

Rapport scientifique

**Organisation Spatiale de la Diversité des Arbres en Forêts
Tropicales aux Echelles Régionales : Enjeux Méthodologiques et
Application dans les Ghâts Occidentaux de l'Inde.**

Programme Ecosystèmes Tropicaux

Appel à Propositions de Recherche 2005

Raphaël Pélissier

Responsable Scientifique

Raphaël.Pelissier@ird.fr

Partenaires scientifiques :



Institut Français de Pondichéry
UMIFRE CNRS-MAE 21
11 St Louis Street
Puducherry 605001
India



UMR AMAP
TA-A51/PS2
Boulevard de la Lironde
34398 Montpellier Cedex 05
France



Unité Evolution Biologique et Ecologie
Faculté des Sciences
CP 160/12, Avenue F. D. Roosvelt 50
Université Libre de Bruxelles
1050 Bruxelles
Belgique

Note importante

Cette partie peut être rendue sous forme non modifiable (fichier pdf de préférence).

Proposition de plan :

- 1 Rappel succinct des objectifs
- 2 justification des éventuels écarts par rapport au projet de départ (partie obligatoire en cas de modification du projet)
- 3 description du déroulement du projet et des matériels utilisés
- 4 présentation des résultats des recherches
- 5 discussion
- 6 conclusion

1. Rappel succinct des objectifs¹

Le débat au sujet des processus déterminant l'organisation spatiale de la diversité végétale s'est récemment cristallisé autour de l'importance relative des facteurs environnementaux stables par rapport aux phénomènes de dérive stochastique (dits aussi « neutralistes »). Ce débat revêt un intérêt scientifique fondamental, tout en ayant de profondes implications pratiques en ce qui concerne la définition de stratégies pertinentes d'inventaire des ressources naturelles, de conservation de la biodiversité et de gestion durable des forêts tropicales humides.

Le projet part de l'idée qu'il est probable que l'importance relative des processus neutralistes (dérive écologique et ségrégation par la distance) et du déterminisme environnemental varie en fonction de l'échelle d'analyse et des caractéristiques - actuelles et historiques -, des domaines biogéographiques considérés. Ce qui signifie qu'il faut envisager l'étude de l'organisation spatiale de la diversité tropicale en jouant sur la complémentarité entre modèles neutralistes et techniques d'analyse des relations entre espèces et environnement. Ceci appelle un effort méthodologique pour préciser le lien conceptuel entre ces deux approches, historiquement distinctes, et pour harmoniser et affiner les méthodes et les modèles, effort auquel le présent projet entend contribuer. Il s'agit également de mettre en œuvre et de tester ces méthodes par rapport à deux contextes écologiques contrastés, les Ghâts occidentaux de l'Inde et la Guyane française, pour lesquels les partenaires du projet disposent de jeux de données floristiques importants couvrant des échelles allant des peuplements d'arbres jusqu'aux grands gradients biogéographiques régionaux. La double démarche de l'investissement théorique et de la confrontation avec des données observées devrait apporter des éclairages nouveaux sur l'importance relative des principaux processus façonnant la diversité végétale des forêts tropicales humides et servir de référence à des études plus appliquées visant à l'inventaire et à la gestion de ces dernières.

2. Justification des écarts par rapport au projet de départ

La signature de la convention principale entre le MEDD et l'IRD a connu des retards et n'a été effective qu'à compter du 03/10/2006. La signature de la convention entre l'IRD et l'IFP, principal opérateur du projet, n'a été effective qu'au 22/12/2006. Certains travaux ont néanmoins été lancés dès le premier semestre 2006, comme initialement prévu, grâce au préfinancement par l'UMR AMAP et l'IFP. Ils sont évoqués ici comme résultats du présent projet.

D'autre part, la proposition initiale prévoyait un aspect de comparaison entre l'Inde et la Guyane. Or le Comité Scientifique du Programme n'avait finalement accordé un financement que pour le volet concernant l'Inde (avis des instances d'évaluation du programme - réf : SRP/ /A2-2005-0 - transmis au responsable du projet le 11/10/2005). Le présent rapport ne fait donc état que des activités qui concernent l'Inde, bien qu'une partie de l'équipe poursuive des travaux en Guyane dans le cadre d'autres financements, dont les résultats, une fois acquis, pourront éventuellement être mis en perspective avec ceux du présent projet.

¹ Les références bibliographiques mentionnées dans le texte concernant les travaux réalisés dans le cadre du présent projet et sont compilées en fin de rapport ; la bibliographie générale est donnée en notes de bas de page.

Enfin, deux points du projet initial n'ont pu être suffisamment développés. Il s'agit d'une part des travaux de modélisation des distributions régionales des espèces sur la base des données d'occurrences spécifiques (point 5 de l'opération 1) qui avaient été lancés fin 2006, puis mis en sommeil depuis le départ, mi-2007, de l'Ingénieur de Recherche recruté à l'IFP pour mener ce travail. Il s'est malheureusement avéré impossible par la suite de recruter en Inde un chercheur compétent sur cet aspect qui n'a donc pas été traité. D'autre part les analyses de la structure spatiale du mélange d'espèces au niveau de la communauté locale dans le cadre des processus ponctuels (point 3 de l'opération 2) n'ont pas été abordés suite au désistement du post-doctorant pressenti, faute d'une réponse officielle suffisamment rapide de la commission des bourses Lavoisier.

3. Description du déroulement du projet et des matériels utilisés

Les travaux ont été menés conformément à la proposition, en trois opérations :

1. Analyse de l'organisation spatiale de la diversité ;
2. Dynamique des communautés locales ;
3. Prise en compte de la phylogénie.

Le projet a reçu le soutien de deux financements complémentaires : une bourse post-doctorale Lavoisier accordée à F. Munoz (2006) ; une bourse de thèse IRD en alternance IFP-AMAP accordée à C. Beeravolu Reddy (2006-2009). F. Munoz, recruté comme ATER, puis Maître de Conférence affecté à AMAP à partir de 2007, a également pu poursuivre la valorisation des travaux de son post-doctorat dans le cadre de ce projet.

Les travaux ont également reçu le soutien partiel du travail de thèse de C. Madelaine-Antin (2006-2009 ; bourse IFP-MAE) sur la dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes et des réflexions menées dans le cadre de la rédaction d'un mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches (Pélissier 2010). Ces deux contributions ne sont pas revendiquées comme des productions directes du présent projet, auquel elles ont cependant contribué.

Les travaux se sont principalement appuyés sur des jeux de données existants de la région des Ghâts occidentaux et détenus par l'IFP, en particulier celles provenant d'un réseau de 100 parcelles de 1 ha au Karnataka (données KBSP²) et d'un site d'étude permanent à Uppangala, Karnataka (données UPSP³), dont les paramètres démographiques (mortalité, recrutement) des populations d'arbres sont suivies depuis 1990.

Le travail de terrain a donc été limité dans ce projet. Deux tournées de terrain sur les parcelles du réseau KBSP, réalisées avec les principaux protagonistes du projet lors d'ateliers de travail qui se sont tenus à l'IFP en avril 2008 et mars 2009, ont permis de lever certaines incertitudes résiduelles sur ce jeu de données. La base de données UPSP qui n'avait plus fait l'objet d'analyses détaillées ces dernières années a été remise à plat et plusieurs missions de terrain ont été réalisées sur le site en 2006-2007, 2007-2008 et 2008-2009. Vérifiés et mis à

² Ramesh, B. R. & Swaminath, M. H. 1999. *Assessment and conservation of forest biodiversity in the Western Ghats of Karnataka, India*. FFEM project report, Institut Français de Pondichéry, Inde.

³ Elouard, C., Pélissier, R., Houllier, F., Pascal, J.-P., Durand, M., Aravajy, S., Moravie, M.-A., Gimaret-Carpentier, C. and Ramesh, B. R. 1997. Monitoring the structure and dynamics of a dense moist evergreen forest in the Western Ghats (Kodagu District, Karnataka, India). *Tropical Ecology* **38**: 193-214.

jour, ces deux jeux de données ont été mis en forme pour publication au format *data paper*, avec libre accès aux archives de données (Ramesh *et al.* 2010a, Pélissier *et al.* 2010).

Les méthodes d'analyse développées dans le cadre de ce projet ont généralement été incorporées à des bibliothèques de fonctions existantes (Pélissier 2003-2008, Pélissier & Couteron 2008), spécifiquement créées (Munoz 2008a, b, Hardy 2010), et rendues librement accessibles par Internet.

Certains résultats relatifs à ce projet ont été présentés dans des conférences internationales : la conférence inaugurale de l'*Asian Chapter of the Association for Tropical Biology and Conservation* qui s'est tenue en Inde en 2007 (Madelaine *et al.* 2007) ; la conférence annuelle de l'*Association for Tropical Biology and Conservation* qui s'est tenue au Suriname en 2008 (Hardy *et al.* 2008, Munoz *et al.* 2008). Deux autres contributions ont été acceptées pour des conférences qui auront lieu en 2010 : la conférence annuelle de l'*Ecological Society of America* qui se tiendra à Pittsburgh en Août et le Colloque National d'Ecologie Scientifique qui se tiendra à Montpellier en Septembre.

Finalement, un rapport de synthèse (Pélissier *et al.* 2008a) et une présentation orale lors d'un atelier (Pélissier *et al.* 2008b) ont été réalisés à destination des services forestiers du Karnataka.

4. Présentation des résultats des recherches

4.1. Analyse de l'organisation spatiale de la diversité spécifique (opération 1).

Cette opération s'appuie essentiellement sur les données du réseau KBSP provenant d'un réseau de 96 sites d'échantillonnage, situées dans une portion des Ghâts occidentaux relevant de l'état du Karnataka (cercles de Shimoga et d'Uttara Kanada ; 74°15' - 75°40' E ; 15°15' - 13°30' N). Pour chaque site, tous les arbres ayant une circonférence (GBH) supérieure à 10 cm sur une surface de 1 ha (macroplots) ont fait l'objet d'une identification botanique, alors que les arbres inférieurs à 10 cm GBH mais supérieurs à 1 m de haut ont été identifiés dans 3 sous-échantillons (microplots) de 0,1 ha par macroplot (Ramesh *et al.* 2010a). Ces données, récoltées dans le cadre d'un autre projet entre 1997 et 1999, ont été ré-analysées : d'une part par des méthodes d'ordination multivariées sur variables instrumentales cohérentes avec les mesures usuelles de diversité (Pélissier & Couteron 2007, Pélissier *et al.* 2008c, Dray *et al.* 2010) dans le but de mesurer l'influence des gradients environnementaux sur la composition des assemblages d'espèces ; d'autre part pour estimer les paramètres des variantes du modèle neutre appliquée à un réseau de parcelles (Munoz *et al.* 2007, 2008) ; et enfin, établir le lien entre les deux approches (Beeravolu 2010).

4.1.1. Analyse phyto-écologique des données KBSP

Les sites d'étude échantillonnent les principaux types forestiers de la région (Fig. 1), des formations décidues sèches (ATT) aux forêts sempervirentes humides de basse (DDD, DDD+P, DHP, DP, KAN, PDH) et moyenne altitude (PPH et MSA), en passant par les forêts décidues humides (LTD). Ces types forestiers expriment un équilibre complexe entre les facteurs bioclimatiques (précipitations, longueur de saison sèche et altitude, un proxy pour

la température moyenne du mois le plus froid) et la végétation potentielle⁴.

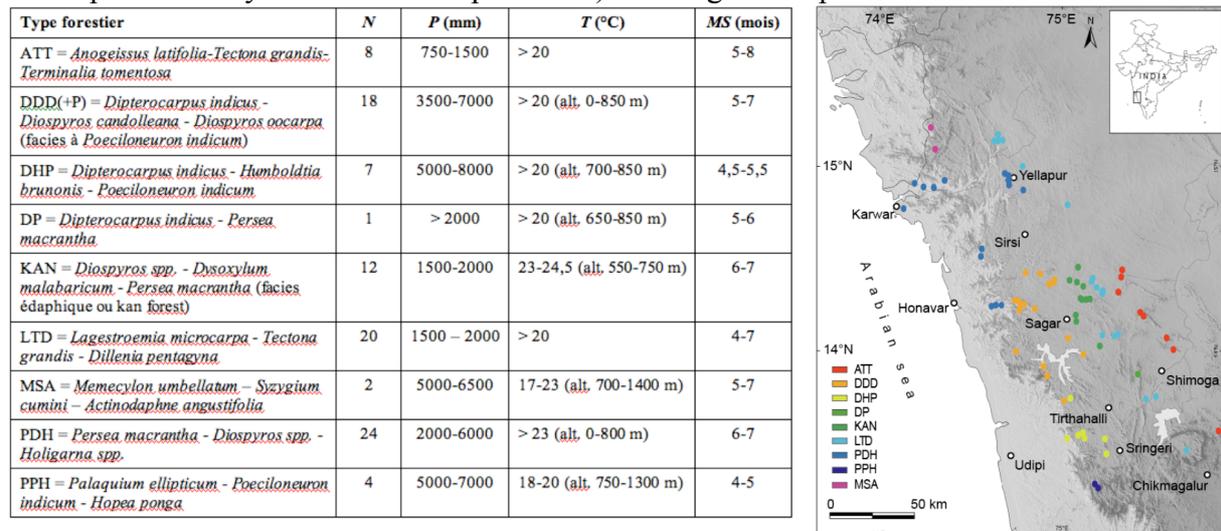


Figure 1. Gauche : types forestiers échantillonnés et paramètres bioclimatiques correspondants (d'après ³) ; Droite : carte de localisation des sites d'étude du réseau KBSP. *N* = nombre d'échantillons du réseau KBSP ; *P* = précipitations moyennes annuelles ; *T* = température moyenne du mois le plus froid ; *MS* = nombre de mois secs ($P < 2 \times \text{température moyenne mensuelle}$).

On peut remarquer que dans la partie Sud de la zone d'étude, l'organisation générale des types floristiques est en bandes Nord-Sud perpendiculaires au gradient de pluviométrie décroissant d'Ouest en Est, alors que dans la partie Nord (région Karwar, Yellapur, Sirsi) cette organisation disparaît car l'allongement de la longueur de la saison sèche avec la latitude devient déterminant, notamment en limitant l'extension septentrionale de nombreuses espèces sempervirentes⁵.

L'ordination (AFC) de la matrice d'abondance des espèces dans les macroplots du réseau KBSP montre 3 axes prédominants qui représentent *ca.* 20 % de la variance totale du tableau floristique. La position des sites le long de ces 3 axes révèle une forte relation non-linéaire qui indique que les principaux gradients floristiques de la région ne sont pas indépendants les uns des autres et ne corrélient pas de manière simple avec les paramètres bioclimatiques⁶ (Ramesh *et al.* 2010b). L'axe 1 de cette analyse est particulièrement intéressant à interpréter car : (1) il montre une forte corrélation avec l'axe 1 de l'AFC des microplots ($r^2 = 0,95$) ; (2) il révèle un gradient floristique principal relativement conforme au gradient bioclimatique exprimé par les types forestiers ; (3) il reflète assez précisément la proportion d'individus appartenant à des espèces décidues dans le peuplement (Fig. 2). Sur cette figure, les parcelles représentatives des types forestiers extrêmes (ATT et LTD du côté sec ; PPH et DHP du côté hyper-humide) apparaissent floristiquement assez homogènes. C'est notamment assez remarquable pour les 20 parcelles de forêt décidue humide (LTD) qui occupent une frange Nord-Sud très étroite entre les forêts décidues sèches (ATT) et les forêts sempervirentes humides. Inversement, les parcelles appartenant aux types forestiers sempervirents moyens (notamment DDD, KAN et PDH, les types DP et MSA étant mal

⁴ Pascal, J.-P. 1986. Explanatory booklet on the forest map of south India (sheets: Belgaum-Dharwar-Panaji, Shimoga, Mercara-Mysore). Institut Français de Pondichéry, Inde. 88 pp.

⁵ Pascal, J.-P. 1984. Les forêts denses humides sempervirentes des Ghâts occidentaux de l'Inde : écologie, structure, floristique, succession. Institut Français de Pondichéry, Inde. 318 pp.

⁶ valeurs de r^2 avec la pluviométrie, la longueur de saison sèche et l'altitude de respectivement (0,77, -0,53, 0,09) pour l'axe 1, (0,37, 0,37, -0,52) pour l'axe 2 et (0,05, -0,15, -0,06) pour l'axe 3 de l'AFC sur les macroplots.

représentés), montrent une grande variabilité floristique, avec notamment un pourcentage d'individus d'espèces décidues très variable entre les parcelles.

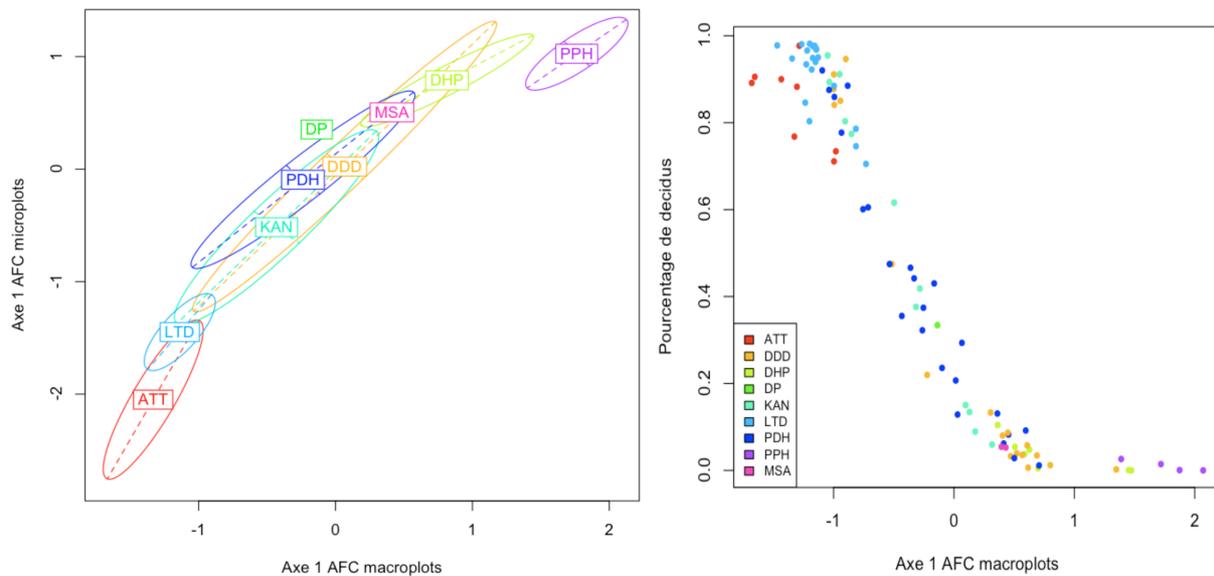


Figure 2. Gauche : position des parcelles du réseau KBSP regroupées par types forestiers (cf. Tab. 1) sur le premier axe factoriel de l'AFC des macroplots et de l'AFC des microplots. Droite : pourcentage d'individus d'espèces décidues dans le peuplement en fonction de la position des macroplots le long du gradient principal de l'AFC.

Le type forestier potentiel a un fort pouvoir explicatif de la variabilité floristique observée dans les macro- (25,5 % ; $P < 0.001$) et les microplots (20,3 % ; $P < 0,001$)⁷ indiquant que le bioclimat (au sens de la combinaison des paramètres du tableau 1) est un déterminant majeur de la composition floristique observée dans les parcelles du réseau KBSP. Cependant, le premier axe résiduel de cette analyse est fortement déterminé par les espèces décidues *Terminalia paniculata* et *T. tomentosa*, et la position des parcelles des types sempervirents moyens (DDD, KAN et PDH) sur cet axe apparaît fortement corrélée à la proportion d'individus d'espèces décidues dans le peuplement ($r^2 \geq 0,90$). Dans ces types intermédiaires, le pourcentage d'individus d'espèces décidues traduit le niveau de perturbation de la végétation naturelle. Les trois situations ne sont cependant pas équivalentes. Le type KAN est un faciès édaphique qui se maintient sous la forme d'îlots forestiers sempervirents sur cuirasses démantelées dans la zone bioclimatique des forêts décidues humides, vers lesquelles ce type évolue très rapidement en cas de perturbation, même modérée⁸ (le type KAN moyen est d'ailleurs plutôt considéré comme semi-sempervirent⁴). Le type PDH représente quant à lui les formations forestières sempervirentes de basse altitude les plus septentrionales des Ghâts occidentaux, où la longueur de la saison sèche (6-7 mois) est un facteur limitant pour de nombreuses espèces sempervirentes et favorise l'installation d'espèces décidues dès de faibles niveaux de perturbation, et notamment dans les ouvertures naturelles de la canopée⁴. C'est pourquoi les parcelles du réseau KBSP appartenant à ces deux types occupent une zone intermédiaire, semi-sempervirente, avec des proportions d'individus d'espèces décidues variant graduellement de 0,2 et 0,8. Le type DDD est par contre un type

⁷ Tests réalisés à partir de 1000 permutations aléatoires des compositions floristiques entre les sites.

⁸ Bourgeon, G. and Pascal, J.-P. 1986. Influence des héritages morphopédologiques dans la répartition des formations forestières : région de Sorab-Siddapur (Inde du sud). *Bois et Forêts des Tropiques* 214: 3-21 ; Pascal, J.-P., Ramesh, B. R. and Bourgeon, G. 1988. The "Kan Forests" of the Karnataka plateau (India): structure and floristic composition, trends in the changes due to their exploitation. *Tropical Ecology* 29: 9-23.

sempervirent vrai, dans lequel on distingue deux groupes de parcelles, à faible ($< 0,2$) ou forte ($> 0,8$) proportion d'individus d'espèces décidues, les dernières pouvant être considérées comme des stades secondaires après perturbation anthropique de forte intensité.

Une autre manière d'analyser la situation consiste à confronter les données KBSP aux données floristiques qui caractérisent les types forestiers potentiels (données disponibles dans ³ et ⁴). Une confrontation directe (par des individus supplémentaires en AFC ou par couplage de deux AFC) est toutefois difficile car le nombre de sites et d'espèces ne sont pas concordants entre les deux jeux de données du fait de méthodes d'échantillonnage et de relevés très différentes (parcelles d'inventaire vs. listes floristiques avec indications de classes d'abondance). Nous avons donc conduit une AFC indépendante sur la base des listes floristiques disponibles dans ³ pour les différents types forestiers et de cinq niveaux d'abondance des espèces dans ces types : absente (0), rare (1), occasionnelle (2), commune (3) et très commune (4). Le gradient floristique sur l'axe 1 de cette AFC apparaît relativement bien corrélé à celui de l'axe 1 de l'AFC sur les parcelles du réseau KBSP ($r^2 = 0,77$) et la comparaison des positions relatives des types forestiers sur chacun de ces axes est informative (Fig. 3).

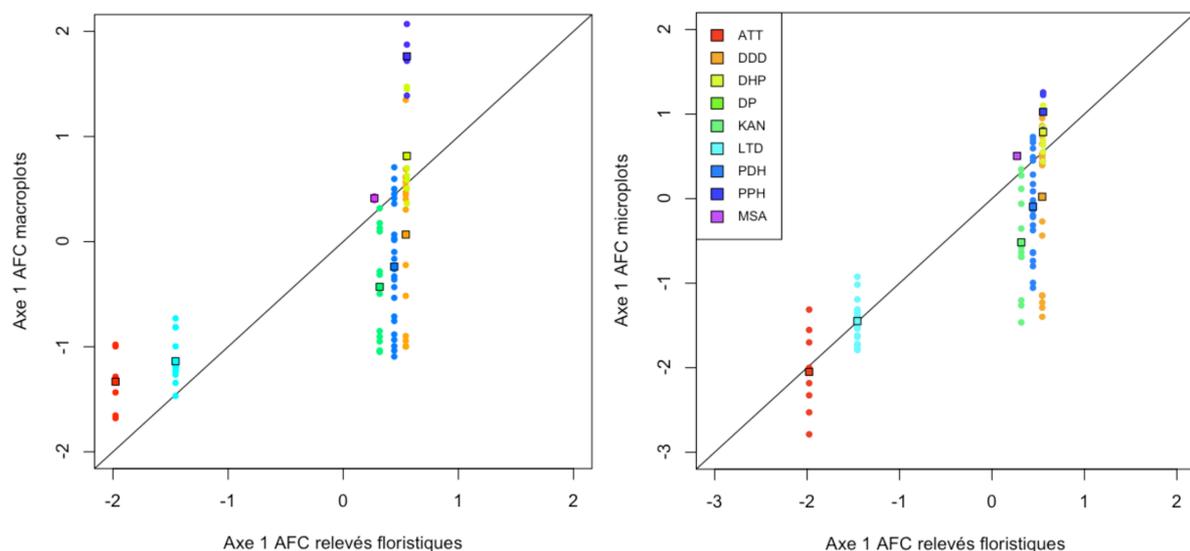


Figure 3. Position des parcelles du réseau KBSP regroupées par types forestiers (cf. Tab. 1) sur le premier axe factoriel de l'AFC des macroplots (Gauche) et de l'AFC des microplots (Droite) en fonction de la position des types forestiers de référence sur l'axe 1 de l'AFC des relevés floristiques tirés de ³. Le type DP pour lequel il n'existe pas de relevés de référence n'a pas été considéré dans cette analyse.

Ainsi, les types forestiers secs (ATT et LTD) apparaissent floristiquement plus proches (similaires) des types sempervirents sur l'axe 1 de l'AFC des macroplots qu'ils ne le sont sur l'axe 1 de l'AFC des relevés floristiques de référence (Fig. 3), probablement en conséquence de la présence d'espèces décidues des types secs dans les parcelles perturbées des types sempervirents (notamment KAN, PDH et DDD, ce qui est concordant avec l'analyse précédente). De manière intéressante, cette différence est moins grande lorsque l'on considère l'axe 1 de l'AFC des microplots par rapport à l'axe 1 de l'AFC des relevés floristiques de référence, ce qui tendrait à montrer que les microplots des types décidus et sempervirents sont moins similaires que ne le sont les macroplots. Probablement pour la même raison (mixité avec les espèces décidues dans les parcelles perturbées), les types forestiers sempervirents sont beaucoup plus dispersés (dissimilaires) sur l'axe 1 de l'AFC des macroplots qu'ils ne le sont sur l'axe 1 de l'AFC des relevés de référence. On remarque également que les parcelles du type PPH sont plus éloignées des autres types sempervirents sur l'axe 1 de l'AFC des

macroplots par rapport à l'axe 1 de l'AFC des types forestiers de référence, notamment parce que les parcelles de ce type dans le réseau KBSP, sont fortement dominées par l'espèce *Poeciloneuron indicum* (de même que dans certaines autres parcelles appartenant aux types DHP et DDD). Cette particularité n'apparaît pas lorsque l'on considère les microplots. Le type PPH est interprété dans ⁴ comme un faciès édaphique de moyenne altitude sur les sols métamorphiques enrichis en alumine et fer (système de Dharwar) en condition de très forte pluviométrie ($> 5000 \text{ mm.an}^{-1}$), une hypothèse démentie dans ⁹. Il ne semble toutefois pas impossible que *P. indicum*, espèce très dynamique et grégaire, bénéficie également des effets de perturbations modérées dans des conditions bioclimatiques où les espèces décidues ont plus de mal à survivre (Ramesh com. pers.). Une étude approfondie de la dynamique de ces peuplements à forte dominance de *P. indicum* reste cependant nécessaire.

En résumé, on peut dire que les données du réseau KBSP montrent deux axes de différenciation floristique qui ne sont pas totalement indépendants. L'un en fonction de la combinaison des principaux facteurs bioclimatiques (précipitations, longueur de la saison sèche et altitude), l'autre en fonction d'un gradient de perturbation des formations forestières initiales. Une mesure indépendante de l'intensité de la perturbation n'existe pas, mais peut certainement être approchée pour les types sempervirents par le pourcentage d'individus appartenant à des espèces décidues dans le peuplement. Il est remarquable par rapport à d'autres régions du monde, que les espèces décidues qui s'installent dans les formations sempervirentes soient celles qui constituent les forêts décidues naturelles géographiquement proches. Ceci explique certainement l'interrelation des gradients floristiques observés dans les analyses.

4.1.2. Estimations des paramètres d'un modèle neutre appliqué aux données KBSP

Les méthodes d'estimation des paramètres fondamentaux du modèle neutre de référence¹⁰ s'étant révélées d'une applicabilité beaucoup plus limitée que prévu, un investissement méthodologique important a été consenti dès le début du projet, avec applications aux données KBSP. Les innovations méthodologiques présentées ci-dessous font partie intégrante des résultats du projet.

La théorie neutre de S. P. Hubbell et les modèles neutres spatialement implicites

La théorie "neutre" de la biogéographie et de la biodiversité, dite UNTB (Unified Neutral Theory of Biogeography and Biodiversity) énoncée par S. P. Hubbell¹⁰ constitue le premier modèle holistique simple de communautés, composé de deux niveaux hiérarchiques, la métacommunauté et la communauté écologique locale. Bien que l'hypothèse de neutralité écologique (valeur adaptative — *fitness* — équivalente entre individus et donc entre taxons) ait tout lieu d'être débattue, de même que le caractère spatialement implicite du modèle, cette théorie et la famille de modèles qui peuvent en être dérivés permettent de prédire et simuler des patrons de biodiversité non-triviaux, et peut donc servir de base de travail utile pour l'étude des données d'observation, dans une logique d'hypothèse nulle.

Cette famille de modèles que nous dénommons SINM pour "Spatially Implicit Neutral Models" (Munoz et al. 2008 ; Beeravolu et al. 2009) permet de prédire et de simuler des

⁹ Ramachandran Swamy, H. and Proctor, J. 1994. Rain forests and their soils in the Sringeri area of the Indian Western Ghats. *Global Ecology and Biogeography Letters* 4: 140-154.

¹⁰ Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.

distributions d'abondances d'espèces relevant d'une même guildes écologique dans des unités d'échantillonnage, en découplant l'échelle biogéographique (« métacommunauté »), définie par un nombre fondamental de diversité, θ , et l'échelle locale dont la dynamique est régulée par la probabilité d'immigration, m . Cette dernière représente la probabilité qu'à l'occasion de la mort d'un individu résident, un migrant s'installe avec succès dans la communauté locale et y introduise une nouvelle lignée¹¹. Ce processus d'immigration de nouvelles lignées peut être aussi modélisé au travers du « nombre fondamental » de migration, I ¹², représentant le nombre potentiel de migrants qui entrent en concurrence avec la descendance des individus résidents à chaque événement élémentaire de mortalité. Les deux paramètres sont reliés par la relation :

$$m_c = \frac{I}{I + J_c - 1}$$

où J_c est la taille de la communauté locale. Une relation homologue peut être définie à l'échelle d'un échantillon de communauté locale en considérant m et J au lieu de m_c et J_c . Le paramètre I , en revanche, est supposé caractériser la communauté dans son ensemble et être invariant avec la taille des échantillons qui peuvent en être extraits. Cette hypothèse sera testée (dans la mesure des données disponibles) et discutée ci-après. De manière analogue, le paramètre θ représente, à l'échelle de la métacommunauté, le nombre potentiel d'individus issus d'événements de spéciation entrant en concurrence avec la descendance des individus résidents à chaque événement de mortalité. La modélisation des événements de spéciation et de migration est donc ici analogues à la modélisation des événements de mutation et migration en génétique des populations.

Le problème de l'estimation des paramètres

Au démarrage de ce travail, il est apparu que la question de l'estimation des deux paramètres du SINM à partir de données d'observation dans des parcelles forestières s'avérait techniquement délicate et que la robustesse et le champ d'application des méthodes existantes étaient mal cernés. Plus généralement, il nous semble que la difficulté technique à estimer les paramètres du modèle neutre a jusque-là considérablement limité son application en écologie des communautés (Beeravolu et al. 2009).

En particulier, il est nous est apparu que l'approche, présentée en référence à une grande parcelle unique, ne pouvait pas s'appliquer sans risque de biais à des données constituées par un réseau de nombreuses placettes d'observations relativement petites (e.g. 1 ha), soit un des types de données dont nous disposons dans les Ghâts. En effet, il existe une forte dépendance de l'erreur d'estimation sur θ et I , que l'on peut relier à la diversité alpha de Simpson (Munoz et al. 2007). Cela rend la fonction de vraisemblance utilisée dans ¹¹ peu à même de discriminer les deux situations extrêmes possibles (faible θ - fort I vs. fort θ - faible I) pour un même niveau de diversité locale. Comme montré par Munoz et al. (2007), le problème peut être facilement détecté et illustré à partir de simulations, même quand ces dernières respectent rigoureusement les hypothèses du SINM. Aussi plusieurs interprétations

¹¹ Etienne, R. S. 2005. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters*, 8: 253-260.

¹² Initialement Etienne (2005) avait suggéré le terme « nombre fondamental de dispersion » mais nous préférons celui « nombre fondamental de dispersion » pour les raisons qui seront développées ci-après.

écologiques erronées ont pu être publiées du fait d'un artefact de ce type, la plus flagrante étant celle parue dans ¹³.

Le nécessaire effort méthodologique pour contrôler ce problème a débouché sur deux méthodes nouvelles d'estimations des paramètres des SINM, qui ont été les premières publiées pour estimer le paramètre de migration, I , pour chaque élément d'un réseau de petites parcelles forestières. La première (Munoz et al. 2007) reste dans la logique de l'estimation par maximum de vraisemblance mais implique une estimation en deux temps utilisant les distributions d'abondances d'espèces à l'échelle régionale (métacommunauté au sens d'Hubbell), soit une information de diversité gamma, et à l'échelle des communautés d'espèces locales, soit une information de diversité alpha. Cette distinction des deux échelles était inédite et assure la fiabilité de l'estimation. Depuis d'autres méthodes faisant référence à des données en réseaux de parcelles ont été proposées ^{14,15}.

La seconde méthode intègre explicitement la diversité bêta en revisitant la statistique « G_{ST} » de différenciation relative entre communautés, indice largement utilisé en génétique des populations ¹⁶. Cet indice est en lien direct avec une mesure de la diversité par l'indice de Simpson (Munoz et al. 2008) :

$$G_{ST} = \frac{D_{\beta_Simpson}}{D_{\gamma_Simpson}}$$

Une nouvelle version de cet indice, $G_{ST}(k)$, conditionnelle à chaque échantillon (parcelle de terrain indicé par k), a été introduite :

$$G_{ST}(k) = \frac{F_{intra}(k) - F_{global}(k)}{1 - F_{global}(k)}$$

Ici les deux fonctions de similarité $F_{intra}(k)$ et $F_{global}(k)$ correspondent, respectivement, à la probabilité que deux individus de k soient taxonomiquement identiques (e.g. conspécifiques), et à celle qu'un individu de k soit identique à tout autre individu tiré dans l'ensemble des parcelles (k incluse). Il a pu être démontré (Munoz et al. 2008) que la statistique $G_{ST}(k)$ ne dépend que du seul paramètre $I(k)$, représentant l'immigration dans la communauté locale. L'intérêt de ce résultat est qu'il est valide, sous des hypothèses largement moins restrictives que le SINM initial, ce qui permet, si nécessaire, de considérer un réservoir (*pool*) régional d'espèces jouant un rôle intermédiaire entre la métacommunauté au sens d'Hubbell et les communautés locales étudiées au travers des parcelles de terrain (Fig. 4). Ce modèle assure une plus grande flexibilité par rapport aux conditions biogéographiques rencontrées dans la réalité. Par ailleurs, les deux méthodes proposées fournissent une estimation du paramètre de migration pour chaque parcelle de terrain, $I(k)$. Ceci permet de prendre en compte des variations dans l'espace du niveau d'isolement des communautés

¹³ Latimer, A. M., Silander, J. A. J. and Cowling, R. M. 2005. Neutral ecological theory reveals isolation and rapid speciation in a biodiversity hot spot. *Science* 309: 1722-1726.

¹⁴ Etienne, R. S. 2007. A neutral sampling formula for multiple samples and "exact" test of neutrality. *Ecology Letters* 10: 608-618.

¹⁵ Etienne, R. S. 2009. Improved estimation of neutral model parameters for multiple samples with different degrees of dispersal limitation. *Ecology* 90(3): 847-852.

¹⁶ Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 70(12): 3321-3323.

échantillonnées, variations probables dans des paysages forestiers fragmentés et hétérogènes comme ceux observés dans les Ghâts.

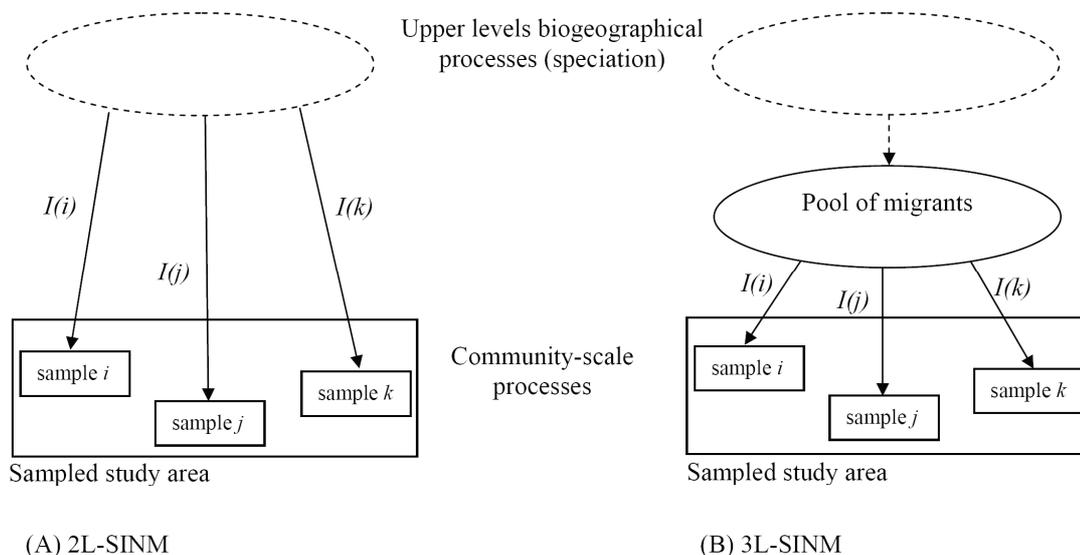


Figure 4. Le modèle d'estimation de $I(k)$ à partir de la statistique $G_{ST}(k)$ est valide dans un cadre moins restrictif que le modèle à deux échelles de S. P. Hubbell ((A) 2L-SINM). Il fait intervenir un troisième niveau de processus (où la source de migrants est représentée ; (B) 3L-SINM) dont la nature n'est pas nécessairement neutre (filtres écologiques possibles). D'après Munoz *et al.* (2008).

Ce schéma, couplé aux résultats analytiques (Munoz et al. 2008), montre que le paramètre de migration, $I(k)$ (en toute rigueur son inverse $1/I(k)$) peut être une mesure nouvelle et informative du niveau d'isolement d'une communauté locale par rapport à son contexte biogéographique (« *pool* régional »), y compris dans les situations, probablement fréquentes, où les hypothèses neutres ne sont pas respectées (barrières géographiques ou anthropiques, filtrage des espèces par des effets de milieu, etc.). Dans ce cas, $I(k)$ ne doit pas être interprété sur la seule base de la dispersion limitée des diaspores qui fonde les modèles neutres, mais comme une mesure intégrant aussi l'action des influences non-neutres qui peuvent contribuer à un isolement « apparent ». C'est pour cela que nous avons choisi le terme de « paramètre d'immigration » et non celui de paramètre de « dispersion » comme initialement suggéré.

La fiabilité des deux nouvelles méthodes d'estimation a été testée sur des simulations de communautés neutres respectant les hypothèses du SINM (modifications spécifiques de l'algorithme initial de R.S. Etienne dans ¹¹ ; cf. Munoz et al. 2007, 2008). Sur simulations théoriques, les résultats obtenus par les deux méthodes sont très cohérents. L'application aux données des Ghâts du Karnataka (50 placettes de 1 ha dominées par les espèces sempervirentes) montre néanmoins un décalage entre les résultats, ce qui suggère que les deux méthodes, basées sur des hypothèses différentes, ne réagissent pas de la même façon aux probables écarts de la réalité par rapport aux hypothèses neutres utilisées. Nous avons aussi vérifié que la méthode d'estimation « $G_{ST}(k)$ » peut s'appliquer à des données provenant de très petites placettes (0,1 ha, 40 à 50 arbres) qui constituent une part importante des données disponibles à l'IFP, et qui seront prochainement mises à contribution. Un autre test de la robustesse de l'estimation a consisté à l'appliquer aux niveaux taxonomiques du genre et de la famille. Les résultats se sont montrés très cohérents avec ceux trouvés au niveau classique de

l'espèce (Munoz et al., 2010), ce qui est conforme aux attendus neutralistes d'équivalence des individus quel que soit leur statut taxonomique (Fig. 5).

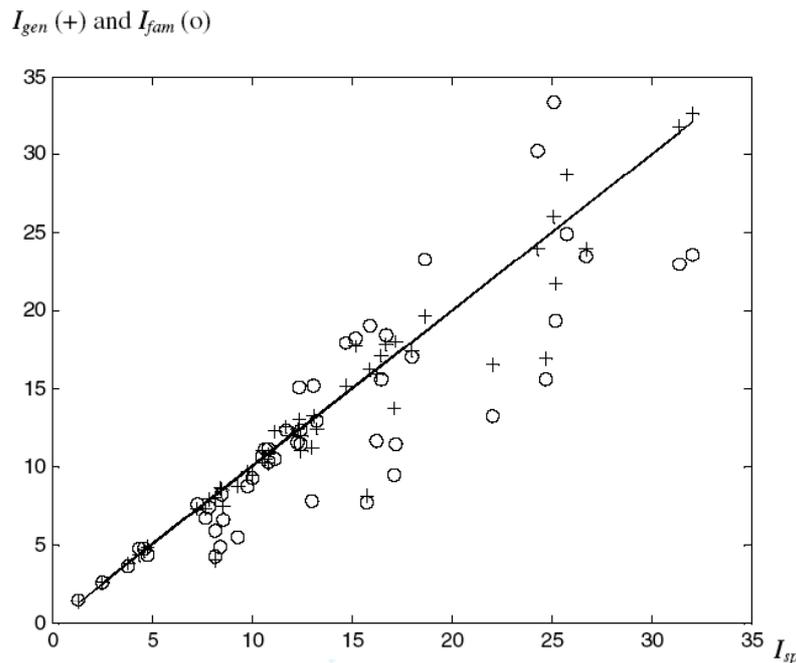


Figure 5. Estimations par la méthode $G_{ST}(k)$ des paramètres d'immigration aux niveaux famille (I_{fam}), genre (I_{gen}) et espèce (I_{sp}) pour 50 parcelles de 1 ha de forêt sempervirente dans les Ghâts occidentaux de l'Inde (réseau KBSP). D'après Munoz *et al.* (2010).

Une exploration analytique du biais et de la variance d'estimation a également été effectuée (Munoz & Couteron 2010) et montre que l'estimation de $I(k)$ à partir de $G_{ST}(k)$ n'est pas biaisée dès lors que la taille des échantillons n'est pas excessivement faible. Ces résultats permettent par ailleurs de définir un compromis pratique entre le nombre et la taille des échantillons, pour un niveau d'erreur tolérée donné. Ils permettent également d'estimer l'intervalle de confiance théorique des valeurs estimées. À terme, la connaissance des propriétés analytiques de ces estimateurs permettra d'améliorer encore leur performance au moyen de transformations mathématiques adéquates. Cela permettra notamment de prendre en compte au mieux les contraintes des échantillonnages de terrain.

Enjeux et perspectives

Au-delà des possibilités d'applications sur des données réelles, qui sont maintenant conséquentes, le travail méthodologique, en particulier dans le cadre du doctorat de C. Beeravolu Reddy, s'oriente sur les points de convergence possibles entre formalismes neutres spatialement explicite (sensu ¹⁷) et implicite, étant entendu que chaque formalisme reste potentiellement pertinent en fonction de l'échelle de la zone d'étude et du niveau d'hétérogénéité des habitats qui la caractérise. Une perspective importante d'une meilleure compréhension du domaine de validité de ces méthodes est donc de fournir des préconisations pratiques les plus précises et fiables possibles. Dans cet esprit, une autre direction que nous explorons est celle de l'impact des effets d'habitats sur l'estimation du paramètre de migration, estimation qui pourrait permettre un point de rencontre entre modèles neutres et

¹⁷ Chave, J. and Leigh, E. G. J. Jr. 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* **62**: 153-158.

modèles de niche. Une étude est en cours sur la sensibilité des estimations à des effets d'habitat non pris en compte par le modèle neutre, et des résultats à la fois analytiques et simulateurs sont d'ores et déjà obtenus. Nous étudions également le lien statistique entre l'estimation de $I(k)$ et la décomposition de la diversité beta par des analyses multivariées, ce qui ouvre la voie vers une partition formelle de la diversité beta neutre et non neutre. Cet aspect particulier est abordé au § 4.1.3 ci-après.

4.1.3. Liens entre les deux approches

Un des enjeux importants du projet était d'établir un lien entre modélisation neutraliste de la dynamique des communautés et décomposition additive de la diversité en fonction de l'environnement. La première approche rend compte des variations de diversité au travers d'une dynamique de migration d'individus écologiquement neutres, alors que la seconde mesure ces mêmes variations à l'aune des effets d'habitats qui agissent comme un filtre sur la composition spécifique potentielle des communautés¹⁸. Or, on observe par exemple qu'en conditions environnementales contrastées, comme c'est le cas dans les Ghâts occidentaux de l'Inde, le degré d'isolement floristique des parcelles du domaine sempervirent, mesuré par le paramètre $I(k)$, n'est pas totalement indépendant des conditions d'habitats (test de Kuskal-Wallis sur 50 parcelles de 1 ha réparties dans les 8 types forestiers sempervirents de la Table 1, $P = 0,054$). Etablir un lien entre les deux approches peut donc permettre d'aboutir à une partition formelle de la diversité beta en une part expliquée par la dispersion limitée des diaspores (diversité neutre) et une part expliquée par le filtrage environnemental (diversité non neutre).

Un premier lien formel est établi par Munoz et al. (2008) entre le numérateur de la statistique G_{ST} issue de la génétique des populations (cf. § 4.1.2), qui mesure la diversité beta d'un ensemble de parcelles dans la métrique de Simpson. Cette même métrique est à la base de l'inertie totale d'une variante de la méthode d'analyse phyto-écologique utilisée au § 4.1.1, connue comme l'Analyse Non-Symétrique des Correspondances (ANSC¹⁹), ce qui permet d'envisager une mise en relation. D'après Munoz et al. (2008) le numérateur de G_{ST} peut s'exprimer conditionnellement à chaque parcelle, k , tel que :

$$D_{\beta_Simpson} = N_{GST} = \sum_k p_k \cdot N_{GST}(k) = \sum_k p_k \cdot [F_{intra}(k) - F_{global}(k)]$$

L'inertie totale de l'ANSC peut également s'exprimer comme la somme des contributions des parcelles à la diversité beta de Simpson et s'écrire à l'aide des mêmes statistiques de similarité que précédemment (Beeravolu 2010) :

$$D_{\beta_Simpson} = IT_{ANSC} = \sum_k p_k \cdot IT_{ANSC}(k) = \sum_k p_k \cdot [F_{intra}(k) - 2 \cdot F_{global}(k) + \tilde{F}_{global}]$$

où $F_{intra}(k)$ et $F_{global}(k)$ sont comme au § 4.1.2 et \tilde{F}_{global} est la probabilité que deux individus pris au hasard sur l'ensemble des parcelles soient conspécifiques. On notera que si l'égalité

¹⁸ Jabot, F., Etienne, R. S. and Chave, J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* **117**(9): 1308-1320.

¹⁹ Gimaret-Carpentier, C., Chessel, D. and Pascal, J.-P. 1998. Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* **138**: 97-112.

des deux quantités peut facilement s'établir au niveau de l'ensemble des parcelles, c'est-à-dire que $N_{GST} = IT_{ANSC} = D_{\beta_Simpson}$, elle n'est pas vraie au niveau de chacune des parcelles, k , puisque $N_{GST}(k) \neq IT_{ANSC}(k)$, ce qui complique la mise en cohérence des deux approches. La différence entre les deux quantités vaut (à un signe près) :

$$\sum_k p_k \cdot [\tilde{F}_{global} - F_{global}(k)]$$

Lorsque les parcelles sont réparties dans différentes classes environnementales, indicées par q , la diversité de Simpson se décompose en deux parties additives²⁰ : la première qui correspond à l'inertie de l'ANSC expliquée par les classes environnementales et une portion résiduelle, non expliquée par les classes environnementales (Pélissier & Couteron 2007 ; Pélissier et al. 2008), que l'on peut écrire conditionnellement à chaque parcelle sous la forme :

$$IT_{ANSC}(k) = IT_{ANSC_proj}(k) + IT_{ANSC_res}(k)$$

Dans cette équation, le terme résiduel, $IT_{ANSC_res}(k)$, exprime la dissimilarité entre la parcelle k et l'ensemble des parcelles de la classe q (cf. ²¹), ce qui s'écrit dans le formalisme des statistiques de similarité à partir desquelles les statistiques G_{ST} et $G_{ST}(k)$ sont définies (Beeravolu 2010) :

$$IT_{ANSC_res}(k) = F_{intra}(k) - 2 \cdot F_{global}(k|q) + F_{intra}(q)$$

et donc

$$IT_{ANSC_proj}(k) = IT_{ANSC}(k) - IT_{ANSC_res}(k) = \tilde{F}_{global} - F_{intra}(q) + 2 \cdot F_{global}(k|q) - 2 \cdot F_{global}(k)$$

où $F_{global}(k|q)$ est la probabilité qu'un individu d'une parcelle k soit identique à tout autre individu tiré au hasard dans l'ensemble des parcelles de la classe q . On notera que $F_{intra}(q)$ est ici la probabilité que deux individus observés dans la classe q soient conspécifiques et ne prend pas en compte la partition en relevés à l'intérieur de la classe.

Selon la même logique on écrit également la partition :

$$N_{GST}(k) = N_{GST_proj}(k) + N_{GST_res}(k)$$

avec $N_{GST_res}(k) = F_{intra}(k) - F_{global}(k|q)$ et $N_{GST_proj}(k) = F_{global}(k|q) - F_{global}(k)$

On obtient ainsi deux partitions analogues, mais non identiques, de la diversité beta d'un ensemble de parcelles dans la métrique de Simpson, sous la forme :

²⁰ Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**: 5-13.

²¹ Couteron, P. and Pélissier, R. 2004. Additive partitioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos* **107**(1): 215-221.

$$\begin{aligned}
D_{\beta_Simpson} &= \sum_k p_k \cdot IT_{ANSC}(k) = \sum_k p_k \cdot IT_{ANSC_proj}(k) + \sum_k p_k \cdot IT_{ANSC_res}(k) \\
&= \sum_k p_k \cdot N_{GST}(k) = \sum_k p_k \cdot N_{GST_proj}(k) + \sum_k p_k \cdot N_{GST_res}(k)
\end{aligned}$$

Les conditions dans lesquelles les quantités analogues divergent significativement reste à étudier précisément, en recourant notamment à des simulations. Il semblerait cependant que pour des jeux de données diversifiés comme celui du réseau KBSP, les corrélations restent fortes (Fig. 6).

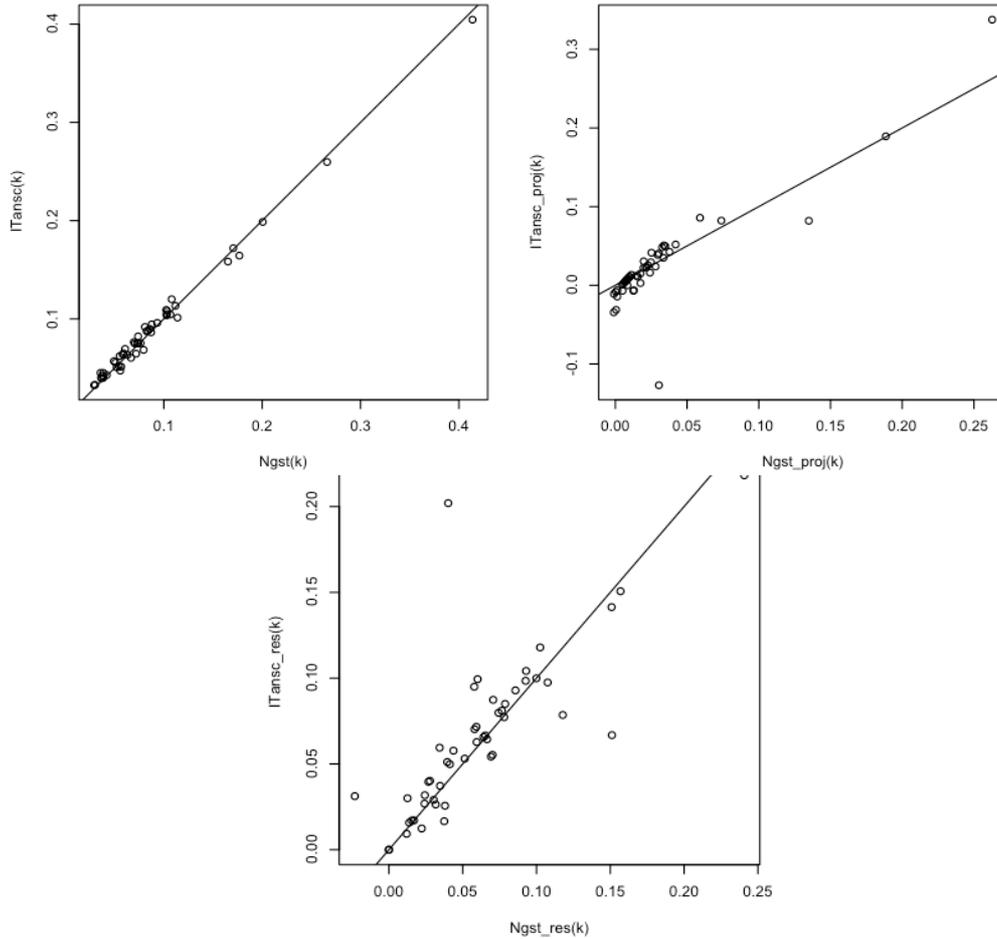


Figure 6. Comparaison des valeurs totales, expliquées et résiduelles du partitionnement de la diversité de 50 parcelles de 1 ha de forêts sempervirentes des ghâts occidentaux de l'Inde en fonction de 8 classes bioclimatiques (cf. Table 1). *Ngst* provient de la partition par la méthode dérivée de *G_{ST}* (Munoz et al. 2008), *ITansc* provient de la partition par l'Analyse Non-Symétrique des Correspondances.

Les quantités résiduelles sont corrigées des effets d'environnement pris en compte dans l'analyse, et donc susceptibles de se rapprocher des valeurs attendues sous une hypothèse neutraliste. Des tests statistiques par rapport aux attendus neutralistes sont à rechercher par simulations ou par des tests statistiques appropriés (voir par exemple ²²).

²² Martin, G., Chapuis, E. and Goudet, J. 2008. Multivariate Qst-Fst comparisons: a neutrality test for the evolution of the G matrix in structured populations. *Genetics* **180**: 2135-2149.

4.2. Dynamique des communautés locales (opération 2).

Un aspect important de la compréhension de la diversité des communautés locales est l'évaluation de l'effet relatif de la survie et de la capacité de dissémination des espèces. La théorie neutre de la biodiversité fournit un cadre d'étude de la dynamique d'assemblage des communautés locales. Sous l'hypothèse de neutralité (i.e. d'équivalence des valeurs adaptatives des individus) il n'y a pas d'effets d'habitat affectant de manière différentielle les espèces. La composition de la communauté est essentiellement déterminée par un équilibre entre la dérive écologique qui conduit à l'extinction aléatoire des lignées au cours du temps, liée à la taille limitée et finie des communautés, et la dispersion limitée des diaspores qui contre-balance la dérive locale en apportant de nouveaux individus depuis l'extérieur de la communauté. Cet équilibre dynamique peut être représenté par une approche spatialement explicite au moyen des noyaux de dispersion (appelés *kernels*)²³. Ce type de modèle neutre spatialement explicite (ou SCNM, pour *Spatially Continuous Neutral Model*) considère un espace continu, au lieu de communautés discrètes pour les modèles neutres spatialement implicites (ou SINM, pour *Spatially Implicit Neutral Model*) dérivés du modèle original d'Hubbell (cf. § 4.1.2 ; Beeravolu et al. 2009). Ainsi, le SCNM permet-il des prédictions analytiques des variations spatiales de composition floristique (*spatial turnover*)²³ et une inférence des distances de dispersion à partir de données d'abondance issues d'inventaires de terrain²⁴. Une contribution récente²⁵ propose même un lien analytique entre la probabilité de migration, m , utilisé dans les SINM et à la fois les propriétés des noyaux de dispersion et les caractéristiques (forme et taille) des échantillons de communautés locales.

Méthode d'étude de la dynamique des communautés locales

Sur la base du modèle géométrique d'arrivée des propagules dans un périmètre délimité²⁶, nous avons dérivé \tilde{I} , une version analogue du paramètre d'immigration, I , habituellement spatialement implicite. Cela permet de généraliser les approches spatialement continues pour l'analyse de réseaux de parcelles disjointes (Beeravolu et al. 2010). Cette analogie signifie que la notion de migration est ramenée à celle, plus restreinte, de dispersion des graines et que son influence peut être quantifiée par le nombre de graines émises en dehors de la communauté et arrivant à l'intérieur de celle-ci. Le modèle géométrique permet de calculer \tilde{I} par une intégration numérique.

Nous avons ensuite conduit une analyse de sensibilité de l'estimation de \tilde{I} à deux paramètres fondamentaux du modèle, R_c , la taille (rayon) des communautés locales échantillonnées, et R_d , la distance caractéristique du noyau de dispersion. Les intervalles de variation de ces paramètres sont maintenus dans des fourchettes plausibles par rapport aux données disponibles dans la littérature : parcelles d'étude de 3 à 400 m de rayon (0,003 à 50 ha) ; distances de dispersion de 3 à 200 m. A titre de comparaison, nous utilisons deux

²³ Chave, J. and Leigh, E. G. J. 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* **62**: 153-158.

²⁴ Condit, R., Pitman, N. C. A., Leigh, E. G. J., Chave, J., Terborgh, J., Foster, M. S., Nunez Vargas, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H., Losos, E. and Hubbell, S. P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* **295**(5555): 666-669.

²⁵ Chisholm, R. A. and Lichstein, J. W. 2009. Linking dispersal, immigration and scale in the neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters* **12**: 1385-1393.

²⁶ Etienne, R. S. and Alonso, D. 2005. A dispersal-limited sampling theory for species and alleles. *Ecology Letters* **8**: 1147-1156.

fonctions-noyaux (Gaussien et Cauchy), la seconde rendant la dispersion à très longue distance moins improbable.

Résultats et discussion

Le résultat principal de cette étude met en évidence deux situations contrastées, où la valeur calculée de $\tilde{I} = f(Rc, Rd)$ devient sensible à l'un ou l'autre des paramètres du modèle. On bascule ainsi entre deux régimes de dynamique des communautés locales : un régime de forte dérive écologique (*Strong Drift* ou SD) où \tilde{I} atteint une asymptote pour de faibles valeurs de Rc (faible taille de communautés) et devient insensible à l'augmentation de la distance caractéristique de dispersion, Rd ; et un régime de faible migration (*Low Migration* ou LM) où \tilde{I} atteint une asymptote pour de faibles valeurs de Rd et devient insensible à l'augmentation de la taille des communautés, Rc (Fig. 7).

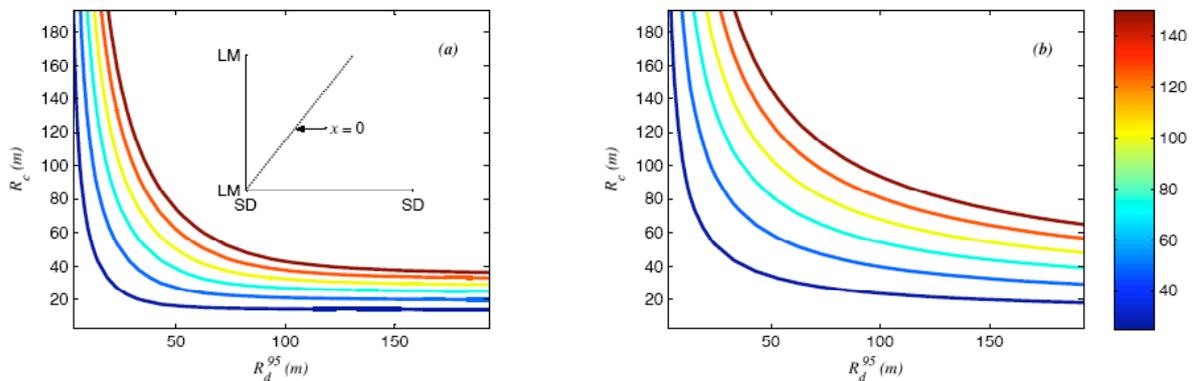


Figure 7. Valeurs estimées de \tilde{I} (valeurs données par l'échelle de droite) en fonction de la taille des communautés (Rc) et de la distance caractéristique de dispersion (Rd), pour deux formes de noyaux de dispersion, Gaussien (a) et Cauchy (b). Les deux figures mettent en évidence deux régimes contrastés de dynamique des communautés locales : SD (*Strong Drift*) et LM (*Low Migration*). Rd est ici prise comme la distance assurant une densité cumulée de 95% de la fonction kernel.

Les valeurs de \tilde{I} calculées peuvent être comparées avec des valeurs du paramètre analogue de la théorie neutre (modèle SINM), noté I , telles qu'estimées dans la littérature à partir de données sur la composition spécifique dans des parcelles-échantillons, soit petites (de l'ordre de l'hectare en réseaux, dans ce rapport) ou grandes (10 à 50 ha pour l'essentiel des références). Dans le premier cas, les valeurs de I ne dépassent qu'exceptionnellement 150 ; dans le deuxième, les résultats sont d'un tout autre ordre de grandeur, toujours supérieurs à 2 000 et le plus souvent au-dessus de 10 000.

L'utilisation de grandes parcelles sous-entend des communautés de surfaces au moins supérieures, soit $Rc > 300$ m, ce qui nous place sur la branche verticale (à gauche) de l'hyperbole décrite à la Figure 7. Atteindre les ordres de grandeur trouvés par inférence au travers du SINM demanderait des valeurs de Rd très élevées, c'est-à-dire d'au moins 200 m pour $\tilde{I} = 3\,000$ et $\tilde{I} = 1\,000$ (noyaux Gaussien et Cauchy, respectivement). Dans le cas de l'utilisation de petites placettes, nous n'avons pas de présupposé aussi fort sur la taille des communautés considérées, qui peut être substantiellement plus grande que la parcelle d'échantillonnage. Néanmoins, les distances de dispersion maximales les plus fréquemment rapportées (> 50 m) – tout au moins pour les espèces intégrant la zoochorie dans leur stratégie de dispersion –, nous placent plutôt dans la branche horizontale de l'hyperbole (dérive prépondérante), ce qui signifierait que la variation des valeurs de I trouvées dans le

cadre du SINM reflèterait avant tout des variations de taille de la communauté. Une question se pose alors en ce qui concerne les valeurs faibles obtenues ($I < 30$), notamment dans les Ghâts (cf. Fig. 5). En effet, dans le cadre de ce modèle géométrique de simple dispersion, elles correspondraient à des tailles de communautés très faibles ($Rc < 20-30$ m), inférieures à 1 ha. Les modes de dispersion à portée plus limitée (anémochorie, autochorie, barochorie ; $Rd < 50$ m) nous placent dans la zone de transition entre forte et faible dérive.

Conclusion

Au travers d'un modèle géométrique simple de dispersion des diaspores nous pouvons évaluer une grandeur \tilde{I} analogue au paramètre I de migration de la théorie neutre. Cet exercice se révèle fructueux car il permet : 1) de prendre conscience de l'existence de deux régimes relativement contrastés en fonction de la taille de la communauté locale (forte dérive vs. faible migration) et de la distance de dispersion maximale ; 2) de vérifier dans quelle mesure les valeurs de I , estimées dans le cadre du SINM sur des jeux de données réels, peuvent ou non s'expliquer sur la base de la seule dispersion limitée, compte tenu de la taille des parcelles d'échantillonnage qui ont été utilisées et de ce que nous savons par ailleurs sur les distances de dispersion en forêt.

De ce point de vue, nous détectons deux problèmes :

- Des valeurs de I de l'ordre de 10 000 à 20 000 (ou plus), telles que rapportées par la littérature sur le SINM (parcelles de 10 à 50 ha) appellent des distances de dispersion maximales bien supérieures à la plupart des résultats observés en forêt (Beeravolu et al. 2010). Il semble bien que l'estimation à partir de placettes aussi grandes soit peu pertinente, car il est peu probable que des communautés aussi grandes puissent être considérées comme homogènes (une des hypothèses liée au SINM et à toutes les techniques d'inférence de I associées) : selon cette explication, des valeurs de I plus élevées que ce que le modèle de simple dispersion peut prédire, s'expliqueraient par le fait que les grandes parcelles utilisées apparaîtraient artificiellement très diversifiées car englobant plusieurs communautés locales ;
- A l'inverse, certaines valeurs très faibles de I , notamment pour une partie des parcelles des Ghâts, paraissent trop basses par rapport au modèle simple de dispersion, même si l'écart est moins criant que dans le cas précédent (ce qui laisse d'ailleurs à penser que des parcelles de l'ordre d'un hectare sont plus pertinentes pour ce type d'inférence que des parcelles trop vastes). L'explication pourrait être que d'autres freins à la migration des espèces viennent très probablement se surimposer à la seule dispersion limitée (fragmentation anthropique forte et ancienne, barrières géographiques, forts filtrages environnementaux), donnant des communautés locales moins diversifiées que ce qui est prédit. C'est pour prendre en compte ces effets que nous avons introduit la notion de « migration limitée », plus large que celle de « dispersion limitée » (Beeravolu et al. 2010).

4.3. Prise en compte de la structure phylogénétique dans les analyses de diversité (opération 3).

4.3.1. Agrégation phylogénétique – comment tester une hypothèse neutraliste ?

L'analyse de la structure phylogénétique des communautés peut fournir des informations clés sur les processus déterminant les assemblages d'espèces²⁷. Par exemple, sous l'hypothèse qu'il existe en général un signal phylogénétique pour les traits d'histoire de vie déterminant la niche d'une espèce (corrélation positive entre distances phylogénétiques et distances fonctionnelles entre espèces), on peut s'attendre à observer une agrégation phylogénétique (les espèces cohabitant au sein d'une communauté locale sont en moyenne plus apparentées que des espèces de communautés distinctes) si le changement de composition entre communautés locales (diversité beta) est en partie déterminé par des filtres écologiques (gradient environnemental). A l'opposé, une surdispersion phylogénétique (les espèces cohabitant au sein d'une communauté locale sont en moyenne moins apparentées que des espèces de communautés distinctes) pourrait s'observer si la compétition entre espèces limite la ressemblance phénotypique entre elles au sein des communautés locales. Par contre, sous une hypothèse neutraliste, on ne devrait observer ni agrégation, ni surdispersion phylogénétique. L'absence d'une structure phylogénétique n'est pas forcément une démonstration de neutralité car il peut y avoir compensation entre effets des filtres écologiques et effets de la compétition, absence d'un signal phylogénétique de la niche des espèces, ou simplement un manque de puissance des tests statistiques. Par contre, la détection d'une structure phylogénétique est une démonstration que des processus non neutralistes agissent, du moins si les causes biogéographiques pouvant mener à une structure phylogénétique peuvent être écartées²⁸.

Récemment, différentes méthodes ont été proposées pour quantifier et tester l'agrégation ou la surdispersion phylogénétique des espèces cohabitant dans une communauté^{27,28,29}. Les tests se basent sur des « modèles nuls » obtenus par randomisation des données (randomisation des espèces à travers l'arbre phylogénétique ou randomisation des espèces entre communautés locales), éventuellement sous diverses contraintes. Pour vérifier la fiabilité de ces méthodes, elles ont été testées sur des données dépourvues de structure phylogénétique. Ces données ont été obtenues par simulation suivant un modèle de communauté subdivisée, individu centré, où toutes les espèces sont équivalentes (hypothèse neutraliste), et pouvant intégrer une dispersion spatialement limitée et/ou une structure phylogénétique des abondances des espèces. Cette étude réalisée dans le cadre du projet (Hardy 2008) montre que les erreurs de type I (détection de signal phylogénétique lorsqu'il n'y en a pas) sont souvent beaucoup plus élevées qu'attendu, notamment pour des méthodes qui ont fréquemment été appliquées sur des données réelles. Ceci arrive en particulier lorsque les abondances des espèces ne sont pas distribuées aléatoirement à travers l'espace ou la

²⁷ Webb, C.O., D.D. Ackerly, M.A. McPeck, and M.J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **33**:475-505.

²⁸ Hardy, O. J. and Senterre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, **95**: 493–506.

²⁹ Cavender-Bares, J., D.D. Ackerly, D.A. Baum, and F.A. Bazzaz. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, **163**:823–843.

Cavender-Bares, J., A. Keen, and B. Miles. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**:S109-S122.

Helmus, M.R., T.J. Bland, C.K. Williams and A.R. Ives. 2007. Phylogenetic measures of biodiversity. *American Naturalist*, **169**:E68–E83.

phylogénie. Les modèles nuls contraignant certaines propriétés de la structure des données se révèlent plus fiables, de mêmes que certaines métriques quantifiant le signal phylogénétique. Cette étude a permis de formuler des recommandations sur le choix des métriques et des modèles nuls servant à tester une structure phylogénétique. D'une manière générale, il apparaît plus fiable de procéder à une randomisation des espèces sur l'arbre phylogénétique que des espèces entre communautés locales. Il faut néanmoins préalablement vérifier s'il n'existe pas une structure phylogénétique des abondances d'espèces. Dans l'affirmative, pour contrôler correctement les erreurs de type I dans les tests d'agrégation ou de surdispersion phylogénétique, il faut contraindre la randomisation des espèces par leur abondance (seules les espèces d'abondances similaires peuvent être interverties). L'importance de considérer les biais d'échantillonnage dans l'estimation et l'interprétation des métriques proposées a également été soulignée (Hardy & Jost 2008).

Un logiciel intitulé SPACoDi (Spatial and Phylogenetic Analysis of Community Diversity) permettant d'effectuer ces tests à été développé et est librement accessible sur Internet (Hardy 2010).

4.3.2. Structure phylogénétique au sein des communautés d'arbres des Ghâts

Une analyse de la structure phylogénétique des communautés a été réalisée sur les données d'inventaires de 96 parcelles (1 ha, arbres de 10 cm de circonférence) du réseau KBSP. L'objectif consistait à comparer le *turnover* d'espèces, mesuré par l'indice de similarité floristique de Jaccard (J), et le *turnover* phylogénétique entre espèces, mesuré par l'indice Π_{ST} décrit dans ²⁸. Ce dernier indice est défini comme $\Pi_{ST} = (\Delta a - \Delta w) / \Delta a$, où Δ est le temps de divergence moyen entre espèces distinctes échantillonnées au sein d'une parcelle (Δw) ou entre parcelles (Δa). Ces indices ont été calculés pour chaque paire de parcelles afin d'identifier par régression les variables différenciant les parcelles (distance géographique, différence de pluviométrie, d'altitude, de longueur de la saison sèche, type forestier, présence de perturbation) qui sont les plus corrélées. J et Π_{ST} sont complètement indépendants car le premier décrit la proportion d'espèces partagées entre parcelles, indépendamment de la phylogénie, alors que Π_{ST} décrit le gain de similarité phylogénétique entre espèces cohabitant au sein de parcelles, indépendamment de la proportion d'espèces partagées.

Sur l'ensemble des données (96 parcelles), J (moyenne = 0,18) et Π_{ST} (moyenne = 0,010, test d'agrégation phylogénétique : $P < 0,01$) sont largement expliqués par la différence de types forestiers (forêts décidues vs. sempervirentes, $r^2 = 0,36$ pour J et $r^2 = 0,25$ pour Π_{ST}). Au sein des forêts sempervirentes (42 parcelles, excluant les *Kan forests* – KAN – et les forêts riches en Memecylon – MSA), J (moyenne = 0,23) est corrélé à la différence de longueur de saison sèche ($r^2 = 0,31$) et à la distance géographique ($r^2 = 0,23$) alors que Π_{ST} (moyenne = 0,005, $P < 0,01$) n'est corrélé qu'à la différence de longueur de saison sèche ($r^2 = 0,21$). Si on ne prend en compte que les paires de parcelles subissant une saison sèche de même durée pour retirer ce facteur, c'est la différence de précipitation qui devient le premier facteur explicatif ($r^2 = 0,14$ pour J et $r^2 = 0,06$ pour Π_{ST}) et la distance géographique n'influe que sur J ($r^2 = 0,21$). Au sein des forêts décidues (47 parcelles), J (moyenne = 0,26) est corrélé à la différence de pluviométrie ($r^2 = 0,10$) et à la distance géographique ($r^2 = 0,06$), alors que Π_{ST} (moyenne = 0,003, $P < 0,01$) n'est pratiquement pas corrélé aux variables explicatives, exceptés les sous-types forestiers. Π_{ST} n'est plus significatif au sein du sous-type forestier des forêts décidues humides (36 parcelles).

Ce patron, par lequel J est influencé aussi bien par les gradients écologiques que la distance géographique alors que Π_{ST} répond seulement aux gradients écologiques (cf. Fig. 8 pour 50 parcelles de forêt sempervirente et arbres de dbh > 10 cm), est observé sur d'autres données de communautés végétales et traduit le fait que Π_{ST} tend à révéler l'impact de processus déterministes agissant sur les assemblages d'espèces alors que J réagit également aux effets stochastiques (dérive écologique combinée à une dispersion limitée des propagules).

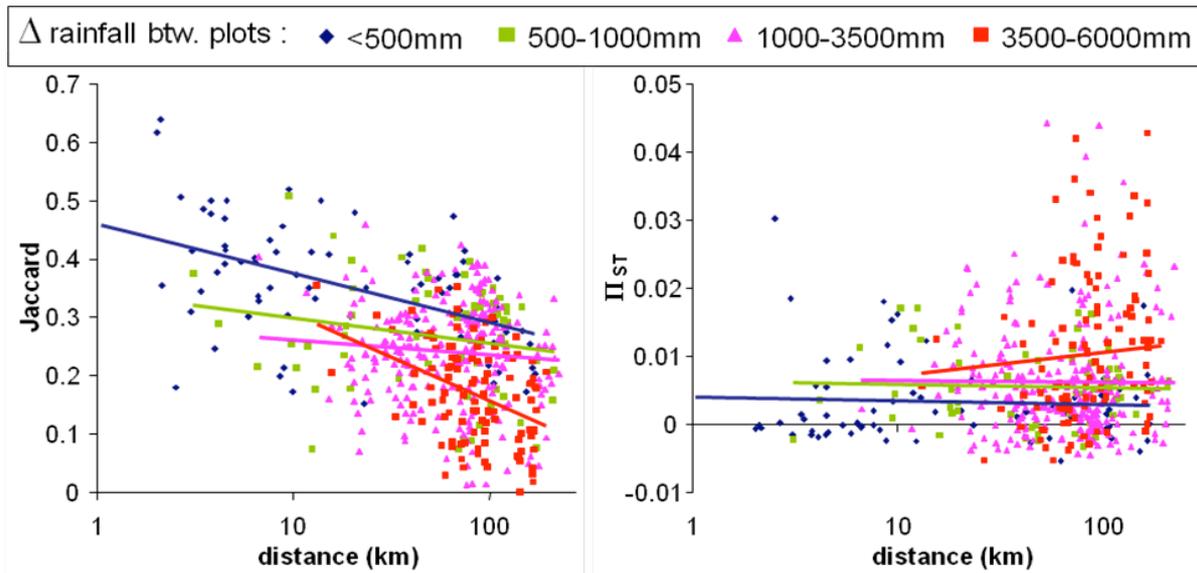


Figure 8. Similarité floristique (coefficient de Jaccard) et degré d'agrégation phylogénétique (Π_{ST}) entre paires de 50 parcelles de forêt sempervirentes (arbres de dbh > 10 cm) du réseau KBSP en fonction de la distance géographique et de la différence de pluviométrie. La similarité floristique dépend à la fois de la distance géographique et du gradient écologique alors que l'agrégation phylogénétique ne réagit qu'à ce dernier.

Les tests de randomisation de la phylogénie permettent de vérifier s'il y a un signal phylogénétique statistiquement significatif. Aux différents niveaux d'analyses, la moyenne de $\Pi_{ST} > 0$ (les espèces au sein des parcelles sont en moyenne plus apparentées qu'entre parcelles) ce qui s'interprète comme une agrégation phylogénétique. Celle-ci diminue au fur et à mesure que l'on considère un ensemble écologiquement plus homogène et n'est pas significatif au sein des forêts décidues humides. Ces dernières semblent donc répondre à une dynamique neutraliste. On ne peut toutefois exclure des effets de compensation entre processus favorisant une agrégation et d'autres favorisant une surdispersion phylogénétique, ou simplement un manque de puissance statistique. L'inclusion des traits des espèces dans des analyses futures permettrait de pouvoir mieux interpréter les patrons observés.

Une analyse de la spécialisation des espèces vis-à-vis des types forestiers (sempervirent vs. décidu) à travers la phylogénie permet d'identifier plus précisément l'origine du signal phylogénétique. Les clades majoritairement inféodés aux forêts sempervirentes sont en particulier les Magnoliids, les Malpighiales et les Sapindales, alors que ceux inféodés aux forêts décidues sont principalement les Combretaceae et les Fabaceae. Il est intéressant de constater que les mêmes clades (excepté les Fabaceae) montrent les mêmes tendances de spécialisation vis-à-vis de la pluviométrie dans les forêts du Panama (Hardy et al. 2008, 2010) alors qu'il n'y a aucune espèce partagée. Certaines spécialisations écologiques seraient donc très conservées au cours de l'évolution des espèces dans certains clades.

En conclusion, on observe une agrégation phylogénétique dès que l'on compare des parcelles situées sur un gradient écologique. Les variables écologiques les plus explicatives étaient généralement par ordre d'importance décroissant la durée de la saison sèche, le volume de précipitation annuelle et l'altitude. Toutefois, cet ordre est à considérer avec prudence car ces variables sont en partie intercorrélées dans le jeu de données. Aucun effet de surdispersion phylogénétique n'a été observé. Etant donné qu'un signal phylogénétique de la niche est apparent, on peut en conclure que les effets de filtres écologiques ont un impact majeur sur le *turnover* d'espèces alors que les effets de compétition limitant la similarité phénotypique au sein des communautés semblent négligeables. Indépendamment des gradients écologiques contrôlés, le *turnover* d'espèce (Jaccard) est aussi fonction de la distance géographique, reflétant l'impact de la dispersion limitée des espèces.

5. Discussion et conclusion

L'enjeu principal de ce projet était d'établir un lien entre l'analyse phytoécologique des relations entre espèces et environnement, l'analyse de la structure phylogénétique des communautés et la modélisation neutraliste de la dynamique des communautés dans le contexte particulier des Ghâts occidentaux de l'Inde. Ce lien à finalement dû être établi, mais au prix de développements théoriques et méthodologiques beaucoup plus importants qu'il n'était prévu au début du projet. En particulier le modèle initial d'Hubbell et les modèles neutres à deux compartiments qui en avaient été dérivés en 2006 présentaient des difficultés d'ajustement des paramètres qui au final ne se sont pas révélés être seulement des problèmes calculatoires ou d'implémentation, mais bien des défauts de conception plus profonds. Il est d'ailleurs maintenant reconnu que plusieurs interprétations écologiques erronées ont été publiées dans de grandes revues suite à l'utilisation sans discernement de ces premières versions du modèle neutre.

Un certain nombre d'innovations proposées dans le cadre de ce projet ont permis de régler une partie des problèmes. Il s'agit : 1) d'une nouvelle approche pour estimer un paramètre de migration, I , pour chaque élément d'un réseau de petites parcelles forestières qui permet de rendre compte des variations dans l'espace du niveau d'isolement des communautés échantillonnées ; 2) de l'introduction d'un compartiment intermédiaire entre la métacommunauté et la communauté locale qui permet de s'affranchir de certaines hypothèses du modèle et de découpler l'estimation des paramètres de migration et de biodiversité de la métacommunauté pour obtenir des estimations plus robustes. Ces deux innovations, publiées dans de grandes revues (Munoz et al. 2007, 2008), ont déjà eu un certain impact dans la littérature (cf. ¹⁵ et ¹⁸).

Deux synthèses méthodologiques (Pélissier & Couteron 2007, Pélissier et al. 2008c) publiées en début de projet sur la base de résultats en partie acquis lors d'un précédent projet (projet DIME financé par le programme Ecosystème Tropicaux, convention n° CV02000074) ont permis de conduire une analyse détaillée des relations entre espèces et environnement dans les forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde (Ramesh et al. 2010). Les résultats obtenus confirment l'importance des paramètres bioclimatiques (pluviométrie, longueur de saison sèche et altitude) comme déterminants des variations spatiales de diversité de ces forêts, mais montre également une forte interaction avec l'intensité de la perturbation d'origine anthropique. Celle-ci reste cependant difficile à cerner/quantifier faute d'indicateurs pertinents indépendants de la végétation. Le cadre d'analyse utilisé à également dû être transposé aux statistiques d'estimation des taux de migration basée sur le G_{ST} de la génétique des

populations, établissant ainsi un lien formel entre analyses multivariées et modèle neutre. Ces résultats, qui n'ont pas encore été publiés, sont très prometteurs car ils ouvrent assez nettement la voie vers un partitionnement des effets neutres et non neutres et vers la mise au point de tests statistiques des attendus neutralistes (cf. § 4.1.3).

D'autres résultats analytiques et simulateurs ont permis d'établir également un lien entre modèles neutres spatialement explicites et implicites (Beeravolu Reddy et al. 2010). Les résultats obtenus permettent de cerner la sensibilité du modèle neutre aux variations de taille des communautés locales et de distances de dispersion. Ils permettent aussi de mettre en évidence des anomalies dans les estimations des taux de migration que l'on trouve dans la littérature, soulignant qu'un simple modèle de dispersion limitée ne suffit pas à rendre compte des observations de terrain, en particulier celles faites dans les Ghâts occidentaux de l'Inde.

Finalement des tests nouveaux, basés sur la théorie neutre, sont proposés pour déterminer l'agrégation ou la surdispersion phylogénétique des communautés (Hardy 2008, Hardy & Jost 2008). Appliqués aux données des Ghâts occidentaux de l'Inde, ces tests montrent une agrégation phylogénétique des parcelles qui témoignent de l'impact fort des effets de filtrage environnemental sur la variabilité spatiale des communautés par rapport aux effets de compétition, et un effet de dispersion limitée résiduelle une fois les principaux effets de niche éliminés (Hardy et al. 2010).

En conclusion, ce projet a été très fructueux sur le plan théorique et méthodologique et par voie de conséquence probablement un peu moins qu'attendu sur les aspects d'applications concrètes pouvant aider à la gestion des forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde. Il pose néanmoins un certain nombre de liens fondamentaux entre différentes approches qui à terme devraient permettre des avancées significatives dans la compréhension de l'organisation spatiale de la diversité des forêts tropicales. Il a également permis de mettre à la disposition de la communauté scientifique des outils d'analyse sous la forme de logiciels libres pour mettre en œuvre les innovations méthodologiques.

6. Liste des publications relatives au projet

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

Les options d'archivage et de distribution des articles sont données d'après <http://www.sherpa.ac.uk/romeo> : PDF (version éditeur) ; Post-print (version auteur post-évaluation) ; Pre-print (version auteur pré-évaluation).

6.1. Articles scientifiques

- ♦ Beeravolu, C. R., Couteron, P., Pélissier, R. & Munoz, F. 2009. Studying ecological communities from a neutral standpoint: a review of models' structure and parameter estimation. *Ecological Modelling*, 220: 2603-2610. (Post-print)

- ◆ Beeravolu, C. R., Munoz, F., Pélissier, R. & Couteron, P. 2010. Does spatially implicit neutral migration limitation imply seed dispersal limitation among tropical forest communities? *Submitted*.
- ◇ Dray, S., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, G., de Caceres, M., Dufour, A.-B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Pélissier, R., Thioulouse, J. & Wagner, H. 2010. Community ecology in the age of spatial analysis. *Submitted*.
- ◇ Hardy, O. J. 2008. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96: 914-926. (Pre-print)
- ◇ Hardy, O. J. & Jost, L. 2008. Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. *Journal of Ecology*, 96: 849-852. (Pre-print)
- ◇ Hardy, O. J., Couteron, P., Munoz, F., Pélissier, R. & Ramesh, B. R. 2010. Phylogenetic turnover in tropical tree communities: impact of biogeography and environmental filtering along a rainfall gradient. *To be submitted*.
- ◆ Munoz, F., Couteron, P., Ramesh, B.R., & Etienne, R.S. 2007. Estimating parameters of neutral communities: from one Single Large to Several Small samples. *Ecology*, 88: 2482-2488. (Post-print)
- ◆ Munoz, F., Couteron, P. & Ramesh, B.R. 2008. Beta-diversity in spatially implicit neutral models: a new way to assess species migration. *The American Naturalist*, 172: 116-127. (Pre-print)
- ◆ Munoz, F. & Couteron, P. 2010. Unbiased estimation of immigration in neutral communities using the $G_{ST}(k)$ statistic: analytical results and practical insights. *Submitted*.
- ◆ Munoz, F., Couteron, P. & Ramesh, B. R. 2010. Immigration intensity as measured by a neutral approach at several taxonomic levels: insights from tropical forests in India and Central America. *Submitted*.
- ◇ Pélissier, R., & Couteron, P. 2007. An operational, analytical framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology*, 95: 294-300. (Pre-print)
- ◇ Pélissier, R., Couteron, P. & Dray, S. 2008c. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, 89: 3227-3232. (Post-print)
- ◇ Pélissier, R., Pascal, J.-P., Ramesh, B. R., Ayyappan, N., Ramalingam, S. R., Aravajy, S., Jayapalan, G., Barathan, R. & Madelaine-Antin C. 2010. Twenty years of tree species demography in Uppangala Permanent Sample Plot, an undisturbed dense moist evergreen dipterocarp forest in the Western Ghats of India. To be submitted, with a preliminary version available from <http://www.ifpindia.org/biodiversityportal>.
- ◆ Ramesh, B. R., Swaminath, M. H., Patil, S. V., Dasappa, Pélissier, R., Venugopal, P. D., Aravajy, S., Elouard, C. & Ramalingam, S. R. 2010a. Forest stand structure and composition in 96 sites along environmental gradients in the central Western Ghats of India. *Ecology*, in press.
- ◆ Ramesh, B. R., Venugopal, P. D., Pélissier, R., Patil, S. V., Swaminath, M. H. & Couteron, P. 2010b. Mesoscale patterns in the floristic composition of forests in the central Western

Ghats of Karnataka, India. *Biotropica*, doi 10.1111/j.1744-7429.2009.00621.x. (Pre-print)

6.2. Communications et posters

- ◆ Beeravolu Reddy, C., Munoz, F., Pélissier, R. & Couteron, P. 2010. Can we relate species migration under the neutral theory to the seed dispersal process in tropical forests? Présentation au Colloque National d'Ecologie Scientifique "*Ecologie 2010*", 2-4 Septembre 2010, Corum, Montpellier, France. [Oral presentation accepted].
- ◇ Hardy, O. J., Eyraud, J., Parmentier, I., Ramesh, B. R., Senterre, B. 2008. The phylogenetic structure of tree communities: insights from small inventory plots of tropical forests on different continents. Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, 8-13 June 2008, Paramaribo, Suriname. [Oral presentation]
- ◇ Madelaine, C., Pélissier, R., Pascal, J.-P., Ramesh, B. R., Aravajy, S., Ramalingam, S. & Couteron, P. 2007. Long-term monitoring of the dynamics of a primary evergreen forest in the Western Ghats of India: Results and prospects. Inaugural Conference of the Asian Chapter of the Association for Tropical Biology and Conservation, 6-8 March 2007, Mahabalipuram, India. [Poster]
- ◆ Munoz, F., Couteron, P., Ramesh, B.R. & Beeravolu, C. R. 2008. Using a neutral approach to estimate the influx of immigrants in ecological communities. Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, 8-13 June 2008, Paramaribo, Suriname. [Oral presentation]
- ◇ Pélissier, R. & Couteron, P. 2008. *Diversity* package, for additive and distance-dependent apportionment of species diversity. Workshop SEDAR, Spatial Ecological Data Analysis with R, 26-28 May 2008, Lyon, France. [Oral presentation]
- ◇ Pélissier, R., Ramesh, B. R. & Ayyappan, N. 2008b. Results and prospects from 20 years of scientific research in Uppangala, a permanent forest plot in Kodagu. IFP-KFD meeting, 24 October 2008, Bangalore, India. [Oral presentation]
- ◆ Venugopal, P. D., Pélissier, R., Ramesh, B. R., Belna, K. & Couteron, P. 2010. Influence of environment, and disturbance on the patterns of tropical plant species diversity in Western Ghats, India. 95th Annual Meeting of the Ecological Society of America "*Global Warming*", 1st-6th August 2010, Pittsburgh, Pennsylvania, USA. [Oral presentation accepted].

6.3. Rapports de fin d'étude

- ◆ Belna, K. 2006. *Analysis of the floristic variation across the 1-ha plots laid out in the Western Ghats of Karnataka for the FFEM project*. Rapport de stage de Césure INAPG, Institut Français de Pondichéry. 54 pp.
- ◆ Beeravolu Reddy, C. 2010. *Modèles et analyses statistiques spatialisées pour l'étude des communautés biologiques tropicales hyper-diverses. Application aux communautés d'arbres des forêts tropicales humides des montagnes du sud de l'Inde*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier 2, en cours de rédaction. (Dir. P. Couteron & R. Pélissier)

- ◇ Madelaine-Antin, C., 2009. *Dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes : variabilité inter et intraspécifique de la croissance des arbres et trajectoires de développement en forêt dense humide sempervirente des Ghâts occidentaux de l'Inde*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier 2, 245 p. (Dir. P. Couteron & R. Pélissier)
- ◇ Pélissier, R. 2010. Mésoécologie de la diversité des forêts tropicales humides. Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Montpellier 2, 72 p.
- ◆ Venugopal, P. D. 2008. *Regional patterns in the floristic composition and structure of forests in the Western Ghats, India. Internal study*. French Institut of Pondicherry, Pondicherry, 56 p.

6.4. Document de synthèse à destination des services forestiers

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

6.5. Routines informatiques et logiciels libres

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