



Les groupes fonctionnels d'espèces dans les écosystèmes forestiers tropicaux : exemples de la Guyane et de La Réunion



*Pourquoi et comment identifier de tels
groupes en référence à la réponse des
dynamiques forestières aux perturbations ?*

Jacques Tassin & Sylvie Gourlet-Fleury
Département Environnements et Sociétés du
CIRAD



Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007



Sommaire

🌿 (1) Les groupes fonctionnels, c'est quoi ?

👉 Historique, intérêts, limites

🌿 (2) Classifications fonctionnelles usuelles

👉 Concepts, traits biologiques, tempérament

🌿 (3) Prédire l'évolution après perturbation

👉 Exemples, perspectives



Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007



Les groupes fonctionnels d'espèces dans les écosystèmes forestiers tropicaux : exemples de la Guyane et de La Réunion

(1) Les groupes fonctionnels, c'est quoi ?



(1) Groupes fonctionnels (2) Classifications usuelles (3) Prédire après perturbation

Un autre mode de classification

- ✎ Historique : constat trivial (dès années 1960, concept guilde) selon lequel **les classifications taxonomiques n'ont pas de pertinence fonctionnelle.**
- ✎ Regroupement d'espèces non plus par similitudes phylogénétiques mais **en référence au fonctionnement et à la structure des écosystèmes.**
- ✎ Recherche des **liens** entre facteurs et histoire du milieu et caractéristiques (traits biologiques) des espèces.





Intérêts d'une classification des espèces selon des groupes fonctionnels

- ✂ Un double-intérêt : (1) **n'étudier qu'un choix d'espèces** pour rendre compte du fonctionnement de l'écosystème étudié ; (2) **prédire le rôle fonctionnel d'une espèce** sur la base de traits particuliers morphologiques, reproductifs, ou d'histoire de vie (Noble, 1989).
- ✂ Beaucoup de classifications possibles (cf. « groupes d'effets » et « groupes de réponses ») ; ici : réponse des organismes aux **changements environnementaux résultant de perturbations (cf. stratégies)** (Gitay & Noble, 1997).



Des intérêts manifestes en forêt tropicale

- ✂ Forêts tropicales humides = les écosystèmes terrestres les plus **riches** en espèces (50 à 80 % des espèces terrestres, jusqu'à 300 espèces végétales par ha à DBH > 10 cm).
- ✂ Il n'y a pas d'autre choix que de **procéder par regroupement** pour obtenir une bonne représentation des processus écologiques en place au sein des forêts tropicales, notamment après perturbation.
- ✂ Vers une **gestion durable** face aux perturbations liées à l'exploitation forestière : **nécessité d'outils de prédiction.**





Question centrale (une sorte de Graal... cf. Lavorel & Garnier, 2002)

- ❧ Prédire la performance des espèces au moins aussi efficacement à partir de **traits biologiques** qu'à partir de **variables de dynamique** (croissance, mortalité, recrutement), et remplacer ainsi ces variables par des traits biologiques... beaucoup plus aisés à acquérir.
- ❧ « Il n'y aurait plus » qu'à identifier l'appartenance de chaque espèce à cette **classification fonctionnelle**, sur la base d'un ensemble de traits biologiques suffisamment discriminant, pour prédire la dynamique après perturbation.



Dynamique forestière et groupes fonctionnels : une référence implicite à la résilience

- ❧ Dynamique de végétation : une **combinaison** de processus lents, **progressifs** (croissance, mortalité, recrutement, concurrence inter-spécifique) et de processus rapides et aléatoires (perturbations), **régressifs**.
- ❧ Dynamiques post-perturbations possibles grâce à la **résilience** (possibilités de cicatrisation, d'auto-régénération) des écosystèmes.



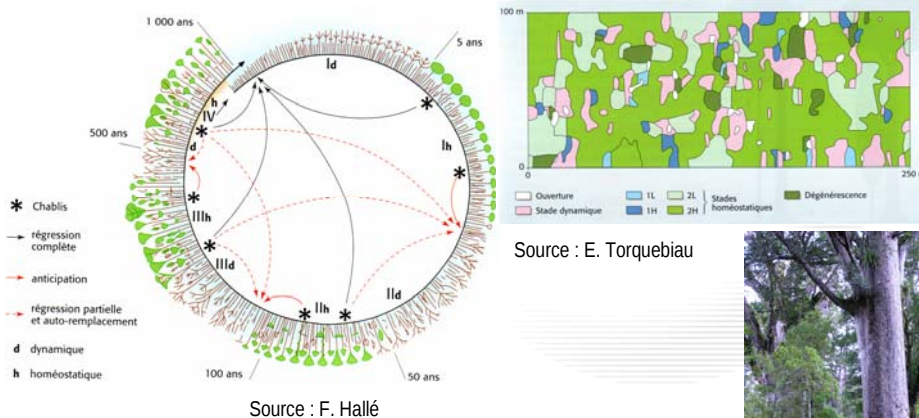
Dynamique forestière et groupes fonctionnels : une référence implicite à la mosaïque forestière

- ✎ Cette résilience résulte de la **coexistence de groupes fonctionnels** (« groupes de réponse ») capables d'intervenir à tout moment, quelques soient le niveau et les effets de la perturbation.
- ✎ Cette coexistence de groupes fonctionnels est elle-même liée à la **coexistence de stades sylvigénétiques** dans la mosaïque forestière.



Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007

Stades sylvigénétiques et mosaïque forestière



Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007



Une hypothèse centrale : une caractérisation univoque par des traits biologiques

- Les groupes fonctionnels d'espèces sont supposés pouvoir être caractérisés par des **valeurs particulières** (ou des gammes de valeurs, ou même une variabilité de valeurs) **de certains traits biologiques**.
- ... et présenter chacun **un même type de réponse** à une perturbation donnée.



Les groupes fonctionnels d'espèces dans les écosystèmes forestiers tropicaux : exemples de la Guyane et de La Réunion

(2) Classifications fonctionnelles usuelles





Les classifications usuelles sont basées sur la définition *a priori* des stratégies

- ✂ Regroupement *a priori* en fonction des **stratégies** (Gitay & Noble, 1997).
- ✂ Réponse par les mêmes mécanismes à un **syndrome de facteurs environnementaux**.
- ✂ Correspond à la définition de « **groupes écologiques** ».
- ✂ Ces classifications procèdent de découpages relativement arbitraires, s'appuyant sur des **déductions phyto-écologiques**.

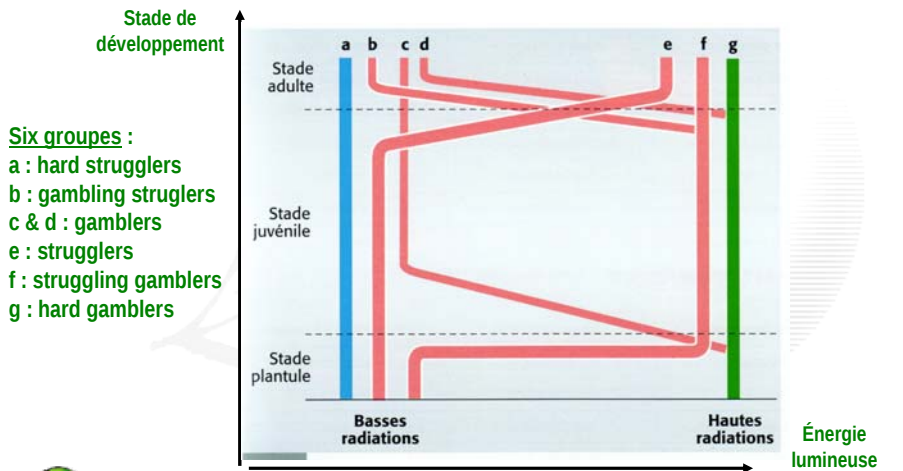


Les classifications usuelles « classiques » sont généralement liées à l'accès à la lumière

- ✂ Dichotomie entre espèces pionnières (caractérisées par un ensemble de traits caractéristique d'un syndrome) / non-pionnières (Swaine & Whitmore, 1988).
- ✂ Dichotomie « espèces de trouées (*gaps species*) / autres » (Brokaw, 1985).
- ✂ Dichotomie «**strugglers** / **gamblers**» (Bazzaz & Pickett, 1980) : strugglers (lutteuses, en sous-bois) au métabolisme peu élevé, gamblers (joueuses, répondant à des augmentations soudaines de ressources) au métabolisme plus élevé.
- ✂ Gamblers / intermediate / strugglers (Oldeman & van Dijk, 1991).



Schéma de Oldeman et van Dijk (1991)



Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007

Vers une démarche à la fois
la plus univoque, la plus simple et la mieux intégrante

- ✎ **Plus univoque** : par exemple, classification de Oldeman et van Dijk pas toujours aisée à mettre en œuvre (continuum de stratégies)...
- ✎ **Plus simple** : vers le moins de traits possibles, à la fois prédictifs et non redondants...
- ✎ **Mieux intégrante** : vers des traits qui renseignent au mieux le type de stratégie présenté par la plante (au-delà du seul accès à la lumière) dans des conditions de ressources et de perturbation données...

Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007



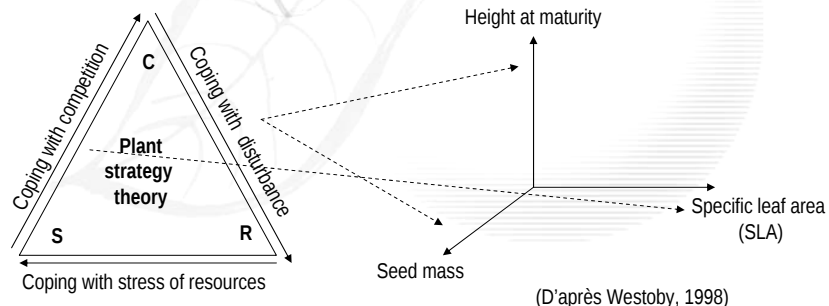
Vérifier l'indépendance des traits

- ✂ Problèmes méthodologiques si traits non indépendants (poids abusif donné aux **traits redondants**).
- ✂ **Formes de croissance** captent souvent d'autres traits biologiques (Lavorel & Garnier, 2002).
- ✂ **Indices phénologiques** : corrélations fréquentes entre durée de floraison, synchronisme de la floraison, nombre moyen d'individus par mois de floraison, etc.
- ✂ Des **effets d'échelle** (diapo suivante).



Schémas de stratégie basés sur (i) l'utilisation des ressources et (ii) la réponse à la perturbation

- ✂ Grime (1977) : « *plant strategy (CSR) scheme / concepts* » : mais comment positionner les espèces ?
- ✂ Westoby (1988) : « *leaf-height-seed (LHS) model / traits de vie* »



(D'après Grime, 1977)

(D'après Westoby, 1998)

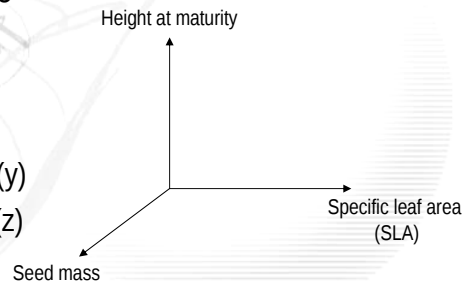




Traits biologiques habituellement utilisés pour la définition de groupes fonctionnels

☞ Regroupés par analogie au schéma LHS de Westoby (1988)*

- ☞ Traits foliaires (x)
- ☞ Traits morphologiques (y)
- ☞ Traits de régénération (z)



Principaux traits biologiques utilisés pour la définition de groupes fonctionnels (Cornelissen *et al.*, 2003)

- ☞ **Traits foliaires** : SLA (*specific leaf area*), taille, teneur en matière sèche, teneurs en azote (LNC), carbone (LCC) et phosphore (LPC), ^{13}C (lié à l'efficacité d'utilisation de l'eau), longévité...
- ☞ **Traits morphologiques** : type biologique, H_{max} (hauteur maximale), D_{max} (diamètre maximal), densité du bois (WD), épaisseur de l'écorce...
- ☞ **Traits de régénération** : taille et masse de la graine, mode de dispersion, capacité à rejeter...





Les groupes fonctionnels d'espèces
dans les écosystèmes forestiers tropicaux :
exemples de la Guyane et de La Réunion

(3) Prédire l'évolution de la végétation après perturbation



(1) Groupes fonctionnels (2) Classifications usuelles (3) **Prédire après perturbation**

Comment procéder ?

- ✎ Confronter les traits de vie et leurs regroupements aux **performances d'espèces** : (i) placettes permanentes (PSP), ou (ii) écologie de la germination / régénération.
- ✎ = l'approche la plus directe, fondée sur le **comportement dynamique** des espèces (Gitay et al., 1999).
- ✎ Approche statistique maximisant la variance inter-groupes et minimisant la variance intra-groupe... **tout en gardant un sens écologique** (on obtient alors une vraie classification fonctionnelle).



(i) Dynamiques renseignées par le recours aux placettes permanentes

- ✂ **Données de dynamique** connues (pour DBH > 10 cm).
- ✂ **Niveau de perturbation** connu (lié à la pression d'exploitation forestière).
- ✂ Conséquences sur les **ressources** (lumière, P, K) pas forcément quantifiées.
- ✂ **Approche quantitative**, puisqu'il s'agit de substituer en quelque sorte les traits biologiques aux variables de dynamique.

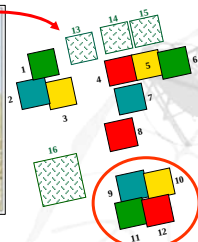


Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007



Principes

Paracou (1984 - Cirad)



- ✂ Superficie sous inventaire annuel : 94 ha (+ 25 ha) :
~ 73 000 arbres
- ✂ 3 types de traitements sylvoles

Mbaïki (1982 - ICRA, MEFCP, AFD, Cirad)

- ✂ Superficie sous inventaire annuel : 40 ha : **~ 23 000 arbres**
- ✂ 2 types de traitements sylvoles

(Source : S. Gourlet-Fleury)

Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007





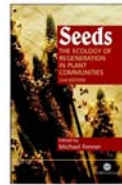
Des traits biologiques plus ou moins explicatifs... (étude sur dispositif de Paracou – Delcamp, 2007)

- ✎ Quelques traits biologiques expliquent les processus dynamiques en conditions non perturbées par l'exploitation forestière :
 - ✎ pour l'accroissement en diamètre : diamètre maximal ($r = 0.73$), hauteur maximale ($r = 0.67$) et composition isotopique du carbone ($r = 0.36$) ;
 - ✎ pour le recrutement : diamètre maximal ($r = -0.28$), hauteur maximale ($r = -0.32$), densité du bois ($r = -0.30$).
 - ✎ pour la mortalité : composition isotopique du carbone ($r = -0.28$).
- ✎ Mais le pouvoir explicatif de certains traits disparaît si on enlève les héliophiles (notamment l'effet de la densité du bois sur le recrutement). Par contre, le poids de la hauteur est renforcé pour les trois processus.
- ✎ De vraies difficultés liées au manque de données pour les très faibles diamètres (cf. recrutement), et à de faibles effectifs de morts dans les dispositifs de PSP (cf. mortalité, qui reste néanmoins corrélée à des paramètres liés à la qualité du bois lorsqu'il s'agit de la mortalité sur pied).



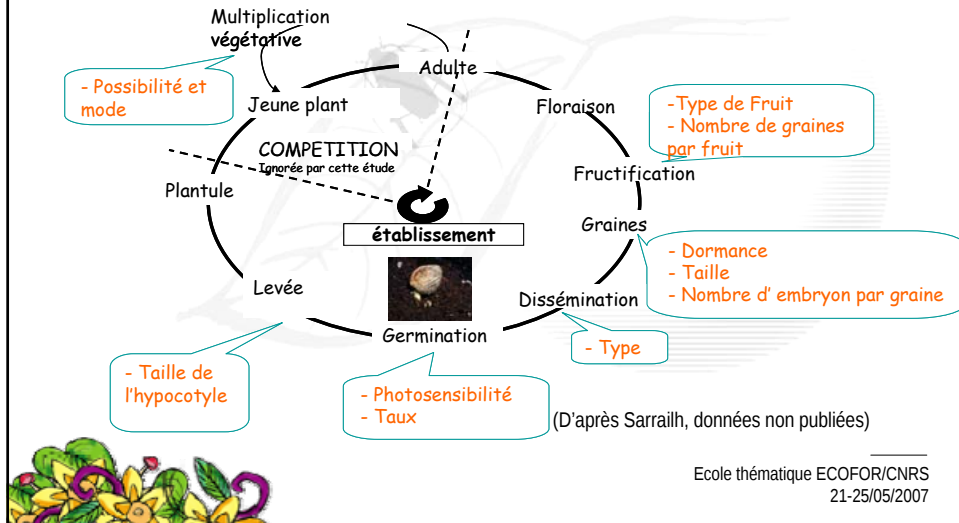
Limites des parcelles permanentes : mieux prendre en compte la régénération

- ✎ Coût élevé : utilisation nécessairement restreinte.
- ✎ Pas ou peu de prise en compte de la **régénération**.
- ✎ Approche complémentaire et qualitative basée sur **l'écologie de la régénération** (Fenner, 2000).
- ✎ Coûts réduits, possibilité de contrôler les facteurs.

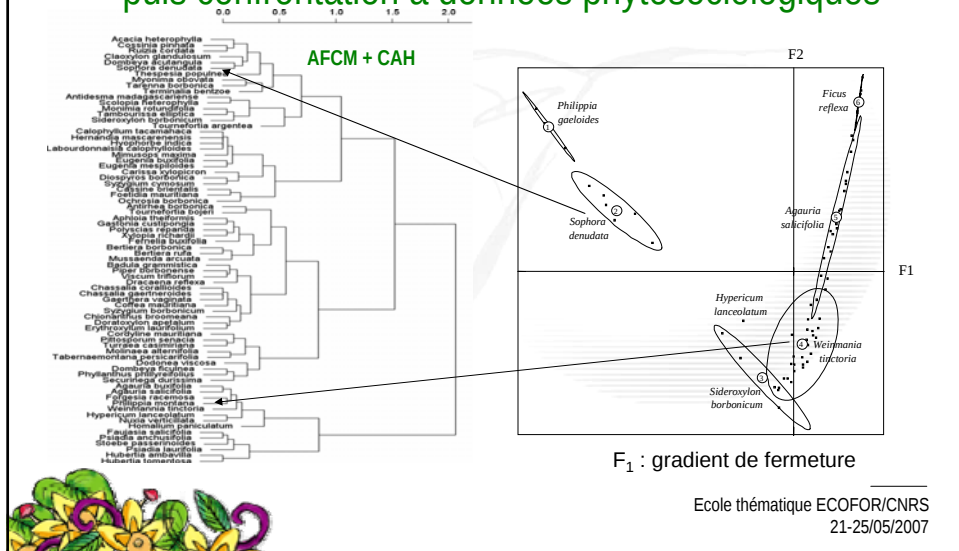




(ii) Performances approchées
par l'écologie de la régénération (ex: La Réunion)

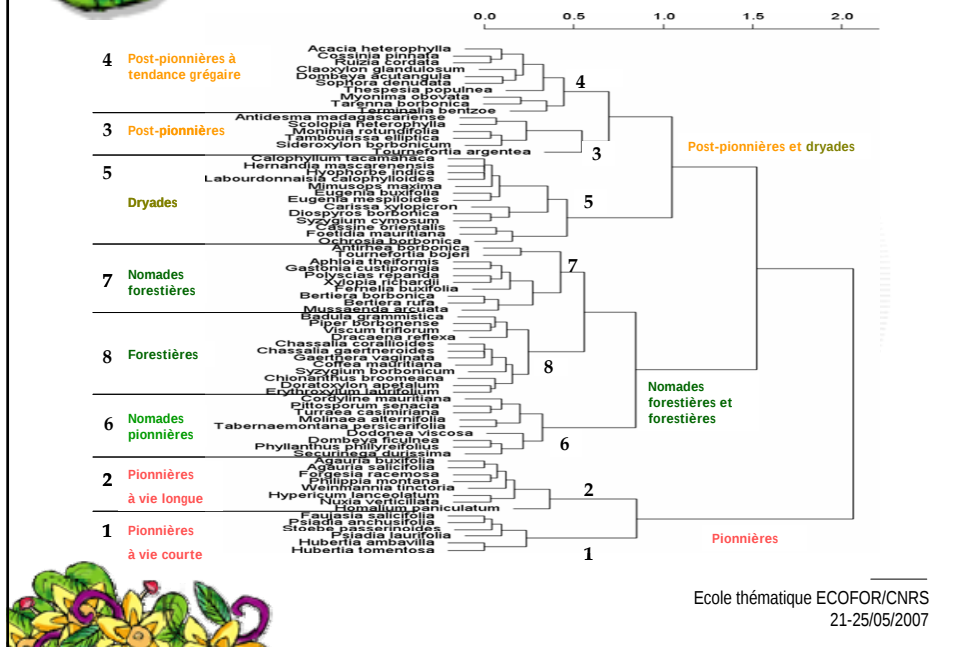


La Réunion : classification automatique des espèces, puis confrontation à données phytosociologiques



Diapo 29/38

(1) Groupes fonctionnels (2) Classifications usuelles (3) Prédire après perturbation



Diapo 30/38

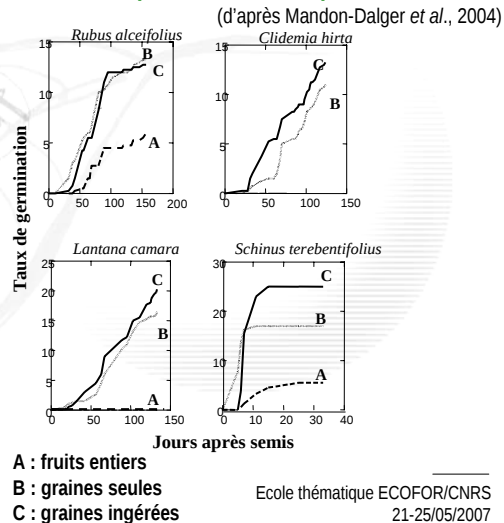
(1) Groupes fonctionnels (2) Classifications usuelles (3) Prédire après perturbation

Lier les deux approches

- Une étape manquante : valider l'approche de l'écologie de la **régénération** par un dispositif de placettes permanentes afin de calibrer les modèles.
- Reste en effet à explorer dans quelle mesure on peut alors, par l'étude de la seule régénération, retomber sur la classification fonctionnelle déduite d'un dispositif de placettes permanentes...
- Et être effectivement en mesure de prédire chacun des processus impliqués dans la dynamique forestière (croissance, mortalité, recrutement).

Des difficultés liées au caractère prédictif d'un trait : cas des fruits charnus (La Réunion)

☞ Effet de l'ingestion, par des oiseaux, de graines sur leur germination : résultats très variables chez des espèces présentant des fruits pourtant semblables (petits fruits charnus).



Limites d'utilisation : exemple de *Schinus terebenthifolius* à La Réunion



☞ L'expression d'un trait **peut dépendre du type de milieu** (ex: *Schinus terebenthifolius* – Reproduction végétative/sexuée).

Environment type	Site	Seedlings		Suckers	
		M	SE	M	SE
(1) Abandoned farming areas	S ₁₋₁	0.008	0.011	0.063	0.024
	S ₁₋₂	0.008	0.011	0.047	0.028
	S ₁₋₃	0.000	0.000	0.023	0.024
	S ₁₋₄	0.016	0.015	0.047	0.028
	S ₁₋₅	0.006	0.000	0.023	0.024
	All sites	0.006	0.010	0.041	0.025
(2) Riverbanks	S ₂₋₁	0.188	0.085	0.180	0.091
	S ₂₋₂	0.133	0.089	0.117	0.049
	S ₂₋₃	0.359	0.082	0.070	0.035
	S ₂₋₄	0.219	0.065	0.047	0.028
	S ₂₋₅	0.008	0.011	0.109	0.028
	All sites	0.189	0.089	0.103	0.055

(d'après Tassin et al., 2007)

Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007



En conclusion : quelques difficultés subsistent encore (i)...

- ✂ De la moyenne à la **variance** (très étudié en écologie des invasions - cf. Colloque INRA-CNRS Rennes Novembre 2007)...
- ✂ De la **pertinence** à la **trivialité**...
- ✂ Prise en compte des facteurs du milieu, **autres que la lumière**...
- ✂ De la singularité à la **redondance** des traits...



En conclusion : quelques difficultés subsistent encore (ii)...

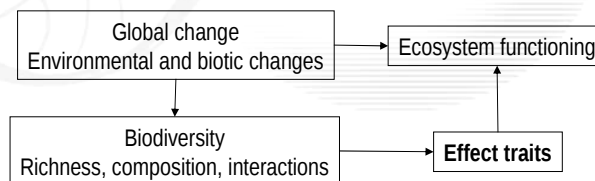
- ✂ D'un site à l'autre : quelle **extrapolation** possible (une espèce conserve-t-elle la même dynamique dans un autre site où les facteurs de milieu diffèrent, reste-t-elle dans le même groupe) ?
- ✂ S'affranchir des rapprochements d'espèces liés aux seules **contraintes phylogénétiques**.





En conclusion : quelques difficultés subsistent encore (iii)...

- ✎ Passage à l'échelle intra-spécifique... (cf. diminution production de pollen, conséquences sur flux de gènes...)
- ✎ Par contre, intérêt d'une approche de ce type pour s'assurer du **maintien des fonctions écologiques après exploitation** (cf. « groupes d'effets »).



Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007



Références bibliographiques (1)



- ✎ Bazzaz F.A. & Pickett S.T.A. (1980). Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- ✎ Brokaw N.V.L. (1985). Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Pickett STA (Ed). Academic Press: 53-69.
- ✎ Cornelissen, J.H.C., Lavorel S., et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- ✎ Delcamp M. (2007). *Groupes fonctionnels d'espèces et prédiction de la dynamique des peuplements d'arbres après perturbation en forêt dense tropicale humide : exemple en Guyane française*. Thèse de doctorat de l'Université Montpellier II, 371 p.
- ✎ Fenner M. (2000). *Fruits and frugivory*. M. Fenner (Ed). CABI Publishing: 125-165.

Ecole thématique ECOFOR/CNRS
21-25/05/2007





Références bibliographiques (2)

- ✎ Gitay H. & Noble I.R. (1997). What are functional types and how should we seek them? *Plant functional types : their relevance to ecosystem properties and global change*. T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (Eds). Cambridge, Royaume-Uni, Cambridge University Press: 3-19.
- ✎ Gitay H., Noble I.R. & Connell J.H. (1999). Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of vegetation science* 177: 762-765.
- ✎ Grime J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- ✎ Lavorel S. & Garnier E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- ✎ Mandon-Dalger I., Clergeau P. et al. (2004). Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion Island. *Journal of Tropical Ecology* 20: 635-642.



Références bibliographiques (3)

- ✎ Noble I. R. (1989). Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. *Biological invasions : a global perspective*. J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castriet al. (Eds). Chichester, Royaume-Uni, John Wiley & Sons: 301-313.
- ✎ Oldeman R.A.A. & van Dijk J. (1991). Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. Rain forest regeneration and management. Gomez-Pompa A., Whitmore T.C. & Hadley M. (Eds). UNESCO & Parthenon publishing group, Paris : 21-65.
- ✎ Swaine M.D. & Whitmore T.C. (1998). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- ✎ Tassin, J., J.-N. Riviére, et al. (in press). Reproductive versus vegetative recruitment of the invasive tree *Schinus terebenthifolius*: implications for restoration on Reunion Island. *Restoration Ecology*.
- ✎ Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.

