



**HAL**  
open science

# Organisation des communautés de moyens et grands vertébrés en relation avec l'hétérogénéité des forêts de terre ferme de Guyane

Thomas Denis

► **To cite this version:**

Thomas Denis. Organisation des communautés de moyens et grands vertébrés en relation avec l'hétérogénéité des forêts de terre ferme de Guyane. Biologie animale. Université de Guyane, 2017. Français. NNT : 2017YANE0004 . tel-01537779

**HAL Id: tel-01537779**

**<https://theses.hal.science/tel-01537779>**

Submitted on 12 Jun 2017

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



## Thèse

En vue de l'obtention du grade de  
**Docteur de l'Université de Guyane**

Discipline : *Sciences et Technologies*

Spécialité : *Écologie*

---

Présentée et soutenue publiquement le *12 mai 2017* par :  
**Thomas DENIS**

---

# Organisation des communautés de moyens et grands vertébrés en relation avec l'hétérogénéité des forêts de terre ferme de Guyane

Thèse dirigée par Cécile Richard-Hansen (ONCFS) et Bruno Hérault (Cirad)

---

### JURY

|                     |                         |                   |
|---------------------|-------------------------|-------------------|
| M. Anne LOISON      | Directrice de Recherche | Président du Jury |
| M. Hervé FRITZ      | Directeur de Recherche  | Membre du Jury    |
| M. Sébastien BROSE  | Professeur d'Université | Membre du Jury    |
| M. Fabian BLANCHARD | Chargé de Recherche     | Membre du Jury    |
| Mme Sonia SAID      | Chargée de Recherche    | Membre du Jury    |
| M. Bruno HÉRAULT    | Chargé de Recherche     | Directeur         |

---

École doctorale n° 587 : *Diversités, santé et développement en Amazonie*



Je tiens tout d'abord à remercier Cécile Richard-Hansen et Bruno Hérault, mes directeurs de thèse, pour m'avoir donné la possibilité de mener ce travail pendant ces trois années et demie. J'espère que les travaux que j'ai conduits sont allés au-delà de ce qu'ils espéraient. Je remercie également Olivier Brunaux et Stéphane Guitet pour leurs conseils, et leurs travaux sur la caractérisation des forêts guyanaises sur lesquels ma thèse s'appuie en grande partie. Merci également aux personnes qui ont participé à ce projet : Gaëlle, Rachel, Ondine, Mathias, Luc, François, Anne-Sophie, Audrey, Hugo et Robin. Je tiens tout particulièrement à remercier ma compagne Gracia et mon fils, Jensen, pour leur soutien tout au long de ces années. Je veux également remercier les agents administratifs de l'ONCFS en France hexagonale pour avoir facilité l'avancement de mes travaux, de même que l'ensemble du personnel de l'UMR EcoFog dont Eric, Carole, Katia, Alain, Gaëlle, Josie, Antony, etc. (coté AgroParisTech), et Camille, Aurélie, Stéphane, Ariane, Elodie, Stan, Camila, Pascal, Olivier, Marina, Michel, Pétrus (et les autres de l'équipe Cirad), Pascal, etc. (coté INRA). Une grand merci à François Korysko, et ma mère Patricia, pour leur lecture attentive et leurs corrections. Pour finir, j'aimerais remercier Anne Loison, Sonia Said, Hervé Fritz, Sébastien Brosse et Fabian Blanchard d'avoir accepté d'être les membres de mon jury de soutenance de thèse.



## Avant-propos

Cette thèse s'inscrit dans la continuité des travaux de l'ONCFS menés par Cécile Richard-Hansen (DRE ONCFS Guyane - UMR EcoFoG) et les autres agents de l'ONCFS depuis de nombreuses années en Guyane sur les moyens et grands vertébrés. L'important jeu de données que nous avons utilisé dans cette thèse a été réuni à partir de différents programmes d'études où l'ONCFS, le ministère de l'environnement (programme "Biodiversité et Paysages"), la DEAL Guyane (Programme "Hocco"), le ministère des outre-mers (programme "ECOTROP"), l'Union Européenne (fonds PO-FEDER programmes "Chasse" et "Habitats"), l'Office National des Forêts (ONF), le Parc Amazonien de Guyane (PAG), le CNRS-Nouragues, etc. ont apporté de différentes manières un appui financier, technique, matériel et humain. Les comptages de la faune ont été réalisés par les équipes de l'ONCFS et du PAG, et de quelques volontaires passionnés. Les mesures environnementales de terrain ont été prises par l'équipe de l'ONF dont Olivier Brunaux et Stéphane Guitet, initiateurs et responsables du programme "Habitats". L'ONCFS a financé cette thèse, tant au niveau de mon salaire, de l'encadrement, qu'au niveau des moyens matériels. J'ai pu profiter, également, des moyens mis à disposition par L'UMR EcoFoG, et de l'encadrement de Bruno Hérault du CIRAD.

J'ai eu la chance de participer aux quatre missions de suivi de la faune qui ont eu lieu pendant ma thèse : en 2013 sur le site de Limonade proche du village de Saül au centre de la Guyane, en 2015 sur le site de Mitaraka proche de la frontière sud avec le Brésil, et deux missions sur la station de recherche de Pararé (CNRS, réserve naturelle des Nouragues). De plus, j'ai pu accompagner l'équipe de l'ONF sur le site du Centre Spatial Guyanais en 2013 pour la caractérisation de cette forêt et pu compléter les descriptions de l'habitat par la suite sur le site de Pararé. Pendant ces 3 années et demi, j'ai donc principalement travaillé à la définition des questions de recherche, à l'étude des outils existants pour y répondre, aux traitements et l'analyse des données, et la rédaction des quatre chapitres présentés dans cette thèse.

J'espère que les réponses apportées dans cette thèse aideront à mieux comprendre les processus écologiques, régionaux, et historiques qui sont à l'origine de l'organisation des communautés de moyens et grands vertébrés en Guyane, et apporteront quelques pistes pour assurer une gestion et une conservation adéquates de ces espèces face aux changements, de plus en plus préoccupants, dus aux activités humaines.



## Résumé

L'objectif principal de cette thèse est d'étudier l'influence de l'hétérogénéité des forêts de terre ferme en Guyane sur l'organisation des communautés de moyens et grands vertébrés (macro-vertébrés). Comme de nombreux facteurs additionnels (e.g. interactions interspécifiques, limitation de dispersion, contingences historiques, etc.) interviennent dans les processus d'organisation des communautés, et que ces facteurs interagissent eux-mêmes avec l'environnement pour produire des patrons complexes de composition, de diversités ou de cooccurrences, il est important de démêler les effets propres de chacun de ces facteurs pour caractériser et déterminer les processus écologiques, régionaux ou historiques qui sont à l'origine de la structuration actuelle des communautés. Nous avons, premièrement, choisi une espèce modèle, le Hocco alector (*Crax alector*; grand oiseau forestier sensible à la chasse) qui nous a permis de mettre au point une méthode adéquate d'estimation d'abondance prenant en compte la détection imparfaite et l'immigration temporaire de ces espèces très mobiles, et de tester l'effet des conditions environnementales à différentes échelles d'analyse. Nos résultats montrent que la distribution de cette espèce en Guyane est dépendante des conditions physiques ou biologiques des forêts, mais varie selon l'échelle d'analyse, et que la chasse est le principal facteur influençant cette distribution. Partant du constat que les biais dus à la détection dans l'estimation d'abondance pouvaient être importants, nous avons déterminé l'importance relative des conditions environnementales et des traits biologiques (caractéristiques morphologiques et comportementales) des espèces sur la probabilité de détection. Nos résultats ont montré que les différences de détection dues aux conditions environnementales sont suffisamment faibles pour que les indices d'abondance puissent être utilisés dans les forêts tropicales humides de terre ferme sans être corrigés par des mesures de terrain coûteuses. Par contre, nos résultats confirment la nécessité de prendre en compte les forts biais dus aux traits biologiques des macro-vertébrés pour ne pas sous- ou surestimer l'abondance relative des espèces d'une même communauté. A partir de ce cadre méthodologique, nous avons étudié les processus d'organisation des communautés à l'aide de trois propriétés émergentes (la composition et les diversités  $\alpha$  et  $\beta$ ) en déterminant les principaux facteurs intervenant dans l'organisation de ces communautés et en utilisant de façon complémentaire les métriques taxonomique, fonctionnelle, et phylogénétique. Nous avons cherché à partir de ce cadre d'étude à déterminer le rôle relatif de l'environnement (physique ou biologique) et de la contingence historique (héritages d'une histoire climatique turbulente) à l'origine



---

de l'organisation des communautés étudiées, et à tester l'hypothèse des refuges forestiers. Nos résultats suggèrent que, d'une part, les conditions environnementales actuelles ne sont pas assez contrastées pour influencer la composition des communautés et que, d'autre part, les événements historiques sont une cause probable à l'origine des patrons actuels de diversités. Ces patrons de diversités sont ainsi marqués par l'empreinte des événements historiques bien que les macro-vertébrés soient des espèces très mobiles et alors que nos résultats suggèrent que les barrières géographiques (limitation de dispersion) et le filtrage environnemental n'interviennent pas dans l'organisation des communautés de macro-vertébrés. Enfin, nous sommes descendus dans l'échelle d'analyse pour déterminer si la co-occurrence des espèces intervenait dans la distribution des espèces à l'échelle locale. Nous avons tenté de démêler l'effet de l'environnement et des interactions interspécifiques (compétition et facilitation), et cela à différentes échelles d'analyse puis nous avons utilisé les traits fonctionnels pour tester le lien entre co-occurrence des espèces et similitude. Nous avons montré que les associations positives prédominent sur les associations négatives, et que ces associations positives sont en grande partie indépendantes des conditions environnementales. De plus, ces associations positives sont d'autant plus fortes que les espèces sont fonctionnellement similaires. Ceci appuie l'hypothèse que la facilitation est plus importante que la compétition dans les interactions entre espèces, et donc aurait un rôle plus important que traditionnellement envisagé dans l'organisation des communautés à fines échelles. De plus, ces interactions interspécifiques ne seraient pas basées sur le principe de complémentarité des espèces, mais plutôt de redondance ce qui pourrait permettre l'échange d'information (nourriture et prédation), la synchronisation des activités et le partitionnement des ressources. Cette thèse montre donc que les conditions environnementales influencent individuellement la distribution des espèces, mais peu l'organisation des communautés de moyens et grands vertébrés dans son ensemble. Il semble néanmoins indispensable de prendre en compte l'environnement pour mettre en évidence proprement les processus écologiques, régionaux ou historiques qui régissent l'organisation des communautés à fines comme à larges échelles. Cette thèse met donc en avant les rôles prépondérants de la contingence historique et de la facilitation dans, respectivement, la structuration de la diversité régionale et les processus d'assemblages locaux des communautés de moyens et grands vertébrés en Guyane.

**Mots clés.** - composition, détection imparfaite, diversité, écologie des communautés, forêts tropicales humides, Guyane, refuges, moyens et grands vertébrés, phylogénie, plateau des Guyanes, traits fonctionnels.

## Abstract

The main objective of this thesis was to study the influence of Guianan terra firme rainforests types on medium- and large-sized vertebrates community organization. However many additional determinants (e.g. interspecific interactions, dispersal limitation, historical contingency, etc.) are involved in processes of community organization, and that these determinants interact with environmental conditions to generate complex patterns of composition, diversities, or co-occurrence. It is therefore important to decipher the specific effects of each of these determinants to characterize and determinate ecological, regional, and historical processes, responsible for current community organization. First, we choose a model species, black curassow (*Crax alector* ; large game bird sensitive to hunting) which permitted to develop an appropriate abundance estimation method which take into account the imperfect detection and temporary immigration of mobile species, and to test environmental conditions effects at different spatial scales of analysis. Our results showed that black curassow distribution was dependent of physical and biological environmental conditions of rainforests, but varying in respect to the scales of analysis, and is strongly affected by hunting pressure. Given that bias due to animal detection can be important in the abundance estimation, we determinated the relative role of environmental conditions and species biological traits (behavior and morphological characteristics) on detection probability. Our results showed that detection differences due to environmental conditions were sufficiently low to allow to use abundance indices in terra firme rainforests, without correcting them by costly field measures. However, our results underlined the need to take into account strong bias due to medium- and large-sized vertebrates physical and behavioral traits, to avoid an under- or overestimation of species relative abundance within a community. From this methodological framework, we studied then processes of community organization, by identifying the main determinants (environment, dispersal limitation, historical events, etc.) involved in community organization, using three emergent properties of community (composition and  $\alpha$  and  $\beta$  diversities), and, in a complementary manner, three metrics (taxonomic, functional, and phylogenetic). We sought from these general framework to determinate the relative role of environmental conditions (physical and biological) and historical contingency (legacies of turbulent climatic history), responsible for the current community organization, and to test the forest refugia hypothesis. Our results suggested that, first, current environmental conditions are not sufficiently contrasted to strongly affect community

composition, and, second, that historical events are a probable cause of observed diversities patterns. These diversity patterns have been marked by the imprint of historical events, even though medium- and large-sized vertebrates are very mobile species, and our results suggested that geographical barriers (dispersal limitation) and environmental filtering are probably not involved in community organization of studied species. Finally, we downscaled the analysis to determinate whether species co-occurrence was involved in species distribution at the local scale. We tried to disentangle the effects of environmental conditions and interspecific interactions (competition and facilitation), and so at successive spatial scales of analysis. We used then functional traits to test the relationship between species co-occurrence and similarities. We found that positive associations dominated negative associations, and that positive associations were largely independent of environmental conditions. Moreover, the more these positives associations were high, the more the species were functionally similar. This supports the hypothesis that facilitation is more prevalent than competition in interspecific interactions, and thus would have a more important role than traditionally considered in community organization at fine scales. Furthermore, these interspecific interactions would not result from the species complementarity, but rather from the species redundancy which could permit information exchange (foraging and predation), activity matching and resource partitioning.

Thus, this thesis shows that environmental conditions affect individually species distribution, but slightly the community organization as a whole. However, it seems essential to take into account environmental conditions to highlight correctly the ecological, regional and historical processes that govern community organization at fine as well as large scales. Thus, this thesis highlights the important role of historical contingency and facilitation in the structure of regional diversity and the local assembly processes of medium- and large-sized vertebrates, respectively, in French Guiana.

**Keywords.** - community assembly, community ecology, composition, diversity, imperfect detection, French Guiana, functional traits, Guiana Shield, medium and large-sized vertebrates, phylogeny, refugia hypothesis, tropical rainforests.

# Table des matières

|  |            |
|--|------------|
| <b>Introduction</b>  | <b>1</b>   |
| 1 Les communautés de macro-vertébrés à l'échelle des forêts tropicales . . . | 1          |
| 1.1 Rôle des macro-vertebrés dans l'écosystème . . . . .                     | 1          |
| 1.2 Facteurs influençant les communautés . . . . .                           | 2          |
| 2 Organisation des communautés de macro-vertébrés . . . . .                  | 3          |
| 2.1 Assemblage des communautés . . . . .                                     | 5          |
| 2.2 Dynamique des métacommunautés . . . . .                                  | 10         |
| 3 Dépendance spatiale des processus écologiques . . . . .                    | 11         |
| 4 Facteurs influençant les communautés en Guyane . . . . .                   | 13         |
| 4.1 Perturbations humaines connues . . . . .                                 | 13         |
| 4.2 Hétérogénéité des forêts de terre ferme . . . . .                        | 14         |
| 5 Outils d'étude des communautés . . . . .                                   | 17         |
| 5.1 Zone d'étude . . . . .   | 18         |
| 5.2 Echantillonnage par transect linéaire . . . . .                          | 18         |
| 5.3 Estimation des densités par distance sampling . . . . .                  | 20         |
| 5.4 Descripteurs environnementaux . . . . .                                  | 22         |
| 5.5 Apport des traits fonctionnels et de la phylogénie . . . . .             | 26         |
| 5.6 Mesures de diversité . . . . .   | 31         |
| 6 Objectifs et déroulement des travaux . . . . .                             | 32         |
| <br>   |            |
| <b>1 Relation espèce-habitat : Le <i>Hocco alector</i></b>                   | <b>35</b>  |
| <br>   |            |
| <b>2 Les traits des espèces affectent leur détection</b>                     | <b>59</b>  |
| <br>   |            |
| <b>3 Héritages historiques des communautés faunistiques</b>                  | <b>89</b>  |
| <br>   |            |
| <b>4 "Qui se ressemble s'assemble"</b>                                       | <b>115</b> |

---

|   |            |
|---|------------|
| <b>Synthèse et conclusions</b>  | <b>137</b> |
| 1 De la pertinence d'une typologie ? . . . . .                          | 137        |
| 1.1 Composition des communautés de macro-vertébrés . . . . .            | 137        |
| 1.2 Diversité . . . . .   | 138        |
| 2 Organisation des communautés de macro-vertébrés . . . . .             | 140        |
| 2.1 Filtrage environnemental . . . . .                                  | 140        |
| 2.2 Patrons spatiaux dues aux évènements historiques et à la dispersion | 141        |
| 2.3 Facilitation et compétition . . . . .                               | 142        |
| 2.4 Schéma(s) de l'organisation des macro-vertébrés . . . . .           | 143        |
| 3 Perturbations humaines . . . . .                                      | 145        |
| 3.1 Déforestation et chasse . . . . .                                   | 145        |
| 3.2 Perturbations humaines passées . . . . .                            | 146        |
| 4 Implications pour la gestion et la conservation . . . . .             | 147        |
| 4.1 Outils d'aide pour la gestion et la conservation . . . . .          | 148        |
| 4.2 Stratégies de conservation . . . . .                                | 148        |
| 4.3 Espèces-clés . . . . .  | 150        |
| 5 Limites et perspectives . . . . .                                     | 151        |
| 5.1 Design et échelles spatiales . . . . .                              | 151        |
| 5.2 Champs de recherche . . . . .                                       | 151        |
| 6 Conclusion générale . . . . .   | 155        |
| <b>A Vulgarisation</b>  | <b>183</b> |
| 1 British Ornithologists' Union Blog . . . . .                          | 183        |
| 2 Faune Sauvage (Revue ONCFS) . . . . .                                 | 191        |
| <b>B Influence des paysages géomorphologiques</b>                       | <b>199</b> |

# Table des figures

|   |   |    |
|---|---|----|
| 1 | Deux importants concepts d'organisation des communautés . . . . .   | 4  |
| 2 | Rétrécissement ou élargissement de la niche par les interactions interspécifiques. . . . .  | 8  |
| 3 | Cartes de plusiosité et topographique en Guyane. . . . .  | 15 |
| 4 | Cartes des unités et paysages géomorphologiques en Guyane . . . . .   | 16 |
| 5 | Plan expérimental. . . . .  | 19 |
| 6 | Corrélation entre deux indices de diversité calculés à partir des noms vernaculaires ( <i>common names</i> ) lors d'inventaires forestiers et les valeurs réelles mesurées à partir des données botaniques (noms scientifiques) des parcelles de référence. . . . . | 25 |
| 7 | Comparaison des mesures de terrain simplifiées de 2 variables de structure forestière avec les mesures faites par LiDAR ( <i>Light Detection and Ranging</i> ; résolution de MNC 1 m) sur le site du mont Itoupé (Guyane). . . . .                                  | 26 |



# Liste des tableaux

|   |  |    |
|---|--|----|
| 1 | Liste des mesures prises sur le terrain par l'ONF qui serviront à calculer les différentes variables utilisées mises en relation avec les macro-vertébrés. | 24 |
| 2 | Liste non exhaustive des traits des vertébrés utilisés, et leurs fonctions mentionnées dans la littérature . . . . .                                       | 30 |





# Introduction générale

## 1 Les communautés de macro-vertébrés à l'échelle des forêts tropicales

La parution de l'article *The empty forest* (Redford, 1992) a reçu une attention particulière et mis en avant les rôles importants joués par les moyens et grands vertébrés dans les forêts tropicales. L'auteur alerte sur le fait que la disparition des moyens et grands vertébrés par l'activité humaine altère fondamentalement le fonctionnement de l'écosystème forêt. Il conclut que les forêts tropicales ne pourront être préservées à long terme sans que l'intégrité de l'écosystème n'ait été retrouvée. La disparition des moyens et grands vertébrés pourrait avoir des conséquences sur la persistance d'autres taxons, la structure, la productivité et la résilience des forêts (Terborgh et al., 2008; Wilkie et al., 2011). En effet, les moyens et grands vertébrés interviennent de différentes manières dans le fonctionnement des forêts tropicales humides.

### 1.1 Rôle des macro-vertebrés dans l'écosystème

De nombreuses études sur la dispersion des graines par les animaux ont été menées dans les forêts tropicales humides (cf. Quelques exemples : Salm (2006); Andresen (2002); Tuck Haugaasen et al. (2010); Forget & Cuijpers (2008); Ratiarison & Forget (2005); Oliveira & Ferrari (2000)). Ces études ont permis d'appréhender l'importance des animaux dans la dynamique forestière (composition, régénération, recrutement, Stoner et al. (2007); Tabarelli & Peres (2002); Peres & van Roosmalen (2002); Forget & Jansen (2007)) comme dans le maintien de la diversité (Paine & Beck, 2007; Terborgh et al., 2008) et de la biomasse en arbres (Peres et al., 2016). Le rôle des macro-vertébrés dans la prédation des graines a été beaucoup moins étudié. Pourtant, la prédation des graines participe aux processus de maintien de la diversité des forêts tropicales humides. Par exemple, le Pécarì à lèvres blanches (*Tayassu pecari*; Link, 1795) participe à l'effet Janzen-Connell

(Janzen, 1970; Connell, 1971) en exerçant une pression de prédation plus forte sur les zones à forte densité de graines, ce qui a pour effet d'éloigner les plantules des individus reproducteurs favorisant ainsi leur survie (Wright, 2003; Wyatt & Silman, 2004). Les macro-vertébrés ont probablement d'autres rôles très importants dans les forêts tropicales humides, à travers l'herbivorie par exemple (Galetti & Dirzo, 2013). La dynamique des sous-bois des forêts tropicales humides peut ainsi être sous influence de certains ongulés qui consomment différenciellement les plantules d'arbres (Wright, 2003; Beck, 2007). De plus, le succès reproducteur de certains arbres peut être fortement affecté par l'herbivorie florale de certaines grandes espèces de singes (Riba-Hernandez & Stoner, 2005). Et même si d'autres animaux plus petits, comme les oiseaux, chauve-souris, insectes, etc., ont un rôle prépondérant dans la pollinisation des plantes, les moyens et grands vertébrés participent également à la dispersion des pollens des plantes à grandes fleurs (Wright, 2003). Finalement, plusieurs études montrent comment les macro-vertébrés peuvent affecter les propriétés des sols, de la litière et intervenir dans le cycle des nutriments (Dunham, 2008; Keuroghlian & Eaton, 2009; Reider et al., 2013). Par exemple, la perte de certains groupes fonctionnels (mammifères et oiseaux insectivores) pourrait induire une augmentation de l'herbivorie chez les plantules d'arbres par les invertébrés non prédatés et une modification du cycle des nutriments en raison de la modification de composition des invertébrés du sol (Dunham, 2008). D'autres exemples, parmi les moyens et grands vertébrés dans les forêts tropicales, montrent comment certaines espèces considérées comme des espèces-clés (*keystone species*) ont un rôle majeur dans les processus écosystémiques. La disparition de ces espèces aurait un impact beaucoup plus important que la disparition de certaines autres (Altrichter et al., 2011; Beck et al., 2010; Wilkie et al., 2011; Reider et al., 2013). Par exemple, le Pécar à collier (*Pecari tajacu*; Linnaeus, 1758) modifierait la structure physique du sol ce qui entraînerait un plus grand recrutement des juveniles d'anoues (Reider et al., 2013; Beck et al., 2010).

## 1.2 Facteurs influençant les communautés

La grande richesse et diversité des forêts tropicales a suscité depuis longtemps l'intérêt des scientifiques, qui cherchent en particulier à comprendre comment autant d'espèces peuvent coexister. En raison des menaces grandissantes auxquelles ces régions sont confrontées (accroissement démographique et développement des pays sud-américains), l'attention s'est plutôt focalisée sur l'impact de l'activité humaine comme la déforestation (fragmentation de l'habitat (Peres, 2001; Michalski & Peres, 2005; Canale et al., 2012; Boyle & Smith, 2010; Cullen et al., 2000), la secondarisation des forêts (Parry

et al., 2009b, 2007; Parry, 2004; Bicknell & Peres, 2010; Burivalova, 2015), le changement d'usage des terres (Parry et al., 2009a; Louzada et al., 2010; Salvador et al., 2011; Garmendia et al., 2013; Barlow & Peres, 2006; Peres et al., 2010)) ou la chasse (Peres & Nascimento, 2006; Levi et al., 2009; Peres & Palacios, 2007; Peres & Lake, 2003; Parry et al., 2009b; Ohl-schacherer et al., 2007; Endo et al., 2010; Stoner et al., 2007; Reyna-Hurtado & Tanner, 2007, 2005; Wilkie et al., 2011; Gavin, 2007; Shepard Jr. et al., 2012; Rist et al., 2008).

En conséquence, les facteurs non anthropiques intervenant dans l'organisation des communautés de macro-vertébrés (à travers la composition et la diversité) ont été relativement peu étudiés en forêt tropicale humide, d'autant que d'autres groupes taxonomiques semblent mieux se prêter à ce champ de recherche. Les arbres, par exemple, les invertébrés ou les micro-mammifères ont été largement utilisés comme modèles d'étude, car ils sont constitués d'un nombre important d'espèces. De plus, l'échantillonnage des populations de macro-vertébrés demande un coût plus important en temps et en moyens. D'un autre côté, ces espèces sont connues depuis très longtemps, en nombre relativement restreint, et facilement reconnaissables car elles ne demandent pas des connaissances spécialisées pour les identifier. De plus, parce que les communautés de macro-vertébrés capturent probablement les effets cumulés des processus écologiques générés par l'environnement entier, elles jouent un rôle majeur dans le maintien à long terme des cycles des nutriments, de la biomasse, de la productivité et de la biodiversité des forêts tropicales humides à travers la dispersion et la prédation des graines, l'herbivorie et la prédation (Dunham, 2008; Peres et al., 2016; Redford, 1992; Wilkie et al., 2011; Terborgh et al., 2008). Parmi les quelques études qui traitent l'écologie des communautés de macro-vertébrés en région néotropicale, la plupart cherche à déterminer quelles conditions environnementales influencent la distribution des espèces. Dans l'ouest et le centre-ouest de l'Amazonie, plusieurs études ont ainsi montré que les grandes formations forestières caractérisées par le régime d'inondation et la fertilité du sol avaient une influence sur les communautés de macro-vertébrés. Pourtant, selon les groupes taxonomiques étudiés, les réponses aux conditions environnementales pouvaient être différentes. Par exemple, les *várzea* (forêts inondées par les eaux blanches de l'Amazonie) étaient composées d'une plus forte densité en mammifères folivores tandis que les *terra firme* (forêts non inondées dites de terre ferme) étaient composées d'une plus forte densité et abondance en mammifères frugivores (Haugaasen & Peres, 2005a). Chez les primates, les forêts inondées avaient une plus forte richesse en espèces que les forêts de *terra firme*, alors que l'abondance des espèces et la biomasse étaient très similaires (Palminteri et al., 2011). Au contraire, chez

les grands oiseaux, les forêts de terre ferme et les *várzea* semblaient très différentes dans leur composition (Haugaasen & Peres, 2008). Pour les arbres et les insectes, des travaux récents ont montré que la composition fonctionnelle des communautés était façonnée par les conditions environnementales qui diffèrent entre les forêts de *terra firme*, inondées et de sable blanc de Guyane et du Pérou, mettant ainsi en évidence l'importance du filtrage environnemental (Fortunel et al., 2013; Lamarre, 2015).

## 2 Organisation des communautés de macro-vertébrés

En dehors des facteurs environnementaux, peu d'études de l'organisation de ces communautés existent sur d'autres processus écologiques liés à la coexistence des espèces, tels que la compétition (Lehman, 2006) ou la facilitation (Haugaasen & Peres, 2009), la dispersion (Beaudrot & Marshall, 2011; Gavilanez & Stevens, 2013), ou sur la contingence historique, tels que les événements historiques (Lehman, 2006; Gavilanez & Stevens, 2013) ou la radiation évolutive (grande étendue spatiale et temps long) (Cáceres et al., 2014; Cavender-Bares et al., 2009). Pourtant, ces communautés d'espèces, de grande taille, souvent dans les derniers niveaux des réseaux trophiques et avec une forte mobilité devraient capter l'effet cumulé dans le temps des processus écosystémiques, et encore aujourd'hui être marquées par leur histoire particulière. Nous nous sommes appuyés sur deux théories pour aborder l'organisation des communautés : l'assemblage des communautés (*community assembly*) selon les travaux de Cavender-Bares et al. (2009), Kraft et al. (2015) ou Hillerislambers et al. (2012), et la dynamique des métacommunautés qui a trouvé un certain écho depuis le papier de Leibold et al. (2004) (cf. Figure 1). L'assemblage des communautés est une vision plutôt hiérarchique des processus écologiques tandis que la seconde approche, comme son nom l'indique, est plutôt dynamique. Chaque vision propose des modèles, plus ou moins proches, qui cherchent à expliquer les processus écologiques à l'origine de l'organisation des communautés. Ces deux visions avec leurs points forts et leurs limites sont complémentaires, et plus ou moins performants dans l'explication des patrons générés par les processus écologiques et historiques (Gerhold et al., 2015; Webb et al., 2010).

### 2.1 Assemblage des communautés

L'assemblage des communautés selon les travaux de Cavender-Bares et al. (2009), Kraft et al. (2015) ou Hillerislambers et al. (2012) est basé sur plusieurs concepts écologiques qui se succèdent temporellement et spatialement pour décrire les processus écologiques

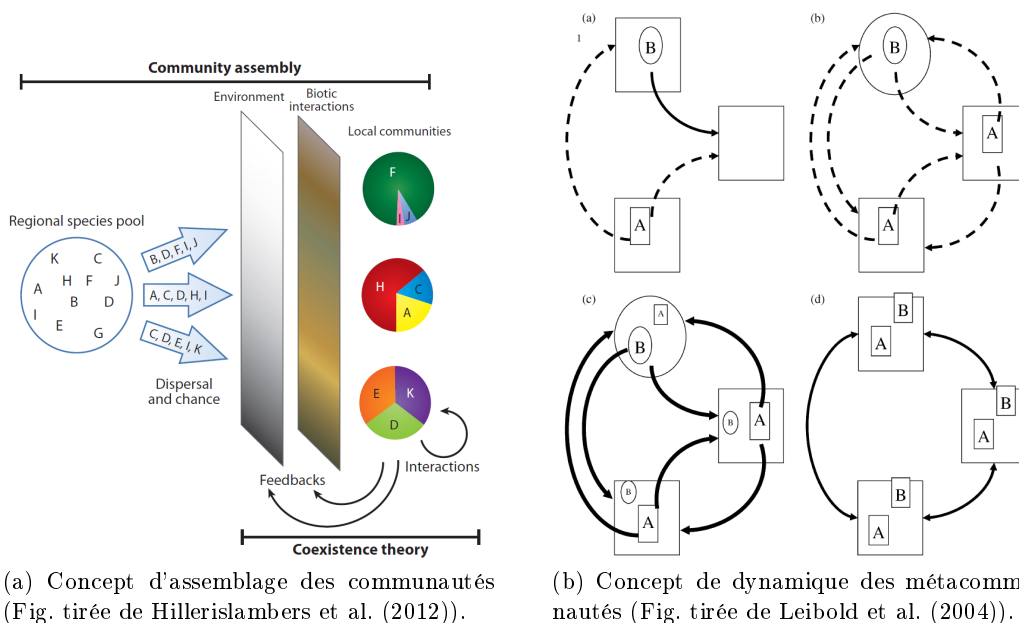


FIGURE 1 – Deux importants concepts d'organisation des communautés. A gauche, l'assemblage des communautés propose une succession temporellement et spatialement des différents processus écologiques à l'origine de l'organisation des communautés. A droite, la dynamique des métacommunautés introduit 4 paradigmes : (a) la dynamique de patch (*patch-dynamic*), (b) le tri des espèces (*species-sorting*), (c) les effets de masse (*mass-effects*), et (d) neutre (*neutral*). Une espèce (petite figure géométrique) est considérée compétitivement supérieure par la ressemblance avec le patch (grande figure). L'importance de la dispersion est schématisée par le type de flèches. Par exemple, dans la dynamique de patch, le maintien des espèces est possible grâce à un compromis entre des espèces compétitivement supérieures qui colonisent peu de patches vacants en raison d'une faible dispersion (flèches en tirets) et des espèces compétitivement inférieures qui colonisent un grand nombre de patches vacants en raison d'une forte dispersion (flèche pleine). Cf. Détails complémentaires dans les parties 2.1 et 2.2 de l'introduction.

à l'origine de l'organisation des communautés : (a) La dispersion à partir d'un pool d'espèces, (b) le filtrage environnemental et (c) les interactions interspécifiques (cf. Figure 1a). Ces trois concepts sont placés dans un ordre assez bien établi (Cavender-Bares et al., 2009; Kraft et al., 2015; Hillerislambers et al., 2012). La communauté locale est donc le reflet des effets cumulés de ces processus. Cette vision propose un concept global simple de l'assemblage des communautés.

### **Pool d'espèces**

Le concept de pool d'espèces permet aux écologues d'examiner l'effet des processus à large échelle spatiale liés à la distribution des espèces, l'immigration, etc. sur la diversité, la composition et la phylogénie des communautés locales. Les communautés locales sont considérées souvent comme des sous-ensembles plus ou moins aléatoires de la communauté régionale (aussi appelée métacommunauté) qui ont des caractéristiques propres dues aux processus écologiques mis en jeu. L'introduction de la phylogénie dans l'écologie des communautés doit permettre d'améliorer les modèles en prenant en compte l'évolution du pool d'espèces dans l'espace et dans le temps (Webb, 2000; Cavender-Bares et al., 2009).

### **Dispersion**

La dispersion des animaux se réfère aux mouvements des individus de leur site de naissance vers un autre (généralement vers un site de reproduction), mais aussi aux mouvements d'un site de reproduction à un autre (Clobert et al., 2009). La probabilité de dispersion d'une espèce vers une autre communauté locale est fonction de la distance et de l'abondance des espèces (Cornell & Harrison, 2014). Les capacités de dispersion étant limitées, la dispersion peut générer de patrons macro-écologiques qui peuvent être proche de ceux générés par des processus déterministes comme ceux liés à l'environnement (Rosindell et al., 2012; Legendre et al., 2009). La limitation de dispersion (*dispersal limitation*) est un important processus dans le maintien de la diversité et de la structuration spatiale des espèces. Quand la dispersion est limitée, la similitude de composition, par exemple, entre communautés locales voisines est plus importante qu'entre communautés locales éloignées parce que les communautés locales voisines ont un flux d'individus plus important que les communautés plus éloignées (Hubbell, 2001). La dispersion des espèces est dépendante de leurs caractéristiques phénotypiques (physiologie, comportement, morphologie et histoire de vie). La taille des organismes affecte la dispersion des espèces (et la structure des communautés), mais interagit avec le mode de dispersion (dispersion

active par le vol, dispersion passive, etc.) comme le montrent, par exemple, de Bie et al. (2012) chez de nombreux organismes aquatiques. De même, si de par leur petite taille, les araignées sont peu mobiles, certaines d'entre elles se dispersent quand même sur des longues distances en étant entraînées grâce à un fil de soie par le vent (*ballooning*, Pearce et al. (2005)). Chez les arbres, organismes sessiles et de très grandes tailles, certains d'entre eux ont des graines avec plumeaux, ou ailées permettant une dispersion également sur des longues distances par le vent. La dispersion des macro-vertébrés en forêts tropicales humides est très peu connue, contrairement à la dispersion des graines d'arbres par ces mêmes animaux (zoochorie). Il est donc difficile d'avoir une idée précise de l'échelle à laquelle des patrons spatiaux de distribution dus à la dispersion pourraient être mis en évidence. Cependant, les macro-vertébrés possèdent un ensemble de caractéristiques (grande taille et mobilité) qui font d'eux des disperseurs à longue distance. La qualité de l'habitat et la compétition intraspécifique ou entre parents et progénitures sont des facteurs externes qui s'ajoutent aux paramètres intrinsèques des espèces et génèrent des patrons de mouvements complexes (Clobert et al., 2009). L'importance du processus de dispersion sur les communautés locales comparée aux autres processus est encore mal connue chez ces espèces.

### Filtrage environnemental

En écologie des communautés, le filtrage environnemental est un processus qui empêche l'établissement et la persistance d'espèces en l'absence d'interactions interspécifiques. Il est causé par une incapacité d'une ou plusieurs espèces à tolérer les conditions environnementales présentes (Kraft et al., 2015). Ce concept est basé sur le concept de niche (centré sur l'espèce), mais est une vue d'ensemble à l'échelle de la communauté. Une manière de mettre en évidence le filtrage environnemental est d'utiliser les traits fonctionnels, c'est-à-dire les caractéristiques morphologiques, comportementales et d'histoire de vie des espèces qui, soit interviennent dans le fonctionnement des écosystèmes, ou soit sont influencées par l'écosystème. Les traits peuvent être associés à la fois à la tolérance aux conditions environnementales et à la performance des espèces. Certains traits peuvent donc être liés à la fois au filtrage environnemental et aux interactions interspécifiques : par exemple, une espèce peut exclure une autre car elle est supérieure compétitivement dans un certain environnement. Pour démêler les deux processus, une solution est de démontrer que l'association des espèces est dépendante des conditions environnementales tout en étant liée à la similitude des espèces basée sur les traits. Il peut être compliqué de mettre en évidence le filtrage environnemental si les effets d'un trait sur le filtrage environ-



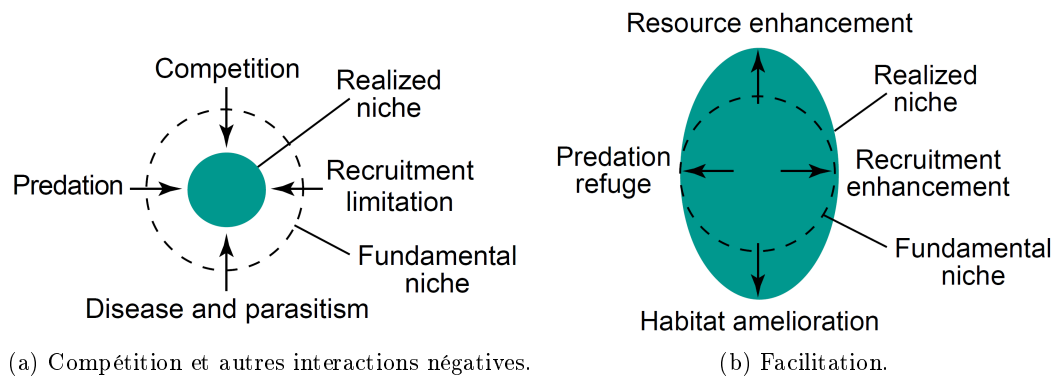


FIGURE 2 – Rétrecissement ou élargissement de la niche par les interactions interspécifiques (cf. Figure tirée de Bruno et al. (2003)).

nemental et les interactions interspécifiques sont opposés car ils pourraient se compenser et donc difficile à inférer à partir de patrons de distribution apparemment aléatoires. De même, si les effets sont identiques (mathématiquement mêmes signes, pas forcément mêmes importances), il est difficile de savoir les effets relatifs du filtrage environnemental et des interactions interspécifiques (Kraft et al., 2015). Les études traitant du filtrage environnemental chez les vertébrés terrestres sont peu communes (Gómez et al., 2010), mais ce processus a été largement démontré chez les plantes (Fortunel et al., 2013; Diaz et al., 1998; Cornwell & Ackerly, 2009; Baraloto et al., 2012) et dans une moindre mesure chez les invertébrés (Lamarre, 2015; Göthe et al., 2013; Moretti & Legg, 2009).

### Interactions interspécifiques

Les interactions interspécifiques sont placées à la dernière étape de l'assemblage des communautés, après qu'une partie des espèces du pool régional ait réussi à atteindre la communauté locale, puis ait été filtrée par les conditions environnementales. Comme les perturbations, les interactions interspécifiques permettent probablement de libérer des espaces dans les habitats pour l'établissement d'individus migrants (Cornell & Harrison, 2014) et modifient la diversité et la composition des communautés locales. Les interactions interspécifiques peuvent également avoir des effets rétroactifs sur les précédentes étapes comme sur le filtrage environnemental. Les interactions interspécifiques sont considérées comme agissant à plus petite échelle que les autres processus écologiques (Cavender-Bares et al., 2009; Cornell & Harrison, 2014).

**Compétition** - La compétition est prédite comme étant plus intense entre les espèces qui partagent les mêmes ressources puisque ces ressources sont limitées. Les espèces proches physiologiquement, comportementalement, morphologiquement, par leur histoire de vie (mesurables par leurs traits, mais aussi indirectement par leur lien de parenté) devraient ainsi rentrer en compétition plus fortement. Le principe d'exclusion compétitive (Gause, 1934) défend l'idée que si deux espèces ont des niches écologiquement similaires (besoin des mêmes conditions environnementales), l'espèce la plus performante exclut la seconde en s'accaparant l'ensemble des ressources. D'un autre côté, si deux espèces sont proches, elles devraient partager les mêmes exigences environnementales, et donc coexister dans des conditions environnementales données (Cavender-Bares et al., 2009). L'importance de la compétition définit donc à quel niveau d'interaction deux espèces se trouvent entre l'exclusion compétitive et la coexistence. D'un point de vue évolutif, la divergence des caractères (i.e., traits) (*ecological character displacement*) permet d'expliquer comment les espèces peuvent différencier leur niche si ces espèces occupent la même niche au départ et sont fortement en compétition. La distribution des deux espèces le long de l'axe de la niche (différentiation de niche) tendrait donc à se différencier permettant de réduire la compétition pour les ressources, et favoriser la coexistence des espèces. La différenciation de niche peut avoir lieu en "se répartissant" les différents types de ressources ou différentes parties de l'environnement (spécialisation). Les exemples de compétition entre macro-vertébrés sont assez considérables dans la littérature scientifique. Au Belize, le Puma (*Puma concolor* ; Linnaeus, 1771) et le Jaguar (*Panthera onca* ; Linnaeus, 1758), très proches fonctionnellement, utilisent les mêmes habitats, mais même en étant tous les deux nocturnes, évitent d'utiliser la même localité au même moment (Harmsen et al., 2009). A Bornéo, Beaudrot et al. (2013) montrent que l'exclusion compétitive chez les vertébrés était plus forte entre les espèces distinctes taxonomiquement qu'entre des espèces proches.

**Autres interactions négatives** - La prédation, le parasitisme et les maladies peuvent également affecter la niche des espèces. D'un côté, les proies et les hôtes sont affectés négativement, et de l'autre les prédateurs, les parasites et organismes pathogènes en retirent un bénéfice dans leur démographie. Si ces interactions sont connues chez les vertébrés, elles restent peu prises en compte dans l'étude des communautés en comparaison de la compétition.

**Facilitation** - La facilitation reste encore très marginalement prise en considération dans les processus écologiques structurant l'assemblage des vertébrés en Amazonie bien

que de nombreuses études l'aient mise en évidence empiriquement depuis longtemps (Terborgh, 1990; Stensland et al., 2003; Dickman, 1992). Une des principales raisons est que la facilitation n'est pas incluse dans la plupart des concepts écologiques qui ont largement été adoptés par la communauté scientifique. Depuis le début des années 2000, plusieurs travaux ont essayé d'inclure la facilitation, ce qui modifie en partie les modèles essayant d'expliquer les processus écologiques mis en jeu (Michalet et al., 2006; Bruno et al., 2003). Par exemple, l'introduction de la facilitation dans le concept de niche induit que la niche réalisée peut être plus importante que la niche fondamentale (Bruno et al., 2003). Chez les plantes, certaines espèces peuvent s'installer uniquement grâce à la présence d'espèces facilitatrices en modifiant les conditions environnementales locales (Brooker et al. (2007)) et les citations qui y figurent). Une littérature florissante existe sur les rondes d'oiseaux (groupes plus ou moins stables de plusieurs espèces; *mixed-species bird flocks*) dont l'association d'espèces permet d'optimiser la recherche alimentaire et de minimiser les risques de prédation (Sridhar et al., 2012). L'augmentation du nombre d'espèces associées faciliterait l'accès à des ressources qui ne le serait pas autrement (comme l'augmentation des types de ressources consommées, des domaines vitaux, des strates forestières utilisées) car les espèces ajusteraient leur comportement alimentaire et de cueillette en fonction des autres espèces (Sridhar et al. (2012) et citations qui y figurent). Le nombre d'individus permettrait également une vigilance plus accrue pour le groupe. Chez les macro-vertébrés, notamment chez les singes, les associations interspécifiques existent (Haugaasen & Peres, 2009; Stensland et al., 2003; Dickman, 1992), mais sont moins courantes que celles des oiseaux (Terborgh, 1990). Pour Terborgh (1990), la principale raison vient du fait que les oiseaux rejoignent les groupes mixtes en petite unité sociale (famille monogame) en grande majorité alors que les troupes de singes sont généralement constituées d'un nombre important d'individus. Ainsi, le bénéfice *per capita* de la protection contre les prédateurs qui augmente avec la taille des groupes ne pourrait pas compenser le coût *per capita* dû à la compétition pour les ressources à partir d'un certain nombre d'individus dans l'association. Les singes arriveraient donc très rapidement à ce seuil. Il met également en avant que les espèces sympatriques sont moins nombreuses chez les singes que chez les oiseaux, et que donc les combinaisons compatibles entre espèces seraient moins nombreuses. De manière opposée à la compétition, les espèces distantes physiologiquement, comportementalement, morphologiquement, etc. auraient plutôt tendance à "se faciliter la coexistence" sur le principe de complémentarité (Cadotte et al., 2012; Mason et al., 2011; Grime, 2006; Valiente-Banuet & Verdú, 2007). Comme pour la compétition, si deux espèces sont distantes fonctionnellement, elles devraient avoir des exigences environnementales différentes et occuper des condi-

tions environnementales différentes, et donc être séparées spatialement. Même s'ils sont moins nombreux, il existe quelques exemples montrant que la facilitation peut avoir lieu entre espèces proches fonctionnellement (Garber, 1988; Sridhar et al., 2012).

**Bilan net des interactions interspécifiques** - Dans la grande majorité des cas, les études mesurent le bilan net (*net outcome*) entre la compétition (et autres interactions négatives) et la facilitation (Bruno et al., 2003; Stachowicz, 2001; Michalet et al., 2015). Donc, une interaction interspécifique peut être considérée comme nulle si une forte facilitation est compensée par une forte compétition. De même, une interaction interspécifique peut mettre en jeu une forte facilitation tout en ayant un bilan net négatif si la compétition est globalement plus forte que la facilitation. Il est généralement conclu que seule la compétition entre en jeu dans cette interaction. Cela s'explique en partie par le fait que la facilitation est peu mentionnée en écologie des communautés.

## 2.2 Dynamique des métacommunautés

L'intérêt actuel de la dynamique des métacommunautés vient de la parution de deux publications (Leibold et al., 2004; Holyoak et al., 2005) qui proposent une approche synthétique du concept (Logue et al., 2011). Le concept est décomposé en quatre différents paradigmes dont les mécanismes mis en avant par les modèles opèrent simultanément : (a) paradigme de la dynamique de patch (*patch-dynamic*), (b) paradigme de tri des espèces (*species-sorting*), (c) paradigme d'effets de masse (*mass-effects*), et (d) paradigme neutre. Il permet d'expliquer certains patrons écologiques difficilement explicables par l'assemblage hiérarchique des communautés, et de travailler à plusieurs échelles d'organisation spatiaux-temporelles (Leibold et al., 2004). En effet, la dynamique des métacommunautés essaye d'expliquer l'interdépendance des interactions locales (entre individus d'une même espèce, entre espèces et/ou entre les espèces et les conditions environnementales) et les processus régionaux (par exemple la dispersion) (Logue et al., 2011) qui serait à l'origine de l'organisation des communautés, et des patrons d'abondance observés.

### Les quatre paradigmes selon Leibold et al. (2004)

Le paradigme de dynamique de patch (*patch-dynamics* ; cf. Figure 1ba) prédit que dans des patchs identiques (mêmes conditions environnementales) l'occupation d'un patch vide dépend du compromis entre une espèce compétitivement supérieure, mais avec une faible dispersion, et d'une espèce compétitivement inférieure, mais avec une forte dispersion. Un patch vide pourrait donc être occupé par une espèce compétitivement inférieure si l'es-

èce compétitivement supérieure n'a pas pu arriver jusqu'à ce patch. Dans le paradigme de tri des espèces (*species-sorting* ; cf. Figure 1bb), l'espèce compétitivement supérieure exclut l'espèce inférieure dans des conditions environnementales données (exclusion compétitive), et la dispersion n'est pas suffisante pour altérer leurs distributions. Le filtrage environnemental et le tri des espèces sont parfois considérés comme équivalents, pourtant le premier concept diffère du second par l'absence des interactions interspécifiques selon Kraft et al. (2015). L'effet de masse (*mass-effect* ; cf. Figure 1bc) prédit que les espèces abondantes dans certains patches (espèces compétitivement supérieures) peuvent se maintenir dans d'autres patches où elles sont compétitivement inférieures grâce à un flux continu d'individus migrants (modèle source-puits). Les extinctions des espèces compétitivement inférieures sont compensées par l'arrivée d'individus migrants. Cet effet est d'autant plus important que l'abondance totale des espèces de la communauté est faible (Grime, 1998; Vuilleumier, 1971). Le paradigme neutre (Hubbell (2001) ; cf. Figure 1bd) argue que les espèces sont écologiquement équivalentes, et que par le fait du simple hasard, la métacommunauté est sujet à un changement compositionnel dont la perte d'espèces n'est compensée que par la spéciation ou l'immigration de nouvelles espèces provenant d'autre métacommunauté. S'il n'y a pas d'arrivées de nouvelles espèces, cette dérive écologique conduit à une perte de richesse dans les communautés locales alors que la dispersion permet d'homogénéiser les communautés locales entre elles.

### 3 Dépendance spatiale des processus écologiques

Nous avons pris soin d'aborder l'écologie des espèces et des communautés à différentes échelles d'analyse dans cette thèse. En effet, les processus écologiques ont lieu à de diverses échelles spatiales conduisant à des patrons multi-échelles (Guerbois et al., 2012; Göthe et al., 2013; Leibold et al., 2004; Harrison & Cornell, 2008). Le challenge est d'identifier les échelles des patrons et les relier aux processus appropriés (Levin, 1992; Borcard et al., 2004; Cottenie, 2005; Dray et al., 2012). La compréhension des processus écologiques est donc largement dépendante de l'échelle d'analyse (c'est-à-dire l'étendue spatiale de la zone d'étude et la résolution de la mesure de l'échantillonnage), de l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales, et les caractéristiques et stratégies des espèces à travers leurs traits fonctionnels. Le design expérimental, les méthodes analytiques choisies et le cadre d'étude conditionnent en grande partie la pertinence et les résultats de l'étude. Idéalement, faire varier l'échelle d'analyse permettrait d'optimiser la résolution des patrons écologiques (Rahbek & Graves, 2000; Chandy et al., 2006), et la mise en évidence des processus écologiques mis en jeu (Cornell & Harrison, 2014). Cepen-

dant, les moyens disponibles pour la récolte de données ne le permettent pas toujours. L'échelle d'analyse est souvent définie par l'expérience et l'expertise, présupposant ainsi les échelles spatiales auxquelles les processus écologiques sont connus pour avoir lieu. L'hétérogénéité de l'habitat peut produire des patrons spatiaux à différentes échelles (Quesada et al., 2012). L'augmentation de l'hétérogénéité des habitats est attendue avec l'augmentation de l'étendue spatiale de l'étude. Cependant, Cottenie (2005) montre grâce à environ 160 données publiées qu'il y a une tendance à une plus grande importance de l'hétérogénéité de l'environnement et du tri des espèces à des échelles spatiales fines. Avec l'augmentation de l'échelle spatiale, les communautés tendent à passer du contrôle par l'environnement à un contrôle par la dispersion (de Bie et al., 2012). A l'échelle du continent sud américain, par exemple, la limitation de dispersion semble plus importante que les mécanismes liés à la niche chez les singes (Beaudrot & Marshall, 2011; Gavilanez & Stevens, 2013). Il est donc important de définir des méthodes qui prennent en compte à la fois l'environnement et les patrons purement spatiaux (Couteron & Ollier, 2005; Borcard et al., 2004; Jombart et al., 2009; Deblauwe et al., 2012).

Les caractéristiques des espèces jouent également un rôle important. Des communautés composées d'espèces qui partagent des traits fonctionnels favorables à la dispersion devraient générer des patrons de distribution plus larges que celles composées d'espèces avec des traits moins performants. Ces différences de réponses entre communautés sont spatialement dépendantes. Par exemple, de Bie et al. (2012) montrent que la taille du corps et le mode de dispersion déterminaient significativement l'échelle spatiale à laquelle une grande variété d'organismes pouvaient se disperser. Chez les poissons et les amphibiens, les patrons de distribution étaient surtout expliqués par des effets purement spatiaux à fines échelles. Chez les disperseurs actifs par le vol (insectes), les effets purement spatiaux étaient relativement faibles ce qui suggère des dispersions à grande distance. Parmi les disperseurs passifs, l'augmentation de la taille du corps conduisait à des patrons spatiaux à plus larges échelle, et une diminution de l'importance de l'environnement. Les traits fonctionnels conditionnent donc en partie l'échelle spatiale à laquelle les processus écologiques ont lieu (Cottenie, 2005). Basé sur la relation phylogénétique entre espèces d'arbres, Swenson et al. (2007) montrent qu'il y a un signal de surdispersion qui ne s'observe qu'aux plus petites échelles spatiales, et d'autant plus important pour les plus gros arbres. Il est généralement admis que la compétition ou la facilitation s'exprime à une échelle spatiale plus fine que le filtrage environnemental, les processus historiques (extinction et spéciation) ou la dispersion des espèces (Cavender-Bares et al., 2009; Hillebrand et al., 2012; de Bello et al., 2013). En effet, les interactions entre deux espèces

ont lieu à l'échelle de leur voisinage (Kraft et al., 2015). Selon le concept d'assemblage des communautés, Cavender-Bares et al. (2009) proposent un modèle où les processus écologiques sont dépendants spatio-temporellement, et où les interactions densité-dépendantes (compétition par exemple) ont lieu à des échelles fines, le filtrage environnemental à des échelles intermédiaires, et les processus évolutifs à larges échelles. La dispersion est constante dans le temps et peut s'exprimer spatialement aux mêmes échelles que le filtrage environnemental et les processus biogéographiques. Le concept de dynamique des métacommunautés (Leibold et al., 2004), bien qu'encore peu développé empiriquement, décrit les échelles locales et régionales comme dynamiquement interdépendantes par la dispersion entre localités (Cornell & Harrison, 2014). Bien que la compétition ou la facilitation opère à l'échelle des individus, les patrons observés dépendent en grande partie des capacités de dispersion des espèces (taille, mode de dispersion, etc.) selon les modèles de la dynamique des métacommunautés. Ainsi, l'influence des espèces (compétitives ou facilitatrices) se dispersant à longue distance devrait être observée sur des étendues spatiales importantes. Pour conclure, la prise en compte des échelles spatiales s'avère donc indispensable en écologie des communautés, mais très complexes. Cependant, de plus en plus de méthodes cherchent à intégrer les différents processus dans l'espace et dans le temps (Allié, 2016; Dray et al., 2012; Cavender-Bares et al., 2009; Cottenie, 2005).

## 4 Facteurs influençant les communautés en Guyane

La chasse est un des facteurs influençant les espèces et les communautés animales les mieux connus en Guyane. Peu d'autres facteurs, comme les conditions environnementales, ont été clairement mis en évidence. De nombreux travaux ont montré que les forêts de terre ferme étaient hétérogènes sous de nombreux aspects (environnement physique, structure forestière, composition et diversité en arbres). Cette hétérogénéité pourrait donc potentiellement affecter les communautés de macro-vertébrés. Nous avons distingué, dans cette thèse, les conditions environnementales en deux groupes : les conditions physiques et les conditions biologiques. Ces dernières sont définies par la structure forestière et la composition de la communauté d'arbres.

### 4.1 Perturbations humaines connues

La chasse en Guyane est pratiquée pour la subsistance, le commerce ou le loisir (Renoux & Thoisy, 2016; Richard-Hansen & Hansen, 2004). Plusieurs espèces comme le singe-araignée noir (*Ateles paniscus*; Linnaeus, 1758), le singe-hurler roux (*Alouatta*

*macconnelli* ; Linnaeus, 1766) et le capucin brun (*Sapajus [Cebus] apella* ; Linnaeus, 1758) (souvent les plus grandes) voient leurs populations fortement affectées dans les sites chassés (de Thoisy et al., 2005). La chasse fait partie des principaux facteurs influençant la variation de la richesse et de l'abondance des populations de primates, mais aussi des grands oiseaux frugivores (de Thoisy et al., 2009). L'exploitation forestière, la fragmentation de l'habitat, etc. sont d'autres sources de perturbations humaines (de Thoisy et al., 2010). Il est souvent difficile de déterminer l'effet direct de chacune de ces perturbations car elles sont souvent très corrélées à la pression de chasse. En effet, les zones d'exploitation forestière, agricoles ou urbanisées sont dépendantes des infrastructures existantes et créées (pistes, routes goudronnées, etc.) (Dezécache et al., 2017b). Ces voies facilitent aux chasseurs l'accessibilité des forêts proches ou exploitées. Peu de ces zones sont donc exemptes de chasse ce qui rend difficile l'estimation de l'effet propre de l'exploitation forestière, de l'agriculture ou de l'urbanisation.

## 4.2 Hétérogénéité des forêts de terre ferme

Plus encore qu'à l'échelle de l'Amazonie, les connaissances sur les facteurs et les processus définissant les communautés de macro-vertébrés sont très fragmentaires dans les forêts de terre ferme. Des études récentes ont montré qu'il était risqué d'attribuer les variations de l'abondance des espèces au seul effet de la chasse (Richard-Hansen et al., 2005). Clément et al. (2014) a montré récemment l'influence des conditions environnementales sur les communautés de macro-vertébrés.

### Environnement physique

**Climat et topographie** - Les forêts de Guyane sont marquées par un climat tropical. Le climat est davantage caractérisé par le régime des pluies que par les variations de température. Les précipitations moyennes sont comprises entre 2000 et 4000 mm par an et montrent une grande variabilité spatiale (cf. Figure 3a) et temporelle (facteur d'environ 10). Il existe un fort gradient de précipitations d'ouest en est avec des valeurs annuelles parfois supérieures à 4000 mm à l'est et proche de 1500 mm à l'ouest. La variabilité saisonnière des précipitations est importante en Guyane, alors que la température présente très peu de variations au cours de l'année avec une moyenne annuelle de 26.1°. Seule l'amplitude journalière varie réellement au cours de l'année et est plus importante en saison sèche (Wagner, 2011). La topographie montre une assez forte variabilité de la pente en Guyane (cf. Figure 3b), et implique souvent un changement dans la profondeur des sols et leur composition, dans la capacité de rétention en eau et le drainage des sols,



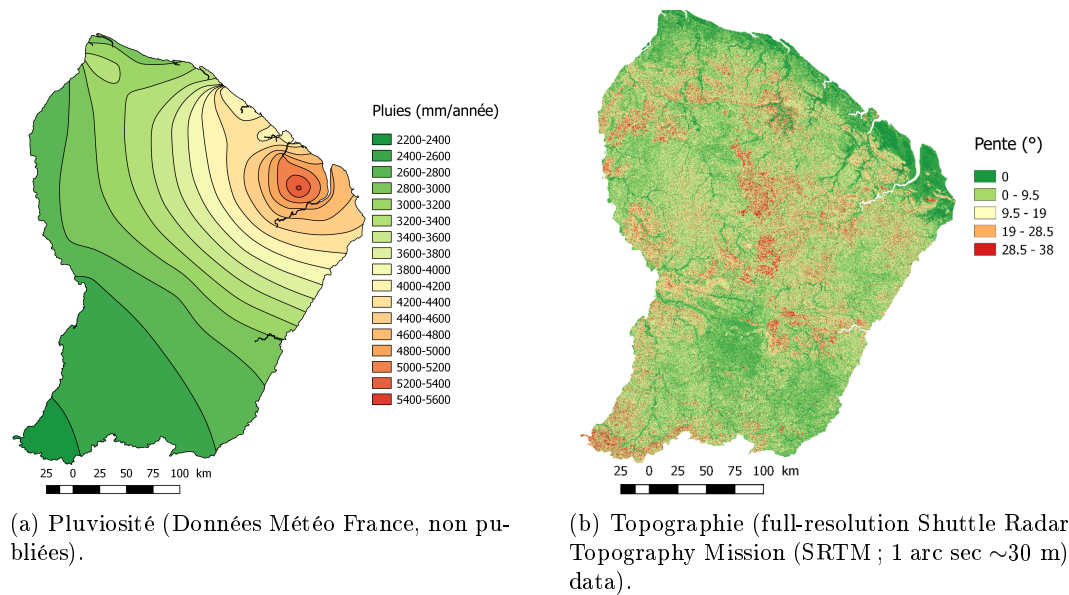


FIGURE 3 – Cartes de pluviosité et topographique en Guyane.

ainsi que la disponibilité en lumière (Ferry & Morneau (2010) ; Robert & Moravie (2003) et les citations qui y figurent). Il existe également un lien entre la pente et la biomasse en arbres et la dynamique forestière (Ferry & Morneau, 2010; Robert & Moravie, 2003). Les zones les plus pentues se trouvent dans la partie centrale et dans l'extrême sud de la Guyane le long du massif des Tumuc-Humac. Entre ces deux grands massifs, des péninsules intérieures se trouvent perchées, autour de 100 m d'altitude. Au nord, la plaine côtière s'étend sur plusieurs kilomètres de large.

**Géomorphologie** - Le bouclier des Guyanes est très ancien et a été formé il y a plus de 2 milliards d'années (Delor et al., 2003). Les épisodes géologiques, climatiques et marins ont façonné les reliefs et formations végétales actuels de la Guyane. Les unités géomorphologiques (*landforms*) sont basées sur la forme des reliefs qui ont été érodés différemment selon le substrat géologique et les conditions climatiques. Les paysages géomorphologiques (*landscape*) sont basés sur l'association des unités géomorphologiques à une échelle spatiale plus large (cf. Figure 4 ; Guitet et al. (2013)). Les caractéristiques géomorphologiques semblent intégrer tout un ensemble d'informations comme les conditions environnementales (pluviosité, topographie, type des sols, drainage et profondeur des sols), la composition et la diversité actuelles des communautés d'arbres, mais aussi des processus écologiques qui ont eu lieu dans le passé comme la migration d'espèces et le filtrage environnemental (Guitet et al., 2015c). La géomorphologie apparaît donc comme

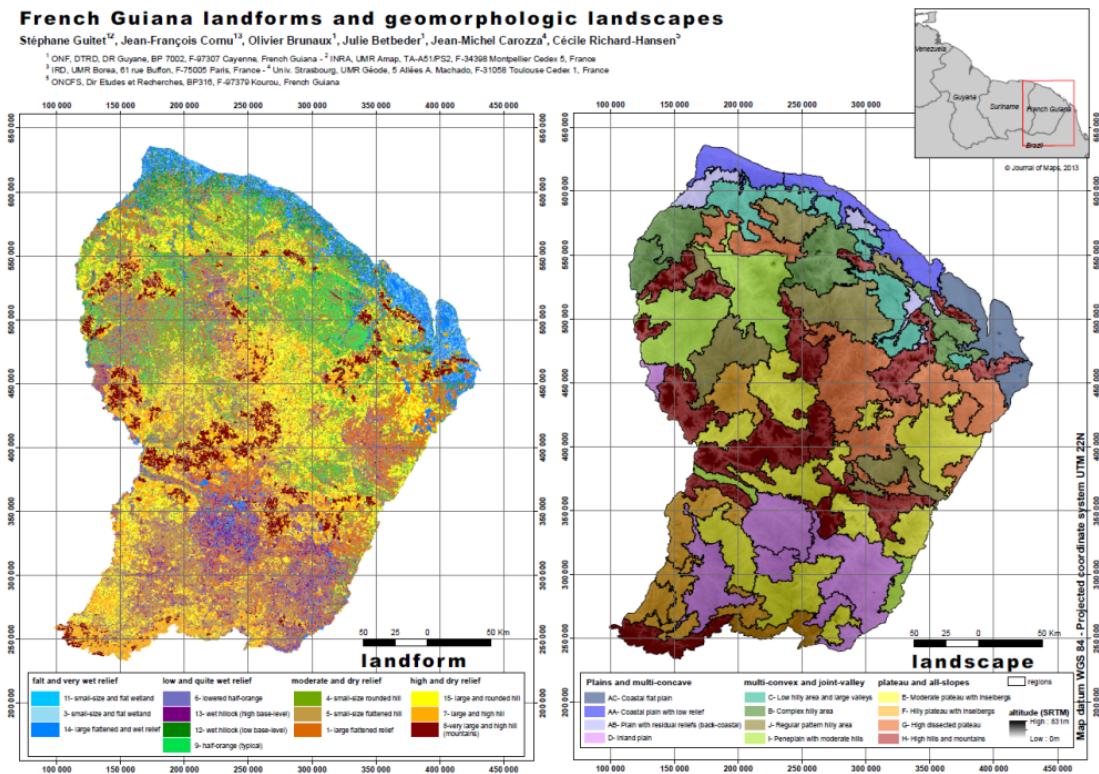


FIGURE 4 – Cartes des unités et paysages géomorphologiques en Guyane (Guitet et al., 2013).

un bon proxy pour expliquer la composition et la diversité des communautés de moyens et grands vertébrés dans les forêts de terre ferme en Guyane comme cela a été montré par Richard-Hansen et al. (2015).

## Environnement biologique

**Composition en arbres (faciès forestiers)** - Plusieurs patrons de la composition en arbres ont été mis en évidence avec un gradient latitudinal nord-ouest sud-est et plusieurs structures sous-régionales. Le gradient latitudinal nord-ouest sud-est en Guyane est marqué par une augmentation en abondance des Burseracées et Mimosoidées et une diminution des Lécythidacées et Caesalpinioïdées (Sabatier & Prévost, 1990; Guitet et al., 2015c) qui serait en cohérence avec les patrons de distribution plus larges observés au niveau de l'Amazonie (ter Steege et al., 2006; Guitet et al., 2015c). A une échelle plus fine (< 150 km), les Lécythidacées dominent dans le nord-est et sont remplacées par la Caesalpinioïdées dans l'est, le sud-ouest et le nord-ouest. Des peuplements plus abondants

en Chrysobalanacées et Sapotacées se retrouvent à des échelles locales ( $< 10$  km) (Guitet et al., 2015c). La topographie et la nature des sols expliquent la distribution d'une part importante des familles et d'espèces (Sabatier et al., 1997; Sabatier & Prévost, 1990; Guitet et al., 2015c). L'apport de la géomorphologie suggère que, en plus des conditions environnementales, ces patrons sont le résultat de filtrage environnemental présent et passé, et de processus biogéographiques historiques (Guitet et al., 2015c).

**Structure forestière** - Les forêts de terre ferme sont également hétérogènes dans leur structure forestière. Gond et al. (2011) a pu déterminer 5 classes de forêts par télédétection montrant une importante hétérogénéité. Il existe un gradient de forêts à canopée fermée jusqu'à ouverte le long duquel il y aurait une augmentation de la dynamique et de la productivité forestière. A une plus fine échelle, des récents travaux ont également montré qu'il existait une forte variabilité de la biomasse, de la productivité et de la dynamique forestière (Guitet et al., 2015b; Ferry & Morneau, 2010; Koponen et al., 2004). Ferry & Morneau (2010) montrent que le taux de chutes d'arbres diminue de moitié des sommets des relief jusqu'aux zones de bas-fonds en raison, probablement, d'un ancrage moins important des racines superficielles et d'une plus faible résistance au cisaillement du sol. Sur ce gradient, ils montrent également que cela entraîne une diminution de la surface terrière des peuplements forestières, une plus faible allocation pour la croissance en hauteur des arbres et un plus important recrutement des arbres héliophiles à faible densité de bois. En cohérence, Goulamoussène et al. (2016) montrent à partir d'images LiDAR que les forêts de bas-fonds sont plus basses que celles des versants ou les sommets de reliefs, que les variables d'hydromorphie des sols sont des meilleurs prédicteurs de la hauteur de canopée que les variables de topographie. Goulamoussène et al. (2016) précisent également que les grands chablis étaient plus fréquents dans les zones les plus exposées, saturées en eau, et plates.

## 5 Outils d'étude des communautés

Pour mener à bien cette thèse, nous avons travaillé à partir de données de terrain récoltées sur l'ensemble de la Guyane : comptages des macro-vertébrés et mesures physiques, de structure forestière et de composition botanique en arbres le long de transects linéaires. Le protocole d'échantillonnage des macro-vertébrés nous a permis d'estimer les densités d'animaux, et de les utiliser a posteriori dans les analyses. L'utilisation des traits fonctionnels étant jusqu'à aujourd'hui utilisée de façon marginale dans l'étude des communautés de macro-vertébrés, nous avons pensé que l'apport des approches fonctionnelle et phy-

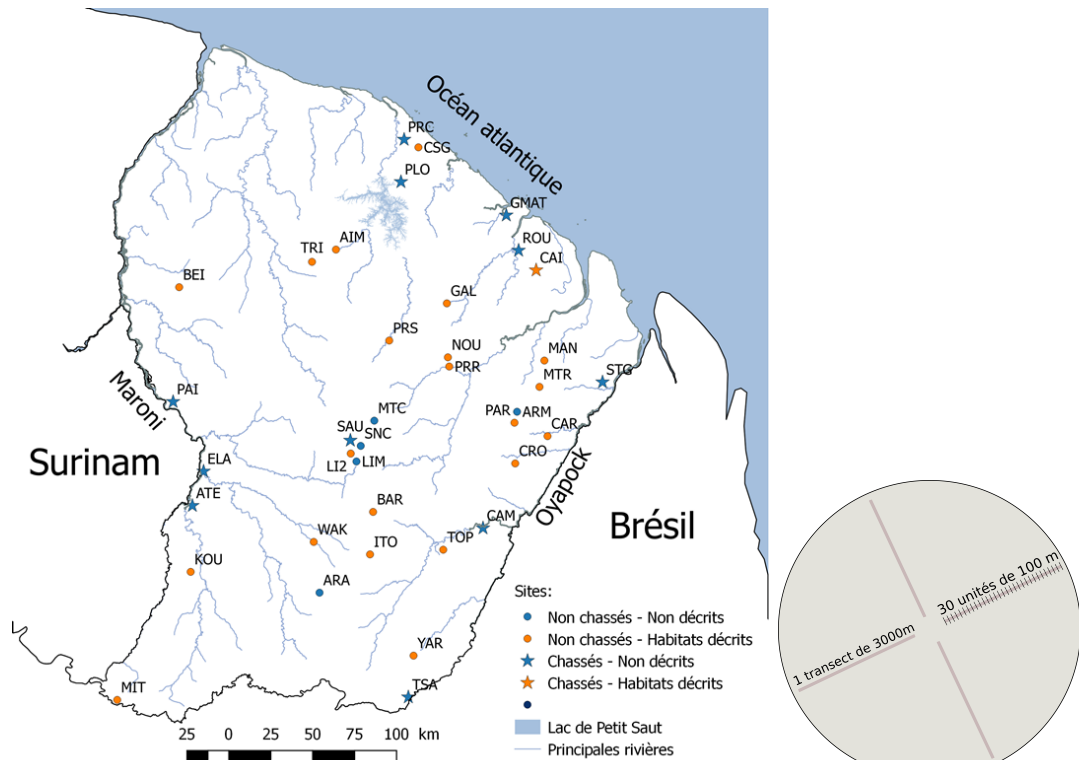
logénétique nous serviraient à mieux appréhender les processus écologiques qui régissent ces communautés. En effet, les traits fonctionnels peuvent être utilisés comme proxies des stratégies des espèces pour explorer les mécanismes de réponses des communautés aux conditions environnementales (filtrage environnemental ; citeKraft2008,Diaz1998), aux perturbations (Moretti & Legg, 2009) ou aux interactions interspécifiques. L'approche phylogénique permet de tester la convergence ou la divergence des stratégies évolutives développées chez les groupes taxonomiquement proches, mais aussi d'utiliser la distance phylogénétique comme une mesure simple de la dissimilarité entre espèces pour des traits qui sont difficilement mesurables.

### 5.1 Zone d'étude

La Guyane est le plus grand département français par sa superficie (83 534 km<sup>2</sup>) et est située au nord de l'Amérique du Sud entre le Suriname à l'ouest, le Brésil au sud et à l'est, et de l'océan Atlantique au nord (cf. Figure 5a). Parmi les 38 sites où des échantillonnages pour les macro-vertébrés ont été réalisés depuis presque 15 ans tous ne possédaient pas les mêmes données de descriptions environnementales et n'étaient pas soumis à la même pression de chasse. Ainsi, selon les objectifs et questions posées une partie seulement fut utilisée. 12 d'entre eux sont chassés ou ont été fortement chassés par le passé. Les 26 autres sont en zone de protection stricte ou suffisamment éloignés pour être considérés comme exempt de chasse. Des données physiques, de structure forestière et de composition botanique en arbres ont été récoltées sur le terrain pour 22 sites entre 2006 et 2015.

### 5.2 Echantillonnage par transect linéaire

La méthode par transect linéaire (*line transect*) a été adoptée depuis plusieurs décennies pour estimer l'abondance des macro-vertébrés dans différents types de forêts tropicales (Peres, 1999, 1997; Urquiza-Haas et al., 2011; Rossano Mendes Pontes & Mendes Pontes, 1997; de Thoisy et al., 2008). Elle consiste à marcher lentement et discrètement sur un parcours prédéfini et comptabiliser les espèces observées avec un ensemble de données associées (Peres, 1999; de Thoisy, 2000; de Thoisy et al., 2008). Une des principales contraintes de cette méthode en forêt est la réalisation de layons (sentiers forestiers). Ceux-ci, de plus, devaient être réalisés au préalable (généralement 3 semaines avant le comptage des macro-vertébrés) compte tenu du dérangement occasionné vis-à-vis des animaux. C'était le moment durant lequel les descriptions et inventaires forestiers étaient réalisés. La méthode du transect linéaire demande en forêt tropicale humide des moyens



(a) ...

(b) Représentation des 4 transects (layons) utilisés pour décrire les forêts et compter les macro-vertébrés

FIGURE 5 – Plan expérimental.

AIM = Aïmara (réserve de la Trinité), ATE = Antécumpata, ARA = Arawa, ARM = Montagne Armontabo (2003), BAR = Piton Baron, BEI = Beïman, CAI = Caïman (montagne de Kaw), CAM = Camopi, CAR = Crique Armontabo (2006), CRO = Petit croissant, CSG = Centre Spatial Guyanais, ELA = Elaé, GAL = Galibi, GMAT = Grand Matoury (réserve naturelle), ITO = Mont Itoupé, KOU = roche Koutou, LI2 = Limonade (proche REXMA), LIMO = crique Limonade, MAN = Manaré, MITA = Mitaraka, MTC = Matécho, NOU = Les Nouragues (réserve naturelle), PAI = Papaïchton, PAR = Piton Armontabo (2006), PLO = crique Plomb, PRC = Paracou (station de recherche), PRR = Pararé (réserve naturelle des Nouragues), ROU = Roura, SAU = village de Saül, SNC = Saül, PRS = saut Parasol, STG = Saint Georges, TOP = Toponowini, TRI = Trinité, TSA = Trois Sauts, WAK = Waki, YAR = Yaroupi.

humains et techniques assez importants qui grossissent considérablement pour les sites les plus isolés (par exemple, mission Mitaraka dans l'extrême sud de la Guyane). Cette méthode est assez bien adaptée car elle permet d'échantillonner des espèces peu détectables et en relative faible abondance grâce à une étendue couverte importante. Quant aux points fixes, ils sont utilisés plutôt pour les oiseaux, plus facilement détectables par leurs chants que les mammifères. L'effort d'échantillonnage est d'autant plus important que les espèces ont des grands domaines vitaux (de Thoisy et al., 2008) (grandes espèces et grands groupes). L'effort minimum d'échantillonnage est probablement lié à l'abondance des espèces, leur détectabilité et leur mobilité. Un effort minimum d'échantillonnage d'au moins 100 km cumulés est requis pour estimer l'indice kilométrique d'abondance (IKA) pour certains singes ou ongulés (de Thoisy et al., 2008). Une étude non publiée propose un effort de 72-96 et 108-144 km cumulés pour une précision de 20 % pour l'estimation de l'abondance par IKA pour la capucin brun et la biche rouge (*Mazama americana* ; Erxleben, 1777) (Thomas Denis, Le Balle Robin et Reizine Hugo, données non publiées). Les espèces en très faibles densités demandent très probablement des efforts d'échantillonnage beaucoup plus importants (cf. Exemples en Afrique ; (Mathot & Doucet, 2006)) où d'autres techniques d'échantillonnage sont plus adaptés (*camera trapping* par exemple). La méthode par transect linéaire se réalisait le jour et donc les espèces étaient principalement diurnes. Les espèces les plus abondantes sont en très grande majorité strictement diurnes (23 sur 25 espèces) constituant ainsi un groupe où l'activité est assez homogène. Les grands oiseaux comme les Aras qui font des déplacements importants au-dessus de la canopée ne sont pas pris en compte. La grande majorité des espèces sont des mammifères. Avec huit d'espèces, les primates sont l'ordre le plus représenté. Les espèces ont une masse supérieure à 500 g. La grande majorité d'échantillonnage des macro-vertébrés a eu lieu entre le 1<sup>er</sup> juillet et le 31 décembre qui correspond approximativement à la saison sèche. Ceci pour 1) éviter des fluctuations démographiques saisonnières dues à des potentielles périodes de naissance 2) et/ou des variations importantes des conditions environnementales qui pourraient causer un taux de mortalité élevé, et 3) faciliter l'échantillonnage qui est très souvent interrompu en saison des pluies. Chaque observation d'animaux a été attribuée à une unité de transect (cf. Figure 5b) ce qui permet un géoréférencement et une association aux conditions environnementales décrites sur le terrain.

### 5.3 Estimation des densités par distance sampling

La probabilité de détection des animaux diminue généralement avec la distance à laquelle les animaux sont détectés. La distance perpendiculaire entre l'observateur (sur le

transect linéaire) et l'animal détecté suit donc une fonction particulière qui peut être utilisée pour calculer la probabilité de détection des animaux durant les comptages. La méthode du *distance sampling* (Buckland, 2001) permet de réduire les biais dans l'estimation de l'abondance des populations d'animaux, et d'avoir une estimation de la densité (nombre d'animaux/km<sup>2</sup> par exemple). Des biais importants peuvent provenir des différences de conditions environnementales entre sites, de détectabilité entre espèces, et d'efficacité des observateurs. Le premier biais peut être lié aux caractéristiques des forêts (par exemple, la densité du sous-bois ou la hauteur de la forêt) puisque ces caractéristiques peuvent réduire la visibilité des observateurs le long des layons. Des biais entre sites peuvent exister si l'hétérogénéité des forêts est importante entre ces sites. Le deuxième biais peut être lié aux traits biologiques puisque ces traits peuvent rendre une espèce plus ou moins détectable. Le comportement et la morphologie étant les principales sources de variabilité. La taille des espèces ou la taille des groupes sont des caractéristiques qui font qu'une espèce est plus détectable qu'une autre (Marques & Buckland, 2003; Conroy et al., 2008; Anderson et al., 2015). D'autres caractéristiques comportementales ou morphologiques peuvent potentiellement affecter la probabilité de détection : couleurs, les patrons de coloration, l'activité trophique, la préférence de niveau de substrat, etc. Le dernier biais peut être lié à l'efficacité des observateurs puisque cette efficacité peut varier de façon importante selon leurs expériences. Il est important donc que l'efficacité globale des observateurs entre les différents sites étudiés soit constante. L'augmentation de l'efficacité globale permet indépendamment une augmentation de la précision de l'estimation d'abondance pour un effort d'échantillonnage donné. Les biais sur la détection sont particulièrement problématiques quand l'on cherche à déterminer l'influence des conditions environnementales sur l'abondance des espèces. Le cas de la densité du sous-bois est éloquent. Si l'on souhaite montrer l'effet de cette variable sur l'abondance d'une espèce, il est important de l'associer également à la détection pour démêler l'effet dû aux exigences écologiques de l'espèce (espèce associée aux forêts claires par exemple) de celui dû à la détection (espèce davantage détectée car la visibilité est plus aisée dans les forêts claires). Marques & Buckland (2003) ont développé des modèles permettant d'incorporer des covariants à la fonction de probabilité de détection pour 1) augmenter la fiabilité des estimations de densité sur un jeu de données entier (par exemple les estimations entre différents habitats, traitements, périodes, ou espèces ; évitant ainsi des estimations sur des sous-jeux de données homogènes), 2) augmenter la précision de l'estimation de la densité, et 3) permettre d'inférer sur les covariants eux-mêmes (Marques et al., 2007). Chandler et al. (2011) ont critiqué cette approche car l'hypothèse de populations fermées est fréquemment violée quand sont suivies des espèces mobiles car les individus entrent

et sortent dans la zone d'observation durant les séries d'échantillonnage. Ce phénomène est appelée l'émigration temporaire. Ils proposent de définir une probabilité de détection sachant que les animaux sont présents, et une probabilité qu'ils soient présents durant les séries d'échantillonnage pour éviter des biais dans l'estimation de densité dus à cette émigration temporaire. Le modèle de distance sampling généralisé (*generalized distance sampling model*) de Chandler et al. (2011) est une extension des modèles *N-mixture* pour des données de comptages répétées. S'il est possible d'incorporer des covariants sur la fonction de probabilité de présence des individus, il est rare de pouvoir le faire, car cela nécessiterait des informations sur la mobilité des individus (taille des domaines vitaux, vitesse de déplacement, etc.) entre les différentes populations qui sont difficiles à obtenir.

#### 5.4 Descripteurs environnementaux

Les conditions environnementales présentes sur les sites étudiés ont été décrites de deux manières différentes : à partir de données issues de la télédétection et à partir de données prises sur le terrain.

**Données de télédétection** - Ces données ont été obtenues à partir de différentes sources et sont issues de traitements de mesures de télédétection qui ont permis de réaliser différentes cartes géoréférencées de pente, altitude, pluviosité, etc (cf. Figure 3a et b). Ces données physiques sont peu nombreuses, mais sont disponibles sur l'ensemble de la Guyane. Celles-ci ont l'avantage de permettre l'extrapolation à l'ensemble de la Guyane de résultats basés sur des sites localisés, et de réaliser, par exemple, des cartes de prédiction d'abondances d'espèces. Des travaux de classification de paysages forestiers ont été entrepris à partir de données de télédétection. Gond et al. (2011) ont pu déterminer différents types de paysages forestiers à partir d'un gradient d'ouverture de canopée (capteur VEGETATION équipant le satellite SPOT-4; résolution spatial de 1 km). Guitet et al. (2013) ont utilisé les données SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*) à pleine résolution pour réaliser deux cartes géomorphologiques (cf. Figure 4) : une carte de 12 différentes unités géomorphologiques (*landforms*) réalisée à partir des formes des reliefs, et une carte des paysages géomorphologiques basée sur l'association des unités géomorphologiques à une échelle spatiale plus large.

**Données de terrain** - Les données de terrain ont été récoltées par l'Office National des Forêts (ONF) et ont servi dans un premier temps à une ensemble d'études et de publications traitant principalement de la caractérisation et la classification des forêts de terre ferme (Guitet et al., 2015b,c, 2014, 2013, 2015a). La stratégie d'échantillonnage



était de prendre des mesures simples et rapides (cf. Table 1) permettant d'échantillonner une plus grande surface de forêts. Quatre layons (transects) en général sur chaque site étaient décrits sur une largeur de 10 m de chaque côté par environ 5 agents ONF pendant 4-5 jours permettant ainsi de couvrir environ 24 ha de forêts (cf. Figure 5b). Les 17 mesures ont permis de calculer un grand nombre de variables : près de 25 descripteurs des conditions physiques et structure forestière et l'abondance d'environ 50 familles et 220 taxons correspondant à des niveaux taxonomiques différents (famille à l'espèce) pour la composition en arbres. La composition en arbres est décrit à l'aide d'une nomenclature utilisée par les forestiers guyanais regroupant plus de 500 différents noms vernaculaires qui sont dérivés de 2 principales langues locales : le *nengué tongo* et le *kréól* guyanais. La liste de référence de l'ONF actualisée par Guitet et al. (2014) contenait 243 noms vernaculaires, chacun pouvant correspondre à un ou plusieurs noms botaniques dans la liste de la Guyane : environ 138 noms correspondent à une seule espèce, environ 92 correspondent à plusieurs espèces d'un seul genre, et environ 12 correspondent à plusieurs espèces de différents genres de la même famille. Les noms vernaculaires peuvent donc avoir une précision botanique différente.

TABLE 1 – Liste des mesures prises sur le terrain par l'ONF qui serviront à calculer les différentes variables utilisées mises en relation avec les macro-vertébrés.

| Mesures   | Unité          | Détails   |
|---|----------------|---|
| <b>Conditions physiques</b>                           |                |   |
| Pente   | °              | Pente mesurée au cliromètre dans l'axe du layon et en plusieurs points de chaque placette   |
| Pente maximale  | °              | Pente maximale mesurée au cliromètre dans toutes les directions en plusieurs points de chaque placette  |
| Altitude  | m              | Altitude moyenne d'après carte topographique et relevés topographiques de terrain   |
| Abondance des <i>Euterpe spp.</i>                     | -              | nombre de tiges d' <i>Euterpe spp.</i> par placette   |
| Blocs de cuirasse                                     | -              | 0 = absent ; 1 = présent ; 2 = abondant ; 3 = très abondant   |
| Abondance des Rapat-acées                             | -              | indicateur de milieux humides : 0 = absent ; 1 = présent ; 2 = abondant ; 3 = très abondant   |
| Abondance des Broméliacées                            | -              | indicateur de milieux humides : 0 = absent ; 1 = présent ; 2 = abondant ; 3 = très abondant   |
| Abondance des <i>Carex</i>                            | -              | indicateur de Nombre milieux humides et de sols fins : 0 = absent ; 1 = présent ; 2 = abondant ; 3 = très abondant                                    |
| <b>Conditions biologiques (structure forestière)</b>  |                |   |
| Diamètre des arbres                                   | cm             | Diamètre des arbres de + de 17.5 cm dans la placette  |
| Abondance des petits palmiers                         | -              | Nombre des palmiers sans stipe formé, sauf les <i>Euterpe spp.</i>  |
| Densité du sous-bois                                  | -              | 0 = visibilité < 15 m ; 1 = visibilité > 15 m & < 25 m ; 2 = visibilité > 25 m & < 50 m ; 3 = visibilité > 50 m                                       |
| Ouverture de canopée                                  | -              | 0 = canopée continue ; 1 = canopée disjointe ( ) ; 2 = visibilité > 25 m & < 50 m ; 3 = visibilité > 50 m   |
| Hauteur de canopée                                    | m              | Hauteur mesurée au télémètre en plusieurs points de chaque placette (hors arbres émergents)   |
| Abondance des lianes                                  | -              | 0 = absent ; 1 = présent (quelques individus) ; 2 = abondant (individus visibles dans toutes les directions) ; 3 = très abondant (empêche le passage) |
| Abondance de chablis                                  | -              | Nombre des chablis attenants à la placette  |
| Taille de chablis                                     | m <sup>2</sup> | Taille des chablis attenants à la placette  |
| <b>Conditions biologiques (composition en arbres)</b> |                |   |
| Abondances en arbres et palmiers                      | -              | Nombre d'arbres et palmiers de diamètre > à 17.5 cm basées sur des inventaires forestiers utilisant 243 noms vernaculaires guyanais                   |

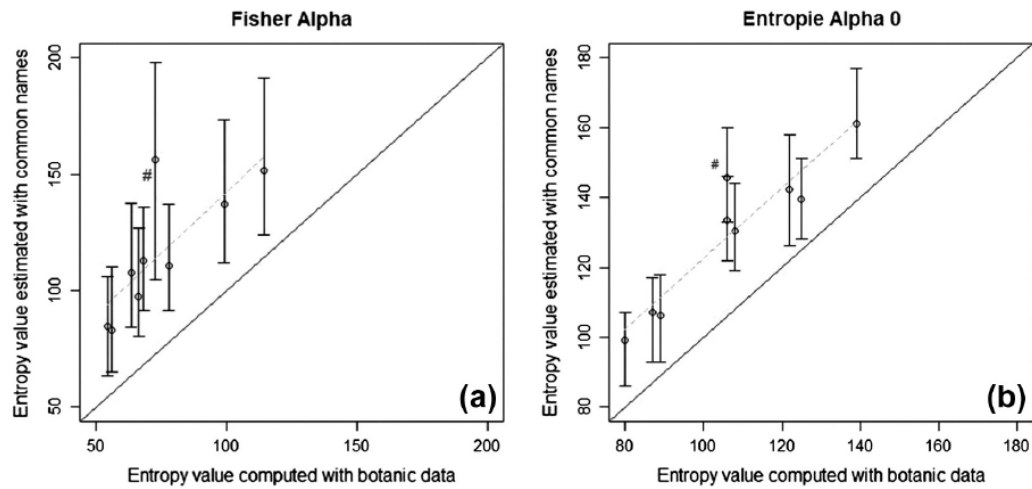


FIGURE 6 – Corrélation entre deux indices de diversité calculés à partir des noms vernaculaires (*common names*) lors d’inventaires forestiers et les valeurs réelles mesurées à partir des données botaniques (noms scientifiques) des parcelles de référence (cf. Figures tirées de Guitet et al. (2014)).

Guitet et al. (2014) ont montré que les indices de diversité calculés à partir des noms vernaculaires (en s’aidant des listes d’espèces et d’abondance à l’échelle de la Guyane) étaient bien corrélés aux valeurs réelles de données botaniques sur les parcelles de référence (cf. Figure 6). Ils notent cependant une tendance à une surestimation des indices qui pourrait être corrigée, mais n’empêche pas la différenciation des sites entre eux du point de vue de leur diversité. De plus, la comparaison des indices calculés à partir de mesures de terrain et à partir de données LiDAR (*Light Detection And Ranging*; télédétection à haute résolution) sur le mont Itoupé a montré une bonne performance des indices de terrain (cf. Figure 7). Ces indices expriment une bonne part des variations observées par le LiDAR avec 32% de la variation de rugosité de canopée (LiDAR) expliquée par l’indice d’ouverture de canopée et 48% de la variation de hauteur moyenne (LiDAR) expliquée par l’indice des classes de hauteurs estimées (Stéphane Guitet, données non publiées). Ceci permet d’avoir une assez bonne confiance dans les données récoltées tout en sachant qu’une part de l’information est perdue, mais devrait être compensé par l’augmentation de la surface échantillonnée. La stratégie d’échantillonnage paraît pertinente pour la description des habitats des communautés de macro-vertébrés qui occupent des surfaces relativement importantes. En effet, la majorité des espèces étudiées ont des domaines vitaux supérieurs à 100 ha. Si la précision d’un inventaire botanique est plus importante qu’un inventaire forestier, la surface échantillonnée est certainement moins importante

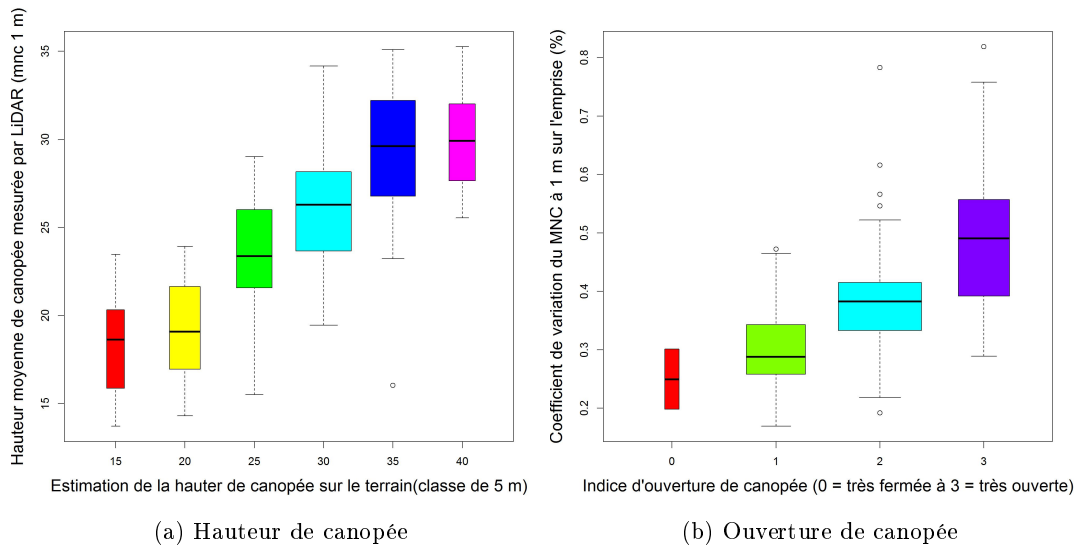


FIGURE 7 – Comparaison des mesures de terrain simplifiées de 2 variables de structure forestière avec les mesures faites par LiDAR (*Light Detection and Ranging*; résolution de MNC 1 m) sur le site du mont Itoupé (Guyane).

Données LiDAR gérées par Grégoire Vincent (IRD-UMR AMAP Montpellier) - Projet DYNFORDIV et données de terrain récoltées et gérées par Stéphane Guitet (ONF / UMR AMAP) - Projet HABITATS.

pour l'inventaire botanique (quelques ha) à moyens égaux. La différence de précision de l'inventaire botanique et forestier contient peu d'information pour l'étude des macrovertébrés. Premièrement, les espèces d'arbres les plus abondantes sont probablement les plus connues, donc plus précisément identifiées. Deuxièmement, les forêts sont dominées par un nombre limité d'espèces, même si le nombre des espèces rares est important, elles restent très minoritaires en nombre d'individus (Fauset et al., 2015).

### 5.5 Apport des traits fonctionnels et de la phylogénie

Les caractéristiques morphologiques, comportementales et d'histoire de vie des espèces, c'est-à-dire les traits, ont depuis longtemps été utilisées en écologie. Cependant, depuis une vingtaine d'années, leur importance dans la compréhension des processus écologiques a considérablement crû par l'utilisation de caractéristiques quantifiables et variables à la place de l'identité de l'espèce (nom scientifique). Un trait doit être bien défini, avoir des propriétés mesurables, être utile au niveau de l'individu et utilisé pour comparer des espèces entre elles. Il doit fortement influencer la performance des espèces (McGill

et al., 2006). Les traits fonctionnels peuvent être classés en 2 catégories (Table 2) : les traits de réponses (*response traits*) et les traits d'effets (*effect traits*). Les premiers sont définis comme les traits qui varient en réponse à un changement dans l'écosystème (environnement ou interactions biotiques) (Garnier et al., 2007). Les derniers sont les traits qui influencent le fonctionnement de l'écosystème. Un trait peut très bien être classé dans les deux catégories. Par exemple, on peut s'attendre à ce que les communautés locales soient dominées par des espèces frugivores dans les zones où la disponibilité en fruits est importante, et que l'abondance des frugivores dans un écosystème résulte en partie de la dispersion des graines. Luck et al. (2012) distingue chez les traits de réponses fonctionnelles, 1) les traits de réponses directes définis comme les traits ayant changé chez une espèce donnée en réponse à un changement dans l'écosystème (adaptation), 2) des traits de réponses "favorisés" (*response-mediating traits*) dont les variations traduisent le changement de composition fonctionnelle de la communauté (cf. Exemples dans Villéger et al. (2010)).

Dans le cadre de l'étude des communautés, certains concepts sont basés sur la différenciation des espèces. Les traits sont, par exemple, nécessaires aux études cherchant à identifier les processus écologiques expliqués par le concept de niche, car les traits permettent de caractériser la niche des espèces et mesurer l'importance du chevauchement des niches des espèces, et donc l'importance de la compétition ou du filtrage environnemental dans les communautés (Mason et al., 2011; Fortunel et al., 2013; Baraloto et al., 2012; Adler et al., 2013). Deuxièmement, les traits permettent une approche neutre de l'assemblage des communautés dans le cas particulier où toutes les espèces et individus ont les mêmes caractéristiques, et donc tous les individus ont un *fitness per capita* équivalent (Kraft et al., 2008). Finalement, remplacer l'identité des espèces par leurs traits permet 1) une généralisation dans l'étude des communautés en considérant le trait moyen relatif à l'abondance des espèces dans la communauté locale par exemple (*communities-weighted mean traits*, (Garnier et al., 2007)), 2) la prédiction dans une communauté nouvelle (Stuart-Smith et al., 2013; Leitao et al., 2016; Gilroy et al., 2014), et 3) l'identification de groupes fonctionnels d'animaux et de plantes-clés qui ont une sensibilité spécifique à l'environnement et des effets propres sur l'écosystème (Kleyer et al., 2012; Lamarre, 2015; Dyer et al., 2001). Pour donner un exemple parmi les traits des animaux, la taille (ou masse) du corps est considérée comme un trait fonctionnel clé parce qu'il est fortement corrélé à de nombreux autres traits tels que les taux métaboliques, les demandes énergétiques, la performance physique des organismes, le comportement de nourrissage, la longévité et la taille du territoire, etc. (Schmidt-Nielsen, 1997; Brown

et al., 1978). Ce trait affecte la structure des métacommunautés à travers le potentiel des espèces à se disperser, à résister au filtrage environnemental, ou encore à interagir avec les autres espèces dans les communautés locales (Clobert et al., 2009; Borthagaray et al., 2014; Sanders et al., 2007). Les traits d'un ou plusieurs individus d'une même espèce sont parfois mesurés d'un site étudié à l'autre comme chez les arbres (Fortunel et al., 2013; Baraloto et al., 2012). Ceci est difficile dans notre cas où les animaux ne peuvent être capturés. Cependant des données pour l'espèce sont disponibles en Guyane, ou en Amérique centrale ou du Sud.

La phylogénie est également utilisée pour estimer les différences entre espèces (niches). Une manière évidente de calculer la distance entre espèces est d'utiliser la taxonomie (Clarke & Warwick, 2001), en attribuant une distance arbitraire (par exemple 1) à deux espèces du même genre, une autre (par exemple 2) à deux espèces de la même famille, etc. Dans le meilleur des cas, la distance correspondant au temps depuis la divergence évolutive des deux espèces à partir d'un ancêtre commun est estimée grâce à la génétique. Cette information phylogénétique permettrait 1) de résumer en une unique mesure la niche écologique des espèces, et 2) donnerait une indication de la variation des traits des espèces sous l'hypothèse de conservatisme des traits (Mouquet et al., 2012), c'est-à-dire que plus les espèces sont proches phylogénétiquement, et plus elles sont similaires en comparaison d'autres espèces plus distantes (Webb, 2000; Webb et al., 2002). L'approche phylogénétique intègre donc à la fois un aspect écologique et évolutif dans la mesure de la similitude entre les espèces qui en fait une mesure plus globale pour certains auteurs (Cavender-Bares et al., 2009; Mouquet et al., 2012). Cependant, certaines critiques ont été faites car 1) les traits ne sont pas forcément conservés au cours de l'évolution dans un même taxon (convergence de traits dans différents taxons) et 2) il est difficile de déterminer les stratégies écologiques engagées. Ainsi, l'approche phylogénétique apporte un angle de vue des communautés différent de l'approche fonctionnelle. Les deux approches sont donc plutôt complémentaires (Cadotte et al., 2013) et la comparaison de leurs résultats permet potentiellement d'affirmer ou de réfuter l'effet de traits difficilement mesurables et si les traits fonctionnels étudiés ont été phylogénétiquement conservés (Allié, 2016; Mouquet et al., 2012; Pillar & Duarte, 2010).

| Traits   | Fonctions   |
|--|---|
| <b>Caractéristiques comportementales</b>                             |   |
| Alarmes / bruits de fuite  | Réduction des risques de prédation / de menaces (Fairbanks & Dobson, 2007; Terborgh, 1990), reconnaissance interspécifique, partage d'information entre espèces (Sridhar et al., 2013; Seppänen et al., 2007; Stensland et al., 2003)   |
| Appels - Chants  | Signalement du fitness individuel (McShea & Rappole, 1997), influence de l'espace acoustique (Gómez et al. (2010) ; les chants à basse fréquence sont plutôt associés avec les habitats forestiers, plus bruyants, par rapport aux milieux ouverts, Ryan & Brenowitz (1985)), attraction du partenaire (Wilson & Bart, 1985), signalement du territoire, compétition avec les autres mâles, reconnaissance interspécifique (Sridhar et al., 2013), attraction interspécifique (habitats potentiellement favorables, Ward & Schlossberg (2004) ; cohésion des groupes mixtes, Wiley (1971) ), attraction des prédateurs (Wiley, 1971)  |
| Hauteur de préférence de substrat                                    | Partitionnement des ressources dans l'espace (Shanahan & Compton, 2001; Gómez et al., 2010; Bakker & Kelt, 2000; Bernard, 2001)), dispersion/prédation des graines (Shanahan & Compton, 2001)   |
| Domaine vital (surface connue pour l'espèce)                         | Besoins nutritionnels de l'espèce, disponibilité des ressources (Judas & Henry, 1999), dispersion / prédation des graines (Wehncke et al., 2003)  |
| Structure (groupe, solitaire)  | Réduction des risques de prédation / de menaces (Fairbanks & Dobson, 2007; Van Schaik et al., 1983)   |
| Taille des groupes   | Disponibilité des ressources / Qualité de l'habitat (Gabor & Hellgren, 2000; Stensland et al., 2003), Réduction des risques de prédation / de menaces (Fairbanks & Dobson, 2007; Van Schaik et al., 1983)   |
| Activité (diurne, nocturne, diurne / nocturne)                       | Partitionnement des ressources dans le temps, conditions climatiques (Foerster & Vaughan, 2002; Noss et al., 2003), perturbations anthropiques (chasse) (Brooks et al., 2001; Noss et al., 2003)  |
| Régime alimentaire (frugivorie/granivorie, herbivorie, animalivorie) | Besoins nutritionnels de l'espèce, disponibilité des ressources, dispersion / prédation des graines (Erard et al., 2007; Tabarelli & Peres, 2002), biomasse des forêts (les plus grands frugivores transportent les graines des arbres les plus denses, Peres et al. (2016)), biodiversité (Terborgh et al., 2008), prédation des plantes (Au Costa Rica, la prédation des fleurs par <i>Ateles geoffroyi</i> réduit la succès reproducteur (fleurs consommées) de <i>Symphonia globulifera</i> Riba-Hernandez2005a), diminution de la productivité (Cristoffer & Peres, 2003), Prédation, régulation des populations, réduction de la dispersion de certains proies (Jackson et al., 2001) |
| <b>Caractéristiques morphologiques</b>                               |   |
| Couleur du corps   | Correspondance avec l'arrière-plan de l'habitat ( <i>Background matching</i> ) (Hanlon et al., 2009; Houston et al., 2007), réduction de la prédation (camouflage) (Hultgren & Stachowicz, 2008; Stevens & Merilaita, 2009b), attraction du partenaire  |
| Patrons de coloration ( <i>disruptive*</i> , tacheté, uniforme)      | Correspondance avec l'arrière-plan de l'habitat ( <i>Background matching</i> ) (Hanlon et al., 2009; Houston et al., 2007), réduction de la prédation (camouflage) (Hultgren & Stachowicz, 2008; Stevens & Merilaita, 2009b)  |

| Traits   | Fonctions  |
|--|--|
| <i>Countershading</i> ** (absence ou présence) | Reduction de la prédation (camouflage) (Kiltie, 1988), dominance (chez le <i>butterfly fish</i> , Hamilton & Peterman (1971))  |
| Masse / taille du corps                        | Pression de chasse (Jerzolimski & Peres, 2003; Peres & Palacios, 2007), vulnérabilité à la chasse (Denis et al., 2017b; Wright, 2003), structure des paysages (Ahumada et al., 2011), productivité des forêts (Peres & Dolman, 2000), perturbations anthropiques (Cardillo et al. (2005); Fritz et al. (2009); excepté dans Davies et al. (2000)), partitionnement des ressources (Fragoso (1999); Gotelli & McCabe (2002); Arsenault & Owen-Smith (2002); excepté dans Morgan Ernest (2005)), compétition (Bowers & Brown, 1982; Heymann, 1997), productivité des forêts (la disparition des grands herbivores pourrait augmenter la productivité en comparaison de sites où la pression d'herbivorie est forte, Bakker & Kelt (2000)); dispersion des graines (Peres & van Roosmalen, 2002; Luck et al., 2012), biomasse des forêts (les plus grands frugivores transportent les graines des arbres les plus denses, Peres et al. (2016)), dispersion des espèces (Lehman (2006), chez les primates) |

TABLE 2 – Liste non exhaustive des traits des vertébrés utilisés, et leurs fonctions mentionnées dans la littérature. \* : motifs perturbateurs (rayures, marques, etc.) qui cassent la forme et altèrent le contour des objets; \*\* : face exposée à la lumière plus sombre que celle qui est cachée permettant de changer l'apparence en 3 dimensions d'un objet (Stevens & Merilaita, 2009b).



## 5.6 Mesures de diversité

Un nombre important d'indices de diversité a été mis au point. Nous avons utilisé l'entropie généralisée de Tsallis  ${}^qH_\alpha$  (Tsallis, 1988) qui permet de généraliser les indices classiques. L'entropie est définie comme la quantité d'information obtenue quand un individu est échantillonné (Marcon et al., 2014). L'augmentation du paramètre  $q$  donne un poids moins important aux espèces rares dans l'indice. L'entropie calculée pour  $q = 1$  correspond à l'entropie de Shannon (Shannon, 1948) et pour  $q = 2$  correspond à l'indice de Simpson (Simpson, 1949). L'utilisation de l'exponentielle déformée permet de transformer les indices d'entropie en nombre de Hill, c'est-à-dire en un vrai indice de diversité. Le nombre de Hill est souvent appelé "nombre effectif d'espèces", ou le nombre d'espèces avec une même abondance qu'il est nécessaire d'avoir pour donner la même valeur de diversité (Marcon et al., 2014). Nous avons utilisé la décomposition de l'entropie généralisée selon le schéma de Marcon et al. (2014) pour calculer la contribution de chaque communauté locale à l'entropie  $\beta$   ${}^q_iH_\beta$ . La somme pondérée de toutes les contributions est  ${}^qH_\beta$ , l'entropie  $\beta$  de la métacommunauté, et peut être définie comme la moyenne pondérée de la divergence généralisée de Kullback-Leibler d'ordre  $q$  entre chaque communauté et la métacommunauté. De la même façon que l'entropie  $\alpha$ ,  ${}^qH_\beta$  peut être calculé à différentes valeurs de  $q$  et l'exponentielle déformée peut être utilisé pour transformer  ${}^qH_\beta$  en nombre équivalent de communauté, c'est-à-dire le nombre de communautés de poids égal ne se chevauchant pas (pas d'espèces en commun) et ayant la même diversité que celle observée (Marcon & Hérault, 2015b).

Pavoine et al. (2009) proposent d'utiliser des arbres fonctionnels ou phylogénétiques, et leur partitionnement en périodes pour calculer la diversité fonctionnelle ou phylogénétique d'une communauté locale. Le principe est le suivant. Une période est définie comme la distance de la branche entre le nœud-racine et chaque nouveau nœud. Les distances sont ainsi ultramétriques. Pour l'approche fonctionnelle, nous avons premièrement calculé les distances euclidiennes entre chaque espèce à partir d'une matrice de traits. Chaque variable de traits fonctionnels a été centrée-réduite pour donner la même importance à chacune d'elles. Nous avons ensuite utilisé un clustering hiérarchique pour construire l'arbre fonctionnel de toutes les espèces grâce à la méthode d'agglomération moyenne (UPGMA, *unweighted arithmetic average clustering*) qui est considérée plus robuste quand un trait est ajouté ou retiré (Podani & Schmera, 2006). Pour l'approche phylogénétique, nous avons construit un dendrogramme où chaque niveau taxonomique était séparé du niveau supérieur (par exemple genre-famille) par une distance de 1. Dans

les deux approches,  ${}^q_iH_\alpha$  et  ${}^q_iH_\beta$  ont été calculés pour chaque période et pondérés par la longueur de la période correspondante (Pavoine et al., 2009). L'ensemble des  ${}^q_iH$  pondérés à chaque période été sommé et normalisé par la hauteur totale de l'arbre (Marcon & Hérault, 2015b) pour obtenir l'entropie fonctionnelle ou phylogénétique totale. Comme pour l'approche taxonomique, nous avons transformé les entropies fonctionnelles et phylogénétiques en indices de diversité grâce à l'exponentielle déformée. Pour la diversité  $\alpha$ , l'indice correspond au nombre d'espèces de poids équivalents où la distance entre elles est maximisée dans l'arbre et qui donnerait la même diversité que celle observée.

## 6 Objectifs et déroulement des travaux

Un des objectifs principaux de cette thèse est de déterminer si les patrons spatiaux d'abondance des moyens et grands vertébrés (macro-vertébrés) en Guyane sont en relation avec l'hétérogénéité environnementale des forêts de terre ferme en Guyane. Cette hétérogénéité a été mise en évidence à plusieurs reprises ces dix dernières années (Guitet et al., 2013, 2015c; Gond et al., 2011; Wagner, 2011; Guitet et al., 2015b; Ferry & Morneau, 2010). Elle s'exprime par les conditions physiques (topographie et pluviosité) et biologiques (structure forestière, la composition et la diversité en arbres). Plusieurs travaux existent sur des communautés de moyens et grands vertébrés mais avec des conditions environnementales plus contrastées (forêts inondées vs. forêts de terre ferme, Haugaaen & Peres (2005a, 2008)). Le second objectif est de déterminer si d'autres facteurs que l'environnement interviennent dans les processus écologiques et historiques à l'origine des patrons d'abondance observés, et de caractériser et identifier ces facteurs impliqués. Il est important de prendre en compte les autres facteurs car ils interviennent en même temps que les conditions environnementales et interagissent avec elles. Il faut donc démêler leurs effets respectifs pour mieux comprendre les processus écologiques présents ou passés à l'origine des communautés actuelles. Par leur grande taille, les macro-vertébrés sont des espèces qui sont préférentiellement chassées, ce qui font d'elles des espèces avec des enjeux de gestion et de conservation importants. Plusieurs espèces sont très sensibles à la chasse et disparaissent rapidement des zones chassées. Avec les prédictions d'augmentation de la démographie humaine en Guyane, et les probables modifications environnementales liées aux changements climatiques, il est crucial d'améliorer les connaissances sur ces espèces et ces communautés qui restent assez limitées sur les forêts de terre ferme.

Le premier chapitre, en partie méthodologique, concerne les relations entre les conditions environnementales physiques et biologiques, la pression de chasse et une espèce

prise comme modèle d'étude, le Hocco alector (*Crax alector*). Cette espèce nous a permis de définir la méthode d'estimation d'abondance des populations qui servira dans cette thèse, et de tester la réponse de l'abondance de Hocco alector à différentes échelles d'analyse (échelle locale jusqu'à l'échelle de la Guyane). Nous avons utilisé deux types de descripteurs environnementaux : ceux issus de la télédétection et ceux issus de mesures faites sur le terrain. Les premiers sont particulièrement intéressants car cela permet la réalisation de carte de prédiction d'abondance à l'échelle de la Guyane. Cette outil donne la possibilité d'estimer la taille de la population guyanaise, et de prioriser à l'échelle d'un territoire les actions de gestion et de conservation par exemple. Les mesures de terrain, quant à elles, sont consommatrices en moyens humains et financiers, mais sont souvent considérées plus précises et mieux à même de capturer les variations environnementales. D'un point de vue de la gestion et de conservation, le Hocco alector étant une espèce très prisée des chasseurs et très sensible à la chasse, un approfondissement des connaissances de l'écologie de cette espèce était nécessaire pour aider à mettre en place des politiques de gestion et de conservation afin de maintenir les populations guyanaises de cette espèce.

Un des constats du premier chapitre est que les biais de détection des espèces doivent être gérés proprement pour mettre en évidence les patrons d'abondance liés aux conditions environnementales afin de ne pas arriver à de fausses conclusions. Le deuxième chapitre traite donc des biais liés à la détection des espèces qui peuvent influencer l'estimation des abondances des macro-vertébrés dans les forêts humides tropicales de terre ferme. Les caractéristiques des forêts de terre ferme peuvent être à l'origine de biais importants dans l'estimation de l'abondance des espèces. En effet, la visibilité des observateurs n'est pas forcément identique d'une forêt à l'autre, et peut introduire des biais dans les indices d'abondance ce qui rend problématique la comparaison entre sites, et au cours du temps si la forêt a subi des fortes modifications. L'abondance peut être surestimée systématiquement dans certains micro-habitats où la visibilité est plus importante. Si ces biais ne sont pas pris en compte, le principal danger est alors d'attribuer un effet à l'environnement alors la relation est artificielle et due à des différences de détection. Les traits biologiques des espèces (caractéristiques morphologiques ou comportementales) interviennent également lors de suivi multi-espèces puisque que certaines espèces, plus grandes, plus bruyantes, etc. sont détectées à une plus grande distance que les autres. Certaines espèces peuvent donc être sous- ou surreprésentées dans la communauté, et cela peut modifier leur abondance relative qui est une mesure majeure dans l'étude des communautés. Nous avons donc cherché à comparer l'influence des conditions environnementales de forêts de terre ferme et des traits biologiques des espèces sur la détection des animaux lors des suivis.

A partir du cadre méthodologique défini dans les deux premiers chapitres, le troisième chapitre porte sur l'étude des communautés à proprement parler et cherche à déterminer les facteurs intervenant dans les processus écologiques, et à caractériser et identifier ces processus écologiques structurant la communauté. Ces facteurs peuvent être les conditions environnementales (physiques ou biologiques) ou des facteurs générant des patrons spatiaux (dispersion, événements historiques par exemple), et peuvent influencer les propriétés émergentes des communautés comme la composition et les diversités  $\alpha$  et  $\beta$ . L'utilisation combinée de l'approche taxonomique (abondance des espèces), fonctionnelle (pondération par les traits), et phylogénétique (pondération par les distances phylogénétiques) fournit des informations complémentaires pour renseigner sur les stratégies propres à chaque espèce, et si ces stratégies ont été conservées ou ont divergé dans le temps. Nous avons donc cherché à partir de ce cadre d'étude à déterminer les processus écologiques sous-jacents à l'origine de l'organisation des communautés étudiées.

Le dernier chapitre traite de la co-occurrence des espèces à des échelles spatiales plus fines que celle de la partie précédente. Nous avons cherché à descendre dans l'échelle d'analyse pour déterminer si les interactions entre espèces intervenaient dans les processus écologiques à ces fines échelles. En effet, il est plutôt admis que les interactions interspécifiques interviennent dans les processus écologiques à des échelles très locales en comparaison des autres facteurs comme la dispersion, la tolérance des espèces aux conditions environnementales, etc. Une difficulté à laquelle il faut faire face est que les conditions environnementales peuvent produire les mêmes patrons de co-occurrence que les interactions interspécifiques (compétition ou facilitation) puisque, par exemple, une association positive entre deux espèces peut être à la fois due aux mêmes exigences environnementales (même habitat partagé) ou à la facilitation car au moins l'une d'elles tire un bénéfice de l'association (mutualisme, commensalisme). Nous avons donc tenté de démêler l'effet de l'environnement et des interactions interspécifiques (compétition et facilitation) dans la co-occurrence des espèces, et cela à différentes échelles d'analyse (de placette de 200 m jusqu'à 3000 m de long). Dans un second temps, l'utilisation des traits fonctionnels (en tant que traits de réponses) permettra de savoir si les similitudes entre espèces interviennent dans la co-occurrence des espèces.



# Chapitre 1

## Relation espèce-habitat : Le Hocco alector

Ce premier chapitre concerne le Hocco alector (*Crax alector*), un grand oiseau à forts enjeux de gestion et de conservation en Guyane (de Thoisy et al. (2010)) et en Amérique du Sud (IUCN, 2016)). Ce cracidé fait partie des familles d'oiseaux les plus menacées au monde (Begazo & Bodmer, 1998; Brooks et al., 2001; Barrio, 2011; Kattan et al., 2015). Cette espèce est connue pour s'éteindre localement quand les zones sont chassées. Des variations d'abondance assez importantes d'un site à l'autre en Guyane, même en l'absence de perturbations humaines, ont été observées. Ceci laissait penser que ces variations pouvaient être dues à l'hétérogénéité des forêts de terre ferme. Ce chapitre a été également l'occasion de définir la méthode d'estimation d'abondance qui sera utilisée dans cette thèse. Nous avons utilisé le modèle de Chandler et al. (2011) qui prend en compte l'immigration temporaire des individus dans l'aire d'échantillonnage, et qui peut être utilisé en *distance sampling* pour gérer la détection imparfaite des individus. Nous avons élaboré une approche multi-échelle avec plusieurs types de descripteurs environnementaux. Trois échelles d'analyses ont été déterminées : 1) échelle des paysages correspondant aux descripteurs issus de données de télédétection de large résolution sur l'ensemble de la Guyane (35 sites), 2) échelle des forêts correspondant aux descripteurs issus de relevés de terrain de fine résolution sur l'ensemble de la Guyane (20 sites), et 3) échelle des micro-habitats correspondant aux descripteurs issus de relevés de terrain de fine résolution sur le site de Pararé (Station CNRS de recherche ; réserve naturelle des Nouragues).

A l'échelle des paysages, la densité de Hocco alector diminue avec la pression de chasse, et augmente avec l'augmentation de la pente des reliefs géomorphologiques que

la zone soit chassée ou non. Nous avons supposé que la pente est un bon proxy des exigences écologiques de l'espèce, et probablement aussi de la qualité de l'habitat. Nous avons pu réaliser à partir de ces deux variables une carte prédictive de distribution où les densités étaient les plus hautes dans le centre et l'extrême sud de la Guyane, tandis que les densités les plus basses étaient dans les pénéplaines intérieures, la bande cotière, et les zones accessibles aux humains. Le site de Mitaraka a été échantillonné a posteriori de cette publication, et montre que la prédiction dans cette zone (9.9 Hoccos.km<sup>2</sup>) a une erreur de  $\sim 20\%$  par rapport à l'estimation faite sur les comptages de terrain (8.2 Hoccos.km<sup>2</sup>). Cela suggère que le pouvoir prédictif de cette carte est assez élevé, même si cela ne pourrait être affirmé qu'à partir d'un nombre plus important de sites. A l'échelle des forêts, la densité est négativement corrélée avec l'abondance des palmiers et des Mimosoïdées, et positivement corrélée avec l'abondance des Lauracées. Nous pensons que ces familles d'arbres n'influencent pas directement la distribution du *Hocco alector*, mais plutôt que ces familles d'arbres définissent des faciès forestiers particuliers associés à l'espèce. A l'échelle fine des micro-habitats, la fréquence du *Hocco alector* est positivement liée aux reliefs les moins pentus, et aux zones où l'on retrouve les plus grands arbres ce qui nous amène à penser que cette espèce occupe plus fréquemment les hauts de collines.

Nos résultats montrent donc que la distribution de cette espèce est dépendante des conditions physiques ou biologiques des forêts selon l'échelle d'analyse. La chasse reste à l'échelle de la Guyane un important facteur d'extinction des populations locales. Nous recommandons donc de favoriser la connexion des populations qui peuvent être séparées par les zones chassées. En effet, la chasse est largement déterminée par les voies d'accès telles que les fleuves navigables, les pistes et les routes lesquels fragmentent l'habitat du *Hocco alector*. La carte de prédiction des densités peut être un outil de gestion et de conservation pour définir, par exemple, des quotas de chasse selon les types de forêts, ou déterminer le statut de conservation de l'espèce en Guyane. Nous avons montré que la combinaison des données de télédétection et de terrain peut aider à mieux comprendre les facteurs intervenant dans la relation entre le *Hocco alector* et son habitat. Ces travaux ont été publiés en 2016 dans la revue *The Condor : Ornithological Applications*, et ont fait l'objet de deux publications de vulgarisation sur le blog de *The British Ornithologist's Union* (Annexe 1) et dans la revue *Faune Sauvage* de l'ONCFS (Annexe 2).



RESEARCH ARTICLE

## Black Curassow habitat relationships in *terra firme* forests of the Guiana Shield: A multiscale approach

Thomas Denis,<sup>1,2\*</sup> Bruno Héroult,<sup>3#</sup> Gaëlle Jaouen,<sup>4</sup> Olivier Brunaux,<sup>5</sup> Stéphane Guitet,<sup>5,6</sup> and Cécile Richard-Hansen<sup>1#</sup>

<sup>1</sup> ONCFS, Direction de la Recherche et de l'Expertise; UMR 'Ecologie des Forêts de Guyane', Guyane française, France

<sup>2</sup> Université des Antilles et de la Guyane, UMR 'Ecologie des Forêts de Guyane', Kourou, Guyane française, France

<sup>3</sup> Cirad, UMR 'Ecologie des Forêts de Guyane', Kourou, Guyane française, France

<sup>4</sup> AgroParisTech, UMR 'Ecologie des Forêts de Guyane', Kourou, Guyane française, France

<sup>5</sup> ONF, Département recherche et développement, Direction Régionale de Guyane, réserve de Montabo, Cayenne, Guyane française, France

<sup>6</sup> Inra, UMR Amap, Montpellier, France

# These authors contributed equally to the paper

\* Corresponding author: [thomas.denis@ecofog.gf](mailto:thomas.denis@ecofog.gf)

Submitted February 24, 2015; Accepted December 21, 2015; Published March 2, 2016

### ABSTRACT

The Black Curassow (*Crax alector*) is a large game bird with Vulnerable conservation status found in north-central South America. We examined its distributional pattern across French Guiana using a large number of environmental descriptors at 3 scales of analysis: landscape, forest type, and microhabitat. We used a hierarchical model with temporary emigration and imperfect detection for data collected by standard distance sampling methods at 35 study sites. At the landscape scale, Black Curassow density decreased with hunting pressure and increased with steeper slopes in both hunted and unhunted areas. Topography appeared to be a good proxy for Black Curassow ecological requirements and probably reflected habitat quality. At the forest scale, population density was negatively correlated with the abundance of palms and Mimosoideae and positively correlated with the abundance of Lauraceae. Botanical families did not directly influence Black Curassow distribution, but rather determined spatial patterns by being markers of a particular forest type. At the microhabitat scale, Black Curassows used hilltops more frequently than other parts of the local topographical gradient. Our multiscale analysis shows that this species' distribution can be explained by biotic or abiotic conditions, regardless of the scale. For conservation, we recommend maintaining connectivity between Black Curassow populations separated by hunted areas. Our predicted densities could be used to adapt hunting quotas across French Guiana's forests. We show that combining field and remote sensing data helps to understand the ecological processes responsible for Black Curassow habitat relationships.

**Keywords:** Cracidae, *Crax alector*, hunting, multiscale analysis, species–habitat relationships, *terra firme* forests

### Relaciones del *Crax alector* con su hábitat en el bosque de *terra firme* del Escudo guayanés: una aproximación multiescala

#### RESUMEN

El *Crax alector* es una especie cinegética de ave de gran tamaño, con un estado de conservación vulnerable. Se ha estudiado su patrón de distribución en la Guayana Francesa a partir de numerosas variables ambientales, a tres escalas de análisis: paisaje, tipo de bosque, y microhabitat. Se ha aplicado un modelo jerárquico, con emigración temporal y probabilidad de detección imperfecta, sobre datos obtenidos aplicando un protocolo estandarizado de distance sampling en 35 localidades. A la escala del paisaje, se muestra que la densidad del *Crax alector* disminuyó bajo la presión de caza, y que aumentó en zonas de fuerte pendiente, tanto en áreas con como sin actividad de caza. La topografía parece ser un buen descriptor de los requisitos ecológicos del *Crax alector*, y probablemente informa sobre la calidad del hábitat. A la escala del bosque, la densidad del *Crax alector* está negativamente correlacionada con la abundancia de palmeras y de plantas de la familia Mimosoideae, y positivamente correlacionada con la familia Lauraceae. Las familias de plantas no influyen directamente en la distribución de la especie, pero influyen en el patrón espacial como un indicador de un tipo de bosque particular. A la escala de microhabitat, el *Crax alector* prefiere las cumbres de las colinas que otras partes del gradiente topográfico. El análisis multiescala muestra que la distribución de esta especie puede explicarse por factores bióticos o abióticos según la escala de estudio. Como medidas de conservación se propone mantener la conectividad entre poblaciones, ya que las áreas con caza dividen las poblaciones, así como utilizar las densidades predichas por el modelo para establecer cuotas de caza en la



Guayana Francesa. Se demuestra también que la combinación de teledetección con datos de campo facilita la comprensión los procesos ecológicos que explican los vínculos del *Crax alector* y su hábitat.

*Palabras clave:* análisis multiescala, bosque de tierra firme, caza, Cracidae, *Crax alector*, relación especie-habitat

## INTRODUCTION

Species–habitat relationships occur in geographic and ecological spaces where environmental heterogeneity is expressed at different spatial scales. At each scale, a given population, group, or individual is associated with specific environmental features. We define habitat as the resources and environmental conditions (abiotic and biotic) present in an area that determine the presence, survival, and reproduction of a population, which implies that habitat is species-specific (Hall et al. 1997, Gaillard et al. 2010). The hierarchical approach developed by Johnson (1980) to characterize habitat selection can help to determine the conceptual framework of habitat models by examining species–habitat relationships from the scale of distribution (the broadest scale of species–habitat relationships) to specific requirements, e.g., nest, shelter, and food (the finest scale of species–habitat relationships). The challenge is to identify the scale of analysis (i.e. the spatial extent and spatial resolution of measurement; Rahbek and Graves 2000, Kie et al. 2002, Betts et al. 2006) that will maximize the likelihood of detecting a potential effect of an environmental feature on an animal. Today, remote sensing combined with statistical techniques and GIS has become an extremely useful approach to describe environmental characteristics over large spatial extents (Kerr and Ostrovsky 2003, Peres et al. 2006, Chambers et al. 2007) and is potentially a major methodological step forward for our knowledge of the broadest scales of species–habitat relationships. However, field observation remains the method that provides the most useful data to investigate the finest scales of species–habitat relationships.

Across the Amazon forest basin, landscape heterogeneity (i.e. *terra firme* vs. floodplain forests) is of primary importance for determining primate and bird assemblages (Haugaaen and Peres 2009, Palminteri et al. 2011). Most forested areas in the Guiana Shield do not flood and are classified as *terra firme*. However, recent studies have demonstrated that forest structure and plant community composition (Tuomisto et al. 2003, Gond et al. 2011, Figueiredo et al. 2014, Guitet et al. 2015) are heterogeneous even in *terra firme* forests. Five landscape types have been identified in French Guiana based on geomorphological features (Guitet et al. 2013). Strong subregional patterns (mostly geomorphological) within these landscapes shape alpha and beta tree diversities and beta diversity of medium- to large-bodied vertebrates (Guitet et al. 2014, Richard-Hansen et al. 2015). At smaller spatial

extents, forest structure and dynamics are strongly influenced by topography and soil hydromorphy (Robert and Moravie 2003, Koponen et al. 2004, Ferry and Morneau 2010). Given that the apparent homogeneity of *terra firme* forests throughout the Guiana Shield masks their inherent heterogeneity when observed at a finer scale, we wondered how these multiscale spatial patterns might drive species–habitat relationships.

The Black Curassow (*Crax alector*; Figure 1) is a large game bird found in north-central South America. Across its distributional range (Figure 2), the Black Curassow is threatened by deforestation (e.g., across the Amazon basin), hunting, and trapping (IUCN 2014). In the Guiana Shield, deforestation rates are very low and the inaccessibility of the southern and central forests limits human impacts on Black Curassows (de Thoisy et al. 2010). However, human disturbances such as hunting and forest clearing in the wake of timber harvesting may cause local risks of extinction, and these risks may increase in the coming decades due to human population dynamics in these areas (Wright 2005, INSEE 2014, IUCN 2014). Black Curassows are typically associated with old-growth forests and are considered highly sensitive to disturbance. They are thus considered bioindicators of forest integrity (Brooks 2006, de Thoisy et al. 2010). In French Guiana the Black Curassow occurs only in undisturbed forests, but elsewhere it sometimes occurs in secondary forests that have regrown after clear-cutting often followed by burning (Zent 1997, Borges 1999). In terms of habitat use within their home ranges, the availability of fallen fruit may be particularly important. Black Curassows may supplement their diet with nitrogen-rich leaves and invertebrates as sources of protein (Jimenez et al. 2001, Parra et al. 2001, Erard et al. 2007).

Apart from studies of their diet, little research exists on relationships between Black Curassows and their habitat based on resources and environmental conditions (Kattan et al. 2016). We examined how environmental features shape Black Curassow distribution in French Guiana, in particular in the absence of hunting pressure. We used a multiscale approach inspired by the selection order of Johnson (1980): (1) relationships between Black Curassow populations and French Guiana's forest landscapes (large spatial extent of  $\sim 85,000$  km<sup>2</sup> and coarse-resolution remote-sensing descriptors), referred to as the 'landscape scale'; (2) relationships between Black Curassow populations and French Guiana's forest types (same spatial extent, but with fine-resolution descriptors computed from field-based measurements), referred to as the 'forest scale'; and



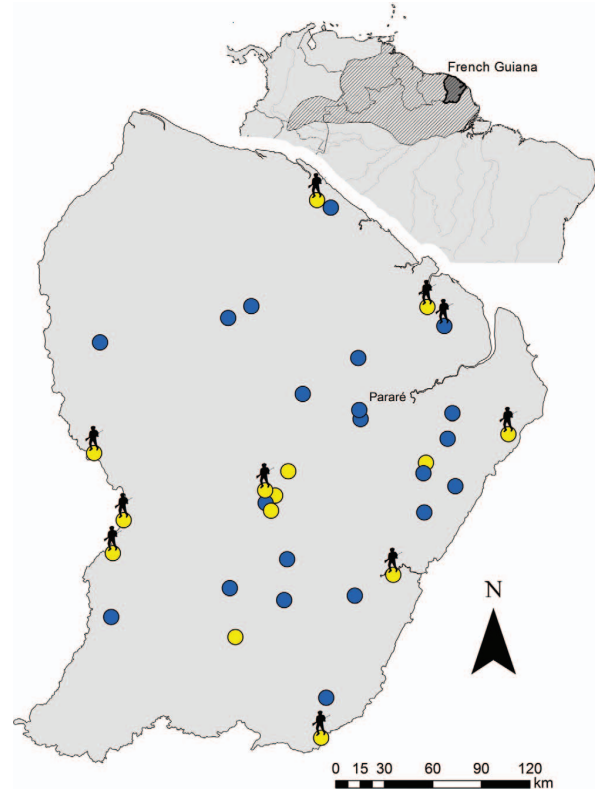
**FIGURE 1.** Black Curassow (*Crax alector*), Nouragues Research Station (CNRS), Nouragues National Nature Reserve (co-managed by the GEPOG and the ONF), Regina, French Guiana, France. Photo credit: Antoine Baglan

(3) relationships of individual Black Curassows with forest microhabitats (small spatial extent of  $\sim 50 \text{ km}^2$  and same fine-resolution descriptors), referred to as the ‘microhabitat scale.’ We used both remote sensing and field data to reveal landscape-scale effects (topographic and hydromorphic conditions and forest structure) and forest-scale effects (physical conditions, forest structure, and botanical composition).

## METHODS

### Study Area

French Guiana ( $4^\circ\text{N}$ ,  $53^\circ\text{W}$ ) covers  $\sim 85,000 \text{ km}^2$  in the eastern part of the Guiana Shield between Suriname and the Brazilian state of Amapá. Elevation ranges between 0 and 200 m a.s.l. (mean = 140 m), with a few peaks above 800 m. The climate is equatorial. Annual rainfall ranges between 3,600 mm in the northeast and 2,000 mm in the south and west. Mean annual temperature is  $\sim 26^\circ\text{C}$ . The number of consecutive months with  $< 100 \text{ mm}$  of



**FIGURE 2.** The study area in French Guiana, northern South America, covering 35 survey sites for Black Curassows. Yellow circles = sites described by remote sensing data only; blue circles = sites described by remote sensing and field data; hunter on top of circle = sites subject to hunting pressure. The study area is compared with the Black Curassow distributional range (hatched area) in the map to the top (IUCN 2014).

precipitation (dry season) varies from 2 in the north to 3 in the south, with high interannual variation (Sombroek 2001, Wagner et al. 2011). The geological background is a 2.2–1.9-Gyr-old crystalline basement, which makes up the oldest and most homogeneous part of the Guiana Shield (Delor et al. 2003). Savannas and mangroves occur, but exclusively in the coastal sedimentary plain. Evergreen rainforest covers more than 90% of the country (FAO 2010). In 2014, 88% of the population (250,400 people) lived in the coastal strip in human-modified areas (artificial, agricultural, and disturbed areas) covering  $\sim 1,000 \text{ km}^2$  (ONF 2011). Outside this area, the average population density is  $0.04 \text{ people km}^{-2}$  (INSEE 2014).

This study is based on data from 35 study sites distributed across French Guiana (Figure 2). Among these sites, 10 were close to villages or towns, and thus were easily accessible and regularly hunted. The other 25 sites were located either within territory under strict protection

laws, or far enough (at least 6 km on foot) from human activities to be considered free from hunting pressure, including that from indigenous communities.

### Line Transect Censuses

We used standard distance sampling methods to count Black Curassow individuals along line transects (Peres 1999, Jimenez et al. 2003). One design was used for all sampling sites, and consisted of 2–4 individual 3-km transects radiating from a central point. Transects were walked at a speed of  $<1 \text{ km hr}^{-1}$  twice daily, once in the morning (07:00–11:00) and once in the afternoon (14:30–18:00) by one observer per transect (C. Richard-Hansen, T. Denis, and others). Observers alternated transects on consecutive days to avoid observer bias. Encounters with Black Curassows (groups or individuals) and their locations along the transect were recorded. The perpendicular distance from the transect to the animal (or group centroid) was measured with a laser range finder to the nearest meter. Surveys were conducted during the dry season (between July 1 and December 31), except for 1 survey in January and 1 in June. Only adult-sized animals were observed during the surveys, likely because hatching takes place after the end of the dry season (Delacour and Amadon 2004, C. Richard-Hansen personal observation) and because birds reach adult size  $<1 \text{ yr}$  after hatching (C. Richard-Hansen personal observation). Each site was surveyed once during an 8-day field session. Surveys were conducted between 2000 and 2013, with more than two-thirds (23 of 35) conducted from 2007 onward.

Only one site, Pararé, was surveyed more than once. Sampling surveys were conducted at the Pararé site twice a year (once in the rainy season and once in the dry season) for a period of 6 yr (from 2007 to 2013), representing 11 sampling surveys and a total of 154 half-day replicates. The extended sampling effort ( $\sim 920 \text{ km}$  along 2 transects comprising 60 units each) at this site helped to highlight Black Curassow habitat relationships at the microhabitat scale. The Pararé site data were analyzed separately.

### Ecological Descriptors

All study sites were located in *terra firme* forests where no long-term flooding occurs. The sites were selected to ensure the most accurate representation of different landscape types in *terra firme* forests (Guitet et al. 2015): coastal plain ( $n = 3$  sites); plateau ( $n = 9$  sites); mountain ( $n = 15$  sites); multiconvex, e.g., dome form ( $n = 4$  sites); and multiconcave, e.g., basin form ( $n = 4$  sites). Environmental descriptors taken from field data and remote sensing were used for the 3 different scales of analysis.

At the landscape scale ( $n = 35$  sites), we used 11 coarse-resolution descriptors extracted from remote sensing data

within a 4-km radius around the centroid of each site. We used a recent geomorphological landform map (Guitet et al. 2013) generated from full-resolution Shuttle Radar Topography Mission (SRTM; 1 arc sec  $\sim 30 \text{ m}$ ) data to obtain mean topographical parameters (slope, elevational range, and elevation). The proportion of hydromorphic areas and dominant geomorphological types (mesoforms, at a resolution of  $\sim 10 \text{ km}^2$ ) was extracted. At 1  $\text{km}^2$  resolution, forest types were taken from remote sensing landscape classes (RSLC) based on the analysis of a 1-yr daily dataset (from January 1 to December 31, 2000) from the VEGETATION sensor of the SPOT-4 satellite (Gond et al. 2011; Appendix Table 3A).

Acquisition of field descriptors was based on the standardized sampling protocol of the HABITAT program, which aims to describe all *terra firme* forests by analyzing the faunal and floral composition (Guitet et al. 2015, Richard-Hansen et al. 2015). Each sampling transect used for animal censuses was divided into 30 0.2-ha units ( $100 \times 20 \text{ m}$ ) described in the field with fine-resolution descriptors as follows: (1) 9 physical condition descriptors (mean slope, mean maximum slope, mean elevational range, elevation, abundance of rocky outcrops, and 4 plant abundances [Rapataceae, *Euterpe* spp., Bromeliaceae, and *Carex* spp.]) as indicators of hydromorphic soil conditions; (2) 15 forest structure descriptors (ordinal variables for understory density, canopy openings [importance of canopy gaps], and liana density, and continuous variables for canopy height, understory palm density, total palm density, total tree density, tree [20–30 cm DBH] density, tree [55–75 cm DBH] density, total tree basal area, tree [20–30 cm DBH] basal area, tree [55–75 cm DBH] basal area, mean number of tree-fall gaps, mean size of tree-fall gaps, and total area of tree-fall gaps); and (3) botanical composition: Density of tree species ( $\text{trees ha}^{-1}$ ) equal to or larger than 20 cm DBH<sub>130</sub> (diameter at breast height measured 130 cm above the forest floor) using rapid forestry surveys (completed by S. Guitet, O. Brunaux, G. Jaouen, and others) that proved to be sufficiently effective to distinguish 50 botanical families (Guitet et al. 2014). All descriptors were collected over a period of 1 mo before conducting Black Curassow counts.

At the forest scale (subset of 20 sites described in the field and chosen explicitly for the absence of hunting), we used the averaged or summed value for continuous variables (e.g., canopy height or total basal area) to extrapolate from the fine-resolution forest descriptors at the level of transects to the site level (larger scale of analysis). For ordinal variables (abundance of rocky outcrops; Rapataceae, *Euterpe* spp., Bromeliaceae, and *Carex* spp. abundances; understory density; canopy openings; and liana density), we created an index for each site ranging from 0 to 1 using the following linear transformation:

$$Index_i = \sum_{j=1}^k \frac{l_j}{L} \times \frac{j-1}{k-1},$$

where  $l_j$  is the number of transect units ordered by category  $j = 1, 2, \dots, k$ , and  $L$  is the total number of transect units at site  $i$ . For example, if we consider the ordinal variable  $V$  with 3 categories, where  $V_1 < V_2 < V_3$  in site A: If  $l_1 = 5$ ,  $l_2 = 105$ , and  $l_3 = 10$  ( $L = 120$ ), then  $Index_A = \frac{5}{120} \times \frac{1-1}{3-1} + \frac{105}{120} \times \frac{2-1}{3-1} + \frac{10}{120} \times \frac{3-1}{3-1} = 0.00 + 0.44 + 0.08 = 0.52$ ; and for  $l_1 = 120$ ,  $l_2 = 0$ , and  $l_3 = 0$ ,  $Index_A = 0$ ; and for  $l_1 = 0$ ,  $l_2 = 60$ , and  $l_3 = 60$ ,  $Index_A = 0.75$  (see Appendix Table 3B for a complete list, with the transformation type specified in square brackets).

The dataset resulting from the 6-yr survey at Pararé research station was used to examine Black Curassow habitat relationships at the microhabitat scale. We used the same field descriptors for the microhabitat scale as those used at the forest scale, except when the descriptor captured no variability (identical values) across transect units (Appendix Table 3C).

## Data Analysis

**Environmental features analysis.** Explanatory variables are often correlated, and strong collinearity may affect the ability to correctly estimate model parameters and interpret the results of models. Thus, we first ran a principal components analysis (PCA) on the entire set of variables (Rao 1964) at the landscape scale. Secondly, we used the Kaiser (1960) rule, which recommends that only the axes with an eigenvalue at least equal to 1 are kept. Above this threshold, the amount of variance of the component is greater than that contributed by 1 variable. Finally, we kept the explanatory variable most correlated with each selected PCA axis using factorial plans and absolute and relative contributions.

At the forest and microhabitat scales, we first ran a PCA on each of the 2 distinct sets of covariates, i.e. physical condition and forest structure descriptors. For each scale of analysis, we implemented the same methodological framework as above to select the explanatory covariates. We then applied a correspondence analysis (CA) to the 3<sup>rd</sup> dataset on tree abundance (botanical composition) to show the distributional patterns of families (Hill 1974). The selection of the number of axes was guided by the break in the ranked eigenvalues plot. If no break was observed, we selected the 1<sup>st</sup> axes that contributed to 80% of the total inertia. Botanical families were chosen based on their absolute and relative contribution and their biological significance.

**Modeling Black Curassow habitat relationships.** Environmental features can cause major biases due to different sources of measurement error. Among the

landscape types distinguishable from their landform types and forest structure, visibility for observers may be variable, which may affect the detection of animals. Furthermore, the Black Curassow is a large and mobile species with a home range size of at least 80 ha (de Coster 2011), which is close to that of similar cracid species such as the Salvin's Curassow (*Mitu salvini*) and Yellow-knobbed Curassow (*Crax daubentoni*; Parra et al. 2001, Bertsch and Barreto 2008). Temporary emigration (individuals entering and leaving the sampled strip during the survey period) can also bias density estimates because the assumption of a closed population no longer holds. Consequently, we used the generalized distance sampling model of Chandler et al. (2011), which is an extension of the  $N$ -mixture models for repeated count data. Compared with other distance sampling methods (Marques and Buckland 2003), the Chandler et al. (2011) model determines the probability of detecting an animal given its presence ( $p$ ) and the probability of its being present during the survey period ( $\phi$ ), thus allowing studies with an open population. This hierarchical model allows inferences to be drawn about the superpopulation size ( $M$ ) (i.e. the total number of individuals likely to use the sampled strip during the survey period). The superpopulation size is an outcome of a discrete probability distribution (Poisson or negative binomial) with mean ( $\lambda$ ). Black Curassow abundance ( $N$ , computed as the product of the superpopulation size and  $\phi$ ) can be estimated while incorporating multiple covariates in order to: (1) explain variations in density due to environmental features; (2) minimize or eliminate biases due to temporary emigration (the probability that individuals may be out of the sampling area during the survey period =  $1 - \phi$ ); and (3) minimize detection bias when objects are easier to see in some conditions than in others. Akaike's Information Criterion (AIC) was used to compare models.

At each scale of analysis, the abundance of Black Curassows was modeled as a random effect with a negative binomial (landscape and forest scales) or a Poisson (microhabitat scale) distribution (Kéry et al. 2005) using the number of Black Curassows observed per experimental unit and per replicate. All continuous covariates were scaled to avoid convergence problems. We assumed that temporary emigration was constant across experimental units. We applied the half-normal function to the pooled data from all sites at the forest and landscape scales and from all transect units at the microhabitat scale to estimate the detection probability parameters. At the landscape and forest scales, the 2–4 individual 3-km transects were considered as a single line transect (experimental unit). Ten and 13 replicates were carried out during the repeat survey at the landscape and forest scales, respectively. The sampling effort across sites varied from 58 to 174 km (mean  $116.3 \pm 18.9$  SD km) at the landscape scale and from 75 to 226 km ( $151.2 \pm 25.8$  km) at the forest scale.

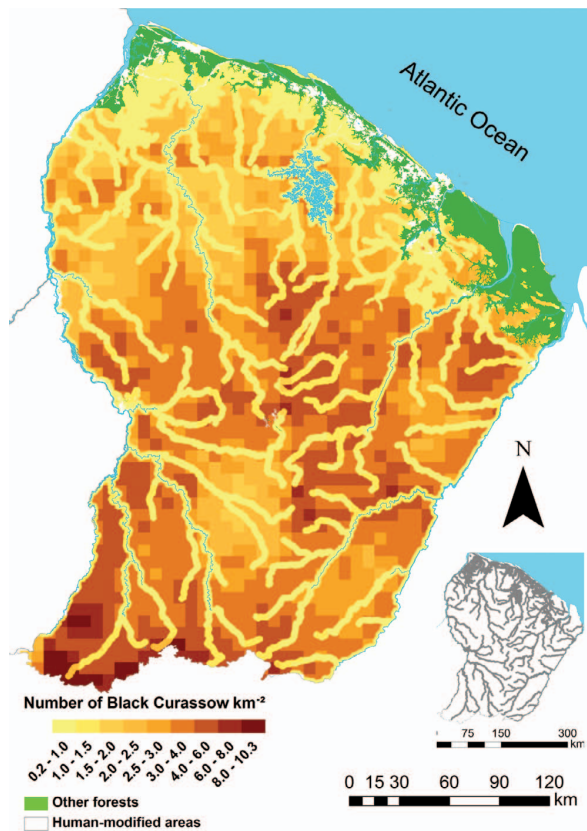
At the microhabitat scale (estimates from the Pararé site), we considered each transect unit ( $20 \times 100$  m) of the 2 3-km transects as an experimental unit. Given the small number of Black Curassows observed (85 individuals) during the 6-yr survey, we cumulated the 154 half-day replicates by 14 half-days to obtain 11 new replicates in order to facilitate model convergence. The sampling effort per transect unit was 15.3 km. We used the Chandler et al. (2011) model to estimate the local distribution of Black Curassows according to the characteristics of microhabitats.

**Model selection and model averaging.** We ran  $N$ -mixture models following Chandler et al. (2011) using Akaike's Information Criterion (AIC) to rank models and to calculate Akaike weights ( $w_i$ ). Akaike weights may be interpreted as the probability that the model is the 'best' among all of the candidate models. The combined weight (relative importance) of each covariate can be compared by summing the Akaike weights of all models that contain each respective covariate (Burnham and Anderson 2002). A set of all candidate models corresponded to all of the combinations of additive models, and each covariate (and parameter) thus appeared an equal number of times within the candidate model set. At the 3 scales of analysis, the combined weight (relative variable importance) of an environmental covariate can thus be examined to explain Black Curassow habitat relationships. Akaike weights were also used to calculate model-averaged coefficients, such as the environmental covariate parameters and their standard errors. We calculated predictions by model-averaging the density estimates (using function `modavgPred` in R package `AICcmodavg`; Mazerolle 2015) of all candidate models with a  $\Delta$ AIC lower than 2 units. The model-averaged coefficients of each explanatory covariate were calculated as the sum of the product of the Akaike weights and the estimated coefficients of all the candidate models over the combined weight of the covariate. Cade (2015) stressed that averaging model parameters makes no sense because the scaling of units in the denominators of the regression coefficients changes when there is multicollinearity among predictors. Cade (2015) proposed solutions for multiple linear regression models and generalized linear models. We think that these methods should not apply for the model of Chandler et al. (2011) because their methods have not been validated for this hierarchical model type. Thus, the values of model-averaged parameters are used here to illustrate covariate effects, but not to predict density. In addition, the effects of the most important covariates on Black Curassow density are shown by fixing the values of the other covariates when displaying results in graph form. We did not include the first-order interactions of covariates in the global model because of their large number.

At the landscape scale, we added latitude and longitude to the explanatory remote sensing covariates when building the global model in order to account for a possible regional linear gradient effect. In this way, we tried to avoid a potential unimodal or multimodal pattern within the Black Curassow distributional range caused by climatic or other biophysical conditions (Morrison et al. 2006). Hunting pressure was also included through a presence-absence predictor, because hunting is known to have a strong influence on the density of game species such as the Black Curassow (Peres and Dolman 2000, Bodmer and Robinson 2004, de Thoisy et al. 2009). A site was considered to be hunted when it was easily accessible from roads, trails, or rivers and when there were indications that the area was hunted (e.g., presence of hunters, shotgun cartridges, and other clues, and forest tracks). Given that *terra firme* forests differ in structure and physical characteristics (e.g., topographical differences), we used landscape types as detection covariates in the global model to correct any bias caused by potential differences in visibility among sites at the landscape scale.

At the forest scale, we selected models using 2 stages because the number of sampled sites was still low compared with the number of potential predictor covariates, even though the 3 sets of covariates were reduced by PCA and CA. We first built 3 global submodels, each with a reduced set of field covariates: descriptors of physical conditions, with mean maximum slope, *Carex* spp., and abundance of rocky outcrops; descriptors of forest structure, with tree density [55–75 cm DBH], mean size of tree-fall gaps (ground-surface disturbance), and total tree, total palm, and understory densities; and botanical composition, with Arecaceae, Burseraceae, Lauraceae, Leguminosae–Mimosoideae, and Sapotaceae abundances. Second, we built a final global model including covariates from the previous model selection stage when their combined weight was greater than 0.60. We included latitude and longitude as regional predictors for the same reasons given for the landscape scale. Mean maximum slope and understory density are probably important environmental features affecting observations of this terrestrial species, which is why we tested their effects as detection covariates in the global model. We assumed that the steepest reliefs and densest forests could reduce observer capacity to detect Black Curassows.

At the microhabitat scale, we built the global model with the explanatory covariates retained by PCA and CA for each set of environmental descriptors: descriptors of physical conditions, with mean maximum slope; descriptors of forest structure, with tree [55–75 cm DBH] basal area, tree [20–30 cm DBH] density, canopy height, area of tree-fall gaps, and liana density; and botanical composition, with Caesalpinioideae subfamily (Leguminosae family). We



**FIGURE 3.** Predictive map of the distribution of adult-sized Black Curassow (individuals km<sup>-2</sup>) in French Guiana according to the landscape-scale model. Black Curassow densities were not estimated outside *terra firme* forests. Forests other than *terra firme* forests (e.g., white-sand forests, seasonally flooded forests such as mangroves, swamp forests) that were not considered in this study are shown in green. Human-modified areas (savannas and artificial, agricultural, and disturbed areas) are represented in white: 90% of the population lives in the coastal strip and western border (expertise foncière du littoral et des territoires isolés de Guyane 2005–2008–2011, from Office National des Forêts [ONF], updated in 2014, <http://www.geoguyane.fr/catalogue/>). Areas of water (main rivers, the reservoir of the Petit Saut hydroelectric dam, and the Atlantic Ocean) are drawn in blue. The areas in gray on the map to the bottom right (2.5-km-wide buffer along the main rivers and roads and around human settlements) were considered to be hunted.

included mean maximum slope and understory density as detection covariates in the global model.

**Predictive mapping.** Remote sensing data made it possible to extrapolate predictions from the landscape model to all of French Guiana. We calculated the predicted density of Black Curassow individuals (i.e. the predicted number of adult-sized Black Curassows per km<sup>2</sup>). Predictions of Black Curassow density on the map are shown at

the same resolution as the descriptors extracted from GIS (i.e. a 50.4-km<sup>2</sup> pixel) an area similar to the 4-km sampling radius around each study site. We estimated that hunting was likely to occur in a 2.5-km-wide buffer zone on each side of the main rivers and roads and around human settlements, excluding strictly protected areas (de Thoisy et al. 2010; see map to the bottom right in Figure 3).

All analyses were performed using R 3.0.3 with the `ade4`, `unmarked`, `AICcmodavg`, and `ggplot2` packages (R Development Core Team 2014).

## RESULTS

### Landscape Scale

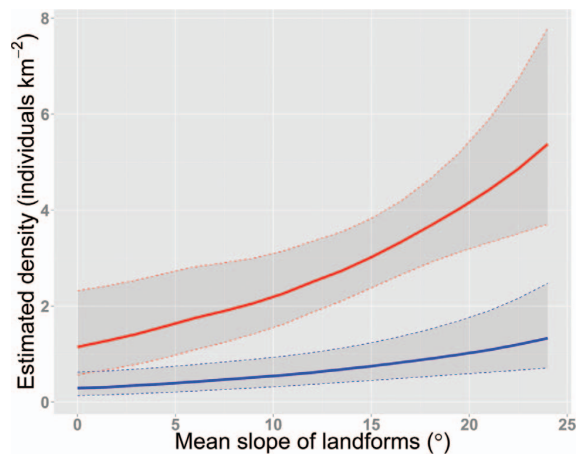
No single landscape-scale model stood out as the best among the top-ranked models (those with the lowest  $\Delta$ AIC) because all 9 top models differed by  $<2.0$  AIC units (Appendix Table 4A). AIC weights were low, but the large number of candidate models must be taken into consideration. The combined weight of the landscape type covariate was 58%, which lends similar support to the hypotheses that landscape types affect or do not affect detection probabilities. However, the lowest effect on detection probability was found for coastal plain landscapes, while the effect was highest for all-slope topography landscapes (Table 1A). A number of common abundance covariates clearly featured among the top-ranked models. Mean slope and hunting were the most important covariates, with combined weights (relative variable importance) of 96% and 99%, respectively (Table 2A). The number of adult-sized individuals increased as the mean slope became steeper in both hunted and unhunted sites (Figure 4). Although latitude was included in the 2 top-ranked models, the influence of this factor on Black Curassow distribution was uncertain, with a combined weight of 58%. We note, however, that Black Curassow density was correlated negatively with latitude (Table 2A). Estimated Black Curassow density ranged from 0.37 to 1.08 individuals km<sup>-2</sup> (median: 0.64; 90% range: 0.43–1.06) across the 10 hunted sites, and from 1.47 to 5.31 individuals km<sup>-2</sup> (median: 2.96; 90% range: 1.99–4.26;  $\phi = 0.15$ ) across the 25 unhunted sites. When we checked for overlap in the confidence intervals for this species–habitat relationship, Black Curassow density differed significantly (based on upper and lower 95% confidence intervals) between hunted and unhunted sites where the mean slope was  $>2^\circ$  (Figure 4). Predicted density was calculated for the center of French Guiana (3.755°N, 53.181°W) and using the median values of the other covariates (simple smaller landforms [SSL] = 31.5%, and high forest with regular canopy, mostly *terra firme* forest [RSLC19] = 52.1%).

**TABLE 1.** Summary of detection covariates in Black Curassow habitat models at multiple scales in the *terra firme* forests of French Guiana. Detection probability is denoted by  $p$ . The combined weight (relative importance) of each explanatory covariate was calculated as the sum of the Akaike weights ( $w_i$ ) across all of the models in which the parameter of interest appeared. The model-averaged coefficients (parameters and standard errors) of each covariate were calculated as the sum of the product of the Akaike weights and the estimated coefficients of all of the candidate models over the combined weight of the covariate. The model-averaged 95% confidence limits (95% CL) were calculated using model-averaged standard errors. For the landscape types (LandS), SLO = all-slope topography landscapes, PLA = more or less dissected plateaus, MCX = typical multiconvex landscapes, PLN = coastal plain landscapes, and MCV = multiconcave and joint-valley landscapes (see landscape classification by Guitet et al. [2013]). For the forest and microhabitat scales, MMS = mean maximum slope, and USD = understory density (see Appendix Table 3).

|                                | SLO         | PLA         | MCX        | PLN        | MCV        |
|--------------------------------|-------------|-------------|------------|------------|------------|
| <b>(A) Landscape scale</b>     |             |             |            |            |            |
| Combined weight                |             |             | 0.58       |            |            |
| Model-averaged parameters, $p$ | 2.84        | 2.68        | 2.73       | 2.25       | 2.79       |
| Model-averaged 95% CL, $p$     | 2.71, 2.97  | 2.55, 2.82  | 2.56, 2.90 | 1.98, 2.51 | 2.15, 3.42 |
|                                | MMS         | USD         |            |            |            |
| <b>(B) Forest scale</b>        |             |             |            |            |            |
| Combined weight                |             | 0.94        |            |            |            |
| Model-averaged parameters, $p$ | -0.06       | 0.08        |            |            |            |
| Model-averaged 95% CL, $p$     | -0.13, 0.01 | -0.08, 0.24 |            |            |            |
| <b>(C) Microhabitat scale</b>  |             |             |            |            |            |
| Combined weight                |             | 0.13        |            |            |            |
| Model-averaged parameters, $p$ | -0.01       | 0.01        |            |            |            |
| Model-averaged 95% CL, $p$     | -0.28, 0.26 | -0.01, 0.03 |            |            |            |

**Forest Scale**

The 5 top models (out of 128 candidate models) for the forest scale were very similar, and represented 56% of the cumulative weight of the set of all candidate models (Appendix Table 4B). Mean maximum slope (MMS) and



**FIGURE 4.** Landscape-scale predictions (thick lines) of the estimated density ( $N$ ) of adult-sized Black Curassow (individuals  $\text{km}^{-2}$ ) in French Guiana in response to the presence (blue line) or absence (red line) of hunting and mean landform slope. Dashed lines represent upper and lower 95% confidence intervals. Density estimates were calculated for the center of French Guiana (3.755°N, 53.181°W) and using the median values of the other covariates (SSL [simple smaller landforms] = 31.5%, and RSLC19 [high forest with regular canopy, mostly *terra firme* forest] = 52.1%).

understory density (USD) had negative and positive effects, respectively, on the probability of detection of Black Curassows (Table 1B), which was consistent with our expectations. The combined weight for  $p(\text{MMS} + \text{USD})$  was 94% (Table 1B), which supports the hypothesis that these 2 covariates influence the detection of Black Curassow individuals. With regard to abundance covariates, the combined weights of the Arecaceae, Lauraceae, and Mimosoideae families were 94%, 80%, and 79%, respectively. The effects of Arecaceae and Mimosaceae on abundance were negative, while the effect of Lauraceae was positive (Table 2B, Figure 5). Out of the 51 botanical families, these 3 botanical families were the only ones that were likely to influence Black Curassow distribution. None of the physical descriptors (topography, hydromorphy, and so on) helped to explain Black Curassow distribution at the forest scale. Black Curassow densities ranged from 1.52 to 5.48 individuals  $\text{km}^{-2}$  (median: 3.01; 90% range: 1.66–4.60;  $\phi = 0.13$ ) across the subset of 20 un hunted sites in which these data were collected.

**Microhabitat Scale**

The 8 top models, out of 256 candidate models for the microhabitat scale, all had a  $\Delta\text{AIC} < 2$  units. No candidate model stood out clearly among these top 8 models (Appendix Table 4C). At this scale, the combined weight of the mean maximum slope and understory density was only 13%, indicating that Black Curassow detection was unlikely to have been affected by these 2 environmental features (Table 1C). These covariates appeared for the first

**TABLE 2.** Summary of abundance covariates in Black Curassow habitat models at multiple scales in the *terra firme* forests of French Guiana. Population abundance is denoted by  $\lambda$ . The combined weight (relative importance) of each explanatory covariate was calculated as the sum of the Akaike weights ( $w_i$ ) across all of the models in which the parameter of interest appeared. The model-averaged coefficients (parameters and standard errors) of each covariate were calculated as the sum of the product of the Akaike weights and the estimated coefficients of all of the candidate models over the combined weight of the covariate. The model-averaged 95% confidence limits (95% CL) were calculated using model-averaged standard errors. Covariate abbreviations: MS = remote sensing mean slope; Hunt = hunting pressure; (pres) = presence of hunting pressure; Lat = latitude; Lon = longitude; RSLC19 = high forest with regular canopy (mostly *terra firme* forest); SSL = simple smaller landforms; USD = understory density; TTD = total tree density; Mimo = Mimosoideae abundance; Are = Arecaceae abundance; Lau = Lauraceae abundance; MMS = mean maximum slope; [20–30]BA = tree (20–30 cm DBH) basal area; [55–75]TD = tree (55–75 cm DBH) density; CanH = Canopy height; LD = liana density; TFG = size of tree-fall gaps; and Caes = Caesalpinioideae abundance.

|   | Combined weight | Model-averaged parameters, $\lambda$ | Model-averaged 95% CL, $\lambda$ |
|---|-----------------|--------------------------------------|----------------------------------|
| <b>(A) Landscape scale: Large spatial extent, coarse resolution (remote sensing data)</b> |                 |                                      |                                  |
| Hunt  | 0.99            | −1.40 (pres)                         | −1.92, −0.89                     |
| MS  | 0.96            | 0.28                                 | 0.10, 0.47                       |
| Lat   | 0.58            | −0.18                                | −0.39, 0.04                      |
| RSLC19  | 0.33            | −0.06                                | −0.28, 0.16                      |
| SSL   | 0.31            | −0.05                                | −0.23, 0.13                      |
| Lon   | 0.27            | 0.00                                 | −0.20, 0.20                      |
| <b>(B) Forest scale: Large spatial extent, fine resolution (field data)</b>               |                 |                                      |                                  |
| Are   | 0.94            | −0.33                                | −0.56, −0.11                     |
| Lau   | 0.80            | 0.27                                 | 0.04, 0.49                       |
| Mimo  | 0.79            | −0.31                                | −0.58, −0.03                     |
| Lat   | 0.48            | −0.12                                | −0.29, 0.06                      |
| USD   | 0.39            | −0.12                                | −0.37, 0.13                      |
| Lon   | 0.30            | 0.01                                 | −0.20, 0.21                      |
| <b>(C) Microhabitat scale: Small spatial extent, fine resolution (field data)</b>         |                 |                                      |                                  |
| CanH  | 0.93            | 0.41                                 | 0.09, 0.73                       |
| MMS   | 0.74            | −0.36                                | −0.68, −0.04                     |
| [20–30]BA   | 0.55            | 0.17                                 | −0.04, 0.38                      |
| LD  | 0.53            | 0.22                                 | −0.06, 0.49                      |
| [55–75]TD   | 0.34            | 0.10                                 | −0.17, 0.39                      |
| Caes  | 0.31            | −0.07                                | −0.41, 0.27                      |
| TFG   | 0.28            | 0.02                                 | −0.19, 0.24                      |

time in the 25<sup>th</sup>-ranked model, which had a  $\Delta$ AIC of 3.99. However, our results showed that canopy height and mean maximum slope stood out among the covariates that influenced abundance, with combined weights of 93% and 74%, respectively. Black Curassow abundance increased with increasing canopy height and decreasing mean maximum slope (Table 2C, Figure 6). Local density ranged from 0.11 to 0.57 individuals per transect unit (median: 0.26; 90% range: 0.15–0.49;  $\phi = 0.016$ ).

### Predictive Mapping

From the landscape model, we estimated Black Curassow density (adult-sized individuals km<sup>−2</sup>) for the whole of French Guiana (Figure 3). The lowest predicted density of Black Curassows was on the coastal plain (low relief and inhabited areas), along the main rivers where there was potential hunting pressure, and in 2 southern parts of the territory corresponding to particular geomorphological landscapes (i.e. multiconcave reliefs; see Guitet et al. 2013). In contrast, predicted Black Curassow density was highest in mountainous forested areas (i.e. areas with steeper

slopes), in the southwestern and central eastern parts of French Guiana.

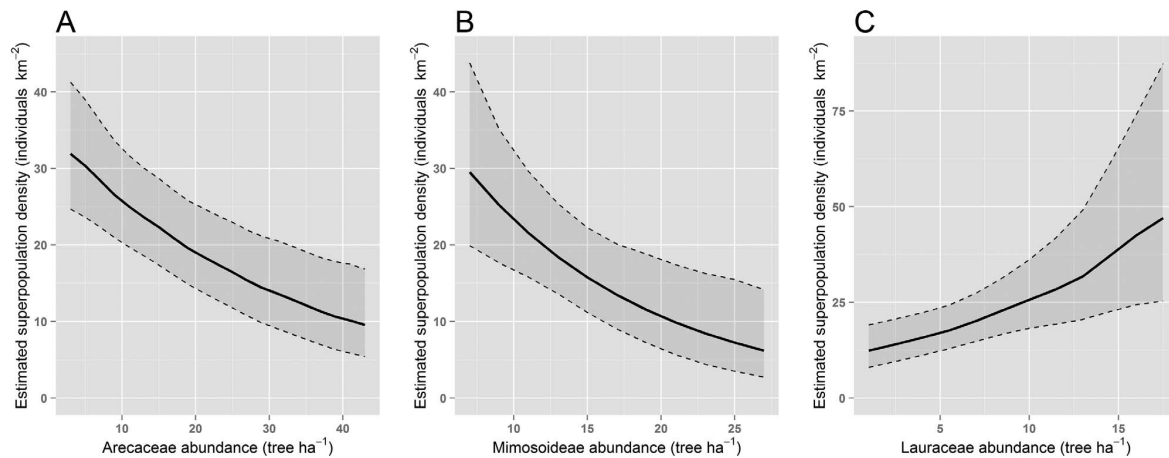
## DISCUSSION

### Landscape Scale

**Landscape effects.** The population distribution of Black Curassows was strongly influenced by topography. Between sampling sites with little topographic variability and more mountainous sites, the predicted densities of Black Curassows varied by a factor of  $\sim 3$  for hunted areas and  $\sim 4$  for unhunted areas. We hypothesize that the relationship between the mean slope of landforms and the population density of Black Curassows is due to the fact that areas with higher mean slopes are those that best meet the ecological requirements of the species.

Topography is an indirect but effective predictor (i.e. good proxy; see Austin and Smith 1990, Guisan and Zimmermann 2000) that integrates information about historical ecological trajectories leading to divergences in *terra firme* forests (Guitet et al. 2015). The mean slope of





**FIGURE 5.** Forest-scale predictions (thick lines) of the estimated superpopulation density ( $M$ ) of adult-sized Black Curassow (individuals  $\text{km}^{-2}$ ) in French Guiana in response to botanical composition: **(A)** Arecaceae, **(B)** Mimosoideae, and **(C)** Lauraceae. Dashed lines represent upper and lower 95% confidence intervals. Density estimates were calculated for the center of French Guiana ( $3.755^{\circ}\text{N}$ ,  $53.181^{\circ}\text{W}$ ) and using the median values of the other covariates: Understorey density (index) = 0.38, Arecaceae = 10 trees  $\text{ha}^{-1}$ , and/or Mimosoideae = 14.5 trees  $\text{ha}^{-1}$ , and/or Lauraceae = 4.5 trees  $\text{ha}^{-1}$ .

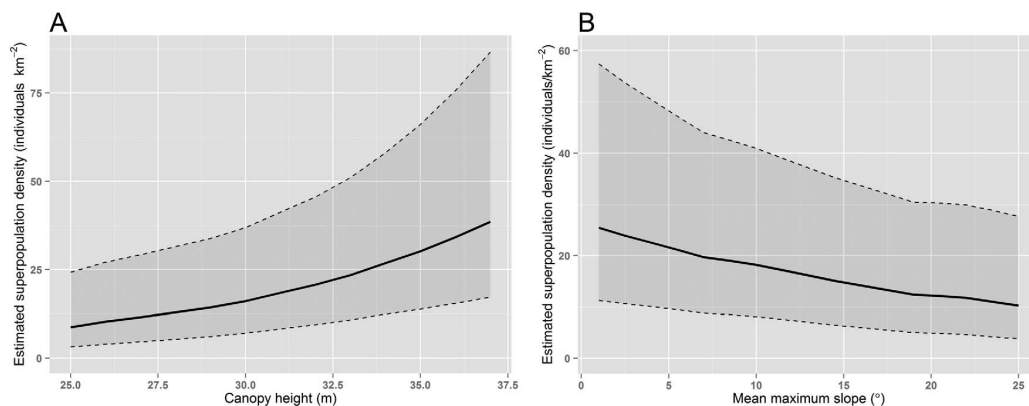
landforms was strongly negatively correlated with soil hydromorphy in our dataset ( $r^2 = 0.66$ ,  $P$ -value =  $1.5 \text{ e}^{-9}$ ), and in French Guiana reflects a generally varied landscape relief. Together, relief, topography, and soil hydromorphy drive vegetation characteristics such as forest structure and the botanical composition of tropical forests (Vormisto et al. 2004, de Castilho et al. 2006, Ferry and Morneau 2010).

Sites with high curassow density were generally steeper (e.g., plateau and all-slope landscapes). High densities of Black Curassows may be due to decreases in the size of home ranges or to overlap between home ranges. The latter may be important for this species, with an overlap of 45% and 75% (95% kernel method) for 2 home ranges (de Coster 2011). Qualitatively and/or quantitatively, the steepest sites appear to offer better resources and/or environmental conditions for this species.

Another hypothesis to explain the relationship between Black Curassows and mean slope is the influence of long-term human occupation. The main rivers and coastal strip of French Guiana have been inhabited for several thousand years. Hunting impacts may decrease from the inhabited areas and access paths to the steepest areas because the increase in relief may restrict hunters' penetration into the forest. However, in most cases, hunters do not move for more than half a day from their base camp (along rivers) or from access paths, during which time they may walk several kilometers of tropical forest trails, making long-term human disturbance an unlikely explanation for the relationship between Black Curassow population density and mean slope. Furthermore, while human occupation over time may have shaped the distribution of Black Curassows close to the coastal strip, it is unlikely to have

done so in the central and southern parts of French Guiana where human population density is very low ( $0.04$  people  $\text{km}^{-2}$ ) and the human population (27,404 inhabitants) is concentrated in a dozen villages (INSEE 2014).

**Hunting in the area as a whole.** Our landscape model confirms the vulnerability of the Black Curassow to hunting pressure, a result already found for other Cracidae (Begazo and Bodmer 1998, Brooks et al. 2001, Barrio 2011, Kattan et al. 2016). Hunting is the most important factor explaining the distribution of Black Curassows across French Guiana. Even when optimum resources and conditions are available (steep mean slopes), the population drops to a very low density in sites affected by hunting. Like other Cracidae across the Amazon basin, the Black Curassow is a popular game bird. Its meat is sought after, and its large body size and behavior make it easy to find and hunt when the population density is high (Brooks et al. 2001). During a 15-yr hunting survey carried out in French Guiana, of 8,069 prey animals, Black Curassows represented  $\sim 5\%$  of prey animals recorded and 40% of the bird biomass (C. Richard-Hansen personal observation). A preliminary study has already suggested that the Black Curassow is unsustainably hunted across French Guiana (Niel et al. 2008). The high vulnerability of the species to hunting makes it a good candidate to be an indicator of hunting pressure on a broad scale, as highlighted by some authors (Brooks 2006, de Thoisy et al. 2010). However, our results show that the influence of slope on densities also has to be taken into account in the assessment of the potential impact of hunting: in steep areas, a low density of Black Curassows in hunting surveys would probably be an indication of highly unsustainable hunting, whereas in



**FIGURE 6.** Microhabitat-scale predictions (thick lines) of the estimated superpopulation density ( $M$ ) of adult-sized Black Curassow (individuals  $\text{km}^{-2}$ ) in French Guiana in response to **(A)** canopy height and **(B)** mean maximum slope. Dashed lines represent upper and lower 95% confidence intervals. Density estimates were calculated using the median values of the other covariates: Understorey density (index) = 2.0, mean tree (55–75 cm DBH) density = 23.1 trees  $\text{ha}^{-1}$ , mean tree (20–30 cm DBH) density = 112.6 trees  $\text{ha}^{-1}$ , Caesalpinioideae abundance = 40.0 trees  $\text{ha}^{-1}$ , Liana density (index) = 1, size of tree-fall gaps = 0  $\text{m}^2$ , and mean maximum slope = 12.5° or canopy height = 30 m.

areas with no steep slopes, low densities would mainly be a result of poor habitat quality.

### Forest Scale

The forest types associated with the largest Black Curassow populations were characterized by the lowest abundances of Arecaceae (palms) and Mimosoideae and the highest abundance of Lauraceae. A major latitudinal gradient and significant subregional patterns in tree composition have been highlighted in French Guianan forests, which can be explained by the geomorphological features that incorporate current and past environmental filters and historical biogeographical processes (Guitet et al. 2015).

The latitudinal gradient is partly related to the increase in Mimosoideae abundance from north to south. Mimosoideae are also found in high abundance in both the peneplains of the south and on steeply sloping reliefs in forests. Lauraceae abundance is particularly high in the steepest areas (Guitet et al. 2015). Lauraceae is one of the 6 most important plant families in cracid diets (Muñoz and Kattan 2007). However, diets are broad and plastic in Cracidae. Thus, diet is unlikely to explain variation in population density (Muñoz and Kattan 2007, Kattan et al. 2016). Furthermore, in the case of the Pararé site, Lauraceae represents only a low proportion (~5%) of the diet of Black Curassows (Erard et al. 2007), but the population density estimate is high (4.55 individuals  $\text{km}^{-2}$ ) based on the forest model. Complementary information is needed to relate Lauraceae abundance to its dietary role in Black Curassow distribution. In our dataset, the palm taxa were made up of 52% *Oenocarpus* spp. and 33% *Astrocaryum sciophilum*. Guitet et al. (2015) did not note

any patterns in palm distribution across French Guiana. We did not find any concrete interpretation for the effects of botanical families on Black Curassow densities.

At this modeling scale, it is risky to link the effect of a botanical family with a particular type of animal behavior (foraging, nesting, shelter, etc.) because species–habitat relationships occur at the population level and there is therefore no direct tree abundance effect on the behavior of an individual or a group. We do not think that botanical families directly influence Black Curassow distribution, but rather suggest that they determine patterns of favorable or unfavorable habitat distribution associated with particular forest types. Our results at the forest scale were not always consistent with those at the landscape scale, even though our analyses were implemented at the same spatial extent. We focused on ecological processes occurring on a smaller scale than that of the landscape by using fine-resolution descriptors.

### Microhabitat Scale

In addition to identifying landscape and forest types favorable for Black Curassow populations, we also tried to identify Black Curassow habitat relationships at the microhabitat scale. Black Curassows were considerably more common in areas with the highest trees and the flattest topography (i.e. on hilltops). These microhabitats were visited 5 times more often than others. Our data showed that the average canopy height of bottomlands (28 m) was shorter than that of slopes (32.5 m) and hilltops (31.1 m). Considering that the Black Curassow diet comprises a high proportion of fruits (Erard et al. 1991, 2007, Muñoz and Kattan 2007), mainly from tall trees, hilltops may be important for foraging. Black Curassows

also consume a significant proportion of fruits from shrubs and smaller trees (Erard et al. 2007) that can be found in other microhabitats. However, bottomlands such as riversides and *Euterpe*-dominated forests situated mainly along the southern transects and slopes along the northern transects were used less frequently than hilltops.

The Black Curassow is a mobile species that uses the center of its stable home range more frequently than the edges (de Coster 2011). This biological characteristic may produce spatial autocorrelation, e.g., locations close to each other may display more similar values than those farther apart (Dormann et al. 2007). Black Curassow distribution in core home ranges may therefore be spatially dependent. Black Curassows may be found in unfavorable or 'neutral' areas simply because they are close to other favorable areas within the core home range.

We did not include spatial autocorrelation in this study. The model of Chandler et al. (2011) makes the use of most methods impossible by reducing spatial autocorrelation in model residuals. Not having found any satisfactory methods that would have allowed us to take spatial autocorrelation into account, coefficient estimates may consequently be biased (Dormann et al. 2007). Given that our microhabitat-scale analysis was conducted at only one site (Pararé), we must be cautious in extrapolating Black Curassow habitat relationships to the rest of French Guiana. Available resources and environmental conditions differ, thereby affecting microhabitat choices (Gaillard et al. 2010). Moreover, species-habitat relationships are generally density dependent (Gadenne et al. 2014).

### Predictive Mapping

Predictive mapping based on mean slope and hunting pressure revealed significant heterogeneity in the distribution of Black Curassow populations (Figure 3). It is generally believed that population abundance is a reliable way of measuring the habitat quality of a species on a broad scale (Bock and Jones 2004, Johnson 2007), but this is not necessarily the case at the local scale (Van Horne 1983). The predictive map of Black Curassow distribution shows that low densities may occur even in remote areas because of poor habitat quality, which, combined with hunting pressure and considering other recent studies on threats to this species (de Thoisy et al. 2010, Clément et al. 2014), should be taken into account in defining the conservation status of the Black Curassow.

Predictive maps have a number of direct and indirect management applications as decision-support tools for the development of conservation policies. From our predictive map of Black Curassow distribution, we recommend, as the best course of action, maintaining connectivity between Black Curassow populations across French Guiana's forests by (1) partly restricting hunting along rivers, roads, and trails, particularly in the north,

and (2) planning protected areas to optimize reserve functions and corridors (Saunders et al. 1991) according to the habitat quality of this sensitive species. Mountainous areas where Black Curassows are most abundant are also those with a high rate of endemism and rare species, thus providing more diverse and singular environmental conditions (e.g., plateaus on lateritic crust, deep valleys, cliffs, and granitic outcrops; see de Granville et al. [1993] and Sarthou et al. [2003] for vascular plants). Therefore, optimum Black Curassow habitat is potentially of high conservation value.

However, with almost 30% of French Guiana already under high protection status, it is unlikely that many new protected areas will be created in the future. A second, and perhaps more realistic, course of action would be to introduce direct restrictions on the hunting of Black Curassows, either through species protection measures or by setting hunting quotas, as was recently done in French Guiana (see Order of the Prefect no. 583, Guiana Environment, Planning and Housing Directorate, April 12th, 2011, which sets hunting quotas for various species including the Black Curassow). The variation in density estimates for Black Curassows across the whole of French Guiana, which is related to habitat characteristics, should be taken into account when establishing hunting quotas. However, sustainable quotas for this species would need to be low as our results lead us to believe that, whatever the intensity of hunting pressure, Black Curassow density is always close to zero in hunted areas.

How far human disturbance affects the distribution of the species is difficult to estimate spatially because it depends on many complex factors. The exact locations and sizes of areas affected by hunting strongly depend on ease of access, distance to a populated area, and hunting practices (Peres and Lake 2003, Kumara and Singh 2004, Willcox and Nambu 2007, Parry et al. 2009). The hunted area estimate (map to the bottom right in Figure 3) should be refined, especially in areas that are more remote from the coastal strip and from inhabited areas. Even when rivers are large enough to reach these areas, the distance from a village could reduce the area actually hunted, particularly in the sparsely populated south of French Guiana, because access to more remote areas is costly and time consuming. Another required refinement is to adjust for high mean slope values, found in the extreme southwest of French Guiana due to the number of rocky outcrops (inselbergs), and thus overestimation of Black Curassow densities. The species does not often use the tops of these granitic outcrops, but can be found in high forests at their feet. There is a threshold value at which the effect of mean slope on Black Curassow density decreases. Furthermore, because of the lack of data on the steepest sites, there is significant uncertainty as regards Black Curassow density where the mean slope is  $>20^\circ$  (Figure 4).

Our predictive map closely resembles the map based on the geomorphological landscape classification of Guitet et al. (2013; Appendix Table 5, Appendix Figure 7). This confirms a landscape approach as a promising management and conservation tool for French Guiana (Richard-Hansen et al. 2015).

### Conclusions

We showed that abiotic conditions (topographic descriptors) determined the spatial distribution of the Black Curassow at the landscape and microhabitat scales, while biotic conditions (botanical composition and canopy height) were important at the forest and microhabitat scales. Our results for the different scales studied show that the distribution of this species may be explained by both biotic and abiotic conditions, but that neither type is more closely associated with one scale or another.

Combining field and remote sensing data in a multiscale approach to species–habitat relationships helps our understanding of the underlying biological processes of these relationships and our interpretation of which habitat components are chosen by a species. Several studies have implemented this kind of strategy to identify how a species perceives and responds to resources or environmental gradients (Kie et al. 2002, Betts et al. 2006), underlining the importance of taking spatial extent and measurement resolution into account (Guisan and Zimmermann 2000, Morrison et al. 2006). For our study, the mean slope measured by remote sensing over large areas was a relevant predictor of distribution, whereas the mean slope measured along linear transects during field sampling was not, which shows that ecological significance may differ depending on spatial resolution. Remote sensing data made it possible to extrapolate density predictions and to build density distribution maps. Data from remote sensing or other GIS layers reflect not only biophysical conditions (Kerr and Ostrovsky 2003), but also anthropic disturbances (Peres et al. 2006). Greater availability of such data, together with new modeling techniques and GIS tools, should make it easier to map species distributions, not only over large spatial extents but also at smaller spatial scales, and to work at finer resolutions, e.g., to examine species–habitat relationships within the home range (Palminteri et al. 2012, Nagendra et al. 2013).

### ACKNOWLEDGMENTS

We are very grateful to all participants in the line transect surveys, including those from the ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage) and PAG (Parc Amazonien de Guyane) institutions and some hard-working and passionate volunteers. Special thanks to Stéphane Traissac, Marie-Pierre Etienne, Héctor Rodríguez-Pérez, and Hervé Lormée for their assistance, corrections, and constructive comments

on how to improve the manuscript. The authors are grateful to 2 anonymous reviewers and the Associate Editor, Amy Davis, for helpful comments on previous versions of the manuscript.

**Funding statement:** Funding was provided over many years by ONCFS and various external sources: the EU *HABITAT* and *CHASSE* programs, the French Ministry for Overseas Territories, the French Ministry of the Environment (ECO-TROP program), the Parc Amazonien de Guyane (PAG), Office National des Forêts, and the CNRS (Centre national de la recherche scientifique) Nouragues program. T.D. and B.H. were supported by a grant from the Investing for the Future program (Investissements d’Avenir) managed by the French National Research Agency (Agence nationale de la recherche, CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025). None of the funders had any input into the content of the manuscript, nor required their approval of the manuscript before submission or publication.

**Ethics statement:** The animals were not treated badly nor captured. Data were collected respecting the lives and the habitats of the animals.

**Author contributions:** T.D., B.H., G.J., S.G., O.B., and C.R.-H. conceived the idea, design, or experiment (supervised research, formulated question or hypothesis); T.D., G.J., S.G., O.B., and C.R.-H. performed the experiments (collected data, conducted the research); T.D., B. H., G.J., S.G., and C.R.-H. wrote the paper (or substantially edited the paper); T.D., B. H., S.G., and C.R.-H. developed or designed the methods; and T.D. analyzed the data.

### LITERATURE CITED

- Austin, M., and T. Smith (1990). A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83:35–47.
- Barrio, J. (2011). Hunting pressure on cracids (Cracidae: Aves) in forest concessions in Peru. *Revista Peruana de Biología* 18: 225–230.
- Begazo, A. J., and R. E. Bodmer (1998). Use and conservation of Cracidae (Aves: Galliformes) in the Peruvian Amazon. *Oryx* 32: 301–309.
- Bertsch, C., and G. R. Barreto (2008). Abundancia y area de accion del Pauji de Copete (*Crax daubentoni*) en los llanos centrales de Venezuela. *Ornitologia Neotropical* 19:1–7.
- Betts, M. G., A. Diamond, G. Forbes, M.-A. Villard, and J. Gunn (2006). The importance of spatial autocorrelation, extent and resolution in predicting forest bird occurrence. *Ecological Modelling* 191:197–224.
- Bock, C. E., and Z. F. Jones (2004). Avian habitat evaluation: Should counting birds count? *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:403–410.
- Bodmer, R. E., and J. G. Robinson (2004). Evaluating the sustainability of hunting in the Neotropics. In *People in Nature* (K. M. Silvius, R. E. Bodmer, and J. M. V. Fragoso, Editors). Columbia University Press, New York, NY, USA. pp. 299–323.
- Borges, S. H. (1999). Relative use of secondary forests by cracids in central Amazonia. *Ornitologia Neotropical* 10:77–80.

- Brooks, D. M. (2006). The utility of hotspot identification for forest management: Cracids as bioindicators. *Acta Zoologica Sinica* 52:199–201.
- Brooks, D. M., L. Pando, A. Ocmin, and J. Tejada (2001). Resource separation in a Napo-Amazonian gamebird community. In *Cracid Ecology and Conservation in the New Millennium*, Volume 2 (D. Brooks and F. Gonzalez-Garcia, Editors). Miscellaneous Publications of the Houston Museum of Natural Science, Houston, TX, USA. pp. 213–225.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, second edition. Springer, New York, NY, USA.
- Cade, B. S. (2015). Model averaging and muddled multimodel inferences. *Ecology* 96:2370–2382.
- Chambers, J. Q., G. P. Asner, D. C. Morton, L. O. Anderson, S. S. Saatchi, F. D. Espírito-Santo, M. Palace, and C. Souza, Jr. (2007). Regional ecosystem structure and function: Ecological insights from remote sensing of tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 22:414–423.
- Chandler, R. B., J. A. Royle, and D. I. King (2011). Inference about density and temporary emigration in unmarked populations. *Ecology* 92:1429–1435.
- Clément, L., F. Catzeflis, C. Richard-Hansen, S. Barrioz, and B. de Thoisy (2014). Conservation interests of applying spatial distribution modelling to large vagile Neotropical mammals. *Tropical Conservation Science* 7:192–213.
- de Castilho, C., W. Magnusson, R. de Araújo, R. Luizao, F. Luizao, A. Lima, and N. Higuchi (2006). Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234:85–96.
- de Coster, F. (2011). *Ecologie du Hocco alector (Crax alector) en Guyane française: Approche de l'occupation de l'espace*. M.S. thesis, Université de Corse, Corte, France.
- de Granville, J.-J., G. Cremers, and M. Hoff (1993). L'endémisme en Guyane française. In *Phytogéographie Tropicale: Réalités et Perspectives*. Actes du colloque international de phytogéographie tropicale (J.-L. Guillaumet, M. Belin, and H. Puig, Editors). IRD, Paris, France. pp. 101–113.
- Delacour, J., and D. Amadon (2004). *Curassows and Related Birds*, third edition. Lynx Edicions, Barcelona, Spain, and The American Museum of Natural History of New York, New York, NY, USA.
- Delor, C., D. Lahondere, E. Egal, J. M. Lafon, A. Cocherie, C. Guerrot, P. Rossi, C. Truffert, H. Theveniaut, D. Phillips, and V. G. de Avelar (2003). Transamazonian crustal growth and reworking as revealed by the 1:500,000-scale geological map of French Guiana (2nd edition). *Géologie de la France* 2-3-4: 5–57.
- de Thoisy, B., C. Richard-Hansen, B. Goguillon, P. Joubert, J. Obstancias, P. Winterton, and S. Brosse (2010). Rapid evaluation of threats to biodiversity: Human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* 19:1567–1584.
- de Thoisy, B., C. Richard-Hansen, and C. A. Peres (2009). Impacts of subsistence game hunting on Amazonian primates. In *South American Primates, Developments in Primatology: Progress and Prospects* (P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, and K. B. Strier, Editors). Springer, New York, NY, USA. pp. 389–412.
- Dormann, C. F., J. M. McPherson, M. B. Araújo, R. Bivand, J. B. Bolliger, G. Carl, R. G. Davies, A. Hirzel, W. Jetz, W. D. Kissling, I. Kühn, et al. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography* 30:609–628.
- Erard, C., M. Théry, and D. Sabatier (1991). Régime alimentaire de *Tinamus major* (Tinamidae), *Crax alector* (Cracidae) et *Psophia crepitans* (Psophiidae) en forêt guyanaise. *Gibier Faune Sauvage* 8:183–210.
- Erard, C., M. Théry, and D. Sabatier (2007). Fruit characters in the diet of syntopic large frugivorous forest bird species in French Guiana. *La Terre et la Vie: Revue d'Ecologie Appliquée* 62:323–350.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2010). *Global Forest Resources Assessment 2010*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Ferry, B., and F. Morneau (2010). Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98:106–116.
- Figueiredo, F. O. G., F. R. C. Costa, B. W. Nelson, and T. P. Pimentel (2014). Validating forest types based on geological and land-form features in central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 25:198–212.
- Gadenne, H., C. Cornulier, C. Eraud, J. C. Barbraud, and C. Barbraud (2014). Evidence for density-dependent habitat occupancy at varying scales in an expanding bird population. *Population Ecology* 56:493–506.
- Gaillard, J. M., M. Hebblewhite, A. Loison, M. Fuller, P. Powell, M. Basile, and B. Van Moorter (2010). Habitat–performance relationships: Finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 365:2255–2265.
- Gond, V., V. Freycon, J.-F. Molino, O. Brunaux, F. Ingrassia, P. Joubert, J.-F. Pekel, M. F. Prévost, V. Thierron, P. J. Trombe, and D. Sabatier (2011). Broad scale pattern of forest landscape types in Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13:357–367.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- Guitet, S., J. F. Cornu, O. Brunaux, J. Betbeder, J. M. Carozza, and C. Richard-Hansen (2013). Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9:325–335.
- Guitet, S., R. Pélissier, O. Brunaux, G. Jaouen, and D. Sabatier (2015). Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* 24:1215–1237.
- Guitet, S., D. Sabatier, O. Brunaux, B. Hérault, M. Aubry-Kientz, J. Molino, and C. Baraloto (2014). Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: A method to integrate taxonomic uncertainty. *Forest Ecology and Management* 328: 270–281.
- Hall, L. S., P. R. Krausman, and M. L. Morrison (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:171–182.
- Haugaasen, T., and C. A. Peres (2009). Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates* 50:239–251.
- Hill, M. O. (1974). Correspondence analysis: A neglected multivariate method. *Journal of the Royal Statistical Society, Series C (Applied Statistics)* 23:340–354.
- INSEE (Institut national de la statistique et des études économiques) (2014). Département de la Guyane (973)

- Résumé statistique. <http://www.insee.fr/fr/themes/comparateur.asp?codgeo=dep-973#resume>
- IUCN (2014). IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <http://www.iucnredlist.org/>
- Jimenez, I., G. A. Londoño, and C. D. Cadena (2003). Efficiency, bias, and consistency of visual and aural surveys of curassows (Cracidae) in tropical forests. *Journal of Field Ornithology* 74: 210–216.
- Jimenez, I., J. L. Parra, M. Aguledo, Y. Milona, and G. Londoño (2001). Temporal variation in the diet of Black Curassows (*Crax alector*, Cracidae). In *Cracid Ecology and Conservation in the New Millennium*, Volume 2 (D. Brooks and F. Gonzalez-Garcia, Editors). Miscellaneous Publications of the Houston Museum of Natural Science, Houston, TX, USA. pp. 195–211.
- Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71.
- Johnson, M. D. (2007). Measuring habitat quality: A review. *The Condor* 109:489–504.
- Kaiser, H. F. (1960). The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and Psychological Measurement* 20:141–151.
- Kattan, G. H., M. C. Muñoz, and D. W. Kikuchi (2016). Population densities of curassows, guans, and chachalacas (Cracidae): Effects of body size, habitat, season, and hunting. *The Condor: Ornithological Applications* 118:24–32.
- Kerr, J. T., and M. Ostrovsky (2003). From space to species: Ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology & Evolution* 18:299–305.
- Kéry, M., J. A. Royle, and H. Schmid (2005). Modelling avian abundances from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications* 15:1450–1461.
- Kie, J. G., R. T. Bowyer, M. C. Nicholson, B. B. Boroski, and E. R. Loft (2002). Landscape heterogeneity at differing scales: Effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology* 83:530–544.
- Koponen, P., P. Nygren, D. Sabatier, A. Rousteau, and E. Saur (2004). Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology* 173:17–32.
- Kumara, H., and M. Singh (2004). The influence of differing hunting practices on the relative abundance of mammals in two rainforest areas of the Western Ghats, India. *Oryx* 38:321–327.
- Marques, F. F. C., and S. T. Buckland (2003). Incorporating covariates into standard line transect analyses. *Biometrics* 59: 924–935.
- Mazerolle, M. J. (2015). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.0-3. <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>
- Morrison, M. L., B. G. Marcot, and R. W. Mannan (2006). *Wildlife–Habitat Relationships: Concepts and Applications*, third edition. Island Press, Washington, DC, USA.
- Muñoz, M. C., and G. H. Kattan (2007). Diets of cracids: How much do we know? *Ornitologia Neotropical* 18:21–36.
- Nagendra, H., R. Lucas, J. Pradinho Honrado, R. H. G. Jongman, C. Tarantino, M. Adamo, and P. Mairota (2013). Remote sensing for conservation monitoring: Assessing protected areas, habitat extent, habitat condition, species diversity, and threats. *Ecological Indicators* 33:45–59.
- Niel, C., C. Richard-Hansen, and L. Debeir (2008). L'incertitude dans l'estimation de durabilité de la chasse: Le cas du hocco en Guyane. In *Rapport Scientifique 2007*. ONCFS, Paris, France. pp. 25–31.
- ONF (Office National des Forêts) (2011). The Office National des Forêts “Expertise Littoral” project database. [www.guyane.developpement-durable.gouv.fr](http://www.guyane.developpement-durable.gouv.fr)
- Palmeri, S., G. Powell, G. P. Asner, and C. A. Peres (2012). LiDAR measurements of canopy structure predict spatial distribution of a tropical mature forest primate. *Remote Sensing of Environment* 127:98–105.
- Palmeri, S., G. Powell, and C. A. Peres (2011). Regional-scale heterogeneity in primate community structure at multiple undisturbed forest sites across southeastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 27:181–194.
- Parra, J. L., M. Aguledo, Y. Molina, and G. Londoño (2001). Use of space by a pair of Salvin's Curassows (*Mitu salvini*) in northwestern Columbian Amazon. *Ornitologia Neotropical* 12:189–204.
- Parry, L., J. Barlow, and C. A. Peres (2009). Allocation of hunting effort by Amazonian smallholders: Implications for conserving wildlife in mixed-use landscapes. *Biological Conservation* 142:1777–1786.
- Peres, C. A. (1999). General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates* 7:11–16.
- 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.
- Peres, C. A., and I. R. Lake (2003). Extent of nontimber resource extraction in tropical forests: Accessibility to game vertebrates by hunters in the Amazon basin. *Conservation Biology* 17:521–535.
- Peres, C. A., J. Barlow, and W. F. Laurance (2006). Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 21:227–229.
- Rahbek, C., and G. R. Graves (2000). Detection of macroecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267:2259–2265.
- Rao, C. R. (1964). The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series A* 26:329–358.
- R Development Core Team (2014). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richard-Hansen, C., G. Jaouen, O. Brunaux, T. Denis, and S. Guitet (2015). Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed *terra firme* forests of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 31:423–436.
- Robert, A., and M.-A. Moravie (2003). Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. *Journal of Tropical Ecology* 19:697–707.
- Sarthou, C., J.-F. Villiers, and J.-F. Ponge (2003). Shrub vegetation on tropical granitic inselbergs in French Guiana. *Journal of Vegetation Science* 14:645–652.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs, and C. R. Margules (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5:18–32.
- Sombroek, W. (2001). Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall: Consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. *Ambio* 30:388–396.

268 Black Curassow habitat relationships

T. Denis, B. Hérault, G. Jaouen, et al.

- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, M. Aguilar, and A. Sarmiento (2003). Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91:743–756.
- Van Horne, B. (1983). Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47:893–901.
- Vormisto, J., H. Tuomisto, and J. Oksanen (2004). Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science* 15:485–494.
- Wagner, F., B. Hérault, C. Stahl, D. Bonal, and V. Rossi (2011). Modeling water availability for trees in tropical forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 151:1202–1213.
- Willcox, A. S., and D. M. Nambu (2007). Wildlife hunting practices and bushmeat dynamics of the Banyangi and Mbo people of southwestern Cameroon. *Biological Conservation* 134:251–261.
- Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20:553–560.
- Zent, S. (1997). Piaroa and the Cracidae: Game management under shifting cultivation. In *The Cracidae: Their Biology and Conservation* (S. D. Strahl, S. Beaujon, D. M. Brooks, A. J. Begazo, G. Sedaghatkish, and F. Olmos, Editors). Hancock House Publishers Ltd., Surrey, BC, Canada. pp. 176–194.

**APPENDIX TABLE 3.** Summary of explanatory covariates in Black Curassow habitat models at multiple scales in the *terra firme* forests of French Guiana. VFL = very flat landforms; SSL = simple smaller landforms; LCL = large complex landforms; HL = high landforms (Guitet et al. 2013); RSLC18 = low dense forest, including savanna on poorly drained soils; RSLC19 = high forest with regular canopy (mostly *terra firme* forest); RSLC20 = high forest with disrupted canopy; RSLC21 = mixed high open forest; and RSLC22 = open forest and *Euterpe* spp. palm forest (Gond et al. 2011). Terms in square brackets represent the transformation type used to change the scale from transect units (fine-resolution field descriptors) to sites (larger scale of analysis).

|   | Median (90% range)  | Units                            | Ecological significance           |
|---|---------------------|----------------------------------|-----------------------------------|
| <b>(A) Landscape scale: Large spatial extent, coarse resolution (remote sensing data)</b> |                     |                                  |                                   |
| Hydromorphic area rate  | 0.29 (0.20–0.48)    | —                                | Physical conditions (hydromorphy) |
| Mean elevation  | 131.5 (48.3–348.5)  | m                                | Physical conditions (topography)  |
| Mean slope of landforms   | 13.6 (7.8–21.3)     | degrees                          | Physical conditions (topography)  |
| Mean elevational range of landforms   | 57.8 (26.7–114.7)   | m                                | Physical conditions (topography)  |
| Proportion of VFL   | 0.01 (0.00–52.00)   | %                                | Physical conditions (topography)  |
| Proportion of SSL   | 28.8 (2.7–76.7)     | %                                | Physical conditions (topography)  |
| Proportion of LCL   | 23.1 (0.1–76.7)     | %                                | Physical conditions (topography)  |
| Proportion of HL  | 13.8 (0.0–79.1)     | %                                | Physical conditions (topography)  |
| Proportion of RSLC18  | 0.0 (0.0–23.5)      | %                                | Forest structure                  |
| Proportion of RSLC19  | 45.1 (0.0–93.4)     | %                                | Forest structure                  |
| Proportion of RSLC20  | 2.1 (0.0–37.7)      | %                                | Forest structure                  |
| Proportion of RSLC21  | 20.4 (0.0–80.2)     | %                                | Forest structure                  |
| Proportion of RSLC22  | 0.0 (0.0–19.1)      | %                                | Forest structure                  |
| <b>(B) Forest scale: Large spatial extent, fine resolution (field data)</b>               |                     |                                  |                                   |
| Mean slope [mean]   | 9.0 (4.6–16.0)      | degrees                          | Physical conditions (topography)  |
| Mean maximum slope [mean]   | 20.2 (10.6–36.4)    | degrees                          | Physical conditions (topography)  |
| Mean elevation [mean]   | 130.6 (48.6–333.6)  | m                                | Physical conditions (topography)  |
| Mean elevational range [mean]   | 8.8 (4.6–15.2)      | m                                | Physical conditions (topography)  |
| Rock outcrops abundance [index]   | 0.01 (0.00–0.38)    | —                                | Physical conditions (pedology)    |
| Rapateaceae abundance [index]   | 0.02 (0.00–0.12)    | —                                | Physical conditions (hydromorphy) |
| <i>Euterpe</i> spp. abundance [index]   | 0.03 (0.00–0.15)    | —                                | Physical conditions (hydromorphy) |
| Bromeliaceae abundance [index]  | 0.00 (0.00–0.06)    | —                                | Physical conditions (hydromorphy) |
| <i>Carex</i> spp. abundance [index]   | 0.00 (0.00–0.06)    | —                                | Physical conditions (hydromorphy) |
| Understorey density [index]   | 0.68 (0.51–0.83)    | —                                | Forest structure                  |
| Canopy opening [index]  | 0.66 (0.54–0.82)    | —                                | Forest structure                  |
| Canopy height [mean]  | 33.6 (28.7–41.9)    | m                                | Forest structure                  |
| Liana density [index]   | 0.35 (0.13–0.43)    | —                                | Forest structure                  |
| Understorey palm density [mean]   | 201.3 (105.4–387.7) | palms ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Total palm density [mean]   | 254.8 (139.7–433.8) | palms ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Total tree density [mean]   | 194.0 (161.6–217.8) | trees ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Total basal area [mean]   | 24.5 (20.1–26.6)    | m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>  | Forest structure                  |
| Tree (20–30 cm DBH) density [mean]  | 112.6 (76.9–133.6)  | trees ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Tree (55–75 cm DBH) density [mean]  | 23.1 (17.1–27.5)    | trees ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Tree (20–30 cm DBH) basal area [mean]   | 5.2 (2.7–6.2)       | m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>  | Forest structure                  |
| Tree (55–75 cm DBH) basal area [mean]   | 7.2 (5.2–8.6)       | m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>  | Forest structure                  |
| Mean number of tree-fall gaps [mean]  | 0.55 (0.21–1.20)    | gaps transect unit <sup>-1</sup> | Forest structure                  |
| Mean size of tree-fall gaps [mean]  | 166.7 (80.4–311.7)  | m <sup>2</sup>                   | Forest structure                  |
| Total area of tree-fall gaps [sum]  | 2.0 (0.8–3.6)       | ha                               | Forest structure                  |
| 51 botanical subfamilies or families of trees [mean]                                      |                     | trees ha <sup>-1</sup>           | Botanical composition             |



APPENDIX TABLE 3. Continued.

|  | Median (90% range)  | Units                            | Ecological significance           |
|--|---------------------|----------------------------------|-----------------------------------|
| (C) Microhabitat scale: Small spatial extent, fine resolution (field data) |                     |                                  |                                   |
| Mean slope   | 6.1 (0.9–22.2)      | degrees                          | Physical conditions (topography)  |
| Mean maximum slope   | 12.5 (2.5–30.1)     | degrees                          | Physical conditions (topography)  |
| Mean elevation   | 70.2(57.2–109.6)    | m                                | Physical conditions (topography)  |
| Mean elevational range   | 5.5 (1.0–21.3)      | m                                | Physical conditions (topography)  |
| Rocky outcrops abundance   | 0 (0–0)             | —                                | Physical conditions (pedology)    |
| <i>Euterpe</i> spp. abundance  | 0 (0–1)             | —                                | Physical conditions (hydromorphy) |
| Understorey density  | 2 (1–3)             | —                                | Forest structure                  |
| Canopy opening   | 2 (1–2)             | —                                | Forest structure                  |
| Canopy height  | 30 (25–35)          | m                                | Forest structure                  |
| Liana density  | 1 (1–2)             | —                                | Forest structure                  |
| Understorey palm density   | 136.1 (39.5–298.4)  | palms ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Total palm density   | 153.0 (60.4–397.3)  | palms ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Total tree density   | 161.3 (103.0–260.4) | trees ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Total basal area   | 24.3 (13.1–32.1)    | m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>  | Forest structure                  |
| Tree (20–30 cm DBH) density  | 80.3 (41.1–154.9)   | trees ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Tree (55–75 cm DBH) density  | 24.9 (20.1–73.8)    | trees ha <sup>-1</sup>           | Forest structure                  |
| Tree (20–30 cm DBH) basal area   | 3.5 (2.0–6.4)       | m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>  | Forest structure                  |
| Tree (55–75 cm DBH) basal area   | 7.2 (5.7–46.0)      | m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>  | Forest structure                  |
| Number of tree-fall gaps   | 0 (0–1)             | gaps transect unit <sup>-1</sup> | Forest structure                  |
| Size of tree-fall gaps   | 0 (0–148)           | m <sup>2</sup>                   | Forest structure                  |
| 51 botanical subfamilies or families of trees                              | 0 (0–148)           | trees ha <sup>-1</sup>           | Botanical composition             |

**APPENDIX TABLE 4.** Summary of the modeling results for Black Curassow habitat relationships at multiple scales in the *terra firme* forests of French Guiana. For each model,  $\Delta AIC$  is the difference between the model's Akaike's Information Criterion (AIC) value and the minimum AIC of the set of all candidate models (landscape = 128 candidate models, forest = 128, microhabitat = 256), and  $w_i$  is the Akaike weight for a model, representing the probability that a given model is the best model in the set of candidate models. For each model description, Cum.w = cumulative Akaike weight;  $K$  = the number of estimated parameters; and  $-2l$  = the negative log-likelihood. Models are ranked in ascending order of  $\Delta AIC$ , and only the top 9 models are shown for each scale. Detection probability is denoted by  $p$ , and  $\lambda$  represents population abundance. LandS = landscape types (Guitet et al. 2013), MS = mean slope determined by remote sensing, Hunt = presence or absence of hunting pressure, Lat = latitude, Lon = longitude, RSLC19 = high forest with regular canopy (mostly *terra firme* forest), SSL = simple smaller landforms, USD = understory density, TTD = total tree density, Mimo = Mimosoideae abundance, Are = Arecaceae abundance, Lau = Lauraceae abundance, MMS = mean maximum slope, [20–35]BA = tree (20–35 cm DBH) basal area, [55–75]BA = tree (55–75 cm DBH) basal area, CanH = canopy height, LD = liana density, TFG = size of tree-fall gaps, and Caes = Caesalpinioideae abundance.

| Model description  | $\Delta AIC$ | $w_i$ | Cum.w | $K$ | $-2l$  |
|--|--------------|-------|-------|-----|--------|
| <b>(A) Landscape scale: Large spatial extent, coarse resolution (remote sensing data)</b>                          |              |       |       |     |        |
| $p(\text{LandS}) \lambda(\text{MS} + \text{Hunt} + \text{Lat})^a$  | 0.00         | 10%   | 10%   | 11  | 2012.4 |
| $p(.) \lambda(\text{MS} + \text{Hunt} + \text{Lat})$   | 0.04         | 10%   | 20%   | 7   | 2020.5 |
| $p(.) \lambda(\text{MS} + \text{Hunt})$  | 0.29         | 9%    | 29%   | 10  | 2014.7 |
| $p(\text{LandS}) \lambda(\text{MS} + \text{Hunt} + \text{RSLC19})$   | 1.34         | 5%    | 34%   | 11  | 2013.8 |
| $p(.) \lambda(\text{MS} + \text{SSL} + \text{Hunt} + \text{Lat})$  | 1.38         | 5%    | 39%   | 8   | 2019.8 |
| $p(\text{LandS}) \lambda(\text{MS} + \text{SSL} + \text{Hunt} + \text{Lat})$                                       | 1.72         | 4%    | 43%   | 12  | 2012.1 |
| $p(.) \lambda(\text{MS} + \text{RSLC19} + \text{Hunt} + \text{Lat})$   | 1.93         | 4%    | 47%   | 8   | 2020.4 |
| $p(\text{LandS}) \lambda(\text{MS} + \text{RSLC19} + \text{Hunt} + \text{Lat})$                                    | 1.97         | 4%    | 51%   | 12  | 2012.4 |
| $p(\text{LandS}) \lambda(\text{MS} + \text{Hunt} + \text{Lon} + \text{Lat})$                                       | 1.99         | 4%    | 55%   | 12  | 2012.4 |
| <b>(B) Forest scale: Large spatial extent, fine resolution (field data)</b>  |              |       |       |     |        |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Lau} + \text{Are} + \text{Lat} + \text{Mimo})^b$                         | 0.00         | 18%   | 18%   | 10  | 1733.5 |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Lau} + \text{Are} + \text{Mimo})$  | 0.27         | 16%   | 34%   | 9   | 1735.8 |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Lau} + \text{Are} + \text{Lat} + \text{Mimo} + \text{USD})$              | 1.63         | 8%    | 42%   | 11  | 1733.2 |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Lau} + \text{Are} + \text{Lat} + \text{Mimo} + \text{Lon})$              | 1.78         | 7%    | 49%   | 11  | 1733.3 |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Lau} + \text{Are} + \text{Mimo} + \text{USD})$                           | 1.95         | 7%    | 56%   | 10  | 1735.5 |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Lau} + \text{Are} + \text{Mimo} + \text{Lon})$                           | 2.12         | 6%    | 62%   | 10  | 1735.7 |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Lau} + \text{Are} + \text{Lat} + \text{Mimo} + \text{USD} + \text{Lon})$ | 3.5          | 3%    | 65%   | 12  | 1733.0 |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Are} + \text{USD})$  | 3.82         | 3%    | 68%   | 8   | 1741.4 |
| $p(\text{MMS} + \text{USD}) \lambda(\text{Lau} + \text{Are} + \text{Mimo} + \text{USD} + \text{Lon})$              | 3.87         | 3%    | 71%   | 11  | 1735.4 |
| <b>(C) Microhabitat scale: Small spatial extent, fine resolution (field data)</b>                                  |              |       |       |     |        |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + [55-75]\text{BA} + \text{CanH} + \text{LD})^c$  | 0.00         | 7%    | 7%    | 7   | 723.1  |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + \text{CanH} + \text{LD})$   | 0.07         | 7%    | 14%   | 6   | 725.2  |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + [55-75]\text{BA} + \text{CanH})$  | 0.72         | 5%    | 19%   | 6   | 725.8  |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + \text{CanH})$   | 0.93         | 5%    | 24%   | 5   | 728.1  |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + [20-35]\text{BA} + [55-75]\text{BA} + \text{CanH} + \text{LD})$                         | 1.27         | 4%    | 28%   | 8   | 722.4  |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + [20-35]\text{BA} + \text{CanH} + \text{LD})$  | 1.47         | 4%    | 32%   | 7   | 724.6  |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + [55-75]\text{BA} + \text{CanH} + \text{LD} + \text{Caes})$                              | 1.97         | 3%    | 35%   | 8   | 723.1  |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + [55-75]\text{BA} + \text{CanH} + \text{TFG} + \text{LD})$                               | 1.99         | 3%    | 38%   | 8   | 723.1  |
| $p(.) \lambda(\text{MMS} + \text{CanH} + \text{LD} + \text{Caes})$   | 2.04         | 3%    | 41%   | 7   | 725.2  |

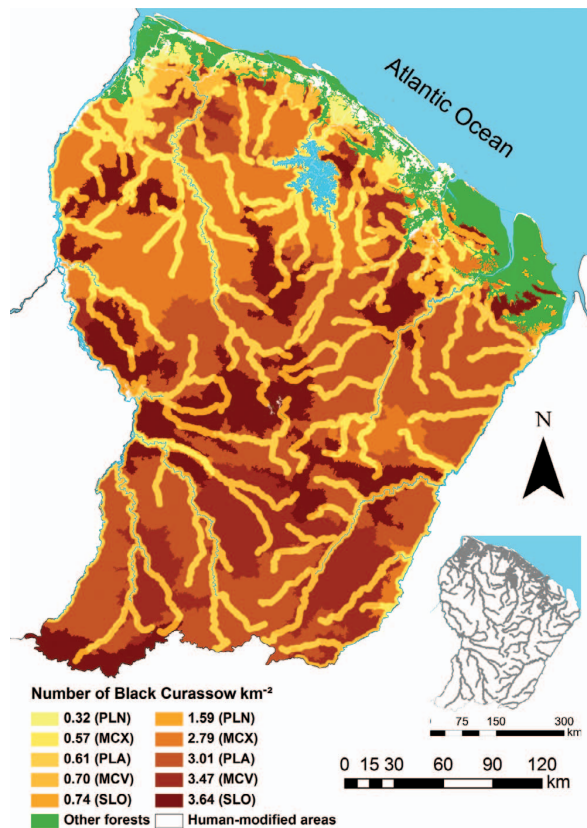
<sup>a</sup>The AIC value of the top model = 2034.4.

<sup>b</sup>The AIC value of the top model = 1753.5.

<sup>c</sup>The AIC value of the top model = 737.1.

**APPENDIX TABLE 5.** Modeling Black Curassow distribution using landscapes as abundance covariates. We tested the predictive power of the landscape classification (LandS) of Guitet et al. (2013) against that of remotely sensed mean slope (MS). We used the generalized distance sampling model of Chandler et al. (2011), which is a hierarchical model that allows inference about the density of unmarked populations subject to temporary emigration and imperfect detection. We compared the LandS model, i.e.  $p(\text{LandS}) \lambda(\text{LandS} + \text{Hunt} + \text{Lat})$  with the MS top-ranked model, i.e.  $p(\text{LandS}) \lambda(\text{MS} + \text{Hunt} + \text{Lat})$  using Akaike's Information Criterion (AIC). The landscape classification proved to be appropriate to predict large-scale variations in Black Curassow densities with the highest values in mountainous landscapes (SLO). The coastal plain (PLN) landscape held the lowest densities. Although density prediction based on landscape classification (Appendix Figure 7) was obviously less accurate (AIC = 2044.42) than direct mapping (Figure 3) from the landscape model (AIC = 2034.42), this classification nevertheless captured the major patterns of variation in density. This is important because the work done here with Black Curassows will be difficult to pursue for all species of large animal in Guiana's forests. Whether or not the predictive power of this map is confirmed for other species or key groups (Richard-Hansen et al. 2015), the classification by Guitet et al. (2013) is a good operational tool for the management of forests and game resources. For the landscape types (LandS), PLN = coastal plain landscapes, MCX = typical multiconvex landscapes, MCV = multiconcave and joint-valley landscapes, PLA = more or less dissected plateaus, and SLO = all-slope topography landscapes. Hunt = hunting pressure; (pres) = presence of hunting pressure.

|                                      | SLO                       | PLA         | MCX  | PLN   | MCV   |       |     |
|--------------------------------------|---------------------------|-------------|------|-------|-------|-------|-----|
| Coefficients of detection covariates |                           |             |      |       |       |       |     |
| Parameters, $p$                      | 2.84                      | 2.70        | 2.71 | 2.31  | 2.76  |       |     |
| Standard errors, $p$                 | 0.11                      | 0.12        | 0.15 | 0.26  | 0.10  |       |     |
|                                      | Intercept (Nonhunted MCV) |             | Hunt | SLO   | PLA   | MCX   | PLN |
| Coefficients of abundance covariates |                           |             |      |       |       |       |     |
| Parameters, $\lambda$                | 3.76                      | -1.59(pres) | 0.05 | -0.14 | -0.21 | -0.45 |     |
| Standard errors, $\lambda$           | 0.27                      | 0.27        | 0.05 | 0.31  | 0.39  | 0.56  |     |



**APPENDIX FIGURE 7.** Predictive map of the distribution of adult-sized Black Curassow (individuals km<sup>-2</sup>) in French Guiana from the landscape classification by Guitet et al. (2013): PLN = coastal plain landscapes; MCX = typical multiconvex landscapes; MCV = multiconcave and joint-valley landscapes; PLA = more or less dissected plateaus; and SLO = all-slope topography landscapes. Black Curassow densities were not estimated outside *terra firme* forests. Forests other than *terra firme* forests (white-sand forests, seasonally flooded forests such as mangroves, swamp forests, etc.) that were not considered in this study are shown in green. Human-modified areas (savannas and artificial, agricultural, and disturbed areas) are represented in white: 90% of the population lives in the coastal strip and western border (expertise foncière du littoral et des territoires isolés de Guyane 2005–2008–2011, from Office National des Forêts [ONF], updated in 2014, <http://www.geoguyane.fr/catalogue/>). Areas of water (main rivers, the reservoir of the Petit Saut hydroelectric dam, and the Atlantic Ocean) are drawn in blue. The areas in gray on the map to the bottom right (2.5-km-wide buffer along the main rivers and roads and around human settlements) were considered to be hunted.



## Chapitre 2

# Les traits des espèces affectent leur détection

Dans le précédent chapitre, nous avons été contraints de prendre en compte la variation de la détection des individus en fonction des conditions environnementales (types de paysages ou variables de structure forestière) pour que les résultats obtenus soient uniquement dus aux effets propres des conditions environnementales, et non des différences de détection. En effet, les variations de détection peuvent induire à de fausses conclusions si elles sont négligées. Par exemple, il pourrait être conclu à un effet positif d'un covariant environnemental sur l'abondance alors que cela est dû à la détection quand il y a un plus grand nombre d'individus observés dans des conditions environnementales où la visibilité est plus forte. Dans un cas opposé, il pourrait être conclu à une absence d'effets sur l'abondance quand il y a un nombre constant d'individus observés, dans une situation où les conditions environnementales où l'espèce est la plus abondante sont aussi celles où elle est moins bien détectée. Ce dernier exemple est typique des espèces cryptiques associées aux zones de végétation dense. L'utilisation d'indices d'abondance comme les indices kilométriques est courante dans les forêts tropicales (Haugaasen & Peres, 2005a; Steinmetz et al., 2007; Walsh & White, 1999), et donc peut se justifier uniquement si les conditions environnementales ne modifient pas profondément la détection des animaux : 1) suivi temporel dans un même site quand les conditions environnementales ne varient pas au cours du temps et 2) suivi spatial dans différents sites quand les conditions environnementales sont identiques. En écologie des communautés, plusieurs espèces peuvent être suivies par transect linéaire (Peres, 1999; Clemente-Sánchez et al., 2013; Plumptre, 2000). Ce type d'échantillonnage est possible dans les forêts tropicales, car le nombre d'animaux observés par espèce est assez faible en raison de la faible densité des espèces

et d'une visibilité limitée en forêt. Comme les espèces ont des caractéristiques morphologiques et comportementales (traits biologiques) différentes, la détectabilité d'une espèce à une autre peut également varier en fonction de la nature de ces traits. Par exemple, une espèce vivant en groupe important d'individus est logiquement plus détectable qu'une espèce solitaire (Marques & Buckland, 2003; Conroy et al., 2008). Nous avons donc cherché à déterminer l'importance relative des conditions environnementales et des traits biologiques des espèces sur la détection des individus dans les forêts de terre ferme. Pour cela, nous avons utilisé la méthode du *distance sampling* pour modéliser la probabilité de détection des individus observés en fonction des conditions environnementales et des traits biologiques, avons effectué une sélection sur ces co-variants, et avons défini leur importance relative. Nos résultats montrent que les traits biologiques contribuent beaucoup plus fortement à la variabilité de détection des animaux que les conditions environnementales. Les espèces les plus détectables sont celles qui sont les plus grandes, avec un patron de coloration uniforme ou à motifs contrastés (perturbateur ; *disruptive*) vivant en grand groupe dans les plus hauts étages de la canopée. Les espèces les moins détectables sont celles qui sont plus petites, solitaires, terrestres avec des motifs tachetés. Par exemple, un groupe de Singe-araignée noir (*Ateles paniscus*) est quatre fois plus détectable qu'un grand Tinamou (*Tinamus major*) ou un Jaguar (*Panthera onca*). Avec  $\sim 80\%$  de forêts de terre ferme en Amazonie et sur le plateau des Guyanes, nos conclusions appuient l'utilisation d'indices comme les indices kilométriques pour comparer l'abondance d'une espèce entre différents sites, car les différences entre forêts de terre ferme ne sont pas assez importantes pour induire de forts biais. Cependant, il se doit de rester prudent en considérant une éventuelle hétérogénéité, surtout quand les forêts ont été perturbées par les humains. Nos résultats appuient l'utilisation d'abondance relative corrigée par la détection des espèces dans les études qui portent sur l'écologie des communautés. Nous avons pu montrer également qu'à partir de quelques traits biologiques, faciles à obtenir dans la littérature scientifique, la probabilité de détection d'une espèce donnée est calculable à partir de nos paramètres estimés. Ceci est particulièrement intéressant pour les espèces qui sont rares ou localisées, car le nombre d'observation ne permet pas toujours d'ajuster la courbe de probabilité de détection (jusqu'à 60 observations sont recommandées pour un ajustement précis; Buckland (2001)). Nous conseillons également aux éventuelles utilisateurs de notre modèle de s'assurer que les conditions environnementales (et leur variation) soient proches des nôtres, ou d'ajuster leur propre modèle. De plus, nous précisons que ces estimations ne sont pas performantes pour les carnivores et les xénarthres dans notre étude. L'article sur ces travaux a été accepté dans la revue *Ecological Applications*.

# Biological traits, rather than environment, shape detection curves of large vertebrates in neotropical rainforests

Thomas Denis<sup>1,2</sup>, Cécile Richard-Hansen<sup>1</sup>, Olivier Brunaux<sup>3</sup>, Marie-Pierre Etienne<sup>4</sup>, Stéphane Guitet<sup>3,5</sup>, Bruno Hérault<sup>6</sup>

<sup>1</sup>ONCFS, UMR EcoFoG (AgroParisTech, Cirad, CNRS, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane), 97310 Kourou, French Guiana, France; <sup>2</sup>Université de Guyane, UMR EcoFoG, 97310 Kourou, French Guiana, France; <sup>3</sup>ONF, R&D, Réserve de Montabo, BP 7002, 97300 Cayenne, French Guiana, France; <sup>4</sup>AgroParisTech, UMR 518, AgroParistech, INRA, 75231 Paris, France; <sup>5</sup>INRA, UMR Amap, TA A51/PS2, 34000 Montpellier, France; <sup>6</sup>Cirad, UMR EcoFoG, 97310 Kourou, French Guiana, France

## Summary

Line transect surveys are widely used in neotropical rainforests to estimate the population abundance of medium- and large-sized vertebrates. The use of indices such as Encounter Rate has been criticized because the probability of animal detection may fluctuate due to the heterogeneity of environmental conditions among sites. In addition, the morphological and behavioral characteristics (biological traits) of species affect their detectability. In this study, we compared the extent to which environmental conditions and species' biological traits bias abundance estimates in *terra firme* rainforests in French Guiana. The selected environmental conditions included both physical conditions and forest structure covariates, while the selected biological traits included the morphological and behavioral characteristics of species. We used the distance sampling method to model the detection probability as an explicit function of environmental conditions and biological traits and implemented a model selection process to determine the relative importance of each group of covariates. Biological traits contributed to the variability of animal detectability more than environmental conditions, which had only a marginal effect. Detectability was best for large animals with uniform or disruptive markings that live in groups in the canopy top. Detectability was worst for small, solitary, terrestrial animals with mottled markings. In the *terra firme* rainforests which represent ~80% of the Amazonia and Guianas regions, our findings support the use of relative indices such as the encounter rate to compare population abundance between sites in species-specific studies. Even though *terra firme* rainforests may appear similar between regions of Ama-



zonias and the Guianas, comparability must be ensured, especially in forests disturbed by human activity. The detection probability can be used as an indicator of species' vulnerability to hunting and, thus, to the risk of local extinction. Only a few biological trait covariates are required to correctly estimate the detectability of the majority of medium- and large-sized vertebrates. Thus, a biological trait model could be useful in predicting the detection probabilities of rare, uncommon or localized species for which few data are available to fit the detection function.

**Keywords.** - Abundance, camouflage ; distance sampling ; Encounter Rate ; French Guiana ; hunting vulnerability ; line transect ; relative abundance ; neotropical *terra firme* rainforests.

## Introduction

Estimating relative or absolute population abundance is essential for studying the distribution of organisms and their interactions with their environments. In tropical rainforests, multi-species line transect surveys are widely used to estimate the abundance of medium- and large-sized vertebrates such as birds and primates (Peres, 1999; Clemente-Sánchez et al., 2013; Plumptre, 2000), to assess the impacts of hunting (Endo et al., 2010; Peres, 1999) or management practices (Urquiza-Haas et al., 2011), and to examine species-habitat relationships (Richard-Hansen et al., 2015; Palminteri et al., 2011) and/or species distribution models (Clément et al., 2014; Denis et al., 2016). Various indices are used to estimate the relative abundance of an animal population based on direct (i.e., observations of the animals) or indirect (i.e., cues left by the animals) methods (Alves et al., 2013). One of the most well-known direct methods used in tropical rainforests is the encounter rate (ER), a kilometric index calculated as the number of detected species-specific groups or animals per walked km. This index is easy to calculate and is an operational tool widely used by wildlife managers, biologists, and foresters. However, ER does not yield an estimation of population size or density, which may be crucial in establishing the conservation status for rare, uncommon or localized threatened species (Plumptre, 2000; Walsh & White, 1999; Durso et al., 2011) or in estimating sustainable harvest rates for management purposes (Robinson & Redford, 1991; Slade et al., 1998).

Over the last decade, a large number of models have been developed to estimate the absolute densities of animal populations. These models take problems such as imperfect detection, habitat variability and temporary immigration into account (Buckland, 2001;

Marques & Buckland, 2003; Royle, 2004; MacKenzie et al., 2006; Chandler et al., 2011). One common approach is the distance sampling method, in which the detection function  $g(y)$  is used to model the probability of detecting an object at a distance  $y$  from a line or point. The value of the detection function generally decreases as the distance from the line or point increases. Marques & Buckland (2003) generalized the method by incorporating multiple covariates into the estimations to minimize or eliminate detection biases when objects are easier to detect in some circumstances than in others. The method allows inference about variations in abundance using both detectability covariates and covariates that describe animal habitats or other environmental influences.

ER was originally used to study population trends within a given site. However, biologists have since used it to compare animal populations from different sites (Haugaasen & Peres, 2005a; Steinmetz et al., 2007; Walsh & White, 1999). In species-specific studies, this index can be used confidently when the environmental conditions are largely similar over space (comparison of animal populations from different locations) and/or time (comparison of animal populations at different times). Thus, the detection probability of observing animals is considered to be constant. However, critics argue that detection probability of an object cannot remain constant since environmental factors can affect species behavior and/or visibility for observers along line transects. In fact, some works have highlighted the importance of biases caused by the variability of environmental conditions when estimating the relative or absolute abundance of a population (McShea & Rappole, 1997; Marques & Buckland, 2003; Anderson et al., 2015; Meyer et al., 2011).

Biological traits may be more or less similar between phylogenetically-related species, depending on whether the trait is taxonomically conserved within a given taxon, or whether it converged within different taxa. Within a particular species group (e.g., birds (Anderson et al., 2015; Alldredge et al., 2007), primates (Peres, 1999; Plumptre, 2000), delphinids (Ferguson et al., 2006; Marques & Buckland, 2003), rodentia or ungulates (Endo et al., 2010; Peres & Palacios, 2007)), the variability of biological traits, specifically morphological and behavioral characteristics, could affect object detectability (review in Rosenstock et al., 2002). Such biological traits include body size, social structure, coloration, vocalization types, color patterns, diurnal or nocturnal activity, age, and sex. Unique combinations of these biological traits also play an important role in an animal's detectability through various camouflaging strategies (Stevens & Merilaita, 2009a; Thayer, 1896). A marked discrepancy between species characteristics may therefore result in under- or over-estimates. Therefore, there is a high risk of bias in estimating

the relative population abundance.

A significant amount of *terra firme* rainforest in the Guiana Shield is undisturbed by humans and does not experience major changes or exceptional climatic events that may strongly impact them over decades. Thus, it is acceptable to use ER indices to study population trends over time. However, the influence of environmental conditions on animal detection may have to be controlled when comparing populations across sites. The heterogeneity of the neotropical *terra firme* rainforests is expressed at various spatial scales. Recent studies have shown that these different types of forests can be identified based on topographical, structural and botanical characteristics at a broad scale, i.e., at the extent of French Guiana (Guitet et al., 2013, 2015b,c). At a finer scale ( $\sim 250$  m), environmental conditions (forest structure, physical conditions and biomass) are heterogeneous due to natural forest gap-dynamics (Ferry & Morneau, 2010). It has not been proven that this variability directly influences the detection of medium- and large-sized vertebrates in French Guiana. However, habitat heterogeneity between surveyed sites in Australian tropical rainforests may cause detection bias in birds (Anderson et al., 2015).

The low population densities of large animals in the Guiana Shield and reduced visibility in neotropical rainforests result in few objects being detected that fit the detection function and, thus, induce high uncertainty about the detection probability of many species. This is particularly the case for rare or cryptic species, many of which are vulnerable to habitat loss or human disturbances. Because population size is one of the main IUCN Red List criteria (IUCN, 2001) in assessing population status and threat level, testing the predictive power of biological traits in correcting detection biases is of great importance.

From multi-species surveys from across French Guiana that used the distance sampling method, we modeled the probability of detection as a function of covariate groups to answer the following questions : 1) Does environmental heterogeneity introduce strong bias in abundance estimates in neotropical *terra firme* rainforests? 2) Do biological traits strongly shape detection curves among neotropical medium- and large-sized animals? 3) Are detectability curves more affected by species biological traits or by forest environmental conditions? To answer these questions, we used a model selection process to determine the covariates of biological traits or environmental conditions that significantly influence animal detection.

## Materials and methods

### Study area.

French Guiana covers  $\sim 85,000$  km<sup>2</sup> in the eastern part of the Guiana Shield between Suriname and the Brazilian state of Amapa ( $^{\circ}4$  N,  $^{\circ}53$  W). Altitude is generally between 0 and 200 m a.s.l. (mean 140 m), with only a few peaks above 800 m. The climate is equatorial, with annual rainfall ranging from 3,600 mm in the northeast to 2,000 mm in the south and west, with a mean annual temperature of  $\sim 26^{\circ}\text{C}$ . The number of consecutive months with less than 100 mm of precipitation (dry season between July and November) varies from two in the north to three in the south, with high inter-annual variations (Wagner et al., 2011). The geological background is 2.2-1.9 Ga crystalline basement, which makes up the oldest and most homogeneous part of the Guiana Shield (Delor et al., 2003). Savannas and mangroves occur only in the coastal sedimentary plain, while evergreen rainforest covers more than 90% of the inland territory (FAO, 2010).

This work is based on data from 19 study sites in *terra firme* rainforests distributed throughout French Guiana (Fig. 2.1) of which all but one are either located within a territory under strict protection laws or far enough (at least 6 km on foot) from human activities to be considered as exempt from hunting pressure, including from indigenous communities.

### Line transect sampling.

We used the distance sampling method based on visual counts of medium- and large-sized vertebrates recorded along line transects. The observer walked along a line, recording detected objects and measuring the perpendicular distance between the line transect and the object using a laser range finder accurate to the nearest meter. The relevant sample unit is an observation, i.e., an individual, a group or a subgroup. The distance of arboreal species from the line transect was measured to the location of objects on the ground by vertical projection. In social species such as primates, distances were measured to the center of the group (Peres, 1999; Buckland et al., 2012). At each site, three to four radial line transects were walked from a central point. Transects were very narrow ( $< 1$  m), and cut in advance to avoid habitat modification and animal disturbance (Peres, 1999). Each transect was divided into thirty 100-m units using numbered markers. Detected objects were assigned to their appropriate unit. Each line transect was walked at  $\sim 1$  km hr<sup>-1</sup> by one observer (CRH, TD and others). The observers systematically alternated transect lines on consecutive days to avoid strong observer biases. Each site

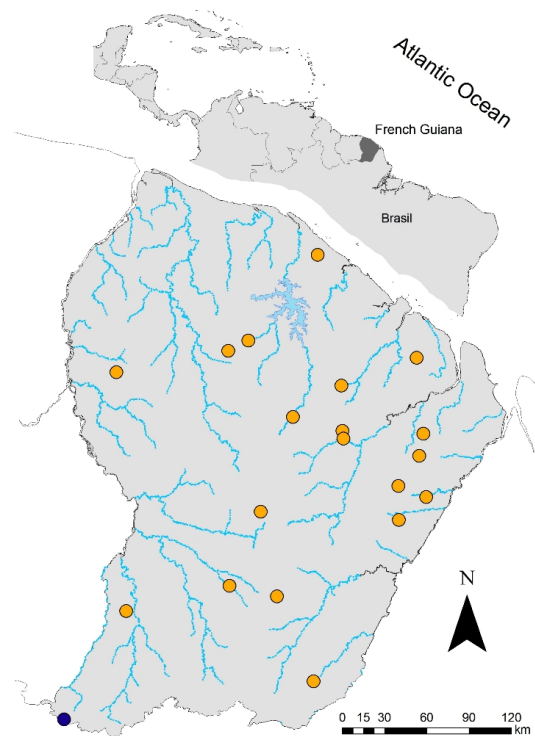


FIGURE 2.1 – Study area in French Guiana, northern South America, showing the 19 survey sites used in the model inference (orange circles). The Mitaraka survey site in the extreme southern part of French Guiana (violet circle) was chosen to illustrate the possibility of calculating the detection probability of a localized species based on its biological traits.

was surveyed every morning (07 :00-11 :00) and afternoon (14 :30-18 :00) during a field session that lasted 7 to 9 consecutive days (except at one site, where the session lasted 16 days). A single field session was conducted per site.

All sessions were conducted between 2005 and 2013. 19 sites were surveyed during the dry season (i.e., between July 9 and November 25). 1 site was surveyed in January (beginning of rain season). Therefore almost all surveys were carried out under clear-sky conditions. Sampling was suspended during rain, which can affect visibility and audibility. The observer waited until the effects (i.e. strong wind, water dripping from foliage) had completely stopped before continuing.

## Detection covariates.

Observer bias is known to sometimes modify detection probability (Garel et al., 2005; Alldredge et al., 2007; Anderson et al., 2015). Therefore we first tested for an observer effect (as a factor covariate with 38 individuals) and whether it had a limited effect on animal detection in this study. After analyzing the possibility of observer bias we focused on assessing the effects of biological traits and environmental conditions on animal detection probability.

Biological traits were classified into two subgroups : morphological (Tables 2.1a and 2.2a) and behavioral (Tables 2.1b and 2.2b). We identified and described the 12 biological traits from scientific publications and iconographic databases such as camera trap pictures or handbook illustrations (Emmons & Feer, 1997; Hilty, 2003) for each species encountered. The first two morphological covariates are body mass and body size i.e., the average length from nose tip to inflection point of the tail for mammals and from bill tip to tail tip for birds (see Richard-Hansen et al. (1999) for available data for French Guiana ; otherwise, Hilty (2003) for birds and Emmons & Feer (1997)) for mammals. When the measures were different for both sexes (sexual dimorphism), we used the median value. We used three additional morphological characteristics that can play a role in animal detection and can be related to forms of camouflage : main body color, coloration pattern and countershading. Four colors were used to describe the main body color of each species : red, grey-brown, yellow-white and black. We used three coloration pattern types, i.e., mottled, disruptive and uniform (Fig. 2.2a, b and c), that differ in the sizes of the light and dark components of the body coloration based on cephalopod model species (Hanlon et al., 2009). We also used the absence or presence of countershading (where the upper part of the body is darker than the lower part) as a covariate because it is a complementary and important form of camouflage that potentially limits detection. In countershading, the darker surface of the animal is exposed to direct sunlight, but the lighter opposite side is in the shade ; this pattern which cancels out shadow/light cues (self-shadow concealment) and obscures an animal's three-dimensional form (obliterative shading) (Stevens & Merilaita, 2009a).

The other biological traits that affect animal detection are related to behavior. The following factors were included as biological trait covariates : 1) activity cycle, classified as diurnal, nocturnal or diurnal/nocturnal, and 2) trophic group, classified as a) phytophagous (i.e., frugivorous, folivorous or granivorous), b) omnivorous or c) animalivorous

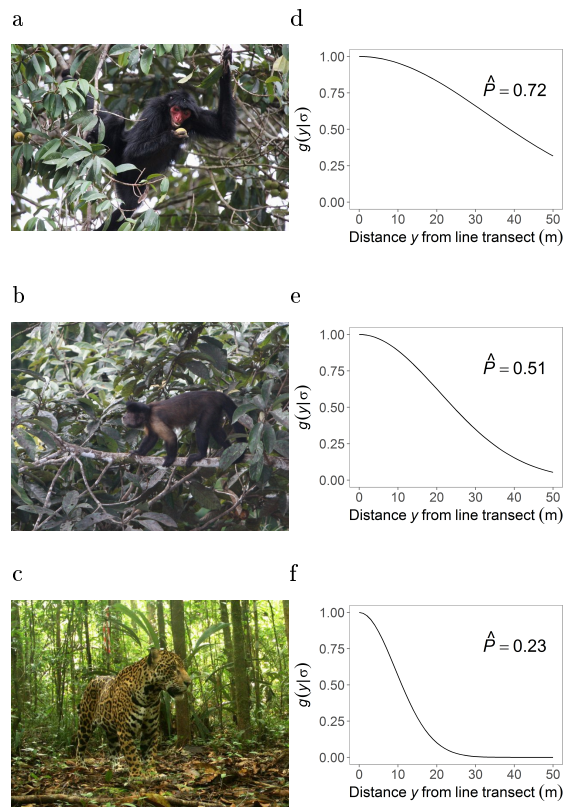


FIGURE 2.2 – Illustrations of coloration pattern types and their effects with other biological traits (i.e., height of substrate preference, social structure and body size) on the shape of the detection function. a) Uniform pattern of a black spider monkey [Photo credits : Eric Hansen] ; b) Disruptive pattern of a Guianan brown capuchin [Photo credits : Frédéric Blondy] ; c) Mottled pattern of a jaguar [Photo credits : ONCFS]. Effects of biological traits on the shape of fitted detection function of the top-ranked TRAIT model for 3 species ; d) Black spider monkey :  $\sigma_i = 3.53$  for uniform pattern, height of substrate preference = 5 (uppermost level of the forest), social structure = 3 and body size = 0.54 m, e) Guianan brown capuchin :  $\sigma_i = 3.03$  for disruptive pattern, height of substrate preference = 2 (low and middle levels), social structure = 3 and body size = 0.42 m ; (f) Jaguar :  $\sigma_i = 2.23$  for mottle pattern, height of substrate preference = 0 (ground), social structure = 1 and body size = 1.47 m.

(i.e., carnivorous or insectivorous (Meyer et al., 2011)). The species were also classified by ordinal covariates according to their 1) substrate preference height (terrestrial species and arboreal species using the lower to upper levels of forests) and 2) social structure, including solitary, family (i.e., a couple with young or subadult individuals) or small sub-

TABLE 2.1 – Summary of qualitative covariates of biological traits (morphological and behavioral descriptors) that potentially cause variations in detection probability between species.

| Acronyms                          | Variable            | Levels        | <i>n</i> | %    |
|-----------------------------------|---------------------|---------------|----------|------|
| a - Morphological characteristics |                     |               |          |      |
| COL                               | Body colors         | Black         | 4        | 13.8 |
|                                   |                     | Grey-brown    | 19       | 65.5 |
|                                   |                     | Red           | 4        | 13.8 |
|                                   |                     | Yellow-white  | 2        | 6.9  |
| COUNT                             | Countershading      | Absence       | 15       | 51.7 |
|                                   |                     | Presence      | 14       | 48.3 |
| PATRN                             | Coloration patterns | Disruptive    | 6        | 20.7 |
|                                   |                     | Mottle        | 5        | 17.2 |
|                                   |                     | Uniform       | 18       | 62.1 |
| b - Behavioral characteristics    |                     |               |          |      |
| ACT                               | Activity            | Diurnal       | 22       | 75.9 |
|                                   |                     | Nocturnal     | 0        | 0.0  |
|                                   |                     | Both          | 7        | 24.1 |
| TROP                              | Trophic groups      | Animalivorous | 5        | 17.2 |
|                                   |                     | Omnivorous    | 5        | 17.2 |
|                                   |                     | Phytophagous  | 19       | 65.5 |

*Notes* : **n** = number of species by level and % = percentage of species by level.

TABLE 2.2 – Summary of quantitative covariates of biological traits (morphological and behavioral descriptors) that potentially cause variations in detection probability between species.

| Acronyms                          | Variables                      | Median | 90%range   | Units |
|-----------------------------------|--------------------------------|--------|------------|-------|
| a - Morphological characteristics |                                |        |            |       |
| MASS                              | Body mass                      | 4.4    | 0.4 - 86.5 | kg    |
| SIZE                              | Body size                      | 0.6    | 0.3 - 1.5  | m     |
| b - Behavioral characteristics    |                                |        |            |       |
| SOCIAL                            | Social structure               | 1      | 1 - 3      | -     |
| HGT                               | Height of substrate preference | 0      | 0 - 3.2    | -     |
| ALESC                             | Alarm and escape noises        | 2      | 0 - 3      | -     |
| CALLS                             | Calls                          | 0      | 0 - 2.8    | -     |
| NMOV                              | Noises-Movements               | 2      | 0 - 3      | -     |



groups, and more-complex social groups with more than two reproductive adults. Three additional covariates were computed based on expert opinions to assess to what extent different cues help them detect each species (locate objects and identify species) : alarm and escape noises, intragroup or intraspecific calls, and noises and movements caused by movement and foraging (e.g., walking on leaves, jumping from branch to branch, or causing fruits to fall). We asked them to note the usefulness of cues from 0 (not useful) to 3 (useful in almost all detections). We completed missing data for poorly observed species using a literature search from scientific publication on fauna of lowland Central and South American rainforests. We used the median value of notes of experts' responses (5 experienced observers and/or biologists) for each covariate and each species.

The environmental conditions were described for each 100 m line transect unit. From a large number of physical, forest structure, and taxonomic descriptors, we selected 13 quantitative covariates that could potentially cause variation in detection (Table 2.3). Slope (i.e., mean slope and maximum slope) can reduce visibility for observers due to the increased difficulty of moving along the line transect. Eleven descriptors of forest structure can potentially limit visibility on each side of the line transect, including understory abundance, liana abundance, canopy openings, canopy height, small palm density, small palm abundance, total tree density with diameter at breast height measured 130 cm above the forest floor (DBH)  $\geq 20$  cm, tree [20-35[ cm DBH density, tree [35-55[ cm DBH density, tree [55-80[ cm DBH density, and the size of tree-fall gaps. Descriptions of the environmental conditions of transects were carried out during the dry season over a period of 1 month before conducting species counts.

## Data analysis

**Summarizing biological traits and environmental conditions.** - We used multivariate analyses with the aim, first, of limiting the colinearity between covariates which can be problematic for parameter estimation in subsequent modeling. Second, we chose to use explanatory descriptors as covariates instead of the sites scores along the ordination axes (eigenvectors) since it is more easily interpretable and useful in prediction. Finally, multivariate analyses allows us to get a criterion to retain a pertinent number of axes, and thus of explanatory descriptors. Using Hill-Smith analysis as our principal component analysis (PCA) provides all required properties.

Given the different natures of the biological trait descriptors (binary, qualitative, ordinal and continuous), we ran a Smith-Hill analysis on the dataset of 12 covariates (Hill

TABLE 2.3 – Summary of environmental condition covariates (physical and forest descriptors) that potentially cause variations in detection probability across transect units.

| Acronyms | Variables                   | Median | 90%range      | Units                 |
|----------|-----------------------------|--------|---------------|-----------------------|
| SLO      | Mean slope                  | 8.0    | 1.1 - 25.9    | %                     |
| MSLO     | Maximum slope               | 18.0   | 2 - 50        | %                     |
| USD      | Understory abundance        | 2.0    | 1 - 3         | -                     |
| LIAN     | Liana abundance             | 1.0    | 0 - 2         | -                     |
| CAN      | Canopy openings             | 2.0    | 1 - 3         | -                     |
| HCAN     | Canopy height               | 35.0   | 25 - 45       | m                     |
| SPD      | Small palm density          | 185.7  | 15.5 - 541.8  | stem ha <sup>-1</sup> |
| PALM     | Small palm abundance        | 1.0    | 0 - 3         | -                     |
| TOTTR    | Total tree density          | 190.7  | 121.2 - 273.2 | stem ha <sup>-1</sup> |
| SMLTR    | Tree [20-35 cm DBH] density | 115.0  | 57.3 - 185.1  | stem ha <sup>-1</sup> |
| MEDTR    | Tree [35-55 cm DBH] density | 50.0   | 20 - 86.9     | stem ha <sup>-1</sup> |
| LRGTR    | Tree [55-80 cm DBH] density | 20.8   | 5 - 44.6      | stem ha <sup>-1</sup> |
| GAPS     | Size of tree-fall gaps      | 0.0    | 0 - 2         | -                     |

*Notes* : Liana and palm abundances are recorded as ordinal categories : 0 = absent, 1 = present (but with few individuals), 2 = abundant (individuals are visible in all directions) and 3 = very abundant (individuals impede movement). Canopy openings (presence of gaps in the canopy) : 0 = a maximum of 1 gap, 1 = several gaps, 2 = high number of gaps and 3 = isolated trees. Understory abundance : 0 = soil visibility > 50 m, 1 = soil visibility > 25 and < 50 m, 2 = visibility > 15 and < 25 m and 3 = soil visibility < 15 m; size of the tree-fall gaps : 0 = absence of tree-fall gaps, 1 = total size of tree-fall gaps > 0 and < 260 m<sup>2</sup> and 2 = total size of tree-fall gaps ≥ 260 m<sup>2</sup>.

& Smith, 1976) and retained the first axes that contributed to 80% of the total inertia and, thus, the variable most associated with each of these selected factorial axes. For the environmental conditions, we, first, log-transformed the mean slope, maximum slope and number of small palms to limit the effect of extreme values. Second, we ran a PCA on the entire environmental dataset (13 covariates). Third, the number of axes/principal components retained was selected according to the Kaiser (1960) rule, which recommends retention of only those axes with an eigenvalue at least equal to 1. Finally, we retained the environmental variable most correlated with each selected PCA axis as with the biological trait covariates. All retained variables from these two multivariate approaches were used in the following models.

**Modeling detection probabilities of species.** - In distance sampling analyses, the probability of object detection was computed using its perpendicular distances from

the transect line. Marques & Buckland (2003) generalized the method for incorporating multiple covariates into line transect sampling to minimize or eliminate biases in detection when objects are easier to detect in some circumstances than in others.

We pooled the data for all species (the sampling efforts over 3,070 km for 19 sites ; see the grey circles in Fig. 2.1) that were detected more than 3 times in the field. We chose the half-normal key function because fewer problems are encountered using it than when using the hazard-rate function (Marques et al., 2007). The key function was fitted to the ungrouped data (i.e., not grouped into interval distances) because of the large quantity of data. Observations beyond 50 m distance were removed.

**Model selection and model averaging.** - We created three global models which correspond to different strategies : environmental conditions only (explanatory covariates retained by PCA) ; biological traits only (those retained by Smith-Hill analyses) ; and both biological traits and environmental conditions. These three global models are named ENV., TRAIT and ENV.+TRAIT respectively. We performed multiple-covariate distance sampling (Marques & Buckland, 2003) to rank the candidate models (specific case of the global model) for each of the three global models. We omitted interactions between covariates in order to limit parameters to a manageable number. Following Sólymos et al. (2013) we compared models using the Bayesian information criterion (BIC) rather than the Akaike information criterion (AIC). BIC is known for more robust predictions than AIC which tends to over adjust the model i.e., to select too many variables since it can fail to penalize the addition of covariates. (Barker & Link, 2015). Model weights calculated from the BIC were used to compare the candidate models.

We explored all possible combinations of covariates to build the set of candidate models ; therefore each covariate appeared an equal number of times within the set of candidate models. On this basis, the combined weight of each covariate (relative variable importance) was calculated as a sum of the model weights ( $w_i$ ) over all of the candidate models in which the considered parameter appears (Burnham & Anderson, 2002). The combined weight can thus be considered as explaining the influence of covariates (environmental conditions, biological traits or both) on animal detection by observers. We averaged the estimated predictions (detection probabilities) of each candidate model by weighting them by their  $w_i$  to predict the detection probability for human observers. The 90% range of estimated predictions of each species were computed from, first, the variations in environmental conditions (environmental condition covariates) for the ENV.+TRAIT model (x axis on the Fig. 2.3a and b) and from, second, the site-specific

effects (site covariate) for the FULL model (y axis).

The best models of the three global models (ENV., TRAIT and ENV.+TRAIT) were compared with the SITES model (in which the sites are used as the covariate factor), the SPECIES model (in which species is the covariate factor), and the FULL model (both sites and species as covariate factors) (see Table 2.4). The efficiency of the prediction power of the global models (ENV., TRAIT and ENV.+TRAIT) can be interpreted as the extent to which site covariates, species covariates, or both site and species covariates (SITE, SPECIES and FULL models) can be replaced with environmental condition covariates and/or biological trait covariates. This efficiency was measured by the absolute difference between detection probability predictions of a global model (e.g., ENV.+TRAIT model) and the corresponding model (e.g., FULL model) for each species. We used the mean of the absolute differences to see how much the detection probability prediction of each species deviated from the others.

All analyses were conducted using R software (version 3.0.3) with *ade4* (Dray & Dufour, 2007) and *Distance* (Miller, 2015) packages. Figures were generated using the *ggplot2* package (Wickham et al., 2016).

## Results

The number of observations was 2,984 (after omitting observations >50m) for 29 species. The 10 most abundant species represented 75.3% of the observations. Of the thirty-eight observers, nine made 55.9% of observations. OBS. model was 92 BIC units higher than the SITE model, 143.0 BIC units higher than the NULL model and 687.7 BIC units higher than the SPECIES model (Table 2.4). Thus detection variability related to observers' identity is far less important than species identity.

The biological trait covariates selected by the the Smith-Hill analysis were social structure, height of substrate preference, coloration pattern type, main body color and body size. The top-ranked model represented ~98% of the model weights, indicating that this model outperformed than the others (Table 2.5). Thus, the detection probability likely differed according to the following four biological traits : height of substrate preference (*hgt*), coloration pattern types (*patrn*), social structure (*social*) and body size (*size*). The signs of parameter (Table 2.6) indicated that the detection probability of a species increases with the height of substrate preference. Second, mottled animals tend to be less

detectable than animals with uniform or disruptive patterns. Third, the larger the size of a species' social structure (i.e., solitary, family or sub-groups, and grouped-lifestyle species) is, the more detectable that species is. Finally, animal detectability increases with body size.

TABLE 2.4 – BIC score results of OBS. model and the best candidates of the ENV., TRAIT and ENV.+TRAIT global models (called b[ENV.], b[TRAIT] and b[ENV.+TRAIT]) compared with the SITE, SPECIES and FULL models, respectively.

| Model description         | BIC                   | $\Delta$ BIC | $K$ | $-2l$    |
|---------------------------|-----------------------|--------------|-----|----------|
| $p(\text{b[ENV.+TRAIT]})$ | 19792.21 <sup>1</sup> | 0.00         | 6   | 19744.20 |
| $p(\text{b[TRAIT]})$      | 19792.21 <sup>1</sup> | 0.00         | 6   | 19744.20 |
| $p(\text{SPECIES})$       | 19876.57              | 84.36        | 29  | 19644.54 |
| $p(\text{FULL})$          | 19972.82              | 180.61       | 47  | 19596.77 |
| $p(\text{b[ENV.]})$       | 20565.24              | 773.03       | 2   | 20549.24 |
| $p(\text{NULL})$          | 20571.30              | 779.09       | 1   | 20563.30 |
| $p(\text{SITE})$          | 20622.25              | 830.04       | 19  | 20470.23 |
| $p(\text{OBS.})$          | 20714.25              | 922.04       | 38  | 20410.21 |

*Notes* : ENV., TRAIT and ENV.+TRAIT are the models that include all the environmental conditions covariates, all the biological traits covariates and all the environmental conditions and biological traits covariates, respectively. The OBS., SITE, SPECIES and FULL models are the models that include the observers, the sites, the species and both the sites and the species as factor covariates. For each described model,  $\Delta$ BIC is the difference between its BIC value and the minimum BIC of the set of all candidate models,  $K$  = the number of estimated parameters,  $-2l$  = negative log likelihood. <sup>1</sup>In both cases, the same covariates were selected as top-ranked models (i.e., height of substrate preference, coloration pattern types, social structure and body size). See Table 2.5 and Table 2.8 for model details.

TABLE 2.5 – Summary of model selection procedure for biological trait covariates based on BIC.

| Model description   | BIC      | $\Delta\text{BIC}$ | $w_i$ | $\text{CumBIC}.w$ | $K$ | $-2l$   |
|---|----------|--------------------|-------|-------------------|-----|---------|
| $p(\text{SPECIES})$   | 19876.57 |                    |       |                   | 29  | 19644.5 |
| $p(\text{social} + \text{hgt} + \text{patrn} + \text{size})$              | 19792.3  | 0.00               | 0.98  | 0.98              | 6   | 19744.2 |
| $p(\text{social} + \text{hgt} + \text{patrn})$                            | 19799.8  | 7.49               | 0.02  | 1.00              | 5   | 19759.7 |
| $p(\text{hgt} + \text{patrn})$  | 19807.5  | 15.19              | 0.00  | 1.00              | 4   | 19775.4 |
| $p(\text{hgt} + \text{patrn} + \text{size})$                              | 19808.8  | 16.57              | 0.00  | 1.00              | 5   | 19768.8 |
| $p(\text{social} + \text{hgt} + \text{patrn} + \text{col} + \text{size})$ | 19810.5  | 18.25              | 0.00  | 1.00              | 9   | 19738.4 |
| $p(\text{hgt} + \text{patrn} + \text{col})$                               | 19814.3  | 22.02              | 0.00  | 1.00              | 7   | 19758.2 |
| $p(\text{hgt} + \text{patrn} + \text{col} + \text{size})$                 | 19814.7  | 22.38              | 0.00  | 1.00              | 8   | 19750.6 |
| $p(\text{social} + \text{hgt} + \text{patrn} + \text{col})$               | 19817.3  | 25.03              | 0.00  | 1.00              | 8   | 19753.2 |
| $p(\text{social} + \text{hgt} + \text{col} + \text{size})$                | 19844.2  | 51.92              | 0.00  | 1.00              | 7   | 19788.1 |

*Notes* : The first line shows the SPECIES model, in which species is used as a factor covariate (species effect on detection). this model can be compared with the first-ranked models of the selection procedure in the subsequent lines. For each candidate model of biological traits,  $\Delta\text{BIC}$  is the difference between its BIC value and the minimum BIC of the set of all candidate models, and  $w_i$  is the Bayesian weight of a model, which represents the probability that a given model is the true model among the entire set of candidate models,  $\text{Cum}.w$  = cumulative Bayesian weight,  $K$  = the number of estimated parameters, and  $-2l$  = negative log likelihood. The models are ranked in ascending order of  $\Delta\text{BIC}$ ; only the first 9 models are shown :  $\text{hgt}$  = height of substrate preference,  $\text{patrn}$  = coloration pattern type,  $\text{social}$  = social structure,  $\text{col}$  = main body color,  $\text{size}$  = body size.

TABLE 2.6 – Parameter estimates ( $\beta$ ) and their 95% confidence limits ( $CL_{95\%}$ ) of the best models of the selection procedures for the ENV., TRAIT and ENV.+TRAIT models.

| Covariates                  | $p(can)$ |              | $p(social+hgt+patrn+size+can)$ |              | $p(social+hgt+patrn+size)$ |              |
|-----------------------------|----------|--------------|--------------------------------|--------------|----------------------------|--------------|
|                             | $\beta$  | $CL_{95\%}$  | $\beta$                        | $CL_{95\%}$  | $\beta$                    | $CL_{95\%}$  |
| Intercept :                 |          |              |                                |              |                            |              |
| Disruptive [ <i>patrn</i> ] | 2.73     | 2.7, 2.75    | 2.25                           | 2.07, 2.42   | 2.24                       | 2.07, 2.42   |
| Uniform [ <i>patrn</i> ]    |          |              | -0.07                          | -0.18, 0.04  | -0.07                      | -0.18, 0.04  |
| Mottle [ <i>patrn</i> ]     |          |              | -0.5                           | -0.63, -0.38 | -0.51                      | -0.63, -0.38 |
| <i>social</i>               |          |              | 0.09                           | 0.06, 0.12   | 0.09                       | 0.06, 0.12   |
| <i>hgt</i>                  |          |              | 0.18                           | 0.15, 0.21   | 0.18                       | 0.15, 0.21   |
| <i>size</i>                 |          |              | 0.44                           | 0.23, 0.65   | 0.44                       | 0.23, 0.65   |
| <i>can</i>                  | -0.05    | -0.07, -0.03 | -0.03                          | -0.05, 0     |                            |              |

Notes : ENV., TRAIT and ENV.+TRAIT are the models that include all the environmental condition covariates, all the biological trait covariates, and all the environmental condition and biological trait covariates, respectively : *hgt* = height of substrate preference, *patrn* = coloration pattern type; *social* = social structure, *col* = main body color, *size* = body size, *can* = canopy openings. The  $p(social+hgt+patrn+size)$  is the first-ranked model among the TRAIT and ENV.+TRAIT candidate models, the  $p(social+hgt+patrn+size+can)$  is the second-ranked model among the ENV.+TRAIT candidate models, and  $p(can)$  is the first-ranked model of the ENV. candidate models. See Tables 2.5, 2.7 and 2.8 for detailed model procedures.

TABLE 2.7 – Summary of model selection procedure for environmental condition covariates based on BIC.

| Model description                            | BIC     | $\Delta\text{BIC}$ | $w_i$ | $\text{CumBIC}.w$ | $K$ | $-2l$   |
|--|---------|--------------------|-------|-------------------|-----|---------|
| $p(\text{SITE})$                             | 20622.3 |                    |       |                   | 19  | 20470.2 |
| $p(\text{can})$                              | 20565.3 | 0.00               | 0.67  | 0.67              | 2   | 20549.2 |
| $p(\text{can} + \text{palm})$                | 20567.5 | 2.26               | 0.22  | 0.89              | 3   | 20543.5 |
| $p(\text{palm})$                             | 20570.8 | 5.53               | 0.04  | 0.93              | 2   | 20554.8 |
| $p(\cdot)$                                   | 20571.3 | 6.05               | 0.03  | 0.96              | 1   | 20563.3 |
| $p(\text{can} + \text{smltr})$               | 20573.2 | 7.94               | 0.01  | 0.98              | 3   | 20549.2 |
| $p(\text{can} + \text{slo})$                 | 20573.3 | 8.00               | 0.01  | 0.99              | 3   | 20549.2 |
| $p(\text{can} + \text{smltr} + \text{palm})$ | 20575.3 | 10.08              | 0.00  | 0.99              | 4   | 20543.3 |
| $p(\text{can} + \text{slo} + \text{palm})$   | 20575.5 | 10.20              | 0.00  | 1.00              | 4   | 20543.4 |
| $p(\text{slo} + \text{palm})$                | 20578.8 | 13.51              | 0.00  | 1.00              | 3   | 20554.7 |

*Notes* : The first line shows the SITE model, in which the site was used as a factor covariate (site effect on detection). This can be compared with the first-ranked models of the selection procedure in the subsequent lines. For each candidate model of environmental conditions,  $\Delta\text{BIC}$  is the difference between its BIC value and the minimum BIC of the set of all candidate models, and  $w_i$  is the Bayesian weight for a model, which represents the probability that a given model is the true model among the entire set of candidate models :  $\text{Cum}.w$  = cumulative Bayesian weight,  $K$  = the number of estimated parameters,  $-2l$  = negative log likelihood. Models are ranked in ascending order of  $\Delta\text{BIC}$ , and only the first 9 models are shown : *can* = canopy openings, *palm* = small palm abundance, *slo* = mean slope, *smltr* = tree [20-35] cm density.



TABLE 2.8 – Summary of model selection procedure for environmental condition and biological trait covariates based on BIC.

| Model description   | BIC     | $\Delta\text{BIC}$ | $w_i$ | $\text{CumBIC}.w$ | $K$ | $-2l$   |
|---|---------|--------------------|-------|-------------------|-----|---------|
| $p(\text{FULL})$  | 19972.8 |                    |       |                   | 47  | 19596.8 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{size} + \text{hgt})$                              | 19792.3 | 0.00               | 0.79  | 0.79              | 6   | 19744.2 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{size} + \text{hgt} + \text{can})$                 | 19797.1 | 4.81               | 0.07  | 0.86              | 7   | 19741.0 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{size} + \text{hgt} + \text{palm})$                | 19797.9 | 5.59               | 0.05  | 0.91              | 7   | 19741.8 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{size} + \text{hgt} + \text{smltr})$               | 19798.5 | 6.25               | 0.03  | 0.95              | 7   | 19742.4 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{hgt})$  | 19799.8 | 7.49               | 0.02  | 0.97              | 5   | 19759.7 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{size} + \text{hgt} + \text{slo})$                 | 19800.3 | 8.01               | 0.01  | 0.98              | 7   | 19744.2 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{size} + \text{hgt} + \text{can} + \text{smltr})$  | 19802.7 | 10.43              | 0.00  | 0.99              | 8   | 19738.6 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{size} + \text{hgt} + \text{can} + \text{palm})$   | 19803.5 | 11.26              | 0.00  | 0.99              | 8   | 19739.4 |
| $p(\text{social} + \text{patrn} + \text{size} + \text{hgt} + \text{smltr} + \text{palm})$ | 19803.8 | 11.54              | 0.00  | 0.99              | 8   | 19739.7 |

*Notes* : The first line shows the FULL model, in which both the site and species are used as factor covariates (site and species effects on detection). This can be compared with the first-ranked models of the selection procedure in the subsequent lines. For each candidate model of environmental conditions and biological traits,  $\Delta\text{BIC}$  is the difference between its BIC value and the minimum BIC of the set of all candidate models, and  $w_i$  is the Bayesian weight for a model, which represents the probability that a given model is the true model in the whole set of candidate models,  $\text{Cum}.w$  = cumulative Bayesian weight,  $K$  = the number of estimated parameters,  $-2l$  = negative log likelihood. The models are ranked in ascending order of  $\Delta\text{BIC}$ ; only the first 9 models are shown :  $\text{hgt}$  = height of substrate preference,  $\text{patrn}$  = coloration pattern type,  $\text{social}$  = social structure,  $\text{col}$  = main body color,  $\text{size}$  = body size;  $\text{can}$  = canopy openings,  $\text{palm}$  = small palm abundance,  $\text{slo}$  = mean slope,  $\text{smltr}$  = tree [20-35] cm density.

The environmental condition covariates selected by PCA were mean slope, canopy openings, small palm density and tree (20-35cm) DBH density. The two highest-ranked models represented  $\sim 67\%$  and  $\sim 22\%$  of the model weights, indicating that these models were significantly better among the candidate models (Table 2.7). The canopy openings covariate (*can*) was in the top two ranks, with a combined weight of 0.92, which supports the hypothesis that this covariate affected the detection probability of objects. The other covariates had low combined weights, suggesting that they were unlikely to influence animal detection probability. The parameter value showed that the canopy openings covariate had a negative correlation with the detection probability of animals (Table 2.6). The model  $p(\textit{can})$  was 57 BIC units lower than the SITE model but only 6 BIC units higher than the NULL model, showing that the canopy openings play a significant but minor role in shaping detection curves.

The top seven ENV.+TRAIT models represented up to 99% of the model weights (Table 2.8). Each of these seven models included the following covariates : height of substrate preference (*hgt*), coloration pattern types (*patrn*), social structure (*social*) and body size (*size*), with one exception (absence of body size in the fifth-ranked model). The top-ranked model received a model weight of  $\sim 79\%$ , indicating a good degree of support, and it included four biological traits but no environmental variables. The first environmental variable (canopy openings) appeared in the second-ranked model, with a negative effect on detection probability (Table 2.6). The combined weights of the environmental condition effects were mean slope (*slo*) : 2% ; tree [20-35] cm density (*smltr*) : 4% ; small palm density (*palm*) : 6% ; and canopy openings (*can*) : 8%.

Table 2.4 gives the BIC score results of the best candidates of the ENV., TRAIT and ENV.+TRAIT global models to simplify comparisons with the SITE, SPECIES and FULL models (see *Data analysis*). The best ENV.+TRAIT ( $b[\text{ENV.+TRAIT}]$ ) and best TRAIT ( $b[\text{TRAIT}]$ ) models were identical ( $p(\textit{social+hgt+patrn+size})$ ), with a BIC of 19792.2. The best models were 84.4 BIC units lower than the SPECIES model and 180.6 BIC units lower than the FULL model. Thus, our results indicate that the effects of the four biological traits can summarize species effects efficiently. With only six parameters, we obtained a model adjustment similar to the SPECIES model, which had a larger number of parameters. The high discrepancy between the SPECIES and SITE models shows that detection variation between species is far more important than detection variation between sites. The discrepancy between the NULL and SITE models was relatively low ; therefore, the site-specific effects appear to be negligible compared to the species-specific

effects.

Comparing the ENV.+TRAIT detection probabilities (model-averaged prediction of the fourth-ranked models, which corresponds to a cumulative weight of 0.95) to the FULL detection probabilities showed a highly significant relationship between the predictions based on both models, with a mean absolute error of 0.08 (Fig. 2.3a). The discrepancy of the predictions were relatively important for 7 of the 29 species (outside the grey area in the figure). The detection probabilities predicted by the ENV.+TRAIT model tend to be slightly higher than those of the FULL model.

The giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*), pale-throated three-toed sloth (*Bradypus tridactylus*), puma (*Puma concolor*) and variable chachalaca (*Ortalis motmot*) were the species that deviated most from the perfect correspondence between the predictions of the 2 models (1 :1 line of Fig. 2.3a). Their ENV.+TRAIT model detection probabilities were relatively higher ( $\sim 0.20-0.30$ ) than those of the FULL model.

The most easily detected species are monkeys : Guianan red howler monkey (*Alouatta macconnelli*), black spider monkey (*Ateles paniscus*), weeper capuchin (*Cebus olivaceus*), white-faced saki (*Pithecia pithecia*), Guianan brown capuchin (*Sapajus [Cebus] apella*), golden-handed tamarin (*Saguinus midas*) and common squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). The predicted detection probabilities of these species were among the highest and ranged from 0.38 for the golden-handed tamarin to 0.73 for the black spider monkey (see the monkey cluster in Fig. 2.3b). The least-detectable animals and their detection probabilities were as follows : one feline, the jaguar (*Panthera onca*) 0.23 ; three birds (birds1 cluster in Fig. 2.3b), *Crypturellus spp.* (family Tinamidae) 0.18, great tinamou (*Tinamus major*) 0.18, and marbled wood-quail (*Odontophorus gujanensis*) 0.21 ; and one reptile, the yellow-footed tortoise (*Geochelone denticulata*) 0.18.

Animals with intermediate detection probability values were : the ungulates (ungulates cluster in Fig. 2.3b), including the amazonian brown brocket deer (*Mazama nemorivaga*) 0.32, red brocket (*Mazama americana*) 0.34, lowland tapir (*Tapirus terrestris*) 0.38, white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) 0.39, collared peccary (*Pecari tajacu*) 0.38, and caviomorph rodents, including the red-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) 0.30 and red acouchi (*Myoprocta acouchy*) 0.28.

While the Birds1 cluster represents low-detected bird species, the Birds2 cluster (Fig. 2.3b) represents bird species with slightly higher detection probabilities of  $\sim 0.36-0.43$  : marail guan (*Penelope marail*), black curassow (*Crax alector*), variable chachalaca and

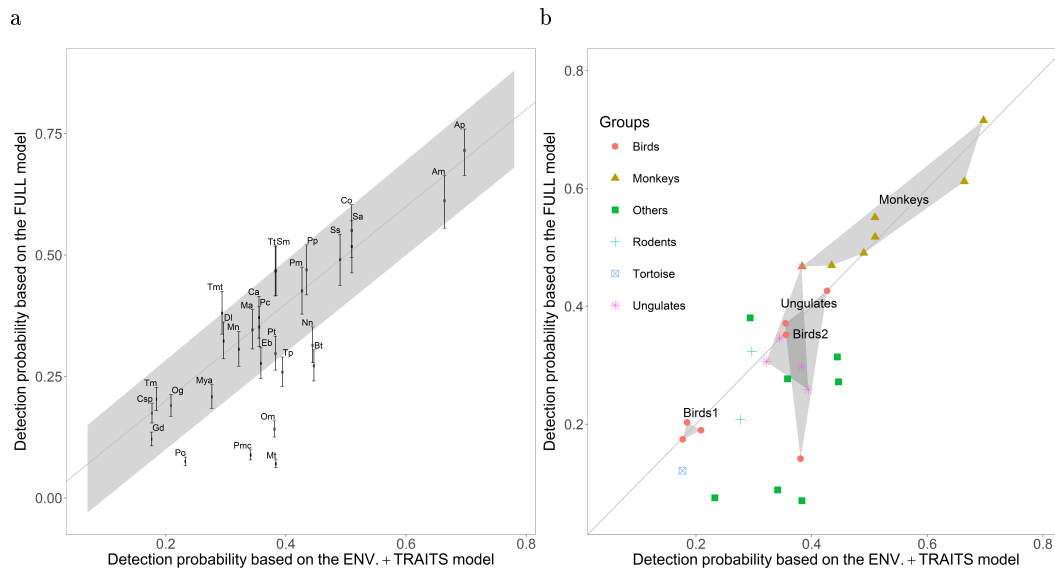


FIGURE 2.3 – Comparison between the predicted detection probabilities based on the model-average of the ENV.+TRAIT multimodel inference (median of predicted values in all the environmental conditions of the surveys) and the FULL model, i.e., with sites and species as factor covariates (median of predicted values in all of the sites) for the 29 medium- and large-sized vertebrates living in tropical rainforests. The gray diagonal lines indicate 1 : 1 lines (perfect correspondence) between the predictions of the 2 models. Bars show the 90% range of the predicted values of the 2 models, considering both between-site variations in environmental conditions for the ENV.+TRAIT model and site effects for the FULL model. The horizontal bars appear very short due to 1) a high weight (0.79) of  $p(\text{social}+\text{hgt}+\text{patrn}+\text{size})$  that did not include any environmental covariates while environmental condition covariates were only selected from the second ranked model onwards and to 2) low values of the parameter of the environmental covariates on detection. The species represented in the gray area differ by less than 0.08 between the 2 values (median) predicted by the models. (b) Clustering of species illustrating the relationship between taxa and detection probabilities : others = carnivores and xenarthrans. Abbreviations are as follows : Am = *Alouatta macconnelli* (Linnaeus, 1766) ; Ap = *Ateles paniscus* (Linnaeus, 1758) ; Bt = *Bradypus tridactylus* (Linnaeus, 1758) ; Ca = *Crax alector* (Linnaeus, 1766) ; Co = *Cebus olivaceus* (Schomburgk, 1848) ; Csp = *Crypturellus spp.* ; Dl = *Dasyprocta leporina* (Linnaeus, 1758) ; Eb = *Eira barbara* (Linnaeus, 1758) ; Gd = *Geochelone denticulata* (Linnaeus, 1766) ; Ma = *Mazama americana* (Erxleben, 1777) ; Mn = *Mazama nemorivaga* (F. Cuvier, 1817) ; Mt = *Myrmecophaga tridactyla* (Linnaeus, 1758) ; Mya = *Myoprocta acouchy* (Erxleben, 1777) ; Nn = *Nasua nasua* (Linnaeus, 1766) ; Og = *Odontophorus gujanensis* (Gmelin, 1789) ; Om = *Ortalis motmot* (Linnaeus, 1766) ; Pc = *Psophia crepitans* (Linnaeus, 1758) ; Pm = *Penelope marail* (Müller, 1776) ; Pmc = *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) ; Po = *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) ; Pp = *Pithecia pithecia* (Linnaeus, 1766) ; Pt = *Pecari tajacu* (Linnaeus, 1758) ; Sa = *Sapajus [Cebus] apella* (Linnaeus, 1758) ; Sm = *Saguinus midas* (Linnaeus, 1758) ; Ss = *Saimiri sciureus* (Linnaeus, 1758) ; Tm = *Tinamus major* (Gmelin, 1789) ; Tmt = *Tamandua tetradactyla* (Linnaeus, 1758) ; Tp = *Tayassu pecari* (Link, 1795) ; Tt = *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758).

grey-winged trumpeter (*Psophia crepitans*). The estimated detection probabilities of other species were between 0.29 and 0.45 and included arnivores (i.e., puma, tayra (*Eira barbara*) and south american coati (*Nasua nasua*)) and xenarthrans (i.e., giant anteater, southern tamandua (*Tamandua tetradactyla*) and the pale-throated three-toed sloth).

## Discussion

### **Detection variability is poorly explained by the observer covariate .**

The variation of detection probabilities of animals was poorly explained by observer identity. First, sampling protocols were probably sufficiently explicit to avoid incorrect application. Second, sampling design was well adapted to reduce observer bias. We conclude that differences in efficiency between observers were low.

### **Environmental conditions are poor predictors of detection probability.**

Environmental condition covariates are poor predictors of detection probability for medium- and large-sized vertebrates in Guianan *terra firme* rainforests. When all the covariates were included in the multimodel selection, the environmental conditions had a surprisingly marginal effect on our studied species. This marginal effect is solely due to canopy openings. That canopy openings have a negative effect on animal detectability may seem counter-intuitive; however, this effect must be interpreted in light of the forest structure and dynamics. The first principal component of the PCA showed that this variable was positively correlated to understory density, liana abundance and the sizes of tree-fall gaps and was negatively correlated to tree density. Thus, this variable reflects the heterogeneity of vertical stand structures at a fine scale. The opened canopy leads to a local increase of light in the lower strata (<20cm DBH<sub>130</sub>), promoting the growth of dense understory vegetation (Laurans et al., 2014; Hérault et al., 2010), which may result in reduced visibility for observers.

No other covariate had a significant effect on animal detectability, suggesting that the environmental variation among our sampling sites was not strong enough to influence detection. Note that Anderson et al. (2015) reported contradictory results with Australian rainforest birds, perhaps due to greater variations in the forest structure in that study (see the "Study area" subsection in Anderson et al. (2015)) compared with the Guianan *terra firme* rainforests studied here. However, our trait-based results showed a significant difference in detection between the lower and upper strata animals that was clearly

related to species habitat preference. The absence of an effect directly caused by forest height could thus be due to the different species assemblages found in the canopy versus those found in the understory.

### **Biological traits as accurate predictors of detection probabilities.**

Our results underline important differences in detection levels between the 29 medium- and large-sized vertebrates according to four biological traits : social structure, coloration pattern types, height of substrate preference and body size.

The positive effect of social structure conforms with the intuitive assumption that the probability of detecting objects increases with the number of individuals per observation (Marques & Buckland, 2003; Conroy et al., 2008). The results of the Hill-Smith method showed that an increase in social structure tended to be related to an increase in movement cues caused by traveling and foraging as well as an increase in audible cues such as alarm calls and escape, intragroup or intraspecific calls. The movement and audible cues are certainly important in detecting animals, but we could not differentiate those effects from the effects of social structure. Furthermore, social species are generally diurnal and are thus potentially detectable by observers through their contact calls or songs.

The best-detected animals were large, with uniform or disruptive patterns, and lived in groups in the top of the canopy, while the least-detected animals were small, terrestrial, solitary, and had mottled patterns. For example, a troop of black spider monkeys (*Ateles paniscus*) is almost four times more likely to be detected because of its biological traits (given the same environmental conditions) than a tinamou or a jaguar. Fig. 2.3b highlights that species belonging to the same taxon have detection probabilities relatively close to each other, because they are classified into taxa according to common characteristics and tend to have similar biological traits, which may affect detectability. We can assume that the closer species are taxonomically, the more similar their detection probabilities will be. However, the inverse relationship is not true : species with lower taxonomic relationships (e.g., yellow-footed tortoise, reptiles ; great tinamou, birds ; and jaguar, mammals) can share biological traits (terrestrial, mottled and solitary) that affect detection, resulting in a similar detection probability.

### Implications.

Despite the apparent heterogeneity of Guianan *terra firme* rainforests at a fine scale, heterogeneous environmental conditions do not have a strong influence on the detection probability of medium- and large-sized vertebrates. Neotropical *terra firme* rainforests represent  $\sim 80\%$  of Amazonia and Guianas regions (Gond et al., 2011; Hess et al., 2003), and relative abundance index could consequently be used as an operational tool for natural area wildlife managers, biologists and foresters in a large extent, providing that main forest characteristics are similar (see Table 2.3).

Furthermore, the biological trait-based detection model provides reliable detection probabilities that can be used to accurately estimate absolute abundance without the need to calibrate species-specific models. Considering that environmental conditions have a marginal influence in Guianan *terra firme* rainforests, we propose the following parameter values based on the *social + hgt + ptrn + size* model (see Tables 2.5 and 2.8 for model details ; see Table 2.6 for the 95% confidence limits of the parameters) to estimate the detection probability of a given species :

$$\hat{P}_i = \int_0^{y_{max}} \exp\left(\frac{-y^2}{2\sigma_i^2}\right) dy$$

,

with

$$\sigma_i = \exp(2.24 + ptrn_i + 0.18hgt_i + 0.09social_i + 0.44size_i)$$

,

where  $\hat{P}_i$  = the detection probability of the species  $i$  ;  $y_{max} = 50$  m (truncation) ;  $y$  = distance from the line transect (m) ; the parameter values are  $ptrn = 0, -0.07$  and  $-0.51$  for disruptive, uniform and mottled patterns, respectively ;  $hgt$  = height of substrate preference ;  $social$  = social structure ; and  $size = \log(\text{body size} + 1)$  in m (see the "Detection covariates" subsection for more details). We illustrated the influence of biological traits on the shape of the detection function for black spider monkeys, Guianan brown capuchins and jaguars with  $\sigma_i = 3.53, 3.03$  and  $2.23$ , respectively, in Fig. 2.2d, e and f. Readers are advised to use of our calibrations with caution. We recommend they carry out a comparison of their situation with ours using : physical and forest descriptors (Table 2.3), the distance range of observations included in results and the proportion

of omitted observations (i.e. those outside of this range), and, if available, the detection probabilities of common species.

Absolute abundance is useful in comparing studies that apply different methods. In the context of hyperdiversity in neotropical rainforests, a biological traits model can be useful for estimating the detection probabilities of rare, uncommon or localized species, for which the data are often insufficient for fitting the detection function from the distance distribution. It has been suggested that 60 individual observations are required to accurately fit the detection function (Buckland, 2001), but in tropical rainforests, 60 observations may be an unreachable threshold. For instance, we recorded 3 observations of black bearded saki (*Chiropotes satanas satanas* Hoffmannsegg, 1807) in the Mitaraka survey in July 2015 (see the black circle in Fig. 2.1). In our study area, this population is localized at the northeastern limit of its distribution range and is present only in the extreme south of French Guiana.

Using the distribution model based on biological traits, we can estimate a detection probability of 0.71 and, thus, a density of 0.15 groups  $\text{km}^{-2}$  or 1.08 individuals  $\text{km}^{-2}$  from a mean group size of 7.25 individuals. This estimated density is consistent with other studies given that this species is at the limit of its distribution range. In other areas, this species occurs at a density of between 4 and 7 individuals  $\text{km}^{-2}$  in central Amazonia (Boyle & Smith, 2010) and 16.5 individuals  $\text{km}^{-2}$  in south-eastern Amazonia (Zimmerman et al., 2001). We encourage scientists to apply our framework to other biogeographical regions, and to calibrate traits-based models from their own dataset.

The estimation error between the predictions of the ENV.+TRAIT and FULL models is higher for carnivores and xenarthrans (denoted as "Others" in Fig. 2.3b) than for other taxa. In this study, carnivores and xenarthrans represented a small percentage of the total detected animals (below 4%); consequently, they had low weights in the computation of model likelihood. The model inferences depended primarily on the more abundant taxa; thus, the predicted detection probabilities are less relevant for low-abundance taxa. Nevertheless, calculating the detection probability according to biological traits is a good alternative to the more commonly used "surrogate species" approach proposed by Rosenstock et al. (2002).

Hunting is permitted for the majority of our studied species with the exception of the black spider monkey, tayra, giant anteater, jaguar, white-faced saki, puma and southern tamandua : these species are strictly protected in French Guiana. According to the detec-



tion probability variations between species, it is apparent that certain species are easier for hunters to detect than others. In terms of human predation, several monkeys appear to be at a disadvantage (de Thoisy et al., 2005). The Guianan red howler monkey, black spider monkey and Guianan brown capuchin (which have high predicted detection probabilities based on our results) are consequently less abundant in hunted areas in northern French Guiana (de Thoisy et al., 2005). However, the black spider monkey and Guianan brown capuchin are restricted to particular undisturbed *terra firme* rainforests in French Guiana (Richard-Hansen et al., 2015). These two species have the lowest reproductive rates among the monkeys, but have the highest detection probabilities; consequently, these species are especially vulnerable to hunting. The differences between the two bird clusters (Fig. 2.3b) reinforce the idea that the species detection probability can be used as an indicator of species vulnerability to hunting and, thus, to risks of local extinctions. Large species such as the black curassow, grey-winged trumpeter and marail guan (which have high detection probabilities) are the first to be impacted by hunting in French Guiana (de Thoisy et al., 2010; Denis et al., 2016) or in Central and South America (Peres, 2000a; Kattan et al., 2015). As Bennett & Owens (1997) reported, the cracids family (mainly large species), which includes the curassows, guans and chachalacas, is one of the most threatened bird families in the world.

Extinction risks within related species are associated with both body size and low fecundity. The authors noted that body size is an "extremely difficult variable to interpret" and that this variable is used as a surrogate measure for others. In light of our results, we think that detection probability and, thus, vulnerability to hunting, offers one possible interpretation for the body size variable.

Our results also showed that observation efforts could be optimized according to the height of substrate preference in the case of multi-species surveys in *terra firme* rainforests. A discrepancy arose between terrestrial and arboreal species. Visibility is limited in the understory compared to the higher forest levels, where tree layout and angles of sight increase visibility. Greater effort could be spent on terrestrial species to increase detection distance without reducing the effort devoted to arboreal species. This would increase the detection probabilities and improve the estimated abundance accuracy. We recommend repetition of the two following stages along line transects : 1) during a walk of 5-10 m, observe the understory to specifically detect terrestrial species, and 2) stop for several seconds and observe the upper levels to look for arboreal species. In the first stage, the observer remains alert for potential noises. The arboreal species are mainly monkeys, which are audible because of calls between individuals, movements and for-

ging. As they gain experience, observers tend to adopt this strategy. Thus, this proposal would reduce the discrepancies of observer efficiency (Garel et al., 2005) by standardizing sampling protocols.

At the community level, the relative weights of species may be under- or overestimated, distorting their representation in the fauna assemblage. For example, species from the family Tinamidae that appear relatively common using an abundance index such as ER are in reality underestimated in a given community compared to a common species with a high detection probability. Within the framework of a community study, we strongly recommend the correction of line transect data for detection errors. But our result showed that recording the environmental conditions is not really useful in multi-species studies in Guianan *terra firme* rainforests. However, biologists should consider whether it is appropriate to include environmental condition covariates in species-specific studies when detection bias is high in peculiar environmental conditions.

## **Conclusions.**

In Guianan *terra firme* forests, the low variability of environmental conditions does not notably influence the detection probability of medium- and large-sized vertebrates. In this context, environmental conditions bias animal density estimates very little. Our results show that species covariates explain animal detection probabilities more significantly than environmental conditions (see Anderson et al. (2015) who came to the same conclusion for Australian birds). Our results also show that some biological traits are powerful predictors for characterizing species detection probabilities. The strength of the biological traits model is that it considers all available community information to infer the detection probability of a specific species.

These results have three important operational implications for wildlife surveys : 1) the suitability of using a kilometric index such as ER to compare sites in the neotropical *terra firme* rainforests because of low bias due to environmental conditions ; 2) the possibility of using detection probability as an indicator of vulnerability to hunting ; and 3) using biological traits as an alternative to estimate detection probability when insufficient observations are collected (rare, uncommon or localized species), enabling the estimation of absolute species density.

## Acknowledgments.

Funding was provided over many years by ONCFS and various external sources : the EU *HABITAT* and *CHASSE* programs, the French Ministry for Overseas Territories, the French Ministry of the Environment (ECOTROP program), the *Parc Amazonien de Guyane* (PAG), *Office National des Forêts* (ONF) and the CNRS Nouragues program. TD & BH are supported by a grant from the Investing for the Future program (*Investissements d'Avenir*), managed by the French National Research Agency (*Agence nationale de la recherche*, CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025). We are very grateful to all the people who participated in the line transect surveys, including those from ONCFS and PAG institutions and some hard-working and passionate volunteers. We would like to give special thanks to the ONF staff who collected the data from forestry surveys and to Ondine Rux, Laetitia Proux, Luc Clément and Rachel Berzins who replied to the questionnaire concerning detection cues.

## Chapitre 3

# Héritages historiques des communautés faunistiques

Le troisième chapitre, se basant sur le cadre méthodologique défini dans les deux précédents, porte sur l'étude des communautés à proprement parler et cherche à déterminer les facteurs intervenant dans les processus d'organisation des communautés d'espèces, et à caractériser et identifier ces processus. Ces facteurs peuvent être les conditions environnementales (physiques ou biologiques) ou des facteurs générant des patrons spatiaux (par exemple la limitation de dispersion ou des événements historiques), et influencer les propriétés émergentes des communautés comme la composition et la diversité  $\alpha$  ou  $\beta$ . L'utilisation combinée des métriques taxonomique (abondance des espèces), fonctionnelle (pondération par les traits), et phylogénétique (pondération par les distances phylogénétiques) fournit des informations complémentaires pour renseigner sur les stratégies propres à chaque espèce, et affirmer si ces stratégies ont été conservées ou ont divergé dans le temps. Nous avons donc cherché à partir de ce cadre à déterminer le rôle relatif de l'environnement (physique ou biologique) et la contingence historique (héritages d'une histoire climatique turbulente) à l'origine de l'organisation des communautés étudiés. Nous avons en particulier testé l'hypothèse des refuges. Nos résultats montrent que 1) les conditions environnementales influencent de façon significative la composition des communautés, mais qu'il reste une large part de variance non expliquée, et 2) des prédicteurs purement spatiaux influencent fortement la diversité  $\alpha$  et  $\beta$ . Ainsi, nos résultats suggèrent que les conditions environnementales actuelles ne sont pas assez contrastées pour influencer fortement la composition des communautés. De plus, des événements historiques sont une cause probable de l'origine des patrons de diversité observés actuellement et ceci malgré la grande mobilité des espèces considérées. Il s'avère que l'hypothèse des refuges est

une explication plausible de ces patrons car, par exemple, la diversité  $\beta$  est plus importante dans les zones de refuges qu'en dehors. Environ une dizaine de phases plus ou moins importantes d'incendies ont été identifiées depuis 10000 ans et a probablement conduit à une fragmentation des forêts en Guyane, et ceci jusqu'à une époque relativement récente ( $\sim 800$  ans jusqu'au présent). Les fragmentations successives des forêts ont pu conduire à des communautés isolées et originales (sous-ensembles de la métacommunauté d'origine) dans les zones de refuges. Cela peut ainsi expliquer la forte diversité  $\beta$  observée. Dans la phase d'extension des forêts, la colonisation des sites vacants par les espèces (forte dispersion) à partir de l'ensemble des zones de refuges a ainsi généré des communautés locales avec une faible diversité  $\beta$ , car constituées d'un mélange homogène d'individus provenant des différentes zones de refuges. Finalement, nos résultats suggèrent que les barrières géographiques (limitation de dispersion) et le filtrage environnemental n'interviennent pas dans l'organisation des communautés de macro-vertébrés en Guyane. Nous montrons ainsi que les communautés actuelles sont le résultat de multiples processus qui interagissent dans l'espace et dans le temps où la composition est déterminée en partie par la réponse individuelle des espèces à l'environnement, et la diversité est le fruit de l'histoire des forêts de Guyane. Ce travail est en cours de soumission dans *Ecography*.

# Historical legacies shape the diversity of medium and large-sized vertebrate communities in Amazonian forests of the Guiana Shield

Thomas Denis<sup>1,2</sup>, Bruno Hérault<sup>3</sup>, Olivier Brunaux<sup>4</sup>, Stéphane Guitet<sup>4,5</sup>, Cécile Richard-Hansen<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ONCFS, UMR EcoFoG (AgroParisTech, Cirad, CNRS, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane), 97310 Kourou, French Guiana, France; <sup>2</sup>Université de Guyane, UMR EcoFoG, 97310 Kourou, French Guiana, France; <sup>3</sup>Cirad, UMR EcoFoG, 97310 Kourou, French Guiana, France; <sup>4</sup>ONF, R&D, Réserve de Montabo, BP 7002, 97300 Cayenne, French Guiana, France; <sup>5</sup>INRA, UMR Amap, TA A51/PS2, 34000 Montpellier, France

## Summary

In Amazonia, the ecological drivers of large vertebrate assemblages are still largely unknown. Due to the high costs of sampling and the natural low densities of many large forest vertebrates, deciphering the relative role of the environment, both physical and biological, from legacies of the climate history of Amazonia in shaping the current animal communities remains challenging. In this study, we estimated the abundance of 19 medium and large-sized vertebrates by sampling 21 faunal communities in undisturbed rainforests of the Guiana Shield. We used taxonomic, functional and phylogenetic metrics to relate community composition and ( $\alpha$  and  $\beta$ ) diversity to a large range of physical and biological environmental conditions. Whatever the metrics, we highlighted a slight, but significant, relationship between community composition and environmental conditions, while community diversity was strongly driven by pure spatial factors. The spatial diversity pattern was strongly linked to the Pleistocene forest history, with the highest  $\alpha$  diversities outside, and the highest  $\beta$  diversities inside, the former forest refugia. This strongly suggests that the forest fragmentation during Pleistocene glacial events has led to isolated, original (i.e., dissimilar) high- $\beta$ -diversity communities inside refugia, while outside refugia, animal communities are currently a high- $\alpha$ -diversity mixture of animals originating from diverse refugia. This phenomenon is enhanced by the high dispersal ability of these large animals.

**Keywords.** - Biodiversity, community assembly, community dynamics, French Guiana, functional traits, large birds, mammals, refugia hypothesis, South America, spatial patterns.

## Introduction

Most ecosystems on the planet have been deeply modified as a result of human activities. Overhunting, habitat loss (deforestation) and climate change are identified as the main threats to tropical rainforests (Peres & Lake, 2003; Brodie et al., 2012; Peres et al., 2006; Wright, 2005). To reduce the human impacts on ecosystems and help policy-makers to conserve biodiversity, it is crucial to understand the ecological processes governing the assembly and the maintenance of ecological communities. In neotropical forests, the research effort mainly focuses on tree and, to a lesser extent, invertebrate community assembly rules, as the required sampling effort is not insurmountable. Large vertebrates, on the other hand, are largely understudied, and this is clearly due to the high costs of sampling low density animal populations. In this context, deciphering the relative role of environment, both physical and biological, from legacies of the turbulent climate history of Amazonia in shaping the current animal communities remains challenging. Apart from gathering sufficient data, the conceptual framework has not yet been fully defined. Indeed, many concepts have been developed to work together in explaining assembly rules, and while most ecologists agree on the main rules e.g. dispersal limitation, environmental filtering or niche partitioning (Cornell & Harrison, 2014), their opinions vary about their relative importance. Part of the debate lies in 1) the choice of emergent properties of focal ecological communities, and 2) the community metrics used to investigate these properties.

Species composition and diversity are the two main emergent properties commonly used to identify the key determinants of community assembly. Several hypotheses regarding environmental (both physical and biological) conditions, and spatial predictors (resulting from historical legacies *sensu lato*) have been proposed to explain these properties. The most obvious conceptual model is that the physical conditions (e.g. temperature or water availability) and the biological conditions (e.g. vegetation composition) directly influence animal populations as they provide, respectively, habitat requirements and feeding resources for animal populations (Badgley et al., 2000; Coblenz & Riitters, 2004). Some physical conditions (e.g. topography, precipitation) can also be considered as indirect factors since they are known to strongly affect the biological conditions to which a species

is exposed, so that both physical and biological conditions are often strongly linked. In contrast, pure spatial effects are more often interpreted as legacies of historical processes working within various time frames, e.g. from past environmental conditions of the last millennia (Barthe et al., 2017), to currently-acting dispersal related processes (Franklin et al., 2013), i.e. dispersal limitation, mass effect or priority effect so that ignoring space may result in a failure to detect the underlying ecological processes at work (Dray et al., 2012; Borcard et al., 2004; Cottenie, 2005).

The metrics (taxonomic (i.e. species-specific), functional or phylogenetic) used to study community assembly are seen as complementary approaches to the study of community assembly rules. Taxonomic metric is a historical measure, and basically uses the species as the elementary components of the community. Since the functional metric considers the species trait-based identity, it aims at capturing the ecological strategies of key species, their response to changing environmental conditions (de Bello et al., 2013) as well as their effects on ecosystem functioning (Luck et al., 2012; Lavorel & Garnier, 2002). This functional metric has gained considerable attention in community ecology, offering several advantages to test concepts based on species similarities, such as niche differentiation and environmental filtering (McGill et al., 2006; Cornwell et al., 2006; Kraft et al., 2015). Finally, the phylogenetic metric incorporates a history-explicit signal that examines the importance of different clades in shaping current communities (Graham & Fine, 2008; Cavender-Bares et al., 2009). Phylogenetic metrics are also often used to capture traits conserved from a common ancestor within the same taxon (e.g., traits related to species physiology), traits that are otherwise sometimes difficult to measure.

Because of their often high-trophic position, large vertebrate communities likely capture the cumulative effects of many basic ecosystem processes. They are prominent in the long-term maintenance of nutrient cycles, biomass, productivity and biodiversity of tropical rainforests through seed dispersal and predation, herbivory and predation (Dunham, 2008; Peres et al., 2016; Redford, 1992; Wilkie et al., 2011; Terborgh et al., 2008). Given this peculiar position within the forest ecosystem, large vertebrate communities may be more dependent on the biological, rather than pure physical, environmental conditions. However, investigating the effect of seasonal flooding on the structure of vertebrate communities Haugaasen & Peres (2005a) showed that they are partly shaped by inundation regimes and fertility, supporting the hypothesis that physical conditions are prominent in shaping the diversity and composition of animal rainforest communities. Similarly, geomorphology has emerged as the best environmental predictor of animal po-



pulation abundances and community composition and diversity (taxonomic metric) of *terra firme* rainforests in the Guiana Shield (Denis et al., 2016; Richard-Hansen et al., 2015). Geomorphological landscapes were thought to be integrative markers of the ecological trajectory of rainforest ecosystems at the geological scale (see Guitet et al. 2015c), thereby representing physical, biological conditions and spatial effects at the same time.

We focused on communities of 19 medium and large-sized vertebrates from 21 sampling sites across undisturbed *terra firme* rainforests located in the Guiana Shield. We investigated the relative importance of both physical and biological environmental conditions, as well as spatial predictors, in shaping taxonomic, functional and phylogenetic community composition and diversity (Cavender-Bares et al., 2009; Pélissier & Couteron, 2007; Dray et al., 2012). We then examined the link between spatial predictors and our knowledge of the existence of forest refugia linked to the climate history of the Guiana Shield during the Pleistocene.

## Materials and methods

### Study area

French Guiana covers  $\sim 85,000$  km<sup>2</sup> in the eastern part of the Guiana Shield between Suriname and the Brazilian state of Amapa ( $^{\circ}4$  North, and longitude  $^{\circ}53$  West). Altitude generally ranges from 0 to 200 m a.s.l. (mean 140 m) with a few peaks above 800 m. The climate is equatorial with annual rainfall ranging from 3,600 mm in the northeast to 2,000 mm in the south and the west, with a mean annual temperature of about 26°C. The number of consecutive months with less than 100 mm of precipitation varies from 2 in the north to 3 in the south, with high inter-annual variations (Wagner et al., 2011). This study is based on data from 36 studied sites in *terra firme* rainforests distributed across French Guiana (Fig. 3.1). Only 21 sites were used for all analyses since 15 sites did not have all the necessary ancillary data. These 21 sites are either located within territory under strict protection laws, or far enough (at least 6 kilometers) from roads, paths and other areas with human impact (e.g., settlements) to be considered as exempt from recent hunting pressure, including from indigenous communities.

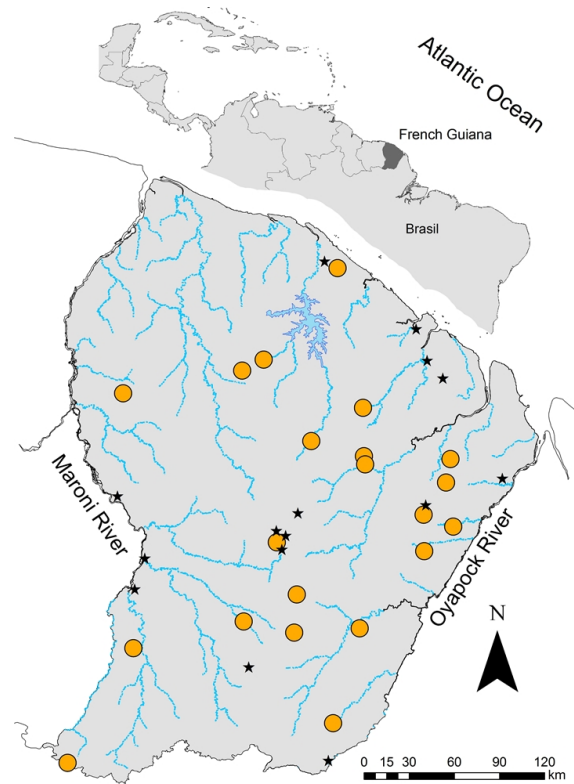


FIGURE 3.1 – The study area in French Guiana, northern South America. Orange circles = sites used for all analyses, surveyed with line transects and described by remote sensing and field data; black stars = sites added to improve species density estimations, but not included in the partitioning analyses because of the unavailability of several environmental condition descriptors.

### Species population abundance

We used a distance sampling method based on visual counts of medium and large-sized vertebrates recorded along linear transects. We used the data from 36 sites (Fig. 3.1) to better fit the detection parameter per species, while only 21 sites were used in the remainder of the study. The different species of the Tinamidae family (Great Tinamou [*Tinamus major*] and other *Crypturellus* species) were grouped together as they are relatively difficult to recognize in the field. For convenience, we use only the term "species" hereafter to refer to vertebrate community. Species with at least 20 detections were

retained to ensure a good degree of confidence in the detection probability estimates. We used the generalized distance sampling model of Chandler et al. (2011) (extension of the N-mixture models for repeated count data) to estimate species density at each site, which takes into account imperfect detection and temporary immigration of mobile species (see the appendix S1 for all details).

### **Functional traits and phylogeny**

We used 9 functional traits from the literature (Table 3.1) from French Guiana when available, otherwise from South America. The extent to which vocalizations were used to detect each species was used to assess intraspecific calls and songs which represent the sociability traits. Data for this trait was based on expert opinion, We used the median value of expert responses for each species (see details in Denis et al. (2016)).

TABLE 3.1 – Summary of functional trait covariates of medium and large-sized vertebrate species. The median value, the 5% and 95% quantiles (90% range) and the unit of measurement are given for each functional trait covariate. The covariates without units are ordinal variables or indices (see materials and methods section).

| <b>Acronyms</b> | <b>Variables</b>               | <b>Median</b> | <b>90%range</b> | <b>Units</b>                    |
|-----------------|--------------------------------|---------------|-----------------|---------------------------------|
| MASS            | Body mass                      | 3.0           | 0.48 - 20.16    | kg                              |
| SIZE            | Body size                      | 0.5           | 0.28 - 0.99     | m                               |
| HR              | Size of home range             | 100.0         | 2.8 - 650       | ha                              |
| SOCIAL          | Social structure size          | 2.0           | 1 - 3           | -                               |
| GRPSIZE         | Mean group size                | 2.0           | 1 - 14.6        | individuals group <sup>-1</sup> |
| CALLS           | Calls/Songs                    | 0.0           | 0 - 2.1         | -                               |
| HGT             | Height of substrate preference | 0.0           | 0 - 4.1         | -                               |
| FRUITS          | Frugivory/Granivory            | 68.3          | 24.6 - 97.51    | %                               |
| VEG             | Herbivory                      | 1.0           | 0 - 36.85       | %                               |

As we did not have a dated phylogenetic tree, and given that Ricotta et al. (2013) showed that diversity calculated with dated phylogeny was very correlated with that calculated from taxonomic classification trees, phylogeny was defined from traditional taxonomic trees. We used the following taxonomic levels to calculate phylogenetic distance between species : class, order, family and genus (see order and family levels in the Table 3.2).

TABLE 3.2 – Summary of species abundance in Guianan *terra firme* rainforests at 21 survey sites across French Guiana (Guiana Shield).  $D_{ind.}$  = median value of population density of individuals  $\text{km}^{-2}$ ; 90% range = the 5% and 95% quantiles.

| Order/family        | Species                        | $D_{ind.}$ | 90%range     |
|---------------------|--------------------------------|------------|--------------|
| <b>Primates</b>     |                                |            |              |
| Atelidae            | <i>Alouatta macconnelli</i>    | 6.26       | 2.72 - 15.12 |
|                     | <i>Ateles paniscus</i>         | 3.24       | 0.89 - 6.88  |
| Cebidae             | <i>Sapajus [Cebus] apella</i>  | 11.77      | 2.37 - 22.72 |
|                     | <i>Cebus olivaceus</i>         | 1.81       | 0.5 - 4.85   |
|                     | <i>Saguinus midas</i>          | 4.60       | 1.03 - 9.63  |
|                     | <i>Saimiri sciureus</i>        | 0.32       | 0.31 - 21.22 |
| Pitheciidae         | <i>Pithecia pithecia</i>       | 0.23       | 0.21 - 0.46  |
| <b>Artiodactyla</b> |                                |            |              |
| Cervidae            | <i>Mazama americana</i>        | 1.03       | 0.17 - 1.96  |
|                     | <i>Mazama nemorivaga</i>       | 1.29       | 0.18 - 2.27  |
| Tayassuidae         | <i>Pecari tajacu</i>           | 2.80       | 1.92 - 4.94  |
| <b>Rodentia</b>     |                                |            |              |
| Dasyproctidae       | <i>Dasyprocta leporina</i>     | 3.78       | 1.53 - 7.22  |
|                     | <i>Myoprocta acouchy</i>       | 1.84       | 0.95 - 4.64  |
| <b>Carnivora</b>    |                                |            |              |
| Mustelidae          | <i>Eira barbara</i>            | 0.63       | 0.56 - 0.66  |
| <b>Galliformes</b>  |                                |            |              |
| Cracidae            | <i>Crax alector</i>            | 2.68       | 1.52 - 7.43  |
|                     | <i>Penelope marail</i>         | 1.19       | 0.75 - 1.49  |
| <b>Gruiformes</b>   |                                |            |              |
| Odontophoridae      | <i>Odontophorus gujanensis</i> | 2.65       | 0.59 - 9.3   |
| Psophiidae          | <i>Psophia crepitans</i>       | 17.08      | 6.88 - 37.58 |
| <b>Tinamiformes</b> |                                |            |              |
| Tinamidae           | <i>Tinamidae</i>               | 11.83      | 4.98 - 20.72 |
| <b>Testudines</b>   |                                |            |              |
| Testudinidae        | <i>Geochelone denticulata</i>  | 1.89       | 0.65 - 3.63  |

## Physical and biological environmental conditions, and spatial covariates

All coarse-resolution descriptors were extracted from remote sensing data (Geographical Information System) within a 4 km radius from the center of each site (Table 3.3). We used annual rainfall as the climatic descriptor. Topographical descriptors were obtained for each landform unit based on a recent geomorphological landform map generated from full-resolution Shuttle Radar Topography Mission (SRTM; 1 arc sec 30 m) data, and then averaged at the site level : mean slope, mean elevation and mean wetness index, i.e. proportion of hydromorphic areas (Guitet et al., 2013).

For the biological conditions, all fine-resolution descriptors of forest structure and botanical composition were collected over a period of 1 month from 120 0.2 ha ( $100 \times 20$  m) quadrats before conducting species counts. We averaged the cumulative area of tree-fall gaps measured among all transects units to reflect the forest dynamic regime. Density of *Euterpe spp.* was used to represent swamp forests that intersperse the reliefs. Five covariates were calculated from the dominant tree family abundance, which reflected tree  $\beta$ -diversity patterns across French Guiana at different spatial extents (Guitet et al., 2015c) : abundance of Lecythidaceae and Caesalpinioideae (LECY-CAES; northwestern regional pattern), which was negatively correlated with abundance of Burseraceae and Mimosoideae (BURS-MIMO; southeastern regional pattern), abundance of Lecythidaceae (LECY; northeastern sub-regional pattern) and Caesalpinioideae (CAES; eastern-southwestern-northwestern sub-regional patterns), which expressed tree dominance at intermediate spatial extents ( $<150$  km), and abundance of both Chrysobalanaceae and Sapotaceae (CHR-SAP) at local spatial extents ( $<10$  km). Tree basal area was calculated and was directly related to above-ground forest biomass (Guitet et al., 2015b). We also included the standard deviation of tree diameter to estimate the forest structure heterogeneity. Finally, we obtained the abundance of zoochorous trees from a functional-traits database (Ollivier et al., 2007) and (van Roosmalen, 1985)'s book, classifying a tree species as zoochorous if the genus or the family of the tree was known as strictly zoochorous e.g. endozoochory, synzoochory, synrodontozoochory.

TABLE 3.3 – Summary of biological and physical condition covariates that potentially influence medium and large-sized vertebrates. The median value, the 5% and 95% quantiles (90% range) and the unit of measurement are given.

| Acronyms                  | Variables                                     | Median | 90%range       | Units                           |
|---------------------------|---|--------|----------------|---------------------------------|
| a - Biological covariates |   |        |                |                                 |
| ZOO                       | Zoochorious trees/palms                       | 124.3  | 79.63 - 141.73 | stem ha <sup>-1</sup>           |
| THET                      | Tree diameter heterogeneity                   | 19.1   | 17.34 - 21.74  | m <sup>2</sup>                  |
| TBA                       | Tree basal area                               | 23.5   | 20.41 - 26.24  | m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> |
| LECY-CAES                 | Abundance of Lecythidaceae & Caesalpinioideae | 49.5   | 18.38 - 73.87  | stem ha <sup>-1</sup>           |
| BURS-MIMO                 | Abundance of Burseraceae & Mimosoideae        | 3.6    | 3.16 - 3.94    | stem ha <sup>-1</sup>           |
| LECY                      | Abundance of Lecythidaceae                    | 3.0    | 2.05 - 3.75    | stem ha <sup>-1</sup>           |
| LECY-CAES                 | Abundance of Caesalpinioideae                 | 24.3   | 6.44 - 44.19   | stem ha <sup>-1</sup>           |
| CHRYSO-SAPO               | Abundance of Chrysobalanaceae & Sapotaceae    | 28.5   | 8.59 - 67.72   | stem ha <sup>-1</sup>           |
| EUT                       | Euterpe spp. density                          | 26.3   | 5.16 - 102.65  | stem ha <sup>-1</sup>           |
| TFG                       | Mean size of tree-fall gaps                   | 152.1  | 63.33 - 302.29 | m <sup>2</sup>                  |
| b - Physical covariates   |   |        |                |                                 |
| MSLO                      | Mean slope of landforms                       | 14.6   | 7.1 - 21.5     | °                               |
| WET                       | Mean wetness index                            | 28.0   | 20 - 48        | %                               |
| ELEV                      | Mean elevation                                | 139.8  | 55.12 - 372.37 | m                               |
| RAIN                      | Annual rainfall                               | 2700.0 | 2300 - 3400    | mm                              |

To describe the pure spatial structure, we applied distance-based Moran's eigenvector maps (dbMEMs) (Borcard & Legendre, 2002; Dray et al., 2012; Griffith & Peres-Neto, 2006) to the geographical distances between site pairs. We used eigenvectors with positive eigenvalues, which model positive spatial correlation at different spatial scales. First eigenvectors usually described broader spatial structures (study area scale) while the last eigenvectors described finer spatial structures (site scale). All calculations were made with the R package *PCNM* (Legendre et al., 2013).

## Data analysis

**Community composition : partitioning variance between environmental (physical and biological) conditions and spatial predictors.** - Redundancy analyses (RDA) were implemented to assess the effects of environmental (physical and biological) conditions and spatial predictors (geographic distances) on the taxonomic, functional and phylogenetic composition of the communities. From the 36 sites, we kept the 21 sites (Fig. 3.1) for which the field environmental descriptors were available. We first normalized the raw population densities of each site to calculate the response matrix of the taxonomic composition (top center on Fig. 3.2) in order to investigate community composition independently of species density. The community-averaged functional traits and phylogenetic distance matrix were calculated, respectively, by multiplying the normalized raw population densities 1) with the species functional trait (Garnier et al., 2007) and 2) with the phylogenetic distance (dissimilarity) matrices. We ran 3 different RDA in which the response matrix was constrained independently by each of the 3 covariate groups i.e. the physical covariates group, the biological covariates group and the distance-based Moran's eigenvectors (spatial predictors). We then implemented a forward selection, based on the adjusted  $R^2$  (Peres-Neto et al., 2006), to reduce the number of covariates per RDA. Partial RDA were then used to partition the community variations explained by the 3 covariate groups (Peres-Neto et al., 2006). The significance of the covariates on community composition was tested using a Monte-Carlo test (9999 permutations) on the percentage of explained (i.e. constrained) inertia. Multivariate analyses were undertaken using the R packages *ade4* and *vegan* (Dray & Dufour, 2007; Oksanen et al., 2016).

**Taxonomic, functional and phylogenetic  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversities.** - We used the Tsallis's generalized  $\alpha$  entropy  ${}^qH_\alpha$  for  $q = 2$  framework (bottom center on Fig. 3.2). Entropy was then decomposed to calculate  ${}^q_iH_\beta$  (Marcon et al., 2014) the contribution of a local community  $i$  to the  $\beta$  entropy (bottom center on Fig. 3.2).  $\alpha$  and  $\beta$  entropies were



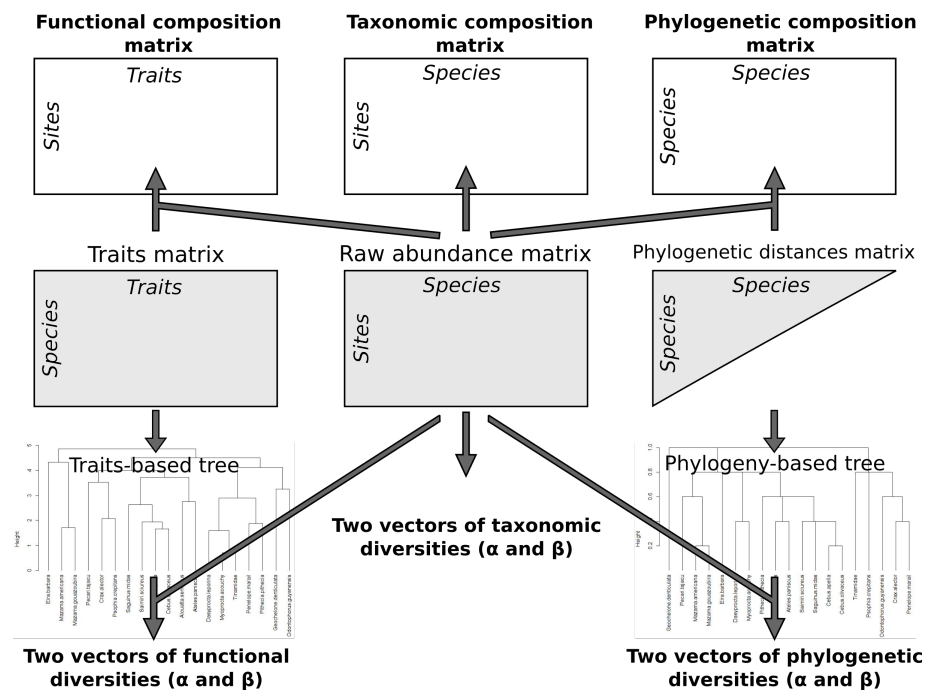


FIGURE 3.2 – Methodological framework used to analyze taxonomic, functional and phylogenetic composition and diversities of medium and large-sized vertebrate communities. Grey boxes indicate original tables. Italic words indicate objects and variables of the matrices.

calculated for  $q = 2$  (equivalent to the Simpson index) and were then transformed into equivalent numbers (Marcon & Hérault, 2015a) to get diversity indices. We incorporated trait similarities (Fig. 3.2) and phylogenetic relatedness between species to compute functional and phylogenetic  $\alpha$  and  $\beta$  entropies (Pavoine et al., 2009; Pavoine & Bonsall, 2011). Calculations were undertaken using the R package *entropart* (Marcon & Hérault, 2015b).

Diversity indices were regressed against each of the 3 covariate groups using a Gaussian Linear Model. We then implemented a forward AIC-based selection and partial multiple regressions were used to partition and test the variation explained by the 3 covariate groups (Peres-Neto et al., 2006). The effects of individual covariates were estimated using model-averaged regression coefficients based on Akaike Information Criterion (AIC) weights using parameter estimates for standardized predictors based on partial standard deviations (Cade, 2015). Within this framework, the most important covariate has a value of 1.

Finally, we tested whether the already-derived forest refugia could explain the observed patterns of diversities. Refugia areas within our sampling area were based on the results of de Granville (1982) and Tardy (1998)) by aggregating their two maps into a single convex envelope. We then carried out a two-samples Wilcoxon test to calculate the differences in  $\alpha$  and  $\beta$  diversities between the rainforest areas that did or did not contain refugia.

## Results

### Covariate effects on community composition

Irrespective of metric, the selected covariates explained no more than a quarter of the proportion of variation in community composition (taxonomic :  $\text{Adj.}R^2 = 21.2\%$ ,  $n = 9$ ) with extremely low explanatory power for the functional and phylogenetic metrics ( $\text{Adj.}R^2 = 0.2\%$  and  $8.8\%$ , respectively; Fig. 3.3). The taxonomic composition was mostly and significantly explained by the environmental conditions ( $\text{Adj.}R^2 = 15$ ;  $p = 0.001$ ) with equivalent effects of physical and biological components ( $\text{Adj.}R^2 = 10\%$ ;  $p = 0.007$  and  $\text{Adj.}R^2 = 10.7\%$ ;  $p = 0.002$ , respectively). The abundance of Chrysobalanaceae and Sapotaceae (CHR-SAP) was significantly ( $r = 0.71$ ) related (Fig. 3.4 a-b) to the first axis (30%), and the mean wetness index (WET), the tree basal area (TBA), and the mean slope of landforms (MSLO) ( $r = 0.78$ ;  $-0.62$  and  $-0.65$ , respectively) to the the second axis (20.3%).

### Community diversities

**$\alpha$  diversity.** - In contrast to the composition analyses, the selected covariates explained a large part of the observed variation in  $\alpha$  diversity, particularly for the functional metric ( $\text{Adj.}R^2 = 56.6\%$ ), with close values for the taxonomic ( $\text{Adj.}R^2 = 43.8\%$ ) and phylogenetic ( $\text{Adj.}R^2 = 35.8\%$ ) metrics (Fig. 3.3). The spatial predictors had the highest explanatory power ( $\text{Adj.}R^2 = 37.9$  to  $59.4\%$ ), while the effects of environmental (physical plus biological) conditions were always lower ( $\text{Adj.}R^2 = 13.2$  to  $23.7\%$ ). dbMEM 1, dbMEM 2 and annual rainfall were always selected by the stepwise procedures (Table 3.4), and while the relative importance of dbMEM 1 and dbMEM 2 was high (0.26 to 1), it was very low for annual rainfall (0.001 to 0.06).

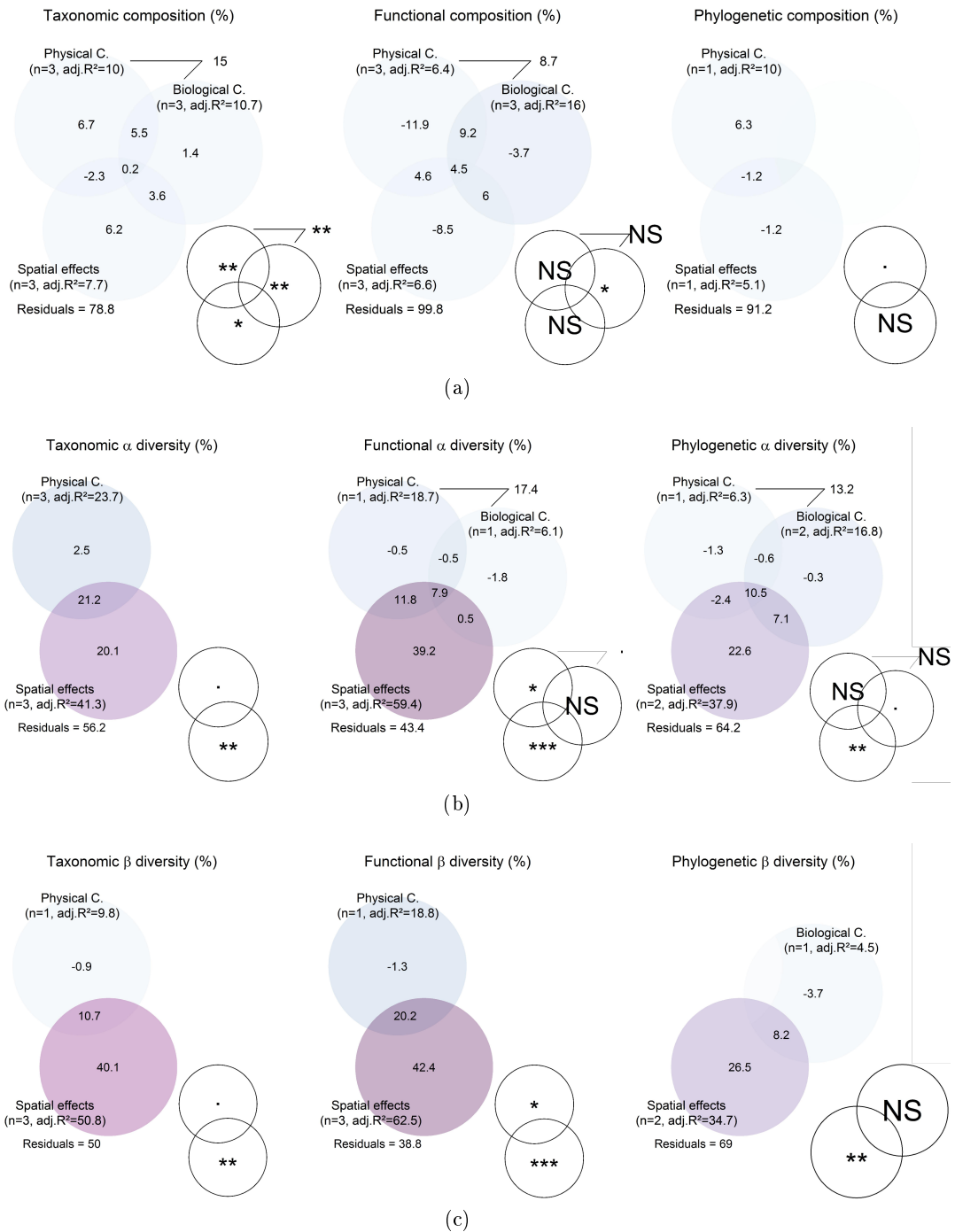


FIGURE 3.3 – Variation partitioning Venn diagrams representing the contribution of physical, biological and spatial predictors to the medium and large-sized vertebrate communities at 21 sites across French Guiana. In the larger figures (top left), fractions within circles depict the adjusted percentages of the pure and shared effects of covariate groups; values in brackets under covariate group name represent the number of selected covariates by groups (n) and the total variation (pure and shared) explained by the covariate group (%); color circles are proportional to total variation of each covariate group (from white to violet); the value indicated by the 2 segments represents the total variation of physical and biological conditions, i.e. environmental conditions; residuals represent the unexplained portion of variation; a circle is not represented if no covariate of a group was selected. In the smaller figure (bottom right), the statistical significance levels are indicated for separate effects of biological conditions, non-biologically related physical conditions and pure spatial predictors: \*\*  $p < 0.010$ ; \*  $p < 0.050$ ; ·  $p < 0.100$  and NS = not significant.

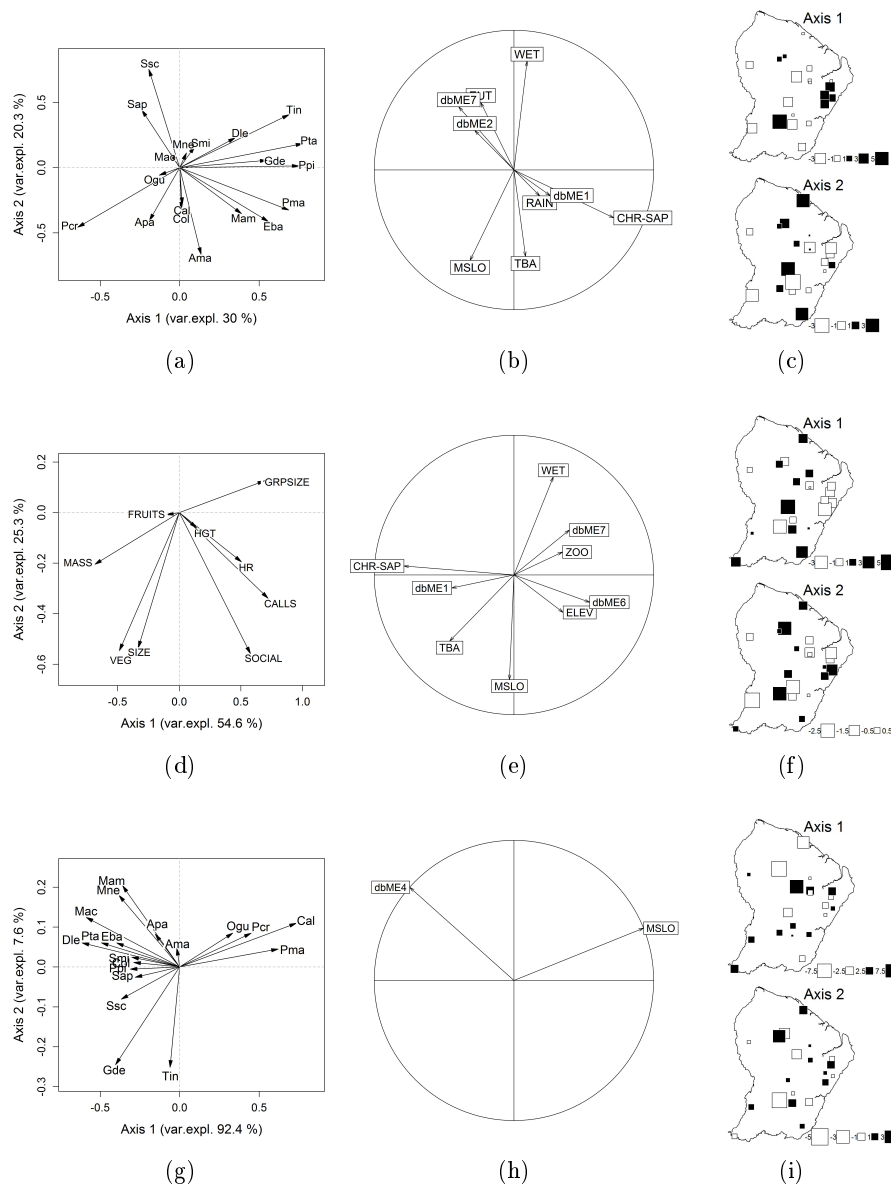


FIGURE 3.4 – Results of the pRDA analysis carried out to highlight effects of environmental conditions on composition structure of medium and large-sized vertebrate communities using the taxonomic, functional and phylogenetic metrics. The covariate effects were illustrated on the first line (a-c) for taxonomic composition, on the second line (d-f) for functional composition, and on the third line (g-i) for phylogenetic composition. For the 3 metrics, left panels are the projections of species on pRDA factorial plan 1–2; central panels are the correlation circles for the first 2 axes of pRDA performed on the species abundance table with respect to selected environmental explanatory covariates; right panels are the plot scores along axes 1 and 2, projected on French Guiana maps : squares size is proportional to site scores (where negative values are in white and positive values are in black). Abbreviations are as follows : Ama = *Aloauitta macconnelli*; Apa = *Ateles paniscus*; Cal = *Crax alector*; Col = *Cebus olivaceus*; Dle = *Dasyprocta leporina*; Eba = *Eira barbara*; Gde = *Geochelone denticulata*; Man = *Mazama americana*; Mne = *Mazama nemorivaga*; Mac = *Myoprocta acouchy*; Ogu = *Odontophorus gujanensis*; Pcr = *Psophia crepitans*; Pma = *Penelope marail*; Ppi = *Pithecia pithecia*; Pta = *Pecari tajacu*; Sap = *Sapajus [Cebus] apella*; Smi = *Saguinus midas*; Ssc = *Saimiri sciureus*; Tin = Tinamidae. EUT = *Euterpe spp.* density; TBA = tree basal area; CHR-SAP = abundance of Chrysobalanaceae and Sapotaceae; MSLO = mean slope of landforms; WET = mean wetness index; RAIN = annual rainfall; THET = Tree diameter heterogeneity; CAES = abundance of Caesalpiniaceae; LECY = abundance of Lecythidaceae. MASS = Body mass; SIZE = Body size; HR = Size of home range; SOCIAL = Social structure size; GRPSIZE = Mean group size; CALLS = Calls/Songs; HGT = Height of substrate preference; FRUITS = Frugivory/Granivory; VEG = Herbivory.

TABLE 3.4 – Results of covariate selection procedures for the taxonomic (Taxo), functional (Funct) and phylogenetic (Phylo) metrics. The covariates marked in the ‘composition’ column indicate that they were selected (see Fig. 3.4 for covariate contribution to the first 2 pRDA axes). In the ‘diversity’ column, the signs (+ or -) indicate covariate effects (positive or negative) and values in brackets are the ratios of parameter estimates for standardized predictors (based on partial standard deviations) that represent the relative importance of individual predictors (Cade, 2015).

|                                   | Composition |       |       | Diversity |          |   |
|-----------------------------------|-------------|-------|-------|-----------|----------|---|
|                                   | Taxo        | Funct | Phylo | Taxo      | Funct    | Phylo   |
|                                   |             |       |       | $\beta$   |          |   |
| <b>Biological conditions</b>      |             |       |       |           |          |   |
| Density of zoochorous trees/palms | ✓           |       |       |           |          | + (0.005)   |
| Tree diameter heterogeneity       |             | ✓     |       |           |          |   |
| Tree basal area                   | ✓           |       |       |           |          |   |
| Lecythidaceae & Caesalpinoioideae |             |       |       |           |          |   |
| Burseraceae & Mimosoioideae       |             |       |       |           |          |   |
| Lecythidaceae                     |             |       |       |           |          |   |
| Caesalpinoioideae                 |             |       |       |           |          |   |
| Chrysobalanaceae & Sapotaceae     | ✓           |       |       |           | + (0.21) |   |
| <i>Euterpe spp.</i> density       | ✓           |       |       |           | - (0.02) |   |
| Mean size of tree-fall gaps       |             |       |       |           |          |   |
| <b>Physical conditions</b>        |             |       |       |           |          |   |
| Mean slope of landforms           | ✓           |       | ✓     |           |          | - (0.45)  |
| Mean wetness index                | ✓           |       |       |           |          | - (0.12)  |
| Mean elevation                    |             |       | ✓     |           |          |   |
| Annual rainfall                   | ✓           |       |       |           |          | - (0.04) - (0.001) + (0.06) - (0.04) - (0.006)    |
| <b>Spatial predictors</b>         |             |       |       |           |          |   |
| dbMEM 1                           | ✓           |       |       |           |          | + (1) + (1) + (0.58) - (0.74) - (1) - (1)         |
| dbMEM 2                           | ✓           |       |       |           |          | - (0.26) - (0.79) - (1) + (0.5) + (0.76) + (0.57) |
| dbMEM 3                           |             |       |       |           |          |   |
| dbMEM 4                           |             |       | ✓     |           |          | + (0.45) + (0.65) - (1) - (0.92)                  |
| dbMEM 5                           |             |       |       |           |          |   |
| dbMEM 6                           |             |       | ✓     |           |          |   |
| dbMEM 7                           | ✓           |       |       |           |          |   |

**$\beta$  diversity.** - Similarly to  $\alpha$  diversity, the selected covariates explained a large part of the observed variation in  $\beta$  diversity, either for functional (Adj. $R^2$  = 61.2 %; n = 4; 21 sites), taxonomic (Adj. $R^2$  = 50 %; n = 4) or phylogenetic (Adj. $R^2$  = 41 %; n = 3) metrics. The pure spatial predictors, dbMEM 1 and dbMEM 2, were the most important covariates either for the taxonomic (Adj. $R^2$  = 50.8 %,  $p$  = 0.002), functional (Adj. $R^2$  = 62.5 %,  $p$  = 0.001) or phylogenetic (Adj. $R^2$  = 34.7 %,  $p$  = 0.008) metrics. Physical and biological conditions had low effects irrespective of the metrics : taxonomic (Adj. $R^2$  = 9.8%,  $p$  = 0.09), functional (Adj. $R^2$  = 18.8%,  $p$  = 0.028) and phylogenetic (Adj. $R^2$  = 4.5%,  $p$  = 0.18).

**Spatial patterns of diversities.** - For both  $\alpha$  and  $\beta$  diversities, the largest (dbMEM 1, dbMEM 2; see Fig. 3.5a-c) spatial covariates are the best predictors, with similar effects irrespective of the metrics (same signs of model-averaged parameter estimates; see Table 3.4). These two large spatial covariates worked together visually to delimit the former forest refugia so that differences in  $\alpha$  and  $\beta$  diversities between the rainforest areas that did or did not contain refugia were significant, with  $\alpha$  diversities lower and  $\beta$  diversities higher within former refugia areas than outside them (Fig. 3.5d-i and 3.6).

## Discussion

### Current environment slightly shape large fauna communities

Our study highlights weak dependencies of community composition on environmental conditions, with cumulative effects being of the same order of magnitude as previous results on simpler geomorphology-based landscape classifications ( $\sim 25$  %; Richard-Hansen et al. (2015)). It is often assumed that environmental conditions define the ecological requirements of the community, or at least of some of its main species. The physical (e.g. soil, climate) conditions being relatively equal and stable in the Guiana Shield rainforests (Guitet et al., 2013), this abiotic variability may not be sufficiently high to affect the species distribution.

Nevertheless, the abundances of Chrysobalanaceae and Sapotaceae tree species are the best predictors of large fauna community composition (Fig. 3.4). These two families encompass the commonest trees species in the area and represent on average a third of zoochorious species across sites (mean  $\pm$  SD :  $30.2 \pm 15.4$  %), but with large differences between sites that make them an important foraging resource, shaping animal population

distribution. Species positively related to the abundance of Chrysobalanaceae and Sapotaceae are the Tinamidae species, grey-winged trumpeter (*Psophia crepitans*), marail guan (*Penelope marail*), white-faced saki (*Pithecia pithecia*) and the collared peccary (*Pecari tajacu*), all of which have diets that consist of > 60% fruit. However, this pattern is difficult to apply generally to the entire animal community since the functional metric failed to link species frugivory to the abundance of Chrysobalanaceae and Sapotaceae. Topography was the second best determinant of taxonomic composition (Fig. 3.4b). Richard-Hansen et al. (2015) showed a difference between the faunal composition of the flattest and steepest forest landscapes in the *terra firme* rainforests. Our results are consistent with this study concerning the abundance patterns of the Guianan brown capuchin (*Sapajus [Cebus] apella*) and common squirrel monkey (*Saimiri sciureus*), but not of the Guianan red howler monkey (*Alouatta macconnelli*), for which our results showed a higher occurrence at steeper sites.

No particular trait or phylogenetic clade appear to be related to environmental conditions (Fig. 3.4), suggesting that environmental filters do not affect the functional or phylogenetic assembly of the studied faunal communities, even though, as shown above, some closely-related species share similar resources. Given that the Guianan *terra firme* rainforests differ in forest structure, tree composition and diversity (Guitet et al., 2015b,c), there should be a number of potential consequences for the taxonomic, functional and phylogenetic attributes of resident faunal communities. The unexplained variation in composition would therefore also reflect the predominance of local stochastic processes underlying community assembly (Cottenie, 2005; Legendre et al., 2009), and/or unmeasured environmental and spatial variables (Borcard et al., 2004), despite the massive implemented framework. Following on, the apparent irrelevance of the measured functional and phylogenetic metrics could also be due to : 1) biotic interactions, such as competition, that cause overdispersion in community-averaged traits or phylogenetic signal and thus hide antagonistic patterns made by other processes, such as environmental filtering (Cavender-Bares et al., 2009), and because 2) other functional traits could be more pertinent (e.g. longevity, age of maturity, fecundity, dentition, dispersal distance, etc.), and 3) phylogenetically conserved traits did not reflect species' tolerance to biological and physical conditions better than the chosen functional traits. Few studies have dealt with functional traits of medium and large-sized vertebrates (see Gómez et al. (2010) for birds), additional research is therefore needed to confirm our findings.

## Historical processes likely drive $\alpha$ and $\beta$ diversities

$\alpha$  and  $\beta$  diversities of our large fauna assemblages were not shaped by the physical or biological environment, despite our large panel of environmental covariates, often seen as good drivers of community diversity : resource availability (e.g., density of zoochorious trees/palms and *Euterpe spp.* - palm), habitat heterogeneity (e.g., tree diameter heterogeneity), habitat severity (e.g., tree basal area (biomass) or habitat dynamics (mean size of tree-fall gaps)). In contrast, pure spatial predictors largely explained the two diversity spatial patterns ( $\alpha$  and  $\beta$ ) so that these predictors are likely to be associated with historical, *sensu lato*, processes that translate into a pure spatial signal today.

The peculiar climate history of South America is of primary importance in shaping large fauna assemblages due to an interval of rapid environmental changes at the end of the Pleistocene (Vuilleumier (1971); Haffer (1970)). Successive degradations of forest cover during the period from the Late Pleistocene and Early Holocene (between 22,000 and 2,000 yr ago) modified the distribution of many species by creating climatic refugia in the most humid areas. Distinct large areas were proposed as important refugia in the Amazonian basin (Vuilleumier, 1971) and in the Guiana Shield (de Granville, 1982; Tardy, 1998). For instance, several long drought-associated fire events have been recorded during the Holocene in French Guiana, indicating successive wet and dry periods (Charles-Dominique et al., 1998; Tardy, 1998). Refugia were identified in the higher reliefs of the northern and middle French Guiana and have already been shown to shape the diversity of amphibians and bromeliads (Noonan & Gaucher, 2005; Boisselier-Dubayle et al., 2010). The current diversity patterns observed in large fauna assemblages are likely to be due to this climate-change-induced fragmentation that led to isolated fauna communities evolving into unique species assemblages that translate today into high  $\beta$  diversity values (Fig. 3.5g-i) inside refugia. When the climate became wetter, the previously unoccupied areas were then recolonized by forest vertebrates from the surrounding refugia, leading to mixed communities that were richer and more diverse than the refugia themselves (Fig. 3.6b-c).



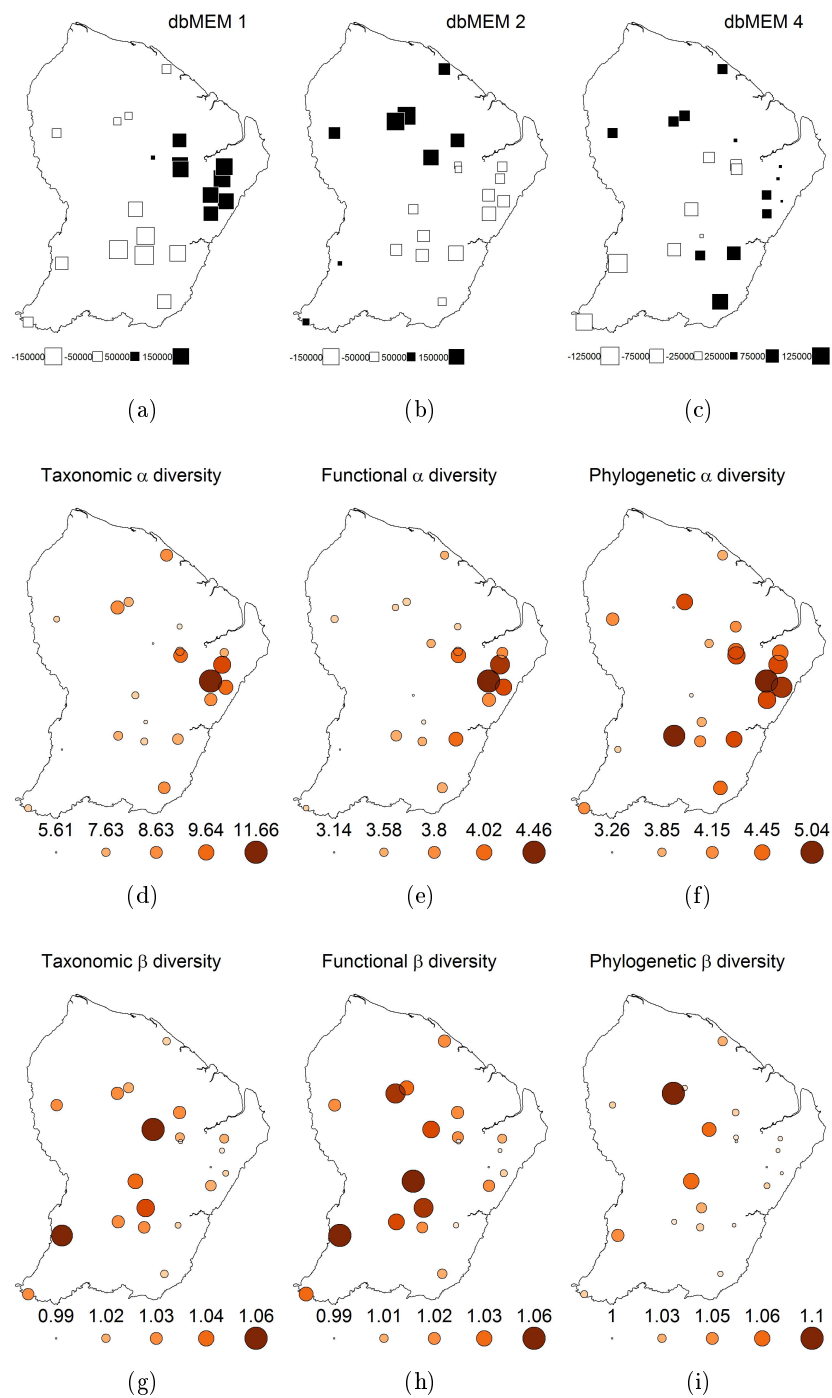


FIGURE 3.5 – Observed spatial patterns of  $\alpha$  and  $\beta$  diversities related to spatial predictors across French Guiana. In the first line, (a-c) illustrate the three more significant spatial predictors (dbMEM : distance-based Moran's eigenvectors) selected and used to predict  $\alpha$  and  $\beta$  diversities. Square size is proportional to values of spatial predictors (where negative values are in white and positive values are in black). In the second and third lines, (d-i) represent the spatial patterns of observed  $\alpha$  and  $\beta$  diversities at survey sites.

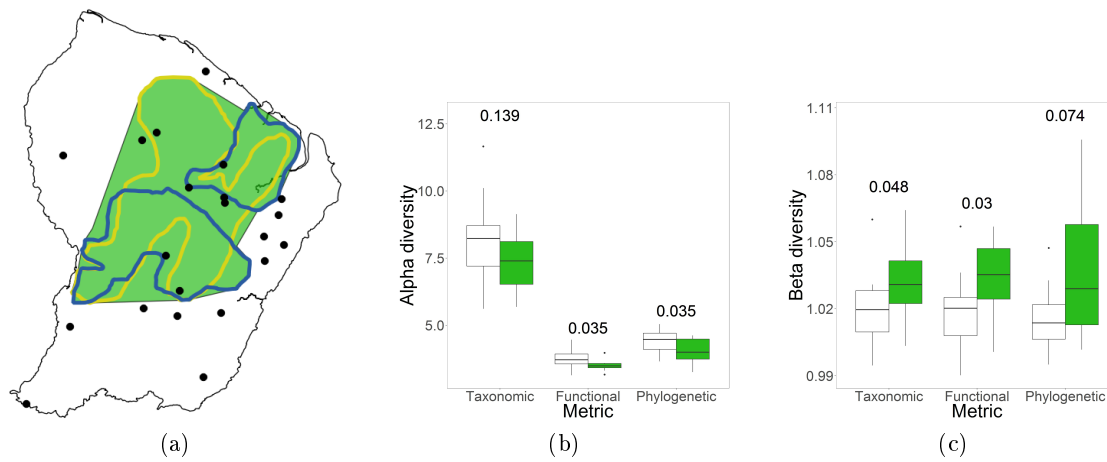


FIGURE 3.6 – Comparison of  $\alpha$  and  $\beta$  diversities between the areas considered as rainforest refugia or not. In (a), the rainforest refugia (green area) is the aggregation of the convex envelopes of rainforest refugia according to de Granville (1982) (bold line in yellow) and Tardy (1998) (bold lines in blue). (b) and (c), boxplots show the diversity shift between refugia area (green) or other areas (white) according the different metrics. The  $p$ -value of the Wilcoxon test is given above boxes.

Under this scheme, dispersal ability from the former refugia is an important factor in structuring vertebrate communities, more so than the niche hypothesis (Beaudrot & Marshall, 2011; Gavilanez & Stevens, 2013). But because medium and large-sized vertebrates are highly mobile and able to disperse over long distances, the sole dispersal limitation would act as a major biogeographical barrier that does not exist in the continuous forest extent of the Guiana Shield. However, in Guyana, Lehman (2004) argued that the dispersal limitation due to large rivers significantly shaped the primate richness. In the same manner, Haugaasen & Peres (2005b) also thought that fluvial barriers (width > 50 m) could increase the difference in species richness between flooded and unflooded (*terra firme*) forests. Contrarily, our results showed that the differences in  $\alpha$  and  $\beta$  diversities are only due to being outside or inside a former refugia area. This homogeneous pattern in  $\alpha$  diversity (and especially the phylogenetic diversity) outside refugia thus supports the idea that neither geographical barriers nor environmental filters have strongly shaped vertebrate communities, confirming our results concerning community composition.

## Conclusion

For wildlife management and conservation, the differential pattern between  $\alpha$  and  $\beta$  diversities has a major implication. Indeed, it is more complex to establish priorities and to maximize management and conservation efficiency since the highest  $\alpha$  diversity communities (highest evenness of species abundance) are not located in the same areas as the highest  $\beta$  diversity communities (highest originality). Managing this environment therefore requires additional costs and effort. The areas with the highest  $\alpha$  diversity communities are in the eastern part of French Guiana, along the Oyapock river and particularly in the most northern area of this strip (Fig. 3.5 a-c and g-i). In contrast, the areas with the highest  $\beta$  diversity communities are in middle French Guiana (Fig. 3.5 d-f). Both areas should therefore be considered as high priority conservation areas. More generally, our findings also highlight that priority zones for conservation should not only take into account the actual environmental conditions, but also the spatial patterns due to (known or still-unknown) historical processes. Furthermore, since the imprint of historical processes was clearly visible in the actual diversity patterns in large vertebrates, it is likely that the historical processes have driven the community diversity of less mobile species to a greater extent.

## Acknowledgements

Funding was provided over many years by ONCFS and various external sources : the EU *HABITAT* and *CHASSE* programs, the French Ministry for Overseas Territories, the French Ministry of the Environment (ECOTROP program), the *Parc Amazonien de Guyane* (PAG), *Office National des Forêts* (ONF) and the CNRS Nouragues program. TD & BH are supported by a grant from the Investing for the Future program (*Investissements d'Avenir*), managed by the French National Research Agency (*Agence nationale de la recherche*, CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025). We are very grateful to all who participated in the line transect surveys, including those from ONCFS and PAG institutions, and some hard-working and passionate volunteers. Special thanks to the ONF staff who collected the data from forestry surveys.

## Appendix S1 : species population abundance

We used a distance sampling method based on visual counts of medium- and large-sized vertebrates recorded along line transects. The observer walked along a line, recording detected objects and measuring the perpendicular distance between the line transect and the object with a laser range finder to the nearest meter. The relevant sample unit was an observation, i.e. an individual, a group or subgroup. The distance of arboreal species from line transect was measured to the position of objects on the ground by vertical projection. In social species such as primates, distances were measured to the center of the group (Peres, 1999; Buckland, 2001). The number of individuals per group was recorded, and only those that were classified as correctly counted were used to calculate mean group size. At each site, the same design was used, consisting of 3 to 4 individual 3 km transects, radiating from a central point. Line transects were walked at 1 km/hr every morning (07 :00-11 :00) and afternoon (14 :30-18 :00) by one observer (CRH, TD and others) per line transect, systematically alternating transect lines on consecutive days to avoid strong observer biases. Sampling was not undertaken during heavy rain events that could interfere with hearing and sightings. Observers waited until the end of foliage dripping and the absence of wind. All surveys were conducted during the dry season, i.e. between July 9 and November 25, except for one site in January (beginning of rain season), which meant the large majority of surveys were carried out under clear skies. The transects were surveyed during a field session lasting 7 to 9 consecutive days. All the surveys were conducted between 2003 and 2015, with more than two-thirds (14 of 21) conducted from 2008 onward.

We used the generalized distance sampling model of Chandler et al. (2011), which is an extension of the N-mixture models for repeated-count data. This model determines the probability of detecting an animal given its presence ( $p$  parameter of detection probability) and the probability of it being present during the survey period ( $\Phi$  parameter of temporary immigration), thus allowing studies with an open population. Many models are built based on closed populations, but this assumption is often violated, particularly with large and mobile species. This hierarchical model allows inferences to be drawn about the superpopulation size ( $M$ ), i.e. here the total number of groups likely to use the sampled strip during the survey period. The superpopulation size is an outcome of a discrete probability distribution (here negative binomial) with mean  $\lambda$ . The number of groups  $N$  is calculated as the product of the superpopulation size and  $\Phi$ . Species population abundance was obtained by multiplying estimated number of groups either with the mean group size of the site if more than 5 groups were precisely counted, or otherwise with the mean group size of all sites of the studied area. Species population abundance was expressed in density (individuals/km<sup>2</sup>).

Each species population density was separately estimated. No covariate on latent abundance distribution (which describes animal habitat or other environmental influences) was included in the model to permit the inference of the intrinsic population density of each site. No covariate was included to fit the detection probability function as environmental conditions have a minimal influence on between-site detectability in Guianan *terra firme* rainforests (Denis et al., 2016). As data relating to variation in temporary immigration across sites was not available, we assumed that it was constant. The 3–4 individual 3 km transects were considered as a single line transect. Twelve replicates of these single line transects were carried out during the repeat survey. The sampling effort across sites varied from 60 to 191.7 km (mean  $139.9 \pm 23$  SD km), which represents a total sampling effort of  $\sim 5,000$  km. Observations were truncated at 50 m to avoid problems in fitting the tail of the detection function, which also excluded the least accurate distance estimates. We compared the adjustment of half-normal or hazard-rate key functions according to Akaike Information Criterion (AIC) and chose the lowest (the most parsimonious model) for each species. The key function was fitted to the grouped data at 5 m distance intervals. All calculations mentioned in this section were carried out using the R package *unmarked*.

## Chapitre 4

# "Qui se ressemble s'assemble"

Le dernier chapitre traite de la co-occurrence des espèces à des échelles plus fines que celle du chapitre précédent. Nous sommes descendus dans l'échelle d'analyse pour déterminer si d'autres facteurs, principalement les interactions entre espèces, intervenaient dans l'organisation des communautés. En effet, il est plutôt admis que les interactions interspécifiques interviennent à une échelle locale en comparaison d'autres facteurs comme la dispersion, la tolérance des espèces aux conditions environnementales (filtrage environnemental), etc. La facilitation a peu été étudiée chez les vertébrés en comparaison des travaux sur les invertébrés ou les plantes. Cependant, une attention particulière a été portée sur les associations mixtes d'oiseaux dans les forêts tropicales où sont étudiés les avantages/désavantages de vivre (de façon plus ou moins permanente) en groupe de plusieurs espèces. Concernant la compétition, elle est très souvent mentionnée et utilisée pour expliquer les phénomènes écologiques observés, mais n'est pas toujours mise en évidence chez les vertébrés comme chez les plantes. Une difficulté à laquelle nous avons dû faire face est que les conditions environnementales peuvent produire les mêmes patrons de co-occurrence que les interactions interspécifiques (compétition ou facilitation). Nous avons donc tenté de démêler l'effet de l'environnement et des interactions interspécifiques (compétition et facilitation), et cela à différentes échelles. Dans un second temps, l'utilisation des traits fonctionnels a permis de savoir si les similitudes entre espèces interviennent, ou non, dans la co-occurrence des espèces. Nous avons montré que les associations positives prédominent sur les associations négatives, et que ces associations positives sont en partie indépendantes des conditions environnementales. De plus, ces associations positives sont d'autant plus fortes que les espèces sont fonctionnellement similaires. Ces associations sont donc liées aux similitudes inhérentes aux espèces. Ceci appuie donc l'hypothèse que la facilitation est plus importante que la compétition dans

les interactions entre espèces, et donc aurait un rôle plus prévalent que la compétition dans l'organisation des communautés à fines échelles. De plus, ces interactions interspécifiques ne serait pas basées sur le principe de complémentarité des espèces, mais plutôt de redondance ce qui pourrait permettre l'échange de d'information entre espèces (*social information hypothesis*), la synchronisation des activités, la réduction des risques de prédation et l'optimisation de la recherche alimentaire. Nos conclusions se démarquent de celles qui sont habituellement énoncées concernant les interactions interspécifiques. En effet, la compétition est généralement considérée comme la principale interaction qui régit les relations entre les espèces. La facilitation reste très marginalement prise en compte, et son pouvoir explicatif dans la compréhension des processus écologiques devrait être traitée de la même manière que la compétition. Ce travail est en finalisation et sera soumis à *Journal of Animal Ecology*.

# Birds of a feather flock together : Biological similarity shapes species coexistence among large fauna assemblages in Amazonian forests

Thomas Denis<sup>12\*</sup>, Cécile Richard-Hansen<sup>1</sup>, Olivier Brunaux<sup>3</sup>, Stéphane Guitet<sup>34</sup>, Bruno Hérault<sup>5</sup>

<sup>1</sup>ONCFS, UMR EcoFoG (AgroParisTech, Cirad, CNRS, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane), 97310 Kourou, French Guiana, France; <sup>2</sup>Université de Guyane, UMR EcoFoG (AgroParisTech, Cirad, CNRS, INRA, Université des Antilles), 97310 Kourou, French Guiana, France; <sup>3</sup>ONF, R&D, Réserve de Montabo, BP 7002, 97300 Cayenne, French Guiana, France; <sup>4</sup>INRA, UMR Amap, TA A51/PS2, 34000 Montpellier, France; <sup>5</sup>Cirad, UMR EcoFoG (AgroParisTech, CNRS, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane), 97310 Kourou, French Guiana, France

## Summary

Deciphering the underlying ecological reasons, from abiotic environmental control to biotic species interactions, underlying species co-occurrence in space and time is a long-standing question in community ecology. Tropical forests are the most species-rich ecosystems on earth where large vertebrate populations play a key role in shaping forest biomass, productivity or tree regeneration, but the interactions occurring among vertebrates, from competition to facilitation, remain little studied, even though they are keys of any conservation strategies.

In this study, we put forward these questions : What are the predominant associations types (negative, positive or random) among large vertebrate assemblages of the Guianan *terra firme* rainforests? How much species associations are dependent on environmental conditions? and are these interactions linked to functional similarity among large vertebrates?

In French Guiana, 19 sites were sampled using line transects sampling to estimate abundances of 20 large vertebrates. We used a probabilistic model to look for positive or negative associations from observed species presence–absence matrix at different spatial scales. Species pairwise associations were then compared to a pure forest environment null model. Finally, we quantified the co-occurrence strength between pairwise species, and



determined whether it was relied on species functional dissimilarity or not, controlling for the environment.

Positive large vertebrate associations are largely predominant on negative ones and are only partly shaped by the local environment (forest structure and composition). Positive associations are highly linked to the species functional similarity with species sharing similar functional traits being more prone to co-occur.

Positive interactions play a most important role than competition in shaping the large vertebrate assemblages of the Guiana Shield forests. Furthermore, functional redundancy rather than functional complementarity drives interspecific interactions, emphasizing the key role of facilitation in these Amazonian animal communities.

**Keywords.** - Activity matching, causal approach, coexistence, Guiana Shield, information exchange, line transect, mixed-species associations, *terra firme* rainforests, stress-gradient hypothesis.

## Introduction

Deciphering the underlying ecological reasons behind species co-occurrence in space and time is a delicate issue, as co-occurrence depends both on the species environmental requirements and on the species interactions within a community (Sfenthourakis et al., 2006; Peres-Neto, 2004). First, two species which have similar environmental requirements, the so-called fundamental niche, have obviously more chance to co-occur than two species with distinct ones. Then, the range of environmental conditions within which a species lives in presence of interspecific interactions define the ecological (or realized) niche (Bruno et al., 2003). Finally, the (negative or positive) interspecific interactions can modify in different ways how the available resources are exploited (*e.g.* water, food, shelter, etc) and how their physiological tolerances allow them to respond to the environmental conditions (non-resource-related conditions such as heat, cold, wind, salinity or soil structure (Maestre et al., 2009)).

Negative interactions are often considered as playing major roles in determining local patterns of species co-occurrence, the most widely studied being competition and predation with different facets (Kraft et al., 2015). The positive interspecific interactions are often under-estimated or neglected in shaping community assembly (Stachowicz, 2001; Dickman, 1992; Cavender-Bares et al., 2009). Nevertheless, there are plenty of examples

showing that through facilitation, the presence of a species may help another one to establish and/or persist, but not in its absence (Kraft et al., 2015; Stachowicz, 2001), by habitat amelioration, resource enhancement, predation reduction, and so on (Valiente-Banuet & Verdú, 2007; Bruno et al., 2003). Facilitation processes are widely demonstrated in the studies of plant-pollinator, plant-fungi, and plant-bacteria interactions, but, to our knowledge, remain poorly studied in tropical rainforests and within large vertebrates communities, with the exception of grazing herbivore assemblages in Serengeti Park, (Arsenault & Owen-Smith, 2002)). The measured interaction between pairwise species is the net outcome of positive and negative interactions that occur between them. Facilitation are often considered as nonexistent or low, because the net outcome of interactions given that even strong facilitation between two species can lead to a negative net outcome if the competitive interactions are slightly stronger than facilitation (Bruno et al., 2003; Stachowicz, 2001; Michalet et al., 2015).

The development of functional trait-based approaches into community ecology has provided valuable insights into the ecological processes that determine species co-occurrence. Basically, the more functionally-similar the species are, the more they should share similar environmental conditions and use similar resources, and thus the more they should compete. In this way, congeneric species, under the hypothesis of a phylogenetic conservatism of functional traits, should thus be deeply engaged in a battle for resources (Sfenthourakis et al., 2006). And this is indirectly confirmed by the few studies that have examined the functional similarities between facilitated species leading to a clear species complementary in the functional space (Finke & Snyder, 2008; Valiente-Banuet & Verdú, 2007). The interspecific interactions are considered to mainly operate at local spatial scales (Gómez et al., 2010) while the environmental requirements of species may vary from a fine spatial scale (e.g., a pond for an amphibian) to a large scales (e.g. migratory animals). The interspecific interactions may thus cross with the environmental conditions to modify the distribution patterns. And since the similarities of environmental requirements between species can produce the same patterns that those produce by the interspecific interactions (e.g., competition or facilitation) (Peres-Neto et al., 2001), controlling for the environmental conditions is therefore primordial to decipher the underlying ecological processes of species co-occurrence.

Neotropical rainforests have been considered as the most species-rich forests existing worldwide, although the Guianan forests are characterized by lower diversity when compared to western Amazonia, both for plants and mammals (Voss & Emmons (1996) ; Ter

Steege et al. (2000) and references therein). The *terra firme* rainforests that dominate across Guianan region are characterised by a high variability in forest structure (e.g, canopy height, understory density, etc) and in tree composition (Guitet et al., 2015b). Despite this well-known heterogeneity, large and important environmental descriptors such as geomorphological landscapes are known to weakly influence large vertebrate assemblages (Richard-Hansen et al., 2015). The lack of large-scale pattern may hide true interactions at finer spatial scale, given that large vertebrates are very mobile with relatively large home ranges (generally from a few to several hundreds of ha) but could be highly selective in their micro-habitat (Palminteri & Peres, 2012; Luna-Maira et al., 2013; Arteaga & Vintincinque, 2008) within the range. And even though the role of plant-vertebrates interactions have been largely investigated, and takes an important part in maintaining the forest biomass and tree biodiversity global spatial patterns (see Tabarelli & Peres (2002); Peres et al. (2016); Forget et al. (2000) for the Neotropics), the interactions which occur among vertebrates species assemblages at local scales remain little studied. Nevertheless, the majority of studies suggested that vertebrates communities are deeply shaped by interspecific competition (for examples, see Steen et al. (2014) for snakes, Beaudrot et al. (2013) for primates and Varzinczak et al. (2016) for bats). Moreover, a very few examples highlight the role of interspecific facilitation : the collared peccary (*Pecari tajacu*) in Costa Rica which alter the physical structure of the standing leaf litter is probably an important agent that positively influence the abundance of terrestrial amphibians and reptiles (Reider et al., 2013). Among grazing herbivores, monkeys and birds in mixed-species associations provide plenty of advantages with, for instance, the reduction of the predation risk or the better efficiency of space exploration in order to access to food or other resources (Dickman, 1992; Stensland et al., 2003; Terborgh, 1990; Arsenault & Owen-Smith, 2002).

In this study, we put forward the following questions i) what is the predominant species co-occurrence signal (negative, positive or random) between the medium- and large-sized vertebrates in the Guianan *terra firme* rainforests?, ii) to what extent the highlighted species co-occurrence are shaped, or not, by current environmental conditions?, and iii) Do the species functional traits and functional divergence between co-occurring species provide a rationale to explain large vertebrate assemblages in Guianan rainforests?

## Materials and methods

### STUDY AREA

French Guiana covers  $\sim 85,000$  km<sup>2</sup> in the eastern part of the Guiana Shield between Suriname and the Brazilian state of Amapa ( $^{\circ}4$  North, and longitude  $^{\circ}53$  West). Altitude generally ranges between 0 and 200 m a.s.l. (mean 140 m) with a few peaks above 800 m. The climate is equatorial with annual rainfall ranging from 3,600 mm in the northeast to 2,000 mm in the south and the west, with a mean annual temperature of about 26°C. The number of consecutive months with less than 100 mm of precipitation varies from 2 in the north to 3 in the south, with high inter-annual variations (Wagner et al., 2011). The geological background is a 2.2-1.9 G-yr old crystalline basement, which makes up the oldest and most homogeneous part of the Guiana Shield (Delor et al., 2003). Evergreen rainforest covers more than 90% of the inland territory. This study is based on data from 20 studied sites in *terra firme* rainforests distributed across French Guiana (right part of the Fig. 4.1). All sites are either located within territory under strict protection laws, or far enough (at least a half dozen kilometers on foot) from human activities to be considered as exempt from hunting pressure, including from indigenous communities.

### SAMPLING

We used line transect sampling based on visual counts of 20 diurnal medium- and large-sized vertebrates. At each site, four radial line transects (exceptionally three) were walked from a central point (left part of the Fig. 4.1). Each transect was divided into 30 100-m length units. The observer (CRH, TD and others) walked along the line assigning each detected species to the appropriate unit. The observers systematically alternated transect lines on consecutive days to avoid strong observer biases. Each site was surveyed every morning (07 :00-11 :00) and afternoon (14 :30-18 :00) during a field session that lasted 7 to 9 consecutive days (except at one site, where the session lasted 16 days). A single field session was conducted per site. 19 sites were surveyed during the dry season (i.e. between July 9 and November 25) between 2005 and 2015. One site was surveyed in January (early beginning of the rain season). All surveys were carried out under clear-sky conditions (when raining, the sampling was suspended and the observer waited until the effects (i.e. strong wind, water dripping from foliage) had completely stopped before restarting).

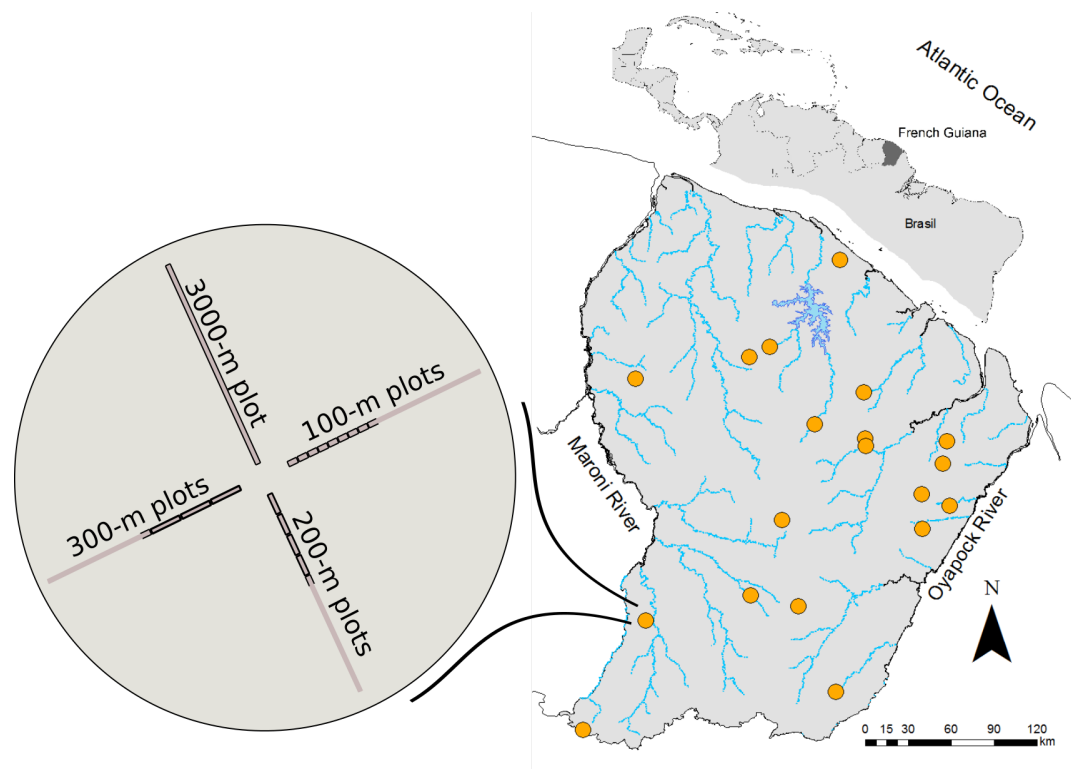


FIGURE 4.1 – Study area in French Guiana, northern South America, including 20 survey sites. The left part of the figure illustrates the sampling design : four line transects were used to sample the diurnal medium- and large-sized vertebrates (100-m length transect unit), and environmental conditions (*i.e.* forest structure and forest composition measured in each plot of 100-m length and 20-m width). Data have been aggregated to calculate species occurrence and environmental conditions at different plot sizes from 200 to 3000-m.

## ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND FUNCTIONAL TRAITS

All descriptors of forest structure and forest composition were collected using rapid forestry surveys into  $\sim 90$ - $120$  0.2-ha plots (100-m length and 20-m width) described along transects in the field. Transects were carried out during the dry season and over a period of 1 month before conducting species counts (Guitet et al., 2015c). The 100-m length plots were grouped together to define 11 plot sizes (spatial scales of analysis), ranging from 200 (two transect units) to 3000-m length plot (30 successive transect units which correspond to one transect). At the 400, 700, 800 and 900-m plot sizes, we had to remove the 3, 2, 6 and 3 last transect units in the analysis, respectively.

**Forest structure** - We calculated 11 variables from field descriptors at all plot sizes (see forest structure descriptors at the 200, 400, 900 and 3000-m length sizes in Table 4.1). We calculated density of tree species and tree basal area. We used tree diameter heterogeneity from standard deviation of tree diameters. To calculate the density of zoochorous trees, we used a functional-traits database and scientific publications (Ollivier et al., 2007; van Roosmalen, 1985) from which we classified a tree species as zoochorous if the genus or the family of the tree was known as strictly zoochorous e.g., endozoochory, synzoochory, synrodontozoochory, etc. We estimated canopy height, canopy openings [importance of canopy gaps], understory density, liana density, understory palm density and area of tree-fall gaps. Density of *Euterpe spp.* were used to represent swamp areas that intersperse the reliefs.

TABLE 4.1 – Summary of forest structure covariates used to test the pairwise species associations dependence on environmental conditions. The median value, the 5% and 95% quantiles (90%range) and the unit of measurement are given. Indices are calculated from field measures as in Denis et al. (2016)

| Variables                   | Median | 90%range      | Median | 90%range      | Median | 90%range      | Median | 90%range      | Units                 |
|-----------------------------|--------|---------------|--------|---------------|--------|---------------|--------|---------------|-----------------------|
|                             | 200-m  |               | 400-m  |               | 900-m  |               | 3000-m |               |                       |
| Tree density                | 191.70 | 128.6 - 257.5 | 193.50 | 137.1 - 248.5 | 189.80 | 142.2 - 236.8 | 196.10 | 152.9 - 229.5 | stem.ha <sup>-1</sup> |
| Basal area                  | 23.50  | 15.4 - 33.4   | 23.70  | 16.9 - 31.4   | 24.10  | 17.8 - 30.7   | 23.90  | 18.7 - 28.9   | stem.ha <sup>-1</sup> |
| Canopy height               | 32.50  | 25 - 42.5     | 32.50  | 26.2 - 42.5   | 32.80  | 26.1 - 43.3   | 32.00  | 27.7 - 42.2   | m                     |
| Canopy openings             | 0.70   | 0.3 - 1       | 0.70   | 0.4 - 0.9     | 0.70   | 0.4 - 0.9     | 0.60   | 0.5 - 0.8     | -                     |
| Understory abundance        | 0.70   | 0.3 - 1       | 0.70   | 0.4 - 0.9     | 0.70   | 0.4 - 0.9     | 0.70   | 0.5 - 0.9     | -                     |
| Liana abundance             | 0.30   | 0 - 0.5       | 0.30   | 0 - 0.5       | 0.30   | 0 - 0.5       | 0.30   | 0.1 - 0.4     | -                     |
| Small palm abundance        | 0.30   | 0.2 - 0.8     | 0.40   | 0.2 - 0.8     | 0.40   | 0.2 - 0.8     | 0.50   | 0.3 - 0.7     | -                     |
| Tree diameter heterogeneity | 18.50  | 14.1 - 23.6   | 18.50  | 14.7 - 22.8   | 18.70  | 15.4 - 23     | 18.50  | 16.3 - 22.1   | m <sup>2</sup>        |
| Zoochorious trees/palms     | 117.90 | 61.3 - 187    | 119.00 | 63.1 - 178.9  | 117.40 | 64.2 - 167.2  | 122.70 | 69.3 - 161.3  | stem.ha <sup>-1</sup> |
| Size of tree-fall gaps      | 4.60   | 0 - 6.4       | 4.80   | 0 - 6.2       | 4.90   | 0 - 6.1       | 4.90   | 3.8 - 5.8     | m <sup>2</sup>        |
| <i>Euterpe spp.</i> density | 0.00   | 0 - 5.5       | 0.00   | 0 - 5.2       | 1.60   | 0 - 5.3       | 2.80   | 0 - 4.9       | stem.ha <sup>-1</sup> |

TABLE 4.2 – Summary of the 10 most common tree taxa used to test pairwise species associations dependence on forest composition. Scientific name correspondence gives the scientific taxa that are associated to vernacular names, and the proportion of tree species of a given scientific taxa associated to the vernacular name (Guitet et al., 2014). The median value, the 5% and 95% quantiles (90%range) of the stem number per plot are given.

| Vernacular name | Scientific correspondence                            | Median | 90%range | Median | 90%range | Median | 90%range | Median | 90%range     | Median    | 90%range | Units |
|-----------------|--|--------|----------|--------|----------|--------|----------|--------|--------------|-----------|----------|-------|
|                 |  | 200-m  |          | 400-m  |          | 900-m  |          | 3000-m |              | plot size |          |       |
| Koko            | <i>Licania</i> (66%) / <i>Chrysobalanaceae</i> (99%) | 5.00   | 0 - 22.4 | 11.00  | 1 - 42.3 | 20.00  | 1 - 78   | 82.00  | 11.7 - 284.1 |           |          |       |
| Encens          | <i>Protium</i> (74%) / <i>Burseraceae</i> (100%)     | 4.00   | 0 - 17   | 9.00   | 0 - 31.3 | 17.00  | 1 - 65   | 71.00  | 7.1 - 209    |           |          |       |
| Mahot noir      | <i>Eschweilera</i> (100%)                            | 2.00   | 0 - 14   | 5.00   | 0 - 26   | 10.00  | 0 - 55.2 | 48.50  | 2.6 - 168.8  |           |          |       |
| Mahot rouge     | <i>Lecythis</i> (62%) / <i>Lecythidaceae</i> (77%)   | 3.00   | 0 - 13   | 6.00   | 0 - 23.3 | 11.00  | 0 - 40.1 | 53.00  | 10.6 - 120.5 |           |          |       |
| Angélique       | <i>Dicorynia guianensis</i> (100%)                   | 2.00   | 0 - 12.4 | 5.00   | 0 - 21.3 | 8.00   | 0 - 42   | 49.50  | 0 - 130.8    |           |          |       |
| Weko            | <i>Inga</i> (93%) / <i>Leg.-Mimosoideae</i> (100%)   | 3.00   | 0 - 10   | 5.00   | 1 - 16.3 | 11.00  | 2 - 30   | 44.00  | 19.6 - 85.5  |           |          |       |
| Wapa            | <i>Eperua falcata</i> (100%)                         | 0.00   | 0 - 16   | 1.00   | 0 - 27   | 4.00   | 0 - 39.1 | 34.50  | 0 - 111.6    |           |          |       |
| Niamboka        | <i>Pouteria</i> (100%)                               | 2.00   | 0 - 9    | 5.00   | 0 - 17.3 | 9.00   | 0 - 35.1 | 36.50  | 4 - 112.3    |           |          |       |
| Mourou-         | <i>Astrocaryum scophilum</i> (100%)                  | 0.00   | 0 - 13   | 0.00   | 0 - 24.3 | 0.00   | 0 - 45.1 | 14.00  | 0 - 147.8    |           |          |       |
| Mourou          |  |        |          |        |          |        |          |        |              |           |          |       |
| Patawa          | <i>Oenocarpus batavaa</i> (100%)                     | 0.00   | 0 - 9    | 1.00   | 0 - 18   | 2.00   | 0 - 33   | 14.00  | 0 - 114.2    |           |          |       |

**Forest composition** - All trees and palms with diameter at 1.3-m breast height (hereafter DBH) above 17.5 cm have been measured and floristic determinations have been assigned using common nomenclature used by foresters in French Guiana (see complete details in Guitet et al. (2014)). We then calculated tree taxa abundance variable at all plot sizes (see most common tree taxa at the 200, 400, 900 and 3000-m length sizes in Table 4.2).

**Functional traits**- We identified and described 10 functional traits for animal species from scientific publications (Table 4.3). We chose available database from French Guiana when possible, otherwise from South America. Intraspecific calls and songs which represent the sociability traits were calculated based on expert opinions to assess to what extent different clues help them to detect each species. We used the median value of notes of experts' responses (5 experienced observers and/or biologists) for each covariate and each species, and completed missing data for poorly observed species using a literature search (see details in (Denis et al., 2017a)).

TABLE 4.3 – Summary of functional traits covariates of medium- and large-sized vertebrates species. The median value, the 5% and 95% quantiles (90%range) and the unit are given for each functional traits covariate. The covariates without units are ordinal variables or indices (see materials and methods section).

| Acronyms | Variables                      | Median | 90%range    | Units                   |
|----------|--------------------------------|--------|-------------|-------------------------|
| MASS     | Body mass                      | 3.0    | 0.33 - 36   | kg                      |
| SIZE     | Body size                      | 0.5    | 0.28 - 1.25 | m                       |
| HR       | Size of home range             | 100.0  | 3 - 500     | ha                      |
| SOCIAL   | Social structure               | 2.0    | 1 - 3       | -                       |
| GRPSIZE  | Mean group size                | 2.0    | 1 - 14      | ind.group <sup>-1</sup> |
| CALLS    | Calls/Songs                    | 0.0    | 0 - 2       | -                       |
| HGT      | Height of substrate preference | 0.0    | 0 - 4       | -                       |
| FRUITS   | Frugivory/Granivory            | 68.3   | 24.4 - 97.4 | %                       |
| VEG      | Herbivory                      | 1.0    | 0 - 40      | %                       |
| ANIM     | Animalivory                    | 11.0   | 1.3 - 56    | %                       |

## DATA ANALYSIS

**Species co-occurrence** - We chose to keep animal species with at least 2 observations in at least 3 sites to ensure a good degree of confidence in species occurrence in a site and avoid rarely detected species. We then built a presence-absence matrix of observed species by plots at each plot size and used a probabilistic model (called also unconstrained model) to test statistically significant associations of pairwise species (Veech, 2013). Animal



species associations are classified as negative, positive or random from these probabilities at a chosen significance level ( $p$ ).

**Co-occurrence dependence on environmental conditions** - Environmental conditions were separated into two main components : forest structure and forest composition. First, we performed a principal component analysis (PCA) on the forest structure tables, and a Non-Symmetric Correspondence Analysis (NSCA) on the forest composition table at each plot size to summarize the information contained in the environment tables. NSCA is recommended to investigate the data structure of plots-by-species table where the number of rare species is very high as in tropical rainforests, and thus gives a higher weight to abundant species. In the subsequent part of the analysis, we used, for the forest structure and composition, the plots score which are the coordinates of plots on the orthogonal axes in the multi-dimensional space of the ordination.

We then implemented a single-species causal approach using environmentally constrained models to determinate the species co-occurrence as a function of forest structure or composition components (Peres-Neto et al., 2001). For that, we performed a binomial GLM (logit link) in which the plots scores of the selected axes were used as covariates. In the second step, we built the envelope of the expected number association produced by pure environment (from 1000 presence-absence tables predicted by the GLM) using the probabilistic model of Veech (2013). In the last step, we compared the 5th-95th quantile envelope of the two environmentally constrained models with the co-occurrence numbers generated by the unconstrained model.

**Associations dependence on traits** - To examine how the functional relatedness between species may influence the species co-occurrence, we investigated the relationship between the co-occurrence coefficient and the species functional dissimilarity at each plot size. The co-occurrence coefficient was defined as the difference between the observed and expected numbers of plots within which the two species  $i$  and  $j$  co-occur ( $J_{ij}^{obs} - J_{ij}^{exp}$ ; Veech (2014)), and measures both the strength (absolute difference) and the direction (sign) of the association. To calculate the traits-based dissimilarity (euclidean distances), we used species scores on the selected axes after implementing a PCA on all species functional traits (global species dissimilarities), and on each trait separately. Second, we used a non-parametric correlation coefficient (weighted Spearman's  $r$ ) to measure the linear relationship between the co-occurrence coefficients and species dissimilarities with  $1/p_{ij}$  as weights, where  $p_{ij}$  was the significance level of the co-occurrence of the two species  $i$  and  $j$ . Thus, the more the co-occurrence was significant, the more the co-occurrence

weight was high. Finally, we compared the observed correlation coefficients with those calculated from the environmentally constrained models to determine whether the relationship between the co-occurrence coefficient and the species functional dissimilarity was dependent, or not, on environmental conditions. Significance level was defined as the frequency of observed correlation coefficients falling out of those generated by the environmentally constrained models, and was given for two components of environmental conditions (forest structure and forest composition).

## Results

For the unconstrained co-occurrence models, random species associations dominated the species assemblages. Among the significant associations, positive ones were higher than negative ones whatever the plot size (Fig. 4.2). At the  $p = 0.05$ , the highest difference between negative and positive associations (8.5%) occurred at the 600-m plot, with positive co-occurrences more than 9 times higher than negative ones. The proportion of negative associations was statistically not-significant and lower than 5% whatever the plot size while the proportion of positive associations was superior to 5% for the 300 to 1000-m plots with a maximum of 9.5% for the 500 and 600-m plots (Fig. 4.2).

For the environmentally constrained models, the 5th-95th quantile envelope of the expected number associations produced by pure environment were relatively similar for both positive and negative co-occurrence : the 5th-95th quantile envelopes were constant from 200 to 1000-m plots, and slowly decreased after (Fig. 4.3). The observed number of negative associations was located entirely within the 5th-95th quantile envelope of the both environmentally constrained models (forest structure and composition models) excepted for the 700-m plot size (Fig. 4.3a). The observed number of positive associations was highly significantly higher than the 5th-95th quantile envelope of the two environmentally constrained models for the 400 to 800-m plots (Fig. 4.3b). A large part of positive associations (~25-38%) was then due to other determinants than similarity in environmental conditions.

The relationships between species functional dissimilarity and the observed co-occurrence coefficient value were generally close to zero for the negative associations between pairwise species (central panel of the Fig. 4.4). In other words, there is no relationship between the global species dissimilarity and the negative associations strength (top panels of the Fig. 4.4) given that the correlation coefficient was always located within the 5th-95th

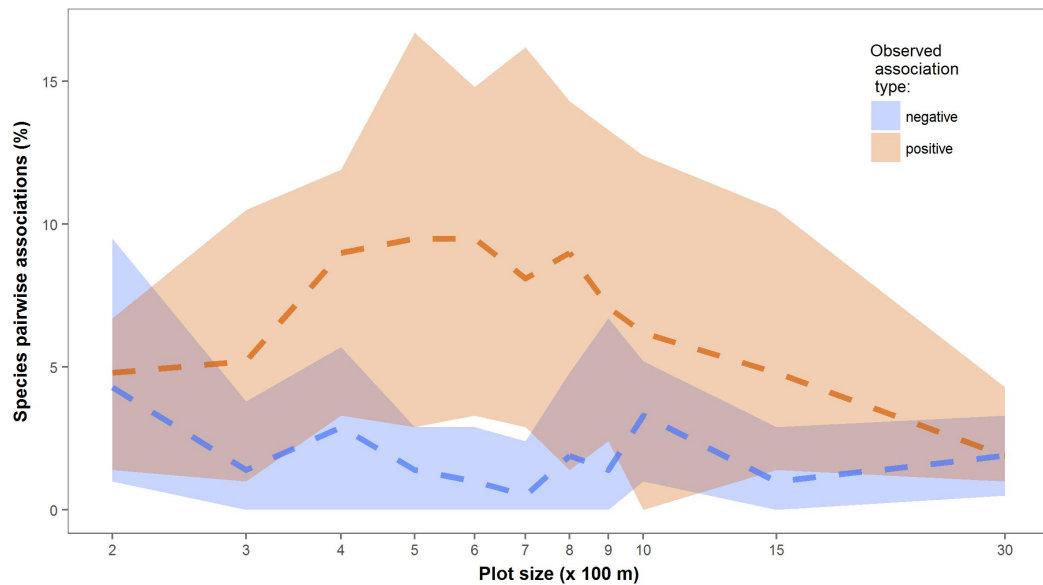


FIGURE 4.2 – Comparison of the percentage of significant positive (red) and negative (blue) association types between pairwise species at different plot sizes. Dashed line is the percentage of significant pairwise species association at  $p = 0.05$  (significant level). Lower and upper borders of envelopes are the 0.01 and 0.10 significant levels, respectively.

quantile envelope of the environmentally constrained models generated by forest structure (Fig. 4.4) or by forest composition (Appendix S1 Fig. S1) whatever the plot size. For the positive associations, the correlation coefficients with global species dissimilarities were negative below 3000-m length plot, and the highest at the 400-m plot scale (bottom panel of the Fig. 4.4). Thus, the more the species were functionally related, the more they had positive co-occurrence. Similarities in animalivory, folivory, body mass showed significant negative correlation with species positive co-occurrences at  $\sim 400$ -m plot while body mass also showed similar pattern at 3000-m plot scale (Fig. 4.5 and Appendix S1 S2).

## Discussion

Random associations are predominant in shaping species co-occurrence among large neotropical vertebrates whatever the analysis scale and that support the idea that interspecific co-occurrences slightly shape the communities organization. Probably, the combination of the net outcome of interspecific interactions (competition vs. facilitation) and the effects of environmental conditions on species generally leads to neutral associa-

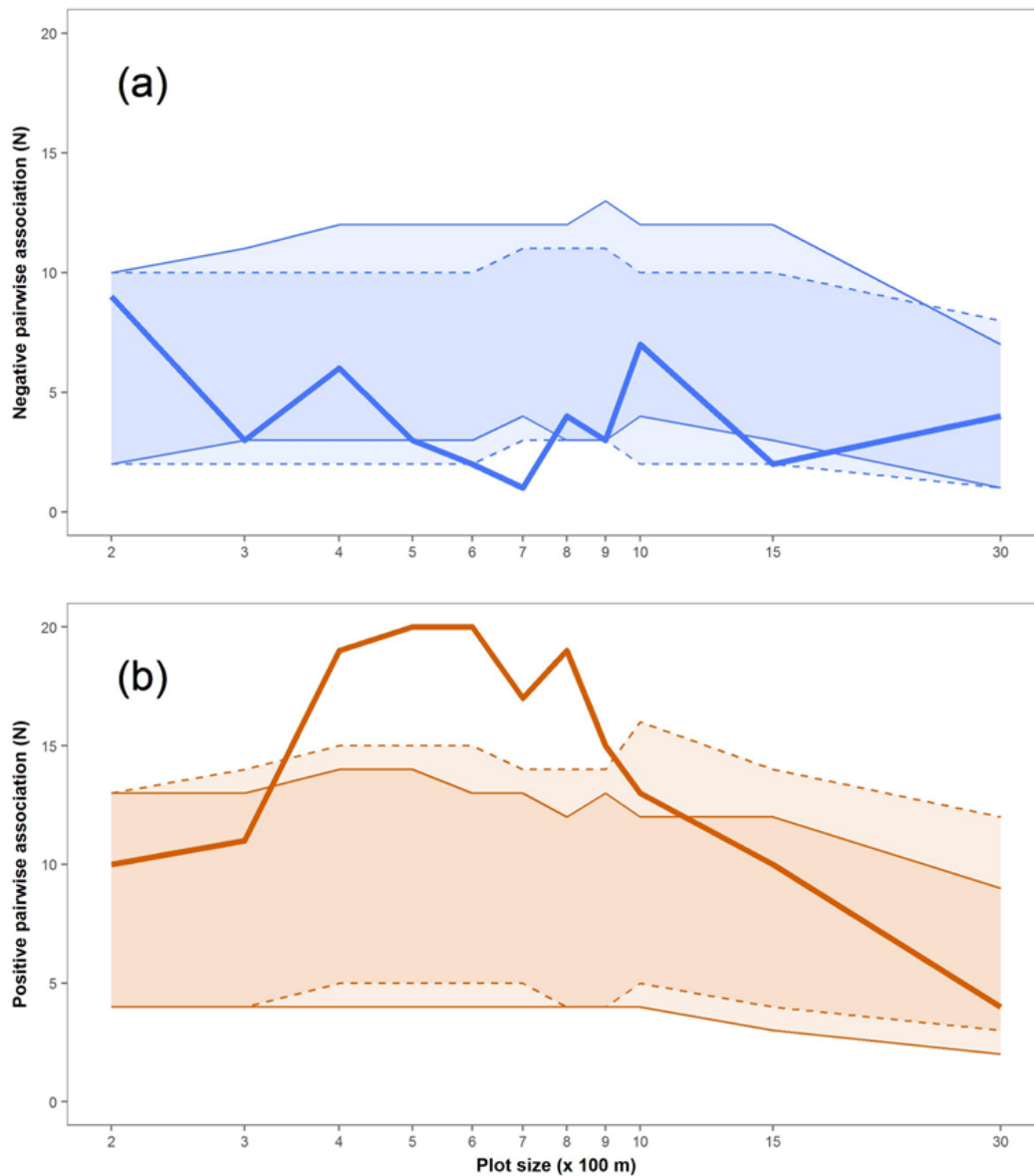


FIGURE 4.3 – Comparison of the observed number of negative (a) and positive (b) associations between pairwise species and the expected number (5th-95th quantile) under environmentally constrained models from forest structure (solid envelopes) or forest composition (dashed envelopes) environmental covariates.

tions that conduct to make the pairwise species association apparently random. However, the number of positive interspecific associations was high enough ( $> 5\%$ ) to presume that these positive species associations are not generated by chance, but probably due

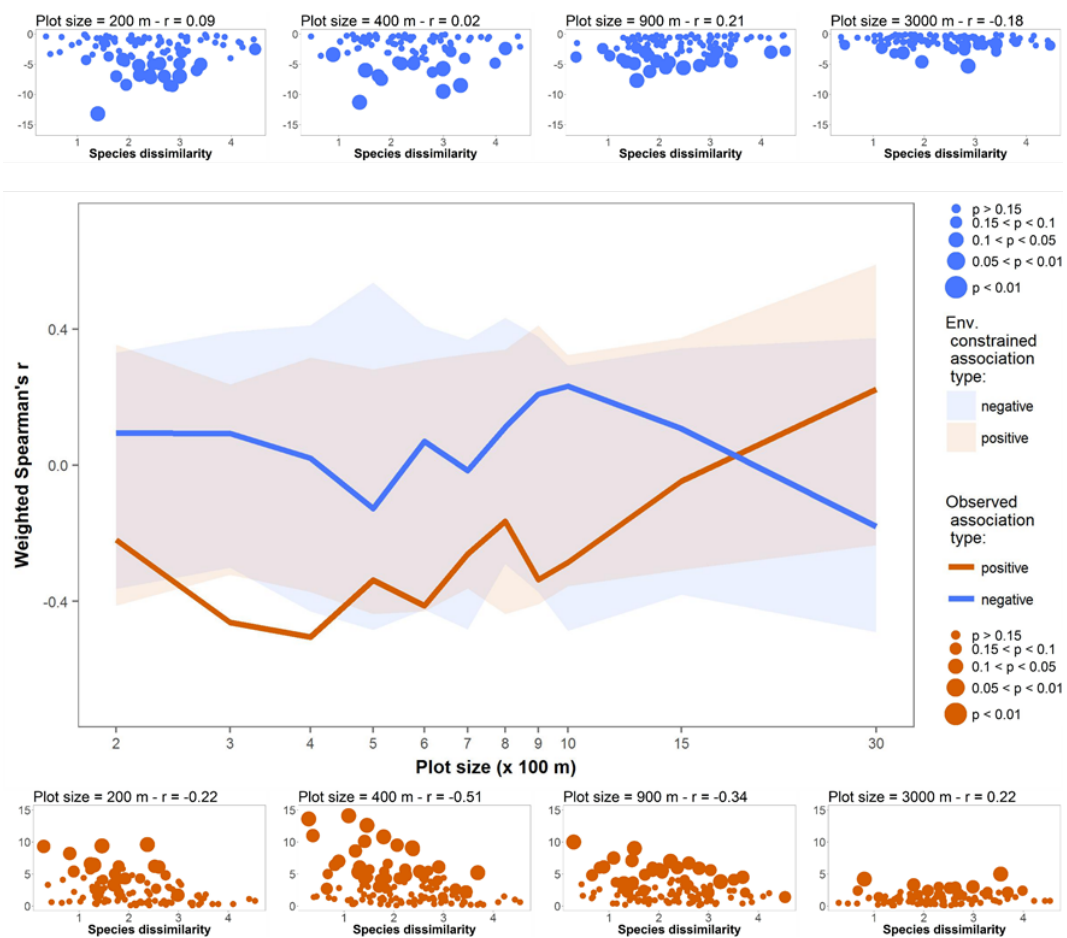


FIGURE 4.4 – Strength (measured by the weighted Spearman’s  $r$ ) of the relationship between species functional dissimilarity and the observed co-occurrence coefficient value for the negative and positive associations. Are also plotted the 5th-95th quantile ranges of distributions of predicted values of the coefficient under pure environmental constrained models (central panel). Top (negative co-occurrence) and bottom (positive co-occurrence) panels illustrate the observed relationship, from which was calculated the Spearman’s  $r$ ) between the species dissimilarity and the co-occurrence coefficient at the 200, 400, 900 and 3000-m length plots. The co-occurrence coefficient was calculated as the difference between the observed and expected numbers of plots that the two species  $i$  and  $j$  co-occur ( $J_{ij}^{obs} - J_{ij}^{exp}$ ; Veech (2014))

to deterministic processes. The positive species associations dominate at intermediate scales of analysis (from 300 to 1000-m plot) while the negative associations are negligible whatever the scale of analysis. Whereas the Sfenthourakis et al. (2006)’s 30 matrices covering a wide range of taxa and geographical areas showed that co-occurrence species are rather dominated by negative association patterns (20 of 30), some recent findings

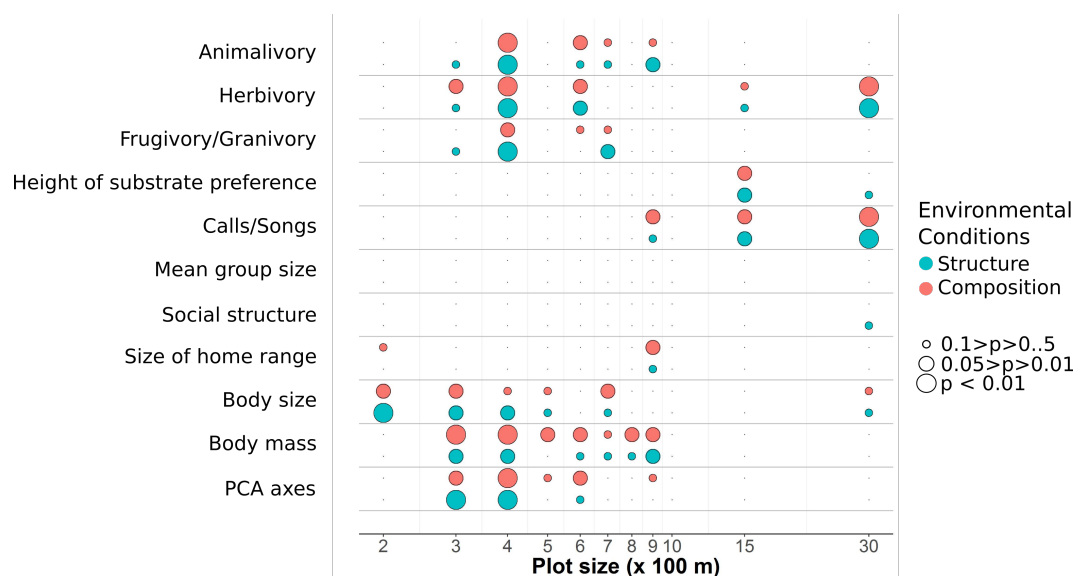


FIGURE 4.5 – Univariate relationships between positive species co-occurrence and trait similarity. Levels of significance are determined against the environmentally constrained model at different plot size and are given for the forest structure and forest composition respectively. Circle color corresponds to the component of the environmental conditions (forest structure and composition), and the circle size to the significance level of the association.

showed the same pattern as ours (Veech, 2013).

Positive co-occurrence can be either due to interspecific interactions (*i.e.* facilitation) and/or to environmental conditions (requirements of similar habitat). Our results showed that a large part of those positive associations (*i.e.* occurring from 400 to 800-m) are not related to environmental conditions (*e.g.*, species turn-over among environmental conditions or habitat filtering). Our findings support thus the idea that the species co-occurrence could mainly be led by facilitated interactions (*i.e.* mutualism or commensalism). Negative interspecific associations were low enough to be random, and thus competition could be a marginal process in large vertebrates assemblages (see Gómez et al. (2010) for antbirds, reviews of Brooker et al. (2007) in plants and Gerhold et al. (2015)). The observed imbalance in favor of facilitation over competition in large vertebrate assemblages could be explained by the environmental severity (stress and physical disturbance) which are inversely correlated to ecosystem productivity (or biomass) (Stachowicz, 2001; Brooker et al., 2007; Bruno et al., 2003; Michalet et al., 2006). The revision of Grime (1973)'s stress-gradient hypothesis (Michalet et al., 2006) predicts that the

frequency of facilitative and competitive interactions will vary inversely across environmental stress, with facilitation being more common in conditions of high stress relative to more benign environmental conditions (Maestre et al., 2009). But, most supporting works are based on extreme conditions (deserts, arctic or alpine tundra system or salt marshes; Brooker et al. (2007)) which are hardly transposable to the case of tropical rainforests. Holmgren & Scheffer (2010) demonstrate that even under conditions that appear benign, facilitation may play a large role since certain organisms can be simply more sensitive to environmental stress even though they do not live under extreme environmental conditions. In comparison to central or western Amazonia where the soils are regularly replenish by white waters (by lateral channel erosion and deposition) with nutrient-rich sediments weathered from the Andes, the Guianan soils and ecosystems are nutrient-poor with lower forest productivity (Grau et al., 2017). Under the stress-gradient hypothesis, and in the regional amazonian context, it would thus have been expected that facilitation has a key role in vertebrate assembly in Guiana shield than in central or western Amazonia.

Functional traits, as proxies of ecological niches, obviously play a key role in assembly rules of medium- and large-sized vertebrates. Our findings support the idea that the imbalance between facilitation and competition (Fig. 4.4) was due to a key role of species traits, with species with a given syndrome of traits facilitating similar ones. In the Guiana Shield, large vertebrates are seen sometimes together or closed each other, but they rarely form stable interspecific social groups (pers. obs.). Without the prominence of the so-called "social groups" in species assemblage, recent findings developed by Seppänen et al. (2007) (see also Norconk (1990)'s original works) helps to explain (social) information exchange among functionally similar species (Sridhar et al., 2012; Seppänen et al., 2007). Our results also supported the importance of diet and size similarity (Fig. 4.5) at a relative fine spatial scale, meaning that the information exchange would allow the species to obtain *e.g.* the location of food and of threat of predation. The potential great value of such information for survival and the negative interactions (*e.g.* an increase of competition for resources) may form a typical trade-off situation (Seppänen et al., 2007). Apart from information exchange, the importance of functional trait similarity for positive co-occurrence is also partly environmentally-driven especially for traits such as diet characteristics (animalivory and folivory) at fine spatial scales (~400 m). In oligotrophic *terra firme* forests and in the dry season (the season when the data were collected), resources are scarced and more dispersed than in rainy season (Stevenson et al., 2000). Thus, the positive association between species with similar diet could be an

efficient strategy to optimize foraging when environmental severity is important and/or seasonally increases (Michalet et al., 2006; Brooker et al., 2007; Stachowicz, 2001). Body size (and mass) is recognized as being related to many functional traits, a useful surrogate of the niche of each species and of overlap in resource use (e.g., body size and mass are significantly positively correlated with folivory ;  $r = 0.76$  and  $r = 0.61$  respectively), and having many implications for intra- and interspecific interactions (Sridhar et al., 2012; Woodward et al., 2005). The assumptions commonly advanced in the scientific literature are that similar species in size should compete stronger than distinct ones, and smaller sized vertebrates should be take advantages by joining larger ones to defense against predators and/or by resource partitioning (Arsenault & Owen-Smith, 2002; Stensland et al., 2003). Our results show an opposite pattern as in the Sridhar et al. (2012)'s works in mixed-species bird flocks. Possible explanation is that associating with functionally similar rather than dissimilar species is likely to match activity (food detection, food utilization, predator avoidance, etc) between the associated species (see examples for mixed-species bird flocks ; Hutto (1988) and King & Rappole (2001)). As previously noted, the gain obtained by facilitation between similar species probably offsets the increase of competition.

Interspecific interactions among large neotropical vertebrates occur at fine spatial scale, in accordance with the litterature (Cavender-Bares et al., 2009), and in coherence with median home range size of studied species (Table 4.3) at which facilitation or competition were supposed to occur. A majority of species having a home range lower or equal to 100 ha (14 of 21), theoretical interspecific interactions would never reach a distance above  $\sim 1100$  m, considering two strictly circular home ranges. Habitat filtering and environment-driven assemblage processes are generally considered to occur at a larger scale (Cavender-Bares et al., 2009) but, even considering a large range of possible distance in our study, we failed to detect any influence of environmental conditions on species co-occurrence. This study strongly suggests that the net outcome of interspecific interactions (imbalance between facilitation and competition) is positive among large neotropical vertebrates so that positive species interactions are predominant and are driven by functional similarity, independently of the environment. This work clearly highlights the importance of considering the spatial scales at which large vertebrates co-occur and paves the way in our understanding of the role of deterministic processes in shaping neotropical faunal communities.



## Acknowledgements

Funding was provided over many years by ONCFS and various external sources : the EU *HABITAT* and *CHASSE* programs, the French Ministry for Overseas Territories, the French Ministry of the Environment (ECOTROP program), the *Parc Amazonien de Guyane* (PAG), *Office National des Forêts* (ONF) and the CNRS Nouragues program. TD & BH are supported by a grant from the Investing for the Future program (*Investissements d'Avenir*), managed by the French National Research Agency (*Agence nationale de la recherche*, CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025). We are very grateful to all participants in the line transect surveys, including those from ONCFS and PAG institutions and some hard-working and passionate volunteers. Special thanks to the ONF staff who collected the data from forestry surveys.

## Appendix S1

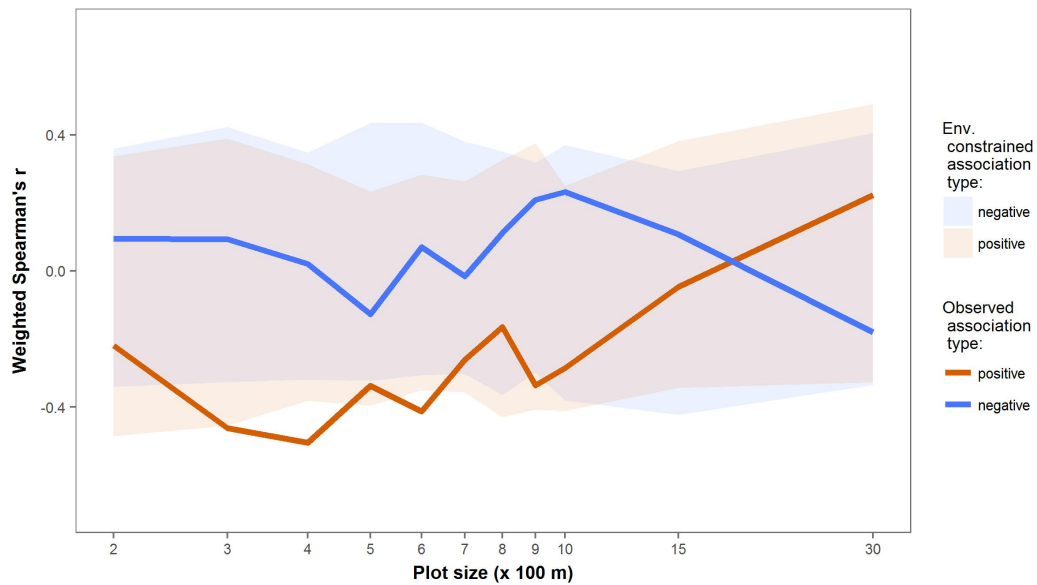


FIGURE S1 – Influence of species functional dissimilarity on the co-occurrence coefficient (measured by the weighted Spearman's  $r$ ) for the negative and positive associations. The weighted Spearman's  $r$  of each observed association type is compared with those of the 5th-95th quantile ranges of distributions of the environmentally constrained models generated by forest composition.

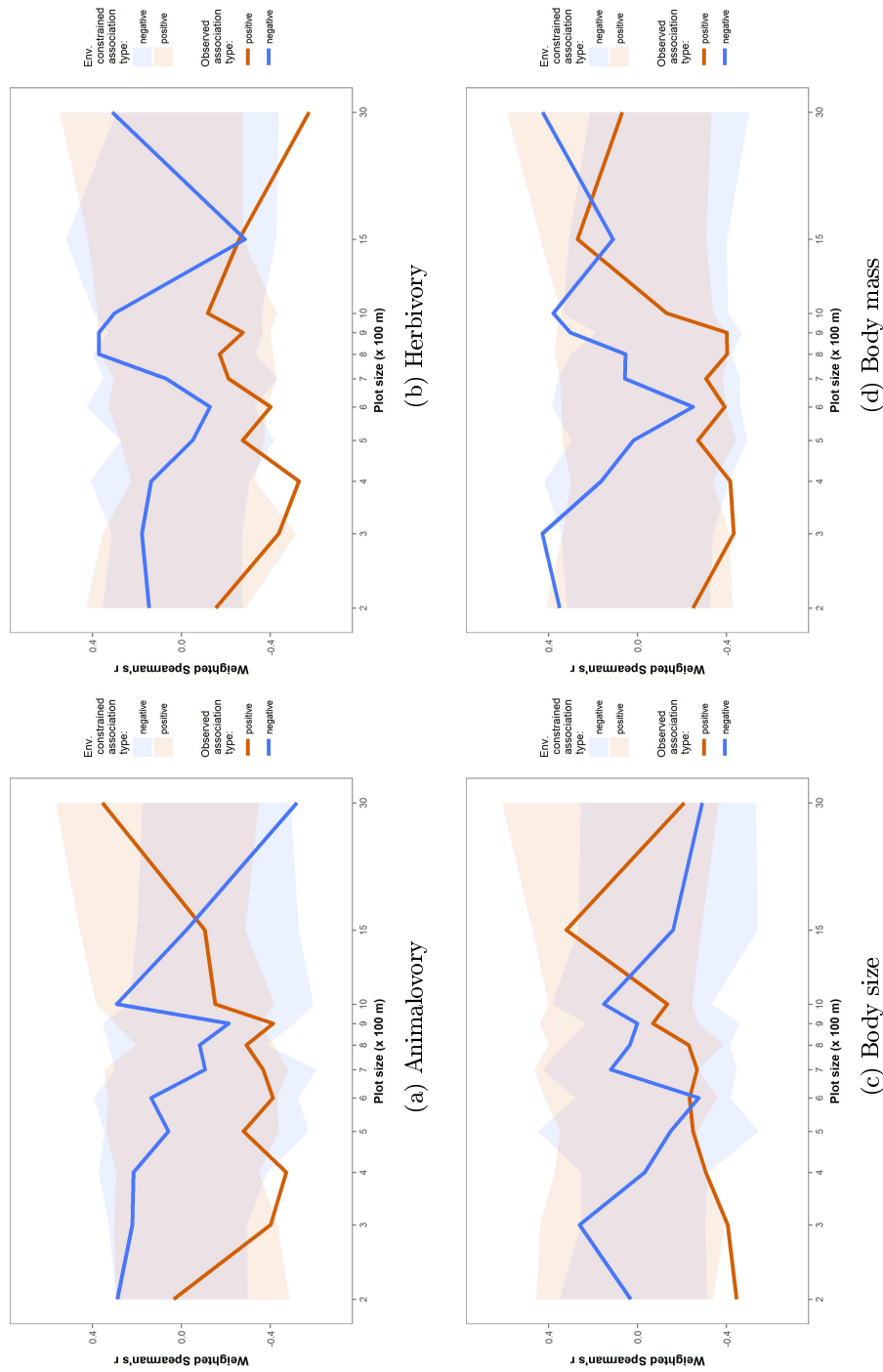


FIGURE S2 – Influence of species functional dissimilarity on the co-occurrence coefficient (measured by the weighted Spearman's  $r$ ) for the negative and positive associations. The weighted Spearman's  $r$  of each observed association type is compared with those of the 5th-95th quantile ranges of distributions of the environmentally constrained models generated by forest composition.

# Synthèse et conclusions

## 1 De la pertinence d'une typologie des communautés animales selon les forêts ?

L'influence des conditions environnementales sur la composition en macro-vertébrés a été à plusieurs reprises mise en évidence en Amazonie entre les forêts de *terra firme* (terre ferme) et les *várzea* (forêts inondées). Cependant, l'hétérogénéité inhérente aux forêts de *terra firme* avait jusque-là peu été prise en considération, car l'hétérogénéité des conditions environnementales n'avait pas été mise en évidence. La raison principale est que l'hétérogénéité des conditions environnementales elles-mêmes n'a été que récemment bien caractérisée (Guitet et al., 2013, 2015c,a; Gond et al., 2011) en raison des difficultés d'observer et d'étudier ces forêts sur des grandes étendues (Gond et al., 2009). Ces types de forêts s'étendent sur la quasi-totalité du territoire de la Guyane. (Guitet et al., 2015c) ont montré que les typologies des paysages guyanais basée sur la géomorphologie (Guitet et al., 2013) expliquait la variation d'un nombre important de taxons d'arbres. Richard-Hansen et al. (2015) ont testé cette classification géomorphologique en déterminant les espèces les plus associées à chaque type de grands paysages (cf. Annexe B p. 199). Dans le chapitre 3 (p. 89), nous avons essayé de mettre en relation l'abondance des moyens et grands vertébrés avec un certain nombre de prédicteurs environnementaux (physiques et biologiques) et spatiaux. Dans cette démarche inverse à celle de Richard-Hansen et al. (2015), est-il possible de définir une typologie pertinente des communautés animales selon les forêts ?

### 1.1 Composition des communautés de macro-vertébrés

Nos résultats montrent que les conditions environnementales semblent être le meilleur facteur expliquant la composition taxonomique des communautés de macro-vertébrés, mais leur influence n'explique que  $\sim 15\%$  de la variation d'abondance des espèces. Aucun

facteur, que ce soit l'environnement ou ceux à l'origine de patrons spatiaux, n'explique significativement la composition fonctionnelle et phylogénétique. La distribution des espèces apparaît donc, d'un point de vue compositionnel, davantage liée à l'histoire propre de chacune de ces espèces, qu'un signal commun de toute la communauté. Ceci est appuyé par les résultats sur l'étude du *Hocco alector* (cf. Chapitre 1 p. 35) suggérant que le pouvoir prédictif des conditions environnementales (pentes moyennes des unités géomorphologiques à l'échelle des paysages, et composition botanique en arbres à l'échelle des forêts) est relativement important espèce par espèce. Ainsi, ceci appuie l'idée d'espèces individuellement distribuées en raison de leurs propres caractéristiques génétiques, physiologiques et de cycle de vie, et selon leur propre façon d'être reliées à la fois aux conditions environnementales et aux autres espèces (Gleason, 1926; Eliot, 2007).

Il a été mis en évidence que l'abondance de certaines espèces varie avec la topographie (pente moyenne des unités géomorphologiques), la biomasse des forêts, et l'abondance en Chrysobalanacées et Sapotacées (composition botanique en arbres) (cf. Figures 3.4a et b, p. 105). Le pouvoir prédictif de ces conditions environnementales et des prédicteurs spatiaux ( $\sim 21\%$  de variation expliquée) est relativement proche de celui des paysages géomorphologiques de Richard-Hansen et al. (2015) ( $\sim 25\%$  de variation expliquée). Même si leur effet est limité, les paysages géomorphologiques apparaissent comme le meilleur prédicteur parmi un ensemble de prédicteurs catégoriels à large échelle (unités biogéographiques, structure forestière, etc.). Ceci met donc en évidence que la définition d'une typologie des communautés de macro-vertébrés, soit en testant une typologie basée sur des ensembles environnementaux homogènes (Richard-Hansen et al., 2015; Guitet et al., 2013) ou soit en cherchant les meilleurs prédicteurs environnementaux ou spatiaux (chapitre 3), s'avère assez difficile. Concernant nos résultats, s'il n'y a pas de relation nette entre les conditions physiques et biologiques des forêts de Guyane et la composition des communautés de macro-vertébrés, qu'elle soit taxonomique, fonctionnelle ou phylogénétique, quelques espèces pourraient être utilisées comme espèces indicatrices car elles répondent spécifiquement aux conditions environnementales comme le cas du *Hocco alector* le montre. La diversité serait-elle une propriété émergente des communautés plus apte à définir une typologie basée sur les moyens et grands vertébrés que la composition ?

## 1.2 Diversité

Les résultats de l'analyse des communautés animales basée sur les prédicteurs environnementaux et spatiaux montrent que les diversités  $\alpha$  et  $\beta$  sont pour bonne partie

indépendantes des conditions environnementales, car ces diversités sont principalement liées à des effets spatiaux purs (cf. Figures 3.5b et c, p. 110). Les diversités sont ainsi probablement régies par des processus écologiques différents de ceux de la composition. Comme les diversités  $\alpha$  et  $\beta$  des communautés sont majoritairement indépendantes des caractéristiques physiques et biologiques (composition en arbres et structure forestière) des forêts de terre ferme, il est difficile d'utiliser ces dernières pour une typologie des forêts de terre ferme. De plus, il semble qu'il n'y a pas de relation entre la diversité  $\alpha$  des macro-vertébrés et celle des arbres, ou des arbustes de sous-bois dans les sites étudiés en Guyane comme le montre les derniers travaux de Guitet et al. (2017). Cette absence de relation se justifie par le fait que la diversité  $\alpha$  des arbres, ou des arbustes de sous-bois serait plutôt liée aux conditions physiques et aux régimes des perturbations (Guitet et al., 2017) tandis que, à partir de nos résultats, les diversités  $\alpha$  (également  $\beta$ ) des communautés animales sont principalement liées à des effets spatiaux purs, donc non liés à l'environnement actuel. Ces effets spatiaux pourraient être dus à des processus biogéographiques comme les zones de refuges, et dans un second ordre, à la limitation de dispersion par des barrières géographiques (grandes rivières et fleuves), qui joueraient des rôles majeurs. Nous voyons donc que les causes des patrons de diversité des communautés de moyens et grands vertébrés, et d'arbres sont différentes malgré une histoire et un environnement communs. La différence fonctionnelle entre ces communautés est potentiellement une explication. Nos résultats montrent donc que, en matière de diversité, les communautés des macro-vertébrés et d'arbres apportent des informations non superposables pour la définition d'ensembles homogènes de forêts de terre ferme (typologie), et que donc une typologie basée sur ces deux critères est difficile à mettre en œuvre.

Pourtant, la diversité des habitats est généralement décrite comme positivement corrélée à la diversité animale (Vanbergen et al. (2007) ; cf. Revue dans Tews et al. (2004)). Ceci est plutôt vrai chez les petites animaux, car l'effet de micro-niche est prépondérant. Par exemple, la richesse spécifique des papillons permet de fournir des informations sur les espèces rares et la richesse spécifique des plantes vasculaires en Suisse (Pearman & Weber, 2007). Ces relations positives ne font toutefois pas consensus (cf. Citations dans Pearman & Weber (2007)). En effet, la relation dépend beaucoup (i) des perturbations humaines (hétérogénéité ou fragmentation), (ii) de la réponse des espèces animales à leur habitat qui est liée à leurs exigences d'habitat, leur taille des domaines vitaux, etc., (iii) des mesures de diversité, (iv) des variables utilisées, et (v) de l'échelle d'analyse (Tews et al., 2004).

## 2 Organisation des communautés de macro-vertébrés

### 2.1 Filtrage environnemental

Les traits fonctionnels et la phylogénie sont utilisés en écologie pour différents objectifs. Un de ces objectifs est de déterminer si le filtrage environnemental intervient dans les processus écologiques qui sont à l'origine de l'organisation des communautés. Nos résultats montrent que le filtrage environnemental intervient peu ou pas dans les processus écologiques. D'une part, les conditions environnementales à l'échelle des forêts guyanaises de terre ferme expliquent peu les compositions fonctionnelle et phylogénétique des macro-vertébrés. D'autre part, la co-occurrence des espèces apparaît indépendante des conditions environnementales mesurées à échelles fines (placette de 200 à 3000 m), et des traits fonctionnels. Probablement, les conditions environnementales ne sont pas assez contrastées et/ou les macro-vertébrés ne sont pas assez sensibles à ces variations de leur habitat (Holmgren & Scheffer, 2010) ce qui pourraient expliquer le manque d'influence du filtrage environnemental sur la distribution des espèces, que ce soit à une échelle fine (micro-habitats) ou à l'échelle de la Guyane. Le filtrage environnemental a été largement mis en évidence chez les plantes, (cf. Quelques exemples dans Fortunel et al. (2013); Moretti & Legg (2009); Harrison et al. (2006); Cornwell & Ackerly (2009)), mais également dans différents groupes d'invertébrés et petits oiseaux (Moretti & Legg, 2009; Gómez et al., 2010; Lamarre, 2015; Barnagaud et al., 2014), mais reste peu connu chez les moyens et grands vertébrés (Gavilanez & Stevens, 2013). Dans les Néotropiques, la taille du corps des mammifères non-volants est corrélée positivement avec la température qui elle-même s'explique par un gradient altitudinal allant des sommets des Andes jusqu'aux plaines forestières de l'Amazonie (Rodríguez et al., 2008). Ces résultats suggèrent que, d'une part, notre échelle d'analyse est trop fine pour montrer une réelle variation, et d'autre part, la taille du corps n'est pas directement liée à la tolérance des espèces aux conditions environnementales en zone tropicale. Pourtant, la taille (ou masse) du corps est considérée comme un trait fonctionnel clé parce qu'elle est fortement corrélée à de nombreux autres traits qui caractérisent la physiologie, le comportement et l'histoire de vie des espèces (Schmidt-Nielsen, 1997; Brown et al., 1978). Pour ce dernier point, il est attendu que les espèces soient plus grandes quand la température baisse pour maximiser la conservation de la chaleur corporelle (règle de Bergmann (1847)) comme c'est le cas en Amérique du Nord. Les auteurs expliquent cette relation inverse à celle attendue par une diminution de la taille des habitats en montagne ce qui limiterait la taille des animaux. A l'échelle de l'Amérique du Sud, le filtrage environnemental ne semble pas

avoir une importance majeure dans l'organisation des communautés de macro-vertébrés par rapport à d'autres processus écologiques puisque, pour les primates, certains auteurs pensent que la limitation de la dispersion (Gavilanez & Stevens, 2013; Beaudrot & Marshall, 2011) et les événements historiques (Gavilanez & Stevens, 2013) sont des facteurs plus importants que ceux liés à la niche des espèces. Compte tenu des quelques études précédentes, nos résultats suggèrent que le filtrage environnemental n'a pas lieu, quelle que soit l'échelle spatiale, dans les forêts tropicales humides d'Amérique du Sud chez les moyens et grands vertébrés. Ainsi, si le filtrage environnemental a lieu chez les macro-vertébrés, nos résultats et ceux des quelques études précédemment citées tendent à penser qu'il pourrait avoir lieu à l'échelle des grands biomes de la planète comme le montre la règle de Bergmann (1847).

## **2.2 Patrons spatiaux dues aux évènements historiques et à la dispersion**

D'un coté, la composition est faiblement expliquée par les conditions environnementales, et de l'autre, les diversités taxonomique (neutre) et fonctionnelle apparaissent spatialement structurées à l'échelle de la Guyane, tout en étant faiblement expliquées par les conditions environnementales. D'autres processus que ceux liés aux conditions environnementales pourraient donc expliquer ces patrons spatiaux. Beaudrot & Marshall (2011) montre par exemple que la limitation de dispersion a davantage d'effets sur la composition en primates que la différenciation de niches. D'autres auteurs soulignent l'importance des barrières biogéographiques comme les rivières et fleuves sur la diversité en macro-vertébrés (Lehman, 2004; Haugeaasen & Peres, 2005a; Gavilanez & Stevens, 2013). L'histoire de vie des espèces est un aspect de l'écologie des communautés difficile à mettre en évidence, mais influence probablement la distribution d'un grand nombre d'espèces. Les histoires de vie de ces espèces peuvent être à l'origine des patrons spatiaux aujourd'hui observés. Dans les forêts tropicales humides, la formation successive de refuges depuis la fin du Pléistocène a été mise en évidence (Vuilleumier, 1971; Haffer, 1970), et des travaux à échelles plus fines ont permis d'identifier les principales zones de refuges en Guyane (de Granville, 1982; Tardy, 1998; Boisselier-Dubayle et al., 2010). Tardy (1998) a montré que, depuis 10000 ans et jusqu'à une époque relativement récente (~800 ans jusqu'au présent), une douzaine de phases d'incendies plus ou moins intenses ont conduit à une fragmentation répétée des forêts en Guyane. La diversité attendue dans les refuges peut être différente selon le déroulement de la réduction des forêts. Il est attendu des communautés plus originales par perte d'espèces entres les sous-ensembles



de la métacommunauté d'origine, s'il y a eu une fragmentation importante. Inversement, il est attendu des communautés plus proches de la métacommunauté d'origine, s'il y a eu une faible fragmentation, dans ces ensembles forestiers plus étendus. Dans la phase d'extension des forêts et de colonisation, la diversité des nouvelles communautés est largement dépendante de la dispersion des espèces. Dans la phase d'extension des forêts, les nouveaux sites colonisés devraient être alors proches des communautés de la métacommunauté des zones de refuges, puisque que la colonisation s'est faite à partir de l'ensemble des communautés des zones de refuges. Ceci est d'autant plus vrai que les espèces sont très mobiles. Une dispersion plus faible conduira à un écart par rapport à la métacommunauté en raison d'une perte d'espèces par effet fondateur. L'effet de priorité peut conduire à des communautés originales même si la dispersion est importante, car l'avantage procuré en étant la première espèce installée peut assurer l'établissement et la dominance de l'espèce (Fukami et al., 2005).

Cette thèse appuie l'hypothèse d'une forte fragmentation lors de la phase de réduction des habitats qui serait à l'origine des patrons de diversités ( $\alpha$  ou  $\beta$ ) dans les zones de refuges. Après le retour d'un climat plus humide, la colonisation des forêts se serait faite à partir de l'ensemble des zones de refuge en raison d'une grande mobilité des espèces animales, ce qui aurait induit des communautés proches de la métacommunauté de l'ensemble des refuges. En raison de la faible influence des conditions environnementales sur la composition et la diversité des macro-vertébrés, nous pensons que la réduction des habitats due à des changements environnementaux importants par le passé et la dispersion des espèces sont les principaux facteurs ayant influencé les communautés de moyens et grands vertébrés en Guyane.

### 2.3 Facilitation et compétition

A une échelle plus fine, nos résultats montrent que la co-occurrence des espèces est marquée par la prédominance d'associations positives (cf. Chapitre 4 p. 115), et que les espèces occupent le même espace, indépendamment des conditions environnementales, et d'autant plus qu'elles partagent les mêmes traits fonctionnels. Nos conclusions se démarquent de celles qui sont habituellement énoncées concernant les interactions interspécifiques. En effet, la compétition est généralement considérée comme la principale interaction qui régit les relations entre les espèces : celle-ci pouvant aller jusqu'à l'exclusion d'une espèce par une autre. Nos résultats montrent, en contradiction, que la facilitation davantage que la compétition intervient dans l'organisation des communautés, et que

les espèces proches en matière de traits tendent à être associées positivement entre elles quelles que soient les conditions environnementales. La similitude entre espèces est généralement associée au filtrage environnemental quand les conditions environnementales contrôlent et affectent la valeur des traits moyens de la communauté. Nos conclusions montrent donc que ces associations sont liées aux similitudes inhérentes aux espèces : l'échange de d'information entre espèces (*social information hypothesis* ; Seppänen et al. (2007)), la synchronisation des activités, la réduction des risques de prédation et l'optimisation de la recherche alimentaire sont potentiellement des facteurs qui gouvernent les interactions interspécifiques à ces échelles fines. La facilitation a peu été étudiée chez les vertébrés (Dickman, 1992; Stensland et al., 2003; Arsenault & Owen-Smith, 2002) en comparaison des travaux sur les invertébrés. Une attention particulière a été portée sur les associations mixtes d'oiseaux dans les forêts tropicales (appelées également rondes d'oiseaux) où sont étudiés les avantages/désavantages de vivre (de façon plus ou moins permanente) en groupe de plusieurs espèces. Par comparaison, la compétition est très souvent mentionnée et utilisée pour expliquer les phénomènes écologiques observés (Emmons, 1984; Elgar, 1989; Gauthier-Hion et al., 1985; Robinson, 1986; Cooper et al., 2008; Ramos Pereira et al., 2009; Jonathan Davies et al., 2007), mais n'est pas toujours mise en évidence (cf. Farias & Jaksic (2007); Pfeiffer et al. (2004); Dalmagro & Vieira (2005); Tobler et al. (2009) chez les vertébrés; Allié (2016) chez les plantes). La facilitation reste très marginalement prise en compte, et son pouvoir explicatif dans la compréhension des processus écologiques (hypothèses, outils d'analyse, etc.) devrait être traitée de la même manière que la compétition.

## 2.4 Schéma(s) de l'organisation des macro-vertébrés

Quelles que soient les échelles étudiées, l'effet de l'environnement est relativement réduit. Nos résultats suggèrent que l'hétérogénéité des conditions environnementales intervient peu dans la coexistence des espèces et dans les patrons d'abondance et de distribution. Ainsi, l'organisation des macro-vertébrés est faiblement contrôlée par l'environnement. Nos résultats montrent également que les interactions interspécifiques sont les plus intenses à des échelles relativement fines ( $\sim 400-600$  m) ce qui est généralement admis en écologie. En effet, il est attendu que les interactions soient plus fortes à fines échelles car elles ont lieu à l'échelle du voisinage, c'est-à-dire à la distance qui sépare les individus des deux espèces qui interagissent. Sous l'hypothèse d'une organisation des communautés dominée par la compétition, il serait attendu que les espèces compétitivement supérieures, caractérisées par des traits différents (sinon elles rentreraient en

compétition), dominant en abondance les communautés ou excluent certaines espèces compétitivement inférieures. Cela peut générer des patrons spatiaux si les conditions environnementales affectent la compétitivité des espèces, et la dispersion des espèces est limitée. Dans notre cas, l'organisation des communautés est vraisemblablement dominée par la facilitation à l'échelle locale.

A partir de nos résultats (un faible effet de l'environnement et l'importance de la dispersion à large échelle qui s'ajoute à la prédominance des interactions interspécifiques positives), nous pouvons essayer, de façon empirique, de définir un modèle qui prend en compte à la fois la compétition et la facilitation dans la dynamique des métacommunautés de Leibold et al. (2004). Considérons le cas simple où la métacommunauté est composée de trois espèces dont une première espèce C qui facilite une deuxième espèce B qui elle-même est compétitivement inférieure à une troisième espèce A. On considère également que le bilan des interactions entre l'espèce C (facilitatrice de B) et l'espèce A (compétitivement supérieure à B) est nul. Ainsi, la présence d'une des deux espèces n'a pas directement d'influence sur la deuxième. Notons que la facilitation, dans ce cas, se fait par commensalisme, car l'espèce facilitatrice ne bénéficie pas de cette relation, et que dans cette configuration, il y a trois interactions : une association négative (A-B), une association positive (B-C) et une association nulle (A-C). Nous considérons également que les conditions environnementales de chaque site (espace vacant ou occupé) sont identiques. Il est admis qu'une espèce compétitivement supérieure empêcherait l'établissement et la persistance d'une espèce compétitivement inférieure. Le maintien de l'espèce compétitivement inférieure dans la métacommunauté est compensé par une forte dispersion qui permet une colonisation des espaces vacants dans la métacommunauté où l'espèce compétitivement supérieure n'a pu encore arriver (plus faible dispersion). On se retrouve ici dans le cas de la dynamique des patchs défini par (Leibold et al., 2004). Dans le cas où on introduit dans le modèle une espèce commensale C, cette espèce devrait favoriser l'établissement de l'espèce compétitivement inférieure B en améliorant l'habitat, réduisant la prédation, augmentant les ressources, etc. (Bruno et al., 2003), et donc augmenter la coexistence et la diversité en espèces dans ces sites (Stachowicz, 2001). L'espèce commensale C, en effet, devrait diminuer le taux de mortalité de l'espèce facilitée B, et donc la probabilité de son extinction locale. Si l'espèce compétitivement supérieure A a réussi à rejoindre un patch où les deux espèces B et C sont présentes, il y a coexistence entre les 3 espèces si le désavantage de B est compensé par C, l'espèce facilitatrice. Donc, en examinant les combinaisons chronologiques de la colonisation d'un espace vacant, les combinaisons possibles par ordre d'arrivée sont A-C-B, B-C-A, C-A-B et C-B-A, mais ne pourrait être

théoriquement A-B-C ou B-A-C. Dans ces deux derniers cas, l'espèce B ne peut s'installer dans l'espace (présence de A) ou est exclue (arrivée de A). L'espèce B doit attendre l'arrivée de l'espèce facilitatrice C pour s'établir et persister dans cette espace. Sous ce modèle, nous pouvons faire plusieurs constats. D'une part, ce modèle prédit que, dans un espace vacant, la combinaison A-B ne peut être maintenue, car l'espèce compétitivement supérieure A exclue l'espèce compétitivement inférieure B sans la présence de l'espèce facilitatrice C. Ces combinaisons "interdites" d'espèces peut être rapprochées des règles d'assemblage d'espèces de Diamond (1975). Par contre, à partir de l'arrivée de l'espèce facilitatrice, la présence des trois espèces A, B et C est écologiquement possible. D'autre part, la dispersion et la présence d'espèces facilitatrices permet le maintien des espèces compétitivement inférieures. Ce modèle peut expliquer en partie la faible influence des conditions environnementales sur les communautés de macro-vertébrés par le biais des espèces facilitatrices. En conclusion, les espèces facilitatrices seraient donc des espèces clés dans l'organisation, la diversité et la résistance des communautés dans les forêts de terre ferme en Guyane.

Dans le même objectif que précédemment, mais d'un point de vue de l'assemblage des communautés (Hillerislambers et al., 2012), la prédominance de la facilitation à une échelle locale peut avoir conceptuellement des implications sur la structure des communautés à plus larges échelles (présence/absence et abondance relative des espèces). Nos résultats suggèrent que la prédominance de la facilitation à une échelle locale pourrait entraîner un effet rétroactif sur le filtrage environnemental à plus large échelle (*bottom-up effect*). En effet, les espèces facilitatrices permettent d'augmenter la tolérance des espèces facilitées aux conditions environnementales, et réduire l'effet de filtre. Compte tenu d'une hétérogénéité peu marquée des conditions environnementales, ceci pourrait expliquer le faible effet des conditions environnementales sur la composition qu'elle soit taxonomique, fonctionnelle ou phylogénétique.

### 3 Perturbations humaines

Cette thèse a été initiée suite au constat que la composition et la diversité des communautés variaient d'un site à l'autre en dehors de tout effet humain, et que les conditions environnementales étaient potentiellement un des facteurs importants à l'origine de ces différences (Richard-Hansen et al., 2015). Cependant, nous avons pu voir précédemment que d'autres facteurs majeurs intervenaient dans les processus écologiques à l'origine de l'organisation des communautés de moyens et grands vertébrés. L'influence des per-

turbations humaines a peu été traitée dans cette thèse car c'est un sujet assez connu et documenté en Amazonie et sur le plateau des Guyanes. Cependant, des points spécifiques méritent dans le futur d'être explorés en s'appuyant sur différentes conclusions de cette thèse. Nos résultats suggèrent que (i) si l'environnement explique une part de la distribution du *Hocco alector*, la chasse est à l'origine de l'extinction locale de ces populations, (ii) les caractéristiques morphologiques et comportementales des espèces les rendent plus ou moins détectables, et que cela pourrait expliquer en partie pourquoi certaines espèces sont davantage impactées par la chasse, (iii) les facteurs historiques sont probablement intervenus dans les processus écologiques à l'origine de l'organisation des communautés actuelles.

### 3.1 Déforestation et chasse

Des travaux concernant la déforestation et la pression de chasse pourraient apporter des informations importantes sur la distribution des espèces et la taille des populations. La demande de terres pour l'agriculture est responsable d'une partie de la déforestation et de la destruction des habitats forestiers, mais reste encore aujourd'hui circonscrite à quelques zones sur la bande littorale, et sur des zones assez limitées. Dezécache et al. (2017b) estime à  $\sim 6$  km<sup>2</sup> par an, la surface de forêts convertie en terres agricoles. En dehors des zones déforestées, la chasse entraîne la disparition des espèces les plus sensibles et une modification de la structure des communautés. Les interactions avec l'exploitation forestière, l'agriculture proche (certains ongulés et rongeurs profiteraient de présence des zones agricoles; Redford & Robinson (1987)), les activités illégales d'orpaillage (Dezécache et al., 2017a), etc. sont encore mal connues. Cependant, les voies d'accès, leur type, et la distance de ces zones aux zones habitées sont probablement les principaux facteurs qui déterminent la pression de chasse. D'autres facteurs interviennent certainement comme les pratiques et techniques de chasse et les préférences culturelles dans le choix des espèces chassées (Shepard Jr. et al., 2012; Richard-Hansen et al., 2003; de Thoisy et al., 2009).

La chasse modifie fortement la structure des communautés et la disparition de certaines espèces pourrait également avoir des conséquences à long terme sur le fonctionnement des forêts tropicales (Peres et al., 2016; Redford, 1992). En effet, Peres et al. (2016) montre que la disparition des plus grands vertébrés frugivores, comme le Tapir (*Tapirus terrestris*) et les espèces de singes de la sous-famille des Atélinés, pourrait avoir des influences importantes sur la biomasse aérienne des forêts amazoniennes. Selon leurs différents scé-

narios, la biomasse des forêts pourrait diminuer de 3 à 38%. Leur disparition conduirait à une diminution de la dispersion des grosses graines qui ont tendance à être produites par des arbres à forte densité de bois. Ainsi, le recrutement des arbres à faible densité de bois serait donc favorisé aux dépens de ceux à forte densité.

### 3.2 Perturbations humaines passées

L'influence des facteurs historiques pose la question de l'importance des perturbations humaines passées (Redford, 1992). En effet, si l'organisation actuelle des communautés de macro-vertébrés garde les empreintes des perturbations climatiques passées, il est probable que les perturbations humaines depuis des milliers d'années en Amérique du Sud aient affecté ces communautés. La dernière estimation porte l'arrivée des premiers hommes sur le continent américain à plus de 24000 ans avant le présent (Bourgeon et al., 2017). Les perturbations humaines passées ont modifié les communautés animales. Chez les plantes, des exemples montrent que les forêts peuvent garder les marques de l'utilisation passée des terres par l'agriculture même après  $\sim 2000$  ans sans perturbations humaines (Dupouey et al., 2002; Bush & Colinvaux, 1994; Levis et al., 2017). La disparition de la plupart des grands vertébrés depuis le milieu du Pléistocène en dehors de l'Afrique est attribuée à l'homme (Corlett, 2013; Johnson & Wroe, 2003). En Amazonie, l'homme a depuis longtemps ( $> 10000$  ans avant le présent) été un chasseur de primates et de vertébrés forestiers (de Thoisy et al., 2009). Sans pouvoir être clairement prouvée, la disparition des premiers grands mammifères due à l'impact historique de la chasse de subsistance pourrait être établie à 2000 à 3000 ans avant le présent en Asie (Corlett, 2007). Beaucoup plus récemment en Asie, le déclin de la plupart des grandes espèces a eu lieu à partir des années quarante, quand la chasse est passée progressivement d'une chasse de subsistance à une chasse de commerce (Corlett, 2007). Shepard Jr. et al. (2012) arguent que la chasse serait devenu non soutenable dans certaines régions amérindiennes du Brésil à partir du moment où les armes à feu ont été utilisées provoquant l'extinction locale de certaines espèces. La ruée vers l'exploitation du latex à la fin du 19<sup>e</sup> siècle serait le départ d'une forte augmentation de la consommation de gibiers (de Thoisy et al., 2009). Certaines espèces comme le Pécari à lèvres blanches (*Tayassu pecari*) ont vu leur effectif diminuer à partir des années cinquante en Amérique du Sud en lien avec la pression de chasse (Reyna-Hurtado et al., 2009). En plus des armes à feu, les lampes frontales et les moteurs hors-bord ont modifié les pratiques en permettant la chasse de certaines espèces qui ne l'étaient que rarement (Redford & Robinson, 1987). En Guyane, l'impact de la chasse par le passé est peu connu. L'utilisation d'armes à feu

est aujourd'hui généralisée dans les pratiques de chasse, et non restreinte mis à part dans les zones de protection stricte des réserves naturelles, du Parc Amazonien de Guyane, ou d'autres zones réglementées. Cependant, si les pratiques anciennes (avant l'utilisation des armes à feu) n'ont pas produit des extinctions locales importantes, elles ont probablement modifié l'organisation des communautés de macro-vertébrés ce qui pourrait se voir aujourd'hui encore.

## 4 Implications pour la gestion et la conservation

Plusieurs importants enseignements peuvent être tirés de cette thèse pour la gestion et la conservation des moyens et grands vertébrés en Guyane. Même si les conditions environnementales n'ont pas une importance majeure au niveau des communautés, les descripteurs environnementaux peuvent être utilisés comme variable prédictive de la distribution d'abondance de quelques espèces. Les travaux sur le *Hocco alector* ont également montré que les descripteurs tirés de la géomorphologie semblent capter d'autres facteurs que les conditions environnementales (facteurs historiques comme la dispersion, filtrage environnementale passé, etc. ; cf. Egalement Richard-Hansen et al. (2015)). De plus, l'utilisation de descripteurs de télédétection à basse résolution est particulièrement intéressante pour expliquer l'abondance d'une espèce. D'une part, cela permet d'extrapoler les estimations à l'ensemble d'un territoire comme la Guyane et également d'avoir une estimation de la taille des populations, et des patrons de distributions. La taille des populations est un critère important pour déterminer les statuts de conservation des espèces selon l'IUCN (2016). D'autre part, ces données sont généralement facilement disponibles, peu coûteuses et sur des étendues importantes. Cela questionne l'utilisation de données de télédétection à haute résolution comme les données LiDAR sur des petites étendues, et inférieures parfois au domaine vital des grands vertébrés. Cependant, les données de télédétection à haute résolution peuvent avoir un intérêt particulier dans le champ de l'éco-éthologie comme, par exemple, l'étude de l'occupation et la sélection des micro-habitats dans le domaine vital des singes (Palminteri et al., 2012).

### 4.1 Outils d'aide pour la gestion et la conservation

La pression de chasse modifie fortement la distribution des espèces les plus sensibles. Ainsi, la spatialisation fine de la pression de chasse (cf. Partie Perturbations humaines ci-avant) apporterait une information importante pour estimer la distribution d'abondance des espèces. Un aspect primordial est d'utiliser un cadre d'étude permettant la

projection de différents scénarios plausibles à partir de l'évolution des perturbations humaines dans le futur (Shepard Jr. et al., 2012; Dezécache et al., 2017b). Pour le moment, tout laisse présager une forte augmentation de la population humaine en Guyane si on se réfère au taux actuel de croissance démographique (+27 870 habitants entre 2009 et 2014 pour une population de 252 338 habitants en 2014 ; INSEE, données non publiées) ce qui entraînerait une réduction (difficilement estimable) de la distribution et de la taille des populations animales. Des mesures de l'évolution de la distribution et la taille des populations des espèces sont des critères plus intéressants pour la gestion et la conservation des espèces que des mesures statiques. En effet, l'exemple du *Hocco alector* montre que si, en Guyane, sa population est importante pour le moment, car l'intérieur de la Guyane est relativement préservé des activités humaines, son statut de conservation futur dépendra grandement du développement des activités humaines et de la gestion mis en œuvre par les pouvoirs publics et locaux.

## 4.2 Stratégies de conservation

Sur 19 espèces étudiées (hors petits tinamidés), l'IUCN (2016) considère que 3 espèces ont des populations stables et 10 ont une diminution de leur population. Pour 6 espèces, la tendance n'est pas connue. Parmi, les 10 espèces en diminution, 2 sont considérées menacées (*Vulnerable*) et 3 proche d'être menacées (*Near Threatened*) (IUCN, 2016). La plupart des espèces étudiées, même si elles connaissent une diminution de leur population, ne sont donc pas encore menacées à l'échelle mondiale. L'apport de nouvelles données permettrait de préciser les tendances manquantes, et préciser ce constat. En Guyane, la déforestation est limitée (<5% de la Guyane avec un taux de déforestation très faible de 0.03% ; Dezécache et al. (2017b); Hammond (2005)) et l'accessibilité dans les forêts pour la chasse est faible. La plupart de ces espèces sont donc communes et largement réparties. Les espèces communes sont souvent moins bien considérées que les espèces rares, endémiques ou localisées. Pourtant, elles assurent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes par rapport aux espèces rares, car elles interviennent davantage, du fait de leur abondance (Pearman & Weber (2007); Gaston (2010) et Leitao et al. (2016) pour des résultats opposées). Selon Gaston (2010), les espèces communes sont les principales victimes des perturbations humaines (perte d'habitat, surexploitation, espèces invasives). La dégradation des processus écologiques, par effets de cascades, peut entraîner une réduction ou perte des espèces plus rares. Les espèces de moyens et grands vertébrés, comme d'autres groupes d'espèces communes et largement répandues, doivent donc être prises en compte dans les stratégies de conservation qui ne peuvent donc pas uniquement se



baser sur la rareté ou l'endémisme des zones en Guyane (de Thoisy et al., 2010). D'autres critères comme la valeur, la vulnérabilité ou la complémentarité des espèces devraient être pris en considération (Pavoine et al., 2005). Les stratégies de conservation et de gestion s'appuient davantage sur les distributions individuelles d'espèces que sur les patrons spatiaux décrivant l'organisation des communautés (Parris & McCarthy, 1999). Comme chaque espèce a tendance à avoir ses propres exigences environnementales et répond différemment aux perturbations humaines, identifier la distribution de chaque espèce est compliqué et demande un effort important. Une meilleure option est d'identifier les facteurs influençant l'organisation des communautés. La composition et la diversité sont les deux propriétés émergentes des communautés les plus utilisées. Les patrons purement spatiaux de diversité ont montré la probable influence des événements historiques sur l'organisation des communautés alors que l'environnement intervenait peu. La diversité en espèces est un critère important dans la mise en place de zones de conservation. Ces résultats montrent que les études cherchant à identifier les zones de plus forte diversité et/ou les plus originales du point de vue de la diversité  $\beta$  pour prioriser les zones de conservation ne peuvent s'appuyer uniquement sur des données environnementales. Nos résultats appuient l'utilisation de méthodes permettant de mettre en évidence des patrons générés par d'autres facteurs que l'environnement. Les patrons observés de diversités  $\alpha$  et  $\beta$  sont relativement similaires, mais inversés : les zones de forte diversité  $\beta$  (anciens refuges : forte originalité) ont une faible diversité  $\alpha$  et inversement. Ceci a des implications assez importantes puisque si on maximise la conservation des zones à forte diversité  $\beta$  cela conduit à minimiser les zones à forte diversité  $\alpha$ . Actuellement,  $\sim 22\%$  de la zone de refuges est strictement protégée (réserve naturelle et cœur du Parc Amazonien de Guyane) et  $\sim 31\%$  de la zone hors refuges ce qui montre un relatif équilibre entre les zones de conservation à forte diversité  $\alpha$  et celles à forte diversité  $\beta$ .

### 4.3 Espèces-clés

La prédominance des associations positives entre espèces, en dehors de l'effet des conditions environnementales, met en avant l'importance de la facilitation dans la coexistence des espèces de macro-vertébrés. Se pose donc la question du rôle des espèces facilitatrices sur les espèces facilitées. Hector (1999) montre par exemple que la complémentarité de niche et les interactions positives entre espèces jouaient un rôle important dans le lien entre diversité et productivité de l'écosystème pâturage. Egalement, certaines espèces créent ou modifient les (micro-)habitats ce qui profite à de nombreuses autres espèces (Desbiez & Kluyber, 2013; Ringler et al., 2015; Reider et al., 2013; Stachowicz, 2001). Ces

modifications produisent un changement d'état physique dans l'écosystème qui peut également affecter indirectement la disponibilité des ressources pour les autres espèces. Jones (1997) montre également qu'à fines échelles, les effets de certaines espèces peuvent être positifs ou négatifs sur la richesse et les abondances des autres espèces, mais que le bilan net à plus grandes échelles est probablement positif. La disparition de ces espèces-clés peut avoir des effets importants sur les autres espèces, et l'écosystème entier. Plusieurs études sur les deux espèces de pécaris ont montré comment elles pouvaient intervenir sur la structure du sol, et sur les espèces de litière ou dépendantes des points d'eau temporaires (Ringler et al., 2015; Reider et al., 2013). Nos travaux posent la question du rôle des autres macro-vertébrés dans la modification des conditions environnementales des forêts, et l'importance sur les autres espèces.

La nature des associations positives recensées laisse à penser que les espèces facilitatrices par mutualisme ou commensalisme permettent une augmentation des ressources utilisables, la protection contre les prédateurs, etc. pour les espèces facilitées (Bruno et al., 2003) ce qui peut favoriser la coexistence des espèces entre elles ou encore, par rétroaction, limiter l'effet du filtrage environnemental. Les espèces facilitatrices peuvent jouer un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes, et leur maintien. Les espèces qui entretiennent un grand nombre d'interactions positives avec les autres espèces, sont donc liées à un grand nombre d'espèces. Ces espèces jouent potentiellement un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème. Cependant, nos résultats ne nous permettent pas de savoir quel type de relation les espèces entretiennent entre elles. Nous savons uniquement qu'il y a, à chaque association positive deux-à-deux, au moins une des deux espèces qui facilite la deuxième. Une espèce peut avoir un grand nombre d'interactions positives, mais être uniquement facilitée. Le maintien de cette espèce dans la communauté dépend donc de l'ensemble des autres espèces facilitatrices.

## 5 Limites et perspectives

### 5.1 Design et échelles spatiales

Pour améliorer la couverture des sites échantillonnés sur la Guyane dans la perspective de confirmation de nos conclusions ou de travaux futurs, des sites supplémentaires pourraient être échantillonnés (i) dans la partie du centre-ouest et nord-ouest de la Guyane pour équilibrer spatialement l'échantillonnage, (ii) dans certains paysages géomorphologiques tels que les pénéplaines intérieures, et la bande côtière (peu d'endroits non chassés)

pour mieux caractériser les conditions environnementales de ces paysages, et (iii) dans les zones chassées pour pouvoir estimer les effets de la chasse au regard des conditions environnementales, ou des paysages géomorphologiques.

Une des principales difficultés, pour rendre compte des processus mis en jeu, est de travailler à différentes échelles spatiales. En effet, les processus écologiques dépendent fortement des caractéristiques des organismes utilisés comme modèle, de leur sensibilité aux conditions environnementales, de l'hétérogénéité de l'environnement, et de l'histoire évolutive et de vie des espèces. Ainsi, un même patron s'exprimera à différentes échelles spatiales selon les communautés étudiées. Il est également intéressant de pouvoir tester, en même temps et selon les échelles, les principaux concepts écologiques utilisés pour décrire les processus écologiques. Allié (2016) propose une telle approche dans l'étude des communautés d'arbres en Guyane. Il serait également intéressant de travailler sur une étendue spatiale plus grande comme celle du plateau des Guyanes pour confirmer les conclusions de cette thèse sur l'importance de la dispersion et des facteurs historiques dans l'écologie des communautés de macro-vertébrés (Beaudrot & Marshall, 2011; Gavilanez & Stevens, 2013) ou pour mettre en évidence d'autres processus.

## 5.2 Champs de recherche

### Facilitation

Grime (1973) a proposé un modèle basé sur des communautés de plantes herbacées pour expliquer la relation entre la diversité et la productivité (ou biomasse) des sols. Il argue que la compétition joue un rôle prépondérant dans les zones les plus productives. Avec l'augmentation de la productivité, il annonce que la compétition s'efface peu à peu au profit des espèces résistantes. La courbe de diversité a typiquement une forme en cloche car le nombre des autres espèces avec des stratégies intermédiaires a une distribution unimodale sur ce gradient de productivité. Michalet et al. (2006) a introduit dans le modèle de Grime la facilitation pour expliquer la résistance des espèces aux conditions les plus contraignantes. Ces travaux ont été principalement menés pour expliquer les variations de la diversité. En dehors de cet aspect de diversité, il pourrait être intéressant de comprendre l'influence des ressources disponibles sur les interactions interspécifiques chez les moyens et grands vertébrés. Nos résultats ont montré que les associations positives dominaient en dehors de tout effet de l'environnement ce qui nous a amenés à penser que la facilitation prédominait sur la compétition dans les interactions entre les macro-vertébrés. Comme mentionné dans le chapitre 4, nos travaux ont été

principalement menés durant la saison sèche où les ressources sont considérées comme les plus limitées car en dehors des périodes de fructification des arbres (Dubost & Henry, 2017). La facilitation entre espèces pourrait être alors due aux stratégies des espèces pour faire face aux conditions les plus contraignantes. Périquet et al. (2015) montrent que la coexistence de deux grands prédateurs africains est un équilibre complexe entre la compétition et la facilitation, et que la disponibilité des proies détermine quel prédateur domine. En Guyane, en comparant les co-occurrences des espèces entre la saison sèche et la saison des pluies (début ou pic de fructification), il serait possible de déterminer l'influence de la disponibilité des ressources sur les relations entre espèces. Il est attendu une augmentation de la compétition entre les espèces avec l'augmentation des ressources selon Grime (1973), au détriment de la facilitation selon Michalet et al. (2006). Pour mettre en œuvre cette étude, un site unique est indispensable pour éviter les biais qui pourraient être liés à l'histoire des communautés, et avoir suffisamment de données d'une saison à l'autre. Les différences de détection doivent également être prises en compte entre les différentes saisons. Les conditions climatiques sont en effet connues pour modifier la probabilité de détection des espèces (Anderson et al., 2015) ce qui peut avoir un impact sur la puissance des méthodes basées sur les présences/absences comme celle que nous avons utilisées dans le chapitre 4 (Veech, 2013). Un modèle d'occupation multi-saisons (*Multi-season site occupancy model* (MacKenzie et al., 2006)) pourrait être utilisé pour comprendre le dynamique d'occupation des sites en fonction du temps, et chercher à estimer les probabilités de colonisation et d'extinction. Ce type de modèle permet de prendre en compte les biais dus aux détections imparfaites liées aux conditions climatiques (pluies, luminosité, etc.). Dans la même démarche que le chapitre 4, il est indispensable de prendre en compte l'effet de l'environnement sur la co-occurrence des espèces. Il est possible que les conditions climatiques d'une saison à l'autre, ou/et la distribution spatiale des ressources alimentaires (fruits par exemple) influencent ainsi la distribution spatiale des animaux.

Un autre champ de recherche est le lien entre les interactions interspécifiques et la densité des espèces. Un suivi temporel pourrait permettre de tester l'effet de l'abondance (fréquence) des espèces sur la dynamique des populations (croissance), et comment la facilitation ou de la compétition interviennent dans cette relation (Hillerislambers et al., 2012). L'analyse par comparaison par paires d'espèces est une approche possible. Il pourrait être intéressant de voir si, plus les espèces sont associées positivement (facilitation e.g., mutualisme), et plus elles ont tendance à avoir un taux de croissance démographique qui augmente, et inversement, si plus les espèces sont associées négativement (compétition), plus elles ont tendance à avoir une taux de croissance démographique

qui diminuent. Les interactions interspécifiques étant densité-dépendantes, il serait ainsi judicieux d'intégrer l'abondance relative par paire d'espèces pour mieux comprendre les processus. La dissimilarité des espèces basée sur leurs traits fonctionnels peut être également utilisée pour caractériser les différences des exigences environnementales entre les espèces comme proxy de la différence de niches écologiques.

### **Evaluation des impacts humains**

Si l'effet de la chasse est largement reconnu sur plusieurs espèces de macro-vertébrés, à l'échelle de la communauté, les conséquences de la disparition des espèces plus sensibles sur les autres espèces sont encore mal connues. Il est prédit par le mécanisme de compensation de densité que les espèces les plus grandes disparaissant en premier, car plus vulnérables (faible fertilité et préférentiellement chassées), laissent par diminution de la compétition des ressources et des micro-habitats libres pour les plus petites espèces qui deviennent, ainsi, plus abondantes (Peres, 2000b; Wright, 2003). Si ce mécanisme devrait théoriquement rentrer en jeu, dans la réalité, il est souvent difficile à mettre en évidence. Ceci pourrait être expliqué par le fait que les espèces qui remplacent les espèces disparues sont proches de ces dernières car elles exploitent les mêmes ressources. Or, les chasseurs sélectionnent préférentiellement des espèces qui partagent souvent les mêmes caractéristiques (taille, comportement, etc.) ce qui limiterait donc les effets de la compensation de densité (Wright, 2003). Ainsi, la disparition des plus grandes espèces, chez les macro-vertébrés en Amazonie, semble compensée par les espèces moyennes non chassées (Peres, 2000b). Peu de travaux existent encore sur ce sujet où les processus écologiques et les facteurs intervenants sont encore mal identifiés. L'hypothèse de compensation de densité pourrait être testée en Guyane en utilisant les préférences de chasse (tableaux de chasse) qui varient selon les communes et les spécificités culturelles (habitudes, tabous, etc.), les traits fonctionnels des espèces et des sites sujets à des pressions de chasse différents. L'impact de la chasse lié aux activités d'orpaillage est également très mal connu. Ces activités sont souvent associées à des prélèvements d'animaux pour alimenter en nourriture les sites dans le cas d'orpaillage illégal. Les zones orpaillées de façon illégale sont bien connues, mais les informations sont peu disponibles, car sensibles pour les campagnes de lutte des pouvoirs publics. De plus, pour des raisons de sécurité, les suivis des animaux ont été réalisés relativement loin des zones impactées, et il ne serait peut-être pas possible à partir de nos données d'inférer et tester les effets de la chasse liée à l'orpaillage. Globalement, l'utilisation de données de télédétection sur la déforestation (Hansen et al., 2013) pourrait être une voie intégrative pour l'estimation

de la pression de chasse car, probablement la localisation de la déforestation comme la chasse, est fortement liée à l'accessibilité et la distance aux zones habitées (Dezécache et al., 2017b). La spatialisation de la pression de chasse à l'échelle de la Guyane serait un outil important dans la compréhension des processus écologiques dans lesquelles la chasse intervient, et la gestion et la conservation des espèces.

L'exploitation forestière modifie les forêts dans leur structure et leur composition, et la disponibilité des ressources (Rist et al., 2009), mais aussi affecte la richesse spécifique des communautés d'animaux (Thiollay, 1992; Burivalova, 2015), et leur composition fonctionnelle (Bicknell & Peres, 2010). A l'échelle des forêts tropicales du monde, Burivalova (2015) estime que les mammifères sont particulièrement sensibles avec une réduction de 35% de la richesse spécifique des mammifères pour chaque prélèvement de  $20 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  de bois. Cependant, elle attribue cette diminution importante à une sous-estimation de l'effet de la chasse. En Guyane et en Afrique, les études montrent que la chasse impacte de façon plus forte les macro-vertébrés que l'exploitation forestière (de Thoisy et al., 2010, 2005; Brugière, 1998). Cependant, en Guyane, l'effet de l'exploitation forestière n'a jamais réellement été estimé. En raison de la création de pistes d'accès, peu de zones exploitées sont exemptes de pression de chasse (Rist et al., 2009; Burivalova, 2015). Ainsi, il est difficile d'estimer l'effet propre à l'exploitation quand il y a peu de zones exploitées non chassées. L'exploitation à faible impact est un mode de gestion forestière relativement adaptée quand il faut répondre, à la fois, aux exigences économiques locales et à la conservation de la biodiversité (Bicknell & Peres, 2010). L'évaluation de l'impact après l'exploitation, et après la cicatrisation des zones d'abattage et de débarquement sur la faune pourrait être un atout pour l'amélioration de la gestion durable des zones d'exploitation forestière (domaine forestier permanent) et la valorisation des bois tropicaux certifiés (Mathot & Doucet, 2006). Pour cela, il faudrait mettre en place un protocole d'étude avec des comptages des macro-vertébrés avant l'ouverture des pistes et l'exploitation (phase témoin). Pour estimer l'effet post-exploitation, des comptages devraient être menés à la fin de l'exploitation, mais suffisamment de temps après, pour que les dérangements ponctuels liés à l'abattage et l'extraction des bois disparaissent. Ces comptages devront être répétés à intervalles réguliers dans le temps pour voir l'effet de la régénération forestière post-exploitation sur les macro-vertébrés. Pour estimer l'effet de la chasse, et son interaction avec l'exploitation forestière il convient de choisir des sites avec des pressions de chasse différentes ce qui peut se faire à partir de leur accessibilité (longueur de piste, distance à la barrière, etc.) et la distance aux zones habitées. Il est probable que l'exploitation forestière ait des effets directs assez faibles sur les commu-

nautés de macro-vertébrés, voire des effets positifs par diversification des milieux, mais que, indirectement, elle favorise la chasse dans des zones qui étaient difficiles d'accès avant. Par conséquent, un second enjeu est donc de comprendre comment les aménagements forestiers déterminent l'accessibilité des chasseurs aux zones forestières dans le but d'améliorer les objectifs de protection des écosystèmes et de conservation de la biodiversité. La gestion de l'accès aux zones exploitées pourrait avoir un ensemble d'implications dans la régénération forestière à long terme. La disparition des grandes espèces, comme les singes, peut avoir des conséquences sur la régénération forestière (Peres et al., 2016). De même, la dynamique des populations d'herbivores terrestres peut être affectée par l'augmentation du recrutement dans les zones ouvertes par l'exploitation (Beck, 2007; Wright, 2003) en raison d'une augmentation potentielle des ressources alimentaires disponibles. Le recrutement pourrait donc être différent selon que la zone soit chassée ou non. Etant donné que la chasse non soutenable menace directement de nombreuses espèces clés des écosystèmes comme les mammifères et les oiseaux, et affecte indirectement la composition et la diversité des forêts tropicales humides, il est primordial de poursuivre les investigations sur son impact en Guyane, et en d'Amérique du Sud

La facilitation n'a été que récemment prise en compte dans les théories écologiques importantes en écologie des grands vertébrés amazoniens et son introduction dans l'écologie des communautés remet partiellement en cause la façon dont est perçue l'organisation de ces communautés. Les relations entre la facilitation et les ressources disponibles (saison sèche-saison des pluies), de même que l'effet des espèces facilitatrices sur la *fitness* des espèces facilitées sont deux thématiques importantes pour comprendre la coexistence des espèces. Enfin, l'impact des activités humaines passées est une thématique de recherche qui reste peu prise en compte en forêts tropicales. Pourtant, les activités humaines y sont anciennes, et ont probablement influencé ces forêts dans leur composition et diversités. Un travail pluridisciplinaire regroupant l'écologie, la botanique, la sociologie, l'archéologie, et la géographie pourrait peut-être définir l'influence des activités humaines passées sur les communautés actuelles de moyens et grands vertébrés.

## 6 Conclusion générale

Cette thèse a montré que la chasse est le principal facteur à l'origine de la distribution du *Hocco alector*, même si sa distribution est influencée par les conditions environnementales. Les traits biologiques expliquent beaucoup plus la détection des animaux que les conditions environnementales où ils sont observés. Si l'environnement explique le mieux

la composition des communautés à l'échelle de la Guyane, son effet est relativement faible. Quant aux diversités des communautés de macro-vertébrés, l'environnement explique peu la variation des diversités  $\alpha$  ou  $\beta$  alors que les zones de refuges héritées de l'histoire des forêts depuis plusieurs milliers d'années sont une explication convaincante. Finalement, la co-occurrence des espèces est en partie indépendante de l'environnement à fines échelles, et la facilitation entre espèces similaires intervient probablement dans l'organisation des communautés de moyens et grands vertébrés. Cette thèse montre donc que les conditions environnementales influencent individuellement la distribution des espèces, mais peu l'organisation des communautés de moyens et grands vertébrés dans son ensemble, et il est indispensable de prendre en compte les conditions environnementales pour pouvoir mettre en évidence les processus écologiques, régionaux ou historiques qui régissent l'organisation des communautés à fines comme à larges échelles. Cette thèse met donc en avant les rôles prépondérants de la contingence historique et de la facilitation dans, respectivement, la structuration de la diversité régionale et les processus d'assemblages locaux des communautés de moyens et grands vertébrés en Guyane.





# Bibliographie

- Adler, P. B., A. Fajardo, A. R. Kleinhesselink and N. J. B. Kraft, 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* **16** :1294–1306.
- Ahumada, J. a., C. E. F. Silva, K. Gajapersad, C. Hallam, J. Hurtado, E. Martin, A. McWilliam, B. Mugerwa, T. O'Brien, F. Rovero et al., 2011. Community structure and diversity of tropical forest mammals : data from a global camera trap network. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* **366**(1578) :2703–2711.
- Aldredge, M. W., T. R. Simons and K. H. Pollock, 2007. Factors affecting aural detections of songbirds. *Ecological Applications* **17**(3) :948–955.
- Allié, E., 2016. Assemblage des communautés d'arbres à une échelle locale en forêt tropicale Apport d'une approche integrative. Ph.D. thesis, Université de Guyane, Cayenne, Guyane, France.
- Altrichter, M., A. Taber, H. Beck, R. Reyna-Hurtado, L. Lizzaragua, A. Keuroghlian and E. W. Sanderson, 2011. Range-wide declines of a key Neotropical ecosystem architect, the Near Threatened white-lipped peccary *Tayassu pecari*. *Oryx* **46**(1) :87–98.
- Alves, J., A. Alves da Silva, A. M. V. M. Soares and C. Fonseca, 2013. Pellet group count methods to estimate red deer densities : precision, potential accuracy and efficiency. *Mammalian Biology* **78**(2) :134–141.
- Anderson, A. S., T. A. Marques, L. P. Shoo and S. E. Williams, 2015. Detectability in audio-visual surveys of tropical rainforest birds : the influence of species, weather and habitat characteristics. *Plos One* **10**(6) :e0128464.
- Andresen, E., 2002. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. *Biotropica* **34**(2) :261–272.
- Arsenault, R. and N. Owen-Smith, 2002. Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos* **97** :313–318.
- Arteaga, M. C. and E. M. Vintincinque, 2008. Influence of topography on the location and density of armadillo burrows (*Dasypodidae* : *Xenarthra*) in the central Amazon, Brazil. *Mammalian biology* **73** :262–266.

- Badgley, C., C. Badgley, D. L. Fox and D. L. Fox, 2000. Ecological biogeography of Northern American mammals : species density and ecological structure in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography* **27**(6) :1437–1467.
- Bakker, V. J. and D. A. Kelt, 2000. Scale-dependent patterns in body size distributions of neotropical mammals. *Ecology* **81**(12) :3530–3547.
- Baraloto, C., O. J. Hardy, C. E. T. Paine, K. G. Dexter, C. Cruaud, L. T. Dunning, M. A. Gonzalez, J. F. Molino, D. Sabatier, V. Savolainen et al., 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology* **100**(3) :690–701.
- Barker, R. J. and W. a. Link, 2015. Truth, models, model sets, AIC, and multimodel inference : a bayesian perspective. *The Journal of Wildlife Management* **79**(5) :730–738.
- Barlow, J. and C. A. Peres, 2006. Effects of single and recurrent wildfires on fruit production and large vertebrate abundance in a central Amazonian forest. *Biodiversity and Conservation* **15** :985–1012.
- Barnagaud, J. Y., L. Barbaro, J. Papaïx, M. Deconchat and E. G. Brockerhoff, 2014. Habitat filtering by landscape and local forest composition in native and exotic New Zealand birds. *Ecology* **95**(1) :78–87.
- Barrio, J., 2011. Hunting pressure on cracids (Cracidae : Aves) in forest concessions in Peru. *Revista Peruana de Biología* **18**(2) :225–230.
- Barthe, S., G. Binelli, B. Hérault, C. Scotti-Saintagne, D. Sabatier and I. Scotti, 2017. Tropical rainforests that persisted : inferences from the Quaternary demographic history of eight tree species in the Guiana shield. *Molecular ecology* **26** :1161–1174.
- Beaudrot, L., M. J. Struebig, E. Meijaard, S. van Balen, S. Husson and A. J. Marshall, 2013. Co-occurrence patterns of Bornean vertebrates suggest competitive exclusion is strongest among distantly related species. *Oecologia* **173**(3) :1053–1062.
- Beaudrot, L. H. and A. J. Marshall, 2011. Primate communities are structured more by dispersal limitation than by niches. *Journal of Animal Ecology* **80** :332–341.
- Beck, H., 2007. Synergistic impacts of ungulates and falling palm fronds on saplings in the Amazon. *Journal of Tropical Ecology* **23** :599–602.
- Beck, H., P. Thebpanya and M. Filiaggi, 2010. Do Neotropical peccary species (Tayassuidae) function as ecosystem engineers for anurans? *Journal of Tropical Ecology* **26** :407–414.
- Begazo, A. J. and R. E. Bodmer, 1998. Use and conservation of Cracidae (Aves : Galliformes) in the Peruvian Amazon. *Oryx* **32**(4) :301–309.
- Bennett, P. M. and I. P. F. Owens, 1997. Variation in extinction risk among birds : chance or evolutionary predisposition? *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* **264** :401–408.
- Bergmann, C., 1847. Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gottinger Studien* **3** :595–708.

- Bernard, E., 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central amazon , Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **17** :2001.
- Bicknell, J. and C. A. Peres, 2010. Vertebrate population responses to reduced-impact logging in a neotropical forest. *Forest Ecology and Management* **259** :2267–2275.
- Boisselier-Dubayle, M. C., R. Leblois, S. Samadi, J. Lambourdière and C. Sarthou, 2010. Genetic structure of the xerophilous bromeliad *pitcairnia geyskesii* on inselbergs in French guiana - a test of the forest refuge hypothesis. *Ecography* **33**(1) :175–184.
- Borcard, D. and P. Legendre, 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153** :51–68.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jaquet and H. Tuomisto, 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**(7) :1826–1832.
- Borthagaray, A. I., M. Arim and P. a. Marquet, 2014. Inferring species roles in metacommunity structure from species co-occurrence networks. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **281**(1792) :20141425.
- Bourgeon, L., A. Burke, T. Higham, D. Hopkins, J. Matthews, C. Schweger, S. Young, F. West, E. Tamm, T. Kivisild et al., 2017. Earliest Human Presence in North America Dated to the Last Glacial Maximum : New Radiocarbon Dates from Bluefish Caves, Canada. *Plos One* **12**(1) :e0169486.
- Bowers, M. A. and J. H. Brown, 1982. Body size and coexistence in desert rodents : chance or community structure? *Ecology* **63**(2) :391–400.
- Boyle, S. A. and A. T. Smith, 2010. Behavioral modifications in northern Bearded Saki Monkeys (*Chiropotes satanas chiropotes*) in forest fragments of central Amazonia. *Primates* **51**(1) :43–51.
- Brodie, J., E. Eric Post and W. F. Laurance, 2012. Climate change and tropical biodiversity : a new focus. *Trends in Ecology and Evolution* **27**(3) :145–150.
- Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme et al., 2007. Facilitation in plant communities : the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* **96** :18–34.
- Brooks, D. M., L. Pando-vasquez, A. Ocmín-P. and J. Tejada-R., 2001. Resource separation in a Napo-Amazonian gamebird community. In D. Brooks & F. Gonzalez-F., editors, *Biology and Conservation of Cracids in the New Millenium*, no. 2 edition, pages 213–225. 2, Misc. Publ. Houston Mus. Nat. Sci., Houston, TX, USA.
- Brown, J. H., W. a. Calder and a. Kodric-Brown, 1978. Correlates and consequence of body size in nectar-feeding birds. *American Zoologist* **700** :687–700.
- Brugière, D., 1998. Population size of the black colobus monkey and the impact of logging in the Lopé Reserve, Gabon. *Biological Conservation* **86** :15–20.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz and M. D. Bertness, 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* **18**(3) :119–125.

- Buckland, S. T., 2001. *Introduction to Distance Sampling : Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Buckland, S. T., A. J. Plumptre, L. Thomas and E. A. Rexstad, 2012. Design and analysis of line transect surveys for primates. *International Journal of Primatology* **31**(5) :833–847.
- Burivalova, Z., 2015. *Selective logging in tropical forests : an evidence-based approach for better forest management*. Ph.D. thesis, ETH Zurich, Switzerland.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson, 2002. *Model selection and multi-model inference : a practical information-theoretic approach*. 2nd edition. Springer Verlag, New-York, New-York, USA.
- Bush, M. B. and P. A. Colinvaux, 1994. Tropical forest disturbance : paleoecological records from Darien, Panama. *Ecology* **75**(6) :1761–1768.
- Cáceres, N., C. Meloro, F. Carotenuto, F. Passaro, J. Sponchiado, G. L. Melo and P. Raia, 2014. Ecogeographical variation in skull shape of capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* **41**(3) :501–512.
- Cade, B. S., 2015. Model averaging and muddled multimodel inferences. *Ecology* **96**(9) :2370–2382.
- Cadotte, M., C. H. Albert and S. C. Walker, 2013. The ecology of differences : Assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters* **16** :1234–1244.
- Cadotte, M. W., R. Dinnage and D. Tilman, 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology* **93**(8) :S223–S233.
- Canale, G. R., C. A. Peres, C. E. Guidorizzi, C. A. Ferreira Gato and M.-C. Kierulff, 2012. Pervasive Defaunation of Forest Remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot. *PLoS ONE* **7**(8) :e41671.
- Cardillo, M., G. M. Mace, K. E. Jones, J. Bielby, O. R. P. Bininda-emonds and W. Sechrest, 2005. Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species. *Science* **309** :1239–1241.
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine and S. W. Kembel, 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* **12**(7) :693–715.
- Chandler, R. B., J. A. Royle and D. I. King, 2011. Inference about density and temporary emigration in unmarked populations. *Ecology* **92**(7) :1429–1435.
- Chandy, S., D. J. Gibson and P. A. Robertson, 2006. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology* **43** :792–801.
- Charles-Dominique, P., D. Larpin, M.-p. Ledru, B. Riéra, C. Sarthou, M. Servant and C. Tardy, 1998. Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. *Acta Oecologica* **19**(3) :295–302.
- Clarke, K. R. and R. M. Warwick, 2001. A further biodiversity index applicable to species lists : Variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* **216** :265–278.
- Clément, L., F. Catzeflis, C. Richard-Hansen, S. Barrioz and B. de Thoisy, 2014. Conservation interests of applying spatial distribution modelling to large vagile Neotropical mammals. *Tropical Conservation Science* **7**(2) :192–213.

- Clemente-Sánchez, F., J. L. Holechek, R. Valdez, G. D. Mendoza-Martínez, O. C. Rosas-Rosas and L. A. Tarango-Arámbula, 2013. Accuracy of two techniques used to estimate pronghorn (*Antilocapra americana*) numbers in Chihuahuan Desert rangelands. *Journal of Applied Animal Research* **41**(2) :149–155.
- Clobert, J., J. F. Le Galliard, J. Cote, S. Meylan and M. Massot, 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters* **12**(3) :197–209.
- Coblentz, D. D. and K. H. Ritters, 2004. Topographic controls on the regional-scale biodiversity of the south-western USA. *Journal of Biogeography* **31** :1125–1138.
- Connell, J. H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In P. J. den Boer & P. R. Gradwell, editors, *Dynamics of populations*, volume 298, pages 298–312. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.
- Conroy, M. J., J. T. Peterson, O. L. Bass, C. J. Fonnesebeck, J. E. Howell, C. T. Moore and J. P. Runge, 2008. Sources of variation in detection of wading birds from aerial surveys in the Florida Everglades. *The Auk* **125**(3) :731–743.
- Cooper, N., J. Rodriguez and A. Purvis, 2008. A common tendency for phylogenetic overdispersion in mammalian assemblages. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **275** :2031–2037.
- Corlett, R. T., 2007. The Impact of Hunting on the Mammalian Fauna of Tropical Asian Forests. *Biotropica* **39**(3) :292–303.
- Corlett, R. T., 2013. The shifted baseline : Prehistoric defaunation in the tropics and its consequences for biodiversity conservation. *Biological Conservation* **163** :13–21.
- Cornell, H. V. and S. P. Harrison, 2014. What Are Species Pools and When Are They Important ? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* **45** :45–67.
- Cornwell, W. K. and D. D. Ackerly, 2009. Community Assembly and Shifts in Plant Trait Distributions across an Environmental Gradient in Coastal California. *Ecological Monographs* **79**(1) :109–126.
- Cornwell, W. K., D. W. Schilck and D. D. Ackerly, 2006. a Trait-Based Test for Habitat Filtering : Convex Hull Volume. *Ecology* **87**(6) :1465–1471.
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* **8** :1175–1182.
- Couteron, P. and S. Ollier, 2005. A generalized, variogram-based framework for multi-scale ordination . *Ecology* **86** :828–834.
- Cristoffer, C. and C. A. Peres, 2003. Elephants versus butterflies : the ecological role of large herbivores in the evolutionary history of two tropical worlds. *Journal of Biogeography* **30** :1357–1380.
- Cullen, L. J., R. Bodmer and C. Valladares-Padua, 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation* **95** :49–56.

- Dalmagro, A. D. and E. M. Vieira, 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. *Austral Ecology* **30** :353–362.
- Davies, K. F., C. R. Margules and J. F. Lawrence, 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* **81**(5) :1450–1461.
- de Bello, F., S. Lavorel, S. Lavergne, C. H. Albert, I. Boulangeat, F. Mazel and W. Thuiller, 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities : a case study in the French Alps. *Ecography* **36**(3) :393–402.
- de Bie, T., L. de Meester, L. Brendonck, K. Martens, B. Goddeeris, D. Ercken, H. Hampel, L. Denys, L. Vanhecke, K. van der Gucht et al., 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* **15** :740–747.
- de Granville, J. J., 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In G. T. Prance, editor, *Biological diversification in the tropics*, pages 137–158. Columbia University Press.
- de Thoisy, B., 2000. Line-transects : sampling application to a french guianan rainforest. *Mammalia* **64**(1) :101–112.
- de Thoisy, B., S. Brosse and M.-A. Dubois, 2008. Assessment of large-vertebrate species richness and relative abundance in Neotropical forest using line-transect censuses : what is the minimal effort required? *Biodiversity and Conservation* (-) :10.1007/s10531-008-9337-0.
- de Thoisy, B., F. Renoux and C. Julliot, 2005. Hunting in northern French Guiana and its impact on primate communities. *Oryx* **39**(2) :1–9.
- de Thoisy, B., C. Richard-Hansen, B. Goguillon, P. Joubert, J. Obstancias, P. Winterton and S. Brosse, 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity : human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* **19**(6) :1567–1584.
- de Thoisy, B., C. Richard-Hansen and C. A. Peres, 2009. Impacts of subsistence game hunting on amazonian primates. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann & K. B. Strier, editors, *South american primates, Developments in Primatology : Progress and Prospects*, chapter 15, pages 389–412. Springer, New York, USA.
- Deblauwe, V., P. Kennel and P. Couteron, 2012. Testing Pairwise Association between Spatially Auto-correlated Variables : A New Approach Using Surrogate Lattice Data. *PLoS ONE* **7**(11) :e48766.
- Delor, C., D. Lahondere, E. Egal, J. M. Lafon, A. Cocherie, C. Guerrot, P. Rossi, C. Truffert, H. Theveniaut, D. Phillips et al., 2003. Transamazonian crustal growth and reworking as revealed by the 1 :500,000-scale geological map of French Guiana, volume 2-3-4. 2nd edition.
- Denis, T., B. Hérault, O. Brunaux, S. Guitet and C. Richard-Hansen, 2017a. Historical legacies shape the diversity of medium and large-sized vertebrate communities in Amazonian forests of the Guiana Shield. *Ecography* **Submitted**.
- Denis, T., B. Hérault, G. Jaouen, O. Brunaux, S. Guitet and C. Richard-Hansen, 2016. Black Curassow habitat relationships in terra firme forests of the Guiana Shield : A multiscale approach. *The Condor : Ornithological Applications* **118** :253–273.

- Denis, T., C. Richard-hansen, O. Brunaux, S. Guitet and B. Hérault, 2017b. Biological traits rather than environmental conditions shape detection probability curves of medium- and large-sized vertebrates in neotropical rainforests. *Ecological Applications* **In press**.
- Desbiez, J. and D. Kluyber, 2013. The Role of Giant Armadillos ( *Priodontes maximus* ) as Physical Ecosystem Engineers. *Biotropica* **45**(5) :537–540.
- Dezécache, C., E. Faure, V. Gond, J.-M. Salles, G. Vieilledent and B. Hérault, 2017a. Gold-Rush in a forested El Dorado : Deforestation leakages and the need for regional cooperation. *Environmental Research Letters* **In press**.
- Dezécache, C., J.-M. Salles, G. Vieilledent and B. Hérault, 2017b. Moving forward socio-economically focused models of deforestation. *Global Change Biology* (-) :10.1111/gcb.13611.
- Diamond, J. M., 1975. The island dilemma : lessons of modern geographical studies for the design of nature preserves. *Biological Conservation* **7**(7) :129–146.
- Diaz, S., M. Cabido and F. Casanoves, 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**(1) :113–122.
- Dickman, C. R., 1992. Commensal and mutualistic interaction among terrestrial vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* **7**(6) :194–197.
- Dray, S. and A.-B. Dufour, 2007. The ade4 Package : Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* **22**(4). URL <http://www.jstatsoft.org/>.
- Dray, S., R. Pélessier, P. Couteron, M.-J. Fortin, P. Legendre, P. R. Peres-Neto, E. Bellier, R. Bivand, F. G. Blanchet, M. De Caceres et al., 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* **82**(3) :257–275.
- Dubost, G. and O. Henry, 2017. Seasonal Reproduction in Neotropical Rainforest Mammals. *Zoological Studies* **2** :1–9.
- Dunham, A. E., 2008. Above and below ground impacts of terrestrial mammals and birds in a tropical forest. *Oikos* **117** :571–579.
- Dupouey, J., E. Dambrine, J. Laffite and C. Moares, 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* **83**(11) :2978–2984.
- Durso, A. M., J. D. Willson and C. T. Winne, 2011. Needles in haystacks : estimating detection probability and occupancy of rare and cryptic snakes. *Biological Conservation* **144**(5) :1508–1515.
- Dyer, A. R., D. E. Goldberg, R. Turkington and C. Sayre, 2001. Effects of growing conditions and source habitat on plant traits and functional group definition. *Functional Ecology* **15** :85–95.
- Elgar, M. A., 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds : a critical review of the empirical evidence. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **64**(1) :13–33.
- Eliot, C., 2007. Method and metaphysics in Clements's and Gleason's ecological explanations. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* **38**(1) :85–109.



- Emmons, L. H., 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica* **16**(3) :210–222.
- Emmons, L. H. and F. Feer, 1997. Neotropical rainforest mammals : a field guide. 2nd edition. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Endo, W., C. A. Peres, E. Salas, S. Mori, J.-L. Sanchez-Vega, G. H. Shepard, V. Pacheco and D. W. Yu, 2010. Game vertebrate densities in hunted and nonhunted forest sites in Manu National Park, Peru. *Biotropica* **42**(2) :251–261.
- Erard, C., M. Théry and D. Sabatier, 2007. Fruit characters in the diet of syntopic large frugivorous forest bird species in French Guiana. *La Terre et la Vie : Revue d'Ecologie Appliquée* **62**(323) :323–350.
- Fairbanks, B. and F. S. Dobson, 2007. Mechanisms of the group-size effect on vigilance in Columbian ground squirrels : dilution versus detection. *Animal Behaviour* **73**(1) :115–123.
- FAO, 2010. Evaluation des ressources forestières mondiales (Global Forest Resources Assessment ) 2010 - rapport national - Guyane française. Technical report, Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome, Italia.
- Farias, A. A. and F. M. Jaksic, 2007. Effects of functional constraints and opportunism on the functional structure of a vertebrate predator assemblage. *Journal of Animal Ecology* **76** :246–257.
- Fauset, S., M. O. Johnson, M. Gloor, T. R. Baker, A. M. Monteagudo, R. J. W. Brienen, T. R. Feldpausch, A. Andrade, G. Lopez-gonzalez, Y. Malhi et al., 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications* **6** :6857.
- Ferguson, M. C., J. Barlow, P. Fiedler, S. B. Reilly and T. Gerrodette, 2006. Spatial models of delphinid (family Delphinidae) encounter rate and group size in the eastern tropical Pacific Ocean. *Ecological Modelling* **193**(3) :645–662.
- Ferry, B. and F. Morneau, 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* **98** :106–116.
- Finke, D. L. and W. E. Snyder, 2008. Niche Increases Resource Partitioning by Diverse Communities Exploitation. *Science* **321**(5895) :1488–1490.
- Foerster, C. R. and C. Vaughan, 2002. Home range, habitat use, and activity of Baird's tapir in Costa Rica. *Biotropica* **34**(3) :423–437.
- Forget, P.-M. and L. Cuijpers, 2008. Survival and scatterhoarding of frugivores-dispersed seeds as a function of forest disturbance. *Biotropica* **40**(3) :380–385.
- Forget, P. M. and P. Jansen, 2007. Hunting increases dispersal limitation in the tree *Carapa procera*, a nontimber forest product. *Conservation Biology* **21**(1) :106–113.
- Forget, P.-M., T. Milleron, F. Feer, O. Henry and G. Dubost, 2000. Effects of dispersal pattern and mammalian herbivores on seedling recruitment for *Virola michelii* (Myristicaceae) in French Guiana. *Biotropica* **32**(3) :452–462.

- Fortunel, C., C. E. T. Paine, P. V. A. Fine, N. J. B. Kraft and C. Baraloto, 2013. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology* **102** :145–155.
- Fragoso, J. M. V., 1999. Perception of scale and resource partitioning by peccaries : behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy* **80**(3) :993–1003.
- Franklin, J., G. Keppel, E. L. Webb, J. O. Seamon, S. J. Rey, D. W. Steadman, S. K. Wiser and D. R. Drake, 2013. Dispersal limitation, speciation, environmental filtering and niche differentiation influence forest tree communities in West Polynesia. *Journal of Biogeography* **40**(5) :988–999.
- Fritz, S. A., O. R. P. Bininda-Emonds and A. Purvis, 2009. Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk : Big is bad, but only in the tropics. *Ecology Letters* **12**(6) :538–549.
- Fukami, T., T. Bezemer, S. Mortimer and W. van der Putten, 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* **12** :1283–1290.
- Gabor, T. M. and E. C. Hellgren, 2000. Variation in peccary populations : landscape composition or competition by an invader ? *Ecology* **81**(9) :2509–2524.
- Galetti, M. and R. Dirzo, 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation* **163** :1–6.
- Garber, P. A., 1988. Diet, foraging patterns, and resource defense in a mixed species troop of *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* in Amazonian Peru. *Behaviour* **105**(1) :18–34.
- Garel, M., J.-M. Cugnasse, J.-M. Gaillard, A. Loison, Y. Santosa and M.-L. Maublanc, 2005. Effect of observer experience on the monitoring of a mouflon population. *Acta Theriologica* **50**(1) :109–114.
- Garmendia, A., V. Arroyo-Rodríguez, A. Estrada, E. J. Naranjo and K. E. Stoner, 2013. Landscape and patch attributes impacting medium-and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **29**(04) :331–344.
- Garnier, E., S. Lavorel, P. Ansquer, H. Castro, P. Cruz, J. Dolezal, O. Eriksson, C. Fortunel, H. Freitas, C. Golodets et al., 2007. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands : A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* **99**(5) :967–985.
- Gaston, K. J., 2010. Valuing common species. *Science* **327**(5962) :154–155.
- Gause, G. F., 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkens, Baltimore, Maryland, USA.
- Gauthier-Hion, A., J. M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J.-P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, H. Hecketsweiler et al., 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community . *Oecologia* **65** :324–337.
- Gavilanez, M. M. and R. D. Stevens, 2013. Role of environmental, historical and spatial processes in the structure of Neotropical primate communities : Contrasting taxonomic and phylogenetic perspectives. *Global Ecology and Biogeography* **22**(5) :607–619.

- Gavin, M. C., 2007. Foraging in the fallows : Hunting patterns across a successional continuum in the Peruvian Amazon. *Biological Conservation* **134** :54–72.
- Gerhold, P., J. F. Cahill, M. Winter, I. V. Bartish and A. Prinzing, 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* **29**(5) :600–614.
- Gilroy, J. J., C. a. Medina Uribe, T. Haugaasen and D. P. Edwards, 2014. Effect of scale on trait predictors of species responses to agriculture. *Conservation Biology* (-) :10.1111/cobi.12422.
- Gleason, H. A., 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **53**(1) :7–26.
- Gómez, J. P., G. A. Bravo, R. T. Brumfield, J. G. Tello and C. D. Cadena, 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology* **79**(6) :1181–1192.
- Gond, V., J. Z. Bernard, C. Brognoli, O. Brunaux, A. Coppel, J. Demenois, J. Engel, D. Galarraga, P. Gaucher, S. Guitet et al., 2009. Analyse multiscalaire de la caractérisation des écosystèmes forestiers guyanais et des impacts humains à partir de la télédétection spatiale. In *Ecosystèmes forestiers des Caraïbes*, pages 461–481. Conseil général de la Martinique, Université des Antilles et de la Guyane, Martinique, France.
- Gond, V., V. Freycon, J.-F. Molino, O. Brunaux, F. Ingrassia, P. Joubert, J.-F. Pekel, M. F. Prévost, V. Thierron, P. J. Trombe et al., 2011. Broad scale pattern of forest landscape types in Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* **13** :357–367.
- Gotelli, N. J. and D. J. McCabe, 2002. Species co-occurrence : A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* **83**(8) :2091–2096.
- Göthe, E., D. G. Angeler, S. Gottschalk, S. Löfgren and L. Sandin, 2013. The influence of environmental, biotic and spatial factors on diatom metacommunity structure in Swedish headwater streams. *PLoS ONE* **8**(8) :e72237.
- Goulamoussène, Y., C. Bedeau, L. Descroix, V. Deblauwe, L. Linguet and B. Hérault, 2016. Weak Environmental Controls of Tropical Forest Canopy Height in the Guiana Shield. *Remote Sensing* **8**(9) :747.
- Graham, C. H. and P. V. A. Fine, 2008. Phylogenetic beta diversity : Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* **11**(12) :1265–1277.
- Grau, O., J. Peñuelas, B. Ferry, V. Freycon, L. Blanc, M. Desprez, C. Baraloto, J. Chave, L. Descroix, A. Dourdain et al., 2017. Do soil characteristics explain forest structure and dynamics in poor amazonian soils? *Scientific Reports* **In press**.
- Griffith, D. A. and P. R. Peres-Neto, 2006. Spatial modeling in ecology : the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* **87**(10) :2603–2613.
- Grime, J., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities :mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* **17** :255–260.

- Grime, J. P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **243** :299–300.
- Grime, J. P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects. *Ecology* **86** :891–809.
- Guerbois, C., E. Chapanda and H. Fritz, 2012. Combining multi-scale socio-ecological approaches to understand the susceptibility of subsistence farmers to elephant crop raiding on the edge of a protected area. *Journal of Applied Ecology* **49**(5) :1149–1158.
- Guitet, S., O. Brunaux, C. Richard-hansen and S. Gonzales, 2015a. Catalogue des habitats forestiers de Guyane. DEAL Guyane, Cayenne, Guyane, France.
- Guitet, S., J. F. Cornu, O. Brunaux, J. Betbeder, J. M. Carozza and C. Richard-Hansen, 2013. Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* **9**(3) :325–335.
- Guitet, S., B. Hérault, Q. Molto, O. Brunaux and P. Couteron, 2015b. Spatial structure of above-ground biomass limits accuracy of carbon mapping in rainforest but large scale forest inventories can help to overcome. *Plos One* **10**(9) :e0138456.
- Guitet, S., R. Péliissier, O. Brunaux, G. Jaouen and D. Sabatier, 2015c. Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* **24**(5) :1215–1237.
- Guitet, S., D. Sabatier, O. Brunaux, P. Couteron, T. Denis, V. Freycon, S. Gonzalez, B. Hérault, G. Jaouen, J.-F. Molino et al., 2017. Disturbance regimes drive the diversity of regional floristic pools across Guianan rainsforest landscapes. *Scientific Reports* **Submitted**.
- Guitet, S., D. Sabatier, O. Brunaux, B. Hérault, M. Aubry-Kientz, J. Molino and C. Baraloto, 2014. Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys : a method to integrate taxonomic uncertainty. *Forest Ecology and Management* **328** :270–281.
- Haffer, J., 1970. Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. *Journal für Ornithologie* **3**/4.
- Hamilton, W. J. and R. M. Peterman, 1971. Countershading in the colourful reef fish *Chaetodon lunula* : concealment, communication or both? *Animal Behaviour* **19** :357–364.
- Hammond, D. S., 2005. *Tropical Forests of the Guiana Shield : Ancient Forests in a Modern World*. CABI Publishing, Cambridge, UK.
- Hanlon, R. T., C.-C. Chiao, L. M. Mäthger, A. Barbosa, K. C. Buresch and C. Chubb, 2009. Cephalopod dynamic camouflage : bridging the continuum between background matching and disruptive coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* **364** :429–437.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore and et Al., 2013. High-resolution global maps of 21st- century forest cover change. *Science* **342** :850–853.
- Harmsen, B. J., R. J. Foster, S. C. Silver, L. E. T. Ostro and P. Doncaster, 2009. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and Pumas (*Puma concolor*) in a neotropical forest. *Journal of Mammalogy* **90**(3) :612–620.

- Harrison, S. and H. Cornell, 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters* **11** :969–979.
- Harrison, S., H. D. Safford, J. B. Grace, J. H. Viers and K. F. Davies, 2006. Regional and local species richness in an insular environment serpentine plants in California. *Ecological Monographs* **76**(1) :41–56.
- Haugaasen, T. and C. A. Peres, 2005a. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology* **21** :133–145.
- Haugaasen, T. and C. A. Peres, 2005b. Primate assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *American Journal of Primatology* **67** :243–258.
- Haugaasen, T. and C. A. Peres, 2008. Population abundance and biomass of large-bodied birds in Amazonian flooded and unflooded forests. *Bird Conservation International* **18**(2) :87–101.
- Haugaasen, T. and C. A. Peres, 2009. Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates* **50** :239–251.
- Hector, A., 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* **286**(1123) :1123–1127.
- Hérault, B., J. Ouallet, L. Blanc, F. Wagner and C. Baraloto, 2010. Growth responses of neotropical trees to logging gaps. *Journal of Applied Ecology* **47**(4) :821–831.
- Hess, L. L., J. M. Melack, E. M. L. M. Novo, C. C. F. Barbosa and M. Gastil, 2003. Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the central Amazon basin. *Remote Sensing of Environment* **87**(4) :404–428.
- Heymann, E. W., 1997. The Relationship between Body Size and Mixed-Species Troops of Tamarins (*Saguinus* spp.). *Folia primatologica* **68**(3-5) :287–395.
- Hill, A. M. O. and A. J. E. Smith, 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* **25**(2/3) :249–255.
- Hillier, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine and M. M. Mayfield, 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **43** :227–48.
- Hilty, S. L., 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Holmgren, M. and M. Scheffer, 2010. Strong facilitation in mild environments : The stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* **98**(6) :1269–1275.
- Holyoak, M., M. A. Leibold and R. D. Holt, 2005. *Metacommunities : Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press.
- Houston, A. I., M. Stevens and I. C. Cuthill, 2007. Animal camouflage : Compromise or specialize in a 2 patch-type environment ? *Behavioral Ecology* **18** :769–775.

- Hubbell, S. P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hultgren, K. M. and J. J. Stachowicz, 2008. Alternative camouflage strategies mediate predation risk among closely related co-occurring kelp crabs. *Oecologia* **155** :519–528.
- Hutto, R. L., 1988. Foraging behavior patterns suggest a possible cost associated with participation in mixed-species bird flocks. *Oikos* **51** :79–83.
- IUCN, 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria : version 3.1*. Technical report, International Union for Conservation of Nature, Gland, Switzerland.
- IUCN, 2016. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2016-3. URL <http://www.iucnredlist.org/>.
- Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto and J. D. Olden, 2001. What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**(1) :157–170.
- Janzen, D. H., 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist* **104**(940) :501–528.
- Jerozolinski, A. and C. A. Peres, 2003. Bringing home the biggest bacon : a cross-site analysis of the structure of hunter-kill profiles in Neotropical forests. *Biological Conservation* **111** :415–425.
- Johnson, C. and S. Wroe, 2003. Causes of extinction of vertebrates during the Holocene of mainland Australia : arrival of the dingo, or human impact ? *The Holocene* **13**(6) :941–948.
- Jombart, T., S. Dray and A. B. Dufour, 2009. Finding essential scales of spatial variation in ecological data : A multivariate approach. *Ecography* **32**(1) :161–168.
- Jonathan Davies, T., S. Meiri, T. G. Barraclough and J. L. Gittleman, 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters* **10**(2) :146–152.
- Jones, C. B., 1997. Rarity in Primates :implication for conservation. *Mastozool. Neotrop.* **4**(1) :35–47.
- Judas, J. and O. Henry, 1999. Seasonal variation of home range of collared peccary in tropical rain forest of french Guiana. *Journal of Wildlife Management* **63**(2) :546–552.
- Kaiser, H. F., 1960. The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and Psychological Measurement* **20** :141–151.
- Kattan, G. H., M. C. Muñoz and D. W. Kikuchi, 2015. Population densities of curassows, guans, and chachalacas (Cracidae) : Effects of body size, habitat, season, and hunting. *The Condor : Ornithological Applications* **118** :24–32.
- Keuroghlian, A. and D. P. Eaton, 2009. Removal of palm fruits and ecosystem engineering in palm stands by white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) and other frugivores in an isolated Atlantic Forest fragment. *Biodiversity and Conservation* **18** :1733–1750.

- Kiltie, R. A., 1988. Countershading : Universally deceptive or deceptively universal? *Trends in Ecology & Evolution* **3**(1) :21–23.
- King, D. I. and J. H. Rappole, 2001. Mixed-species bird flocks in dipterocarp forest of north-central Burma (Myanmar). *Ibis* **143** :380–390.
- Kleyer, M., S. Dray, F. Bello, J. Lepš, R. J. Pakeman, B. Strauss, W. Thuiller and S. Lavorel, 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients : which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science* **23**(5) :805–821.
- Koponen, P., P. Nygren, D. Sabatier, A. Rousteau and E. Saur, 2004. Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology* **173** :17–32.
- Kraft, N. J. B., P. B. Adler, O. Godoy, E. James, S. Fuller and J. M. Levine, 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* **29**(5) :592–599.
- Kraft, N. J. B., R. Valencia and D. D. Ackerly, 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* **322**(5901) :580–582.
- Lamarre, G. P. A., 2015. Taxonomic and functional composition of arthropod assemblages across contrasting Amazonian forests. *Journal of Animal Ecology* **85**(1) :227–239.
- Laurans, M., B. Hérault, G. Vieilledent and G. Vincent, 2014. Vertical stratification reduces competition for light in dense tropical forests. *Forest Ecology and Management* **329** :79–88.
- Lavorel, S. and E. Garnier, 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16** :545–556.
- Legendre, P., D. Borcard, F. G. Blanchet and S. Dray, 2013. Package PCNM : MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. URL <https://r-forge.r-project.org/>.
- Legendre, P., X. Mi, H. Ren, K. Ma, M. Yu, I. F. Sun and F. He, 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology* **90**(3) :663–674.
- Lehman, S. M., 2004. Distribution and diversity of primates in Guyana : species-area relationships and riverine barriers. *International Journal of Primatology* **25**(1) :73–95.
- Lehman, S. M., 2006. Nested Distribution Patterns and the Historical Biogeography of the Primates of Guyana. In S. M. Lehman & J. Fleagle, editors, *Primate Biogeography*, pages 63–80. Springer, New York, NY, USA.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law and D. Tilman, 2004. The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**(7) :601–613.
- Leitao, R. P., J. Zuanon, S. Villéger, S. E. Williams, C. Baraloto, C. Fortunel, F. P. Mendonça and D. Mouillot, 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **283** :20160084.

- Levi, T., G. H. J. Shepard, J. Ohl-Schacherer, C. A. Peres and D. W. Yu, 2009. Modelling the long-term sustainability of indigenous hunting in Manu National Park, Peru : landscape-scale management implications for Amazonia. *Journal of Applied Ecology* **46** :804–814.
- Levin, S. A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73** :1943–1967.
- Levis, C., C. R. Clement, H. ter Steege, F. Bongers, A. B. Junqueira, N. Pitman, M. Peña-Claros and F. R. C. Costa, 2017. Forest conservation : Humans ' handprints. *Science* **355**(6324).
- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter and H. Hillebrand, 2011. Empirical approaches to metacommunities : A review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* **26**(9) :482–491.
- Louzada, J., T. Gardner, C. A. Peres and J. Barlow, 2010. A multi-taxa assessment of nestedness patterns across a multiple-use Amazonian forest landscape. *Biological Conservation* **143** :1102–1109.
- Luck, G. W., S. Lavorel, S. McIntyre and K. Lumb, 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* **81**(5) :1065–1076.
- Luna-Maira, L., G. Alarcon-Nieto, T. Haugaasen and D. M. Brooks, 2013. Habitat use and ecology of Wattled Curassows on islands in the lower Caquetá River, Colombia. *Journal of Field Ornithology* **84**(1) :23–31.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. L. Bailey and J. E. Hines, 2006. *Occupancy estimation and modeling : inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, Boston, London, UK.
- Maestre, F. T., R. M. Callaway, F. Valladares and C. J. Lortie, 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* **97**(2) :199–205.
- Marcon, E. and B. Hérault, 2015a. Decomposing phylodiversity. *Methods in Ecology and Evolution* **6**(3) :333–339.
- Marcon, E. and B. Hérault, 2015b. *entropart : An R Package to Measure and Partition Diversity*. *Journal of Statistical Software* **67**(8). URL <http://www.jstatsoft.org/>.
- Marcon, E., I. Scotti, B. Hérault, V. Rossi and G. Lang, 2014. Generalization of the Partitioning of Shannon Diversity. *PLoS ONE* **9**(3) :e90289.
- Marques, F. F. C. and S. T. Buckland, 2003. Incorporating covariates into standard line transect analyses. *Biometrics* **59** :924–935.
- Marques, T. A., L. Thomas, S. G. Fancy, S. T. Buckland and C. M. Handel, 2007. Improving estimates of bird density using multiple-covariate distance sampling. *The Auk* **124**(4) :1229–1243.
- Mason, N. W. H., F. De Bello, J. Doležal and J. Lepš, 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* **99**(3) :788–796.
- Mathot, L. and J.-l. Doucet, 2006. Méthode d'inventaire faunique pour le zonage des concessions en forêt tropicale. *Bois et Forêts des Tropiques* **287**(1) :59–70.



- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher and M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**(4) :178–85.
- McShea, W. and J. Rappole, 1997. Variable song rates in three species of passerines and implications for estimating bird populations. *Journal of Field Ornithology* **68** :367–375.
- Meyer, C. F. J., L. M. S. Aguiar, L. F. Aguirre, J. Baumgarten, F. M. Clarke, J. F. Cosson, S. E. Villegas, J. Fahr, D. Faria, N. Furey et al., 2011. Accounting for detectability improves estimates of species richness in tropical bat surveys. *Journal of Applied Ecology* **48** :777–787.
- Michalet, R., R. W. Brooker, L. A. Cavieres, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, F. I. Pugnaire, A. Valiente-Banuet and R. M. Callaway, 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* **9**(7) :767–773.
- Michalet, R., J.-P. Maalouf, P. Choler, B. Clément, D. Rosebery, J.-M. Royer, C. Schöb and C. J. Lortie, 2015. Competition, facilitation and environmental severity shape the relationship between local and regional species richness in plant communities. *Ecography* **38**(4) :335–345.
- Michalski, F. and C. A. Peres, 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation* **124** :383–396.
- Miller, D. L., 2015. Package Distance : Distance Sampling Detection Function and Abundance Estimation. URL <http://cran.r-project.org/package=Distance>.
- Moretti, M. and C. Legg, 2009. Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography* **32**(2) :299–309.
- Morgan Ernest, S. K., 2005. Body size, energy use, and community structure of small mammals. *Ecology* **86**(6) :1407–1413.
- Mouquet, N., V. Devictor, C. N. Meynard, F. Munoz, L. F. Bersier, J. Chave, P. Couteron, A. Dalecky, C. Fontaine, D. Gravel et al., 2012. Ecophylogenetics : Advances and perspectives. *Biological Reviews* **87**(4) :769–785.
- Noonan, B. P. and P. Gaucher, 2005. Phylogeography and demography of Guianan harlequin toads (*Atelopus*) : Diversification within a refuge. *Molecular Ecology* **14**(10) :3017–3031.
- Norconk, M. a., 1990. Introductory Remarks : Ecological and Behavioral Correlates of Polyspecific Primate Troops. *American Journal of Primatology* **21**(2) :81–85.
- Noss, A. J., E. Cuéllar and R. L. Cuéllar, 2003. Hunter self-monitoring as a basis for biological research : data from the Bolivian Chaco. *Mastozoologia Neotropical/J. Neotrop. Mammal.* **10**(1) :49–67.
- Ohl-schacherer, J., G. H. J. Shepard, H. Kaplan, C. A. Peres, T. Levi and D. W. Yu, 2007. The Sustainability of Subsistence Hunting by Matsigenka Native Communities in Manu National Park, Peru. *Conservation Biology* **21**(5) :1174–1185.
- Oksanen, A. J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O. Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens and H. Wagner, 2016. vegan : Community Ecology Package. URL <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan>.

- Oliveira, A. C. M. and S. F. Ferrari, 2000. Seed dispersal by black-handed tamarins, *Saguinus midas niger* (Callitrichinae, Primates) : implications for the regeneration of degraded forest habitats in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* **16** :709–716.
- Ollivier, M., C. Baraloto and E. Marcon, 2007. A trait database for Guianan rain forest trees permits intra- and inter-specific contrasts. *Annals of Forest Science* **64**(7) :781–786.
- Paine, C. E. T. and H. Beck, 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology* **88**(12) :3076–3087.
- Palminteri, S. and C. A. Peres, 2012. Habitat Selection and Use of Space by Bald-Faced Sakis (*Pithecia irrorata*) in Southwestern Amazonia : Lessons from a Multiyear, Multigroup Study. *International Journal of Primatology* **33** :401–417.
- Palminteri, S., G. Powell, G. P. Asner and C. A. Peres, 2012. LiDAR measurements of canopy structure predict spatial distribution of a tropical mature forest primate. *Remote Sensing of Environment* **127** :98–105.
- Palminteri, S., G. Powell and C. A. Peres, 2011. Regional-scale heterogeneity in primate community structure at multiple undisturbed forest sites across south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* **27** :181–194.
- Parris, K. M. and M. a. McCarthy, 1999. What influences the structure of frog assemblages at forest streams? *Austral Ecology* **24**(5) :495–502.
- Parry, L., 2004. The large vertebrate community of secondary forests in the Brazilian Amazon. Ph.D. thesis, University of East Anglia, Norwich, UK.
- Parry, L., J. Barlow and C. A. Peres, 2007. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forests in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* **23** :653–662.
- Parry, L., J. Barlow and C. A. Peres, 2009a. Allocation of hunting effort by Amazonian smallholders : Implications for conserving wildlife in mixed-use landscapes. *Biological Conservation* **142** :1777–1786.
- Parry, L., J. Barlow and C. A. Peres, 2009b. Hunting for Sustainability in Tropical Secondary Forests. *Conservation Biology* **23**(5) :1270–1280.
- Pavoine, S. and M. B. Bonsall, 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly : A unified approach. *Biological Reviews* **86**(4) :792–812.
- Pavoine, S., M. S. Love and M. B. Bonsall, 2009. Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages : Application to rockfish (genus : *Sebastes*) in the Southern California Bight. *Ecology Letters* **12**(9) :898–908.
- Pavoine, S., S. Ollier and A. B. Dufour, 2005. Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters* **8**(6) :579–586.
- Pearce, S., M. P. Zalucki and E. Hassan, 2005. Spider ballooning in soybean and non-crop areas of southeast Queensland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**(1-2) :273–281.

- Pearman, P. B. and D. Weber, 2007. Common species determine richness patterns in biodiversity indicator taxa. *Biological Conservation* **138** :109–119.
- Pélissier, R. and P. Couteron, 2007. An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology* **95** :294–300.
- Peres, C. A., 1997. Evaluating the sustainability of subsistence hunting in tropical forests. Technical report, Centre for Social and Economic Research on the Global Environment, University of East Anglia and University College London, and School of Environmental Sciences, University of East Anglia.
- Peres, C. A., 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates* **7**(1) :11–16.
- Peres, C. A., 2000a. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Biological Conservation* **14**(1) :240–253.
- Peres, C. A., 2000b. Identifying keystone plant resources in tropical forests : the case of gums from *Parkia* pods. *Journal of Tropical Ecology* **16** :287–317.
- Peres, C. A., 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian Forest vertebrates. *Conservation Biology* **15**(6) :1490–1505.
- Peres, C. A., J. Barlow and W. F. Laurance, 2006. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* **21**(5) :227–229.
- 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.
- Peres, C. A., T. Emilio, J. Schietti, S. J. M. Desmoulière and T. Levi, 2016. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**(4) :201516525.
- Peres, C. A., T. A. Gardner, J. Barlow, J. Zuanon, F. Michalski, A. C. Lees, I. C. G. Vieira, F. M. S. Moreira and K. J. Feeley, 2010. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biological Conservation* **143** :2314–2327.
- Peres, C. A. and I. R. Lake, 2003. Extent of nontimber resource extraction in tropical forests : accessibility to game vertebrates by hunters in the Amazon basin. *Conservation Biology* **17**(2) :521–535.
- Peres, C. A. and H. S. Nascimento, 2006. Impact of game hunting by the Kayapo' of south-eastern Amazonia : implications for wildlife conservation in tropical forest indigenous reserves. *Biodiversity and Conservation* **15** :2627–2653.
- Peres, C. A. and E. Palacios, 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests : implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* **39**(3) :304–315.

- Peres, C. A. and M. van Roosmalen, 2002. Primate frugivory in two species-rich neotropical forests : implications for the demography of large-seeded plants in overhunted area. In D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti, editors, Seed dispersal and frugivory : ecology, evolution and conservation, page 511. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Peres-Neto, P. R., 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams : the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia* **140**(2) :352–60. URL <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15138880>.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray and D. Borcard, 2006. Variation Partitioning of Species Data Matrices : Estimation and Comparison of Fractions. *Ecology* **87**(10) :2614–2625.
- Peres-Neto, P. R., J. D. Olden and D. a. Jackson, 2001. Environmentally constrained null models : site suitability as occupancy criterion. *Oikos* **93**(Gotelli 2000) :110–120.
- Péruquet, S., H. Fritz and E. Revilla, 2015. The Lion King and the Hyaena Queen : Large carnivore interactions and coexistence. *Biological Reviews* **90**(4) :1197–1214.
- Pfeiffer, W., M. Pfeiffer, M. B. Lakim and K. Linsenmair, Eduard, 2004. Use of arboreal and terrestrial space by a small mammal community in a tropical rain forest in Borneo, Malaysia. *Journal of Biogeography* **31** :641–652.
- Pillar, V. D. and L. d. S. Duarte, 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* **13**(5) :587–596.
- Plumptre, A. J., 2000. Monitoring mammal populations with line transect techniques in African forests. *Journal of Applied Ecology* **37**(2) :356–368.
- Podani, J. and D. Schmera, 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* **115**(1) :179–185.
- Quesada, C. a., O. L. Phillips, M. Schwarz, C. I. Czimczik, T. R. Baker, S. Patiño, N. M. Fyllas, M. G. Hodnett, R. Herrera, S. Almeida et al., 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**(6) :2203–2246.
- Rahbek, C. and G. R. Graves, 2000. Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* **267**(1459) :2259–2265.
- Ramos Pereira, M. J., J. Tiago Marques, J. Santana, C. D. Santos, V. Valsecchi, H. Lima de Queiroz, P. Beja and J. M. Palmeirim, 2009. Structuring of Amazonian bat assemblages : the roles of flooding patterns and floodwater nutrient load. *Journal of Animal Ecology* **78** :1163–1171.
- Ratiarison, S. and P.-M. Forget, 2005. Frugivores and seed removal at *Tetragastris altissima* (Burseraceae) in a fragmented forested landscape of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **21** :501–508.
- Redford, K., 1992. The empty forest. *BioScience* **42**(6) :412–422.
- Redford, K. H. and J. G. Robinson, 1987. The game of choice : patterns of indian and colonist hunting in the neotropics. *American Anthropologist* **89**(3) :650–667.

- Reider, K. E., W. P. Carson and M. A. Donnelly, 2013. Effects of collared peccary (*Pecari tajacu*) exclusion on leaf litter amphibians and reptiles in a Neotropical wet forest, Costa Rica. *Biological Conservation* **163** :90–98.
- Renoux, F. and B. D. Thoisy, 2016. Hunting management : the need to adjust predictive models to field observations. *Ethnobiology and conservation* **5**(1) :10.15451/ec2016-6-5.1-1-13.
- Reyna-Hurtado, R., E. Naranjo, C. A. Chapman and G. W. Tanner, 2009. Hunting and the conservation of a social ungulate : the white-lipped peccary *Tayassu pecari* in Calakmul, Mexico. *Oryx* **44**(1) :89–96.
- Reyna-Hurtado, R. and G. W. Tanner, 2005. Habitat preferences of ungulates in hunted and nonhunted areas in the Calakmul forest, Campeche, Mexico. *Biotropica* **37**(4) :676–685.
- Reyna-Hurtado, R. and G. W. Tanner, 2007. Ungulate relative abundance in hunted and non-hunted sites in Calakmul Forest (Southern Mexico). *Biodiversity and Conservation* **16** :743–756.
- 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., B. de Thoisy, E. Hansen, F. Catzeflis and P. Grenand, 2003. Conservation et gestion de la faune forestière en Guyane : contexte local, moyens d'actions et études. *Revue Forestière Française No spécial* :306–322.
- Richard-Hansen, C., S. Guitet, F. Ingrassia and O. Brunaux, 2005. Biodiversité et paysages en forêt tropicale humide guyanaise. Technical report, ONCFS Rapport scientifique 2005.
- Richard-Hansen, C. and E. Hansen, 2004. Hunting and wildlife management in French Guiana : current aspects and future prospects. In K. M. Silvius, R. E. Bodmer & J. M. V. Fragoso, editors, *People in Nature : Wildlife Conservation in south and central America.*, pages 400–410. Columbia University Press., New York.
- Richard-Hansen, C., G. Jaouen, T. Denis, O. Brunaux, E. Marcon and S. Guitet, 2015. Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed terra firme forests of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **31** :423–436.
- Richard-Hansen, C., J. C. Vié, N. Vidal and J. Keravec, 1999. Body measurements on 40 species of mammals from French Guiana. *Journal of Zoology, London* **247** :419–428.
- Ricotta, C., S. Godefroid, D. Heathfield and S. Mazzoleni, 2013. Limited evidence of local phylogenetic clustering in the urban flora of Brussels. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **149**(1) :31–37.
- Ringler, M., W. Hödl and E. Ringler, 2015. Populations, pools, and peccaries : Simulating the impact of ecosystem engineers on rainforest frogs. *Behavioral Ecology* **26**(2) :340–349.
- Rist, J., E. J. Milner-Gulland, G. Cowlishaw and J. M. Rowcliffe, 2009. The Importance of Hunting and Habitat in Determining the Abundance of Tropical Forest Species in Equatorial Guinea. *Biotropica* **41**(6) :700–710.

- Rist, J., M. Rowcliffe, G. Cowlishaw and E. J. Milner-Gulland, 2008. Evaluating measures of hunting effort in a bushmeat system. *Biological Conservation* **141**(8) :2086–2099.
- Robert, A. and M.-A. Moravie, 2003. Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. *Journal of Tropical Ecology* **19** :697–707.
- Robinson, J. G., 1986. Seasonal variation in use of time and space by the wedge-capped capuchin Monkey, *Cebus olivaceus* : Implications for Foraging Theory. *Smith. Contrib. Zool.* **431** :1–159.
- Robinson, J. G. and K. H. Redford, 1991. Sustainable harvest of neotropical forest mammals. In J. G. Robinson & K. H. Redford, editors, *Neotropical wildlife use and conservation*, pages 415–429. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Rodríguez, M. A., M. A. Olalla-Tárraga and B. A. Hawkins, 2008. Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* **17** :274–283.
- Rosenstock, S. S., D. R. Anderson, K. M. Giesen, T. Leukering and M. F. Carter, 2002. Landbird counting techniques : current practices and an alternative. *The Auk* **119**(1) :46–53.
- Rosindell, J., S. P. Hubbell, F. He, L. J. Harmon and R. S. Etienne, 2012. The case for ecological neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution* **27**(4) :203–208.
- Rossano Mendes Pontes, A. and A. R. Mendes Pontes, 1997. Habitat partitioning among primates in Maraca island, Roraima, northern Brazilian Amazonia. *International Journal of Primatology* **18**(2) :131–157.
- Royle, J. A., 2004. N -mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* **60** :108–115.
- Ryan, M. J. and E. a. Brenowitz, 1985. The Role of Body Size, Phylogeny, and Ambient Noise in the Evolution of Bird Song. *The American Naturalist* **126**(1) :87–100.
- Sabatier, D., M. Grimaldi, M. F. Prevost, J. Guillaume, M. Godron, M. Dosso and P. Curmi, 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* **131** :81–108.
- Sabatier, D. and M.-F. Prévost, 1990. Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers en Guyane Française. *Bois et Forêt des Tropiques* **219** :31–55.
- Salm, R., 2006. Invertebrate and vertebrate seed predation in the Amazonian palm *Attalea maripa*. *Biotropica* **38**(4) :558–560.
- Salvador, S., M. Clavero and R. L. Pitman, 2011. Large mammal species richness and habitat use in an upper Amazonian forest used for ecotourism. *Mammalian biology* **76** :115–123.
- Sanders, N. J., N. J. Gotelli, S. E. Wittman, J. S. Ratchford, A. M. Ellison and E. S. Jules, 2007. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography* **34**(9) :1632–1641.

- Schmidt-Nielsen, 1997. *Animal Physiology : Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Seppänen, J.-T., J. T. Forsman, M. Mönkkönen and R. L. Thomson, 2007. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology* **88**(7) :1622–1633.
- Sfenthourakis, S., E. Tzanatos and S. Giokas, 2006. Species co-occurrence : The case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography* **15**(1) :39–49.
- Shanahan, M. and S. G. Compton, 2001. Vertical stratification of figs and fig-eaters in a Bornean lowland rain forest : how is the canopy different ? *Plant Ecology* **153** :121–132.
- Shannon, C. E., 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* **27** :379–423.
- Shepard Jr., G. H., T. Levi, E. Goes Neves, C. A. Peres and D. W. Yu, 2012. Hunting in Ancient and Modern Amazonia : Rethinking Sustainability. *American Anthropologist* **114**(4) :652–667.
- Simpson, E. H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* **163** :688.
- Slade, N. a., R. Gomulkiewicz and S. W. Alexander, 1998. Alternatives to Robinsons and Redford's method of assessing overharvest from incomplete demographic data. *Conservation Biology* **12**(1) :148–155.
- Sólymos, P., S. M. Matsuoka, E. M. Bayne, S. R. Lele, P. Fontaine, S. G. Cumming, D. Stralberg, F. K. A. Schmiegelow and S. J. Song, 2013. Calibrating indices of avian density from non-standardized survey data : Making the most of a messy situation. *Methods in Ecology and Evolution* **4**(11) :1047–1058.
- Sridhar, H., F. Jordán and K. Shanker, 2013. Species importance in a heterospecific foraging association network. *Oikos* **122**(9) :1325–1334.
- Sridhar, H., U. Srinivasan, R. A. Askins, J. C. Canales-Delgadillo, C.-C. Chen, D. N. Ewert, G. A. Gale, E. Goodale, W. K. Gram, P. J. Hart et al., 2012. Positive Relationships between Association Strength and Phenotypic Similarity Characterize the Assembly of Mixed-Species Bird Flocks Worldwide. *The American Naturalist* **180**(6) :777–790.
- Stachowicz, J. J., 2001. Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience* **51**(3) :235–246.
- Steen, D. A., C. J. W. McClure, J. C. Brock, D. Craig Rudolph, J. B. Pierce, J. R. Lee, W. Jeffrey Humphries, B. B. Gregory, W. B. Sutton, L. L. Smith et al., 2014. Snake co-occurrence patterns are best explained by habitat and hypothesized effects of interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology* **83**(1) :286–295.
- Steinmetz, R., W. Chutipong, N. Seuaturien and E. Chirngsaard, 2007. Community structure of large mammals in tropical montane and lowland forest in the Tenasserim-Dawna Mountains, Thailand. *Biotropica* **40**(3) :344–353.

- Stensland, E., A. Angerbjörn and P. Berggren, 2003. Mixed species groups in mammals. *Mammal Review* **33**(3-4) :205–223.
- Stevens, M. and S. Merilaita, 2009a. Animal camouflage : current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences Biological sciences* **364** :423–427.
- Stevens, M. and S. Merilaita, 2009b. Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences Biological sciences* **364** :481–488.
- Stevenson, P. R., M. J. Quiñones and J. A. Ahumada, 2000. Influence of Fruit Availability on Ecological Overlap among Four Neotropical Primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* **32**(3) :533–544.
- Stoner, K. S., K. Vulinec, J. Wright and C. A. Peres, 2007. Hunting and Plant Community Dynamics in Tropical Forests : A Synthesis and Future Directions. *Biotropica* **39**(3) :385–392.
- Stuart-Smith, R. D., A. E. Bates, J. S. Lefcheck, J. E. Duffy, S. C. Baker, R. J. Thomson, J. F. Stuart-Smith, N. A. Hill, S. J. Kininmonth, L. Airoidi et al., 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* **501**(7468) :539–42.
- Swenson, N. G., B. J. Enquist, J. Thompson and J. K. Zimmerman, 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology* **88**(7) :1770–1780.
- Tabarelli, M. and C. A. Peres, 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest : implications for forest regeneration. *Biological Conservation* **106** :165–176.
- Tardy, C., 1998. Paléoincendies naturels, feux anthropiques et environnements forestiers de Guyane française du tardiglaciaire à l'holocène récent. Approches chronologiques et anthracologique. Ph.d. thesis, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- ter Steege, H., N. C. a. Pitman, O. L. Phillips, J. Chave, D. Sabatier, A. Duque, J.-F. Molino, M.-F. Prévost, R. Spichiger, H. Castellanos et al., 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* **443**(7110) :444–447.
- Ter Steege, H., D. Sabatier, H. Castellanos, T. Van Andel, J. Duivenvoorden, A. ADALARDO DE OLIVEIRA, R. Ek, R. Lilwah, P. Maas and S. Mori, 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* **16**(6) :801–828.
- Terborgh, J., 1990. Mixed flocks and polyspecific associations : costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology* **21**(2) :87–100.
- Terborgh, J., G. Nunez-Iturri, N. C. A. Pitman, F. H. Cornejo Valverde, P. Alvarez, V. Swamy, E. Pringle and C. E. T. Paine, 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* **89**(6) :1757–1768.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Schwager and F. Jeltsch, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity : the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* **31**(1) :79–92.



- Thayer, A. H., 1896. The law which underlies protective coloration. *The Auk* **13** :477–482.
- Thiollay, J.-M. M., 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a guianan rain forest. *Conservation Biology* **6**(1) :47–63.
- Tobler, M. W., S. E. Carrillo-Percastegui and G. Powell, 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* **25**(03) :261.
- Tsallis, C., 1988. Possible generalization of Boltzmann-Gibbs statistics. *Journal of statistical physics* **52** :479–487.
- Tuck Haugeaasen, J. M., T. Haugeaasen, C. A. Peres, R. Gribel and P. Wegge, 2010. Seed dispersal of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) by scatter-hoarding rodents in a central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* **26** :251–262.
- Urquiza-Haas, T., C. A. Peres and P. M. Dolman, 2011. Large vertebrate responses to forest cover and hunting pressure in communal landholdings and protected areas of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Animal Conservation* **14**(3) :271–282.
- Valiente-Banuet, A. and M. Verdú, 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* **10**(11) :1029–1036.
- van Roosmalen, M. G. M., 1985. Fruits of Guianan flora. Institute of Systematic Botany, University of Utrecht, and Silvicultural Department of Wageningen Agricultural University, Utrecht, Netherlands.
- Van Schaik, C. P., M. A. Van Noordwijk, B. Warsono and E. Sutriano, 1983. Party size and early detection of predators in Sumatran forest primates. *Primates* **24**(2) :211–221.
- Vanbergen, A. J., A. D. Watt, R. Mitchell, A.-M. Truscott, S. C. F. Palmer, E. Ivits, P. Eggleton, T. H. Jones and J. P. Sousa, 2007. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia* **153** :713–725.
- Varzinczak, L. H., I. P. Bernardi and F. C. Passos, 2016. Null model analysis on bat species co-occurrence and nestedness patterns in a region of the Atlantic Rainforest, Brazil. *Mammalia* **80**(2) :171–179.
- Veech, J. A., 2013. A probabilistic model for analysing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography* **22**(2) :252–260.
- Veech, J. A., 2014. The pairwise approach to analysing species co-occurrence. *Journal of Biogeography* **41**(6) :1029–1035.
- Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernández and D. Mouillot, 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* **20**(6) :1512–1522.
- Voss, R. S. and L. H. Emmons, 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests : a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **230** :1–115.
- Vuilleumier, B. S., 1971. Pleistocene Changes in the Fauna and Flora of South America. *Science* **173**(3999) :771–780.

- Wagner, F., 2011. La réponse des forêts tropicales humides aux variations climatiques : Évolution de la structure et de la dynamique des peuplements forestiers guyanais. Ph.D. thesis, Université des Antilles et de la Guyane, Cayenne, Guyane, France.
- Wagner, F., B. Hérault, C. Stahl, D. Bonal and V. Rossi, 2011. Modeling water availability for trees in tropical forests. *Agricultural and Forest Meteorology* **151**(9) :1202–1213.
- Walsh, P. D. and L. J. T. White, 1999. What it will take to monitor forest elephant populations. *Conservation Biology* **13**(5) :1194–1202.
- Ward, M. P. and S. Schlossberg, 2004. Conspecific attraction and the conservation of territorial songbirds. *Conservation Biology* **18**(2) :519–525.
- Webb, C. O., 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities : An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist* **156**(2) :145–155.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. a. McPeck and M. J. Donoghue, 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**(1) :475–505.
- Webb, C. T., J. A. Hoeting, G. M. Ames, M. I. Pyne and N. LeRoy Poff, 2010. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters* **13**(3) :267–283.
- Wehncke, E. V., S. P. Hubbel, R. B. Foster, J. W. Dalling and S. P. Hubbell, 2003. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys : implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology* **91** :677–685.
- Wickham, H., W. Chang and Rstudio, 2016. Package ggplot2 : an implementation of the grammar of graphics. URL <http://cran.r-project.org/package=ggplot2>.
- Wiley, R. H., 1971. Cooperative role in mixed flocks of antwrens (Formicatiidae). *The Auk* **88** :881–892.
- Wilkie, D. S., E. L. Bennett, C. A. Peres and A. A. Cunningham, 2011. The empty forest revisited. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1223** :120–128.
- Wilson, D. M. and J. Bart, 1985. Bird Surveys : Reliability of Singing Effects of During the Breeding Season. *The Condor* **87**(1) :69–73.
- Woodward, G., B. Ebenman, M. Emmerson, J. M. Montoya, J. M. Olesen, A. Valido and P. H. Warren, 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* **20**(7) :402–409.
- Wright, S. J., 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**(1,2) :73–86.
- Wright, S. J., 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* **20**(10) :553–560.
- Wyatt, J. L. and M. R. Silman, 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms : effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia* **140** :26–35.
- Zimmerman, B., C. A. Peres, J. R. Malcolm and T. Turner, 2001. Conservation and development alliances with the Kayapó of south-eastern Amazonia, a tropical forest indigenous people. *Environmental Conservation* **28**(1) :10–22.



## Annexe A

# Vulgarisation

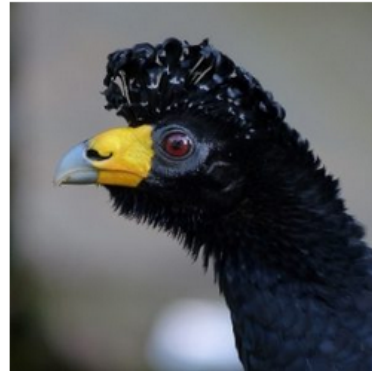
### 1 British Ornithologists' Union Blog

## Geomorphology predicts Black Curassow density

### How habitat modelling can help in management of a vulnerable bird species

**Thomas Denis**

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, UMR EcoFoG (AgroParisTech, Cirad, CNRS, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane, French Guiana, France



#### LINKED PAPER

Black Curassow habitat relationships in *terra firme* forests of the Guiana Shield: A multiscale approach. 2016. Denis T, Hérault B., Jaouen G., Brunaux O., Guitet S. & Richard-Hansen C. The Condor : ornithological applications. DOI: 10.1650/CONDOR-15-28.1 [VIEW](#)

The French Guianan human population is showing a strong demographic expansion that is likely to intensify anthropogenic pressure in the coastal strip, and risks impacting wildlife habitats and animal populations in the future. It is important to study and improve scientific knowledge on medium and large-sized vertebrates in order for more effective practices to be implemented in conservation and wildlife management. The Black Curassow (*Crax alector*) belongs to the Cracids, one of the more threatened bird families in South America.

The Black Curassow is a large game bird (Figure 1) found in north-central South America. This species is known to be associated with undisturbed and unmodified forests, and is highly sensitive to hunting. In French Guiana, most of the forested area is difficult to access and thus remains little affected by human activities. However, with the increase of human population it is expected that the extent of forest impacted by human activities will increase (Rossi et al. 2015). Nonetheless, Black Curassow habitat relationships remain poorly known.

**Figure 1** Black Curassow (*Crax alector*), Nouragues Research Station (CNRS), Nouragues National Nature Reserve (co-managed by the GEPOG and the ONF), Regina, French Guiana, France © Antoine Baglan



Across the Amazon basin, *terra firme* forests differ from floodplain forests (so-called *Varzea*) in faunal composition; specifically the abundance of monkeys and large birds (Haugaasen et al. 2009). The major part of the French Guiana is covered by *terra firme* forests. Recent studies have highlighted that these forests vary in tree composition as well as stand structure, both under control through geomorphology (Guitet et al. 2015a et b). Medium and large-sized vertebrates also vary in composition and diversity in relation to the different geomorphological landscapes (Figures 2 and 3) (Richard-Hansen et al. 2015).

To identify the habitat associations of Black Curassow, we carried out surveys along line transects (Peres et al. 1999) in 35 study sites located in the *terra firme* forests ensuring that the different landscape types across French Guiana were represented: coastal plain; plateau; mountain (all-slope landscape); multiconvex, e.g., dome form; and multiconcave, e.g., basin form (Guitet et al. 2015). From remote sensing descriptors, we developed a predictive map of Black Curassow distribution based on habitat species modelling. Areas that were near inhabited areas and access paths (within 2.5km) were considered as hunted (Figure 4).



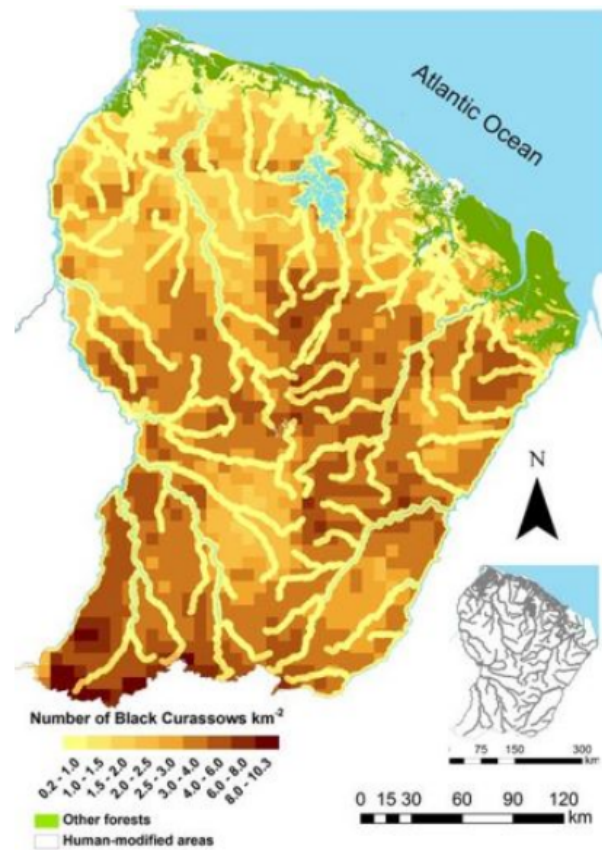
**Figure 2** Forest of all-slope landscape at intermediate elevation (100-500 m) where geomorphological landforms have high elevational range (> 90 m) and a high floristic diversity © Cécile Richard-Hansen / ONCFS



**Figure 3** Forest of multiconcave landscape (here Waki valley in the south of French Guiana) is one of the flattest landscapes of French Guiana, and offers a singular tree composition and high faunal diversity © Guillaume Feuillet/ Parc Amazonien de Guyane

In our study, we found that both the mean slope of landforms (remote sensing data) and the presence of hunting in the area had significant effects on Black Curassow density. The density increased with the increase of mean slope whatever the hunting pressure (absence or presence). Density varied from 0.4 to 1.1 adult individuals per square kilometer in hunted areas while it varied from 1.5 to 5.3 in unhunted areas. The predictive map (Figure 4) showed that coastal plain, areas close to main rivers and human settlements, and two patches in the southern part of the territory (located in multiconcave reliefs) had lower density. In contrast, density was the highest in mountainous forested areas in the southwestern and central eastern parts, where slope was the steepest and farthest away from inhabited areas and access paths.

**Figure 4** Predictive map of the distribution of adult-sized Black Curassow (individuals per square kilometre) in French Guianan *terra firme* rainforests according to the landscape-scale model. The areas in gray on the map to the bottom right (2.5-km-wide buffer along the main rivers and roads and around human settlements) were considered to be hunted. See details in the [linked paper](#).



Apart from the influence of hunting, there is an important heterogeneity of population density that relates to environmental conditions. The steepest areas are probably those that better correspond to the ecological requirements of the species. Topography doesn't directly influence species presence, but it is a good proxy of actual environmental conditions, and also of the forests' ecological history. (Guitet et al. 2013; Guitet et al. 2015a). Many studies underlined the influence of topography (through soil drainage for example) on forest structure and tree composition (Ferry and Morneau 2010), which potentially have a more direct effect on animals.



Hunting is the most important factor that explains Black Curassow distribution, which confirms the species' vulnerability to this human activity, a result already found for other cracids (Kattan et al. 2016). Even in optimal habitat areas, predicted density is very low when hunting occurs. This species is a very popular game bird because of its tasty meat, large body size and noisy behavior, which make it easy to find and hunt. A preliminary study has already suggested that Black Curassow hunting is unsustainable in areas close to human settlements (Niel et al. 2008). However, low Black Curassow density is not always an indication of overhunting, since low density can also occur without any human disturbance, in flattest reliefs.

Our predictive map of Black Curassow distribution has several implications in terms of conservation and hunting management strategy. The mapping results highlight the need to maintain connectivity between Black Curassow populations across French Guianan forests. Furthermore, the improved estimate of population size allows more accurate determination of its conservation status and to possibly set up hunting quotas according to habitat quality.

To date, the conservation status of Black Curassow is generally good in French Guiana, but its status in future will depend on the spatial extension of human activities, and also on the policy decisions made in terms of game management.

## References

---

de Thoisy, B., Richard-Hansen, C., Goguillon, B., Joubert, P., Obstancias, J., Winterton, P. and Brosse, S. 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity: Human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* 19: 1567-1584. [VIEW](#)

Ferry, B., and Morneau F. 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98: 106-116. [VIEW](#)

Guitet, S., Cornu, J.-F., Brunaux, O., Betbeder, J., Carozza, J.-M. and Richard-Hansen, C. 2013. Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9: 325-335.

[VIEW](#)

Guitet, S., Pélissier, R., Brunaux, O., Jaouen, G. and Sabatier, D. 2015a. Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* 24: 1215-1237. [VIEW](#)

**Guitet, S., Pélissier, R., Brunaux, O., Jaouen, G. and Sabatier, D.** 2015a. Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* 24: 1215-1237. [VIEW](#)

**Guitet, S., Brunaux, O., de Granville, J.-J., Gonzalez, S. and Richard-Hansen, C.** 2015b. *Catalogue des habitats forestiers de Guyane*. DEAL Guyane. 120 p. [VIEW](#)

**Haugaasen, T. and Peres, C.A.** 2009. Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates* 50: 239-251. [VIEW](#)

**Kattan, G. H., M. C. Muñoz, and Kikuchi D. W.** 2016. Population densities of curassows, guans, and chachalacas (Cuculidae): Effects of body size, habitat, season, and hunting. *The Condor: Ornithological Applications* 118:24–32. [VIEW](#)

**Niel, C., Richard-Hansen, C. and Debeir, L.** 2008. L'incertitude dans l'estimation de durabilité de la chasse : le cas du hocco en Guyane. *Rapport scientifique ONCFS 2007* : 25-31. [VIEW](#)

**Peres, C.A.** 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates* 7: 11-16. [VIEW](#)

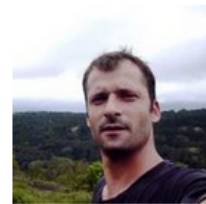
**Richard-Hansen, C., Jaouen, G., Brunaux, O., Denis, T. and Guitet, S.** 2015. Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed *terra firme* forests of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 31: 423-436. [VIEW](#)

**Rossi, V., Dolley, T., Cornu, G., Guitet, S. and Hérault, B.** 2015. GuyaSim: un outil d'aide à la décision pour l'aménagement d'un territoire forestier, la Guyane. *Bois et Forêts des Tropiques* 326 (4) : 67-78. [VIEW](#)

## About the author

---

**Thomas Denis** is a PhD candidate working in French Guiana at the French Office of Hunting and Wildlife and studying how environmental conditions influence medium and large-sized vertebrate communities in *terra firme* rainforests. His current researches also concerns other large forest birds such as Tinamous, Grey-Winged Trumpeter and cracids.



[↪ View Thomas's full profile](#)

## Image credit

---

Top right: Black Curassow (*Crax alector*) © Mathias Fernandez

**Blog posts express the views of the individual author(s) and not those of the BOU.**

---

If you want to write about your research in #theBOUblog, then please [see here](#).

## 2 Faune Sauvage (Revue ONCFS)

# Modélisation de la répartition spatiale du **hocco alector** en Guyane française : un appui pour la **gestion cynégétique** de l'espèce



*Avec la forte augmentation de la population guyanaise, les pressions anthropiques vont s'intensifier sur la frange littorale et risquent d'impacter les habitats de la faune sauvage ainsi que les populations animales qui les occupent. L'amélioration des connaissances de base sur ces espèces est donc essentielle pour la mise en place, dès à présent, de bonnes pratiques de conservation et de gestion. Notre étude sur le hocco alector permet de proposer plusieurs modalités de gestion cynégétique de cette espèce sur des bases scientifiques, à l'échelle du territoire.*

THOMAS DENIS<sup>1,2</sup>,  
BRUNO HÉRAULT<sup>3</sup>, GAËLLE JAOUEN<sup>4</sup>,  
OLIVIER BRUNAUX<sup>5</sup>,  
STÉPHANE GUITET<sup>5,6</sup>,  
CÉCILE RICHARD-HANSEN<sup>1</sup>

<sup>1</sup> ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise Guyane, UMR EcoFoG (AgroParisTech, CNRS, Cirad, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane) – Kourou.

<sup>2</sup> Université des Antilles et de Guyane, UMR EcoFoG – Kourou.

<sup>3</sup> Cirad, UMR EcoFoG – Kourou.

<sup>4</sup> AgroParisTech, UMR EcoFoG – Kourou.

<sup>5</sup> ONF, Département recherche et développement, Direction régionale de Guyane, Réserve de Montabo – Cayenne.

<sup>6</sup> INRA, UMR Amap – Montpellier.

Contacts : [thomas.denis@oncfs.gouv.fr](mailto:thomas.denis@oncfs.gouv.fr)  
[thomas.denis@ecofog.gf](mailto:thomas.denis@ecofog.gf)

## Le hocco alector : une espèce encore mal connue

Le hocco alector (*Crax alector*) est un grand oiseau terrestre que l'on trouve dans les forêts septentrionales d'Amérique du Sud. Bien qu'étant une espèce communément chassée, les connaissances sur sa biologie, son écologie en général et ses relations avec l'habitat en particulier restent très fragmentaires. Cette espèce est connue pour être très sensible à la chasse et associée à des forêts non perturbées par l'activité humaine (exploitation forestière, chasse, urbanisation...). Une grande part de la Guyane est actuellement peu impactée par ces activités, car la majeure partie du territoire reste difficilement accessible et supporte un faible taux de déforestation. Cependant, les zones affectées devraient s'étendre (Rossi et al., 2015) avec les prédictions de croissance de la population humaine (IUCN, 2014). Nous examinons dans cet article les relations qui existent entre les populations de hocco alector et les conditions environnementales des paysages forestiers de la Guyane, avec ou sans présence de chasse.

© M. Fernandez

## ► Encadré 1 • Les forêts de terre ferme, une hétérogénéité insoupçonnée

Dans le bassin amazonien, les forêts de terre ferme se distinguent des forêts saisonnièrement inondées (appelées *Varzea*) par la composition de leurs peuplements faunistiques, en particulier les abondances de singes et de grands oiseaux (Haugaasen *et al.*, 2009). Excepté sur une petite marge de la bande côtière, la grande majorité des forêts de Guyane est de type terre ferme. L'hétérogénéité botanique et structurale des peuplements d'arbres de Guyane, bien décrite localement, a été récemment étudiée à une échelle plus large, celle des paysages (Guitet *et al.*, 2015a, b). Concernant le peuplement animal, Richard-Hansen *et al.* (2015) ont montré que la composition et la diversité des communautés de grande faune forestière variaient entre ces différents paysages forestiers. On peut supposer que ces différentes forêts de terre ferme répondent aux exigences écologiques d'une partie de ces espèces, et donc que le patron de distribution d'une espèce donnée est lié en partie aux caractéristiques de son habitat.



▲ Paysage forestier des montagnes de moyenne altitude (100-500 m), où les modelés géomorphologiques présentent de forts dénivelés (> 90 m).

### Mettre en évidence les relations entre l'abondance du hocco alector et les conditions environnementales de son habitat

#### Un plan d'échantillonnage adapté aux contraintes des forêts tropicales

Depuis presque quinze ans, 35 sites à travers la Guyane (84 000 km<sup>2</sup>) ont pu être suivis grâce à la mise en place de différents programmes menés par l'ONCFS, le Parc amazonien et les réserves naturelles. Dix d'entre eux, proches de zones habitées ou facilement accessibles (en deux-roues, voiture, pirogue) sont régulièrement chassés. Les 25 autres sont exempts de chasse car trop reculés ou situés dans une zone protégée. Les comptages ont été réalisés le long de transects linéaires de façon standardisée (Peres *et al.*, 1999) : chacun des 3 à 4 transects de 3 km de longueur, disposés en croix à partir d'un camp de base, était parcouru à pied à environ 1 km/h, le matin (7h00-11h00) et l'après-midi (14h30-18h00), par un observateur expérimenté. Les observateurs changeaient de layon chaque jour pour éviter les biais. À chaque rencontre d'un hocco ou d'un groupe, la distance perpendiculaire du layon à l'animal (ou le centroïde du groupe) était mesurée grâce à un télémètre laser. Chaque site a été suivi sur une session de terrain d'au moins huit jours. L'effort d'échantillonnage variait de 58 à 174 km (moyenne : 116,3 km ; écart-type : ± 18,9 km) selon le site.

#### La télédétection pour décrire les différents types de forêts de terre ferme

Tous les sites se sont localisés dans des forêts de terre ferme (encadré 1), et ont été sélectionnés de façon à représenter au mieux

les cinq grands types de paysages de Guyane définis par l'ONF (Guitet *et al.*, 2015) : plaine côtière, plateau, « montagnes », formations multi-convexes (collines en demi-orange) ou multi-concaves (larges cuvettes). Sur un rayon de 4 km à partir du point central du dispositif d'échantillonnage, des données issues de télédétection ont été extraites pour chaque site grâce à un système d'information géographique, pour décrire les conditions environnementales présentes et les utiliser comme variables explicatives. Onze descripteurs issus de données géomorphologiques et topographiques

(Guitet *et al.*, 2013), ou de structure forestière (Gond *et al.*, 2011), ont été sélectionnés pour constituer trois facteurs descriptifs non redondants à partir d'une analyse en composantes principales (ACP).

#### Modèle espèce-habitat

Nous avons utilisé le modèle généralisé de Chandler *et al.* (2011) avec la méthode du *distance sampling* pour estimer la densité de l'espèce (encadré 2). La latitude et la longitude ont été ajoutées aux descripteurs environnementaux pour prendre en compte

### ► Encadré 2 • Une méthode adaptée aux espèces mobiles quand l'aire d'échantillonnage est faible

La méthode de *distance sampling* permet de tenir compte de la détection imparfaite des individus : la probabilité de détecter un individu décroît généralement avec la distance. Le modèle généralisé de Chandler *et al.* (2011) avec *distance sampling* permet d'estimer la densité d'une espèce donnée, en prenant également en compte l'émigration temporaire (*temporary emigration*). En effet, l'hypothèse que les populations soient fermées n'est pas toujours respectée pour les espèces mobiles avec de grands domaines vitaux comme le hocco, et il est fort probable que des individus sortent ou rentrent de la zone d'échantillonnage pendant la durée du suivi. L'émigration temporaire correspond à la probabilité que les individus soient présents dans la zone d'échantillonnage pendant le comptage.

Dans le modèle de Chandler *et al.* (2011), la détection des individus est donc définie comme la probabilité de détecter les individus alors qu'ils sont présents dans la zone d'échantillonnage. Pour expliquer les variations d'abondance, d'émigration temporaire ou de détection entre sites, il est possible d'associer à chacun d'entre eux des variables explicatives comme des descripteurs environnementaux ou des traits biologiques. Le fait de ne pas prendre en compte ces variations peut amener à de fausses conclusions. L'exemple de la densité de sous-bois est parlant. Si l'on souhaite montrer l'effet de cette variable sur l'abondance d'une espèce, il est important de l'associer également à la détection pour démêler l'effet dû aux exigences écologiques de l'espèce (espèce associée aux forêts claires par exemple) de celui dû à la détection (espèce davantage détectée car la visibilité est plus aisée dans les forêts claires).

d'éventuels gradients régionaux, et le paramètre « chasse », fondamental dans la distribution spatiale de l'espèce (de Thoisy *et al.*, 2010; Kattan *et al.*, 2016), a été inclus par une variable binaire (présence/absence). Un site a été considéré comme étant chassé s'il était facilement accessible à partir d'une route, d'une piste ou d'un cours d'eau, ou si des indices le prouvaient (présence de chasseurs, cartouches, layons...). Parce que les forêts diffèrent d'un paysage à l'autre par leur composition mais aussi par leur structure, la variable *type de paysage* (voir les cinq catégories dans le paragraphe précédent) a été utilisée comme variable explicative dans le modèle de détection, afin de prendre en compte d'éventuels biais causés par des différences de visibilité entre sites. 128 modèles ont ainsi été comparés, soit toutes les combinaisons possibles à partir des 6 variables<sup>1</sup> pour expliquer l'abondance, et d'une variable pour expliquer la détection de l'espèce sur les sites. Un poids a été calculé pour chaque modèle, afin de déterminer l'importance relative des variables<sup>2</sup> explicatives et estimer finalement la densité de hocos en nombre d'individus/km<sup>2</sup> dans chacun des 35 sites.

#### Prédire la distribution de l'espèce sur l'ensemble de la Guyane

Disposant des descripteurs environnementaux pour l'ensemble du territoire de la Guyane, nous avons pu établir une carte prédictive de la distribution du hocco. Des zones de même taille que celle utilisée pour extraire les descripteurs (50,4 km<sup>2</sup>) ont été utilisées. Une zone tampon de 2,5 km autour des voies d'accès (cours d'eau facilement navigables, routes...) et des zones habitées (carte en bas à droite de la *figure 1*) représente les zones potentiellement chassées.

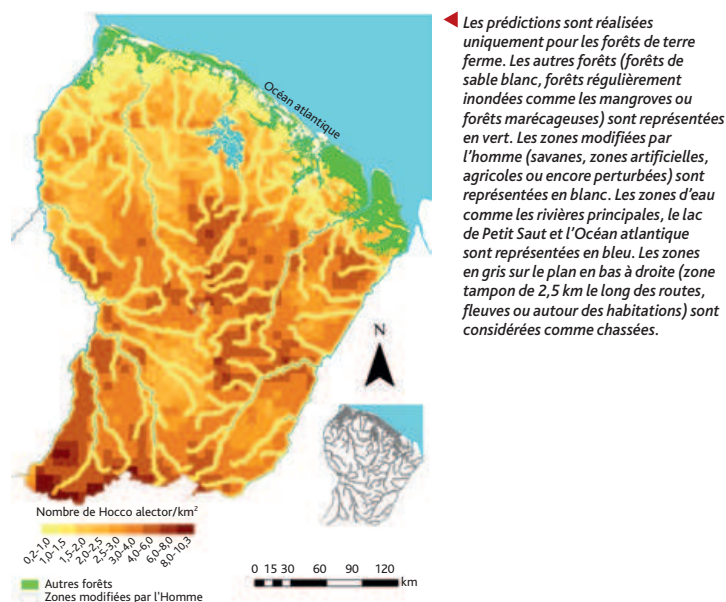
#### La topographie et la chasse : meilleurs prédicteurs de la densité de hocos

Les comparaisons entre modèles ne montrent pas de différence significative de détectabilité entre les forêts des différents paysages. Ainsi, il n'y a pas de preuves flagrantes que l'espèce est plus détectable dans un site que dans un autre. Par contre, la pente moyenne des modelés géomorphologiques et la chasse ont visiblement un effet sur l'abondance de l'espèce à l'échelle du site. L'abondance des hocos augmente avec la pente moyenne des sites, qu'ils soient chassés ou non (*figure 2*). La densité varie

entre 0,37 et 1,08 individu/km<sup>2</sup> dans les dix sites chassés, tandis qu'elle varie de 1,47 à 5,31 individus/km<sup>2</sup> dans les 25 sites non chassés. Basée sur l'intervalle de confiance à 95 %, la densité entre les sites chassés ou non diffère significativement à partir d'une pente moyenne supérieure à 2°. Même si son effet reste à démontrer, on peut noter que la latitude est corrélée négativement avec l'abondance de l'espèce; ce qui pourrait signifier que cette dernière est plus abondante dans le sud de la Guyane, indépendamment des autres facteurs environnementaux ou de la chasse.

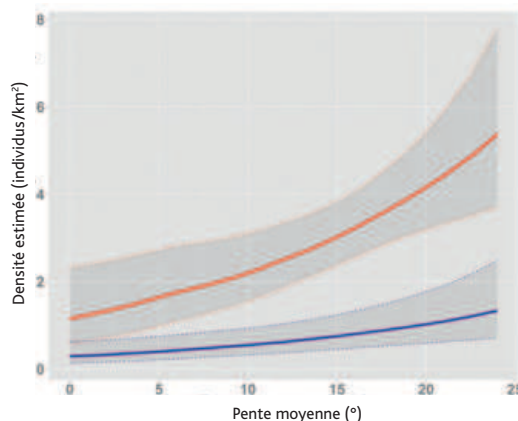
La carte de prédiction (*figure 1*) montre que la plaine côtière (habitée et présentant de faibles reliefs), les bords des principaux cours d'eau (où la plupart des villes et villages sont situés) et deux secteurs situés au sud de la Guyane (correspondant à des pénéplaines intérieures) sont les zones où la densité de hocos est estimée la plus faible. À l'inverse, les zones à forte densité se situent dans le sud-ouest ou dans le centre-est de la Guyane, là où les pentes sont les plus abruptes et les sites éloignés des voies d'accès.

Figure 1 Carte prédictive de la distribution du hocco alector (individus/km<sup>2</sup>) en Guyane.



Les prédictions sont réalisées uniquement pour les forêts de terre ferme. Les autres forêts (forêts de sable blanc, forêts régulièrement inondées comme les mangroves ou forêts marécageuses) sont représentées en vert. Les zones modifiées par l'homme (savanes, zones artificielles, agricoles ou encore perturbées) sont représentées en blanc. Les zones d'eau comme les rivières principales, le lac de Petit Saut et l'Océan atlantique sont représentées en bleu. Les zones en gris sur le plan en bas à droite (zone tampon de 2,5 km le long des routes, fleuves ou autour des habitations) sont considérées comme chassées.

Figure 2 Prédiction à l'échelle des paysages (lignes épaisses) de la densité estimée de hocos alector (individus/km<sup>2</sup>) en Guyane en fonction de l'absence (ligne rouge) ou de la présence (ligne bleue) de chasse et de la pente moyenne des modelés géomorphologiques. Les lignes en pointillés représentent l'intervalle de confiance à 95 %.



<sup>1</sup> Les trois conditions environnementales issues du SIG, la longitude, la latitude et la chasse.

<sup>2</sup> Les cinq types de paysages forestiers décrits au paragraphe précédent.



© T. Deville

▲ *En dehors de l'influence de la chasse sur la densité de hoccas, il apparaît que les zones forestières les plus pentues sont aussi celles qui répondent le mieux aux exigences écologiques de l'espèce.*

#### Effet des paysages forestiers

Si la densité de hoccas est très différente entre sites chassés et non chassés, on voit également des différences assez marquées entre les zones les plus plates et les plus pentues, où la densité varie d'un facteur 3 pour les sites chassés et d'un facteur 4 pour les sites non chassés. En dehors de l'influence de la chasse, il y a donc une hétérogénéité relativement importante dans la distribution

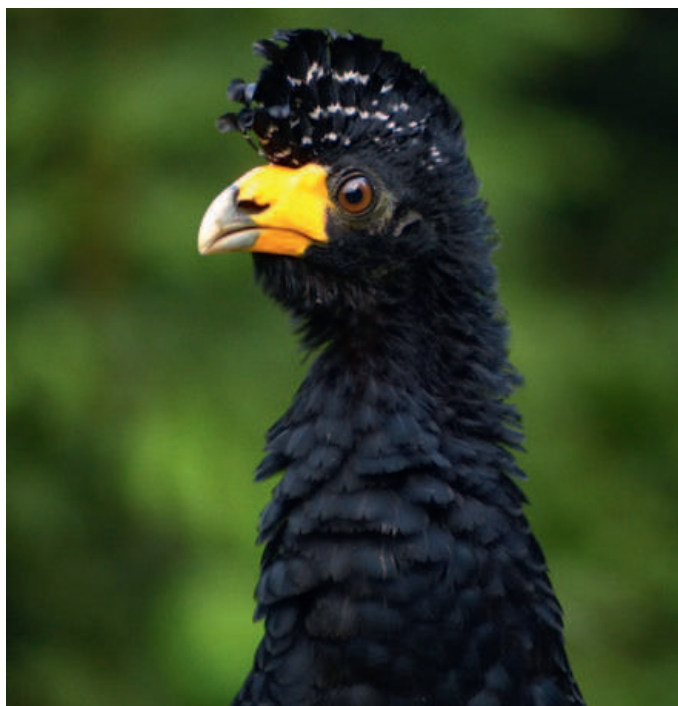
des populations du hocco en Guyane. Les zones les plus pentues sont visiblement celles qui répondent le mieux aux exigences écologiques de l'espèce. Il est peu probable que la pente influence directement sa présence, mais la topographie est un bon indicateur des conditions environnementales actuelles des forêts de terre ferme, ainsi que de leurs histoires écologiques (Guitet *et al.*, 2013 ; Guitet *et al.*, 2015a). De plus en plus d'études montrent que la topographie

(notamment par le drainage du sol) influence fortement la structure des forêts et leur composition botanique (Ferry & Morneau, 2010), lesquelles ont potentiellement un effet plus direct sur les animaux.

#### Vulnérabilité de l'espèce face à la chasse

Nos résultats confirment la vulnérabilité du hocco face à la chasse. C'est le facteur qui explique le mieux la distribution de l'espèce en Guyane. Même dans des conditions optimales (zones les plus pentues), la densité prédite est très basse lorsque la zone est chassée. Cette espèce est un gibier très populaire car c'est un gros oiseau (environ 3 kg), qui s'avère facilement chassable de surcroît (facile à détecter et peu farouche). Parmi les oiseaux, il représente environ 5 % seulement du nombre des prises, mais 40 % du poids total (C. Richard-Hansen, obs. pers.). Une étude précédente a montré que les prélèvements réalisés aux environs d'un village du centre de la Guyane avaient toutes les chances de ne pas être durables (Niel *et al.*, 2008). Pourtant, ce village est situé dans une zone où les conditions apparaissent optimales au vu de nos résultats. La petite fécondité de l'espèce (2 petits/an) est probablement l'un des facteurs expliquant sa vulnérabilité vis-à-vis de la chasse.

Mais cette dernière n'explique pas toujours sa faible présence dans certains secteurs. En effet, il existe des zones où la densité de hoccas est faible en dehors de tout effet de la chasse. Les analyses de tableaux de chasse et de durabilité doivent donc être interprétées à la lumière de ces résultats. L'absence de l'espèce dans les prélèvements là où son habitat est pourtant optimal est révélatrice



© M. Fernandez

▼ *Les densités de hoccas apparaissent très basses là où il est chassé, mais elles peuvent l'être aussi dans des zones non chassées.*



d'une pression de chasse excessive, qui a conduit à son extinction locale ; tandis que son absence des tableaux de chasse là où son habitat n'est pas optimal est probablement due en grande partie à une faible densité « naturelle ».

### Quelles implications pour la gestion cynégétique et quelles perspectives ?

#### Mieux connaître le statut de conservation du hocco en Guyane

La carte prédictive de la distribution de l'espèce à l'échelle de la Guyane permet d'avoir une image des zones où l'habitat lui est optimal, et où la densité des populations est la plus forte. Ces résultats, conjugués avec ceux d'études récentes, permettent de mieux définir le statut de conservation du hocco (Niel *et al.*, 2008 ; de Thoisy *et al.*, 2010 ; Clément *et al.*, 2014). En termes de stratégie de conservation, les zones où la densité de hoccos alector est forte, c'est-à-dire les forêts des paysages les plus montagneux, sont aussi associées à un fort taux d'endémisme et à

la présence d'espèces végétales rares, car hébergeant des milieux particuliers et originaux comme les forêts sur cuirasse latéritique, forêts sub-montagnardes dites « à nuages », les inselbergs...

#### Maintenir la connectivité entre populations

La carte prédictive a un certain nombre d'applications directes et indirectes pour la gestion cynégétique de l'espèce, et peut servir d'outil de prise de décisions pour les politiques publiques de gestion des ressources naturelles en Guyane. Nous recommandons de maintenir une connectivité entre les populations de hocco pour favoriser leur persistance. Les prédictions montrent que les zones considérées comme chassées pourraient isoler certaines d'entre elles. Ceci est particulièrement vrai dans le nord de la Guyane, où la présence humaine est la plus forte. C'est aussi là que les fleuves ont la plus forte influence en termes de barrière naturelle de par leur largeur. Cette connectivité pourrait être favorisée en

optimisant la fonction de réserve et de corridor écologique de futures zones protégées.

#### Définir les prélèvements en se basant sur l'état des populations locales

Avec presque 30 % du territoire ayant un statut fort de protection, il est peu probable que beaucoup de nouvelles zones protégées voient le jour. De façon plus réaliste, nous recommandons donc une restriction directe de la chasse de l'espèce, soit par une mesure de protection, soit par la définition de quotas adaptés. Actuellement, le nombre de hoccos pouvant être prélevés est de 1 individu par chasseur et par sortie de chasse (Arrêté préfectoral n° 583, DEAL, 12 avril 2011). Dans les zones fortement chassées et considérant la vulnérabilité de l'espèce, il est facilement imaginable que les risques d'extinction locale soient très forts sur la base du quota actuel. Le maintien des populations dépend à la fois de la capacité d'accueil de l'espèce dans la zone considérée (densité prédite en dehors de l'effet de la chasse) et de la pression de chasse (nombre de chasseurs et de sorties

▼ *L'impact de la chasse est probablement surestimé dans le sud de la Guyane (ici une vallée de la Grande Waki), où la circulation est difficile tant par voie terrestre que fluviale.*



par chasseur). Il paraît indispensable d'estimer dans le futur le taux de prélèvement maximal qui soit supportable pour assurer la durabilité de la chasse du hocco alector à partir de ces nouveaux résultats (Niel *et al.*, 2008). Ce constat concerne très probablement d'autres espèces chassées en Guyane.

#### Préciser l'impact de la chasse à l'échelle du territoire

La délimitation des zones considérées comme impactées par la chasse reste assez grossière dans cette étude. Notamment, nous pensons que l'impact est probablement surestimé dans le sud de la Guyane, car les voies terrestres deviennent rares et la navigation sur les cours d'eau de plus en plus difficile. Il est envisageable, en se basant sur les enquêtes « tableaux de chasse » existant dans le nord (ONCFS) et le sud (Parc amazonien de Guyane), de préciser spatialement les zones impactées, quantifier la pression de chasse et tester ce zonage sur plusieurs espèces que l'on sait sensibles à la chasse. Ces travaux pourraient permettre

d'affiner l'impact spatial de la chasse et d'établir un état initial sur l'ensemble du territoire.

#### Conclusions

Les données issues de la télédétection apparaissent comme des prédicteurs pertinents de la distribution du hocco alector. L'application d'une telle méthode est très intéressante en Guyane, où l'accessibilité est limitée sur une grande partie du territoire. Connaître les relations entre l'abondance de l'espèce, les conditions environnementales de son habitat et la chasse est particulièrement utile pour adapter les prélèvements et améliorer la durabilité de la chasse de cette espèce à l'échelle d'un territoire tout entier. À ce jour, le statut de conservation du hocco alector est globalement bon en Guyane ; mais son statut futur dépendra en grande partie du développement et de l'extension des activités humaines, ainsi que des décisions prises à son égard en termes de gestion cynégétique.

#### Remerciements

Nous tenons à remercier tous les participants de l'ONCFS, de l'ONF ou du Parc amazonien de Guyane et les volontaires qui ont réalisé les différents suivis. Cette étude a été menée grâce à différents programmes et financeurs : ECOTROP (ONCFS, ministère des Outre-mer), HABITAT (ONF, ONCFS, Parc amazonien de Guyane, Union européenne sur des fonds PO-Feder), CHASSE (ONCFS, ministère de l'Environnement et du Développement durable, Parc amazonien de Guyane) et Station de recherche des Nouragues (CNRS). Ce travail a bénéficié d'une aide Investissements d'avenir gérée par l'Agence nationale de recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025) pour Thomas Denis et Bruno Hérault. ●

#### Bibliographie

- ▶ Chandler, R.B., Royle, J.A. & King, D.I. 2011. Inference about density and temporary emigration in unmarked populations. *Ecology* 92:1429-1435.
- ▶ Clément, L., Catzeflis, F., Richard-Hansen, C., Barrioz, S. & de Thoisy, B. 2014. Conservation interests of applying spatial distribution modelling to large vagile Neotropical mammals. *Tropical Conservation Science* 7: 192-213.
- ▶ Denis, T., Hérault, B., Guitet, S., Brunaux, O., Jaouen, G. & Richard-Hansen, C. 2016. Black Curassow habitat relationships in terra firme forests of the Guiana Shield: A multiscale approach. *The Condor: Ornithological Applications* 118: 253-273.
- ▶ de Thoisy, B., Richard-Hansen, C., Gogullon, B., Joubert, P., Obstancias, J., Winterton, P. & Brosse, S. 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity: Human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* 19: 1567-1584.
- ▶ Ferry, B. & Morneau F. 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98: 106-116.
- ▶ Gond, V., Freycon, V., Molino, J.-F., Brunaux, O., Ingrassia, F., Joubert, P., Pekel, J.-F., Prévost, M. F., Thierron, V., Trombe, P. J., & Sabatier, D. 2011. Broad scale pattern of forest landscape types in Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13: 357-367.
- ▶ Guitet, S., Cornu, J.-F., Brunaux, O., Betbeder, J., Carozza, J.-M. & Richard-Hansen, C. 2013. Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9: 325-335.
- ▶ Guitet, S., Pélissier, R., Brunaux, O., Jaouen, G. & Sabatier, D. 2015a. Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* 24: 1215-1237.
- ▶ Guitet, S., Brunaux, O., de Granville, J.-J., Gonzalez, S. & Richard-Hansen, C. 2015b. Catalogue des habitats forestiers de Guyane. DEAL Guyane. 120 p.
- ▶ Haugaasen, T. & Peres, C.A. 2009. Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates* 50: 239-251.
- ▶ IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <http://www.iucnredlist.org/>.
- ▶ Kattan, G.H., Muñoz, M.C. & Kikuchi, D.W. 2016. Population densities of curassows, guans, and chachalacas (Cuculidae): Effects of body size, habitat, season, and hunting. *The Condor: Ornithological Applications* 118: 24-32.
- ▶ Niel, C., Richard-Hansen, C. & Debeir, L. 2008. L'incertitude dans l'estimation de durabilité de la chasse : le cas du hocco en Guyane. *Rapport scientifique ONCFS 2007* : 25-31.
- ▶ Peres, C.A. 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates* 7: 11-16.
- ▶ Richard-Hansen, C., Jaouen, G., Brunaux, O., Denis, T. & Guitet, S. 2015. Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed terra firme forests of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 31: 423-436.
- ▶ Rossi, V., Dolley, T., Cornu, G., Guitet, S. & Hérault, B. 2015. GuyaSim: un outil d'aide à la décision pour l'aménagement d'un territoire forestier, la Guyane. *Bois et Forêts des Tropiques* 326 (4) : 67-78.



## Annexe B

# Influence des paysages géomorphologiques

*Journal of Tropical Ecology* (2015) **31**:423–436. © Cambridge University Press 2015  
doi:10.1017/S0266467415000255

## Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed terra firme forests of French Guiana

Cécile Richard-Hansen<sup>1</sup>, Gaëlle Jaouen, Thomas Denis, Olivier Brunaux, Eric Marcon and Stéphane Guitet

ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), EcoFoG, ONCFS Campus agronomique, BP 316, 97379 Kourou cedex French Guiana, France  
(Received 27 May 2014; revised 13 May 2015; accepted 14 May 2015; first published online 16 June 2015)

**Abstract:** Whereas broad-scale Amazonian forest types have been shown to influence the structure of the communities of medium- to large-bodied vertebrates, their natural heterogeneity at smaller scale or within the terra firme forests remains poorly described and understood. Diversity indices of such communities and the relative abundance of the 21 most commonly observed species were compared from standardized line-transect data across 25 study sites distributed in undisturbed forests in French Guiana. We first assessed the relevance of a forest typology based on geomorphological landscapes to explain the observed heterogeneity. As previously found for tree beta-diversity patterns, this new typology proved to be a non-negligible factor underlying the beta diversity of the communities of medium- to large bodied vertebrates in French Guianan terra firme forests. Although the species studied are almost ubiquitous across the region, they exhibited habitat preferences through significant variation in abundance and in their association index with the different landscape types. As terra firme forests represent more than 90% of the Amazon basin, characterizing their heterogeneity – including faunal communities – is a major challenge in neotropical forest ecology.

**Key Words:** animal communities, diversity, environmental heterogeneity, French Guiana, landscape ecology, species-habitat association

### INTRODUCTION

Although they are often iconic and well known to forest dwellers, precise information is lacking on the distribution and ecological preferences of most vertebrate species in neotropical forests. In central Amazonia, previous studies revealed that the structure of communities of medium- to large-bodied vertebrates varies according to the two major forest types: seasonally inundated forests (várzea) and terra firme forests (Haugaasen & Peres 2005a, b, 2008). According to these studies, seasonally inundated forests appeared to be less diverse but carry higher densities and biomass of primates compared with the well-drained uplands (terra firme). However, at finer geographic scale (i.e. within each category), the inherent heterogeneity of these faunal communities remains poorly documented, with the exception of some mainly descriptive studies focused on primate communities (Buchanan-Smith *et al.* 2000, Freese *et al.* 1982, Heymann *et al.* 2002, Sussman

& Phillips-Conroy 1995), and a more recent and detailed analysis in western Amazonia (Palminteri *et al.* 2011). According to these authors, although hunting pressure and/or human impact are often the best predictors of primate community structure, biogeographic and environmental factors also drive community structure. The main descriptive parameter for forest types was still flooded vs. unflooded areas, but this parameter was refined as gradient. The same authors also pointed out that the drivers may be more a combination of environmental factors rather than any one factor.

In French Guiana, the whole territory was until recently considered as apparently homogeneous terra firme forest. However, recent research demonstrated the existence of several types of terra firme forest across Amazonia (Anderson *et al.* 2009) or within the Guiana Shield (Fayad *et al.* 2014, Gond *et al.* 2011). Even in a regional context where environmental gradients are quite weak, as is the case of the Guiana Shield, the hyper-diversified tropical rain forest shows a significant gradient of tree composition and strong subregional patterns (Guitet *et al.* 2015). The best factor identified

<sup>1</sup> Corresponding author. Email: [cecile.richard-hansen@ecofog.gf](mailto:cecile.richard-hansen@ecofog.gf)

to explain these broad-scale patterns in the floristic and structural diversity of the terra firme rain forest was the geomorphological landscape type (Guitet *et al.* 2013). In the Amazon region, other studies have also linked geomorphological landscape type with forest physiognomy (Anderson *et al.* 2009) and/or biological diversity or community structure (Deichmann *et al.* 2011, Figueiredo *et al.* 2014, Sombroek 2000). Such an integrative variable is thus a good candidate to combine local ecological conditions and to approximate forest structure and composition, but its influence on vertebrate communities has never been tested to date.

In French Guiana, abundance data on medium- to large-bodied vertebrates revealed strong differences across undisturbed forest sites (Richard-Hansen 2006). This study scale is below that typically used for turnover in most Amazonian large-vertebrate species, thereby focusing the analysis of community heterogeneity on niche differentiation and community structure (abundances) rather than dispersal limitation and species replacement ([http://www.iucnredlist.org/mammals/data\\_types](http://www.iucnredlist.org/mammals/data_types); Patterson *et al.* 2005). We therefore hypothesized that environmental parameters and forest types can partially explain this heterogeneity in French Guiana, as documented in other forested environments of Amazonia. The influence of the landscape type on the forest structure has been proved (Guitet *et al.* 2015), and the aim of the present study was to assess the relevance of this classification as an underlying driver of the distribution patterns of the communities of medium- to large-bodied vertebrates, with respect to its ability to describe the combination of local environmental factors.

## METHODS

### Study area: French Guiana

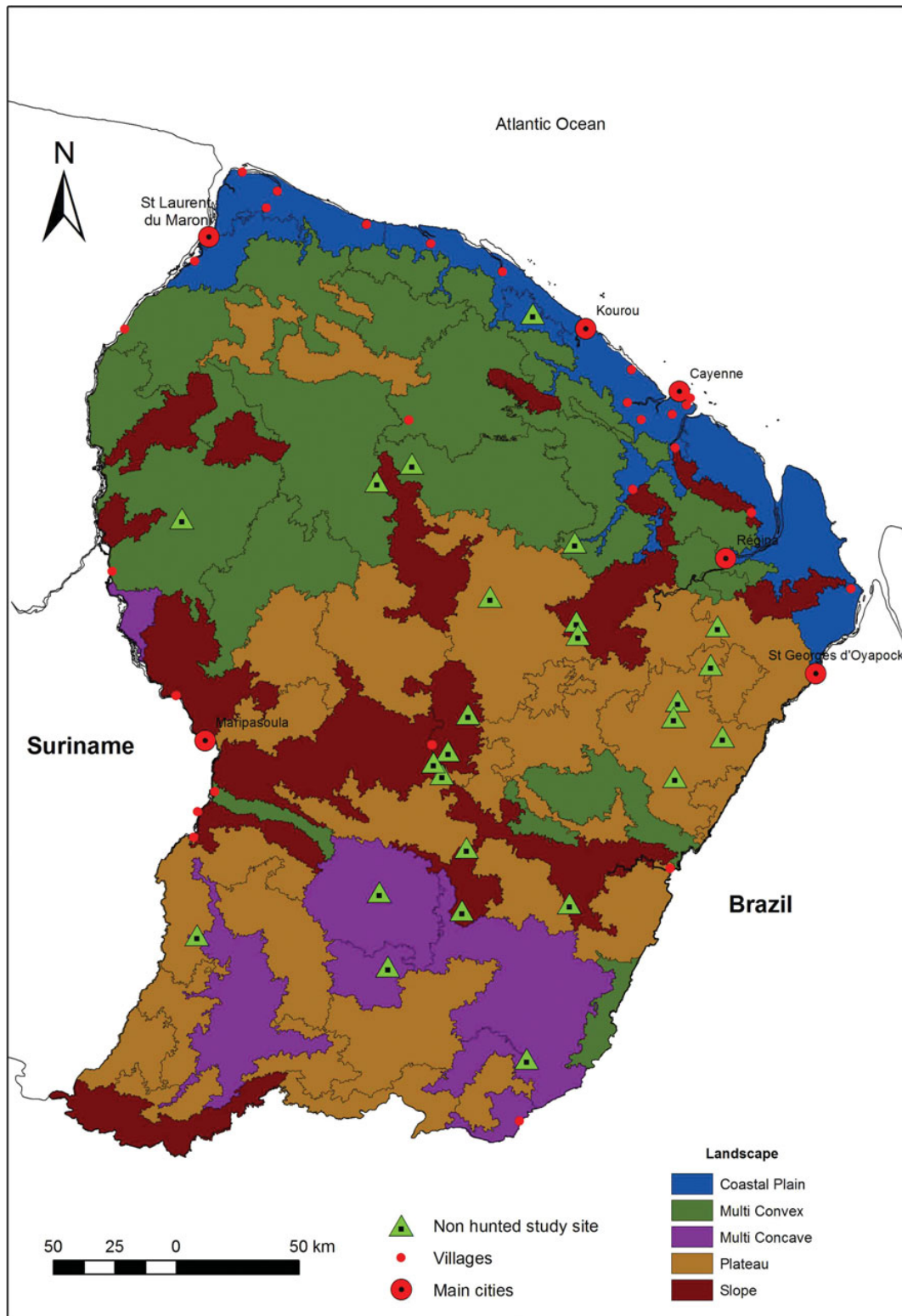
French Guiana covers about 85 000 km<sup>2</sup> in the east of the Guiana shield between Suriname and the Brazilian state of Amapa (4°N, 53°W). Altitude generally ranges between 0 and 200 m asl (mean 140 m asl) with few mountain peaks exceeding 800 m. The climate is equatorial with annual rainfall ranging from 3600 mm in the north-east to 2000 mm in the south and the west, with a mean annual temperature of about 26°C. The number of consecutive months with less than 100 mm precipitation (dry season) ranges from two in the north to three in the south with high interannual variation (Sombroek 2001). Savannas and mangroves occur only in the coastal sedimentary plain, while the evergreen rain forest covers more than 90% of French Guiana (<http://www.fao.org>, Guitet *et al.* 2015). Natural habitats show slight variability and high species diversity, with a complex tree community and

often more than 150–200 species ha<sup>-1</sup> (Sabatier *et al.* 1997).

Overall human density is below 3 inhabitants km<sup>-2</sup>, and 75% of the population is restricted to the five major towns, with the remaining population living in a few small villages and settlements (<http://www.insee.fr>) mainly along the two main rivers that form the borders with Suriname and Brazil (Figure 1). A National Park covers 34 million ha, 20 million ha of which comprise the core area where only the resident population is allowed to hunt for subsistence. Roads are limited to a less than 50 km-wide northern coastal strip, while the rest of the country is accessible only by boat or by small airplane from Cayenne to a few main settlements. Timber harvesting and agriculture are contained in subcoastal areas, covering currently around 2 million ha, close to the biggest towns and main roads. Consequently, most of the hunting pressure is applied on the northern coastal strip, along main rivers and streams and around the scattered villages.

### Animal abundance

Standardized line transect surveys (Buckland *et al.* 1993) were conducted at 25 different study sites across French Guiana. The study sites are very isolated and most can be accessed only by helicopter or several days walking, so we consider that there was no strong or recent hunting pressure, even by autochthonous populations. The same field design was implemented at each site, consisting of four 3-km long trails radiating from a central place (campsite). This design makes it possible to account for small local variations in the environment, including topographic features or scattered resources (fruiting trees), within a single global abundance index, characterizing a similar area for each site surveyed. Transects were walked at less than 1 km h<sup>-1</sup> every morning (7h00–11h00) and afternoon (14h30–18h00) by only one observer per trail, systematically alternating transects on consecutive days to avoid observer bias. All encounters with focal species and their localization on the trail were systematically recorded and the perpendicular distance between the animal and the transect was measured to the nearest metre with a laser range finder. Transects were surveyed an average  $\pm$  SD of  $13.7 \pm 1.9$  times each, during an 8-d field session. Total survey effort per site ranged from 140 to 210 km (average  $\pm$  SD =  $163 \pm 17.7$  km), with a cumulative survey effort of 4073 km across 99 individual transects at 25 sites. The minimum effort required for reliable estimates of abundance and richness in this environment was estimated at 100 km (de Thoisy *et al.* 2008). The surveys were all conducted during the dry season (September–December) to avoid interference with potential seasonal variation.



**Figure 1.** Location of 25 undisturbed study sites in French Guiana, and their distribution within the five landscape types, characterized from a geomorphological analysis based on a digital elevation model.

Thirty-seven species were recorded (mammals weighing > 0.5 kg and large terrestrial birds), and diversity estimates were based on this pool of species. For abundance comparisons, we focused on the 21 most frequent species, including primates, ungulates, caviomorph rodents, large terrestrial birds (cracids, tinamous, trumpeters, guans) and tortoises, for which a reliable index of abundance could be calculated. Tinamidae species (*Crypturellus* spp. and *Tinamus major*) were grouped because many observations lacked clear identification.

### Environmental characteristics of the study sites

The environment was characterized by the geomorphological landscape type defined by Guitet *et al.* (2013). This typology was developed from a multi-scale geomorphological diversity analysis based on a digital elevation model computed from a fine Shuttle Radar Topography Mission images (SRTM, 30 m resolution). Variations in micro-relief defined 12 landform types whose spatial distribution drew 82 different patches classified in 10 landscape types that can be grouped under five main categories: (1) coastal plain, (2) plateau, (3) mountain, (4) multi-convex and (5) multi-concave landscape. The joint-valleys are considered with the multi-convex category (Guitet *et al.* 2013). Recent results showed that the structure and composition of the forest is clearly influenced by these landscape types (Guitet *et al.* 2015). Coastal plains ( $N = 2$  sites in this study), located in the northern part of French Guiana, are lowland forests on Quaternary marine sediments. They are characterized by a relatively low canopy (28 m in height), high density of small trees, and relative high abundance of Clusiaceae, Caesalpinioideae and Lecythidaceae. The plateau category ( $N = 8$  sites) includes several types of relatively flat relief of moderate elevation dissected to a varying extent by rivers, exclusively covered by well-drained ferralsols with very localized hydromorphic soils. Burseraceae, Mimosoideae and Caesalpinioideae are dominant tree families, but high abundances of palms are also found. Small inselbergs are also frequent. Sloping areas ( $N = 9$  sites), locally called mountains despite their modest altitudes (<840 m asl), are characterized by higher relief with many slopes. The dominant forest type is characterized by a high canopy (35–40 m), high basal-area values and the abundance of very large trees, with high diversity and much more infrequent families such as Vochysiaceae, Malvaceae and Annonaceae being more abundant compared with other forest types. The multi-convex landscape ( $N = 3$  sites) is dominated by more or less regular hills with a dense hydrographic network, and dominance of Lecythidaceae and Caesalpinioideae. The soil cover is more diversified mixing clayic ferralsols with more sandy or loamy soils acrisols. The multi-

concave landscape ( $N = 3$  sites) corresponds to large peneplains in the south, characterized by very flat relief, covered by leached and partially inundated soils during the wet season, although the water levels never rise as high as in the Amazonian várzea forests. The canopy is low (30 m high) and discontinuous, and vegetation is characterized by the dominance of Burseraceae, Mimosoideae and Myristicaceae with relatively few large trees and dense understorey with few palms. Finding undisturbed sites was harder in some landscapes types because of proximity of human settlements (coastal plain) or difficult access (multi-concave landscape), thus explaining the unbalanced sampling.

Six other broad-scale environmental variables were also tested: the biogeographic region (Paget 1999), the vegetation type based on remotely sensed landscape classes (RSLC) from the VEGETATION sensor of the SPOT-4 satellite (Gond *et al.* 2011), annual rainfall (Meteo France, unpubl. data), the proportion of hydromorphic soils, the mean slope and the mean differences in altitude for the area. The last three variables were extracted from a digital elevation model computed from fine-resolution Shuttle Radar Topography Mission images (SRTM, 30 m resolution). All these data were computed for a circle with a 4-km radius encompassing the survey transects.

### Data analysis

An index of abundance of groups encountered per 10 km walked (elsewhere referred to as encounter rate, *sensu* Buckland *et al.* 1993) was calculated to control for overall differences in sampling effort (Peres 1997). Perpendicular distances (PD) were recorded, but not enough observations of each species were made at each site to correctly estimate the detection function for all of them and hence to calculate densities. However, we assumed that this index of abundance (hereafter, abundance) of different species could be compared between sites because, except for agouti (*Dasyprocta leporina*), the distributions of the distances of observation were not statistically different (ANOVA on  $\log(\text{PD})$ ,  $P > 0.5$ ).

The dissimilarity between faunal communities in different landscape types was first tested by permutational multivariate analysis of variance on the site  $\times$  species tables of raw counts of the 21 most common species, using  $\chi^2$  distance matrices. The Adonis test was selected because it is more robust and less sensitive to dispersion effects (within-group variation) than some of its alternatives (ANOSIM, etc.) (Anderson 2001). We also tested the pertinence of the landscape typology as a potential explanatory variable in this variation using a between-class correspondence analysis (BCA), which is a particular case of correspondence analysis



on instrumental variable (i.e. canonical correspondence analysis) with only one categorical variable (Dolédéc & Chessel 1989, Dray & Dufour 2007, Dray *et al.* 2012, Pélissier *et al.* 2003). A correspondence analysis was first performed on the site  $\times$  species tables of raw counts of the 21 most common species, and between-class analysis was then performed on the results (site coordinates), with the landscape type of each site as categorical variable. From this analysis, the between-class inertia is the proportion of total inertia of the table explained by the landscape variable, while the within-class inertia is the proportion of total inertia not explained by this variable. The statistical significance of this portion of initial variance captured by this instrumental variable was tested with Monte Carlo row permutation tests against the null hypothesis of no relation between species assemblage and landscape type (Couteron *et al.* 2003). The same analysis was made for the six other variables. These analyses were performed with the *ade4* (Dray & Dufour 2007) and *vegan*-packages in R.

*Diversity of communities and meta-communities.* Crude richness of a study site is the number of species recorded during the survey, within the fixed maximum of 37 focal species. We calculated the diversity profile for each site community, and for each meta-community created by pooling the sites belonging to the same landscape type. The diversity profile plots the value of Hill numbers (Hill 1973) against the order of diversity  $q$  (Kindt *et al.* 2006, Patil & Taillie 1982). Hill numbers are the transformation of Tsallis entropy values into an effective number of species, i.e. the number of species of equal frequency that would yield the same diversity as real data (Jost 2006). Tsallis entropy  ${}^qH$  (Tsallis 1988) generalizes the classical indices of diversity in a parameterized measure, where the choice of the parameter gives more or less importance to rare species:  ${}^0H$  is the number of species minus 1,  ${}^1H$  is Shannon entropy (Shannon 1948) and  ${}^2H$  is Simpson index (Simpson 1949). All values of diversity were corrected for estimation bias (Marcon *et al.* 2014): the Chao & Shen (2003) estimator applies to small values of  $q$ , that of Grassberger (1988) to high values.

We tested the relevance of landscape type as a diversity predictor. We first pooled sites within one landscape type, and then pooled all landscape types together, allowing the measurement of  $\beta$  diversity across both levels (Marcon *et al.* 2012). We tested the observed ratio of  $\beta$  diversity between landscapes over  $\beta$  diversity within landscapes against its distribution under the null hypothesis of independence between sites and landscapes: we shuffled sites among landscapes and calculated the ratio of  $\beta$  diversity 1000 times. A result of the test was considered significant if the actual ratio was in the last five percentiles of the distribution of the simulated values, showing

that  $\beta$  diversity between landscapes was higher (relative to  $\beta$  diversity within landscapes) than under the null hypothesis. An alternative, more intuitive test would address the ratio of  $\beta$  entropies. Although it is more similar to a classical analysis of variance (since the total  $\beta$  entropy is the sum of within and between landscape  $\beta$  entropies), it suffers from the drawbacks discussed by Jost (2008).  $\beta$  entropy is constrained by the value of  $\alpha$  entropy, thereby invalidating the test. Diversity estimates and comparison were made with R package *entropart* (Marcon & Hérault 2015).

Finally, we looked for species-landscape associations using the set of indices initially proposed by Dufrêne & Legendre (1997) to study species assemblages and habitat types. Our aim here focused on the relative abundance of the 21 most common species occurring in most sites rather than that of rare or indicative species. Following De Caceres & Legendre (2009), we thus selected the point-biserial correlation coefficient ( $r_{pb}$ ), which is the Pearson correlation computed between a quantitative vector (i.e. the vector containing the species abundance values at the various sites) and a binary vector (i.e. the vector of site membership values) rather than the better known indicator value index (IndVal). To account for the unequal number of sites in the different landscape types, we used the corrected group-equalized index ( $r_{pb}^g$ ), (De Caceres & Legendre 2009). The significance of these associations was tested by Monte Carlo permutation tests. We also tested the difference in species abundance in sites belonging to one particular landscape compared with sites located in different landscapes by permutation tests, after Sidak's correction for multiple testing. We then considered whether combining basic landscape types would better match species preferences (De Caceres *et al.* 2010). It may also happen that a particular site group has no indicator or associated species even if its sites have a community composition that is clearly distinct from the sites of other site groups (De Caceres *et al.* 2012). In these cases, the joint occurrence of two or more species has a higher positive predictive value for the site group than the two species taken independently, so we also explored correlation values for combinations of species (De Caceres *et al.* 2012). All analyses mentioned in this section were computed with the R package *indicspecies*.

## RESULTS

Abundances of common species varied greatly across French Guiana, even in areas with no strong or recent human influence of hunting, logging or gold mining (Table 1). Nine out of 21 species were present in each of the 25 sites, 15 were present in at least 90% of sites (more than 21) and 12 showed a null abundance at least once. These 12 species may be totally absent from the site

**Table 1.** Index of abundance (number of observations per 10 km) recorded for 21 species in 25 undisturbed sites in French Guiana, and according to the different landscape types (MCV: multi-concave; MCX: multi-convex; PLA: plateau; PLN: coastal plains; SLO: sloping areas). Abundance significantly higher or lower compared with all other sites: \*  $P \leq 0.05$ ; abundance significantly higher or lower compared with other landscapes: † $P \leq 0.05$  (permutation test, corrected P-value for multiple comparisons).

|  | General mean $\pm$ SD | Landscape |       |      |        |        |
|--|-----------------------|-----------|-------|------|--------|--------|
|  |                       | MCV       | MCX   | PLA  | PLN    | SLO    |
| <b>Primates</b>                                    |                       |           |       |      |        |        |
| <i>Alouatta macconnelli</i> (Linnaeus, 1976)       | 0.56 $\pm$ 0.30       | 0.71      | 0.42  | 0.61 | 0.45   | 0.52   |
| <i>Ateles paniscus</i> (Linnaeus, 1758)            | 1.19 $\pm$ 0.76       | 0.81      | 1.31  | 0.96 | 0.36   | †1.66* |
| <i>Cebus apella</i> (Linnaeus, 1758)               | 0.85 $\pm$ 0.46       | 0.96      | 1.04  | 0.61 | 1.69*  | 0.79   |
| <i>Cebus olivaceus</i> (Schomburgk, 1848)          | 0.24 $\pm$ 0.24       | 0.19      | †0.45 | 0.21 | †0.00* | 0.25   |
| <i>Pithecia pithecia</i> (Linnaeus, 1766)          | 0.06 $\pm$ 0.08       | 0.16      | 0.00  | 0.06 | 0.07   | 0.04   |
| <i>Saguinus midas</i> (Linnaeus, 1758)             | 0.41 $\pm$ 0.31       | 0.53      | 0.55  | 0.32 | 0.92   | 0.30   |
| <i>Saimiri sciureus</i> (Linnaeus, 1758)           | 0.04 $\pm$ 0.09       | 0.15      | 0.00  | 0.00 | 0.10   | 0.03   |
| <b>Ungulates</b>                                   |                       |           |       |      |        |        |
| <i>Mazama americana</i> (Erxleben, 1777)           | 0.43 $\pm$ 0.29       | 0.33      | 0.32  | 0.53 | 0.30   | 0.43   |
| <i>Mazama nemorivaga</i> (F. Cuvier, 1817)         | 0.44 $\pm$ 0.29       | 0.39      | 0.34  | 0.51 | 0.59   | 0.39   |
| <i>Pecari tajacu</i> (Linné, 1758)                 | 0.29 $\pm$ 0.20       | 0.34      | 0.07  | 0.41 | 0.41   | 0.22   |
| <i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)                 | 0.03 $\pm$ 0.06       | 0.02      | 0.00  | 0.02 | 0.00   | 0.05   |
| <i>Tapirus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)         | 0.05 $\pm$ 0.07       | 0.00      | 0.06  | 0.04 | 0.07   | 0.06   |
| <b>Rodents</b>                                     |                       |           |       |      |        |        |
| <i>Dasyprocta leporina</i> (Linné, 1758)           | 1.48 $\pm$ 0.75       | 1.66      | 2.26  | 1.27 | 2.50   | ††1.11 |
| <i>Myoprocta acouchy</i> (Erxleben, 1777)          | 0.57 $\pm$ 0.33       | 0.72      | 0.50  | 0.52 | 0.65   | 0.57   |
| <b>Birds</b>                                       |                       |           |       |      |        |        |
| <i>Crax alector</i> (Linnaeus, 1776)               | 0.57 $\pm$ 0.33       | 0.33      | 0.48  | 0.60 | 0.49   | 0.66   |
| <i>Odontophorus gujanensis</i> (J.F. Gmelin, 1789) | 0.31 $\pm$ 0.31       | 0.54      | 0.04  | 0.42 | 0.00   | 0.30   |
| <i>Ortalis motmot</i> (Linnaeus, 1766)             | 0.02 $\pm$ 0.07       | 0.13      | 0.02  | 0.01 | 0.00   | 0.00   |
| <i>Penelope marail</i> (S. Müller, 1776)           | 0.33 $\pm$ 0.17       | †0.59*    | 0.11* | 0.32 | 0.42   | 0.31   |
| <i>Psophia crepitans</i> (Linnaeus, 1758)          | 1.05 $\pm$ 0.66       | 1.44      | 0.87  | 0.97 | 1.29   | 1.01   |
| Tinamidae  | 2.20 $\pm$ 0.89       | 3.33*     | 2.11  | 2.12 | 2.29   | 1.92   |
| <b>Reptile</b>                                     |                       |           |       |      |        |        |
| <i>Chelonoidis denticulata</i> (Linnaeus, 1766)    | 0.19 $\pm$ 0.17       | 0.45*     | 0.20  | 0.12 | 0.24   | 0.16   |

or present in densities that were too low to be detected with our sampling protocol.

### Structure of animal communities in various landscapes

The permutational multivariate analysis of variance (Adonis test) on animal communities according to the various environmental variables showed that the proportion of variance explained by the landscape variable was the highest ( $R^2 = 0.24$ ), and significant according to permutation test (Table 2). The between-class analysis also revealed that 24.3% of the total inertia of the data was explained by the instrumental variable of landscape typology. The Monte Carlo row permutation test for this unique environmental variable was significant ( $P = 0.007$ ). Moreover, the graphic representation of the results of this between-class analysis showed that multi-convex and multi-concave landscapes presented the most distinct vertebrate assemblages, while plateau and mountain communities were less clearly distinguished (Figure 2). The main structuring species are shown on the graph, and their affinities with the various landscapes were tested subsequently with the

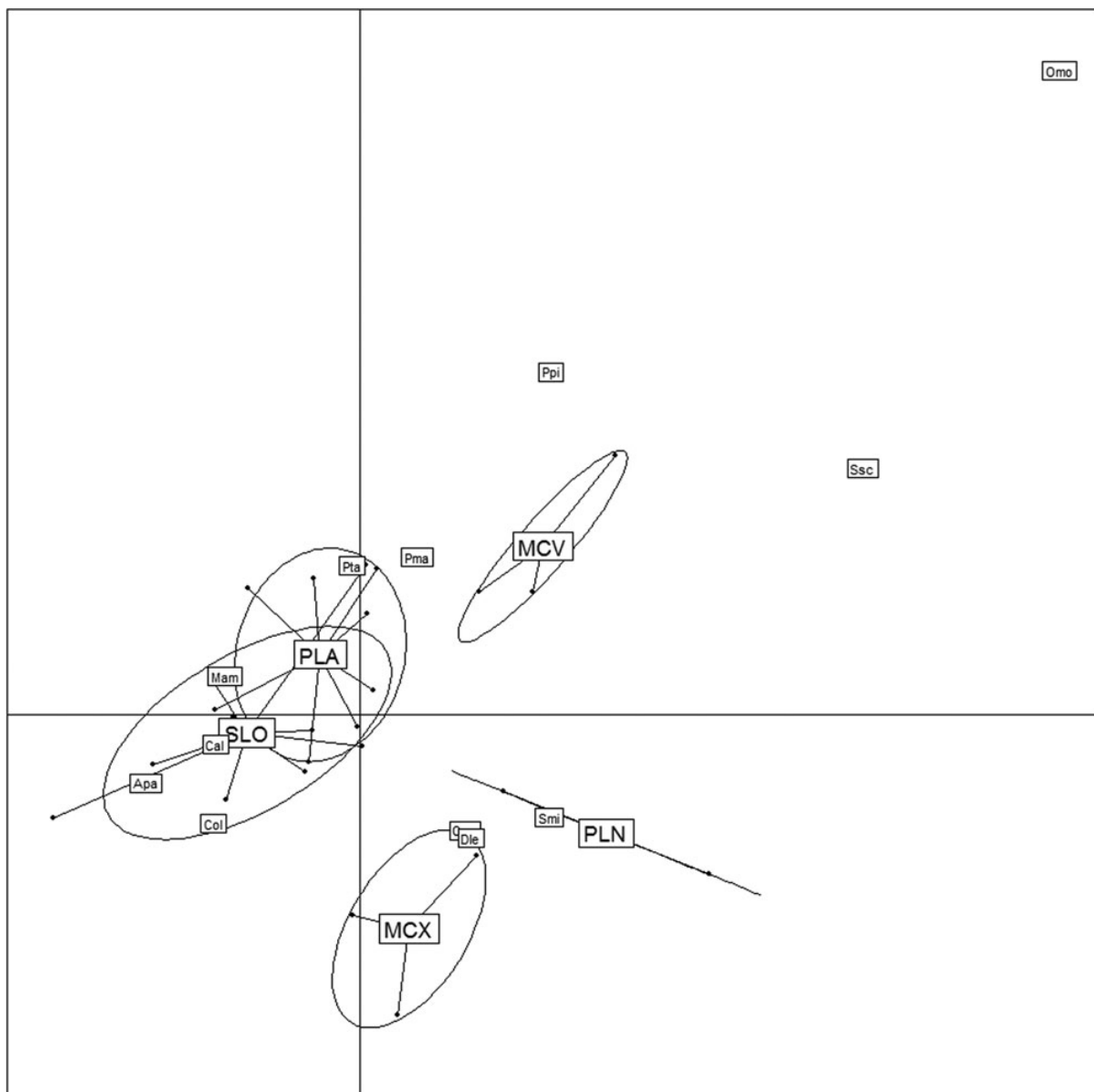
correlation index. All the other environmental variables tested explained a smaller proportion of total inertia with both analyses (Table 2).

### Diversity of landscape communities

For each individual site community, Simpson diversity varied from eight to 16 effective species, and richness ( $q = 0$ ) estimated with Chao and Shen's bias correction (approximately equal to the Jackknife 1 or Chao 1 estimators) was between 18 and 31 (Table 3). With a few exceptions, the highest richness values corresponded to sites in multi-concave landscapes and the lowest richness values to sites in multi-convex ones, with values for plains and mountainous sites between the two. Considering Simpson diversity, however, mountain sites were among the lowest values. The beta diversity between landscape meta-communities was significantly different ( $P < 0.05$ ) from the  $\beta$  diversity between random meta-communities for  $q$  values of between 0.2 and 1.9. Common species were more evenly distributed in the various landscapes, and were present everywhere; less common species made the difference between landscapes; ignoring them (choosing

**Table 2.** Analysis of variance between the communities of medium- to large-bodied vertebrates in 25 study sites in French Guiana, according to seven environmental variables. Partial R-square from permutational multivariate analysis of variance (Adonis test), tested with permutation test with pseudo-F. Between-class inertia from a principal component analysis with respect to the instrumental variable (PCAIV) performed on the coordinates of a correspondence analysis, tested by Monte Carlo test. \* P < 0.05; \*\* P < 0.01; \*\*\*P < 0.001.

|                                      | Landscape | Vegetation type | Biogeography | % Hydromorphic soil | Mean Slope | Difference in altitude | Annual rainfall |
|--------------------------------------|-----------|-----------------|--------------|---------------------|------------|------------------------|-----------------|
| Partial R <sup>2</sup> (Adonis test) | 0.24**    | 0.17            | 0.15**       | 0.16***             | 0.14**     | 0.13*                  | 0.12*           |
| % between-class inertia              | 0.24**    | 0.20*           | 0.15***      | 0.15**              | 0.14*      | 0.13*                  | 0.13*           |



**Figure 2.** Between-class analysis of the communities of medium- to large-bodied vertebrates in 25 study sites in five landscapes types in terra firme forests of French Guiana. The ellipses graphically sum up each landscape type (MCX = multi-convex; MCV = multi-concave; PLA = plateau; SLO = sloping areas; PLN = coastal plain) by covering 67% of the sites belonging to the landscape type; the centre of each ellipse is the centre of gravity of these sites. Main structuring species are indicated (Omo: *Ortalis motmot*, Ssc: *Saimiri sciureus*, Ppi: *Pithecia pithecia*, Pma: *Penelope marail*, Pla: *Pecari tajacu*, Mam: *Mazama americana*, Cal: *Crax alector*, Apa: *Ateles paniscus*, Col: *Cebus olivaceus*, Smi: *Saguinus midas*, Dle: *Dasyprocta leporina*).

**Table 3.** Main diversity indices, corresponding to three entropy values ( $q$ ), for the medium- to large-bodied vertebrate communities in 25 study sites in terra firme forests of French Guiana, according to their landscape type. Values correspond to effective number of species. Landscape types : MCV = multi-concave, three sites; MCX = multi-convex, three sites; PLA = plateau, eight sites; PLN = coastal plains, two sites; SLO = sloping areas, nine sites.

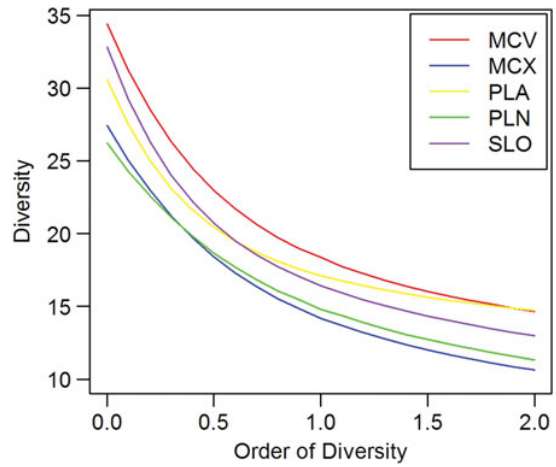
| Site  | Diversity index      |                     |                     |
|-------|----------------------|---------------------|---------------------|
|       | Richness ( $q = 0$ ) | Shannon ( $q = 1$ ) | Simpson ( $q = 2$ ) |
| MCV.1 | 31.3                 | 18.1                | 14.1                |
| MCV.2 | 21.7                 | 13.8                | 11.0                |
| MCV.3 | 26.3                 | 18.2                | 15.3                |
| MCX.1 | 22.4                 | 13.6                | 10.1                |
| MCX.2 | 22.6                 | 11.9                | 09.0                |
| MCX.3 | 23.5                 | 14.1                | 11.1                |
| PLA.1 | 20.9                 | 14.9                | 12.3                |
| PLA.2 | 25.7                 | 16.5                | 12.7                |
| PLA.3 | 22.6                 | 14.2                | 11.3                |
| PLA.4 | 23.7                 | 15.5                | 12.3                |
| PLA.5 | 22.0                 | 15.0                | 13.1                |
| PLA.6 | 24.0                 | 17.6                | 15.4                |
| PLA.7 | 26.6                 | 19.0                | 16.3                |
| PLA.8 | 18.9                 | 13.8                | 10.8                |
| PLN.1 | 23.3                 | 12.8                | 08.6                |
| PLN.2 | 17.8                 | 14.6                | 12.2                |
| SLO.1 | 23.3                 | 12.2                | 07.9                |
| SLO.2 | 19.7                 | 13.9                | 11.5                |
| SLO.3 | 23.8                 | 13.8                | 09.3                |
| SLO.4 | 23.7                 | 15.2                | 12.4                |
| SLO.5 | 23.3                 | 13.5                | 09.5                |
| SLO.6 | 24.6                 | 16.2                | 13.7                |
| SLO.7 | 22.9                 | 16.9                | 14.6                |
| SLO.8 | 20.2                 | 14.7                | 13.0                |
| SLO.9 | 23.6                 | 15.1                | 11.6                |

high values of  $q$ ) made the test inconclusive. For small values of  $q$ , a lack of power of the test was involved: bias correction was more important, and so was the variance of the estimator of diversity.

The diversity profiles of the five meta-communities ( $\gamma$  diversity) corresponding to the five landscape types differed, whatever the order of entropy considered ( $0 \leq q \leq 2$ , i.e. from the number of species to Simpson diversity, Figure 3). The most diverse meta-community is encountered in the multi-concave landscape, despite the small sample size in this category, and the least diverse in the plain and multi-convex landscapes. Plateaux and mountainous areas were intermediate in terms of diversity, the steeper-sloped areas were more diverse than plateaux when rare species were considered ( $q = 0$ ), and the reverse when only common species were considered ( $q = 2$ ).

#### Characterization of landscape communities

The multi-concave landscape was positively associated with the largest number of species (Table 4). Six



**Figure 3.** Gamma diversity profiles of the communities of medium- to large-bodied vertebrates in the five landscape types (MCV = multi-concave; MCX = multi-convex; PLA = plateau; PLN = coastal plain; SLO = sloping areas), as estimated by diurnal line-transects conducted in 25 non-disturbed study sites in terra firme forest in French Guiana.

species had a correlation coefficient  $r_{pb}^g \geq 0.5$  for this landscape category. *Penelope marail*, *Ortalis motmot*, Tinamidae and the tortoise *Chelonoidis denticulata* were the most characteristic species, and *Saimiri sciureus* and *Pithecia pithecia* were the most typically associated primates. Moreover, despite lower scores and no statistical significance, four more species had their maximum correlation coefficient in multi-concave landscapes (*Alouatta macconnelli*, *Psophia crepitans*, *Odontophorus guyanensis* and *Myoprocta acouchi*). These results on association tendencies between species and landscapes are confirmed by comparisons of abundance. The abundance of *S. sciureus*, *O. guyanensis*, *O. motmot*, *P. marail*, *C. denticulata* and tinamidae were significantly higher in multi-concave landscapes than in other landscapes and/or other sites combined (Table 1). In contrast, two species had negative  $r_{pb}^g$  in these areas: *Tapirus terrestris* and *Crax alector* ( $r_{pb}^g = -0.4$  and  $-0.3$  respectively) (Table 4). Finally, two of the three top-ranked sites in terms of crude richness were also located in a multi-concave landscape, and they also belonged to the three top-ranked sites regarding total abundance (total abundance, all species combined).

*Cebus apella* was clearly associated with coastal plains ( $r_{pb}^g = 0.7$ ,  $P < 0.05$ , Table 4). The abundance of this species was significantly higher there than at all the other sites combined (Table 1) ( $P < 0.05$ ). *Saguinus midas* also reached its maximum levels in this plain landscape. In contrast, *Ateles paniscus* and *Cebus olivaceus* had their lowest and negative coefficient there ( $r_{pb}^g = -0.5$ ), and the abundance of *C. olivaceus* was significantly lower than in other landscape types.

**Table 4.** Association of 21 medium- to large-bodied vertebrate species with five landscape types in French Guianan pristine rainforest, as estimated by point-biserial correlation coefficient, corrected for unequal sampling in different landscapes ( $r_{pb}^s$ ). MCV: Multi-concave; MCX: Multi-convex; PLA: Plateau; PLN: Coastal plains; SLO: sloping area. Monte Carlo Permutation test: \*:  $P \leq 0.05$ ; \*\*:  $P \leq 0.01$ .

|                                | Landscape |      |      |       |      |
|--------------------------------|-----------|------|------|-------|------|
|                                | MCV       | MCX  | PLA  | PLN   | SLO  |
| <b>Primates</b>                |           |      |      |       |      |
| <i>Alouatta macconnelli</i>    | 0.3       | -0.2 | 0.1  | -0.2  | 0    |
| <i>Ateles paniscus</i>         | -0.2      | 0.2  | 0    | -0.5  | 0.5  |
| <i>Cebus apella</i>            | -0.1      | 0    | -0.4 | 0.7** | -0.2 |
| <i>Cebus olivaceus</i>         | -0.1      | 0.5  | 0    | -0.5  | 0.1  |
| <i>Pithecia pithecia</i>       | 0.5       | -0.3 | 0    | 0     | -0.1 |
| <i>Saguinus midas</i>          | 0         | 0    | -0.3 | 0.5   | -0.3 |
| <i>Saimiri sciureus</i>        | 0.5       | -0.3 | -0.3 | 0.2   | -0.1 |
| <b>Ungulates</b>               |           |      |      |       |      |
| <i>Mazama americana</i>        | -0.1      | -0.1 | 0.3  | -0.2  | 0.1  |
| <i>Mazama nemorivaga</i>       | -0.1      | -0.2 | 0.1  | 0.3   | -0.1 |
| <i>Pecari tajacu</i>           | 0.1       | -0.6 | 0.3  | 0.3   | -0.2 |
| <i>Tayassu pecari</i>          | 0         | -0.2 | 0    | -0.2  | 0.4  |
| <i>Tapirus terrestris</i>      | -0.4      | 0.1  | 0    | 0.2   | 0.1  |
| <b>Rodents</b>                 |           |      |      |       |      |
| <i>Dasyprocta leporina</i>     | -0.1      | 0.3  | -0.3 | 0.4   | -0.4 |
| <i>Myoprocta acouchy</i>       | 0.2       | -0.1 | -0.1 | 0.1   | 0    |
| <b>Birds</b>                   |           |      |      |       |      |
| <i>Crax alector</i>            | -0.3      | -0.1 | 0.2  | -0.1  | 0.3  |
| <i>Odontophorus guyanensis</i> | 0.4       | -0.3 | 0.2  | -0.4  | 0.1  |
| <i>Ortalis motmot</i>          | 0.6       | -0.1 | -0.1 | -0.2  | -0.2 |
| <i>Penelope marail</i>         | 0.6**     | -0.6 | -0.1 | 0.2   | -0.1 |
| <i>Psophia crepitans</i>       | 0.3       | -0.2 | -0.1 | 0.1   | -0.1 |
| Tinamidae                      | 0.5       | -0.1 | -0.1 | 0     | -0.2 |
| <b>Reptiles</b>                |           |      |      |       |      |
| <i>Chelonoidis denticulata</i> | 0.6       | -0.1 | -0.3 | 0     | -0.2 |

The associations between all species and the multi-convex, mountainous or plateau landscapes were all weaker ( $r_{pb}^s \leq 0.5$ ), and none was statistically significant. *Cebus olivaceus* was the only species showing some association with multi-convex areas ( $r_{pb}^s = 0.5$ ) and a higher abundance than in other landscapes, while nine species showed a negative association with this landscape, among which most conspicuously *Pecari tajacu* and *Penelope marail* ( $r_{pb}^s = -0.6$ ) (Table 1). *Ateles paniscus* tended to show a maximum association with the mountainous landscape ( $r_{pb}^s = 0.5$ ; abundance significantly higher than in other landscapes and other sites ( $P < 0.05$ )), whereas *Dasyprocta leporina* and the small primate *Saguinus midas* showed their minimum and negative values in this landscape type (Table 1). The abundance of *D. leporina* was significantly lower in mountainous landscapes than in other landscapes ( $P < 0.05$ ) (Table 1). *Mazama americana* was the species most associated with plateaux ( $r_{pb}^s = 0.3$ ) and *Cebus apella* the least ( $r_{pb}^s = -0.4$ , Table 4).

Another analysis considered if combining landscapes matched species preferences better. Whereas several species remained more strongly associated with a single

landscape type, some species turned out to be more strongly associated with a combination of landscapes. For example, *Penelope marail* appeared to be associated with the combination of smoothed landscapes, i.e. multi-concave + plain ( $r_{pb}^s = 0.7$ ,  $P < 0.05$ ).

Finally, another analysis looked for associations between combinations of two or more species and various landscapes. Multi-concave landscape appeared to be characterized by a large multi-species community, mainly comprising birds (*Odontophorus guyanensis*, *Penelope marail*, *Ortalis motmot*, Tinamidae), the small primate *Saimiri sciureus* and the tortoise *Chelonoidis denticulata*; the plateau landscape by the simultaneous abundance of *Pecari tajacu* and *Mazama americana*, and the multi-convex landscape by the combined high abundance of *Cebus olivaceus* and *Dasyprocta leporina*.

## DISCUSSION

We found that the geomorphological typology of landscapes is a non-negligible factor driving the structure and the beta-diversity patterns of medium- to

large-bodied vertebrate communities in terra firme forests in French Guiana. The geomorphological landscapes combine effects of geology, climate, relief and history in one descriptive variable. As previously found for tree beta-diversity patterns, this integrated parameter better explains the differences between animal communities than some simple environmental parameters separately.

Habitat preference results in the disproportionate use of some resources and/or conditions over others. Habitat selection can be considered at various scales, previously defined as four selection orders (Johnson 1980). At small spatial and temporal scales, animals select different local resources or conditions. As both scales increase, these individual behavioural decisions result in survival and reproductive performances at the levels of individuals and populations. Over evolutionary time, these habitat choices contribute to the species' environmental niche or functional habitat (Gaillard *et al.* 2010). In the same way, De Caceres & Legendre (2009) stated that the  $r_{pb}^s$  value, computed from relative abundance, indicates the degree of preference of species for a target landscape compared with the other landscapes, and that 'negative correlation values tell us when a species "avoids" the target site group' (also referred to as 'negative fidelity' by phytosociologists). Following these assumptions, we interpreted the higher abundance of species in a particular habitat as a preference of this species for this habitat, resulting in higher abundance.

Some species, such as the howler monkey *Alouatta macconnelli*, appeared to be generalists or ubiquitous, and were not associated with any particular landscapes. This is consistent with other studies generally considering howler monkey as a generalist plastic species, with a varied diet (Julliot & Sabatier 1993, Simmen *et al.* 2001) and few particular requirements (Lehman 2004, Schwarzkopf & Rylands 1989). Some other species appear to have more restricted distribution: *Saimiri sciureus* were only detected in three study sites and *Pithecia pithecia* in 12. This may be related to very special habitat requirements leading to a true patchy distribution, or to very low densities in the other sites, in both cases denoting some habitat preferences although no significant results were highlighted in this study. In contrast, *Cebus apella* is a very common species encountered all over the country, but our results showed a clear preference for plain landscape type, in which they are particularly abundant. Among birds, the smallest species are characteristic of the low-altitude southern area, while *Penelope marail* is more generally associated with all the flat relief areas (northern plains and southern multi-concave area). On the other hand, *Crax alector* appears to favour steeper areas. In French Guiana, the distribution of *Crax alector* in various habitats and with respect to environmental parameters has been analysed more precisely, showing a

clear positive relationship between *C. alector* densities and the mean slope of the prospected site (Denis 2012).

Few species appeared really specialized, but although most species taken separately do not demonstrate strong habitat preferences, their assemblages produced typical communities in the various landscapes types.

#### Landscape communities characteristics

The multi-concave forest type appears to be the preferred habitat of a large set of species. These relatively low-elevation forests also host higher diversities of both rare and common species. We hypothesize that the lower and fragmented canopy provides a better-lit environment, with vertical strata and a greater diversity of niches. The flat environment at lower elevations can also be considered as less constraining. However one site appears to be quite different from the others with respect to most of the parameters considered, in particular for its much lower diversity. However, this site (the Waki basin) is also considered to be a very particular forest habitat type, and should probably be considered and characterized separately (Guitet *et al.* 2013, 2015).

In contrast, the other landscapes were the preferred habitat of only one or two species, and the  $\alpha$  diversities of these sites were also lower. For example, the correlation coefficients of all animal species with montane environments were generally low, and very often negative, and only two species tended to be associated (*Ateles paniscus* and *Crax alector*). The  $\alpha$  richness ( $q = 0$ ) of each mountainous site was rather low (20–24), even if the estimated richness of the meta-community of whole mountainous landscape ( $\gamma$  diversity) was among the highest, and was similar to that of the multi-concave meta-community (32.8). These two results may indicate that our mountain sample is rather heterogeneous (greater turnover), or that many less abundant species are present in these environments, but were difficult to detect and hence only randomly detected by our sampling method. However, the larger number of study sites in this category may also explain this higher  $\gamma$  diversity. *Cebus olivaceus* and *Dasyprocta leporina* were the only species to be positively associated with multi-convex landscapes. These areas are generally characterized by high abundance of the tree families Lecythidaceae and Caesalpinioideae, and of several species of palm tree ( $>200 \text{ ha}^{-1}$ ), which could explain the high abundance of this rodent (Cid *et al.* 2013). As for mountainous or multi-convex areas, few animal species clearly showed preference for plateaux, but the combined abundance of red brocket deer *Mazama americana* and the collared peccary *Pecari tajacu* is nevertheless characteristic of these environments. Like for mountainous areas, the mean  $\alpha$  diversity was relatively low whereas the global  $\gamma$  diversity was higher (for  $q = 0$ ), which could also be linked with

the large sample size in this category. Moreover, the definition of 'plateau' used in this study was probably too broad, and combined habitats that were too dissimilar. A finer-scale landscape typology identified three different types of plateaux (Guitet *et al.* 2013), but we lacked sufficient replicates to analyse the potential differences in the vertebrate community in these subcategories. In the same way, the two study sites considered in this study in the 'plain' category are in fact quite different and belonged to different types in the finer typology (Guitet *et al.* 2013). The coastal plain is the most extensively inhabited and consequently hunted area (de Thoisy *et al.* 2010), so finding replicates in undisturbed localities is challenging.

In all cases, it should be kept in mind that the diversity values estimated here depend on the methodology used, which mainly concerns the large diurnal species potentially detected during line transects. Some taxa may be underrepresented by this method, particularly nocturnal species and felids.

#### Relevance of the landscape typology for communities of medium- to large-bodied vertebrates

Our results highlight the influence of broad habitat categories on medium- to large-sized vertebrate communities in upland terra firme forests of French Guiana. An integrative parameter, the geomorphological landscapes proposed by Guitet *et al.* (2013), explains this heterogeneity better than most of the single parameters related to it. This is congruent with the conclusions drawn by Palminteri *et al.* (2011) that each environmental variable examined appeared to contribute to some component of the heterogeneity in primate communities in Peru, none of them being an outstanding contributor. In some cases, however, the geographic scale inherent to this classification (and used in this study) may not match field reality. For example, a medium-sized valley within a larger sloping environment was included in the mountain landscape category, whereas its faunal community was not characteristic of this landscape type (low to medium abundances of *Ateles* and *Crax*, for example). However, the overall floristic composition of this particular site matched the expected one better, according to the classification, than the faunal community (Guitet *et al.* 2015). It is likely that the temporal and geographic scales of these two biodiversity components differ. The vegetation reflects long-term climatic and geomorphological influences, whereas the large-fauna community should react more rapidly to local conditions and present filter-effects. On the other hand, some species presented affinities with two different landscapes, which for them, probably share key environmental features. For example, *Penelope marail* and *Saimiri sciureus* were associated with both the multi-concave

landscapes located in the southern part of French Guiana and with the plains located in the northern part. The common pertinent parameter may be flat relief and low elevations, independently of other parameters. The landscape classification used here permitted sufficient replicates within each type. A finer classification exists, identifying 12 different landscape types instead of five (Guitet *et al.* 2013), including three different forms of plateau, and three types of forest in the coastal plains, but additional sampling is needed to correctly analyse vertebrate assemblages at this finer scale.

A priori classifications of structural habitats do not focus on the meaning of the species distributions, with respect to active habitat selection or to environmental parameter selection by the different species. However, it corresponds to the approach used when designing legislation or policy to manage species in geographic space. Although still rough, our results may help guide territorial management of highly sensitive species, and help analyse the impacts of hunting while accounting for natural variation in abundance in various environments. More generally, the geomorphological-based typology of landscapes could be used in other countries and/or regions to characterize and predict animal community distribution throughout their territory. Coblenz & Riitters (2004) already pointed out that topography plays a primary role in regional to continental-scale biodiversity, and the landscape level is becoming more and more popular in analysis and/or resource management (Arroyo-Rodriguez & Fahrig 2014, Bonnot *et al.* 2013, Clark & Clark 2000, Hawes *et al.* 2012, Melo *et al.* 2013, Mockrin *et al.* 2011, Priego-Santander *et al.* 2013). The terra firme forests are generally known as oligotrophic forests typically sustaining low biomass densities of primates and other medium-sized to large-sized vertebrates (Emmons 1984, Haugaasen & Peres 2005a, Palacios & Peres 2005). However, they represent approximately 95% of the Amazon basin (Palacios & Peres 2005), so it is a major challenge to be able to characterize their heterogeneity, including the faunal assemblages with which they are associated.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Funding was provided for many years by ONCFS, and came from other external sources including European Funds 'HABITAT' and 'CHASSE' programmes, French Overseas Ministry, French Ministry of environment (ECOTROP programme), *Parc Amazonien de Guyane* PAG, ONF *Office National des Forêts*, CNRS Nouragues funds. EM, GJ and TD were supported by an 'Investissement d'Avenir' grant managed by Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025). We are very grateful to all participants in transect surveys,

including ONCFS and PAG staff and some hardworking and passionate volunteers.

## LITERATURE CITED

- ANDERSON, L. O., MALHI, Y., LADLE, R. J., ARAGÃO, L. E. O. C., SHIMABUKURO, Y., PHILLIPS, O. L., BAKER, T. R., COSTA, A. C. L., ESPEJO, J. S., HIGUCHI, N., LAURANCE, W. F., LOPEZ-GONZALEZ, G., MONTEAGUDO, A. L., NUÑEZ-VARGAS, P., PEACOCK, J., QUESADA, C. A., ALMEIDA, S. & VASQUEZ, R. 2009. Influence of landscape heterogeneity on spatial patterns of wood productivity, wood specific density and above ground biomass in Amazonia. *Biogeosciences* 6:1883–1902.
- ANDERSON, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.
- ARROYO-RODRIGUEZ, V. & FAHRIG, L. 2014. Why is a landscape perspective important in studies of primates? *American Journal of Primatology* 76:901–909.
- BONNOT, T. W., THOMPSON, F. R., MILLSPAUGH, J. & JONES-FARRAND, D. T. 2013. Landscape-based population viability models demonstrate importance of strategic conservation planning for birds. *Biological Conservation* 165:104–114.
- BUCHANAN-SMITH, H. M., HARDIE, S. M., CACERES, C. & PRESCOTT, M. J. 2000. Distribution and forest utilization of *Saguinus* and other primates of the Pando Department, Northern Bolivia. *International Journal of Primatology* 21:353–379.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. & LAAKE, J. L. 1993. *Distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London. 446 pp.
- CHAO, A. & SHEN, T. J. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics* 10:429–443.
- CID, B., OLIVEIRA-SANTOS, L. R. & MOURAO, G. 2013. Seasonal habitat use of agoutis (*Dasyprocta azarae*) is driven by the palm *Attalea phalerata* in Brazilian Pantanal. *Biotropica* 45:380–385.
- CLARK, D. B. & CLARK, D. A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137:185–198.
- COBLENTZ, D. D. & RIITERS, K. H. 2004. Topographic controls on the regional-scale biodiversity of the south-western USA. *Journal of Biogeography* 31:1125–1138.
- COUTERON, P., PÉLISSIER, R., MAPAGA, D., MOLINO, J.-F. & TEILLIER, L. 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 172:89–108.
- DE CACERES, M. & LEGENDRE, P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90:3566–3574.
- DE CACERES, M., LEGENDRE, P. & MORETTI, M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119:1674–1684.
- DE CACERES, M., LEGENDRE, P., WISER, S. K. & BROTON, L. 2012. Using species combinations in indicator value analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 3:973–982.
- DE THOISY, B., BROSSE, S. & DUBOIS, M.-A. 2008. Assessment of large-vertebrate species richness and relative abundance in Neotropical forest using line-transect censuses: what is the minimal effort required? *Biodiversity and Conservation* 17:2627–2644.
- DE THOISY, B., RICHARD-HANSEN, C., GOGUILLON, B., JOUBERT, P., OBSTANCIAS, J., WINTERTON, P. & BROSSE, S. 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity: human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* 19:1567–1584.
- DEICHMANN, J. L., LIMA, A. P. & WILLIAMSON, G. B. 2011. Effects of geomorphology and primary productivity on Amazonian leaf litter herpetofauna. *Biotropica* 43:149–156.
- DENIS, T. 2012. *Caractérisation et sélection de l'habitat chez le Hocco alector (Crax alector) en Guyane française*. MSc thesis, AgroParisTech, Montpellier.
- DOLÉDEC, S. & CHESSEL, D. 1989. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologica* 10:207–232.
- DRAY, S. & DUFOUR, A.-B. 2007. The ade4 Package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22.
- DRAY, S., PÉLISSIER, R., COUTERON, P., FORTIN, M.-J., LEGENDRE, P., PERES-NETO, P. R., BELLIER, E., BIVAND, R., BLANCHET, F. G., DE CACERES, M., DUFOUR, A.-B., HEEGAARD, E., JOMBART, T., MUNOZ, F., OKSANEN, J., THIOULOUSE, J. & WAGNER, H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82:257–275.
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345–366.
- EMMONS, L. H. 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica* 16:210–222.
- FAYAD, I., BAGHDADIA, N., GOND, V., BAILLY, J. S., BARBIER, N., EL HAJJ, M. & FABRE, F. 2014. Coupling potential of ICESat/GLAS and SRTM for the discrimination of forest landscape types in French Guiana. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 33:21–31.
- FIGUEIREDO, F. O. G., COSTA, F. R. C., NELSON, B. W. & PIMENTEL, T. P. 2014. Validating forest types based on geological and land-form features in central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 25:198–212.
- FREESE, C., HELTNE, P. G., CASTRO, N. & WHITESIDES, G. 1982. Patterns and determinants of monkey densities in Peru and Bolivia, with notes on distributions. *International Journal of Primatology* 3:53–90.
- GAILLARD, J. M., HEBBLEWHITE, M., LOISON, A., FULLER, M., POWELL, P., BASILE, M. & VAN MOORTER, B. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365:2255–2265.
- GOND, V., FREYCON, V., MOLINO, J.-F., BRUNAUX, O., INGRASSIA, F., JOUBERT, P., PEKEL, J.-F., PRÉVOST, M. F., THIERRON, V., TROMBE, P. J. & SABATIER, D. 2011. Broad scale pattern of forest landscape types in Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13:357–367.



## Vertebrate communities in rain-forest landscapes

435

- GRASSBERGER, P. 1988. Finite sample corrections to entropy and dimension estimates. *Physics Letters A* 128:369–373.
- GUITET, S., CORNU, J. F., BRUNAU, O., BETBEDER, J., CAROZZA, J. M. & RICHARD-HANSEN, C. 2013. Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9:325–335.
- GUITET, S., PELISSIER, R., BRUNAU, O., JAOUEN, G. & SABATIER, D. 2015. Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation*. doi: 10.1007/s10531-014-0854-8.
- HAUGAASEN, T. & PERES, C. A. 2005a. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology* 21:133–145.
- HAUGAASEN, T. & PERES, C. A. 2005b. Primate assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *American Journal of Primatology* 67:243–258.
- HAUGAASEN, T. & PERES, C. A. 2008. Population abundance and biomass of large-bodied birds in Amazonian flooded and unflooded forests. *Bird Conservation International* 18:87–101.
- HAWES, J. E., PERES, C. A., RILEY, L. B. & HESS, L. 2012. Landscape-scale variation in structure and biomass of Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Forest Ecology and Management* 281:163–176.
- HEYMANN, E. W., ENCARNACION, F. & CANAQUIN, J. 2002. Primates of the Rio Curaray, Northern Peruvian Amazon. *International Journal of Primatology* 23:191–201.
- HILL, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375.
- JOST, L. 2008. GST and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17:4015–4026.
- JULLIOT, C. & SABATIER, D. 1993. Diet of red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14:527–549.
- KINDT, R., VAN DAMME, P. & SIMONS, A. J. 2006. Tree diversity in western Kenya: using profiles to characterise richness and evenness. *Biodiversity and Conservation* 15:1253–1270.
- LEHMAN, S. M. 2004. Biogeography of the primates of Guyana: effects of habitat use and diet on geographic distribution. *International Journal of Primatology* 25:1225–1242.
- MARCON, E. & HÉRAULT, B. 2015. Entropart, an R package to partition diversity. *Journal of Statistical Software*, in press.
- MARCON, E., HÉRAULT, B., BARALOTO, C. & LANG, G. 2012. The decomposition of Shannon's entropy and a confidence interval for beta diversity. *Oikos* 121:516–522.
- MARCON, E., SCOTTI, I., HÉRAULT, B., ROSSI, V. & LANG, G. 2014. Generalization of the partitioning of Shannon diversity. *PLoS ONE* 9. e90289.
- MELO, F. P. L., ARROYO-RODRIGUEZ, V., FAHRIG, L., MARTINEZ-RAMOS, M. & TABARELLI, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28:462–468.
- MOCKRIN, M. H., ROCKWELL, R. F., REDFORD, K. H. & KEULER, N. S. 2011. Effects of landscape features on the distribution and sustainability of ungulate hunting in northern Congo. *Conservation Biology* 25:514–525.
- PAGET, D. 1999. *Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers Guyanais*. Ph.D. thesis, Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts. 188 pp.
- PALACIOS, E. & PERES, C. A. 2005. Primate population densities in three nutrient-poor Amazonian terra firme forests of south-eastern Colombia. *Folia Primatologica* 76:135–145.
- PALMINTERI, S., POWELL, G. & PERES, C. A. 2011. Regional-scale heterogeneity in primate community structure at multiple undisturbed forest sites across south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 27:181–194.
- PATIL, G. P. & TAILLIE, C. 1982. Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association* 77:548–561.
- PATTERSON, B. D., CEBALLOS, G., SECHREST, W., TOGNETTI, M. F., BROOKS, T., LUNA, L., ORTEGA, P., SALAZAR, I. & YOUNG, B. E. 2005. *Digital distribution maps of the mammals of the western hemisphere, version 2.0*. NatureServe, Arlington.
- PÉLISSIER, R., COUTERON, P., DRAY, S. & SABATIER, D. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements : two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84:242–251.
- PERES, C. A. 1997. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forest. *Journal of Tropical Ecology* 13:381–405.
- PRIEGO-SANTANDER, A. G., CAMPOS, M., BOCCO, G. & RAMÍREZ-SÁNCHEZ, L. G. 2013. Relationship between landscape heterogeneity and plant species richness on the Mexican Pacific coast. *Applied Geography* 40:171–178.
- RICHARD-HANSEN, C. 2006. Biodiversité et paysages en forêt guyanaise. Développement d'une méthodologie de caractérisation et de spatialisation des habitats à l'usage des gestionnaires des milieux naturels forestiers. Pp. 153–154 in Nivet, C., McKey, D. & Legris, C. (eds.) *Ecosystèmes tropicaux. 2ème colloque de restitution du programme de recherche*. Ministère de l'écologie et du développement durable, Paris.
- SABATIER, D., GRIMALDI, M., PREVOST, M. F., GUILLAUME, J., GODRON, M., DOSSO, M. & CURMI, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 131:81–108.
- SCHWARZKOPF, L. & RYLANDS, A. B. 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. *Biological Conservation* 48:1–12.
- SHANNON, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27:379–423.
- SIMMEN, B., JULLIOT, C., BAYART, F. & PAGÈS-FEUILLADE, E. 2001. Diet and population densities of the primate community in relation to fruit supplies. Pp. 89–101 in Bongers, F., Charles-Dominique, P., Forget, P.-M. & Théry, M. (eds.) *Nouragues. Dynamics and plant–animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SIMPSON, J. 1949. Measurements of diversity. *Nature* 163:688.

- SOMBROEK, W. 2000. Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica* 30:81–100.
- SOMBROEK, W. 2001. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall – consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. *Ambio* 30:388–396.
- SUSSMAN, R. W. & PHILLIPS-CONROY, J. E. 1995. A survey of the distribution and density of the primates of Guyana. *International Journal of Primatology* 16:761–791.
- TSALLIS, C. 1988. Possible generalization of Boltzmann–Gibbs statistics. *Journal of Statistical Physics* 52:479–487.