



**HAL**  
open science

# Dynamique spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée

Stephane Traissac

## ► To cite this version:

Stephane Traissac. Dynamique spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Claude Bernard Lyon 1, 2003. Français. NNT: . tel-02831166

**HAL Id: tel-02831166**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02831166v1>**

Submitted on 16 Sep 2024

**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.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

**THESE**  
présentée devant  
l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention du  
**DIPLOME DE DOCTORAT**  
(arrêté du 25 avril 2002)

par

Stéphane TRAISSAC

**DYNAMIQUE SPATIALE DE *VOUACAPOUA AMERICANA* (AUBLET),  
ARBRE DE FORET TROPICALE HUMIDE A REPARTITION AGREGEE**

Directeur de thèse : Jean-Pierre PASCAL

soutenue publiquement le 10 juillet 2003

Jury :	M. GAUTIER C	Président du jury
	M GOREAUD F	Examineur
	M. LESCURE J-P	Rapporteur
	M. LOFFEIER M.E	Examineur
	M. MILLIER C	Rapporteur
	M. PASCAL J-P	Directeur de thèse

Laboratoire de Biométrie et de Biologie Evolutive UMR 5558

C.I.R.A.D. (Centre de Coopération Internationale pour la Recherche en Agronomie et pour le Développement),  
département Forêt, programme Forêt Naturelle

# RESUME

De nombreux arbres de forêts tropicales présentent des répartitions spatiales agrégées dont le déterminisme et la dynamique soulèvent de multiples questions touchant le fonctionnement global de ces écosystèmes.

Le Wacapou (*Vouacapoua americana* Aublet), espèce climacique de forêt tropicale humide de Guyane, présente une répartition spatiale agrégée complexe. L'étude de la dynamique spatiale de l'espèce a été abordée au niveau populationnel, sur trois sites en forêt naturelle et pour des échelles allant jusqu'à 1 km. Les relations spatiales entre les individus à différents stades du cycle de vie ont été analysées au moyen de méthodes basées sur les processus ponctuels, notamment basées sur la méthode de Ripley et ses dérivées.

Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence une inhibition de la régénération pour de fortes densités d'adultes. La dissémination de l'espèce s'effectuant à courte distance, le recrutement est limité aux bordures des agrégats qui apparaissent comme une juxtaposition de pseudo-cohortes. Des disséminations rares à longues distances, permettant la mise en place de nouveaux agrégats, occupent aussi une place importante dans la stratégie de colonisation de l'espèce.

*A une reine et une princesse  
A ma tribu bien aimée  
A plusieurs réseaux d'agités du bout du monde...et d'ailleurs*

# Remerciements

En premier lieu je voudrais remercier Jean-Pierre Pascal qui m'a accueilli dans son équipe de « forestiers » de l'université de Lyon et a guidé mes pas durant ces trois années de thèse, parfois jusqu'à des heures tardives. Merci de m'avoir proposé ce sujet de recherche et de m'avoir fait confiance. Au-delà de l'aspect scientifique particulièrement enrichissant de nos relations, je tiens à souligner l'exemple humain que vous êtes, en particulier pour un apprenti forestier qui abordait le monde de la recherche avec quelques a priori. En outre, votre humour est quelque chose de peu commun... même si sur ce point précis le terme d'exemple n'a pas tout à fait le même sens.

Cette thèse s'est effectuée dans le cadre d'une FCPR (Formation complémentaire par la recherche) et n'aurait pu voir le jour sans le concours des personnes impliquées dans la filière recherche de la FIF-ENGREF. Merci notamment à Nathalie Frascaria-Lacoste, Claude Millier et Bernard Jung-Muller pour leurs conseils et leur appui. Merci aussi à Sylvie Gourlet-Fleury et Hélène Dessart pour l'attention qu'elles ont portée à la mise en place et à l'élaboration de mon dossier.

Le CIRAD-Forêt m'a permis de réaliser cette thèse dans des conditions matérielles idéales. Je remercie Jacques Valeix, directeur du CIRAD-Forêt, Eric Loffeier, directeur adjoint du CIRAD-forêt et Jean-Jacques Baraer, délégué du CIRAD en Guyane. Je remercie également Meriem Fournier, présidente de SILVOLAB et directrice déléguée ECOFOR en Guyane, pour l'accueil dont j'ai bénéficié sur le Campus agronomique de Kourou.

Je remercie Jean-Paul Lescure et Claude Millier d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse malgré leur emploi du temps chargé et mes débordements de calendrier. Merci à tous les membres du jury d'avoir pris le temps de lire et de juger ce travail.

Je tiens ensuite à remercier particulièrement Sylvie Gourlet-Fleury, responsable de l'équipe « Dynamo » du CIRAD-Forêt. Merci d'avoir toujours été disponible, malgré un emploi du temps qui reste très impressionnant, voire formidable (même pour un thésard en fin de rédaction). Merci pour tes conseils et ton attention qui m'auront accompagnés depuis les premières lignes du projet de thèse jusqu'aux dernières du manuscrit définitif. Merci pour la simplicité de nos contacts et ta franchise.

Cette thèse n'aurait pu aboutir sans l'aide et les conseils de nombreuses personnes, qui m'ont apporté de multiples appuis sur un plan scientifique, bien sûr, mais aussi sur un plan plus technique ou administratif. Ma mémoire me fera sûrement défaut, je m'excuse par avance auprès des personnes que je pourrais oublier.

Je remercie Pierre Couteron, qui a accepté d'être mon « tuteur » ENGREF durant ces trois années de thèse, ce qui n'est pas resté un vain mot. Merci en particulier pour de nombreux conseils et idées pour des analyses spatiales adultes/juvéniles.

Je remercie également Pierre-Michel Forget pour toutes les discussions que nous avons eu sur le Wacapou et sur mon travail en général ainsi que son aide pour l'inventaire des jeunes stades sur le site des Nouragues.

Je tiens à remercier l'ensemble des chercheurs du campus de Kourou dont le nombre relativement restreint est tout à fait compensé par une « coutume » d'entre aide. Merci notamment à Vincent Freycon pour son aide précieuse dans la description du sol de mes différents sites d'étude et ses conseils dans la gestion du travail de terrain en équipe. Merci à Laurent Maggia, Jacques Beauchêne qui a co-encadré le stage de Pascal Estève sur la forêt de Crique deux flots, Henri Laborde, Pierre Dubus et Jean Guyot. Je remercie également Eliane Lousiana et Pascal Imbert pour leur aide ponctuelle ainsi que Pascal Petronelli, la bibliothèque vivante (et si humaine) de Paracou. Je tiens aussi à remercier Dominique Paillette, Marie-Christine Cillufo et Karine Moreau, pour leur patience et leur efficacité dans la jungle administrative du Campus et/ou du CIRAD à Kourou.

Cette thèse a nécessité la récolte d'un volume important de données qui n'aurait pu être réalisé dans les temps impartis sans l'aide efficace des ouvriers du CIRAD-Forêt de Kourou. Merci vivement à Michel Baisie, Ficadici Kago, Petrus Naisso, Onoefe N'Gwete et Richard Sante, pour leurs compétences multiples (reconnues ou non)... et pour mon inestimable formation off à la forêt tropicale de Guyane.

Je remercie Pierre Charles-Dominique, pour l'accueil et les facilités de travail dont j'ai pu bénéficier sur la station des Nouragues. Les échanges au sein des « communautés » scientifiques qui se forment et se reforment au gré des départs et des arrivées sur la station m'ont été très enrichissants. Au même titre que la forêt qui baigne le site, ces échanges contribuent à faire de ces séjours des moments uniques. Je voudrais aussi remercier Patrick Chatelet pour son flegme et son tact dans la gestion de susceptibilités si diverses.

L'accès à la forêt de Crique deux flots et les conditions matérielles des phases de terrain sur ce site a été largement facilité par l'ONF. Merci notamment à Philippe Jet et Olivier Bruno. Merci également à Pierre Joubert pour la réalisation des cartes de localisation du site de cette forêt.

Je tiens aussi à remercier Benoît Boutefeu, Pascal Estève, Sandrine Davesne, Sébastien Bouvatier et Sébastien Louvet qui ont supporté avec enthousiasme (la forêt tropicale humide y serait pour beaucoup) un « maître » de stage débutant et un apprenti « chef » de projet.

Pour terminer ce volet Guyane, je voudrais adresser un grand et chaleureux merci aux différents membres et amis de la wacapou's corporation, qui ont participé de près ou de loin à l'élaboration des hypothèses de cette thèse. Merci à Cyril Dutech qui sait ce que je pense de son cas qui serait trop long à exposer ici. Je dirai juste qu'il n'a pas volé son titre de Gourou et ceci à de multiples reprises. Merci à Stéphanie Chauvet pour ses réflexions et son aide salvatrice dans un moment bilingue de ma thèse. Merci également à Guillaume Constantin de Magny (même si, hélas, trois fois hélas, il a dû changer de cap), et à François Morneau, pour leur œuvre à la cause.

Je voudrais aussi remercier Sébastien Jesel, pour les discussions, réflexions et débat que nous avons pu avoir que ce soit sur la forêt tropicale ou les mille et une joies et angoisses de la vie du thésard. Merci pour ton soutien amical pendant les moments difficiles et ton approche sensible (ou du moins si différente de la mienne) de maintes choses de la vie. Je ne reviendrai pas sur les multiples épreuves que nous avons surmontées ensemble (et en milieu hostile) car sinon je sens que je vais pleurer. Merci également à Christopher Baraloto, cher plantouliste, pour sa pédagogie et ses méthodes de travail exemplaires à mes yeux.

La seconde partie de ma thèse, concernant une grande partie des analyses et la rédaction s'est déroulée sur le centre CIRAD de Montpellier. Je remercie Jean-Guy Bertault et Sylvie Gourlet-Fleury pour leur accueil et mon intégration rapide au sein de l'équipe Forêt Naturelle, présente sur le centre.

Le choix et la construction de nombreuses analyses spatiales de cette thèse, notamment concernant les relations adultes-juvéniles sont le fruit de discussions qui ont mis à l'épreuve la patience et la pédagogie de plusieurs personnes. Je remercie particulièrement Hélène Dessard, qui aura, entre autres, supporté le harcèlement (avide) d'un thésard en phase terminale. Merci également à Guillaume Cornu dont les réponses rapides et efficaces sur presque tout ce qui touche à l'informatique, m'ont fait douter, pendant un moment, de son origine terrestre. Merci à Frédéric Mortier et Eric Gozé pour leur disponibilité et leur éclaircissement sur le monde si particulier du modèle linéaire au sens très large du terme. Je voudrais aussi remercier François Goreaud, bien sûr pour l'ensemble de son œuvre, mais aussi pour son aide toujours aussi efficace même lorsqu'elle est demandée à brûle pourpoint.

Que ce soit pour des réflexions générales sur les forêts tropicales ou pour des points précis de cette thèse, le contact de nombreuses personnes sur le centre CIRAD de Montpellier aura été largement profitable et souvent indispensable à l'avancée de mon travail. Merci notamment à Eric Forni, cher camarade et voisin de rédaction, pour ses réflexions (teintées de Belgique et d'Afrique) qui ont essuyé les plâtres d'une grande partie de ma production écrite et orale. Merci aussi pour l'annexe de la bibliothèque d'Alexandrie que constitue tes armoires et pour ta philosophie des bornes et des limites. Merci également à Robert Nasi et Christian Fargeot.

Je tiens aussi à remercier le team des jeunes docteurs, jeunes thésards du Cirad-forêt. Merci à Matthieu Delcamp, entre autres pour ses perles bibliographiques, et Olivier Flores pour la vraisemblance de ses propos. Merci également à Claude Garcia pour ses conseils et son aide dans la dernière ligne droite.

Pas moins d'une demi-douzaine de personnes ont participé au « décoquillage » du manuscrit et sa relecture afin de corriger, entre autres, les nombreuses libertés que j'ai prises avec l'orthographe et la grammaire française. La plupart ont déjà été citées, donc encore merci pour votre aide. Merci également à Michelle Pain-Orcet et Gaëlle.

Sur ce point et plus généralement pour la mise en forme finale, la plus grande patience et le plus grand dévouement (allant jusqu'à prendre à sa charge une partie de mon stress) ont été déployés par Annie Molina. Je confirme la définition de son rôle dans l'équipe «Annie : sans elle on ne ferait rien » (Bellefontaine 2002). Mille mercis car la tâche était vaste et ardue. Merci aussi pour la bonne humeur, le thé à la menthe et...des parures et coiffures qui mettent des couleurs dans cette moitié de couloir forestier.

Enfin, je voudrais remercier toutes les personnes qui par leur amitié ont largement contribué à la bonne marche de cette thèse en m'apportant un soutien et une distraction souvent salutaires. Un merci tout spécial (grand et fin) à Dominique Paget qui m'a fait connaître et apprécier à la fois la Guyane et la recherche en forêt tropicale. Merci à Cyril, Zab, Jérémy-Canard, Jean-Pierre, Cecile, Valérie, Jean-Yve, Rogeer, Petrus, Pascal, le grand Thomas, Eliane, Vincent, Riton, et beaucoup d'autres. Merci de m'avoir fait découvrir et d'avoir partager avec moi les petites et grandes joies de la vie en Guyane.

De même merci à Seb, Xavier, Michel et Monique, Guillaume et Hélène, Chlotilde, Claudia et aux membres du Rugby-club Jacou de m'avoir sorti de ma caverne d'Argelliers. Merci également à tous les participants des colloques sur pelouse verte qui m'ont permis d'évacuer le surplus de stress de la dernière ligne droite.

On garde généralement le meilleur pour la fin, alors j'adresse un merci tout particulier à une grande et une petite fée de guyane. Merci d'exister et de m'avoir attendu tant de fois.

# SOMMAIRE

<i>Liste des abréviations</i>	7
<i>Introduction</i>	9
<b>Chapitre I Présentation du cadre physique et scientifique</b>	<b>13</b>
<i>I.1 La Guyane</i>	13
I.1.1 Géographie et climat	13
I.1.2 Géologie et relief	13
I.1.3 Pédologie des sols sur socle	14
I.1.4 Les formations végétales	14
<i>I.2 Rappel des principales connaissances sur la dynamique spatiale des espèces en forêt tropicale humides</i>	15
I.2.1 Facteurs responsables de la répartition des graines	15
I.2.2 Facteurs de mortalité et de survie des jeunes stades	17
I.2.3 Facteurs de mortalité et de survie communs à tous les stades de développement d'une espèce	18
I.2.4 Résultats généraux sur la structure spatiale des arbres en forêt tropicale à l'échelle du peuplement	22
<i>I.3 Le Wacapou : une espèce modèle en forêt guyanaise de terre ferme</i>	23
I.3.1 Écologie du Wacapou	23
I.3.2 Le choix du Wacapou.	30
<i>I.4 Démarche adoptée pour l'étude de la dynamique spatiale du Wacapou</i>	31
I.4.1 Les hypothèses connues sur la dynamique spatiale d'une espèce tolérante d'ombre, ne permettent pas d'expliquer la répartition agrégée du Wacapou.	31
I.4.2 Première question : où se trouvent les adultes ?	31
I.4.3 Comment aborder les structure observées d'un point de vue dynamique ?	32
I.4.4 Observation de la dynamique sur le long terme : prise en compte des diamètres	32
I.4.5 Étude du processus de régénération en cours : où et comment les structures observées se régénèrent ?	33
I.4.6 Étude du processus spatial de mortalité	33
<b>Chapitre II Méthodes d'analyse</b>	<b>35</b>
<i>II.1 Choix d'un type d'échantillonnage et d'un type de méthodes d'analyses</i>	35
<i>II.2 Analyses de semis de points</i>	35
II.2.1 Analyse de la structure spatiale d'un semis de point	35
II.2.2 Analyse des relations spatiales entre deux catégories d'arbres	39
II.2.3 Analyse de la structure spatiale des diamètres dans un peuplement d'arbres	41

II.3 Hétérogénéité spatiale et application des méthodes à notre étude	44
II.3.1 Hétérogénéité spatiale d'un peuplement réel	44
II.3.2 Prise en compte de l'hétérogénéité spatiale	45
II.3.3 Bilan : Interprétation d'une structure spatiale comme la conséquence de mécanismes biologiques, exemple du <i>Carapa procera</i> (Collinet 1997)	49
II.4 Analyse des relations entre les répartitions des adultes et des juvéniles	51
II.4.1 Hypothèse nulle	51
II.4.2 Indices utilisés	52
<b>Chapitre III Les sites d'études et les données</b>	<b>53</b>
III.1 Introduction	53
III.2 Caractéristiques générales des sites d'études	53
III.2.1 Le dispositif de Paracou	55
III.2.2 Le dispositif des Nouragues	58
III.2.3 Crique deux Flot	60
III.3 Les données du site de Paracou	61
III.3.1 Les données pré-existantes	61
III.3.2 Données acquises pour ce travail	64
III.4 Les données des Nouragues	68
III.4.1 Les données pré-existantes	68
III.4.2 Données acquises pour ce travail	68
III.5 Les données site de Crique deux Flots	73
III.6 Récapitulatif des données disponibles par catégories de taille	74
<b>Chapitre IV Quelle est la structure spatiale du peuplement adulte à l'échelle d'une plaque ?</b>	<b>75</b>
IV.1 Cartographie des plaques étudiées	75
IV.2 Analyse de la structure spatiale par la méthode de Ripley	77
IV.2.1 Analyse sur l'ensemble des domaines d'étude	77
IV.2.2 Découpage des domaines d'étude suivant la densité locale des points et analyse sur les sous-domaines	78
IV.3 Discussion	82
IV.4 Récapitulatif des domaines d'analyse	84
<b>Chapitre V Comment sont répartis les diamètres du peuplement installé ?</b>	<b>87</b>
V.1 Analyse de la distribution des diamètres	87
V.1.1 Résultats	87
V.1.2 Discussion	91
V.2 Analyse de répartition spatiale des diamètres	94
V.2.1 Résultats	96

V.2.2 Discussion	104
V.3 Bilan	109
V.4 Récapitulatif des domaines d'analyse	110
<b>Chapitre VI Où se trouvent les jeunes ?</b>	<b>113</b>
VI.1 Analyse du semis de points des juvéniles	114
VI.1.1 Répartition spatiale	114
VI.1.2 Structure des diamètres	118
VI.1.3 Discussion	120
VI.2 Analyse des relations entre semenciers et juvéniles	120
VI.2.1 Indice $\hat{L}_{12}(d)$	122
VI.2.2 Analyses du voisinage des juvéniles	124
VI.2.3 Analyse du voisinage des semenciers	134
VI.3 Analyse de la régénération autour d'arbres isolés	139
VI.4 Discussion	146
VI.4.1 Influence de l'environnement adulte local (EAL) sur les relations spatiales juvéniles-adultes à l'échelle d'une plaque.	146
VI.4.2 Distances de dissémination et survie des jeunes stades autour des arbres isolés	151
VI.5 Bilan	153
VI.6 Récapitulatif des domaines d'analyse	154
<b>Chapitre VII Répartition de la mortalité du peuplement installé</b>	<b>159</b>
VII.1 Description des peuplements d'arbres morts	159
VII.1.1 Taille des arbres morts	160
VII.1.2 Type de mortalité	161
VII.2 Relation spatiale arbres vivants/arbres morts dans le peuplement installé	162
VII.3 Discussion	168
VII.3.1 La mortalité se rencontre principalement dans le centre des plaques	168
VII.3.2 Mise en évidence de deux modes de mortalité chez le Wacapou	169
VII.3.3 Quels mécanismes antagonistes à l'expansion du Wacapou pourraient expliquer l'existence des plaques actuelles ?	170
VII.4 Bilan	172
VII.5 Récapitulatif des domaines d'analyse	173
<b>Chapitre VIII Discussion générale</b>	<b>175</b>
VIII.1 Rappel des principaux résultats et hypothèses	175
VIII.1.1 Les plaques de Wacapou ont une structure spatiale interne	175
VIII.1.2 La structure interne des plaques influe sur la mise en place de la régénération : hypothèse de la formation de pseudo-cohortes	175

VIII.1.3 La dissémination du Wacapou se fait à courte distance... sauf quand elle se fait à longue distance	176
VIII.1.4 Hypothèses sur la dynamique de régression	177
<i>VIII.2 Synthèse : la dynamique d'expansion d'une plaque repose sur une double stratégie de colonisation de l'espace</i>	178
VIII.2.1 Stratégie à courte distance : existence d'un front de colonisation et formation de pseudo-cohortes en bandes	178
VIII.2.2 Stratégie à moyenne et longue distance : formation d'agrégat primaire et de pseudo-cohortes de petite taille, structuration sur deux niveaux des bordures de plaques	178
VIII.2.3 Importance des événements peu fréquents ou rares	179
VIII.2.4 Schéma de la dynamique d'expansion des plaques de wacapous	179
<i>VIII.3 Application à la gestion sylvicole de l'espèce</i>	184
<i>VIII.4 Perspectives de travail</i>	184
VIII.4.1 Etude des mécanismes sous-jacents aux hypothèses :	184
VIII.4.2 Approfondissement des hypothèses sur la dynamique spatiale de l'espèce	185
<b><i>Conclusion</i></b>	<b>187</b>
<b><i>Bibliographie</i></b>	<b>189</b>
<b><i>Liste des Tableaux</i></b>	<b>195</b>
<b><i>Liste des Figures</i></b>	<b>197</b>
<b><i>Annexes</i></b>	<b>203</b>

# LISTE DES ABREVIATIONS

dhp : diamètre d'un arbre à 1.30 m du sol

DML : Diamètre moyen local : diamètre moyen des arbres de plus de 10 cm dhp

da1 : densité des adultes dans cercle de 50 mètres de rayon centré sur un juvénile

da2 : densité des adultes dans cercle de 50 mètres de rayon centré sur un adulte (l'arbre au centre du cercle est pris en compte)

dj2 : densité de juvéniles dans cercle de 50 mètres de rayon centré sur un adulte

EAL : environnement adulte local : caractéristiques locale (50 du peuplement adulte)

n<sub>bj</sub> : nombre de juvéniles compris dans une cellule d'une grille de 10 m par 10 m

ppva : distance du plus proche voisin adulte

sta1 : surface terrière des adultes dans cercle de 50 mètres de rayon centré sur un juvénile

sta2 : surface terrière des adultes dans cercle de 50 mètres de rayon centré sur un adulte (l'arbre au centre du cercle est pris en compte)



# INTRODUCTION

« Rome, 8 août - La destruction du couvert forestier continue, mais selon toute vraisemblance, le taux de déforestation est en train de diminuer, annonce aujourd'hui l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) » .

D'après ce communiqué de presse de la FAO datant de l'année 2000, la déforestation dans les pays en développement a baissé de 10 % durant les années 1990-2000 par rapport aux années 1980-1990 (données FAO- Forest Resource Assessment 2000). Ces résultats encourageants sont encore insuffisants car durant la dernière décennie plus de 90 millions d'hectares de forêt tropicales ont disparu.

Une des solutions envisagées pour ralentir la destruction de ces forêts réside dans une meilleure valorisation des ressources qu'elles peuvent produire. Cette valorisation pourrait diminuer la pression exercée sur ces écosystèmes pour leur conversion en terres agricoles, a priori plus rentables (Nasi et Forni 2003). Valorisation des ressources et conservation des forêts tropicales sont donc intimement liées. Ceci est particulièrement vrai, dans le cas de la ressource en bois. La mise en place d'aménagement forestier et l'application de règles de sylviculture, permettant un renouvellement en qualité et en quantité de la ressource en bois permettra de conserver une grande partie des composantes de ces écosystèmes complexes. L'élaboration de ces outils de gestion implique une meilleure connaissance du fonctionnement de ces écosystèmes et constitue un enjeu de la recherche forestière tropicale.

Les forêts tropicales abritent de très nombreuses espèces et sont, de ce point de vue, parmi les écosystèmes les plus riches de notre planète (Loizeau 1992). Cette caractéristique est l'obstacle le plus important pour la compréhension de leur fonctionnement. Les multiples interactions des espèces entre elles et avec leur milieu font de ces forêts des écosystèmes extrêmement complexes.

Devant cette complexité, une des démarches adoptée est l'étude de la dynamique d'espèces cibles, choisies pour leur intérêt commercial et/ou écologique. L'ensemble des individus d'une l'espèce est considéré comme une population évoluant dans son milieu naturel. A partir d'un pool d'individus reproducteurs, l'espèce interagit avec le milieu et différentes espèces animales et végétales, afin de mettre en place une nouvelle génération d'individus matures. La dynamique de l'espèce résulte de l'ensemble des mécanismes qui interviennent dans ce renouvellement. L'espèce est donc étudiée sur l'ensemble de son cycle de vie (Hartshorn 1972 *in* Debroux 1998). Notre étude s'inscrit dans cette optique.

Parmi les caractéristiques écologiques d'une espèce, la répartition spatiale de ses individus occupe une place particulière. Elle est le résultat des interactions de l'espèce avec son environnement abiotique (préférence édaphique, adaptation à différentes intensités lumineuses) et biotique (compétition interspécifique, prédation et dissémination par les animaux). Mais c'est aussi une caractéristique importante de sa biologie. La répartition spatiale des individus peut conditionner la manière dont l'espèce utilise les ressources du milieu (compétition intraspécifique), comment elle est elle-même utilisée comme ressources (prédation densité -dépendante). Le type de répartition spatiale des adultes occupe une place

essentielle dans l'ensemble des processus de reproduction de l'espèce (Dale 1999). Aussi l'étude de la dynamique spatiale d'une espèce peut apporter des éléments déterminants à la compréhension du fonctionnement global et des processus biologiques particuliers de cette espèce.

En forêt tropicale, la plupart des études sur les répartitions spatiales d'arbres font apparaître la prédominance des répartitions agrégées (Hubbell 1979; Collinet 1997; He, Legendre *et al.* 1997; Condit, Ashton *et al.* 2000). Pour de nombreuses espèces, ces répartitions ne peuvent être interprétées à partir des caractéristiques simples de leur écologie (préférences édaphiques, distances de dissémination)(Collinet 1997) et semblent être le résultat de l'interaction de nombreux mécanismes (He, Legendre et LaFrankie 1997).

L'objectif de notre étude est d'essayer de comprendre la dynamique de la répartition d'une de ces espèces, le Wacapou (*Vouacapoua americana*, Aublet). C'est une espèce de forêt mature du plateau des Guyanes (Schulz 1960; Sabatier et Prévost 1990). Elle présente des caractéristiques botaniques et morphologiques qui rendent son indentification rapide et sûre, et elle a déjà fait l'objet de nombreuses études (Schulz 1960; Sabatier 1983; Forget 1988; Loubry 1994; Chauvet 2001; Dutech 2001; Jansen 2003). D'autre part, son bois présente une valeur marchande au Brésil, au Surinam et en Guyane, ce qui ajoute un enjeu économique à l'étude de son écologie. Son exploitation excessive, principalement au Brésil, en font une espèce menacée dans ce pays (d'après l'IBAMA Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renovaveis)

Le Wacapou présente une répartition spatiale agrégée de ses individus installés (diamètres de plus de 10 cm à hauteur de poitrine, dhp) organisée sur plusieurs échelles (Schulz 1960, Collinet 1997) : des agrégats de quelques dizaines de mètres de rayon, sont groupés en plaque de moins de 1km de diamètre, et les plaque elles-mêmes forment des ensembles plus important de plusieurs kilomètres de diamètres entre lesquelles le Wacapou est peu présent.

En forêt tropicale, les études sur la dynamique de la répartition spatiale d'une espèce se sont intéressées aux variations de la structure spatiale entre différents stades du cycle de vie. Ces travaux concernent généralement de petites surfaces, inférieures à 5 ha (Sternier et Ribic 1986 ; Itoh, Yamakura *et al.* 1997 ; Yamada et Suzuki 1997 ; Barot, Gignoux *et al.* 1999 ; Connell et Green 2000; Debski, Burslem *et al.* 2000 ). Une étude rassemble des données sur 22,5 ha pour le peuplement adulte (Gavin et Peart 1997), mais l'espèce présente une répartition régulière et se trouve en faible densité.

L'originalité de notre travail est de s'intéresser à la dynamique de l'espèce choisie à l'échelle d'un élément de cette structure, la « plaque » (Collinet 1997)(ici, comme dans tout le texte, le mot échelle est employé au sens « d'ordre de grandeur » et non dans celui des cartographes).

L'objectif de ce travail sera donc d'essayer de comprendre quelle est la dynamique des plaques de wacapous. Sont-elles en équilibre ? Comment se régénèrent-elles, par les bordures ou par le centre ? Ont-elle une dynamique d'expansion ? Quels facteurs déterminent leurs limites ?

Ce document est organisé en huit parties. Dans un premier chapitre, nous présenterons le cadre physique (la Guyane) et le cadre scientifique de notre étude. Nous détaillerons les éléments connus de l'écologie du Wacapou ainsi que les raisons ayant motivé le choix de cette espèce. Puis la démarche suivie afin d'étudier la dynamique spatiale du Wacapou, sera exposée. Après avoir présenté les méthodes d'analyses statistiques utilisées (chapitre II), et décrit les données et les protocoles d'inventaire (chapitre III), nous étudierons de manière détaillée les structures de la répartition des individus adultes au sein des plaques de wacapous étudiées (chapitre IV). L'analyse de la répartition spatiale des diamètres dans les plaques

(chapitre V), l'étude des relations spatiales jeunes–adultes (chapitre VI) et la répartition des arbres morts du peuplement installé (chapitre VII) nous permettront de proposer des hypothèses sur dynamique des structures spatiales observées et sur les mécanismes impliqués dans cette dynamique. Dans un dernier chapitre, nous discuterons l'ensemble des résultats obtenus ainsi que leurs conséquences pour la gestion sylvicole de l'espèce ; puis des perspectives possibles à ce travail seront proposées (chapitre VIII). Nous conclurons sur les apports de cette étude à la compréhension du fonctionnement global de l'espèce, et sur les réflexions que les résultats spécifiques du Wacapou peuvent apporter à des débats plus larges sur la dynamique des forêts tropicales humides.



# Chapitre I      PRESENTATION DU CADRE PHYSIQUE ET SCIENTIFIQUE

## I.1 La Guyane

### I.1.1 Géographie et climat

La Guyane française se situe au nord de l'Amérique du sud, sur la côte Atlantique, entre le Surinam et le Brésil. Placée entre 2° et 6° de latitude Nord, son climat est équatorial mais soumis à un régime de saison sous l'influence du déplacement de la zone intertropicale de convergence (ZIC) (zone de basse pression où convergent les alizés). Deux saisons se différencient par de grandes différences de précipitations :

- la saison des pluies de novembre à juillet avec un minimum de pluie en mars (le petit été de mars) et un maximum en mai-juin autour de 400mm
- la saison sèche d'août à octobre avec des précipitations mensuelles faibles autour de 100 mm.

Le maximum de précipitations annuelles (4000mm) se trouve à l'est de la Guyane sur la façade atlantique. Les précipitations diminuent suivant un gradient vers le Sud et l'Ouest. On observe parfois moins de 2000 mm à l'extrême ouest de la Guyane sur la côte atlantique. Les variations interannuelles peuvent être importantes et certaines années sèches peuvent faire apparaître des risques de déficit en eau pour les plantes.(Alexandre 1989).

La température se situe autour de 26°C sur l'année et varie peu. Les amplitudes journalières ne dépassent pas 12°C.

### I.1.2 Géologie et relief

La Guyane fait partie d'une unité géologique qui englobe les trois Guyanes (Guyana, Surinam, Guyane française), une partie du Brésil (l'Amapa), et jusqu'à l'Orénoque au Venezuela. Il s'agit d'un socle de granite et de schiste du primaire : le "bouclier des Guyanes". Cette unité géologique forme des bassins versants entre celui de l'Orénoque au Venezuela et celui de l'Amazone au Brésil, et présente donc des fleuves qui se jettent dans l'océan Atlantique. Des formations alluvionnaires récentes forment une bande côtière de largeur variable sur toute la façade atlantique.

L'ensemble du territoire guyanais ne dépasse pas 800 m d'altitude, cependant la topographie est accidentée. L'érosion du bouclier par le réseau hydrographique a formé une multitude de collines. L'étude de Paget (1999) sur le relief du bas des bassins versants de la Counamama et du Sinnamary montre une variabilité importante de la forme, de la taille et de l'agencement des interfluves. Selon le substrat géologique, la variabilité du modelé est plus ou moins importante.

### I.1.3 Pédologie des sols sur socle

La plupart des sols sur socle en Guyane sont de type ferrallitique : sous climat tropical, le lessivage important des sols se traduit par une altération presque complète des minéraux de la roche mère. Les sols sont composés de trois horizons principaux :

- les altérites se développent au contact de la roche mère ; ce sont des horizons argilo-limoneux compacts et peu perméables ;
- ces couches sont surmontées d'un horizon micro-agrégé fissurées pouvant atteindre des épaisseurs importantes permettant une bonne infiltration et rétention de l'eau ;
- un horizon supérieur humifère réduit en raison de la dégradation rapide de la matière organique.

Sous climat à saison sèche marquée, une cuirasse latéritique peut se former dans la partie supérieure des altérites par précipitation du fer. Cette cuirasse peut être morcelée ou continue, dure et imperméable et peut atteindre plusieurs mètres d'épaisseur.

En Guyane, sous le climat actuel les cuirasses subissent une érosion et un démantèlement progressif (Tardy 1994). On ne les trouve que localement, généralement sur le sommet des reliefs les plus marqués.

Une surrection récente du socle a provoqué une érosion variable du sol par le réseau hydrographique (Bigarella et Ferreira 1985, *in* Grimaldi et Riera 2001) et une différenciation des propriétés physiques des sols suivant la pente. Boulet *et al* (1984) distinguent :

- en amont, des collines, des sols à drainage vertical libre (DVL) ; l'horizon micro-agrégé est peu érodé et permet une bonne infiltration des eaux de pluie,
- dans la pente, l'épaisseur de l'horizon micro-agrégé diminue progressivement, le drainage devient superficiel et latéral ; ces sols sont dits à drainage vertical bloqué (DVB).

En bas de pente se trouvent des sols hydromorphes, engorgés pendant une partie de l'année. Si l'engorgement est permanent, on parle de "bas-fonds". Généralement la crue coule directement sur les horizons imperméables. L'Annexe 1 présente le schéma d'une coupe pédologique sur un versant typique sur socle guyanais (Barthès 1990).

La composition chimique varie peu entre les différents sols et la qualité reste médiocre : les roches mères sont acides et les sols subissent un lessivage intense par les eaux de pluie.

### I.1.4 Les formations végétales

La bande côtière présente des formations variées : savane, marais, forêts marécageuses. Sur la côte, des bancs d'alluvions charriées par les courants marins sont recouverts de mangroves.

Le reste de la Guyane (95 % de la superficie) est recouvert de forêt primaire, forêt dense tropicale humide de plaine (Sabatier et Prévost 1990). Cette forêt présente une très forte diversité d'arbres. Pour des espèces pouvant atteindre plus de 10 cm de diamètre, (Sabatier et Prévost 1990) ont dénombré plus de 1050 espèces différentes réparties en 68 familles. Aucune espèce ne forme des peuplements dominants et la composition floristique est très variable dans l'espace. Le cortège d'espèces formant la voûte et le sous-bois ont des différences marquées. Également, (Sabatier et Prévost 1990) observe des variations de la composition floristique à grandes échelles (quelques kilomètres) pour les arbres de plus de 30 cm de diamètre. Il est possible de distinguer deux faciès, le faciès à Burseraceae et le faciès à Caesalpinaceae, nommé en raison de l'importance très contrastée de ces familles.

## I.2 Rappel des principales connaissances sur la dynamique spatiale des espèces en forêt tropicale humide

Dans les paragraphes suivants, nous allons présenter quelques résultats et hypothèses concernant les principaux facteurs pouvant influencer la dynamique spatiale d'une espèce. Cette revue ne se restreint pas aux forêts tropicales humides. En effet, de nombreuses études sur la répartition spatiale des espèces concernent des écosystèmes moins complexes où certains facteurs de la dynamique spatiale des arbres forestiers sont plus faciles à étudier. Nous illustrerons certaines hypothèses par des résultats de la littérature en essayant de quantifier la portée de chacun des facteurs.

Théoriquement, la présence d'une plante sur un site donné à une date donnée est le produit de la probabilité de l'arrivée d'un individu sur le site, sous forme de diaspore, et de la probabilité de sa survie sur ce site. Pour une espèce donnée, l'ensemble des facteurs intervenant sur la dissémination des graines et/ou sur la mortalité et la survie des individus à chacun des stades de leur développement, sont des facteurs de la dynamique spatiale de l'espèce. L'influence d'un facteur peut se traduire par une agrégation, une régularisation ou une répartition au hasard des individus d'une population. La caractérisation d'une répartition spatiale dépend de l'échelle d'observation à laquelle on se place (Goreaud 2000). Pour notre étude, nous nous plaçons à des échelles locales inférieures à une centaine d'hectares.

### I.2.1 Facteurs responsables de la répartition des graines

#### I.2.1.1 Mode de dispersion et répartition spatiale des graines

En forêt tropicale humide, les modes de dissémination sont complexes et les répartitions spatiales des graines sont très diversifiées. Ceci est dû en grande partie à la prépondérance des espèces zoochores (Howe et Smallwood 1982; Gautier-Hion 1985) qui représente plus de 80% des espèces en forêt primaire de Guyane (Sabatier 1983). Collinet (1997) en propose une revue. Un mode de dissémination et le patron de graines associé peuvent être caractérisés par trois composantes qui peuvent être variables.

##### a). Distances de dissémination

Suivant le mode de dissémination et l'agent disperseur, les distances de dissémination sont très variables : de quelques mètres pour les graines autochores, à plusieurs centaines de mètres pour des dispersions par des oiseaux ou des chauve-souris (Foresta (de), Charles-Dominique *et al.* 1984).

##### b). Répartition des graines à l'échelle du peuplement

La distance de dispersion et le type de répartition spatiale des adultes influent sur la répartition des graines à l'échelle du peuplement (Ribbens, Silander *et al.* 1994).

Ces auteurs mettent en évidence une variation de la surface potentiellement colonisable par une espèce donnée (« stand recruitment limitation ») en fonction de la répartition des individus adultes. Plus une répartition est régulière (moins elle est agrégée) plus cette surface sera grande.

Ceci se traduit sur l'homogénéité de la répartition des graines à l'échelle du peuplement. Des espèces à dissémination courte peuvent avoir un patron des graines hétérogène si la densité des adultes est faible ce qui est le cas de la très grande majorité des arbres tropicaux. La répartition des graines, agrégée autour des arbres adultes, peut conditionner la répartition des stades plus âgés. Pour des distances de dispersion très courtes, la dissémination est un facteur clef de la dynamique spatiale de l'espèce à tous les stades de développement. En forêt

guyanaise, Collinet (1997) observe que l'autochorie et la barochorie, sont liées à des répartitions en agrégats des arbres établis ( $d_{hp} \geq 10\text{cm}$ ). Indépendamment de la distance de dissémination, l'agrégation des graines peut être liée à des sites de vie particuliers de l'agent disperseur : site de parade ou perchoirs de certains oiseaux, dortoirs de singes, gîtes de chauves-souris

#### c. Répartition à l'échelle du dépôt

La répartition des graines peut aussi varier à toute petite échelle en fonction du mode de dépôt. (Howe 1989) distingue les espèces à graines éparpillées (*scattered-dispersed species*) disséminées de manière isolée ou par petits groupe de 2-3 graines, des espèces à graines groupées par paquet (*clump-dispersed species*) pour lesquelles un nombre important de graines est disséminé au même endroit. Les graines éparpillées sont issues par exemple de l'anémochorie, de la synzoochorie par les rongeurs, de l'endozoochorie par les chauves-souris ou par les oiseaux. L'endozoochorie par les gros animaux, singes ou oiseaux, la synzoochorie par les chauves-souris entraînent des dépôts de graines en paquet. L'autochorie et la barochorie aboutissent au même résultat par dépôts successifs.

### **I.21.2 Variabilité spatiale et temporelle du patron de graine d'une espèce**

Pour de nombreuses espèces, la production de graines au niveau du peuplement est variable dans le temps, en particulier dans le cas de fructifications massives. Des variations spatiales de la production de graines peuvent aussi être mises en évidence (Steven (De) 1994 ; Hammond et Brown 1998).

Le comportement des animaux influe de manière importante sur le type de patron d'une espèce et ses variations dans l'espace ou dans le temps (Charles-Dominique 2001b). Les patrons de dissémination sont d'autant plus diversifiés que les espèces peuvent avoir plusieurs modes de dissémination ou plusieurs agents disperseurs. Collinet (1997) note en particulier pour les oiseaux que la superposition des dispersions de plusieurs espèces à perchoirs aboutit à une homogénéisation du patron des graines. Des animaux peuvent aussi être responsables de dissémination secondaire. Charles-Dominique (2001a) en cite plusieurs exemples : des rongeurs qui peuvent reprendre des graines agrégées par barochorie ou sous des gîtes des chauves-souris (Forget 1993; Forget 1994; Forget, Milleron *et al.* 1998), des fourmis ou des bousiers redispersent des graines contenues dans des déjections d'oiseaux ou de mammifères (Cockle 1997; Feer 1999).

La dispersion des graines d'une espèce donnée peut aussi varier en fonction de la phénologie d'espèces ayant les mêmes agents disperseurs (Jansen 2003) et donc de la composition floristique du site

### **I.21.3 Importance des mécanismes post-dispersion**

Des mécanismes de post-dispersion doivent être pris en compte pour estimer l'importance de la dispersion ou de certain mécanisme de dispersion (Nathan et Muller-Landau 2000). Par exemple, une dormance des graines peut conduire à la formation d'une banque de graines et diminuer l'impact des variations temporelles de la dispersion. Une forte mortalité densité dépendante des graines peut réduire considérablement les hétérogénéités spatiales du patron des graines.

## I.2.2 Facteurs de mortalité et de survie des jeunes stades

### I.2.2.1 Mortalité spécifique des jeunes stades (Connell (1971) et Janzen 1970) et Howe 1989

Janzen (1970) et Connell (1971) font l'hypothèse d'une mortalité spécifique des graines et des plantules dépendantes de la distance au pied parent ou de la densité des jeunes individus. Cette mortalité, due à des agents pathogènes et à des prédateurs, modifie la répartition initiale des graines et entraîne des recrutements maximums à une distance intermédiaire du pied parent (Figure I.1)

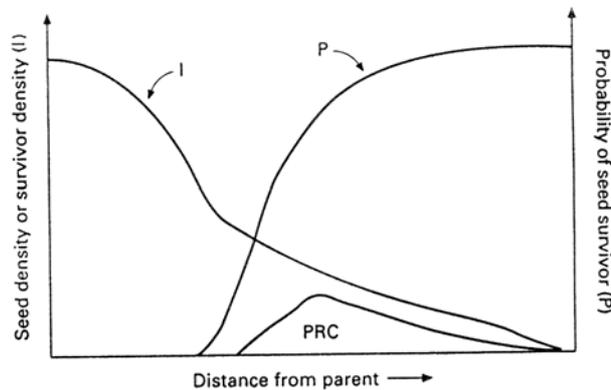


Figure I.1 Effet de la mortalité spécifique des graines et des plantules dépendante de la distance au pied parent ou de la densité de jeunes individus, d'après Janzen (1970). I : densité initiale de graines, P : probabilité de survie, PRC : courbe de recrutement (« population recruitment curve »).

Une des conséquences de ces mécanismes serait de conduire, à terme, à une mise à distance des adultes et une régularisation de leur répartition. L'échelle de cette mise à distance dépend des distances de dispersion des graines et du caractère distance – ou densité dépendant de la survie (Janzen 1970) : pour les mécanismes densité-dépendants, la courbe de survie varie en fonction de la courbe de dispersion, aussi le recrutement, et la distance d'exclusion sont plus sensibles aux variations du patron initial de dispersion.

De nombreuses études ont observé une mortalité plus importante des semis et des graines en fortes densités ou une mortalité dépendante de la distance aux arbres parents (Clark et Clark 1984; Hammond et Brown 1998), cependant l'effet de mise à distance sur le patron des jeunes arbres (Hubbell 1980; Schupp 1988; Condit, Hubbell *et al.* 1992; Gilbert, Harms *et al.* 2001) et *a fortiori* des individus adultes (Collinet 1997) reste controversé

Howe (1989) nuance les hypothèses de Janzen et Connell, en distinguant les espèces selon leur type de dépôt des graines. Pour Howe, les espèces à graines disséminées en paquet, qui concerne par exemple l'endozoochorie par les singes ou la synzoochorie par les chauves-souris, vont développer des mécanismes de résistance chimique ou mécanique contre les facteurs de mortalité densité-dépendants et pouvoir ainsi mettre en place des densités importantes de plantules. Les répartitions résultantes pour les adultes seront fortement agrégées. Les espèces à graines éparpillées, espèces anémochores, ou endozoochores par les chauves-souris ou synrodontochores, ne développent aucun mécanisme particulier contre les prédateurs, et suivent les hypothèses de Janzen-Connell.

Collinet (1997) étudie les liens entre le mode de dépôt de graine et la répartition des arbres établis. L'hypothèse de Howe ne se vérifie que pour les espèces autochores et barochores. Pour les autres modes de dissémination on observe au moins un contre-exemple.

### **I.22.2 Influence du vecteur de dispersion sur la germination et la survie des graines**

L'action de certains animaux disperseurs de graines, conduit à l'amélioration des conditions de germination et de survie des plantules voire augmente significativement le recrutement de l'espèce (Howe et Smallwood 1982). On peut citer, par exemple, l'effet positif sur la germination de l'enfouissement des graines par des rongeurs. Les graines enterrées échappent à la prédation par des insectes ou d'autres mammifères, et produisent la majorité du recrutement des plantules (Forget 1990).

## **I.2.3 Facteurs de mortalité et de survie communs à tous les stades de développement d'une espèce**

### **I.23.1 Influence de la structure spatiale des facteurs environnementaux sur les patrons de survie**

La germination des graines et la survie des jeunes plantules va dépendre des aptitudes et exigences spécifiques vis-à-vis des facteurs environnementaux. La variation spatiale de ces facteurs peut entraîner des variations spatiales importantes de la mortalité et de la survie des jeunes arbres conduisant à une agrégation des individus. Leemans (1991) note l'influence de " safe site " (Harper 1977 *in* Leemans 1991) sur l'agrégation des jeunes stades de *Picea abies*.

Il est possible d'estimer la taille des agrégations engendrées par l'échelle des variations des facteurs environnementaux. Les paragraphes suivants reprennent les principaux résultats connus en Guyane

#### *Variations spatiales des facteurs édaphiques en Guyane*

En forêt guyanaise de « terre ferme », le climat conduit à la formation de sols ferrallitiques (cf. § I.1.3) dont la différence de fertilité va surtout dépendre du régime hydrique. La profondeur du sol, la présence de cuirasses, son degré de démantèlement et sa profondeur vont entraîner des variations de conditions édaphiques (Paget 1999). La position topographique peut être un facteur important dans la différenciation des sols suivant ces caractéristiques (cf. § I.1.3) et l'échelle des variations va dépendre du type de modelé de relief.

Cependant, l'impact de la topographie sur la différenciation des sols peut être beaucoup moins important suivant la nature de la roche mère (V. Freycon, comm. pers.). En particulier sur des roches volcaniques, on peut observer des sols à drainage vertical libre sur presque l'ensemble du profil de pente.

#### *Variations spatiales de la disponibilité en lumière*

En forêt tropicale humide, plus de 1 % de la superficie sont concernées chaque année par une ouverture du couvert. D'après une étude de Durrieu de Madron (1994), la surface moyenne des ouvertures est de 141 mètres<sup>2</sup> et se situe dans un intervalle allant de quelques mètres<sup>2</sup> à près de 1700 mètres<sup>2</sup>. La plupart des auteurs distinguent les ouvertures dues à la chute d'un ou plusieurs arbres, le chablis, responsable des ouvertures les plus grandes, et les ouvertures dues à la chute d'une branche, le volis.

Différents facteurs pouvant influencer la répartition spatiale des ouvertures sont discutés dans la littérature. D'après Lawton et Putz (1988) et Young et Hubbell (1991) les arbres de la

périphérie d'une ouverture, ont une probabilité de chute plus importante. Pour Young (1991) la croissance du houppier dissymétrique augmente les risque de chutes. Cependant, selon les résultats de Van Der Meer et Bongers (1996) la répartition de ces ouvertures, que ce soit des chablis ou des volis, ne dépend pas de la position des ouvertures déjà présentes et se fait au hasard.

Des études ont montré un effet de la topographie sur le type de mortalité des arbres et donc la tailles des ouvertures. Gale et Barfod (1999), Gale et Hall (2001) observent dans des forêts de basse altitude (« lowland forest ») que le nombre de chablis augmente dans les vallées sur sol peu épais, par rapport aux hauts de pente sur sols drainés et profonds.

L'influence de la répartition des chablis sur la dynamique spatiale d'une espèce dépend de sa tolérance à l'ombre. Pour des espèces ayant besoin de lumière pour germer ou ne pouvant pas croître avec de faibles intensités lumineuses, l'effet de taches de lumière peut entraîner une agrégation des individus. Ce processus a été observé pour différents stades de développement : la germination (Denslow 1987; Canham 1989), la croissance des plantules (Gavin et Peart 1997), arbrisseau ou jeune arbre (Leemans 1991).

### **I.23.2 Mortalité catastrophique à grande échelle**

De nombreuses causes peuvent être à l'origine d'une mortalité soudaine et sur de larges surfaces des peuplements forestiers (Zo-bi 1998) : feux, évènements climatiques exceptionnels, épidémies. En forêt naturelle, on peut supposer que le déterminisme et la répartition de ces évènements sont dus au hasard. Ces mécanismes aboutissent à la création d'environnements hétérogènes à grande échelle.

### **I.23.3 Mortalité dépendant du voisinage**

#### *Compétition pour les ressources du sol*

Dans le cas d'un peuplement monospécifique et équiennne, pour une fertilité donnée, la densité d'individus ne peut dépasser un seuil qui dépend des dimensions moyennes du peuplement (diamètre, surface terrière). Au-delà de ce seuil la compétition entraîne la mort d'individus. La valeur du seuil diminue lorsque les dimensions moyennes du peuplement augmentent (Houllier 1995). Cette mortalité naturelle, appelée auto-éclaircie, conduit à une mise à distance des individus survivants et une régularisation progressive de la répartition spatiale lorsque le peuplement vieillit (Phillips et Mac 1981; Kenkel 1988). Kenkel (1988) observe ce phénomène pour des cohortes de *Pinus banksiana* au Canada. On peut aussi citer l'étude de Duncan (1991) sur une espèce d'arbre dominante (*Dacrydium. dacrydioides*) dans une forêt de Nouvelle Zélande. Ward, Parker *et al.* (1996) observe le même phénomène pour une forêt mélangée en âge et constitué d'espèce voisines. En forêt tropicale, on peut penser que ce phénomène existe mais il se confond avec la compétition interspécifique.

#### *Compétition asymétrique pour la lumière*

La compétition asymétrique pour la lumière s'exerce entre deux individus voisins de hauteur différente. Elle conduit à la mise en place d'une répartition régulière des arbres dominés. Les distances entre les individus de ce type dépendent de la taille des houppiers des individus dominants (Quigley et Platt 1996; Ward, Parker et Ferrandino 1996). Ce type de répartition des jeunes arbres est mis en évidence dans une forêt tropicale humide d'Inde par Pélissier (1998).

#### **I.23.4 Mortalité dépendant du voisinage dans un contexte de compétition interspécifique poussée**

##### *Compétition interspécifique en fonction des facteurs édaphiques*

Chaque espèce possède une niche écologique qui correspond à l'ensemble des conditions de milieu dans lesquelles elle peut survivre (Hutchinson 1959). Lorsque les niches écologiques de deux espèces se superposent ces espèces peuvent entrer en compétition. Ainsi la présence d'une espèce sur un type de sol peut dépendre de la composition floristique du voisinage

En forêt tropicale, des études ont montré l'influence des facteurs du sol ou de la topographie sur la composition floristique (Sabatier, Grimaldi *et al.* 1997; Clark, Clark *et al.* 1998; Harms, Condit *et al.* 2001). Pour de nombreuses espèces elles font apparaître des préférences édaphiques et une répartition spatiale dépendante de ces préférences. Cependant, une étude guyanaise (Paget 1999) s'appuyant sur un grand nombre de placettes ne fait pas apparaître des cortèges d'espèces bien différenciés suivant les types de sols, à l'exception des sols les plus contraignants. De nombreuses espèces, si elles ont des préférences, semblent cependant pouvoir se développer sur de nombreux types de sols. Aussi le rôle de la compétition interspécifique doit tenir une place importante dans la répartition des espèces sur la plupart des sols. On peut citer quelques exemples observés en Guyane : Barthès (1991b) note la présence de *Eperua falcata* sur des sols peu contraignants uniquement lorsque l'*Eperua grandiflora* est absent. L'agrégation de la répartition de *E. falcata* est modifiée par la présence de *E. grandiflora*. Collinet (1997) observe une répartition spatiale agrégée de *Carapa procera* sur des types de sols avec des contraintes hydriques fortes. Sur des sols moins contraignants, l'espèce est présente mais en densité plus faible et sa répartition est aléatoire.

##### *Compétition interspécifique pour la lumière*

La lumière est essentielle au développement d'une plante et la compétition pour cette ressource est permanente au cours de sa vie. Aussi chaque espèce réalise un compromis entre des capacités à perdurer et à croître à des faibles intensités lumineuses et des capacités de croissance rapide en réponse à un apport de lumière important. Ces capacités peuvent varier au cours de la vie d'un individu (Oldeman et Van Dijk 1991 ; Clark et Clark 1992). Oldeman et Van Dijk (1991) proposent une classification des espèces suivant leurs stratégies de croissance et de développement en fonction de la lumière (Figure I.2). Certaines espèces – les « combattifs » (strugglers) - réalisent leurs premiers stades de développement à l'ombre car elles sont peu compétitives mais peuvent croître en hauteur dans le sous-bois à la faveur de petites ouvertures. Elles ne pourront devenir matures que si elles atteignent les strates supérieures de la canopée. A l'inverse, les « parieurs » (gamblers) ont besoin d'une lumière importante pour germer et croître dans les jeunes stades mais peuvent réaliser leur développement complet même s'ils sont surcimés. Ces espèces subissent moins l'effet de la compétition interspécifique mais sont inféodées aux chablis (§ I.23.1). Aux deux extrêmes, on trouve les espèces pionnières (hard gamblers), qui ont besoin de beaucoup de lumière durant tout leur cycle de vie et peuvent subir la compétition interspécifique si elles sont surcimées et les « hard strugglers » qui peuvent réaliser leur développement complet en sous-bois.

Aussi, la compétition interspécifique pour la lumière qui s'exerce sur un individu dépend de l'intensité lumineuse et des capacités de croissance de ses voisins, mais aussi de son état de développement.

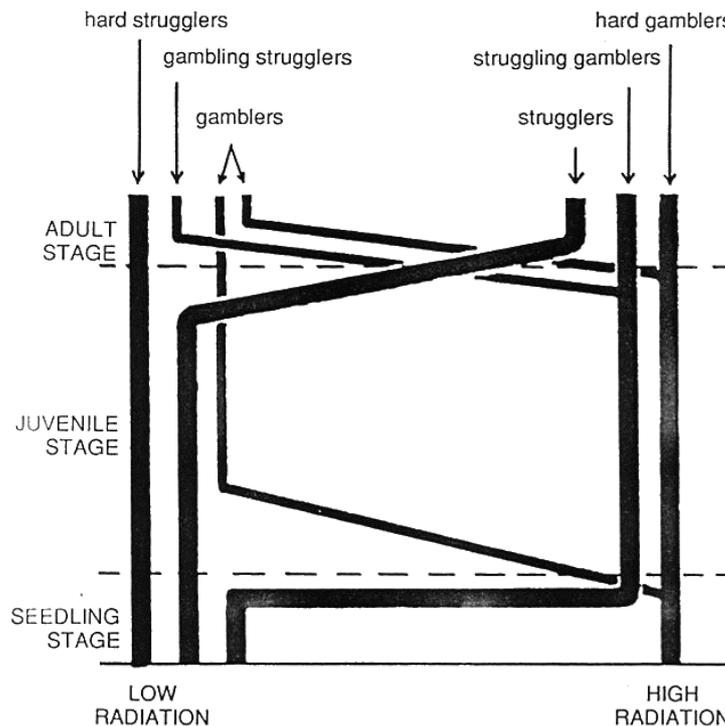


Figure I.2 Différentes stratégies de croissance et de développement en fonction de la lumière (Oldeman et Van Dijk 1991)

Les chablis entraînent une variation importante dans l'espace de l'apport de lumière en forêt. Ils constituent un milieu hétérogène présentant des gradients complexes entre le centre et la périphérie (Bazzaz et Pickett 1980). L'amplitude de ces gradients diminue avec la taille de l'ouverture. Suivant leur stratégie de croissance et leur tolérance à l'ombre les espèces vont être mieux adaptées à différentes tailles de chablis (Bazzaz et Pickett 1980). Leur adaptation varie aussi en fonction de la position dans l'ouverture et le recrutement ou la croissance se fera préférentiellement au centre, en périphérie ou dans le sous bois en lisière de l'ouverture (Schupp, Howe *et al.* 1989). Les conditions lumineuses dans une ouverture varient aussi dans le temps en fonction du degré de reformation du couvert. L'occurrence d'une espèce dans un chablis peut dépendre de l'ancienneté de l'ouverture (Bazzaz et Pickett 1980).

Dans le cas d'un chablis de grande taille, les espèces se succèdent suivant un cycle sylvigénétique qui peut durer plusieurs centaines d'années : plusieurs phases de croissance et d'homéostasie vont se succéder impliquant des cortèges d'espèces caractérisées par leur compétitivité et leur exigence vis-à-vis de la lumière (Hallé, Oldeman *et al.* 1978). Structuré par l'occurrence des chablis la forêt tropicale peut apparaître comme une mosaïque dynamique d'eco-unités d'âges différents (Aubréville 1938).

Les espèces nécessitant, au moins pour un stade de leur développement, des chablis de grande taille, auront une répartition spatiale dépendante de la répartition des trouées. D'après la classification de Oldeman et van Dijk (1991), ce cas de figure concerne l'ensemble des « gamblers » ainsi que les « struggling gamblers » (Figure I.2). Les espèces pionnières, cicatricielles ou nomades (Steenis 1956 *in* Riéra, Puig *et al.* 1989), (Schulz 1960) sont incluses dans ces catégories.

Par rapport à des chablis de grande taille, la fréquence des ouvertures plus réduite est beaucoup plus importante (Brokaw 1982; Lawton et Putz 1988 ; Durrieu de Madron 1994). Pour les espèces tolérantes à l'ombre, en particulier dans les jeunes stades, ayant une stratégie

fondée sur ce type d'ouverture, la compétition pour la lumière aura une incidence plus réduite sur leur répartition spatiale. Ce sont les « strugglers » et « hard strugglers » de Oldeman et van Dijk (1991 Figure I.2). Parmi les « strugglers » on peut inclure les dryades Steenis (1956) (*in* (Riéra, Puig et Lescure 1989) ou espèces structurante ou climaciques (Whitmore 1990).

#### I.2.4 Résultats généraux sur la structure spatiale des arbres en forêt tropicale à l'échelle du peuplement

Plusieurs auteurs ont étudié la répartition spatiale des arbres en forêt tropicale (Hubbell 1979 ; Collinet 1997 ; He, Legendre et LaFrankie 1997 ; Okuda, Kachi *et al.* 1997 ; Niiyama, Abd. Rahman *et al.* 1999 ; Condit, Ashton, *et al* 2000). Ces travaux portent sur un nombre important d'espèces (au moins 30 et jusqu'à 1768) de forêts tropicales humides et sèches. L'étude de Condit, Ashton *et al* (2000) regroupe des données de 6 dispositifs entre 25 et 52 hectares. Un de ces dispositifs, Pasoh en Malaisie péninsulaire, est aussi le site d'étude de Okuda, Kashi *et al* (1997) et de He, Legendre *et al* (1997). Les espèces étudiées sont les plus communes ou ayant une densité minimum nécessaire aux analyses spatiales (généralement plus de 1 ind./ha).

##### I.2.4.1 Prédominance et diversité des répartitions agrégées

Toutes les études mettent en évidence une prédominance des espèces à répartition agrégée. L'agrégation concerne au moins 50 % des espèces étudiées, alors que les répartitions régulières sont soit inexistantes soit rares. Lorsque le patron de distribution a été étudié pour plusieurs tailles d'individus (toutes les études à l'exception de Niiyama, Abd Rahman *et al*), il apparaît clairement que l'agrégation diminue lorsque la taille des individus pris en compte augmente. On observe des agrégations moins prononcées d'une part et une proportion de répartition agrégée moins importante d'autre part. Ce résultat peut s'observer entre plusieurs classes de taille (He, Legendre et LaFrankie 1997). Néanmoins les répartitions agrégées restent majoritaires pour les tailles maximums étudiées y compris pour l'étude de Hubbell (1979) où la taille maximale correspond au diamètre de maturité des espèces. D'autre part, les répartitions agrégées évoluent vers des répartitions aléatoires mais rarement régulières.

Une grande diversité de degrés d'agrégation entre espèces a mis en évidence (He, Legendre et LaFrankie 1997; Condit, Ashton *et al* 2000). Collinet (1997) observe des tailles d'agrégats très variables, ainsi que des agrégations complexes sur plusieurs échelles.

##### I.2.4.2 Quelques facteurs prépondérants sur le déterminisme des répartitions observées

Plusieurs facteurs pouvant expliquer les agrégations observées ont été testés par les auteurs. Les facteurs édaphiques et la topographie sont toujours déterminant au moins pour quelques espèces. En comparant plusieurs dispositifs, Condit, Ashton *et al* (2000) mettent en relation le degré d'agrégation pour une densité donnée avec la topographie. Les degrés d'agrégation les plus importants sont observés pour les dispositifs dont la topographie est la plus irrégulière. Selon Collinet (1997) de nombreuses répartitions sont toujours agrégées même lorsque les facteurs édaphiques (hydromorphie) sont pris en compte.

Niiyama, Abd Rahman *et al* se sont intéressés à la répartition spatiale des trouées et observent une association positive des 3 espèces héliophiles de leurs études avec les chablis. Ces auteurs citent l'étude de Manokaran, LaFrankie *et al.* (1992) sur le dispositif de Pasoh qui montre des résultats similaires.

Hubbell (1979), Condit, Ashton *et al* (2000) et Collinet (1997) étudient l'effet de la dispersion des graines sur l'agrégation des individus. Hubbell (1979) observe une agrégation plus importante pour les espèces disséminées à courte distance (dispersion par les mammifères, par rapport au vent et aux oiseaux et chauves-souris). Condit, Ashton *et al* (2000) ont des résultats partagés. Pour les deux sites de Malaisie (Pasoh et Lambir, Bornéo), les espèces de la famille des dipterocarpaceae, connues pour leurs faibles distances de dispersion, présentent des degrés d'agrégation significativement plus élevés que les autres espèces. Ces auteurs ont aussi comparé les espèces dispersées par les animaux contre celles dispersées par le vent ou par autochorie ainsi que les espèces de canopée contre les espèces de sous-bois. Une différence significative de degré d'agrégation est observée seulement entre espèces de sous-bois et de canopée sur le dispositif de Barro Colorado Island (Panama).

Collinet (1997) différencie beaucoup plus précisément les modes de dispersion en particulier par les animaux (7 modes de dissémination en tout). Les espèces, dont les modes de dispersion ne dépendent pas des animaux (anémochorie, autochorie et barochorie), semblent avoir un type de répartition commun (pour un même mode de dissémination) et cohérent avec les distances de dispersion. Pour tous les modes de dispersion par les animaux une variabilité importante du patron peut être observée et sous-entend un déterminisme faible du mode de dispersion sur la répartition spatiale des individus étudiés (diamètre  $\geq 10$  cm)

Les résultats présentés ci-dessus sont des résultats généraux. Si l'agrégation apparaît effectivement comme le type de répartition le plus répandu, son déterminisme peut avoir des causes multiples et très variables dans le temps, suivant le lieu et suivant les espèces (Collinet 1997; He, Legendre et LaFrankie 1997).

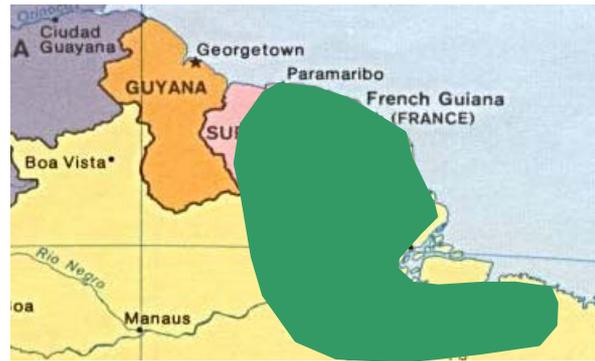
## I.3 Le Wacapou: une espèce modèle en forêt guyanaise de terre ferme

### I.3.1 Écologie du Wacapou

Le Wacapou, *Vouacapoua americana* (Aublet), fait partie de la famille des Césalpiniciacées. A l'âge adulte il est facilement reconnaissable à son tronc qui présente des anfractuosités caractéristiques. Un flachis permet une bonne détermination à tous les âges : une zone brune, très fine, se trouve juste en dessous de l'écorce et l'aubier dégage une odeur de cèdre poivrée caractéristique. Au stade juvénile, on reconnaît le Wacapou à sa feuille caractéristique : composée imparipennée, les folioles sont opposées et présentent une glande à la base des pétioles appariés. Une, deux ou quatre glandes, suivant la taille de la feuille sont aussi visibles à la base du pétiole. Une fiche de description de ces caractères physiques et morphologiques est présentée en Annexe 2.

Son aire de répartition (Figure I.3) s'étend sur l'Est du plateau des Guyanes est sur l'aval du bassin amazonien (Roosmalen (van) 1985)

Figure I.3 Aire de répartition de *Vouacapoua americana* dans le bassin amazonien d'après Dutech (2001).



### I.31.1 Reproduction

Le Wacapou fructifie d'avril à juin (Loubry 1994). La fructification s'apparente à une glandée ("Mast-fruited") : la phénologie est pluriannuelle et irrégulière mais la floraison est synchronisée entre les individus (Sabatier 1985; Loubry 1994; Forget 1997b). La production de graine est très variable suivant les années de fructification et suivant le diamètre des individus (Chauvet 2001). Le diamètre de maturité du Wacapou se situe autour de 25 cm (24 cm d'après Caron *et al* (in prep), et 26 cm d'après Forget 1997). Les graines de 3 à 4 cm de diamètre sont charnues et entourées d'un tégument dur (cf. Annexe 2).

### I.31.2 Dissémination, germination et survie des premiers stades

La dissémination est barochore puis une partie des graines est transportée et enterrée par deux rongeurs : l'acouchi (*Myoprocta exilis*) et l'agouti (*Dasyprocta leporina*) (Dubost 1988; Forget 1990). Les graines sont disposées à proximité de tronc, de branches ou de souches (Forget 1990). Forget (1990, 1994) estime que la distance de ce transport ne dépasse 30 mètres que pour des cas exceptionnels. La Figure I. montre le résultat de la dispersion de graines de *Licania alba* par les mêmes rongeurs (Jansen et Steiler *in* Jansen et Forget 2001). Cependant, ces résultats sont à nuancer. Jansen et Forget (2001) observent que la dispersion peut varier en fonction de l'intérêt de la graine pour le rongeur : les distances augmentent avec la grosseur de la graine (Jansen, Bartholomeus *et al.* 2001) et l'appétence de l'espèce.

Des trajets effectués par les rongeurs ont pu être observés sur de plus grandes distances. Jansen et Forget (2001) ont observé, avec des graines de *Carapa procera*, une dissémination de plus de 125 mètres par un acouchi. D'autre part, les recherches de parenté entre individus adultes et juvéniles ont pu mettre en évidence une dissémination de 150 mètres (Constantin De Magny 2001).

Le taux de prélèvement par les rongeurs est variable suivant les années et dépend de la ressource en graines et de l'intérêt du rongeur pour l'espèce (Smallwood et Peters 1986, *in* Jansen et Forget 2001). Chauvet (2001) observe un phénomène de saturation des rongeurs pour un grand nombre de graines résultant d'une grosse production par un individu ou de la production de plusieurs individus en forte densité. Les graines ne sont plus enterrées mais consommées sur place. Jansen et Forget (2001) notent le prélèvement préférentiel de *Licania alba* par rapport à *C. procera* et au Wacapou. Les années à faible production toutes les graines consommables sont prélevées par les rongeurs, alors que les années de forte fructification seules les espèces les plus appétissantes sont transportées.

La graine n'a pas de dormance et germe dans un délai de quelques semaines (Forget 1990). L'enfouissement des graines par les rongeurs est primordial pour la germination (Schulz 1960;

Morris 1962) car il soustrait la graine à un parasitisme (insecte) et une prédation (cochon sauvage...) très importants. D'autre part l'enterrement garanti des conditions humides favorables (Forget 1990). Cet auteur (Forget 1988) observe une absence de germination en zone de chablis et un retard de germination en sous-bois pour des graines non enterrées alors que des graines enfouies germent rapidement dans tous les cas de figures. Cependant, on peut noter que pour des années sèches des graines non enterrées peuvent donner un nombre non négligeable de plantules viables (Forget 1997b).

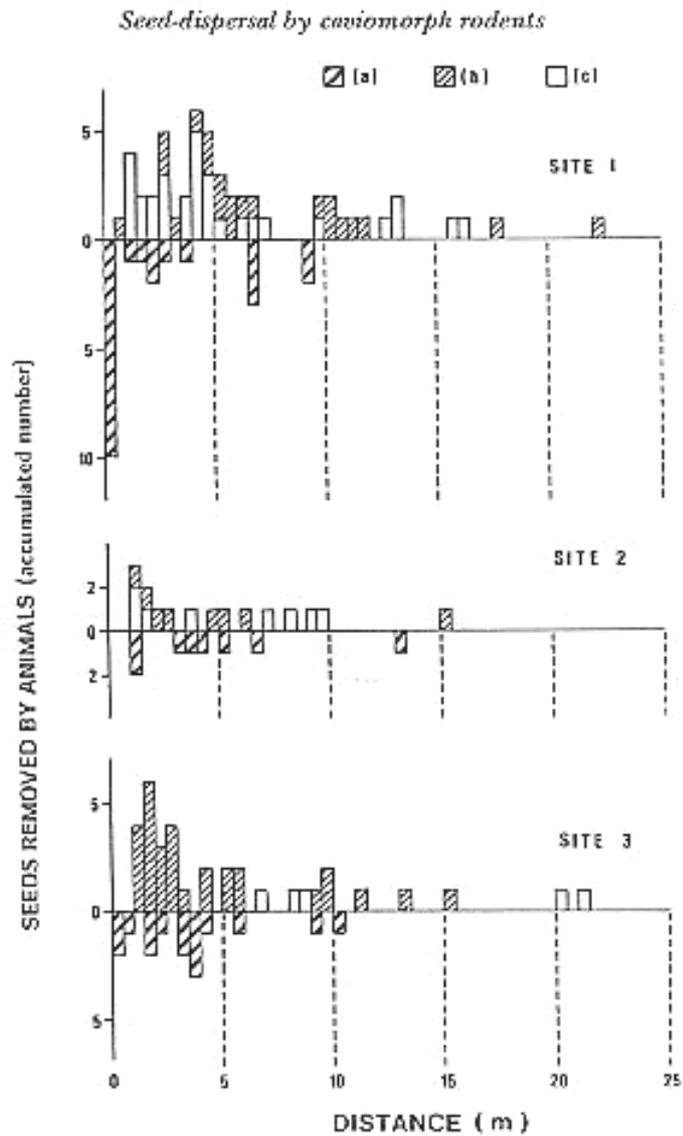
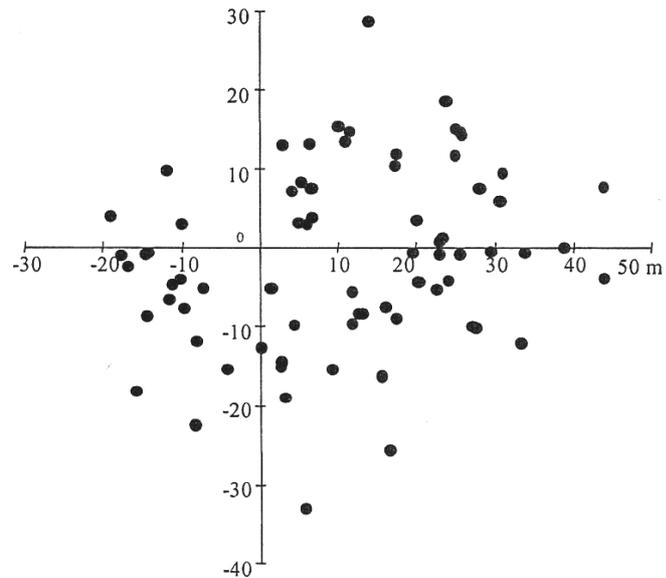


Figure I.4 Nombre de graines a) consommées, b) dispersées mais retrouvées par les animaux et c) dispersées et non retrouvées, en fonction de la distance à la source de graine. Site 1 (N=73), 2 (N=24) et trois (N=50). D'après Forget (1990).

Figure I.5 Résultat de la dispersion de graines de *Licania alba* par un acouchi, à partir d'un dépôt artificiel. 52 % des graines de *Licania alba* ont été localisées dans un rayon de 50 mètres. (Jansen et Steiler in Jansen et Forget 2001)



Forget (1988) note une très forte mortalité des plantules germées (88.7%) après 4 semaines. La cause de la mortalité est inconnue. L'auteur signale cependant un roussissement du collet qui pourrait être le résultat de l'attaque d'un champignon. (Joly 1996) observe des chenilles se nourrissant des premières feuilles des plantules de Wacapou. D'après cet auteur ces chenilles attaquaient préférentiellement les jeunes feuilles de Wacapou plutôt que celles d'autres espèces et plutôt des jeunes feuilles de plantules que des jeunes feuilles d'individus âgés. Forget (1994) observe une corrélation négative entre la densité initiale des plantules et le taux de survie, cependant ce mécanisme ne compense pas la répartition très hétérogène des graines. Le recrutement des plantules se fait donc préférentiellement à proximité des pieds porteurs. Ce résultat est confirmé par l'étude de (Morneau 2002) qui observe une corrélation entre des plantules de 4 ans et moins avec la densité des arbres adultes.

### I.31.3 Autécologie

Collinet (1997) constate, sur les quatre parcelles en forêt naturelle de Paracou, que l'abondance du Wacapou est significativement plus faible dans les bas-fonds et les sols hydromorphes que sur les autres types de sols. Forget (1994) note un accroissement significativement supérieur des plantules sur sol à DVL que sur sol à DVB (cf. § I.1.3) sur deux parcelles du site Ecerex piste de St Elie (Figure III.1). Cependant, le Wacapou se rencontre sur des conditions édaphiques très variées (obs.pers. et multiples comm.pers). L'étude de (Sabatier, Grimaldi *et al* 1997) ne met pas en évidence l'influence de facteurs édaphiques particuliers sur la présence du Wacapou. Aussi, si cette espèce a des préférences de sol qui se traduisent par des différences de densités notables, il semble qu'elle puisse s'installer dans des conditions édaphiques très variables.

On peut noter que Schulz (1960) observe une différence de pH entre des sols abritant des peuplements de wacapous et des sols sur lesquels l'espèce est complètement absente. Les pH observés sur des sols échantillonnés dans des peuplements de wacapous sont plus forts que la moyenne des pH des sols échantillonnés en dehors de ces zones.

Le Wacapou est une espèce tolérante à l'ombre Forget (1997a) et (Bertrand 1987) *in* Favrichon (1995). Barigah, Imbert *et al.* (1998) observe une stagnation ou une régression de

la croissance des plants à partir de 25% de l'éclairage total. Sa compétitivité en zone de lumière est donc faible et les jeunes individus réalisent leur croissance au profit de petites trouées. Rijkers, DeVries *et al.* (2000) observent que 95% des individus de moins de 20 mètres de hauteur sont situés sur des zones avec moins de 15% d'ouverture du couvert.

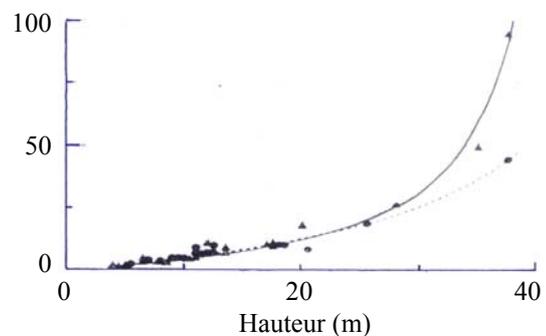
### I.31.4 Croissance et mortalité

D'après Bongers et Sterck (1996) il existe une relation linéaire entre la hauteur et le diamètre pour des individus de faible diamètre (Figure I.6). La croissance en hauteur des jeunes stades peut être très lente (Forget 1997a).

Pour des individus de plus de 10 cm dhp, la croissance en diamètre est faible. Elle est autour de 0,15 cm/an d'après les données de Paracou (arbres de plus de 10 cm de diamètre). Detienne (1995) met en évidence des cernes annuels de croissance chez le Wacapou et trouve des croissances diamétriques annuelles du même ordre de grandeur sur quelques échantillons. Les plus gros diamètres observés se trouvent autour de 130cm (données CNRS–Nouragues).

Deux études (Collinet 1997; Bongers et Sterck 1998) mettent en évidence des relations d'allométrie entre la hauteur et le diamètre (Figure I.6). Les hauteurs maximales observées sont 38 et 40 mètres respectivement. Le modèle architectural du Wacapou est du type TROLL qui se caractérise par des rameaux plagiotropes (Hallé *et al* 1978). D'après ces auteurs le Wacapou semble avoir de bonne capacité de réaction à l'apport de lumière lorsqu'il atteint l'étage dominant (Hallé, Oldeman et Tomlinson 1978) (p 382). Bongers et Sterck (1998) ont noté un accroissement de la surface foliaire et du nombre de méristèmes apicaux avec une augmentation de la lumière disponible. Le houppier conserve une forme étroite et profonde même lorsque la lumière disponible est importante.

Figure I.6 Relation d'allométrie hauteur-diamètres. D'après Bongers et Sterck (1996). Ligne continue *Vouacapoua americana*, ligne pointillée *Dycorinia guianensis*.



Pour des arbres de plus de 10 cm dhp, la mortalité a été estimée à moins de 1% de l'effectif par an sur le site de Paracou (Gourlet-Fleury 2000). D'après ces résultats le recrutement, bien qu'irrégulier, compense la mortalité. L'analyse de la distribution des diamètres sera abordée ultérieurement (§ V.12.3).

Dans plusieurs forêts de la côte, ont été observés, des peuplements de wacapous dont la quasi-totalité des individus sont morts sur pied. Aubréville (1961) notait déjà ce phénomène dans les forêts proche de St Laurent. Plus récemment des agents de l'ONF en font mention dans plusieurs autres forêts : forêt de Balata entre Kourou et Cayenne et forêt de Crique deux flots (cf. § III.2).

### **I.31.5 “ du mode si curieux de répartition des *wouacapoua* dans la forêt guyanaise et amazonienne ” (Aubréville 1961).**

Le Wacapou présente une répartition spatiale agrégée complexe avec des agrégats emboîtés sur plusieurs échelles. A l'échelle régionale, les inventaires papetiers du CTFT sur les arbres de plus de 60 cm dhp, analysés par la CCAUB (Perthuisot 1998) (voir Annexe 3) mettent en évidence une répartition hétérogène du Wacapou avec des zones de plusieurs dizaines de kilomètres dépourvues de wacapou.

A une échelle plus réduite, Descheres (1991) note des groupes de wacapous de 4 à 9 km de diamètre. Schulz (1960) au Surinam, observe des groupes de wacapous de 1 à 5 km de diamètre (Figure I.7). Deux ensembles du même ordre de grandeur sont observés sur le dispositif de Paracou (Traissac 1998b) (Figure I.8). Dans la suite du texte nous appellerons ces groupes des « superplaques »

Les cartes citées ci-dessus mettent en évidence des subdivisions à l'intérieur des superplaques dont la plupart des limites dépendent de la topographie et confirment les préférences édaphiques du Wacapou. Nous appellerons ces ensembles de quelques centaines de mètres de rayons des « plaques topographiques ».

A l'échelle de la parcelle, une première description de la répartition spatiale du Wacapou a été effectuée par Collinet (1997), sur les données du dispositif de Paracou. Le Wacapou présente des agrégats dont la taille varie entre les parcelles : 20, 40 ou 80 mètres de rayon. La parcelle 16 présente une partie d'une agrégation de plus grande taille qui dépasse les limites de la parcelle. L'analyse de la répartition du Wacapou pour ces échelles sera abordée au Chapitre IV.

### **I.31.6 Structure génétique spatiale du Wacapou**

Une étude menée par (Dutech 2001) et confirmée par les résultats de (Constantin De Magny 2001) montre une structuration génétique du Wacapou très forte et rare chez les arbres forestiers. A petites échelles, il existe un apparentement significatif entre les individus (groupe de 30 à 60 mètres de rayon). Cet apparentement baisse lorsque la distance entre les individus augmente.

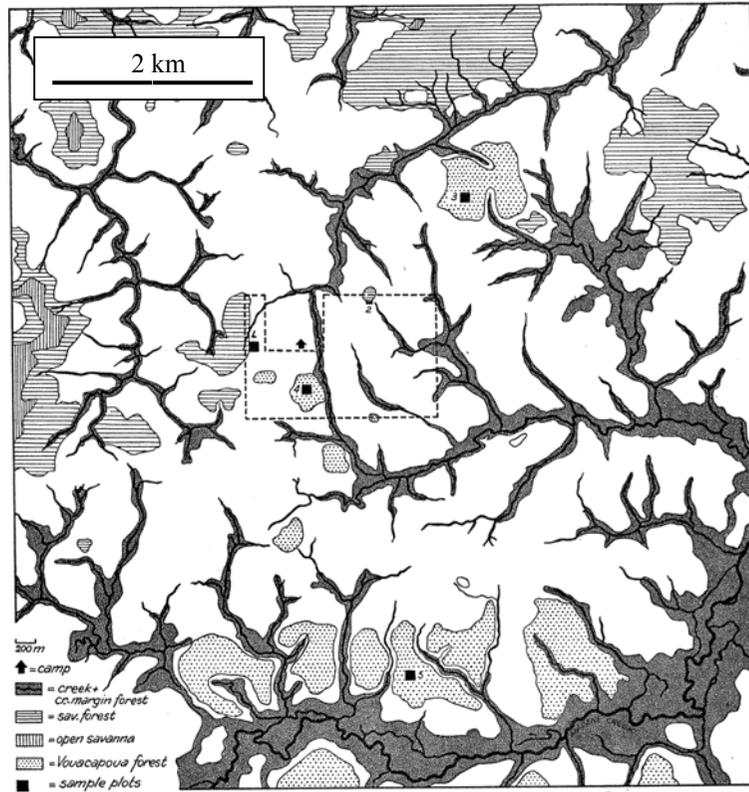


Figure I.7 Carte de la répartition du Wacapou d'après Schulz (1960). Dispositif dans la région de Mapane au Surinam.

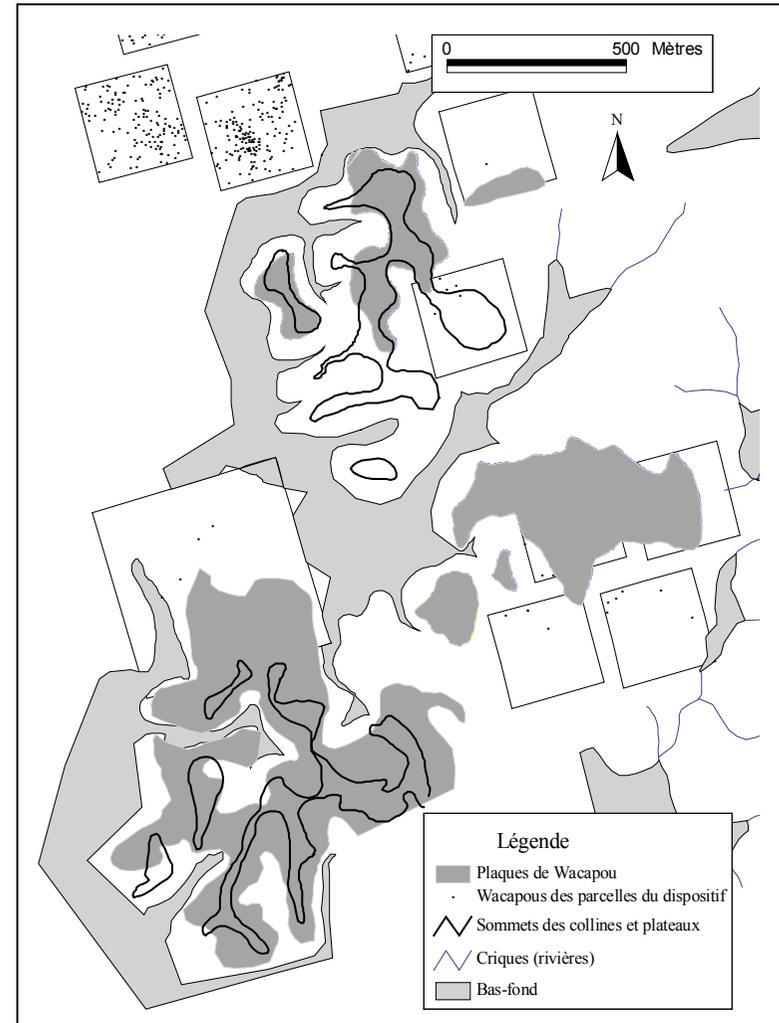


Figure I.8 Carte de la répartition des plaques de wacapous sur le dispositif de Paracou d'après Traissac (1998)

### I.3.2 Le choix du Wacapou.

#### **I.32.1 Le Wacapou représente un modèle écologique particulièrement intéressant pour l'étude de la dynamique spatiale des espèces d'arbres en forêts tropicales humides.**

➤ La dissémination du Wacapou est zoochore comme la grande majorité des espèces de forêt tropicale (Sabatier 1983). Les rongeurs qui transportent les graines de Wacapou sont prédateurs de l'espèce mais améliorent considérablement sa régénération et sa propagation. L'étude de la dynamique du Wacapou permettra d'aborder un des aspects des relations plante-animaux et de mesurer le poids de ces interactions sur la dynamique spatiale de l'espèce. Collinet (1997) a mis en évidence la diversité des structures spatiales issues de disséminations zoochores.

➤ Le Wacapou est une espèce climacique particulièrement typique selon la définition de Whitmore (1990 p107) : "Climax species, in contrast [with pioneer ones], are slower growing with denser timber and denser crown. [...] the seeds contain sufficient reserves for the seedling to build a root system and the first photosynthetic organs. Seeds are fewer and larger produced and less often. There is not the imperative need for efficient dispersal over long distances because regeneration can occur below a canopy". Contrairement aux espèces pionnières et de demi-lumière, la dynamique spatiale des espèces climaciques est peu connue. Ces espèces se mettent en place en profitant de trouées de petites tailles dont la distribution est aléatoire (§I.23.1). Leur régénération et leur croissance ne dépendent pas de l'occurrence de chablis et *a priori* dépendent peu de la structure globale du peuplement.

➤ De part sa densité et sa surface terrière, le Wacapou fait partie des espèces structurantes de la forêt qui en représentent l'essentiel de la biomasse végétale (Collinet 1997). Ces espèces constituent l'ossature de la forêt tropicale humide et occupent de ce fait, une place essentielle dans sa dynamique.

➤ La répartition du Wacapou est de type agrégé. La mise en place et le maintien de ce type de structure soulèvent de nombreuses questions (facteur du sol, dissémination, compétition interspécifique) qui sont abordées dans le débat plus général du maintien de la forte diversité spécifique des forêts tropicales (Hubbell 1979, Goreaud 2000, Goreaud, Loreau et Millier 2002). D'autre part l'agrégation est une caractéristique commune à la plupart des espèces structurantes (Collinet 1997) et en général à la majorité d'espèces d'arbres de forêt tropicale (He, Legendre et LaFrankie 1997; Niiyama, Abd. Rahman *et al* 1999 ; Condit, Ashton, *et al* 2000).

Ces différents traits écologiques se retrouvant chez de nombreuses autres espèces de forêt tropicale, le Wacapou peut être considéré comme un modèle, dont l'étude, bien que spécifique, s'inscrit dans une problématique plus large.

#### **I.32.2 Le Wacapou est une espèce exploitée pour son bois**

Le bois du Wacapou est utilisé traditionnellement par les communautés indiennes et bushinenguées. On le trouve comme matériau de construction en raison de sa très bonne longévité naturelle que se soit dans l'eau, dans la terre ou à l'air libre. A titre d'anecdote on peut noter que cette tradition semble être récemment parvenue jusque dans les banlieues en vues de Cayenne (Dutrève et Phung 2002). Sa durabilité naturelle est de classe 4 et son

utilisation est recommandée pour tous les travaux extérieurs (escalier, rambarde, plancher, meubles de jardin, aire de jeux). On estime que des traverses de chemin de fer (« dormantes ») de Wacapou ont une longévité de 6 à 8 ans dans des sols humides et de 18 à 20 dans des sols secs (Essencias Madeireiras da Amazônia, INPA/CNPq, Manaus, 1979 ; Guide d'utilisation des bois de Guyane dans la construction, CIRAD-Forêt, Kourou/GF, 1997, 207p). Son usinage est relativement aisé et le dessin du bois est relativement esthétique. Il peut être utilisé en ébénisterie et menuiserie et c'est une des essences les plus employée par l'artisanat " de tourisme ".

Les anfractuosités à la base de son tronc et le risque important de pourriture corollaire n'en font pas une des essences les plus exploitées de Guyane (10<sup>ème</sup> rang) avec moins de 2% des ventes de bois (Beauchêne J. 1996) (données 1988-1992). Cependant au Brésil, le Wacapou fait partie des trois espèces les plus exploitées dans l'aval du bassin amazonien. Cette exploitation étant excessive, le Wacapou est inscrit sur la liste des espèces menacées de l'IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) et sur la liste rouge de l'IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources).

## I.4 Démarche adoptée pour l'étude de la dynamique spatiale du Wacapou

### I.4.1 Les hypothèses connues sur la dynamique spatiale d'une espèce tolérante d'ombre, ne permettent pas d'expliquer la répartition agrégée du Wacapou.

Le Wacapou ayant des distances de dissémination relativement courtes, la régénération et le recrutement devraient s'effectuer à proximité des pieds parents. Cette caractéristique n'est pas un facteur limitant car l'espèce est tolérante à l'ombre dans les jeunes stades. La régénération et le recrutement peuvent donc être continus et l'espèce devrait connaître une large expansion, limitée seulement par l'occurrence des ouvertures de la canopée. Aux vues de la répartition agrégée du Wacapou, il semble que la dynamique spatiale de l'espèce soit très différente de ce schéma. On peut penser que des facteurs agissant à de multiples échelles limitent l'expansion de l'espèce et créent des discontinuités dans sa répartition.

Nous savons que les préférences édaphiques du Wacapou limitent l'expansion des plaques aux plateaux et sommets de collines (Collinet 1997, Traissac 1998b). Cependant quelques observations montrent des limites d'agrégats indépendantes des facteurs du sol. D'autre part, de larges peuplements présentant des proportions importantes de wacapous morts ont été observés sur de larges zones. Il semble donc que d'autres facteurs, liés à la dynamique propre de l'espèce, influent sur sa répartition. Ces facteurs peuvent avoir des origines multiples : biologie de l'agent disséminateur, actions d'agents pathogènes, compétition interspécifique, historique des perturbations de la forêt, dynamique de succession forestière.

### I.4.2 Première question : où se trouvent les adultes ?

En l'absence d'hypothèses sur la dynamique spatiale de l'espèce, notre démarche sera tout d'abord descriptive. Nous nous intéresserons à différentes composantes de la structure spatiale du Wacapou. Les résultats seront discutés en fonction des connaissances de la biologie de l'espèce et des différents facteurs de la dynamique spatiale connus en forêt

tropicale humide (§ I.2). Ainsi des hypothèses pourront être formulées sur la dynamique spatiale de l'espèce.

Au sein du cycle de reproduction d'une espèce, les individus matures occupent une place particulière. La dynamique d'une espèce, au niveau populationnel, peut être considérée comme l'ensemble des étapes décrivant la mise en place d'une nouvelle génération d'individus reproducteurs à partir d'un pool initial d'individus matures. Ainsi, la répartition spatiale des individus adultes d'une population apparaît à la fois comme l'aboutissement de la dynamique spatiale de l'espèce et comme une des caractéristiques essentielles de sa stratégie spatiale de reproduction.

Aussi, en premier lieu, nous essaierons d'approfondir les connaissances sur la structure spatiale des adultes à l'échelle locale (Collinet 1997 et Traissac 1998b) grâce à des compléments d'échantillonnage et au perfectionnement des analyses spatiales à notre disposition. Cette structure est-elle variable ou peut-on retrouver des caractéristiques communes aux différentes populations observées ? Le cas échéant quels facteurs pourraient expliquer ces variations ? Quelle est la part de facteurs du milieu et de la dynamique de l'espèce dans la structuration spatiale des adultes ?

#### I.4.3 Comment aborder les structure observées d'un point de vue dynamique ?

La méthode la plus directe pour étudier la dynamique d'un système est de suivre son évolution au cours du temps. Pour une espèce il s'agirait de suivre l'évolution d'une cohorte et de comparer son état à différents âges (étude diachronique). Cette méthode nécessite d'avoir des données concernant les mêmes individus sur une durée longue, compatible avec la vitesse d'évolution de la population. Concernant la répartition des arbres en forêt tropicale ce type de données est rare et la plupart des études sont basées sur des données récoltées à une seule date (Traissac 1998a). La prise en compte de la dynamique se fait alors par l'étude de plusieurs populations d'âges différents mais considérées équivalentes (étude synchronique). L'hypothèse sous-jacente est que chacune des populations a connu la même dynamique et que les facteurs responsables sont restés inchangés.

En pratique, il est difficile d'avoir accès à l'âge des individus en forêt tropicale, aussi les classes d'âge seront assimilées à des classes de taille des individus, essentiellement le diamètre, caractéristique beaucoup plus facilement mesurable.

#### I.4.4 Observation de la dynamique sur le long terme : prise en compte des diamètres

La prise en compte du diamètre des individus permet d'observer le résultat de processus s'étalant sur de longues périodes, de l'ordre de grandeur de la durée de vie de l'espèce. Il est possible notamment d'observer le résultat de plusieurs étapes de recrutement<sup>1</sup>. Aussi nous chercherons à caractériser la répartition spatiale des diamètres au sein des agrégats ou des plaques de wacapous observés. Peut-on dégager une structure diamétrique spatiale ou bien la répartition des diamètres est-elle aléatoire ? Le cas échéant, les échelles des structures diamétriques spatiales sont-elles voisines des échelles de la structure de la répartition des adultes ? Peut-on mettre en évidence des relations dynamiques entre les différentes structures ? Quels facteurs pourraient être responsables de cette dynamique ?

---

<sup>1</sup> Pour des études de suivi démographique, le recrutement est défini comme la population d'individus dépassant le diamètre de pré-comptage au cours d'une période donnée. Par extension nous utiliserons ce terme pour définir la mise en place d'individus dépassant une taille seuil et dont le taux de survie est élevé par rapport à des individus juvéniles. Pour cette étude la taille seuil est de 10 cm dhp, ce qui correspond au diamètre de pré-comptage du wacapou sur les sites d'étude (Chapitre III).

Les vitesses de croissance varient pour chaque individu en fonction du sol ou des conditions de lumières environnantes, une classe d'âge se répartie sur plusieurs classes de diamètre et inversement. Ceci est d'autant plus vérifié pour le Wacapou qui est une espèce tolérante à l'ombre. Les différences de croissance entre individus sont particulièrement importantes dans les jeunes stades. Aussi les résultats obtenus sur la structuration des diamètres seront discutés en fonction des connaissances des conditions environnementales des peuplements étudiés.

#### I.4.5 Étude du processus de régénération en cours : où et comment les structures observées se régénèrent-elles ?

Parallèlement à l'étude des diamètres des individus âgés, nous avons étudié le processus de régénération des agrégats et des plaques. La répartition spatiale d'individus juvéniles et ses relations avec la répartition des adultes ont été étudiées. Compte tenu du fort taux de mortalité des plantules (§ I.31.2), nous avons considéré des individus plus âgés ayant un taux de survie relativement élevé et pouvant représenter une bonne estimation du futur recrutement de l'espèce. La structure des juvéniles est-elle identique à celle des adultes ? La régénération est-elle homogène au sein des plaques et des agrégats d'adultes ? Tous les individus jouent-ils le même rôle dans la régénération de l'espèce ? La répartition de la régénération est-elle comparable entre les différents agrégats observés ? Quels facteurs de la dynamique spatiale peut-on proposer pour expliquer les similitudes ou les différences observées ?

#### I.4.6 Étude du processus spatial de mortalité

La très bonne résistance du bois du Wacapou à la pourriture permet de retrouver les troncs et les souches des individus morts sur des durées pouvant atteindre « la vie d'un homme » (Naïso P. comm. Pers.). Nous nous intéresserons à la répartition des arbres morts à l'intérieur et à l'extérieur des plaques de wacapous. La répartition de la mortalité est-elle structurée ? Le taux de survie des individus semble-t-il variable en fonction de la position dans l'agrégat ? La mortalité a-t-elle la même structure pour tous les agrégats observés ? Est-il possible de mettre en évidence un facteur de mortalité prépondérant ?



## Chapitre II      METHODES D'ANALYSE

### II.1 Choix d'un type d'échantillonnage et d'un type de méthodes d'analyses

Il existe de nombreuses méthodes qui permettent d'analyser la répartition spatiale des plantes (Upton et Fingleton ; Dale 1999). D'un point de vue pratique, on peut les différencier suivant le type d'échantillonnage qu'elles requièrent : (i) compter des individus dans des quadrats, (ii) déterminer le plus proche voisin d'un arbre, (iii) repérer les positions exactes de tous les individus. Plus la méthode prend en considération de données spatiales plus elle est puissante. La contrepartie est un échantillonnage plus coûteux.

Nous avons utilisé pour cette étude la méthode de Ripley (1977) et ses dérivées, fondées sur la position de tous les individus. Le principal avantage de ces méthodes est qu'elles permettent d'obtenir des résultats sur des échelles multiples. De plus, des travaux récents menés par F. Goreaud (Goreaud 2000) ont permis d'affiner ces méthodes et d'élargir leur champ d'application (§ II.21.2 et II.3.2). D'autre part, nous disposons, préalablement à cette étude, d'un volume important de données cartographiées concernant des wacapous de plus de 10 cm dhp, ce qui réduit le coût de l'échantillonnage.

### II.2 Analyses de semis de points

L'information contenue dans les données de cartographie d'un peuplement de wacapous peut se réduire à la position des arbres. L'ensemble de ces positions est appelé "semis de points". Les positions relatives de l'ensemble des points peuvent être structurées dans l'espace. Le but de l'analyse d'un semis de points de ce type est de caractériser cette structure. Il s'agit de la structure spatiale, au sens strict, d'un semis de points.

Afin de prendre en compte davantage d'informations, on peut différencier les points en leur attribuant des marques. On parle alors de semis de points marqués. La marque peut être qualitative (maturité de l'individu, type de mortalité de l'individu) ou quantitative (le diamètre des arbres pour notre étude). Lorsque la marque est qualitative, l'ensemble des points portant la même marque constitue un semis marginal. L'analyse s'intéresse aux relations existantes en deux semis marginaux. Lorsque la marque est quantitative, le semis de point est considéré dans son ensemble. L'analyse s'intéresse à la répartition des marques sur le semis de points. Cette répartition peut elle-même être structurée. Dans notre étude, pour laquelle la marque sera le diamètre des arbres, nous parlerons de structure diamétrique spatiale du semis de points. Pour éviter les confusions, le terme « structure diamétrique » désignant la distribution des effectifs par classes de diamètre sera appelée la « distribution diamétrique ».

Nous avons utilisé trois méthodes d'analyse qui permettent d'étudier les trois types d'informations différentes contenues dans un semis de points d'arbres : la structure spatiale, les relations entre semis de deux types d'arbres et la structure spatiale diamétrique.

#### II.2.1 Analyse de la structure spatiale d'un semis de points

La méthode de Ripley (1977) permet d'analyser la structure d'une distribution spatiale d'un semis de points homogènes à différentes échelles : pour chaque échelle, le test indique si la

distribution observée diffère significativement d'une répartition aléatoire (hypothèse nulle), et si elle est significativement agrégative ou régulière à cette échelle. Nous utiliserons cette méthode pour analyser la répartition spatiale du Wacapou à partir des données de nos différentes cartographies.

### II.21.1 Le principe

Dans le cadre théorique de l'analyse spatiale, un semis de points est considéré comme une des réalisations, sur la surface d'étude, d'un processus ponctuel. Ce processus doit suivre des hypothèses de stationnarité (homogénéité des lois du processus par translation) et d'isotropie (homogénéité par rotation). Sous ces hypothèses, la probabilité de présence d'un point est la même sur toute la surface :  $\lambda(x)$ , densité au point  $x$ , est constante pour toute position du plan, et vaut  $\lambda$ .

Ripley (1977) définit, pour un processus stationnaire isotrope, la fonction  $K(d)$ , telle que  $\lambda K(d)$  soit l'espérance du nombre de point dans un cercle de rayon  $d$  et centré sur un point quelconque du semis<sup>2</sup>. Besag (dans la discussion, Ripley 1977) introduit la fonction associée  $L(d)$  définie par

$$L(d) = \sqrt{\frac{K(d)}{\pi}} - d$$

$L(d)$ <sup>3</sup> est facilement interprétable, car pour toutes valeurs de  $d$ ,  $L(d)$  s'annule pour une distribution complètement aléatoire (processus de poisson).  $L(d)$  est positive s'il y a une tendance à l'agrégation à l'échelle  $d$ , et négative s'il y a une tendance à la régularité. D'autre part,  $L(d)$  possède un estimateur dont la variance est plus stable, particulièrement pour les grandes distances  $d$ .

Pour un semis observé on peut estimer  $\lambda$ ,  $K(d)$  et  $L(d)$  par :

$$\hat{\lambda} = \frac{n}{A} \quad \hat{K}(d) = \frac{1}{\hat{\lambda}n} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n k_{ij} \quad \text{où} \quad k_{ij} \begin{cases} 1 \text{ si } dist(x_i, x_j) \leq d \\ 0 \text{ sinon} \end{cases}$$

et  $\hat{L}(d) = \sqrt{\frac{\hat{K}(d)}{\pi}} - d$

avec  $n$  : est le nombre d'individus sur le domaine d'étude  
 $A$  : est la surface du domaine d'étude  
 $x_i$  : position de l'arbre  $i$   
 $x_j$  : position de l'arbre  $j$   
 $dist(x_i, x_j)$  la distance entre ces deux arbres

### II.21.2 Corrections des effets de bords

Pour un cas réel, on observe une réalisation du processus ponctuel sur la surface finie de l'échantillonnage. Aussi, afin de compenser l'absence d'information sur la position des points à l'extérieur de la zone d'étude, on apporte, pour une distance  $d$  donnée, une correction au calcul de l'indice pour des points situés à une distance des bordures inférieures à  $d$ . Suivant Goreaud (2000), nous utilisons la méthode proposée par Ripley (1981).

<sup>2</sup> Le point central du cercle n'est pas inclus dans le nombre de points compris dans le cercle

<sup>3</sup> En fait Besag propose la fonction  $L(d) = \sqrt{K(d)/\pi}$  et étudie  $L(d) - d$  en fonction de  $d$ .

Pour une valeur de  $d$  donnée le point  $x_j$  est dans le cercle de rayon  $r < d$  et de centre  $x_i$ . Si le cercle centré sur  $x_i$  passant par  $x_j$  se situe en partie en dehors du domaine d'étude,  $x_j$  aura un poids supérieur à 1 dans le calcul de  $\hat{K}(d)$ . Ce poids,  $b_{ij}$ , sera égal à l'inverse de la fraction de circonférence du cercle située à l'intérieur du domaine d'étude.

$$b_{ij} = \frac{C_{total}}{C_{int}} \quad \text{et} \quad \hat{K}(d) = \frac{1}{\lambda n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n k_{ij} b_{ij}$$

où  $C_{total}$  est la circonférence du cercle de centre  $x_i$  et passant par le point  $x_j$   
 $C_{int}$  est la circonférence du cercle située à l'intérieur du domaine d'étude.

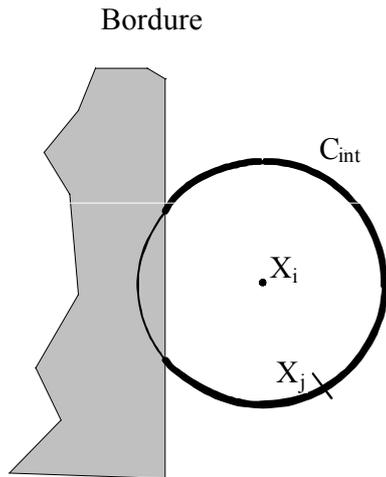


Figure II.1 Correction des effets de bordure par la méthode de Ripley (1981). Pour un point  $x_i$  donné, la correction pour le point  $x_j$ , dépend de la circonférence du cercle centré sur  $x_i$  et passant par  $x_j$ , comprise à l'intérieur du domaine d'analyse ( $C_{int}$ ).

Goreaud et Pélissier (1999) ont explicité des formules de calcul de  $b_{ij}$  pour les différentes intersections avec un triangle situé dans la zone d'étude. L'utilisation de ces formules permet "d'extraire" un ou plusieurs triangles du domaine d'étude. Il est donc possible d'obtenir des domaines d'analyses de forme polygonale en « extrayant » plusieurs triangles d'une zone d'analyse rectangulaire.

Il est possible de calculer  $\hat{K}(d)$  pour des distances inférieures à la moitié de la longueur du domaine d'étude. Au-delà, la part de correction des effets de bord est trop importante.

### II.21.3 Test de significativité

Pour chaque distance  $d$  donnée, on définit une enveloppe de confiance de l'hypothèse nulle (répartition complètement aléatoire des points) avec la méthode de Monte Carlo (Besag et Diggle 1977). Il s'agit de répéter  $N$  fois le calcul de  $\hat{L}(d)$  à partir de distributions qui vérifient l'hypothèse nulle. Pour ce test, elles seront simulées par des processus de Poisson de même densité que le semis de points étudié. On obtient, pour chaque distance  $d$ ,  $N$  valeurs de  $\hat{L}(d)$  sous l'hypothèse nulle. Si l'on désire un test avec un risque de  $\alpha$  %, les bornes de l'intervalle de confiance sont données par la  $(\frac{\alpha}{2} N)^{\text{ième}}$  plus petite valeur et la  $(\frac{\alpha}{2} N)^{\text{ième}}$  plus grande valeur, pour chaque distance  $d$ .

La précision de l'estimation de l'intervalle de confiance augmente avec  $N$ . Suivant Pélissier et Goreaud (2001), nous avons réalisé 1000 simulations et un risque  $\alpha$  de 5 % pour obtenir les intervalles de confiance des différentes analyses de cette étude<sup>4</sup>.

<sup>4</sup> En toute rigueur, le test avec un risque de première espèce de 5 % n'est valable que pour des distances prises séparément. Si l'on fait le test pour un intervalle de distances, le risque de première espèce augmente.

Ces analyses ont été réalisées grâce au module *Ripley* de ADE4 (<http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4.html>).

### II.21.4 Exemples d'analyse de structure spatiale

En pratique, l'indice  $\hat{L}(d)$  et les valeurs de l'intervalle de confiance sont calculés suivant un pas de distance régulier. Puis, on trace les trois courbes reliant les 3 séries de valeurs (Figure II.2). L'interprétation peut se faire entre deux distances qui dépendent des caractéristiques des données. La distance maximale d'interprétation doit être inférieure à la moitié de la plus grande longueur de la surface d'analyse. La distance minimale dépend de la précision des coordonnées des points. Elle doit être supérieure à 5 fois l'erreur de précisions des données (F. Goreaud comm. pers.)

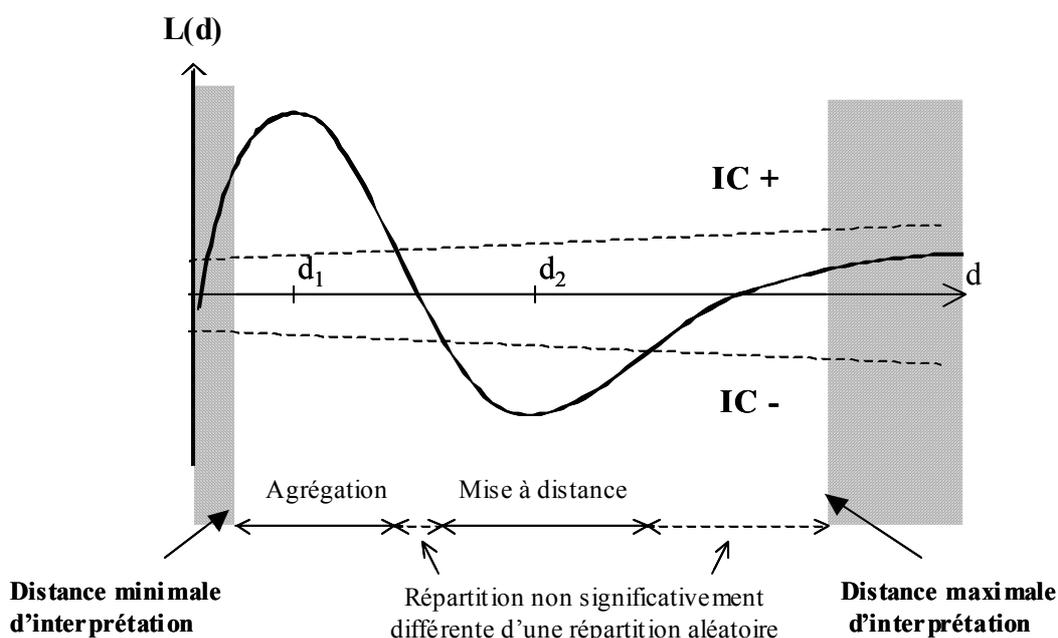


Figure II.2 Interprétation d'une courbe de l'indice  $\hat{L}(d)$

Lorsque la courbe de  $\hat{L}(d)$  est au-dessus de l'intervalle de confiance la répartition est significativement agrégée pour les distances correspondantes. Lorsque que la courbe a un maximum bien marqué, on peut considérer que le rayon moyen des agrégats est égal à la distance  $d$  correspondante à ce maximum

Lorsque la courbe est au-dessous de l'intervalle de confiance, la répartition est significativement régulière. Il existe une mise à distance entre les points du semis. Lorsqu'un minimum marqué est visible, on peut dire que la distance correspondante est la distance moyenne de répulsion entre points. Dans cet exemple (d'école) les structures mises en évidence sont des agrégats de  $2xd1$  de diamètre et la distance moyenne entre les points des deux agrégats est de  $d2$ .

Lorsque la courbe reste dans l'intervalle de confiance, la distribution des points à ces échelles n'est pas significativement différente d'une répartition poissonnienne (complètement aléatoire)

La Figure II.3 montre quelques exemples d'analyse sur des semis de points simulés (d'après Goreaud, 2000). Pour l'exemple f) la courbe reste très au-dessus de l'intervalle de confiance pour les plus grandes échelles d'analyse. Conclure à une agrégation de taille similaire à la

largeur du domaine d'étude n'a pas de sens. On dira, dans ce cas, que la répartition est hétérogène sur le domaine d'étude. La notion d'hétérogénéité sera abordée au paragraphe II.3 .

## II.2.2 Analyse des relations spatiales entre deux catégories d'arbres

La méthode intertype de (Lotwiche et Silverman 1982) permet d'analyser des relations entre deux types de points. Les répartitions des deux types de points sont appelées répartitions marginales. Le test permet de détecter si les répartitions marginales sont significativement non indépendantes, et, le cas échéant, si elles s'attirent ou s'excluent.

### II.2.2.1 Le principe :

Le principe est dérivé de la méthode de Ripley. Pour une distance  $d$ , donnée,  $K_{12}(d)$  est proportionnel au nombre de points du type 2 contenus dans les cercles de rayon  $d$  et centrés sur les points du type 1.  $L_{12}(d)$  est définie de manière similaire à  $L(d)$ . Les estimateurs sont calculés suivant :

$$\hat{K}_{12}(d) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} k_{ij} \quad \text{ou} \quad k_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } dist(x_i, x_j) \leq d \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

$$\text{et} \quad \hat{L}_{12}(d) = \sqrt{\frac{\hat{K}_{12}(d)}{\pi}} - d$$

avec  $A$  : surface de la placette

$n_1$  : nombre d'individus du type 1

$n_2$  : nombre d'individus du type 2

$x_i$  :  $i^{\text{ème}}$  individu du type 1

$x_j$  :  $j^{\text{ème}}$  individu du type 2

$dist(x_i, x_j)$  : distance entre les points  $x_i$  et  $x_j$

Une correction des effets de bordures est appliquée sur le même principe que celle du calcul de l'indice  $\hat{K}(d)$  de Ripley

### II.2.2.2 .Test de significativité

Le test de significativité est réalisé grâce à la méthode de Monte Carlo (Besag et Diggle 1977). Il est possible de réaliser un test pour deux hypothèses nulles. (i) On considère les répartitions marginales comme deux populations dont les positions relatives sont indépendantes, par exemple dans le cas de deux classes d'âge, (ii) on considère que la distribution de la marque est aléatoire sur des positions de points déterminées, si on étudie par exemple les répartitions de deux types de mortalité.

La première hypothèse nulle est simulée en appliquant un vecteur de translation aléatoire à une des répartitions. Pour une aire d'étude rectangulaire ou carrée, on admet que la surface forme un tore (correction toroïdale) : sur une surface de 100m sur 50 m., par une translation (9, 15), un individu de coordonnées (80, 46) devient (89, 11) (Upton et Fingleton 1985). La seconde hypothèse nulle est simulée en ré-attribuant au hasard les marques sur les points.

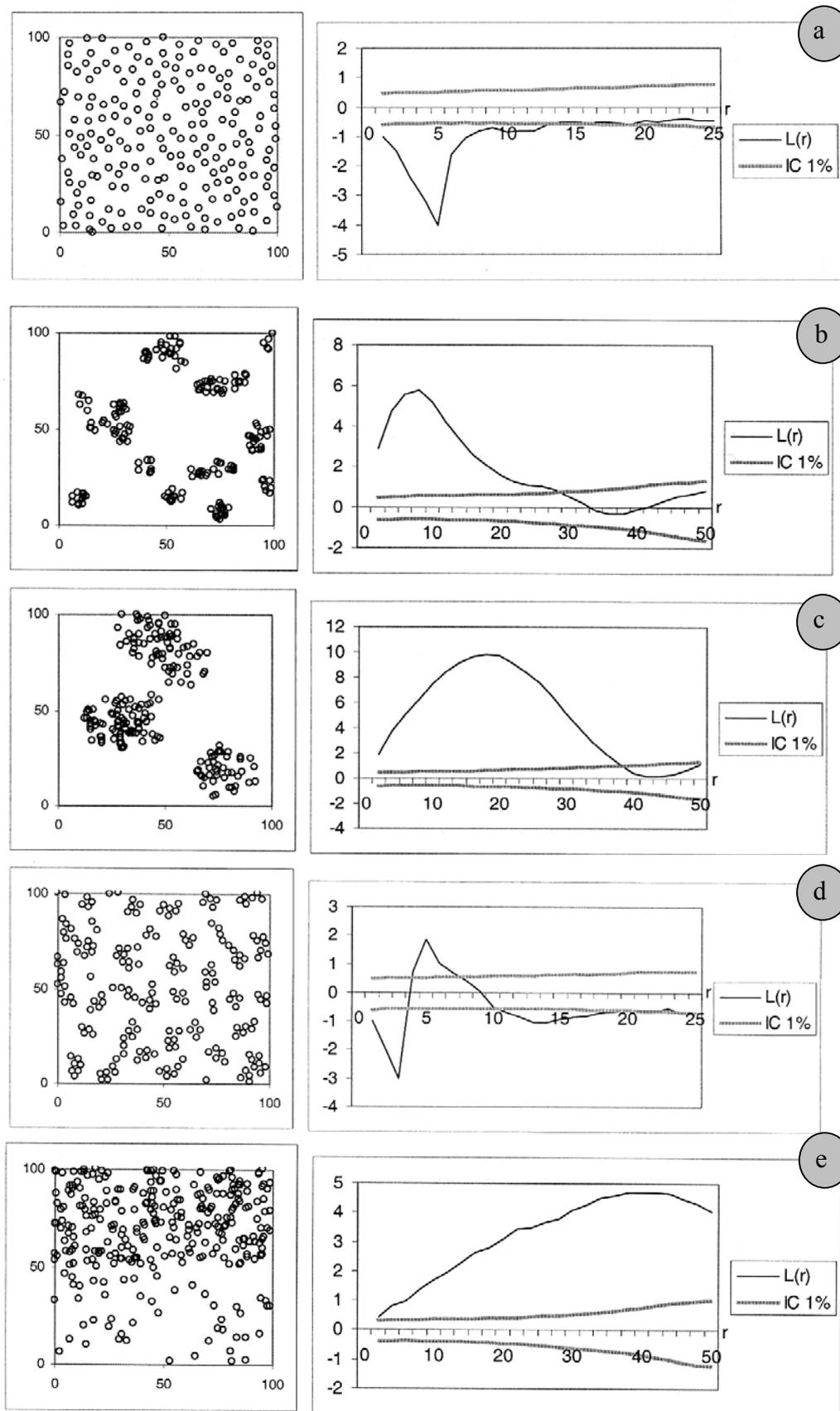


Figure II.3 Exemple d'analyse simple de Ripley sur des répartition types (Goreaud 2000, p57 et suivantes). a) répartition régulière, b) répartition agrégée 8m, c) répartition agrégée 20 m, d) répartition régulière au sein d'agrégat, e) hétérogénéité de la répartition spatiale sur l'aire d'étude.

Lorsque  $\hat{L}_{12}(d)$  est supérieur à l'intervalle de confiance pour une échelle  $d$ , les deux répartitions s'attirent pour cette distance, lorsque  $\hat{L}_{12}(d)$  est inférieur, les répartitions s'excluent. La Figure II.4 présente des exemples d'analyse intertype d'après Goreaud (2000). Ces analyses ont été réalisées grâce au module *Intertype* de ADE4 (<http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4.html>).

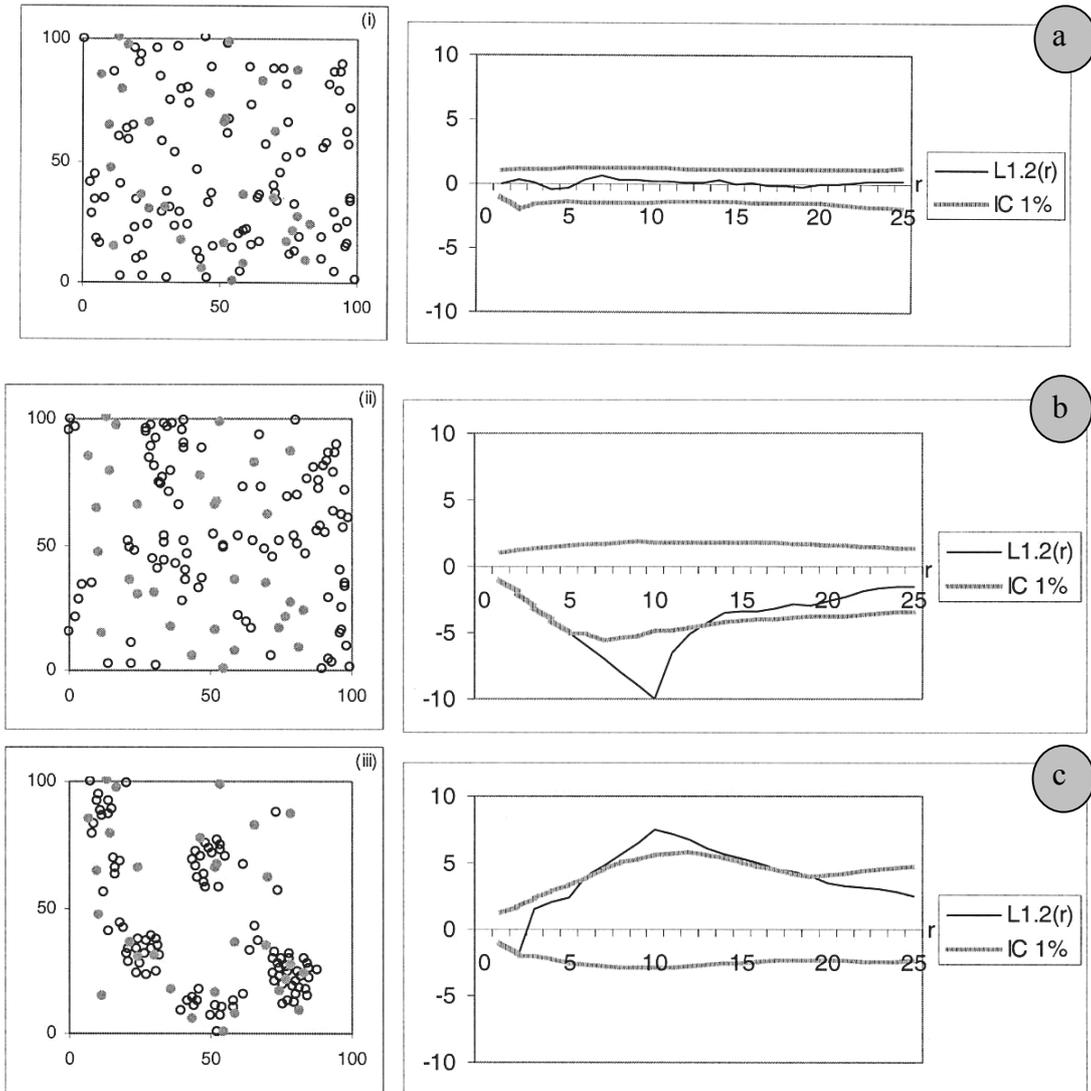


Figure II.4 Exemple d'analyse intertype sur des répartitions types (Goreaud 2000, p134 et suivantes). a) répartition indépendante, b) attraction, c) répulsion.

### II.2.3 Analyse de la structure spatiale des diamètres dans un peuplement d'arbres

La fonction  $K_{COR}$  définie par Goreaud (2000 p140) permet d'analyser l'autocorrélation spatiale d'un semis de point marqué par une variable quantitative, le diamètre pour notre étude. Une autocorrélation positive montre l'existence de groupes d'arbres de diamètre voisin

une autocorrélation négative signifie, par exemple, que des gros arbres sont plutôt entourés de petits arbres.

Il existe d'autres méthodes de calcul de l'autocorrélation spatiale. Nous avons choisi celle-ci nous disposons de formules de corrections des effets de bords permettant des analyses sur des domaines d'étude de forme complexe (§ II.23.2).

### II.23.1 Principe

Pour une distance  $d$  donnée,  $K_{COR}(d)$  mesure la corrélation existant entre le diamètre d'un arbre quelconque du semis marqué et le diamètre de l'un de ses voisins dans le disque de rayon  $d$ .

$$K_{COR}(d) = \frac{COV(D_i, D_j / dist(i, j) < d)}{Var(D)}$$

L'estimateur de  $K_{COR}(d)$  est calculé suivant :

$$\hat{K}_{COR}(d) = \frac{1}{\hat{Var}(D)} \frac{1}{N_d} \sum_i \sum_j (D_i - \bar{D}) \times (D_j - \bar{D}) \times k_{ij}$$

$$\text{où } k_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } dist(x_i, x_j) \leq d \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

Avec  $N_d$  : nombre de couple de points à distance inférieure à  $d$   
 $D_i$  : diamètre de l'arbre  $i$   
 $D_j$  : diamètre de l'arbre  $j$   
 $\bar{D}$  : diamètre moyen  
 $dist(x_i, x_j)$  : distance entre le point  $x_i$  et le point  $x_j$

Une correction des effets de bordures est appliquée sur le même principe que celle du calcul de l'indice  $\hat{K}(d)$  de Ripley. La correction doit aussi être appliquée à  $N_d$  (Goreaud 2000).

### II.23.2 Test de significativité

De même que pour la fonction  $L(d)$  de Ripley, on définit un intervalle de confiance, pour chaque distance par la méthode de Monte Carlo. L'hypothèse nulle simulée est la répartition aléatoire des diamètres sur les points du semis. On simule 1000 permutations aléatoires des marques.

Lorsque  $\hat{K}_{COR}(d)$  est supérieur à l'intervalle de confiance pour une échelle  $d$ , on a une autocorrélation significativement positive des diamètres pour les distances correspondantes, lorsque  $\hat{K}_{COR}(d)$  est inférieur, on a une autocorrélation significativement négative. La Figure II.5 présente des exemples d'analyses (d'après Goreaud 2000). Pour l'exemple e) on observe une autocorrélation positive pour toutes les échelles d'analyse. Ceci est dû à une répartition hétérogène des marques sur le domaine d'étude, l'essentiel des petits diamètres étant groupé sur une partie restreinte du domaine.

Ces calculs ont été effectués en utilisant une routine en langage C++ proposée par Goreaud (2000, annexe D5).

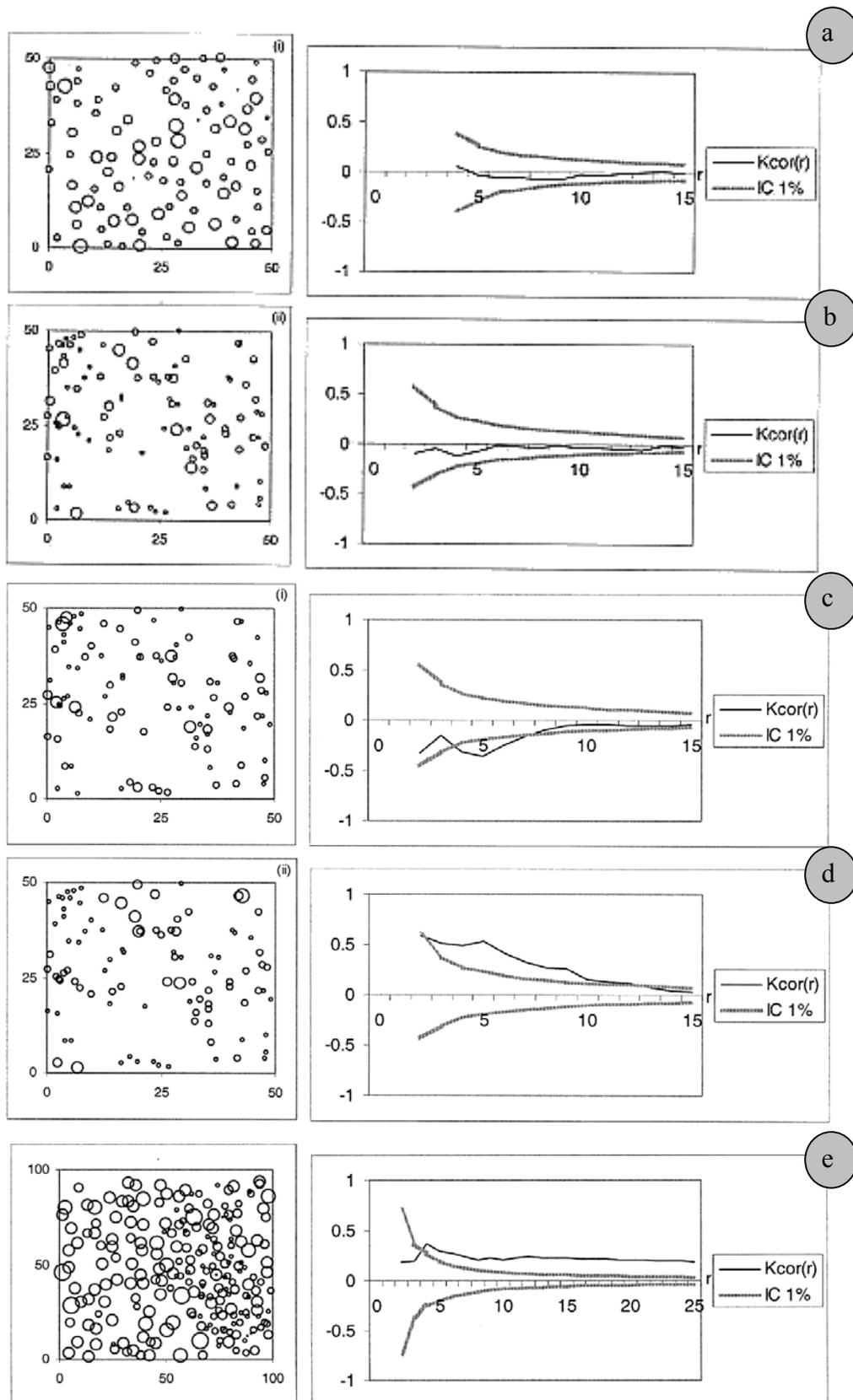


Figure II.5 Exemple d'analyse d'autocorrélation spatiales des diamètre d'après Goreaud, (2000). a) b) absence d'autocorrélation, c) autocorrélation négative, d) autocorrélation positive, e) hétérogénéité de la répartition de la marque.

## II.3 Hétérogénéité spatiale et application des méthodes à notre étude

### II.3.1 Hétérogénéité spatiale d'un peuplement réel

Goreaud (2000) (p279) note que la définition de l'hétérogénéité selon les processus ponctuels n'est pas facilement applicable à des cas réels car on ne possède qu'une seule réalisation du processus. En particulier, une répartition hétérogène peut être la réalisation particulière d'un processus homogène ou la réalisation d'un processus hétérogène. **Nous ne parlerons ici que d'hétérogénéité pour un peuplement réel.**

#### II.31.1 L'hétérogénéité spatiale d'une répartition observée dépend de l'hétérogénéité du processus ponctuel réel dont on observe une des réalisations

La répartition spatiale des individus d'une espèce est le résultat de mécanismes variés, qui sont souvent interactifs et spatialement hétérogènes (§ I.2). Les hypothèses de stationnarité et d'isotropie du processus ponctuel dont on fait l'analyse sont rarement vérifiées : la probabilité de présence d'un arbre n'est pas identique en tout point du domaine d'étude et va dépendre par exemple du type de sol (facteur abiotique), de la présence ou non d'espèces concurrentes (facteur biotique exogène) ou de probabilité d'arrivée de graines (facteur propre à l'espèce).

#### II.31.2 L'hétérogénéité spatiale d'une répartition observée dépend fortement de l'échelle d'observation

Les irrégularités dans la position des arbres ou les variations importantes de densité locale peuvent être interprétées différemment suivant l'échelle d'observation (Goreaud 2000, et plusieurs autres auteurs cités par Pélissier et Goreaud 2001)

La Figure II.6 (Goreaud 2000, p285) présente une répartition observée sur quatre domaines d'analyse différents. A l'échelle du domaine D3, on peut considérer que la répartition spatiale a une structure agrégée avec des agrégats d'un rayon moyen de 20 m. Si l'on dispose de données uniquement sur le domaine D2, la répartition apparaît très hétérogène sur la surface d'analyse. La taille du domaine D2, de 50m de large, ne permet pas de dire que cette hétérogénéité est en fait l'expression d'une structure plus grande. Sur les domaines D1 de D1' les deux répartitions de points sont homogènes et aléatoires. La taille du domaine d'étude est inférieure à la taille des agrégats, l'analyse ne donne accès qu'à la structure de la répartition spatiale à l'intérieur des agrégats (D1) ou à l'extérieur (D1').

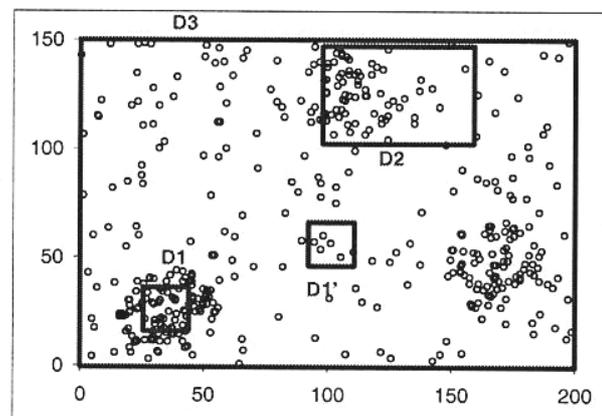


Figure II.6 Observation d'un même semis de point sur trois échelles différentes d'après (Goreaud 2000). D1 10 mètres, D2 50 m, D3 200 m

### II.3.2 Prise en compte de l'hétérogénéité spatiale

Les méthodes d'analyses spatiales que nous utilisons sous-entendent des hypothèses de stationnarité et d'isotropie du processus ponctuel. Une prise en compte de l'hétérogénéité des répartitions observées est nécessaire pour se rapprocher de ces hypothèses.

#### II.32.1 La définition de l'hétérogénéité en fonction de la nature (exogène ou propre à l'espèce) du facteur responsable n'est pas applicable à notre étude.

La définition de l'hétérogénéité pour un peuplement réel est très subjective. "Selon les connaissances sur le peuplement étudié, les irrégularités dans la position des arbres sont interprétées comme des éléments de structure ou comme l'expression d'une hétérogénéité" (Goreaud 2000). Intuitivement, on pourrait définir le processus ponctuel sous-jacent comme homogène s'il ne dépend que de la dynamique propre de l'espèce et si les irrégularités de la répartition spatiale de l'espèce ne dépendent pas de facteurs exogènes.

Par exemple, une répartition agrégée liée aux préférences édaphiques d'une espèce peut être considérée comme hétérogène. La Figure II.7 présente l'exemple de *Iryanthera hostmanii* d'après Collinet (1997). Au contraire dans le cas d'une espèce indifférente aux conditions édaphiques sur un domaine d'étude donné, la répartition agrégée pourrait être interprétée comme résultant de l'expression de sa dynamique propre et être considérée comme homogène (exemple de *Recordoxylon speciosum* Figure II.7 d'après Collinet 1997).

Cependant la distinction entre facteurs exogènes et facteurs propres à la dynamique d'une espèce n'est pas aisée. Les interactions entre les deux types de facteurs interviennent dans les mécanismes de régénération, de croissance et de mortalité d'une espèce. Nous avons vu au paragraphe I.31.2 que la dissémination du Wacapou va dépendre de la densité des rongeurs et de la fructification d'espèce plus appétantes. L'installation et la croissance du Wacapou sur des zones de sols peu favorables vont dépendre de la compétition interspécifique. Aussi l'étude d'un processus homogène comme défini ci-dessus est impossible dans des conditions naturelles non contrôlées.

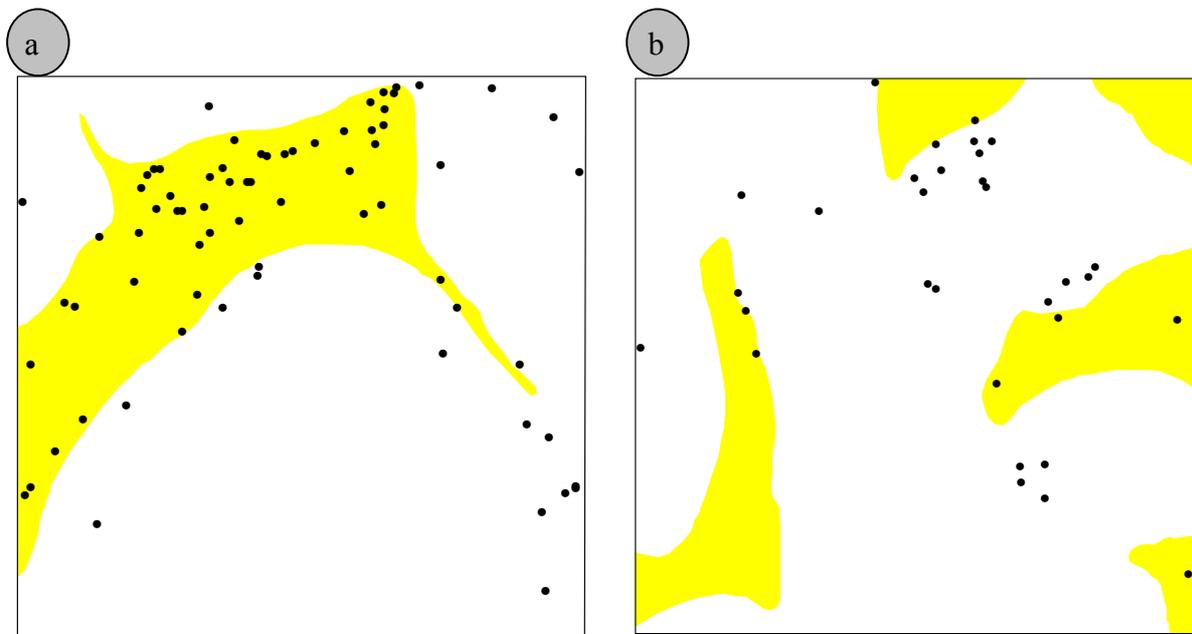


Figure II.7 Exemple de répartition de *Iryanthera hostmanii*, parcelle 1 de 6.25 ha (a) et de *Recordoxylon speciosum* parcelle 16 de 25 ha (b) d'après Collinet 1997)

Dans cette étude, il ne sera donc pas fait de distinction entre les facteurs propres à l'espèce et facteurs exogènes.

### **II.32.2 Définition d'un super-processus théoriquement homogène**

L'ensemble des facteurs de la dynamique forestière intervenant dans la mise en place de la répartition d'une espèce peut être considéré de manière globale. Si l'on définit un processus dans lequel tous ces facteurs sont intégrés, la répartition que nous observons est une des réalisations de ce processus. Théoriquement, ce "super-processus", prenant en compte toutes variations spatiales et temporelles, et appréhendé sur une surface infinie peut être considéré comme homogène. Pratiquement, les données réelles étant limitées à un domaine d'étude on est obligé de faire l'hypothèse de son homogénéité et il n'est pas possible de d'analyser *a priori* l'influence des différents facteurs. L'analyse de la répartition des arbres est alors uniquement descriptive. Cette démarche est utilisée par différentes études visant à décrire les types de répartitions spatiales et leur proportion chez l'ensemble des espèces d'un domaine d'étude (He, Legendre et LaFrankie 1997; Condit, Ashton *et al* 2000).

### **II.32.3 Le découpage de la zone d'étude permet de définir des sous-processus indépendants des variations d'un facteur.**

Pour les trois méthodes d'analyse décrites ci-dessus nous pouvons subdiviser le domaine d'étude en définissant des sous-domaines de forme polygonale et en utilisant les formules de correction des effets de bords (Goreaud et Péliissier 1999). Aussi, il est possible d'obtenir des zones plus homogènes vis-à-vis d'un facteur. On peut, par exemple, extraire de l'analyse les zones de sols défavorables pour l'espèce étudiée ou des zones pour lesquelles une espèce concurrente est en trop forte densité.

L'analyse sur des sous-domaines nous rapproche des hypothèses d'homogénéité du processus ponctuel car la probabilité de présence d'un arbre en tout point du domaine dépend d'un nombre moins important de facteurs d'hétérogénéité spatiale. La répartition analysée est la réalisation d'un sous-processus ponctuel inféodé à une des modalités du facteur considéré et indépendant des variations de ce facteur. Ce facteur est "isolé" de l'ensemble des autres facteurs de la dynamique forestière.

Ce procédé sous-entend que l'on a des connaissances sur la dynamique de l'espèce en fonction du facteur que l'on souhaite isoler et que l'on peut traduire ces connaissances en terme de variations de la probabilité de présence d'un arbre en tout point du domaine d'étude. Pour les facteurs édaphiques, les variations de la probabilité de présence d'un arbre suivent globalement les variations spatiales du facteur édaphique. Pour la compétition interspécifique, s'il s'agit d'une compétition pour la germination, on peut faire l'hypothèse que les variations seront corrélées avec la densité locale de l'espèce concurrente. Pour un phénomène d'allélopathie les variations pourraient être corrélées avec la distance au plus proche voisin concurrent. On pourra donc définir des sous-domaines plus homogènes en excluant les zones de fortes densités de l'espèce concurrente ou les zones situées par exemple à moins de 10 m de tout individu de l'espèce en cause.

Dans ce dernier exemple - la définition de sous-domaines concernant des facteurs dont l'effet est local - le « découpage » du domaine d'étude s'appuie sur la mesure d'une caractéristique locale. Ces calculs font donc intervenir des distances liées à la portée du facteur étudié. On a pris, ici, 10 m pour délimiter une zone où l'allopathie est forte d'une zone où l'allopathie est faible. De même il faut choisi un voisinage de calcul de la densité locale. Le choix de ces distances peut être déterminé par les connaissances ou des hypothèses sur le facteur étudié et être considéré comme fixe ou variable.

Collinet (1997) a employé cette méthode pour effectuer des analyses de la répartition spatiale d'espèce sur des sous-domaines correspondant à des variations des facteurs édaphiques. Traissac (1998) étudie la compétition interspécifique entre le Gonfolo rose (*Qualea rosea*) et le Wacapou avec des analyses intertypes sur des sous-domaines entre lesquels la densité de wacapous adultes varie.

#### **II.32.4 Le découpage du domaine d'étude peut se faire en fonction de la cartographie des propriétés locales de la structure.**

Des connaissances sur le domaine d'étude et sur l'espèce étudiée peuvent permettre d'émettre des hypothèses sur l'influence d'un facteur, mais les données nécessaires peuvent manquer pour cartographier les variations de la probabilité de présence d'un point en tout point du domaine. Dans ce cas la délimitation des sous-zones d'analyses peut se faire en fonction de la répartition elle-même (Pélissier et Goreaud 2001). Ces auteurs proposent d'utiliser les propriétés de la répartition observée : la densité locale (densité de voisinage d'ordre un) et la densité de voisinage d'ordre 2.

La densité locale est calculée dans des disques de rayon  $R$  centrés sur les nœuds d'une grille. Le pas de la grille et le rayon de calcul de la densité locale dépendent de l'échelle maximale des structures que l'on souhaite mettre en évidence.  $R$  doit ne doit pas être trop petit par rapport à ce maximum sinon la structure apparaîtra comme une hétérogénéité. Par exemple, pour un agrégat,  $R$  doit être supérieur ou égal à la moitié du rayon de l'agrégat. Le pas de la grille, en théorie doit être supérieur à  $2R$  afin que chaque mesure de la densité locale soit indépendante. En pratique, pour augmenter, le nombre de mesure de la densité, le pas de la grille est souvent inférieur à  $2R$ . On considère que le biais introduit est faible. L'histogramme des effectifs par classes de densité permet de déterminer des seuils dans la structure de distribution de la densité locale. Les courbes de niveau d'iso-densité correspondant à ces seuils seront utilisées pour définir les sous-domaines d'études.

Dans le cas d'une forêt mélangée Chêne–Hêtre, Pélissier et Goreaud (2001), en s'appuyant sur la connaissance des espèces étudiées, font l'hypothèse que la densité locale du peuplement dans son ensemble, est corrélée à une variation des facteurs édaphiques. Le pas de la grille est fixé à 10 m pour avoir un nombre suffisant de mesure de la densité locale. La densité est calculée pour des rayons allant de 0,5 à 12,5 m. Une zone de forte densité se dessine à partir de  $R=5$  m. Les auteurs souhaitant étudier la structure pour des rayons allant jusqu'à 25 m choisissent  $R=12,5$  m. L'analyse de l'histogramme des densités locales pour ce rayon, fait apparaître une distribution hétérogène de la densité locale et permet de définir deux domaines de densité (Figure II.8-a). Le calcul et le traçage des courbes iso-densité 13 et 14 ind./ha permet de définir deux sous-domaines d'analyse (Figure II.8-b). La Figure II.8 (c-e) présente les analyses simples de Ripley pour la parcelle entière et pour les deux sous-domaines d'études.

Avec la même méthode, la densité locale d'ordre 2 d'un peuplement de la forêt d'Uppangala en Inde, est utilisé pour différencier deux zones ayant connu des dynamiques de renouvellement différentes entraînant une structuration variable du peuplement.

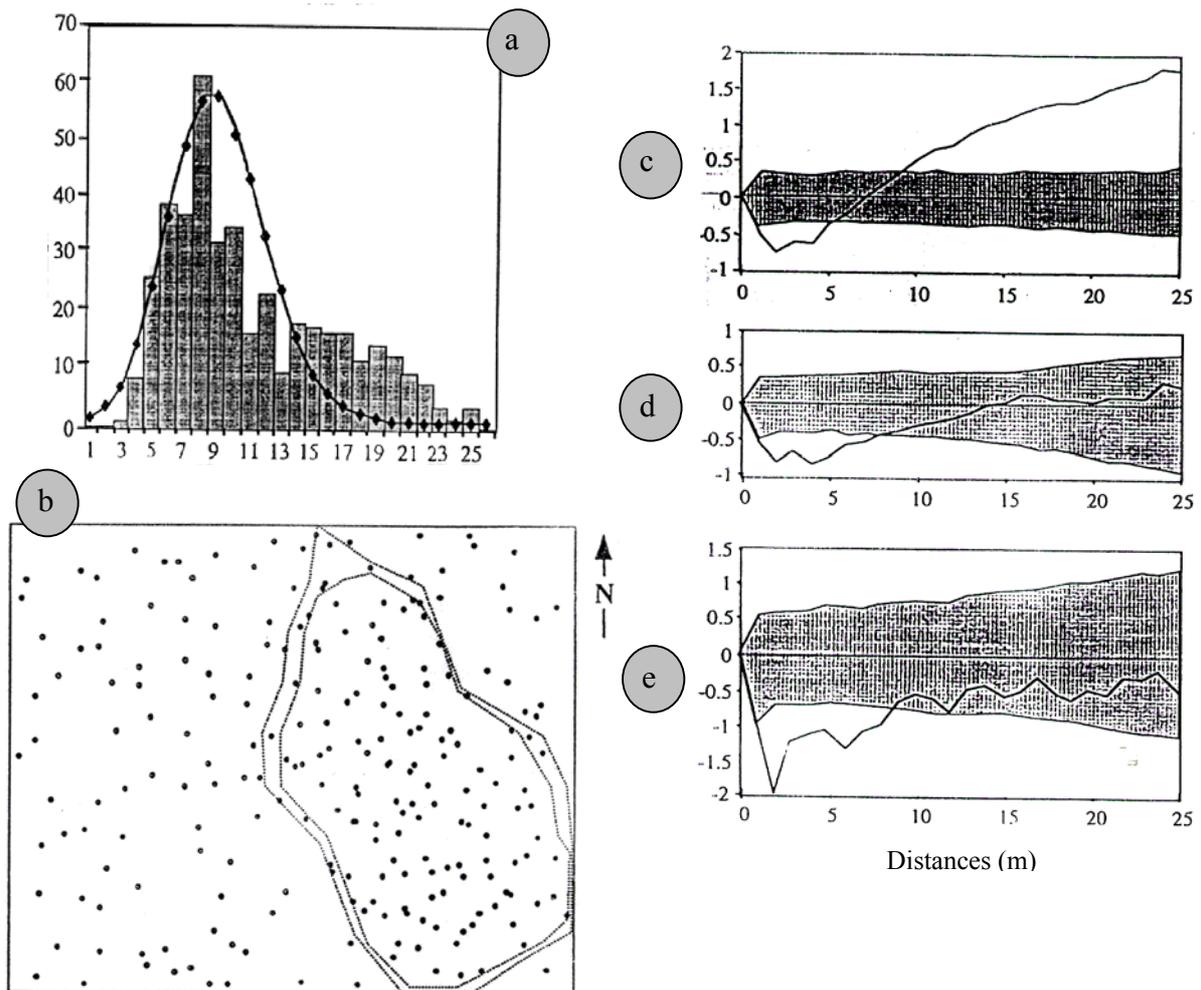


Figure II.8 Définition de sous -domaines d'analyse en s'appuyant sur les densités locales du semis de point. Analyse mélange chêne-hêtre de la forêt de Haye, d'après Pélissier et Goreaud (2001). Les deux sous domaines sont définis pour des densité locales comprises entre [3;13] et [14;26] ind./ha. a) Distribution des densités locales calculées pour des cercles de 12.5 m de rayon centrés sur les nœuds d'une grille de 10 m sur 10 m. b) Courbe iso-densité 13 et 14 ind./ha. c-e) Analyse de Ripley (indice  $\hat{L}(d)$ ) c) sur l'ensemble du domaine d'étude, d) sur le sous-domaine dense [14;26], e) sur le sous-domaine peu dense [3;13].

### II.32.5 En l'absence d'hypothèse ou de connaissances suffisantes sur le système, l'hétérogénéité sera définie en fonction de la taille du domaine d'étude (Goreaud 2000)

"Un peuplement forestier, représenté par un semis de point unique sera considéré hétérogène s'il présente des variations locales de ses propriétés (et en particulier la densité) à des échelles supérieures à l'échelle d'observation"

Dans notre étude les propriétés des semis de point considérées pour définir une hétérogénéité sont la densité locale, comme dans l'exemple présenté ci-dessus et la moyenne locale de la marque, c'est à dire le diamètre moyen local (DML), pour des analyses d'autocorrélation spatiale (§ II.2.3).

Les valeurs de ces caractéristiques sont calculées sur des disques centrés sur les nœuds d'une grille. Des courbes de niveau sont ensuite tracées par interpolation. Le découpage du domaine d'analyse se fait suivant ces courbes de niveaux. Nous avons utilisé le module Density1 et différents module de ADE4 pour calculer les courbes de niveau.

### II.3.3 Bilan : Interprétation d'une structure spatiale comme la conséquence de mécanismes biologiques : exemple du *Carapa procera* (Collinet 1997)

D'une manière générale, l'interprétation des structures spatiales observées sur un domaine d'étude en fonction d'un facteur de dynamique, doit prendre en compte les relations existantes entre trois échelles : la taille du domaine d'étude, l'échelle de la structure spatiale observée et l'échelle des hétérogénéités pouvant être induites par le facteur considéré. L'exemple le plus simple est celui des facteurs environnementaux. L'échelle de l'hétérogénéité induite par ces facteurs est l'échelle des variations du facteur lui-même.

Si les variations du facteur sont supérieures ou voisines à la taille du domaine d'étude, l'influence du facteur n'est pas mesurable directement : les structures mises en place à cette échelle ne peuvent pas être analysées (§ II.31.2). Cependant, on peut définir des sous-domaines homogènes par rapport au facteur considéré. La comparaison des structures observées sur chaque sous-domaine permet de mesurer l'influence du facteur sur la répartition spatiale.

Si l'échelle de variation du facteur étudié est inférieure à celle du domaine d'étude, l'analyse directe du facteur est possible : on fait l'hypothèse que la mise en place d'une structure est liée à un facteur, au moins en partie, si l'échelle des variations induites par le facteur et l'échelle de la structure observée sont voisines. Si la taille relative de la structure est faible et que celle-ci se répète pour différentes modalités du facteur, la structure spatiale observée peut être considérée comme indépendante du facteur étudié.

La Figure II.9 montre l'analyse de la répartition de *Carapa procera* sur la parcelle 16 de Paracou (Collinet 1997)

Sur l'ensemble de la parcelle l'analyse met en évidence une agrégation significative avec un maximum pour 35 mètres (Figure II.9-b). Les connaissances sur l'autécologie de l'espèce conduit à étudier plus particulièrement le facteur du sol. Les données pédologiques disponibles pour cette parcelle permettent de délimiter des zones au sein desquelles la probabilité de mise en place d'un *C. procera* est moins variable. Ces zones correspondent à la présence ou non d'hydromorphie de surface (Collinet 1997). Dans la pinotière et dans le bas-fonds (Figure II.9-a) la densité est beaucoup plus importante que dans le reste de la parcelle. Cet agrégation reflète donc sans doute une hétérogénéité des conditions de milieu.

Le domaine est découpé en deux types de zones : bas-fond+pinotière (zones hydromorphes) et hors bas-fond (zones non hydromorphe). La répartition de l'espèce est analysée séparément sur les deux sous domaine. Pour les zones hydromorphes, l'analyse n'est possible que pour la pinotière en raison d'un effectif insuffisant d'arbres dans les différentes zones de bas-fond. La répartition apparaît structurée en petits agrégats de 5 et 25 m dans la pinotière alors qu'elle est aléatoire sur les sols non hydromorphes (Figure II.9-c et -d respectivement).

Les structures observées sur les deux sous domaines sont très différentes et mettent en évidence l'influence de l'hydromorphie de surface sur la structuration spatiale du *C. procera*. D'autre part, on connaît le caractère intolérant à l'ombre de cette espèce et les structures observées sont cohérentes avec les variations pouvant être induites par la formation de chablis.

Ces deux facteurs permettent de proposer une interprétation globale de la répartition spatiale de l'espèce. Suivant ses préférences édaphiques l'espèce est agrégée à l'échelle de la parcelle,

en fonction des variations des conditions d'hydromorphie. Sur les sols hydromorphes, la bonne adaptation de cette espèce, lui permet de mettre en place plusieurs individus par chablis et donc de former de petits agrégats de moins de 10m. Sur sols non hydromorphes, au plus un individu par chablis parvient à s'installer et la répartition de l'espèce reflète la répartition des chablis i.e. une répartition aléatoire.

D'autre part, la répartition aléatoire du *Carapa procera* sur une large zone de sols non hydromorphes peut être interprété comme l'absence de lien entre la structuration de l'espèce et certains facteurs, comme le mode de dissémination, la topographie, la profondeur du sol ou la compétition interspécifique.

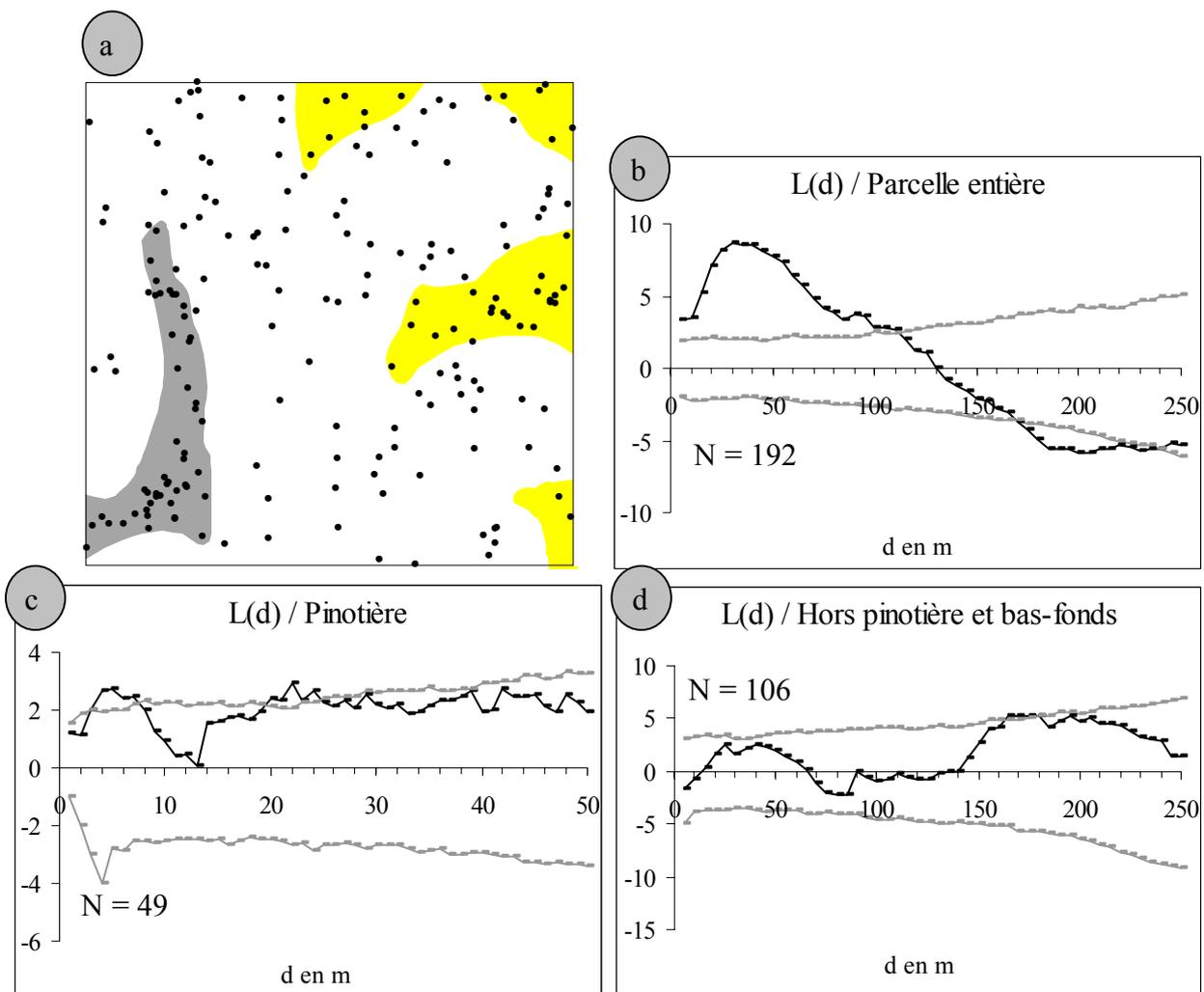


Figure II.9 Analyse de la répartition spatiale de *Carapa procera* sur la parcelle 16 de Paracou d'après Collinet (1997) c) répartition de l'espèce sur la parcelle (Parcelle à Paracou). La pinotière est en gris foncé, les bas fonds sont en gris clair et les sol non hydromorphes sont en blanc. b) analyse sur l'ensemble de la parcelle, c) analyse hors pinotière, d) analyse dans la pinotière, e) analyse hors pinotière et bas-fonds

## II.4 Analyse des relations entre les répartitions des adultes et des juvéniles

Nous avons construit des analyses statistiques complémentaires, afin d'étudier plus précisément les relations entre la répartition des semenciers et des juvéniles. Les hypothèses nulles proposées par les analyses intertype de Ripley-Diggle, c'est-à-dire l'indépendance des deux répartitions<sup>5</sup> ne sont pas satisfaisantes pour étudier les rapports entre des semis de ce type. *A priori*, pour une espèce dont les distances de dissémination sont courtes, la position des jeunes est dépendante de celle des adultes. Il apparaissait donc intéressant d'utiliser des méthodes permettant de comparer certains types de dépendance semenciers-juvéniles aux répartitions que nous avons observées.

A partir de connaissances sur la biologie de l'espèce, il est possible de simuler la dispersion de juvéniles autour des adultes par des processus ponctuels. On obtient ainsi deux répartitions dépendantes suivant une hypothèse connue. Un ou plusieurs indices mesurant les relations entre les répartitions d'adultes et des juvéniles permettent de comparer les répartitions simulées à la répartition observée. Un test statistique est réalisé grâce à la méthode de Monte-Carlo. La simulation de l'hypothèse nulle un grand nombre de fois permet d'obtenir la loi de probabilité de chacun des indices sous cette l'hypothèse.

Il est alors possible de connaître la probabilité d'obtenir sous l'hypothèse nulle une valeur inférieure à la valeur observée de l'indice (p-value) : pour N simulations, la p-value d'une valeur donnée est le nombre de valeurs simulées inférieures ou égales à la valeur observée divisé par N. Pour un risque  $\alpha$  la valeur observée est significativement différente de celle attendue sous l'hypothèse nulle si sa p-value est inférieure à  $\frac{\alpha}{2}$  ou supérieure à  $(1 - \frac{\alpha}{2})$ .

On peut aussi construire un intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. Pour N simulations de l'hypothèse nulle et un risque  $\alpha$ , on obtient un intervalle de confiance pour chaque classe de densité avec la  $(\frac{\alpha}{2} N)^{\text{ième}}$  plus petite valeur d'effectif et la  $(\frac{\alpha}{2} N)^{\text{ième}}$  plus grande valeur d'effectif. Pour chaque test l'hypothèse nulle a été simulée 1000 fois.

### II.4.1 Hypothèse nulle

L'hypothèse que nous avons simulée est une dispersion des juvéniles suivant une loi normale autour des semenciers. Ce modèle simple correspond à deux hypothèses :

- 1 : Tous les arbres adultes donnent le même nombre de juvéniles.
- 2 : La fonction de « dispersion » des juvéniles est une loi normale de moyenne nulle et d'écart type  $\sigma$  donné.  $\sigma$  est fixé en fonction des données réelles (distribution des distances entre chaque juvénile et le plus proche voisin semencier).

Pratiquement les nombres de juvéniles et de semenciers sur le domaine d'étude permettent de déterminer un quota de juvéniles pour chaque semencier. Si le nombre de juvéniles n'est pas un multiple du nombre d'adultes, le reste de juvéniles est répartis sur autant de semenciers choisis au hasard. Il en est de même pour les points situés à l'extérieur du domaine d'étude afin que le nombre total de juvéniles à l'intérieur du domaine soit au moins égal à 98% du nombre observé.

Dans la suite du texte, cette hypothèse sera appelée « H01 » et l'hypothèse d'indépendance des deux répartitions « H0in »

---

<sup>5</sup> La seconde hypothèse, fondée sur l'indépendance de l'affectation des marques n'est pas applicable (§ II.22.2)

## II.4.2 Indices utilisés

### II.42.1 Analyse du voisinage des juvéniles

*Distribution de la densité (da1) et de la surface terrière (sta1) des semenciers au voisinage des juvéniles*

*Distribution des distances au plus proche voisin adultes (ppva)*

Afin d'analyser directement l'influence de la répartition du peuplement adulte, nous nous sommes intéressés à ces trois indices calculés au voisinage des juvéniles. La densité locale et la surface terrière locale des semenciers ont été calculée autour de chaque juvénile pour un rayon fixé à 50 m<sup>6</sup>. Puis pour les trois indices les histogrammes des valeurs obtenues ont été construits.

La correction des effets de bordures se fait sur le même principe que pour les méthodes de Ripley (§ II.21.2). Afin de limiter ces corrections, nous avons utilisé, les données disponibles sur le peuplement adultes dans une zone tampon de 50 m autour des domaines d'études des juvéniles.

Lors du calcul de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle H01, entre 0 et 2 % des juvéniles simulés peuvent se trouver en dehors du domaine d'étude. Aussi l'ensemble des histogrammes a été calculé en pourcentage du nombre total de juvéniles.

Le choix d'un rayon de voisinage de 50 m sera explicité au paragraphe VI.2.2.

### II.42.2 Analyse du voisinage des adultes

*Densité de voisinage des juvéniles autour d'un adulte (dj2)*

Il s'agit d'un indice individuel, calculé pour chaque adulte, les résultats étant présentés sous la forme d'une carte. La densité est calculée pour un rayon fixé à 50 m. Pour chaque adulte la p-value de la valeur observée sous l'hypothèse nulle est calculée. Les effets de bordure ont été corrigés avec la méthode de Ripley.

Cet indice sera aussi étudié en fonction de deux caractéristiques du voisinage des adultes : la densité de voisinage des adultes autour (da2) et la surface terrière des adultes (sta2). La configuration des données des adultes par rapport aux domaines d'étude a permis de corriger les effets de bords uniquement en utilisant une zone tampon de 50 m.

---

<sup>6</sup> Il existe une relation directe entre les indices da1 d'un domaine et l'indice intertype  $K_{12}$  calculé pour une distance de 50 m : à un facteur multiplicatif près,  $K_{12}(50)$  est égal à la somme des da1

# Chapitre III LES SITES D'ETUDES ET LES DONNEES

## III.1 Introduction

Au paragraphe I.4.5 nous avons vu que notre étude, synchronique, repose sur la définition de classes de taille d'individus représentant une approximation de classes d'âge. Nous avons défini 5 classes de tailles :

- les individus adultes : arbres de plus de 25 cm dhp qui correspond au diamètre moyen de maturité (§ I.31)
- les pré-adultes : arbres de plus de 10 cm dhp
- les juvéniles : de plus de 1 cm de diamètre au collet
- les plantules : plantules de plus d'un an
- les semis : plantules de l'année.

Nous serons souvent amenés à désigner simultanément les individus pré-adultes et les individus adultes. Nous parlerons alors d'individus installés ou de peuplement installé.

Le principal effort d'échantillonnage a porté sur les juvéniles. Cette catégorie a été choisie d'une part afin d'avoir une population suffisamment âgée, composée d'individus ayant survécu aux facteurs de mortalité des premiers stades. Leur taux de survie est donc relativement élevé et ils représentent une bonne estimation du futur recrutement de l'espèce. D'autre part, cette catégorie regroupe des effectifs suffisamment importants et permet ainsi d'effectuer des analyses spatiales plus fines sur des sous-domaines d'étude. Un centimètre de diamètre au collet, correspond à 1 m de hauteur et permet de faire le lien avec des études pré-existantes sur les stades graines et plantules du Wacapou (Forget 1994; Forget 1997a; Forget 1997b; Jansen 2003). Nous avons mesuré le diamètre au collet plutôt que la hauteur afin de prendre en compte les tiges ayant été brisées.

## III.2 Caractéristiques générales des sites d'études

Nous avons utilisé des données provenant de trois sites d'étude au sein de forêts primaires du type forêt tropicale humide de plaines (§ I.1.4). Deux sites d'études, Paracou et les Nouragues, sont des dispositifs de recherche mis en place depuis plus d'une quinzaine d'années. Outre le volume important de données pré-existantes sur le Wacapou, ces sites ont été choisis car ils présentent des différences, notamment de sol et de modelé de relief, qui paraissaient intéressantes pour notre étude. Le troisième site, Crique deux flots, a été implanté dans une forêt vouée à l'exploitation. Cette forêt a été choisie en raison de la part importante de wacapous morts dans le peuplement des adultes.

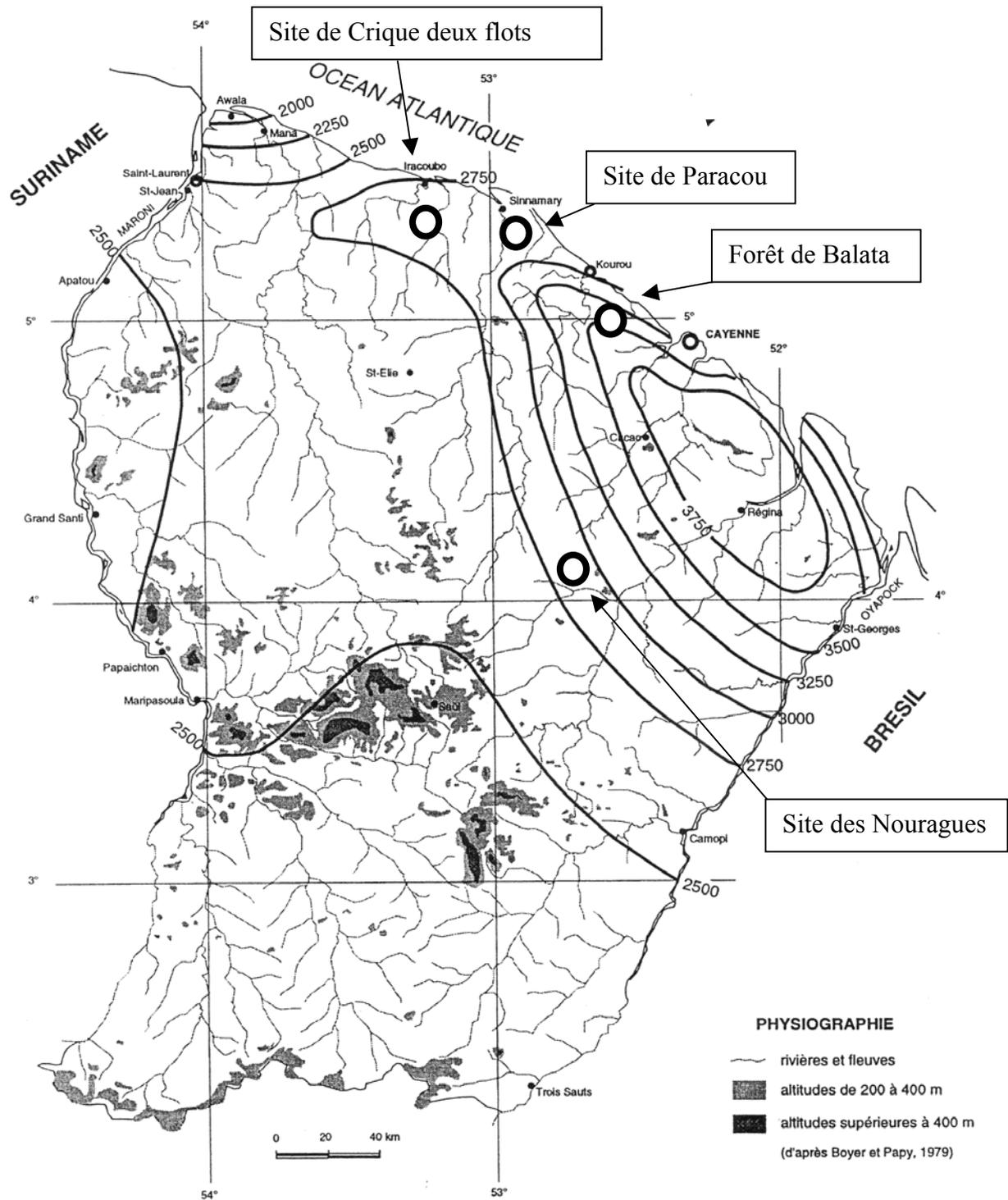


Figure III.1 Localisation (en Guyane) des dispositifs d'études et des lieux cités dans le texte. Fond de carte d'après Paget (1999). Pluviométrie annuelle sur la période 1961-1990 (d'après METEO-FRANCE)

### III.2.1 Le dispositif de Paracou

Le site de Paracou (Gourlet-Fleury, Ferry *et al.* in press) est situé au Nord de la Guyane près du village de Sinnamary (5°18' Nord, 52°53' Ouest) à 15 km de l'océan Atlantique, Figure III.1. Le site est facilement accessible à partir de la nationale 1 par quelques centaines de mètres de piste.

La pluviométrie annuelle est de  $3081 \pm 699$  mm (Jesel 2002 *in* Gourlet-Fleury, Ferry *et al.* in press) avec un maximum en Mai et un minimum en Septembre (Figure III.). La température annuelle est de 26°C avec une amplitude de 1°C sur l'année.

Le substrat géologique est de la série 'Armina', caractérisée par des schistes et des grès : schiste du Bonidoro présentant localement des veines de pegmatite (Paget 1999).

L'altitude varie de 5 à 45 m sur l'ensemble du dispositif. Le relief est composé de collines en demi-orange de hauteur faible mais pouvant présenter des pentes fortes. La distance moyenne des interfluves est de l'ordre de quelques centaines de mètres. On peut sommairement différencier deux ensembles de collines, au nord et au sud du dispositif, séparés par une crique puis un bas-fond s'élargissant vers l'ouest (Figure III.3). Les sols se différencient en fonction de la pente (§ I.1.3). Barthes (1991a) et Lhérieu (1994) ont réalisé la cartographie de quelques caractéristiques physico-hydriques des sols sur les parcelles témoin. (Figure III.4). La forêt de Paracou présente un faciès à Caesalpiniaaceae.

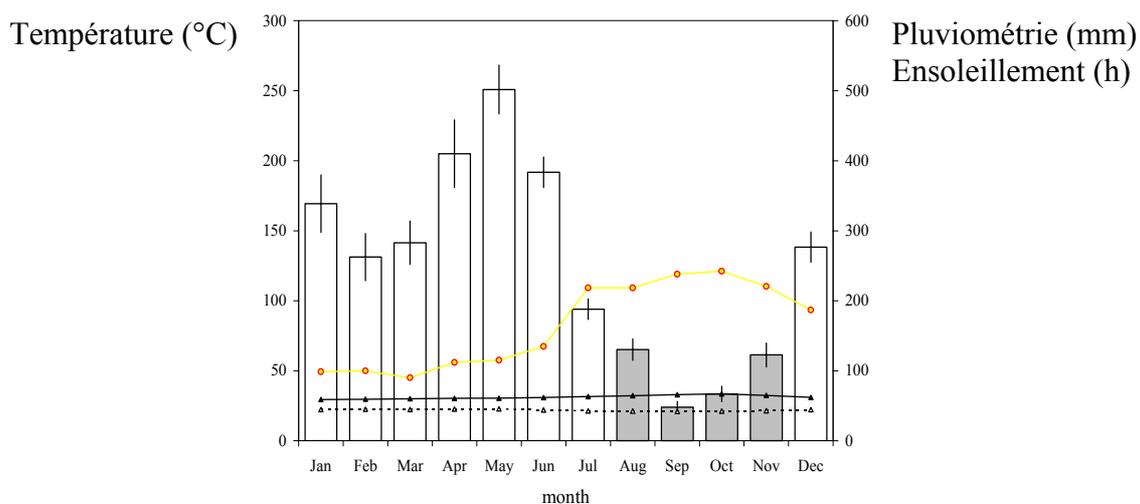


Figure III.2 Graphique pluvio-température de Paracou (Gourlet-Fleury, Ferry, Molino, Petronelli et Schmitt in press) Sources CIRAD-Forêt, " Service Météorologique de la Guyane " et INRA, compilées par S. Jesel (Jesel, 2002).et des Nouragues (Grimaldi et Riéra 2001)

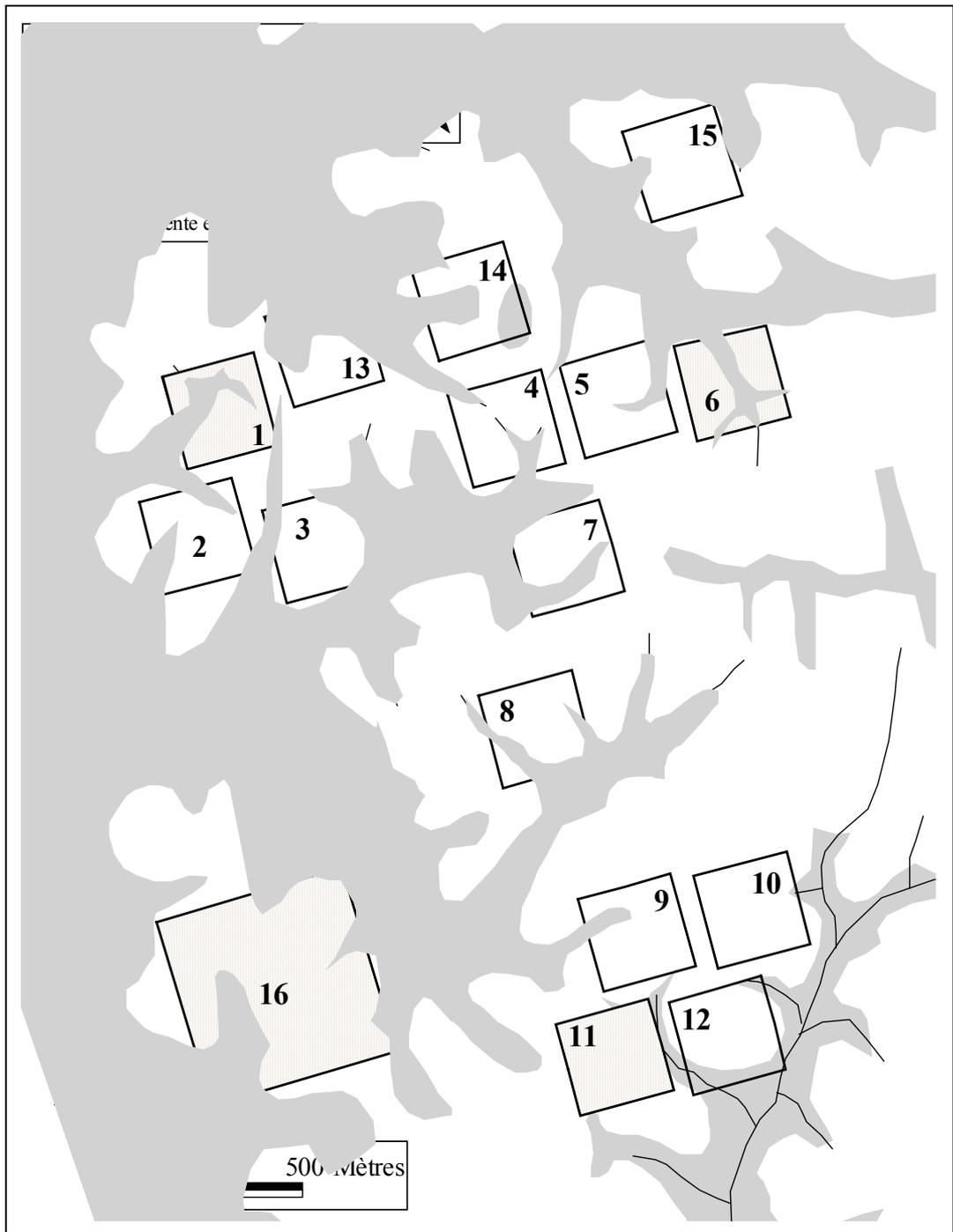


Figure III.3 Vue d'ensemble du dispositif de Paracou (topographie d'après carte IGN)

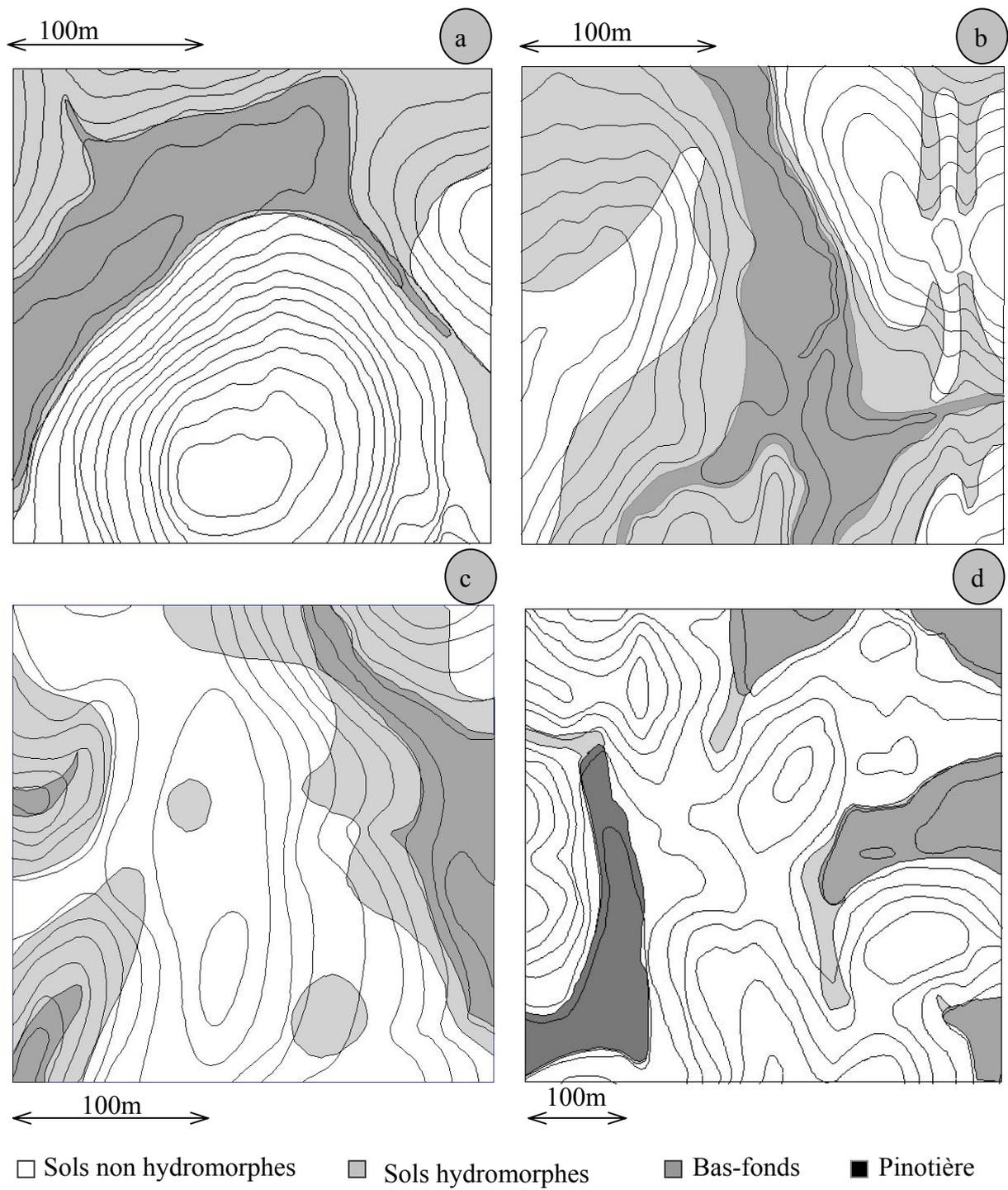


Figure III.4 Cartographie de caractéristiques physico-hydriques sur les quatre parcelles témoin du dispositif de Paracou d'après Barthes (1990) sur les parcelles témoins (1, 6 et 11) (a, b et c) et par Lhérieau sur la parcelle 16 (d).

### III.2.2 Le dispositif des Nouragues

Le site des Nouragues (Charles-Dominique 2001a) est situé au sein des ‘Montagnes Balenfois’ au sud-ouest de la commune de Régina, à environ 50 km au Sud de Cayenne (4°5’ Nord, 52°43’ Ouest), Figure 3.2.1. Le site est accessible en hélicoptère ou en pirogue et à pied à partir de Régina.

La pluviométrie annuelle est de 2990 mm avec un maximum en Mai et un minimum en Septembre et Octobre (Grimaldi et Riéra 2001)(Figure III.5). La température annuelle est de 26,3°C avec une amplitude de 2°C.

Les ‘Montagnes Balenfois’ sont situées sur un substrat géologique appartenant à la formation ‘Paramaca inférieur’, roches métavolcaniques variées, traversé par des granites ‘guyanais’ ou ‘caribéens’. L’inselberg est le sommet de l’affleurement d’un granite ‘caribéen’. Le relief est composé de collines hautes dont le sommet peut être formé par un large plateau latéritique de plusieurs centaines de mètres. L’altitude varie de 60 m à plus de 420 m au sommet de l’inselberg. Les plateaux et sommets de collines se situent entre 180 et 200 m d’altitude (Figure III.6). Les sols issus des roches métavolcaniques du ‘Paramaca inférieur’ sont épais et bien drainés (Grimaldi et Riéra 2001) quelle que soit la position sur la pente. Les talwegs les plus larges sont occupés par des pinotières (Figure III.7).

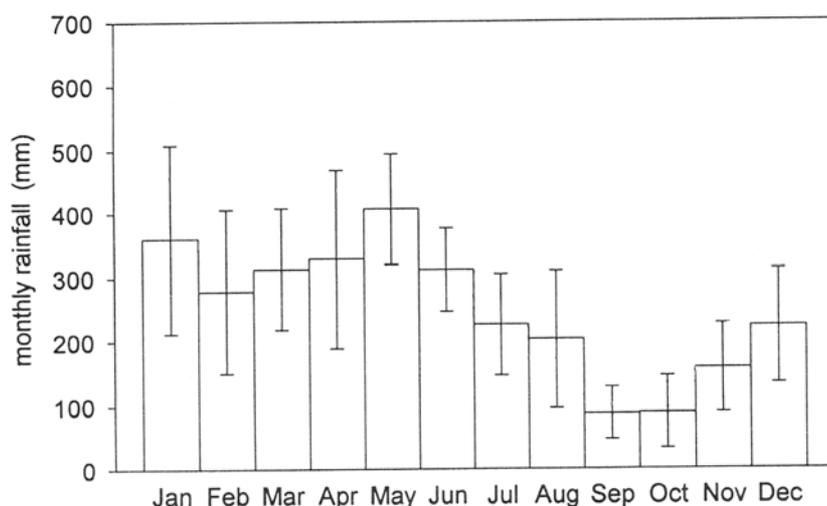


Figure III.5 Pluviométrie mensuelle moyenne sur le site des Nouragues entre 1987 et 1997 (d’après Grimaldi et Riéra 2001)

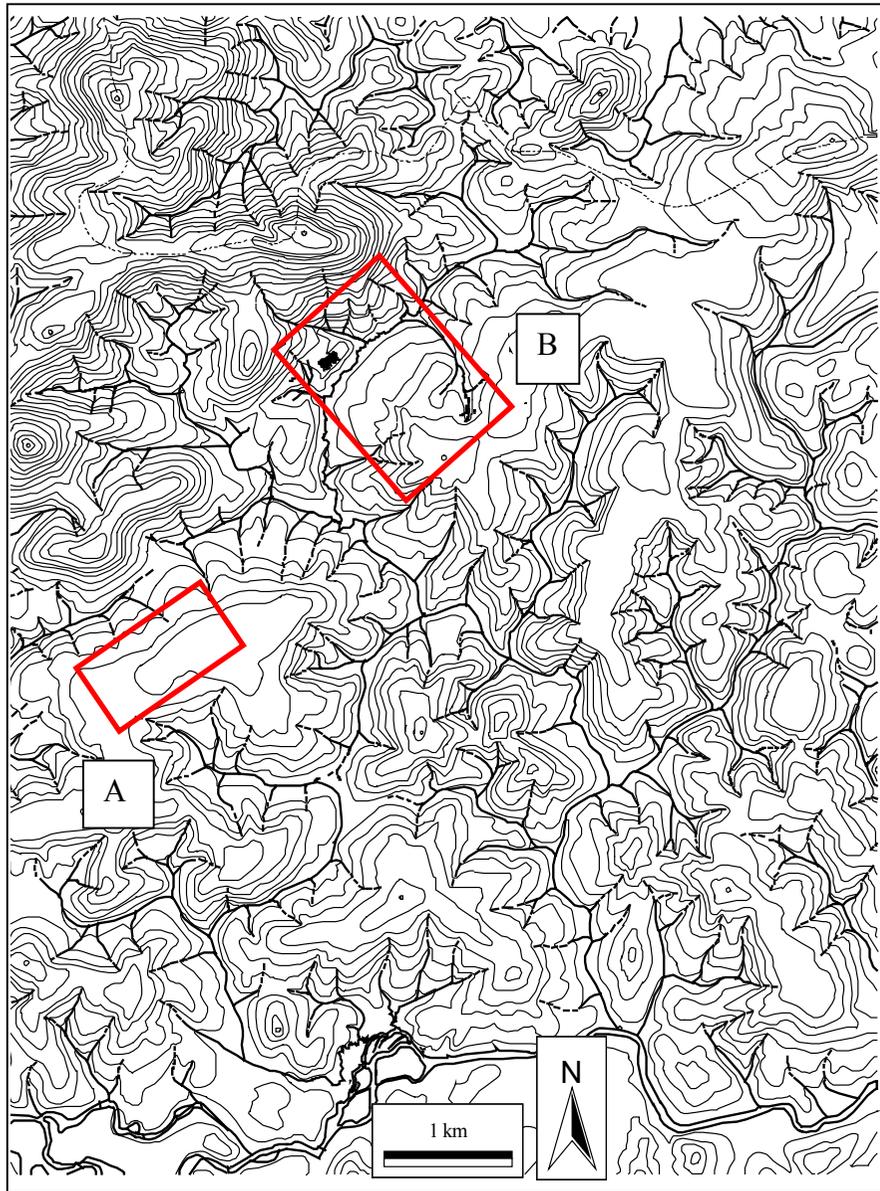


Figure III.6 Carte des environs du dispositif des Nouragues. A : plateau de Balenfois, B : Cadre de la Figure III.7.

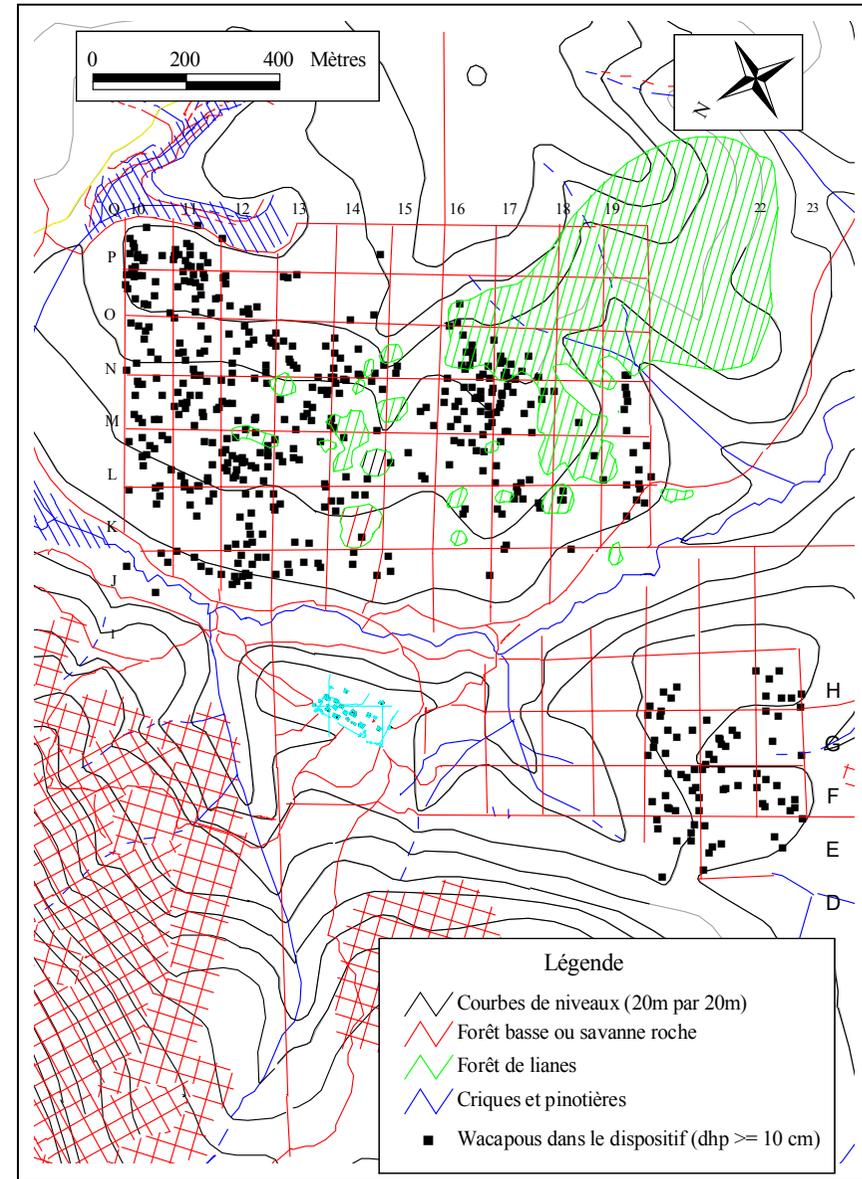


Figure III.7 Carte du dispositif des Nouragues avec formations végétales et les données présentes corrigées sur le Wacapou.

Outre la forêt tropicale humide de basse altitude (forêt haute), le site des Nouragues, situé à proximité d'un inselberg, présente de la forêt basse et de la savane roche. On peut aussi noter la présence de petites taches de forêt de lianes au sein de la forêt haute (Figure III.7). L'absence quasi totale d'intervention humaine depuis le 18<sup>ième</sup> siècle donne à cette forêt un caractère primaire particulièrement prononcé. En outre, des différences notables sur les densités d'animaux existent entre ce dispositif et les autres sites de notre étude. Les familles végétales dominantes de la forêt haute sont les *Caesalpinaceae*, les *Sapotaceae* et les *Mimosaceae*.

Le dispositif des Nouragues présente, pour le Wacapou, un volume important de données cartographiées pouvant être facilement complétées suivant les objectifs de notre étude. D'autre part, le site présente une topographie différente du site de Paracou et des sols beaucoup plus homogènes qui semblaient correspondre aux préférences édaphiques du Wacapou. Ce site est donc apparu particulièrement approprié à notre étude.

### III.2.3 Crique deux Flot

La forêt de Crique deux flots est située au Nord de la Guyane au sud du village d'Iracoubo (5° Nord, 53°15' Ouest) à environ 35 km de l'océan Atlantique (Figure III.1). Cette forêt est l'une des 53 forêts côtières gérées par l'Office National des Forêt (ONF). Le site est à environ 40 km de piste de la nationale.

Le support géologique est constitué principalement de roches éruptives, gneiss et migmatite caraïbe, ainsi que des roches métamorphisées, schistes du Bonidoro et Orapu. On trouve aussi quelques îlots de terrains volcano-sédimentaires (Paramaca). D'après la carte géologique au 1/100000, notre site est situé *a priori* au contact entre des migmatites caraïbes et des schistes du Bonidoro.

L'altitude est comprise entre 5 et 135 m. Hormis une hauteur de collines plus importante, le modelé de relief est comparable à celui de Paracou avec des collines en demi-orange et des pentes fortes. Les sols se différencient le long de la pente. Nous n'avons pas de données pluviométriques précises pour ce site. La carte générale des isohyètes de Guyane indique une pluviométrie annuelle entre 2750 et 3000 mm (données Météo France 1986 –1997 *in* Perthuisot (1998) et Paget (1999))

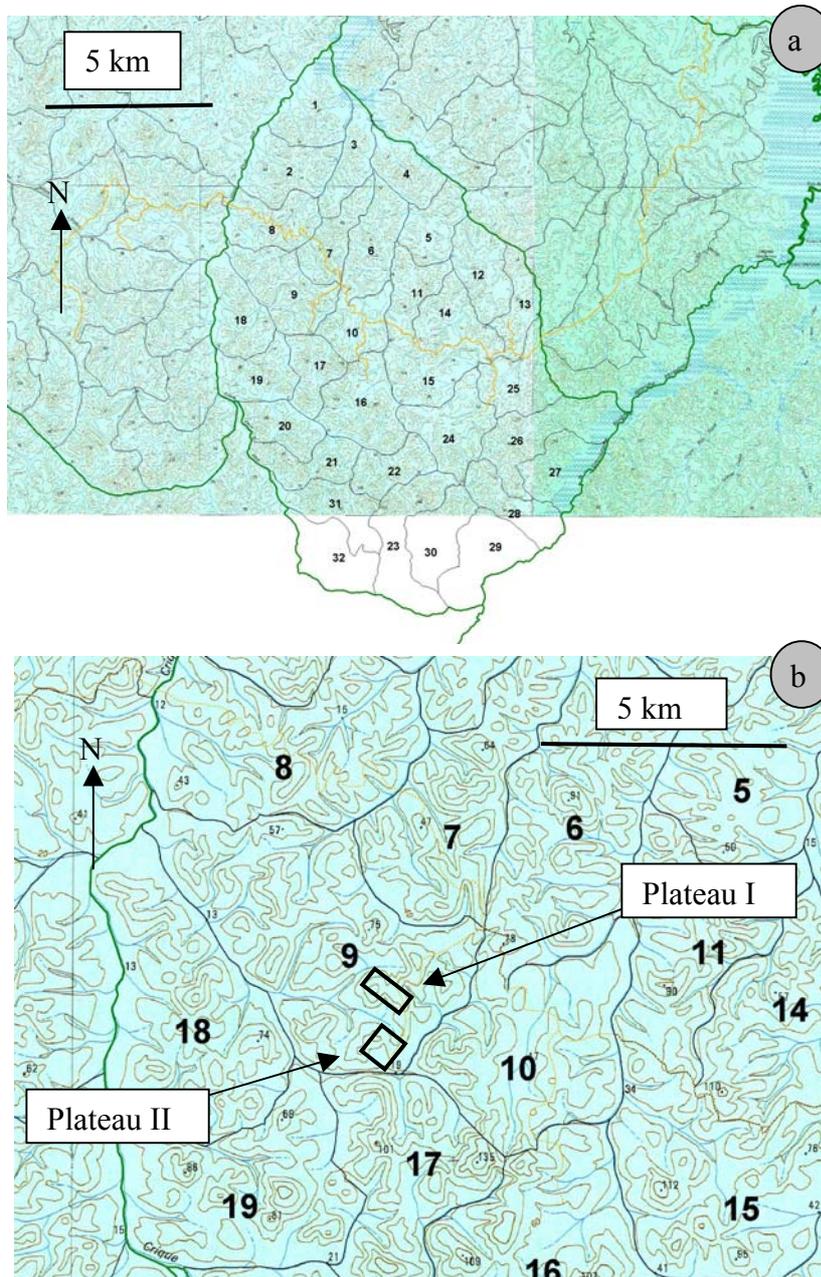


Figure III.8 Vue d'ensemble de la forêt de Crique deux flots (a) (carte P.Joubert ONF) et localisation des zones d'inventaire (b).

### III.3 Les données du site de Paracou

#### III.3.1 Les données pré-existantes

Le dispositif de Paracou a été mis en place en 1984 par le CIRAD-Forêt (C.T.F.T au moment des faits) (Schmitt 1984) afin d'étudier la réaction de la forêt à des traitements sylvicoles de différentes intensités.

Le site est composé de 15 parcelles de 6,25 ha, numérotées de 1 à 15 et d'une parcelle de 25 ha, la parcelle 16 (Figure III.3). Sur chaque parcelle tous les arbres de plus de 10 cm dhp ont été cartographiés (précision :  $\pm 0,5$  m) et identifiés au niveau du genre ou de l'espèce. Leur croissance en circonférence est suivie annuellement depuis 1984. Les recrues, arbre atteignant les 10 cm de diamètre, sont cartographiés et suivis de la même manière. Les arbres morts sont

répertoriés et classés en plusieurs type de mortalité : mort sur pied, chablis primaire, chablis secondaire et mort due à une intervention humaine (blessure d'exploitation ou empoisonnement).

Les parcelles 1 à 12 ont été réparties en trois blocs de quatre parcelles ayant des conditions édaphiques assez proches. Au sein de chaque bloc, trois parcelles ont subi trois types de traitements sylvicoles différents et une parcelle a été conservée en forêt naturelle comme témoin.

- témoin : (parcelles conservées en forêt naturelle) (parcelles 1, 6 et 11) ;
- traitement 1 : exploitation pour le bois d'œuvre d'environ 10 arbres à l'hectare de diamètre supérieur à 50 cm (parcelles 2, 7 et 9) ;
- traitement 2 : exploitation pour le bois d'œuvre et éclaircie sélective au profit d'essences non commerciales ou d'arbres gênants en mauvais état ; environ 40 arbres par hectare au total (parcelles 3, 5 et 10)
- traitement 3 : exploitation pour le bois d'œuvre, éclaircie sélective et exploitation pour le bois de feu, environ 45 arbres par hectare au total (parcelles 4, 8 et 12).

Les parcelles de 13 à 16 ont été conservées en forêt naturelle.

Une cartographie des sols a été réalisée par Barthes (1990) sur les parcelles témoins (1, 6 et 11) et par Lhériveau sur la parcelle 16 (Figure III.4)

Au cours de mon DEA (Traissac 1998b), les wacapous présents à l'extérieur des parcelles ont été cartographiés sur les 2/3 Sud du dispositif (Figure I.8). D'autre part, une large zone de 50 ha au sud de la parcelle 16 a fait l'objet d'un inventaire en plein des wacapous de plus de 10 cm de diamètre, avec une précision de  $\pm 5$  m à l'échelle locale (Traissac 1998b). Au cours de cet inventaire les zones de bas-fond, les crêtes et les plateaux de haut de colline ont été cartographiés (Figure III.9).

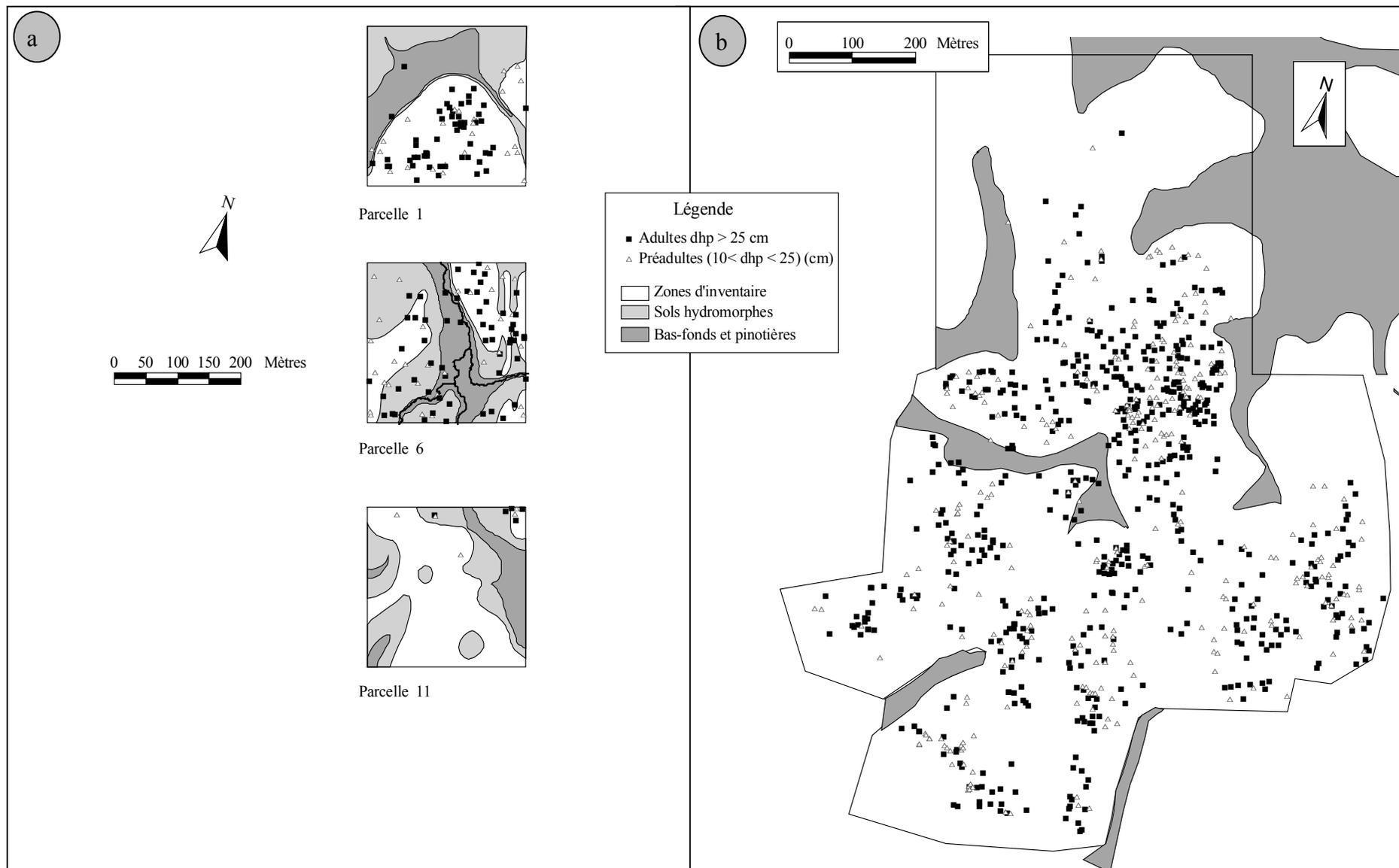


Figure III.9 Données pré-existantes sur le site de Paracou en forêt non perturbée. a) parcelle 1, parcelle 6, parcelle 11, b) parcelle 16 et alentours.

### III.3.2 Données acquises pour ce travail

#### III.32.1 Inventaire des juvéniles et des arbres morts de la parcelle 16

Tous les wacapous de plus de 1 cm au collet, ainsi que les souches ou troncs d'arbres morts ont été cartographiés sur les 25 ha de la parcelle 16. Le diamètre au collet, ainsi que le diamètre à 1,30 m (dhp) lorsque cela était possible, ont été mesurés pour chaque juvénile par classe de 1 cm, à l'aide d'un gabarit.

Pour les arbres morts, étant donné leur état de décomposition plus ou moins avancé, quatre classes de diamètre ont été distinguées : petit bois (PB, moins de 30 cm), bois moyen (BM, entre 30 et 60 cm), gros bois (GB, de 60 à 90 cm) et très gros bois (TGB, plus de 90 cm). Le type de mortalité, par chablis ou mort sur pied, n'a pas été relevé.

Les positions des individus ont été repérées par rapport à un arbre de la parcelle déjà numéroté : un azimuth et une distance au décamètre sont pris entre l'individu et l'arbre référence. Pour plus de précision, l'azimuth a été mesuré vers l'arbre référence en visant le milieu du tronc. Le décamètre était tendu horizontalement. Dans la mesure du possible les arbres recrutés après le premier inventaire de 1984 n'ont pas été choisis comme référence car ils avaient eux-mêmes été repéré par rapport aux arbres déjà cartographiés.

L'imprécision pour ces mesures est estimée à quelques centimètres, considéré comme négligeable par rapport à celle des arbres du dispositif. La Figure III.10 présente le résultat de cet inventaire.

#### III.32.2 Inventaire complémentaire au Sud de la parcelle 16

Afin d'augmenter le volume de données disponibles sur les zones denses de wacapous adultes, tous les individus de plus de 1 cm au collet, y compris les arbres morts, ont été cartographiés sur une bande de 500 × 100 m au sud de la parcelle 16 (Figure III.9-d).

Deux layons de 500 m, espacés de 50 m, ont été tracés parallèlement au côté Sud de la parcelle 16 (i.e. suivant un axe Est-ouest). A l'aide de décamètre, des piquets espacés de 10 m ont été placés sur ces layons et sur le layon de la bordure sud de la parcelle. Les piquets ont été étiquetés en fonction de leur position en mètres (non corrigée) sur le layon, le piquet le plus à l'Est portant l'étiquette 0. Les pentes et les azimuths ont été mesurés précisément entre les piquets consécutifs d'un même layon.

Un décamètre de 50 m est tiré entre les deux layons et reliant deux piquets portant la même étiquette (i.e. suivant un axe Nord-sud). Du toponfil est déroulé à 10 m de part et d'autre du décamètre en partant des piquets suivants et précédents. Les pentes ont été mesurées le long du décamètre en trois ou quatre mesures suivant la configuration du terrain, et la distance exacte entre les deux piquets a été notée. Les individus sont repérés dans les bandes de 10 m situés entre le décamètre et les topofils. Un opérateur se déplaçant le long du décamètre repère la position des individus suivant l'axe Nord-Sud. Un second décamètre de 10 m de longueur est tiré de place en place perpendiculairement au premier. Ce second décamètre est tendu horizontalement. Il permet de mesurer la position de l'individu suivant un axe Est-Ouest.

Grâce aux différentes mesures de pente et d'azimut, la position des piquets de chaque layon a été calculée par rapport au coin sud-ouest de la parcelle 16. Le layon de bordure de la parcelle 16 est considéré rectiligne. Le calcul de la position des individus est effectué en prenant en compte la position des piquets. Les décamètres de 50 m tirés entre deux layons sont considérés rectilignes. La précision de cette cartographie est estimée à  $\pm 0,5$  m.

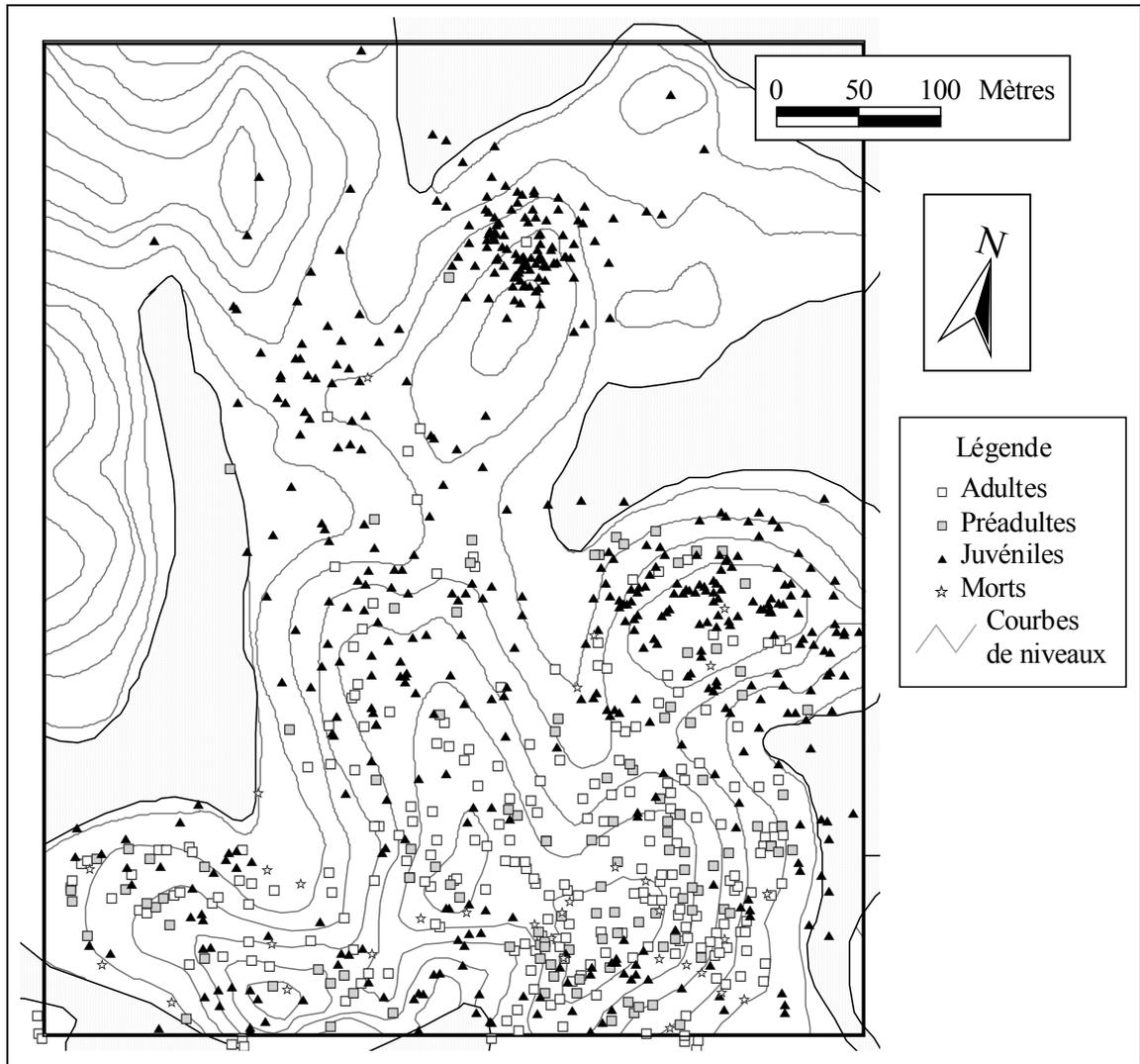


Figure III.10 Zone d'inventaire de 30 ha sur le site de Paracou (parcelle 16 : 25 ha, complément : 5 ha), arbres installés, juvéniles et morts. Les courbes de niveaux en dehors de la parcelle ont été calculées à partir des relevés de pente de l'inventaire et sont à considérer à titre indicatif.

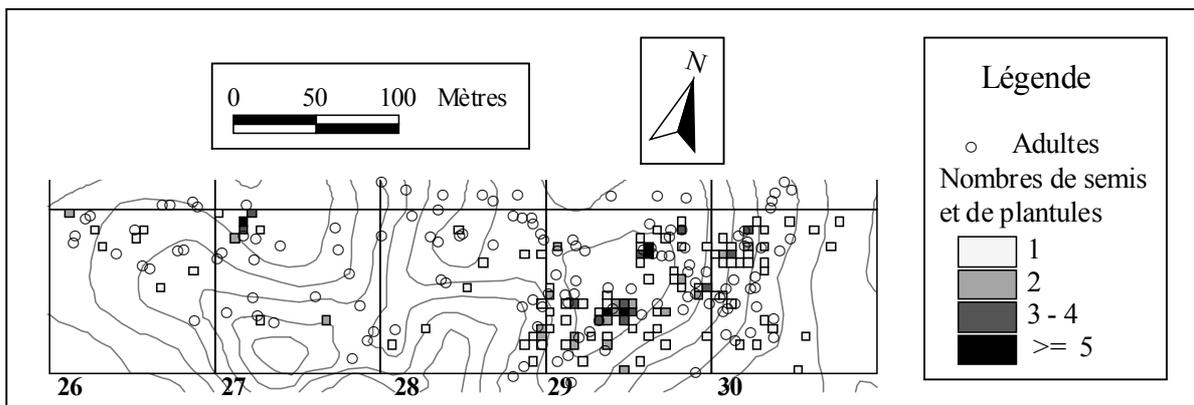


Figure III.11 Cartographie des semis et plantules de Wacapou sur 5 ha au Sud de la parcelle 16- Site de Paracou. La largeur du carré est 5 m. Les numéros correspondent aux carrés de 1 ha.

La circonférence des arbres de plus de 10 cm de diamètre a été mesurée à 1,30 m du sol, ou plus haut dans le cas de tronc trop déformé. Le protocole de mesure des diamètres des juvéniles et des morts est le même que pour l'intérieur de la parcelle 16. La Figure III.10 présente le résultat de cet inventaire.

Afin de posséder des éléments de comparaison avec la régénération observée autour d'arbres isolés (paragraphe suivant), les individus de taille inférieure à 1 cm au collet ont été repérés par carré de 5 m sur l'ensemble des 5 ha (Figure III.11).

### **III.32.3 Inventaire de la régénération autour d'arbres isolés**

Afin de récolter des données en vue de l'étude du processus de dispersion et de régénération, des inventaires de plantules ont été effectués autour d'arbres matures. Ces arbres devaient être relativement isolés afin de limiter les erreurs sur la maternité des plantules. Suivant ce critère seulement deux arbres au Nord de la parcelle 16 ont été étudiés : un arbre dans le carré 8, désigné par la suite par « arbre c8 » (0,81 ha d'inventaire), et un arbre dans le carré 12 désigné par la suite par « arbre c12 » (0,36 ha d'inventaire).

Les plantules d'un an (fructification 2000), les « semis », ont été différenciées des individus plus âgés mais inférieurs à 1 cm de diamètre au collet, « les plantules ». La Figure III.12 présente le résultat de cet inventaire. Le protocole de repérage est le même que pour les juvéniles de la parcelle 16.

Les travaux d'inventaires sur le dispositif de Paracou ont été réalisés avec l'aide de l'équipe des ouvriers du CIRAD.

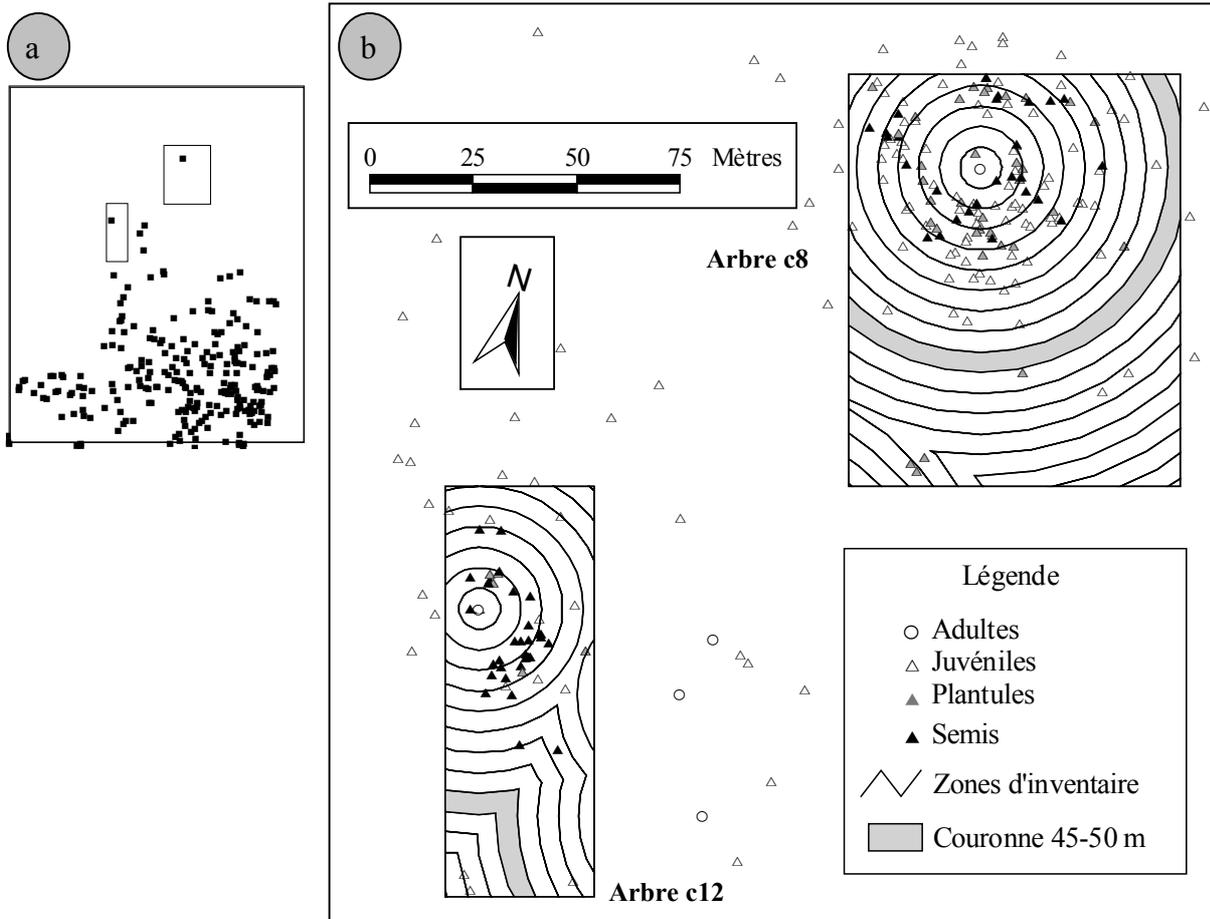


Figure III.12 Cartographies des semis et plantules autour d'arbres isolés –Site de Paracou. a) Situation des zones d'inventaire dans la parcelle 16, b) cartographie. La largeur des couronnes est de 5 m.

## III.4 Les données des Nouragues

### III.4.1 Les données pré-existantes

Le dispositif est composé de près de 90 hectares de forêt haute layonnée suivant une grille (100 m x 100 m). Les layons dans le sens de la pente ont été désignés par des chiffres de 10 à 23 (azimut NW-SE) et les layons perpendiculaires par des lettres, de E à O (azimut NE-SW) (Figure III.7). Les carrés de 1 ha sont désignés par le nom de leur angle Nord.

Chaque arbre de plus de 30 cm dhp a été identifié et repéré à l'intérieur de chaque carré par rapport aux layons de bordure. Pour le Wacapou et quelques autres essences le diamètre d'inventaire a été abaissé à 10 cm dhp.

P. Charles-Dominique (comm. Pers.) a réalisé un repérage au théodolite de l'ensemble des layons du dispositif (Figure III.7). Ces données nous ont permis de calculer la position des intersections de chaque layon en prenant en compte les erreurs dues à la pente ou à l'orientation des layons. L'orientation du layon L a été prise comme direction de référence. Les corrections ont été calculées par rapport au point d'intersection des layons L et 11. La précision espérée est de  $\pm 1$  m (Figure III.7).

### III.4.2 Données acquises pour ce travail

#### III.4.2.1 Repérage de la population d'adultes et de pré-adultes en dehors du dispositif

La recherche de limite de plaques de wacapous nous a conduit à prospector deux larges plateaux latéritiques en effectuant un repérage rapide des individus de plus de 10 cm dhp (Figure III.6). Ces prospections ont été réalisées suivant des transects effectués à la boussole et au topofil. La précision espérée est de  $\pm 10$  m. Ces plateaux seront appelés plateau V et plateau de Balenfois dans la suite du texte. La Figure III.13 et la Figure III.14 présentent les résultats de cet inventaire.

#### III.4.2.2 Inventaire des juvéniles et des morts au sein du dispositif

Un protocole identique à celui effectué à l'intérieur de la parcelle 16 de Paracou a été suivi pour inventorier les juvéniles et les morts au sein du dispositif pré-existant. Le type de mortalité, sur pied ou par chablis, a été déterminé d'après la configuration de la souche de l'arbre et la présence d'une butte de déracinement. Dans quelques cas, cette détermination n'a pas été possible.

L'inventaire des juvéniles porte sur 14,5 hectares et celui des morts sur 21,5 ha (Figure III.15 et Figure III.16 respectivement).

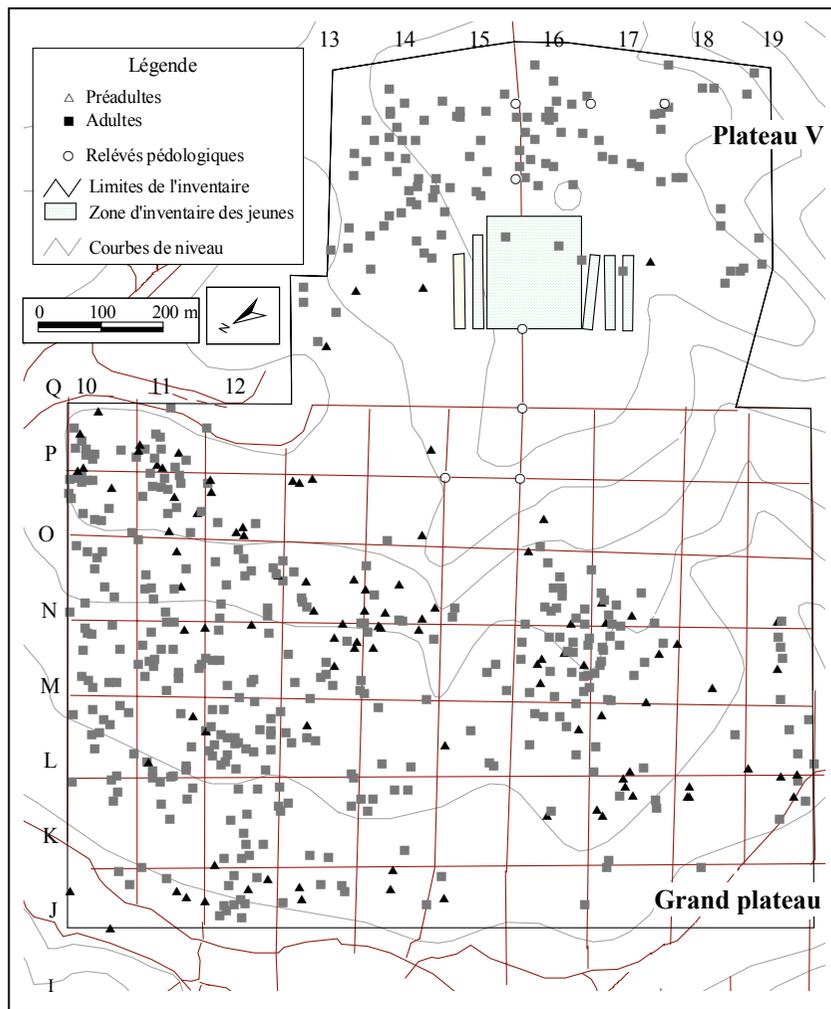


Figure III.13 Dispositif des Nouragues – Grand Plateau et Plateau V - Carte des wacapous adultes et pré-adultes.

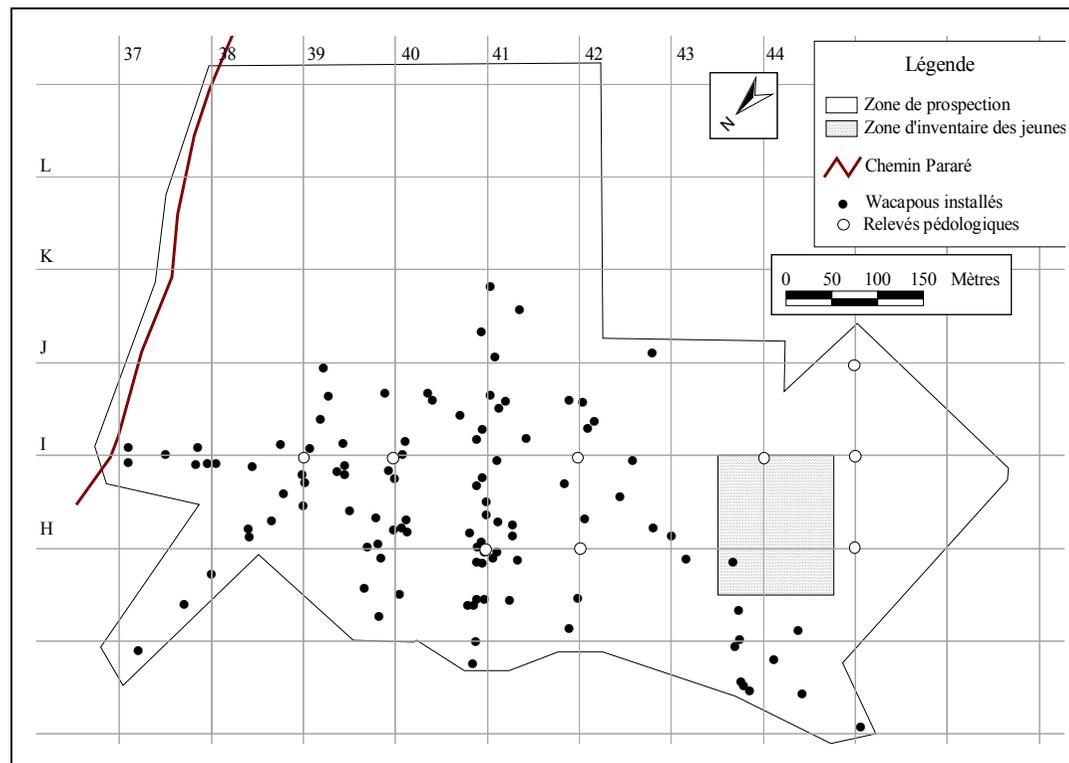


Figure III.14 Dispositif des Nouragues – Plateau de Balenfois- Carte des individus installés (adultes + pré-adultes).

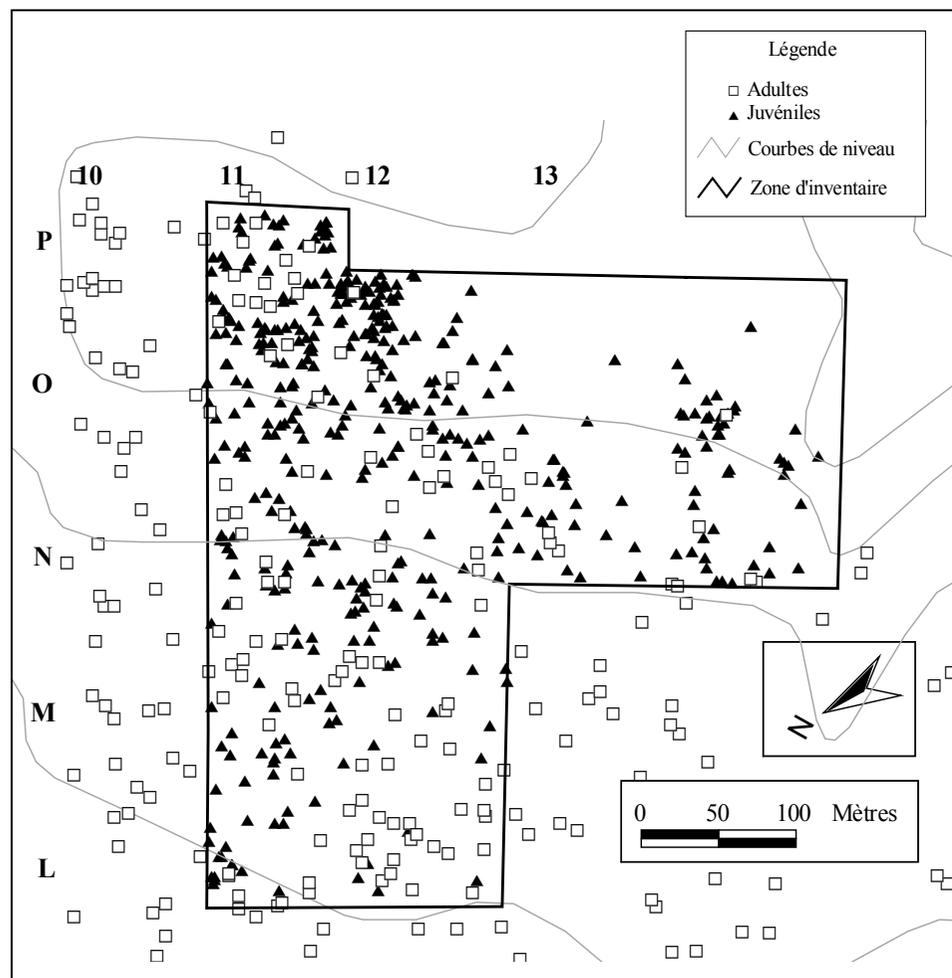


Figure III.15 Carte des juvéniles – Site des Nouragues – Grand Plateau

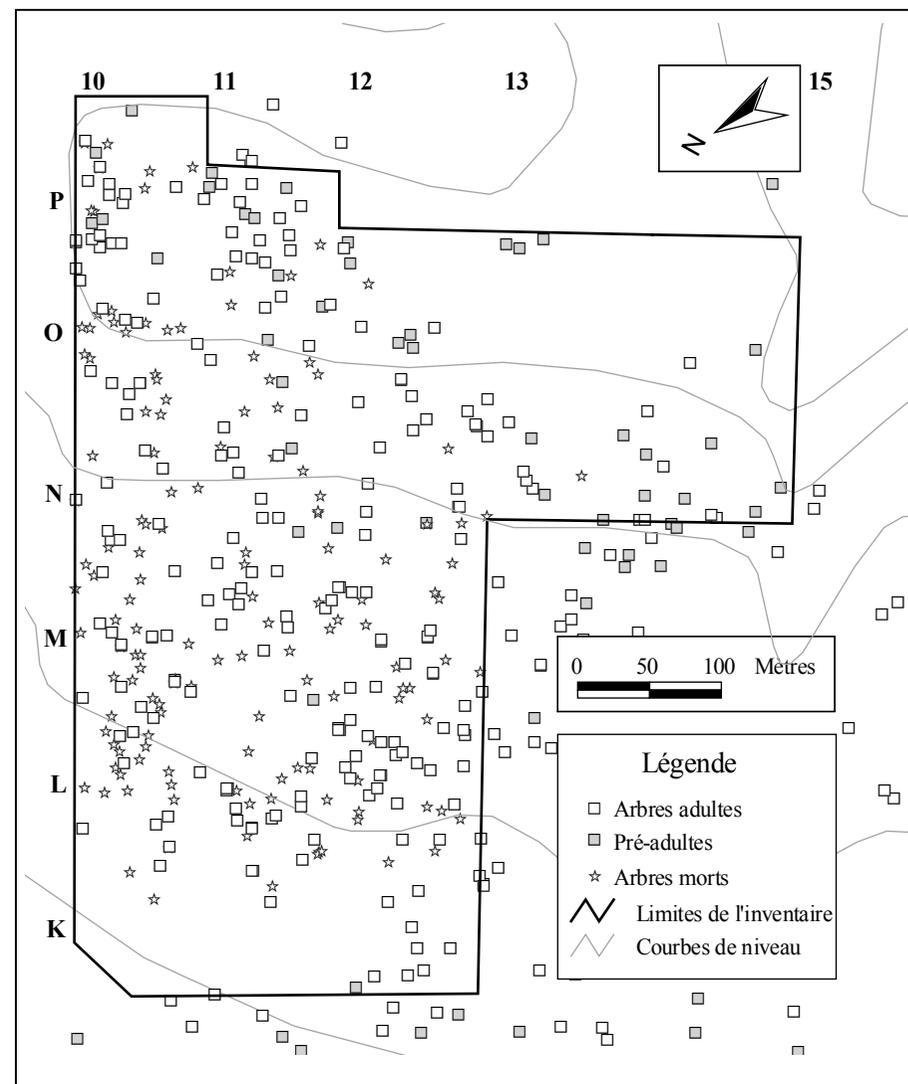


Figure III.16 Carte des morts – Site des Nouragues – Grand Plateau

### III.42.3 Inventaire de la régénération autour d'arbres isolés en dehors du dispositif

Suivant un protocole par bande de 50 m de large, similaire à celui décrit au paragraphe III.3.1, les semis plantules et juvéniles ont été inventoriés autour d'arbres isolés. Les pentes ont été considérées comme nulles. Quatre arbres sur le plateau V (6 ha) et un arbre sur le Plateau de Balenfois (1,9 ha) (Figure III.17) ont été étudiés.

L'inventaire sur le plateau V a été réalisé avec l'appui de P-M Forget sur des bandes de 14 m puis complété sur la zone centrale avec l'aide d'étudiants du module de l'ENGREF « Forêt Tropicale Humide » en 2001.

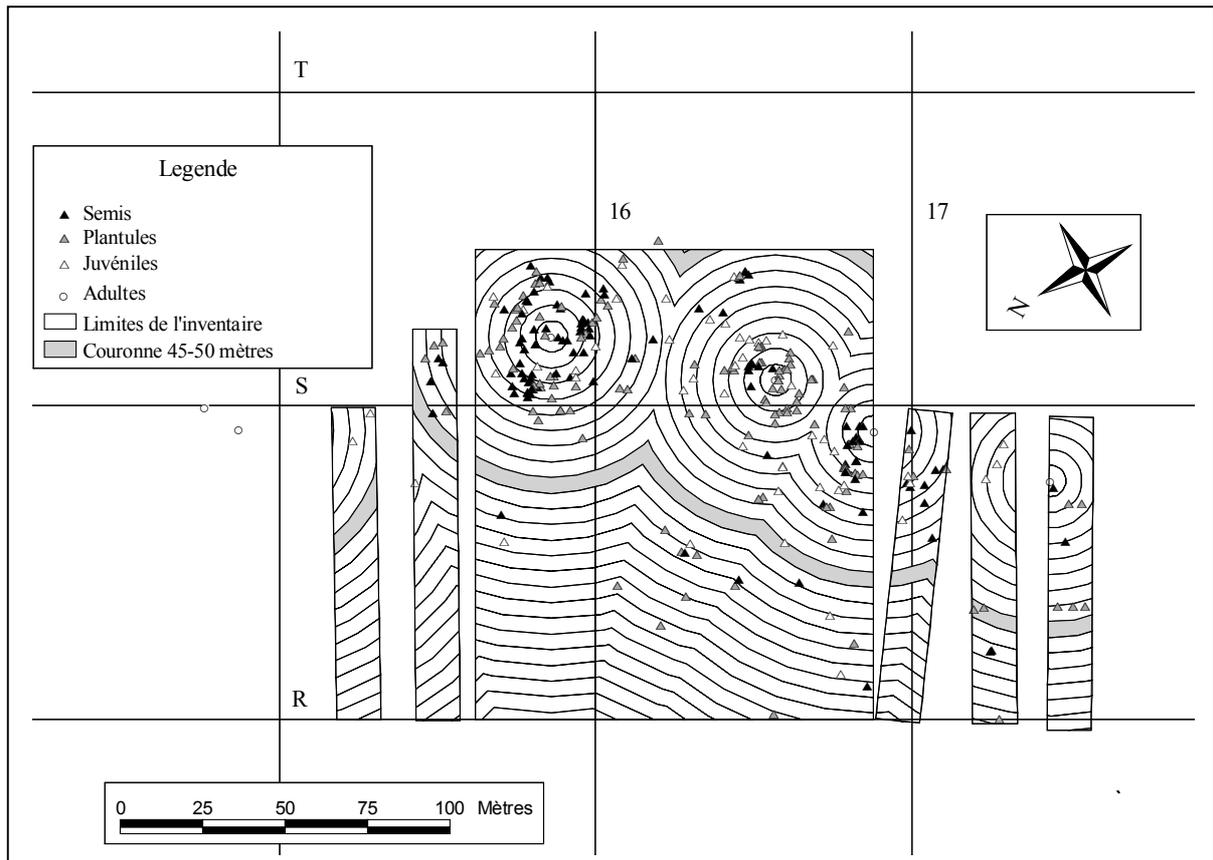


Figure III.17 Carte de la régénération autour d'arbres isolés – Dispositif des Nouragues. a) Plateau V, b) Plateau de Balenfois.

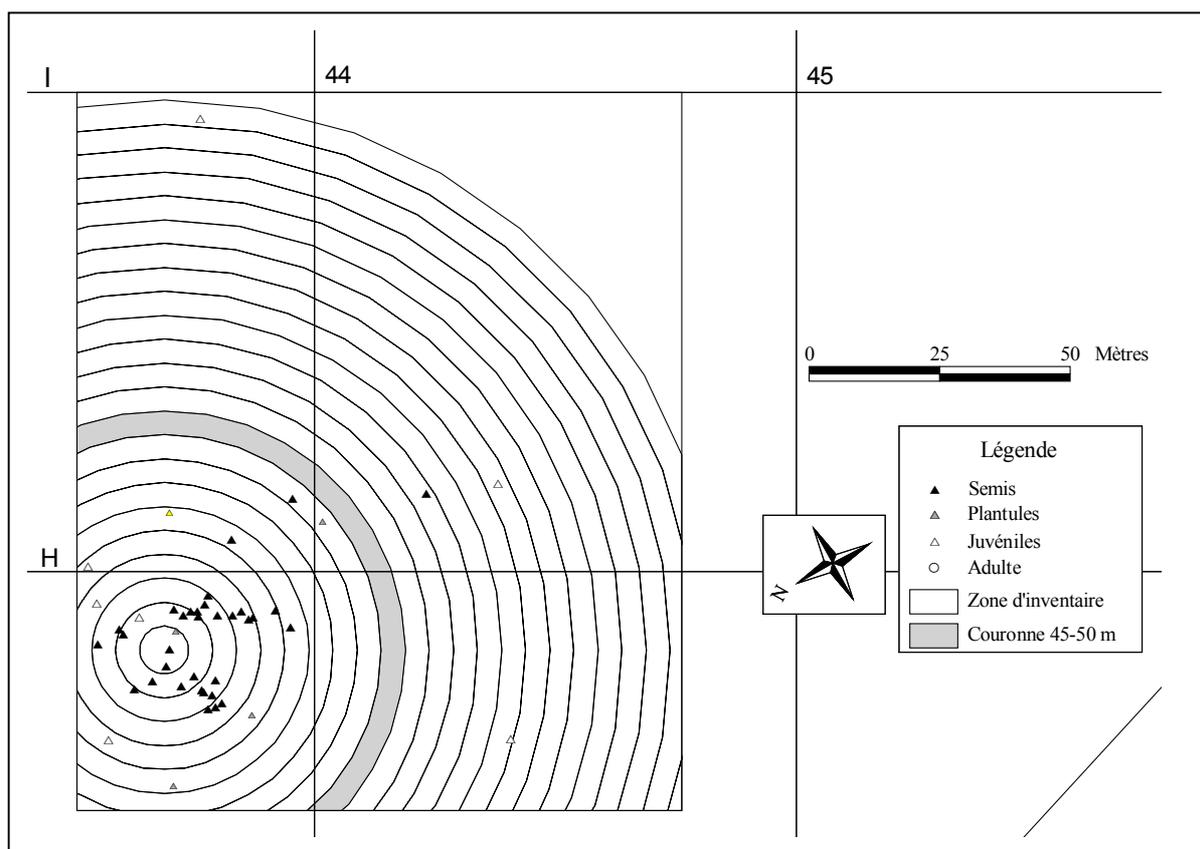


Figure III.17 Carte de la régénération autour d'arbres isolés – Dispositif des Nouragues. a) Plateau V, b) Plateau de Balenfois.

### III.42.4 Relevés pédologiques

Afin de comparer les sols de part et d'autre des limites de plaques de wacapous étudiées, des relevés pédologiques ont été effectués sur le plateau V et le plateau de Balenfois (Figure III.13 et Figure III.14). Ce travail a été réalisé avec l'aide V. Freycon (CIRAD) et de J-F. Maillart (ENGREF).

### III.5 Les données site de Crique deux Flots

Un protocole par bande de 50 m, similaire à celui exposé en III.23.2 a permis d'inventorier deux zones de 4,25 ha et 2,3 ha situées sur deux sommets de collines voisines (Figure III.8-b). Tous les wacapous, de la plantule à l'arbre adulte, ont été cartographiés. Les mesures relevées pour chaque catégorie d'individus sont les mêmes que sur les autres dispositifs. La plupart des individus morts ayant encore une partie de leur aubier peu décomposée, nous avons mesuré les diamètres à 1,30m au décimètre. La Figure III.19 présente le résultat de cet inventaire.

Des relevés pédologiques ont été effectués sur chacun des plateaux. Le plateau I présente des sols à drainage vertical libre (DVL) sur la crête qui évoluent en sol à drainage vertical bloqué (DVB) sur les versant. Sur le plateau II les sols sont généralement à DVB, avec quelques zone en amont où le drainage est intermédiaire entre DVB et DVL. Dans l'ensemble ces sols sont assez comparables à ceux observés sur Paracou et donc moins riches que ceux du dispositif des Nouragues.

Les différentes cartographies ont été réalisées avec l'aide de l'équipe des ouvriers du CIRAD, Benoît Boutefeu (FIF-Engref) et Pascal Estève (Université de la Réunion).

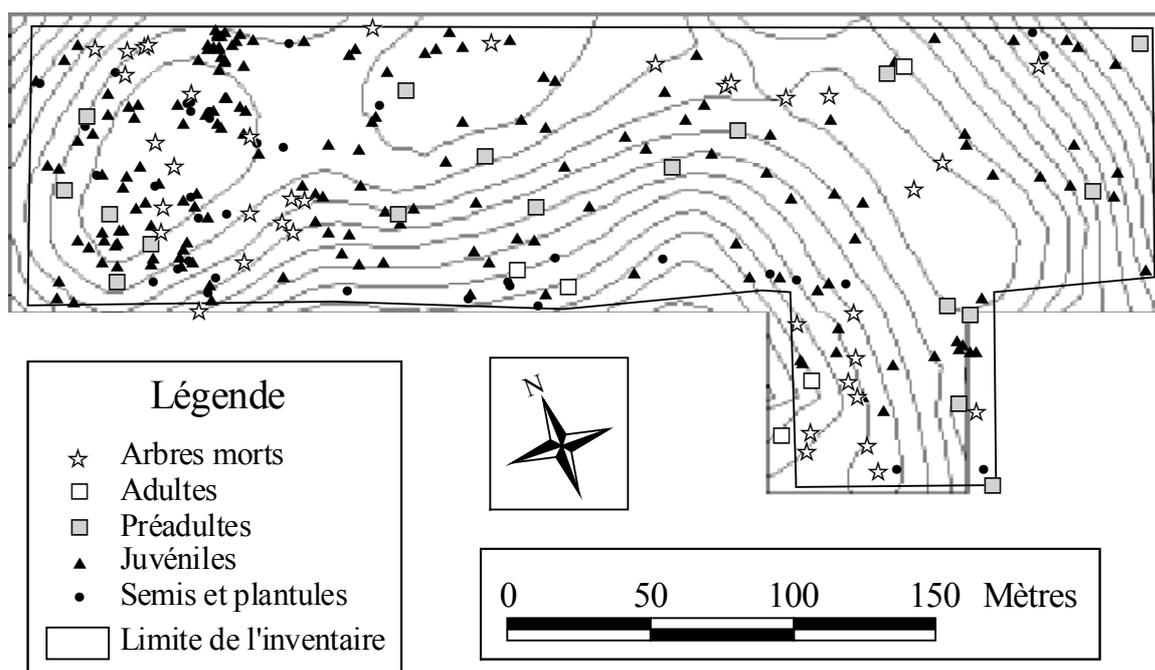


Figure III.18 Carte de l'inventaire du site de Crique deux flots. Plateau I. Les courbes de niveau calculées à partir des mesures de pentes ont été placées en arrière plan. Deux courbes de niveau consécutives ont une différence d'altitude de 2,5 mètres.

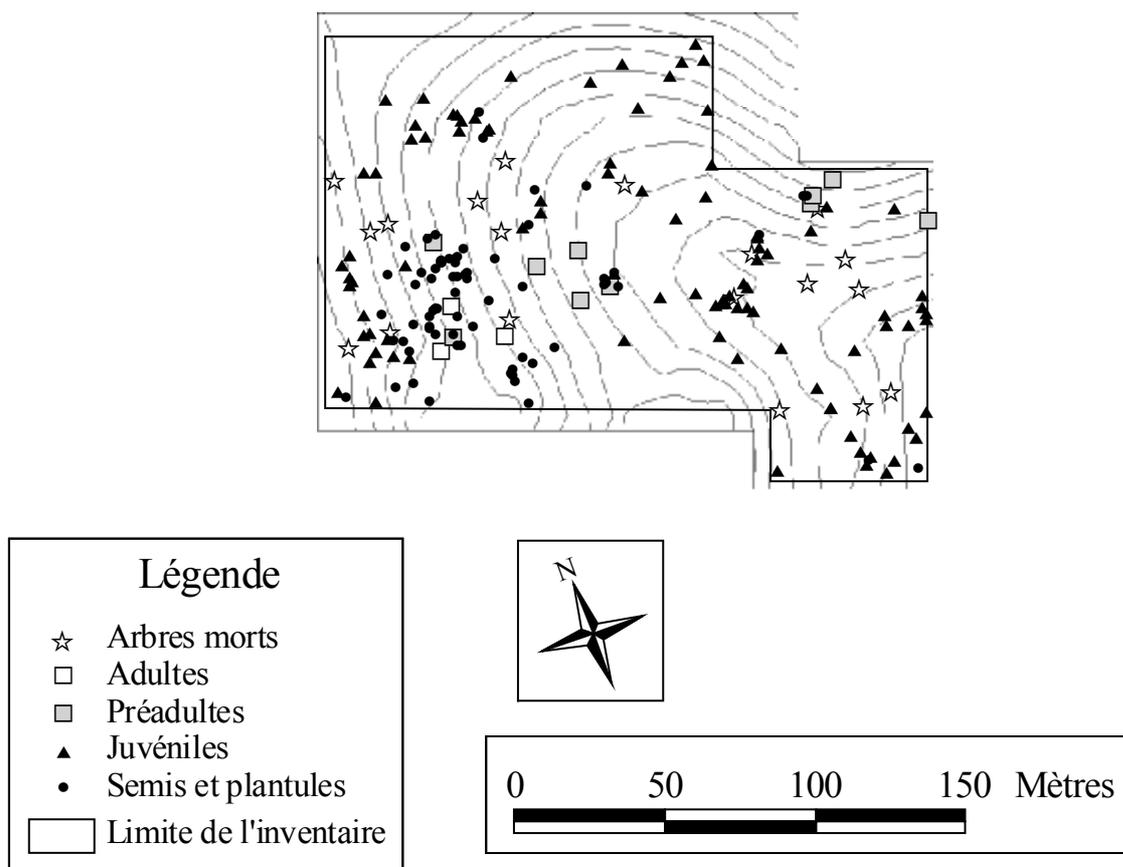


Figure III.19 Carte de l'inventaire du site de Crique deux flots. Plateau II. Les courbes de niveau calculées à partir des mesures de pentes ont été placées en arrière plan. Deux courbes de niveau consécutives ont une différence d'altitude de 2,5 mètres.

### III.6 Récapitulatif des données disponibles par catégorie de taille

Catégorie	Semis	Plantules	Juvéniles	Pré-adultes	Adultes	Morts
Limite entre classes	Moins d'un an	Moins de 1cm au collet	Moins de 10 cm dhp	Moins de 25 cm dhp	Plus de 25 cm dhp	Plus de 10 cm dhp
Paracou	6,7 ha	6,7 ha	30,5 ha	94 ha	94 ha	30,5 ha
Nouragues	4,5 ha	4,5 ha	20,5 ha	81 ha	81 ha	21,5 ha
Crique deux flots	6,5 ha	6,5 ha	6,5 ha	6,5 ha	6,5 ha	6,5 ha

Tableau III.1 Récapitulatif des données disponibles par catégories de taille.

# Chapitre IV QUELLE EST LA STRUCTURE SPATIALE DU PEUPEMENT ADULTE A L'ECHELLE D'UNE PLAQUE ?

La répartition spatiale des individus reproducteurs est une caractéristique clé du cycle écologique d'une espèce. Elle est à la fois le(s) point(s) de départ de sa stratégie de reproduction et une résultante (un aboutissement) de l'ensemble de sa dynamique spatiale. Dans cette partie, nous essaierons de décrire le plus finement possible l'organisation spatiale des individus matures des différentes populations de wacapous que nous avons pu observer. Les résultats des analyses spatiales seront exposés et discutés suivant les connaissances dont nous disposons sur la biologie du Wacapou.

La mise en œuvre des analyses spatiales nous a amenés à définir un nombre important de sous-domaines d'analyse. Pour faciliter la lecture des résultats leur nom a été codé : la première lettre correspond au site d'étude ("P" pour Paracou et "N" pour les Nouragues), puis des mots-clés caractérisant le sous-domaine sont séparés par des tirets. Le premier mot-clé désigne la catégorie d'individus à partir de laquelle a été construite le sous-domaine d'analyse : "adt" pour adulte, "pa" pour pré-adultes et adultes et "juv" pour juvéniles.

Un récapitulatif des zones d'analyses utilisées dans cette partie avec leur description (Tableau IV.1) et leur représentations cartographiques (Figure IV.8 et Figure IV.9) se trouvent en fin de chapitre (§ IV.4).

## IV.1 Cartographie des plaques étudiées

La Figure IV.1 présente le résultat de la cartographie des wacapous sur le « plateau V » surplombant la zone du "Grand plateau" des Nouragues. On observe deux plaques de wacapous séparées par une zone vide dont la largeur varie entre 200 m, au niveau des layons 13 et 14, et 400 m, au niveau des layons 18 et 19. Les relevés pédologiques effectués (§ III.42.4) ne font pas apparaître de différences entre les zones de fortes densités de wacapous et les zones vides. Au sein de la plaque du Grand plateau on observe deux zones de faibles densités : bandes 14 et 15 et de façon plus marquée la bande 18. Elles définissent un agrégat de 100 à 150 m de diamètre centré sur le carré M16.

Sur le plateau de Balenfois (Figure III.14) on observe une autre limite de plaque. De même que sur le Grand plateau les relevés pédologiques ne diffèrent pas entre les zones vides et les zones de fortes densités de wacapous.

La Figure IV.2 présente la carte de la population de wacapous adultes étudié sur le site de Paracou. La plaque semble essentiellement limitée par la topographie à l'exception de la limite la plus au nord.

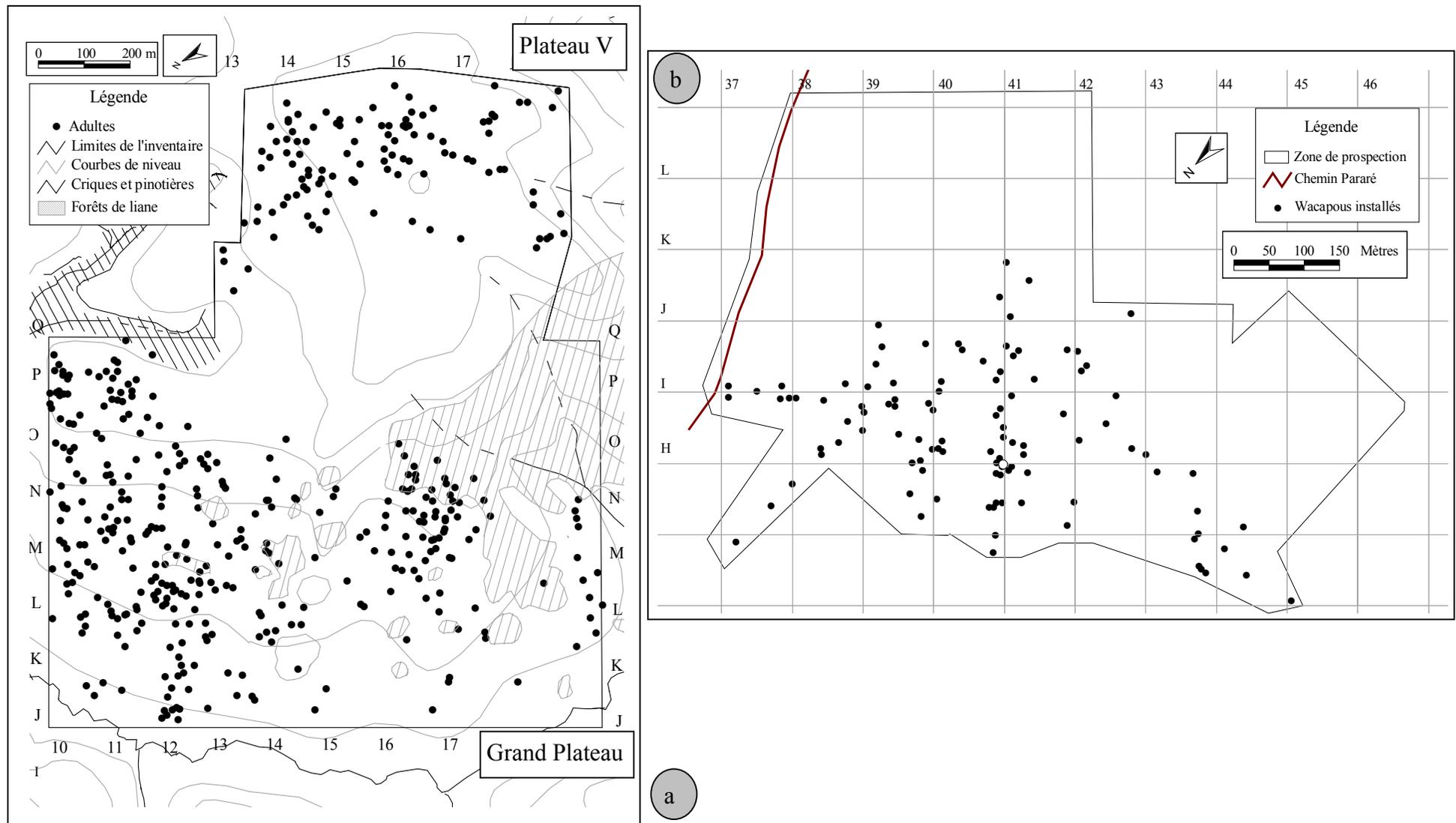


Figure IV.1 Carte de la population de wacapous étudiée – Site des Nouragues. a) zone du Grand plateau et du plateau V, b) plateau de Balenfois.

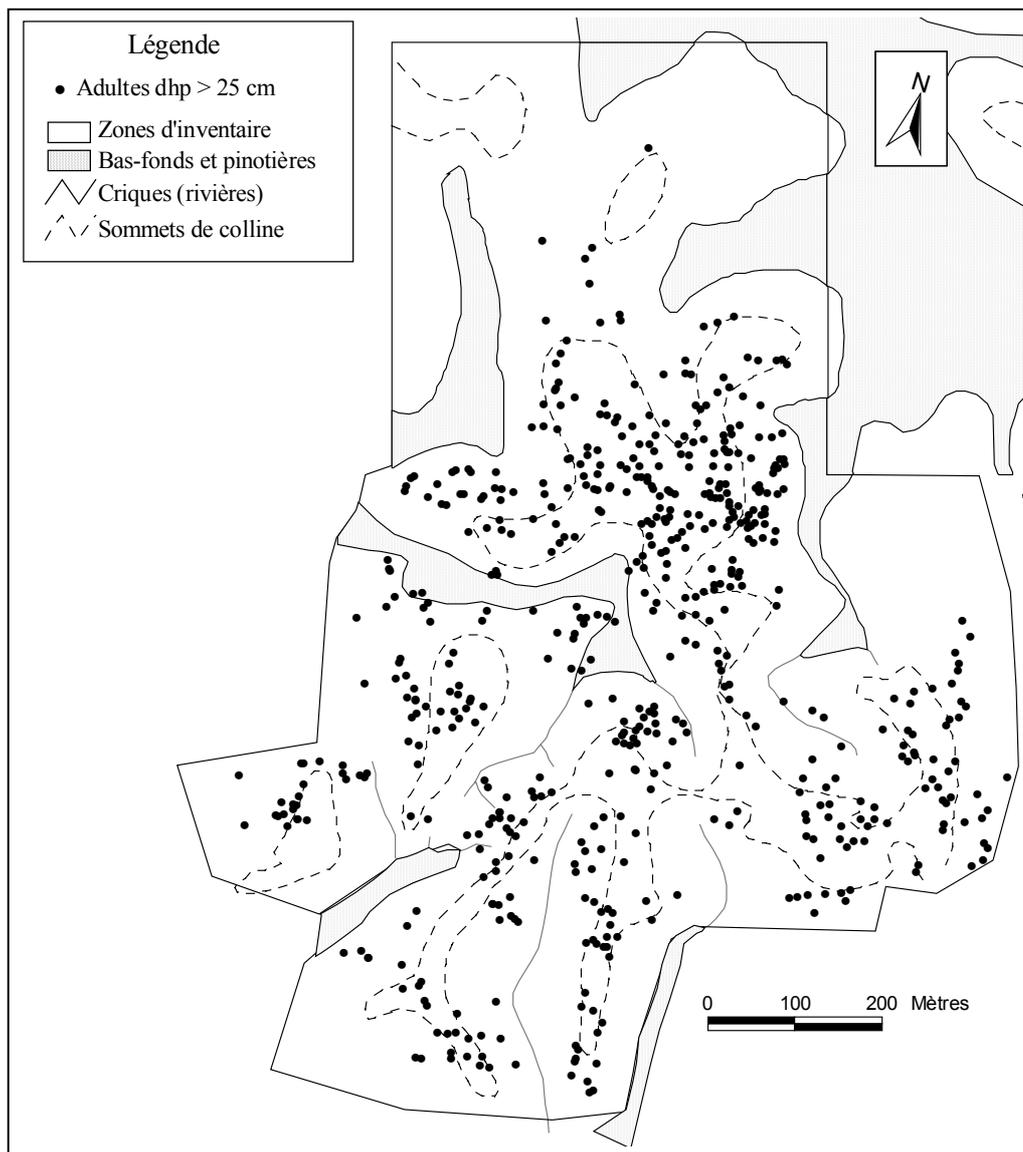


Figure IV.2 Carte de la population de wacapous adultes étudiée – Site de Paracou.

## IV.2 Analyse de la structure spatiale par la méthode de Ripley

### IV.2.1 Analyse sur l'ensemble des domaines d'étude

L'analyse de la répartition des wacapous adultes Figure IV.3, sur l'ensemble des zones d'inventaire de Paracou et sur le Grand plateau des Nouragues (domaines P\_inv et N\_gp, Figure IV.8 et Figure IV.9 respectivement) fait apparaître une hétérogénéité de la répartition spatiale. En effet, l'indice  $\hat{L}(d)$  reste largement au dessus de l'intervalle de confiance pour les grandes échelles d'analyse (§ II.3). Cette hétérogénéité persiste si on soustrait du domaine P\_inv les zones de sols défavorables au Wacapou (sous-domaine P\_hb)(Figure IV.3). Nous n'avons pas d'hypothèse sur les origines de ces hétérogénéités, donc les domaines P\_hb et N\_gp ont été découpés suivant la valeur de la densité locale (cf. § II.32.5).

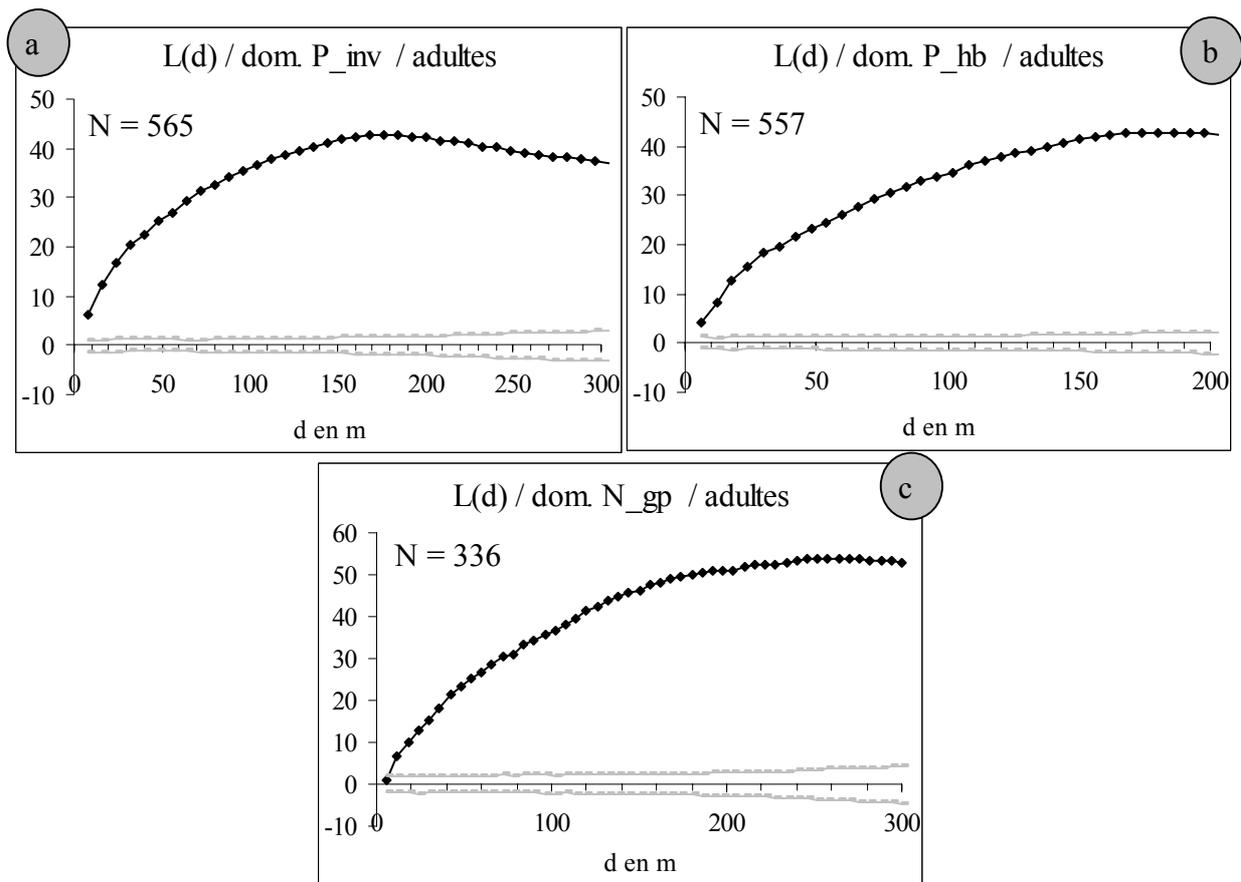


Figure IV.3 Analyse de la répartition des adultes sur les zones d'inventaire des dispositifs de Paracou et des Nouragues. a) dispositif de Paracou, domaine P\_inv, b) dispositif de Paracou, domaine P\_hb, c) dispositif des Nouragues, domaine N\_gp. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de point du semis dans le domaine d'étude.

#### IV.2.2 Découpage des domaines d'étude suivant la densité locale des points et analyse sur les sous-domaines

La densité locale a été calculée sur les nœuds d'une grille de 20 m de côté. Nous souhaitons pouvoir mettre en évidence des structures jusqu'à une échelle de 100 m donc nous avons choisi 50 m de rayon pour le calcul des densités locales. Les histogrammes des fréquences de densités locales ont été calculés pour des classes croissantes par intervalles de 5 ind./ha (Figure IV.4). Sur le domaine P\_hb on observe une forte discontinuité pour 5 ind./ha. A partir de 30 ind./ha l'histogramme marque un pallier, cette densité a aussi été retenue pour découper le domaine d'analyse. Sur le domaine N\_gp on observe une forte discontinuité pour 5 ind./ha. La Figure IV.6 présente les courbes de niveau d'iso-densité conservée pour le découpage des deux domaines.

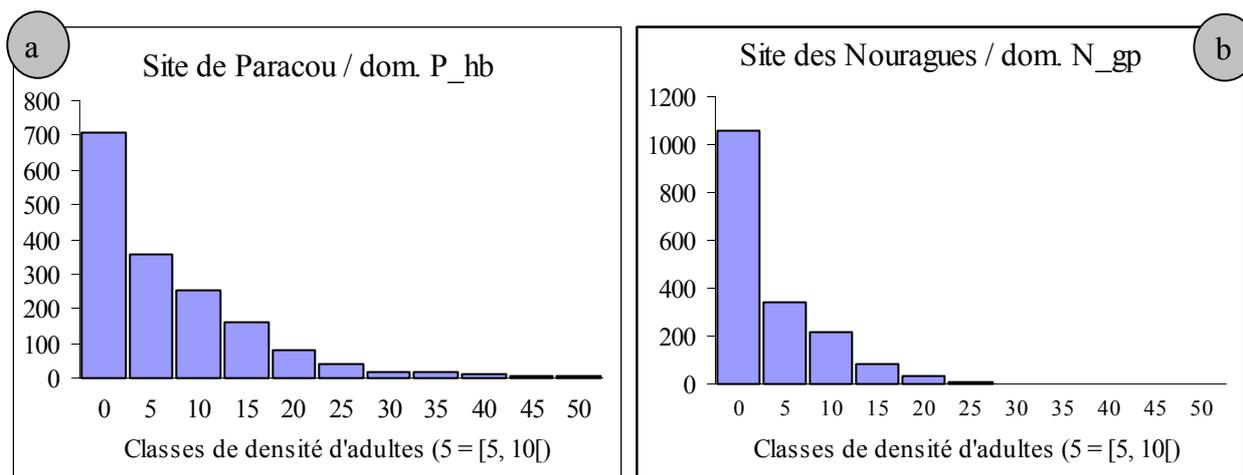


Figure IV.4 Distribution des densités locales d'adultes ( $dhp \geq 25$  cm) calculées pour un rayon de 50 m autour des nœuds d'une grille de 20 m sur 20 m. a) Site de Paracou, domaine P\_hb, b) Site des Nouragues, domaine N\_gp.

On observe une agrégation significative sur la zone P\_adt\_05d (Figure IV.5) (voir aussi cartes Figure IV.8 et Tableau IV.1). Il n'est, cependant, toujours pas possible de conclure car le semis semble encore hétérogène. Sur le domaine P\_adt\_30d, on observe une tendance à l'agrégation autour de 15 et 30 m, mais trop peu de points sont au-dessus de l'intervalle de confiance pour pouvoir conclure à une agrégation significative. Ce domaine correspond à un agrégat plus dense d'environ 200 m de diamètre. Si l'on exclut cette zone de forte densité du domaine P\_adt\_05d, l'analyse met en évidence des agrégats de 25 m de rayon en moyenne (Figure IV.5, domaine P\_adt\_05d-30d). Des agrégats de cette taille sont visibles sur les crêtes et plateaux des collines au sud de la parcelle 16 (Figure IV.6-a).

Des analyses sur les parcelles 1 et 6 ont été faites avec les données de l'inventaire de 1999 (Figure IV.5). Suivant les résultats de Collinet (1997), les zones de sols défavorables ont été exclues de l'analyse. Il s'agit des zones de sol hydromorphe et des bas-fonds sur la parcelle 1 et uniquement des bas-fonds sur la parcelle 6 (Figure IV.8). Sur la parcelle 1 des agrégats de 40 m de rayon en moyenne sont compris dans un agrégat de plus grande taille, entre 90 et 115 m de rayon, qui couvre presque l'ensemble du domaine d'étude (Figure IV.8-d). Sur la parcelle 6, on observe une agrégation significative entre 35 et 90 m. Un rayon moyen des agrégats ne peut pas être mis en évidence.

Sur le site des Nouragues, (Figure IV.7) on détecte une agrégation significative autour d'un rayon de 50 m pour les surfaces avec plus de 5 ind./ha (domaine N\_adt\_05d). Si on limite l'analyse à la plaque située au nord de Grand plateau (domaine N\_adt\_05d\_n), l'agrégation est maximale pour un rayon de 40 m (cf. cartes Figure IV.9 et Tableau IV.1).

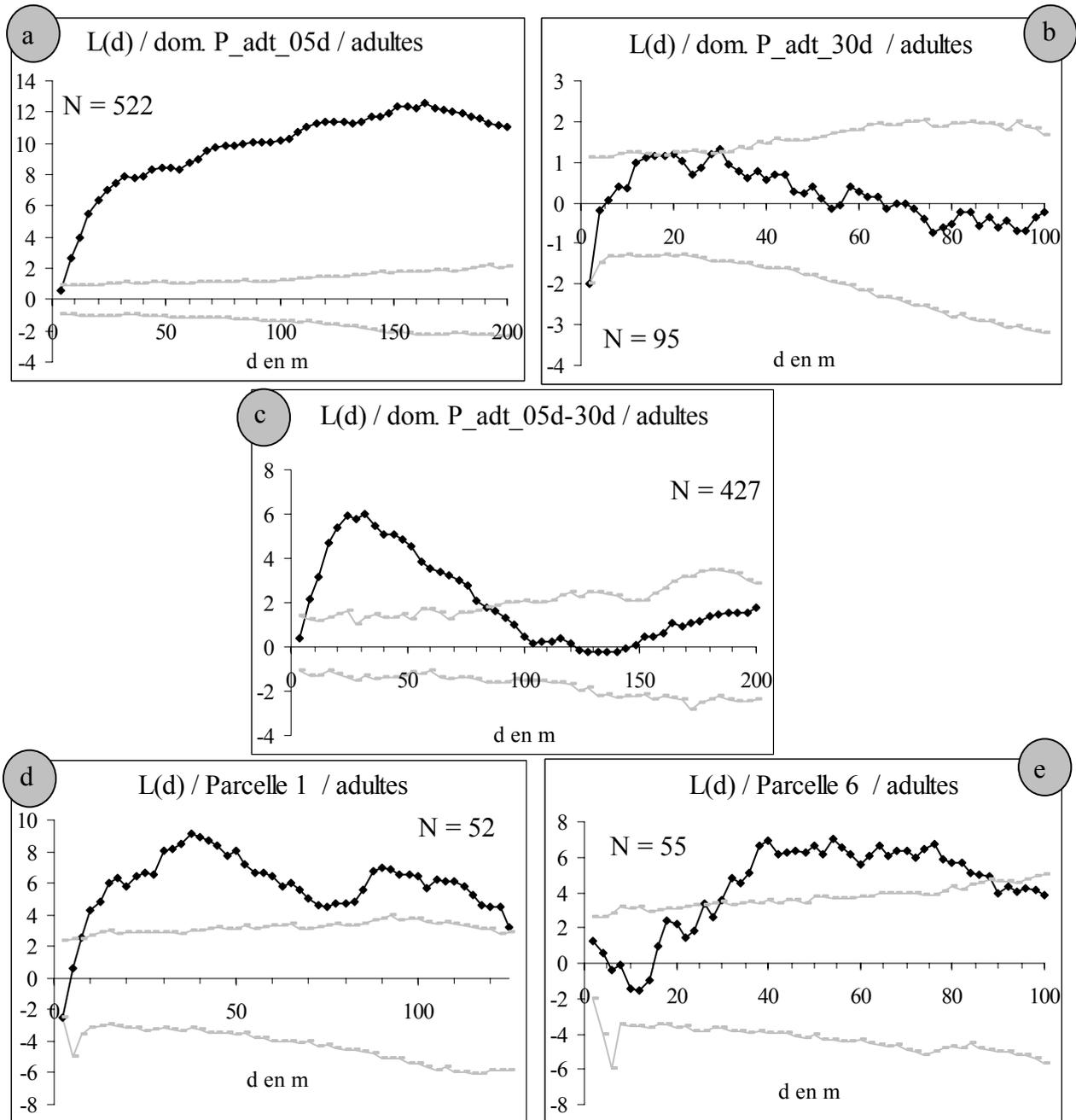


Figure IV.5 Analyse de la structure spatiale des adultes – Site de Paracou. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance sous l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude. a) zone P\_adt\_05d, b) P\_adt\_30d, c) P\_adt\_05d-30d, d) parcelle 1, e) parcelle 6.

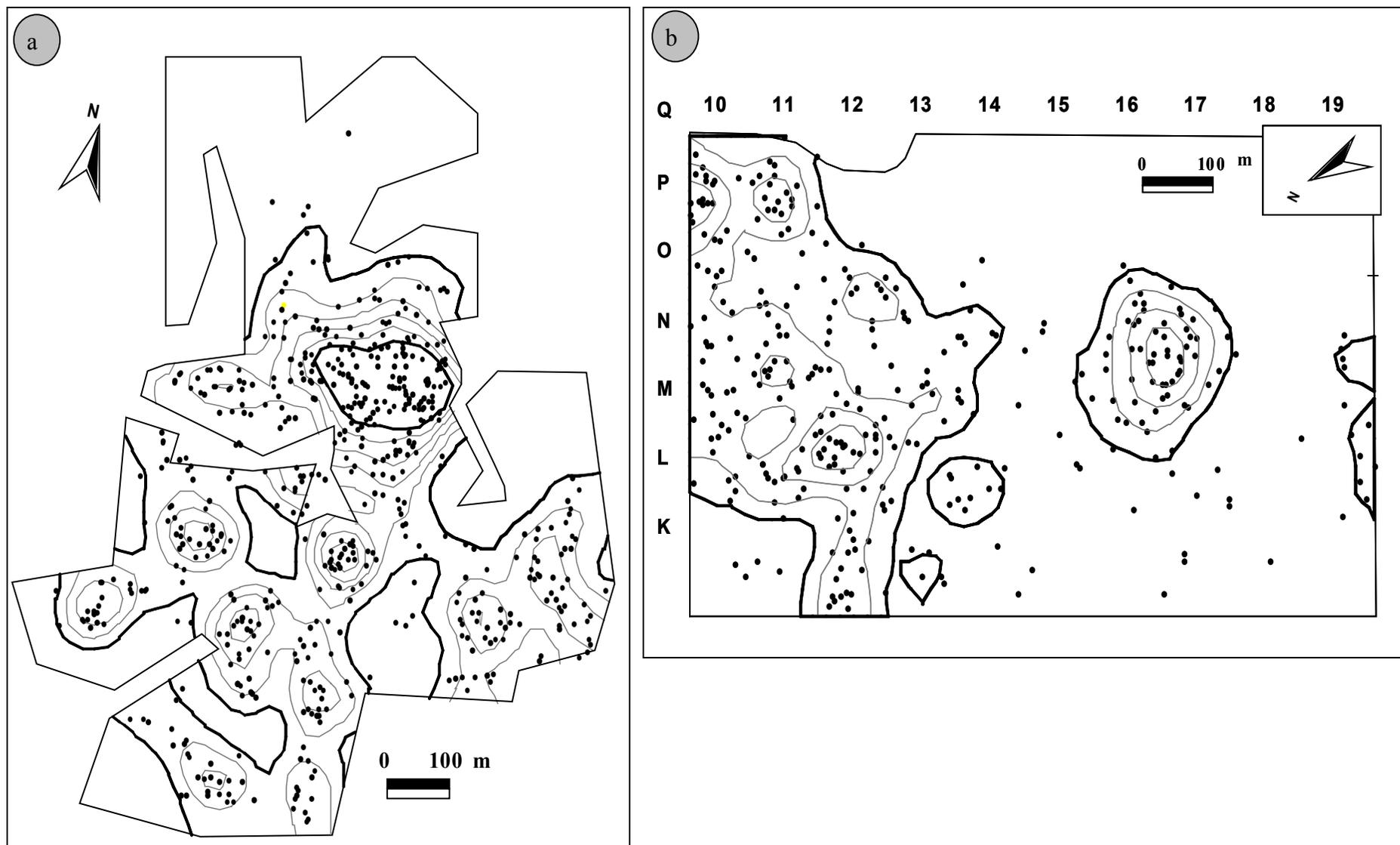


Figure IV.6 Courbes d'iso-densité sur les zones d'inventaire du site de Paracou et des Nouragues calculées sur la répartition des individus adultes. Les courbes conservées pour le découpage des domaines d'études sont en gras. La courbe de densité la plus faible vaut 5 ind./ha et 5 ind./ha séparent deux courbes d'iso-densité. a) Site de Paracou domaine P\_hb, b) Site des Nouragues domaine N\_gp.

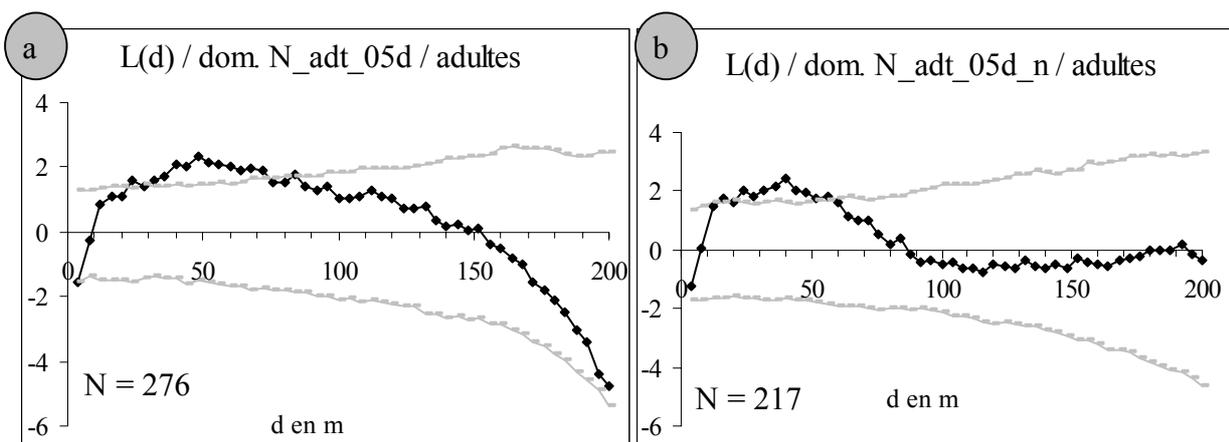


Figure IV.7 Analyse de la répartition des adultes. Site des Nouragues. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude. a) domaine  $N_{\text{adt}}_{05d}$ , b) domaine  $N_{\text{adt}}_{05d_n}$  (Figure IV.9).

### IV.3 Discussion

#### La répartition agrégée du Wacapou est complexe

Les analyses de la structure spatiale à petite échelle confirment les résultats de Collinet (1997) (obtenus pour des arbres de plus de 10 cm dhp). Les plaques topographiques sont composées d'agrégats de plus petites tailles. Sur l'ensemble des domaines étudiés, les pics d'agrégation s'observent pour des échelles très variables : 25 m pour le domaine  $P_{\text{adt}}_{05d-30d}$  ; 40 m pour la parcelle 1 à Paracou ; 50 m dans la parcelle 6 et sur le Grand plateau des Nouragues (domaine  $N_{\text{adt}}_{05d}$ ) ; 80 m dans la parcelle 1 et autour du Carré M16 sur le Grand plateau des Nouragues (Figure IV.1) ; de 100 à 150 m pour l'agrégat formant la zone  $P_{30d}$ . Ces pics étant eux-mêmes une taille moyenne d'agrégation sur les domaines d'études, il apparaît difficile de mettre en évidence une taille d'agrégation privilégiée du Wacapou à petite échelle. Cependant, excepté pour le domaine  $P_{30d}$  à Paracou pour lequel on observe seulement une tendance, on peut noter qu'à partir de 100 m de rayon, les agrégats observés sont eux-mêmes composés de groupes de plus petite taille ayant un rayon situé entre 25 et 50 m. La structure agrégée du Wacapou apparaît donc complexe et variable dès les petites échelles.

#### Influence des facteurs environnementaux

L'influence du sol et de la topographie sur la répartition du Wacapou qui se manifeste à l'échelle des plaques topographiques (Schulz 1960 et Traissac 1998b, Figure I.8 et Figure I.7) peut aussi s'observer à une échelle plus réduite. Sur la partie sud du domaine d'étude de Paracou les zones de moins de 5 ind./ha correspondent à des zones de bas de pentes et aux vallées des criques. Ces résultats confirment les observations de Collinet (1997).

Cependant au vu des données pédologiques disponibles sur ces domaines d'études les tailles observées des agrégats ne semblent pas dépendre uniquement des facteurs du sol. Sur le site de Paracou, malgré l'exclusion des zones de sols non favorables et des zones de faible densité, la répartition des arbres apparaît encore structurée (Figure IV.5). Sur le site des Nouragues, une partie de la plaque du Grand plateau est limitée à l'ouest par la crique Nouragues et au Nord par la pinotière perchée (Figure IV.1-a). Cependant la présence de larges plateaux sur ce

dispositif a permis de faire clairement apparaître que des bordures de plaques ne correspondent pas à des variations du sol (Figure IV.1). Les relevés pédologiques effectués sur les deux plateaux ont confirmé l'homogénéité des conditions édaphiques de part et d'autre des limites de plaques.

Sur le Grand plateau des Nouragues les discontinuités dans la densité du Wacapou (Figure IV.1-a) pourraient être dues à la présence de forêt de lianes qui refléterait une ouverture récente du couvert et traduirait la faible adaptation des wacapous à des conditions de forte luminosité. Cependant, la configuration du carré N16 nuance cette hypothèse car on peut y observer un nombre important de wacapous installés dans une forêt de liane. Par ailleurs, le sous-bois de ce type de forêt est parfois très ombragé et peut réunir des conditions favorables à l'installation du Wacapou. Il semble donc difficile de faire l'hypothèse d'une relation entre la présence de forêts de lianes et la baisse des densités locales de wacapous (observées localement).

### Hypothèse d'une dynamique propre à l'espèce

Les connaissances sur l'autécologie du Wacapou ne permettent donc pas d'expliquer toute la complexité et la variabilité de la répartition du peuplement adulte. Les conditions de sol et de topographie apparaissent comme des facteurs nécessaires et non suffisants à la mise en place du Wacapou. Les discontinuités dans la répartition du Wacapou se traduisant par la présence d'agrégats et de plaques pourraient donc dépendre de la dynamique propre de l'espèce.

On peut noter que les petites échelles d'agrégations, entre 20 et 50 m de rayon, observés dans presque toutes les analyses, sont voisines des distances moyennes de dissémination des graines de *Licania alba* par un acouchi (Jansen et al 2001 Figure I.). La variabilité de la taille des agrégats observés, pourrait être le résultat de l'extension de proche en proche d'agrégats de petites tailles. Cette hypothèse est cohérente avec le tempérament tolérant à l'ombre de l'espèce et ses faibles distances de dissémination. Cependant, suivant cette hypothèse, les échelles d'agrégation de petites tailles ne devraient plus apparaître au sein des groupes d'individus plus importants. Par ailleurs, les questions sur les facteurs limitant l'expansion spatiale de l'espèce restent entières.

#### IV.4 Récapitulatif des domaines d'analyse

Le Tableau IV.1 présente les caractéristiques de chaque zone et les Figure IV.8 et Figure IV.9 présentent le contour des différents sous-domaines pour le dispositif de Paracou et des Nouragues respectivement.

Domaine	Descriptif	Surface (ha)	Effectif d'adultes
P_inv	Zone d'inventaire des adultes autour de la Parcelle 16 de Paracou	75.3	564
P_hb	Sous domaine de P_inv : zone hors bas-fonds et pinotière	66.4	557
P_adt_05d	Sous domaine de P_hb : densité locale d'adultes supérieure à 5 ind./ha	36.7	522
P_adt_30d	Sous domaine de P_hb : densité locale d'adultes supérieure à 30 ind./ha	2.3	95
P_adt_05d-30d	Sous domaine de P_hb : densité locale d'adultes comprise entre 5 et 30 ind./ha	34.4	427
P_P1	Parcelle 1 du dispositif de Paracou hors sols hydromorphes	3.4	52
P_P6	Parcelle 1 du dispositif de Paracou hors bas-fonds	5.0	55
N_gp	"Grand Plateau" des Nouragues	69.0	336
N_adt_05d	Sous domaine de N_gp : densité locale d'adultes supérieure à 5 ind./ha	23.7	276
N_adt_05d_n	Partie Nord du domaine N_adt_05d	19.2	217

Tableau IV.1 Caractéristiques des différents domaines et sous-domaines d'analyse de la répartition des adultes.



Figure IV.8 Carte des domaines d'analyse des adultes sur le dispositif de Paracou. Le domaine P\_inv est le contour des cartes des domaines P\_xxx. Les domaines d'analyse sont en gris. a) P\_hb, b) P\_adt\_05d, c) P\_adt\_30d, d) Parcelle 1, e) Parcelles 6.

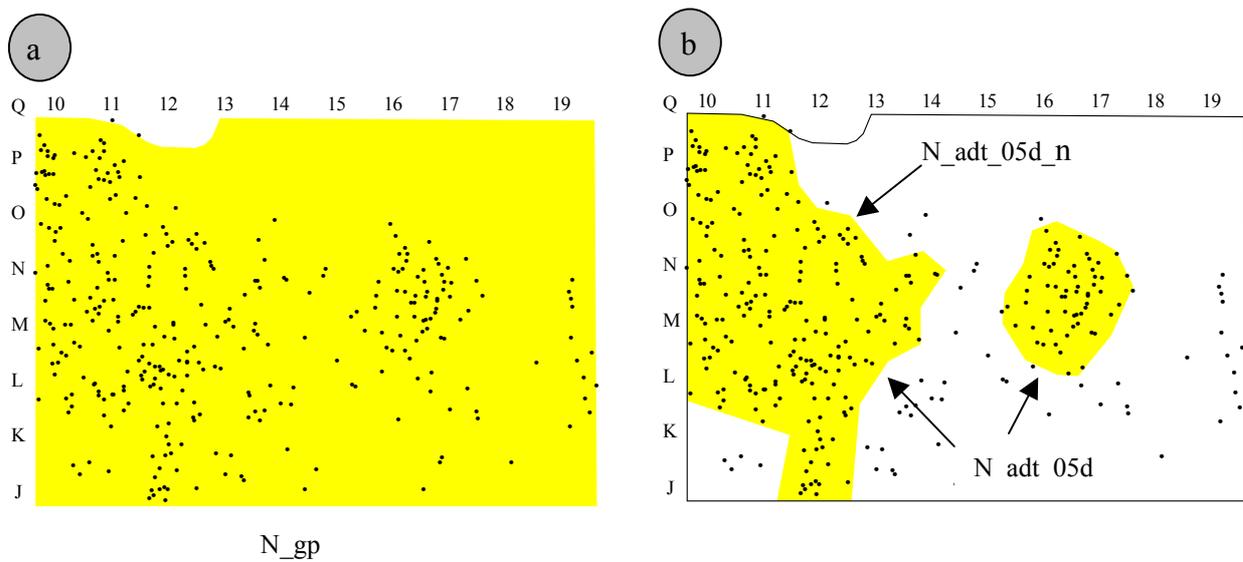


Figure IV.9 Carte des domaines d'analyse de la répartition des adultes sur le dispositif des Nouragues. Les domaines d'analyse sont en gris. a)  $N_{gp}$ , b)  $N_{adt\_05d}$  et  $N_{adt\_05d\_n}$ .

# Chapitre V COMMENT SONT REPARTIS LES DIAMETRES AU SEIN DE LA POPULATION INSTALLEE ?

L'objet de ce chapitre est d'apporter un premier point de vue dynamique sur la structure de la répartition spatiale du Wacapou grâce à la prise en compte des diamètres.

De façon à couvrir l'amplitude de diamètre la plus grande possible nous considérons tous les individus de plus de 10 cm de diamètre (population installée). Cette limite a été choisie en raison du volume important de données disponibles à partir de ce seuil (§ III.6).

La description (Tableau V.1) et les représentations cartographiques des zones d'analyses utilisées dans cette partie se trouvent en fin de chapitre (§ V.4), (Figure V.16 pour le site de Paracou et Figure V.17 pour le site des Nouragues).

## V.1 Analyse de la distribution des diamètres

### V.1.1 Résultats

Le diamètre moyen des arbres de plus de 10 cm de diamètre est de 35 cm pour Paracou, de 45 cm pour les Nouragues et de 34 cm pour Crique deux flots (vivants et morts).

La Figure V.1 présente les histogrammes des effectifs par classes de diamètre pour les trois sites étudiés. Les effectifs sont de 880 arbres à Paracou, 513 arbres au Nouragues et 94 arbres (vivants ou morts) pour Crique deux flots.

Sur le site des Nouragues, l'allure générale de la structure est en forme de « S couché » : on observe une baisse des effectifs jusqu'à la classe 20-25 puis une allure en cloche avec un maximum pour la classe des 45-50.

On retrouve cette structure en « S » pour les arbres en forêt de Crique deux flots, mais de façon moins marquée. En particulier, la décroissance est effective dès la classe des 40-45 puis la structure est chaotique. On peut noter que les effectifs sur ce dispositif sont moins importants et les mesures de circonférence moins précises car effectuées en grande partie sur des arbres morts sur pied (Chapitre VII).

Sur la zone P\_inv du site de Paracou, il est difficile de dégager une tendance générale malgré un effectif important d'individus. Entre 10 et 35 cm les effectifs sont à peu près stables, avec cependant un léger déficit pour la classe 25-30 et un déficit important pour la classe des 10-15 par rapport aux autres dispositifs. Puis, on observe une cloche centrée sur la classe des 45-50.

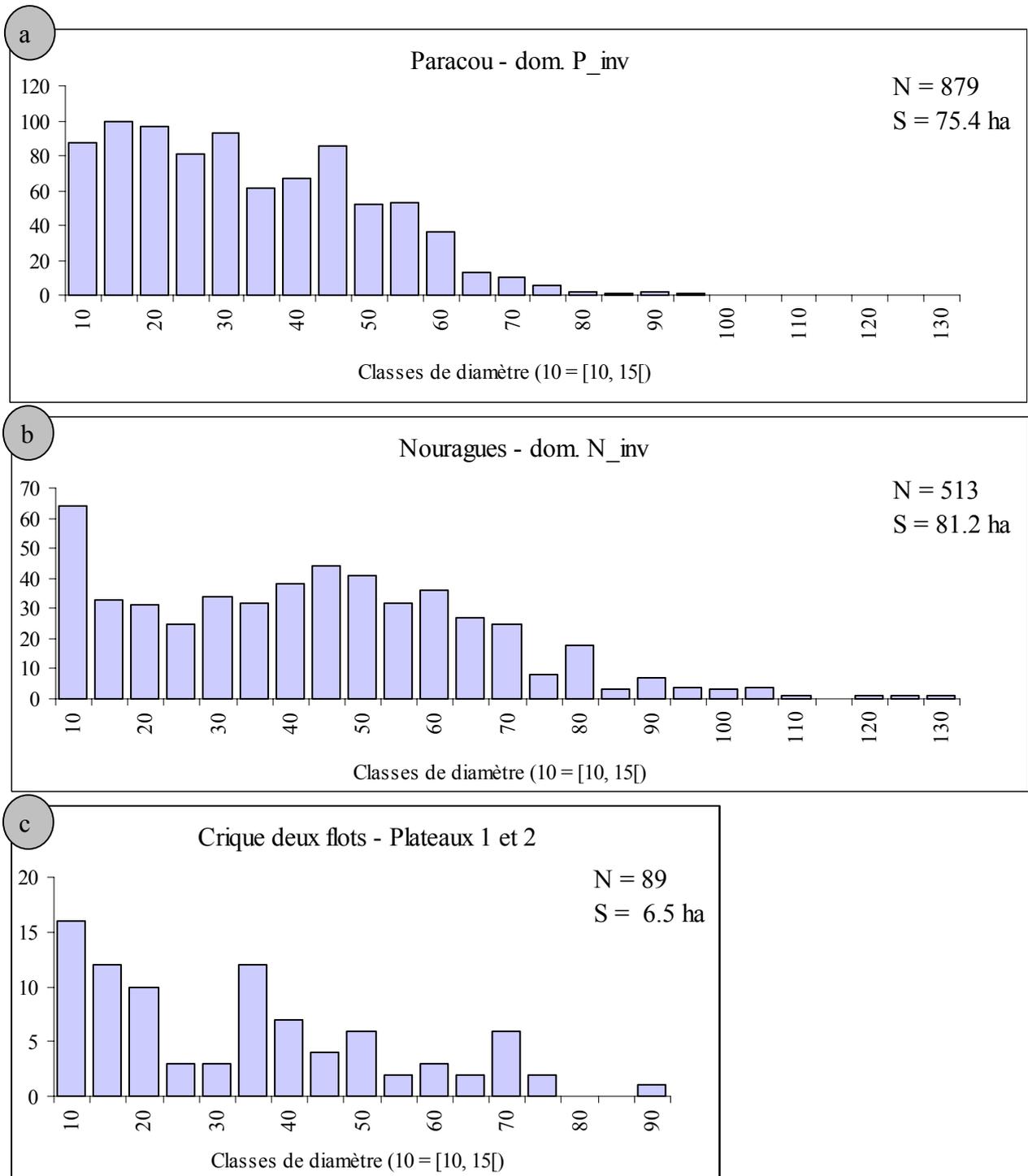


Figure V.1 Histogramme des effectifs par classes de diamètre. N : nombre total d'individus, S : surface inventoriée. a) Paracou domaine P\_inv, b) Nouragues, domaine N\_inv, c) Crique deux flots, plateaux 1 et 2.

La Figure V.2 présente les structures diamétriques des autres parcelles du dispositif de Paracou (adapté de Gourlet-Fleury (2000) avant exploitation. La structure varie entre les groupes de parcelles. Sur les parcelles du traitement 1, on retrouve une structure semblable à celle des Nouragues avec un déficit pour les classes 20-30 cm. Pour le traitement 2 les effectifs décroissent globalement lorsque le diamètre augmente avec cependant des maxima « locaux » pour les classes 20-25 cm et 35-40 cm, voire 55-60 cm. Sur les parcelles du traitement 3 les effectifs sont beaucoup moins importants. Les diamètres se distribuent autour de deux maxima pour les classes 10-15 cm et 40-45 cm.

Sur le groupe des parcelles témoins, il est possible de voir l'évolution de la structure au cours des 15 années d'inventaire. En 1984, la structure est plutôt comparable à celle observée sur la parcelle 16 et ses alentours (domaine P\_inv) : les effectifs sont constants jusqu'à la classe 35-40 cm puis décroissent rapidement. En 1999 la structure est en « S » avec un minimum pour la classe des 10-15 et une cloche centrée sur les 20-25 cm.

Des données des services forestiers du Surinam (Rollet 1974, p 267) nous ont permis de calculer des histogrammes par classes de 10 cm pour les diamètres de plus de 25 cm (Figure V.3). Ces données concernent des surfaces emboîtées de tailles croissantes.

Les structures pour des surfaces de 29 à 276 ha sont en forme de cloches centrées sur la classe 35-45 cm. Pour les plus grandes surfaces, le déficit de la classe 25-35 n'apparaît plus et la décroissance est effective dès la classe 45-55. Sur la surface de 311 ha rajoutée aux 276 ha, le diamètre moyen est plus faible (43,6 et 51 cm respectivement) et une densité plus élevée (3 et 1,88 ind/ha respectivement). Les 667 ha rajoutés aux 587 ont une densité de 0,1 arbre à l'hectare.

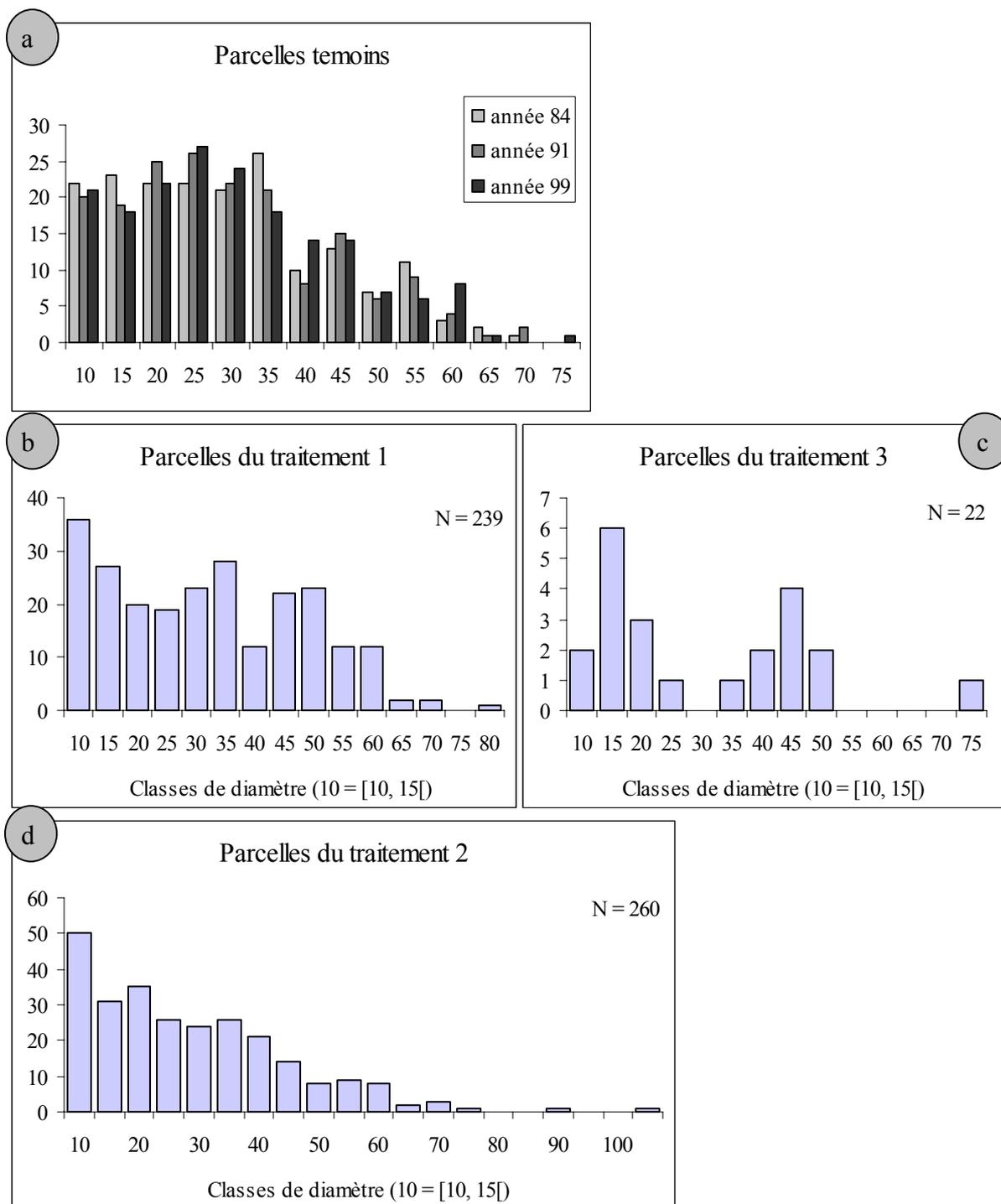


Figure V.2 Distributions diamétriques du Wacapou sur le dispositif de Paracou. a) parcelles témoins de Paracou pour 3 années d'inventaires : 1984, 1991, 1999. Avant exploitation (1984) b) groupe de parcelles du traitement 1, c) groupe de parcelles du traitement 3, d) groupe de parcelles du traitement 2.

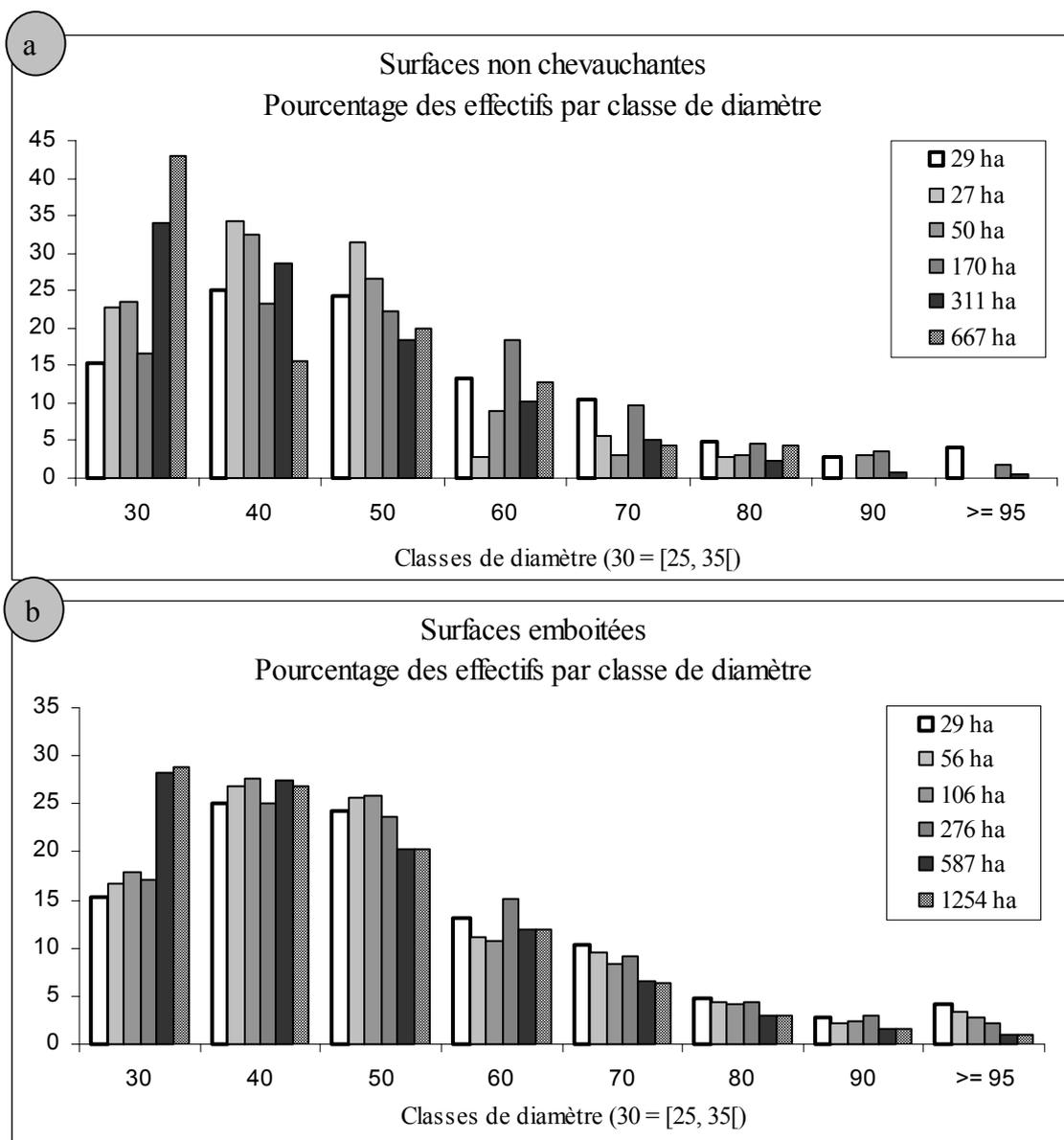


Figure V.3 Distributions diamétriques du Wacapou d'après les archives des services forestiers de Paramaribo au Surinam *in* Rollet (1974), a) histogrammes des effectifs par classes de diamètre pour des surfaces emboîtées, b) histogrammes des effectifs par classes de diamètre pour les surfaces juxtaposées.

## V.1.2 Discussion

La distribution diamétrique du Wacapou semble très variable à notre échelle d'étude. Le diamètre moyen ainsi que la forme des histogrammes varient entre les dispositifs (Figure V.1) ou même au sein du dispositif de Paracou. Les distributions varient aussi en fonction de l'échelle considérée (Figure V.3) ainsi qu'en fonction du temps (Figure V.2-a).

### V.12.1 Influence des facteurs du sol

Sur le site des Nouragues, le diamètre moyen des wacapous est supérieur à celui de Paracou et de Crique deux flots. Ce résultat est cohérent avec les différences édaphiques entre les dispositifs (§ III.2) et les préférences du Wacapou pour les sommets de collines et les sols à

drainage vertical libre (DVL). La différence de diamètre moyen et de densité entre deux zones voisines de 276 ha et 310 ha au Surinam va dans le sens de cette hypothèse. Les variations des conditions édaphiques pourraient être la cause des variations entre les distributions diamétriques observées, en particulier pour les différentes valeurs médianes des « cloches » observées et la décroissance plus ou moins marquée dans les classes de diamètre supérieures.

### **V.12.2 La distribution diamétrique du Wacapou est atypique pour une essence tolérante d'ombre**

La forme en « S », ou bimodale, bien observée aux Nouragues (Figure V.1-b) semble être dominante chez le Wacapou. Les classes correspondant aux maxima ou aux déficits d'effectifs sont variables mais ces variations sont cohérentes avec l'influence des facteurs du sol. Ce type de distribution ne correspond pas *a priori* à une distribution équilibrée attendue pour une espèce tolérante d'ombre.

Une distribution diamétrique est dite équilibrée si le nombre de jeunes tiges est suffisamment élevé pour assurer le renouvellement de l'espèce et si elle présente un nombre décroissant de tiges lorsque le diamètre augmente. Si l'on se place à petite échelle, ce type de distribution concerne principalement les espèces tolérantes d'ombre ou peu héliophiles qui peuvent mettre en place régulièrement un nombre important de jeunes. Les distributions diamétriques présentent un nombre élevé de faibles diamètres avec soit une décroissance régulière des effectifs lorsque le diamètre augmente, soit une structure en « J inversé » (Hartshorn 1980; Hubbell et Foster 1987; Pendje 1994). Les espèces héliophiles dont la régénération est liée au chablis, ne peuvent avoir qu'un recrutement discontinu et leur peuplement s'organise en cohorte. Leur distribution diamétrique présente une forme modale, en « cloche » ou bimodale (Rollet 1974; Durrieu de Madron et Forni 1997).

### **V.12.3 Hypothèse de populations en équilibre**

Des distributions diamétriques en forme de « S couché », ou bimodales, ont été observées pour des espèces non pionnières. Gourlet-Fleury (2000) note des distributions de cette forme pour le Gonfolo rose (*Qualea rosea*, Vochysiaceae) à Paracou. Debroux (1998) fait les mêmes observations pour le Moabi (*Baillonella toxisperma*, Sapotaceae) au Cameroun.

Ce type de distribution peut être considéré comme équilibré si l'on fait l'hypothèse que la vitesse de croissance en diamètre varie en fonction de la classe de diamètre : l'augmentation de la vitesse de croissance dans les classes moyennes (25-30 cm pour les Nouragues) compense une mortalité faible et entraîne une accumulation des effectifs dans les classes suivantes ou la croissance est plus faible (Jones 1956 in Debroux 1998, Gourlet-Fleury 2000). La décroissance des effectifs, observée entre les petites classes (10-20) et les classes moyennes, pourrait s'expliquer par les mêmes hypothèses : la croissance en diamètre pour ces classes est faible et ne compense pas la mortalité ce qui entraîne une baisse des effectifs dans la classe suivante.

Ces hypothèses ont été vérifiées par l'utilisation d'un modèle matriciel (Debroux 1998) pour le Maobi. Elles sont cohérentes avec les hypothèses de Oldeman (1974) sur le développement architectural des dryades ou « struggler » (Oldeman et Van Dijk 1991, Figure I.2). Lorsque l'individu est jeune il appartient à l'ensemble structural de l'avenir et sa croissance s'effectue plus en hauteur qu'en diamètre. Pour ce type d'individu Oldeman estime qu'en moyenne, la hauteur vaut environ cent fois le diamètre. Lorsque le jeune arbre atteint une taille suffisante - sa hauteur de libération (Cusset 1980), correspondant à un diamètre de libération - son architecture change, il appartient alors à l'ensemble structural du présent. La croissance en hauteur est plus faible, la croissance en diamètre est plus forte et le rapport hauteur/diamètre

devient inférieur à 100. Lorsque le houppier commence à dégénérer, l'individu passe à l'ensemble du passé et sa croissance en diamètre devient alors plus faible. D'après les hypothèses de Oldeman, on pourrait penser que le diamètre correspondant au passage à l'ensemble du présent (diamètre de libération pour Cusset 1980), est voisin du diamètre de maturité de l'espèce (Collinet 1997). Le minimum observé pour les classes 25-30 (Figure V.1-b, Figure V.2-b-c, Figure V.3) est donc cohérent avec le diamètre de maturité du Wacapou (25 cm (§I.31.1)).

#### **V.12.4 Hypothèse de populations en déséquilibre**

Les résultats sur le suivi des parcelles témoins à différentes dates (Figure V.2-a) montrent que la distribution diamétrique peut évoluer dans le temps et donc apparaître déséquilibrée. D'après ces résultats, la distribution évoluerait vers une forme en « S ». Ce déséquilibre peut être dû à des variations importantes du recrutement durant les années précédant la première observation et/ou à une variation de la mortalité depuis que la population est suivie.

Suivant cette hypothèse, on peut penser que les différences observées sur la position des maxima et des minima des différentes distributions observées ne seraient pas seulement liées aux facteurs du sol, mais dépendraient aussi de l'histoire de la population. Dans le cas d'espèce héliophile, la forme modale des distributions et leur variation dans le temps est attribuée à un vieillissement des populations dû à un arrêt du recrutement à l'échelle locale et/ou à des rajeunissements dus une mortalité massive des gros diamètres. En 1999 la structure des parcelles témoins est en « S » (Figure V.2-a) mais les maxima et minima sont décalés de deux classes de diamètre (15-20 et 25-30) par rapport à la structure des parcelles du traitement 1 en 1984 (Figure V.2-b). Sur les parcelles du traitement 2 (Figure V.2-d), l'allure générale est une décroissance des effectifs dans toutes les classes des diamètres mesurés. Cependant, cette décroissance est irrégulière et l'on pourrait noter trois, voire quatre, maxima successifs.

Les variations de la distribution, en fonction de l'échelle d'observation, (Figure V.3-b) sont cohérentes avec cette hypothèse. Pour une grande échelle d'observation, la prise en compte d'un grand nombre de configurations masque les différences de distributions observées à l'échelle locale (Swaine, Hall *et al.* 1987).

Les distributions diamétriques observées pourraient donc s'interpréter suivant deux hypothèses :

- (i) leur structure dépendrait de l'autécologie et du tempérament de l'espèce : influence du sol, variation de vitesse de croissance liées au tempérament du Wacapou.
- (ii) la dynamique forestière pourrait entraîner localement des variations importantes du recrutement et/ou de la mortalité pour certaines classes de diamètre entraînant des distributions diamétriques variables dans le temps.

L'analyse de la répartition spatiale des diamètres devrait permettre de préciser ces hypothèses à une échelle locale.

## V.2 Analyse des répartitions spatiales des diamètres

Les Figure V.5 et Figure V.5 présente la position des arbres de plus de 10 cm dhp sur le site de Paracou et des Nouragues respectivement.

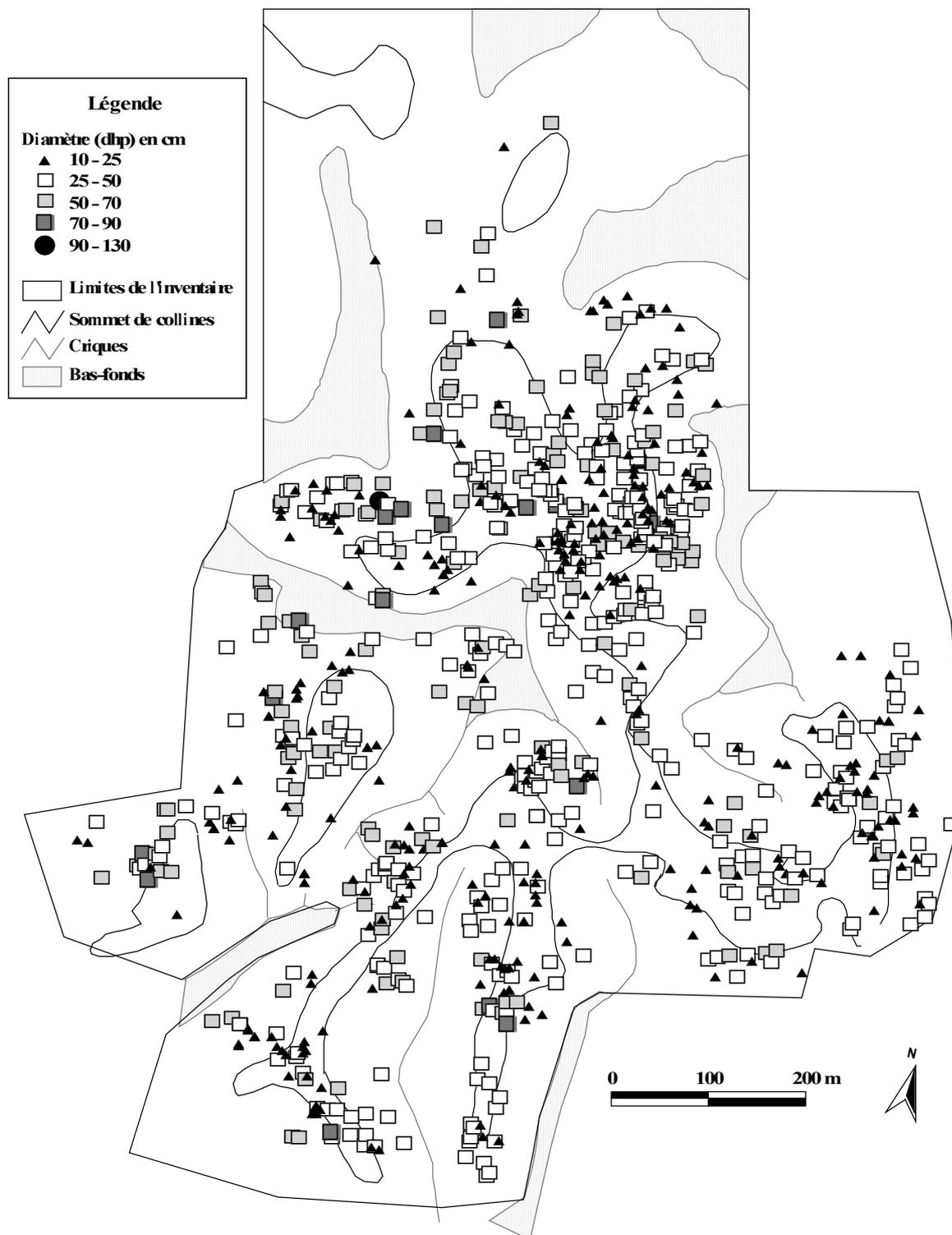


Figure V.4 Carte des arbres de plus de 10 cm sur le site de Paracou, domaine P\_inv.

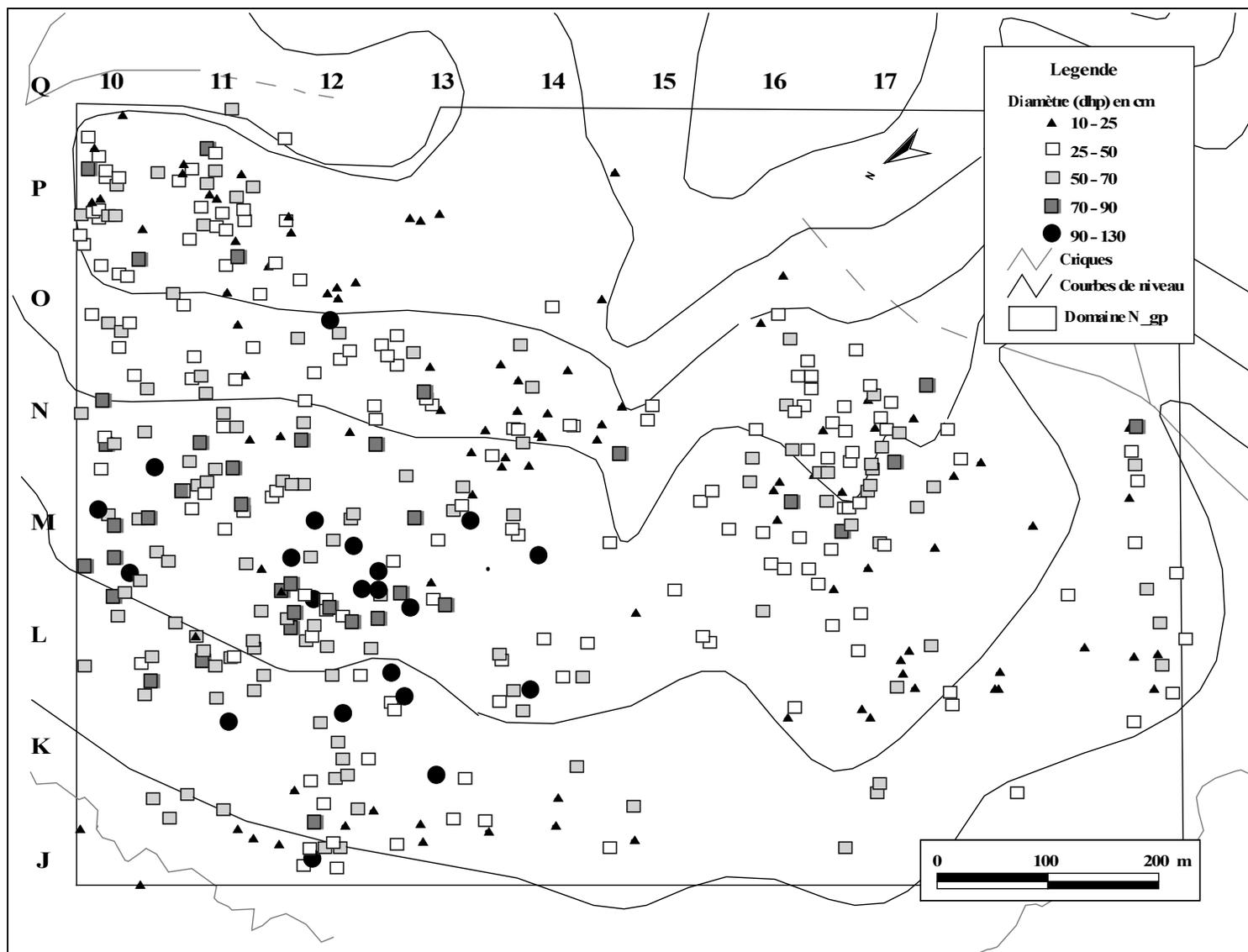


Figure V.5 Carte des arbres de plus de 10 cm sur le site des Nouragues, domaine N\_gp.

## V.2.1 Résultats

Nous avons calculé l'autocorrélation spatiale des diamètres sur la zone du Grand plateau des Nouragues (domaine N\_gp, Figure IV.9) et sur le domaine d'étude de Paracou en excluant les zones de bas-fonds (domaine P\_hb, Figure IV.8). Les analyses (Figure V.6) font apparaître une autocorrélation positive des diamètres qui est significative pour toutes les échelles d'analyse. Ceci témoigne d'une hétérogénéité qui peut être celle de la densité locale et/ou celle de l'intensité locale de la marque, c'est-à-dire de la répartition des diamètres (§ II.32.5). L'hétérogénéité semble être plus importante sur le dispositif des Nouragues.

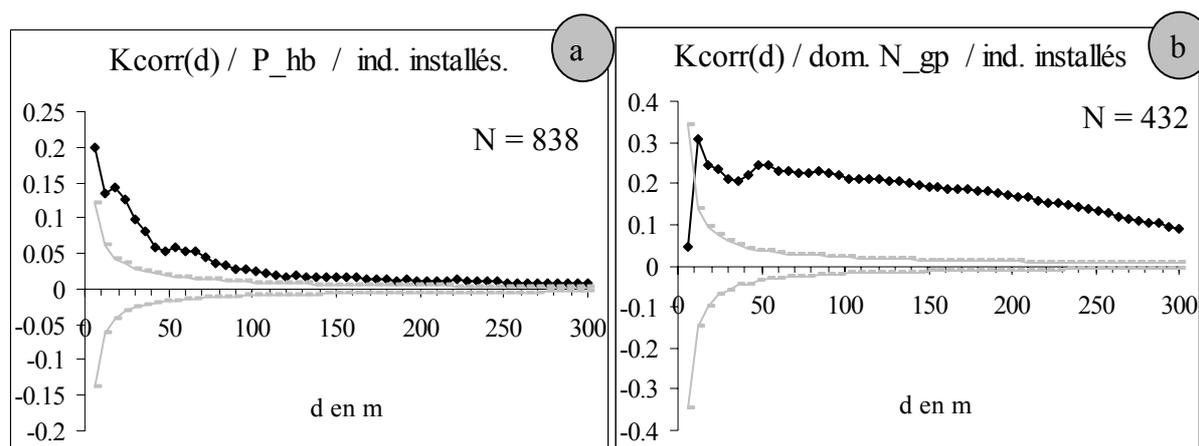


Figure V.6 Autocorrélation spatiale des diamètres des individus installés. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude. a) Site de Paracou zone P\_hb, b) Site des Nouragues zone N\_gp.

Les domaines d'études ont été découpés suivant la densité locale des arbres de plus de 10 cm de diamètre. Les densités locales ont été calculées pour un rayon de 50 m autour des nœuds d'une grille de 20 m sur 20 m. La Figure V.7 présente les distributions des densités locales observées sur les deux domaines d'étude. Dans les deux cas la plus forte discontinuité est observée pour 5 ind./ha. Sur le site de Paracou, une zone de plus de 20 ind./ha a aussi fait l'objet d'une analyse particulière car elle correspond à une zone ne présentant pas de variations importantes de la topographie. La Figure V.8 présente les courbes iso-densité obtenues.

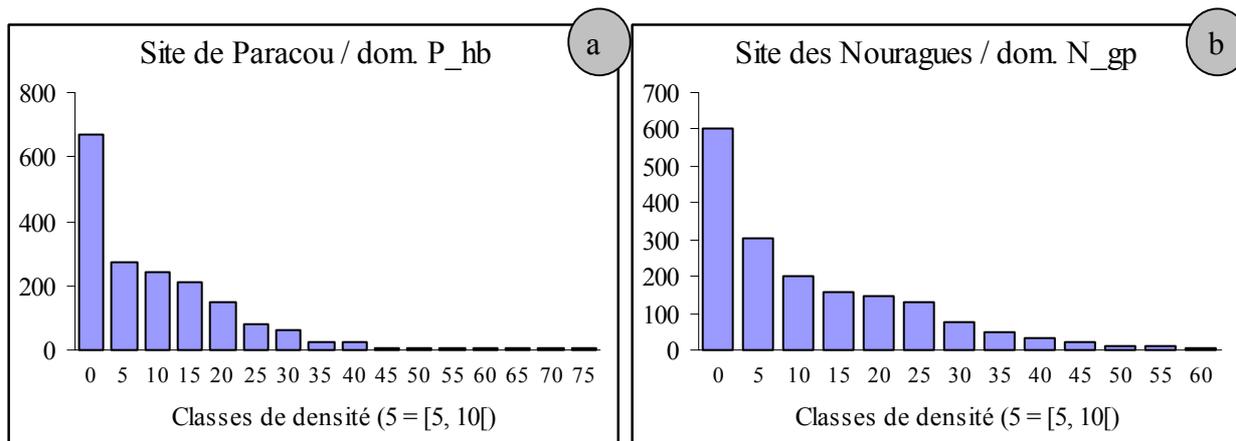


Figure V.7 Distribution des densités locales des arbres de plus de 10 cm de diamètre calculée pour un rayon de 50 m autour des nœuds d'une grille de 20 m sur 20 m. a) Site de Paracou, domaine P\_hb, b) Site des Nouragues, domaine N\_gp.

Sur Paracou, (Figure V.9), l'autocorrélation calculée sur le domaine P\_pa\_05d montre une corrélation significativement positive jusqu'à une échelle de 100 m, puis on observe seulement une tendance. On peut noter un pic autour de 20 m de rayon, puis un plateau jusqu'à 35 m. Un deuxième plateau est visible entre 50 et 90 m. L'autocorrélation positive à petite échelle traduit la présence de groupes d'arbres de diamètres voisins. Ces groupes auraient un diamètre compris entre 20 et 30 m. Le deuxième plateau peut être interprété comme une répétition de cette structure. Sur le domaine P\_pa\_20d on observe une structure similaire mais l'autocorrélation est moins marquée. Pour des distances supérieures à 100 m on observe une tendance à l'autocorrélation négative. La taille des surfaces d'analyse ne permet pas une interprétation rigoureuse car la part de correction des effets des bords est très importante pour ces échelles. Cependant, la décroissance de l'autocorrélation avec la distance pourrait être la conséquence d'un gradient de diamètre sur la surface d'analyse.

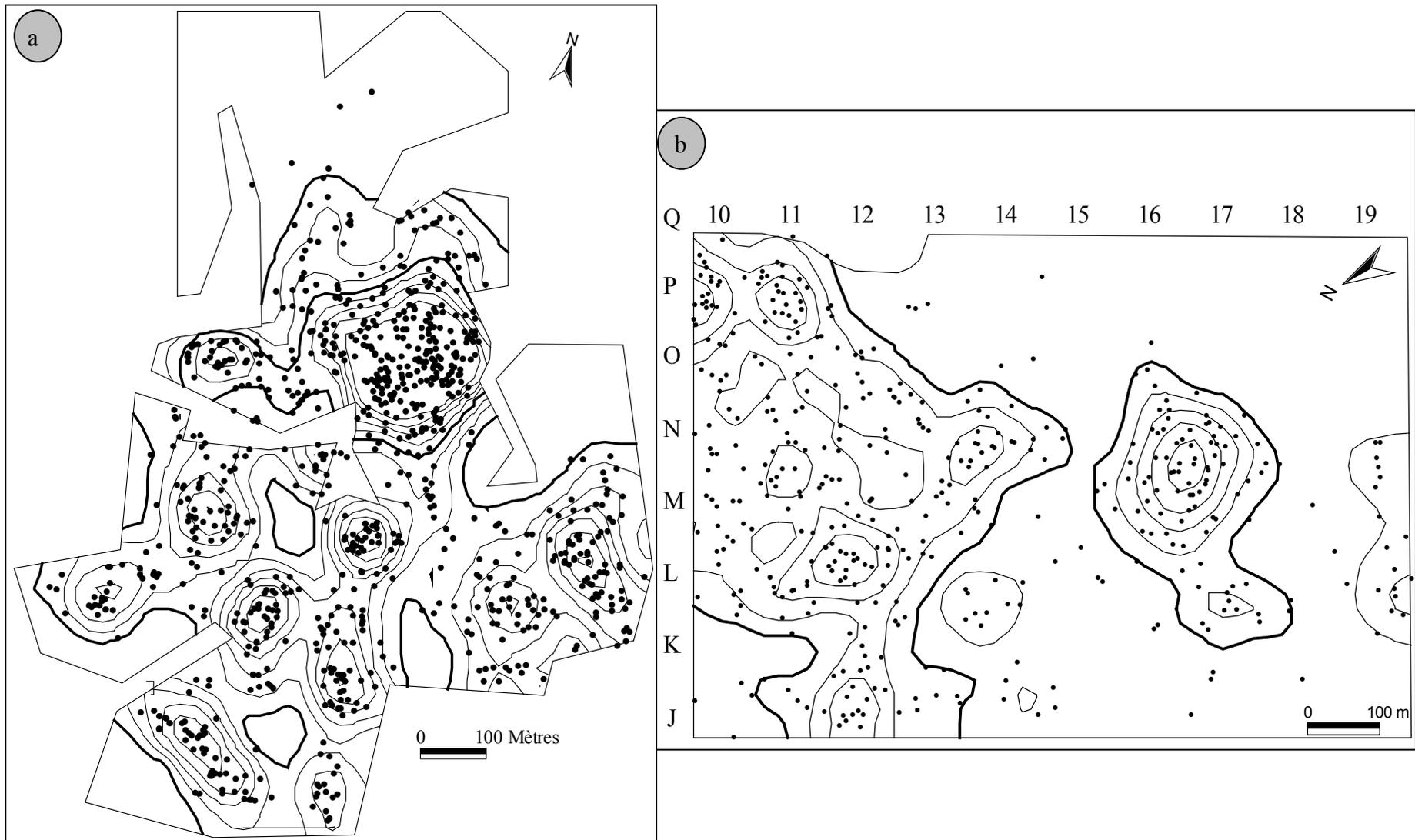


Figure V.8 Courbes d'iso-densité sur les zones d'inventaire du site de Paracou et des Nouragues calculées sur la répartition des individus >10 cm. Les courbes conservées pour le découpage des domaines d'études sont en gras. La courbe de densité la plus faible vaut 5 ind./ha et 5 ind./ha séparent deux courbes d'iso-densité. a) Site de Paracou domaine P\_hb, b) Site des Nouragues domaine N\_gp.

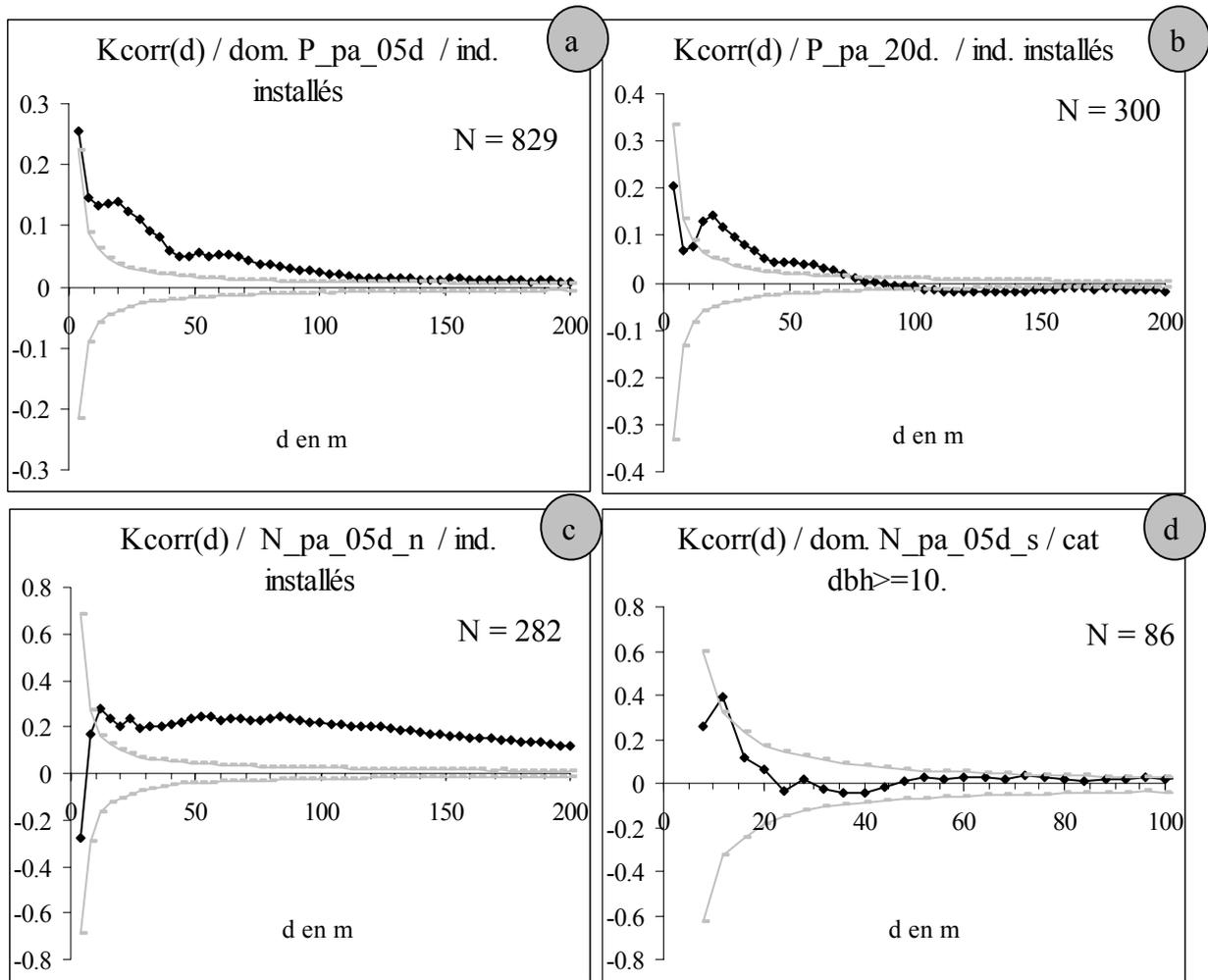


Figure V.9 Autocorrélations spatiales des diamètres - Site de Paracou. Les courbes en noir représentent les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude. a) zone P\_pa\_05d, b) zone P\_pa\_20d, c) zone N\_pa\_05d\_n, d) zone N\_pa\_05d\_s.

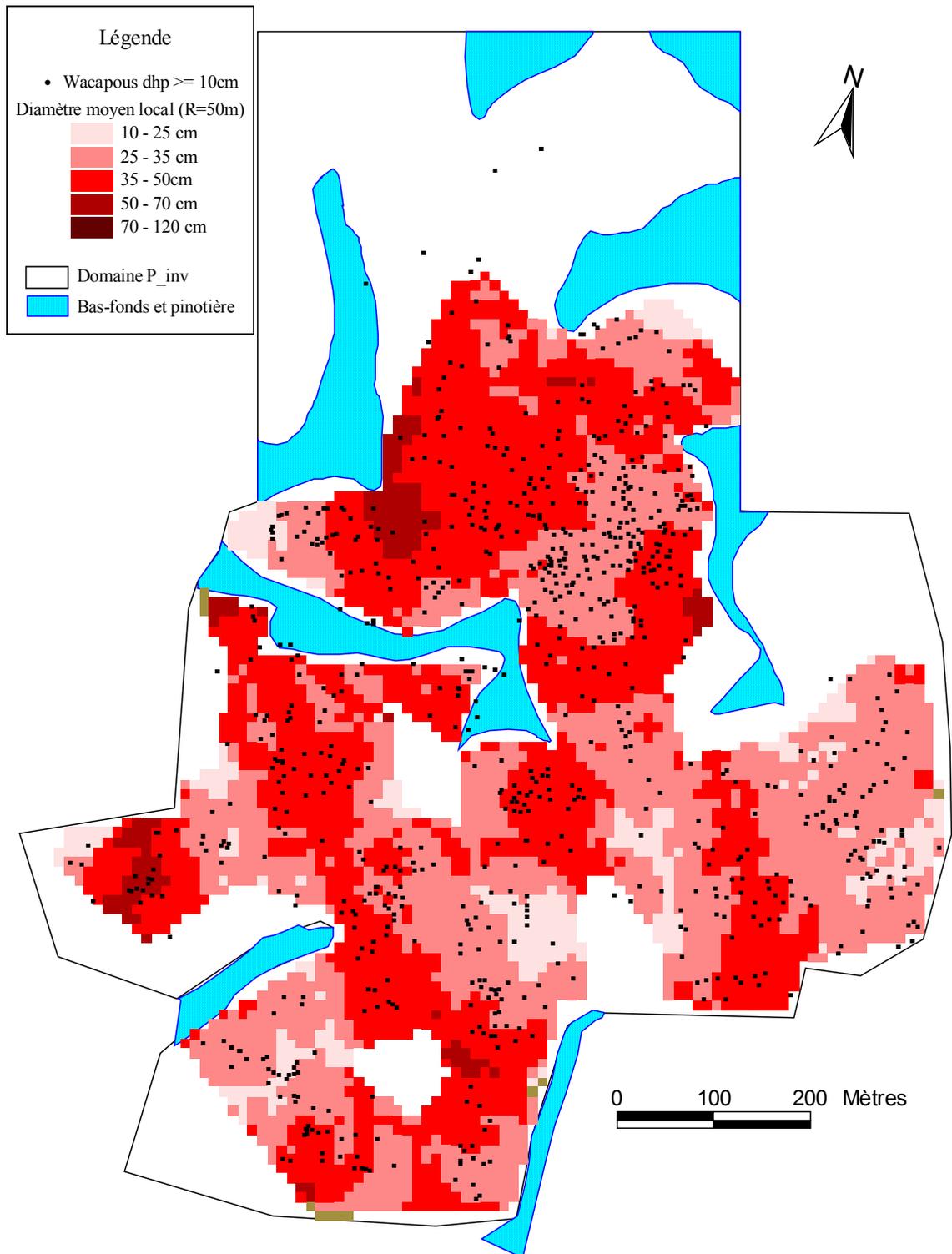


Figure V.10 Carte des diamètres moyens locaux pour un rayon de 50 m. Site de Paracou, domaine P\_pa\_05d.

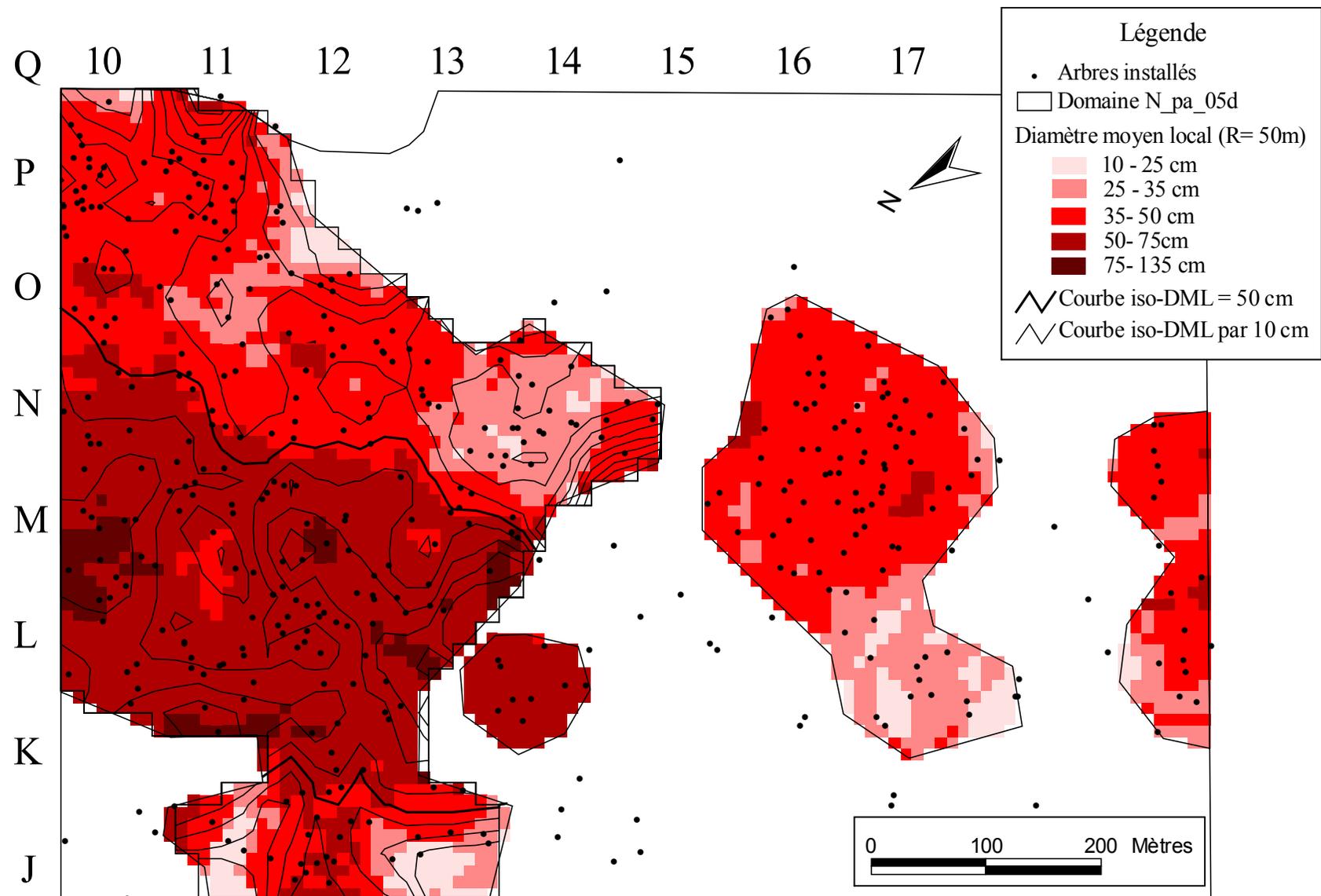


Figure V.11 Carte des diamètres moyens locaux pour un rayon de 50 m. Site des Nouragues, domaine N\_pa\_05d.

Sur le site des Nouragues, la courbe iso-densité 5 ind./ha (Figure V.8-b) délimite deux zones importantes, une au nord du Grand plateau (appelée N\_pa\_05d\_n) et une au sud (appelée N\_pa\_05d\_s).

L'analyse sur la zone sud (N\_pa\_05d\_s Figure V.17-a) détecte une tendance à l'autocorrélation positive à petite échelle autour de 12 m. Sur la zone nord (N\_pa\_05d\_n Figure V.17-a) l'analyse témoigne toujours d'une hétérogénéité (Figure V.9). En l'absence d'hypothèses pouvant expliquer cette hétérogénéité, nous avons cherché à cartographier les variations du diamètre moyen local (DML) sur ce domaine d'étude (§ II.32.5). La Figure V.11 présente la carte des courbes iso-DML calculées à partir de la position des arbres de plus de 10 cm dhp. Quinze voisins ont été pris en compte pour l'interpolation des courbes (l'Annexe 4 présente l'erreur d'estimation en fonction du nombre de voisins). D'autre part, le diamètre moyen local a été calculé sur un rayon de 50 m autour du centre des cellules d'une grille de 10 m sur 10 m. Ces deux représentations mettent en évidence une direction préférentielle de variation des diamètres. Ce calcul a aussi été effectué sur le site de Paracou, domaine P\_pa\_05d (Figure V.10).

Deux sous-domaines d'étude ont été définis à partir de la courbe de niveau iso-DML de 50cm : N\_pa\_05d\_gb pour la zone homogène de DML supérieurs à 50 cm (Figure V.17-b) et N\_pa\_05d\_bm pour la zone de diamètres plus faibles (Figure V.17-c). Ce dernier sous-domaine est composé des deux parties formant les bordures de la plaque. Pour la suite, des analyses seules la partie la plus importante, au sud-est de la plaque a été conservée.

Afin de faciliter la lecture, les domaines N\_pa\_05d\_gb et N\_pa\_05d\_bm seront appelés N\_gros-bois et N\_bois-moyen respectivement.

Sur N\_gros-bois on détecte une tendance à l'autocorrélation négative pour des distances de 40 m environ (Figure V.12). L'histogramme des diamètres (Figure V.13-a) est uni-modal avec un diamètre moyen de 63 cm. Sur le domaine N\_bois-moyen on observe une tendance vers l'autocorrélation positive autour de 10 m, puis une tendance à l'autocorrélation négative autour de 30 m (Figure V.12). Cette zone présente des groupes d'arbres de tailles proches d'environ 20 m de diamètre. La tendance à l'autocorrélation négative pourrait signifier que le diamètre moyen d'un groupe est corrélé négativement avec le diamètre moyen des groupes qui lui sont immédiatement voisins. Sur cette zone, l'histogramme des diamètres est bi modal (Figure V.13-b). L'autocorrélation négative pourrait être due à la juxtaposition de groupes d'arbres appartenant à chacun des modes. L'histogramme des diamètres a aussi été calculé sur le domaine N\_pa\_05d\_s (Figure V.13-c). Il est aussi de forme bi modale.

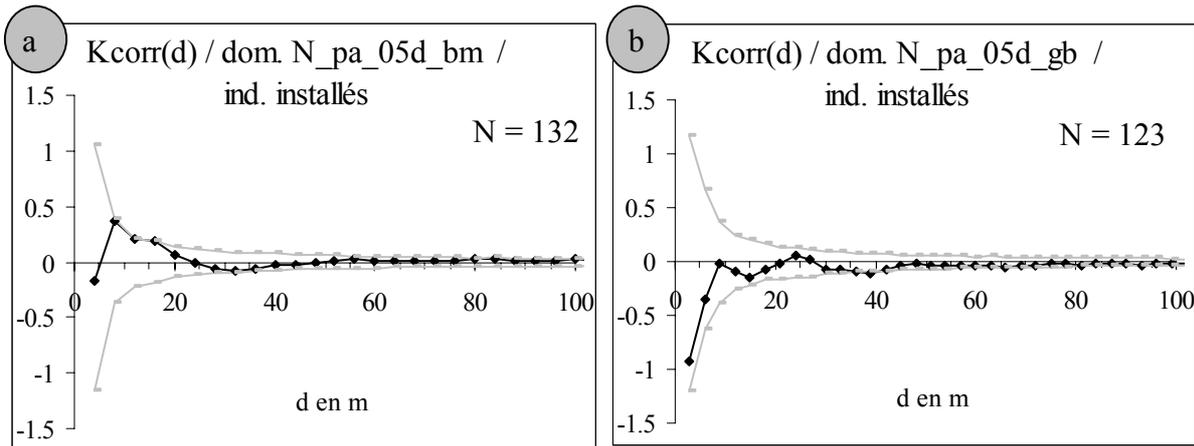


Figure V.12 Autocorrélations spatiales des diamètres - Site des Nouragues. Les courbes en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude. a) zone N\_bois-moyen, b) zone N\_gros-bois.

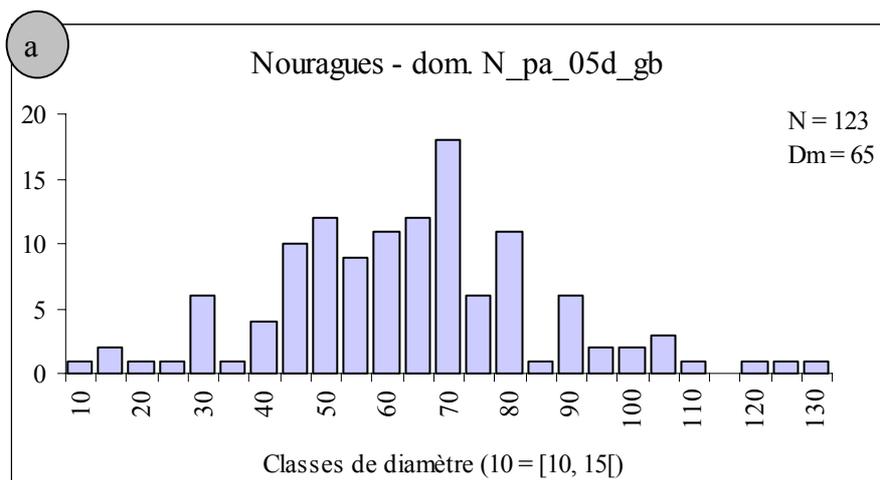
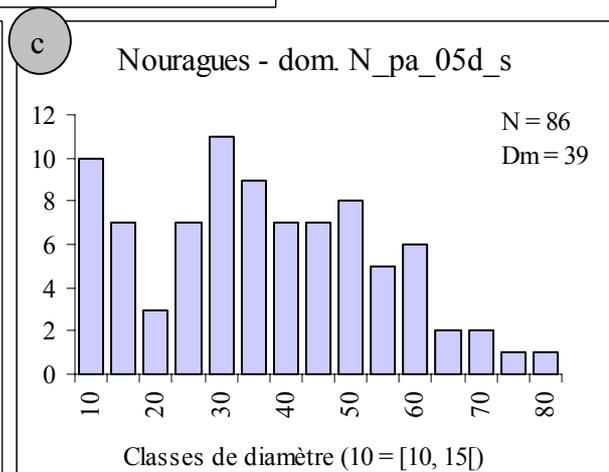
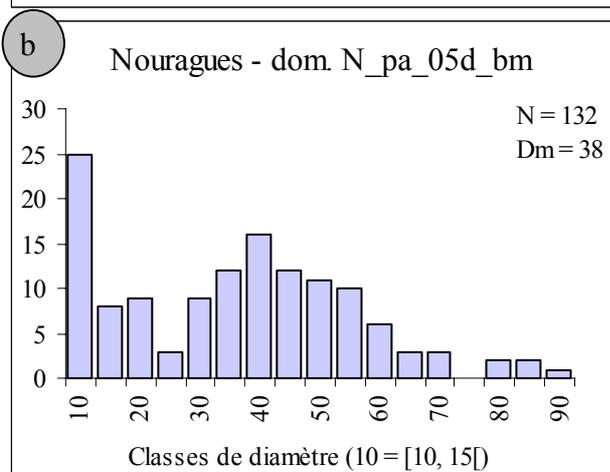


Figure V.13 Distribution des diamètres - Site des Nouragues.

N est le nombre d'arbres de plus de 10 cm de diamètre sur le domaine et Dm est le diamètre moyen.

- a) domaine N\_gros-bois,
- b) domaine N\_bois-moyen,
- c) domaine N\_pa\_05d\_s.



## V.2.2 Discussion

### V.22.1 La répartition des diamètres au sein d'une plaque ou d'un agrégat n'est pas aléatoire

Les analyses de la structure diamétrique spatiale à l'échelle de la plaque (Figure V.6) montrent une autocorrélation positive des diamètres qui met en évidence la présence de groupe d'arbres de diamètres voisins.

L'échelle de la structure des diamètres semble liée à la taille des structures spatiales mise en évidence à partir de la population adulte. Sur Paracou, ces groupes ont un diamètre moyen de 20 m qui est voisin de la taille des agrégats mise en évidence sur la zone P\_adt\_05d-30d (Figure IV.5). Sur les Nouragues, au sein de l'agrégat centré sur le carré M16 les diamètres sont structurés à une échelle faible, alors que sur l'agrégat de grande taille (domaine N\_adt\_05d\_n) on peut mettre en évidence une zone dont la largeur est de plusieurs centaines de mètres et pour laquelle le diamètre moyen local est supérieur à 50 cm.

La répartition des diamètres moyens locaux sur l'ensemble de cet agrégat semble mettre en évidence un double gradient de diamètre du centre de la plaque vers chacune de ses limites. De manière moins évidente un autre gradient est observé sur le domaine P\_pa\_20d à Paracou. D'après la carte des diamètres moyens locaux sur ce domaine, les zones les plus denses au centre de l'agrégat correspondraient à des zones de diamètres plus faibles (Figure V.10).

### V.22.2 Influence du sol et de la lumière sur la croissance

On pourrait penser que les groupes d'arbres de diamètres voisins se sont formés suivant l'hétérogénéité des conditions de sol ou de lumière à petite échelle. D'après les données édaphiques disponibles pour la parcelle 16 (Figure III.4), cette hypothèse serait vérifiée sur le domaine P\_pa\_20d. Les gros diamètres au nord-ouest du domaine correspondent avec des zones de sols plus profonds situées en haut de pente et sur la rupture de pente.

Des analyses font apparaître des auto corrélations positives pour des échelles très faibles : à partir de 20 m sur le domaine P\_pa\_05d, 10 m pour les domaines N\_pa\_05d\_s et N\_bois-moyen. Ces rayons sont de l'ordre de grandeur de la couronne d'un arbre ou d'un chablis. Aussi, on pourrait penser que ces groupes d'arbres de diamètres voisins sont composés d'arbres étant passés simultanément de l'ensemble de l'avenir à l'ensemble du présent au profit d'une ouverture de la canopée propice à la croissance du Wacapou. Cette hypothèse est cohérente avec les bonnes capacités de réaction à la lumière du Wacapou à des stades âgés (§ I.31.4).

Cependant sur le site de Nouragues, les connaissances dont nous disposons sur les conditions édaphiques du Grand plateau, ne permettent pas d'expliquer les hétérogénéités observées dans la répartition des diamètres. En particulier les sols ne sont pas différenciés suivant la pente et possèdent un drainage vertical libre quelle que soit leur position topographique. D'autre part la taille de la zone de gros diamètres, observée sur le Grand plateau, ne semble pas compatible avec l'hétérogénéité due aux conditions lumineuses. Si cette hétérogénéité pouvait expliquer l'autocorrélation spatiale observée à très petite échelle, il semble qu'un mécanisme d'un autre type soit responsable de la concentration de gros diamètres au centre de la plaque des Nouragues.

### V.22.3 Hypothèse de disséminations rares à longues distances et formation d'agrégats « primaires »

Les limites de plaque au Nord-est du Grand plateau et sur le plateau V qui font face à des conditions édaphiques peu contraignantes, semblent être organisées sur deux niveaux (Figure

V.14) : un chapelet d'arbres se situe entre 50 et 100 m de la bordure plus dense de la plaque. Sur le Grand plateau aucun de ces individus n'est mature. Ces arbres pourraient donc être issus de disséminations rares à longue distance. Ce type de dissémination par des agoutis a déjà été observé avec des graines de *Carapa procera* (Jansen et Forget 2001) sur des distances de plus de 120 m. Des individus isolés pourraient être à l'origine de la formation d'agrégats d'une taille voisine de la distance maximale de dissémination du Wacapou c'est-à-dire de 20 à 30 m de rayon (§ I.31.2) comme observés sur le peuplement adulte (§ IV.3). Les agrégats de ce type seront appelés des « agrégats primaires » dans la suite du texte.

#### **V.22.4 Hypothèses de populations localement déséquilibrées et de l'existence de cohortes**

Sur le domaine N\_gros-bois, qui représente une surface de plus de 10 hectares, les classes de petits diamètres sont quasiment absentes (Figure V.13). Sur cette zone le peuplement de wacapous présente donc un déséquilibre démographique important. La forme uni-modale de la distribution des diamètres s'apparente à une distribution issue du vieillissement d'une cohorte d'individus. La distribution observée pourrait donc être la conséquence d'un blocage du recrutement du Wacapou. Un tel mécanisme pourrait être à l'origine de la mise en place des groupes d'arbres de diamètres voisins mis en évidence par les analyses d'autocorrélation spatiale.

Cette hypothèse est cohérente avec les distributions diamétriques très variables du Wacapou et leurs similitudes avec les distributions des essences héliophiles (§ V.12.4) : la présence de modes au sein des distributions à l'échelle locale et la variation dans le temps (en une quinzaine d'années) de la distribution sur les parcelles témoins de Paracou. Malgré son tempérament d'espèce tolérance à l'ombre, le Wacapou ne parviendrait pas à mettre en place des jeunes individus à proximité des arbres adultes.

Si l'on considère cette hypothèse sur plusieurs phases de recrutement, la répartition spatiale du Wacapou peut être envisagée d'une manière dynamique. La Figure V.15 illustre en partie ces hypothèses sur le Grand plateau des Nouragues. A partir d'un arbre isolé, les disséminations du Wacapou à courtes distances, entraînent la mise en place d'un agrégat primaire. Au sein de cet agrégat, la régénération est bloquée et le recrutement se fait préférentiellement en bordure. L'agrégat s'agrandit en gardant une allure grossièrement circulaire. Sur la carte 1 Figure V.15 on pourrait deviner deux agrégats primaires étendus de 150 m de diamètre. Des disséminations à longues distances émanant de ces agrégats peuvent aboutir à la mise en place de semenciers isolés. Si les conditions édaphiques le permettent, comme sur le site des Nouragues, l'agrégat continue de s'étendre ou peut fusionner avec d'autres groupes formant un agrégat secondaire de forme variable et de plusieurs centaines de mètres de diamètre. Sur les cartes 2, 3 et 4 de la Figure V.15 on observe la fusion des deux premiers agrégats et la mise en place d'un agrégat primaire au sud-ouest de la zone. Sur les cartes 5 et 6 l'agrégat secondaire et l'agrégat primaire se rejoignent et forment une plaque. Suivant la physionomie de la bordure de l'agrégat secondaire ou de la plaque, le recrû s'effectue le long d'un front et les nouvelles cohortes forment des bandes parallèles à ce front. Aux Nouragues les derniers individus recrutés sont principalement situés sur deux fronts correspondant aux deux bordures de la plaque (Figure V.15 cartes 8 et 9).

Différentes hypothèses peuvent être formulées sur les mécanismes pouvant être responsables d'un blocage du recrutement à proximité des arbres adultes. Elles seront discutées au paragraphe VI.4.

#### **V.22.5 Formation de distributions diamétriques en « S » en bordure de plaque**

Lorsque le front de progression atteint un agrégat primaire, formé à la suite d'une dissémination à longue distance, le recrû ne s'effectue que sur les zones libres situées autour

de l'agrégat déjà en place. La cohorte en bande issue du front de progression ne serait donc pas continue mais entourerait des cohortes primaires plus anciennes. Ce processus pourrait aboutir à juxtaposition de groupes d'arbres dont le diamètre moyen est très différent du diamètre moyen des groupes voisins. Ces hypothèses pourraient expliquer la présence de distributions diamétriques en « S » sur les bordures de la plaque du Grand plateau des Nouragues (domaine N\_bois-moyen et N\_pa\_05d\_s. Figure V.13). L'autocorrélation, positive puis négative des diamètres, observée en bordure de plaque (domaine N\_bois-moyen Figure V.12) et la structure des diamètres (domaine N\_bois-moyen et N\_pa\_05d\_s Figure V.13) pourrait être la conséquence de ces hypothèses. On peut aussi noter des variations importantes du DML sur la bordure Nord-ouest de la plaque du Grand plateau (Figure V.11) qui sont cohérentes avec ces hypothèses.

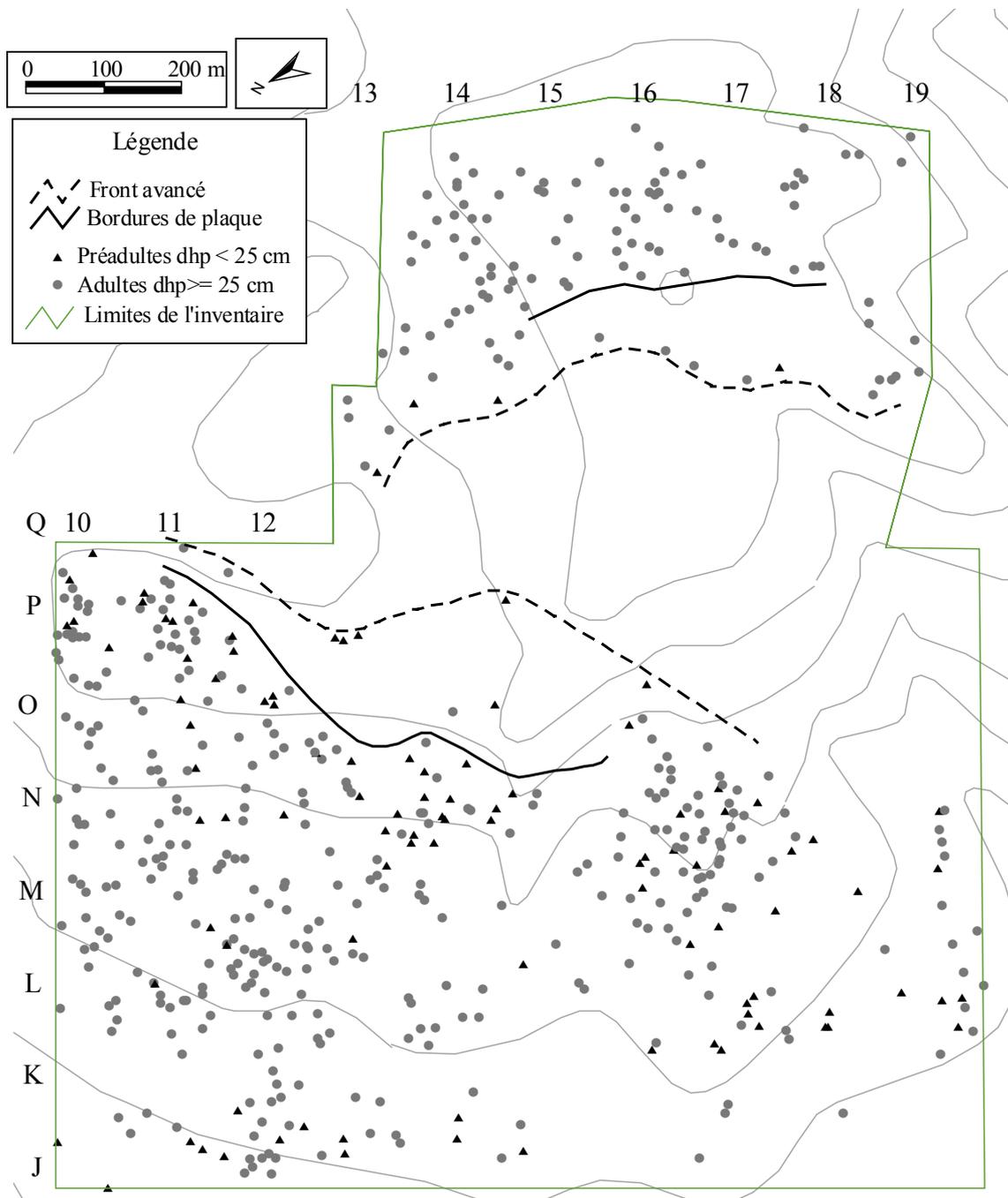


Figure V.14 Cartes des limites de plaques sur le Grand plateau et le plateau V des Nouragues.

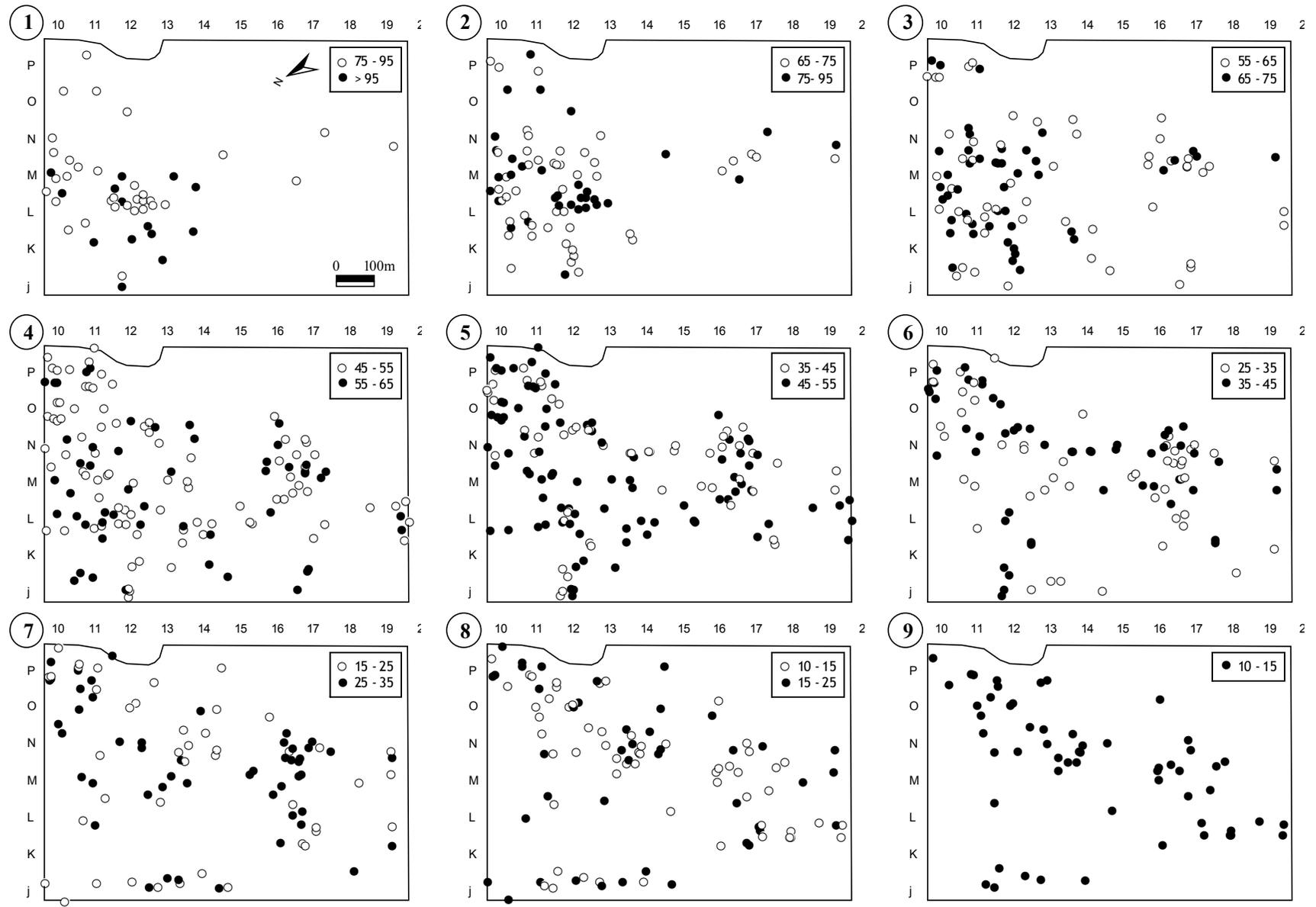


Figure V.15 Carte des arbres par classes de diamètre – Site des Nouragues, domaine N\_gp.

### V.3 Bilan

La prise en compte des diamètres a permis de proposer des hypothèses sur la dynamique spatiale du Wacapou qui répondront à certaines questions posées. En particulier, ces hypothèses sont cohérentes avec la variabilité importante de la taille des agrégats de wacapous observés à petite échelle: (i) des agrégats de petite taille seraient issus de la régénération autour d'arbres isolés ; (ii) un mécanisme de blocage du recrutement à proximité des arbres déjà en place entraînerait la croissance de ces agrégats ; (iii) la coalescence (éventuelle) entre agrégats pourrait conduire à la formation d'agrégats et de plaques ; (iv) cette dynamique serait soumise à des conditions environnementales favorables, notamment des contraintes édaphiques.

Cependant toutes ces hypothèses reposent sur des observations indirectes du processus de régénération et doivent être confirmées. Le diamètre n'étant qu'une approximation de l'âge des individus, il est difficile de faire la distinction entre les individus de deux générations successives. L'étude de la répartition d'individus de taille plus petite permettra d'éviter ce problème et la comparaison de populations appartenant à des étapes distinctes du cycle de reproduction de l'espèce devrait permettre d'évaluer les hypothèses avancées. Cette étude est l'objet du Chapitre VI.

## V.4 Récapitulatif des domaines d'analyse

Domaine	Descriptif	Surface (ha)	Effectif peuplement installé
P_hb	Sous domaine de P_inv : zone hors bas-fonds et pinotière	66.4	838
P_pa_05d	Sous domaine de P_hb : densité locale de pré-adultes supérieure à 5 ind./ha	36.7	829
P_pa_20d	Sous domaine de P_hb : densité locale de pré-adultes supérieure à 20 ind./ha	7.9	300
N_gp	"Grand Plateau" des Nouragues	69.0	432
N_pa_05d	Sous-domaine de N_gp : densité locale de pré-adultes supérieure à 5 ind./ha	28.8	368
N_pa_05d_n	Partie Nord du domaine N_pa_05d	22.4	282
N_pa_05d_s	Partie Sud domaine N_pa_05d	6.4	86
N_pa_05d_bm ou N_bois-moyen	Sous-domaine de N_pa_05d_n : diamètre moyen local inférieur à 50 cm	9.69	132
N_pa_05d_gb ou N_gros_bois	Sous-domaine de N_pa_05d_n : diamètre moyen local supérieur à 50 cm	10.1	123

Tableau V.1 Caractéristiques des différents domaines et sous-domaines d'analyse de la répartition des diamètres des pré-adultes et adultes (dhp >=10 cm)

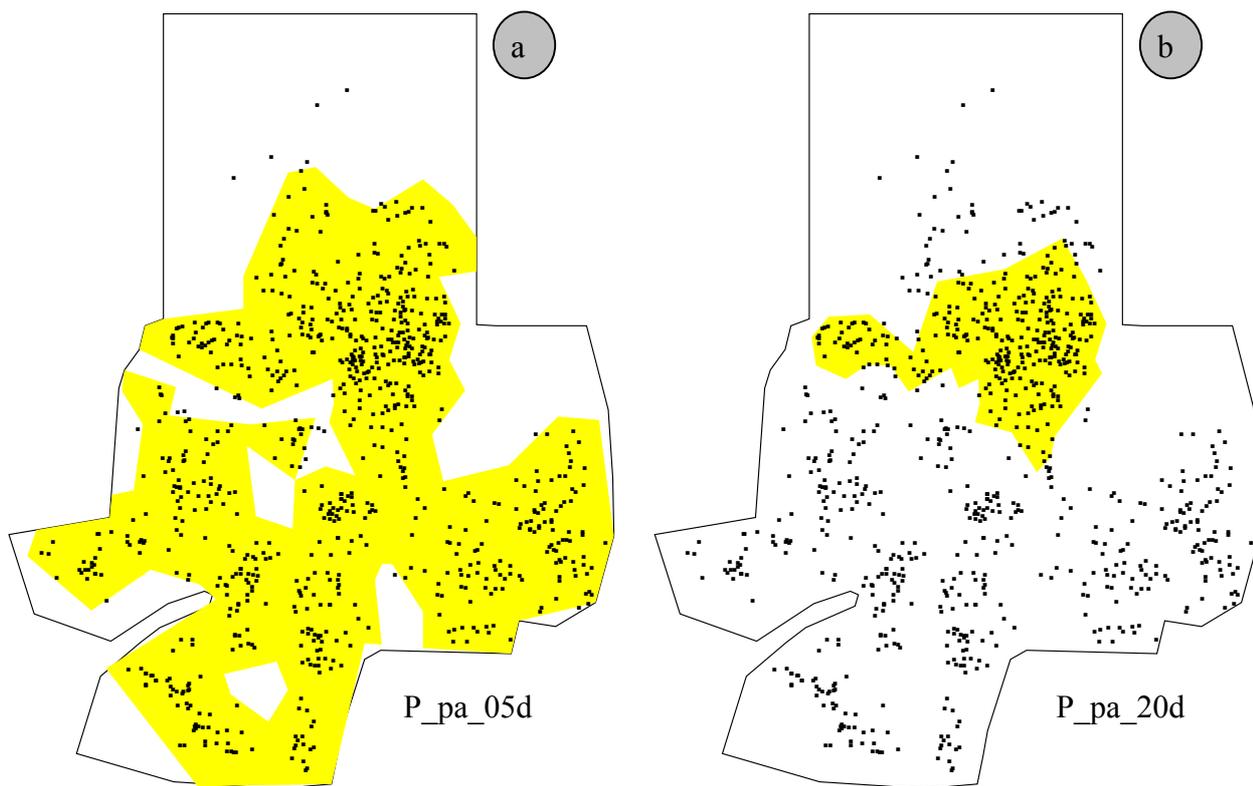


Figure V.16 Carte des domaines d'analyse de l'autocorrélation des diamètres sur le site de Paracou. a) P\_pa\_05d, b) P\_pa\_20d. Les domaines d'analyse sont en gris.

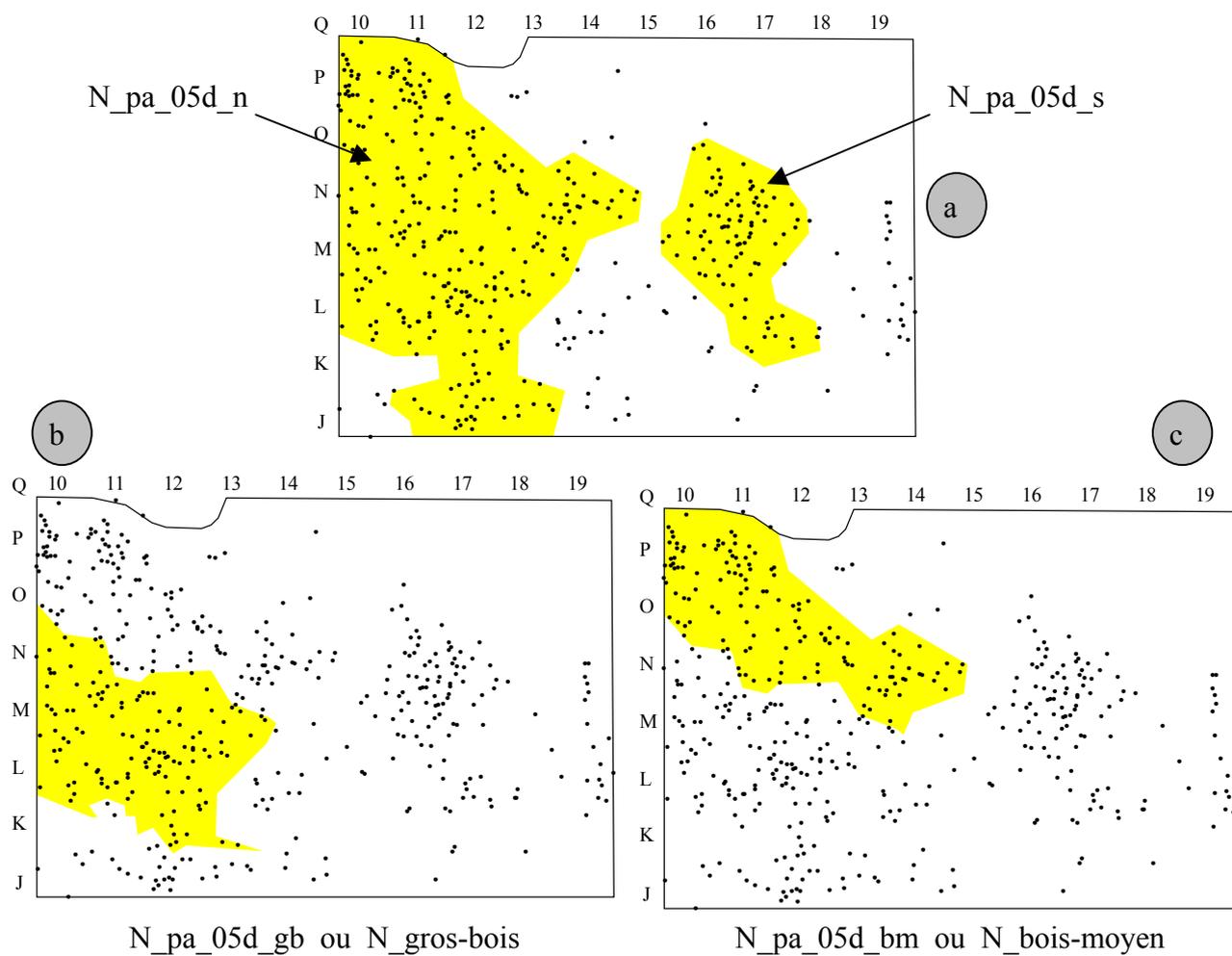


Figure V.17 Carte des domaines d'analyse de l'autocorrélation des diamètres sur le site des Nouragues. Les domaines d'analyse sont en gris. a) N\_pa\_05d\_n et N\_pa\_05d\_s, b) N\_gros-bois, c) N\_bois-moyen.

## Chapitre VI OU SE TROUVENT LES JEUNES ?

Dans ce chapitre, nous abordons les structures spatiales observées pour les adultes (Chapitre IV) sous un angle dynamique, en nous intéressant au résultat du processus de régénération à l'échelle d'une plaque.

Nous avons considéré des individus jeunes mais « installés », ayant dépassé les premiers stades de vie soumis à de forts taux de mortalité : les juvéniles<sup>7</sup>. Cette catégorie d'individus peut être considérée comme représentative du potentiel de colonisation et de maintien de l'espèce. La connaissance de leur répartition devrait permettre d'apporter des éléments de réponse à une question essentielle : où se trouveront les futurs semenciers ?

Nous avons abordé cette question suivant deux approches complémentaires :

➤ Une approche centrée sur les juvéniles : la répartition des juvéniles est-elle uniforme ? Quel est « l'environnement adulte local » (densité, surface terrière locale, distance au plus proche parent) le plus favorable à la mise en place des juvéniles ? Est-il possible de le caractériser ?

➤ Une approche centrée sur les semenciers : est ce que tous les adultes d'une plaque participent de la même manière à sa régénération ? La réussite d'un adulte dépend-elle de son « environnement adulte local » ? Quelles sont ses caractéristiques discriminantes ?

Aussi, après avoir étudié les relations spatiales au sein du semis de points des juvéniles, les relations adultes / juvéniles seront abordées par des analyses basées soit sur le voisinage des juvéniles, soit sur celui des semenciers.

D'autre part, des arbres isolés ont fait l'objet d'une étude particulière afin d'observer le processus de dissémination de l'espèce. La prise en compte de tous les stades entre le semis d'un an et le juvénile installé nous a permis de mesurer les interactions entre le processus de dispersion et la mortalité des jeunes stades.

L'ensemble des résultats obtenus sera discuté et mis en relation avec les hypothèses proposées à partir de l'étude des diamètres du peuplement installé.

Un récapitulatif des domaines d'analyse (leur description et leur cartographie) se trouve en fin de chapitre : Tableau VI.5, Figure VI.28 pour Paracou et Figure VI.29 pour les Nouragues.

---

<sup>7</sup> arbres de plus de 1 cm de diamètre au collet et de moins de 10 cm de dhp (cf. III.1)

## VI.1 Analyse du semis de points des juvéniles

Un récapitulatif des caractéristiques des domaines d'analyse et leur cartographie se situent en fin de chapitre (Figure VI.28, Figure VI.29 et Tableau VI.5)

### VI.1.1 Répartition spatiale

Les Figure VI.1 et Figure VI.3 présentent les résultats des analyses de Ripley effectuées sur les juvéniles. De même que pour les adultes, les analyses sur les zones d'inventaire complètes font apparaître une hétérogénéité de la répartition (Figure VI.1-a et Figure VI.3-a). Sur le site de Paracou, l'hétérogénéité est encore présente lorsque les sols hydromorphes sont exclus de l'analyse (Figure VI.1-b). Il existe vraisemblablement un niveau d'agrégation qui dépasse l'échelle de nos domaines d'étude. En l'absence d'hypothèse sur l'origine de cette hétérogénéité, un découpage des domaines d'étude a été effectué suivant les variations de la densité locale des semis de points. La densité a été calculée sur une grille de 10 m sur 10 m et pour un rayon de 50 m. La Figure VI.5 présente les cartes des courbes iso-densités obtenues. Pour le domaine P\_juv\_hb, la structure de la densité locale fait apparaître une discontinuité pour les classes 5 ind./ha. La classe 40 ind./ha marque la fin de la décroissance des effectifs et a aussi été choisie pour découper le domaine d'analyse (Figure VI.2). Sur le domaine N\_juv, on observe une discontinuité pour 10 ind./ha puis pour 45 et 55 ind./ha. Afin de séparer nettement une zone avec des effectifs faibles nous avons choisi de découper le domaine pour 60 ind./ha (Figure VI.4). Les sous-domaines définis sont présentés par le Tableau VI.5, la Figure VI.28 et la Figure VI.29 pour Paracou et les Nouragues respectivement.

Sur Paracou, l'analyse sur le domaine P\_juv\_05d met en évidence une agrégation très significative pour un rayon de 50 m (Figure VI.1-c). Sur la zone P\_juv\_05d-40d, l'agrégation est encore très significative (Figure VI.1-d) mais le rayon moyen des agrégats autour de 70 m est moins bien marqué : on observe à partir de 15 m un plateau qui semble montrer la présence d'agrégats de tailles variables. L'agrégation détectée sur la zone P\_juv\_5d reflète vraisemblablement les agrégats formés par les zones de densités supérieures à 40 ind./ha.

Sur le site des Nouragues, on observe une forte agrégation avec un rayon moyen de 100 m sur la zone N\_juv\_10d (Figure VI.3). Sur la zone N\_juv\_10d-60d, cette échelle d'agrégation disparaît. On observe seulement une agrégation significative pour des échelles inférieures à 60 m sans qu'un rayon moyen ne se dégage. L'agrégation détectée sur la zone N\_juv\_10d reflète vraisemblablement l'agrégat formé par la zone très dense. La zone N\_juv\_60d présente des agrégats de plus petites tailles, mais il est difficile de conclure car le semis de points présente une hétérogénéité. La courbe iso-densité 80 ind./ha (Figure VI.5), délimite une zone plus restreinte d'un rayon de 45 m environ. Au sein de cette zone, on peut encore discerner plusieurs groupes de juvéniles.

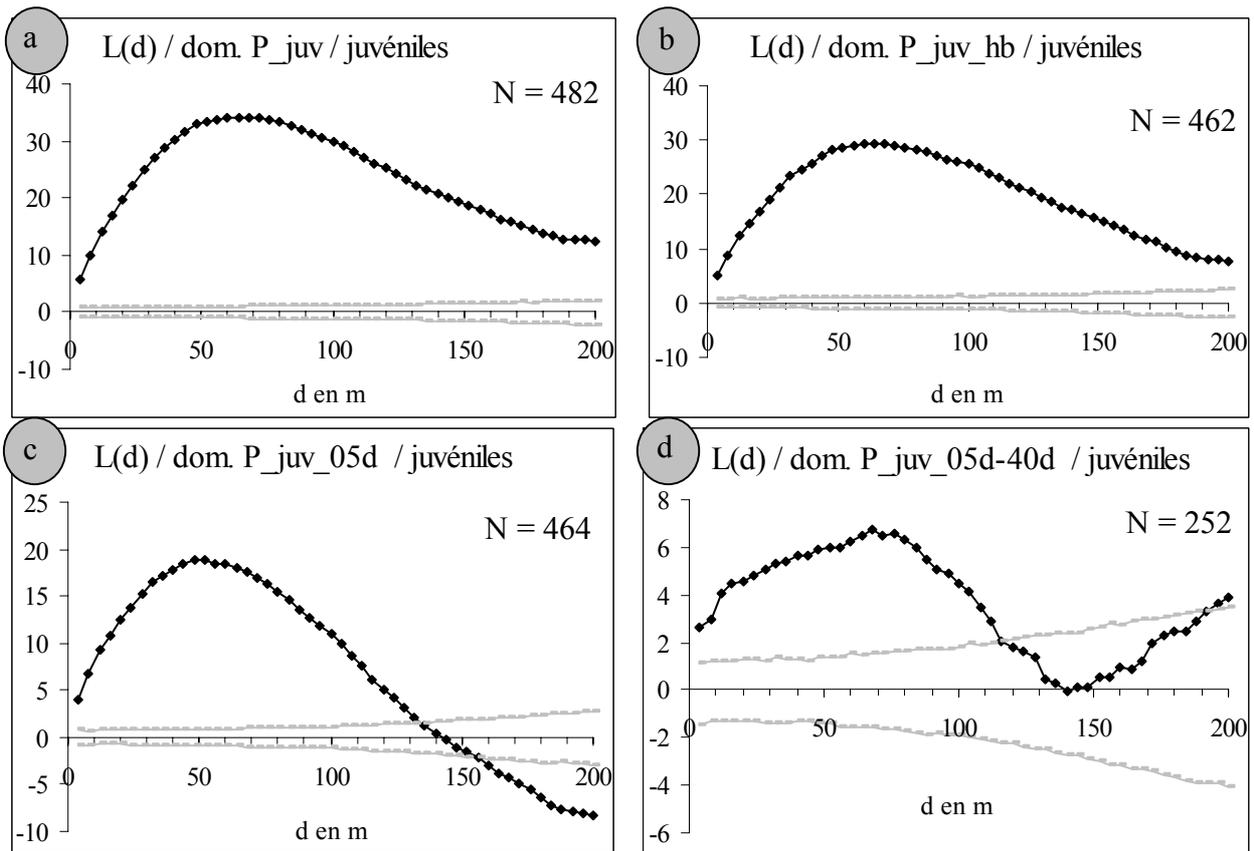


Figure VI.1 Analyse de la répartition spatiale des juvéniles – Site de Paracou. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude. a) domaine  $P_{\text{juv}}$ , b) domaine  $P_{\text{juv\_hb}}$ , c) domaine  $P_{\text{juv\_05d}}$ , d) domaine  $P_{\text{juv\_05d-40d}}$ .

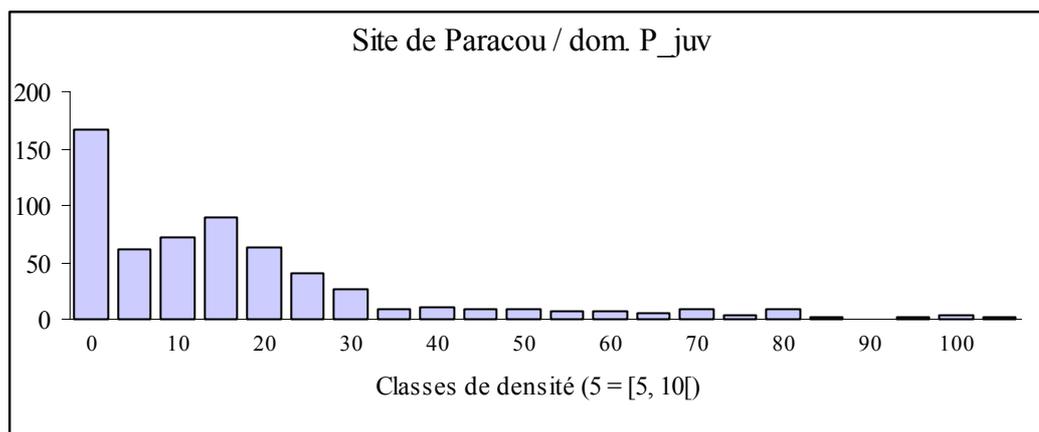


Figure VI.2 Structure de la densité locale des juvéniles calculée pour un rayon de 50 m. a) Site de Paracou , domaine  $P_{\text{juv}}$ .

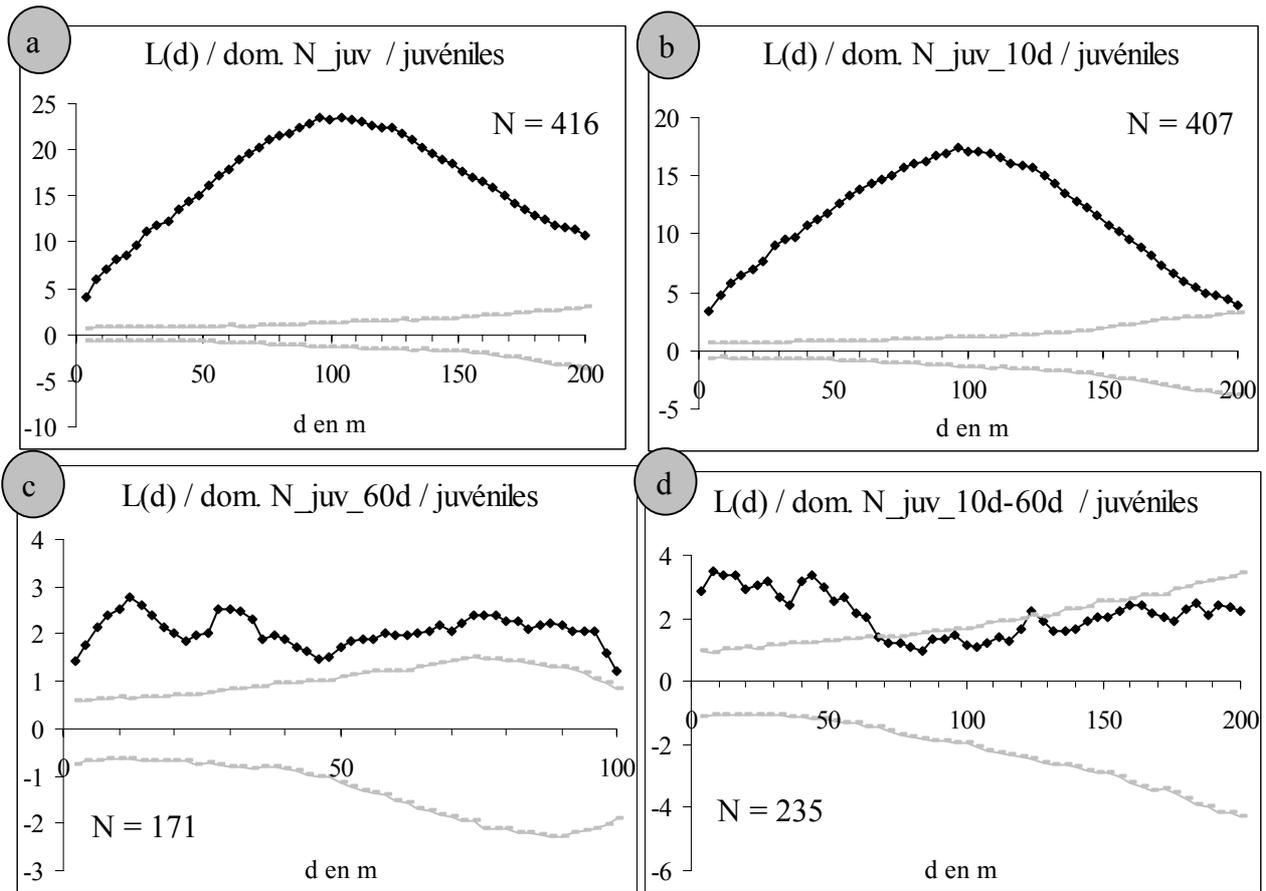


Figure VI.3 Analyse de la répartition spatiale des juvéniles – Site des Nouragues. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude. a) domaine  $N_{\text{juv}}$ , b) domaine  $N_{\text{juv}_{10d}}$ , c) domaine  $N_{\text{juv}_{10d-60d}}$ .

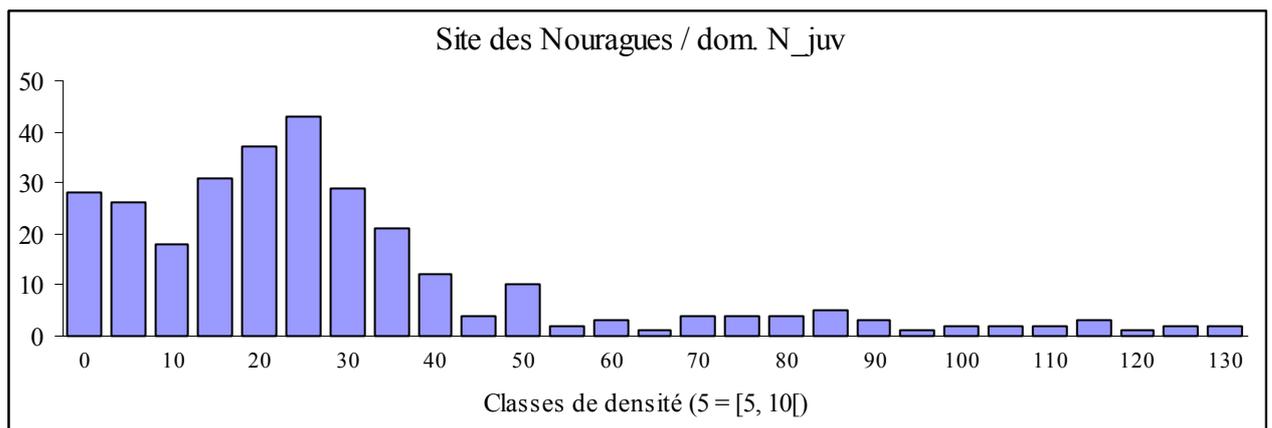


Figure VI.4 Structure de la densité locale des juvéniles calculée pour un rayon de 50 m. a) Site des Nouragues, domaine  $N_{\text{juv}}$ .

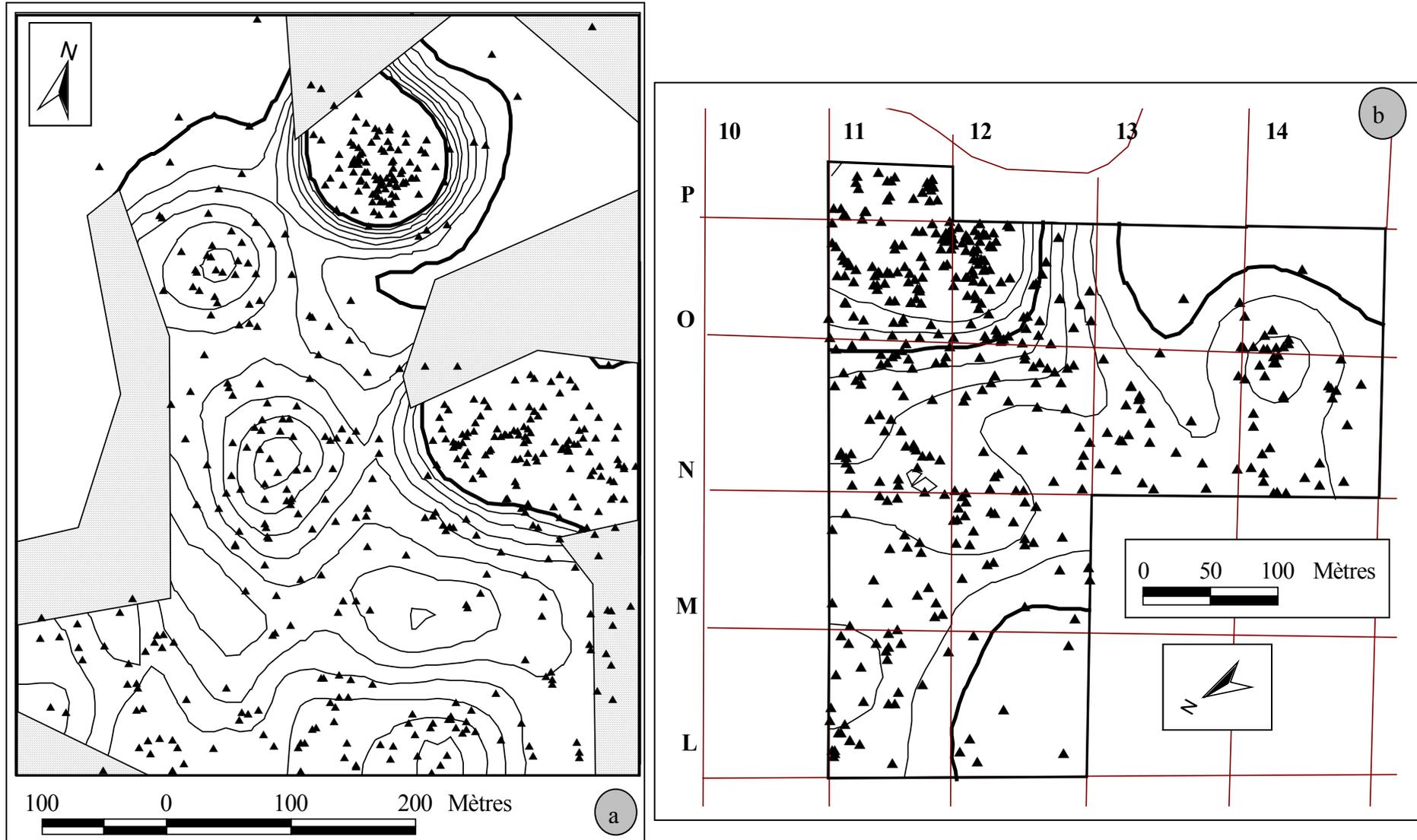


Figure VI.5 Carte des courbes iso-densités sur les domaines d'inventaire des juvéniles. Les courbes en gras ont été utilisées pour définir des sous-domaines d'analyse. a) site de Paracou, domaine P\_juv\_hb, courbes de 5 ind./ha à 40 ind./ha, l'écart entre deux courbes est de 5 ind./ha, les zones grisées correspondent aux bas-fonds et à la pinetière, b) Site des Nouragues, domaine N\_juv, courbe de 10 à 80 ind./ha, l'écart entre deux courbes est de 10 ind./ha

## VI.1.2 Structure des diamètres

La distribution des effectifs des diamètres au collet présente une forte décroissance jusqu'au classes 4 ou 5 cm. Par la suite, les effectifs sont très faibles mais décroissent très lentement.

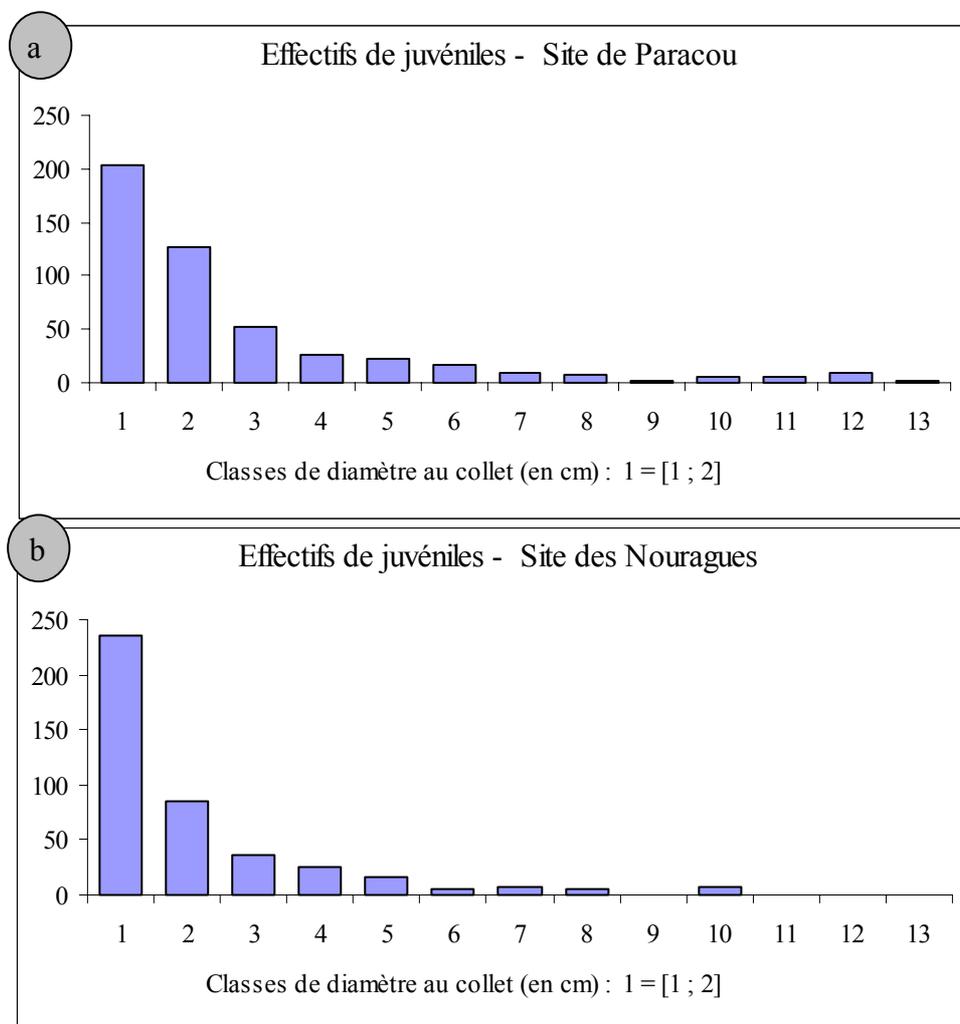


Figure VI.6 Effectifs des juvéniles par classes de diamètre au collet. a) site de Paracou, b) site des Nouragues.

Les analyses d'autocorrélation spatiale ont été réalisées sur l'ensemble des zones d'inventaires. Sur le site de Paracou, on observe une autocorrélation positive à toutes les échelles d'analyse, avec cependant un pic autour de 15 m (Figure VI.7-a). Si l'on réduit l'analyse aux zones de densité supérieure à 5 ind./ha (sous-domaine P\_juv\_05d) les résultats sont assez similaires. Sur le domaine P\_juv\_05d-40d, la courbe est rigoureusement interprétable. L'autocorrélation est significative pour des rayons allant de 10 à 50 m de rayon sans qu'il y ait un rayon moyen bien marqué. Sur le site des Nouragues, on observe seulement une tendance à l'agrégation pour des échelles allant de 10 à 90 m (Figure VI.8).

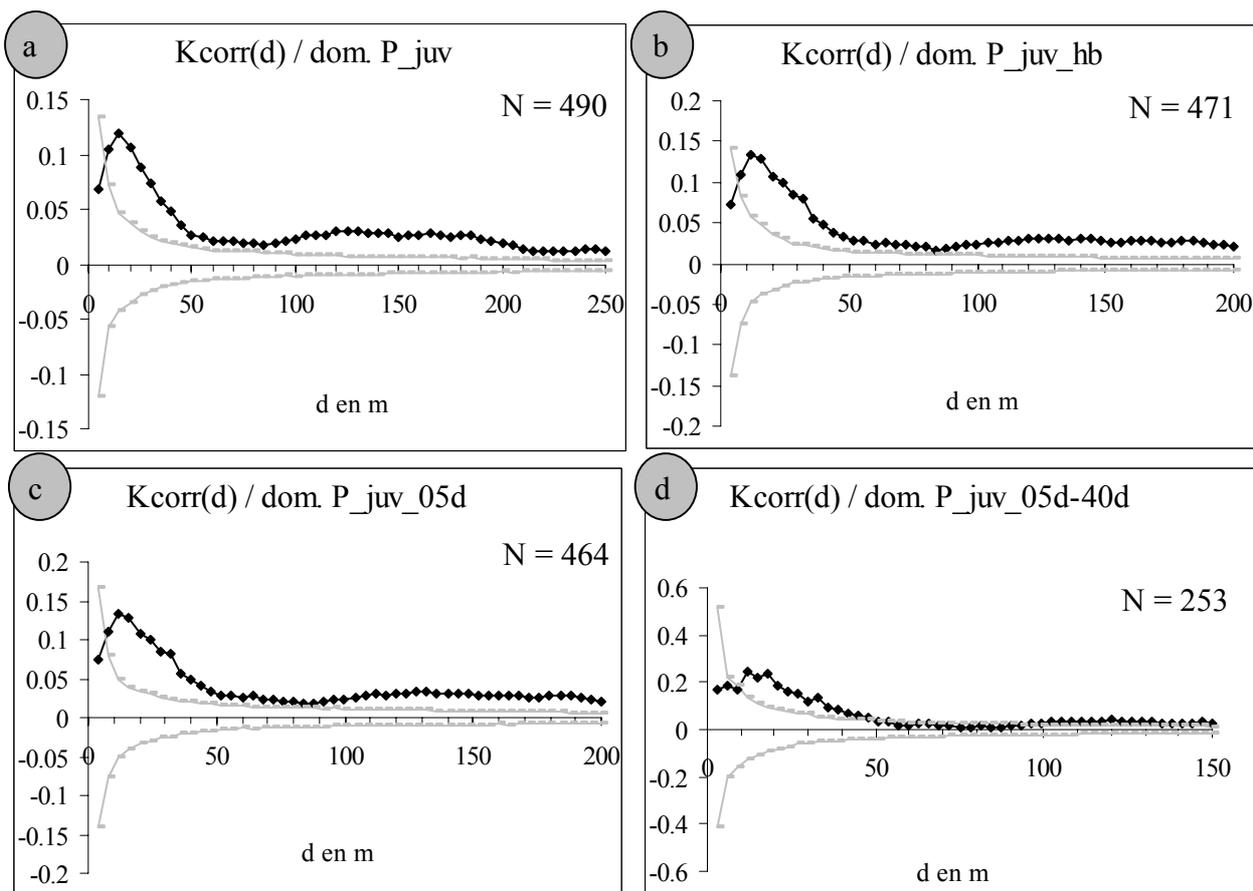


Figure VI.7 Analyse de l'autocorrélation spatiale des diamètres des juvéniles (diamètres au collet). Site de Paracou. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude. a) domaine P\_juv, b) domaine P\_juv\_hb, c) domaine P\_juv\_5d, d) domaine P\_juv\_05d-40d.

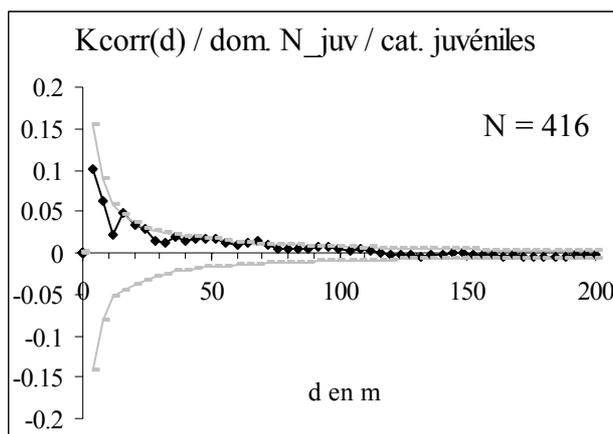


Figure VI.8 Analyse de l'autocorrélation spatiale des diamètres des juvéniles (diamètres au collet). Nouragues, domaine N\_juv. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude.

### VI.1.3 Discussion

La répartition spatiale des juvéniles apparaît très hétérogène avec des agrégations variables à petite échelle, allant de 20 à 100 m de rayon (Figure VI.1 et Figure VI.3). Sur les deux dispositifs on observe des gradients de densité très importants (Figure VI.5). Sur les sites des Nouragues, les analyses effectuées sur des zones de densités plus homogènes (N\_juv\_10d-60d et N\_juv\_60d), on ne distingue pas de tailles d'agrégats prédominantes.

Sur le site de Paracou, l'agrégat à l'est de la parcelle semble limité au nord par des conditions édaphiques moins favorables. Cette hypothèse ne se vérifie pas pour l'autre zone très dense de Paracou, au nord du domaine d'étude. Le rayon de cet agrégat est supérieur aux distances maximales des disséminations observées par Forget (1994) mais est à peu près cohérent avec les distances maximales observées par Jansen et Steiler (in Jansen et Forget 2001, Figure I.). De plus, cet agrégat est situé autour d'un semencier isolé. Son rayon semble donc bien être la conséquence de la dissémination à courte distance du Wacapou. Suivant cette hypothèse, la taille importante de l'agrégat du site des Nouragues pourrait être la conséquence de la juxtaposition de plusieurs « nuages » de juvéniles autour de plusieurs arbres semenciers. L'hétérogénéité de la densité au sein de la zone N\_juv\_60d est cohérente avec cette hypothèse. Ces résultats seront discutés ultérieurement.

En dehors des zones très denses les rayons d'agrégation semblent être plus variables. Étant donné le caractère agrégé de la population des semenciers, ces résultats doivent être discutés en fonction de la répartition des adultes. Il semble, cependant, que la régénération ne soit pas homogène au sein des structures agrégées formées par les adultes.

La faible décroissance des effectifs pour des classes de diamètres de plus de 5 cm pourrait s'interpréter comme un fort taux de survie pour les individus de cette taille, ce qui serait cohérent avec le tempérament tolérant à l'ombre de l'espèce. Cependant, le nombre d'individus observés est assez faible et ce résultat peut être la conséquence de conditions particulières liées aux sites d'étude. En effet, l'analyse de la structure spatiale de diamètre fait apparaître des groupes de juvéniles de diamètres voisins. On peut faire l'hypothèse que ces groupes sont dus à des variations locales des conditions de croissance. La faible significativité de l'analyse sur le site des Nouragues serait alors cohérente avec l'homogénéité des sols sur ce dispositif. De même, sur Paracou la corrélation positive pour des échelles supérieures à 100 m pourrait correspondre à des variations de la topographie et/ou de la profondeur des sols sur de grandes distances.

## VI.2 Analyse des relations entre semenciers et juvéniles

Un récapitulatif des caractéristiques des domaines d'analyse et leur cartographie se situent en fin de chapitre (Figure VI.28, Figure VI.29 et Tableau VI.5)

La Figure VI.9, présente les cartes des adultes et des juvéniles sur les domaines d'inventaire de Paracou et des Nouragues. La régénération semble être plutôt située en bordure des agrégats ou des plaques formées par les adultes. On peut noter que des zones centrales présentent peu de juvéniles.

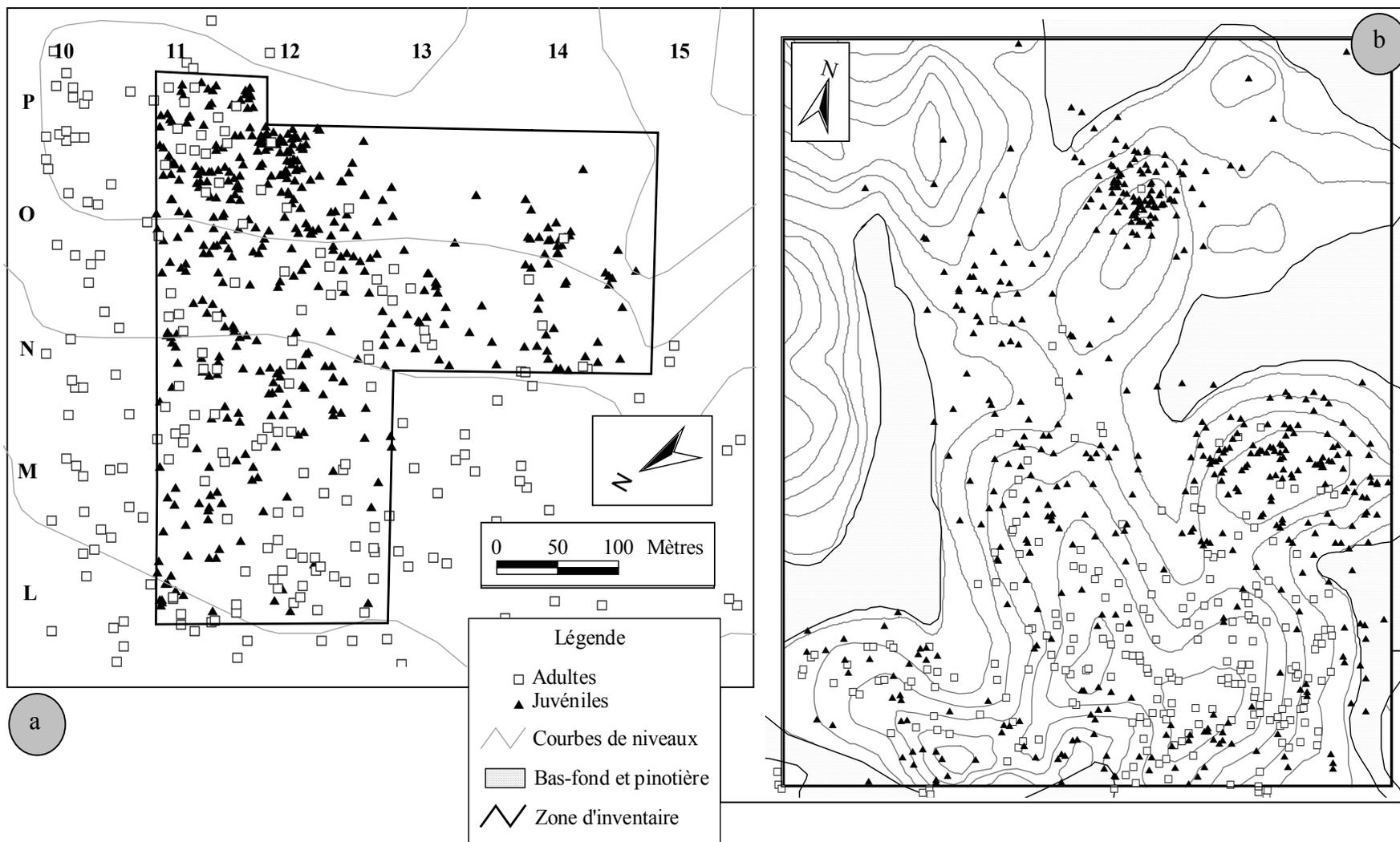


Figure VI.9 Carte des semenciers et des juvéniles. a) Site des Nouragues, b) Site de Paracou.

### VI.2.1 Indice $\hat{L}_{12}(d)$

Des analyses intertypes entre les semenciers et les juvéniles ont été effectuées sur les zones inventoriées en juvéniles dans leur ensemble (Figure VI.10). Sur le site de Paracou, les zones de sols hydromorphes ont été exclues de l'analyse. Pour les deux domaines d'étude, il n'apparaît aucune dépendance significative entre les deux types de répartition.

Sur Paracou, ce résultat reste inchangé si l'on réduit l'analyse à des zones de plus fortes densités d'adultes : plus de 5 semenciers à l'hectare (domaine P\_adt\_05d\_j) ou plus de 30 semenciers à l'hectare (domaine P\_adt\_30d\_j). Sur les sites des Nouragues, le domaine N\_juv a été découpé suivant la limite entre les domaines de gros diamètres et de faibles diamètres (N\_bois-moyen et \_gros-bois). Les sous-domaines correspondants sont appelés N\_juv\_gb et N\_juv\_bm. Les analyses sur ces deux sous-domaines font apparaître une différence nette. Sur N\_juv\_gb on observe une tendance à l'exclusion, avec quelques points significatifs, pour des échelles allant de 15 à 50 m. Sur N\_juv\_bm on observe la tendance inverse pour toutes les échelles d'analyse avec quelques points significatifs autour de 80 m.

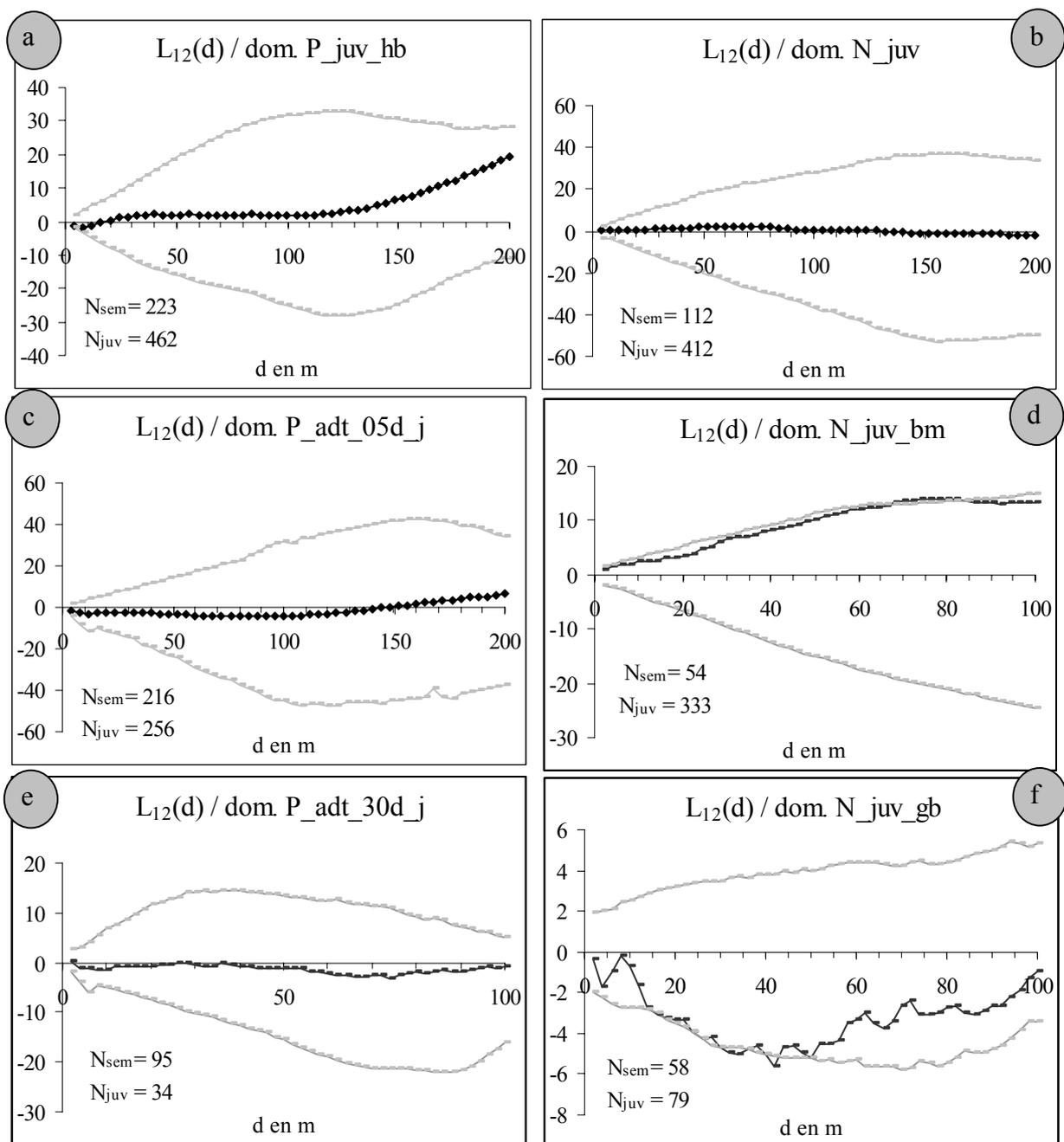


Figure VI.10 Analyse intertype semenciers-juvéniles. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle.  $N_{\text{sem}}$  est le nombre d'adultes,  $N_{\text{juv}}$  est le nombre de juvéniles. a) site de Paracou, domaine P\_juv\_hb, b) site des Nouragues, domaine N\_juv.

## VI.2.2 Analyses du voisinage des juvéniles

### VI.2.2.1 Analyses centrée sur les juvéniles

Trois indices ont été calculés afin de caractériser l'environnement adulte local autour de chaque juvénile : la distance au plus proche voisin adulte (ppva), la densité d'adultes dans un rayon de 50 m (da1) et la surface terrière dans un rayon de 50 m (sta1). La distance de 50 m a été choisie car elle englobe la quasi-totalité des ppva observés (Figure VI.11). D'autre part, elle correspond à une échelle privilégiée d'agrégation des juvéniles (VI.1.3).

Les distributions de ces indices ont été calculées et testées par rapport à deux hypothèses de relations spatiales entre adultes juvéniles :

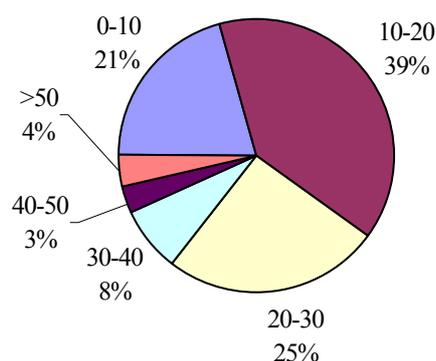
- (i) l'indépendance des deux répartitions, appelée H0in, dans la suite du texte, similaire à l'hypothèse nulle de l'analyse intertype (§ II.2.2.2)
- (ii) la distribution des distances de « dispersion » des juvéniles autour des semenciers suit une loi normale centrée ; chaque adulte participe de la même manière à la « production » de juvéniles. (hypothèse H01, § II.4.1)

L'écart-type de la loi normale a été choisi égal à 25 m. Ainsi, sous H01, la proportion de juvéniles « dispersés » au-delà de 50 m (5%) est cohérente avec la distribution des distances ppva observées sur les deux dispositifs (Figure VI.11).

Nos connaissances sur la dissémination du Wacapou (Forget 1990) nous permettent de supposer une attraction spatiale entre le semis de points des adultes et celui des juvéniles. L'intérêt de l'hypothèse H01 est de pouvoir comparer statistiquement les répartitions observées avec une hypothèse simple d'attraction, simulée entre les deux semis de points.

Site de Paracou et des Nouragues

Figure VI.11 Fréquence, par classes, des distances juvéniles - plus proche voisin adulte (ppva) pour les deux sites d'étude. Les classes sont exprimées en mètres



Afin d'éviter les corrections des effets de bordure, les semenciers situés dans une zone tampon de 50 m, autour de chaque domaine d'étude, ont été pris en compte pour le calcul des indices<sup>8</sup>. Pour les distances ppva, les individus plus proches d'une bordure que d'un

<sup>8</sup> D'après les données des Nouragues et un travail précédent sur Paracou (Traissac 1998b),

semencier ont été exclus de l'analyse. Pour simuler l'hypothèse H01(cf. II.4.1) seuls les semenciers des domaines d'études ont été pris en compte.

La Figure VI.12 présente les distributions des distances ppva et les intervalles de confiance des deux hypothèses nulles.

Dans la classe 0-5 m et dans une moindre mesure dans la classe 5-10 m, les effectifs de juvéniles sont faibles mais ne diffèrent pas significativement des effectifs obtenus avec deux répartitions indépendantes (H0in), et ce résultat est commun aux deux domaines. Les effectifs sont plus nombreux qu'attendu pour des classes de distances allant de 10 à 25 m sur le site de Paracou et 10 m sur le site des Nouragues. Pour des distances supérieures les effectifs tendent à être plus faibles que sous H0in sans que l'on observe de différence significative.

L'hypothèse H01 est rejetée pour toutes les classes de distances, avec des effectifs significativement inférieurs à courte distance et significativement supérieurs à longue distance.

La Figure VI.13 présente la distribution des densités observées ainsi que les intervalles de confiances des deux hypothèses nulles.

Sur le site des Nouragues, les effectifs les plus importants sont entourés de 6 à 7 semenciers dans un rayon de 50 m (Figure VI.13-b). Pour des densités supérieures de semenciers les effectifs décroissent. Sur le site de Paracou, (Figure VI.13-a), on observe un effectif important pour la classe 0-1 lié à la présence de nombreux wacapous juvéniles autour d'un adulte isolé dans le nord du domaine d'étude. Pour des densités plus élevées on retrouve l'allure générale observée sur les Nouragues avec un maximum pour la classe 4-5 semenciers. Pour des densités supérieures d'adultes les effectifs décroissent.

Sur le dispositif des Nouragues, les effectifs observés ne diffèrent pas de l'hypothèse H0in, et sur le site de Paracou seulement une classe de densité, 5-10 ind/ha, présente un effectif significativement différent de ceux obtenus sous l'hypothèse nulle.

L'allure générale de l'intervalle de confiance de l'hypothèse H01 présente un maximum pour des densités moyennes. Pour les faibles densités, la baisse d'effectifs traduit une baisse de la « production » de juvéniles. Pour des densités plus fortes la baisse d'effectif est due à la baisse de la proportion de surface présentant ces densités.

Pour les deux dispositifs, les effectifs observés pour des densités inférieures à 8 ind./ha sont significativement plus importants que sous l'hypothèse nulle. La situation s'inverse pour des densités de plus de 12 ind./ha environ. Ces seuils de densités sont assez similaires d'un dispositif à l'autre, cependant pour Paracou les effectifs sont nettement en dessous de l'intervalle de confiance, seulement pour des densités de plus de 15 ind./ha.

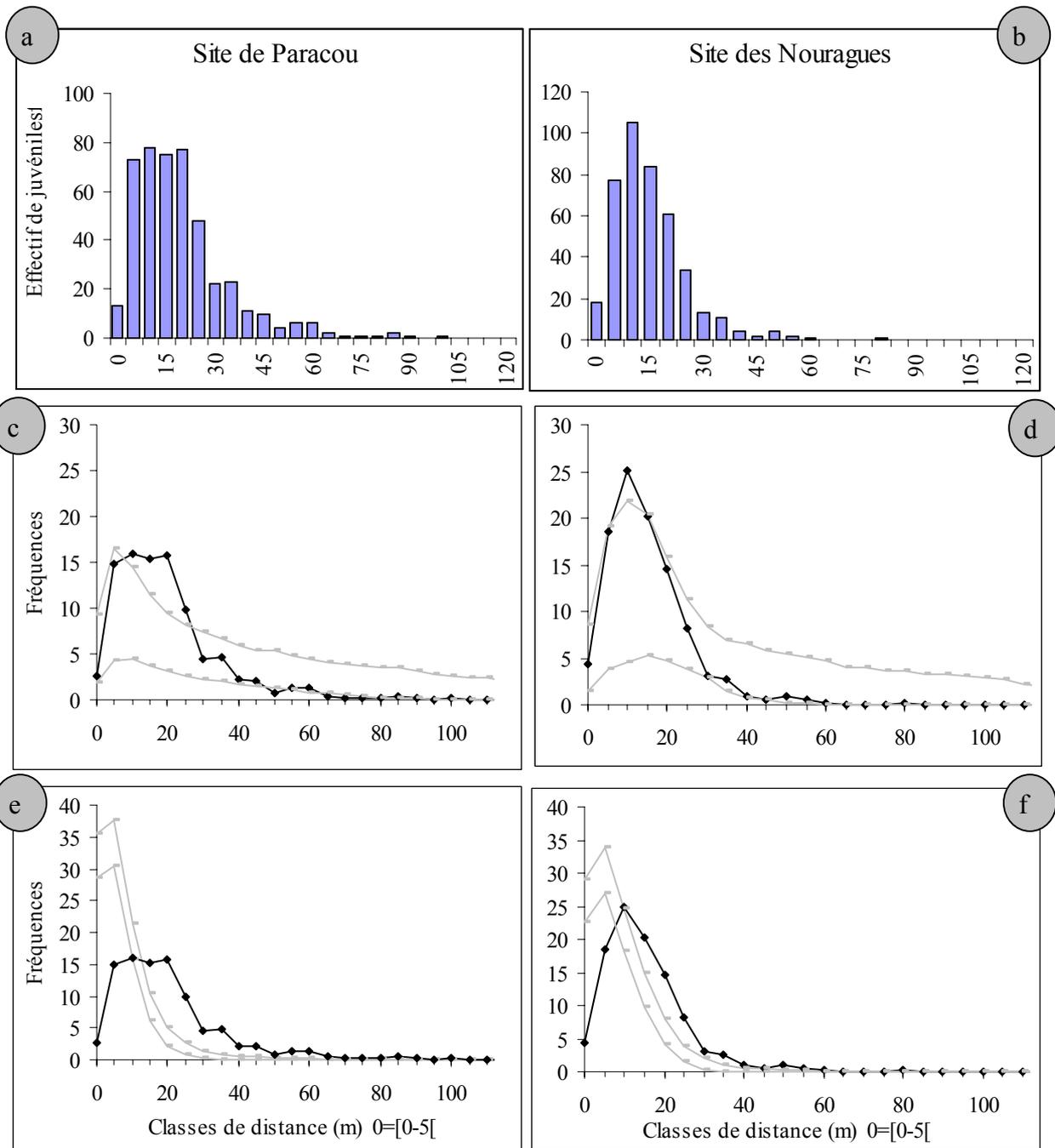


Figure VI.12 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier, et intervalle de confiance des hypothèses H0in et H01. a) et b) effectif par classes de distances : site de Paracou domaine P\_juv et site des Nouragues domaine N\_juv, respectivement c) et d) test sous hypothèse nulle : H0in. Les effectifs sont exprimés en pourcentage. La courbe en noir représente la distribution observée et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle, e) et f) test sous l'hypothèse nulle : H01, même légende que pour b) et e).

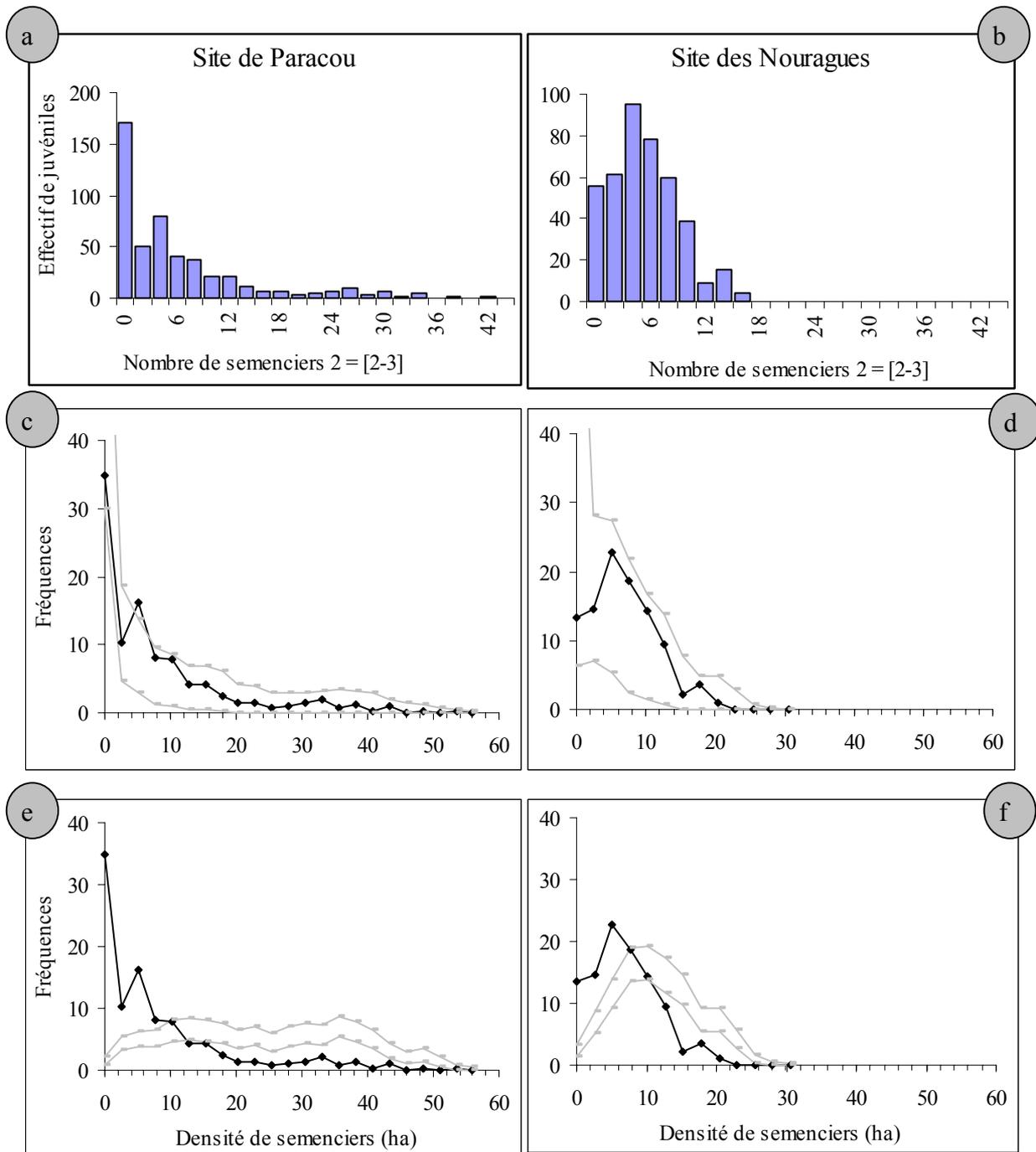


Figure VI.13 Distribution des densités d'adultes ( $da_1$ ) au voisinage des juvéniles (rayon de 50m) et intervalle de confiance des hypothèses  $H_{0in}$  et  $H_{01}$ . a) et b) effectifs par classes de densité : site de Paracou domaine  $P_{juv}$  et site des Nouragues domaine  $N_{juv}$ , respectivement. c) et d) test sous hypothèse nulle :  $H_{0in}$ . Les effectifs sont exprimés en pourcentage. La courbe en noir représente la distribution observée et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle, e) et f) test sous l'hypothèse nulle :  $H_{01}$ , même légende que pour b) et e)

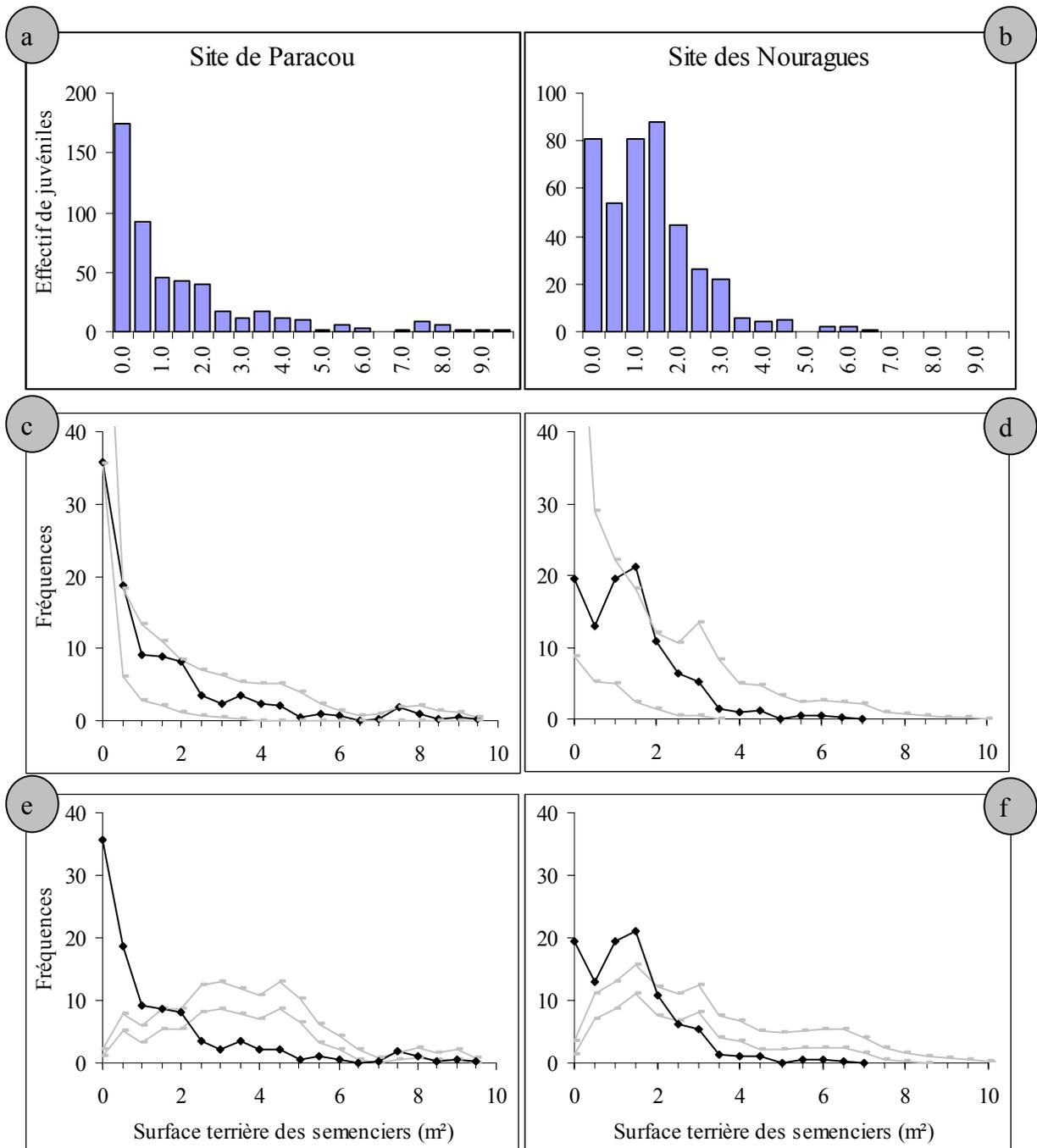


Figure VI.14 Distribution de la surfaces terrière des adultes (sta1) au voisinage des juvéniles (rayon de 50m) et intervalle de confiance des hypothèses H0in et H01. a) et b) effectifs par classes de surface terrière : site de Paracou domaine P\_juv et site des Nouragues domaine N\_juv, respectivement. c) et d) test sous hypothèse nulle : H0in. Les effectifs sont exprimés en pourcentage. La courbe en noir représente la distribution observée et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle, e) et f) test sous l'hypothèse nulle : H01, même légende que pour b) et e)

La Figure VI.14 présente les distributions des surfaces terrières obtenues sur les deux dispositifs et les tests de ces distributions par rapport aux hypothèses H0in et H01.

Les histogrammes sont globalement de la même forme que pour la densité (Figure VI.13), les effectifs baissent rapidement lorsque la surface terrière augmente.

De même que pour la distribution des densités, les effectifs observés diffèrent peu de ceux obtenus pour une répartition aléatoire des juvéniles par rapport aux semenciers. Pour la classe 2-2,5 m<sup>2</sup>, les effectifs sont cependant au-dessus de l'intervalle de confiance. Pour des surfaces terrières voisines (1,5-2 m<sup>2</sup>) les effectifs sont tangents à l'intervalle de confiance, sur le site de Paracou.

Pour l'hypothèse H01, l'allure des intervalles de confiance est similaire à celles obtenues avec les densités locales. Les effectifs observés sont significativement supérieurs pour des surfaces terrières faibles et significativement inférieurs pour des surfaces terrières fortes. Les valeurs seuils sont assez voisines entre les deux dispositifs, une seule classe, 2-2,5 m<sup>2</sup>, est rigoureusement comprise dans l'intervalle de confiance. Sur le site de Paracou, les effectifs ne diffèrent plus de l'hypothèse nulle au-delà de la classe 6,5-7 m<sup>2</sup>.

### **VI.22.2 Analyses suivant une grille systématique**

Les deux domaines d'étude ont été divisés suivant une grille systématique de 10 m de côté. Cette échelle a été choisie car elle est du même ordre de grandeur que la surface couverte par le houppier d'un arbre adulte ainsi que des surfaces de chablis observées en Guyane (Durrieu de Madron 1994).

Le nombre de juvéniles de chaque cellule (nbj) a été calculé ainsi que les mêmes indices d'environnement adulte local (EAL) que précédemment (distance ppva, da1 et sta1 VI.22.1). Le centre de chaque cellule a été pris comme référant pour le calcul des indices. Les cellules dont le centre se trouve dans une zone hydromorphe ont été exclues de l'analyse. Une zone tampon de 50 m autour des domaines d'études a été utilisée pour éviter les effets de bordures. Pour les distances ppva, les cellules plus proches d'une bordure que d'un adulte n'ont pas été prises en compte.

Le Tableau VI.1 présente la distribution du nombre de cellules en fonction des valeurs nbj observées. La proportion du nombre de cellules vides est de 84 et 76 %, respectivement pour Paracou et les Nouragues.

Pour chaque indice entre 25 et 30 classes d'effectifs égaux (par quantiles) ont été définies. Pour la densité et la surface terrière, la première classe regroupe toutes les cellules pour lesquelles l'indice est nul, c'est-à-dire les cellules distantes de plus de 50 m de tous semenciers. D'autre part, da1 étant une variable discrète, les classes ont des effectifs plus variables allant du simple au triple. L'Annexe 5 présente les effectifs, les moyennes et les écarts-types des classes définies pour chaque indice. Pour chaque classe la fréquence des cellules non vides a été calculée. Le Tableau VI.2 présente les fréquences moyennes des cellules non vides en fonction des corrections liées au calcul des indices.

La même méthode a été employée pour calculer la moyenne des nbj des cellules non vides. Les classes ont alors été définies uniquement en fonction des valeurs des indices autour des cellules non vides. L'Annexe 5 présente les effectifs, les moyennes et les écarts-types des classes définies.

La Figure VI.15 montre les résultats pour le dispositif de Paracou en fonction des trois indices ppva, da1 et sta1 respectivement. Les forts nbj s'observent dans un intervalle de ppva assez réduit autour de 25 m (Figure VI.15 -a). Pour da1 et sta1 les maximum de nbj décroissent

lorsque la valeur des indices augmente (Figure VI.15 –b et –c). Les forts nbj observés pour des valeurs de da1 et sta1 faibles mais non nulles, correspondent aux juvéniles groupés autour d'un arbre isolé au nord du domaine d'étude (Figure VI.9).

Les fréquences de cellules non vides illustrent aussi ces tendances (Figure VI.15 –d –e –f). La proportion de cellules non vides augmente avec la distance ppva entre 0 et 25 m. La décroissance est faible entre 25 et 40 m, puis les fréquences chutent. Pour les classes de da1, à l'exception du pic observé pour la deuxième classe, on peut dire que les fréquences augmentent avec la densité pour des valeurs de da1 inférieures à 8 ind./ha. Au-delà de 12 ind./ha, on observe des fréquences légèrement plus faibles, inférieures à la proportion moyenne des cellules non vides sur tout le domaine<sup>9</sup> (graphe –e). Les fréquences varient peu en fonction de l'indice sta1. Le maximum à 0.6 m<sup>2</sup> correspond au voisinage d'un arbre isolé dans le nord de la parcelle 16.

Les moyennes de nbj pour les cellules non vides sont très variables pour des classes de distances ppva voisines (graphe –g). Il est difficile de distinguer une variation d'ensemble. Au-delà de 40 m, les fréquences sont faibles et varient peu. Pour da1 et sta1 les variations de la moyenne des nbj sont assez similaires à celles des fréquences de cellules non vides (graphe h et i). Pour sta1 on observe peu de variation à l'exception de pics isolés; pour da1 on observe une augmentation pour les petites classes avec un maximum pour 10 ind./ha, puis une décroissance jusqu'à 14 ind./ha. Cependant, globalement les variations des moyennes sont moins prononcées que celles des fréquences.

La Figure VI.16 indique les résultats pour le dispositif des Nouragues. Les résultats sont assez similaires à ceux observés sur Paracou.

Les maximums de fréquences de cellules vides sont observés pour des ppva de 25 m (graphes –d). Les variations des fréquences en fonction de da1 et sta1 sont beaucoup mieux marquées que sur le dispositif de Paracou (graphe –e et –f). On remarque des variations nettes par rapport à la fréquence moyenne de cellules pleines<sup>9</sup>. Pour les classes faibles, on observe une augmentation des fréquences avec les deux indices. Les maximums sont atteints entre 6 et 16 ind./ha pour da1, et entre 1.5 et 2.5 m<sup>2</sup> pour sta1. Puis, les fréquences baissent fortement. Pour les plus fortes valeurs de sta1 elles deviennent quasiment nulles.

La moyenne des nbj des cellules vides et les variations de nos trois indices semblent très peu corrélées y compris pour la densité da1 (graphes –g –h –i).

Tableau VI.1 Distribution du nombre de cellules par effectif de juvéniles. Grille de 10 m de côté. a) site de Paracou, domaine P\_juv\_hb, b) site des Nouragues, domaine N\_juv

Effectif de juvéniles	Paracou	Nouragues
0	1790	929
1	264	206
2	51	49
3	13	16
4	4	8
5	3	2
6	2	2
7	1	1
8		
9		
10	1	
<i>Totaux</i>	<i>2129</i>	<i>1213</i>

<sup>9</sup> Moyenne calculée en excluant les cellules pour lesquelles la densité est nulle cf. légende de la Tableau VI.2

Site	Indice ppva	Indices da1 et sta1	Ensembles des cellules
Paracou	0.18	0.21	0.16
Nouragues	0.23	0.27	0.24

Tableau VI.2 Fréquences moyennes des cellules non vides en fonction des corrections d'effectif de cellules liées au calcul des indices EAL. Indice ppva : sont exclues les cellules plus proches d'une bordure que d'un adulte. Indice da1 et sta1 : sont exclues les cellules pour lesquelles l'indice est nul, c'est-à-dire distante de plus de 50 m de tout adulte.

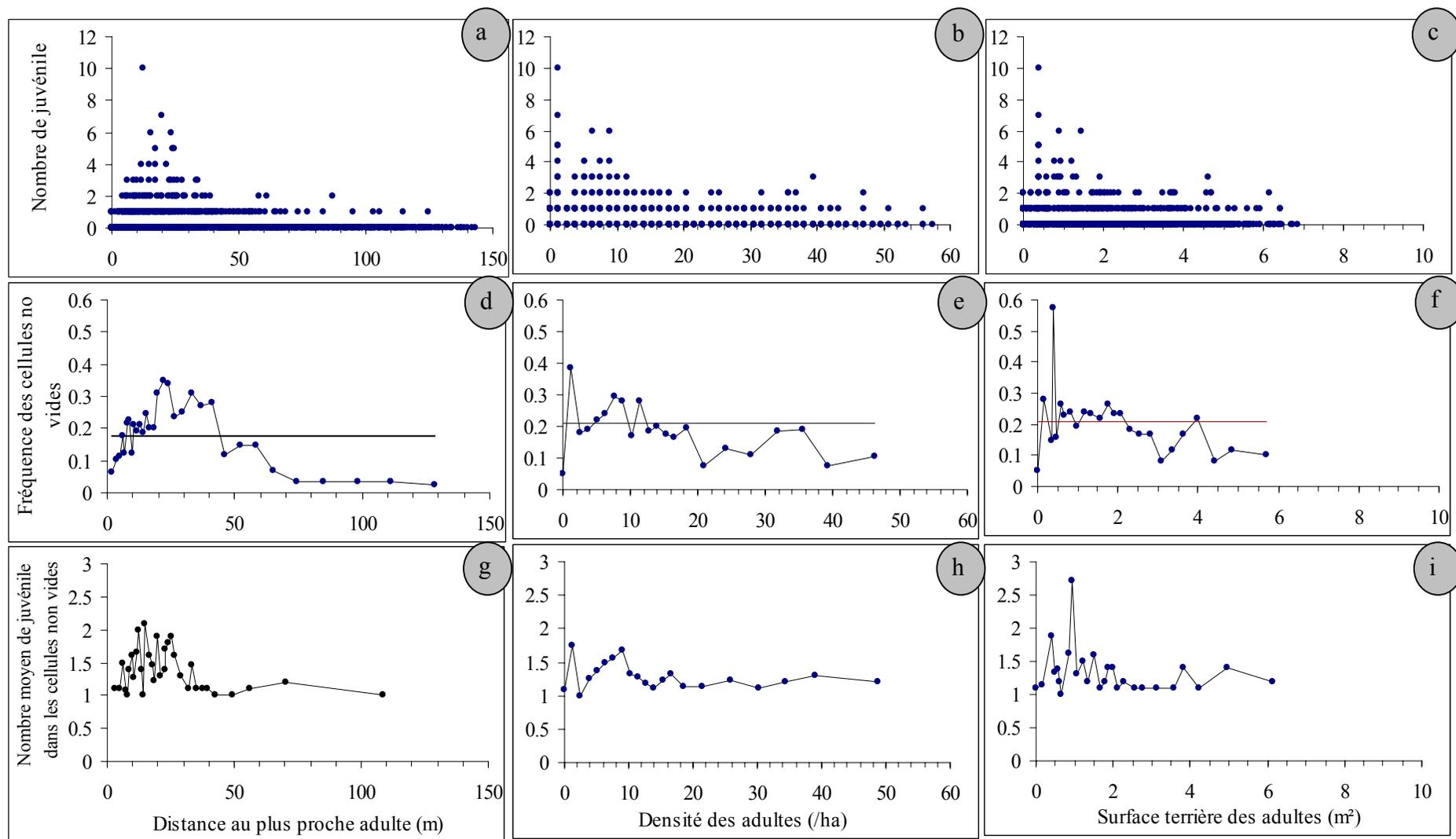


Figure VI.15 Densité de juvéniles au sein des cellules d'une grille systématique de 10 m de côté et paramètres de l'environnement local du peuplement adultes dans un rayon de 50 m centré sur chaque cellule. Site de Paracou. Graphes d), e) et f), le trait correspond à la fréquence moyenne (voir légende du Tableau VI.2 pour plus de détails).

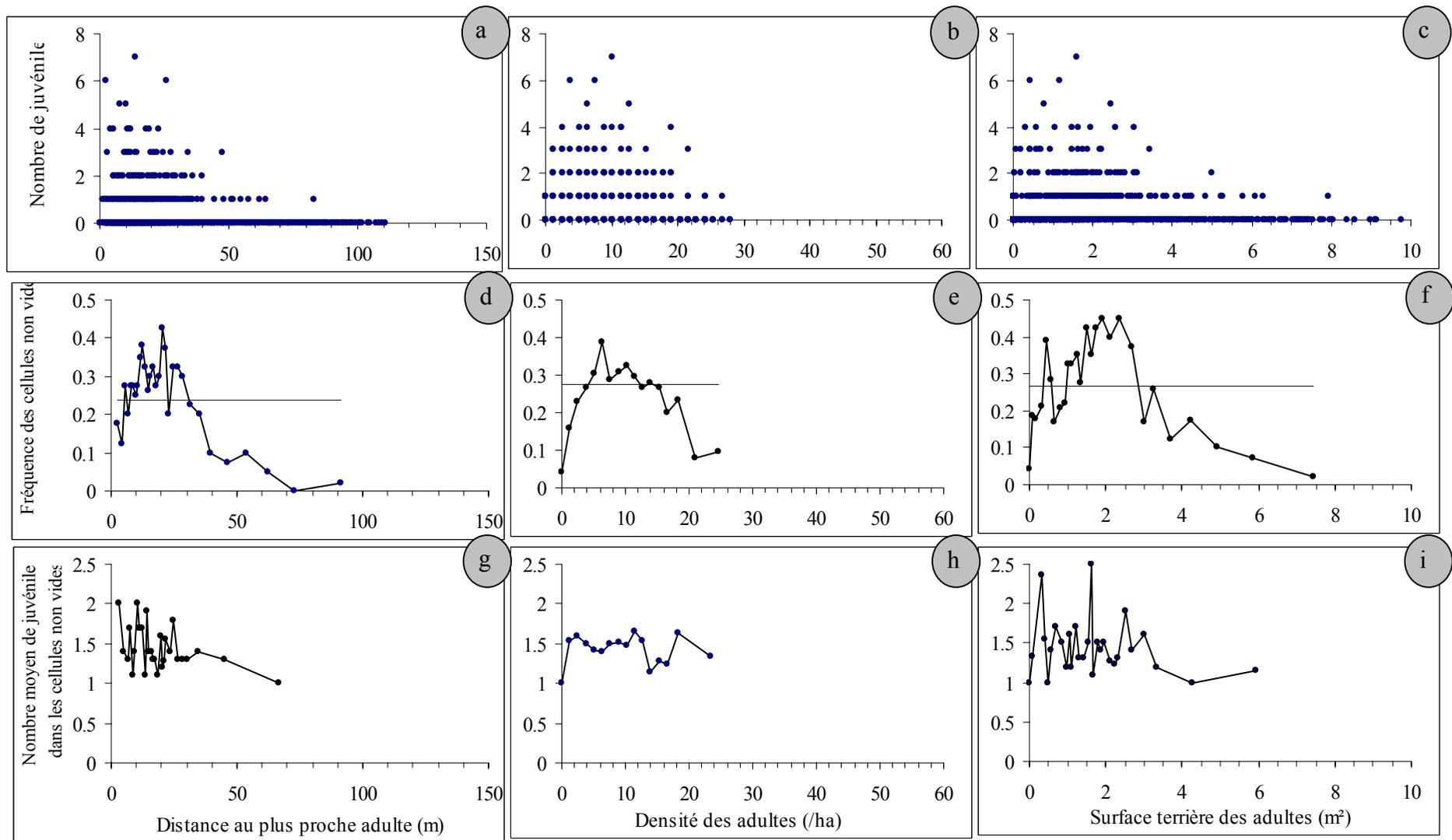


Figure VI.16 Densité de juvéniles au sein des cellules d'une grille systématique de 10 m de côté et paramètres de l'environnement local du peuplement adultes dans un rayon de 50 m centré sur chaque cellule. Site des Nouragues. Graphes d), e) et f), le trait correspond à la fréquence moyenne (voir légende du Tableau VI.2 pour plus de détails).

### VI.2.3 Analyse du voisinage des semenciers

La densité des juvéniles ( $dj_2$ ), la densité des semenciers ( $da_2$ ) et la surface terrière des semenciers ( $sta_2$ ) ont été calculées au voisinage de chaque adulte sur les domaines  $P_{juv}$  et  $N_{juv}$  (Figure VI.28 et Figure VI.29). Les arbres référents entrant dans le calcul de  $da_2$  et  $sta_2$  ces indices ne sont jamais nuls. Le rayon de voisinage choisi pour le calcul des densités et de la surface terrière est de 50 m (§ VI.2.2).

#### VI.23.1 Densité de juvéniles au voisinage des arbres adultes

La Figure VI.17 présente le nuage de points  $da_2$ – $dj_2$  obtenu pour chaque adulte. Sur le site de Paracou, le nuage de points est grossièrement en forme de L. Les fortes densités de juvéniles ne sont observées que pour des semenciers en faible densité. Au-delà de 12 adultes par hectare, la densité de juvéniles tend à décroître dans l'ensemble mais semble variable pour une densité d'adultes donnée. Pour tous les arbres dont la  $da_2$  est supérieur à 30 ind./ha, la densité de juvéniles est moins importante que la densité d'adultes. Dans cette configuration le renouvellement en effectif de la population de wacapous est *a priori* peu probable.

Sur le site des Nouragues, il ne semble pas y avoir de relation entre la densité des adultes et celle de juvéniles. Cependant si on ne considère que les individus du domaine  $N_{juv\_gb}$  (Figure VI.29), on observe une forte tendance à la baisse des  $dj_2$  lorsque la densité des adultes augmente. Pour des densités  $da_2$  supérieures à 20 ind./ha le nombre de juvéniles est inférieur au nombre d'adultes. *A contrario*, les arbres situés sur le domaine  $N_{juv\_bm}$  (Figure VI.29) présentent des densités de juvéniles toujours supérieures à 20 ind./ha.

Les valeurs  $dj_2$  et  $sta_2$  observées sur les deux dispositifs sont présentées en Figure VI.18. Sur le site de Paracou, l'allure du nuage de points est aussi en forme de L. Pour des surfaces terrières supérieures à 2 m<sup>2</sup>, les densités de juvéniles tendent à décroître lorsque la surface terrière augmente. Sur le site des Nouragues, le nuage de point a la même allure. Pour des  $sta_2$  inférieures à 2 m<sup>2</sup> la  $dj_2$  est toujours supérieure à 20 ind./ha. Au-delà de 3,5 m<sup>2</sup> la densité de juvéniles baisse fortement. Cette baisse concerne uniquement les arbres de la zone  $N_{juv\_gb}$ . Il semble ne pas exister de lien entre les  $dj_2$  et  $sta_2$  des arbres de la zone  $N_{juv\_bm}$ . Pour une même valeur de  $sta_2$  on peut observer des densités de juvéniles variant d'un facteur 5.

#### VI.23.2 Test local de la densité de juvéniles au voisinage des semenciers ( $dj_2$ )

Les  $dj_2$  observées ont été comparées à celles obtenues sous les hypothèses  $H_{0in}$  et  $H_{01}$  (§ II.4.1). Pour chaque adulte, les probabilités de réalisation de la valeur observée sous l'hypothèse nulle ont été calculées (p-values).

La Figure VI.20 présente la cartographie de ces p-values sous l'hypothèse  $H_{0in}$ , pour les domaines  $P_{juv}$  et  $N_{juv}$ . Sur le site de Paracou l'arbre isolé au nord de la parcelle a une p-value qui permet de rejeter  $H_{0in}$  avec un risque inférieur à 5%. Pour les arbres à l'est de la bordure de la plaque on peut rejeter l'hypothèse avec un risque de 10%. Ces arbres présentent une densité de juvéniles dans leur voisinage supérieure à celle attendue. Sur le site des Nouragues ce cas de figure se présente pour un groupe d'arbres situés aussi en bordure de plaque. L'hypothèse nulle peut être rejetée avec un risque de 5 %. Il semble donc que pour quelques individus adultes en bordure de plaque, on puisse mettre en évidence une attraction significative entre les deux semis de points.

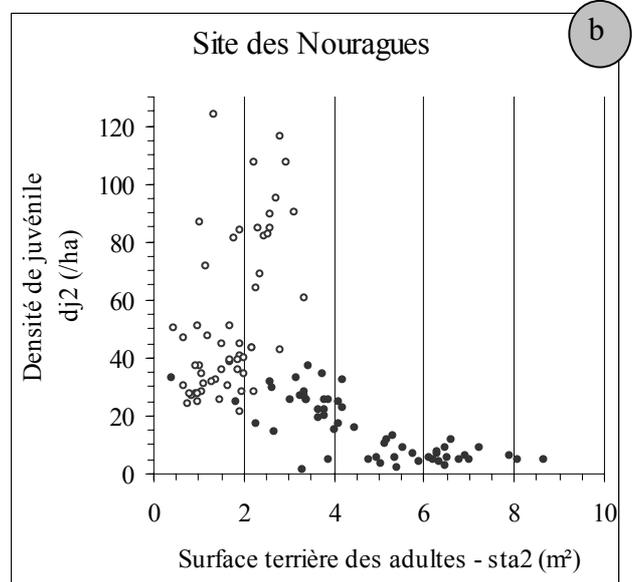
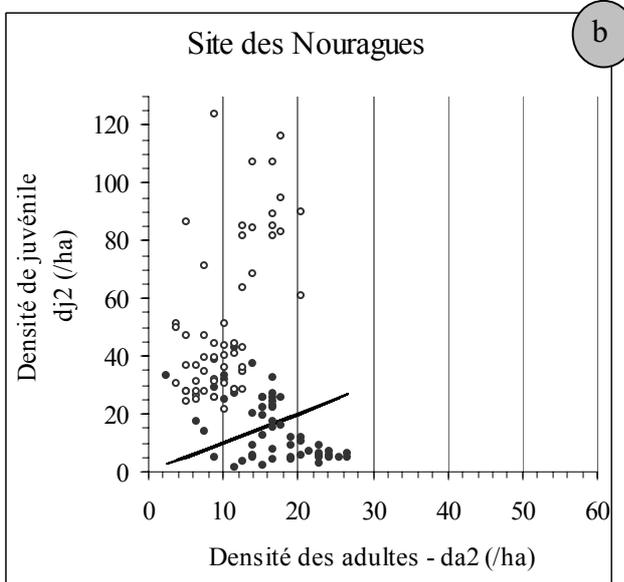
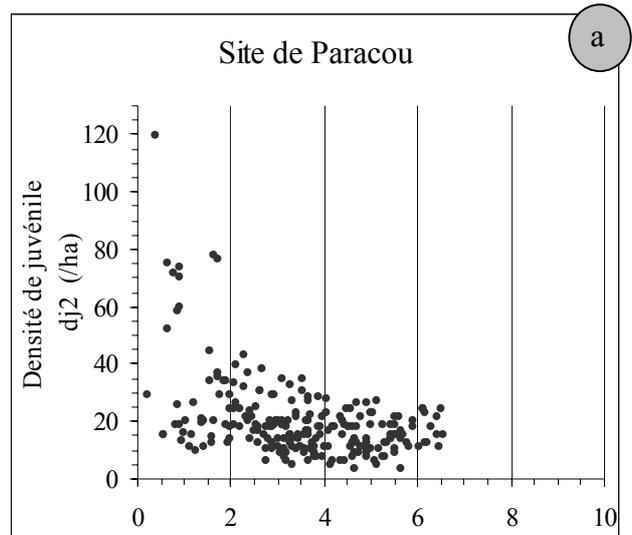
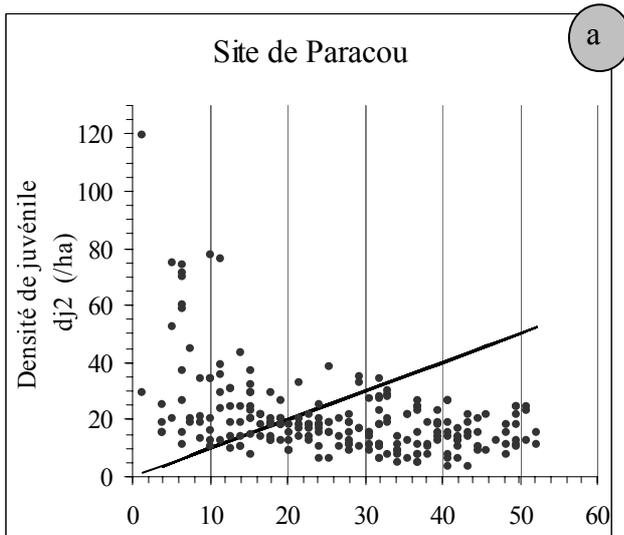


Figure VI.17 Densité de juvéniles (dj2) et d'adultes (da2) au voisinage des arbres adultes. Le rayon de calcul des indices est de 50 m. Les droites correspondent à  $dj2=da2$ . a) Site de Paracou, domaine P\_juv. b) Site des Nouragues, domaine N\_juv, cercles blancs: arbres appartenant à la zone N\_bois-moyen, cercles noirs : arbres appartenant au domaine N\_gros-bois (Figure VI.29).

Figure VI.18 Densité de juvéniles (dj2) en fonction de la surface terrière des adultes (sta2) au voisinage des arbres adultes. Le rayon de calcul des indices est de 50 m. a) Site de Paracou, domaine P\_juv. b) Site des Nouragues, domaine N\_juv, cercles blancs: arbres appartenant à la zone N\_juv\_bm, cercles noirs : arbres appartenant au domaine N\_juv\_gb (Figure VI.29).

La Figure VI.21 présente la cartographie des p-values sous l'hypothèse H01, pour les domaines P\_juv et N\_juv. Sur les deux dispositifs, on observe des p-values qui permettent de rejeter H01 dans les deux sens, avec un risque inférieur à 5%.

Sur le site de Paracou, les arbres ayant une dj2 significativement plus importante (p-value > 0,975) se situent en bordure nord de la plaque ou plus à l'extérieur. Les p-values comprises entre 0,025 et 0,975 se situent en bordure de la plaque au Nord au sud du domaine d'inventaire. La majorité des arbres présente une dj2 significativement inférieure à celle attendue (p-value < 0,025). Ils constituent le centre « élargi » de la plaque.

Sur le site des Nouragues, le schéma de distribution des p-values est globalement le même. Au centre de la plaque, une très grande majorité de p-values est inférieure à 0,025 et les p-values supérieures à 0,975 se trouvent en bordure de plaque. Cependant, de ce point de vue, la bordure de plaque n'est pas aussi bien structurée que sur le site de Paracou. Notamment, on peut observer un groupe d'arbres en limite de plaque avec des dj2 significativement inférieures à celles attendues sous H01 (carré N12).

La Figure VI.19 présente les p-values obtenues sur les deux dispositifs en fonction du diamètre de l'individu adulte référence. Aucun lien ne peut être mis en évidence. On peut noter que les diamètres les plus forts des deux dispositifs ont des p-values nulles.

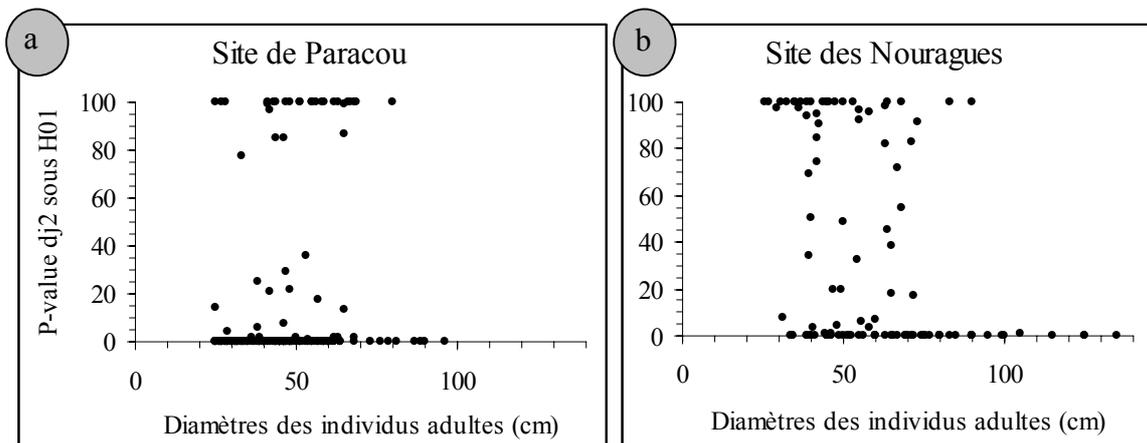


Figure VI.19 P-values des densités de juvéniles au voisinage de semencier, sous l'hypothèse H01, en fonction du diamètre des arbres référents. Les p-value ont été multipliées par 100. a) site de Paracou, domaine P\_juv, b) site des Nouragues, domaine N\_juv.

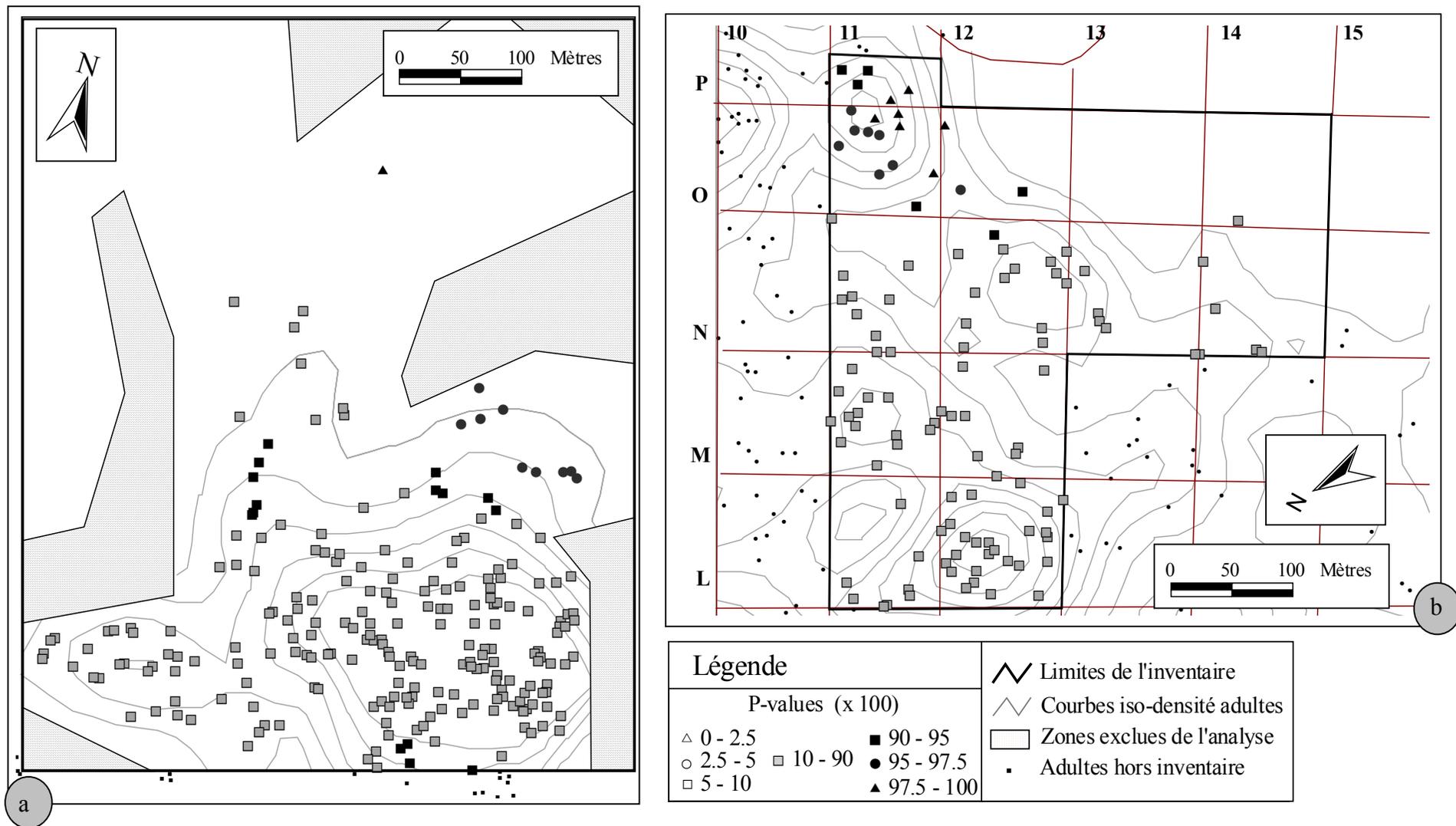


Figure VI.20 Carte des p-values de l'indice  $dj_2$  sous l'hypothèse de l'indépendance des deux répartitions ( $H_{0in}$ ). a) Site de Paracou, domaine  $P_{juv\_hb}$ , b) Site des Nouragues, domaine  $N_{juv}$ . La courbe d'iso-densité la plus faible vaut 5 ind./ha et l'écart entre deux courbes vaut 5 ind./ha.

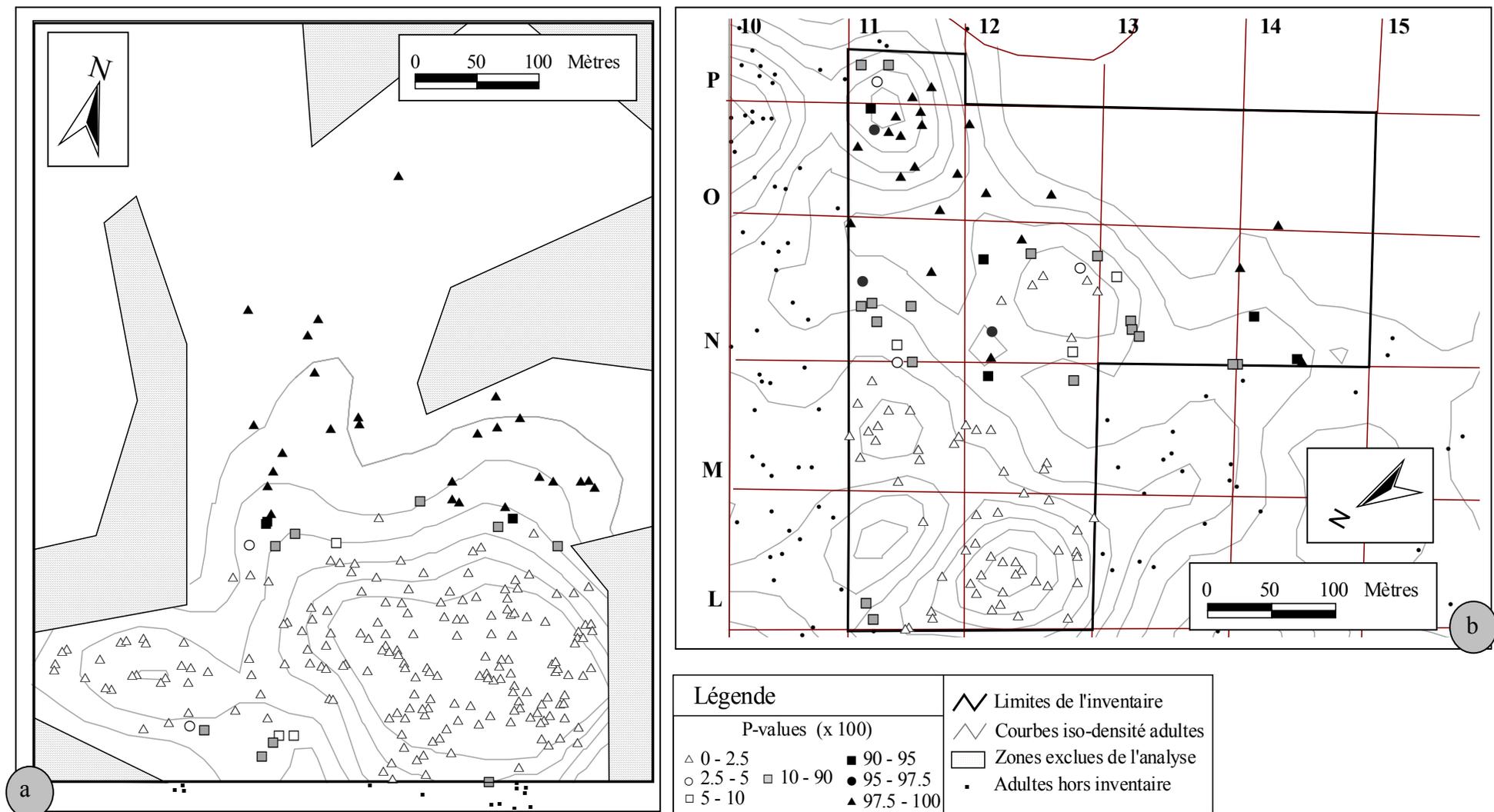


Figure VI.21 Carte des p-values de l'indice dj2 sous l'hypothèse H01 (§ II.4.1). a) Site de Paracou, domaine P\_juv\_hb, b) site des Nouragues, domaine N\_juv. La courbe d'iso-densité la plus faible vaut 5 ind./ha et l'écart entre deux courbes vaut 5 ind./ha.

### VI.3 Analyse de la régénération autour d'arbres isolés

Le Tableau VI.3 présente les effectifs de semis de plantules et de juvéniles présents sur les zones d'inventaire autour des arbres isolés (Figure III.11 et Figure III.17). A titre de comparaison sont indiqués les effectifs observés sur une zone de forte densité de wacapous adultes (43 arbres semenciers sur un carré de 1 ha, Figure III.11).

Les densités des trois catégories sont assez variables. Une partie de ces variations est sans doute due à la taille des arbres adultes étudiés. En particulier, l'individu du plateau de Balenfois présente des densités globalement beaucoup plus faibles. Sur la zone de forte densité, le nombre total de jeunes individus par arbres adultes, est considérablement plus faible. Les densités observées par catégorie ont une position intermédiaire.

Les Figure VI.24 à Figure VI.27 présentent les distributions des distances individu / plus proche voisin adulte, observées à partir des inventaires autour d'arbres isolés. Pour chaque classe de distance les effectifs ont été corrigés en fonction du taux d'échantillonnage afin de ne pas sous-estimer les grandes classes de distance. Sur le dispositif de Paracou nous avons considéré les zones étendues pour la catégorie juvéniles. Ces zones sont délimitées par les médiatrices entre les arbres étudiés et leurs voisins adultes (cf. Annexe 7). Un arbre mort entre 30 et 60 cm de diamètre se trouve à proximité de l'arbre c12 (cf. §VII.2). Les données concernant les juvéniles sont donc à considérer avec réserve. Le Tableau VI.3 présente des effectifs totaux corrigés pour chaque catégorie de taille par site d'inventaire. L'Annexe 1 présente les taux d'échantillonnage par classe de distances.

Le Tableau VI.4 présente les distances moyennes par catégorie de tailles calculées sur des effectifs corrigés. La distance moyenne augmente avec la taille des individus. Pour l'arbre c8 de Paracou et le plateau V des Nouragues, où le nombre d'individus le permet, les différences entre les distributions entre les trois catégories de taille ont été testées par un test de Smirnov. Pour les deux sites, les différences sont significatives entre semis et juvéniles et entre plantules et juvéniles pour le plateau V.

Sur les quatre zones échantillonnées, on observe un déficit pour les plus petites classes de distances, y compris pour les semis de l'année 2000 âgés d'un an. Ce déficit semble plus important pour le stade juvénile, en particulier dans la classe 0-5 m où l'on observe un effectif nul sur les quatre sites d'inventaire.

Sur les deux sites de Paracou, la fréquence maximum est généralement observée pour les classes 15-20 m ou 20-25 m pour toutes les catégories de taille. Il est difficile de distinguer un maximum net dans la distribution des juvéniles de l'arbre c12. Les effectifs sont faibles pour toutes les classes de distance. Sur les sites des Nouragues, le maximum d'effectifs de semis se situe dans la classe 10-15 m. Pour les autres catégories, on l'observe pour 15-20 m. Au-delà de ces maxima les effectifs baissent plutôt régulièrement. Cependant, on peut noter sur le plateau V une légère hausse des effectifs pour les classes de distances autour de 60 m. Les effectifs sont faibles et la prise en compte de résultats à ces distances doit être prudente. Cependant on peut aussi noter une légère augmentation pour la classe 65-70 m pour les juvéniles de l'arbre c8 du site de Paracou. De même, quelques individus ont été observés à ces distances sur le plateau de Balenfois. Sur ce site, un individu juvénile a été observé à 110 m de l'arbre étudié. La correction en fonction du taux d'échantillonnage lui donne un poids important

Les proportions entre les trois catégories (Tableau VI.3), calculées sur les effectifs corrigés, sont très variables d'un site à l'autre. Sur la zone dense, les proportions entre catégories sont assez proches de celles du plateau de Balenfois.

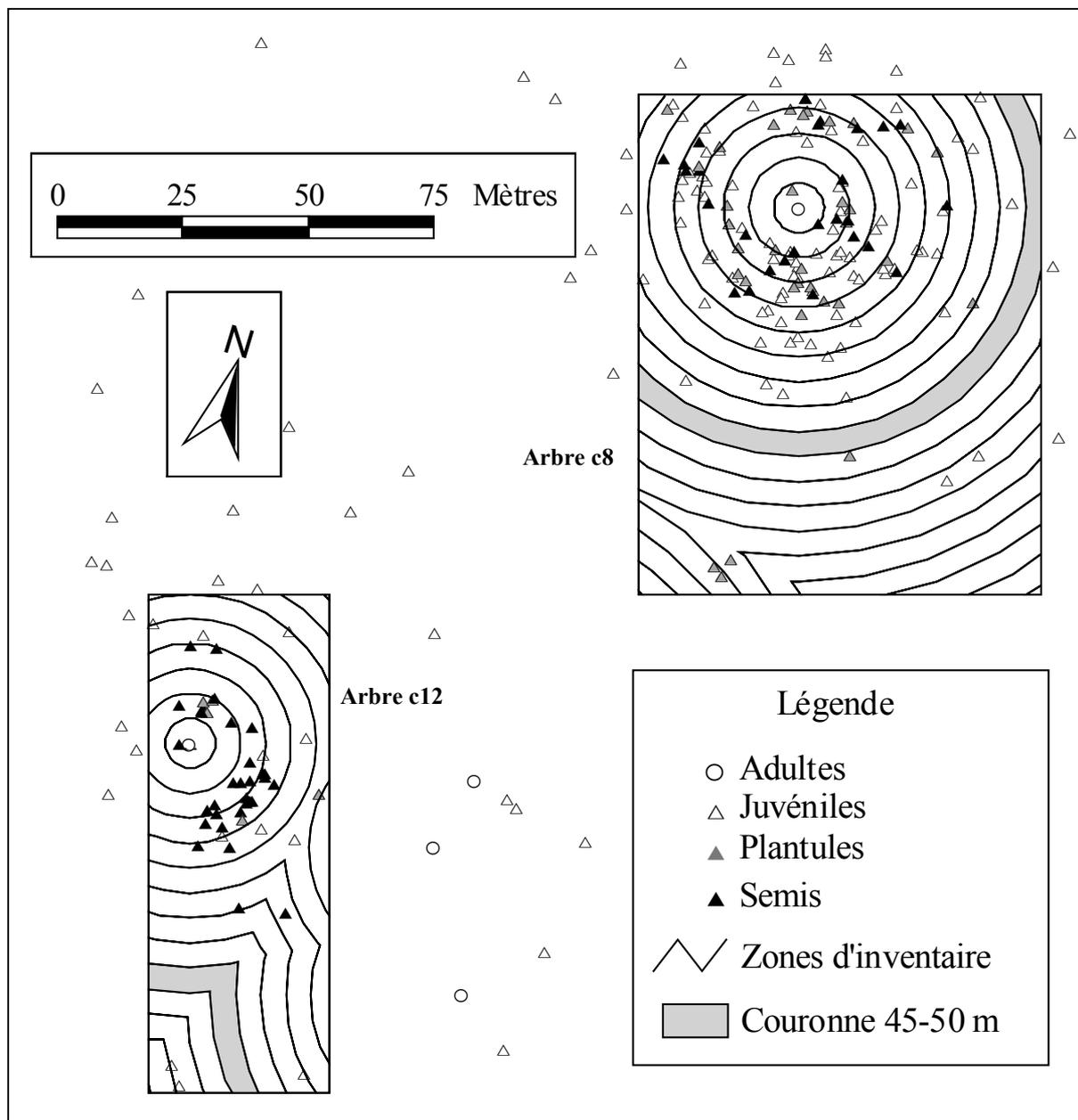


Figure VI.22 Carte de l'inventaire des jeunes stades autour d'arbres isolés sur le site de Paracou. La largeur des couronnes est de 5m, la couronne 45-50 m est en gris.

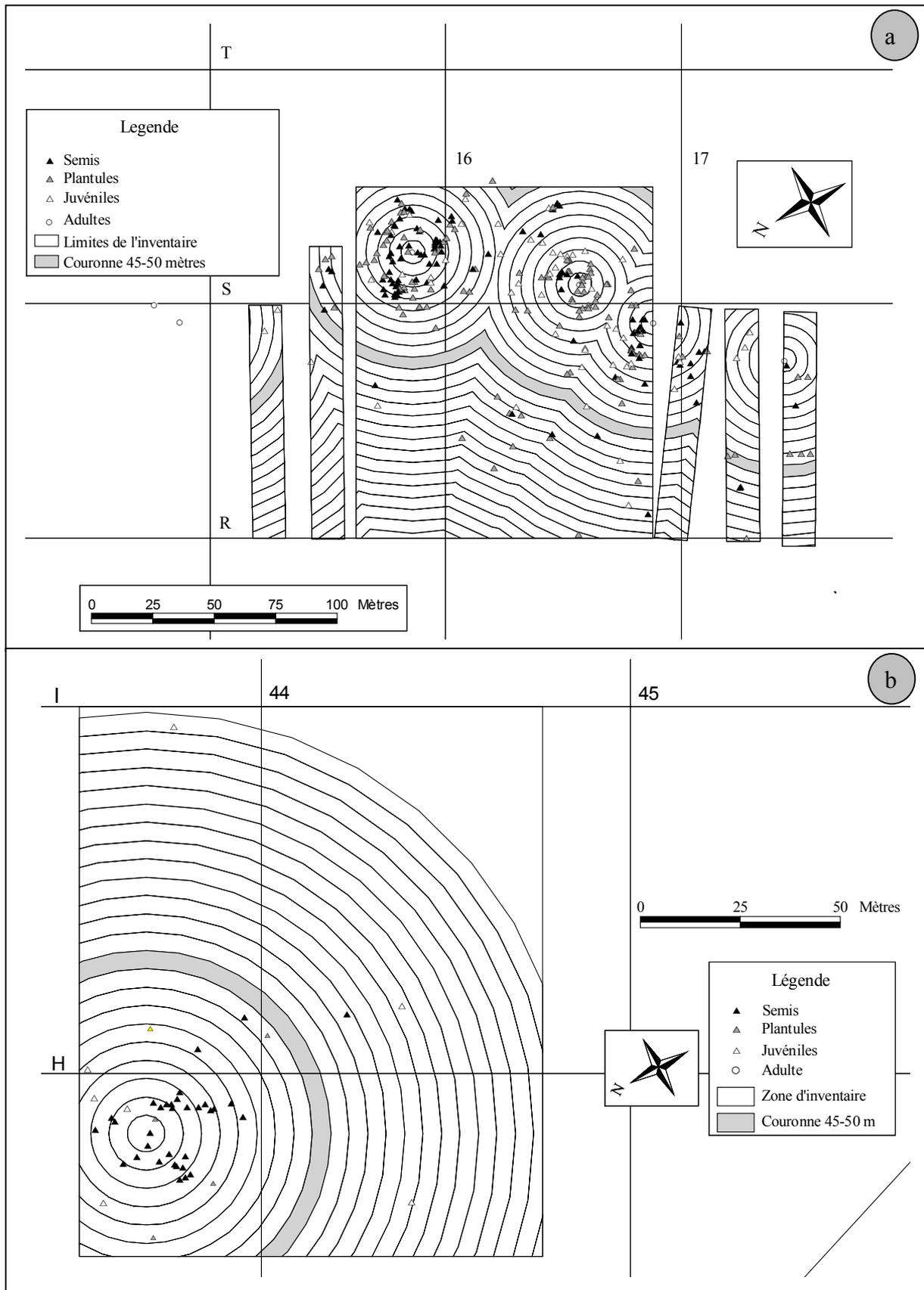


Figure VI.23 Carte de l'inventaire des jeunes stades autour d'arbres isolés sur le Plateau V (a) et le plateau de Balenfois (b). Site des Nouragues. La largeur des couronnes est de 5m, la couronne 45-50 m est en gris.

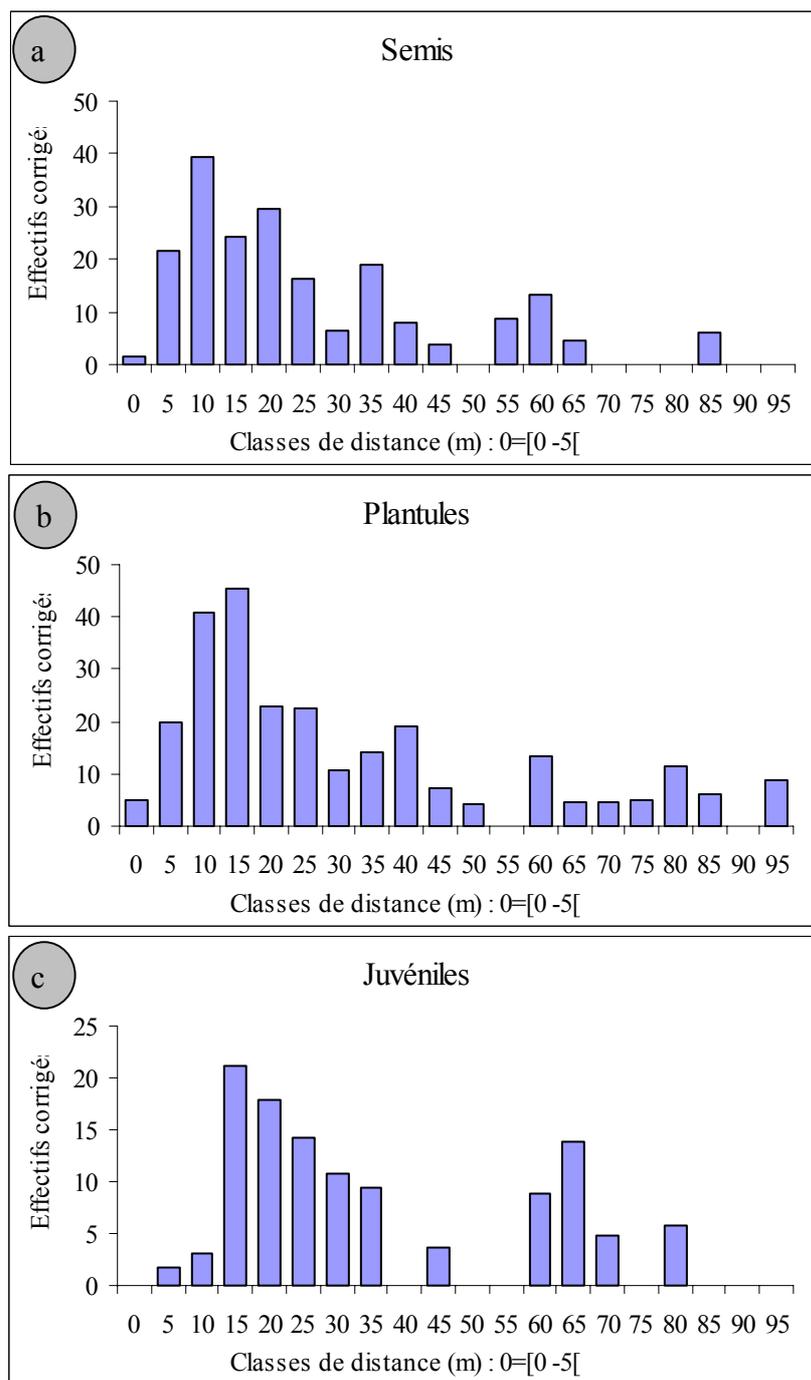


Figure VI.24 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'arbres isolés, site des Nouragues, plateau V. Les effectifs ont été corrigés en fonction du taux d'échantillonnage des classes de distances. a) semis, b) plantules, c) juvéniles

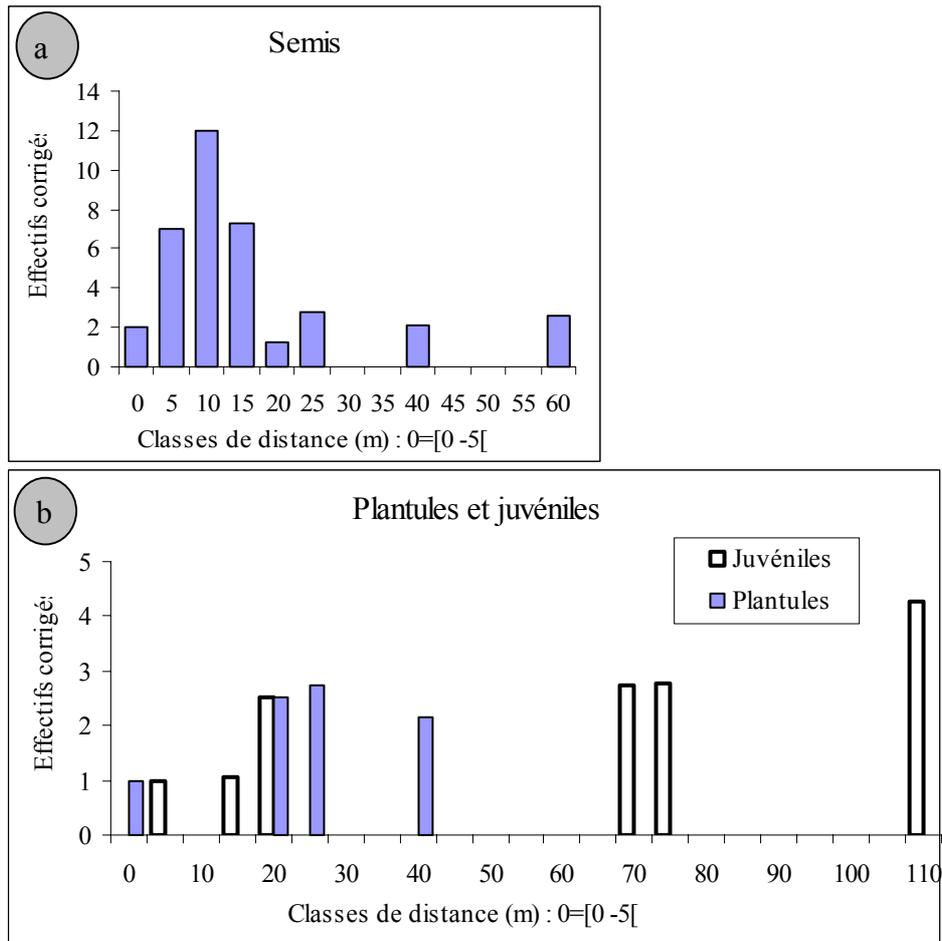


Figure VI.25 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'un arbre isolé, site des Nouragues, plateau de Balenfois. Les effectifs ont été corrigés en fonction du taux d'échantillonnage des classes de distances. a) semis, b) plantules et juvéniles.

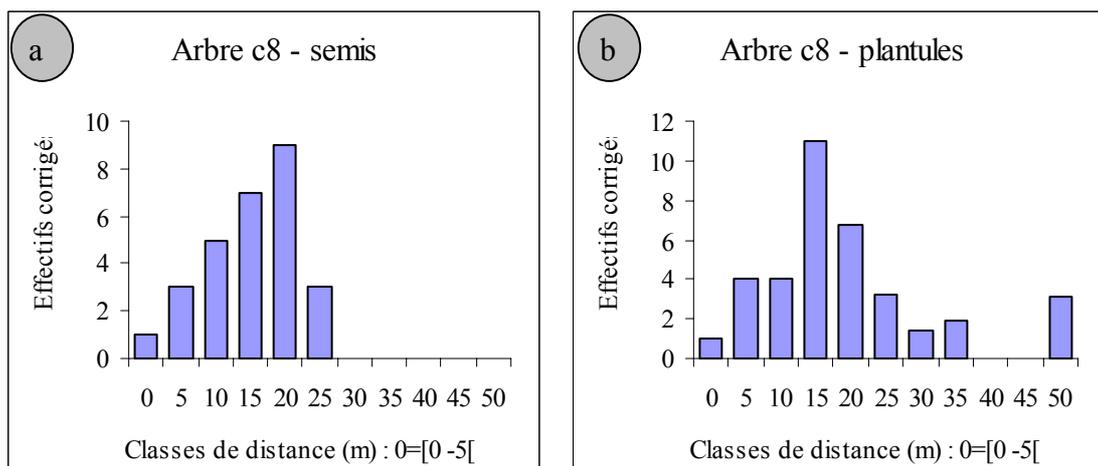


Figure VI.26 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'un arbre isolé, site de Paracou, arbre c8. Les effectifs ont été corrigés en fonction du taux d'échantillonnage des classes de distances. a) semis, b) plantules, c) juvéniles

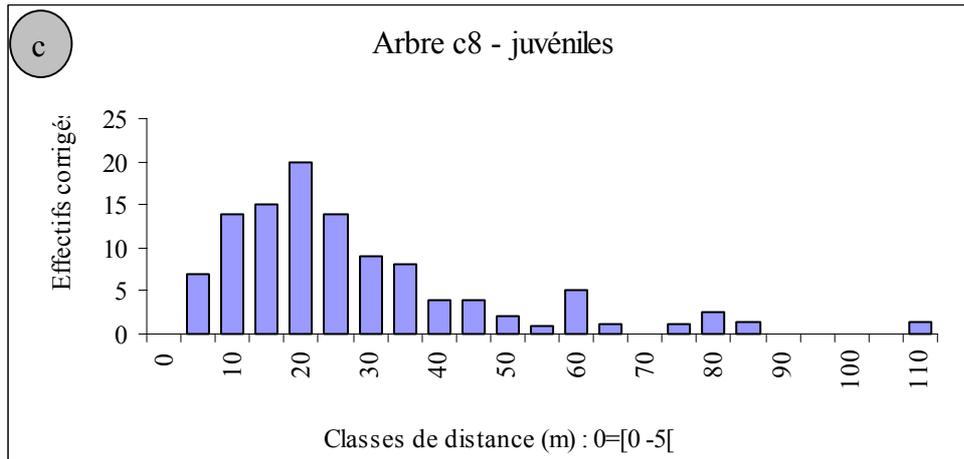


Figure VI.26 (suite) Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'un arbre isolé, site de Paracou, arbre c8. Les effectifs ont été corrigés en fonction du taux d'échantillonnage des classes de distance. a) semis, b) plantules, c) juvéniles.

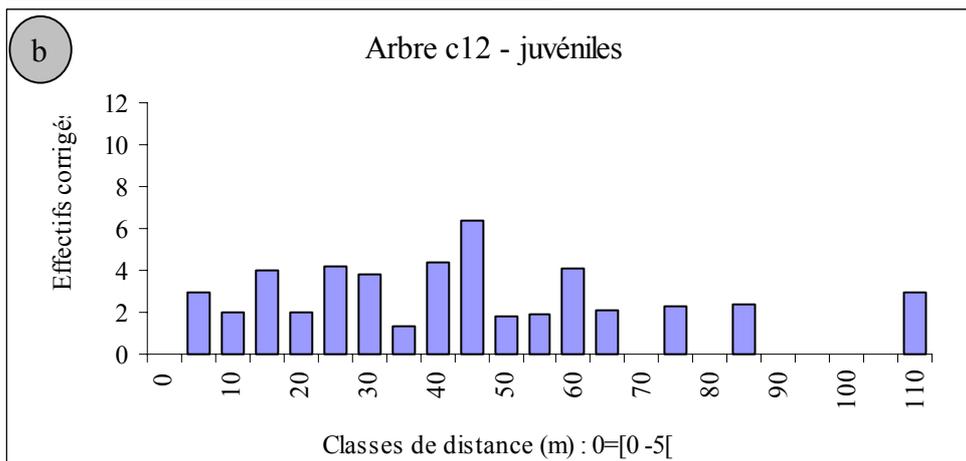
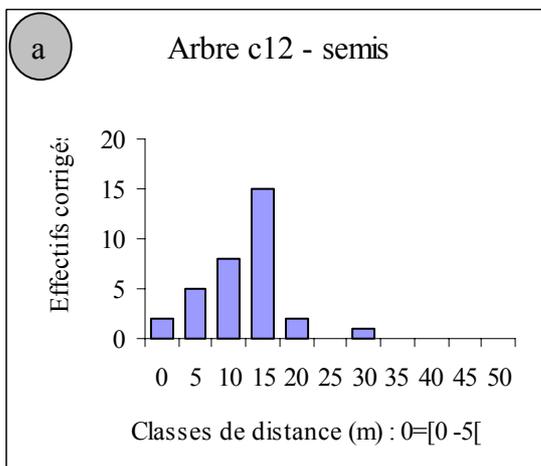


Figure VI.27 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'un arbre isolé, site de Paracou, arbre c12. Les effectifs ont été corrigés en fonction du taux d'échantillonnage des classes de distance.

		Paracou			Nouragues	
		Arbre c8	Arbre c12	Zone dense en adultes	Plateau V	Plateau Balenfois
	Diamètre des adultes	69	51	43*	49*	36
	Surface (ha)	0.8	0.4	1	6	1.9
Effectifs non corrigés	Semis	28	33	50	104	33
	Plantule	31	4	25	128	6
	Juvéniles	83	7	23	52	7
	Juvéniles (zone étendue)	109	32			
Densités (/ha) (effectifs non corrigés)	Semis	32.6	91.7	50	39.7	17.6
	Plantule	36.0	11.1	25	48.9	3.2
	Juvéniles	96.5	19.4	23	19.8	3.7
	Total	165.1	122.2	98	108.4	24.5
Effectifs corrigés	Semis	29.2	46.1		203	37.0
	Plantule	35.2	4.7		266	8.3
	Juvéniles	101	10.7		115	13.2
	Juvéniles (zone étendue)	110	48			
Pourcentage (effectifs corrigés)	Semis	18	75	51	35	63
	Plantule	21	8	25.5	46	14
	Juvéniles	61	17	23.5	19	23

Tableau VI.3 Effectifs inventoriés autour des arbres isolés. La zone dense en adultes correspond au carré 29 de la parcelle 16 du site de Paracou (Figure III.11). Les diamètres des adultes suivis d'un astérisque sont des diamètres moyens, le nombre d'adultes est de 43 pour la zone dense et de 4 pour le Plateau V.

		Distance Moyenne			Test de Smirnov p-values		
		Semis	Plant.	Juv.	Semis-plant	Plant-juv	Semis-juv
Paracou	Arbre c8	18.0	21.8	27.2	0.66	0.145	<b>0.0154</b>
	Arbre c12	15.5	10.7*	22.6*			
Nouragues	Plateau V	28.7	34.1	38.2	0.15	<b>0.002</b>	<b>0.0001</b>
	Balenfois	18.7	26.9*	68.1*			

Tableau VI.4 Distances moyennes au plus proche pied parent des jeunes individus pour trois catégories de taille –inventaire autour d'arbres isolés. Les moyennes suivies d'une astérisque sont calculées sur des effectifs faibles (cf. Tableau VI.3).

## VI.4 Discussion

VI.4.1 Influence de l'environnement adulte local (EAL) sur les relations spatiales juvéniles-adultes à l'échelle d'une plaque.

### VI.41.1 Les semis de points adultes et juvéniles sont statistiquement indépendants - Indice $\hat{L}_{12}(d)$

Les analyses intertypes ne permettent pas de mettre clairement en évidence des relations spatiales entre juvéniles et adultes significativement différentes de l'hypothèse d'indépendance des deux répartitions (Figure VI.10-a –b –c –e). Sur le site des Nouragues cependant, l'analyse sur des sous domaines construits en fonction des caractéristiques du peuplement établi semble montrer que les relations adultes – juvéniles peuvent varier en fonction de ces caractéristiques (Figure VI.10-d –f). Néanmoins, on observe plutôt des tendances que des résultats nettement significatifs.

### VI.41.2 L'EAL influence la mise en place des juvéniles ou la « production » de juvéniles par les adultes

#### *Hypothèse de l'existence de deux mécanismes antagonistes*

D'après les connaissances sur la dissémination de l'espèce, on peut émettre l'hypothèse que l'indépendance observée entre les deux répartitions est, en fait, la conséquence de deux mécanismes antagonistes : d'une part, une attraction entre les deux semis de points du fait de la dissémination à courte distance et d'autre part un processus de répulsion dont l'intensité dépend des caractéristiques du peuplement adulte ou installé. L'hypothèse H01 a été définie afin de reproduire de manière approximative le processus d'attraction, et de permettre le test et la caractérisation du processus antagoniste.

#### *Analyses du voisinage des juvéniles*

Les analyses des distributions de la densité et de la surface terrière autour des juvéniles confirment l'indépendance des deux répartitions (Figure VI.13-c –d et Figure VI.14-c -d). L'analyse de la distribution des distances ppva par rapport à cette hypothèse montre une mise en place de juvéniles significativement plus importante pour des distances comprises entre 10 et 25 m (Figure VI.12–c –d), le résultat sur le dispositif des Nouragues étant faiblement significatif.

Par rapport à l'hypothèse H01, ces analyses mettent clairement en évidence un effet négatif sur le nombre de juvéniles, d'un EAL « riche » : pour des distances faibles ou des densités et surfaces terrière fortes les effectifs sont plus faibles qu'attendu. L'effet s'inverse pour les grande distances ou des densités et surfaces terrières faibles (EAL « pauvre ») (graphes –e et –f des Figure VI.12 à Figure VI.14). Cependant, ces résultats pourraient s'interpréter simplement comme la conséquence directe de l'irréalisme de l'hypothèse H01. Cette hypothèse pourrait correspondre à une attraction adultes-juvéniles beaucoup plus importante que celle due à la dissémination du Wacapou. On peut signaler en particulier que les distances au plus proche voisin semencier utilisées pour "caler" cette hypothèse (§ VI.2.2), sous-estiment les distances réelles de dispersion (Nathan et Muller-Landau 2000). Bien que cela nous paraissent peu vraisemblable à la vue des données de Forget (1990), on ne peut pas conclure rigoureusement à partir de ces résultats. Cette question sera rediscuter à la vue des résultats des analyses au voisinage des adultes (ci-dessous).

L'analyse à partir d'une grille systématique n'a pas fait l'objet de test. Cela pourrait être envisagé avec des méthodes de Monte Carlo de manière similaire aux autres analyses utilisées. Cette approche des relations adultes-juvéniles ayant été entreprise tardivement ce travail reste à faire. Cependant, cette méthode permet d'avoir une vision quantifiée des relations spatiales entre les deux semis de points notamment sur l'absence ou la présence de juvéniles en fonction d'un indice EAL donné.

Les formes des nuages de points nbj-indice EAL (ppva, da1 et sta1), sont cohérents avec les résultats précédents : le maximum de juvéniles s'observe pour des distances ppva intermédiaires (graphes a Figure VI.15 et Figure VI.16) (et non minimum) ou pour des densités et surfaces terrières faibles (graphes b et c, Figure VI.15 et Figure VI.16). Ceci tend à confirmer l'hypothèse d'un effet négatif d'un EAL riche sur le nombre de juvéniles. Néanmoins les faibles effectifs de juvéniles observés pour les fortes da1 ou sta1 (et faible ppva) pourraient être liés aux caractéristiques des peuplements étudiés, c'est à dire à la faible représentation de ce type de configuration. L'utilisation de classes d'effectifs égaux (ou du moins peu variables cf. Annexe 5) visait à limiter ce biais. L'utilisation des fréquences des cellules vides au sein de chaque classe a le même effet.

En particulier sur le dispositif des Nouragues, les variations de la proportion de cellules non vides semblent assez bien reliées aux variations de nos trois indices EAL (graphes –d –e –f Figure VI.15 et Figure VI.16). On peut noter, par contre, la faible corrélation entre le nombre moyen de juvéniles cellules non vides (graphes –g –h –i Figure VI.15 et Figure VI.16). A l'échelle de 100 m<sup>2</sup>, les indices EAL, que nous avons utilisés, semblent être plus influents sur l'absence/présence de juvéniles, que sur leur nombre<sup>10</sup>.

La probabilité de présence de juvéniles semble être plus faible pour des distances ppva inférieure à 10 m, des densités da1 supérieures à 15 ind./ha et des surfaces terrières supérieures à 3 m<sup>2</sup>. Sur le site de Paracou les observations sont cohérentes avec ces résultats mais les variations des fréquences sont moins nettes. Cette différence entre les deux dispositifs corrobore les résultats des analyses intertypes sur les sous-domaines des deux dispositifs (Figure VI.10-c –d –e et –f). Il semble que sur le dispositif des Nouragues l'effet de l'environnement adulte local soit plus perceptible, du moins au moyen des indices utilisés.

#### *Analyse du voisinage des adultes*

Les densités de juvéniles (dj2) observées en fonction de la densité d'adultes (da2) ou de la surface terrière des adultes (sta2) (Figure VI.17 et Figure VI.18) ne sont pas cohérentes avec la dispersion à courte distance du Wacapou et le caractère tolérant à l'ombre de cette espèce dans les jeunes stades. La densité de juvéniles n'augmente pas avec la densité ou la surface terrière des adultes. A l'inverse, il semble qu'il existe des valeurs seuils (pour da2 entre 10 et 20 ind./ha, et pour sta2 entre 2 et 3.5 m<sup>2</sup>), au-delà desquelles la « production » de juvéniles (par unité de surface) ne dépasse pas une valeur maximum (40-45 ind./ha) qui tend à diminuer lorsque la valeur des indices augmente.

En raison de la répartition agrégée des adultes, il existe une forte corrélation spatiale entre les mesures effectuées dans leur voisinage. L'allure en « L » des nuages de points, et l'existence de seuil pourrait être la conséquence de ces corrélations. Néanmoins on peut penser que la tendance générale n'est pas affectée par ce biais<sup>11</sup>.

---

<sup>10</sup> On pourrait aussi dire, qu'en fonction de nos indices, le nombre moyen de juvéniles sur l'ensemble des cellules dépend plus du nombre de cellules vides que du nombre de juvéniles dans les cellules non vides.

<sup>11</sup> *A priori*, la modélisation des nuages de points par un modèle non linéaire, puis par un modèle non linéaire mixte prenant en compte la corrélation spatiale entre mesure, aurait permis de tester l'existence de seuils. Les essais effectués avec le modèle non linéaire ayant échoué, cette démarche n'a pas été menée plus avant.

L'effet de l'augmentation des  $da_2$  sur le plafonnement, voire la baisse des  $dj_2$  est d'autant plus explicite si l'on s'intéresse au ratio  $dj_2/da_2$ . Celui-ci est inférieur à 1 pour les fortes densités. Aussi, il semble que la régénération, dans ces zones en EAL riche, ne permettra pas la mise en place d'un peuplement d'arbres adultes aussi dense que la génération précédente.

Sur le site des Nouragues, ces observations ne concernent que les arbres du sous-domaine  $N_{juv\_gb}$  correspondant à une zone au centre de la plaque (cf. Figure VI.29). Pour la zone complémentaire  $N_{juv\_bm}$ , la densité des juvéniles  $dj_2$  semble indépendante des indices EAL utilisés. Ces différences sont cohérentes avec les analyses intertypes réalisées sur ces deux sous-domaines (Figure VI.10 –e et –f) et prône pour un effet négatif d'un EAL riche sur les relations spatiales adultes-juvéniles : sur  $N_{juv\_bm}$  ou les surfaces terrières sont faibles on observe une tendance vers l'attraction entre les deux semis de points ; sur  $N_{juv\_gb}$ , où les surfaces terrières sont plus fortes, la tendance s'inverse.

Le test local des  $dj_2$  permet de détailler les différences de relation adultes-juvéniles qui peuvent exister au sein d'une plaque. D'autre part, la méthode de Monte Carlo utilisée pour la construction du test permet de prendre en compte la corrélation spatiale entre les points.

Le test par rapport à l'hypothèse nulle d'indépendance des deux répartitions (Figure VI.20) met en évidence une attraction significative entre adultes juvéniles pour certains arbres de bordure de plaque. Sur le site des Nouragues, ces arbres se trouvent au sein d'un agrégat ce qui nuance l'hypothèse d'un effet négatif d'un EAL riche.

Sous l'hypothèse  $H_{01}$  (Figure VI.21), les valeurs des p-values différencient nettement deux ou trois configurations sur les plaques étudiées. Les individus du centre des plaques ont significativement moins de juvéniles dans leur voisinage que sous  $H_{01}$ . On observe un résultat opposé pour les arbres en bordure de plaque.

$H_{01}$  étant rejetée dans les deux sens, il semble qu'à l'échelle de l'indice  $dj_2$  (disque de 50 m), elle génère des situations intermédiaires à celles que l'on peut observer dans un peuplement de wacapous. L'attraction entre adultes et juvéniles correspondant à cette hypothèse nulle n'est donc pas irréaliste, du moins quand elle est évaluée sur un disque de 50 m. Très peu de p-values étant comprises entre 0.025 et 0.975 (Figure VI.19), le rejet de l'hypothèse est pourtant massif. Il semble donc que ce test local permette de rejeter la première la composante de l'hypothèse  $H_{01}$  (cf. § II.4.1) : tous les arbres semenciers ne « produisent » pas le même nombre de juvéniles. Ce résultat ne semble pas être lié à des différences de diamètre (*i.e.* d'âge) des individus adultes (Figure VI.19). L'environnement local adulte d'un individu semencier, ou du moins sa position dans la plaque, serait donc déterminant dans sa capacité à « produire » des juvéniles.

Sur le site des Nouragues, la répartition des p-values en bordure de plaque met en évidence deux contre exemples aux hypothèses proposées. On peut observer des individus en bordure de plaque dont les p-values attestent d'un nombre faible de juvéniles bien que la densité d'adultes soit peu importante (Figure VI.21-b carré N12). D'autre part, les arbres avec de nombreux juvéniles dans leur voisinage sont certes en bordure de plaque mais présentent aussi de fortes densités d'adultes (Figure VI.21-b et Figure VI.20-b carré O11). Pour ce dernier exemple, on peut signaler la présence d'un chablis de taille importante au sud-est du carré O12 (joutant le layon P). La forte densité de juvéniles à l'est de ce carré (à proximité du point P12) pourrait être la conséquence de conditions lumineuses favorables en lisière de ce chablis. Cependant, pour les adultes situés au centre du carré O11 et donc distant de plus de 100 m du chablis, les fortes p-values observées ne peuvent s'expliquer par cette hypothèse.

Les conclusions sur le rejet de l'hypothèse  $H_{01}$  sont aussi applicables aux analyses des distributions des indices EAL au voisinage des juvéniles. En effet ces analyses impliquent

aussi des indices calculés à l'échelle d'un disque de 50 m de rayon (da1 et sta1). Aussi, on peut donc penser que les rejets significatifs de H01 ne sont pas induits par une hypothèse nulle fautive dans sa composante spatiale. Les fortes différences des distributions de da1 et sta1 avec celles attendues sous H01 seraient donc la conséquence de variations importantes de la « production » de juvéniles en fonction de la valeur des indices EAL et non d'une attraction trop importante entre les adultes et les semis de points juvéniles simulés.

#### *Existence d'un effet seuil ?*

L'analyse des densités de juvéniles au voisinage des adultes (Figure VI.17 et Figure VI.18) laisserait penser à l'existence de seuils au-delà desquels la densité de juvénile serait bloquée. L'allure des courbes de fréquences de cellules non vides sur le site des Nouragues (Figure VI.16-d – e – f) présente des décroissances importantes pour des valeurs voisines de ces seuils : 15 ind./ha et 3 m<sup>2</sup> de surface terrière. Ces résultats pourraient donc aussi être la conséquence d'un effet discontinu de l'augmentation de EAL sur la mise en place des juvéniles.

Les résultats sur le dispositif de Paracou, notamment sur les fréquences des cellules non vides (Figure VI.15-d – e – f), nuancent cette hypothèse.

#### **VI.41.3 Effet de EAL sur la mise en place des juvéniles et hypothèse des pseudo-cohortes**

Les différentes analyses des relations adultes-juvéniles sont globalement concordantes et semblent montrer un effet négatif d'un EAL riche sur la mise en place des juvéniles. Cet effet serait antagoniste à celui de la tolérance à l'ombre des jeunes stades et de la dissémination à courtes distances de l'espèce. A l'échelle d'une plaque, il serait suffisamment important pour aboutir à l'indépendance spatiale entre les juvéniles et les semenciers. L'utilisation d'analyses à l'échelle locale ou sur des domaines d'étude plus restreinte (pour le dispositif des Nouragues) a mis en évidence des variations importantes des relations spatiales adultes-juvéniles au sein d'une plaque et conforte ces hypothèses.

Ces résultats sont cohérents avec les distributions diamétriques déséquilibrées observées pour des individus de plus de 10 cm dhp et l'hypothèse de formation de pseudo-cohortes (§ V.22.4). Le blocage de la régénération dans un agrégat pourrait intervenir lorsque l'EAL s'enrichit c'est-à-dire lorsque la densité ou la surface terrière augmente, et lorsque la distance juvénile-adulte diminue.

Sur le site des Nouragues, on peut cependant observer un contre exemple. Des adultes en fortes densités sont entourés d'un nombre important de juvéniles (carré O11 Figure VI.20-b). Ce résultat sera discuté ultérieurement (paragraphe ci-dessous).

#### **VI.41.4 Hypothèses sur les mécanismes sous-jacents**

##### *Hypothèse de Janzen-Connell appliquée à une population d'arbres adultes*

D'après les hypothèses de Janzen (1970) et Connell (1971), une forte mortalité des graines et/ou des plantules dépendant de la distance au pied mère ou de la densité de jeunes individus, conduit à une mise à distances des individus recrutés (cf. Figure I.1).

Ces mécanismes ont été mis en évidence pour le Wacapou à partir de l'étude d'arbres isolés. L'étude de Jansen (2003, chapitre 8) montre une augmentation des distances plantules-adultes entre les individus de cohortes de moins de 7 ans et une cohorte plus âgée. Une distance d'exclusion de 5 m est visible entre les adultes et les individus juvéniles les plus âgés. Des travaux précédents sur la survie des graines et des plantules ont montré l'existence de plusieurs facteurs de mortalité. Des insectes et des mammifères (rongeurs et cochon bois) sont responsables d'une mortalité très importante des graines en forte densité sous les houppiers des arbres parents (Forget 1990). Puis, aux stades semis et plantules, l'action de champignons pathogènes entraînerait une mortalité densité dépendante (Forget 1988; Forget 1994). Joly

(1996) observe la prédation des feuilles des plantules par une chenille. On pourrait aussi penser à la diffusion de substances allélopathiques à partir des racines ou des feuilles mortes : Souza Filho et Alves (2003) ont mis en évidence des molécules contenues dans l'écorce du Wacapou pouvant inhiber la germination de deux espèces herbacées.

Au sein d'une plaque, si une mise à distance de ce type s'opère autour de chaque adulte, une augmentation de la densité locale pourrait se traduire par une baisse du recrutement des juvéniles. Pour de très fortes densités, les « aires d'influence » de chaque adulte finiraient par se chevaucher et aboutir au blocage presque complet de la régénération. L'effet plus net de la surface terrière des adultes par rapport à la densité, comme sur le dispositif des Nouragues, pourrait s'expliquer par des facteurs de mortalité dépendant de la taille des individus (densité-dépendance sur les graines, distance-dépendance des racines).

La distance d'exclusion de 5 m observé par Jansen (2003) est compatible avec les densités « seuils » observées entre 10 et 20 ind./ha. Pour 15 ind./ha, la surface cumulée de disques de 5 m représente plus de 1.1 ha. La répartition des arbres adultes n'est pas régulière et les « aires d'influences » varient entre chaque individu, donc ce calcul n'est qu'indicatif.

D'autre part, on peut remarquer que les analyses intertypes  $\hat{L}_{12}(d)$  ainsi que le test de la distribution des distances ppva par rapport à l'hypothèse  $H_0$  n'ont pas mis en évidence d'exclusion nette entre les deux semis de points pour des courtes distances. Aussi on peut penser que si une mortalité du type Janzen-Connell intervient au sein des plaques, celle-ci ne s'applique pas strictement de la même manière qu'autour d'arbres isolés.

#### *Effet de l'EAL sur le comportement des agents pathogènes et des rongeurs*

L'hypothèse de l'addition des aires d'influence d'arbres au sein d'un peuplement a été abordée par Janzen (1970) mais a rarement été testée. La plupart des études sur l'hypothèse de Janzen-Connell s'intéressent à des arbres isolés ou en faible densité. Je n'ai pu trouver qu'une seule étude (Schupp 1992) abordant l'impact de la densité d'adultes sur la mise en place de jeunes autour d'arbres adultes de la même espèce. Il s'agit d'un arbre de sous-bois (*Faramea occidentalis*) de forêt tropicale humide d'Amérique centrale. L'auteur étudie la survie de graines disposées sous le houppier et au-delà de la couronne des arbres semenciers. La densité des semenciers est calculée dans un voisinage de 1 ha. L'étude montre une moindre survie des graines sous houppier qu'à l'extérieur. Cependant, la survie des graines sous houppier et de l'ensemble des graines est corrélée positivement avec la densité d'adultes dans le voisinage. L'auteur explique ce résultat par la saturation des prédateurs, des rongeurs, lorsque la densité des adultes est forte. Une autre étude dans forêt humide du Mexique (Burkey 1994) portant sur un arbre de canopée conclue sur les mêmes hypothèses. L'auteur observe une corrélation positive entre la survie des graines et la production du plus proche voisin semencier.

Hammond et Brown (1998) en se basant sur ce résultat et une revue bibliographique des travaux ayant étudiés l'hypothèse de Janzen-Connell, font l'hypothèse que ce phénomène de saturation pourrait être assez courant chez les mammifères prédateurs de graine et aboutir à des recrutements de plantules inverse au prédiction de Janzen-Connell. Les auteurs soulignent alors la nécessité de prendre en compte à la fois les variations spatiales (i.e. la densité des adultes) et temporelles (« mast fruiting ») de production de graine, afin de pouvoir prévoir le recrutement des plantules. D'après ces auteurs, les prédateurs invertébrés (essentiellement les insectes) sont plus spécifiques et peuvent réagir plus rapidement à une forte augmentation du nombre de graines ou de plantules.

Dans le cas de *Faramea occidentalis* l'effet de l'EAL est inverse à celui que nous observons, cependant les hypothèses de Hammond et Brown pourraient fournir une interprétation

cohérente avec nos résultats. En effet, pour le Wacapou la prédation sur les jeunes stades est surtout le fait d'insectes ou de champignons et les rongeurs sont plutôt des disséminateurs indispensables au recrutement des semis que des prédateurs (Schulz 1960; Morris 1962 ; Forget 1990 ; Forget 1994). De plus, suivant les résultats de Chauvet (2001), le phénomène de saturation des rongeurs entraîne une variation de leur comportement qui n'enterrent plus les graines mais les consomment sur place.

Ainsi, l'absence de recrutement de juvéniles pour des EAL riches pourrait être la conséquence d'une baisse du taux d'enfouissement des graines par les rongeurs. Les graines restées en surface ne seraient pas en nombre suffisant pour saturer les différents facteurs de mortalité distance- ou densité-dépendants qui peuvent intervenir jusqu'au stade plantule.

#### *Mécanismes impliquant de grandes échelles de temps*

Le résultat du test local au voisinage des adultes fait apparaître de fortes différences entre le centre et la bordure des plaques (Figure VI.21). Sur le dispositif des Nouragues, ces différences ne semblent pas toujours être liées à une variation de l'EAL, du moins comme nous l'avons décrit sur des cercles de 50 m. L'effet bordure/centre de plaque pourrait être plus important que les effets des indices EAL étudiés. Nous avons vu au Chapitre IV que les variations locales de densités (notamment pour Paracou Figure IV.6) et de surface terrière (notamment au Nouragues Figure V.11) sont très liées à la « position » dans la plaque. Il est donc cohérent que nous puissions expliquer en grande partie le blocage de la régénération dans le centre des plaques par des variations des indices de l'EAL. Cependant, d'autres mécanismes ne dépendant pas directement du peuplement adultes pourraient aussi être impliqués.

Sous l'hypothèse que le centre des plaques correspond à des zones plus anciennement colonisées par le Wacapou (diamètres moyens plus importants pour les Nouragues), on pourrait penser à des processus nécessitant des échelles de temps importantes pour se mettre en place : installation, dans le houppier ou dans les racines des arbres adultes, de populations de pathogènes de taille critique ; dynamiques de successions forestières.

Jansen et Forget (2001) notent l'influence de l'appétence relative des graines sur leur enlèvement par des rongeurs lors d'années de fortes productions. Les résultats de Jansen et Siepel (données non publiées in Jansen et Forget 2001) montrent l'enlèvement préférentiel du *Licania alba* et de *Carapa procera* par rapport au Wacapou. A partir d'un même nombre de graines des trois espèces disposées en mélange, moins de 30 % des graines de Wacapou sont finalement dispersées. La composition floristique pourrait donc affecter de manière importante le nombre de graines disséminées et par ce biais le recrutement du Wacapou.

### VI.4.2 Distances de dissémination et survie des jeunes stades autour des arbres isolés

#### *La mise à distance des jeunes stades augmente jusqu'au stade juvénile*

L'étude de la régénération autour des arbres isolés met en évidence des effectifs croissants de semis entre 0 et 15 m (Figure VI.24 à Figure VI.27). D'après les résultats de Forget (1990), la dissémination des graines s'effectue en grande majorité pour des distances inférieures à 10 m (Figure I.4). Ces résultats sont donc cohérents avec l'existence d'un mécanisme de type Janzen-Connell déjà mis en évidence pour le Wacapou (Forget 1994; Jansen 2003). Ces études concernent des stades semis et plantules (cf. §VI.41.4). D'après nos résultats sur la comparaison des distributions des distances (Tableau VI.4), il semble que ce processus se poursuit pour des stades plus âgés.

Les facteurs de mortalité agissant sur des individus âgés sont rarement étudiés en raison des faibles taux de mortalité de ces stades. Chez un palmier de savane humide, Barot, Gignoux et Menaut (1999) expliquent l'augmentation de distance adultes-juvéniles par un facteur distance-dépendant avec un effet faible mais continue dans le temps. Des mises à distance pour des individus âgés (plus de 1 cm dhp) ont déjà été observées pour des arbres de forêt tropicale humide (Condit, Hubbell et Foster 1992). Ces auteurs désignent ces espèces comme « repelled species » ou « partially repelled species ». Le Wacapou se classerait plutôt dans la première catégorie d'après les échelles considérées par ces auteurs.

#### *A l'échelle d'une plaque la mise en place des juvéniles se fait à courte distance*

Malgré cette mortalité différentielle à proximité des arbres parents, à l'échelle d'une plaque, l'installation des juvéniles se fait majoritairement à des distances que l'on peut qualifier de courtes : 80 % des juvéniles du Plateau V, près de 90 % des juvéniles de l'arbre 8c se trouvent à moins de 50 m du pied parent (Figure VI.24-c et Figure VI.26-c). Pour l'arbre 12c cette tendance n'est pas nette (Figure VI.27-b), cependant les effectifs observés sont faibles.

#### *Existence de dissémination à moyenne et longue distances*

Tous les inventaires réalisés mettent en évidence l'existence de dissémination à de plus longues distances. Pour le plateau V des Nouragues et l'arbre 8c de Paracou, ces distances représentent des proportions non négligeables de l'effectif de juvéniles. 5 % des juvéniles et 9 % des plantules se situent à plus de 75 m du plus proche semencier sur le plateau V. Ces distances concernent plus de 5 % des juvéniles autour de l'arbre 8c de Paracou. D'autre part les distances maximales observées se situent autour de 100m.

Ces distances sont très largement supérieures aux distances maximales observées par Forget (1990) et Jansen (40 m comm. pers.) sur des graines marquées. Cependant elles restent cohérentes avec des distances connues pour d'autres espèces disséminées par les mêmes rongeurs, notamment *Carapa procera* (Jansen, Bartholomeus *et al.* 2001). D'autre part, les résultats de Constantin de Magny (2001) sur des apparentements génétiques entre adultes et juvéniles, mettent en évidence des disséminations de 150 m.

Jansen *et al.* (2001) observent des rongeurs qui redéterrent des graines pour les transporter une seconde, voire une troisième fois, et augmentent les distances de dispersion par rapport à la source de graines. Les individus observés à longues distances pourraient donc être la conséquence de ce type de comportement.

D'après le résultat de Forget (1990) sur la dissémination du Wacapou, et ceux de Jansen et Forget (2001) sur l'appétence faible des graines de Wacapou, les transports de ce type semblent rares pour le Wacapou. Le recrutement non négligeable des juvéniles à ces distances serait donc la conséquence de taux de survie très élevés.

Parmi les distances supérieures à 50 m, on peut observer des effectifs de juvéniles légèrement plus importants autour de 60-65 m (Figure VI.24-a –b –c, Figure VI.25-a, Figure VI.26-b –c). Ce « pic » pourrait être la conséquence de mécanismes du type Janzen-Connell agissant à des échelles plus grandes. Cependant, les effectifs concernés étant faibles, ce résultat pourrait être dû au hasard.

L'occurrence de conditions lumineuses propices à l'espèce est une hypothèse pouvant s'exercer à cette échelle, et souvent proposée pour expliquer une meilleure survie des jeunes individus (Howe et Smallwood 1982 ; Augspurger 1983 ; Schupp, Howe *et al.* 1989 ; Hammond et Brown 1998). L'importance de ce facteur a été mise en évidence pour la survie de semis et de plantules de Wacapou (Forget 1994 ; Jansen 2003). Sur le Plateau V et pour l'arbre 8c, cette hypothèse est cohérente avec les positions relatives des individus juvéniles

distants de plus de 50 m des adultes (Figure VI.22 et Figure VI.23-a). La plupart des individus sont situés à moins de 15 m de leurs plus proches voisins. Leurs présences pourraient donc être liées à l'existence d'anciens chablis partiellement cicatrisés ou à la bordure de petites trouées actuelles.

#### *Formation d'agrégats primaires et structuration de la bordure de la plaque en double fronts*

Les distances moyennes entre juvéniles et adultes, et la taille des agrégats de juvéniles qui en résulte (*i.e.*  $\cong$  50 m, Figure VI.1-c Figure VI.3-c) sont cohérentes avec la taille des agrégats d'individus adultes observés au sein des plaque (Figure IV.5-c –d –e et Figure IV.7-a –b).

Associés avec l'existence de dissémination à longues distances, ces résultats tendent à conforter l'hypothèse de formation d'agrégat primaire à partir d'individus isolés (§ V.22.4). L'illustration la plus probante est la présence d'un agrégat dense de juvéniles autour de l'arbre 8c de Paracou (Figure VI.9). Cependant, pour cet exemple, et suivant les hypothèses exposées à partir des classes de diamètres (Figure V.15), les distances impliquées dans la dispersion du « futur » arbre isolé sont largement supérieures à celles que nous observons sur nos sites d'inventaire. Si l'arbre c8 est issu d'une graine provenant d'un ancêtre ayant « produit » la plaque au sud de la parcelle, le transport avoisinerait au moins les 400 m. Aussi, ce type de dispersion ne correspond pas aux installations en effectif « non négligeable » observées à plus de 75 m, mais serait issu d'évènement a priori beaucoup plus rares.

En revanche, ces distances (75-100 m) correspondent à la mise en place des « fronts avancés » en bordure de plaque, observés sur le dispositif des Nouragues (Figure V.14). Suivant cette hypothèse, le « pic » de juvéniles à 60-65 m pourrait effectivement provenir de mécanismes dépendant de la distance, plutôt que du hasard de l'occurrence de conditions lumineuses favorables.

## VI.5 Bilan

L'étude de la répartition de jeunes individus, a permis de conforter et d'approfondir les hypothèses émises à partir des résultats sur la structure spatiale des individus installés ( $d_{hp} \geq 10$  cm). Des densités ou surfaces terrières fortes du peuplement adultes semblent inhiber la mise en place des jeunes individus et pourraient expliquer la formation de pseudo-cohortes. L'occurrence de disséminations à longues distances semble avérée; et serait à l'origine de la mise en place d'agrégats primaires. Le rayon de ces agrégats primaires serait déterminé par les distances de recrutement privilégiées du Wacapou inférieures à 50 m.

Cependant, l'ensemble des hypothèses avancées concerne la dynamique d'expansion des plaques et les questions restent entières sur les mécanismes antagonistes qui pourraient expliquer l'existence actuelle des plaques. Est-ce qu'une dynamique de régénération peut se mettre en place au centre des plaques, lorsque l'EAL s'appauvrit avec la mort des individus les plus âgés ? Existents-ils des facteurs pouvant provoquer une mortalité importante des individus adultes et entraîner un recul des plaques ?

Nous tenterons, au chapitre suivant, de proposer des hypothèses sur ces processus à partir de l'étude de la répartition spatiale de la mortalité des individus installés.

## VI.6 Récapitulatif des domaines d'analyse

Les différents domaines définis pour les analyses spatiales des juvéniles sont présentés. Les noms des domaines d'analyse sont codés de la même manière que pour les adultes. Le Tableau VI.5 présente les surfaces et les densités des différentes catégories d'individus pour chaque domaine d'analyse.

Domaine	Descriptif	Surface (ha)	Effectif de juvéniles	Effectif d'adultes
P_juv	Zone d'inventaire des juvéniles de Paracou	30.5	482	
P_juv_hb	Sous domaine de P_juv : zones hors bas-fonds et pinotière	24.5	462	223
P_juv_05d	Sous domaine de P_juv_hb : densité locale de juvéniles supérieure à 5 ind./ha	18.4	456	
P_juv_05d-40d	Sous domaine de P_juv_hb : densité locale de juvéniles comprise entre 5 et 40 ind./ha	15.5	252	
P_adt_05d_j	Domaine P_adt_05d (Tableau V.1) limité aux zones inventoriées en juvéniles	10.5	256	216
P_adt_30d_j	Domaine P_adt_30d (Tableau V.1) limité aux zones inventoriées en juvéniles	2.3	34	95
N_juv	Zone d'inventaire des juvéniles des Nouragues	12.5	412	112
N_juv_10d	Sous domaine de N_juv : densité locale de juvéniles supérieure à 10 ind./ha	10.5	407	
N_juv_10d-60d	Sous domaine de N_juv : densité locale de juvéniles comprise entre 10 et 60 ind./ha	8.7	235	
N_juv_60d	Sous domaine de N_juv : densité locale de juvéniles supérieure à 60 ind./ha	1.8	171	
N_juv_bm	Sous domaine de N_juv : diamètre local moyen inférieur à 50 cm pour les individus installés	8.7	333	54
N_juv_gb	Sous domaine de N_juv : diamètre local moyen supérieur à 50 cm pour les individus installés	3.9	79	58

Tableau VI.5 Caractéristiques des différents domaines et sous-domaines d'analyse de la répartition des juvéniles.

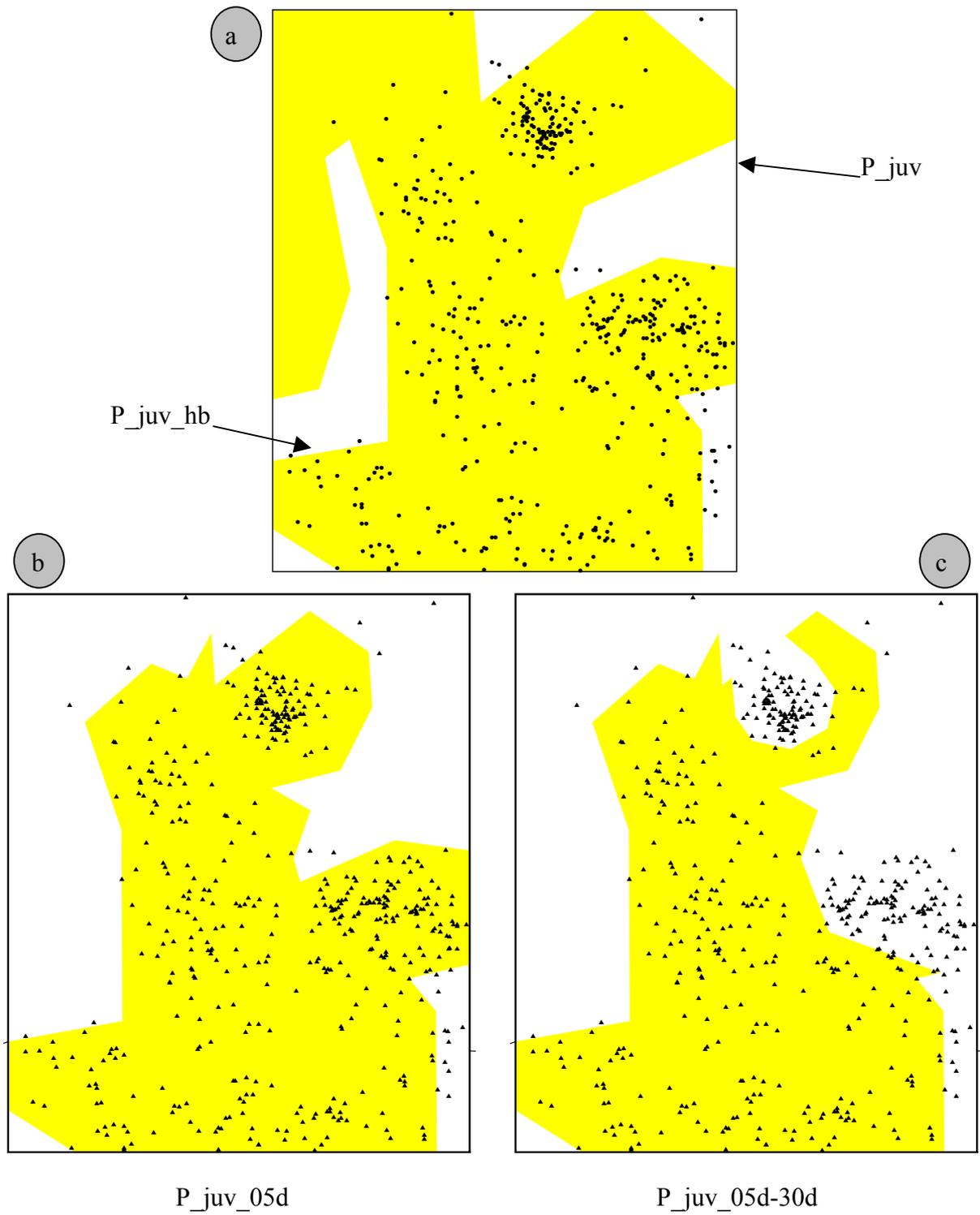


Figure VI.28 Carte des domaines d'analyse de la répartition des juvéniles. Site de Paracou. Le domaine  $P_{juv}$  est le contour des cartes. Les domaines d'analyse sont en gris. a)  $P_{juv}$  et  $P_{juv\_hb}$ , b)  $P_{juv\_05d}$ , c)  $P_{juv\_05d-30d}$ , d)  $P_{adt\_05d\_j}$ , e)  $P_{adt\_05d-30d\_j}$

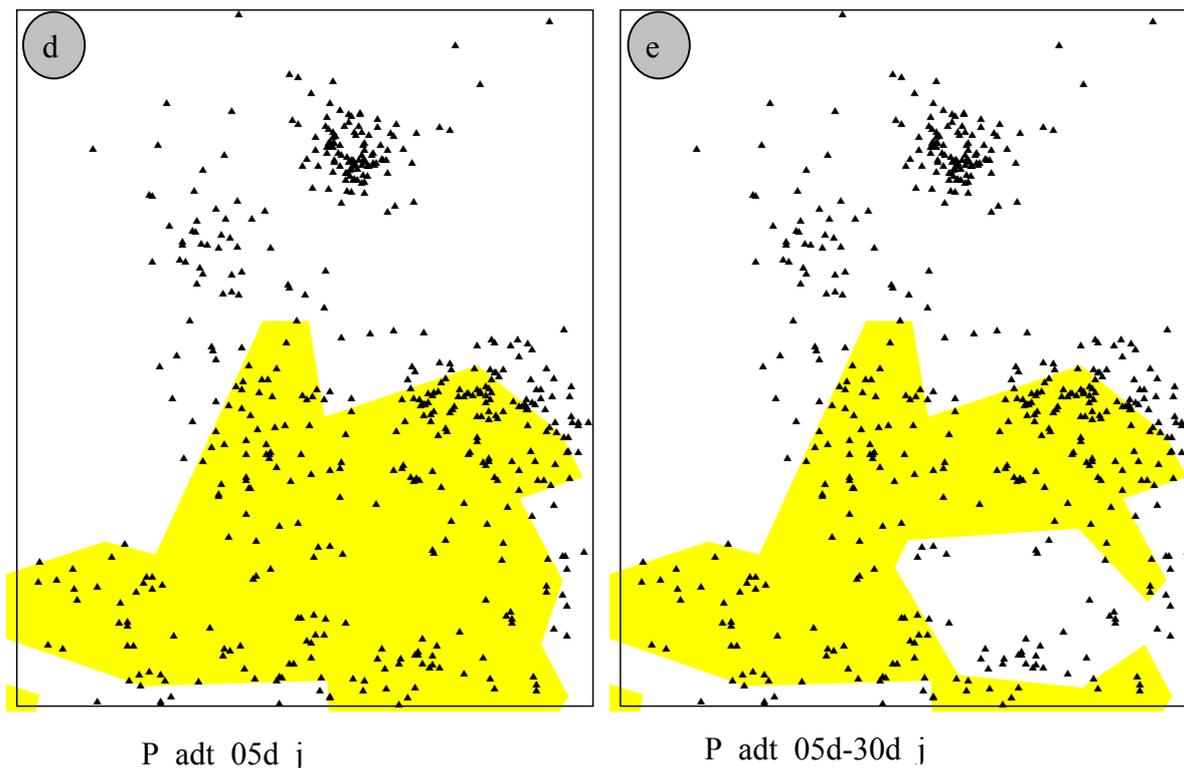


Figure VI.28 (suite) Carte des domaines d'analyse de la répartition des juvéniles. Site de Paracou. Le domaine P\_juv est le contour des cartes. Les domaines d'analyse sont en gris. a) P\_juv et P\_juv\_hb, b) P\_juv\_05d, c) P\_juv\_50d-30d, d) P\_adt\_05d\_j, e) P\_adt\_05d-30d\_j

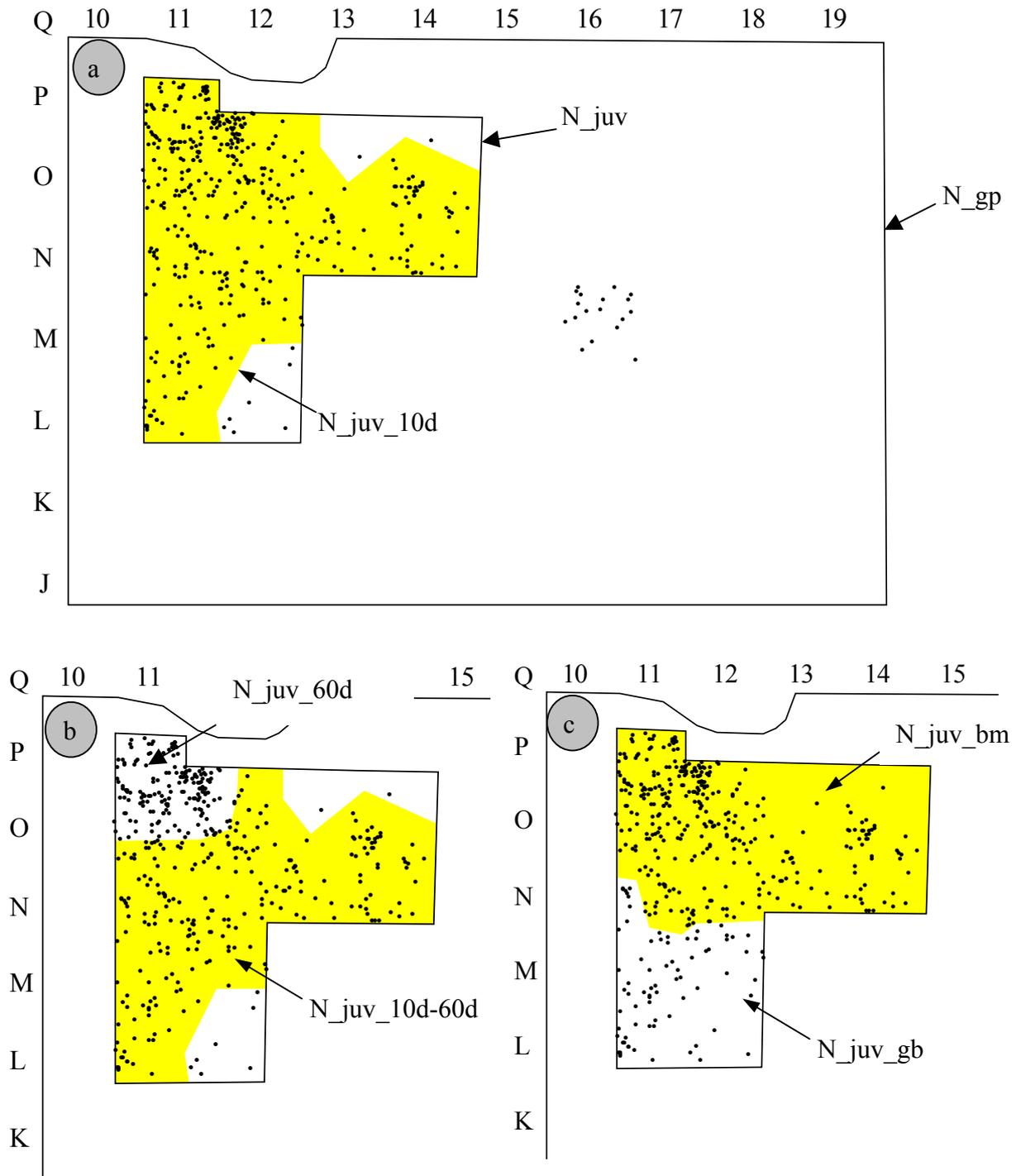


Figure VI.29 Carte des domaines d'analyse de la répartition des juvéniles. Site des Nouragues. Le cadre des cartes est le domaine  $N_{gp}$ . Le domaine  $N_{juv}$  et les contours des domaines d'analyse. Les domaines d'analyse sont en gris. a)  $N_{juv}$  et  $N_{juv\_10d}$ , b)  $N_{juv\_10d-60d}$  (gris) et  $N_{juv\_60d}$  (blanc), c)  $N_{juv\_bm}$  (gris) et  $N_{juv\_gb}$  (blanc)



## Chapitre VII REPARTITION DE LA MORTALITE DU PEUPEMENT INSTALLE

Les caractéristiques du bois de cœur du Wacapou rendent son identification facile et ceci pendant une durée assez longue après la mort de l'individu. Il nous a donc été possible de retrouver les positions de nombreux arbres morts au sein des plaques étudiées.

En faisant l'hypothèse qu'un arbre, une fois mort, se décompose rapidement par rapport à sa durée de vie (*i.e.* sa vitesse de croissance en diamètre) il est possible de considérer la majorité du peuplement adulte actuel comme contemporain des arbres morts observés. On peut faire l'hypothèse que la population adultes+morts est représentative de l'état initial d'une population de wacapou dont est issue la population actuelle sous l'effet de la mortalité. On se trouve alors le cadre d'une étude diachronique. Il est possible de tester le caractère aléatoire de la mortalité et d'étudier son influence sur la répartition spatiale de la population (Kenkel 1988; Duncan 1991).

Nous essaierons donc de décrire comment se répartit la mortalité au sein des plaques étudiées. Cette répartition est-elle cohérente avec les hypothèses déjà proposées sur la dynamique spatiale de l'espèce ?

Quelques écrits (Aubrèville 1961), et les témoignages de nombreuses personnes, notamment d'agents de l'ONF (Office National des Forêts), faisaient mention de peuplement de wacapou présentant de fortes proportions d'arbres morts. Cependant ces populations n'avaient jamais été décrites ou inventoriées. D'autre part, l'étude de la régénération au sein de ces peuplements pouvait nous permettre de proposer des hypothèses sur la dynamique de régénération intra-plaque : assiste-t-on à un retour de la régénération lorsque, au sein des pseudo-cohortes, la mortalité des plus vieux individus entraîne une baisse de la densité et de la surface terrière du peuplement adulte ? Nous avons donc réalisé un complément d'inventaire dans la forêt de Crique deux flots. Le caractère tout à fait particulier de la mortalité observée sur ce site ne nous a pas permis d'étudier la dynamique de régénération intra-plaque. Cependant, de nouvelles hypothèses ont pu être proposées sur différents modes de mortalité pouvant concerner le Wacapou et sur leurs conséquences pour la dynamique spatiale de l'espèce

L'ensemble des résultats sera discuté dans le cadre d'une question plus générale : Quels mécanismes antagonistes à la colonisation du milieu par le Wacapou pourraient expliquer l'existence des plaques actuelles ?

### VII.1 Description des peuplements d'arbres morts

Les caractéristiques générales des populations d'individus morts sont très variables entre les sites d'étude (Tableau VII.1). Sur le site de Paracou, la densité et le ratio mort/vivant sont beaucoup plus faibles que sur les deux autres sites. Sur le site de Crique deux flots le ratio est supérieur à 1.

	Paracou	Nouragues	Crique deux flots
Surface (ha)	30.5	21.5	6.5
Effectifs	31	145	40
Densité (/ha)	1.0	6.7	6.2
Ratio mort/vivant	0.09	0.63	1.14

Tableau VII.1 Caractéristiques générales de la population d'individus morts inventoriée sur les différents sites d'étude

### VII.1.1 Taille des arbres morts

Les distributions des tailles des individus morts sont présentées Figure VII.1. Ces résultats sont à considérer avec prudence car la précision sur l'estimation de la taille des individus est assez variable entre dispositifs et d'un individu à l'autre au sein d'un même dispositif. On peut cependant noter une proportion importante de petit bois (PB) sur le site de Paracou par rapport aux deux autres dispositifs.

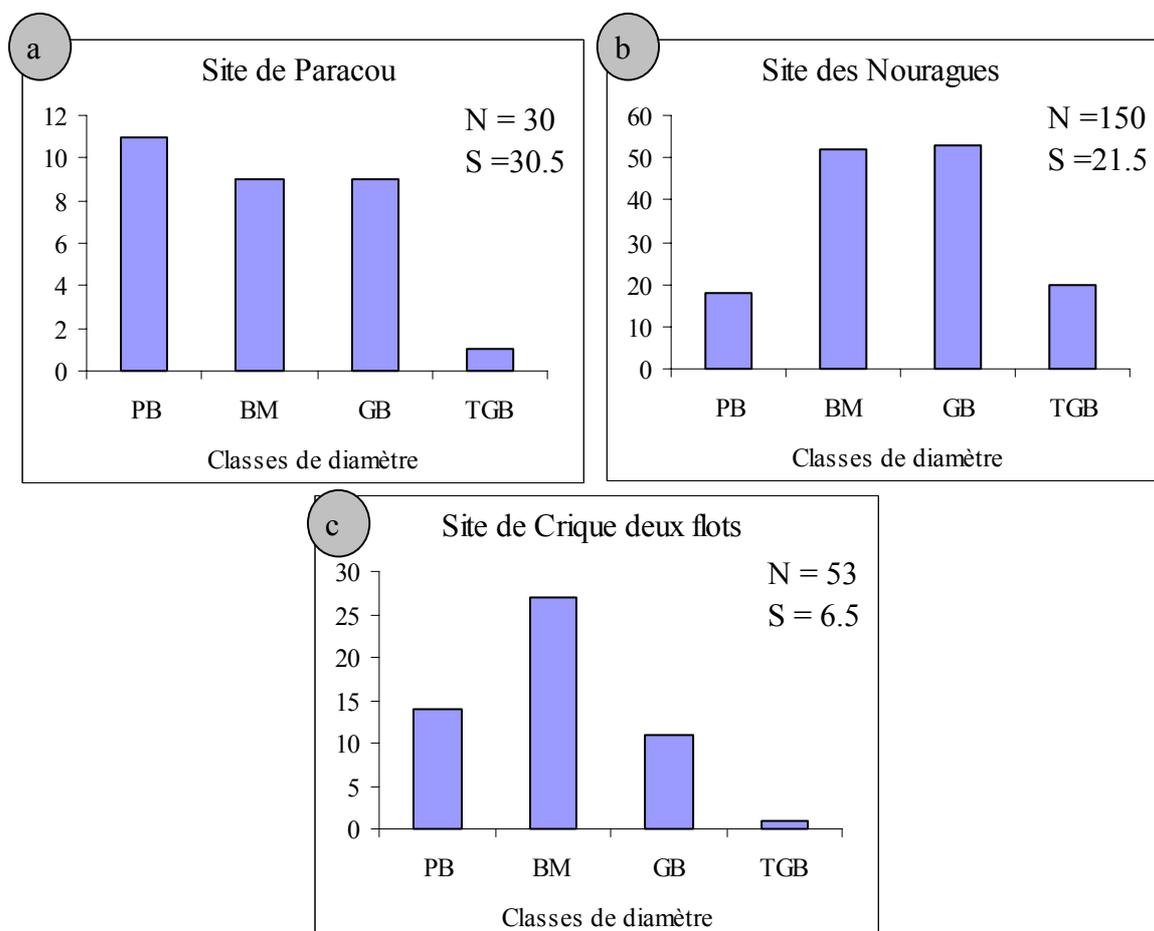


Figure VII.1 Effectifs par classe de taille des individus morts. PB : 10 à 30 cm de diamètre, BM : 30 à 60 cm, GB : 60 à 90 cm, TGB : plus de 90 cm. N : effectif total. a) Site de Paracou, 1 individu dont le diamètre n'a pu être estimé n'a pas été pris en compte, b) site des Nouragues, 9 diamètres indéterminés, c) Site de Crique deux flots.

## VII.1.2 Type de mortalité

Le Tableau VII.2 présente les types de mortalité qu'il a été possible de déduire sur le site des Nouragues<sup>12</sup> ainsi que le pourcentage d'arbres morts par catégorie de taille. Au moins 53 % des arbres morts le sont sur pied. Cette proportion varie peu avec la taille des arbres. On peut remarquer que d'après le type d'inventaire effectué (*i.e* tous les états de décomposition sont confondus), le type de mortalité mort sur pied pourrait être surévalué en raison de la décomposition plus lente de la souche et de la bûche de pied, par rapport à un tronc au contact du sol.

Les états de décomposition sont en effet très variables sur les sites des Nouragues et de Paracou où il est possible d'observer tous les intermédiaires entre le chablis récent, ou l'arbre sénéscent, et des souches en place ne présentant que le squelette des principaux contreforts.

Le ratio morts/vivants augmente avec la taille des arbres. On peut faire la même remarque que précédemment : d'après le type d'inventaire effectué les grandes tailles sont vraisemblablement surévaluées par rapport aux tailles plus petites.

Type de mortalité	Effectif	Pourcentages				
		PB	BM	GB	TGB	Total
Indéterminé	27	12	6	29	11	18
Chablis	43	35	34	19	42	29
Morts sur pied	77	53	60	52	47	53
Ratio morts/vivants		0.38	0.52	0.74	1.00	0.63

Tableau VII.2 Type de mortalité et ratio morts/vivants par catégorie de taille - Site des Nouragues.

**La totalité des individus du site de Crique deux flots sont morts sur pied.** Contrairement au site des Nouragues, les états de décomposition des individus sont assez similaires : à l'exception d'un individu (une souche) tous les arbres présentaient encore de l'aubier. Aussi, on peut penser que leur mort est survenue à une date récente, à l'échelle de la vie de l'arbre, et par conséquent toucher l'ensemble des différents individus sur une durée réduite. Le Tableau VII.3 présente les effectifs et les pourcentages d'individus morts et vivants par catégorie de taille. L'individu ne présentant pas d'aubier a été exclu des calculs. La mesure des diamètres pouvant être plus précise, l'erreur possible sur des classes de 10 cm est considérée comme acceptable.

<sup>12</sup> Le type de Mortalité n'a pas été relevé sur le site de Paracou.

Classes de diamètre	Effectifs			Pourcentage		
	Morts	Vivants	Total	Morts	Vivants	Morts dans les classes supérieures (%)
10 - 20	8	20	28	29	71	75
20 - 30	6	7	13	46	54	83
30 - 40	10	5	15	67	33	91
40 - 50	9	2	11	82	18	95
50 - 60	8		8	100	0	92
60 - 70	4		4	100	0	89
70 - 80	7	1	8	88	13	100
80 - 90			0			100
90 - 100	1		1	100		
Total	53	38	88	58	41	

Tableau VII.3 Effectifs et proportions d'arbres vivants et morts par classe de diamètre. Site de Crique deux flots. Un individu ne présentant pas d'aubier a été exclu des calculs.

Le pourcentage d'arbres morts augmente avec la taille des individus. La grande majorité des arbres vivants a un diamètre inférieur à 20 cm dhp. Au delà de 30 cm de diamètre plus de 80 % du peuplement est mort.

## VII.2 Relation spatiale arbres vivants/arbres morts dans le peuplement installé

La Figure VII.2 et la Figure VII.3 présentent les cartes des arbres morts du site de Paracou et des Nouragues. Sur le site de Paracou la grande majorité des arbres (80 %) se situe dans la partie dense de la plaque. Dans la bande de 5 ha au sud du domaine la densité de morts est de 5 ind./ha. Sur le site des Nouragues, on peut observer des arbres morts sur presque l'ensemble de la zone d'inventaire. Pour les deux dispositifs, on n'observe aucune concentration importante à l'extérieur ou en bordure immédiate de la plaque.

Pour le site de Crique deux flots, on peut remarquer que les individus juvéniles sont présents sur l'ensemble de la zone inventoriée. Sur le plateau 1, les densités les plus importantes se situent à l'ouest de la zone où le nombre d'arbres morts est le plus important. Sur le plateau 2 plusieurs petits groupes de juvéniles se situent à proximité d'arbres morts.

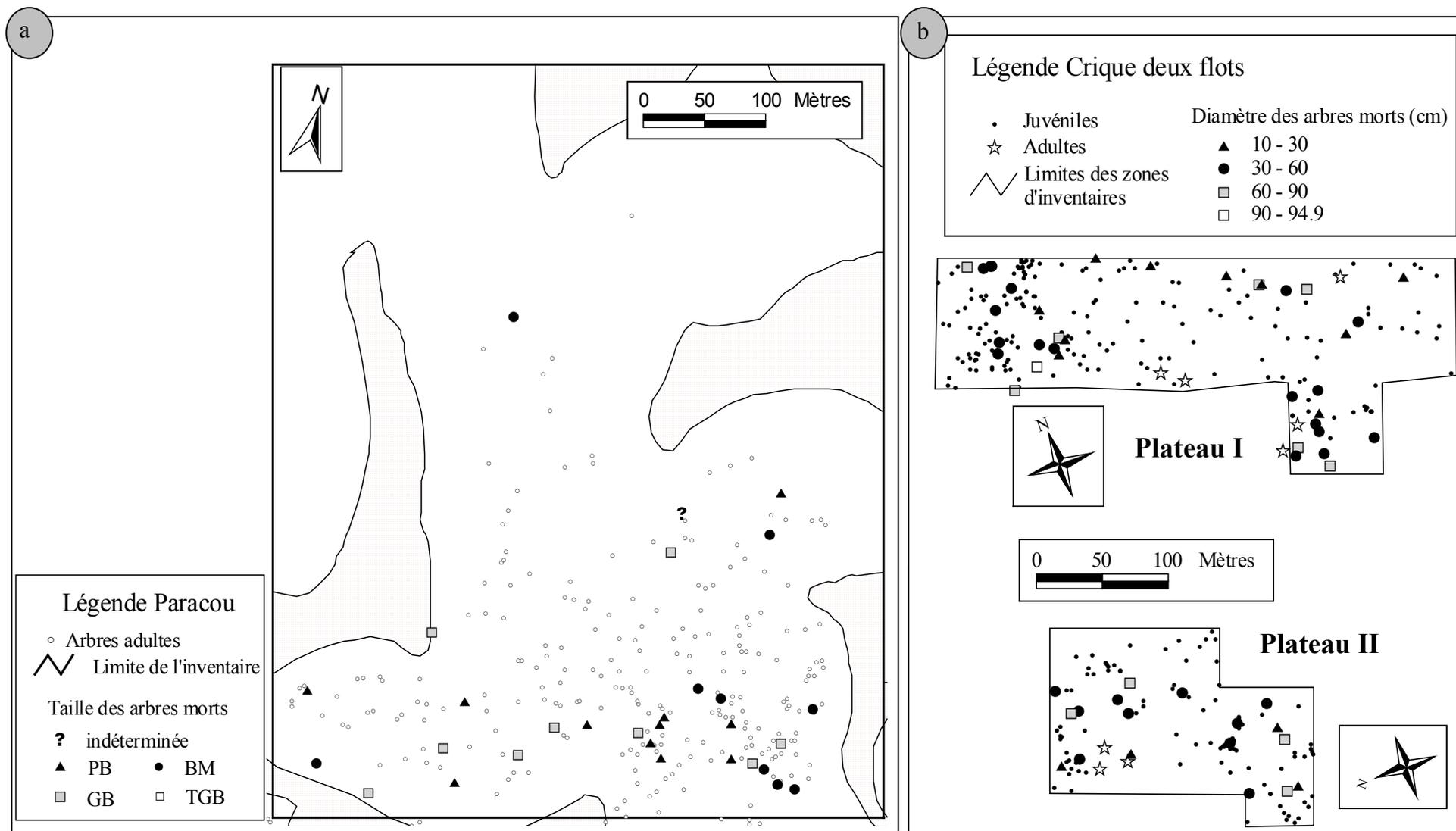


Figure VII.2 Carte du peuplement d'arbres morts. a) Site de Paracou, b) Site de Crique deux flots.

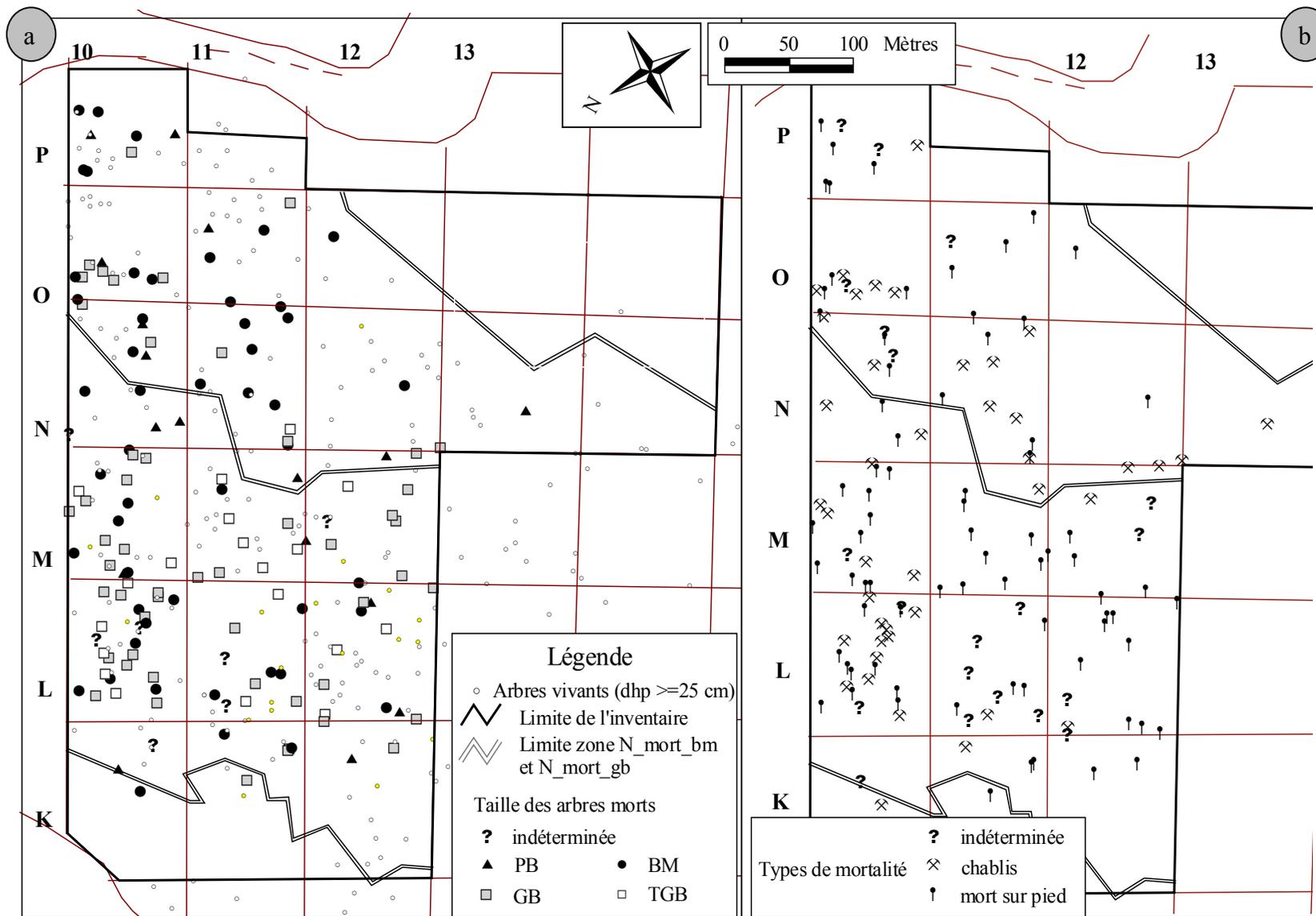


Figure VII.3 Carte du peuplement d'arbres morts - Site des Nouragues. a) classe de taille, b) type de mortalité.

La Figure VII.5-a -b présente l'analyse intertype arbres vivants/arbres morts sur les domaines d'inventaires. Pour le site de Paracou, les domaines d'analyse utilisés sont P\_juv\_hb (Figure VI.28-a Tableau VI.5), et P\_adt\_30d Figure IV.8-c, Tableau IV.1) déjà utilisés pour les juvéniles et les adultes. Pour le site des Nouragues, il s'agit de l'ensemble du domaine d'inventaire des morts, appelé N\_mort et visible sur les Figure III.16 et Figure VII.3. Les domaines N\_mort\_bm et N\_mort\_gb ont été définis en prenant l'intersection du domaine N\_mort avec les domaines N\_bois-moyen et N\_gros-bois définis à partir du diamètre moyen local des individus installés (cf. Figure V.17-b -c et Tableau V.1). Ces deux sous-domaines sont aussi visibles sur la Figure VII.3.

L'hypothèse testée est la répartition aléatoire des marques : on admet que tous les individus, morts et vivants, constituaient initialement une population d'individus contemporains dont on observe aujourd'hui la mortalité<sup>13</sup>. Afin de se rapprocher de cette hypothèse, seuls les individus adultes (i.e.  $d_{hp} \geq 25$  cm) ont été inclus dans l'analyse.

Sur le site de Paracou, la mortalité ne diffère pas d'une mortalité aléatoire sur la zone P\_juv\_hb. Sur la zone de forte densité d'adultes (P\_adt\_30d), on observe une tendance à l'attraction entre les marques des deux types. Cette attraction pourrait être interprétée comme une régularisation du peuplement : les individus morts seraient situés dans les agrégats du peuplement morts+vivants.

Pour le site des Nouragues, on observe la tendance inverse sur N\_mort. Cette tendance devient significative sur les deux sous-domaines notamment N\_mort\_bm. Sur ce domaine, les deux types de marques s'excluent pour des rayons allant de 10 et 20 m. On aurait donc une agrégation des marques d'un même type pour ces distances. La mortalité toucherait donc des arbres voisins dans un rayon de 20 m au maximum. Sur le domaine N\_mort\_gb, l'exclusion étant significative pour des grandes distances on pourrait conclure à une hétérogénéité de la répartition de la mortalité sur cette zone. On peut remarquer (Figure VII.3) que la densité d'arbres morts est très importante dans les carrés L10 et M10 : respectivement 25 et 17 ind./ha. Sur ces carrés, le ratio morts/vivants est proche de 2. L'Annexe 8 présente les effectifs d'arbres morts et vivants dans chaque carré de la zone d'inventaire.

---

<sup>13</sup> Notre échantillonnage concernant tous les arbres quel que soit leur état de décomposition, cette hypothèse sous-entend qu'un arbre met beaucoup plus de temps à pousser qu'à être décomposé.

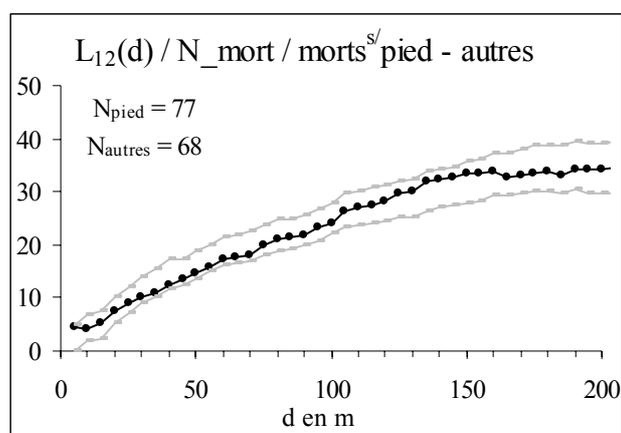
	Sous-domaines N mort	Catégories de tailles					Total
		Indéterminée	PB	BM	GB	TGB	
Effectifs	_bm		9	24	15	1	47
	_gb	7	8	25	37	18	95
Densités	_bm		1.1	3.1	1.9	0.1	6.0
	_gb	0.9	1.0	3.1	4.5	2.2	11.6
Ratio morts /vivants	_bm		0.24	0.39	1.07	1.00	0.41
	_gb		2.67	0.69	0.67	1.50	0.88
	Pour les deux zones		0.43	0.50	0.75	1.06	0.63

Tableau VII.4 Caractéristiques de la population des arbres morts dans les domaines N\_bois-moyen et N\_gros-bois (cf. Tableau V.1) du site des Nouragues. Les ratios morts/vivants ont été calculés avec 4 classes d'individus vivants : PB : 10-30 cm dhp, BM : 30-60 cm dhp, GB : 60-90 dhp, TGB : plus de 90 cm dhp.

Si l'on distingue les individus contenus dans les domaines N\_mort\_gb et N\_mort\_bm de nettes différences apparaissent dans les catégories de tailles (Tableau VII.4). Les effectifs et la densité d'arbres morts, ainsi que le ratio morts/vivants sont deux fois plus importants dans le domaine N\_gros-bois. Pour les effectifs et les densités cette différence est seulement due aux tailles GB et TGB. La plus forte différence sur les ratios morts/vivants s'observe pour la taille PB. Le ratio de la taille GB varie dans le sens inverse de la tendance générale.

Sur le site des Nouragues, la répartition d'arbres morts sur pied a été testée sous l'hypothèse de répartition aléatoire des types de mortalité (Figure VII.5-c). La répartition observée ne diffère pas d'une répartition aléatoire, il n'y a donc pas d'agrégation des arbres morts sur pied.

Figure VII.4 Analyse des relations spatiales entre types de mortalité : mort sur pied / autres. Dispositif des Nouragues. l'hypothèse nulle utilisée est la répartition aléatoire des marques (cf. II.2.2). La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle.  $N_{\text{pied}}$  : nombre de morts sur pied,  $N_{\text{autres}}$  : autres types de mortalité



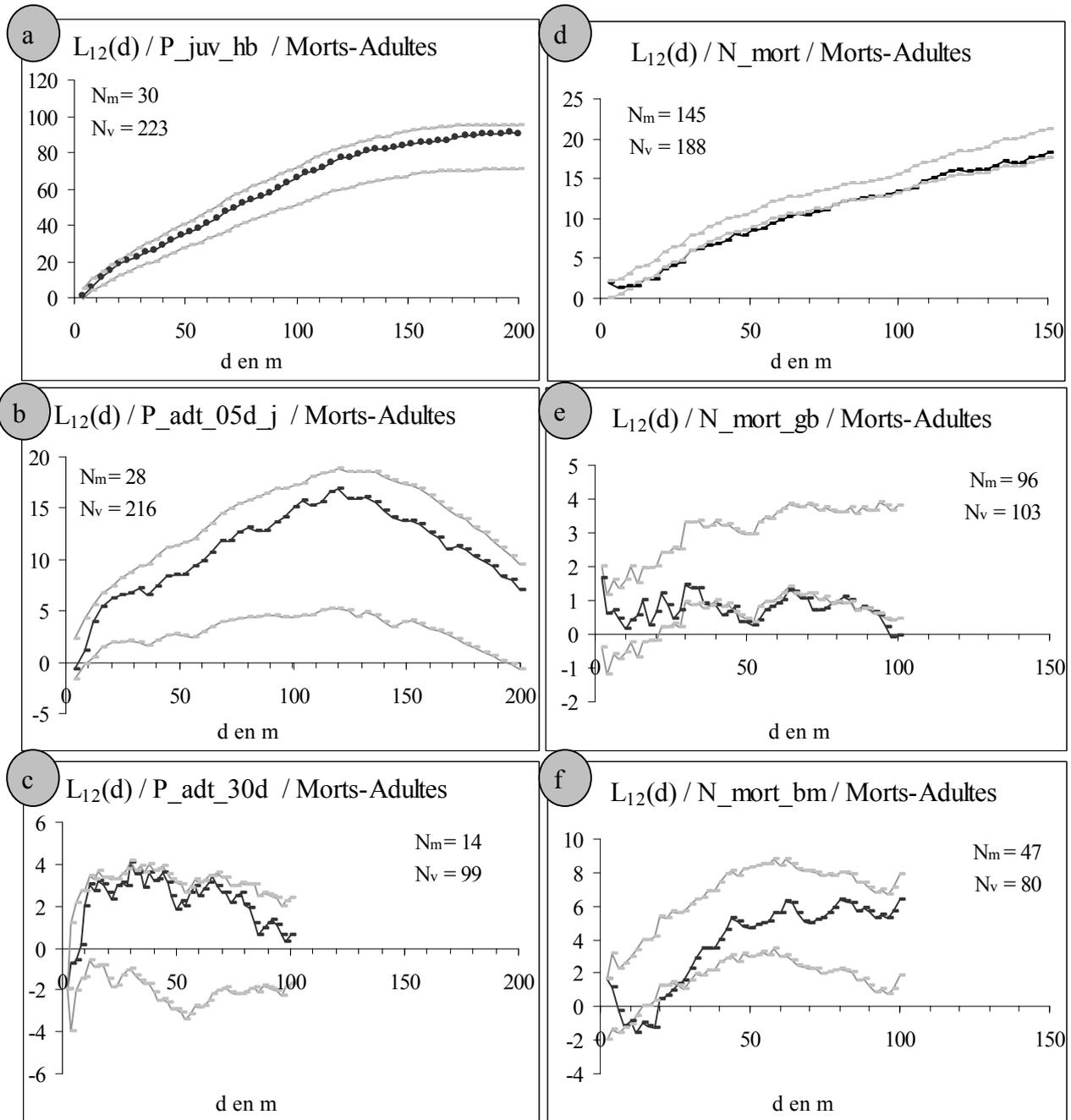


Figure VII.5 Analyse des relations spatiales arbres morts / arbres vivants adultes a)-c) . a) Site de Paracou, domaine  $P_{juv\_hb}$ ,  $P_{adt\_05d\_j}$  et  $P_{adt\_30d}$  respectivement. c)-f) Site des Nouragues, domaine  $N_{mort}$ ,  $N_{mort\_gb}$  et  $N_{mort\_bm}$  respectivement. L'hypothèse nulle utilisée est la répartition aléatoire des marques (cf. § II.2.2). La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle.  $N_m$  : nombre de morts,  $N_v$  nombre de vivants.

## VII.3 Discussion

### VII.3.1 La mortalité se rencontre principalement dans le centre des plaques

La carte des arbres morts sur le site de Paracou (Figure VII.2-a) met en évidence une répartition très hétérogène de la mortalité au sein de la plaque. La quasi-totalité des arbres morts se situe dans la partie la plus dense. Sur le site des Nouragues, on observe aussi des différences marquées entre la bordure (zone N\_mort\_bm) et le centre de la plaque (zone N\_mort\_gb)(Figure VII.3-a). La densité et le ratio morts/vivants sont deux fois plus importants dans la zone du centre de la plaque (Tableau VII.4).

Au vu des densités et surfaces terrières du peuplement vivant au centre des plaques (Figure V.8, Figure V.10 et Figure V.11), on peut penser que la mortalité dans ces zones n'est pas due à des conditions défavorables du milieu. Si on fait l'hypothèse que le nombre de morts est corrélé avec l'âge du peuplement, ces résultats pourraient être cohérents avec les hypothèses avancées sur la dynamique des plaques. Le centre des plaques serait occupé par des individus plus âgés que ceux de la périphérie.

Dans la zone N\_gros-bois des Nouragues, le détail des ratios morts/vivants en fonction des 4 classes d'individus (Tableau VII.2) corrobore l'hypothèse d'un déséquilibre démographique, émise à partir de la distribution des diamètres des individus installés (V.12.4). Il apparaît que les faibles diamètres sont aussi concernés par la mortalité et pourraient donc être plus âgés que ne le laisserait penser leur taille. Ce résultat pourrait donc être cohérent avec l'hypothèse de l'existence d'une pseudo-cohorte au centre de la plaque des Nouragues. Leur mortalité pourrait être interprétée comme l'élimination des individus les plus faibles de la pseudo-cohorte.

Suivant les résultats des analyses des relations spatiales arbres morts/ arbres vivants sur le site des Nouragues (Figure VII.5) ces hypothèses peuvent être discutées.

Sur le site des Nouragues, la mortalité apparaît organisée en agrégat dont la taille varie entre la bordure et le centre de la plaque. On pourrait faire l'hypothèse que ces agrégats reflètent l'existence de pseudo-cohortes au sein des sous-domaines d'analyse. Suivant cette hypothèse, le « premier » centre de la plaque serait situé autour des carrés L10 et L11 qui présentent les plus fortes densités d'arbres morts. Pour la zone de bordure, on peut noter que le rayon des agrégats (10-20 m) est voisin de celui des groupes d'arbres de diamètres voisins observés sur la zone N\_bois-moyen (Figure V.12-a).

La même analyse sur la partie la plus dense du site de Paracou tend à donner le résultat inverse (Figure VII.5-c). Sur ce sous-domaine, la mortalité pourrait être liée à une auto-éclaircie des zones les plus denses du peuplement initial (i.e. morts+vivants). Aussi, la mortalité ne serait pas liée à l'âge global des individus mais plutôt à la densité locale « critique » atteinte par le peuplement initial. Sur l'ensemble du site d'inventaire de Paracou, la densité d'arbres morts est faible et le ratio morts/vivants est très faible par rapport à celui des Nouragues (Tableau VII.1). Ces résultats pourraient être liés à la relative « jeunesse » du peuplement de wacapous du site de Paracou. La proportion importante de petits bois (PB) observé sur ce site va dans le sens de cette hypothèse. On peut noter que sur la zone de forte densité d'adultes (P\_adt\_30d) la densité d'arbres morts est de 6.1 ind./ha, densité similaire à celle observée en bordure de plaque au Nouragues (Tableau VII.4). Par contre, le ratio morts/vivants vaut 0.1 et reste faible par rapport à celui observé sur les Nouragues.

### VII.3.2 Mise en évidence de deux modes de mortalité chez le Wacapou

Sur le site de Crique deux flots, plusieurs observations tendent à montrer que la mortalité importante observée serait la conséquence d'une épidémie. L'absence totale de chablis et l'état très semblable de décomposition des arbres morts semblent montrer que l'ensemble des individus est mort durant un laps de temps très court à l'échelle de la vie de l'arbre. La présence de juvéniles à proximité d'arbres morts conforte cette hypothèse.

Sur ce site, seules les classes d'individus les plus faibles (Tableau VII.3) ont un ratio morts/vivants inférieur à 1. Ceci pourrait être mis en relation avec la vigueur de ces individus qui sont *a priori* les plus jeunes du peuplement. Enfin cette mortalité pourrait être spécifique au Wacapou car elle ne semble pas avoir touché de la même manière les autres espèces. Des individus morts sur pied en quantité aussi importante n'ont été observés que pour le Wacapou.

La plupart des résultats mettent en évidence des différences importantes avec les deux autres dispositifs. Sur Paracou et les Nouragues, tous les états de décomposition ont été observés et pour les Nouragues, la proportion de wacapous morts sur pied est similaire à celle observée par des études existantes en forêt naturelle toutes espèces confondues (Durrieu de Madron 1994). D'autre part, l'analyse des relations spatiales entre les arbres morts sur pied et les autres montre une répartition aléatoire des types de mortalités (Figure VII.4). On ne peut pas mettre en évidence des groupes d'arbres morts sur pied pouvant être la conséquence de la propagation d'une maladie (Baker et French 1991).

Des prélèvements de cambium et d'écorce de racines ont été effectués sur les quelques arbres vivants de Crique deux flots, pour tenter d'approfondir l'hypothèse d'une épidémie. Les analyses ont été réalisées par X. Mourichon (CIRAD). Un champignon du genre *Pythium* (groupe des phycomycètes), a été retrouvé dans 70 % des prélèvements. Ce champignon est connu pour attaquer les systèmes racinaires des arbres. Pour les juvéniles l'attaque peut aussi concerner le collet. Il est difficile de dire si ce pathogène est seulement occasionnel ou s'il peut réellement être responsable du dépérissement. D'autres genres de champignons ont été observés et les *Pythium* sont connus pour s'installer sur des hôtes en état de faiblesse et en période de haut régime hydrique. Or les prélèvements ont effectivement été effectués en saison des pluies (fin du mois de mai 2002).

Les prospections effectuées dans la forêt de Crique deux flots, préalables à la mise en place des zones d'inventaires semblent montrer qu'une telle mortalité peut concerner des superficies très importantes, de l'ordre de plusieurs km<sup>2</sup>. De nombreuses observations de peuplements avec un ratio morts/vivants très élevé, ont été faites dans les forêts de l'ouest de la Guyane (O. Bruno, C. Dutech comm. pers.). La plus ancienne (écrite) datant de Aubreville (1961). Il semble aussi qu'une situation similaire puisse être supposée dans la forêt de Balata (pers. obs.), située beaucoup plus à l'est de la forêt de Crique deux flots (Figure III.1).

L'action seule d'un champignon ou d'un autre pathogène provoquant la mort d'arbres installés n'est pas impossible. On pourrait aussi penser à une conjonction de plusieurs facteurs provoquant l'affaiblissement général de populations de wacapous dont profiterait un agent pathogène plus spécifique de du Wacapou. L'échelle du phénomène (le km<sup>2</sup>) pourrait faire penser à des variations du substrat géologique entraînant des variations générales de conditions édaphiques (Paget 1999).

En particulier sur des roches mères métamorphiques pauvres en éléments basiques (schiste du Bonidoro à Crique deux flots), les sols auraient globalement un drainage plus différencié vers le drainage vertical bloqué (DVB) et présentaient des contraintes

hydriques plus importantes : engorgement en cas de saison des pluies intenses et, en saison sèche, réserves utiles « mobilisables » plus réduite en raison d'un enracinement superficiel des arbres (Humbel 1978)(V. Freycon comm. pers.). Ces remarques seraient surtout applicables au plateau II qui présente des sols de transition DVL<sup>14</sup> – DVB ou des DVB. Cette hypothèse est nuancée par la configuration du plateau I : les sols sur le sommet des trois buttes du plateau I (Figure III.18) sont à DVL et présentent cependant des arbres morts.

On peut noter que les observations et les témoignages sur ce type de peuplements sont les plus nombreux dans les forêts de l'ouest de la Guyane, soumises à une saison sèche plus marquée et des précipitations annuelles moins importantes (Figure III.1).

Dans tous les cas, bien que le peuplement mort observé présente les caractéristiques d'une épidémie et pourrait correspondre à une mortalité « irrégulière » (Lin 1974 in Gourlet-Fleury 1997), il semble qu'il ne soit pas un cas isolé et qu'il participe à la dynamique spatiale de l'espèce (Aubréville 1961). Suivant des échelles observées, ce processus pourrait être impliqué dans la formation des superplaques de wacapous de quelques kilomètres de diamètre (Schulz 1960; Descheres 1991)(Figure I.7). Des structurations à des échelles plus réduites pourraient aussi résulter de cette mortalité épidémique. En effet, on peut penser que quelques individus pourraient survivre à l'attaque du pathogène. Cette survie pourrait dépendre de caractéristiques individuelles (jeunesse de l'arbre, résistance naturelle) ou du milieu environnant pouvant influencer la biologie de l'arbre et/ou celle du pathogène. L'impact de cette mortalité sur la structure d'une plaque de wacapous pourrait donc être multiple : « pulvérisation » de la plaque entraînant une répartition aléatoire des survivants, éradication complète de certaines zones de la plaque et agrégation des survivants, ou simplement mortalité de la totalité de la plaque.

### VII.3.3 Quels mécanismes antagonistes à l'expansion du Wacapou pourraient expliquer l'existence des plaques actuelles ?

La répartition de la mortalité au sein des plaques de wacapous observées est cohérente avec les hypothèses déjà proposées sur la dynamique spatiale de l'espèce. Il semble donc que les plaques que nous observons ne sont pas en équilibre mais suivent une dynamique d'expansion et de colonisation du milieu environnant, du moins sur des zones de sols propices. Cependant l'existence de plaques en elles-mêmes, c'est-à-dire la discontinuité importante de la répartition du Wacapou pour des échelles comprises entre 1 et plusieurs kilomètres (échelle de la superplaque Figure I.7 et Figure I.8) sous-entend l'existence de processus antagonistes à cette dynamique d'expansion entraînant une régression ou une disparition (pour un site donné) des plaques de wacapous.

On pourrait, a priori, différencier ces mécanismes suivant les échelles de temps qu'ils impliquent, par rapport à celle de la dynamique d'une plaque. Ces mécanismes entraîneraient deux grands types de régression des peuplements de wacapou :

- (i) mécanismes peu fréquents, entraînant une régression « catastrophique » de la plaque et concernant de larges surfaces,
- (ii) mécanismes agissant en permanence entraînant une régression voisine du taux de colonisation de l'espèce et agissant à l'échelle locale

---

<sup>14</sup> Drainage vertical libre (§ I.1.3)

## Régressions catastrophiques

D'après une étude pluridisciplinaire (Charles-Dominique, Blanc *et al.* 2001), la forêt des Nouragues aurait subi des variations importantes de compositions floristiques sous l'effet de changements climatiques récents, supérieurs à -3000 BP (before present). En se basant notamment sur la composition de graines (Charles-Dominique et Servant 2000) et de pollen (Ledru, Blanc *et al.* 1997) contenu dans des carottes des sédiments d'une pinotière, ces auteurs mettent en évidence la présence massive d'espèces pionnières pendant plusieurs périodes, la plus récente s'étalant entre -900 et -600 BP. Cette période aurait duré jusqu'à -300 BP où la composition de graines devient semblable à celle que l'on observe aujourd'hui. D'après ces auteurs la persistance en grandes quantités de graine d'espèces pionnières ne pourrait pas être possible sans l'occurrence de perturbations importantes vraisemblablement des feux de forêt (Tardy 1998).

Riéra et Joly (1996) font l'hypothèse que la répartition agrégée de *Eperua falcata* pourrait être la conséquence de ces paléofeux. Cette espèce autochore, à dispersion très courte, aurait été éliminée de larges surfaces par les feux les plus récents. Elle serait actuellement en phase de recolonisation à partir de refuges situés près des criques.

Cette hypothèse pourrait s'appliquer à la répartition du Wacapou. Provenant d'un refuge situé dans la crique en aval du Grand plateau, le Wacapou serait en train de finir de coloniser le haut de la pente. Suivant cette hypothèse, les wacapous présents sur le plateau V seraient issus d'un autre refuge. La répartition des plaques observées par Schulz (1960 Figure I.7) semble être cohérente avec cette hypothèse. La majorité des plaques se situent à proximité d'une crique importante *a priori* propice à la présence de refuge à l'abri des feux. Suivant ses préférences édaphiques (*i.e* les sols sur lesquels il est le plus compétitif), le Wacapou évite les zones humides (Collinet 1997). Aussi, cette hypothèse semble devoir être nuancée. On peut cependant noter qu'il n'est pas impossible d'observer un wacapou dans une zone plus humide sur des buttes de micro-relief (D. Paget et C. Dutech, comm. pers., et observations personnelles)

Les caractéristiques de la mortalité observée sur Crique deux flots, semblent montrer qu'une mortalité due à un pathogène pourrait aussi être à l'origine d'une destruction importante des peuplements de wacapous. On pourrait penser que quelques individus, plus jeunes ou plus résistants de part leurs caractéristiques propres pourraient survivre à l'épidémie. Les plaques actuelles pourraient être la conséquence de recolonisation à partir d'individus résistants à la maladie. Cependant, la biologie du pathogène supposé, son mode d'action et les interactions qu'il pourrait avoir avec les conditions du milieu sont inconnues et il est difficile d'émettre des hypothèses sur les conséquences de cette mortalité à l'échelle locale.

Des travaux sur la structure génétique du Wacapou sur les dispositifs de Paracou et des Nouragues (Dutech, Seiter *et al.* 2002) semblent conforter l'hypothèse d'une recolonisation récente à partir de refuges. Sur le site de Paracou des différences significatives sont mises en évidence entre les génotypes d'individus appartenant à des plaques différentes. La structure est moins marquée sur le site des Nouragues. D'après ces auteurs, cette différence pourrait s'expliquer par une recolonisation plus ancienne sur le site des Nouragues ayant permis une homogénéisation génétique des plaques en particulier par des échanges de pollen.

### *Régression permanente : blocage à long terme de la régénération intraplaque*

Suivant les hypothèses émises sur l'influence de l'environnement adulte local (EAL) sur la mise en place de la régénération, la baisse de la densité d'arbres adultes induite par la mort des plus vieux individus au centre des plaques, devrait permettre l'installation nouvelle de juvéniles et le maintien de l'espèce sur le site.

Une hypothèse alternative serait l'existence d'un temps de latence important avant le retour possible de la régénération. On assisterait alors à des effondrements importants de la population et à la formation de larges trouées au sein de la plaque. Ces trouées pourraient aboutir à terme à la segmentation de la plaque.

Sur le site des Nouragues, cette hypothèse pourrait être une des explications des différences, observées entre centre et bordure de plaque, qui ne peuvent être interprétées en se basant uniquement sur la densité ou la surface terrière du peuplement adultes (par exemple carré O11 Figure VI.21-b). D'autre part, un inventaire des juvéniles effectué sur le carré L10 met en évidence une quasi-absence de régénération : seulement un individu inférieur à 1 cm de diamètre au collet a pu être observé (L. Blanc comm. pers.). Sur ce carré, la densité des adultes est voisine de 10 ind./ha et correspond aux densités les plus « favorables » à la présence de juvéniles (Figure VI.16-e). Le nombre très important d'arbres morts présents sur ce carré (Figure VII.2) indique la présence d'un ancien agrégat. Aussi, l'absence de juvéniles serait cohérente avec l'hypothèse d'un blocage durable de la régénération au sein des pseudo-cohortes. Ce blocage perdurerait après la mort des plus vieux individus.

## **VII.4 Bilan**

L'étude de la répartition de la mortalité a permis de confirmer les hypothèses existantes sur la dynamique d'expansion des peuplements de Paracou et des Nouragues. Sur le site de Crique deux flots un mode de mortalité de masse du Wacapou a pu être mis en évidence. Ce type de mortalité semble pouvoir toucher des surfaces très importantes et pourrait occuper une place importante dans la dynamique spatiale de l'espèce.

Différentes hypothèses sur de possibles mécanismes antagonistes à l'expansion des plaques de wacapous ont été proposées. La pertinence de ces hypothèses dépend en partie des échelles de temps impliquées dans la dynamique spatiale du Wacapou.

## VII.5 Récapitulatif des domaines d'analyse

Domaine	Figure correspondante et descriptif	Surface (ha)	Effectif de morts	Effectif d'adultes
P_juv_hb	Figure VI.28-a Sous domaine de P_juv (Tableau VI.5): zones hors bas-fonds et pinotière	24.5	30	223
P_adt_05d_j	Domaine P_adt_05d (Tableau IV.1) limité aux zones inventoriées en juvéniles	10.5	28	216
P_adt_30d_j	Domaine P_adt_30d (Tableau IV.1) limité aux zones inventoriées en juvéniles	2.3	14	95
N_mort	Figure VII.3 Zone d'inventaire des morts sur le site des Nouragues	20.5	145	188
N_mort_bm	Figure VII.3 Sous domaine de N_mort : intersection avec le domaine N_bois-moyen (Tableau V.1)	7.8	47	80
N_mort_gb	Figure VII.3 Sous domaine de N_mort : intersection avec le domaine N_gros-bois (Tableau V.1)	8.2	96	103

Tableau VII.5 Récapitulatif des domaines utilisés pour l'analyse de la répartition spatiale des morts

Les domaines N\_mort, N\_mort\_bm et N\_mort\_gb sont visibles (Figure VII.3). Pour les autres zones les cartes sont visibles Figure VI.28.



# Chapitre VIII DISCUSSION GENERALE

Le Wacapou est connu depuis longtemps (Schulz 1960 ; Aubréville 1961) pour avoir une répartition spatiale agrégée. Des études récentes ont montré que cette agrégation s'organise sur plusieurs échelles (Descheres 1991; Collinet 1997; Traissac 1998b). Les caractéristiques écologiques de l'espèce (celle d'une espèce climacique typique au sens de Whitmore, 1990) ainsi que son autécologie, ne permettent pas d'expliquer cette structure spatiale particulière. Celle-ci semble donc résulter de la dynamique propre de l'espèce. Notre étude a cherché à comprendre cette dynamique pour des échelles moyennes, inférieures à 1 km et correspondant à un niveau d'agrégation du Wacapou : « la plaque topographique ». L'étude des relations spatiales entre adultes, juvéniles et arbres morts a permis de proposer des hypothèses sur le fonctionnement de l'espèce à l'échelle d'une plaque.

## VIII.1 Rappel des principaux résultats et hypothèses

### VIII.1.1 Les plaques de wacapous ont une structure spatiale interne

L'étude de la répartition spatiale des adultes met en évidence une forte hétérogénéité de la distribution des individus au sein des plaques étudiées. On observe des agrégats de petite taille de rayon compris entre 25 et 50 m. Sur le dispositif de Paracou un fort gradient de densité est visible entre une bordure (densités faibles) et l'intérieur de la plaque (densités fortes > 30 ind./ha).

Une hétérogénéité de la répartition des diamètres est aussi mise en évidence. Les analyses d'autocorrélation spatiale révèlent l'existence de groupes d'arbres de diamètres voisins d'un rayon d'environ 20 m. Sur le site des Nouragues, on observe un gradient entre le centre (gros diamètres moyens > 50 cm) et les bordures (diamètres moyens plus faibles).

L'influence des facteurs édaphiques ne semble pas être à l'origine de ces structures. Le site des Nouragues présente des sols homogènes sur l'ensemble de la zone d'étude. Pour le site de Paracou, si les structures en diamètre pourraient refléter des différences de croissance dues à l'hétérogénéité du sol, la distribution des densités semble tout à fait indépendante de ces facteurs.

### VIII.1.2 La structure interne des plaques influe sur la mise en place de la régénération : hypothèse de la formation de pseudo-cohortes

L'analyse des relations spatiales juvéniles-adultes met en évidence un effet des caractéristiques locales du peuplement adulte (environnement adulte local, EAL) sur la mise en place des juvéniles. Pour un EAL riche (forte densité, forte surface terrière ou distances courtes avec le plus proche voisin adulte) la régénération semble inhibée. Quelques résultats semblent montrer l'existence de valeurs seuils au-delà desquelles on

observe une inhibition. Suivant les dispositifs ces valeurs varient entre 10-15 ind./ha et 2-3 m<sup>2</sup> de surface terrière. Ce mécanisme aurait pour conséquence le blocage de la régénération au sein des agrégats d'adultes et aboutirait à la formation de pseudo-cohortes. Cette hypothèse est cohérente avec l'observation de groupes d'arbres de diamètre voisin et permettrait d'interpréter les distributions des diamètres observées pour le Wacapou. Ces distributions sont généralement de forme modale (en cloche) et atypiques pour une essence tolérante à l'ombre car attestant d'un déséquilibre démographique. Le blocage de la régénération à proximité des adultes pour des EAL riches serait la raison de ce déséquilibre.

Plusieurs hypothèses peuvent être proposées sur les mécanismes pouvant entraîner ce blocage :

(i) *Extension de l'hypothèse Janzen-Connell à un groupe de semenciers*

Des travaux sur la régénération du Wacapou autour d'arbres isolés ou en faible densité (Forget 1994 ; Jansen 2003) mettent en évidence une mise à distance de la régénération par rapport aux pieds parents suivant les hypothèses de Janzen (1970) et Connell (1971). Nos résultats ont confirmé une mise à distance de 5 m pour le stade juvénile (diamètre au collet > 1cm). Ce mécanisme appliqué à chacun des arbres d'un agrégat pourrait expliquer le blocage de la régénération, lorsque, pour des densités suffisamment importantes, les surfaces d'exclusion autour de chaque arbre se superposent. Cependant les analyses des distances entre adultes et juvéniles au sein des plaques ne font pas apparaître de distance d'exclusion entre les deux types d'individus et de fait ne sont pas tout à fait cohérentes avec cette hypothèse.

(ii) *Influence de l'EAL sur le comportement des rongeurs disséminateurs du Wacapou.*

Suivant les résultats de Chauvet (2001) et les réflexions de Hammond et Brown (1998), on peut émettre l'hypothèse d'une influence de l'EAL (plus exactement du nombre de graines produites) sur le comportement des rongeurs disséminateurs du Wacapou. Pour des EAL riches, les rongeurs seraient saturés de graines et les consommeraient sur place au lieu de les transporter pour les enterrer. Les graines restées en surface, bien qu'en nombre important seraient décimées par des attaques de pathogènes beaucoup plus difficiles à saturer (Hammond et Brown 1998). Néanmoins sur le site des Nouragues plusieurs contre-exemples nuancent cette hypothèse, en particulier un agrégat en bordure de plaque présente un nombre de juvéniles significativement plus important que sous l'hypothèse nulle.

(iii) *Influence d'un mécanisme impliquant une composante temporelle.*

Si on fait l'hypothèse que les individus adultes du centre des plaques sont plus vieux que sur les bordures (diamètre moyen plus important pour les Nouragues) les différences de régénération entre les bordures et le centre des plaques, pour des EAL similaires, pourraient être la conséquence de processus se mettant en place progressivement et donc dépendant d'une composante temporelle.

### VIII.1.3 La dissémination du Wacapou se fait à courte distance... sauf quand elle se fait à longue distance

L'inventaire exhaustif sur de larges surfaces de la régénération autour d'adultes isolés a permis de mettre en évidence deux caractéristiques de la dissémination du Wacapou et du recrutement des juvéniles.

(i) *L'essentiel du recrutement se fait à courtes distances.*

Il apparaît que la plus grande partie du recrutement de juvéniles se fait pour des distances courtes à l'échelle de la plaque, ce qui confirme les résultats de Forget (1990) sur la dissémination de l'espèce. La survie des jeunes stades augmente avec la distance au pied parent et les distances moyennes sont significativement plus importantes pour des individus âgés mais la majorité des juvéniles se trouve à moins de 50 m des arbres semenciers les plus proches.

(ii) *Le recrutement à longues distances est possible pour le Wacapou.*

Un nombre non négligeable de juvéniles a été observé entre 75 et 100 m du plus proche pied parent. Il semble donc que des disséminations à moyennes distances soient moins rares que ne le laissait penser les études sur la dispersion des graines (Forget 1990) ou du moins que leur fréquence faible soit compensée par une survie très importante des individus.

Ces recrutements non négligeables à moyennes distances et la position isolée de quelques adultes à l'extérieur des plaques, permettent d'émettre l'hypothèse de la mise en place d'individus issus de dissémination à plus longues distances (au-delà de 100 m) et confirment des résultats de Constantin de Magny (2001) (distance maximum de 150 m) obtenus à partir des études d'apparement (marqueurs microsatellites) entre juvéniles et adultes.

#### VIII.1.4 Hypothèses sur la dynamique de régression

L'observation de plaques, c'est-à-dire la présence de discontinuités dans la répartition des wacapous au sein de superplaques (échelle de 1 à plusieurs km), nécessite l'existence d'une dynamique de régression pouvant compenser la dynamique d'expansion des plaques que nous avons pu mettre en évidence.

##### VIII.14.1 La mortalité du Wacapou peut être de type catastrophique

La description du peuplement des arbres morts sur le site de Crique deux flots a permis d'émettre l'hypothèse d'une mortalité épidémique sur ce site. Cette mortalité semble atteindre une très grande proportion des arbres de la plaque et concerner de vastes superficies pouvant dépasser l'échelle de la plaque topographique. On pourrait envisager que quelques individus survivent et soient à l'origine d'une nouvelle phase d'expansion de la plaque. Cependant, la dynamique de l'agent pathogène ainsi que les interactions qu'il pourrait avoir avec le milieu sont totalement inconnus et ne nous permettent pas d'émettre des hypothèses sur la répartition spatiale des individus éventuellement survivants.

Différents travaux effectués sur le site des Nouragues (Tardy 1998, Charles-Dominique, Blanc, *et al.* 2001) tendent à montrer l'occurrence récentes de feux (-300 BP) qui pourraient aussi être responsables d'une mortalité catastrophique des plaques de wacapous. La population aurait été réduite à quelques individus situés dans des zones refuges multiples, situées près des zones plus humides. La plaque que nous observons aujourd'hui serait issue d'une expansion à partir de ces refuges. Cependant cette hypothèse doit être nuancée en raison des préférences édaphiques du Wacapou qui généralement évite les zones humides.

##### VIII.14.2 Hypothèse d'un blocage à long terme de la régénération intraplaque.

Une hypothèse alternative à la mortalité catastrophique des plaques, serait un mécanisme agissant sur une longue durée et générant une dynamique de régression dont la cinétique serait voisine de celle de la dynamique d'expansion des plaques. Un blocage à long terme

de la régénération intraplaque, indépendant de l'EAL, pourrait être à l'origine de ce type de régression.

## VIII.2 Synthèse : la dynamique d'expansion d'une plaque repose sur une double stratégie de colonisation de l'espace

L'ensemble des hypothèses proposées sur la dynamique d'expansion des plaques fait apparaître deux stratégies de colonisation du milieu par l'espèce

### VIII.2.1 Stratégie à courte distance : existence d'un front de colonisation et formation de pseudo-cohortes en bandes

Le blocage de la régénération au centre des plaques, et la dissémination à courte distance du Wacapou, limiteraient le recrutement des juvéniles aux bordures des plaques suivant un front de colonisation parallèle à la limite de la plaque. Cette hypothèse s'illustre particulièrement bien sur le dispositif de Paracou pour la limite nord de la plaque (Figure VI.9 et Figure VI.5).

Cette limitation de la régénération sur une surface relativement restreinte, entraînerait une agrégation des juvéniles qui perdurerait jusqu'au stade adulte et entretiendrait le processus au fil des générations.

Ce mécanisme appliqué sur une durée plus importante pourrait aboutir à la formation de pseudo-cohortes en bandes. Sur le dispositif des Nouragues, la répartition des individus de 10-15 cm de diamètre (Figure V.15 carte 9) suivant deux bandes correspondant aux deux bordures de la plaque, pourrait être l'expression de cette dynamique.

### VIII.2.2 Stratégie à moyenne et longue distance : formation d'agrégats primaires et de pseudo-cohortes de petite taille, structuration sur deux niveaux des bordures de plaques

La mise en place d'arbres isolés à l'extérieur des plaques, résultant d'un recrutement à longue ou moyennes distances, serait à l'origine de la formation d'agrégats de petite taille (rayon < 50 m), cohérente avec les échelles de dispersion à courte distance de l'espèce. Le blocage de la régénération au sein de ses agrégats entraînerait la mise en place de pseudo-cohortes de mêmes tailles. Ces hypothèses pourraient expliquer la présence de nombreux agrégats et groupes d'arbres de diamètres voisins de petites tailles mise en évidence par les analyses spatiales au sein des plaques : ces groupes d'arbres formeraient des agrégats primaires qui à la suite de leur propre expansion pourraient s'observer au centre des plaques (cas de recrutements à longues distances), ou plus en bordure s'ils sont « phagocytés » par l'expansion d'une plaque ou d'un agrégat voisin (cas de recrutements à moyennes distances).

Cette dernière hypothèse, concernant le recrutement à moyenne distance, peut être illustrée de deux manières sur le site des Nouragues. On observe d'une part des bordures de plaque s'organisant sur deux niveaux. D'autre part, une zone de bordure présente une distribution bimodale des diamètres (en forme de « S couché ») et une structure spatiale des diamètres pouvant indiquer la présence de pseudo-cohortes de petite taille juxtaposées et dont les diamètres moyens sont corrélés négativement.

### VIII.2.3 Importance des événements peu fréquents ou rares

La stratégie de colonisation à moyennes et longues distances, fondée sur des événements peu fréquents (moyennes distances) ou rares (longues distances) semble tenir une place importante dans le processus de régénération (au sens global) de l'espèce.

(i) La dispersion d'individus à moyennes distances augmente de manière significative la vitesse de progression de la plaque sur des zones propices où les bordures sont structurées sur deux niveaux (Figure V.14).

(ii) Howe et Smallwood (1982) définissent l'hypothèse de colonisation (« colonisation hypothesis ») pour souligner l'importance de la dispersion à longue distance dans l'installation d'une espèce sur de nouvelles zones propices. Cette hypothèse s'applique particulièrement bien au Wacapou qui s'adapte mal aux sols hydromorphes et aux bas-fonds (Collinet 1997; Forget 1997a). Des disséminations à longues et moyennes distances permettraient à l'espèce de coloniser de nouveaux plateaux ou sommets de collines.

(iii) Une proportion importante des juvéniles mis en place, le sont autour d'arbres isolés. Plus de 15 % des juvéniles observés sur Paracou se trouvent à proximité de l'arbre 8c au nord de la plaque (Figure VI.9-a) et 10 % des juvéniles inventoriés aux Nouragues se trouvent sur le plateau V. Aussi des événements peu courants, voire très rares dans le cas de l'arbre 8c, pourrait occuper une place essentielle dans la stratégie de régénération de l'espèce. Ces résultats corroborent les travaux de Dutech (2001) et Constantin de Magny (2001) sur la structure génétique spatiale du Wacapou. Ces deux études mettent en évidence une autocorrélation positive des génotypes à petite échelle qui serait la conséquence d'un fort lien de parenté au sein de groupes d'arbres adultes. Ces groupes pourraient être des pseudo-cohortes issues d'un pied porteur isolé. Par la suite, l'inhibition de la régénération au sein de l'agrégat, empêcherait celui-ci d'être "contaminé" génétiquement par des graines issues d'autres adultes.

### VIII.2.4 Schéma de la dynamique d'expansion des plaques de wacapous

#### VIII.2.4.1 Schéma

La Figure VIII.1 schématise les différentes hypothèses proposées sur la mise en place et l'extension dans le milieu d'une plaque de wacapous :

- étape 1 : Une dissémination à longue distance a permis la mise en place d'un arbre sur une nouvelle zone propice délimitée par des sols hydromorphes (trait bleu). L'arbre réalise des disséminations à courtes distances (en vert) et une dissémination à longue distance (en jaune)
- étape 2 : un agrégat primaire (cercle pointillé, A1) s'est formé autour de l'arbre « fondateur » et un individu isolé est en place à longue distance. Des disséminations à courtes distances s'effectuent autour de cet arbre et de l'agrégat primaire. Une dissémination à moyenne distance (en rose) se produit à partir de l'agrégat.
- étape 3 : Un second agrégat primaire (B) est en place autour de l'arbre isolé et l'agrégat A1 s'est agrandi pour former un agrégat secondaire (A2). Un individu isolé s'est mis en place à une distance moyenne de l'agrégat A2. Des disséminations à courtes distances s'effectuent autour des deux agrégats et de l'individu isolé.
- étape 4 : L'agrégat primaire (B1) et l'agrégat secondaire (A2) ont fusionné et forment une plaque (A2-B1). Cette plaque est limitée en partie par des zones non propices (trait bleu). Un troisième agrégat primaire (C1) est en

place autour de l'arbre isolé. Des disséminations à courtes distances s'effectuent autour de la plaque suivant deux fronts (traits continus) et de l'agrégat C1.

- étape 5 : La plaque s'est étendue et a mis en place des cohortes en bandes parallèles à la limite de la plaque. L'agrégat primaire C1 a été englobé dans la plaque et introduit de l'hétérogénéité dans la structure en diamètre d'une des bordures de la plaque (ellipse). Des disséminations à courtes distances s'effectuent autour de la plaque suivant deux nouveaux fronts de colonisation. Une dissémination à longue distance parvient sur une nouvelle zone propice
- étape 6 : La plaque s'est agrandie en formant des pseudo-cohortes en bande sur tout le contour de la plaque. Les plus vieux arbres meurent au(x) centre(s) de la plaque (croix). Des disséminations à courtes distances s'effectuent autour de la plaque et de l'individu isolé sur la nouvelle zone propice.

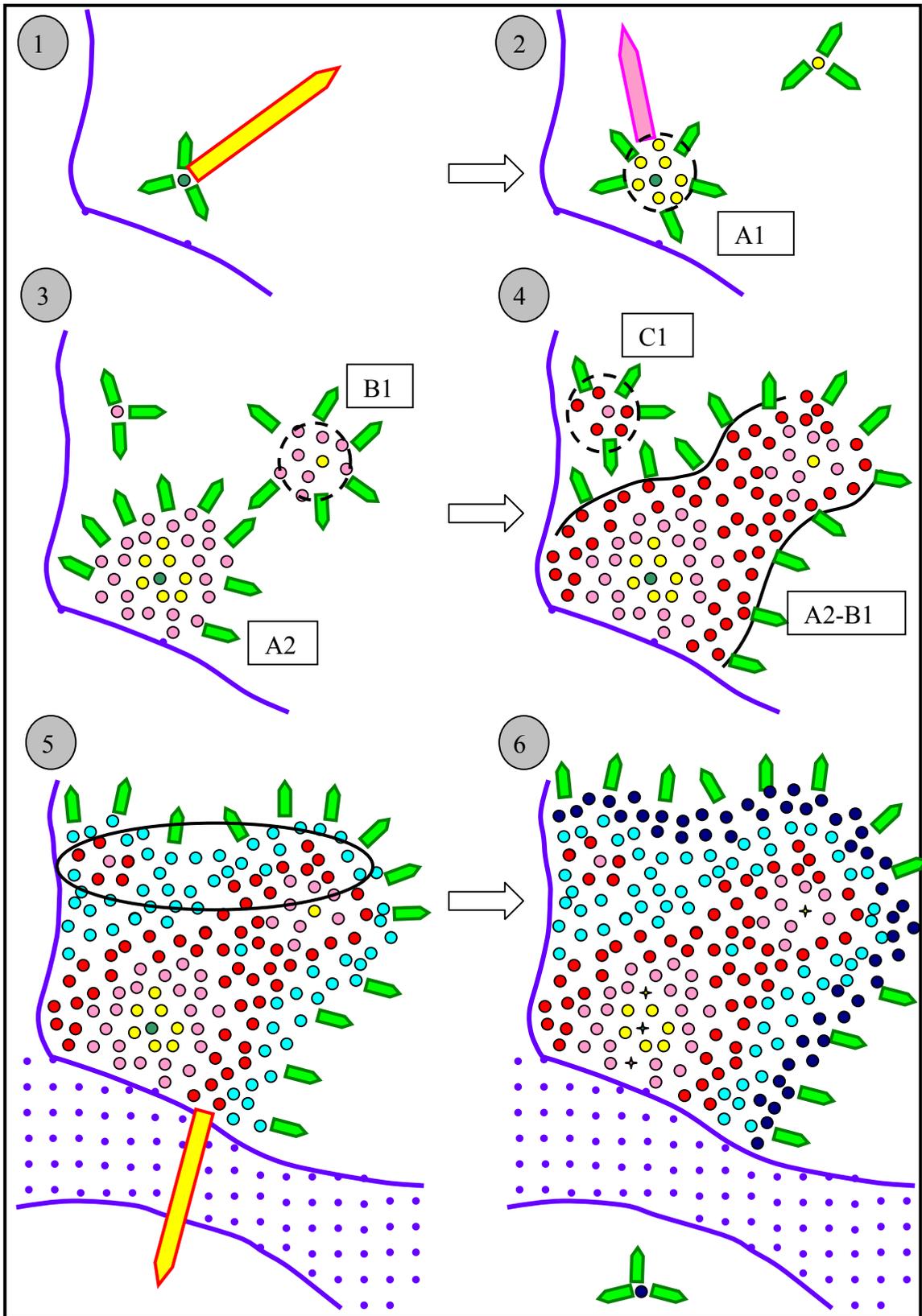


Figure VIII.1 Etapes de la formation d'une plaque de wacapous à partir d'un individu « fondateur ». Une couleur de points correspond à une classe d'âge. Les croix représentent les arbres morts par sénescence. Une couleur de flèche correspond à un type de dissémination. Les cercles en pointillés entourent les agrégats primaires et les lignes continues marquent l'apparition de deux fronts de colonisation. La spirale entoure une zone de bordure de plaque à structure hétérogène. Les lettres correspondent aux noms des agrégats.

Deux hypothèses sont le « moteur » du schéma proposé : des disséminations à courtes distances induisent une répartition agrégée des individus et au sein de ces agrégats la régénération n'est pas possible lorsque la densité (EAL) dépasse une valeur seuil. Répétés sur plusieurs générations ces mécanismes entraînent la mise en place de fronts de colonisation (étape 3), observé sur le site de Paracou (Figure VI.9-a), et d'un gradient de classe d'âge (ou de diamètre) entre le centre et la périphérie des plaques, observé aux Nouragues (Figure V.11). L'agrégat de plus grande taille (100 m de rayon, Figure IV.5-d) présent sur le parcelle 1 de Paracou peut correspondre à un agrégat secondaire.

Un troisième mécanisme, l'occurrence des disséminations à moyennes ou longues distances, a un double effet. Il induit en premier lieu des variations dans la vitesse d'expansion de la plaque et d'autre part introduit à terme des hétérogénéités dans la structure interne de la plaque. Aux étapes 2 et 3, ces disséminations permettent la mise en place de pseudo-cohortes en agrégat à l'extérieur de la plaque. Ces structures sont observées sur le site de Paracou (agrégat « en préparation » formé de les juvéniles, Figure VI.9-a) et sur le site des Nouragues (agrégat d'adultes en place Figure IV.1-a). La fusion des deux agrégats entraîne des hétérogénéités dans la structure des diamètres de la plaque (étape 4). Lorsqu'un agrégat est issu d'une dissémination à moyenne distance l'hétérogénéité sera de taille plus petite car intégrée plus rapidement (étape 5). Elle sera présente en bordure de plaque (étape 5) ou plus à l'intérieur (étape 6). La structure particulière des diamètres de l'une des bordures de la plaque du site des Nouragues (domaine N\_bois-moyen, Figure V.11) pourrait être le résultat d'un processus de ce type. Entre l'étape 4 et l'étape 5, l'avancée de la limite de la plaque est importante et souligne (schématiquement) l'effet prépondérant des dispersions à moyennes distances sur la vitesse d'expansion de la plaque.

Lorsque la plaque rencontre une zone de sols non propices, l'expansion est freinée car elle dépend alors de dissémination à longues ou moyennes distances (étape 5). Sur une surface où les zones propices sont fragmentées, les disséminations à moyennes et longues distances seraient beaucoup plus souvent nécessaires à la colonisation du milieu et induiraient la mise en place de nombreuses structures de petites tailles (agrégats et pseudo-cohortes). Ces types de structures sont observés dans la partie sud de la plaque de Paracou (Figure IV.6-a)

Une mortalité par sénescence apparaît au centre de la plaque (étape 6). Ce type de mortalité non aléatoire pourrait être la cause de la répartition préférentielle des arbres morts au centre des plaques des site de Paracou et des Nouragues.

#### **VIII.24.2 Un même mécanisme peut conduire à plusieurs structures**

Il semble donc que ce schéma simple nous permette d'interpréter une grande partie des structures spatiales observées. La différence entre Nouragues et le nord de la plaque de Paracou (domaine d'étude des juvéniles) serait surtout liée à une échelle de temps, la structure des Nouragues étant a priori plus « mature » que celle présente au nord de la plaque de Paracou. Les structures observées sur le reste de la plaque de Paracou, pourraient s'interpréter comme l'expression de ce schéma sur une surface présentant de nombreuses zones non propices à la mise en place de l'espèce.

Il apparaît ici clairement que la même dynamique peut aboutir à des répartitions spatiales très variées, suivant l'histoire passée ou l'état d'évolution de la structure observée et suivant le contexte environnemental dans lequel la dynamique s'est exprimée.

Ce contexte peut être les facteurs du milieu, mais on peut aussi penser à la composition floristique. Dans le cas d'espèces concurrentes ayant une répartition agrégée, l'effet de la compétition interspécifique serait proche de celui de facteur du milieu non favorable. D'autre part, on peut noter qu'en forêt tropicale, les effets du milieu et de la compétition interspécifique sont souvent superposés : si on fait exception des sols très contraignants, les préférences édaphiques d'une espèce sont souvent la conséquence d'une compétitivité variable suivant les types de sols plutôt que l'effet d'une inadaptation biologique (Paget 1999).

On peut citer ici l'exemple frappant du couple Wacapou-Gonfolo rose (*Qualea rosea*) (Collinet 1997). Le Gonfolo rose présente une répartition spatiale en plaques, similaire à celle du Wacapou. Sur les parcelles témoins de Paracou (parcelles 1, 6 et 11) ainsi que sur la parcelle 16, les répartitions des deux espèces semblent s'exclure (cf. Annexe 9). D'après nos hypothèses le Wacapou est en expansion dans la parcelle 16. Aussi, s'il y a exclusion entre les deux espèces, on peut penser que la dynamique du Gonfolo « subit » celle du Wacapou. De ce point de vue, les plaques de wacapous constitueraient des zones non propices à l'installation du Gonfolo rose.

#### **VIII.24.3 Ce schéma peut-il être étendu à d'autres espèces ?**

La dissémination à courtes distances et la tolérance à l'ombre sont des caractéristiques courantes pour les espèces à grosses graines. La formation d'agrégats et la présence de densités locales fortes sont assez souvent observées pour des espèces structurantes ou communes (Collinet 1997; Condit, Ashton *et al* 2000). D'autre part, les mécanismes de mise à distance de type Janzen-Connell qui pourraient être à l'origine du blocage de la régénération dans les agrégats, ont été observés pour de nombreuses espèces d'arbres de forêts tropicales (Clark et Clark 1984; Hammond et Brown 1998). Aussi, on pourrait penser que les deux mécanismes « moteurs » de la dynamique d'expansion des plaques pourraient être présents chez d'autres espèces.

Cependant, rien ne permet de dire que les caractéristiques de recrutements à moyennes et longues distances du Wacapou, qui sont essentielles dans la cinétique et la structuration interne des plaques, pourraient concerner d'autres espèces. La dissémination zoochore du Wacapou entraîne vraisemblablement un patron de dispersion singulier, voire spécifique au Wacapou. En particulier, on peut noter que dans le cas d'espèces disséminées par les mêmes animaux, les distances de dispersion peuvent varier (Jansen et Forget 2001; Jansen 2003).

De nombreuses caractéristiques communes à l'Angélique (*Dicorynia guianensis*) et au Wacapou, pourraient laisser penser que ces deux espèces ont une dynamique spatiale voisine. L'angélique est une espèce anémochore qui présente une répartition en agrégats de petite taille (50 m de rayon) compatible avec ses distances moyennes de dissémination (Collinet 1997). Les jeunes stades sont tolérants à l'ombre (S. Jesel comm. pers. thèse à paraître en 2003) et l'étude de son recrutement fait apparaître une mise à distance des juvéniles par rapport au pied parents (Chevolot 2001). Cependant, l'étude de Collinet (1997), sur le site de Paracou, fait apparaître que même s'il est possible de détecter un niveau d'agrégation supérieur à celui des agrégats de 50 m, ces agrégats ont une taille globalement peu variable et ne semblent pas pouvoir évoluer en plaques similaires à celle du Wacapou.

D'autre part, les structures spatiales induites par un même mécanisme pouvant varier suivant le site considéré ou suivant l'histoire de la population, la mise en évidence de similitudes entre deux espèces nécessiterait une étude approfondie de la dynamique spatiale des deux espèces en question.

### VIII.3 Application à la gestion sylvicole de l'espèce

Les hypothèses que nous avons avancées sur la dynamique spatiale du Wacapou peuvent trouver plusieurs applications à la gestion sylvicole de cette espèce.

L'essentiel de la régénération s'effectuant en bordure de plaque, on peut penser que la récolte des individus aux centres des plaques aurait un impact limité sur la régénération globale de l'espèce. Par contre, il semble essentiel de préserver de l'exploitation les arbres en limite de plaque et plus particulièrement les arbres isolés.

La densité ou la surface terrière locales des adultes ou du peuplement installés, bien que l'on puisse observer des exceptions, sont variables en fonction de la position dans la plaque. Des règles de sylviculture s'appuyant sur des valeurs seuils de ces caractéristiques locale pourraient être mises au point.

La surface terrière serait *a priori* plus facile à utiliser. C'est une mesure largement utilisée par les forestiers et qui, pouvant être mesurée avec un rolascope, ne nécessite pas un inventaire pied à pied du peuplement. Cette technique fournit, en outre, une valeur de la surface terrière à l'échelle locale.

Nos résultats font apparaître des valeurs seuils comprises entre 2 et 3 m<sup>2</sup> de surface terrière. Ces valeurs sont variables suivant les dispositifs et semblent dépendre des conditions de sol. Des compléments d'inventaires par placettes des adultes et des juvéniles sur différents substrats seraient nécessaires pour confirmer les résultats obtenus et étudier les variations des seuils en fonction du milieu. Ces inventaires ne nécessiteraient pas le positionnement individuels des adultes ou des juvéniles et auraient *a priori* un coût raisonnable.

### VIII.4 Perspectives de travail

#### VIII.4.1 Etude des mécanismes sous-jacents aux hypothèses

##### VIII.41.1 Blocage de la régénération

Notre étude étant essentiellement descriptive, nous n'avons pu que proposer des hypothèses sur les mécanismes écologiques responsables des répartitions observées.

Des expérimentations à partir de graines enterrées permettraient de tester directement les hypothèses liées à l'influence de l'environnement adulte local sur la mise en place de la régénération au sein d'une plaque.

L'effet éventuel d'une composante temporelle pourrait aussi être abordé. Cette composante pourrait être prise en compte à travers la population des arbres morts, où suivant la position centre/bordure dans la plaque. Suivant les résultats de Jansen et Forget (2001), l'effet de la composition floristique locale pourrait aussi être étudiée à travers l'estimation de la quantité de graines d'autres espèces pouvant « détourner », du Wacapou, l'action de dispersion des rongeurs.

##### VIII.41.2 Mortalité épidémique du Wacapou

L'étude du peuplement de Crique deux flots a permis la description d'une mortalité de masse, et *a priori* spécifique, du Wacapou. Le type de mortalité et les premières analyses de prélèvement semblent indiquer un agent pathogène fongique. Cependant, de nombreuses questions (presque toutes) subsistent : s'agit-il d'un ou plusieurs agents pathogènes ? Quel(s) est(sont) le(s) mode(s) de propagation de la maladie ? Quels facteurs déterminent la survie d'un individu ? Quel est le poids de l'environnement local du milieu,

du peuplement de wacapous, sur le déterminisme de la survie ? Peut-on mettre en évidence le type de répartition du peuplement survivant ?

Répondre à ces questions nécessitera des études ciblées sur le(s) agent(s) pathogène(s) et leur mode d'action. Des compléments d'inventaire sur des sites présentant les peuplements morts pourraient être envisagés. Ils permettraient de proposer des hypothèses plus fines sur les caractéristiques spatiales de cette mortalité. En particulier, l'effet du substrat géologique et des facteurs édaphiques pourrait être appréhendés par des études de ce type.

## VIII.4.2 Approfondissement des hypothèses sur la dynamique spatiale de l'espèce

### VIII.4.2.1 Étude de la dynamique spatiale génétique du Wacapou

Ce travail de thèse a suivi et accompagné des études sur la structuration génétique spatiale du Wacapou. Les deux approches, démographique et génétique, se sont révélées tout à fait complémentaires. Les hypothèses de dissémination à longues distances et la formation de pseudo-cohortes a permis de proposer une interprétation des fortes structures génétiques mises en évidence à l'échelle locale (Dutech, Seiter *et al.* 2002). G. Constantin de Magny (2001) en étudiant l'ensemble des géotypes des adultes et juvéniles d'une plaque, a permis de confirmer cette hypothèse et d'approfondir les connaissances sur les distances de dispersion de l'espèce. Récemment, la mise au point de marqueurs microsatellites plus polymorphes devrait permettre l'étude des liens de parenté entre adultes et entre adultes et juvéniles au sein d'une plaque. Ce travail est en cours sur le site de Paracou. Sur la base des cartographies réalisées dans le cadre de cette étude, un travail similaire pourrait être envisagé sur le site des Nouragues. Une étude de ce type permettrait de tester les hypothèses proposées pour interpréter des différences de structures entre les deux dispositifs.

### VIII.4.2.2 Modélisation

La modélisation des processus biologiques du Wacapou et leur intégration dans un modèle global spatialisé pourrait être particulièrement utile à la compréhension plus fine de la dynamique spatiale de l'espèce. L'étude de plusieurs points pourrait être envisagée

#### *Survie des jeunes stades*

La modélisation de la production des graines à l'échelle de la plaque ainsi que leur dispersion devrait permettre de tester les hypothèses sur l'influence de l'environnement adulte local sur le recrutement des juvéniles. Plusieurs hypothèses sur le comportement des rongeurs et sur la survie des graines et jeunes stades pourraient être formalisées au sein de modèles et les répartitions simulées seraient comparées aux répartitions observées des juvéniles. Outre l'étude de leur réalisme propre en fonction de paramètres variables, ces modèles pourraient être comparés entre eux, notamment par des méthodes fondées sur le calcul de leur vraisemblance statistique. On peut noter que des données existent sur la production de graines (Chauvet 2001) et leur dispersion par les rongeurs (Forget 1990).

Une première étape pourrait être l'estimation de la survie des graines ainsi que des jeunes stades, en fonction de la distance de dispersion autour d'arbres isolés. Les travaux de Jansen (2003) et cette étude présentent des données nécessaires. L'application de ces modèles de référence à l'ensemble de la plaque permettrait d'affiner les hypothèses sur la modification du comportement des rongeurs et/ou de la survie des graines au centre des plaques.

### *Évaluation des échelles de temps liées à la dynamique spatiale*

Notre étude n'a pas abordé un aspect essentiel de la dynamique spatiale du Wacapou : sa composante temporelle.

La modélisation de la croissance diamétrique de l'espèce pourrait donner les ordres de grandeur des durées nécessaires à la mise en place d'un individu mature ainsi que sur sa longévité. La connaissance de ces échelles de temps, associée à la simulation de la production de graines et du processus de dissémination à courtes et moyennes distances, permettrait d'évaluer la cinétique d'expansion des plaques et de tester les hypothèses sur les mécanismes de régression, en particulier ceux impliqués dans une mortalité catastrophique.

### *Construction d'un modèle de dynamique global*

L'intégration de modèle de régénération, de croissance et de mortalité au sein d'un modèle global spatialisé permettrait de confronter les différentes hypothèses proposées sur la dynamique spatiale du Wacapou. En particulier, la confrontation des différentes échelles de temps et d'espace pourrait mettre en évidence d'éventuelles incohérences et affiner quantitativement les hypothèses proposées.

A terme, l'étude de l'influence des facteurs de l'environnement (physique et biologique) sur la variabilité de la structuration interne des plaques de wacapous pourrait être envisagée.

D'autre part, un modèle global pourrait permettre de tester l'impact de différents scénarii sylvicoles sur la dynamique de l'espèce. Ces études pourraient aboutir à la définition de règles de sylviculture prenant en compte à la fois les caractéristiques locales du peuplement mais aussi d'éventuelles contraintes environnementales (milieu, composition floristique).

# CONCLUSION

Le Wacapou est une espèce typiquement climacique et particulièrement tolérante à l'ombre. Aussi sa répartition agrégée sur plusieurs échelles paraissait *a priori* difficile à interpréter à partir de ses caractéristiques biologiques. Le principal résultat de cette étude est d'avoir permis de comprendre, dans ses grandes composantes, la dynamique spatiale de cet arbre de forêt tropicale humide.

L'étude des relations spatiales entre individus appartenant à différents stades du cycle de vie de l'espèce, a mis en évidence une dynamique d'expansion des agrégats formés par les individus adultes. Des hypothèses ont pu être proposées sur les mécanismes pouvant être responsables de cette dynamique d'expansion. D'autre part, une mortalité très particulière, pouvant entraîner des régressions « catastrophiques » de la population a pu être mise en évidence. Cette mortalité n'est pas la seule pouvant concerner les peuplements de wacapous et il est nécessaire de faire l'hypothèse d'autres mécanismes de régression afin de pouvoir interpréter de manière cohérente la répartition spatiale complexe de l'espèce à grande échelle (de 1 à quelques kilomètres).

Pour des échelles moyennes, inférieures au kilomètre, il apparaît que les mêmes mécanismes peuvent aboutir à différentes répartitions spatiales de l'espèce. En effet, suivant l'histoire passée de la population étudiée et/ou suivant les variations des conditions locales du milieu, le résultat de l'expression de la dynamique spatiale du Wacapou peut prendre différentes formes. On peut citer les plus extrêmes :

- un agrégat isolé d'un rayon inférieur à 50 m et composés d'arbres de diamètres voisins
- une plaque de plusieurs centaines de mètres de rayon présentant de fortes hétérogénéités internes en densité et en diamètre

Les hypothèses proposées sur l'évolution de la structure spatiale du Wacapou sont peu généralisables car dépendant de caractéristiques biologiques *a priori* particulières à l'espèce. Cependant, la démarche et les méthodes employées pourraient permettre l'étude de la dynamique spatiale d'autres espèces. Deux aspects méthodologiques se sont révélés particulièrement décisifs :

(i) L'étude a abordé la dynamique de l'espèce à l'échelle de la population d'individus. La démographie de l'espèce a été envisagée pour des groupes d'arbres. Cette approche a permis, en outre, l'étude des variations du processus de régénération en fonction de la densité des individus adultes.

(ii) Plusieurs sites d'études, correspondant à des configurations différentes du milieu ont été étudiés. Les résultats observés sur chaque site se sont révélés nécessaires à la compréhension des mécanismes cruciaux de la dynamique de l'espèce ainsi qu'à la compréhension des conséquences de leurs interactions sur la répartition spatiale des individus adultes.

Ces éléments de méthodes ont tous les deux le désavantage d'impliquer un volume de données important nécessitant un travail de terrain coûteux, mais qui apparaît cependant

tout à fait indispensable. On peut noter qu'au moins en Guyane, cet inconvénient ne semble pas être un obstacle rédhibitoire à ce type d'étude, car un certain nombre de dispositifs rassemblent des données sur des échelles importantes (plusieurs dizaines d'hectares).

Notre étude aura donc permis de faire avancer significativement la compréhension de la dynamique globale du Wacapou pour les échelles étudiées. Pour des espèces ayant une dynamique spatiale peu liée à la lumière et à l'occurrence de chablis, ce résultat est assez original et ajoute sa pierre à l'édifice que constitue la compréhension du fonctionnement des forêts tropicales humides.

D'autre part, l'exemple du Wacapou, bien que spécifique, permet d'alimenter des réflexions plus générales sur la dynamique de ces écosystèmes.

Les hypothèses émises sur les mécanismes responsables de la dynamique du Wacapou mettent en évidence l'importance et la variabilité des interactions plante-animaux. Nous avons pu aussi illustrer l'impact des variations à moyennes échelles du milieu (modèle de relief) sur la structuration spatiale de l'espèce. Ces variations ne pouvant être liées à des facteurs impliquant de plus grandes échelles (Paget 1999), on pourrait faire l'hypothèse que ce type de mécanisme – interaction modèle/type de répartition spatiale - soit impliqués dans les variations floristiques à grandes échelles (quelques kilomètres) observées notamment en Guyane (Sabatier et Prévost 1990).

Les répartitions agrégées sont très répandues en forêt tropicale (du moins pour les espèces communes, Condit, Ashton *et al* 2000) et pourraient être une des conditions permettant le maintien d'une forte diversité spécifique : cette configuration agrégée du peuplement, semble être une manière efficace de pouvoir assurer la reproduction et le maintien de l'espèce, en particulier en situation défavorable de compétition interspécifique (Goreaud, Loreau et Millier 2002). Les hypothèses proposées sur la dynamique du Wacapou mettent en évidence les mécanismes responsables de la mise en place d'agrégats d'adultes. Mais, il apparaît aussi que la dynamique spatiale particulière de l'espèce « libère » de larges zones aux centres des plaques qui, exemptes de wacapou, permettraient la mise en place d'autres espèces et le maintien d'une forte diversité spécifique (Janzen 1970, Connell 1971).

Un résultat important de notre étude est d'avoir apporté des éléments de réponses aux questions concernant la gestion sylvicole du Wacapou. Ce résultat est encourageant. Suivant Debroux (1998), il tend à montrer l'intérêt des études ciblées sur une espèce étudiée sur l'ensemble de son cycle de vie (*i.e* arbres établis et stades juvéniles), pour comprendre son fonctionnement et en déduire des règles spécifiques de sylviculture.

L'ensemble de ces remarques, nous amènent à penser qu'une étude plus généralisée de la dynamique spatiale des arbres de forêt tropicale, appréhendée à l'échelle du peuplement, pourrait apporter des éléments nouveaux et pertinents tant à la connaissance générale du fonctionnement de ces écosystèmes, que pour leur gestion plus raisonnée et plus durable.

## BIBLIOGRAPHIE (144 références)

- Alexandre, D. Y. (1989). Pluie et alimentation en eau des plantes dans la région de Sinnamary (Guyane française). Nature Guyanaise **3**: 28-36.
- Aubréville, A. (1938). la forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. Annales de l'Académie des Sciences Coloniales **9**: 1-245.
- Aubréville, A. (1961). Aperçu sur la forêt de la Guyane française. Bois et forêts des tropiques **80**: 3-12.
- Augsburger, C. K. (1983). Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. Oikos **40**: 189-196.
- Baker, F. A. et D. W. French (1991). radial enlargement of mortality centers caused by *Arceuthobium pusillum* peck in black spruce stand. Forest Science **37**(1): 364-367.
- Barigah, T. S., P. Imbert et R. Huc (1998). Growth and net assimilation rate of seedlings of ten French Guianan tree species grown under five light regimes. Annales des Sciences Forestières **55**(6): 681-706.
- Barot, S., J. Gignoux et J. C. Menaut (1999). Seed shadows, survival and recruitment: how simple mechanisms lead to dynamics of population recruitment curves. Oikos **86**: 320-330.
- Barthes, B. (1990). Etude des relations sol-plante : le cas de la forêt primaire sur socle de Guyane. 10 p.
- Barthes, B. (1991a). Caractérisation pédologique de parcelles du dispositif "forêt naturelle" du CTFT à Paracou (Guyane)., ORSTOM: 14.
- Barthès, B. (1991b). Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpiniaceae) en forêt guyanaise. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie) **46**(4): 303-320.
- Bazzaz, F. A. et S. T. A. Pickett (1980). Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 287-310.
- Bertrand, C. (1987). Contribution à l'étude de l'impact des traitements sylvicoles sur la régénération naturelle en Guyane. Memoire, ESAT: 67p.
- Besag, J. et P. J. Diggle (1977). Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. Applied Statistics **26**: 327-333.
- Bongers, F. et F. J. Sterck (1998). Architecture and development of rainforest trees: responses to light variation. Dynamics of tropical communities, Cambridge University, Blackwell Science.
- Brokaw, N. V. L. (1982). The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. Biotropica **14**(2): 158-160.
- Burkey, T. V. (1994). Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. Oecologia **97**: 533-540.
- Canham, C. D. (1989). Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. Ecology **70**: 548-550.
- Charles-Dominique, P. (2001a). The field station. Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest. F. Bongers, P. Charles-Dominique, P. M. Forget et M. Théry, Eds. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publisher: 1-8.
- Charles-Dominique, P. (2001b). Relationships between seed dispersal and behavioural ecology. Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest. F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget et M. Théry, Eds. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publisher: 275-288.
- Charles-Dominique, P., P. Blanc, D. Larpin, M.-P. Ledru, B. Riéra, T. Rosique, C. Sarthou, M. Servant et C. Tardy (2001). Palaeoclimates and their consequences on forest composition. Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest. F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget et M. Théry, Eds. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publisher: 275-288.
- Charles-Dominique, P. et M. Servant (2000). Reconstitution des perturbations anciennes d'une forêt tropicale humide de Guyane par l'étude des dépôts sédimentaires et l'analyse des graines de plantes pionnières contenues dans un carottage. Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers inter-tropicaux. Eds, MAB & ORSTOM: 63-69.
- Chauvet, S. (2001). Effets de la fragmentation forestière sur les interactions plantes-animaux : conséquences pour la régénération végétale. Doctorat. Ecologie, Paris VI: 253.
- Chevolot, M. (2001). Dynamique spatiale des populations d'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amshoff) en forêt littorale guyanaise. DEA Biologie de l'Evolution et Ecologie, Université Montpellier II/ CIRAD-forêt: 30 p.
- Clark, D. A. et D. B. Clark (1984). Spacing dynamics of tropical rain forest tree : evaluation of the Janzen-Connell model. The American Naturalist **124**(6): 769-788.

- Clark, D. A. et D. B. Clark (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. Ecological Monographs **62**(3): 315-344.
- Clark, D. B., D. A. Clark et J. M. Read (1998). Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. Journal of Ecology **86**: 101-112.
- Cockle, A. (1997). Modalités de dissémination et d'établissement de lianes de sous-bois (Cylanthaceae et *Philodendron*) en Forêt Guyanaise. Thèse de Doctorat., Université Paris VI, Paris.
- Collinet, F. (1997). Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou- Guyane). Thèse de Doctorat, Université LYON I: 301 p.
- Condit, R., P. S. Ashton, P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. P. Hubbell, R. B. Foster, A. Itoh, J. V. LaFrankie, H. S. Lee, E. Losos, N. Manokaran, R. Sukumar et T. Yamakura (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science **288**: 1414-1418.
- Condit, R., S. P. Hubbell et R. B. Foster (1992). Recrutement near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. American Naturalist **140**: 261-286.
- Connell, J. H. et P. T. Green (2000). Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. Ecology **81**(2): 568-584.
- Constantin De Magny, G. (2001). Etude, à l'aide de marqueurs microsatellites, de la dynamique spatiale génétique au sein d'une plaque de wacapous (*Vouacapoua americana*, Aublet), essence forestière tropicale. Rapport Technique de D E A "Analyse et modélisation des systèmes biologiques", Université Claude Bernard Lyon1: 25.
- Cusset, G. (1980). Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres. La relation hauteur/diamètre de l'axe aérien. Candol. **35**(1): 231-255.
- Dale, M. R. T. (1999). Spatial pattern analysis in plant ecology. University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada, Cambridge University Press.
- Debroux, L. (1998). L'aménagement des forêts tropicales fondé sur la gestion des populations d'arbres : l'exemple du moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre) dans la forêt du Dja, Cameroun. Thèse de doctorat., Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux: 283.
- Debski, I., D. F. R. P. Burslem et D. Lamb (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**(3): 387-415.
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics **18**: 431-451.
- Descheres, P. (1991). Etude quantitative de la répartition spatiale de quelques espèces forestières commercialisables en Guyane française ; cas particulier : *Dicorynia guianensis*. Rapport Engref-Eramus, Engref Nancy et Kourou: 44.
- Detienne, P. (1995). Nature et périodicité des cernes dans quelques bois guyanais. Bois et Forêts de Tropiques **243**: 65-75.
- Diggle, P. J. (1983). Statistical analysis of spatial point pattern. S. R. e. C. J., Eds, Academic Press: 148.
- Dubost, G. (1988). Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta exilis*; comparisons with the orange-rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. Journal of Zoology of London **214**: 107-123.
- Duncan, R. P. (1991). Competition and the coexistence of species in a mixed podocarpe stand. Journal of Ecology **79**: 1073-1084.
- Durrieu de Madron, L. (1994). Mortalité des arbres en forêt primaire de Guyane française. Bois et Forêts des Tropiques(239): 43-57.
- Durrieu de Madron, L. et E. Forni (1997). Aménagement forestier dans l'Est du Cameroun. Bois et Forêts des Tropiques **254**(4): 39-50.
- Dutech, C. (2001). Diversité génétique et dynamique de la forêt tropicale humide : cas d'une espèce ligneuse guyanaise, *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae). Thèse de Doctorat, Université de Montpellier 2: 290 p.
- Dutech, C., J. Seiter, P. Petronelli, H. I. Joly et P. Jarne (2002). Evidence of low gene flow in a neotropical tree species in two forest stands of French Guiana. Molecular Ecology **11**: 725-738.
- Dutrève, B. et G. Phung (2002). Construire en bois en Guyane : l'exemple d'une habitation contemporaine. Bois et forêt des tropiques **274**(4): 57-69.
- Favrichon, V. (1995). Modèle matriciel déterministe en temps discret. Laboratoire de biométrie, Génétique et Biologie des Populations, Université Claude Bernard Lyon1: 280p.
- Feer, F. (1999). Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guiana rainforest. Journal of Tropical Ecology **15**: 1-14.
- Foresta (de), H., P. Charles-Dominique, C. Erard et M.-F. Prévost (1984). Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. Revue d'Ecologie (Terre et Vie) **39**: 369-400.

- Forget, P.-M. (1988). Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise. Thèse de doctorat, Université Paris VI: 245.
- Forget, P.-M. (1990). Seed dispersal of *Vouacapoua americana* Aublet (Caesapinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. Journal of Tropical Ecology **6**: 449-468.
- Forget, P.-M. (1993). Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. Oecologia **94**: 255-261.
- Forget, P.-M. (1994). Recrutement pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) a rodent-dispersed tree species in French Guiana. Biotropica **26**(4): 408-419.
- Forget, P.-M. (1997a). Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent dispersed tree species in rain forest in French Guiana. Journal of Tropical ecology **12**: 751-761.
- Forget, P.-M. (1997b). Ten years seedlings dynamics in *Vouacapoua americana* in French Guiana: an hypothesis. Biotropica **29**: 124-126.
- Forget, P.-M., T. Milleron et F. Feer (1998). Patterns in post-dispersal seed removal by neotropical rodents and seed fate in relation to seed size. Dynamics of Tropical communities. D. M. Newbery, H. T. T. Prins et N. D. Brown, Eds. Cambridge, UK, Blackwell Science: 25-49.
- Gale, N. et A. S. Barfod (1999). Canopy tree mode of death in western Ecuatorian rain forest. Journal of Tropical Ecology **15**: 415-436.
- Gale, N. et P. Hall (2001). Factors determining the modes of tree death in three Bornean rain forests. Journal of Vegetation Science **12**(3): 337-346.
- Gautier-Hion, A. D., JM. Quris, R. Feer, F. Sourd, C. Decoux, JP. Dubost, G. Emmons, L. Erard, C. Hecketsweiler, Ph. Mougazi, A. Roussillon, C. Thiollay, JM. (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice, and seed dispersal by a tropical forest vertebrate community. Oecologia **65**: 324-337.
- Gavin, D. G. et D. R. Peart (1997). Spatial structure and regeneration of *Tetramarista glabra* in peat swamp rain forest in Indonesian Borneo. Plant Ecology **131**: 223-231.
- Gilbert, G. S., K. E. Harms, D. N. Hamill et S. P. Hubbell (2001). Effects of seedling size, El Nino drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panama. Oecologia **127**(4): 509-516.
- Goreaud, F. (2000). Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. Doctorat. Laboratoire de Recherche en Science Forestières, ENGREF.
- Goreaud, F., M. Loreau et C. Millier (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
- Goreaud, F. et R. Pélissier (1999). On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. Journal of Vegetation Science **10**: 433-438.
- 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 de Lyon I: 274.
- Gourlet-Fleury, S. (2000). Dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). Aperçu sur l'état de la dynamique des peuplements 13 ans après l'installation., SILVOLAB-Guyane, CIRAD-forêt.
- Gourlet-Fleury, S., B. Ferry, J.-F. Molino, P. Petronelli et L. Schmitt (in press). Paracou experimental plots : keys features. Eds.
- Grimaldi, M. et B. Riéra (2001). Geography and climate. Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest. F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget et M. Théry, Eds. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publisher: 9-18.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman et P. L. B. Tomlinson (1978). Tropical trees and forest. An architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New-York.
- Hammond, D. S. et V. K. Brown (1998). Disturbance, phenology and life-history characteristics : factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. Dynamics of Tropical communities. D. M. Newbery, H. T. T. Prins et N. D. Brown, Eds. Cambridge, UK, Blackwell Science: 51-78.
- Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell et R. B. Foster (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. Journal of Ecology (Oxford) **89**(6): 947-959.
- Hartshorn, G. S. (1972). The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra macroloba*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasionnal associate. Ph. D Thesis., University of Washington.
- Hartshorn, G. S. (1980). Neotropical forest dynamics. Biotropica **12**(1): 23-30.
- He, F., P. Legendre et J. V. LaFrankie (1997). Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. Journal of Vegetation Science **8**: 105-114.
- Houllier, F. (1995). A propos des modèles de la dynamique des peuplements hétérogènes : structures, processus démographiques et mécanismes de régulation. Revue d'écologie (La Terre et la Vie) **50**: 273-282.

- Howe, H. F. (1989). Scatter- and clump-dispersal and seedling demography : hypothesis and implications. Oecologia **79**: 417-426.
- Howe, H. F. et J. H. Smallwood (1982). Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics **13**: 201-228.
- Hubbell, S. P. (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. Science **203**: 1299-1309.
- Hubbell, S. P. (1980). Seed predation and the coexistence of trees species in tropical forest. Oikos **35**: 201-229.
- Hubbell, S. P. et R. B. Foster (1987). La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. Rev. Biol. Trop. **35**(Supl. 1): 7-22.
- Humbel, F.-X. (1978). Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. Science du sol **2**: 83-92.
- Itoh, A., T. Yamakura, K. Ogino, Lee HuaSeng et P. S. Ashton (1997). Spatial distribution patterns of two predominant emergent trees in a tropical rainforest in Sarawak, Malaysia. Plant Ecology **132**(2): 121-136.
- Jansen, P. A. (2003). Scatterhoarding and tree regeneration. Ecology of nut dispersal in a Neotropical rainforest. PhD thesis., Wageningen University: 166.
- Jansen, P. A., M. Bartholomeus, F. Bongers, J. A. Elzinga, J. Den Ouden et S. E. Wieren (van) (2001). The role of seed size in dispersal by a scatterhoarding rodent. Frugivores and Seed Dispersal. D. Levey, W. Silva et M. Galetti, Eds. UK, CABI: (in press).
- Jansen, P. A. et P.-M. Forget (2001). Scatterhoarding by rodents and tree regeneration in French Guiana. Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest. F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget et M. Théry, Eds. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publisher: 275-288.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of species in tropical forests. The American Naturalist **104**: 501-528.
- Joly, A. (1996). Dynamique de régénération de deux espèces de Caesalpiniaceae, *Vouacapoua americana* et *Eperua falcata*, en Guyane. Rapport de DEA Ecologie Générale Filière R Barbault, Université Paris VI - Université paris XI - Institut National Agronomique Paris-Grignon: 28.
- Kenkel, N. C. (1988). Pattern of self-thinning in Jack pine : testing the random mortality hypothesis. Ecology **69**(4): 1017-1024.
- Lawton, R. O. et F. E. Putz (1988). Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. Ecology **69**(3): 764-777.
- Ledru, M., P. Blanc, P. Charles-Dominique, M. Fournier, L. Martin, B. Riéra et C. Tardy (1997). Reconstitution palynologique de la forêt guyanaise au cours des 3000 dernières années. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série II: 469-476.
- Leemans, R. (1991). Canopy gaps and establishment pattern of spruce (*Picea abies*, L Karst) in two old-growth coniferous forest in central Sweden. Vegetatio **93**: 157-165.
- Lhériteau, F. (1994). Etude de la relation sol-végétation en forêt dense humide de Guyane sur schiste de Bonidoro : cas d'une parcelle de 25 ha., Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie: 52.
- Lin, J. Y. (1974). Stand growth simulation models for Douglas-Fir and Western Hemlock in the northwestern United states. Growth Models for Tree and Stand Simulation. J. Fries, Eds. Stockholm, Royal College of Forestry. Research Notes n°30: 102-118.
- Loizeau, P.-A. (1992). La diversité, Exemple des forêts denses humides amazoniennes. Saussurea **23**: 49-82.
- Lotwick, H. W. et B. W. Silverman (1982). Methods for analysing spatial processes of several types of points. Journal of the royal statistical society B **44**(3): 406-413.
- Loubry, D. (1994). Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5°lat, N). Thèse de Doctorat., Université Pierre et Marie Curie. Paris VI: 566.
- Manokaran, N., J. V. LaFrankie, K. M. Kochummen, E. S. Quah, J. E. Klahn, P. S. Ashton et S. P. Hubbell (1992). Stand table and distribution of species in the 50-ha research plot at Pasoh forest reserve. Research Data, Forest Research Institute Malaysia: 454p.
- Morneau, F. (2002). Effet de la densité des arbres sur la régénération naturelle du Wacapou (*Vouacapoua americana*) Aublet, Caesalpiniaceae) en Guyane Française. Rapport de DEA, Université de Paris VI: 25.
- Morris, D. O. (1962). The behavior of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatterhoarding. Proceedings of the Royal Zoological Society **139**: 701-732.
- Nasi, R. et E. Forni (2003). La gestion durable des forêts. Le Flamboyant **56**: 39-40.
- Nathan, R. et H. C. Muller-Landau (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends in Ecology and Evolution **15**(7): 278-285.

- Niiyama, K., K. Abd. Rahman, S. Iida, K. Kimura, R. Azizi et S. Appanah (1999). Spatial patterns of common tree species relating to topography, canopy gaps and understorey vegetation in a hill dipterocarp forest at Semangkok Forest Reserve, Peninsular Malaysia. Journal of Tropical Forest Science **11**(4): 731-745.
- Okuda, T., N. Kachi, S. K. Yap et N. Manokaran (1997). Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest - implications for regeneration and maintenance of species diversity. Plant Ecology **131**(2): 155-171.
- Oldeman, R. A. A. (1974). L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoires ORSTOM, ORSTOM: 204p.
- Oldeman, R. A. A. et J. Van Dijk (1991). Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. Rain forest regeneration and management. A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore et M. Hadley, Eds. Paris, UNESCO and The Parthenon publishing group. 6: 21-65.
- Paget, D. (1999). Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais. Réflexion méthodologique et application. Thèse de Doctorat. Sciences forestières, Ecole Nationale du Génie rural des Eaux et des Forêts: 155.
- Pélissier, R. (1998). Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern India tropical moist evergreen forest. Journal of Tropical Ecology **14**: 000-000.
- Pélissier, R. et F. Goreaud (2001). A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. Journal of Vegetation Science **12**(1): 99-108.
- Pendje, G. (1994). Stratégies de régénération de neuf essences commerciales de forêt tropicales (Mayombe, Zaïre). Thèse de Doctorat., Université de Paris VI: 443p.
- Perthusot, N. (1998). Cellule Conseil pour l'Aménagement forestier et l'utilisation des Bois (CCAUB). Bilan et Perspectives., SILVOLAB: 5.
- Phillips, D. L. et M. J. A. Mac (1981). Competition and spacing pattern in desert shrubs. Journal of Ecology **69**: 97-115.
- Quigley, M. F. et W. J. Platt (1996). Structure and pattern in temperate seasonal forests. Vegetatio **123**: 117-138.
- Ribbens, E., J. A. Silander et P. S. W. (1994). Seedling recruitment in forests : calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. Ecology **75**(6): 1794-1806.
- Riéra, B. et A. Joly (1996). *Eperua falcata* : un cas de distribution spatiale en relation avec les changements climatiques récents. Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, Eds. Paris, CNRS, ORSTOM: 247-248.
- Riéra, B., H. Puig et P. Lescure (1989). La dynamique de la forêt naturelle. Bois et Forêts des Tropiques **219**: 69-78.
- Rijkers, T., P. J. Jandevries, T. L. Pons et F. Bongers (2000). Photosynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species: comparing understorey and gap habitats in a French Guiana rain forest. Oecologia **125**(3): 331-340.
- Ripley, B. D. (1977). Modelling spatial patterns (with discussion). Journal of the Royal Statistical Society B39: 172-212.
- Rollet, B. (1974). L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine., CTFT: 298p.
- Roosmalen (van), M. G. M. (1985). Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. Acta Amazonica (supplement) **15**: 1-238.
- Sabatier, D. (1983). Fructification et dissémination en forêt Guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Sabatier, D. (1985). Saisonalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. Revue d'écologie (La Terre et la Vie) **40**: 289-320.
- Sabatier, D., M. Grimaldi, M. F. Prévost, J. Guillaume, M. Godron, M. Dosso et P. Curmi (1997). The influence of soil cover organisation on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. Plant Ecology **131**: 81-108.
- Sabatier, D. et M. F. Prévost (1990). Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane Française. Bois et forêts des tropiques **219**: 31-55.
- Schmitt, L. (1984). Recherches sylvicoles sur les peuplements en forêt dense guyanaise. Phase préliminaire. Localisation du dispositif principal., CTFT note interne: 38p.
- Schulz, J. P. (1960). Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. The vegetation of Suriname. I. A. De Hulster et J. Lanjouw, Eds. Amsterdam, Van Eedenfonds. 2: 267.
- Schupp, E. W. (1988). Factor affecting post-dispersal seed survival in tropical forest. Oecologia **76**: 525-530.
- Schupp, E. W. (1992). The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. The American Naturalist **140**: 526-530.
- Schupp, E. W., H. F. Howe, C. K. Augspurger et D. J. Levey (1989). Arrival and survival in tropical treefall gaps. Ecology **70**: 562-564.

- Souza Filho, A. P. S. et S. M. Alves (2003). Actividade potencialmente alelopatica em plantas de acapu (Vouacapoua americana Aublet). I - Efeitos de extratos aquosos da casca. Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Pará.
- Steenis, C. G. G. J. V. (1956). Rejuvenation as a factor of judging the status of vegetation types. The biological namad theory. Symposium on Humid Tropics Vegetation, Kandy, Paris, UNESCO.
- Sterner, R. W. et C. A. e. S. G. E. Ribic (1986). Testing four life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. Journal of Ecology **74**: 621-633.
- Steven (De), D. (1994). Tropical tree seedling dynamics: recrutement pattern and their population consequences for three canopy species in Panama. Journal of Tropical Ecology **10**: 369-383.
- Swaine, M. D., J. B. Hall et I. J. Alexander (1987). Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). Journal of Tropical Ecology **3**(4): 331-345.
- Tardy, C. (1994). Climats, paléoclimats et biogéodynamique du paysage tropical Eds. Strasbourg 96, Science Géologique: 64-100.
- Tardy, C. (1998). Paléofeux et environnement forestiers de Guyane Française au Tardiglaciaire et à l'Holocène, Approches chronologique et anthracologiques. Thèse de doctorat., Université Montpellier II.
- Traissac, S. (1998a). Approches de la dynamique des structures spatiales horizontales en forêt. Rapport bibliographique du DEA "Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques". Université Claude Bernard Lyon 1. 28p.
- Traissac, S. (1998b). Etude de la dynamique de la répartition spatiale de Vouacapoua americana (Aublet), arbre de forêt tropicale guyanaise. Rapport technique de D.E.A "Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques, Université Claude Bernard Lyon1: 30p.
- Upton, G. et B. Fingleton (1985). Spatial data analysis by example: point pattern and quantitative data.
- Van Der Meer, P. J. et F. Bongers (1996). Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. Journal of Ecology **84**: 19-29.
- Ward, J. S., G. R. Parker et F. J. Ferrandino (1996). Long-term dynamics in an old-growth deciduous forest. Forest Ecology and Management **83**: 189-202.
- Whitmore, T. C. (1990). An introduction to tropical rain forest. Oxford, Clarendon Press.
- Yamada, T. et E. Suzuki (1997). Changes in spatial distribution during the Life history of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. Journal of Plant Research **110**(179-186).
- Young, T. P. et S. P. Hubbell (1991). Crown assymetry, tree falls, and repeat disturbance in a broad leaved forest. Ecology **72**: 1464-1471.
- Zo-bi, C. I. (1998). Modèles de mortalité dans les peuplements ligneux et relation avec les répartitions spatiales. Rapport bibliographique, Université de Lyon I: 30 p.

# LISTE DES TABLEAUX

## Chapitre III Les sites d'études et les données

Tableau III.1 Récapitulatif des données disponibles par catégories de taille.....	74
---	----

## Chapitre IV Quelle est la structure spatiale du peuplement adulte à l'échelle d'une plaque ?

Tableau IV.1 Caractéristiques des différents domaines et sous-domaines d'analyse de la répartition des adultes.....	84
---	----

Tableau V.1 Caractéristiques des différents domaines et sous-domaines d'analyse de la répartition des diamètres des pré-adultes et adultes (dhp >=10 cm).....	110
---	-----

## Chapitre VI Où se trouvent les jeunes ?

Tableau VI.1 Distribution du nombre de cellules par effectif de juvéniles. Grille de 10 mètres de côté. a) site de Paracou, domaine P_juv_hb, b) site des Nouragues, domaine N_juv.....	130
---	-----

Tableau VI.2 Fréquences moyennes des cellules non vides en fonction des corrections d'effectif de cellules liées au calcul des indices EAL. Indice ppva : sont exclues les cellules plus proches d'une bordure que d'un adulte. Indice da1 et sat1 : sont exclues les cellules pour lesquelles l'indice est nul, c'est-à-dire distante de plus de 50 mètres de tout adulte.....	131
---	-----

Tableau VI.3 Effectifs inventoriés autour des arbres isolés. La zone dense en adultes correspond au carré 29 de la parcelle 16 du site de Paracou (Figure III.12). Les diamètres des adultes suivis d'un astérisque sont des diamètres moyens, le nombre d'adultes est de 43 pour la zone dense et de 4 pour le Plateau V.....	145
--	-----

Tableau VI.4 Distances moyennes au plus proche pied parent des jeunes individus pour trois catégories de taille –inventaire autour d'arbres isolés. Les moyennes suivies d'une astérisque sont calculées sur des effectifs faibles (cf. Tableau VI.3).....	145
--	-----

Tableau VI.5 Caractéristiques des différents domaines et sous-domaines d'analyse de la répartition des juvéniles.....	154
---	-----

## Chapitre VII Répartition de la mortalité du peuplement installé

Tableau VII.1 Caractéristiques générales de la population d'individus morts inventoriée sur les différents sites d'étude.....	160
---	-----

Tableau VII.2 Type de mortalité et ratio morts/vivants par catégorie de taille - Site des Nouragues.....	161
--	-----

Tableau VII.3 Effectifs et proportions d'arbres vivants et morts par classe de diamètre. Site de Crique deux flots. Un individu ne présentant pas d'aubier a été exclu des calculs.....	162
---	-----

Tableau VII.4 Caractéristiques de la population des arbres morts dans les domaines N_bois-moyen et N_gros-bois (cf. Tableau V.1) du site des Nouragues. Les ratios morts/vivants ont été calculés avec 4 classes d'individu vivants : PB : 10-30 cm dhp, BM : 30-60 cm dhp, GB : 60-90 dhp, TGB : plus de 90 cm dhp... 166	166
--	-----

Tableau VII.5 Récapitulatif des domaines utilisés pour l'analyse de la répartition spatiale des morts.....	173
--	-----



# LISTE DES FIGURES

## Chapitre I Présentation du cadre physique et scientifique

Figure I.1 Effet de la mortalité spécifique des graines et des plantules dépendante de la distance au pied parent ou de la densité de jeunes individus, d'après Janzen (1970). .	17
Figure I.2 Différentes stratégies de croissance et de développement en fonction de la lumière (Oldeman et Van Dijk, 1991)	21
Figure I.3 Aire de répartition de <i>Vouacapoua americana</i> dans le bassin amazonien.	24
Figure I.4 Nombre de graines a) consommées, b) dispersées mais retrouvées par les animaux et c) dispersées et non retrouvées, en fonction de la distance à la source de graine. Site 1 (N=73), 2 (N=24) et trois (N=50). D'après Forget (1990).	25
Figure I.5 Résultat de la dispersion de graines de <i>Licania alba</i> par un acouchi, a partir d'un dépôt artificiel. 52 % des graines de <i>Licania alba</i> ont été localisées dans un rayon de 50 mètres. (Jansen et Steiler in Jansen et Forget 2001)]	26
Figure I.6 Relation d'allométrie hauteur-diamètres. D'après Bongers et Sterck (1996). Ligne continue <i>Vouacapoua americana</i> , ligne pointillée <i>Dycorinia guianensis</i> .	27
Figure I.7 Carte de la répartition du Wacapou d'après Schulz (1960). Dispositif dans la région de Mapane au nord-est du Surinam	29
Figure I.8 Carte de la répartition des plaques de wacapous sur le dispositif de Paracou d'après Traissac (1998)	29

## Chapitre II Méthodes d'analyse

Figure II.1 Correction des effets de bordure par la méthode de Ripley (1981). Pour un point $x_i$ donné, la correction pour le point $x_j$ , dépend de la circonférence du cercle centré sur $x_i$ et passant par $x_j$ , comprise à l'intérieur du domaine d'analyse ( $C_{int}$ ).	37
Figure II.2 Interprétation d'une courbe de l'indice $\hat{L}(d)$	38
Figure II.3 Exemple d'analyse simple de Ripleys sur des répartition types (Goreaud 2000, p57 et suivantes).	40
Figure II.4 Exemple d'analyse intertype sur des répartition types (Goreaud 2000, p134 et suivantes).	41
Figure II.5 Exemple d'analyse d'autocorrélation spatiales des diamètre d'après Goreaud, (2000).	43
Figure II.6 Observation d'un même semis de point sur trois échelles différentes d'après (Goreaud 2000). D1 10 mètres, D2 50 mètres, D3 200 mètres	44
Figure II.7 Exemple de répartition de <i>Iryanthera hostmanii</i> et de <i>Recordoxylon speciosum</i> d'après Collinet 1997)	45
Figure II.8 Définition de sous -domaines d'analyse en s'appuyant sur les densités locales du semi de point. Analyse mélange chêne-hêtre de la forêt de Haye, d'après Pélissier et Goreaud (2001). Les deux sous domaines sont définis en fonction de la densité locale [3;13] et [14;26]	48
Figure II.9 Analyse de la répartition spatiale de <i>Carapa procera</i> sur la parcelle 16 de Paracou d'après Collinet (1997)	50

## Chapitre III Les sites d'études et les données

Figure III.1 Localisation en Guyane des dispositifs d'études et des lieux cités dans le texte. Fond de carte d'après Paget (1999). Pluviométrie normale annuelle sur la période 1961-1990 (d'après METEO-FRANCE)	54
Figure III.2 Graphique pluviotempérature de Paracou (Gourlet-Fleury, Ferry <i>et al.</i> in press) Sources CIRAD-forêt, «Service Météorologique de la Guyane » et INRA, compilé par S. Jéssel (Jéssel, 2002).et des Nouragues (Grimaldi et Riéra 2001)	55
Figure III.3 Vue d'ensemble du dispositif de Paracou	56
Figure III.4 Cartographie de caractéristiques physico hydriques sur les quatre parcelles témoins du dispositif de Paracou.	57
Figure III.5 Pluviométrie mensuelle moyenne sur le site des Nouragues entre 1987 et 1997 (d'après Grimaldi et Riéra 2001)	58
Figure III.6 Carte des environs du dispositif des Nouragues (Vue de la topo entre paracou et dispositif des Nouragues).	59
Figure III.7 Carte du dispositif des Nouragues avec formations végétales et les données présentes corrigées sur le Wacapou.	59
Figure III.8 Vue d'ensemble de la forêt de Crique deux flots (a) (carte P.Joubert ONF) et localisation des zones d'inventaire (b).	61
Figure III.9 Données pré-existantes sur le site de Paracou en forêt non perturbée	63
Figure III.10 Zone d'inventaire de 30 ha sur le site de Paracou, arbres installés adultes, juvéniles et morts.	65
Figure III.11 Cartographie des semis et plantules de Wacapou sur 5 ha au Sud de la parcelle 16- Site de Paracou. La largeur du carré est 5m. Les numéros correspondent aux carrés de 1ha.	65
Figure III.12 Cartographies des semis et plantules autour d'arbres isolés –Site de Paracou, arbre c8.	67
Figure III.13 Dispositif des Nouragues – Grand Plateau et Plateau V - Carte des wacapous adultes et préadultes	69
Figure III.14 Dispositif des Nouragues – Plateau de Balenfois- Carte des individus installés.	69
Figure III.15 Carte des juvéniles – Site des Nouragues – Grand Plateau	70
Figure III.16 Carte de peuplements des morts – Site des Nouragues – Grand Plateau	70
Figure III.17 Carte de la régénération autour d'arbres isolés – Dispositif des Nouragues.	71
Figure III.18 Carte de l'inventaire du site de Crique deux flots. Plateau I	73
Figure III.19 Carte de l'inventaire du site de Crique deux flots. Plateau II	74

## Chapitre IV Quelle est la structure spatiale du peuplement adulte à l'échelle d'une plaque ?

Figure IV.1 Carte du peuplement adulte étudié – Site des Nouragues.	76
Figure IV.2 Carte du peuplement adulte étudié – Site de Paracou.	77
Figure IV.3 Analyse de la répartition des adultes sur les zones d'inventaire des dispositifs de Paracou et des Nouragues	78
Figure IV.4 Distribution des densités locales d'adultes ( $dhp \geq 25$ cm) calculées pour un rayon de 50 mètres autour des nœuds d'une grille de 20 mètres sur 20 mètres.	79
Figure IV.5 Analyse de la structure spatiale des adultes – Site de Paracou. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude.	80
Figure IV.6 Courbes d'iso-densité sur les zones d'inventaire du site de Paracou et des Nouragues calculées sur la répartition des individus adulte. Les courbes conservées pour le découpage des domaines d'études sont en gras.	81
Figure IV.7 Analyse de la répartition des adultes. Site des Nouragues. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude.	82

Figure IV.8 Carte des domaines d'analyse des adultes sur le dispositif de Paracou. _____	85
Figure IV.9 Carte des domaines d'analyse de la répartition des adultes sur le dispositif des Nouragues. ____	86

## Chapitre V Comment sont répartis les diamètres au sein de la population installée ?

Figure V.1 Histogramme des effectifs par classe de diamètre. N : nombre total d'individus, S : surface inventoriée. . _____	88
Figure V.2 Distributions diamétriques du Wacapou sur le dispositif de Paracou. . _____	90
Figure V.3 Distributions diamétriques du Wacapou d'après les archives des services forestiers de Paramaribo au Surinam <i>in</i> Rollet (1974) _____	91
Figure V.4 Carte des arbres de plus de 10 cm sur le site de Paracou, domaine P_inv. _____	94
Figure V.5 Carte des arbres de plus de 10 cm sur le site des Nouragues, domaine N_gp. _____	95
Figure V.6 Autocorrélation spatiale des diamètres des individus installés. _____	96
Figure V.7 Distribution des densités locales des arbres de plus de 10 cm de diamètre calculé pour un rayon de 50 mètres autour des nœuds d'une grille de 20 mètres sur 20 mètres. _____	97
Figure V.8 Courbes d'iso-densité sur les zones d'inventaire du site de Paracou et des Nouragues calculées sur la répartition des individus >10 cm. _____	98
Figure V.9 Autocorrélation spatiale des diamètres - Site de Paracou. _____	99
Figure V.10 Carte des diamètres moyens locaux pour un rayon de 50m. Site de Paracou, domaine P_pa_05d. _____	100
Figure V.11 Carte des diamètres moyens locaux pour un rayon de 50 mètres. Site des Nouragues, domaine N_pa_05d. _____	101
Figure V.12 Autocorrélation spatiale des diamètres - Site des Nouragues. _____	103
Figure V.13 Distribution des diamètres – Site des Nouragues. N est le nombre d'arbres de plus de 10 cm de diamètre sur le domaine et Dm est le diamètre moyen. _____	103
Figure V.14 Cartes des limites de plaques sur le Grand plateau et le plateau V des Nouragues. _____	107
Figure V.15 Carte des arbres par classes de diamètre – Site de Nouragues, domaine N_gp. _____	108
Figure V.16 Carte des domaines d'analyse de l'autocorrélation des diamètres sur le site de Paracou. ____	111
Figure V.17 Carte des domaines d'analyse de l'autocorrélation des diamètres sur le site des Nouragues. _	112

## Chapitre VI Où se trouvent les jeunes ?

Figure VI.1 Analyse de la répartition spatiale des juvéniles – Site de Paracou. _____	115
Figure VI.2 Structure de la densité locale des juvéniles calculée pour un rayon de 50 mètres. _____	115
Figure VI.3 Analyse de la répartition spatiale des juvéniles – Site des Nouragues. _____	116
Figure VI.4 Structure de la densité locale des juvéniles calculée pour un rayon de 50 mètres. a) Site des Nouragues, domaine N_juv. _____	116
Figure VI.5 Carte des courbes isodensités sur les domaines d'inventaire des juvéniles. _____	117
Figure VI.6 Effectifs des juvéniles par classes de diamètre au collet. a) site de Paracou, b) site des Nouragues. _____	118
Figure VI.7 Analyse de l'autocorrélation spatiale des diamètres des juvéniles (diamètres au collet). Site de Paracou. _____	119
Figure VI.8 Analyse de l'autocorrélation spatiale des diamètres des juvéniles (diamètres au collet). Site des Nouragues. _____	119
Figure VI.9 Cartes des semenciers et des juvéniles sur les site de Paracou et des Nouragues _____	121
Figure VI.10 Analyse intertype semenciers-juvéniles. _____	123

Figure VI.11 Fréquence, par classes, des distances juvéniles - plus proche voisin adulte (ppva) pour les deux sites d'étude. Les classes sont exprimées en mètres	124
Figure VI.12 Distribution des distances juvéniles-plus proche voisin semencier, et intervalle de confiance des hypothèses H0in et H01.	126
Figure VI.13 Distribution des densités d'adultes (da1) au voisinage des juvéniles (rayon de 50m) et intervalle de confiance des hypothèses H0in et H01.	127
Figure VI.14 Distribution de la surfaces terrière des adultes (sta1) au voisinage des juvéniles (rayon de 50m) et intervalle de confiance des hypothèses H0in et H01.	128
Figure VI.15 Densité de juvéniles au sein des cellules d'une grille systématique de 10 mètres de côté et paramètres de l'environnement local du peuplement adultes dans un rayon de 50 mètres centré sur chaque cellule. Site de Paracou.	132
Figure VI.16 Densité de juvéniles au sein des cellules d'une grille systématique de 10 mètres de côté et paramètres de l'environnement local du peuplement adultes dans un rayon de 50 mètres centré sur chaque cellule. Site des Nouragues.	133
Figure VI.17 Densité de juvéniles (dj2) et d'adultes (da2) au voisinage des arbres adultes. Le rayon de calcul des indices est de 50 mètres.	135
Figure VI.18 Densité de juvéniles (dj2) en fonction de la surface terrière des adultes (sta2) au voisinage des arbres adultes.	135
Figure VI.19 P-value des densités de juvéniles au voisinage de semencier, sous l'hypothèse H01, en fonction du diamètre des arbres référents.	136
Figure VI.20 Carte des p-values de l'indice dj2 sous l'hypothèse de l'indépendance des deux répartitions (H0in).	137
Figure VI.21 Carte des p-values de l'indice dj2 sous l'hypothèse H01 (§ II.4.1). a) Site de Paracou, domaine P_juv_hb, b) site des Nouragues, domaine N_juv.	138
Figure VI.22 Carte de l'inventaire des jeunes stades autour d'arbres isolés sur le site de Paracou.	140
Figure VI.23 Carte de l'inventaire des jeunes stades autour d'arbres isolés sur le Plateau V et le plateau de balenfois. Site des Nouragues.	141
Figure VI.24 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'arbres isolés, site des Nouragues, plateau V.	142
Figure VI.25 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'arbres isolés, site des Nouragues, plateau de Balenfois.	143
Figure VI.26 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'arbres isolés, site de Paracou, arbre c8.	143
Figure VI.27 Distribution des distances juvéniles / plus proche voisin semencier autour d'arbres isolés, site de Paracou, arbre c12.	144
Figure VI.28 Carte des domaines d'analyse de la répartition des juvéniles. Site de Paracou.	155
Figure VI.29 Carte des domaines d'analyse de la répartition des juvéniles. Site des Nouragues.	157

## Chapitre VII Répartition de la mortalité du peuplement installé

Figure VII.1 Effectifs par classe de taille des individus morts. PB : 10 à 30 cm de diamètre, BM : 30 à 60 cm, GB : 60 à 90 cm, TGB : plus de 90 cm. N : effectif total.	160
Figure VII.2 Carte du peuplement d'arbres mort. – Site de Paracou et de Crique deux flots.	163
Figure VII.3 Carte du peuplement d'arbres mort - Site des Nouragues.	164
Figure VII.4 Analyse des relations spatiales arbres morts / arbres vivants adultes.	167
Figure VII.5 Analyse des relations spatiales entre types de mortalité : mort sur pied / autres. Dispositif des Nouragues. l'hypothèse nulle utilisée est la répartition aléatoire des marques (cf. II.2.2). La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice et les courbes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. $N_{\text{pied}}$ : nombre de morts sur pied, $N_{\text{autres}}$ : autres types de mortalité	166

## Chapitre VIII Discussion générale

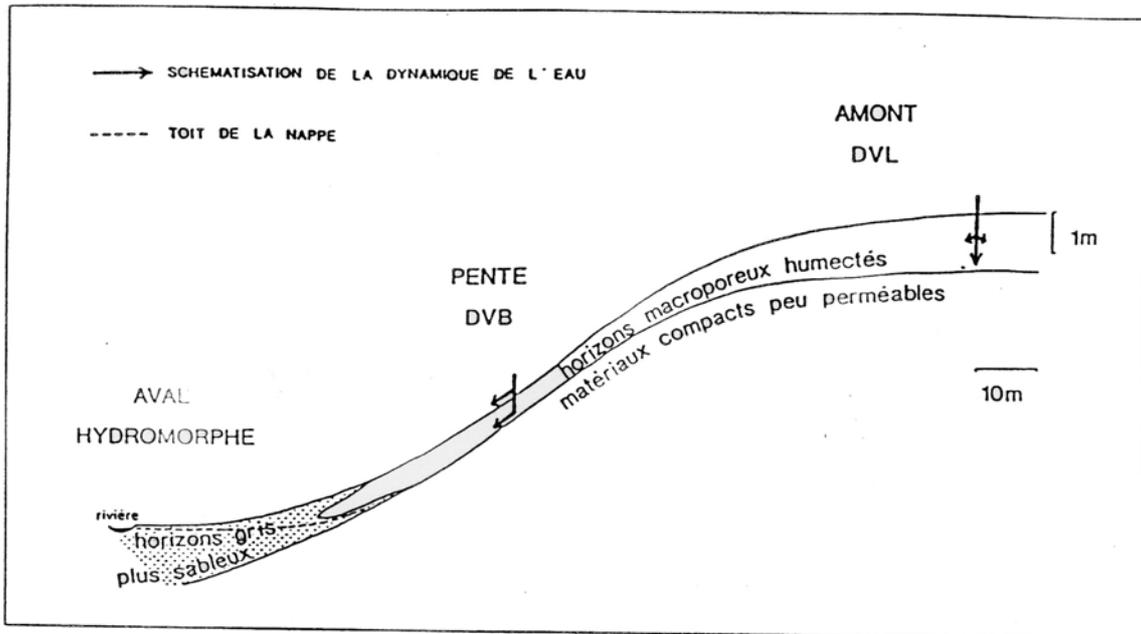
Figure VIII.1 Etapes de la formation d'une plaque de wacapous à partir d'un individu « fondateur ». \_\_\_\_ 181



# ANNEXES

Annexe 1 Coupe pédologique d'une colline d'après Barthès (1990)	204
Annexe 2 Feuille et graine de Wacapou tiré de « Guide de reconnaissance des arbres de Guyane » (ONF, Cayenne 2001) et fiche descriptive des caractères morphologiques, tiré de BOIS des DOM-TOM (1989)	205
Annexe 3 Carte de la répartition du Wacapou à l'échelle régionale. Résultats du traitement des données d'inventaires papetiers (CCAUB).	207
Annexe 4 Traçage de courbes iso-DML sur le domaine N_pa_05d. Erreur d'estimation du DML (diamètre moyen local) en fonction du nombre de voisins pris en compte .	209
Annexe 5 Analyse au voisinage des juvéniles à partir d'une grille systématique. Moyenne, écartypes et effectifs des classes définies pour chaque indice d'environnement spatiale adultes.	210
Annexe 6 Inventaire des jeunes individus autour d'arbres isolés. Taux d'échantillonnage des classes de distance et facteurs de correction des effectifs.	216
Annexe 7 Carte des zones « fictives » de l'inventaire des juvéniles autour des arbres isolés de Paracou.	218
Annexe 8 Effectifs d'arbres morts et d'arbres vivants ( $d_{hp} \geq 10$ cm) dans les carrés de la zone d'inventaire des Nouragues.	219
Annexe 9 Comparaison des répartitions du Wacapou et du Gonfolo rose ( <i>Qualea rosea</i> ) sur les parcelles en forêt naturelle du site de Paracou.	220

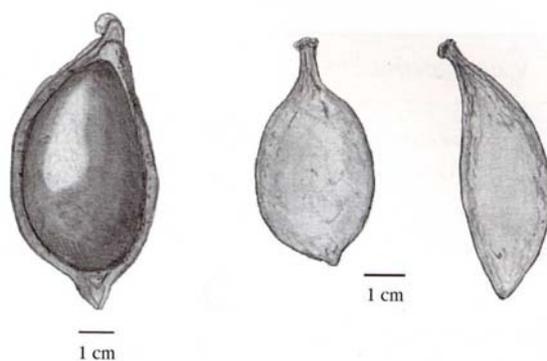
# ANNEXE 1



Coupe pédologique d'une colline d'après Barthes (1990)

## ANNEXE 2

Feuille et graine de Wacapou tiré de « Guide de reconnaissance des arbres de Guyane » (ONF, Cayenne 2001) et fiche descriptive des caractères morphologiques, tiré de BOIS des DOM-TOM (1989)





## ANNEXE 3

Carte de la répartition du Wacapou à l'échelle régionale. Résultats de traitement des données d'inventaires papetiers par la CCAUB (Cellule Conseil pour l'Aménagement forestier et l'Utilisation des Bois).

Ces inventaires ont été effectués le long de 26 transects orientés Nord-sud, espacés de 10 km et répartis entre Régina et St-Laurent du Maroni. Ces transects partaient de la RN1 et pouvaient faire jusqu'à 145 km. Une bande de 5 m de largeur était inventoriée de part et d'autre du transect. Le travail de la CCAUB a porté sur les individus de plus de 60 cm de diamètre, ce qui est déjà un fort diamètre pour le Wacapou.

Pour la réalisation des cartes d'abondance par espèce, les résultats de chaque transect ont été élargis à des zones tampons de 5km de part et d'autre des transects. Les résultats moyens d'un transect pour un type de substrat géologique ont été étendus à l'ensemble de la couche géologique.

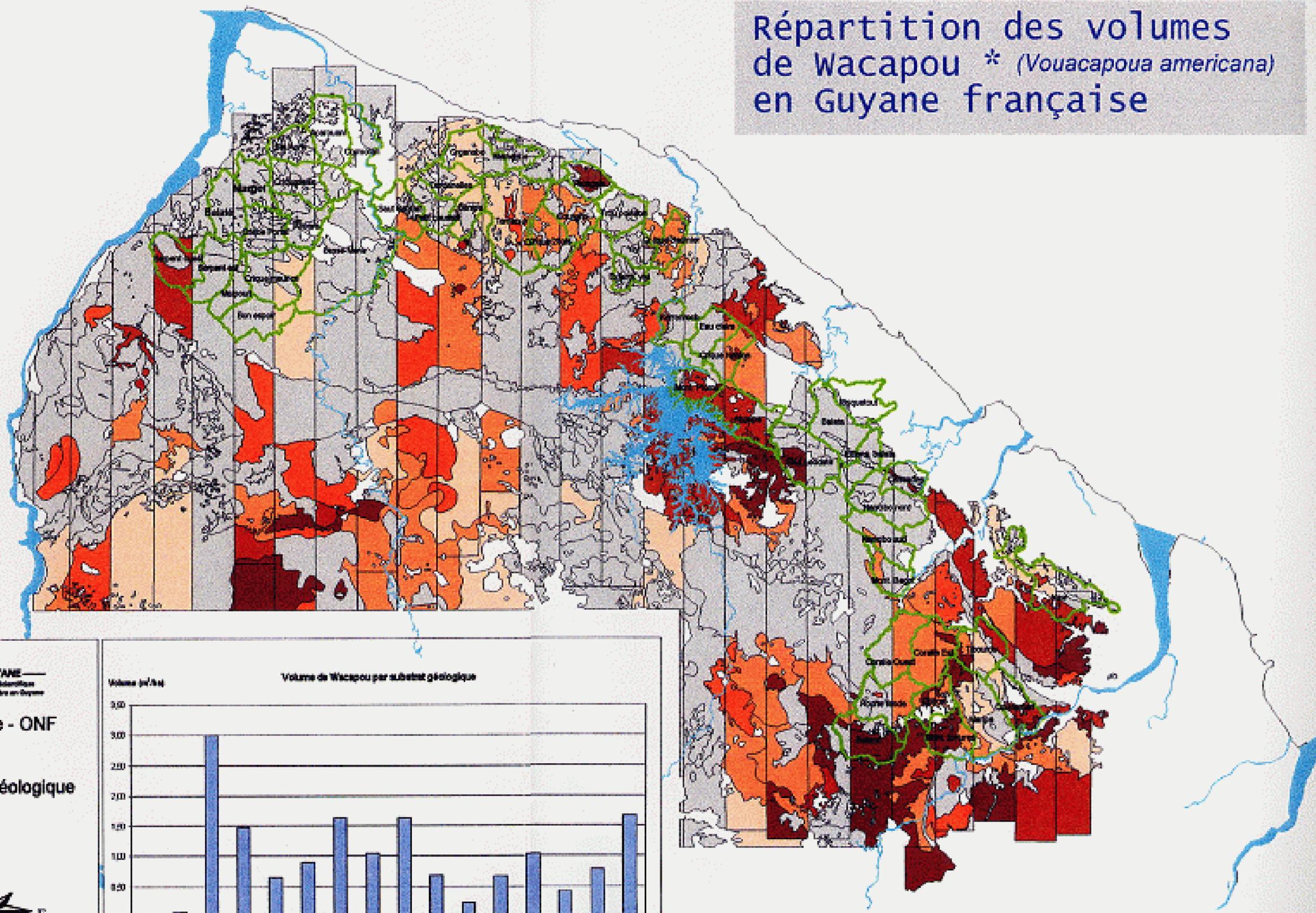
# Répartition des volumes de Wacapou \* (*Vouacapoua americana*) en Guyane française

**Légende**

-  Fleuves
-  Forêts aménagées

**Volume (m<sup>3</sup>/ha)**

-  0
-  0 - 0.5
-  0.5 - 1.5
-  1.5 - 2
-  2 - 3.5
-  > 3.5
-  Pas de données

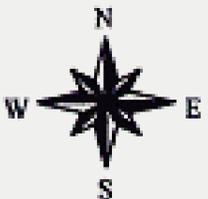


*Ministère - GUYANE*  
Groupe d'Études Scientifiques  
pour la Recherche Forestière en Guyane

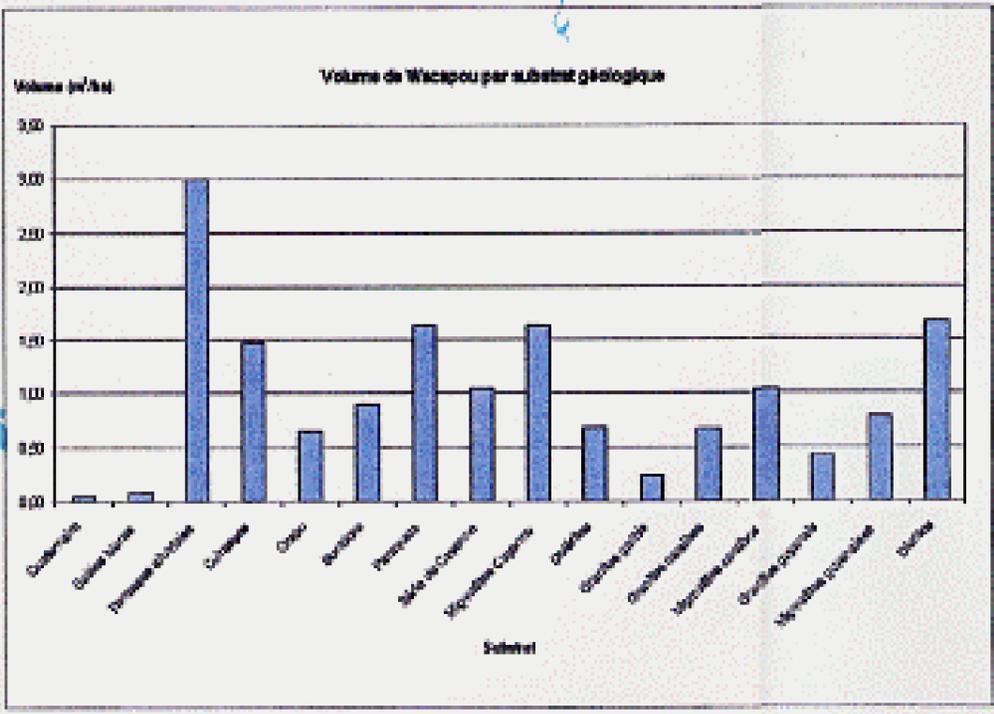
Données : inventaires au 1000ème - ONF  
Réalisation : CCAUB - Silvolab  
Mai 1998  
Volumes extrapolés par substrat géologique

**Echelle : 1/1 000 000**









\* D130 > 60 cm

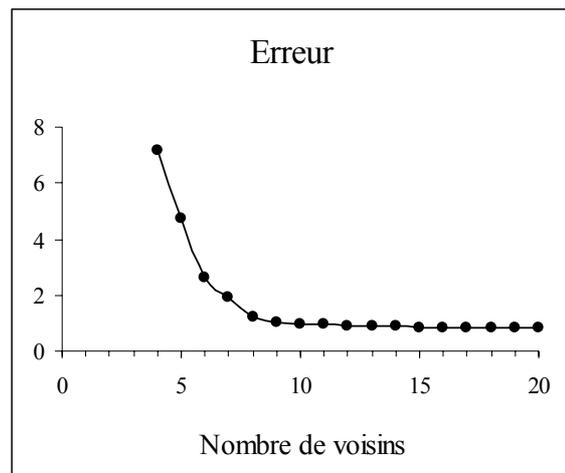
## ANNEXE 4

Traçage de courbes iso-DML sur le domaine N\_pa\_05d.

Erreur d'estimation du DML (diamètre moyen local) en fonction du nombre de voisins pris en compte dans la régression locale (Option 2D lowess error, du module MapUtil de ADE4 <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4.html>).

Le nombre de voisins retenu vaut 15.

Nombre de Voisins	Erreur
4	7.160
5	4.724
6	2.618
7	1.936
8	1.206
9	1.037
10	0.972
11	0.940
12	0.910
13	0.888
14	0.872
<b>15</b>	<b>0.860</b>
16	0.854
17	0.850
18	0.847
19	0.843
20	0.839



## ANNEXE 5

Analyse au voisinage des juvéniles à partir d'une grille systématique.

Moyenne, écart-types et effectifs des classes définies pour chaque indice d'environnement spatiale adultes.

Site de Paracou (domaine P\_juv) : distance au plus proche adulte (ppva)

Les cellules à plus de 150 mètres d'un adultes ont été exclues de l'analyse.

PPVA	Toute cellule			Cellules non vides		
	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Effectif	Moyenne	Ecart-type
1	61	2.09	0.73	10	3.23	1.05
2	59	3.79	0.41	10	4.99	0.44
3	61	4.89	0.30	10	6.13	0.28
4	62	5.94	0.26	11	7.40	0.29
5	57	6.83	0.30	9	8.14	0.27
6	60	7.91	0.29	10	8.89	0.21
7	62	8.83	0.25	10	9.61	0.31
8	58	9.70	0.23	11	10.75	0.40
9	62	10.64	0.38	9	11.92	0.42
10	58	11.96	0.33	10	12.63	0.17
11	61	13.06	0.33	10	13.47	0.28
12	59	14.17	0.26	10	14.45	0.27
13	61	15.31	0.40	10	15.06	0.19
14	59	16.85	0.42	10	16.54	0.53
15	60	18.23	0.41	11	17.71	0.33
16	61	19.81	0.51	9	18.78	0.50
17	60	22.23	0.66	10	19.87	0.20
18	59	24.13	0.67	10	20.98	0.56
19	64	26.63	0.73	10	22.64	0.24
20	56	29.73	1.19	10	23.15	0.19
21	61	33.06	0.75	10	24.08	0.28
22	59	36.66	1.35	10	25.22	0.35
23	61	41.40	1.50	10	26.65	0.64
24	59	46.16	1.51	10	28.90	0.81
25	60	52.06	1.67	10	31.80	0.75
26	60	58.26	1.98	11	33.44	0.29
27	60	65.31	2.02	9	35.13	0.98
28	60	74.26	2.83	10	37.80	0.61
29	60	85.03	3.52	10	39.70	0.48
30	61	98.13	4.05	10	42.84	1.26
31	59	111.37	4.05	10	49.67	2.32
32	38	128.44	6.56	10	55.97	1.63
				10	70.66	9.21
<i>Totaux</i>	1898			330		

## ANNEXE 5 (2/6)

Site de Paracou (domaine P\_juv) : densité d'adultes dans un rayon de 50 m (dva1)

Le groupe 0 rassemble les cellules ayant une valeur dva1 nulle.

DVA1	Toute cellule			Cellules non vides		
Groupe	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Effectif	Moyenne	Ecart-type
0	679	0.00	0.00	34	0.00	0.00
1	173	1.27	0.00	67	1.27	0.00
2	66	2.55	0.00	12	2.55	0.00
3	104	3.82	0.00	20	3.82	0.00
4	96	5.09	0.00	21	5.09	0.00
5	92	6.37	0.00	22	6.37	0.00
6	54	7.64	0.00	16	7.64	0.00
7	68	8.91	0.00	19	8.91	0.00
8	53	10.19	0.00	9	10.19	0.00
9	64	11.46	0.00	18	11.46	0.00
10	59	12.73	0.00	11	12.73	0.00
11	50	14.01	0.00	10	14.01	0.00
12	51	15.28	0.00	9	15.28	0.00
13	36	16.55	0.00	6	16.55	0.00
14	71	18.47	0.50	14	18.46	0.52
15	53	20.90	0.50	7	21.46	1.07
16	69	24.12	0.80	9	25.75	0.97
17	63	27.93	0.91	10	30.30	0.79
18	48	31.75	0.76	10	34.38	0.82
19	58	35.54	0.82	10	39.09	1.70
20	55	39.29	0.85	5	48.89	3.78
21	58	44.98	2.25			
22	9	54.18	1.67			
<i>Totaux</i>	2129			339		

## ANNEXE 5 (3/6)

Site de Paracou (domaine P\_juv) : surface terrière des adultes dans un rayon de 50 m (stva1)

Le groupe 0 rassemble les cellules ayant une valeur stva1 nulle.

STVA1	Toute cellule			Cellules non vides		
Groupe	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Effectif	Moyenne	Ecart-type
0	679	0.00	0.73	34	0.00	0.00
1	75	0.17	0.41	21	0.17	0.06
2	55	0.34	0.30	53	0.39	0.02
3	78	0.40	0.26	6	0.49	0.05
4	32	0.47	0.30	13	0.58	0.01
5	60	0.58	0.29	10	0.62	0.01
6	61	0.65	0.25	7	0.67	0.05
7	59	0.84	0.23	13	0.84	0.05
8	62	0.98	0.38	7	0.93	0.03
9	58	1.17	0.33	10	1.05	0.05
10	60	1.34	0.33	10	1.23	0.03
11	60	1.56	0.26	10	1.34	0.03
12	60	1.75	0.40	10	1.50	0.08
13	60	1.91	0.42	10	1.66	0.05
14	60	2.08	0.41	10	1.78	0.03
15	60	2.30	0.51	10	1.87	0.03
16	60	2.55	0.66	10	1.98	0.04
17	60	2.82	0.67	10	2.11	0.03
18	60	3.07	0.73	10	2.28	0.08
19	60	3.35	1.19	10	2.54	0.08
20	60	3.62	0.75	10	2.77	0.07
21	60	3.97	1.35	10	3.12	0.17
22	60	4.41	1.50	10	3.57	0.10
23	60	4.86	1.51	10	3.81	0.08
24	60	5.56	1.67	10	4.23	0.24
25	10	6.52	1.98	10	4.95	0.33
26				5	6.16	0.28
<i>Totaux</i>	2129			339		

## ANNEXE 5 (4/6)

Site des Nouragues (domaine N\_juv) : distance au plus proche adulte (ppva)

PPVA	Toute cellule			Cellules non vides		
Groupe	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Effectif	Moyenne	Ecart-type
1	40	2.50	0.69	10	2.78	1.02
2	40	4.29	0.47	10	5.11	0.35
3	40	5.52	0.31	10	6.55	0.55
4	40	6.80	0.27	10	7.60	0.33
5	40	7.72	0.35	10	8.53	0.20
6	40	8.79	0.26	10	9.44	0.37
7	40	9.72	0.32	10	10.44	0.27
8	40	10.74	0.32	10	11.31	0.24
9	40	11.75	0.24	10	11.96	0.19
10	42	12.63	0.40	10	12.60	0.32
11	40	13.74	0.31	10	13.34	0.28
12	38	14.51	0.24	10	14.06	0.16
13	40	15.73	0.35	10	14.80	0.36
14	40	16.74	0.29	10	15.83	0.23
15	40	17.71	0.37	10	16.65	0.21
16	40	18.93	0.36	10	17.51	0.28
17	40	20.11	0.40	10	18.44	0.27
18	40	21.36	0.38	10	19.46	0.28
19	40	22.98	0.50	10	20.25	0.22
20	40	24.57	0.47	11	21.00	0.21
21	40	26.27	0.61	9	21.84	0.43
22	40	28.48	0.68	10	23.58	0.49
23	40	31.44	1.11	10	24.91	0.52
24	40	35.07	1.07	10	26.48	0.39
25	40	39.80	1.83	10	28.19	0.56
26	40	46.23	1.79	10	30.35	1.13
27	40	53.62	2.70	10	34.52	1.27
28	40	62.34	2.83	10	45.33	6.32
29	40	72.86	3.57	4	66.94	11.18
30	40	87.22	5.44			
31	13	103.92	4.03			
<i>Totaux</i>	1213			284		

## ANNEXE 5 (5/6)

Site des Nouragues (domaine N\_juv) : densité des adultes dans un rayon de 50 m (dva1)

Le groupe 0 rassemble les cellules ayant une valeur dva1 nulle.

DVA1	Toute cellule			Cellules non vides		
Groupe	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Effectif	Moyenne	Ecart-type
0	168	0.00	0.00	7	0.00	0.00
1	95	1.27	0.00	15	1.27	0.00
2	66	2.55	0.00	15	2.55	0.00
3	68	3.82	0.00	18	3.82	0.00
4	79	5.09	0.00	24	5.09	0.00
5	95	6.37	0.00	37	6.37	0.00
6	97	7.64	0.00	28	7.64	0.00
7	81	8.91	0.00	25	8.91	0.00
8	81	10.19	0.00	27	10.19	0.00
9	68	11.46	0.00	20	11.46	0.00
10	64	12.73	0.00	17	12.73	0.00
11	54	14.01	0.00	15	14.01	0.00
12	41	15.28	0.00	11	15.28	0.00
13	40	16.55	0.00	8	16.55	0.00
14	47	18.31	0.49	11	18.29	0.50
15	38	21.08	0.50	6	23.34	1.63
16	26	24.04	0.71			
17	5	27.25	0.55			
<i>Totaux</i>	1213			284		

## ANNEXE 5 (6/6)

Site de Nouragues (domaine N\_juv) : surface terrière des adultes dans un rayon de 50 m (stva1)

Le groupe 0 rassemble les cellules ayant une valeur stva1 nulle.

STVA1	Toute cellule			Cellules non vides		
Groupe	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Effectif	Moyenne	Ecart-type
0	168	0.00	0.00	7	0.00	0.00
1	65	0.08	0.02	12	0.07	0.02
2	17	0.17	0.02	11	0.32	0.10
3	38	0.31	0.06	11	0.42	0.00
4	41	0.43	0.02	6	0.47	0.03
5	39	0.56	0.04	10	0.56	0.03
6	41	0.67	0.03	10	0.68	0.04
7	43	0.80	0.06	10	0.87	0.04
8	36	0.93	0.02	10	0.97	0.03
9	40	1.01	0.02	10	1.04	0.03
10	40	1.10	0.03	10	1.11	0.02
11	40	1.24	0.04	10	1.22	0.05
12	40	1.35	0.03	10	1.31	0.02
13	40	1.52	0.05	10	1.41	0.05
14	40	1.63	0.03	10	1.53	0.04
15	40	1.76	0.04	10	1.61	0.02
16	40	1.93	0.05	10	1.68	0.03
17	40	2.12	0.07	10	1.77	0.02
18	40	2.35	0.09	10	1.85	0.02
19	40	2.66	0.10	10	1.95	0.04
20	41	2.99	0.06	11	2.10	0.06
21	39	3.25	0.13	9	2.22	0.02
22	40	3.71	0.15	10	2.30	0.06
23	40	4.22	0.18	10	2.52	0.07
24	40	4.91	0.25	10	2.70	0.07
25	41	5.86	0.36	10	3.02	0.07
26	39	7.24	0.46	10	3.33	0.16
27	5	9.12	0.42	10	4.26	0.32
				7	5.94	0.99
<i>Totaux</i>	1213			284		

## ANNEXE 6

Inventaire de jeunes individus autour d'arbres isolés.

Taux d'échantillonnage des classes de distance et facteurs de correction des effectifs.

Taux d'échantillonnage par classe de distance.

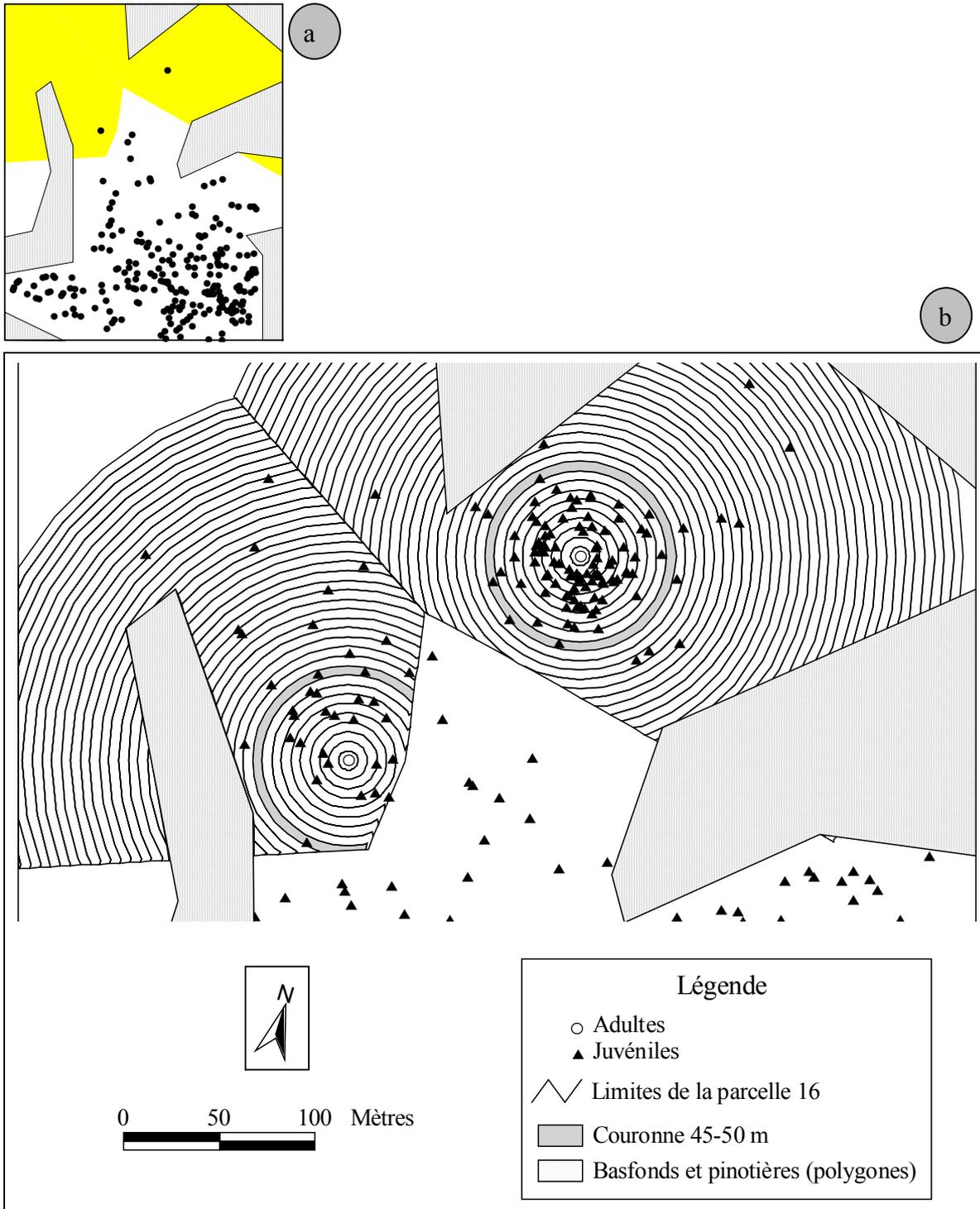
Classes de distance	Paracou arbre 8		Paracou arbre 12		Nouragues	
	Semis et plantule	Juveniles	Semis et plantule	Juveniles	Plateau V	Balenfois
0 - 5	100.0	100	100.0	100.0	60.6	100.0
5 - 10	100.0	100	94.2	100.0	60.2	100.0
10 - 15	100.0	100	73.1	99.6	65.9	100.0
15 - 20	100.0	100	65.6	99.5	65.9	96.0
20 - 25	95.2	100	72.2	99.5	61.2	79.9
25 - 30	80.9	100	71.5	96.1	49	72.9
30 - 35	69.1	100	44.8	79.6	46.2	67.2
35 - 40	53.4	100	28.4	72.9	42.3	52.1
40 - 45	47.6	100	18.7	69.0	37	46.6
45 - 50	42.8	100	13.1	62.8	27.5	43.8
50 - 55		100		55.1	23.2	41.7
55 - 60		100		51.6	23	40.1
60 - 65		100		49.2	22.5	38.8
65 - 70		91.0		47.3	21.8	37.6
70 - 75		85.2		45.7	21	36.7
75 - 80		81.3		44.4	20.2	35.9
80 - 85		78.7		43.3	17.3	35.2
85 - 90		76.0		42.1	16.5	34.6
90 - 95		73.6		40.0	14.2	34.1
95 - 100		71.5		38.1	11.4	33.6
100 - 105		69.6		36.5		33.1
105 - 110		68.1		35.2		30.6
110 - 115		66.8		34.1		23.4

Facteur de correction des effectifs par classe de distance

Classes de distance	Paracou arbre 8		Paracou arbre 12		Nouragues	
	Semis et plantule	Juveniles	Semis et plantule	Juveniles	Plateau V	Balenfois
0 - 5	1.00	1.00	1.00	1.00	1.65	1.00
5 - 10	1.00	1.00	1.06	1.00	1.66	1.00
10 - 15	1.00	1.00	1.37	1.00	1.52	1.00
15 - 20	1.00	1.00	1.52	1.01	1.52	1.04
20 - 25	1.05	1.00	1.39	1.01	1.63	1.25
25 - 30	1.24	1.00	1.40	1.04	2.04	1.37
30 - 35	1.45	1.00	2.23	1.26	2.16	1.49
35 - 40	1.87	1.00	3.52	1.37	2.36	1.92
40 - 45	2.10	1.00	5.35	1.45	2.70	2.15
45 - 50	2.34	1.00	7.63	1.59	3.64	2.28
50 - 55		1.00		1.81	4.31	2.40
55 - 60		1.00		1.94	4.35	2.49
60 - 65		1.00		2.03	4.44	2.58
65 - 70		1.10		2.11	4.59	2.66
70 - 75		1.17		2.19	4.76	2.72
75 - 80		1.23		2.25	4.95	2.79
80 - 85		1.27		2.31	5.78	2.84
85 - 90		1.32		2.38	6.06	2.89
90 - 95		1.36		2.50	7.04	2.93
95 - 100		1.40		2.62	8.77	2.98
100 - 105		1.44		2.74		3.02
105 - 110		1.47		2.84		3.27
110 - 115		1.50		2.93		4.27

# ANNEXE 7

Carte des zones « fictives » de l'inventaire des juvéniles autour des arbres isolé de Paracou. a) localisation sur le domaine P\_juv, b) carte.



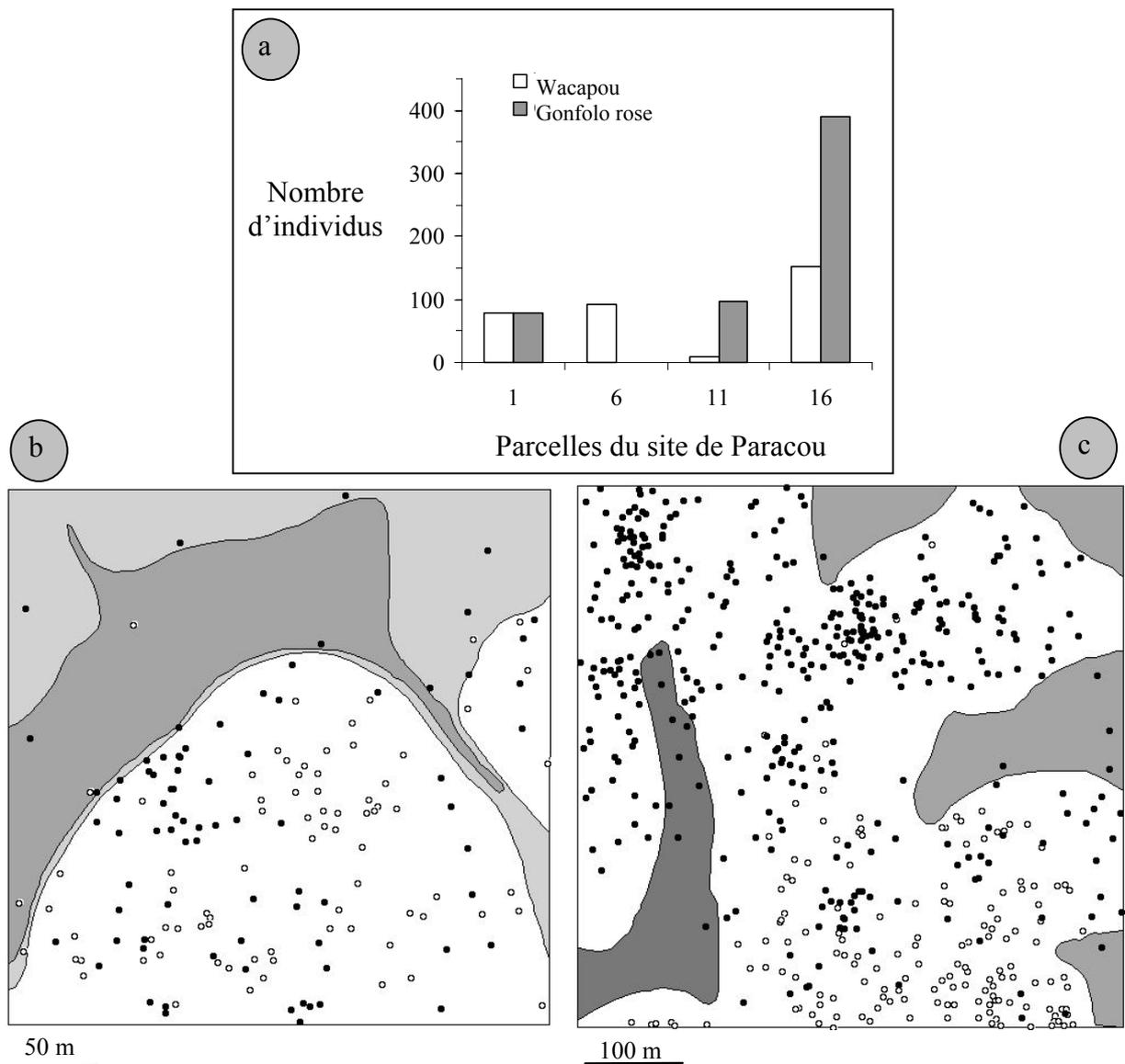
## ANNEXE 8

Effectifs d'arbres morts et d'arbres vivants (dhp  $\geq$  10 cm) dans les carrés de la zone d'inventaire des Nouragues. \*Le carré P10 n'a été inventorié qu'à moitié. La Figure VII.2-c présente la cartographie des arbres morts et vivants du site.

N° Carré	Total Morts	Vivant	Total	%Mort	%Vivant
N13	1	12	13	8	92
O12	1	8	9	11	89
K12	2	13	15	13	87
N12	2	15	17	12	88
K10	3	4	7	43	57
K11	5	7	12	42	58
O11	5	15	20	25	75
P10*	8	13	21	38	62
O10	9	14	23	39	61
L11	11	10	21	52	48
M11	11	18	29	38	62
M12	11	10	21	52	48
N11	11	10	21	52	48
L12	12	27	39	31	69
N10	13	9	22	59	41
M10	17	11	28	61	39
L10	25	11	36	69	31
Total	150	218	368	41	59

## ANNEXE 9

Comparaison des répartitions du Wacapou et du Gonfolo rose (*Qualea rosea*) sur les parcelles en forêt naturelle du site de Paracou. a) Effectif des deux espèces sur les parcelles. b) et c) Répartition des deux espèces sur les parcelles 1 et 16 respectivement. Cercles blancs : Wacapou, cercles noirs : Gonfolo rose. D'après Collinet (1997).











## RESUME

De nombreux arbres de forêts tropicales présentent des répartitions spatiales agrégées dont le déterminisme et la dynamique soulèvent de multiples questions touchant le fonctionnement global de ces écosystèmes.

Le Wacapou (*Vouacapoua americana* Aublet), espèce climacique de forêt tropicale humide de Guyane, présente une répartition spatiale agrégée complexe. L'étude de la dynamique spatiale de l'espèce a été abordée au niveau populationnel, sur trois sites en forêt naturelle et pour des échelles allant jusqu'à 1 km. Les relations spatiales entre les individus à différents stades du cycle de vie ont été analysées au moyen de méthodes basées sur les processus ponctuels, notamment la méthode de Ripley et ses dérivées.

Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence une inhibition de la régénération pour de fortes densités d'adultes. La dissémination de l'espèce s'effectuant à courte distance, le recrutement est limité aux bordures des agrégats qui apparaissent comme une juxtaposition de pseudo-cohortes. Des disséminations rares à longues distances, permettant la mise en place de nouveaux agrégats, occupent aussi une place importante dans la stratégie de colonisation de l'espèce.

---

## TITLE

Spatial dynamics of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) a tropical tree species with an aggregative distribution pattern

---

## ABSTRACT

Many tropical tree species have aggregative spatial patterns. Understanding the origins and dynamics of these patterns is crucial to explain the functioning of tropical rain forests.

*Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) is a typical climax tree species in the tropical rain forest of French Guiana. The spatial pattern of *V. americana* is aggregative and complex. In this thesis, I examine the spatial patterns in populations of *V. americana* at spatial scales up to 1km, in three primary forest sites. I use analytical methods based on the point processes to investigate spatial relationships between individuals at several life history stages.

High densities of adult trees appear to inhibit the species' regeneration. Seeds are dispersed mainly at short distances, and therefore recruitment is limited to aggregate borders. Tree groups thus appear as juxtaposed pseudo-cohorts. Large-scale dispersal events are rare but allow for the development of new aggregates and are thus a critical component of the species' colonization strategy.

---

## DISCIPLINE

Ecologie forestière tropicale

---

## MOTS-CLES

Forêt tropicale humide, Dynamique des Populations, Structure spatiale, Analyses spatiales, Besoin en lumière, Ombre, Dissémination des graines, Rongeurs, Bois d'oeuvre, Amérique du sud, Guyane française, *Vouacapoua americana*, Ripley.

---

Laboratoire de Biométrie et de Biologie Evolutive – Bat. grégor mendel - Université Claude Bernard Lyon I – 43, bd du 11 Novembre 1918 – 69622 Villeurbanne cedex France  
Programme Forêt Naturelle – Département forêt du CIRAD – Campus International de Baillarguet - TA/10 D – 34398 Montpellier cedex 5