



BIODIVERSITE ET PAYSAGES EN FORET GUYANAISE

LANDSCAPE AND BIODIVERSITY IN FRENCH GUIANAN FORESTS

Programme Ecosystèmes Tropicaux
Rapport de fin de contrat

Office National de la Chasse et de La
Faune Sauvage

Direction Etudes et Recherche

Cécile Richard-Hansen

Campus agronomique

BP 316 – 97379 Kourou Cedex

Cecile.richard-hansen@ecofog.gf

Date : 26/07/2010

N° de contrat : 430

Date du contrat : 21/12/2006

SYNTHESE DESTINEE A PUBLICATION

BIODIVERSITE ET PAYSAGES EN FORET GUYANAISE

PROGRAMME ECOSYSTEMES TROPICAUX 2005

ASPECTS ADMINISTRATIFS ET OBJECTIFS DES RECHERCHES

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement :	30/08/2007
Montant du budget :	451 100 €HT
Subvention MEDD :	60 000 €
Cofinancements obtenus :	115 010 €

Fond pour l'Environnement et le Développement Durable (FEDD) de l'ONF (dotations annuelles en 2006 – 2007 et 2008)

Participants au projet :

Responsable scientifique du projet :

Cécile Richard-Hansen – ONCFS -

Campus Agronomique, BP 316 – 97 379 Kourou Cédex. Tel : 05 94 32 92 16 Fax : 05 94 32 43 02 eMail cecile.richard-hansen@ecofog.gf

Noms et organismes des autres partenaires scientifiques bénéficiaires

Stéphane Guitet et Olivier Brunaux – ONF – Direction Régionale de Guyane

Gaëlle Jaouen – UMR ECOFOG – AgrosParisTech-Engref Centre de Kourou

Sophie Gonzalez – IRD- Herbar de Cayenne

MOTS CLES

Habitats naturels ; géomorphologie ; biodiversité ; forêt tropicale humide ; Guyane française ; biogéographie ; typologie forestière ; gestion de la biodiversité ; cortèges faunistiques ; relations faune-habitats ; relations sol-végétation.

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Les habitats naturels correspondent au niveau d'expression de la biodiversité le plus opérationnel en termes d'aménagement du territoire et de gestion des populations en forêt tropicale humide guyanaise.

L'objectif de ce projet est donc de développer les outils nécessaires aux gestionnaires pour caractériser et spatialiser les grands habitats forestiers du massif guyanais, connu pour sa diversité et sa complexité. Il vise à établir à une typologie précise de ces habitats, incluant les paramètres spécifiques et structuraux pour la faune et la flore, et à élaborer une méthode de spatialisation basée sur la géomorphologie qui semble être la clef d'entrée la plus pertinente pour comprendre la structuration de la biodiversité en Guyane à l'échelle du paysage.

I. PRESENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

La forêt guyanaise présente une forte diversité spécifique, tant végétale qu'animale. Pour préserver et valoriser durablement cette biodiversité, les différents gestionnaires de cet environnement et les aménageurs guyanais ont besoin de connaître sa structuration à une échelle compatible avec leur niveau d'action, c'est-à-dire à l'échelle des paysages définis comme « une portion de territoire hétérogène composée d'ensembles d'écosystèmes en interactions qui se répètent de façon similaire dans l'espace » (Forman et Godron in (Burel and Baudry 1999)).

La géomorphologie, science qui a pour objet la description et l'explication du relief de la Terre selon le support géologique et l'historique bioclimatique, pourrait être un élément structurant de la biodiversité forestière, tant à l'échelle locale, qu'à l'échelle du paysage. En effet, d'une part, les relations entre la géomorphologie et l'organisation des sols tropicaux sont bien connues et d'autre part l'influence du sol sur la biodiversité forestière a été bien montrée. La géomorphologie pourrait aussi être un élément structurant de la biodiversité animale. Des différences de répartition des mammifères ou des primates ont par exemple été montrées en Amazonie entre les zones inondables de « varzea » et les terrains exondés de « terre ferme ». La géomorphologie apparaît donc comme un prédicteur possible de la biodiversité qui peut permettre aux gestionnaires de milieux naturels de mettre en place des outils de gestion cartographiques et typologiques.

L'objectif de ce projet est donc de développer les outils nécessaires aux gestionnaires et aux chercheurs pour identifier et caractériser les grands types d'habitat, considéré comme « un ensemble indissociable comprenant un compartiment stationnel, une végétation associée et une faune ayant tout ou partie de ses activités vitales sur l'espace considéré » (Rameau 2001). L'étude des relations entre habitats et géomorphologie doit ensuite permettre de spatialiser ces habitats et de définir les différents paysages forestiers de Guyane, permettant une représentation cartographique de la biodiversité guyanaise.

MATERIELS ET METHODES

Le premier volet du projet consiste donc à mettre au point une méthode de stratification de l'espace forestier en unités de paysage en se basant sur une approche géomorphologique. Un modèle numérique de terrain (SRTM 30m) a été utilisé pour analyser les reliefs de la Guyane. Une méthode de segmentation orientée sur les reliefs élémentaires a été développée. La classification de ces unités de modèles puis l'analyse de leur organisation géographique a été effectuée par des méthodes de statistiques spatiales.

Le second volet a consisté à définir une typologie des habitats à partir de descriptions de terrain faites sur 14 sites répartis sur la bande de forêts aménagées de Guyane (bande de 70km de large environ, longeant la côte Atlantique sur toute la largeur du territoire). Sur chaque site, 4 layons de 3km ont été tracés puis décrits en s'intéressant à la structure forestière (densité et taille des arbres et des palmiers, hauteur et ouverture de la canopée...), à la composition floristique et aux facteurs environnementaux (topographie, sol, hydromorphie ...). L'unité de description est une « placette » de 100m sur 20m.

Le volet suivant s'est intéressé à mettre en évidence l'existence de différents types de paysages forestiers en analysant les relations entre les formes géomorphologiques déterminées dans le premier volet de l'étude et la variabilité des habitats décrits dans le deuxième volet. Des relations statistiques sont établies entre les types géomorphologiques et les paramètres de structure et de composition les plus importants pour discriminer les habitats.

Un dernier volet spécifique à la diversité faunistique a été développé. Les abondances de la grande faune (18 espèces de mammifères et d'oiseaux terrestres), sont mesurées par la méthode du transect linéaire (IKA) sur 11 sites différents dont les habitats et caractéristiques forestières ont donc été décrits par les premières étapes de cette étude, portant ainsi à 23 les références de ce type pour la Guyane. Les analyses statistiques cherchent à définir la structure des communautés animales et l'abondance des différentes espèces en fonction de paramètres environnementaux simples, des types d'habitats et des paysages définis précédemment.

RESULTATS

Une carte des reliefs élémentaires couvrant toute la Guyane et distinguant 13 types géomorphologiques a été finalisée selon une procédure totalement objective. L'analyse de leur répartition spatiale, de leur agrégation et de leur diversité locale a permis de subdiviser la Guyane de façon semi-automatique en 82 régions naturelles qui ont été classées en 12 types de paysage forestier. Cette méthode apporte des éléments de stratification de l'espace forestier objectifs (car automatisés) et précis (car quantifiables et validés par des experts connaissant très bien la réalité du terrain) pour toute la Guyane et fournit la base des volets suivants.

Les variables descriptives des peuplements forestiers, relevées sur le terrain, ont été analysées et validées quand à leur pouvoir explicatif puis utilisées pour tester la robustesse de la typologie établie précédemment par Hoff (2001) pour les forêts des Départements d'Outre-mer, essentiellement basée sur les paramètres environnementaux. Il s'est avéré nécessaire d'adapter cette typologie qui ne rend pas bien compte de la variabilité des forêts guyanaises. L'intégration des variables de structure et de composition floristique permet d'obtenir des types nettement plus homogènes, au nombre de 10. Les types d'habitats se distribuent essentiellement sur un axe lié à la dynamique forestière : opposant des forêts denses et matures (fortes densités, forte surface terrière, canopée haute et abondance d'essences tolérantes à l'ombre) à des forêts perturbées (canopée ouverte, forte intensité de perturbation par des chablis et composition floristique héliophile). La dominance de certaines espèces ou familles permet aussi de définir des faciès de composition. La position topographique montre aussi une influence sensible sur la composition globale l'organisation des peuplements mais avec un effet encore mal cerné. Ces analyses complexes restent à finaliser.

Les layons, correspondant à l'échelle des paysages, apparaissent comme le niveau de perception le moins variable et donc le plus efficace pour représenter un peuplement le plus homogène possible. Ils ne permettent cependant pas d'aborder correctement la problématique de diversité floristique spécifique. Leur surface est sans doute légèrement inférieure à la surface optimale pour capter toute la diversité botanique. L'analyse faite au niveau des types de paysages, regroupés en 4 grandes catégories (montagnes, plateaux élevés, plateaux surbaissés et zones basses) montre un lien très fort avec les caractéristiques du peuplement forestier et permet de définir des peuplements différents de part leur composition, leur richesse en bois et palmiers et la physionomie des différentes strates forestières (sous-bois, canopée, lianes...).

Les communautés animales apparaissent, quant à elle, structurées différemment selon les sites étudiés. En dehors de tout impact anthropique, les cortèges faunistiques plutôt dominés par les grands primates comme les atèles s'opposent par exemple à ceux plutôt riches en petits cervidés forestiers (*Mazama* sp.). Les petits et moyens primates sont plus typiques d'un autre type de zone. Les grands descripteurs cartographiques d'une zone, comme les paramètres fins d'habitats relevés sur le terrain, peuvent être corrélés avec ces dominances de certaines espèces. Ainsi, dans la plupart des cas, les préférences locales d'habitat d'une espèce semblent se refléter sur son abondance globale, qui s'avère donc supérieure dans les sites qui présentent majoritairement de telles caractéristiques. La typologie basée sur les unités de

paysage établie dans la première partie de cette étude s'avère pertinente pour expliquer une part de la variabilité des peuplements faunistiques. Les types géomorphologiques « plateaux et collines basses » et « montagnes » se distinguent bien par des cortèges faunistiques assez différents, bien que constitués des mêmes espèces, mais en proportions variables. De même, une classification de types de végétation forestière précédemment établie par analyse d'images satellitaires par Valéry Gond correspondrait à des assemblages de faune légèrement différents. La chasse induit une certaine déstructuration de ces communautés, en affectant les espèces de manière différente selon leur intérêt cynégétique et leur vulnérabilité.

DISCUSSION-CONCLUSION

Le travail effectué permet de catégoriser de façon assez précise les principaux géomorphotypes présents sur le territoire guyanais. Cette cartographie doit encore être améliorée pour une utilisation à l'échelle locale (1/25 000ème) le bruit étant encore important, mais elle se montre très pertinente à une échelle régionale en mettant en évidence la diversité des unités de reliefs à ce niveau.

Concernant la caractérisation des grands habitats forestiers, l'articulation entre l'échelle des paysages et l'échelle de la station doit encore être approfondie. Les résultats obtenus montrent qu'il existe un potentiel de classification à l'échelle stationnelle plutôt lié par ordre d'importance i) à l'opposition logique entre terre ferme et zones hydromorphes ; ii) à la dynamique successionnelle opposant forêts matures et forêts ouvertes ; iii) à une influence sensible de la position topographique, intégrant certainement les conditions de sol. Il est envisageable d'aboutir à une requalification de la typologie d'habitats d'ici deux ans. Une suite à ce projet est déjà lancée grâce à des financements européens (PO-Feder).

Les variables principales décrivant les peuplements et la répartition des habitats semblent bien suivre l'organisation géomorphologique et il paraît possible d'extrapoler les descriptions obtenues sur les zones étudiées à toutes les zones semblables environnantes pour établir ainsi une cartographie prédictive des paysages et des habitats. Des applications ont déjà été faites en ce sens à différentes occasions (élaboration du Schéma Départemental d'Orientation Minière – modernisation des ZNIEFF), mais ce volet mérite encore des développements.

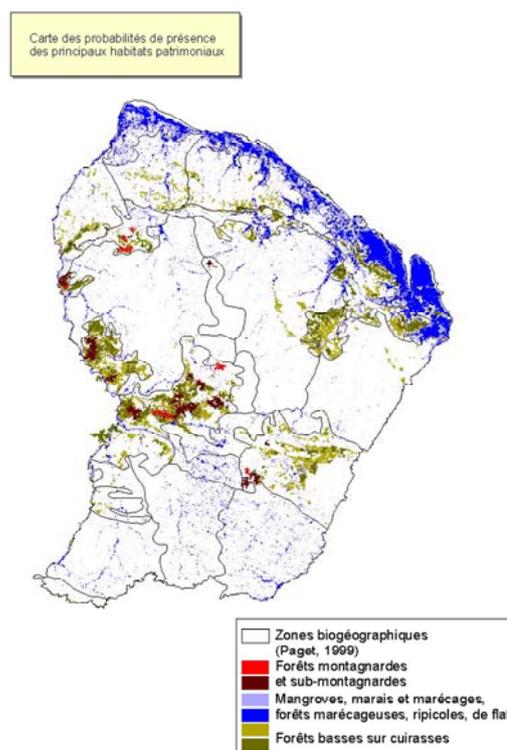
Une organisation des peuplements faunistiques en relation avec les paramètres environnementaux a été mise en évidence, à la fois avec des variables locales descriptives des sites et des typologies globales à l'échelle du département. Les types sont cependant assez globaux, et la différence entre cortèges faunistiques n'est pas suffisamment importante pour mettre en évidence par exemple l'impact de la chasse sur la structure d'une communauté. Un des objectifs initiaux était en effet de pouvoir déduire un impact de la chasse en fonction d'une composition théorique de la faune d'une zone, prédite d'après son type forestier. L'augmentation de l'échantillonnage apportera probablement des précisions. De même, la dimension plus explicative des corrélations constatées entre abondances d'espèces animales, structure du milieu et composition botanique pourra se clarifier avec l'augmentation de l'échantillonnage de zones.

II. ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

Ce projet a été conçu pour fournir des outils pratiques répondant aux besoins des gestionnaires d'espaces naturels et des aménageurs. Si les outils obtenus, typologies et cartographies, sont plus ou moins aboutis, ils ont cependant tous déjà fait l'objet d'un transfert local à la demande express de bureaux d'étude, d'administrations ou d'organismes de recherche ce qui dénote l'importance de la thématique développée dans ce projet et le manque cruel de développement - partiellement comblé par ce projet - en matière de représentation de la structuration de la biodiversité à l'échelle des paysages.

- **La méthode de stratification** de l'espace forestier en unités de paysage en se basant sur l'approche géomorphologique est effectuée avec un niveau de précision et d'objectivité jamais atteint en Guyane jusqu'à présent. Ce travail peut donc faire référence pour des échelles inférieures au 1/100 000^{ème} mais les efforts doivent être poursuivis pour que la cartographie soit utilisable à l'échelle locale (1/25 000^{ème}) – Une **carte des régions naturelles et des types de paysage** a d'ores et déjà pu être éditée et diffusée auprès des partenaires de la recherche (UMR EcoFoG et UMR Amap) fortement intéressés par le changement d'échelle (de la parcelle au territoire) notamment pour des questions de modélisation spatiale (projet GuyaSim du CIRAD en cours de soumission) et de test de représentativité des dispositifs de recherche (réseau de placettes GUYAFOR). Une diffusion plus large est prévue auprès des collectivités, aménageurs et bureaux d'étude une fois que l'article scientifique concernant l'étude géomorphologique sera paru (rédaction en cours). Elle sera accompagnée d'une notice descriptive des différents types de paysage et des zones biogéographiques auxquels se rattachent ces régions naturelles.

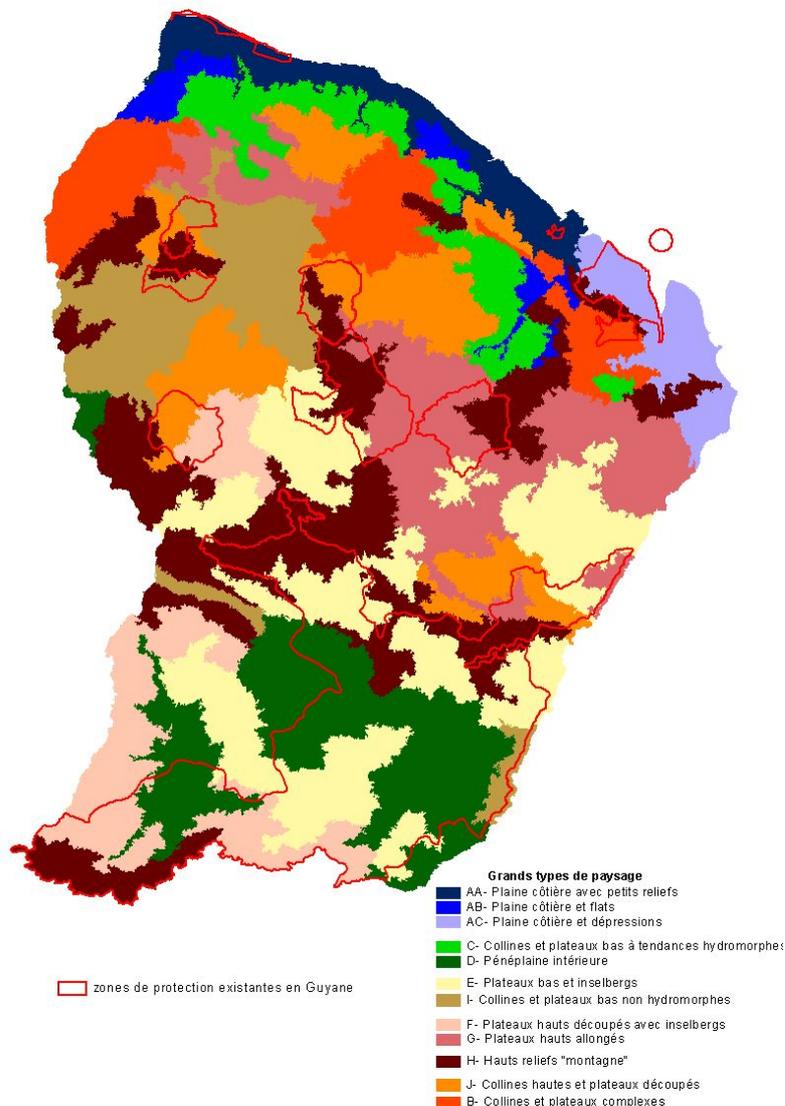
- **La carte géomorphologique** a déjà fait l'objet d'une mise en pratique dans le cadre de la réflexion pour la prise en compte de la biodiversité dans la mise en place du **SDOM** (Schéma Départemental d'Orientation Minière) en 2008 et 2009. Bien que la typologie des types de paysage n'ait pas pu être finalisée à cette occasion, la carte des unités de modèles a été une base essentielle de la démarche en fournissant une quantité importante de données spatialisées : elle a permis d'élaborer des cartes prédictives de présence des habitats patrimoniaux les mieux connus (ci-contre) et a été un élément supplémentaire démontrant la variabilité des paysages du Nord de la Guyane par rapport à ceux du Sud, incitant ainsi à compléter l'effort de protection sur la zone Nord non concernée par le Parc Amazonien. La démarche présentée a été appréciée par les différents acteurs de l'aménagement du territoire.



- Si la typologie des habitats n'est pas encore totalement aboutie, les résultats obtenus montrent qu'il existe un potentiel de classification à l'échelle stationnelle. Il est envisageable d'aboutir à une requalification de la typologie d'habitats d'ici deux ans à l'issue du projet PO-Feder, qui prend la suite de cette première étape. Les résultats partiels déjà obtenus font cependant déjà l'objet d'un transfert en continu à la DIREN et à un

Biodiversité et paysages en Forêt Guyanaise

bureau d'étude (Biotope) dans le cadre de la démarche de modernisation des ZNIEFF actuellement en cours. Là encore, les attentes sont importantes car la démarche implique de hiérarchiser et de comparer différentes parties du territoire en fonction de l'originalité, la rareté, la vulnérabilité des habitats qu'elles renferment. La cartographie des paysages permet déjà de confronter le réseau d'espaces protégés et de ZNIEFF existant avec la variabilité des paysages présents en Guyane même si tous ne sont pas encore précisément décrits (voir carte ci-dessous). Cette comparaison permet d'orienter les prochains efforts d'inventaire sur les paysages les plus rares et les moins bien connus à ce jour.



III. LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation.

Cornu JF., Carozza JM., Guitet S., Brunaux O. et Freycon V. in prep. Méthode de cartographie géomorphologique automatique orientée modelés.

Guitet S., Brunaux O. Cornu J.-F., Carozza J.-M., Betbeder J., Jaouen G. in press. Landscapes and biodiversity in french guiana's forests : a mesoscale mapping method. Proceedings of the 15th meeting of Caribbean foresters in Guadeloupe. Publication of the USDA Forest Service IITF 2010.

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

Richard-Hansen C., Guitet, S, Ingrassia, F., Brunaux, O. 2005. Biodiversité et paysages en forêt tropicale humide guyanaise. Rapport scientifique ONCFS 2005. 53-57.

Richard-Hansen, C. 2008. GUYANE : Les Habitats Forestiers Guyanais à la Une. ONCFS Actualités.

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

Betbeder, J. 2009. Application de modèles géostatistiques pour une cartographie de la biodiversité forestière à l'échelle des paysages en Guyane française. Rapport de Master 1, Université Supérieure Agricole d'Angers.

Communications dans les médias

Guitet, S., Richard-Hansen, C. 2009. Les Habitats Guyanais. « Paroles de Scientifiques » Emission Radio sur RFO Guyane: 2 semaines d'antenne quotidienne. Enregistrement le 29/09/09.

Expertises

Participation à l'élaboration de la cartographie de la Biodiversité en Guyane pour l'élaboration du Schéma Départemental d'Orientation Minière SDOM (pilotage : mission interministérielle).

Participation à la démarche de modernisation des ZNIEFF de Guyane (pilotage : DIREN)

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

Guitet, S., Richard-Hansen, C., Brunaux, O., Jaouen, G. 2008. Landscape and biodiversity in French Guiana rainforest. Annual meeting 2008 of The Association for Tropical Biology and Conservation. 9-13 June 2008, Paramaribo, Suriname.

Jaouen G., Guitet S., Richard-Hansen C. y Brunaux O. 2010. La fauna silvestre y su hábitat en la Guayana Francesa. IX Congreso Internacional sobre Manejo de Fauna en la Amazonia y America latina. Santa Cruz, Bolivia. 7-14 mai 2010.

Guitet S., Brunaux O. Cornu J.-F., Carozza J.-M., Betbeder J., Jaouen G. 2010. Paysages et Biodiversité en forêt guyanaise : méthode de cartographie des habitats à l'échelle régionale. 15eme colloque des forestiers de la Caraïbe. Les changements climatiques, ses effets sur la gestion forestière et la biodiversité. 14 au 18 juin 2010, Guadeloupe.

Autre : Conférence grand public

Richard-Hansen, C. & Guitet, S. 2009. Habitats et paysages forestiers de Guyane Des outils pour gérer la biodiversité. Cycle de Conférences « Les Vendredis d'IRISTA »

RESUMES

EN FRANÇAIS

RESUME

Les habitats correspondent au niveau d'expression de la biodiversité le plus opérationnel en termes d'aménagement et de gestion en forêt tropicale humide, cependant, aucune typologie précise n'existe jusqu'à présent pour la forêt guyanaise. L'objectif de ce projet est donc de développer les outils nécessaires aux gestionnaires et aux chercheurs pour identifier, caractériser et spatialiser les grands habitats forestiers guyanais, en incluant les paramètres de composition en espèces végétales et animales, la structuration de ces espèces et les descriptions précises de l'environnement. La géomorphologie semble être la clef d'entrée la plus pertinente pour fournir un socle à l'organisation spatiale des habitats et des paysages.

Le projet est structuré en quatre volets. Le premier a consisté à mettre au point une méthode de stratification de l'espace forestier en unités de paysage, en se basant sur une approche géomorphologique et à partir d'un modèle numérique de surface sur l'ensemble du département. L'assemblage caractéristique d'unités de modèles spatialement répétés permet de définir 12 principaux types d'unités de paysage, qui dessinent 82 régions naturelles dans tout le territoire. Le second volet a consisté à définir une typologie des habitats à partir de descriptions de terrain faites sur 14 sites. Les paramètres relevés rassemblent des variables de structure forestière, de composition floristique et de mésologie. La typologie existante de Hoff (2001) doit être adaptée aux conditions guyanaises. L'intégration des variables de structure et de composition floristique permet d'obtenir 10 types d'habitat, nettement plus homogènes. Ces types d'habitats se distribuent essentiellement sur un axe opposant des forêts denses et matures (fortes densités, forte surface terrière, canopée haute et abondance d'essences caractéristiques de ces milieux) à des forêts perturbées (canopée ouverte, forte intensité de perturbation par des chablis et composition floristique adaptée). L'assemblage des placettes par type mène à la troisième étape de ce projet qui est l'analyse à une échelle supérieure, au niveau du paysage. L'objectif de ce troisième volet est de faire le lien entre la géomorphologie, les paysages et les habitats afin d'établir une cartographie prédictive. L'analyse au niveau des types de paysages regroupés en 4 grandes catégories (montagnes, plateaux élevés, plateaux surbaissés et zones basses), montre un lien fort avec les caractéristiques du peuplement forestier. Le quatrième volet de l'étude a consisté à chercher à mettre en relation les peuplements animaux avec les paramètres environnementaux, les typologies d'habitats et/ou d'unités de paysage définis précédemment. Les communautés animales apparaissent structurées différemment selon les sites étudiés. Les grands descripteurs cartographiques d'une zone, comme les paramètres fins d'habitats relevés sur le terrain, peuvent être corrélés avec les dominances de certaines espèces animales. Dans la plupart des cas, les préférences locales d'habitat d'une espèce semblent se refléter sur son abondance globale, qui s'avère donc supérieure dans les sites qui présentent majoritairement de telles caractéristiques. La typologie des unités de paysage établie dans la première partie de cette étude s'avère pertinente pour expliquer une part de la variabilité des peuplements faunistiques. La chasse induit une certaine déstructuration de ces communautés, en affectant les espèces de manière différente selon leur intérêt cynégétique et leur vulnérabilité.

MOTS CLES

Habitats naturels ; géomorphologie ; biodiversité ; forêt tropicale humide ; Guyane française ; biogéographie ; typologie forestière ; gestion de la biodiversité ; cortèges faunistiques ; relations faune-végétation ; relations sol-végétation.

IN ENGLISH

ABSTRACT

Habitats represent a useful level for biodiversity management in tropical forests, but few description and typology exist to date for French Guianian forest. This projects aims at providing a basic tool to identify, characterize and spatialize large forests habitats of French Guiana, using botanical and animal assemblies as well as structural parameters of the forest and of the environment. Geomorphology was selected as a pertinent basis for the spatial organization of habitats and landscapes diversity.

The first part of this project was to find a stratification method of the forest in different landscape units, based on a geomorphological analysis of a Digital Elevation Model. Relief units' assemblies and spatial organization allowed us to characterize 12 main landscape types, structuring themselves in 82 natural regions in the whole territory.

The second part of the study consisted in defining a habitat typology based on field data from 14 study sites. Descriptive parameters collected concerned forest structure, floristic and faunistic composition, and physical characteristics. The former Hoff (2001) typology had to be adapted to local conditions. Ten relatively homogeneous habitat types could be described by taking into account structural and botanical variables. Those forests types are distributed along a gradient from mature and dense forests (high tree densities and basal area, high canopy and typical tree species) to more perturbed forests (fragmented canopy, high occurrences of gaps and associated vegetation). Spatial organization of habitats units allows shifting to a more large scale of landscape analysis. This third step aims at finding relationships between geomorphology, landscapes and habitat, in order to produce a predictive map. The four broad landscape categories ("Mountain"; "High plateau"; "low plateau"; "lower areas") showed strong relationships with the forest's characteristics.

In the ultimate part, wildlife communities were characterized and related to environmental conditions, habitat or landscape types as defined in first steps of the study. Wildlife forest communities presented structural differences between different study sites. Broad environmental parameters as well as more precise habitat variables could be correlated with some dominant species' abundances. Local habitat selection observed at small scale for some species seems to be reflected on their global abundance, this one being higher in sites presenting high proportions of this habitat characteristic. The typology proposed in the first part of the study was found pertinent and explains a part of the variability between animals' assemblies. Hunting partly modifies these community structures, affecting species in different ways according to their vulnerability to hunting pressure.

KEY WORDS

Natural habitats ; geomorphology ; biodiversity ; tropical rain forest ; French Guiana ; biogeography ; forest typology ; biodiversity management ; wildlife communities ; wildlife-vegetation relationships ; soil-vegetation relationships.

RAPPORT SCIENTIFIQUE

BIODIVERSITE ET PAYSAGES EN FORET GUYANAISE

PROGRAMME ECOSYSTEMES TROPICAUX 2005

Cécile Richard-Hansen

Stephane Guitet

Olivier Brunaux

Gaëlle Jaouen

Jean-François Cornu

Sophie Gonzalez

Julie Betbeder

Hervé Chevillotte

Table des matières

1	<i>Introduction – présentation de l'étude</i>	2
1.1	Problématique	2
1.2	Etat des connaissances et programmes en cours	2
1.3	Objectifs	3
1.4	Analyse des écarts	3
2	<i>Approche géomorphologique</i>	4
2.1	Introduction	4
2.2	Matériels et méthodes	5
2.3	Résultats	5
2.3.1	Typologie des unités de modelés	5
2.3.2	Validation des résultats	7
2.3.3	Définition des régions naturelles	8
2.4	Discussion	11
3	<i>Description des habitats</i>	11
3.1	Introduction	11
3.2	Matériels et méthode	12
3.2.1	Sites d'étude et données récoltées	12
3.2.2	Plan d'analyse	13
3.3	Résultats et discussion	14
3.3.1	Validation de la méthode pour l'approche « habitat »	14
3.3.2	Caractérisation des habitats	17
3.4	Conclusion	22
4	<i>Caractérisation de la biodiversité des paysages et lien avec la géomorphologie</i>	23
4.1	Introduction	23
4.2	Matériels et méthode	23
4.2.1	Echelles de travail et choix des variables	23
4.2.2	Plan d'analyse	23
4.3	Résultats	25
4.3.1	Représentativité des données à l'échelle des sites et layons	25
4.3.2	Relations entre données écologiques et géomorphologiques à l'échelle du paysage	27
4.3.3	Variabilité à une macro-échelle et réalisation d'un rendu cartographique	29
5	<i>Analyse des cortèges de faune et relations faune-habitat</i>	30
5.1	Introduction	30
5.2	Matériel et Méthodes	30
5.2.1	Sites d'étude	30
5.2.2	Données	31
5.2.3	Analyses	33
5.3	Résultats	34
5.3.1	Associations et oppositions d'espèces, cortèges de faune	34
5.3.2	Relations faune-habitat	35
5.3.3	Relation entre cortèges floristiques et faunistiques	37
5.3.4	Effets combinés habitat-flore sur certaines espèces d'intérêt	38
5.3.5	Validation de l'approche géomorphologique dans la typologie de communautés faunistiques	39
5.3.6	Influence de la Chasse	41
5.4	Discussion	42
6	<i>Conclusions</i>	43
7	<i>Références</i>	45

1 Introduction – présentation de l'étude

1.1 PROBLEMATIQUE

Les typologies classiquement utilisées par les forestiers pour décrire la diversité des peuplements ou des stations forestières, première approche de la biodiversité, n'ont pas encore été développées en forêt guyanaise. Les acquis scientifiques préalables sont encore très incomplets compte tenu de la complexité des phénomènes en jeu dans le fonctionnement de la forêt tropicale humide et de la diversité spécifique des peuplements forestiers qui dépasse fréquemment les 150 espèces d'arbre par hectare (pour plus de 1300 espèces recensées sur le département). A ce jour, la biodiversité ne fait donc l'objet d'aucun diagnostic de terrain précis ni de mesure objective par les gestionnaires des milieux naturels forestiers. Les habitats apparaissent dans ce contexte comme le niveau d'expression de la biodiversité le plus opérationnel en termes d'aménagement du territoire et de gestion des populations mais aucune classification précise n'existe pour les forêts de terre ferme qui représentent la grande majorité des formations naturelles guyanaises (Hoff 2001).

Le besoin d'outils de description et de cartographie de la biodiversité dépasse largement le seul gestionnaire forestier : c'est en effet une base essentielle de l'aménagement du territoire et le manque de méthodologie est aujourd'hui criant alors que se met en place en Guyane un Schéma Départemental d'Orientation Minière pour lequel il est extrêmement difficile de juger de la valeur patrimoniale des différentes composantes du territoire. De même, l'absence de connaissance quand à la variabilité et l'influence des habitats forestiers sur l'abondance et la composition de la faune rend tout à fait hasardeux la quantification des impacts de la chasse sur la faune sauvage dans des zones où aucun état initial n'est disponible. Par ailleurs, la volonté actuelle du gouvernement de voir s'appliquer un équivalent des directives communautaires Natura 2000 dans les DOM, afin de remplir ses objectifs de préservation de la biodiversité, nécessite en préalable l'élaboration ou l'adaptation des outils de base que sont les typologies d'habitat et leur cartographie.

1.2 ETAT DES CONNAISSANCES ET PROGRAMMES EN COURS

Ce projet s'intègre dans une démarche plus globale engagée par l'ONF, l'ONCFS et les organismes partenaires de SILVOLAB depuis une dizaine d'années en Guyane. Plusieurs projets de recherche ont en effet été menés depuis 1997 afin de comprendre l'organisation de la biodiversité des peuplements forestiers en s'intéressant en premier lieu à l'échelle stationnelle. Si ces travaux ont permis de mettre en évidence des compositions, des structures et des fonctionnements très différents entre forêts de terre ferme et forêts de bas-fond (Morneau 2007) ou sur des contextes pédologiques extrêmes comme les cuirasses ou les saprolithes superficielles (Paget 1999), aucun résultat probant n'a été mis en avant au sein des forêts de terre ferme qui constituent l'immense majorité du territoire. Pourtant la variabilité de ces forêts, est prégnante pour le gestionnaire et des analyses réalisées sur les principales essences commerciales à partir d'inventaires forestiers montrent notamment une influence du substrat géologique sur le volume à l'hectare de certaines essences (Freycon, non publié). C'est donc à des échelles plus larges que doivent se porter les investigations concernant les relations sol-végétation. C'est ce qui a été débuté avec les programmes de recherche Analyses Multi-Echelle (AME) et DIversité Multi-Echelle (DIME) coordonnées par Daniel Sabatier, botaniste à l'IRD (Sabatier, Blanc et al. 2006). Ces récentes recherches ont permis de confirmer sur quelques sites d'études l'existence d'une variabilité spatiale de la composition et de la structure des peuplements d'arbres sous l'influence de paramètres géomorphologiques

qui influence la qualité du drainage des sols (Sabatier, Blanc et al. 2006). Ils ont aussi abouti à la proposition de méthodologies adaptées à l'analyse de données de type inventaire forestier.

Cette opération s'inscrit également dans un programme d'étude global mené par l'ONCFS depuis plusieurs années en collaboration avec divers partenaires, visant à estimer l'impact et la durabilité des pratiques de chasse actuelles en Guyane. Les premiers résultats ont mis en évidence la complexité des influences écologiques sur les peuplements de faune en forêt guyanaise, paramètre qui doit faire partie intégrante de la mise en place d'une gestion cohérente de la faune dans le département (Richard-Hansen and Hansen 1998; Richard-Hansen and Hansen 2004; Richard-Hansen 2005).

1.3 OBJECTIFS

L'objectif général de ce projet est de contribuer au développement des outils nécessaires aux gestionnaires d'espaces et d'espèces naturelles pour caractériser et spatialiser les grands habitats forestiers. Il vise à établir une typologie précise de ces habitats, incluant faune et flore, et à élaborer une méthode de spatialisation basée sur la géomorphologie qui semble être la clef d'entrée la plus pertinente pour comprendre la structuration de la biodiversité en Guyane à l'échelle du paysage (Paget 1999; Sabatier, Blanc et al. 2006). Cette étude s'est portée dans un premier temps sur le périmètre des forêts aménagées par l'ONF (au Nord du département) afin de fournir des éléments de diagnostic permettant de mieux prendre en compte la biodiversité dans la gestion forestière et l'aménagement du territoire, notamment vis-à-vis d'autres utilisations du sol (exploitation minière, développement agricole...). Au cours du programme, l'analyse géomorphologique a été étendue à l'ensemble du département afin de répondre à la demande d'expertise lancée par le gouvernement dans le cadre du SDOM (Schéma Départemental d'Orientation Minière) mais la description des habitats et paysages reste essentiellement centrée sur le Nord-Est Guyanais. Un financement complémentaire interne à l'ONF (fonds FEDD) est venu dans ce cadre apporter des moyens complémentaires à ces investigations.

En ce qui concerne la faune, l'objectif est également de mettre en évidence et d'analyser les influences respectives des facteurs anthropiques (chasse en particulier) et naturels (structure du milieu) sur les variations des peuplements dans le territoire, pour comprendre l'impact de la chasse et améliorer sa gestion.

Le projet a suivi trois sous-objectifs :

- Formaliser une méthode de stratification de l'espace forestier en unités de paysage en se basant sur l'approche géomorphologique par zone biogéographique
- Caractériser les grands habitats forestiers selon leurs différentes composantes environnementales, floristiques et faunistiques
- Etablir les relations entre paysages, habitats et peuplements.

Ils font l'objet des chapitres principaux du présent rapport, les relations entre le milieu et la faune ayant été traitées spécifiquement dans une quatrième partie :

- Caractériser les relations entre habitats, paysage et peuplement faunistique

1.4 ANALYSE DES ECARTS

Par rapport aux objectifs initialement annoncés, la recherche de plantes indicatrices des différents habitats a été partiellement abandonnée bien qu'elle avait effectivement été prévue dans ce projet.

Des relevés botaniques des plantes de sous bois sur sites ont bien été réalisés par des botanistes de l'herbier, mais l'identification des spécimens, et l'analyse en termes de

potentiels indicateurs des habitats n'ont pas encore été effectuées faute de temps. Concernant la valorisation des données extraites de la base AUBLET 2 de l'Herbier de Cayenne, la matière obtenue n'est pas suffisamment dense et précise pour aboutir à des résultats probants : les localisations des spécimens se sont souvent montrées imprécises par rapport à nos besoins et le champ « habitat » mal renseigné (confirmant par là même l'inadéquation de la typologie d'habitat actuellement en cours).

Compte-tenu de la restriction de budget imposée au départ, le financement Ecotrop a essentiellement permis l'embauche du Post Doctorant Gaëlle Jaouen pour la saisie, le traitement et l'analyse des données de terrain collectées sur les sites. Le financement complémentaire obtenu par l'ONF en interne sur le fond FEDD, d'un montant global de 115 010 € a permis de suppléer à cette diminution de budget pour effectuer les relevés de terrains initialement prévus. Sans cela, les analyses faune n'auraient pas été possibles faute d'inventaire en nombre suffisant sur des zones non perturbées.

2 Approche géomorphologique

2.1 INTRODUCTION

La géomorphologie s'intéresse à la forme du relief comme résultante des effets du climat, présent et passé, sur le substrat géologique qui les supportent. Plusieurs études ont déjà démontré, sur des sites ponctuels en Guyane ou dans d'autres pays, que la géomorphologie pouvait être un élément structurant de la forêt tant à des échelles larges (les zones biogéographiques) qu'à des échelles plus restreintes (les unités de reliefs ou les stations). En Guyane, les dernières recherches ont mis en évidence, dans la région du Bas-Sinnamary, sur des unités de reliefs très différentes, que la géomorphologie influe sur la végétation par l'organisation spécifique des sols qu'elle induit (Sabatier, Blanc et al. 2006).

L'objectif de cette phase est de standardiser la cartographie des unités géomorphologiques sur toute la Guyane. Les unités géomorphologiques ainsi définies permettent une stratification de l'espace forestier en unités de paysage qui oriente l'échantillonnage du volet 2 et constitue une des variables étudiées sur le volet 3. Il faut entendre ici le terme paysage, au sens écologique, comme « une portion de territoire hétérogène composée d'ensembles d'écosystèmes en interactions qui se répètent de façon similaire dans l'espace » (Forman et Godron in (Burel and Baudry 1999). C'est donc l'assemblage caractéristique d'unités de modelés spatialement répétés qui doit permettre de définir des unités de paysage considérant a priori que les formes du relief influent fortement sur le façonnage des écosystèmes.

Ce volet géomorphologique a nécessité un travail à différentes échelles correspondant aux différentes approches écologiques visées (paysage et habitat) définies ci-après :

Echelle	Zonage géomorphologique	Zonage écologique
10 ⁴ km ²	Macro relief A : Bouclier des Guyanes	Biome : Forêt tropicale humide sempervirente
10 ³ à 10 ² km ²	Macro relief B : Massifs	Domaine biogéographique : zonage basé à la fois sur une homogénéité bioclimatique et la répartition des espèces végétales (phytogéographie)
10 ² à 1 km ²	Méso relief A : Unités de paysage	Région naturelle : unité naturelle aux caractéristiques de sol et de climat suffisamment homogènes pour abriter des types de forêts comparables. La géologie joue un rôle fondamental dans la définition
10 ⁻¹ à 10 ⁻² km ²	Méso relief B et Micro relief A : Unités de modelés et inférieur	Station : est une étendue de terrain de superficie variable (quelques m ² à plusieurs dizaines d'ha), homogène dans ses conditions physiques et biologiques : mésoclimat, topographie, composition floristique, sol, dynamique et structure de la végétation spontanée.

2.2 MATERIELS ET METHODES

L'orientation suivie pour cet axe de recherche est une démarche ascendante qui consiste à travailler à l'échelle la plus fine (unités de modelés) - analyser les différents géomorphotypes présents en Guyane, en faire une typologie et les cartographier - pour ensuite réaliser les analyses aux échelles les plus larges. En l'absence d'un réel modèle numérique de terrain (MNT) accessible sur l'ensemble du département, le matériel de base utilisé est un modèle numérique de surface (SRTM – Shuttle Radar Topography Mission) qui représente plus ou moins la surface de la canopée. Ce Modèle Numérique couvre l'ensemble de la Guyane avec une résolution spatiale de 30m dans le plan et une imprécision verticale de 11m et nous a été délivré par le Ministère de la Défense de manière exceptionnelle avec clause limitative dans le cadre de la démarche du SDOM.

Cette phase de travail a été réalisée par Jean-François Cornu, géostatisticien, en collaboration avec Jean-Michel Carozza, chercheur en géomorphologie à l'UMR Géode (Univ. Toulouse) avec le pilotage de Stéphane Guitet, ingénieur chargé de recherche et d'Olivier Brunaux, aménagiste. Plusieurs scientifiques partenaires ont participé de près ou de loin au Comité de pilotage de ce volet, notamment Vincent Freycon (CIRAD) et Bruno Ferry (AgroParisTech), pédologues, Daniel Sabatier, botaniste à l'IRD et Jérôme Lefol en cours de thèse à l'UMR Géode.

Les données ont été traitées à l'aide des logiciels ArcInfo© et ArcGIS© à partir de procédures prédéfinies ou développées sur la base d'une recherche bibliographique approfondie. Le logiciel Fragstat a aussi été utilisé pour les analyses spatiales. On a suivi la méthodologie ci-après :

1. Traitement préalable du MN
2. Extraction du réseau hydrologique
3. Extraction des bassins versants
4. Extraction des zones inondables ou hydromorphes
5. Segmentation des unités de modelés
6. Calcul des valeurs de facteurs descriptifs pour chaque unité
7. Classification des unités par analyse multivariée (ACP)
8. Définition d'une typologie des unités de modelés par classification (K-means)
9. Calcul d'indices locaux sur la carte de modelés (diversité et fragmentation du paysage)
10. Définition d'unités de paysage par analyse spatiale de la carte des modelés et des indices (ACP puis CAH).

2.3 RESULTATS

2.3.1 TYPOLOGIE DES UNITES DE MODELES

La segmentation du MN a abouti à la définition de près de 224 000 unités de modelés de tailles très variables. Ce découpage a été comparé au travail réalisé manuellement par Olivier Brunaux, dans le cadre des études d'aménagements forestiers à partir des cartes IGN au 1/25 000 ou 1/50 000ème, au cours des 5 dernières années.

La comparaison montre une très bonne concordance générale, excepté pour les hauts reliefs massifs, souvent morcelés par notre approche ainsi que pour les grandes terrasses alluviales

Tableau 1 : variables issues du SRTM et utilisées comme indicateurs des formes de modelés dans les ACP

Intitulé	Codes	Description
Surface du modelé	LOGAREA	Logarithme du nombre de pixel x 900 m ²
Altitude minimale	ZMIN	Altitude du pixel le plus bas (m)
Altitude maximale	ZMAX	Altitude du pixel le plus haut (m)
Dénivelé total	ZRGE	ZMAX-ZMIN (m)
Indice de rugosité	SLPSTD	Ecart-type des pentes mesurées sur les pixels
Indice hydromorphie	HYDPER	Pourcentage des pixels hydromorphes sur le modelé
Indice de complexité de la base (gravilus)	GRAV10	Rapport de la surface sur le périmètre pour le percentile10
Indice de complexité du sommet (gravilus)	GRAV80	Rapport de la surface sur le périmètre pour le percentile80
Pente moyenne des versants	SLP2080	Moyenne des pentes sur les percentiles 20 à 80 (%)
Dénivelé des sommets	ZRGE8090	ZMIN du percentile 90 – percentile 80 (en m)
Dénivelé de la base	ZRGE1020	ZMIN du percentile 20 – percentile 10 (en m)
Dénivelé global sans les extrêmes	ZRGE1090	ZMIN du percentile 90 – percentile 10 (en m)
Aplatissement du sommet	AREA90F5P	Pourcentage de pixels de pente inférieure ou égale à 5% sur le percentile 90 (%)
Aplatissement du sommet élargi	AREA80F5P	Pourcentage de pixels de pente inférieure ou égale à 5% sur le percentile 80 (%)
Forme du sommet du modelé	AREA8090	Surface du percentile 90 / surface du percentile 80 (%)
Forme de la base du modelé	AREA1020	Surface du percentile 90 / surface du percentile 80 (%)
Forme globale du modelé	AREA1090	Surface du percentile 90 / surface du percentile 10 (%)
Forme globale sans les extrêmes	AREA2080	Surface du percentile 80 / surface du percentile 20 (%)

2.3.2 VALIDATION DES RESULTATS

Les 15 types déterminés ont pu être interprétés par JM Carozza à partir de l'observation d'une trentaine de coupes du SRTM par types en les comparant aux profils de référence présentés en annexe 8.2. Ces types ont aussi pu être validés grâce aux relevés topographiques de terrain effectués dans le cadre des missions de description d'habitats (voir article tiré à part).

L'élimination d'un type artefact et la fusion d'un type rare avec un autre proche amène à une typologie à 13 classes. La carte définitive et sa légende sont présentées en Figure 2. La carte obtenue a été comparée aux différentes études géomorphologiques disponibles en bibliographie concernant la Guyane, déjà réalisées sur des zones circonscrites (Rouiller 1997), ou à l'échelle régionale selon une approche plus grossière (Paget 1999).

La comparaison du rendu cartographique montre une très bonne correspondance avec le zonage biogéographique réalisé par Paget tout en étant beaucoup plus détaillé. Pour cette cartographie, Paget s'était basé sur les grands reliefs et la géologie en introduisant des notions de zone d'influence climatique beaucoup plus floues. La carte présentée dans ce projet sur les seules informations de modelés précise le contour de ces grands massifs et apporte des détails quant à la variabilité des reliefs dans les zones basses et intermédiaires.

En définitive, la typologie permet de catégoriser de façon assez précise les principaux géomorphotypes présents sur le territoire guyanais. Cette cartographie doit encore être améliorée pour une utilisation à l'échelle locale (1/25 000ème) le bruit étant encore important mais elle se montre très pertinente à une échelle régionale en mettant en évidence la diversité des unités de reliefs à ce niveau : la répartition hétérogène des types permet de distinguer de grands ensembles caractérisés par des mosaïques de modelés caractéristiques recouvrant pour partie les grandes zones biogéographiques.

2.3.3 DEFINITION DES REGIONS NATURELLES

Une analyse de la répartition spatiale des types au niveau régional a été effectuée sur SIG et FragStat (McGarigal and Marks 1994) afin de définir les grandes unités de paysage (méso-relief B) et les grands massifs (Méso-relief A) à partir de l'organisation des modelés. Cette analyse est effectuée en deux temps : (1) segmentation des unités de paysage à-dire-d'expert en se basant sur la dominance de types ou l'association de types dominants par zones ; (2) confrontation des zonages effectués avec des statistiques zonales calculées sur SIG. Les statistiques prises en compte ont été calculées sur un pas de 1.5 km correspondant à l'échelle de variabilité maximale des indices. Deux indices de diversité (Simpson et Shannon) et un indice de contagion (O'Neill) ont été calculés. Le type majoritaire a aussi été calculé sur des pixels de 500m en considérant les 8 pixels voisins.

L'analyse des 4 cartes obtenues a permis de valider ou modifier la segmentation des unités de relief effectuée à-dire-d'expert (voir rapport de mastère 1 de J. Betbeder en annexe 8.7). Une classification ascendante hiérarchique (CAH) effectuée à partir d'une ACP basée sur les deux premiers indices (Shannon et contagion) et les proportions relatives des différents types géomorphologiques a permis d'affecter chaque unité de relief à un type de paysage. Une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) a ensuite été effectuée avec ces mêmes variables afin d'interpréter ces différents paysages.

Au final, l'analyse de la répartition spatiale des modelés à l'échelle des paysages nous permet de définir 82 unités de reliefs considérées comme autant de régions naturelles. Ces unités de reliefs ont été regroupées en 12 types de paysage différents appartenant à 6 grandes catégories : les zones de plaines côtières (AA, AB, AC) ; les zones de collines (B, J) ; les zones basses intérieures (C, D) ; les plateaux larges surbaissés (E, I) ; les plateaux élevés et incisés (F, G) ; les hauts-reliefs montagneux (H) – (Figure 3).

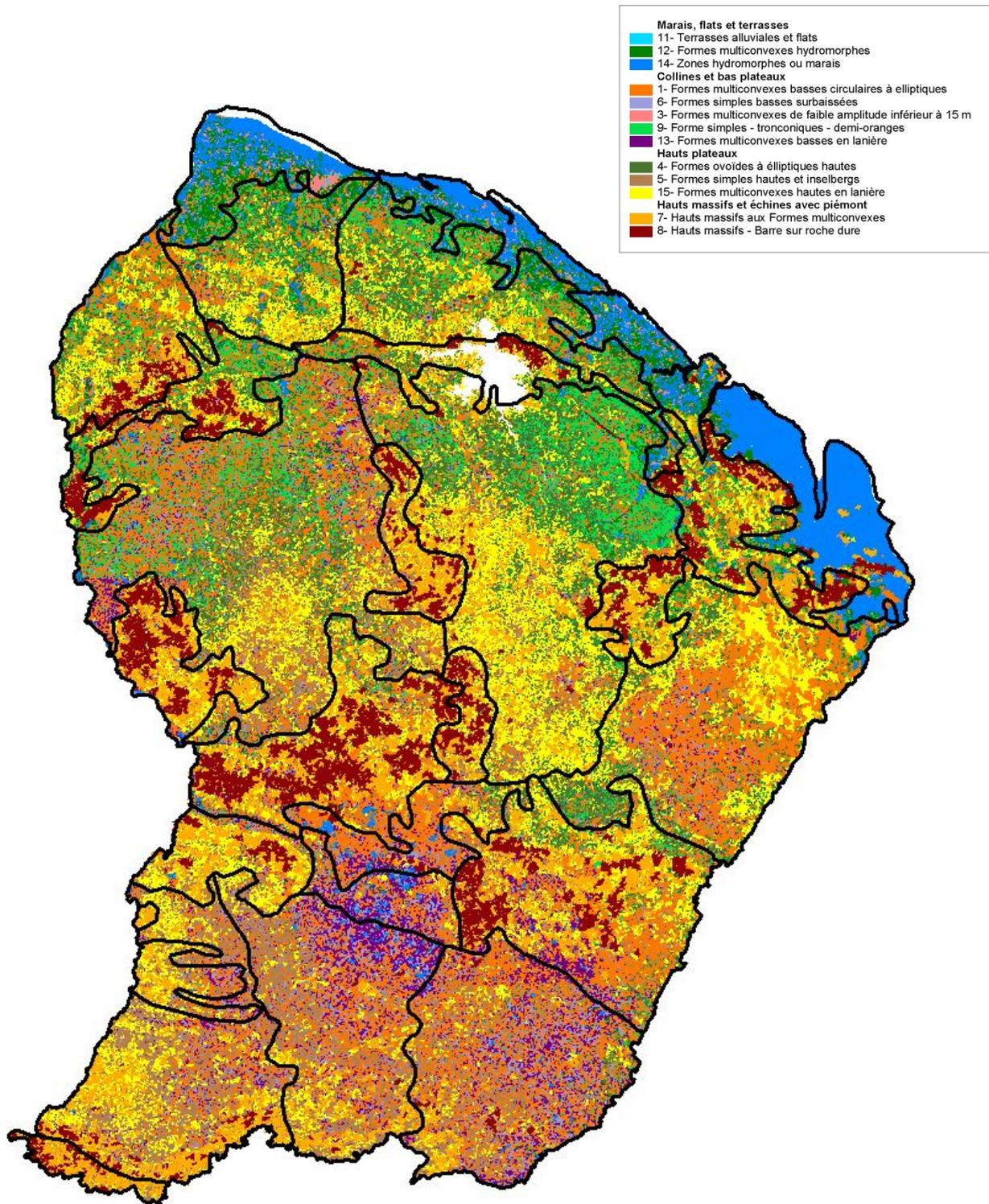


Figure 2 : Carte des modelés géomorphologiques obtenus – superposition avec les zones biogéographiques de Paget (1999)

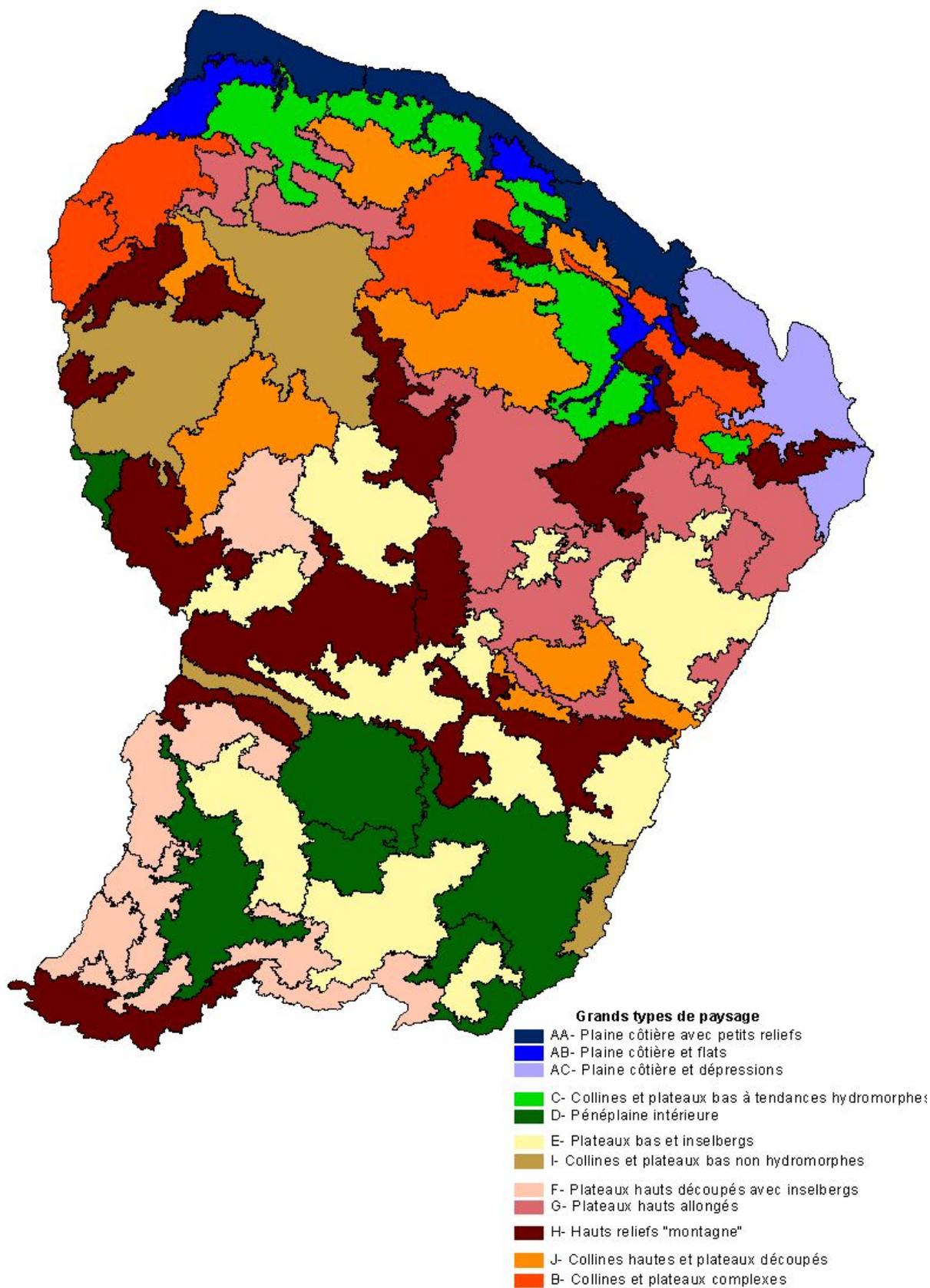


Figure 3 : Carte des unités de reliefs (ou régions naturelles) classées par types de paysage

2.4 DISCUSSION

Plusieurs axes d'amélioration de la méthode sont à poursuivre pour finaliser ce travail :

- le premier point concerne le nettoyage du MN et l'extraction du réseau hydrologique : des analyses plus poussées du MN font apparaître la nécessité d'apurer le MN des pseudo-cuvettes résultant d'artefact et brouillant le modèle d'écoulement des eaux. La correction de ces erreurs de mesure permettra d'améliorer l'extraction du réseau hydrographique sur lequel s'appuie la segmentation des unités de modelés.
- le deuxième point se rapporte à l'extraction des terrasses autour du réseau hydrographique afin d'isoler les principaux lits majeurs comme des entités géomorphologiques à part entière.

Dans l'état actuel, la carte établie permet d'ores et déjà d'avoir une approche beaucoup plus précise de la variabilité de la géomorphologie du territoire guyanais notamment pour les secteurs de plateau. La carte des unités de paysage peut être considérée comme valide et précise. Elle correspond totalement aux connaissances de terrain acquises sur le Nord de la Guyane. Pour le Sud de la Guyane, les quelques éléments en notre possession (Sabatier, comm Pers) corroborent ces conclusions. Son utilisation doit se faire à l'échelle maximale de 1/100 000^{ème}. La carte des modelés doit être considérée avec précaution à l'échelle du 1/25 000^{ème}, de nombreux artefacts persistant notamment dans les zones de transitions et la frange côtière, mais ses tendances globales sont conformes à l'observation de terrain.

Cette première partie apporte des éléments de stratification de l'espace forestier guyanais objectifs et précis. Elle permet d'apporter une précision bien meilleure à l'approche biogéographique de Paget (1999) notamment pour les grandes zones du massif central et de la péninsule du Sud. A ce stade, la confrontation avec le réseau d'espaces protégés en Guyane montre déjà d'importantes lacunes, certains types de paysage n'étant pas ou peu représentés dans le réseau actuel.

3 Description des habitats

3.1 INTRODUCTION

Les forêts hautes de terre ferme représentent la grande majorité de la surface forestière de Guyane (de Granville 1993) cependant leur variabilité est très mal décrite. En effet, la typologie d'habitats de Hoff (2001) les regroupe dans seulement trois types d'habitats, différenciés par le substrat géologique qui les supporte (schistes Armina 46.41111, Paramaca 46.41112 ou granitoïdes 46.41113). Un type à tendance hydromorphe est mis à part (46.4121 forêts denses de bas de pente et fonds de vallons humides). Il distingue cinq faciès (faciès à lianes, à chablis, de forte pente, de crête ou tropophile). Ces classes ne sont par ailleurs pas décrites en bibliographie et montrent des défauts importants, les faciès n'étant pas exclusifs les uns des autres.

L'objectif de cet axe d'étude consiste donc à redéfinir la variabilité de ces forêts de terre ferme afin de caractériser précisément ces différentes classes d'habitat voire de les redéfinir, le déterminisme lié au substrat géologique n'étant pas totalement démontré et les faciès a priori peu pertinents. Nos efforts se sont essentiellement concentrés sur l'Est de la Guyane pour deux raisons : (1) c'est le secteur où se concentre la grande majorité des activités forestières pour les 30 prochaines années (aménagement, exploitation) ; (2) une grande quantité de données existe déjà pour les parties Centre et Ouest, données des inventaires stratégiques réalisés dans les années 70, mais dont le potentiel de connaissance n'a pas été encore exploité.

La notion d'habitats forestiers que nous entendons étudier dans ce projet peut être définie comme un « ensemble indissociable comprenant un compartiment stationnel, une végétation associée et une faune ayant tout ou partie de ses activités vitales sur l'espace considéré » (Rameau 2001). La végétation est l'élément diagnostique fondamental, l'habitat étant souvent défini sur la base d'une analyse phytosociologique (approche CORINE Biotope). Il est aussi possible de définir les habitats sur la base d'une description physionomique. C'est l'approche retenue par Hoff et de Granville pour la Guyane (2001) et que nous reprenons aujourd'hui en tentant de l'approfondir par un travail multidisciplinaire de collecte de données faune, flore et sol.

Classiquement, la définition des habitats tient aussi compte de la dynamique du milieu à travers son état de conservation (sous l'effet d'un impact anthropique ou d'une régression naturelle).

L'habitat peut donc correspondre à une unité stationnelle, à un regroupement d'unités stationnelles ou à une sous-unité stationnelle. L'approche que nous adoptons ici s'attache à bien décrire les grands habitats forestiers en dehors des micro-habitats constitués par des contextes stationnels marginaux souvent déjà bien décrits (éboulis sous forêts, falaises, dalles...) et sans distinguer les stades de régénération ou de régression liés à la dynamique que l'on considère comme partie intégrante de l'habitat (trouées de chablis, zones d'érosion régressive...). Les forêts ripicoles et/ou marécageuses, moins étendues et de forme linéaires, ne sont abordées qu'indirectement par notre approche.

3.2 MATERIELS ET METHODE

3.2.1 SITES D'ETUDE ET DONNEES RECOLTEES

Les données ont été relevées sur 14 sites différents, répartis sur la bande de forêts aménagées de Guyane. Dix sites ont été choisis en fonction de leurs reliefs dominants et de leur zones biogéographiques afin d'obtenir des répétitions des grands reliefs présents dans l'Est guyanais. Quatre autres sites ont été décrits dans d'autres zones biogéographiques afin d'évaluer la variabilité inter-régionale en sus de la variabilité intrarégionale de l'Est. Cette stratification est vérifiée et précisée par la carte géomorphologique produite précédemment.

Chaque site est généralement constitué de 4 layons de 3 km chacun inventoriés sur 20m de largeur. Sur 3 sites le nombre de layons a été réduit à 2 ou 3 du fait de l'accessibilité ou de l'étendue restreinte des zones non perturbées. Chaque layon est subdivisé en placettes de 100m environ sur lesquelles sont récoltées différentes catégories de données (cf Annexe 8.4) :

- données d'inventaire : les arbres de diamètre > 20cm et les palmiers présentant un stipe formé sont mesurés à hauteur de poitrine et leur essence est identifiée par un code correspondant à une ou plusieurs espèces (selon les analyses, tous les codes sont pris en compte ou seuls les codes ayant une correspondance exacte avec une espèce sont considérés). Tous les palmiers atteignant 2m de hauteur sont comptabilisés. La largeur de la zone de mesure (10m de part et d'autre du layon) est contrôlée au télémètre, les arbres en position limite sont comptabilisés une fois sur deux.
- données mésologiques : un type topographique est attribué à chaque tronçon (les placettes sont subdivisées en tronçons délimités par les ruptures de pente et de position topographique) puis le type dominant est attribué à la placette (en cas de présence notable mais non dominante, de bas-fond, un type mixte est attribué à la placette). La topographie de chaque tronçon est également mesurée au clisimètre (pente dans la direction du layon et pente maximale) et télémètre (longueur). Postérieurement, la surface de la placette, sa pente moyenne, sa pente maximale, son altitude moyenne, son dénivelé par rapport au niveau le

plus bas du layon (donc a priori niveau des criques) sont déduits des données relevées sur le terrain. L'abondance de différents indicateurs potentiels de milieu est aussi notée : blocs de cuirasse, certains palmiers de zones humides (pinots (*Euterpe oleracea*)), végétaux de la strate basse (bambous, Rubiacées, Rapatécées, Balisiers...).

- données de structure : des notes relatant la densité du sous-bois, le degré de fermeture de la canopée, les densités de lianes et de palmiers sont attribuées à chaque placette. La hauteur moyenne de canopée est estimée à partir de mesures au télémètre répétées dès que possible sur chaque placette. Les chablis sont inventoriés en estimant leur taille et emprise sur le layon au télémètre. Densité (tiges.ha⁻¹) et surface terrière (m².ha⁻¹) des arbres et palmiers sont calculées à partir des données d'inventaire.

Nous possédons également les coordonnées géographiques de chaque parcelle afin de pouvoir étudier les effets spatiaux locaux et l'influence de la position géographique. Le support géologique est aussi connu pour chaque placette. Des sondages pédologiques sont faits en différents points stratégiques de chaque layon. Les analyses de ces sondages n'étant pas encore achevées, les résultats les incluant ne sont pas présentés dans ce document.

Tableau 2 : sites décrits dans le cadre du projet EcoTrop-FEDD

Nom complet	X _{utm}	Y _{utm}	date	Zone bio	Paysage	Géologie
Caïman	362784	503117	juin-07	B3a	Montagne (H) et collines (B)	Volcanisme calco-alcalin
Les Nouragues	314433	449582	août-07	B3b	Montagnes (H)	Volcanisme basique
Saint-Michel	300178	539797	déc-06	B2b	Montagnes (H)	Volcanisme calco-alcalin
Inery	370182	480914	mars-07	B3a	Montagnes (H)	Volcanisme calco-alcalin
Montagne Tortue	337006	470609	mars-07	B3b		Volcanites, volcano-sédiments
Maripa	353955	473462	mars-07	B3a	Montagnes (H)	Gabbroïtes, Gabbros
Kourouaie	381835	463297	juil-08	B3a		Volcanites, volcano-sédiments
Piton Baron	269160	359536	déc-08	D3c	Montagnes (H)	Granodiorites, monzogranites porphyriques
Manare	371106	450205	juin-06	C3b	Plateaux élevés (G)	Granodiorites, monzogranites
Piton Armontabo	352976	413068	sept-06	C3b	Plateau surbaissé (E)	Granodiorites, monzogranites
Crique Armontabo	373076	404804	oct-07	C3b	Plateau surbaissé (E)	Monzogranites
Haute Mataroni	368083	434360	sept-08	C3j	Plateau surbaissé (E)	Monzogranites
Petit Croissant	354353	387916	nov-05	C3b	Plateau surbaissé (E)	Diatexites granodioritiques
Trinité	232467	508790	déc-07	C2a	Plateau surbaissé (I)	Granodiorites
Grillon	336913	476216	mars-08	C3a	Zone basse intérieure (C)	Granodiorites
Sables blancs	211106	606044	avr-08	A1	Plaine côtière à faible reliefs (AA)	Sables blancs

3.2.2 PLAN D'ANALYSE

L'analyse se fait ici au niveau des placettes afin de décrire et définir les différents habitats présents. La majorité des analyses est réalisée avec le logiciel R (R Development Core Team 2009). Cette analyse se déroule en deux étapes principales. Premièrement, la validation de la méthode expérimentale s'intéresse i) à l'évaluation de la pertinence des données relevées, ii) à la représentativité des unités expérimentales choisies pour nos différentes échelles d'étude : placettes, layons et sites. Pour être pertinentes, les données relevées doivent présenter une forte variabilité dans l'échantillon et être suffisamment précises pour pouvoir être conclusives. La taille des placettes et leur implantation doivent permettre d'obtenir une description représentative de la diversité des différents habitats forestiers, il faut donc trouver l'unité expérimentale adéquate (une ou plusieurs placettes contigües ?).

Une fois les variables des différents types triées et observées, l'analyse de la typologie peut être envisagée. Il s'agit de tester la classification existante, qui est basée essentiellement sur la géologie ; les types d'habitat sont-ils homogènes en termes de structure et de composition et vis-à-vis des données mésologiques que nous avons choisies ? Ensuite, des classifications non-orientées sont testées. Elles sont construites à partir des données de structure et de

composition, combinées ou non afin de voir s'il existe des résultats meilleurs qu'avec la classification de Hoff (2001).

3.3 RESULTATS ET DISCUSSION

3.3.1 VALIDATION DE LA METHODE POUR L'APPROCHE « HABITAT »

Un préalable est de souligner l'homogénéité de taille des placettes (90% ont une taille comprise entre 0.18 et 0.22 Ha pour une taille initialement définies à 0.2 Ha). Les placettes ayant une taille aberrante sont éliminées de l'analyse. D'autre part, 89% des placettes se sont vues attribuer un type d'habitat unique, les 11% restants sont des placettes sur lesquelles un habitat secondaire non négligeable a été relevé (forêt de bambous, grottes, éboulis rocheux...). Concernant le type topographique, seules 4% des placettes ont un type mixte (bas-fond+un autre type à part quasi égale).

3.3.1.1 Description des variables environnementales

Certaines variables sont éliminées de l'analyse car trop peu adaptées à l'étude (très peu variables), il s'agit de la densité de toulouris, des indices de présence de bambous, de balisiers, de fougères arborescentes... La pente moyenne du transect a également été éliminée au profit de la pente maximale de la placette car cette dernière est plus informative du contexte topographique. De nombreuses corrélations statistiquement significatives ($p < 0.05$) existent entre les variables mésologiques (Annexe 8.5). Le lien entre altitude/dénivelé et lat/Y_{utm} est dû au fait que le plateau guyanais s'affaisse vers l'océan, au nord.

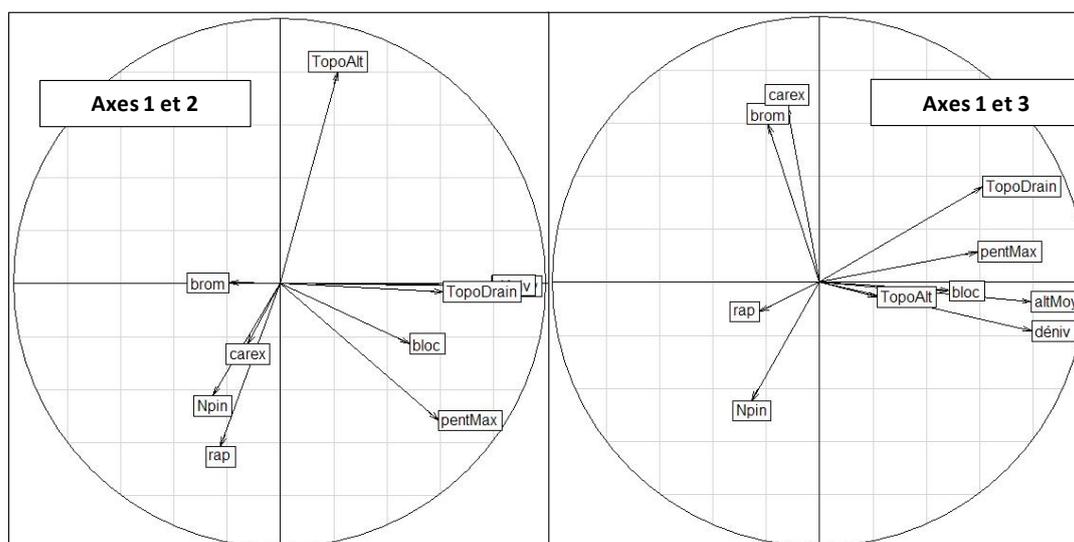


Figure 4. ACP des variables de mésologie. A gauche les projections selon les deux premiers axes, à droite, selon les 1^{er} et 3^{ème}.

Une meilleure visualisation des relations entre variables mésologiques est fournie par une ACP (Figure 4). Les trois premiers axes représentent 52% de la variabilité. Le premier axe (24%) est structuré par la topographie et le drainage (dénivelé, altitude moyenne, ordination topographique selon le drainage et pente maximale). Le long du second axe (16%) se distribuent les milieux selon l'ordination topographique suivant un transect logique (du bas-fond vers la crête), les plus élevés s'opposant aux plus humides (densité de pinots, Rapatéacées). Le troisième axe (12%) oppose densité de pinots (indicateurs de milieux humides) et abondances de carex et de Broméliacées (indicateurs de sols fins).

3.3.1.2 Description des variables de structure

Les paramètres de structure sont globalement corrélés significativement ($p < 0.05$) entre eux (Annexe 8.5). Les corrélations les plus fortes sont entre densités par classes de diamètre et surface terrière globale, ce qui est intuitif. Les corrélations entre surface terrière globale et densité du sous-bois et de la canopée, hauteur de la canopée et logarithme de la densité de petits palmiers sont plus informatives. Il semble y avoir un effet géographique sur la densité du sous-bois, la hauteur et la densité de canopée, la densité de lianes et la densité de petits palmiers.

Une ACP est réalisée sur les variables décrivant la structure des placettes (Figure 5). Les 4 premiers axes représentent 58% de la variabilité. Le 1^{er} (26%) est défini essentiellement par la surface terrière globale et les densités des trois plus grosses classes de diamètre opposées au degré d'ouverture de la canopée, il s'agit donc d'un axe traduisant la maturité de la forêt. Le second axe (12%) traduit la notion d'ancienneté de perturbation avec comme variables structurantes principales l'intensité de perturbation (surface totale et emprise des chablis sur les placettes) et la hauteur de canopée opposées à la densité de petits bois, donc la reconstruction du couvert forestier suite à la perturbation. Le troisième axe (10.5%) est dessiné par G et N_{gb} donc par la richesse en très gros bois. Enfin le 4^{ème} axe (9%) est défini par la surface totale de chablis attendant aux placettes et la densité de petits bois donc il traduit la même notion que l'axe 2.

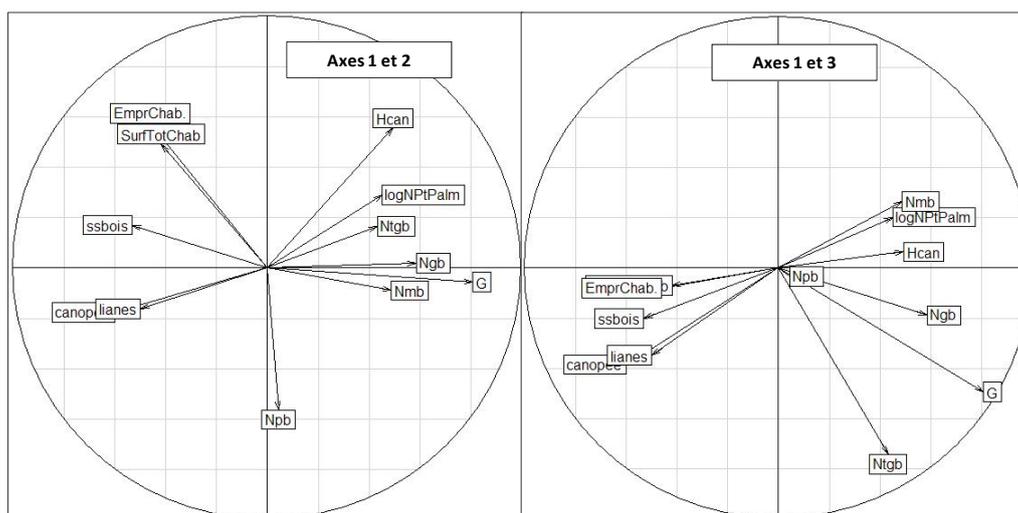


Figure 5. ACP des variables de structure. A gauche les deux premiers axes, à droite, les 1^{er} et 3^{ème}.

3.3.1.3 Description de la composition botanique

Le mode d'inventaire utilisé est basé sur les identifications vernaculaires, issues des connaissances traditionnelles des ouvriers-prospecteurs de l'ONF. Ces identifications ont un niveau de précision non-négligeable : 91% des codes correspondant à une famille botanique clairement identifiée, 79% au niveau des genres et 62% pour les espèces.

Les six familles les plus abondantes (Figure 6) sont celles déjà identifiées en bibliographie comme prépondérantes dans les peuplements guyanais (Sabatier and Prévost 1989). La famille botanique est inconnue pour seulement 0.56% des tiges.

La distribution des tiges par familles selon les classes de diamètre (Figure 7) montre que les proportions évoluent d'une dominance des Chrysobalanacées et des Burséracées pour les plus petits bois vers une dominance nette des Caesalpiniacées et des Vochysiacées pour les gros bois et les très gros bois, ce qui est conforme aux observations de Sabatier et Prévost (1989).

Certaines familles conservent une proportion quasi-constante, quelle que soit la classe de diamètre, notamment les Lécythidacées et les Sapotacées.

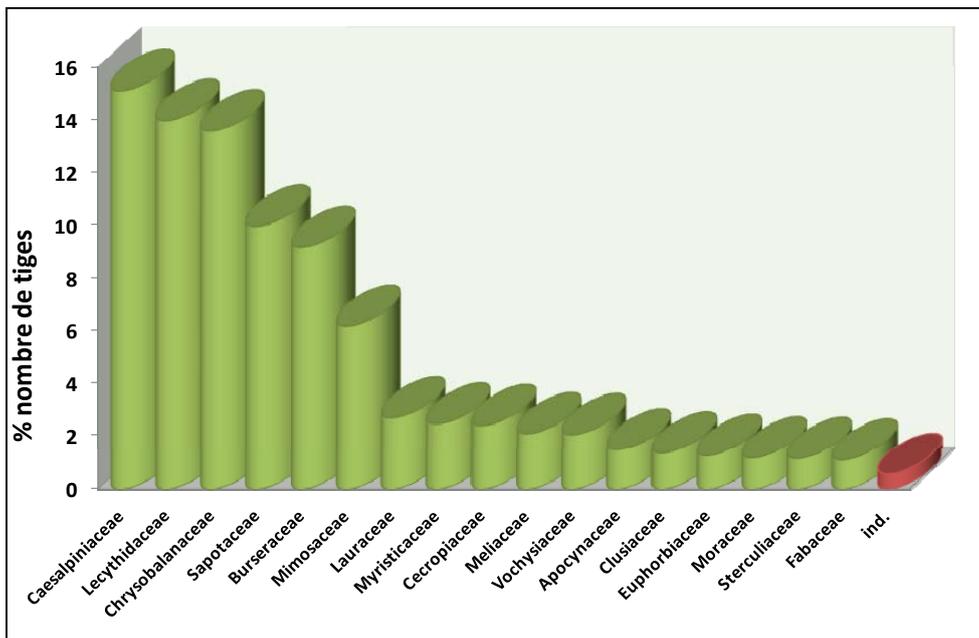


Figure 6. Composition botanique en nombre de tiges par famille. Seules les familles représentant au moins 1% du nombre total de tiges inventoriées sont représentées. La classe représentée en rouge correspond aux tiges dont la famille est inconnue (0.56%). Les Arécacées (palmiers) ne sont pas incluses.

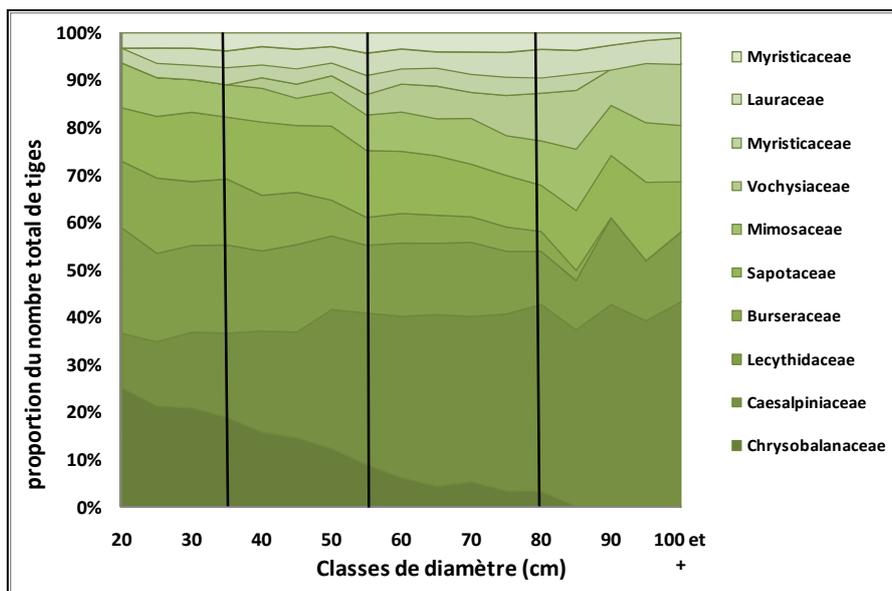


Figure 7. Evolution des proportions représentées par les dix principales familles en fonction de classes de diamètre de 5 cm. Les traits verticaux délimitent les 4 classes de diamètre utilisées dans les analyses.

Des Analyses Non-Symétriques de Correspondances (ANSC) (Gimaret-Carpentier, Chessel et al. 1998) sont ensuite réalisées (Figure 8) afin de voir comment s'organisent les placettes selon leur composition floristique. Cette analyse se fait au niveau des essences. L'objectif est de tester les écarts à l'indépendance i.e. de mettre en évidence les relations essence/localisation qui ne sont pas dues à une répartition aléatoire. Les essences les plus structurantes sont donc a priori celles étant les plus inféodées à des milieux particuliers. L'analyse est faite sur des données loguées pour minimiser les écarts existant entre les essences afin de rendre les résultats plus lisibles.

De part le nombre élevé de variables (i.e. d'essences), le poids des axes est faible et la variabilité représentée par les axes principaux n'atteint pas une part importante. Les 5 premiers axes totalisent 23% de la variabilité. Le premier axe (6.3%) est structuré par l'opposition entre i) *Eperua falcata* (WAP) (très fréquente et affiliée aux sols minces et mal drainés), *Lecythis spp.* (MR) et *Eschweilera spp.* (MN) (déterminant un faciès de Lécythidacées) et ii) *Protium spp.* (MO) et *Tetragastris spp.* (SAL) (déterminant un faciès de Burséracées). Le second axe (5.6%) oppose *Inga spp.* (EKO) (espèces héliophiles pionnières) à *Astrocaryum sciophilum* (MOUR), *Jessenia bataua* (PATA) et *Dicorynia guianensis* (AG), ces essences sont tolérantes à l'ombre et adeptes des sols bien drainés.

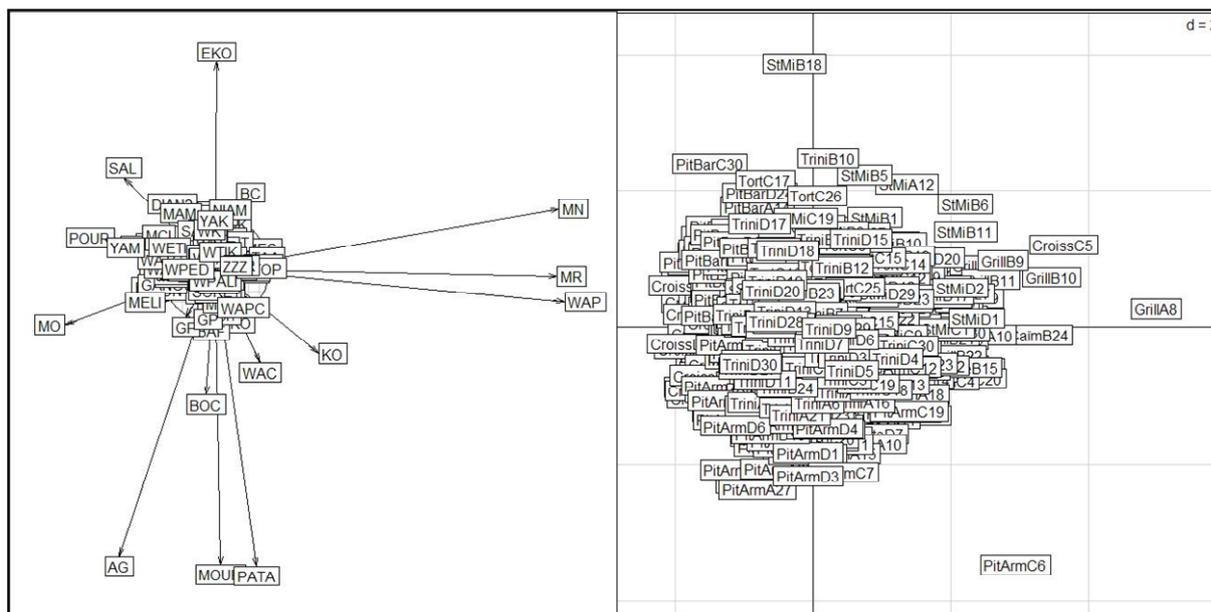


Figure 8. Analyse non-symétrique des correspondances (ANSC) réalisée sur les densités loguées de tous les codes essence. A gauche, projection des essences, à droite, projection des placettes, selon les deux premiers axes.

3.3.1.4 Analyse de la co-inertie

Le pouvoir explicatif des types de données entre eux est donné en partie par les analyses de co-inertie. La co-inertie entre les données de mésologie et de structure est de 10.9% et de 19.3% avec les données de composition floristique (densités loguées). Les données de structure ont une co-inertie de 15.8% avec ces mêmes données de composition floristique. Il existe donc un potentiel explicatif des différents jeux de données entre eux, ce qui va permettre d'identifier des structures communes et des faisceaux de variables explicatifs.

3.3.1.5 Conclusion

Nous disposons donc d'un jeu de données de différents types (structure, mésologie et composition botanique), avec des variabilités suffisantes pour les utiliser comme descripteurs. Les distributions sont cohérentes avec la littérature et montrent que ces jeux de données sont représentatifs. Ces jeux de données sont en interaction. Les variables inadaptées ont été éliminées. Les variables structurantes restantes peuvent être utilisées pour décrire la diversité des formations observées et tester/créer une typologie d'habitats.

3.3.2 CARACTERISATION DES HABITATS

Il s'agit de décrire l'organisation de la diversité structurale et floristique en formant des groupes les plus homogènes possibles donc en minimisant la variabilité intra-groupes/maximisant la variabilité inter-groupes. La classification existante (Hoff 2001) est d'abord testée, puis d'autres typologies non-orientées sont testées en comparaison.

3.3.2.1 Correspondances canoniques

Les analyses canoniques de correspondance permettent d'identifier les groupes de variables d'un jeu de données les plus explicatifs de la structure d'un autre jeu de données. Cet outil nous permet donc de détailler les co-inerties détectées et de dégager les variables jouant un rôle prépondérant comme facteurs de classification. L'ordination topographique selon un transect logique du bas-fond vers la crête joue un rôle autant dans l'explication de la structure que de la composition. Dans le cas de l'effet de la structure sur la composition, un effet écrasant de la densité de petits palmiers est à noter suivi des effets de densité de lianes, de densité de sous-bois et de degré d'ouverture de la canopée. Cette analyse est ici surtout informative et non conclusive. Elle permet de préciser les interactions et donc d'envisager une classification sur nos jeux de données.

3.3.2.2 Tests de la classification de Hoff

Les habitats définis dans la classification existante sont d'abord testés quand à leur signification, i.e. la cohérence entre la définition qui leur est donnée et leur positionnement dans les projections multivariées des différents types de variables. Pour les descriptions mésologiques, la projection des habitats de Hoff sur l'ACP (Figure 9) montre un regroupement correct des grands types d'habitats entre eux (46.41 (forêts hautes, sols bien drainés), 4A.23 (forêts marécageuses)). Les types se distribuent sur la projection donc sont discriminés mais il existe une forte superposition au centre de la projection laissant supposer un problème de définition pour ces différents types. La définition de ces habitats étant principalement basée sur la mésologie (relief, drainage, support géologique...), il n'est pas étonnant d'obtenir ce résultat plutôt bon.

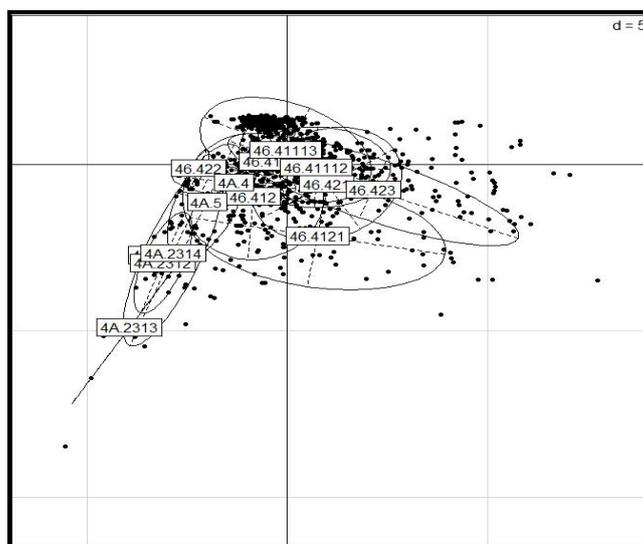


Figure 9. Projection des habitats de Hoff selon les deux premiers axes de l'ACP des données de mésologie.

Pour ce qui est de la structure, la projection des habitats de Hoff sur l'ACP révèle l'isolement des forêts basses (46.42) et une importante superposition des autres habitats donc un manque de cohérence dans les définitions du point de vue structurel. Enfin, la discrimination des habitats de Hoff selon la composition floristique donne des résultats semblables : quelques habitats bien isolés comme le 4A.4 (forêts ripicoles) et un « pôle » 4A.23 mais une forte superposition pour tous les autres.

L'observation des inerties intra-habitat selon ces différents types de variables permet de vérifier l'homogénéité de chaque habitat. Cette inertie correspond à la moyenne des distances entre les individus pris deux à deux (ici : les placettes) au sein d'une classe (ici : les habitats). Plus cette inertie est faible, plus l'homogénéité des groupes est forte. Cette inertie est de 78%

pour la mésologie, 85% pour la structure et 92% pour la composition. L'homogénéité, même faible, constatée pour la mésologie est due, comme précisé plus haut, à la façon selon laquelle les habitats de Hoff ont été définis. Cette analyse confirme en revanche le manque d'homogénéité des habitats de Hoff en termes de structure et de composition floristique.

Il apparaît donc que les habitats de Hoff ne semblent pas optimaux pour appréhender et classifier la variabilité structurelle et floristique existant dans la forêt tropicale guyanaise. Une amélioration, voire une nouvelle classification semble donc nécessaire.

3.3.2.3 Recherche d'une nouvelle classification

Des classifications orientées ou non sont testées. Les premières consistent à utiliser un critère de classement autre que l'appartenance à un habitat de Hoff comme par exemple le support géologique, le type géomorphologique etc... et voir si les groupes formés sont homogènes. Les secondes consistent à rechercher les organisations « naturelles » existantes au sein des placettes selon leur description structurelle, floristique ou la combinaison des deux. Le test de ces classifications repose sur la comparaison entre leurs inerties intraclasses (voir) et celles obtenues avec la classification de Hoff.

Les classifications selon un critère de classement (Figure 10) autre que les habitats de Hoff montrent un gain d'homogénéité plutôt faible pour les critères « zone biogéographique » et « support géologique ». Les critères « topographie dominante » et « type géomorphologique » montrent plus d'hétérogénéité que les habitats de Hoff. En revanche, le regroupement des placettes selon leur appartenance à un site ou, mieux, à un layon donne des résultats meilleurs. Ce résultat montre qu'une analyse à un niveau de regroupement supérieur à la placette, donc au niveau du paysage, est à envisager.

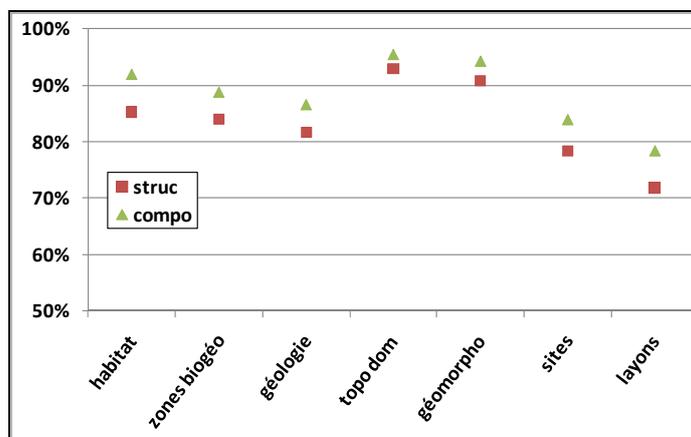


Figure 10. Inerties intraclasses selon différents critères de classement (« habitat »=classification Hoff) des placettes, regroupées selon leur structure ou leur composition floristique.

Les classifications non-orientées fournissent des résultats meilleurs notamment quand les groupes sont formés sur la combinaison des variables suivantes : coordonnées des placettes dans l'ACP des variables de structure et coordonnées des placettes dans l'ANSC des données de densités loguées. Dans ce cas-là, l'inertie intraclasses est moindre voire très nettement inférieure à celle obtenues avec les habitats de Hoff (Figure 11), l'homogénéité intraclasses est donc nettement supérieure. Une dizaine de classes semblent alors suffisante pour classifier les placettes. Cependant, l'inertie intraclasses, même si elle est nettement meilleure qu'avec les habitats de Hoff, reste aux environs de 60%.

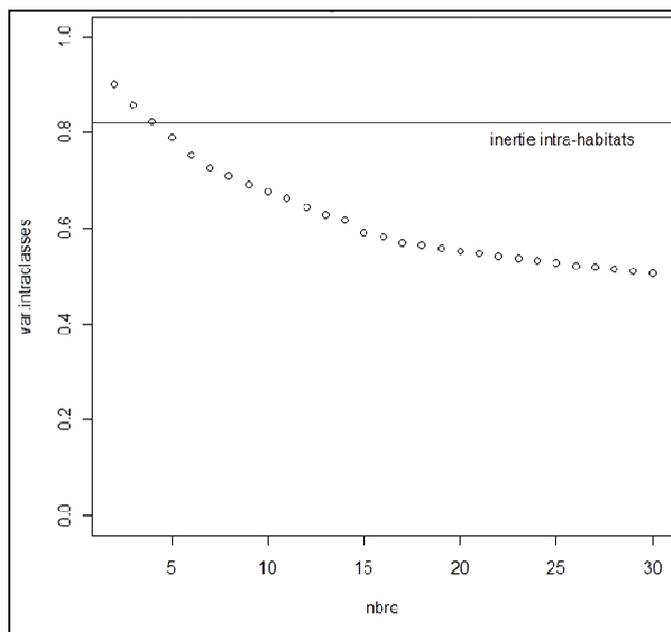


Figure 11. Evolution de l’inertie intraclasses selon le nombre de classes (en abscisse). Le découpage en classes est issu, dans cet exemple, de la classification non-orientée des placettes selon une combinaison de leurs coordonnées dans l’ANSC des densités d’essences et dans l’ACP des variables de structure. La ligne horizontale représente la valeur de l’inertie intra-habitats de Hoff dans le même cas.

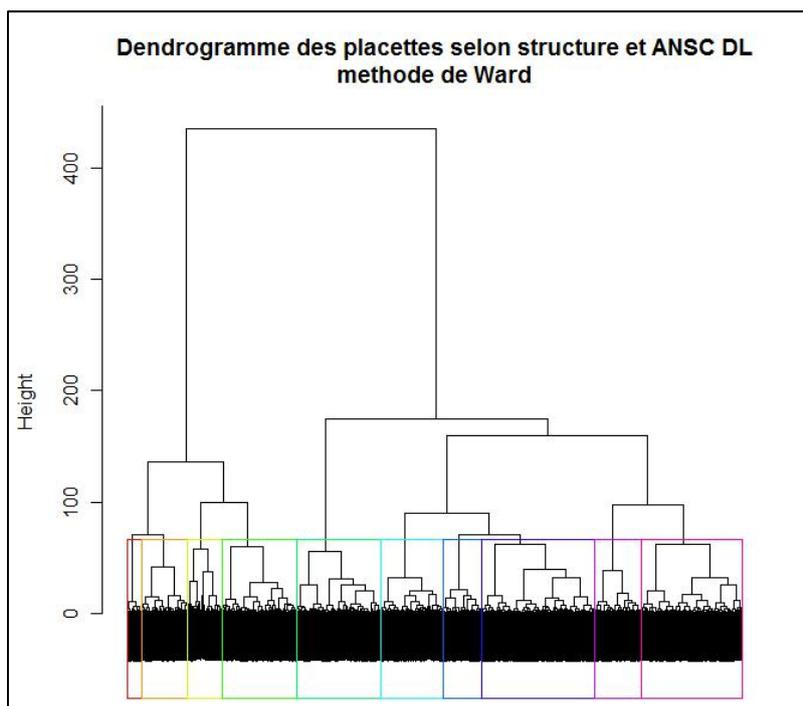


Figure 12. Dendrogramme des placettes selon leurs coordonnées sur l’ACP de la structure et l’ANSC des densités d’essences. Plus la hauteur du nœud entre branches est importante, plus les classes sont différentes. L’exemple du découpage en 10 classes figure sur ce dendrogramme.

Ce résultat est confirmé par l’observation des dendrogrammes issus de ces classifications (un exemple est montré sur la Figure 12). Une autre confirmation est fournie par l’observation des tests de validation des analyses factorielles discriminantes (AFD). Ces analyses consistent à définir un modèle linéaire multivarié dont l’objectif est l’attribution des individus (ici les placettes) à l’une des classes prédéfinies (ici un nombre de classes issues des classifications non-hiérarchisées). Le modèle est déterminé sur un sous-échantillon aléatoire de placettes

(50%) et pour 5, 10, 15 ou 20 classes. La seconde moitié des placettes est utilisées pour tester les modèles : chaque placette est affiliée à une classe selon les valeurs de ses variables et le pourcentage de placettes mal classées est le résultat du test. Plus ce pourcentage est faible, meilleur est le modèle. Les résultats de ces tests supportent les observations issues des dendrogrammes et des comparaisons d'inerties intraclasse. Ces AFD permettent également de définir les variables les plus importantes dans la détermination des classes (i.e. les variables prépondérantes des modèles établis). Ces variables sont à considérer avec une attention particulière pour la suite des analyses. Il s'agit logiquement des coordonnées sur les axes prépondérants des ACP structure et ANSC des densités des essences. Les mêmes analyses réalisées avec les variables de structure et/ou les densités des essences les plus structurantes montrent des résultats cohérents avec l'observation de l'ACP structure et de l'ANSC des densités, à savoir que les variables les plus structurantes sont logiquement les plus déterminantes dans la classification des placettes.

3.3.2.4 Caractérisation des classes définies

Les différentes analyses basées sur la classification non orientée des placettes permettent de déterminer le nombre de classes le plus apte à traduire l'organisation « naturelle » des placettes selon leur structure et leur composition botanique. Le critère notamment retenu est celui du gain d'homogénéité intraclasse par rapport aux habitats de Hoff (Tableau 3). La structure permet de distribuer les placettes en classes nettement plus homogènes que les habitats de Hoff (de 23% à 33% de gain d'homogénéité). La prise en compte de la composition floristique accentue légèrement ce gain. Le choix de segmenter l'échantillon en Terre Ferme vs Zones Hydromorphes est soutenu par le fait que ce sont deux milieux aisément distinguables de visu. Cela correspond à la segmentation habituellement adoptée par de nombreux auteurs (Peres 1997; Ter Steege, Sabatier et al. 2000; Haugaasen and Peres 2005; Haugaasen and Peres 2005). La division de ces deux milieux en classes plus précises est donc une amélioration notable dans ce genre d'analyses car rarement pratiquée. Il est donc intéressant de connaître les critères qui caractérisent chacune de ces classes.

Tableau 3. Gains d'homogénéité entre habitats de Hoff et classification non orientée basée sur les coordonnées des placettes dans l'ACP de la structure (Struc), l'ANSC de la composition floristique (Compo) ou une combinaison des deux (Combi). La subdivision de l'échantillon en placettes de terre ferme vs zones hydromorphe permet de gagner encore en précision dans la classification.

Cas		Hoff	nb Cl	Inertie	gain
Toutes Placettes	Struc	85%	10	62%	23%
	Compo	92%	10	85%	7%
	Combi	80%	15	55%	25%
Terre Ferme	Struc	97%	10	64%	33%
	Compo	98%	10	83%	15%
	Combi	95%	10	60%	35%
Zones hydromorphes	Struc	88%	5	60%	28%
	Compo	87%	5	60%	27%
	Combi	89%	5	60%	29%

Afin de caractériser les classes issues de ces analyses, nous avons rassemblé les variables étant apparues comme les plus structurantes au cours des différentes étapes de l'analyse, mais aussi les variables ayant une aptitude à devenir des clés de reconnaissance sur le terrain ou bien encore les variables permettant de caractériser les cortèges floristiques propres à chaque classe. Nous disposons donc d'un jeu de données rassemblant variables de structure, de topographie et de composition floristique (essences dominantes et familles). Des projections

sur ACP (cf Annexe 8.6) ont été faites, afin d'obtenir le profil de chaque classe dans chaque cas. Des comparaisons de moyennes, permettant une caractérisation plus précise et détaillées sont aussi disponibles.

Concernant les classes obtenues sur l'ensemble de l'échantillon, la Figure 26.A (Annexe 8.6) montre que, concernant la structure et la mésologie, les classes se distribuent essentiellement sur un axe opposant des forêts denses et matures (fortes densités, forte surface terrière, canopée haute) à des forêts perturbées (canopée ouverte, forte intensité de perturbation par des chablis). La classe 10 se détache des autres classes ; ceci s'explique par le fait que cette classe est entièrement constituée par le site Sable Blanc, déjà identifié comme original dans les analyses précédentes et dans la littérature. Cette classe se caractérise significativement par un sous-bois très dense, une canopée très ouverte et nettement plus basse que dans les autres milieux, très peu de palmiers, une forte proportion de petits arbres, le tout sur un milieu plat, à très faible altitude. Ceci correspond à la définition que donne Anderson (Anderson 1981) des forêts sur sable blanc en milieu amazonien. La représentation de cette classe sur l'ACP des essences confirme son originalité, au sens où les essences propres à ce milieu ne comptent pas parmi les plus abondantes de l'échantillon global et ne font pas partie, par conséquent, des essences représentées dans cette ACP.

La classe 9 s'isole également mais dans une moindre mesure ; les comparaisons de moyenne nous indiquent que ceci est essentiellement dû à sa richesse en palmiers. Cette classe se distingue aussi par une canopée particulièrement fermée et haute. En termes floristiques, les particularités de cette classe sont une abondance de *Dicorynia guianensis*, d'*Astrocaryum sciophilum*, d'*Oenocarpus bataua*, toutes caractéristiques de forêts matures et stables.

Au sein des forêts de Terre Ferme, les observations sont sensiblement les mêmes ; les sables blancs sont ici dans la classe 4. Au sein des zones hydromorphes, les 3 premières classes semblent imbriquées, elles sont assez proches en termes d'intensité de perturbation, de structure forestière (densité, surface terrière) et de topographie, mais elles se distinguent par des paramètres tels que la densité du sous-bois (nettement supérieure pour la classe 2), la hauteur de canopée (inférieure pour la classe 1), l'abondance de palmiers (nettement moins de palmiers en classe 3). La composition floristique participe également à la distinction entre ces 3 classes : la classe 1 présente une abondance de Caesalpiniacées et de Chrysobalanacées et une densité importante de *Licania spp.*, *Eschweilera spp.* et *Eperua falcata* (Wapa). Les classes 4 et 5, en revanche, se détachent de ses trois premières classes par des paramètres tels qu'un sous-bois particulièrement dense, une abondance de lianes, de faibles densité et surface terrière, exceptées pour les petits bois, une pente plus importante et une intensité de perturbation supérieure, une abondance de Cécropiacées (notamment BC), de Mimosacées (EKO), un déficit en Lécythidacées (MR) et Caesalpiniacées (WAP) pour la classe 5. La classe 4 se caractérise par une forte abondance de palmiers pinots, une forte surface terrière ($\approx 30\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$), peu de petits bois mais beaucoup de gros et très gros bois. Floristiquement, elle se caractérise par une nette abondance d'Arécacées et de Lécythidacées (notamment MR).

Il faut noter que chaque classe est constituée de placettes appartenant à des sites différents.

3.4 CONCLUSION

Ces résultats sont tout à fait encourageants sur la possibilité d'établir une nouvelle typologie plus adaptée, informative et manipulable. Il ressort que certains paramètres sont déterminants dans la constitution des classes, notamment l'intensité de perturbation et les indices de maturité de la forêt (fermeture/hauteur de la canopée, essences caractéristiques, abondance de palmiers). Ces critères sont aisément identifiables visuellement, ce qui permet de les imaginer comme outils d'identification des habitats.

Avant de définir complètement cette typologie, il est cependant nécessaire d'explorer, pour comparaison, l'échelle d'étude supérieure, à savoir le paysage, soit des regroupements de plusieurs placettes comme unité d'étude, voire des layons entiers. Cette échelle est suggérée par les résultats présentés en Figure 10 mais également par le fait qu'elle correspond mieux à l'échelle à laquelle est définie la géomorphologie dans notre étude. De plus, des tests d'autocorrélation spatiale effectués sur les placettes n'ont montré quasiment aucune structuration significative à une échelle inférieure à celle des layons. A l'issue de cette étape, une typologie doit être choisie, décrite et mise en relation avec la géomorphologie.

4 Caractérisation de la biodiversité des paysages et lien avec la géomorphologie

4.1 INTRODUCTION

L'objectif finalisé de cette partie consiste à cartographier les différents paysages forestiers guyanais et à caractériser leur contenu afin de mieux intégrer la prise en compte de la biodiversité dans l'aménagement du territoire en général et l'aménagement forestier en particulier. Il s'agit donc de mettre en évidence l'existence de différents types de paysages forestiers présents en forêt aménagée, de faire le lien avec les habitats présents et leur organisation spatiale et mettre en lumière les relations avec des paramètres géomorphologiques qui permettraient une cartographie prédictive des paysages et des habitats.

L'échelle de perception correspond aux layons ou portions de layon qui doivent assurer la représentativité des relevés pour une unité de paysage donnée. On cherche à décomposer la variabilité de nos relevés aux différentes échelles : variabilité liée aux unités de paysage définies dans la première partie (variabilité inter-layons) - variabilité liée à la distribution des habitats décrits dans la deuxième partie - variabilité locale qui peut être résiduelle ou en partie expliquée par d'autres facteurs stationnels.

On reprend donc ici comme base des analyses les unités de paysage définies en premier lieu et les habitats caractérisés dans la deuxième partie.

4.2 MATERIELS ET METHODE

4.2.1 ECHELLES DE TRAVAIL ET CHOIX DES VARIABLES

On travaille ici avec les mêmes sites d'étude mais l'unité expérimentale considérée est le layon et le site qui se veut représentatif de la diversité bêta, c'est-à-dire embrassant toute la variabilité des habitats constitutifs du paysage de la zone étudiée.

On s'intéresse aux variables de composition et de structure les plus pertinentes et les plus structurantes mises en évidence dans la partie 2 pour les tester à des échelles supérieures.

4.2.2 PLAN D'ANALYSE

4.2.2.1 Valider la méthode expérimentale choisie

Cette validation fait appel à différentes méthodes d'analyses spatiales visant à appréhender l'hétérogénéité des paysages et de leurs composantes et valider ainsi l'échelle d'étude. La longueur et l'implantation des layons doivent permettre d'obtenir une description représentative de la diversité des paysages forestiers

Dans un premier temps, la diversité mésologique des layons et des sites est observée grâce à des ACP et des analyses d'inerties intraclasses permettant de tester l'homogénéité de ces unités en termes de représentation du milieu. La projection des sites et layons comme critères de groupement sur les ACP permet d'établir une éventuelle typologie i.e. une description multivariée de chaque unité.

La validité du layon comme unité expérimentale est aussi testée au regard de la variabilité des principaux paramètres continus. Il s'agit de vérifier la représentativité du peuplement moyen à partir d'analyse de l'évolution de l'écart-type et de la moyenne sur le layon (analyse de variogramme), et d'analyses descriptives du jeu de données par des représentations graphiques et ACP.

Enfin, il s'agit de savoir si la diversité spécifique peut être appréhendée au niveau des paysages et à quel degré de précision. Différents indices de diversité (Chao, Jaccard), sont calculés afin de vérifier que cette échelle permet de capter la diversité grâce à des courbes aires-espèces (Gotelli and Colwell 2001) par layons et par sites.

4.2.2.2 Tester les relations entre données écologiques et géomorphologiques à l'échelle du paysage

Il s'agit là de chercher à détecter les relations entre les principales variables écologiques discriminantes relevées sur le terrain et les classifications en types de paysage issues de l'analyse géomorphologique sur MNT. On utilise pour cela des analyses multivariées d'ACP permettant de décrire la variabilité des peuplements au niveau du layon et du site, la classe de paysage étant utilisée comme variable supplémentaire et illustrative. Des analyses de co-inertie (Dray, Chessel et al. 2003) sont effectuées avec les données de géomorphologie et de géologie afin de mesurer l'influence de ce facteur sur les habitats. Enfin, des anova de Kruskal-Wallis sont réalisées entre les descripteurs des peuplements les plus discriminants et les types géomorphologiques dans le but de tester la significativité des relations.

4.2.2.3 Explorer la variabilité à une macro-échelle, celle du département, et envisager la réalisation d'un rendu cartographique

L'objectif final de cette étude est de créer une clé de reconnaissance des habitats forestiers à l'usage des gestionnaires, il est donc nécessaire que cette clé soit utilisable à grande échelle et notamment sur des zones non encore explorées. Nous cherchons à extrapoler les données récoltées et les résultats obtenus sur une zone la plus large possible, tout en conservant le maximum de précision (la moindre incertitude). La création de la carte géomorphologique est pour cela une avancée notable car les liens établis entre description de terrain et classement géomorphologique de chaque zone sont la base d'une extrapolation possible.

Des structurations spatiales sont aussi recherchées à l'échelle du territoire dans son ensemble. Si les variables d'intérêt et l'organisation des habitats suivent i) l'organisation géomorphologique, ii) une organisation spatiale constante, il est possible d'extrapoler les descriptions obtenues sur les zones étudiées à toutes les zones semblables environnantes.

Pour cela des méthodes d'analyse en semi-variogramme sont effectuées afin de mettre en évidence d'éventuelles macrostructures spatiales puis des modélisations par Krigeage sont testées. On utilise pour cette phase le logiciel Fragstat (McGarigal and Marks 1994).

4.3 RESULTATS

4.3.1 REPRESENTATIVITE DES DONNEES A L'ECHELLE DES SITES ET LAYONS

Les analyses d'ACP inter-intra réalisées sur différents jeux de données (structure de peuplement, composition, physionomie, jeux de données combinés) et pour différents facteurs catégoriels dont les variables « sites » et « layons » démontrent que c'est bien à l'échelle du layon que la variabilité inter-types est maximisée, donc que la variabilité interne est minimale (Figure 13). Le layon constitue donc une unité expérimentale homogène, apte à une certaine représentativité.

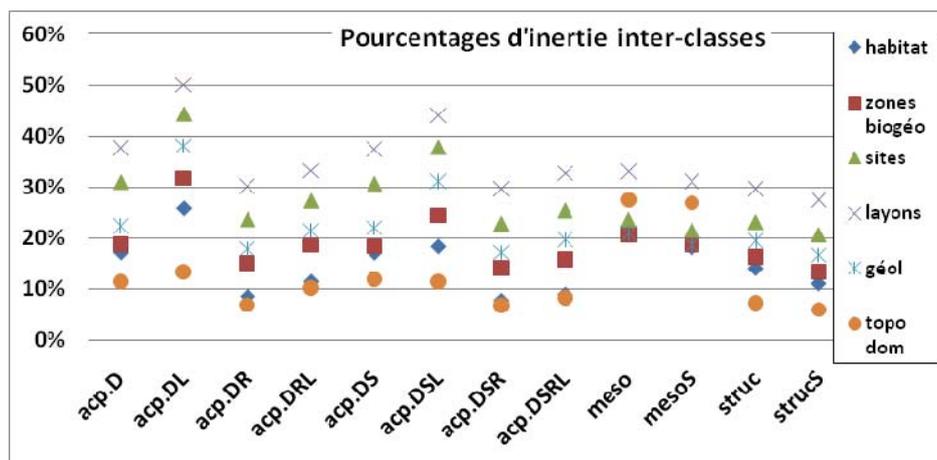


Figure 13 : Synthèse des valeurs d'inertie inter-classes calculées sur différentes ACP sur les données de composition (D : densités par essence, L : densités loguées, R : densités des essences non redondantes (l'espèce est clairement identifiée)) – sur les données descriptives de la physionomie du milieu (meso) – sur les données de structure (struc). « S » signifie que les données n'incluent pas le site Sables Blancs.

L'observation des évolutions de moyenne et d'écart-type en fonction de la longueur cumulée sur le layon montre généralement une bonne stabilisation des paramètres de structure après 2500m de parcours ce qui assure une bonne représentativité des layons sur ce point (Figure 14). On observe, dans quelques cas, une augmentation de l'écart-type sur la fin du layon, indiquant la transition à un autre type de peuplement, mais pour la majorité des layons et des variables, même les plus sensibles comme la densité en très gros bois (>90cm), les courbes se stabilisent. Des analyses en semi-variogramme ont aussi été réalisées sur chaque layon pour les différentes variables afin de détecter des structurations spatiales de niveau inférieur à celle du layon, pouvant notamment correspondre à l'échelle de perception d'habitats, mais ces tests n'ont révélé aucun effet significatif notable excepté pour les densités de palmier et quelques paramètres structuraux (Hauteur de canopée et densité de très gros bois) dans 25% des cas étudiés. Cela signifie donc que les variables étudiées sont correctement approchées à l'échelle du layon et qu'aucune structuration forte n'existe à l'échelle inférieure sauf à une dimension inférieure à celle de placette ou avec une fréquence irrégulière (cas des bas-fonds de largeur souvent inférieure à 100m et irrégulièrement répartis dans le paysage).

L'efficacité des layons, et même des sites, est moins évidente si l'on s'intéresse à la diversité (Figure 15). Les indices de richesse (Chao2 et Jackknife2) sont des estimateurs du nombre total potentiel d'essences présentes sur un site en fonction de la distribution et des effectifs respectifs des essences. En comparaison du nombre d'essences réellement observées (Figure 16), ils permettent d'estimer si l'échantillonnage est suffisant *i.e.* assez proche de la valeur maximale modélisée. Ici, on observe que globalement l'échantillonnage est assez moyen car les écarts entre nombre d'essences modélisé et nombre réellement observé peuvent être importants (5 à 18% pour Chao, 12 à 34% pour Jackknife). Pour certains sites (Grillon,

Crique Armontabo, Manaré), l'écart est élevé. Pour Grillon et Manaré, la source de cet écart est sans doute la surface d'échantillonnage réduite par rapport aux autres sites. Cette surface réduite n'a cependant que peu d'incidence pour le site Sables Blancs. Les forêts sur sable blanc sont présentées comme ayant une faible richesse dans la littérature (Ter Steege, Sabatier et al. 2000). Pour Crique Armontabo, l'explication est moins évidente et mérite des approfondissements.

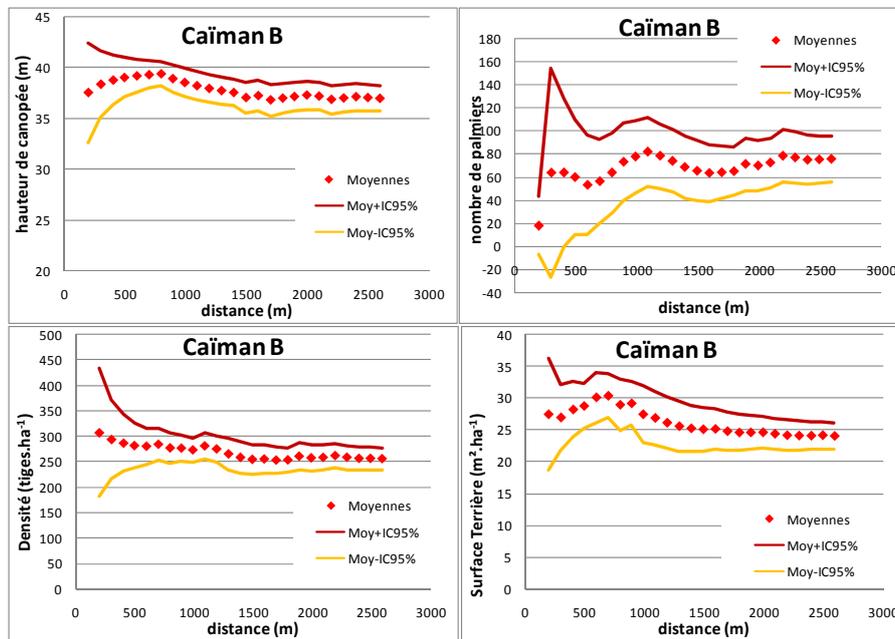


Figure 14. Variogramme : évolution de la moyenne \pm intervalles de confiance à 95% en fonction de la distance de description cumulée sur le layon. Exemple du layon Caïman B pour la hauteur de canopée, le nombre de palmiers, la densité et la surface terrière.

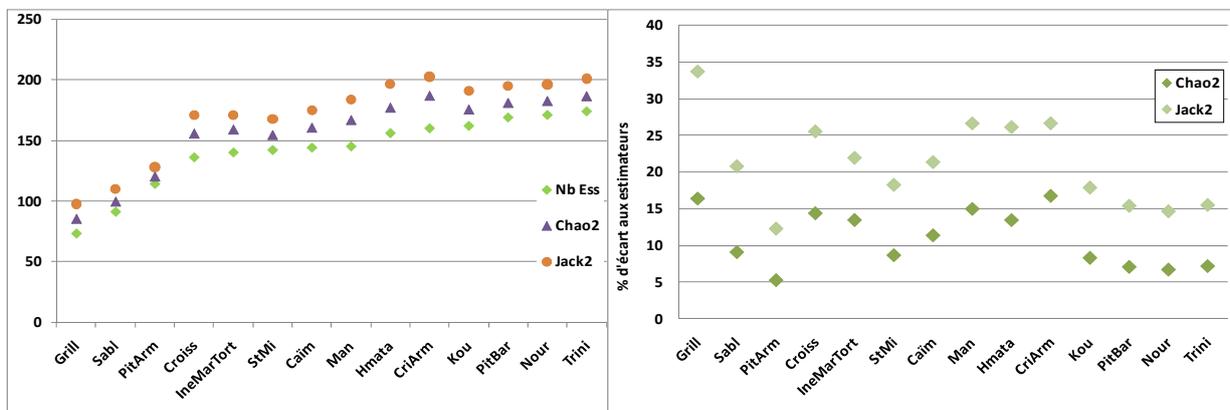


Figure 15. Gauche : Indices de richesse des différents sites et nombre d'essences réellement observées. Droite : écarts (%) entre le nombre d'essences observées et la prédiction de ce nombre par les indices de richesse. Les sites sont classés par nombre d'essences croissant.

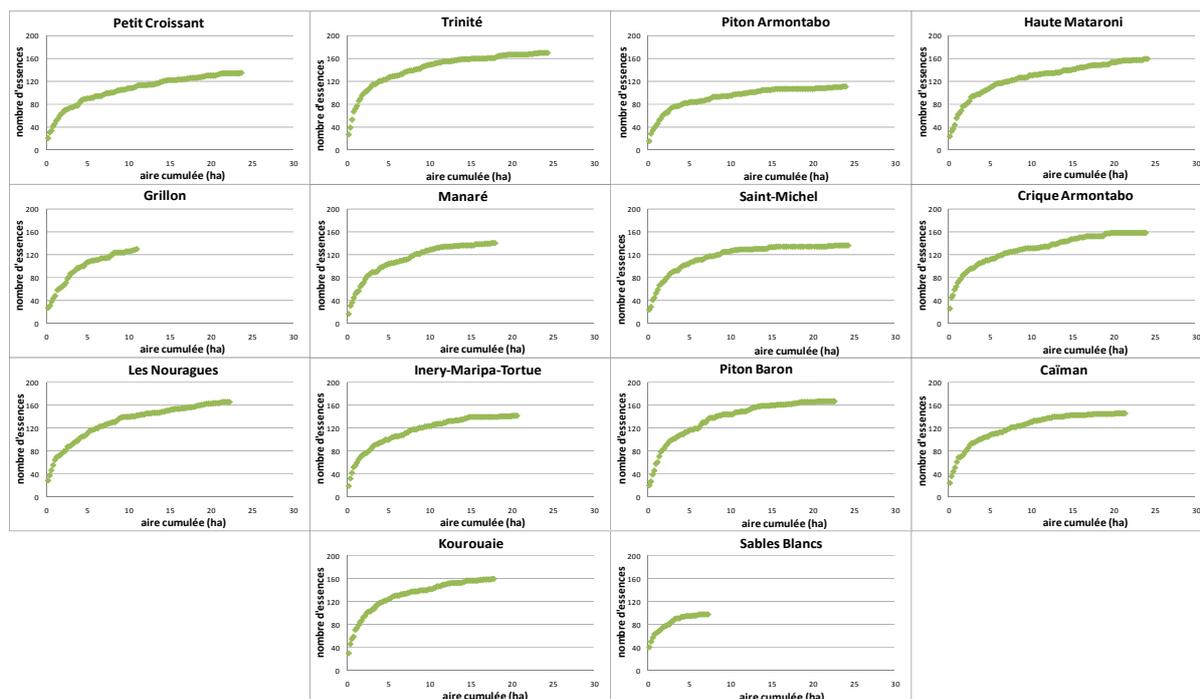


Figure 16. Courbes aire-espèces pour chaque site étudié.

En conclusion, les layons apparaissent au final comme le niveau de perception le moins variable et donc le plus efficace en termes de représentativité d'un peuplement le plus homogène possible. Il ne permet cependant pas d'aborder la problématique de diversité spécifique. Quelques layons présentent une moindre représentativité car inférieurs aux 3 km visés (Sable blanc, Tortue, ManaréB, IneryA) ou montrant une rupture en fin de parcours (Crique Armontabo E et H), mais l'essentiel du dispositif répond aux attentes.

4.3.2 RELATIONS ENTRE DONNEES ECOLOGIQUES ET GEOMORPHOLOGIQUES A L'ECHELLE DU PAYSAGE

Ce sont les grandes catégories de paysages qui ont été analysées pour palier au déséquilibre actuel de notre échantillonnage de terrain. L'utilisation de ces catégories comme variable illustrative de l'ACP des descripteurs d'habitats, fait apparaître un lien fort avec les caractéristiques du peuplement forestier à l'échelle des transects, notamment une séparation nette entre les formations les plus représentées (Figure 17) : celles des plateaux surbaissés et celles des zones de relief. Les comparaisons multiples de rangs de Kruskal-Wallis valident cette influence des paramètres géomorphologiques (Tableau 4) et permettent de donner les grandes caractéristiques des formations associées à chaque paysage :

- les forêts des zones de « montagnes » définies par des dénivelés compris entre 90 et 350m montrent une faible densité de palmiers en sous-bois et en canopée ; les lianes y sont plus abondantes et la canopée est discontinue du fait de nombreux chablis ; la composition spécifique laisse une part plus importante aux Vochysiacees au détriment des Caesalpiniacées
- les forêts des plateaux surbaissés, présentant des formes douces et des dénivelés de 30 à 45m ont une canopée plus fermée, avec moins de chablis ; les bois moyens y sont plus nombreux d'où une forte surface terrière ; les Lécythidacées sont peu abondantes mais on note une forte densité de Caesalpiniacées et Burséracées ainsi que des palmiers du sous-bois et de la canopée
- les forêts des plateaux plus élevés et incisés présentant des formes multiconvexes de dénivelés variables (35 à 90m) ont une structure intermédiaire et une composition laissant une large place au Lécythidacées au détriment des Burséracées ; la canopée est haute et fermée

Biodiversité et paysages en Forêt Guyanaise

- enfin les autres forêts des zones basses littorales et intérieures (moins bien échantillonnées pour le moment), définies par des dénivelés inférieurs à 15m présentent une canopée plus basse et ouverte avec beaucoup moins de très gros bois (90cm et plus), ainsi qu'une proportion importante de Caesalpiniacées.

Tableau 4. Résultats des analyses de rangs de Kruskal-Wallis entre les différents types de paysage pour les variables descriptives des habitats les plus discriminantes : en gras les moyennes significativement différentes ($p < 0,05$) et entre parenthèse le sens des oppositions.

Unités de reliefs	Montagne (20)	Plateau surbaissé (20)	Plateau complexe (6)	Dépressions (4)
Structure (densité)				
Palmiers du sous-bois (>2m)	153 (-)	383 (++)	244	173 (-)
Palmiers de canopée (stipes)	6.4 (-)	27.6 (+)	7.3	8
Arbres [20+[176	188	186	191
Bois moyen [35-50]	48 (-)	57 (+)	50	46
Très gros bois [90 +[4.5 (+)	4.5 (+)	3.9	2.2 (--)
Surface terrière (m ²)	23.4	25.5	23.8	20.7
Composition				
Facteur 1 (coordonnées ACP)	1.18 (+)	0.19	0.09	-7.04 (-)
Factor 4 (coordonnées ACP)	1.04 (++)	-0.88 (-)	1.04 (-)	0.88
Caesalpiniaceae (% tiges)	10.0 (--)	18.3 (+)	15.5	25.0 (+)
Lecythidaceae (% tiges)	15.5	10.9 (-)	20.4 (+)	15.1
Voschysiaceae (% tiges)	3.1 (+)	1.7	1.7	0.1 (-)
Burseraceae (% tiges)	8.3	12.2 (++)	5.8 (-)	1.6 (-)
Physionomie				
Lianes (abondance 0-3)	1.2 (++)	0.5 (-)	0.5 (-)	0.9
Hauteur de canopée (metres)	37.2 (+)	37.5 (+)	40.5 (+)	29.2 (---)
Trouées (% surface)	4.8	2.9	4.2	3.8
Ouverture (indice 0-3)	2.0 (+)	1.7(-)	1.6 (--)	2.5 (++)

La géologie montre aussi une influence significative pouvant expliquer plus de 18% de la variance de composition spécifique et 19% de la variance de la structure des peuplements au niveau des placettes. Cette influence n'est cependant pas celle annoncée à-dire-d'expert par la typologie des habitats actuellement utilisée car la variation entre les différents types de granitoïdes est plus importante qu'entre les différents substrats associés au volcanisme.

Enfin à l'échelle locale, la position topographique montre une influence limitée dans une première approche puisqu'elle n'explique jamais plus de 7% de la variance des composantes des habitats à l'échelle de la placette (cf partie 3). Cependant les analyses d'ACP inter-intra montrent un ordonnancement très logique des placettes selon leur position dans la toposéquence depuis les sommets jusqu'aux bas-fonds. Les analyses à cette échelle sont donc toujours en cours.

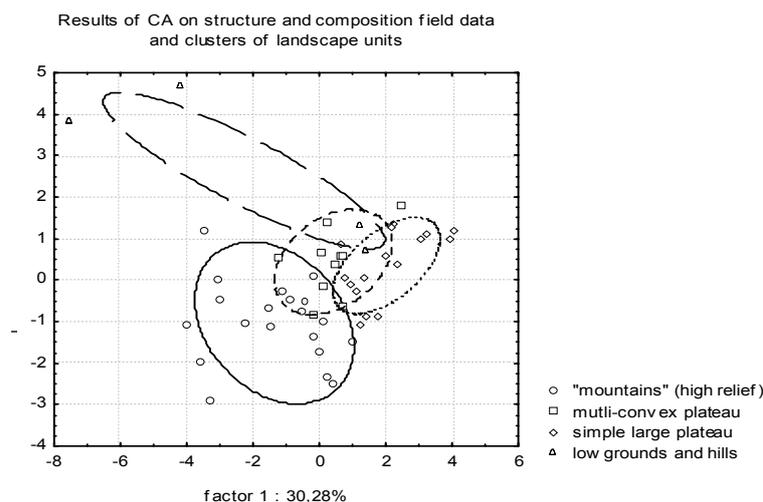


Figure 17. ACP des données de structure et de composition combinées – utilisation du type de paysage en variable illustrative – les types les mieux représentés (Plateaux surbaissés, Montagnes et Plateaux intermédiaires) sont bien séparés et discriminés.

4.3.3 VARIABILITE A UNE MACRO-ECHELLE ET REALISATION D'UN RENDU CARTOGRAPHIQUE

Les analyses de semi-variogrammes à cette échelle sont effectuées en considérant le site comme unité expérimentale. Le nombre de points utilisables pour tester la structuration de la biodiversité à l'échelle du département est donc encore limité mais peut-être augmenté d'autres types de relevés selon les variables étudiées. Il est ainsi possible de compléter l'approche grâce à des placettes de relevés forestiers effectués dans le cadre des inventaires papetiers de 1974-1976 selon un plan d'échantillonnage régulier, soit 2500 placettes de 0,5 ha sur la zone Nord-Ouest de la Guyane allant de Cayenne à St Laurent.

De fait, une macro-structuration est visible et transcriptible par krigeage pour la densité d'un certain nombre d'essence, le *Vouacapoua americana* (Wacapou) par exemple, ou de familles comme les Burséracées (cf Annexe 8.7). Ces structurations mettent en évidence un possible effet à large d'échelle de processus démographiques mis en évidence à l'échelle locale. C'est le cas pour le Wacapou qui paraît former des macro-plaques à forte densité avec de forts déséquilibres diamétriques : situation déjà décrite mais sur des parcelles de 30 à 50ha et modélisée à partir des processus de dissémination et de sélection (Traissac 2003).

L'analyse régionale montre cependant que les unités de modèles et types de paysage ont une structuration latitudinale qui vient appuyer le gradient Nord-Sud déjà noté par Sabatier et al. (2006) et Gond et al. (2009). Sabatier et al. ont en effet mis en évidence un basculement des familles botaniques dominantes entre le Nord (Caesalpiniacées et Chrysobalanacées) et le Sud du département (Burséracées et Mimosacées) à partir de l'analyse de 22 placettes botaniques de 1ha réparties sur une ligne Nord-Sud. Parallèlement, Gond et al. (2009) ont montré à partir de l'analyse de données satellitaires du capteur VEGETATION une différenciation entre les forêts du Nord et du Sud du département, interprétée comme une variation de la structure de canopée et de l'humidité des formations. Certains effets détectés dans cette étude sont certainement liés à ce gradient. Les tests d'autocorrélation spatiale le confirment par exemple pour les Burséracées : leur plus forte dominance sur les plateaux surbaissés peut provenir de la position plus méridionale des sites échantillonnés correspondants. A l'inverse, l'inclinaison Sud-Nord du plateau des Guyanes et les variations géomorphologiques qui en découlent peuvent expliquer en partie ce phénomène, les plateaux surbaissés étant plus nombreux dans le Sud de la Guyane et particulièrement dans l'échantillonnage de Sabatier.

Cette étape n'a été que peu développée pour le moment. Notamment, il reste à cibler des modèles spatiaux permettant de prendre en compte des processus continus (tendances géographiques issus de l'histoire) et des processus ponctuels (déterminisme géomorphologique).

5 Analyse des cortèges de faune et relations faune-habitat

5.1 INTRODUCTION

Les comparaisons des grands types de forêt amazonienne que sont les forêts de terre ferme (« *Terra firme* ») et les forêts saisonnièrement inondées (« *Varzea* ») mettent en évidence de nombreuses différences édaphiques, floristiques, et faunistiques (Peres 1997; Haugaasen and Peres 2005; Haugaasen and Peres 2005; Haugaasen and Peres 2006). En ce qui concerne la faune, les densités de primates comme celles des autres mammifères non-volants sont en moyenne deux fois plus importantes en forêt inondée qu'en forêt de terre ferme, mais la diversité (nombre d'espèces sympatriques) est quant à elle bien supérieure dans les forêts de terre ferme. Les différences sont également nettes pour les compositions floristiques et surtout la richesse en espèces végétales qui est nettement supérieure en forêt de terre ferme (Haugaasen and Peres 2006).

Cependant, plusieurs auteurs (Tuomisto, Ruokolainen et al. 1995; Fairbanks and Benn 2000; Lamotte 2004) soulignent que le danger de ne segmenter la forêt tropicale qu'en de grands ensembles tels forêts inondées/forêts de terre ferme est de négliger l'hétérogénéité forte qui existe à l'intérieur de chaque ensemble et de biaiser la gestion qui doit en être faite. Les forêts de Guyane sont toutes de type dit « de terre ferme », mais cette apparente homogénéité cache effectivement des variations dans les cortèges faunistiques. L'hypothèse de travail est donc que la mosaïque imbriquée des types de forêts présents en Guyane, dépendant des variations de topographie, de sol, et d'influences biogéographiques, influence l'équilibre des diverses espèces de faune présentes selon le même genre de processus, mais à une échelle géographique et avec une intensité inférieure que les grandes variations constatées à l'échelle de l'Amazonie.

Cette phase de l'étude consiste donc à chercher à mettre en relation les peuplements animaux avec les paramètres environnementaux, les typologies d'habitats et/ou d'unité de paysage. Cette approche devrait permettre à terme de prédire plus finement la biodiversité potentiellement présente en fonction des zones, à partir de la classification d'un site dans un type d'unité de paysage...

5.2 MATERIEL ET METHODES

5.2.1 SITES D'ETUDE

L'analyse des peuplements animaux a été effectuée à partir des inventaires réalisés sur 23 sites, dont 11 ont été réalisés dans le cadre de ce projet et sont donc communs avec les sites de la partie « descriptions d'habitat » (ci-après appelés sites « habitat »), et 12 avaient été réalisés lors des études antérieures de l'ONCFS sur l'impact de la chasse (Figure 18).

Sur l'ensemble, 7 sites sont situés dans des zones basses, 9 en zones de plateau et 7 en zones montagneuses. Enfin, 16 de ces sites sont non-chassés contre 7 subissant une pression de chasse. Les types géomorphologiques (*cf.* chapitre Géomorphologie) « 1 » (collines et

plateaux bas à formes multiconvexes) et « 8 » (haut massif sur roche dure) sont les plus représentés dans cet échantillonnage avec respectivement 10 et 5 sites étudiés, les autres n'étant que peu représentés pour l'instant (Tableau 5).

L'objectif de l'étude étant la mise en évidence des effets du milieu sur les communautés animales, les sites « habitat » décrits dans le programme mais subissant une pression de chasse n'ont pas été inventoriés du point de vue de l'abondance faunistique.

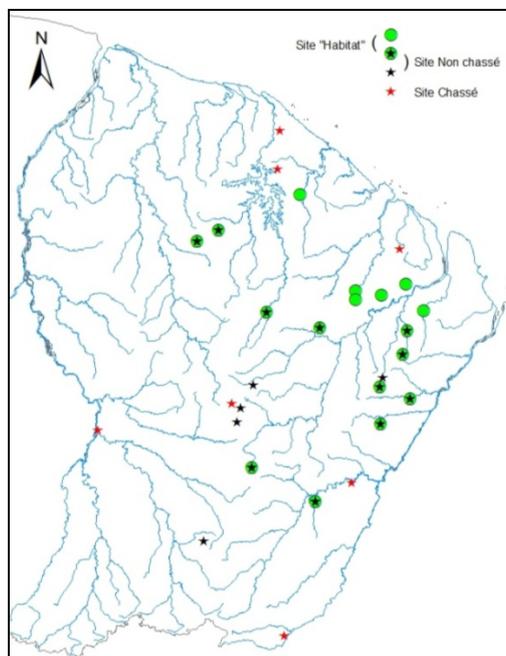


Figure 18. Localisation des sites utilisés dans cette étude. Cercle : Description de terrain des habitats ; étoile : réalisation de transects linéaires pour l'abondance de faune. Les sites communs ont été réalisés dans le cadre de cette étude.

5.2.2 DONNEES

5.2.2.1 Abondance de faune par line-transect

Les abondances de faune sont déterminées par la méthode du transect linéaire (Buckland, Anderson et al. 1993). Sur chaque site, 4 layons de 3km disposés, autant que possible, en étoile sont parcourus tous les jours entre 7h00 et 11h00 et entre 14h00 et 18h00 à une vitesse constante inférieure à 1 km/h, pendant environ 8 jours. Lors de son passage sur le layon, chaque opérateur identifie et compte toute les espèces de mammifères d'un poids supérieur à 1kg, ainsi que les espèces d'oiseaux terrestres les plus communes. La distance moyenne parcourue par site est de 166 km (± 32). Les observations sont pondérées par le nombre de dizaines de kilomètres parcourues afin d'obtenir un Indice Kilométrique d'Abondance (IKA₁₀). Le nombre de rencontres est multiplié par la taille moyenne des groupes de l'espèce sur le site pour obtenir l'indice final utilisé dans les analyses comparatives, en termes de nombres d'animaux observés par 10 km de transect. Pour les sites avec les descriptions d'habitat, les fréquences d'observation des différentes espèces par placette de 100 m sont également calculées.

Seules les espèces les plus régulièrement observées sont utilisées dans les analyses (*Alouatta seniculus*, *Ateles paniscus*, *Cebus apella*, *Cebus olivaceus*, *Crax alector*, *Crypturellus sp.*, *Dasyprocta leporina*, *Mazama americana*, *Mazama gouazoubira*, *Myoprocta acouchy*, *Odontophorus guyanensis*, *Pithecia pithecia*, *Psophia crepitans*, *Saguinus midas*, *Tapirus terrestris*, *Tayassu pecari*, *Tayassu tajacu*, *Tinamus major*), les autres étant trop rares pour

calculer un indice d'abondance fiable avec cette méthode. A de rares exceptions près, toutes les espèces forestières étudiées ici sont présentes dans tout le massif forestier en l'absence de perturbations anthropiques. Seuls les *Cebus olivaceus* ne sont pas systématiquement présents.

Les daguets (*Mazama* sp.), les capucins (*Cebus* sp.), les pécaris (*Tayassu* sp.) et les deux genres de tinamous (*Crypturellus* sp. et *Tinamus* sp.) n'étant pas toujours identifiés facilement sur le terrain, certaines analyses sont réalisées sur le genre pour ces taxons.

5.2.2.2 Descripteurs environnementaux

Dans le but de décrire les relations entre faune et habitat, différentes variables descriptives ont été utilisées.

Descripteurs globaux issus du SIG

Pour l'ensemble des 23 sites où ont été effectués les comptages de faune, l'ONF a fourni des descripteurs globaux pour chaque site à partir des données cartographiques issues du Système d'Information Géographique (SIG). Le premier concerne la proportion de zones hydromorphes dans un cercle de 6 km de diamètre, centré sur le point GPS du site. Deux autres variables sont calculées en utilisant les unités de modelés (voir chapitre « Géomorphologie ») incluses dans ce cercle : la pente moyenne du site, (moyenne des pentes moyennes de chaque unité de modelés) et le dénivelé moyen, calculé de la même façon. Enfin, la proximité aux inselbergs et aux savanes-roches est calculée comme l'inverse de la distance entre le point GPS du site et l'entité la plus proche. Ces paramètres sont des descripteurs globaux qui permettent d'une part d'intégrer l'ensemble des données antérieures de transects linéaires, pour lesquelles les descriptions précises de terrain n'existaient pas, et d'autre part, pour les autres sites « habitats », de confronter les résultats avec ceux issus de l'analyse des données descriptives récoltées sur le terrain.

Hormis ces descripteurs, chaque site est également caractérisé par son type géomorphologique dominant issu de la classification réalisée dans la première partie de l'étude (voir chapitre « Géomorphologie »). Les sites sont aussi caractérisés par une classe des types de couverts forestiers développée par Gond *et al.* (2009), basée sur des données de télédétection (capteur VEGETATION, satellite SPOT-4), et sur le traitement et l'analyse des réponses spectrales des longueurs d'ondes du visible et de l'infra-rouge. Cette typologie discrimine l'espace selon l'hydromorphie de la zone croisée avec la densité de la canopée.

Données habitat : structure, mésologie et botanique

Pour les 11 sites pour lesquels nous disposons de descriptions locales d'habitat, les variables descriptives de la structure forestière, de la mésologie et de la composition floristique sont mise en vis-à-vis des données de faune (cf., liste des variables, Annexe 8.4). Ces variables sont établies à l'échelle des placettes (100x20m). Les IKA₁₀ de faune correspondent cependant à une donnée valable uniquement à l'échelle d'un site dans son ensemble, pour lequel l'échantillonnage est suffisant (nombre de kilomètres). Afin de caractériser globalement chaque site, pour la majeure partie des variables, les valeurs ont été distribuées en trois (parfois 4) classes, et la proportion de la surface du site représentée par chacune des classes est calculée. Chaque site est donc caractérisé par ses proportions dans chacune des trois (ou quatre) classes de chacune des variables. Seules les variables traduisant la géomorphologie dominante, et les variables quantitatives comme l'altitude moyenne, les densités de palmiers, d'arbres et la surface impactée par des chablis ne sont pas subdivisées en classes.

La composition floristique de chaque placette est disponible (établie selon le protocole décrit dans la partie « description d'habitat »). Les densités des familles et des genres botaniques sont utilisées aux niveaux des sites et des placettes.

Tableau 5. Echantillonnage des sites étudiés pour l'abondance de faune

Nom du Site	Long. Tot. Echantillonnée (km)	Chassé	Description terrain habitat	Type Géomorpho (cette étude).	Typo forestière Gond et al (2009)
Arawa	186	Non	Non	1	5
Armontabo 2003	196	Non	Non	1	2
Armontabo 2006	156	Non	Oui	1	2
Armontabo 2007	176,6	Non	Oui	1	2
Caïman	125	Oui	Oui	8	3
Camopi	94	Oui	Non	7	2
Elaé	177	Oui	Non	1	1
Hte Mataroni	161	Non	Oui	1	2
Limonade	210	Non	Non	1	4
Manaré	166	Non	Oui	15	2
Matécho	134	Non	Non	8	2
Nouragues 2007	178,5	Non	Oui	7	2
Paracou	94,8	Oui	Non	12	2
Parasol	162,5	Non	Oui	15	2
Petit Croissant	190	Non	Oui	1	4
Piton Baron	144	Non	Oui	8	2
Saül 2002	169	Oui	Non	7	4
Saül znc	142	Non	Non	8	4
Toponowini	188,6	Non	Oui	8	4
Trinité Aïmara	156,8	Non	Oui	9	2
Trinité Aya	144,2	Non	Oui	1	2
Trois Sauts	226,7	Oui	Non	1	5

5.2.3 ANALYSES

Les analyses ont été réalisées à l'aide des logiciels R (R Development Core Team 2009) et Statistica (StatSoft France (2008). STATISTICA (logiciel d'analyse des données), version 8.0. www.statsoft.fr).

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur les données d'abondance de faune seulement a d'abord été effectuée sur l'ensemble des 16 sites non chassés, afin de mettre en évidence des cortèges d'espèces plus ou moins fortement associées entre elles. Ces associations ou oppositions sont ensuite explorées par des corrélations deux à deux.

La relation des cortèges faunistiques avec le milieu est ensuite analysée par l'intégration dans l'ACP des variables cartographiques globales décrivant l'ensemble des 16 sites non chassés (en variables supplémentaires), ou des variables descriptives de terrain (en variables actives) pour les 10 sites habitat non chassés. Les corrélations significatives ($p < 0.05$) entre abondances d'espèce animale et caractéristique du milieu sont examinées. Pour les sites « habitat », les corrélations entre fréquence d'observation des espèces sur les placettes et la valeur des variables numériques descriptives du milieu à cette petite échelle sont également examinées. Pour les variables en classes (codage de l'intensité ou du type de milieu), un indice de sélectivité I_s est calculé : $I_s = \frac{Po - Pm}{Po + Pm}$, avec Po = proportion d'observations de l'espèce dans les placettes de type de milieu « m », et Pm = proportion de placettes de ce type de milieu « m ».

La recherche de relations entre les abondances animales et la composition floristique (densités des familles et des genres botaniques), à l'échelle du site comme de l'observation (placette) représente l'étape suivante de l'analyse via des ACP et des matrices de corrélations deux à deux.

L'ensemble de ces analyses fournit des informations sur des faisceaux de variables de milieu et/ou floristiques corrélées à des cortèges faunistiques, ces variables environnementales et botaniques étant également par ailleurs souvent corrélées entre elles. Il a ensuite été tenté de hiérarchiser ces variables selon leur pouvoir explicatif, via des modèles linéaires multiples.

Enfin, la pertinence de la typologie globale des milieux vis à vis des cortèges faunistiques est testée par des analyses d'inertie inter-intra-classes (Pélissier, Couteron et al. 2003), qui testent l'homogénéité de classes formées sur la base d'un critère de groupement. Ici sont testés les groupements selon la géomorphologie dominante sur un site, et selon sa classification dans les types de végétation définis par Gond *et al.* (2009). Ces tests sont faits pour les 16 sites non-chassés puis sur les sites subissant une pression de chasse afin de voir si la chasse induit une désorganisation des relations entre faune et milieu.

5.3 RESULTATS

5.3.1 ASSOCIATIONS ET OPPOSITIONS D'ESPECES, CORTEGES DE FAUNE

Une première vision globale est donnée par l'ACP des IKA₁₀ de tous les sites (n=16) non chassés (Figure 19). Cette ACP a 6 axes contribuant significativement à l'explication de la variabilité, nous nous intéresserons aux 3 premiers.

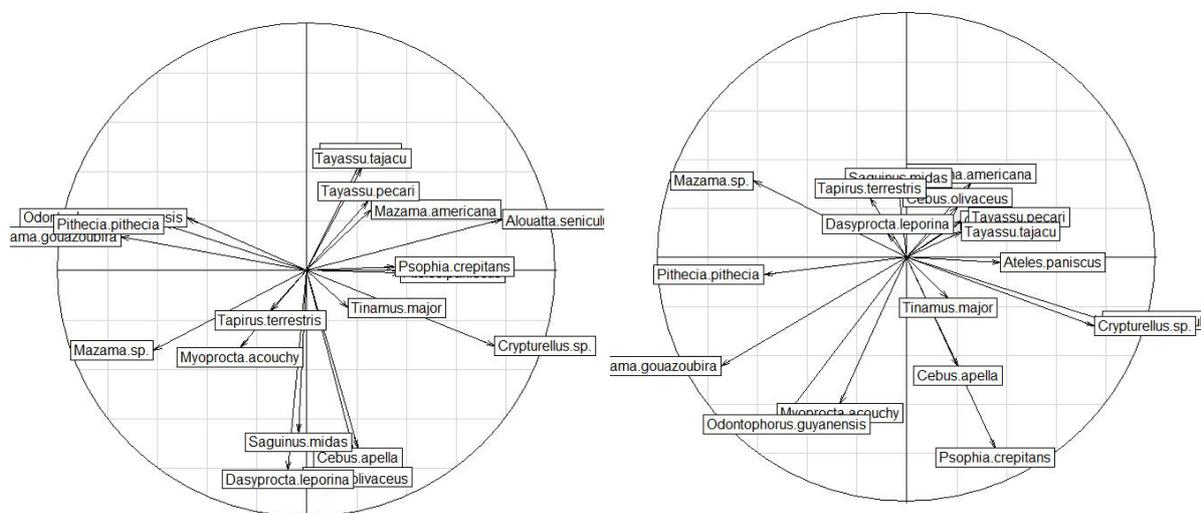


Figure 19. ACP des IKA₁₀ des 16 sites non-chassés. Projection selon les deux premiers axes principaux (à gauche) et selon le 1^{er} et le 3^{ème} (à droite). Les contributions les plus importantes à la construction du premier axe (17.8% de la variabilité) sont principalement *Alouatta seniculus* (18.3%), *Crypturellus sp.* (16.8%), *Mazama gouazoubira* (16.5%) et *Mazama sp.* (11.2%). Pour le second axe (16.9%), *Dasyprocta leporina* contribue pour 20.2%, *Cebus olivaceus* pour 19.7%, *Cebus apella* pour 16.0% et *Saguinus midas* pour 13.3%. L'axe 3 (12.6%) est structuré par *Psophia crepitans* (25.3%), *Odontophorus guyanensis* (17.3%) et *Myoprocta acouchy* (14.9%).

Les traits les plus discriminants entre les peuplements animaux sont donc dans un premier temps les communautés caractérisées par les singes hurleurs (*Alouatta seniculus*) et les petits tinamous (*Crypturellus sp.*), par opposition à des communautés de faune plutôt dominées par les daguets, principalement le daguet gris (*Mazama gouazoubira*). Les abondances de singes hurleurs, comme également celles du singe Atèle *Ateles paniscus* apparaissent effectivement significativement inversement corrélées à celles de *Mazama sp.* ($R=-0.53$, et $R=-0.47$ respectivement). L'indétermination de l'espèce de *Mazama* induit ici un flou dans l'interprétation, en mêlant sous un même groupe deux espèces dont l'écologie diffère probablement. Le nombre de ces observations était cependant trop important pour pouvoir l'éliminer de l'analyse. L'autre espèce de Daguette, la biche rouge ou *Mazama americana*, se retrouve plutôt associée avec les autres ongulés comme les pécaris (*Tayassu tajacu* et *Tayassu pecari*) et le tapir (*Tapirus terrestris*), dont les abondances contribuent le plus à définir la variabilité sur les axes 4 et 5 et sont dans l'ensemble corrélés deux à deux.

Un autre sous-groupe d'espèces apparaît sur l'axe 2 de l'analyse, formé par l'agouti (*Dasyprocta leporina*) et des primates de plus petite taille, comme les deux espèces de

capucins (*Cebus apella* et *Cebus olivaceus*), et le tamarin à mains dorées (*Saguinus midas*). Les abondances de ces espèces sont toutes positivement corrélées deux à deux ($p < 0,1$, sauf *Cebus a./agouti*, NS).

Les grands et moyens-petits primates ne se retrouvent donc pas en nombres équivalents dans les peuplements, probablement en raison de partages de niches ou de préférences écologiques différentes. Les ongulés forment également dans l'ensemble un groupe avec une certaine homogénéité quant à leur présence dans un environnement donné.

5.3.2 RELATIONS FAUNE-HABITAT

La projection des quelques variables descriptives cartographiques disponibles pour ces 16 sites nous montre surtout l'importance de la superficie en zones hydromorphes pour le groupe d'espèces caractérisée par les capucins (*Cebus sp.*). La proportion de zones hydromorphes sur le site est effectivement significativement corrélée avec les abondances de *C. apella* ($R=0.67$), *D. leporina* ($R=0.53$), et *S. midas* ($R=0.45$), ainsi qu'avec celles de *P. crepitans* ($R=0.47$) et de *T. major* ($R=0.55$). Inversement, les corrélations sont significatives et négatives avec la pente moyenne et le dénivelé moyen (*C. apella* : $R=-0.49$ et -0.52 resp., *S. midas* : $R=-0.54$, pente). Les *Crypturellus sp.* semblent également éviter les zones à forte pente et dénivelé ($R=-0.45$ et -0.53), alors que le hocco (*C. alector*) y est positivement associé ($R=0.64$ et 0.53).

Les corrélations entre espèces animales et variables descriptives montrent de plus que l'IKA₁₀ d'*A. paniscus* est positivement corrélé ($R=0.49$) à la proximité d'inselbergs, et la présence de *P. pithecia* est liée à la proximité de savanes-roche ($R=0.49$).

Ces variables sont cependant très grossières, et pour observer des relations plus détaillées entre faune et descripteurs, l'ACP des IKA₁₀ et des variables descriptives pour les 10 sites « habitats » non-chassés est utilisée (Figure 20).

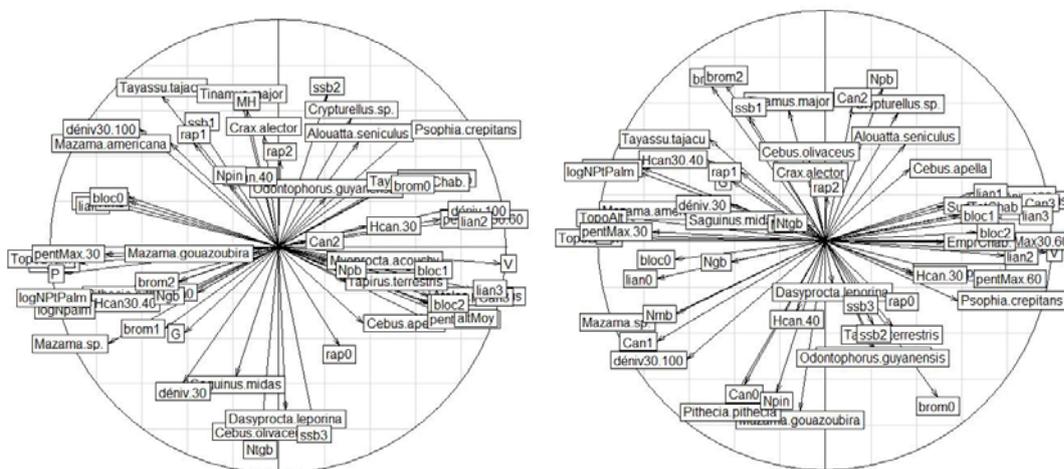


Figure 20. ACP des IKA₁₀ et des variables descriptives pour les 10 sites « habitats » non-chassés. Projection selon axes 1 et 2 (à gauche) et 1 et 3 (à droite). Les 3 premiers axes représentent 56.5% de la variabilité. Le 1^{er} axe (29.1%) est principalement construit par les variables V (proportion de versants) (5.1%), P (proportion de plateaux) (4.8%), ainsi que plusieurs variables relatant la topographie (altitude, pente) et la structure forestière (fermeture de canopée (can), abondance de lianes et de palmiers) à parts sensiblement égales (~4%). Le 2nd axe (14.5%) dépend surtout de la densité de très gros bois (diam>80cm) (7.8%), de la proportion de zones à sous-bois très dense (6.6%), de l'IKA₁₀ de *C. olivaceus* (6.4%) et de *D. leporina* (5.5%) Enfin, le 3^{ème} axe (12.8%) dépend des IKA₁₀ de *M. gouazoubira* (6.6%), *P. pithecia* (6.0%), de l'abondance de Broméliacées (plantes indicatrices de milieux humides) (5.6%) et de la densité de petits arbres et de palmiers pinots (indicateurs de milieux humides, ~5.3%).

Sur le 1^{er} axe, les milieux bas et plats (forte proportion de plateaux, faible dénivelé, faible pente, faible altitude) à canopée fermée et forte densité en palmiers, avec abondance de *Mazama sp.*, *T. tajacu* et *M. americana* s'opposent aux milieux pentus, d'altitude (forte proportion de versants, forte altitude, fort dénivelé, forte pente), perturbés (abondance de chablis), avec abondance d'*A. paniscus* et *P. crepitans*. Le 2nd axe oppose les milieux plutôt humides (forte proportion de zones hydromorphes, abondance de palmiers pinots et de Rapateacées) avec abondance de *T. tajacu*, *T. major* et *Crypturellus sp.* à des milieux ayant les caractéristiques de forêts matures (forte proportion de gros bois, sous-bois dense, forte surface terrière) avec abondance de *C. olivaceus*, *D. leporina* et *S. midas*. Le 3^{ème} axe est surtout structuré par des IKA₁₀ (*T. major*, *Crypturellus sp.*, *T. tajacu* et *A. seniculus* opposés à *M. gouazoubira*, *P. pithecia*, *O. guyanensis* et *M. acouchy*).

Pour cette analyse, les descripteurs d'habitat sont plus fins mais l'échantillonnage de sites est plus réduit. Les résultats sont plus ou moins concordants avec la première analyse réalisée sur plus de sites mais avec des variables plus globales. Le potentiel explicatif de la proportion de surface hydromorphe perd beaucoup d'importance sur cet échantillon. Parmi les résultats significatifs, on retrouve une opposition des communautés animales avec daguets (*Mazama sp.*) sur des dominances de milieux de faible altitude et dénivelé de type plateau, avec des communautés animales plutôt dominées par les grands primates, en particulier les Atèles sur des milieux de versants plus élevés.

Au delà de l'aspect « assemblage d'espèce », les corrélations significatives deux à deux entre abondances d'espèce animale et variables descriptives du milieu confirment certaines caractéristiques environnementales favorables ou évitées pour chaque espèce.

Certaines espèces comme le hurleur (*Alouatta seniculus*) ou le hocco (*Crax alector*) montrent peu de sélectivité et aucune corrélation avec des variables mesurées, alors que d'autres, comme par exemple les atèles présentent des affinités marquées avec des traits variés, souvent corrélés entre eux.

Les atèles sont donc ainsi plutôt présents sur les zones d'altitudes, avec de fortes proportions de versants et des canopées plutôt fragmentées. Les capucins bruns (*Cebus a.*) préféreraient les milieux avec des pentes de moyenne intensité, alors que les capucins blancs (*Cebus o.*) seraient plutôt localisés dans les zones plates avec faible dénivelé. Cependant cette espèce a une distribution très particulière, n'étant présente en abondance que dans deux zones (dont une seule zone habitat), et les corrélations sont donc souvent dues à ce site précis. Les abondances de *Mazama americana* sont inversement corrélées à l'altitude moyenne de la zone. Parmi les oiseaux, la présence des agamis *Psophia crepitans* est inversement corrélée à l'abondance de palmiers, à la proportion de plateaux et de faibles pentes.

Pour préciser encore d'éventuelles sélections d'habitat, la fréquence d'observation des espèces à l'échelle de la placette d'observation a été corrélée avec les caractéristiques de ces placettes pour les variables numériques, et un indice de sélectivité est calculé pour les autres variables.

Cette échelle spatialement fine d'analyse tend bien à confirmer certains traits notés grâce aux variables globales cartographiques et aux variables de terrain globalisées à l'échelle d'un site. Par exemple, on retrouve des observations des espèces de *Cebus* plutôt dans les milieux bas (faible dénivelé, Tableau 6) et/ou humides (MH, Tableau 7). Les observations d'Atèles se font préférentiellement sur les hautes altitudes. Les Agamis évitent les zones à palmiers, mais affectionnent les pentes.

Biodiversité et paysages en Forêt Guyanaise

Tableau 6. Corrélations significatives ($p < 0,05$) entre les fréquences d'observation des espèces de faune sur les placettes (100 x 20 m) et leurs caractéristiques environnementales (variables numériques). Flèche ascendante : corrélation positive, flèche descendante : corrélation négative.

	Pente max.	Altitude Moy.	Dénivelé	Nb palmiers	Nbre Pt Palmiers	Surface terrière	Nbre pt bois	Nbre gros bois	Surf. Tot. Chablis
<i>Alouatta seniculus</i>		↓							
<i>Ateles paniscus</i>		↑							
<i>Cebus apella</i>			↓						
<i>Cebus olivaceus</i>			↓				↑		
<i>Mazama americana</i>		↓							
<i>Myoprocta acouchy</i>					↓				
<i>Odontophorus guyanensis</i>	↑			↓	↓				
<i>Psophia crepitans</i>	↑			↓	↓				
<i>Saguinus midas</i>						↓		↓	↑

Tableau 7. Indices de sélectivité les plus positifs ($I_s > 0,3$, sélection du milieu) ou négatif ($I_s < -0,3$, évitement du milieu) des habitats par diverses espèces, à l'échelle de l'observation sur la placette.

	densité sous bois			ouverture canopée			Hauteur canopée				Lianes				Sol latéritique			Broméliaceae			topo dominante			
	1	2	3	0	1	2	3	20	25	45	50	0	1	2	3	0	1	2	0	1	2	MH	P	V
	<i>Alouatta seniculus</i>			↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓				↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓		
<i>Ateles paniscus</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓				↓				↓	↑	↓			
<i>Cebus apella</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑				↓									
<i>Cebus olivaceus</i>			↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓			↓			↑
<i>Crax alector</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓			↑	↑	↑	↑	↓			↓			
<i>Dasyprocta leporina</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓				↓	↑								
<i>Mazama americana</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↑	↓						↓			
<i>Mazama gouazoubira</i>	↓				↓	↓	↓	↑	↓	↓	↓				↓	↓	↓	↓						
<i>Myoprocta acouchy</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓		↑	↓	↓			↓	↓	↓	↓			
<i>Odontophorus g.</i>	↓			↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↑	↓	↓			↑		↓	↓			
<i>Pithecia pithecia</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓	↓			↓	↓	↓	↓			
<i>Psophia crepitans</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓				↓			↓						
<i>Saguinus midas</i>	↓			↑	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓				↓	↓	↑	↓	↑	↓	↓			
<i>Tayassu tajacu</i>			↓	↑	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓	↓			↓	↑	↓	↓			
<i>Tinamus major</i>				↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓				↓			↓						

Certaines connaissances empiriques se trouvent confortées (présence des atèles sur les « montagnes », par exemple) et maintenant quantitativement étayées, et d'autres relations plus subtiles ou moins connues se révèlent. Les zones de très basse canopée seraient par exemple évitées par toutes les espèces sauf le *Mazama gouazoubira*, et les zones à très hauts émergents sont globalement peu fréquentées sauf par le *Cebus apella*. De même, les zones de canopée très fermée (0) ne sont fréquentées que par peu d'espèces (*Saguinus midas* et *Tayassu tajacu*) et les zones fortement enliannées également (*Crax alector* et *Mazama americana*).

5.3.3 RELATION ENTRE CORTEGES FLORISTIQUES ET FAUNISTIQUES

Les corrélations deux à deux entre IKA_{10} et densités de familles botaniques sur les 10 sites « habitat » non chassés montrent de fortes relations positives comme par exemple : *A. paniscus* avec les Olacacées ($R=0.84$) et les Burséracées ($R=0.82$), *C. apella* avec les Anacardiées ($R=0.72$) et les Fabacées ($R=0.74$), *C. olivaceus* avec les Clusiées ($R=0.77$), *C. alector* avec les Euphorbiacées ($R=0.77$), *S. midas* avec les Clusiées ($R=0.83$), *T. pecari* avec les Apocynacées ($R=0.73$).

Ces relations sont aussi analysées via une ACP des IKA₁₀ et des densités de familles botaniques d'arbres (Figure 21).

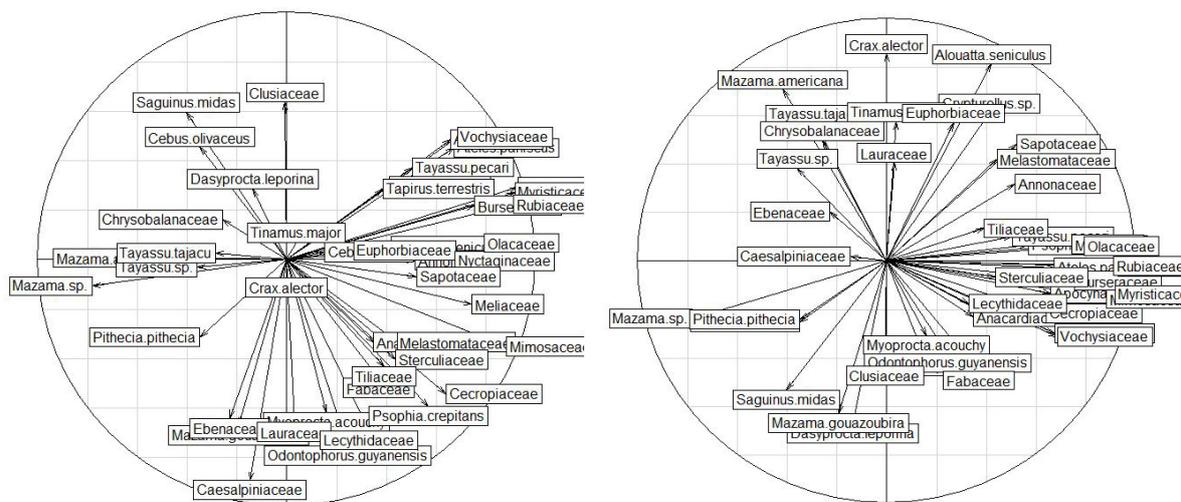


Figure 21. ACP des IKA₁₀ et des densités de familles botaniques d'arbres pour les 10 sites « habitats » non-chassés. Projection selon les deux premiers axes principaux (à gauche) et selon le 1^{er} et le 3^{ème} (à droite). Les 4 premiers axes de cette ACP sont explicatifs et rassemblent 69.6% de la variabilité (57.9% pour les 3 premiers). Le premier axe (25.6%) est majoritairement construit par les Moracées, Myristicacées, Rubiacées et Mimosacées (environ 7% chacune), les premières espèces animales apparaissant sont *Mazama* sp. (5.3%) et *A. paniscus* (3.9%). Le second axe (16.9%) est surtout construit par les Caesalpiniacées (10.5%) puis les Lécythidacées (6.3%), les espèces animales contribuant le plus sont *O. guyanensis* (7.5%) puis *M. gouazoubira* (6.0%). Enfin, le 3^{ème} axe est construit par *C. alector* (10.6%), *A. seniculus* (9.6%), *M. americana* (7.2%) et *D. leporina* (6.5%), la première famille à apparaître est celle des Euphorbiacées (4.7%).

Un très grand nombre d'espèce étant frugivores, une recherche de corrélations basée sur le type de fruits portés par les essences répertoriées a été également entreprise, en particulier par l'extraction des données connues et répertoriées dans la base Mariwenn (Ollivier, Baraloto et al. 2007) Cependant, 30% seulement des essences présentes sur les sites ont pu être renseignées, ce qui est insuffisant pour apporter d'éventuels paramètres explicatifs.

5.3.4 EFFETS COMBINES HABITAT-FLORE SUR CERTAINES ESPECES D'INTERET

La distribution de ces taxons botaniques est également influencée en partie par les conditions topographiques, édaphiques et géoclimatiques (Oliveira-Filho, Curi et al. 1998; Paget 1999; Morneau 2007). Afin de hiérarchiser les effets des différents types de variables (topographie, composition floristique, structure forestière) sur les abondances de faune, nous avons cherché à construire des modèles linéaires multiples. De part le nombre encore limité de sites (ces variables ne sont renseignées que pour les 10 sites « habitat »), la construction des modèles s'est avérée peu fiable. Il est préférable, dans un premier temps, d'observer les corrélations deux à deux (les effectifs sont alors suffisants) et d'attendre l'élargissement de l'échantillon pour utiliser les modèles linéaires. Les corrélations nous renseignent cependant sur les facteurs influençant nettement les abondances de faune.

Par exemple, pour le cas des *A. paniscus*, l'IKA₁₀ est fortement corrélé à 3 genres (*Minuartia* (Olacacées) (R=0.88), *Tetragastris* (Burséracées) (0.88) et *Caryocar* (Caryocaracées) (0.83)), 2 familles (Olacacées (0.84) et Burséracées (0.82)) et une variable (Altitude moyenne (0.86)). L'altitude est un facteur prédictif puissant (R>0.8) de la présence des deux familles botaniques et des 3 genres. La présence des Atèles pourrait donc avant tout être expliquée par les abondances botaniques, et les familles et genres concernés ayant visiblement une affinité pour les fortes altitudes, cela expliquerait en partie la préférence des Atèles pour les milieux montagneux. Les Burséracées en général et les *Tetragastris* en particulier forment

effectivement une part importante du régime alimentaire des Atèles (Mittermeier and Roosmalen 1981; Roosmalen 1985; Simmen and Sabatier 1996; Simmen, Julliot et al. 2001), mais *Minuartia* semblent consommé de manière beaucoup plus occasionnelle et *Caryocar* n'est pas cité dans la littérature.

L'IKA₁₀ des *C. apella* est fortement corrélé à la densité des Fabacées (R=0.74) et des Anacardiées (R=0.72) ainsi qu'à une variable descriptive : la proportion de zones de chaque site ayant une pente comprise entre 30 et 60° (R=0.65). Cette variable topographique est également la plus explicative pour les deux familles botaniques (R~0.80), et on peut se demander si c'est la présence de ces essences qui favorise cette espèce. Parmi les Anacardiées, *Spondias mombin* est généralement consommé par beaucoup d'espèces frugivores, mais n'est pas cité dans le régime alimentaire du *Cebus apella*, qui consommerait cependant les fruits de *Tapiria* (Guillot, Dubost et al. 1994; Simmen and Sabatier 1996). Parmi les Fabacées, le genre *Dipteryx* est consommé pour ses fruits (Simmen and Sabatier 1996). Le lien avec le régime alimentaire, malgré la corrélation marquée, paraît donc assez léger, d'autant que les *Cebus* ont un régime très diversifié, avec une part importante d'insectivorie et ne dépendent donc pas très strictement des disponibilités en fruits.

Le cas des *Cebus olivaceus* nous intéressait particulièrement, car cette espèce n'est pas régulièrement répartie sur le territoire, et les facteurs influençant cette répartition sont inconnus. Son abondance dans nos données est fortement corrélée aux Clusiacées (R=0.77), et en particulier aux *Symphonia* (R=0.68), ainsi qu'aux dénivelés inférieurs à 30m, et aux sous-bois denses (R=0.65). Ces deux taxons botaniques sont aussi corrélés majoritairement et positivement aux sous-bois denses (R~0.65) mais négativement avec les forts dénivelés (R~-0.65), et les *Symphonia* sont de plus corrélés à la proportion de zones hydromorphes (R=0.59). Les fleurs de *Symphonia globulifera* sont consommées par beaucoup d'espèces de primates (Riba-Hernandez and Stoner 2005), et cette floraison régulière et étalée pourrait correspondre à une ressource clé, en décalage avec le pic de fructification moyen (Sabatier and Puig 1985). Peu d'études détaillent le régime alimentaire du *Cebus olivaceus*, et ne mentionnent pas la consommation de *Symphonia* (Mittermeier and Roosmalen 1981; Robinson 1984). Ces corrélations sont cependant presque uniquement dues aux caractéristiques de la zone Trinité (Aya), qui présente une exceptionnelle richesse en *Cebus olivaceus* ainsi qu'en *Symphonia*, de faibles dénivelés et des sous bois denses. La corrélation ne reposant pas sur des gradations, mais uniquement sur quelques extrêmes, il faut attendre d'étendre l'échantillonnage à d'autres zones ayant les mêmes propriétés avant d'inférer une potentielle influence sur la présence des *C. olivaceus*.

5.3.5 VALIDATION DE L'APPROCHE GEOMORPHOLOGIQUE DANS LA TYPOLOGIE DE COMMUNAUTES FAUNISTIQUES

D'un point de vue global, les analyses interclasses sur les compositions faunistiques seules des 16 sites non chassés de l'échantillon, regroupées selon leur type géomorphologique ou type de végétation (Gond, Bernard et al. 2009) montrent que la classification des sites selon leur type géomorphologique explique 26.7% de l'inertie et 16.9% pour la classification selon le type de végétation. Ceci signifie que l'homogénéité des classes ainsi formées est assez bonne (resp. 73.3% et 83.1% d'inertie intra-classes). Les représentations graphiques montrent d'ailleurs une bonne discrimination entre les classes de types de géomorphologie (Figure 22, à gauche) et de végétation (à droite).

Les types géomorphologiques 1 (plateaux et collines basses) et 8 (montagnes) se distinguent bien par des cortèges faunistiques assez différents bien que constitués des mêmes espèces,

mais en proportions variables. De même, la classification de types de végétation correspondrait à des assemblages de faune distincts.

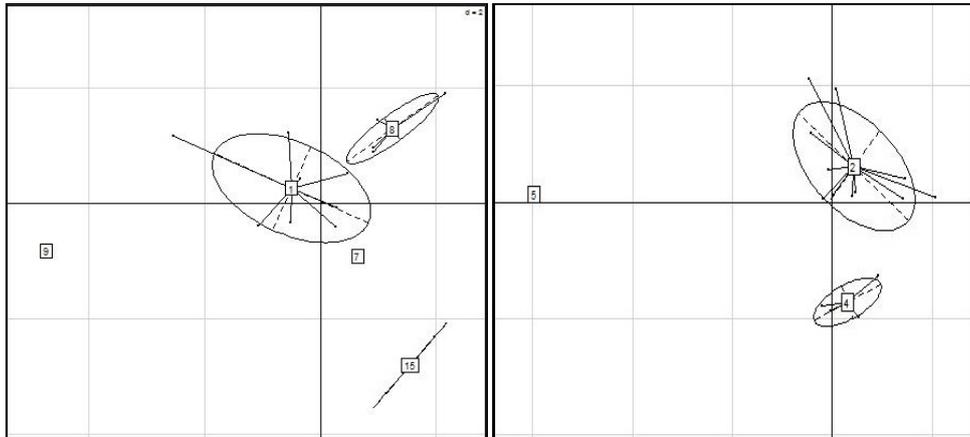


Figure 22. Analyses interclasses des IKA₁₀ sur les 16 sites non chassés. A gauche, les classes correspondent aux types géomorphologiques déterminés dans ce programme. A droite, les classes sont les types de végétation déterminés par Gond *et al.* (2009).

La comparaison des IKA₁₀ moyens des différentes espèces dans les types géomorphologiques 1 et 8, ou types de végétation 2 et 4 ne montre cependant pratiquement pas de différences (Figure 23). La seule différence significative (test de Student, $p < 0,05$) est pour les *Cebus olivaceus* et les *Tinamus major* dans la classification des types de végétation.

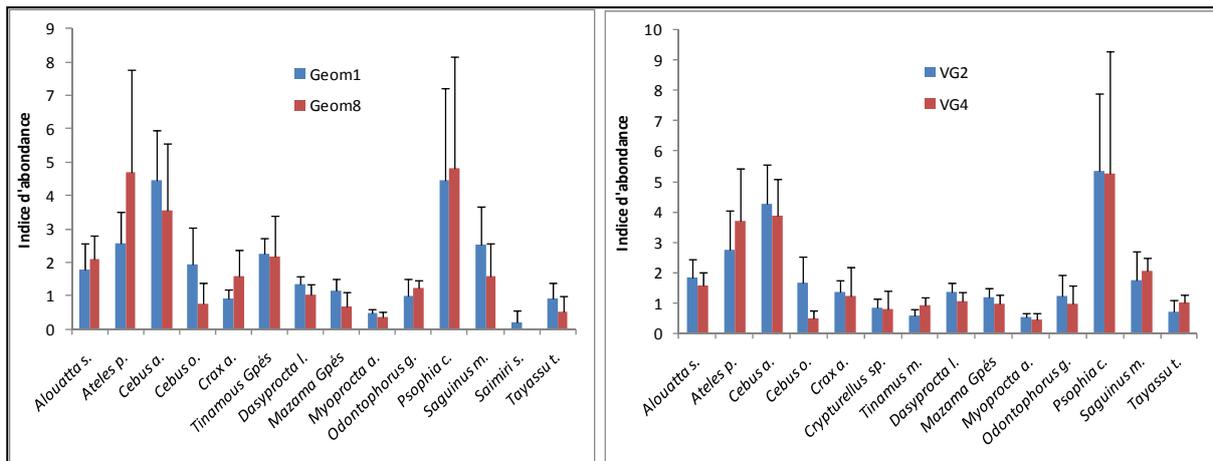


Figure 23. Comparaison des indices d'abondance moyens (nombre d'animaux par 10 km de transect) dans les sites de types géomorphologiques 1 et 8 (à gauche) tels que définis dans le chapitre « géomorphologie » de cette étude, et dans les types de végétation 2 et 4 tels que définis par (Gond, Bernard et al. 2009). Barres d'erreur : intervalle de confiance à 95%.

L'absence de significativité et la taille importante de l'écart-type sont peut être dues à la faiblesse de l'échantillonnage dans certains cas (pour le type Geom8, seulement 4 sites par exemple), et certaines tendances comme les différences entre types géomorphologiques pour les abondances d'atèles, de hocco ou de *Cebus apella* pourraient se confirmer avec l'augmentation de la taille d'échantillonnage. Ces tendances confirment d'ailleurs les résultats précédents, le type 8 correspondant à des reliefs plus marqués et élevés, favorables et sélectionnés par les atèles, et le type 1 à des zones plus basses.

5.3.6 INFLUENCE DE LA CHASSE

Si le même type d'analyse est effectué sur l'ensemble des zones en incluant les sites chassés, la structuration des sous-groupes se retrouve et les inerties intra-classes diffèrent peu (géom. : 69.9% (tous) vs. 73.3% (non chassés) ; VG : 84.5% (tous) vs. 83.1% (non chassés)), même si les nuages semblent plus éclatés.....

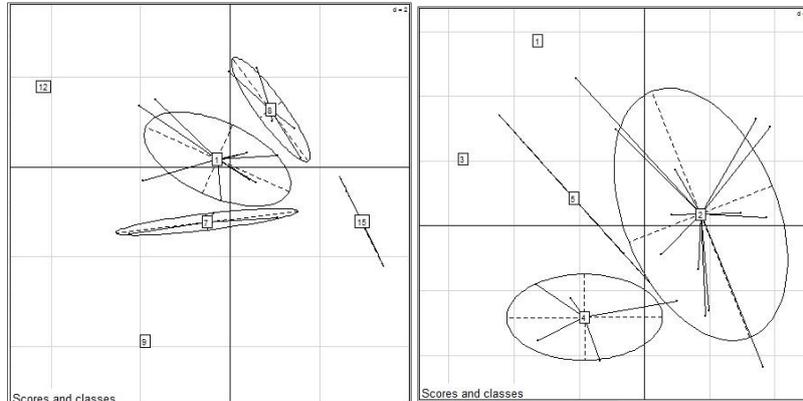


Figure 24. ACP interclasse sur les communautés animales des zones chassées et non chassées (N=23)

La chasse ne joue pas le même rôle sur toutes les espèces, selon qu'elles sont très recherchées par les chasseurs ou non, plus ou moins faciles à chasser, et surtout selon leur sensibilité à la pression de chasse, en relation avec leur écologie et biologie reproductive (Bodmer 1995; Peres 2000; Robinson 2000).

Les abondances sont significativement inférieures (test T, $p < 0,01$) dans les zones chassées pour 7 espèces seulement (Figure 25, à gauche), alors qu'elles ne sont pas affectées pour les autres (Figure 25, à droite).

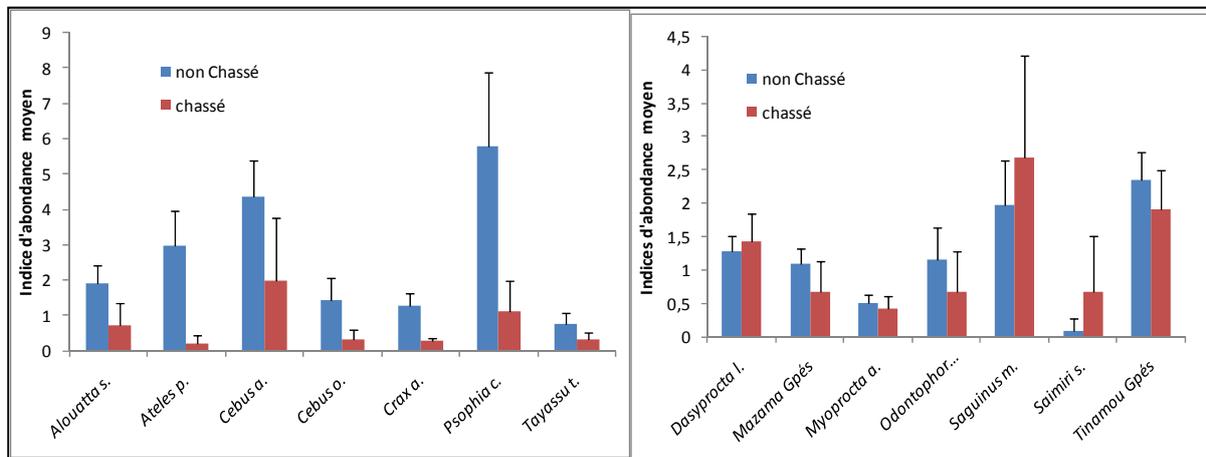


Figure 25. Indices kilométriques d'abondance (nombre d'individus/10km de transect) moyens pour 16 zones non chassées et 7 zones chassées, avec intervalle de confiance à 95%. Figure de gauche : espèces pour lesquelles le test de Student est significatif ($p < 0,01$).

La chasse induit donc une déstructuration des peuplements, se traduisant parfois par des phénomènes compensatoires, de petites espèces de primates venant « remplacer » les grandes espèces souvent décimées par la chasse, par exemple (Peres and Dolman 2000). Cette déstructuration ne se décèle cependant pas encore nettement, à l'échelle de notre échantillon de sites étudiés, puisque les communautés globales semblent toujours être organisées par la structure du milieu, mais le nombre de sites chassés est cependant faible.

5.4 DISCUSSION

Les indices kilométriques d'abondances (ou « sighting rate ») sont très généralement utilisés, en particulier en Amazonie, pour caractériser et comparer des sites différents (Peres 1997; Peres 1999; Peres 2000; Haugaasen and Peres 2005). Dans ce contexte, les hypothèses sous-jacentes sont que (1) cette valeur est réellement caractéristique de la zone, et (2) la détectabilité des animaux est comparable entre les zones pour une espèce donnée. L'échelle de travail choisie ici est suffisamment grande (12 km de dispositif de transects, 4 transects différents, couvrant un cercle d'environ 30 km²) pour englober ou traverser les domaines vitaux de nombreux individus ou groupes différents pour toutes les espèces considérées ici et recouper une grande diversité d'habitats dans ce cercle. La représentativité de la valeur de l'IKA₁₀ pour une zone est par ailleurs testée au cours de ce programme par la répétition, sur un site témoin, du même protocole 5 années consécutives à deux saisons différentes. A l'heure actuelle, la variabilité de l'IKA₁₀ entre années, à saison égale, semble faible pour la plupart des espèces considérées en regard de celle observée entre les sites, mais cela reste encore à tester (données encore en cours d'acquisition pendant 2 ans). Par ailleurs, la détectabilité d'une espèce entre sites différents est très peu variable en Guyane, ainsi que le montre l'analyse des distributions des distances d'observations spécifiques. (Peres 1997; Peres 2000; Richard-Hansen and Niel 2004).

L'échantillonnage est encore insuffisant avec seulement 10 sites décrits à la fois par les variables précises de milieu et les abondances animales. Le programme doit se continuer 3 années supplémentaires (financement PO/FEDER) ce qui doublera le nombre de sites étudiés et permettra sans doute de préciser des influences encore incertaines, en particulier pour l'utilisation des modèles multiples qui permettraient de discriminer les rôles des variables de milieu et de composition botanique. Les liens avec les régimes alimentaires des espèces cibles doivent être largement approfondis. De nombreuses études mettent en évidence que le facteur limitant pour l'expansion numérique d'espèces animales dans une zone est constitué principalement par la période de pénurie des ressources alimentaires, donc en particulier des fruits pour de nombreuses espèces frugivores (Peres 1994; Heymann 2001; Brugière, Gautier et al. 2002; Haugaasen and Peres 2005). L'abondance sur certains sites d'espèces ressources clé, importantes dans le régime alimentaire et/ou fructifiant ou fleurissant à une période décalée par rapport à l'ensemble des autres peut par exemple représenter un facteur important pour certaines espèces animales assez spécialisées. L'interpolation des densités d'essences d'arbres sur l'ensemble des sites, l'amélioration des connaissances sur la phénologie et le type de fruits de ces essences, la prise en compte des classes de diamètres dans la disponibilité en fruits et l'amélioration des connaissances sur les régimes alimentaires de certaines espèces sont autant de pistes qui permettraient d'approfondir ces questions.

La confrontation des résultats d'origines différentes (cartographique, échelle du site, échelle de l'observation) confirmant mutuellement des tendances de choix d'habitat par différentes espèces conforte nos hypothèses et le choix de notre approche. Ainsi, dans la plupart des cas, les préférences locales de type d'habitat fréquenté par une espèce semblent se refléter sur son abondance globale, qui s'avère donc supérieure dans les sites qui présentent majoritairement de telles caractéristiques. Des études plus fines d'utilisation de l'habitat par certaines espèces sont parallèlement en cours dans la réserve des Nouragues : programme d'étude sur le Tapir, programme d'étude sur le Hocco, analyses d'utilisation de l'habitat par les ongulés par piégeage photographique systématique (C. Richard-Hansen et coll., unpublished data). Ces résultats apporteront des données plus détaillées sur les préférences d'habitat de ces espèces, à l'échelle d'un site particulier, pour comprendre leur répartition à l'échelle du territoire.

Le choix de la typologie basée sur une segmentation géomorphologique du milieu semble également se révéler pertinent, puisque ce paramètre apparaît discriminant dans l'analyse des peuplements faunistiques. Les types sont cependant assez globaux, et la différence entre cortèges faunistiques n'est pas suffisamment importante pour mettre en évidence par exemple l'impact de la chasse sur la structure globale d'une communauté. Un des objectifs initiaux était en effet de pouvoir déduire un impact de la chasse en fonction d'une composition théorique de la faune d'une zone, prédite d'après son type forestier. L'augmentation de l'échantillonnage apportera probablement des précisions.

Une autre piste intéressante se profile aussi par la typologie de végétation établie à partir d'images satellites. Les 5 types de végétation reconnus sont en premier lieu décrits par des critères d'ouverture de canopée et/ou d'hydromorphie. Un autre lien apparaît cependant, et les 5 classes pourraient représenter également un gradient de qualité de végétation foliaire, en lien avec la productivité primaire et le dynamisme de la forêt. (Pennec, Gond et al. 2010; Gond, Freycon et al. soumis). Par rapport à nos données, la majorité des sites étudiés sont de type 2, ce qui correspond à la classe 19, majoritaire sur le territoire, correspondant à des forêts à canopée continue, de terre ferme, et peu productives. La classe 21 (type 4) est située globalement plus au sud, et représentée dans notre échantillon par 4 sites non chassés seulement. Un seul de nos sites représente la classe 22 (type 5), il s'agit de la zone la plus australe d'Arawa. Cette zone se distingue à la fois par la plus forte valeur en biodiversité rencontrée sur tout notre échantillonnage (27 espèces, contre 20 en moyenne pour tous les autres sites), la plus forte valeur d'abondance globale toutes espèces confondues (13,4 observations/10km, vs. 11,1 pour les autres), et la plus forte abondance en singes hurleurs. Cette observation serait concordante avec l'hypothèse de forêt avec forte productivité primaire, favorables à des espèces en grande part folivores comme le hurleur. L'importante productivité foliaire des *varzea* brésiliennes, grâce à l'apport saisonnier des limons dus aux inondations, est en effet la principale hypothèse pour expliquer l'importante abondance de singes hurleurs dans ces forêts (Peres 1997; Haugaasen and Peres 2005). Les zones sud en Guyane sont jusqu'alors peu échantillonnées, mais la suite du programme prévoit un certain nombre de sites dans cette zone, grâce à la collaboration avec le Parc Amazonien.

6 Conclusions

Les objectifs poursuivis dans ce projet ont été partiellement atteints :

- La méthode de stratification de l'espace forestier en unités de paysage en se basant sur l'approche géomorphologique est effectuée avec un niveau de précision et d'objectivité jamais atteint en Guyane jusqu'à présent. Ce travail peut donc faire référence à partir de l'échelle du 1/100 000^{ème} mais les efforts doivent être poursuivis pour que la cartographie soit utilisable à l'échelle locale (1/25 000^{ème}) ;
- Concernant la caractérisation des grands habitats forestiers, quatre types forestiers ont pour le moment été mis en évidence correspondant à 4 grands types de paysage. Potentiellement 6 à 12 types devraient être décrits à cette échelle en complétant l'investigation de terrain et en utilisant le jeu de données supplémentaire fourni par les inventaires forestiers de 1974-1976 récemment numérisés.
- L'articulation entre l'échelle des paysages et l'échelle de la station doit encore être approfondie. Les résultats obtenus montrent qu'il existe un potentiel de classification à l'échelle stationnelle plutôt lié i) à la dynamique successionnelle opposant forêts matures et forêts ouvertes; ii) à l'opposition logique entre terre ferme et zones hydromorphes ; iii) à une influence sensible de la position topographique, intégrant certainement les conditions

de sol. Il est envisageable d'aboutir à une requalification de la typologie d'habitats d'ici deux ans, structurée selon le plan hiérarchique suivant :

1 – Type de paysage	2 – Conditions topo-pédo	3 – Stade successional
- Hauts reliefs	- Sol superficiel	- En renouvellement
- Plateaux incisés	- Terre ferme drainée	- Rajeuni
- Plateaux surbaissés	- Terre ferme mal drainée	- Mature
- Collines	- Bas-fonds	
- Zones basses intérieures		
- Plaine littorale		

Pour ce faire, une nouvelle analyse emboîtée doit être réalisée au niveau des placettes, par type de paysage (en cours). Une analyse approfondie des sondages pédologiques nous aidera à établir les conditions topo-pédologiques discriminantes (fin 2010).

- Concernant la faune, les premiers résultats obtenus sur un nombre de sites pour le moment restreint, démontrent que la variabilité des communautés animales répond à la variabilité des habitats. La géomorphologie apparaît aussi comme un facteur prédictif pertinent pour rendre compte de ces tendances. La poursuite des efforts de collecte de données concernant la faune est indispensable pour préciser ces tendances.
- L'échantillonnage de terrain est pour le moment très déséquilibré du fait d'un aboutissement assez tardif sur la question de la stratification géomorphologique. Cependant un nouveau programme de recherche « HABITATS » émergeant au PO-FEDER de Guyane est déjà en cours pour poursuivre l'effort d'échantillonnage terrain et élargir les paysages décrits, notamment les zones de dépression.

Un travail considérable et nécessaire de collecte et d'analyse de données a été effectué au cours de ce programme, avec des moyens humains limités. L'approche géomorphologique a démontré son efficacité en termes de prédiction de la biodiversité et de restitution cartographique. La typologie des habitats reste à finaliser mais devrait aboutir d'ici un à deux ans en adoptant une nouvelle stratégie d'analyse de l'échelle locale en éliminant la variabilité due au paysage. Une véritable attente existe autour des outils développés, tant de la part des gestionnaires publiques que des bureaux d'étude et des scientifiques. Cet aboutissement pratique, au service des besoins locaux, est placé en priorité dans les objectifs d'avancement du projet, au détriment de la valorisation scientifique. Cependant plusieurs communications appréciées ont déjà été réalisées dans des colloques internationaux et plusieurs articles sont actuellement en préparation pour rééquilibrer ce fait.

7 Références

- Anderson, A. B. (1981). "White-sand vegetation of Brazilian Amazonia." *Biotropica* **13**(3): 199-210.
- Bodmer, R. E. (1995). Susceptibility of mammals to overhunting in amazonia. *Integrating people and wildlife for a sustainable future*. Bethesda, Maryland, The Wildlife Society.: 292-295.
- Brugière, D., J.-P. Gautier, et al. (2002). "Primate diet and biomass in relation to vegetation composition and fruiting phenology in a rain forest in Gabon." *Int. J. Primatol.* **23**(5): 999-1024.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, et al. (1993). *Distance sampling: estimating abundance of biological populations*. London, Chapman & Hall.
- Burel, F. and J. Baudry (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Paris, France, Lavoisier.
- de Granville, J.-J. (1993). *Les formations végétales primaires de la zone intérieure de Guyane*. Actes du 2e Congrès régional de l'environnement : Gestion de l'écosystème forestier et aménagement de l'espace régional (1990), Cayenne, French Guiana, Sepanguy.
- Dray, S., D. Chessel, et al. (2003). "Co-inertia analysis and the linking of ecological tables." *Ecology* **84**(11): 3078–3089.
- Fairbanks, D. H. K. and G. A. Benn (2000). "Identifying regional landscapes for conservation planning: a case study from KwaZulu-Natal, South Africa." *Landscape and Urban Planning* **50**: 237-257.
- Gimaret-Carpentier, C., D. Chessel, et al. (1998). "Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data." *Plant Ecology* **138**: 97–112.
- Gond, V., J. Z. Bernard, et al. (2009). Analyse multiscalaire de la caractérisation des écosystèmes forestiers guyanais et des impacts humains à partir de la télédétection spatiale. *Ecosystèmes forestiers des Caraïbes* P. Joseph, Karthala: 461-481.
- Gond, V., V. Freycon, et al. (soumis). "Broad scale patterns of forest landscape in Guiana Shield rain forests." *International journal of Applied Earth Observation and Geoinformations*
- Gotelli, N. J. and R. K. Colwell (2001). "Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness." *Ecology Letters* **4**: 379-391.
- Guillotin, M., G. Dubost, et al. (1994). "Food choice and food competition among the three major primate species of French Guiana." *J. Zool., Lond.* **233**: 551-579.
- Haugaasen, T. and C. A. Peres (2005). "Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests." *Journal of Tropical Ecology* **21**: 133-145.
- Haugaasen, T. and C. A. Peres (2005). "Primate assemblage structure in amazonian flooded and unflooded forests." *American Journal of Primatology* **67**: 243–258.
- Haugaasen, T. and C. A. Peres (2005). "Tree phenology in adjacent amazonian flooded and unflooded forests." *Biotropica* **37**(4): 620-630.
- Haugaasen, T. and C. A. Peres (2006). "Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil." *Acta Amazonica* **36**(1): 25-36.
- Heymann, E. W. (2001). "Can phenology explain the scarcity of folivory in New World primates?" *American Journal of Primatology* **55**: 171-175.
- Hoff, M. (2001). Typologie provisoire des habitats naturels des départements d'Outre-Mer français, basée sur Corine Biotopes et la "classification of palaeartic habitats" du conseil de l'Europe. E. Etifier-Chalano, J.-P. Fiard, B. de Foucault and P. Joseph.

- Lamotte, S. (2004). "L'agencement des espaces amazoniens de l'échelle régionale à l'échelle de la maille forestière : une diversité millénaire en voie de disparition?" L'Espace Géographique **2004**(3): 267-281.
- McGarigal, K. and B. J. Marks (1994). FragStats - Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure: 141.
- Mittermeier, R. A. and M. G. M. Roosmalen (1981). "Preliminary observations on habitat utilisation and diet in eight Surinam monkeys." Folia Primatol. **36**: 1-39.
- Morneau, F. (2007). Effets d'un gradient d'engorgement hydrique sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane Française). Sciences Forestières. Nancy, Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts: 256.
- Oliveira-Filho, A. T., N. Curi, et al. (1998). "Effects of Canopy Gaps, Topography, and Soils on the Distribution of Woody Species in a Central Brazilian Deciduous Dry Forest." Biotropica **30**(3): 362-375.
- Ollivier, M., C. Baraloto, et al. (2007). "A trait database for Guianan rain forest trees permits intra and inter-specific contrasts." Annals of Forest Science **64**(7): 781-786.
- Paget, D. (1999). Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais. Réflexion méthodologique et application. Sciences forestières. Kourou, Guyane française, Engref-Onf: 169.
- Pélissier, R., P. Couteron, et al. (2003). "Consistency between ordination techniques and diversity measurements : two strategies for species occurrence data." Ecology **84**(1): 242-251.
- Pennec, A., V. Gond, et al. (2010). "Tropical forest phenology in French Guiana from MODIS time series." International Journal of Remote Sensing **in press**.
- Peres, C. A. (1994). "Primate responses to phenological changes in an amazonian Terra firme forest." Biotropica **26**(1): 98-112.
- Peres, C. A. (1997). "Evaluating the sustainability of subsistence hunting in tropical forests." CSERGE Working papers GEC 97-22: 1-39.
- Peres, C. A. (1997). "Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forest." Journal of Tropical Ecology **13**: 381-405.
- Peres, C. A. (1999). "General Guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates." Neotropical Primates **7**(1): 11-16.
- Peres, C. A. (2000). "Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests." Cons. Biol. **14**(1): 240-253.
- Peres, C. A. and P. M. Dolman (2000). "Density compensation in neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity." Oecologia **122**: 175-189.
- R Development Core Team (2009). "R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>."
- Rameau, J.-C. (2001). "Données de l'IFN et habitats forestiers." Revue Forestière Française **53**(3-4): 359-364.
- Riba-Hernandez, P. and K. E. Stoner (2005). "Massive destruction of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) flowers by central american spider monkeys (*Ateles geoffroyi*)." Biotropica **37**(2): 274-278.
- Richard-Hansen, C. (2005). Connaissance et gestion de la faune chassée en zones isolées de Guyane. Convention Ministère Outre mer - ONCFS: 46.
- Richard-Hansen, C. and E. Hansen (1998). "Gestion de la Chasse en forêt tropicale amazonienne." JATBA, Revue d'ethnobiologie **40**(1-2): 541-558.

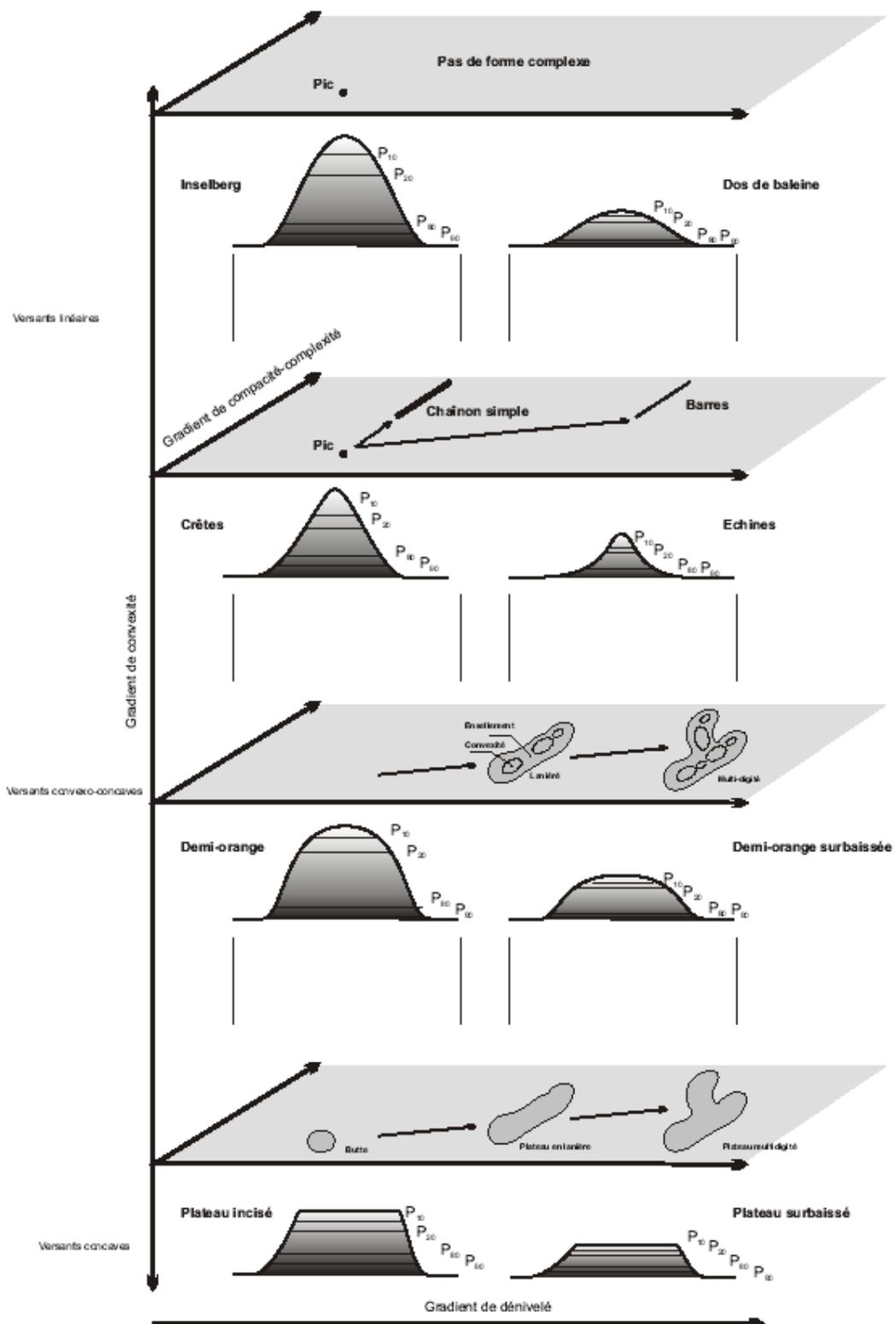
- Richard-Hansen, C. and E. Hansen (2004). Hunting and wildlife management in French Guiana : current aspects and future prospects. People in Nature: Wildlife Conservation in south and central America. K. M. Silvius, R. E. Bodmer and J. M. V. Fragoso. New York, Columbia University Press.: 400-410.
- Richard-Hansen, C. and C. Niel (2004). Estimer les faibles densités d'espèces chassées en Guyane. Proposition de calcul d'une « largeur effective de comptage » spécifique. Rapport scientifique, ONCFS: 6p.
- Robinson, J. G. (1984). "Diurnal variation in foraging and diet in the wedge-capped capuchin *Cebus olivaceus*." Folia Primatol. **43**: 216-228.
- Robinson, J. G. (2000). Calculating Maximum Sustainable Harvests and Percentage offtakes. Hunting for sustainability in Tropical Forests. New York, Columbia University Press.
- Roosmalen, M. G. M. v. (1985). "Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus*, Linnaeus 1758) in Surinam." Acta Amazonica **15**(3/4 (supplemento)): 1-238.
- Rouiller, C. (1997). Segmentation de l'espace forestier : description géomorphologique d'une région naturelle de Guyane. Mémoire de DESS. Dijon, France, Université de Bourgogne: 59.
- Sabatier, D., L. Blanc, et al. (2006). Evaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise : prise en compte du substrat géologique, des sols et de la dynamique sylvigénétique, ou Diversité Multi-Echelles (DIME). Rapport Final - Programme EcoTrop du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable. Cayenne, Guyane française: 122.
- Sabatier, D. and M.-F. Prévost (1989). "Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française." Bois et Forêts des Tropiques **219**(N° spécial Guyane): 31-55.
- Sabatier, D. and H. Puig (1985). "Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en Forêt dense Guyanaise." Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle **132**: 173-184.
- Simmen, B., C. Julliot, et al. (2001). Diet and population densities of the primate community in relation to fruit supplies. Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest. F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget and M. Théry, Springer: 89-101.
- Simmen, B. and D. Sabatier (1996). "Diets of some french guianan primates: food composition and food choices." Int. J. Primatol. **17**(5): 661-693.
- Ter Steege, H., D. Sabatier, et al. (2000). "An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield." Journal of Tropical Ecology **16**: 801-828.
- Traissac, S. (2003). Dynamique spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée. Lyon, Université Claude Bernard-Lyon I: 222.
- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, et al. (1995). "Dissecting amazonian biodiversity." Science: 63-66.

8 Annexes

8.1 STATISTIQUES DESCRIPTIVES DES VARIABLES GEOMORPHOLOGIQUES

Variable	Statistiques Descriptives (variables géomorphométriques)									
	N Actifs	Moyenne	Confiance -95,000%	Confiance +95,000%	Minimum	Maximum	Ecart-type	Erreur Type	Asymétrie	Aplatissement
LOGAREA	224111	5,375	5,373	5,376	2,954	8,114	0,3851	0,00081	0,3420	0,449
ZMIN	224111	102,864	102,618	103,110	-35,000	763,000	59,3800	0,12543	0,5645	1,784
ZMAX	224111	147,686	147,392	147,979	1,000	831,000	70,8870	0,14974	0,7924	3,469
ZRGE	224111	44,822	44,700	44,943	0,000	699,000	29,3348	0,06197	4,3706	43,026
SLPSTD	224111	6,828	6,818	6,839	0,000	50,815	2,5460	0,00538	0,5407	1,602
HYDPER	224111	0,354	0,354	0,355	0,000	1,000	0,1853	0,00039	1,4698	2,327
GRAV10	224111	1,696	1,695	1,697	1,128	17,529	0,3131	0,00066	3,2919	58,522
ZRGE8090	224111	4,535	4,519	4,551	0,000	143,000	3,8414	0,00811	4,7697	58,914
ZRGE1090	224111	28,579	28,500	28,657	0,000	480,000	18,9725	0,04008	4,2991	43,606
ZRGE1020	224111	3,942	3,930	3,954	0,000	102,000	2,8910	0,00611	4,4969	56,290
GRAV80	224111	1,907	1,905	1,910	1,128	41,976	0,6035	0,00127	4,6316	143,287
SLPMOY2080	224111	14,528	14,502	14,553	0,000	56,572	6,1292	0,01295	0,3915	0,053
AREA90F5P	224111	0,230	0,229	0,231	0,000	1,000	0,2256	0,00048	1,4151	1,609
AREA80F5	224111	0,193	0,192	0,193	0,000	1,000	0,2039	0,00043	1,7242	2,767
AREA1020	224111	0,886	0,886	0,886	0,152	1,000	0,0307	0,00006	-1,3212	18,755
AREA8090	224111	0,507	0,506	0,507	0,021	1,000	0,0902	0,00019	1,7771	11,040
AREA1090	224111	0,111	0,111	0,111	0,003	1,000	0,0178	0,00004	6,9541	360,861
AREA2080	224111	0,250	0,250	0,250	0,003	1,000	0,0262	0,00006	0,8943	46,150

8.2 TYPOLOGIE SCHEMATIQUE DES FORMES DE RELIEF ELEMENTAIRES THEORIQUES POUR LA GUYANE



8.3 STATISTIQUES DESCRIPTIVES DES PRINCIPALES VARIABLES DE STRUCTURE ET DE PHYSIONOMIE

Variable	Statistiques Descriptives (structure)								
	Moyenne	Confiance -95,000%	Confiance +95,000%	Médiane	Minimum	Maximum	1er Quartile	3ème Quartile	Ecart-type
sous-bois	2,1549	2,1185	2,1914	2,0000	1,00000	3,00	2,0000	3,0000	0,607
canopée	1,8507	1,8117	1,8897	2,0000	0,00000	3,00	1,0000	2,0000	0,648
Hcan	37,3897	37,0577	37,7217	40,0000	15,00000	50,00	35,0000	40,0000	5,522
lianes	0,8272	0,7871	0,8674	1,0000	0,00000	3,00	0,0000	1,0000	0,668
N palm	277,6093	265,5056	289,7129	244,0914	0,00000	1881,54	135,4005	376,3453	201,302
N	182,7691	179,9815	185,5566	180,8791	41,11198	547,83	153,4653	210,8316	46,362
G	23,6847	23,2604	24,1090	23,5007	1,78600	52,06	18,8451	28,2133	7,057
NbChablis	1,2901	1,2580	1,3222	1,0000	1,00000	5,00	1,0000	2,0000	0,534
SurfTot	508,2160	411,3124	605,1195	300,0000	20,00000	40000,00	150,0000	500,0000	1611,655
Empr	157,1596	148,2630	166,0562	150,0000	0,00000	2000,00	50,0000	200,0000	147,964
Npb	99,5179	97,1059	101,9298	97,8487	4,83130	504,35	72,1692	122,2622	40,115
Nmb	51,5501	50,3542	52,7459	50,5051	0,00000	113,49	38,0952	64,3564	19,888
Ngb	28,2094	27,3809	29,0379	28,4560	0,00000	82,26	19,3254	37,2334	13,780
Ntgb	3,4917	3,2299	3,7535	0,0000	0,00000	21,96	0,0000	5,0588	4,354

8.4 RECAPITULATION DES VARIABLES UTILISEES POUR L'ETUDE DES HABITATS

Tableau 8. Codage et signification des variables utilisées dans l'étude des habitats.

Type de données	code	description
mésologie	TopoDom	topographie dominante (déterminée visuellement)
	TopoAlt	codage ordinal selon un transect logique du bas-fond vers les sommets
	TopoDrain	codage ordinal selon le drainage du plus faible au plus fort
	pentMax	pente maximale en degré, mesurée au clisiomètre en plusieurs points de chaque placette
	altMoy	altitude moyenne en mètres, d'après carte topographique et relevés topographiques de terrain
	déniv	dénivelé : différence entre altitude moyenne de la placette et altitude minimale du layon
	Npin	densité (tiges.ha ⁻¹) des pinots, indicateurs de milieux humides
	bloc	blocs de cuirasse, 0=absent; 1=présent; 2=abondant; 3=très abondant
	rap	Rapateacées, indicateur de milieux humides, 0=absent; 1=présent; 2=abondant; 3=très abondant
	brom	Broméliacées, indicateur de milieux humides, 0=absent; 1=présent; 2=abondant; 3=très abondant
carex	Carex, indicateur de milieux humides et de sols fins, 0=absent; 1=présent; 2=abondant; 3=très abondant	
structure	G	surface terrière globale (m ² .ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
	Npb	classe de diamètre [20-30], densité (tiges.ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
	Nmb	classe de diamètre [35-50], densité (tiges.ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
	Ngb	classe de diamètre [55-75], densité (tiges.ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
	Ntgb	classe de diamètre [80+], densité (tiges.ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
	logNptPalm	densité loguée (tiges.ha ⁻¹), tous les palmiers sans stipe formé, sauf les pinots
	logNGdPalm	densité loguée (tiges.ha ⁻¹), tous les palmiers avec stipe, sauf les pinots
	ssbois	densité du sous-bois, 0=absent; 1=présent; 2=abondant; 3=très abondant
	canopée	0=continue; 1=disjointe; 2=mitée; 3=ouverte
	Hcan	hauteur moyenne de canopée (hors émergents), mesurée au télémètre
	lianes	0=absentes; 1=présentes; 2=abondantes; 3=très abondantes
	SurfTotChab	surface totale des chablis attenants à la placette
	EmprChab%	surface totale d'emprise des chablis sur la placette en proportion de la surface de la placette

8.5 CORRELATIONS ENTRE VARIABLES

Tableau 9. Matrice de corrélations (valeurs de R de Pearson) des variables météorologiques entre elles et avec les coordonnées des placettes. Toutes les placettes sont incluses dans cette analyse. Les cellules grisées correspondent aux p-values<0.05.

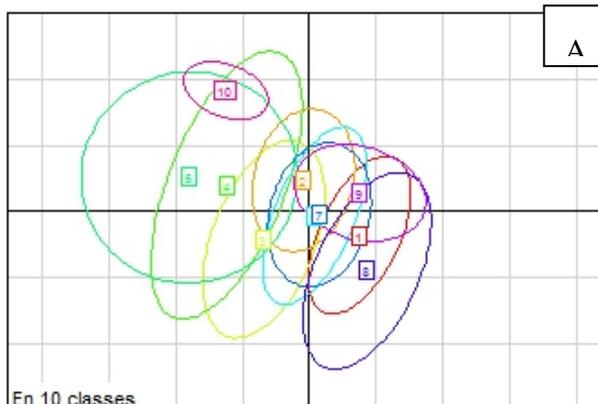
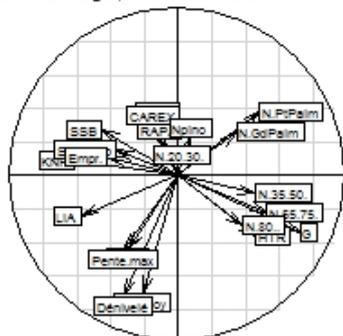
R	Xutm	Yutm	lat	lon	bloc	rap	brom	carex	Npin	pentMax	altMoy	déniv	TopoAlt	TopoDrain
Xutm	---	-0.33	-0.18	0.83	-0.01	-0.02	-0.20	-0.38	0.06	-0.04	-0.30	0.07	0.23	-0.03
Yutm	-0.33	---	0.94	-0.58	-0.14	0.15	0.25	0.21	-0.07	-0.01	-0.40	-0.03	-0.28	-0.05
lat	-0.18	0.94	---	-0.59	-0.19	0.15	0.14	0.18	-0.04	-0.09	-0.50	-0.05	-0.22	-0.06
lon	0.83	-0.58	-0.59	---	0.12	-0.07	-0.13	-0.39	0.03	0.08	0.00	0.10	0.24	0.00
bloc	-0.01	-0.14	-0.19	0.12	---	-0.06	-0.06	-0.03	-0.04	0.27	0.29	0.23	0.02	0.16
rap	-0.02	0.15	0.15	-0.07	-0.06	---	0.06	0.09	0.12	0.05	-0.16	-0.09	-0.34	-0.19
brom	-0.20	0.25	0.14	-0.13	-0.06	0.06	---	0.13	-0.03	-0.11	-0.08	-0.11	-0.06	-0.05
carex	-0.38	0.21	0.18	-0.39	-0.03	0.09	0.13	---	-0.03	-0.03	0.02	-0.13	-0.13	0.02
Npin	0.06	-0.07	-0.04	0.03	-0.04	0.12	-0.03	-0.03	---	-0.03	-0.09	-0.12	-0.28	-0.26
pentMax	-0.04	-0.01	-0.09	0.08	0.27	0.05	-0.11	-0.03	-0.03	---	0.26	0.28	-0.23	0.36
altMoy	-0.30	-0.40	-0.50	0.00	0.29	-0.16	-0.08	0.02	-0.09	0.26	---	0.71	0.19	0.28
déniv	0.07	-0.03	-0.05	0.10	0.23	-0.09	-0.11	-0.13	-0.12	0.28	0.71	---	0.22	0.31
TopoAlt	0.23	-0.28	-0.22	0.24	0.02	-0.34	-0.06	-0.13	-0.28	-0.23	0.19	0.22	---	0.27
TopoDrain	-0.03	-0.05	-0.06	0.00	0.16	-0.19	-0.05	0.02	-0.26	0.36	0.28	0.31	0.27	---

Tableau 10. Matrice de corrélations (valeurs de R de Pearson) des variables de structure entre elles et avec les coordonnées des placettes. Toutes les placettes sont incluses dans cette analyse. Les cellules grisées correspondent aux p-values<0.05.

R	Xutm	Yutm	lat	lon	ssbois	canopée	Hcan	lianes	logNPtPalm	logNGdPalm	G	Npb	Nmb	Ngb	Ntgb	SurfTotChab	EmprChab%
Xutm	---	-0.34	-0.18	0.83	-0.38	-0.28	0.12	-0.21	0.11	0.05	0.11	-0.16	0.24	0.09	0.01	0.01	-0.10
Yutm	-0.34	---	0.94	-0.59	0.26	0.09	-0.29	0.26	-0.30	-0.06	-0.22	0.15	-0.13	-0.19	-0.13	0.04	0.18
lat	-0.18	0.94	---	-0.60	0.26	0.02	-0.26	0.19	-0.22	-0.04	-0.22	0.08	-0.08	-0.19	-0.13	0.05	0.17
lon	0.83	-0.59	-0.60	---	-0.44	-0.20	0.18	-0.19	0.10	0.04	0.18	-0.10	0.21	0.15	0.05	-0.01	-0.14
ssbois	-0.38	0.26	0.26	-0.44	---	0.37	-0.20	0.22	-0.10	0.02	-0.32	-0.12	-0.24	-0.22	-0.11	0.10	0.22
canopée	-0.28	0.09	0.02	-0.20	0.37	---	-0.42	0.29	-0.18	-0.21	-0.27	0.01	-0.27	-0.25	-0.08	0.11	0.19
Hcan	0.12	-0.29	-0.26	0.18	-0.20	-0.42	---	-0.20	0.25	0.13	0.29	-0.11	0.16	0.20	0.25	-0.08	-0.04
lianes	-0.21	0.26	0.19	-0.19	0.22	0.29	-0.20	---	-0.34	-0.15	-0.21	0.04	-0.17	-0.20	-0.08	0.10	0.19
logNPtPalm	0.11	-0.30	-0.22	0.10	-0.10	-0.18	0.25	-0.34	---	0.43	0.28	0.03	0.22	0.23	0.10	-0.12	-0.11
logNGdPalm	0.05	-0.06	-0.04	0.04	0.02	-0.21	0.13	-0.15	0.43	---	0.15	0.08	0.19	0.09	0.03	-0.07	-0.08
G	0.11	-0.22	-0.22	0.18	-0.32	-0.27	0.29	-0.21	0.28	0.15	---	0.23	0.47	0.64	0.63	-0.15	-0.26
Npb	-0.16	0.15	0.08	-0.10	-0.12	0.01	-0.11	0.04	0.03	0.08	0.23	---	0.11	0.00	-0.05	-0.07	-0.10
Nmb	0.24	-0.13	-0.08	0.21	-0.24	-0.27	0.16	-0.17	0.22	0.19	0.47	0.11	---	0.13	0.00	-0.08	-0.17
Ngb	0.09	-0.19	-0.19	0.15	-0.22	-0.25	0.20	-0.20	0.23	0.09	0.64	0.00	0.13	---	0.08	-0.11	-0.18
Ntgb	0.01	-0.13	-0.13	0.05	-0.11	-0.08	0.25	-0.08	0.10	0.03	0.63	-0.05	0.00	0.08	---	-0.08	-0.12
SurfTotChab	0.01	0.04	0.05	-0.01	0.10	0.11	-0.08	0.10	-0.12	-0.07	-0.15	-0.07	-0.08	-0.11	-0.08	---	0.53
EmprChab%	-0.10	0.18	0.17	-0.14	0.22	0.19	-0.04	0.19	-0.11	-0.08	-0.26	-0.10	-0.17	-0.18	-0.12	0.53	---

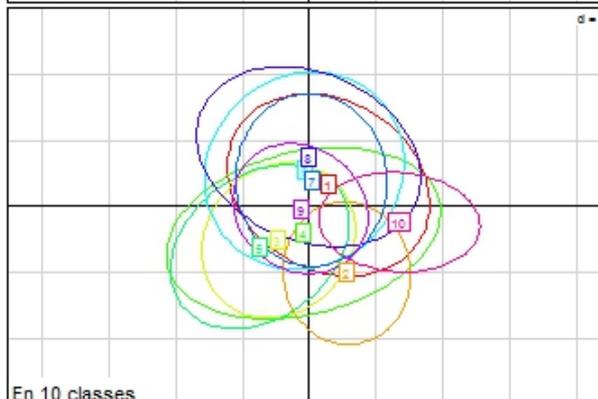
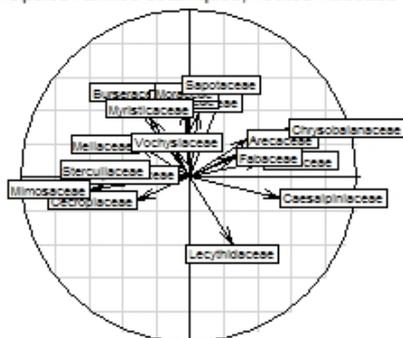
8.6 CARACTERISATION DES CLASSES OBTENUES

ACP structure et mésologie, Toutes Placettes



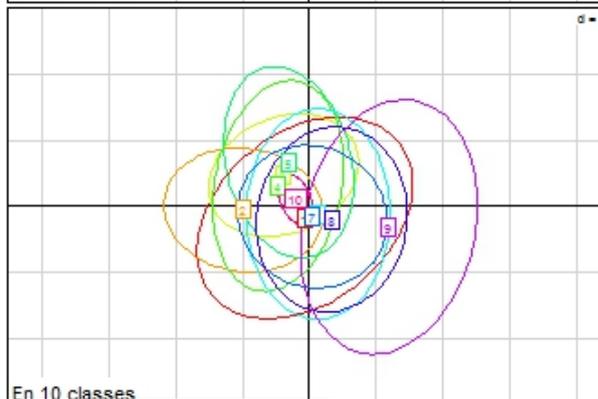
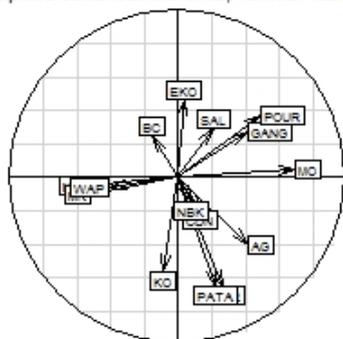
En 10 classes

ACP des principales familles botaniques, Toutes Placettes



En 10 classes

ACP des principales essences d'arbres, Toutes Placettes

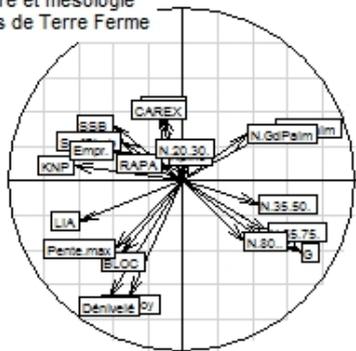


En 10 classes

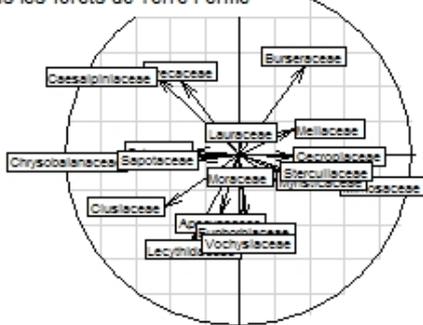
Code	Famille	Genre	Espèce	Abis
AG	Caesalpiniaceae	Dicorynia	guianensis	
BC	Cecropiaceae	Cecropia	spp.	
CDN	Lauraceae	Ocotea	spp.	
EKO	Mimosaceae	Inga	spp.	
GANG	Caesalpiniaceae	Tachigali	paniculata	
KO	Chrysobalanaceae	Licania	spp.	
MN	Lecythidaceae	Eschweilera	spp.	
MO	Burseraceae	Protium	spp.	
MOUR	Arecaceae	Astrocaryum	sciophilum	
MR	Lecythidaceae	Lecythis	spp.	
NBK	Sapotaceae	Pouteria	spp.	
PATA	Arecaceae	Oenocarpus	bataua	
POUR	Cecropiaceae	Pourouma	spp.	
SAL	Burseraceae	Tetragastris	spp.	
WAP	Caesalpiniaceae	Eperua	falcata	

Biodiversité et paysages en Forêt Guyanaise

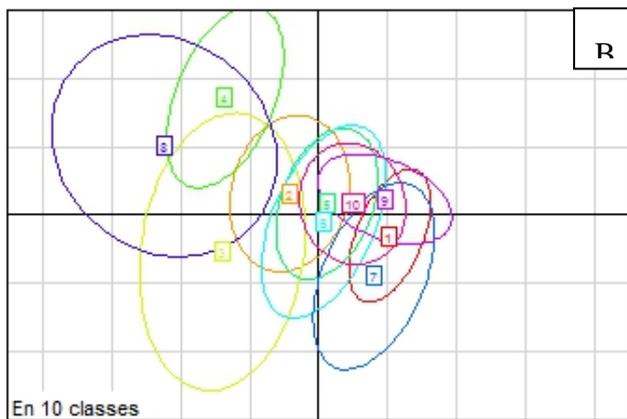
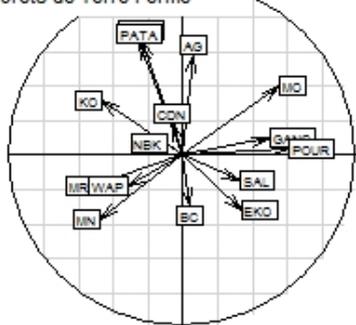
ACP structure et mésologie dans les forêts de Terre Ferme



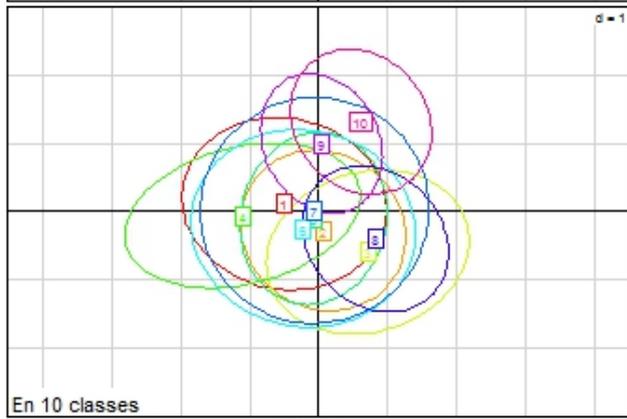
ACP des principales familles botaniques dans les forêts de Terre Ferme



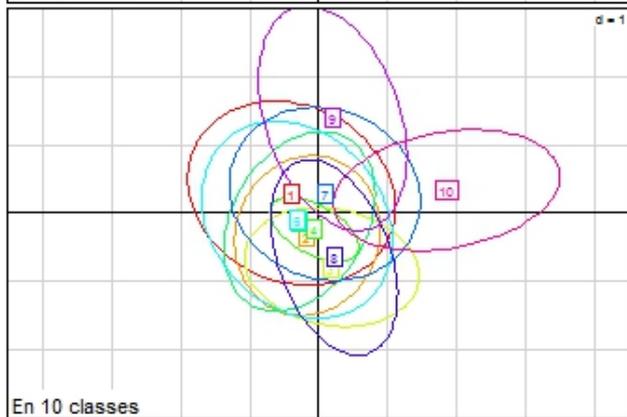
ACP des principales essences d'arbres dans les forêts de Terre Ferme



En 10 classes



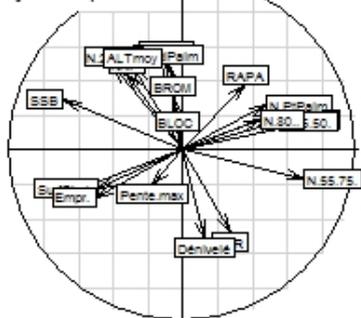
En 10 classes



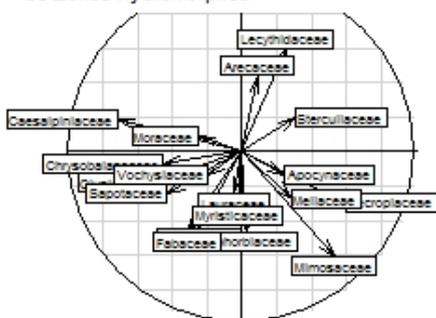
En 10 classes

Biodiversité et paysages en Forêt Guyanaise

ACP structure et mésologie dans les Zones Hydromorphes



ACP des principales familles botaniques dans les Zones Hydromorphes



ACP des principales essences d'arbres dans les Zones Hydromorphes

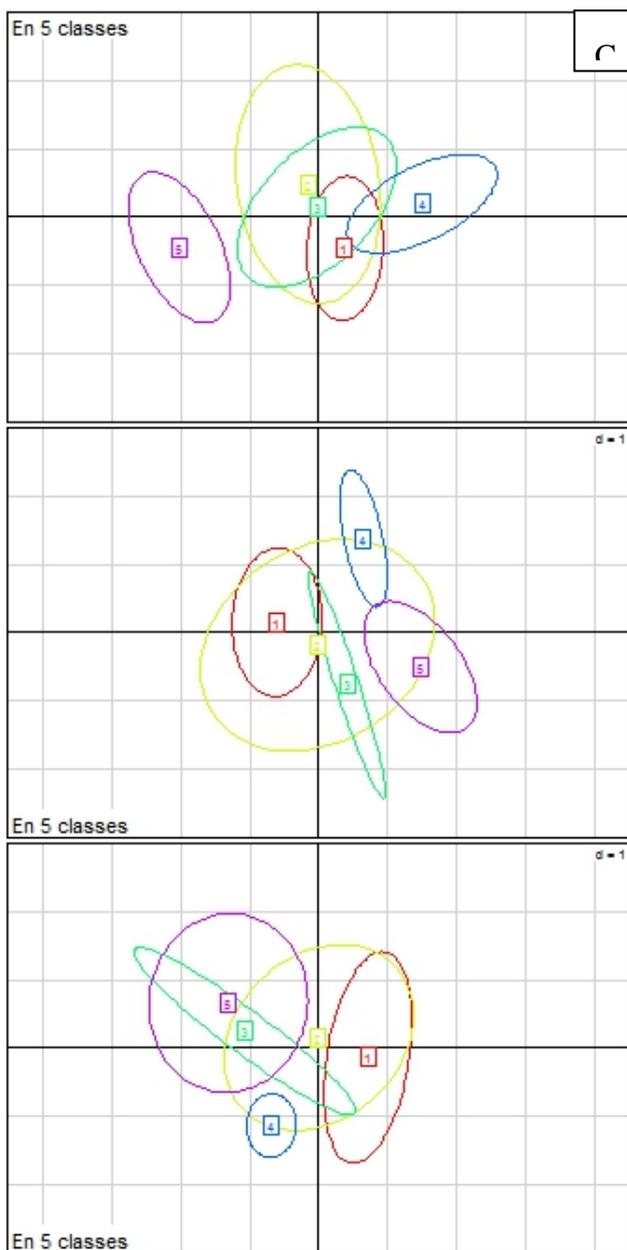
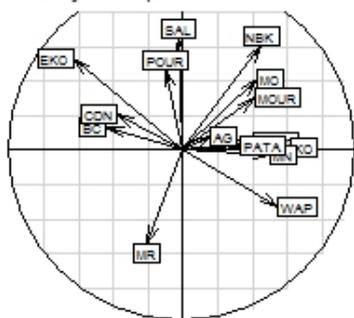


Figure 26. Caractérisation des classes formées à partir des variables de structure et de composition floristique pour toutes les placettes (A), les placettes de terre ferme (B) et les placettes de zones hydromorphes (C). Trois types de variables sont utilisés pour caractériser ces classes : structure et mésologie, densité des familles botaniques les plus représentées et densité des essences les plus représentées (les correspondances des codes sont données dans le tableau Abis). Dans chaque cas, le nombre de classes déterminé comme le plus approprié est représenté.

8.7 RAPPORT DE MASTERE 1 DE J. BETBEDER

Cf. Document joint

8.8 PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PARUES

8.9 PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES A PARAITRE

- Guitet S., Brunaux O. Cornu J.-F., Carozza J.-M., Betbeder J., Jaouen G. 2010. Landscapes and biodiversity in French Guiana's forests: a mesoscale mapping method. In prep.

8.10 PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PREVUES

- Cornu et al., in prep., Méthode de cartographie géomorphologique automatique orientée modèles : application à la Guyane française. Revue visée : Geomorphology.
- Peres, C.A., Richard-Hansen, C. et al. Article en préparation sur l'influence du milieu végétal et de la fertilité des sols sur les populations de primates à l'échelle de l'Amazonie.