

# Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales : enjeux méthodologiques et application dans les Ghâts occidentaux de l'Inde

## Responsable scientifique

Raphaël Pélissier, IRD

Institut Français de Pondichéry - IFP, UMIFRE 21 CNRS-MAEE

11 st Louis street,

Pondichéry 605001, India

Mél. : raphael.pelissier@ird.fr

## Autres participants

IFP, Pondichéry : Narayanan Ayyappan, Champak Beeravolu Reddy, K. Belna, S. Ramalingam, B. R. Ramesh, Dilip Venugopal.

Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes - AMAP, UMR,

Montpellier : Pierre Couteron (IRD), François Munoz (Université Montpellier 2).

Unité Evolution biologique et écologie - EBE, Université Libre de Bruxelles : Olivier Hardy.

## Mots-clés

Ecologie des communautés, forêts tropicales humides, Ghâts occidentaux, Inde, phylogénie, relations espèces-environnement, théorie neutraliste.

## Objectifs des recherches

■ Préciser les liens conceptuels et méthodologiques entre la modélisation neutraliste de la dynamique des communautés et l'analyse phytoécologique des relations entre espèces et environnement ;

■ Tester ces méthodes dans le contexte des forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde afin de mesurer l'importance relative de la dispersion et du déterminisme environnemental dans l'organisation spatiale de la diversité.

# I. Présentation des travaux

## Introduction

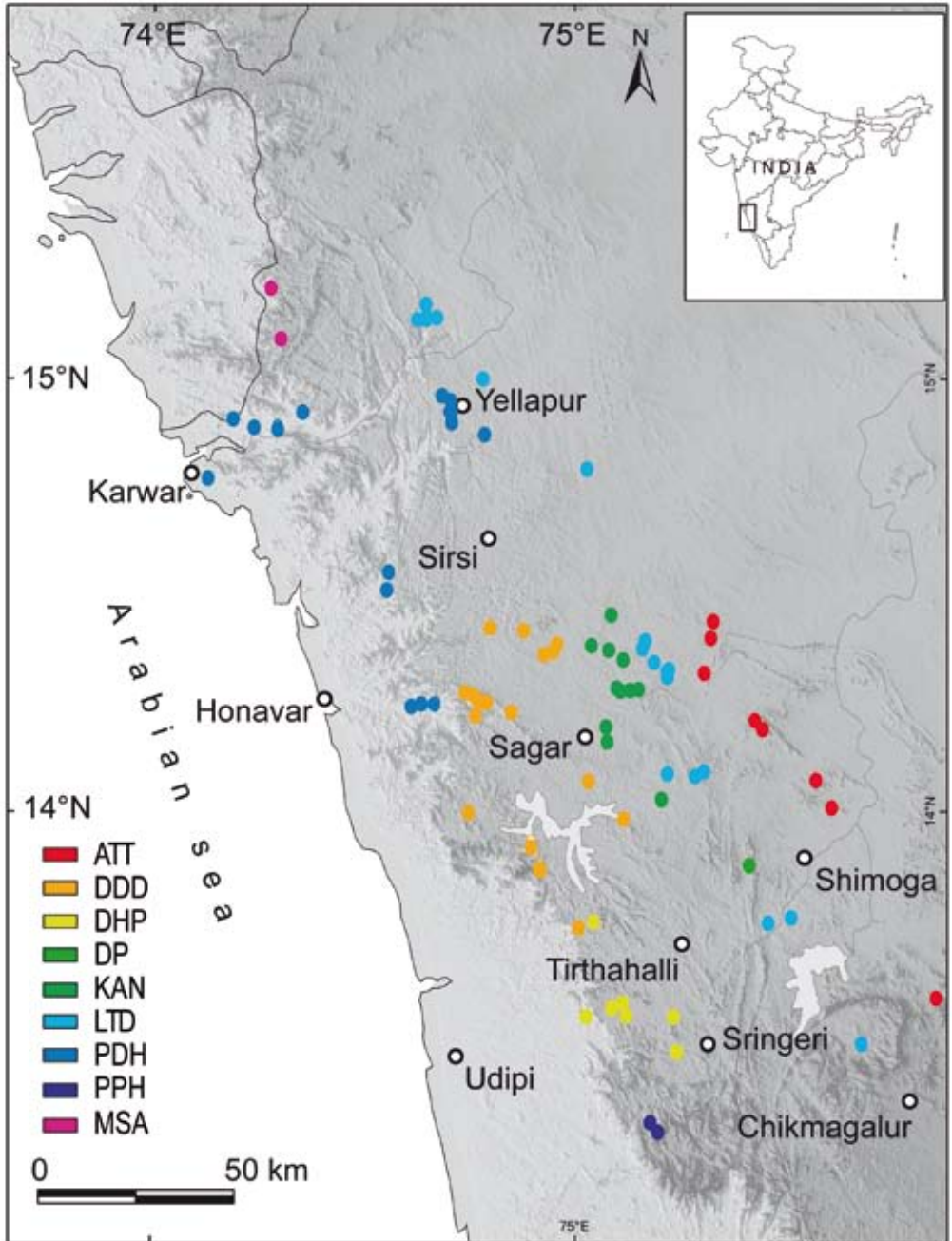
Le débat au sujet des processus déterminant l'organisation spatiale de la diversité végétale s'est récemment cristallisé autour de l'importance relative des facteurs environnementaux stables par rapport aux phénomènes de dérive stochastique (dits aussi « neutralistes ») liés à la dispersion limitée des diaspores. Ce débat revêt un intérêt scientifique fondamental, tout en ayant de profondes implications pratiques en ce qui concerne la définition de stratégies pertinentes d'inventaire des ressources naturelles, de conservation de la biodiversité et de gestion durable des forêts tropicales humides. Le déterminisme environnemental joue le rôle d'un filtre sélectionnant, à partir d'un pool régional d'espèces susceptibles d'occuper un site déterminé, les individus de certaines espèces en fonction de leurs préférences d'habitats. Ce mécanisme est classiquement étudié par l'analyse de la composition des communautés et de ses variations spatiales en fonction des facteurs environnementaux. Cela présuppose que les communautés sont en équilibre avec les conditions du milieu au moment de l'observation. Or, en milieu tropical humide, ces relations sont parfois difficiles à établir, notamment pour les espèces rares, si bien qu'il est souvent impossible de prédire une composition floristique à partir de la seule connaissance des facteurs du milieu. En effet, d'autres mécanismes sont à l'œuvre qui se superposent au déterminisme environnemental. En particulier, la dispersion limitée des diaspores dans l'espace ne permet pas à toutes les

**Figure 1 :** Carte de localisation des sites d'étude du réseau KBSP.

Type forestier	Echantillons	Précipit. (mm) moy. annuelles	Temp. moy. (°C) du mois le + froid	nb. de mois secs*
ATT = <i>Anogeissus latifolia</i> - <i>Tectona grandis</i> - <i>Terminalia tomentosa</i>	8	750 - 1 500	> 20	5 - 8
DDD(+P) = <i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Diospyros candolleana</i> - <i>Diospyros oocarpa</i> (facies à <i>Poeciloneuron indicum</i> )	18	3 500 - 7 000	> 20 (alt. 0-850 m)	5 - 7
DHP = <i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Humboldtia brunonis</i> - <i>Poeciloneuron indicum</i>	7	5 000 - 8 000	> 20 (alt. 700-850 m)	4,5 - 5,5
DP = <i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Persea macrantha</i>	1	> 2 000	> 20 (alt. 650-850 m)	5 - 6
KAN = <i>Diospyros</i> spp. - <i>Dysoxylum malabaricum</i> - <i>Persea macrantha</i> (facies édaphique ou kan forest)	12	1 500 - 2 000	23 - 24,5 (alt. 550-750 m)	6 - 7
LTD = <i>Lagestroemia microcarpa</i> - <i>Tectona grandis</i> - <i>Dillenia Pentagyna</i>	20	1 500 - 2 000	> 20	4 - 7
MSA = <i>Memecylon umbellatum</i> - <i>Syzygium cumini</i> - <i>Actinodaphne augustifolia</i>	2	5 000 - 6 500	17 - 13 (alt. 700 - 1 400 m)	5 - 7
PDH = <i>Persea macrantha</i> - <i>Diospyros</i> spp. - <i>Holigarna</i> spp.	24	2 000 - 6 000	> 23 (alt. 0-800 m)	6 - 7
PPH = <i>Palaquium ellipticum</i> - <i>Poeciloneuron indicum</i> - <i>Hopea ponga</i>	4	5 000 - 7 000	18 - 20 (alt. 750-1 300 m)	4 - 5

\*P<2\*température moyenne mensuelle.

**Figure 2 :** Types forestiers échantillonnés et paramètres bioclimatiques correspondants



espèces du pool régional d'atteindre tous les sites qui leurs sont potentiellement favorables. La théorie neutraliste de la biodiversité prétend même, sur la base d'un modèle de dynamique spatio-temporelle des communautés, que les effets du filtre environnemental sont négligeables et que les variations spatiales observées de la composition floristique des communautés s'expliquent par l'équilibre instable qui s'instaure entre la dérive écologique locale – une communauté isolée maintenue à saturation s'oriente peu à peu vers un peuplement monospécifique – et l'arrivée de migrants issus du pool régional et dont la dispersion des diaspores dans l'espace n'a qu'une portée limitée. Selon cette théorie, tous les individus jouent un rôle équivalent dans la dynamique spatio-temporelle, c'est-à-dire que les espèces sont considérées comme « écologiquement neutres » (sans préférence d'habitat).

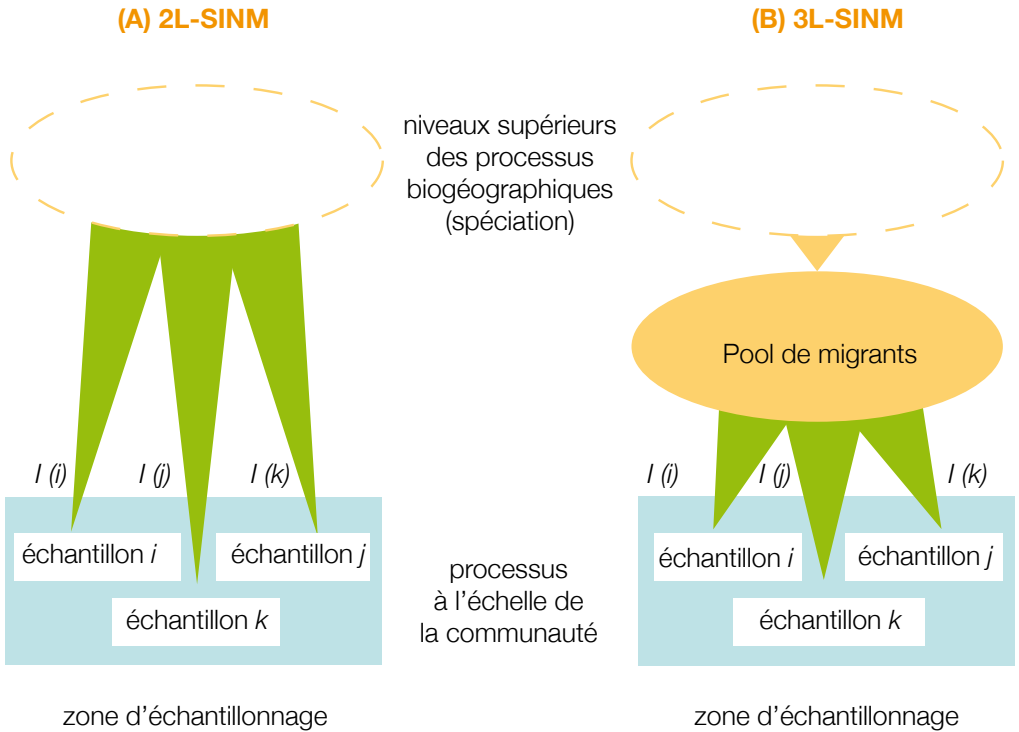
Ce débat, fondamental sur le plan théorique, n'est pas sans conséquences pratiques. En particulier, il fait écho à la controverse « Single Large Or Several Small (SLOSS) », concernant la configuration des aires protégées. En effet, si l'organisation spatiale de la diversité est, avant tout, déterminée 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 liés à la dispersion des espèces sont prépondérants, la diversité variera d'abord avec la distance géographique : ainsi, deux échantillons d'un même type d'habitat auront des compositions taxonomiques d'autant plus similaires qu'ils seront spatialement proches et les populations de petites réserves isolées seront probablement vouées à disparaître à long terme. Dans ce cas, une politique de conservation basée sur la préservation de grandes aires protégées, ou sur un maillage régulier de l'espace par des réserves interconnectées, paraîtrait la mieux adaptée. Cet exemple, tiré de la problématique de conservation, n'est qu'une illustration parmi d'autres de l'incidence que peut - ou devrait - avoir la compréhension des déterminants de l'organisation spatiale de la biodiversité sur les prises de décision concernant la gestion des ressources naturelles.

L'objectif du présent projet se situe en amont des questions appliquées de conservation. Il consiste à essayer d'établir des liens conceptuels et méthodologiques entre la modélisation neutraliste de la dynamique des communautés et l'analyse phytoécologique des relations entre espèces et environnement, ainsi qu'à tester ces méthodes dans le contexte des forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde. Nous espérons ainsi pouvoir à terme mesurer l'importance relative de la dispersion et du déterminisme environnemental dans l'organisation spatiale de la diversité.

## Matériel et méthodes

Les travaux ont essentiellement porté sur un jeu de données issues de 96 parcelles de 1 hectare dispersées sur un territoire de 22 000 km<sup>2</sup> dans différents types forestiers de la région centrale des Ghâts occidentaux de l'Inde. Les données avaient été collectées lors d'un précédent projet de l'Institut Français de Pondichéry (IFP) en collaboration avec les services forestiers de l'état du Karnataka. Cette base de données (baptisée KBSP) a été vérifiée, mise à jour et publiée (Ramesh *et al.*, 2010a). Au total, 76 813 arbres et lianes appartenant à 446 espèces y sont recensés. Des observations concernant la structure moyenne des peuplements (hauteur dominante, ouverture de la canopée, état de dégradation...) sont également disponibles ainsi que des données complémentaires

**Figure 3 :** Les deux modèles d'estimation du taux migration variable,  $l(x)$ , d'individus du réservoir régional d'espèces vers chacune des communautés locales ( $i, j$  et  $k$ ) valides dans un cadre moins restrictif que le modèle neutre initial de S. P. Hubbell. (A) Le modèle à deux compartiments (2L-SINM) de Munoz *et al.*, 2007. (B) Le modèle à trois compartiments (3L-SINM) de Munoz *et al.* (2008) qui fait intervenir un pool intermédiaire de migrants et des estimations basées sur l'indice de différenciation relative des communautés,  $G_{ST}(x)$  (d'après Munoz *et al.*, 2008).



concernant le bioclimat et les sols (rassemblées à partir de sources existantes). Une phylogénie datée au niveau famille et genre a été établie sur la base de la classification APG III (méthode de classification des angiospermes, 2009).

Le travail théorique et méthodologique est basé sur le développement et l'amélioration de routines informatiques diffusées sous la forme de logiciels libres :

1) méthodes d'analyse et de décomposition de la diversité spécifique mises au point lors d'un précédent projet (projet DIME de l'APR 2001 du Programme « Écosystème Tropicaux ») et dont le développement a été poursuivi (Dray *et al.*, 2010, Pélissier &

Coueron 2007, Pélissier *et al.*, 2008c) au sein de la librairie « diversity » pour le logiciel d'analyse statistique R (<http://pelissier.free.fr/Diversity.html>) ;

2) méthodes de simulation de la dynamique de communautés neutres et d'estimation des paramètres dérivées du modèle initial de S. P. Hubbell et de nouvelles routines (Munoz *et al.*, 2007, 2008), maintenant intégrées à la librairie « untb » pour R (<http://cran.r-project.org/web/packages/untb/index.html>) ;

3) méthodes de test d'agrégation phylogénétique développées conjointement avec le projet ANR BRIDGE – Bridging Information on Tree Diversity in French Guiana, and a Test of Ecological Theorie – (Hardy, 2008 ; Hardy & Jost 2008) et disponibles sous la forme du logiciel libre SPACoDi – Spatial & Phylogenetic Analysis of Community Diversity – (<http://ebe.ulb.ac.be/ebe.Software.html>).

## Résultats - discussion

### ■ Organisation spatiale de la diversité spécifique (fig. 1 et 2)

L'analyse phytoécologique des données du réseau KBSP selon les méthodes d'analyse et de décomposition de la diversité proposées par Pélissier & Coueron (2007) et Pélissier *et al.*, (2008c) montrent deux axes de différenciation floristique qui ne sont pas totalement indépendants (Ramesh *et al.*, 2010b). L'un en fonction de la combinaison des principaux facteurs bioclimatiques (précipitations, longueur de la saison sèche et altitude), l'autre en fonction d'un gradient de perturbation des formations forestières initiales, dans une région où les forêts sont depuis longtemps très fragmentées par l'action de l'homme. Une mesure de l'intensité de la perturbation indépendante de la végétation n'existe pas. Pour les types forestiers sempervirents, on peut cependant approcher l'état d'intégrité des peuplements par le pourcentage d'individus appartenant à des espèces décidues dans le peuplement. Ces espèces, que l'on trouve généralement en début de cicatrisation des petites ouvertures naturelles de la canopée, sont d'autant plus favorisées que la structure initiale de la forêt est démantelée. Le fait que les espèces décidues qui s'installent dans les formations sempervirentes perturbées soient celles qui constituent les forêts décidues naturelles géographiquement très proches est une particularité des Ghâts occidentaux : on passe dans certaines parties de 5 000 à 1 000 mm de pluviométrie annuelle en moins de 50 km. Ceci explique certainement l'interrelation des gradients floristiques observés dans les analyses, le long d'un continuum floristique allant des formations sempervirentes non ou peu perturbées aux forêts semi-décidues naturelles.

L'estimation des paramètres du modèle neutre de référence de S. P. Hubbell sur les données KBSP s'est avérée techniquement très délicate et l'application du modèle beaucoup plus limitée qu'attendu (Beeravolu *et al.*, 2009). Excluant toute préférence d'habitat, ce modèle simple de dynamique de communautés est le premier capable de prédire à la fois les distributions d'abondance à l'équilibre du réservoir régional d'espèces (ou métacommunauté) et de la communauté locale. Il se base sur les deux paramètres fondamentaux suivants : le taux de migration moyen,  $I$ , des individus de la métacommunauté vers une communauté locale, et la biodiversité,  $\Theta$ , de la métacommunauté, c'est-à-dire la richesse en espèces du pool régional. Il s'avère que le modèle

initial d'Hubbell, développé pour de grandes parcelles, ne s'applique pas à des données de petites parcelles en réseau sans risque de biais majeurs sur l'estimation des deux paramètres clés du modèle (Beeravolu 2010). Des efforts méthodologiques importants ont donc été entrepris débouchant sur deux nouvelles méthodes d'estimation d'un taux de migration variable,  $I(x)$ , pour chacune des parcelles d'un réseau (indiquées par  $x$ ), qui s'appliquent également dans des conditions de dynamique non neutre (filtres écologiques possibles). La première méthode (Munoz *et al.* 2007) implique une estimation en deux temps utilisant les distributions d'abondance d'espèces à l'échelle régionale comme échantillon d'une métacommunauté (soit une information de diversité gamma) et à l'échelle des communautés locales (soit une information de diversité alpha). La prise en compte de deux échelles était inédite et assure la fiabilité de l'estimation. La seconde méthode (Munoz *et al.* 2008) intègre explicitement la diversité bêta en revisitant un indice de différenciation relative entre communautés (« GST ») largement utilisé en génétique des populations. Il représente la part de la diversité inter-communautés (diversité beta) par rapport à la diversité régionale (diversité gamma). Une nouvelle version de cet indice,  $GST(x)$ , conditionnelle à chaque échantillon de communauté locale, a donc été introduite. Cette statistique est valide sous des hypothèses largement moins restrictives que le modèle initial de dynamique de la métacommunauté. Elle permet notamment de considérer que l'ensemble des parcelles de terrain constitue un réservoir régional d'espèces de niveau intermédiaire entre la métacommunauté et les communautés locales. (fig. 3).

Plus flexible que le modèle neutre à deux compartiments (2L-SINM) du point de vue des conditions biogéographiques réelles, le modèle à trois compartiments (3L-SINM) a été testé sur des communautés neutres simulées et sur des données de terrain, dont celles du réseau KBSP. Les estimations obtenues en considérant les niveaux taxonomiques de la famille et du genre se sont montrées très cohérentes (Munoz *et al.*, 2010), ce qui est conforme aux attendus neutralistes d'équivalence des individus quel que soit leur niveau taxonomique. Une exploration analytique du biais et de la variance d'estimation a également été menée en fonction d'un compromis pratique entre le nombre et la taille des échantillons (Munoz & Couteron, 2010).

### ■ Mise en relation des approches neutre et phytoécologique

Finalement, une mise en relation entre l'approche phytoécologique et le modèle neutre a été recherchée. Elle se base d'une part sur les liens établis entre l'indice de diversité de Simpson - qui donne la probabilité que deux individus pris au hasard soient conspécifiques - et la statistique  $GST(x)$  (Munoz *et al.*, 2008) et d'autre part sur ses liens avec une forme particulière d'analyse phytoécologique, l'analyse non-symétrique des correspondances (voir Pélissier & Couteron 2007). On obtient ainsi une partition additive de la statistique  $GST(x)$  – son numérateur –, en une part expliquée par les variables d'environnement et une part résiduelle, corrigée des effets d'environnement, et donc susceptible de se rapprocher des valeurs attendues sous une hypothèse neutraliste. Des tests statistiques formels par rapport aux attendus neutralistes restent à rechercher, notamment en ayant recours à des simulations, pour valider la méthode de partitionnement de la diversité attribuable à la dynamique de dispersion neutraliste.

### ■ Dynamique des communautés locales

Un aspect important de la compréhension de la diversité des communautés locales est l'évaluation de l'effet relatif de la survie et de la capacité de dissémination des espèces. La théorie neutre de la biodiversité fournit un cadre d'étude de la dynamique d'assemblage des communautés locales, notamment par une approche spatialement explicite au moyen des noyaux de dispersion. Sur la base d'un modèle géométrique d'arrivée des propagules dans un périmètre délimité, nous pouvons évaluer une grandeur analogue au paramètre  $I$  de migration de la théorie neutre. Cet exercice permet :

1) de prendre conscience de l'existence de deux régimes relativement contrastés en fonction de la taille de la communauté locale (forte dérive vs faible migration) et de la distance de dispersion maximale ;

2) de vérifier dans quelle mesure les valeurs de  $I$ , estimées dans le cadre du modèle neutre sur des jeux de données réels, peuvent ou non s'expliquer sur la base de la seule dispersion limitée, compte tenu de la taille des parcelles d'échantillonnage qui ont été utilisées et de ce que nous savons par ailleurs sur les distances de dispersion en forêt. De ce point de vue, nous avons détecté deux problèmes :

- Des valeurs de  $I$ , de l'ordre de 10 000 à 20 000 (ou plus), telles que rapportées par la littérature pour des parcelles de 10 à 50 hectares, appellent des distances de dispersion maximales bien supérieures à la plupart des résultats observés en forêt (Beeravolu *et al.*, 2010). Il semble bien que l'estimation à partir de placettes aussi grandes soit peu pertinente, car il est peu probable que des communautés de cette taille puissent être considérées comme homogènes : selon cette explication, des valeurs de  $I$  plus élevées que ce que le modèle de simple dispersion peut prédire, s'expliqueraient par le fait que les grandes parcelles utilisées apparaîtraient artificiellement très diversifiées car englobant plusieurs communautés locales ;

- A l'inverse, certaines valeurs très faibles de  $I$ , notamment pour une partie des parcelles des Ghâts, paraissent trop basses par rapport au modèle simple de dispersion, même si l'écart est moins criant que dans le cas précédent (ce qui laisse d'ailleurs à penser que des parcelles de l'ordre d'un hectare sont plus pertinentes pour ce type d'inférence que des parcelles trop vastes). D'autres freins à la migration des espèces pourraient très probablement se surimposer à la seule dispersion limitée (fragmentation anthropique forte et ancienne, barrières géographiques, forts filtrages environnementaux), donnant des communautés locales moins diversifiées que ce qui est prédit. C'est pour prendre en compte ces effets que nous avons introduit la notion de « migration limitée », plus large que celle de « dispersion limitée » (Beeravolu *et al.*, 2010).

### ■ Prise en compte de la structure phylogénétique dans les analyses de diversité

L'analyse de la structure phylogénétique des communautés peut fournir des informations clés sur les processus déterminant les assemblages d'espèces. Par exemple, sous l'hypothèse qu'il existe en général une corrélation positive entre distances phylogénétiques et distances fonctionnelles (entre traits d'histoire de vie des espèces), on peut



s'attendre à observer une agrégation phylogénétique (les espèces cohabitant au sein d'une communauté locale sont en moyenne plus apparentées que des espèces de communautés distinctes) si le changement de composition entre communautés locales (diversité beta) est en partie déterminé par des filtres écologiques. A l'opposé, une surdispersion phylogénétique (les espèces cohabitant au sein d'une communauté locale sont en moyenne moins apparentées que des espèces de communautés distinctes) pourrait s'observer si la compétition entre espèces limite la ressemblance phénotypique entre elles au sein des communautés locales. Par contre, sous une hypothèse neutraliste, on ne devrait observer ni agrégation, ni surdispersion phylogénétique.

Différentes méthodes existent pour quantifier et tester l'agrégation ou la surdispersion phylogénétique des espèces cohabitant dans une communauté. Elles se basent sur des tests de permutations des espèces dans la phylogénie ou entre les communautés pour simuler l'absence de structure phylogénétique ou spatiale (logique de « modèle nul »). Or, une étude approfondie (Hardy, 2008) a montré que ces méthodes de permutations classiquement employées n'étaient pas toujours fiables et a permis de formuler un certain nombre de recommandations sur le choix des métriques et des modèles nuls contraints à utiliser pour tester efficacement une structure phylogénétique (Hardy & Jost, 2008).

Une analyse de la structure phylogénétique des communautés faisant appel à ces méthodes a été réalisée à partir des données du réseau KBSP. L'objectif consistait à comparer la distance floristique (dissimilarité de Jaccard) et la distance phylogénétique entre parcelles.

On observe ainsi une agrégation phylogénétique qui s'explique largement par les différences de conditions de milieu : principalement et par ordre d'importance décroissant par la durée de la saison sèche, le volume de précipitations annuelles et l'altitude. La distance floristique entre parcelles est quant à elle principalement corrélée à la longueur de la saison sèche et à la distance géographique entre parcelles. Etant donné qu'un signal phylogénétique de la niche est apparent dans les données KBSP, on peut conclure que les effets de filtres écologiques ont un impact majeur sur la variabilité floristique dans les Ghâts occidentaux de l'Inde, alors que les effets de compétition limitant la similarité phénotypique au sein des communautés semblent négligeables. Indépendamment des gradients écologiques contrôlés, la dissimilarité floristique est aussi fonction de la distance géographique, reflétant l'impact de la dispersion limitée des espèces (Hardy *et al.*, 2010).

### Conclusions - Perspectives

L'enjeu principal de ce projet était d'établir un lien entre l'analyse phytoécologique des relations entre espèces et environnement, l'analyse de la structure phylogénétique des communautés et la modélisation neutraliste de la dynamique des communautés, afin de mesurer l'importance relative de la dispersion et du déterminisme environnemental dans l'organisation spatiale de la diversité dans le contexte particulier des forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde. Ce lien a finalement pu être établi, mais au prix de développements théoriques et méthodologiques beaucoup plus importants que prévu. En particulier, le modèle initial d'Hubbell et les modèles neutres à deux compartiments élaborés

avant 2006 présentait des difficultés quant à l'ajustement des paramètres à partir des données de terrain et se sont finalement révélés défaillants. Il est désormais reconnu que plusieurs interprétations écologiques erronées ont été publiées dans de grandes revues suite à l'utilisation sans discernement de ces premières versions du modèle neutre.

Un certain nombre d'innovations proposées dans le cadre de ce projet ont permis de régler une partie des problèmes. Il s'agit :

1) d'une nouvelle approche pour estimer un paramètre de migration variable,  $I(x)$ , pour chaque élément d'un réseau de petites parcelles forestières qui permet de rendre compte des variations dans l'espace du niveau d'isolement des communautés échantillonnées ;

2) de l'introduction d'un compartiment intermédiaire entre la métacommunauté et la communauté locale qui permet de s'affranchir de certaines hypothèses du modèle et de découpler l'estimation des paramètres de migration et de biodiversité de la métacommunauté pour obtenir des estimations plus robustes ;

3) de la transposition de méthodes de décomposition de la diversité aux statistiques d'estimation des taux de migration basées sur le GST de la génétique des populations, qui ouvre assez nettement la voie vers un partitionnement des effets neutres et non neutres et vers la mise au point de tests statistiques des attendus neutralistes ;

4) de l'établissement de relations analytiques entre les modèles neutres spatialement implicites et explicites qui permettent de cerner la sensibilité du modèle neutre aux variations de taille des communautés locales et de distance de dispersion ;

5) de l'introduction de tests nouveaux, basés sur la théorie neutre, pour déterminer l'agrégation ou la surdispersion phylogénétique des communautés.

Les résultats obtenus confirment l'importance des paramètres bioclimatiques (par ordre d'importance la longueur de saison sèche, la pluviométrie et l'altitude) comme déterminants majeurs des variations spatiales de diversité dans les forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde. Ils montrent également une forte interaction entre déterminants bioclimatiques et intensité de la perturbation d'origine anthropique qui reste cependant difficile à cerner/quantifier faute d'indicateurs de perturbation indépendants de la végétation. Les estimations de l'isolement des communautés à l'aide du modèle 3L-SINM montrent également une variabilité entre parcelles qui plaide pour un effet significatif des filtres environnementaux. Les estimations obtenues en considérant différents niveaux taxonomiques ou les distance phylogénétiques entre espèces ont également révélées un conservatisme de niche. En particulier, l'agrégation phylogénétique des parcelles témoigne de l'impact fort des effets de filtrage environnemental sur la variabilité spatiale des communautés par rapport aux effets de compétition, alors qu'un effet de dispersion limitée résiduelle apparaît une fois les principaux effets de niche éliminés.

En conclusion, ce projet à été très fructueux sur le plan théorique et méthodologique et par voie de conséquence probablement un peu moins qu'attendu sur les aspects d'applications concrètes pouvant aider à la gestion des forêts des Ghâts occidentaux

de l'Inde. Les résultats obtenus sur ces forêts confirment ceux déjà connus sur le rôle déterminant des facteurs bioclimatiques sur la variabilité floristique à l'échelle régionale. Le projet pose néanmoins un certain nombre de liens fondamentaux entre différentes approches qui, à terme, devraient permettre des avancées significatives dans la compréhension de l'organisation spatiale de la diversité des forêts tropicales. Il a également permis de mettre à la disposition de la communauté scientifique des outils d'analyse sous la forme de logiciels libres pour mettre en œuvre les innovations méthodologiques.

## II. Acquis en termes de transfert

Le présent projet se situe relativement en amont des problématiques appliquées, bien que le débat théorique sous-jacent et les méthodes impliquées pourraient déjà avoir des retombées intéressantes pour la gestion/conservation des forêts tropicales. Nous pensons en effet qu'un des points d'achoppement est le manque de théorie (modèle) permettant d'inférer (et donc de prédire) de manière fiable la dynamique des communautés hyperdiversifiées (comme celles des forêts tropicales) à des échelles de temps (quelques générations d'arbres) et d'espace (quelques dizaines de km<sup>2</sup>) compatibles avec des objectifs de gestion. La théorie neutraliste de la biodiversité est une tentative dans ce sens qui a ouvert de nouvelles perspectives depuis une dizaine d'années en tentant de modéliser la dynamique de dispersion des espèces. Dans sa version initiale, elle néglige cependant des processus qui, dans certains contextes, peuvent sensiblement modifier les attendus de la théorie, notamment les effets environnementaux ou des interactions biotiques locales. Des travaux de recherche relativement fondamentaux sont donc encore nécessaires pour mieux comprendre le fonctionnement des communautés végétales et la préservation des écosystèmes (axe 1 de l'appel à projets de recherche « Écosystèmes Tropicaux » 2001), de forêt tropicale humide, en l'occurrence.

On peut dès lors considérer les publications listées à la page suivante comme des documents de transfert des résultats du projet vers la communauté scientifique. Les routines informatiques publiées sous la forme de logiciels librement accessibles via Internet sont des vecteurs particulièrement efficaces de diffusion des méthodes, y compris vers les communautés scientifiques des pays du Sud.

Enfin, le fait de soutenir des projets de recherche sur les écosystèmes tropicaux est toujours l'occasion d'échanges et de coopérations avec les services locaux qui en ont la gestion. De ce point de vue, le présent projet a apporté sa contribution aux échanges qu'entretient l'IFP avec les services forestiers indiens, notamment dans l'état du Karnataka, à travers un séminaire conjoint IFP-KFD (Karnataka Forest Department) qui s'est tenu à Bangalore en Novembre 2008. Ce séminaire a été l'occasion d'éditer un document de synthèse sur les travaux de l'IFP dans les Ghâts depuis 20 ans (Pélissier *et al.*, 2008a) et d'en faire une présentation à destination des officiers du KFD (Pélissier *et al.*, 2008b), suivie d'une visite des terrains d'étude de l'IFP dans le Karnataka..

### III. Liste des principales valorisations des recherches

Les publications pour lesquelles le projet a été déterminant sont marquées par ●. Les publications pour lesquelles le projet n'a pas été déterminant, mais a apporté un soutien significatif sont marquées par ●.

#### Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation

- Beeravolu C. R., Couteron P., Pélissier R. & Munoz F. 2009. Studying ecological communities from a neutral standpoint : a review of models' structure and parameter estimation. *Ecological Modelling*, 220 : 2603-2610.
- Beeravolu, C. R., Munoz F., Pélissier R. & Couteron P. 2010. Could seed dispersal account for migration limitation in tropical trees communities ? An analysis via neutral models. Soumis.
- Dray S., Couteron P., Fortin M.-J., Legendre P., Peres-Neto P. R., Bellier E., Bivand R., Blanchet G., de Caceres M., Dufour A.-B., Heegaard E., Jombart T., Munoz F., Oksanen J., Pélissier R., Thioulouse J. & Wagner H. 2010. Community ecology in the age of spatial analysis. Soumis.
- Hardy O. J. 2008. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities : statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96 : 914-926. Sous presse
- Hardy O. J. & Jost L. 2008. Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. *Journal of Ecology*, 96 : 849-852. Sous presse.
- Hardy O. J, Couteron P., Munoz F., Pélissier R. & Ramesh, B. R. 2010. Phylogenetic turnover in tropical tree communities : impact of biogeography and environmental filtering along a rainfall gradient. En préparation.
- Munoz F., Couteron P., Ramesh B.R., & Etienne, R.S. 2007. Estimating parameters of neutral communities : from one Single Large to Several Small samples. *Ecology*, 88 : 2482-2488.
- Munoz F., Couteron P. & Ramesh B.R. 2008. Beta-diversity in spatially implicit neutral models : a new way to assess species migration. *The American Naturalist*, 172 : 116-127. Sous presse
- Munoz F. & Couteron P. 2010. Estimating immigration in neutral communities : theoretical and practical insights on sampling properties. Soumis.

- Munoz F., Couteron P. & Ramesh B. R. 2010. Immigration intensity as measured by a neutral approach at several taxonomic levels : insights from tropical forests in India and Central America. Soumis.
- Pélissier R., & Couteron P. 2007. An operational, analytical framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology*, 95 : 294-300.
- Pélissier R., Couteron P. & Dray, S. 2008c. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, 89 : 3227-3232.
- Pélissier R., Pascal J.-P., Ramesh B. R., Ayyappan N., Ramalingam S. R., Aravajy S., Jayapalan G., Barathan R. & Madelaine-Antin C. 2010. Twenty years of tree species demography in Uppangala Permanent Sample Plot, an undisturbed dense moist evergreen dipterocarp forest in the Western Ghats of India. Soumis (with a preliminary version available from <http://www.ifpindia.org/biodiversityportal>).
- Ramesh B. R., Swaminath M. H., Patil S. V., Dasappa, Pélissier R., Venugopal P. D., Aravajy, S., Elouard C. & Ramalingam S. R. 2010a. Forest stand structure and composition in 96 sites along environmental gradients in the central Western Ghats of India. *Ecology*, 91 : 3118. Ecological Archives E091-216 (<http://esapubs.org/archive/ecol/E091/216/default.htm>).
- Ramesh B. R., Venugopal P. D., Pélissier R., Patil S. V., Swaminath M. H. & Couteron P. 2010b. Mesoscale patterns in the floristic composition of forests in the central Western Ghats of Karnataka, India. *Biotropica*, 42(4) : 435-443. Sous presse.

### Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

- Beeravolu Reddy C., Munoz F., Pélissier R. & Couteron P. 2010. Can we relate species migration under the neutral theory to the seed dispersal process in tropical forests? *Colloque National d'Ecologie Scientifique « Ecologie 2010 »*, 2 - 4 septembre 2010, Corum, Montpellier, France. Présentation orale.
- Hardy O. J., Eyraud J., Parmentier I, Ramesh B. R., Senterre, B. 2008. The phylogenetic structure of tree communities : insights from small inventory plots of tropical forests on different continents. *Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation*, 8 - 13 juin 2008, Paramaribo, Suriname. Présentation orale.
- Madelaine C., Pélissier R., Pascal J.-P., Ramesh B. R., Aravajy, S., Ramalingam, S. & Couteron, P. 2007. Long-term monitoring of the dynamics of a primary evergreen forest in the Western Ghats of India : Results and prospects. *Inaugural Conference of the Asian Chapter of the Association for Tropical Biology and Conservation*, 6 - 8 mars 2007, Mahabalipuram, India. Poster.

- Munoz F., Couteron P., Ramesh B.R. & Beeravolu, C. R. 2008. Using a neutral approach to estimate the influx of immigrants in ecological communities. *Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation*, 8 - 13 juin 2008, Paramaribo, Surinam.
- Pélissier R. & Couteron P. 2008. Diversity package, for additive and distance-dependent apportionment of species diversity. *Workshop SEDAR, Spatial Ecological Data Analysis with R*, 26 - 28 mai 2008, Lyon, France. Présentation orale.
- Pélissier R., Ramesh B. R. & Ayyappan N. 2008b. Results and prospects from 20 years of scientific research in Uppangala, a permanent forest plot in Kodagu. *IFP-KFD meeting*, 24 octobre 2008, Bangalore, India. Présentation orale.
- Venugopal P. D., Pélissier R., Ramesh B. R., Belna K. & Couteron, P. 2010. Influence of environment, and disturbance on the patterns of tropical plant species diversity in Western Ghats, India. *95<sup>th</sup> Annual Meeting of the Ecological Society of America « Global Warming »*, 1<sup>er</sup> - 6 août 2010, Pittsburgh, Pennsylvania, USA. Présentation orale.

### Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

- Belna K. 2006. Analysis of the floristic variation across the 1-ha plots laid out in the Western Ghats of Karnataka for the FFEM project. Rapport de stage de Césure INAPG, Institut Français de Pondichéry. 54 pp.
- Beeravolu Reddy C. 2010. Ecologie des communautés neutralistes : Inférence des paramètres des modèles à l'aide de la composition spécifique en forêt tropicale. Thèse de Doctorat, Université Montpellier 2, soumise. (Dir. P. Couteron & R. Pélissier).
- Pélissier R. 2010. Mésoécologie de la diversité des forêts tropicales humides. Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Montpellier 2, 72 p.
- Venugopal P. D. 2008. Regional patterns in the floristic composition and structure of forests in the Western Ghats, India. Internal study. French Institut of Pondicherry, Pondicherry, 56 p.

### Document de synthèse à destination des services forestiers

- Pélissier R., Couteron P. & Ramesh B. R. 2008a. Synthesis of 15 years of scientific research in Uppangala Permanent Forest Plot, Western Ghats of Karnataka. Synthesis report, Institut Français de Pondichéry. 9 pp. + appendices.

## Routines informatiques et logiciels libres

- Hardy O. J. 2010. SPACoDi 0.10 : a program for Spatial & Phylogenetic Analysis of Community Diversity. <http://ebe.ulb.ac.be/ebe/Software.html>
- Munoz F. 2008a. An R script for the computation of the GST(k) statistic and estimation of the immigration parameter I(k) in the context of a spatially implicit neutral model. [http://umramap.cirad.fr/amap3/cm/uploads/Documents/Docs\\_Munoz/Script%20GST.r](http://umramap.cirad.fr/amap3/cm/uploads/Documents/Docs_Munoz/Script%20GST.r)
- Munoz F. 2008b. An R script for the two-stage maximum likelihood estimation approach of neutral model parameters. [http://umramap.cirad.fr/amap3/cm/uploads/Documents/Docs\\_Munoz/Script%20SLOSS\\_autonomous.r](http://umramap.cirad.fr/amap3/cm/uploads/Documents/Docs_Munoz/Script%20SLOSS_autonomous.r)
- Pélissier R. 2003-2010. diversity.R : an R package for the analysis of species diversity. <http://pelissier.free.fr/Diversity.html>.