + 7

(1) Diamètre du tronc à 1,3 m du sol, aussi appelé dbh (diameter at breast height).

(D₁₃₀ uniquement) parcelles de 1 ha constituent ce jeu de données auxquelles viennent s'ajouter 8 parcelles de 1200 m² (D₁₃₀ ; espèce ; hauteur) réalisées pour une étude antérieure.

A l'échelle régionale, le dispositif issu d'études antérieures est constitué par un ensemble de parcelles de 0,12, 0,5 et 1 ha dont on connaît le substrat, le sol dominant, la structure et la composition (D₁₃₀ ; espèce), ainsi que dans certains cas (PAR, PSE) plusieurs paramètres de la dynamique du peuplement (croissance diamétrale, mortalité, recrutement).

Au total, le jeu de données sur l'ensemble du dispositif comprend 66 600 arbres mesurés (D₁₃₀) et localisés dans un SIG⁽²⁾, dont plus de 62 000 identifiés botaniquement (919 espèces, 313 genres et 74 familles). Parmi ces 62 000 arbres, 11 000 (pour 602 espèces, 254 genres, 67 familles) ont été inventoriés à CP dans le cadre du projet DIME. Ces derniers inventaires ont permis d'identifier un genre et plusieurs espèces nouveaux pour la Guyane, certaines de ces dernières étant même nouvelles pour la science.

Pédologie et relations sol - végétation

Les caractérisations topographique, pédologique et géologique du site CP ont été réalisées d'une part en réinterprétant les données acquises lors d'une étude précédente (Paget , 2000) et d'autre part en réalisant de nombreuses nouvelles acquisitions (soit environ 60% des données de sondages et fosses pédologiques : 105 sondages à 1,2 m, 25 fosses et 25 tubes de profil d'humidité pour sonde TDR ; prélèvements de cuirasse et lithoreliques). Les points-grappes (PG) sont situés sur deux grands types de substrats : les schistes pélitiques-Orapu au nord (PG1 à PG16) et le complexe volcano-sédimentaire (Paramaca) au sud, des conglomérats s'intercalent brièvement entre les deux. Au-delà de la classification naturaliste des sols observés (cuirasses affleurantes ou démantelées, avec ou sans hydromorphie ; sols amincis à saprolite profonde ou superficielle, avec ou sans hydromorphie ; sols ferrallitiques profonds et sols des bas fond hydromorphes), la description des sondages et fosses (humidité, texture, couleur Munsell, taches, racines, éléments grossiers) ainsi que les analyses chimiques et granulométriques font l'objet d'analyses multivariées qui visent à mieux rendre compte des dissimilarités de fonctionnement hydrique que souligne l'étude diachronique des profils d'humidité.

Une toposéquence typique dans les schistes Orapu présente des versants aux pentes fortes (30 à 60%) occupés principalement

(2) Auxquels s'ajoutent les 74 200 arbres du dispositif de Paraou (Cirad-Forêt).

par les sols sur saprolites superficielles. En amont de ces versants, les sols sur saprolites profondes font la transition avec les sols sur cuirasses démantelées. En aval, les sols sur saprolites superficielles sont remplacés par des sols hydromorphes. Les toposéquences dans le volcano-sédimentaire sont beaucoup plus longues et les pentes plus faibles ; plusieurs niveaux de cuirasses compactes (7-9) alternent avec les sols plus profonds issus de cuirasses démantelées avec quelquefois des traces d'hydromorphie de nappes perchées.

La décomposition explicite de la diversité sur les PG du site CP montre que deux types de sols d'une même strate géomorphologique ou d'un même substrat géologique portent des peuplements en moyenne plus différents l'un de l'autre que ne le sont en moyenne ceux de deux strates géomorphologiques ou de deux compartiments géologiques. Ce résultat, qui peut paraître surprenant au premier abord, confirme cependant le rôle prépondérant du type de sol, et notamment du degré d'hydromorphie, comme facteur environnemental responsable de la variation de la diversité spécifique des arbres en Guyane.

Il est maintenant admis qu'un premier niveau de typologie des forêts de Guyane consiste à distinguer les peuplements des bas-fonds hydromorphes, qui abritent des espèces spécialisées, des peuplements de « terre ferme ». Les peuplements des bas-fonds sont plus homogènes et leur composition varie peu avec la distance. Pour les peuplements de terre ferme, l'influence du degré d'hydromorphie lié à l'amincissement du profil pédologique à l'échelle locale de la toposéquence, est confirmée dans un nouveau contexte géologique. L'ordonnement des espèces dans ces deux gradients est concordant entre les deux sites sur lesquels ont été conduites les études pédologiques détaillées (CP et PSE) et montre plusieurs cas de radiation à l'intérieur d'un même genre (*Eperua*, *Eschweilera*, *Licania* ...). Nous avons également montré que dans ces zones de terre ferme, la dissimilarité augmente avec la distance. Ce résultat appelle des analyses complémentaires pour déterminer si cette augmentation peut s'expliquer (au moins en partie) par des effets environnementaux à plus large échelle ou par une organisation spatiale du paysage (taille et position relative des compartiments de la stratification environnementale).

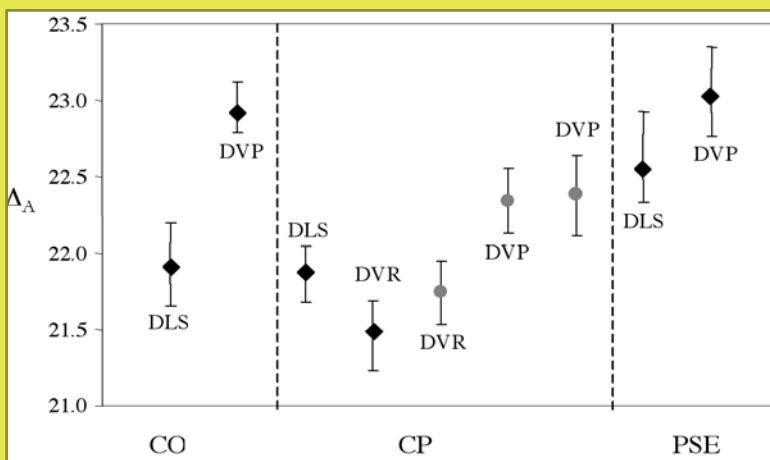
Diversité fonctionnelle

On entend ici par diversité fonctionnelle la prise en compte de deux éléments importants de l'écophysiologie des arbres : d'une part l'acquisition du carbone et de l'eau, et le compromis au niveau foliaire entre ces flux (efficacité d'utilisation de l'eau), et d'autre part l'acquisition de l'azote.

L'efficacité d'utilisation de l'eau a été approchée à l'échelle du couvert, par le biais de mesures de composition isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) des espèces dominantes. L'intégration de ces mesures sur une aire minimale comprise entre 0,5 et 1 ha, permet d'estimer la discrimination isotopique du couvert (ΔA) un paramètre important du fonctionnement écophysiologique du peuplement.

Comparées aux précédents résultats publiés pour la forêt tropicale humide, les valeurs de ΔA que nous avons obtenues sont nettement plus fortes, suggérant une faible efficacité d'utilisation globale de l'eau. Ceci est probablement lié aux conditions climatiques favorables dans cette région (forte pluviométrie, faible déficit de saturation de l'air moyen). En outre, nous avons mis en évidence une variabilité importante du ΔA à l'échelle de la région (figure 1), à la fois entre site et au sein d'un même site. Cette variabilité semble associée à la fois aux conditions hydriques dans le sol et à la composition floristique des peuplements, lesquelles sont elles-mêmes corrélées.

Figure 1 : Discrimination isotopique du carbone de la canopée (ΔA) des différents sites étudiés. Losanges : schistes ; cercles : volcano-sédimentaire ; DVP = drainage vertical profond ; DVR = drainage vertical ralenti ; DLS = drainage latéral et superficiel.



L'acquisition de l'azote dépend d'une part de la fertilité des sols, et d'autre part de comportements spécifiques. Nous avons donc d'une part mesuré la fertilité des sols (%N, C/N, concentration en nitrate, activité biologique microbienne - nitrification et dénitrification), et d'autre part analysé les modes d'acquisition de l'azote par les différents groupes fonctionnels connus (espèces fixatrices, non fixatrices, préférence pour l'ammonium ou pour le nitrate), ainsi que les proportions de ces différents groupes dans les peuplements, grâce à des mesures isotopiques de ^{15}N foliaire.

Les sols sur schistes sont nettement plus pauvres en azote que les autres, ce qui se traduit au niveau du peuplement à la fois par une plus forte densité d'individus et par une phytomasse foliaire plus importante. La proportion de légumineuses (en nombre d'individus comme en nombre d'espèces) dans le peuplement ne semble pas dépendre de la richesse du sol. En revanche, parmi ces légumineuses, le pourcentage de *Caesalpinaceae*, dont 80% des espèces ne sont pas fixatrices, est très élevé sur les sols plus riches en azote. L'étude fine de deux espèces modèles, *Dicorynia guianensis* et *Eperua falcata* a mis en évidence la stabilité de leurs comportements (nette préférence pour l'ammonium dans le premier cas, pour le nitrate dans le second) quelle que soit la fertilité des sols (Schimann *et al.* 2006).

Structure et architecture

Bien qu'il s'exprime selon des modalités propres à chaque espèce, le développement d'un arbre forestier passe schématiquement par trois phases (avenir, présent et passé) identifiables sur le terrain par des critères architecturaux simples. Appliqué aux arbres dominants d'un peuplement, ce diagnostic architectural permet d'estimer l'état sylvigénétique d'une forêt. L'étude menée sur le site de CP révèle que tous les peuplements observés, quel que soit le substrat, sont des peuplements matures (majorité d'arbres du présent et du passé, approchant ou ayant atteint leur hauteur maximale). Toutefois, les parcelles sur schistes portent des arbres matures plus petits que ceux des parcelles sur volcano-sédimentaire. A l'inverse, les résultats préliminaires du diagnostic architectural des parcelles témoin de PAR suggèrent que les peuplements y sont à des stades dynamiques différents, ce qui ouvre des perspectives de recherche intéressantes.

Afin de lier structure, dynamique et diversité, un ensemble de levés d'altimétrie laser aéroportée a été conjointement acquis dans le cadre des projets DIME et CAREFOR sur les sites de CP et PAR notamment. Ces données, générées par un dispositif de type altimètre-laser-scanner hélicopté (voir ALTOA : <http://www.altoa.fr/>) constituent, pour des secteurs de plusieurs dizaines à plusieurs centaines d'hectares, un semis de point (densité : 2-8/m²) dont on connaît très précisément les coordonnées (x,y,z) et qui donnent une vision de la porosité du couvert végétal, de sa surface extérieure (MNS), ainsi que de la topographie du sol (MNT). Au site CP, ces données rendent compte des variations structurales du couvert en fonction des sols. A PAR, nous avons vérifié que les statistiques locales du semis de point (hauteur max, médiane, quartiles, interquartile sur 100 m², ramenées à une hauteur relative au sol) ont du sens pour décrire l'environnement forestier : elles rendent compte du potentiel de croissance des arbres de petit diamètre ($D_{130} < 10$ cm).

De plus, dans des placeaux de relevés botaniques, les proportions des types de canopée qu'elles permettent de définir sont corrélées significativement à la diversité spécifique.

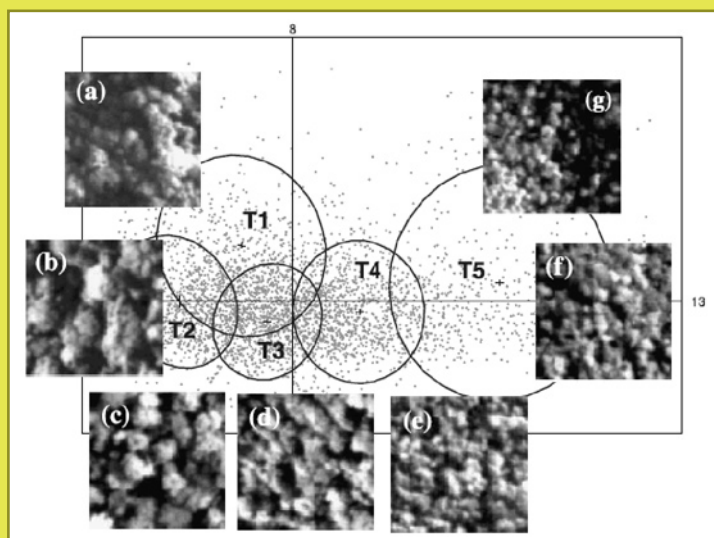
Cette relation est de même nature que celle observée à PAR sur les arbres de petit diamètre ($D_{130} < 10$ cm) : chacun des paramètres de la dynamique (densité, croissance, mortalité, recrutement), ou leur combinaison via une ACP (analyse en composantes principales), génère une distribution de la diversité alpha conforme à l'hypothèse de perturbation intermédiaire (R^2 0,24 à 0,26, $P < 0,01$).

Pour spatialiser ces résultats, la disponibilité grandissante d'images de canopée à très haute résolution spatiale (THR, pixels ~ 1 m) offre de nouvelles perspectives, sous réserve de la définition et de la mise en œuvre de méthodes d'analyse d'image adaptées. Nous avons testé une de ces méthodes, l'analyse texturale directe de la canopée, par l'analyse de Fourier 2D d'images THR panchromatiques d'origine satellitale ou aérienne. Les images de canopées sont d'abord découpées en imagettes d'une superficie adéquate (ici 1 ha) à l'échelle desquelles les spectres de Fourier sont calculés. Ces spectres obtenus pour des milliers d'imagettes sont ensuite soumis à une ACP. Le premier axe de l'ACP les ordonne selon un gradient de granulosité (*coarseness*) déterminé par l'importance relative dans le spectre des différentes plages de fréquences spatiales ; la coordonnée d'une imagette sur le premier axe de l'ACP est considéré comme un indice de texture, qui permet une cartographie objective de la granulosité de la canopée. Cet indice est corrélé d'une part avec la géométrie des canopées vue par le laser, d'autre part avec certaines variables de structure forestière relevées sur le terrain. Les analyses menées indépendamment sur les sites CP et PAR (12 et 76 parcelles de 1 ha, respectivement) donnent une relation très significative avec la densité d'arbres de $D_{130} \geq 10$ cm ($R^2 = 0,80$ à CP ; entre 0,68 et 0,82 à PAR), ou avec les distributions en classes de diamètres ($R^2 \sim 0,75$ sur les deux sites) (Couteron *et al.*, 2005, figure 2). Ces résultats se sont montrés peu variables en fonction du type d'image utilisé (photos vs. IKONOS), même si les indices de texture ne peuvent pas être comparés directement, sans re-calibration.

Conclusion

Utiliser les informations de télédétection pour prédire les variables de structure des forêts tropicales humides est un enjeu important, susceptible de déboucher sur de nombreuses applications parmi lesquelles l'estimation de la biomasse et du carbone stocké ou la cartographie de types structuraux de forêts, comme base à l'aménagement ou comme point de départ pour l'étude des relations entre structure forestière et composition floristique.

Figure 2 : Identification de 5 classes de texture de canopée au site CP, sur la base d'une ACP sur les profils spectraux d'images (provenant de photos aériennes) d'une surface au sol de 1 ha. Les exemples donnés illustrent bien les variations de taille et de densité des couronnes (ou amas de couronnes).



En termes de modèles de dynamique de peuplement, il nous reste maintenant à analyser le lien entre la relation diversité – structure de canopée mise en évidence ici, et la relation diversité – perturbation : quelle place pour la niche écologique ?

Publications du projet

Couteron P. et Pélissier R., 2004. Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos*, 107 : 215-221.

Couteron P., Pélissier R., Nicolini E. A., Paget D., 2005. Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *Journal of Applied Ecology*. 42 : 1121-1128.

Paget D., 2000. *Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais. Réflexion méthodologique et application*. Thèse soutenue le 2 décembre 1999, Nancy, Engref, 169 f.

Schimann H., Ponton S., Hattenschwiler S., Ferry B., Domenach A.-M., Roggy J.-C., 2006. Nitrogen use strategies of two tropical rainforest tree species in French Guiana: evidence from ^{15}N natural abundance and microbial activities. *Soil Biol. Biochem.* (accepté).