

Réponse et résilience de la biodiversité des forêts tropicales après perturbation

Ariane Mirabel

Version : 2018-09-05



A Maryse, merci.



UMR Écologie des forêts de Guyane
<http://www.ecofog.gf>

Les opinions émises par les auteurs sont personnelles et n'engagent ni l'UMR
EcoFoG ni ses tutelles.

Photographie en couverture : Hadrien Lalagüe



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 Novembre 2018 par :
Ariane Mirabel

Réponse et résilience de la biodiversité des forêts tropicales après perturbation

JURY

OLIVIER HARDY	Professeur d'Université	Rapporteur
PRENOM NOMJURY2	Professeur d'Université	Membre du Jury
ERIC MARCON	Chercheur	Directeur de thèse
BRUNO HÉRAULT	Chercheur	Co-directeur de thèse

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

Table des matières

Table des matières	v
Remerciements	1
1 Introduction générale	3
1.1 Les forêts tropicales, au cœur des enjeux actuels	3
1.2 Exploitation et conservation des forêts tropicales	5
1.3 Diversité et assemblage des communautés	6
Succession, mortalité et recrutement : supports de la trajectoire des communautés	6
Les règles d'assemblage des communautés	7
1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?	8
Composition et dissimilarité	8
Assemblage et structure des communautés	9
Les composantes de la diversité	10
Résolution du biais d'échantillonnage	12
Diversité fonctionnelle	12
1.5 La Guyane Française et l'exemple de la station de Pa- racou	16
Le contexte Guyanais	16
Paracou, plus de 30 de suivi de la forêt Amazonienne .	17
Méthodes d'inventaires	17
1.6 Problématique et plan de la thèse	18
2 Des inventaires forestiers aux trajectoires de diver- sité, le problème universel de l'incertitude	21
2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques	21
2.2 Application de l'estimateur aux inventaires de Paracou	22
Profils d'incertitude taxonomique	22
2.3 Application de l'estimateur au cas des inventaires pré- exploitation	24
Inescapable Taxonomists : Workable Biodiversity Manage- ment Based on a Minimum Field Work	25
Abstract	25

Introduction	25
Methods	27
Study community	27
Diversity measures	27
Diversity estimator	28
Simulation of determination and sampling effort gradients	29
Results	29
The reponse to determination effort, and the design of an ideal framework	29
Calibrating the sampling effort	30
Discussion	30
Inescapable taxonomists	30
Calibration of an optimized inventory protocol	32
Conclusion	32
3 Trajectoires de diversité à l'échelle des communautés 33	
Post-Disturbance Tree Community Trajectories in a Neotropical Forest	35
Abstract	35
Introduction	35
Material and Methods	37
Study site	37
Inventories protocol and dataset collection	38
Composition and diversity metrics	39
Results	40
Communities Composition	40
Communities richness and evenness	42
Functional redundancy	43
Discussion	43
A cyclic recovery of community composition	43
Another perspective on the intermediate disturbance hypothesis	45
The functional redundancy, key of community resilience	46
Conclusions	47
Acknowledgement	47
Author's contributions	47
Data availability	47
4 Analyse du recrutement, support de la trajectoire des communautés 49	
4.1 30 Years of Post-disturbance Recruitment in a Neotropical Forest	51
Abstract	51
Introduction	51

Material and Methods	53
Study Site	53
Inventories Protocol and Dataset Collection . .	54
Recruitment trajectories	55
Results	56
Taxonomic richness and evenness and functional diversity	56
Functional composition	56
Recruitment Turnover	56
Discussion	58
A three-phased deterministic successional pathway	58
The achievement of communities recovery	59
Conclusion	60
Acknowledgement	60
Data availability	60
5 Conclusion et perspectives	63
5.1 Des communautés régies entre déterminisme et stochasticité	64
Un modèle de succession défini	64
Une succession fonctionnelle déterministe	65
Les trajectoires taxonomique	66
5.2 Vers une gestion durable intégrant la préservation de la biodiversité	67
Quels critères de restauration ?	68
Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle .	69
5.3 Vers l'intégration des trajectoires de biodiversité aux modèles de dynamique forestière	69
Modèle empirique : prédire la diversité en fonction de l'intensité d'exploitation	70

Remerciements

Pour ce travail et tout ce qu'il a apporté de connaissances, d'expériences et de rencontres je remercie mes directeurs de thèse Eric Marcon et Bruno Hérault. Je suis consciente de la chance que j'ai eu d'avoir été leur étudiante, merci pour vos conseils avisés, votre patience inébranlable et tout votre soutien. Merci surtout de m'avoir accordé votre confiance de m'avoir offert ces trois belles années.

Merci aux rapporteurs de ma thèse et aux membres du jury d'avoir accepté de consacrer leur temps à la relecture et à l'évaluation de mon travail.

Merci au Labex Ceba qui a financé ma thèse et largement contribué au cadre scientifique qui l'a accompagnée. Merci au Cirad et à tous ceux qui ont travaillé et travaillent encore à Paracou pour faire de ce coin de paradis une telle source de connaissances. A Pascal, Michel, Martinus, Frits, Petrus, Onoefé, Richard, Lindon, Aurélie, Géraldine et tous ceux qui ont permis l'existence de Paracou, merci pour votre travail titan-esque. En particulier, merci Pascal pour ta patience et ta gentillesse, j'attends avec impatience de retourner sur le terrain.

Merci également aux membres de mon comité de thèse, Adeline Fayolle, Sandrine Pavoine, Stéphane Guitet, Bart Haegeman, et Chris Baraloto pour leurs conseils avisés et leurs encouragements.

Enfin, à tous ceux qui ont rendu ces trois années aussi incroyables, les mots sont difficiles à trouver mais les faits parlent d'eux-mêmes : j'ai découvert la Guyane, je suis revenue, je suis restée et maintenant je ne veux plus en partir. Pa Moli !

CHAPITRE 1

Introduction générale

Les forêts couvrent 30% de la surface terrestre et assurent de nombreux biens et services environnementaux, économiques et sociaux indispensables à l'équilibre planétaire. Malgré leur importance les forêts sont aujourd'hui extrêmement menacées dans le contexte de changements globaux actuel.

1.1 Les forêts tropicales, au cœur des enjeux actuels

Par “forêt” ou “écosystème forestier” on entend les assemblages de plantes, animaux et microorganismes au sein de leur environnement définissant une unité fonctionnelle. Les arbres sont les composants essentiels de ces écosystèmes forestiers.¹ Les forêts sont les régions les moins anthroposées du globe et portent de forts enjeux de conservation en accueillant la diversité animale et végétale et les taux d’endémisme les plus importants du globe.²

A l’échelle locale, les forêts entretiennent les cycles de l’eau et des nutriments (azote, phosphore, etc), et régulent le climat et la fertilité des sols.³ A l’échelle globale ce sont des éléments centraux dans la régulation des gaz à effet de serre (*GES*), en tant que puits de carbone de $1.1 \pm 0.8 \text{ PgC.yr}^{-1}$ qui compensent une partie des émissions de *GES*, mais également en tant que sources potentielles lorsque leur dégradation libère le carbone stocké dans leur biomasse.⁴

Les forêts assurent directement la subsistance de 500 millions de personnes en tant que source de nourriture (par la chasse et la collecte de produits forestiers non ligneux comestibles), d'eau, de matériaux de construction, et d'énergie (par l'utilisation du bois de chauffage et de cuisson). Elles sont de plus indispensables au bien-être des populations et possèdent d'importantes dimensions culturelle, spirituelle et patrimoniale.⁵ Enfin, l'exploitation forestière correspond à de forts enjeux économiques : elle représente ~ 1% du PIB mondial,

1. **FRA2000.**

2. **Myers2000 ; Mittermeier2003.**

3. **Malhi2008 ; Isbell2017.**

4. **Pan2011 ; Roy2017.**

5. **FRA2015 ; Tilman2014.**

^{6.}
FAO2014.

CBDdiversity2011;

une part importante de l'emploi et reste l'une des principales sources d'énergie.⁶

^{7.} FAO2009.

Indispensables et irremplaçables, les forêts sont néanmoins dégradées ou disparaissent à une vitesse croissante : entre 2013 et 2015 leur surface globale a diminué de 3%.⁷ Elles subissent de fortes pressions anthropiques allant des changements d'usage des terres via déboisement pour l'élevage ou l'agriculture, à l'exploitation du bois légal ou illégal, la chasse ou l'introduction d'espèces invasives. Elles subissent également les changements climatiques globaux qui augmentent la fréquence des événements extrêmes tels que les sécheresses, les incendies, ou les inondations.⁸

^{8.} Pachauri2014.

^{9.} Barlow2018.

^{10.} Gentry1988 ; FAO2011.

^{11.} Asner2009.

^{12.}
Cardinale2012.

Vitousek1997;

Dans ce contexte les forêts tropicales, représentant 19.6 million de km², sont les régions à la fois les plus menacées et celles aux enjeux les plus importants.⁹ Les forêts tropicales accueillent la diversité biologique la plus élevée au monde et sont les plus grandes forêts n'ayant jamais connu de forte perturbation anthropique.¹⁰ Historiquement peu peuplées, ces régions connaissent cependant une croissance démographique moyenne de près de 1,4% par an qui s'accompagne d'un développement économique proportionnel.¹¹ L'impact de ces pressions anthropiques est de plus exacerbé par le contexte économique de nombreuses zones tropicales, où les investissements, les politiques de conservation et les capacités de recherche et de développement sont moindres. Les impacts de ces pressions locales s'ajoutent aux changements globaux et entraînent des modifications importantes des écosystèmes, allant souvent vers une diminution de la diversité biologique. Ces changements correspondent à la disparition locales d'espèces qui peut entraîner des changements écosystémiques plus profonds selon le rôle des espèces dans la communauté. Ces disparitions, qui constituent l'érosion actuelle de la biodiversité, sont telles qu'elles ont déjà été qualifiées de "sixième extinction de l'ère moderne".¹²

^{13.}
Schlaepfer2000 ;
Summit1992 ;
Dirzo2003a ;
Morales-Hidalgo2015.

^{14.} Sist2015.

Une prise de conscience globale de la situation globale a été entérinée par la conférence des nations unies sur l'environnement et le développement à Rio en 1992. De nombreux engagements politiques ont été pris vis à vis de la surveillance et de la conservation de la biodiversité et de la préservation du fonctionnement des forêts mais les menaces persistent voire grandissent malgré tout.¹³ Ces engagements doivent être maintenus et améliorés aujourd'hui. Plusieurs approches ont été adoptées pour assurer la conservation de la biodiversité. La première s'appuie sur la création d'aires protégées, de plus en plus étendues aujourd'hui, mais dont les surfaces demeurent insuffisantes pour pallier l'érosion globale de la biodiversité.¹⁴ La seconde approche propose d'intégrer à la gestion des écosystèmes les enjeux à la fois environnementaux, économiques et humains. Cela se

traduit par l'intégration des services écosystémiques comme enjeu de gestion grâce à leur valorisation économique, via la création de systèmes de paiement, de programmes comme le REDD+ ou de divers labels.¹⁵ Cette approche se traduit également par la mise en place de modes de gestion fondés sur les interactions entre nature et société, via par exemple la gestion communautaire des forêts impliquant les populations locales.¹⁶

15. Agrawal2011 ; Barlow2018.

16. Liu2015.

1.2 Exploitation et conservation des forêts tropicales

L'une des approches les plus intuitives et courantes pour la conservation des forêts tropicales est la désignation d'aires protégées exemptes de toute activité anthropique. Cette approche seule ne suffit cependant pas pour maintenir l'incroyable biodiversité de ces forêts et leur fonctionnement complexe.¹⁷ Pour cela l'exploitation forestière joue aujourd'hui un rôle central en permettant à la fois le maintien du fonctionnement des forêts et un développement économique et social, sous réserve d'une gestion adéquate.

17. Sist2015.

L'exploitation sélective est l'exploitation de quelques espèces cibles dont les individus exploités sont désignés à l'avance. Elle concerne environ 20% de la surface des forêts tropicales et représente 12% de la production mondiale de bois d'œuvre.¹⁸ Cette exploitation crée des trouées éparses et nécessite l'ouverture d'un réseau important de dessertes modifiant la structure de la canopée. L'exploitation sélective peut impacter le fonctionnement des communautés mais reste néanmoins bien moins préjudiciable que de nombreuses autres activités anthropiques. Bien gérée, l'exploitation sélective représente un potentiel de conservation important car elle allie développement économique et préservation du fonctionnement des forêts, mais peut également avoir des impacts négatifs comme par exemple des changements de composition et de diversité, voire l'extinction locale d'espèces.¹⁹ L'impact de l'exploitation sélective en forêt tropicale dépendra des pratiques de gestion. Ces pratiques sont définies principalement par le diamètre minimum de coupe et par le temps de récupération après exploitation,²⁰ et sont aujourd'hui essentiellement calibrées en vue de la reconstitution du stock de bois d'œuvre. Elles intègrent cependant de plus en plus des enjeux de conservation en visant le maintien de la production sans entraîner de préjudice à l'intégrité et la productivité des forêts, ni de dommages environnementaux ou sociaux.²¹ La gestion durable des forêts, définie par l' ITTO (*International Tropical Timber Organization*), doit ainsi permettre la restauration de la diversité en espèces et du fonctionnement de l'écosystème après exploitation. Dans ce contexte, toute réflexion sur la durabilité et l'amélioration

18. Martin2015.

19. Gibson2011.

20. Sist2015.

21. ITTO2005.

de la gestion sylvicole nécessite de bien connaître l'impact de l'exploitation sur la diversité et la composition des forêts .

1.3 Diversité et assemblage des communautés

Comprendre et anticiper la réponse aux perturbations des forêts tropicales passe par l'étude des communautés d'arbres, qui en sont les éléments principaux, et en particulier par leur diversité et leur composition. La diversité des communautés d'arbres reflète celle des autres groupes floristiques et faunistiques et détermine largement le fonctionnement des communautés.²² Individuellement, chaque espèce a une valeur intrinsèque pour le patrimoine naturel global et en fonction de ses caractéristiques biologiques peut avoir un rôle clé dans la communauté, comme c'est le cas pour les espèces *clé de voûte*.²³ A l'échelle de la communauté la diversité et la composition des communautés détermine les interactions entre individus et avec l'environnement, et déterminent donc le fonctionnement et la productivité des écosystèmes.²⁴ La diversité détermine également la stabilité et la résilience des communautés en atténuant l'impact des maladies, des espèces invasives et des variations environnementales.²⁵ Toute perturbation ou changement susceptible de modifier la biodiversité et la composition des communautés impacte donc le fonctionnement des écosystèmes, mais le détail de ces impacts et de leurs conséquences reste mal connu.

Succession, mortalité et recrutement : supports de la trajectoire des communautés

Une perturbation correspond à des changements de l'environnement biotique (interactions entre individus) et abiotique (ensOLEILlement, flux d'eau, de nutriments et de matière). La réponse des communautés aux perturbations a été décrite comme une succession temporelle de processus écologiques consécutifs à ces changements environnementaux.²⁶ Les modèles de succession identifiés impliquent dans un premier temps le recrutement d'espèces pionnières, meilleures acquéreuses des ressources rendues disponibles après perturbation. Dans un deuxième temps la croissance de ces premiers recrutés diminue la disponibilité en ressources et augmente la compétition, excluant du recrutement les espèces les moins compétitrices. Les pionnières recrutées en premier lieu deviennent alors sénescentes ou exclues par la compétition, et sont petit à petit remplacées par les espèces de succession tardive qui correspondent en forêt tropicale à des espèces de croissance lente mais à longue durée de vie.

22. Guitet2017.

23. Jones1994; Power1996; Gardner2007.

24. Begon2006.

25. Elmquist2003.

26. Clements1916.

Ce modèle de succession correspond à différentes combinaisons de processus de mortalité (disparition) et de recrutement (apparition) d'espèces dans la communauté et restaure ainsi de façon déterministe une communauté typique de succession tardive.²⁷ Le recrutement est ainsi un élément clé de la réponse des communautés aux perturbations. Le recrutement regroupe l'ensemble des processus de production, de dissémination et de germination des graines, et de survie et de croissance des plantules jusqu'à un seuil de recrutement. Ce seuil est un diamètre minimum représentatif de la taille et de la biomasse de l'arbre à partir duquel l'individu est considéré comme assez développé pour participer significativement au fonctionnement de l'écosystème et est intégré aux inventaires. Les nombreux processus écologiques qui régulent les différentes étapes du recrutement sont donc des déterminants majeurs de la réponse des communautés aux perturbations.²⁸

27. Denslow2000.

28. Denslow1980 ; Schnitzer2001 ; Asner2004.

Les règles d'assemblage des communautés

La réponse des communautés aux perturbations résulte d'un ensemble de processus d'assemblage et de maintien des espèces. Plusieurs hypothèses quant à ce processus sont débattues aujourd'hui, notamment vis à vis de l'importance des processus stochastiques et déterministes. Les processus déterministes sélectionnent les espèces de la communauté sur la base de leurs caractéristiques biologiques, en fonction de leurs performance dans l'environnement biotique et abiotique.²⁹ Les processus stochastiques, qui relèvent de la théorie neutre, supposent un assemblage aléatoire des espèces dépendant uniquement de l'histoire de la communauté et des limitations physique de dispersion ou de croissance (barrière à la dispersion, ordre d'arrivée des espèces) ??³⁰

29. Molino2001.

30. Hubbell2001.

Le débat quant au rôle respectif des processus stochastiques et déterministes est matérialisé par la controverse sur la théorie des perturbations intermédiaires (*Intermediaite Disturbance Hypothesis, IDH* en anglais). Cette théorie suppose la prépondérance de processus déterministes d'exclusion compétitive et prédit une diversité maximale pour des régimes de perturbation réguliers et d'intensité moyenne évitant la dominance de quelques espèces.³¹ Un tel régime de perturbations intermédiaires permet en effet une variabilité des conditions environnementales qui permet à un large panel d'espèces de s'installer lorsque les conditions environnementales leur deviennent favorables, puis de persister dans la communauté. Au delà d'un seuil d'intensité de perturbation en revanche un trop grand nombre d'espèces sont exclues et les quelques espèces favorisées deviennent dominantes, si bien que la diversité diminue.³²

31. Molino2001.

A l'inverse la théorie neutre suppose que les espèces sont équiva-

32. Chesson2000 ; Kariuki2006a ; Berry2008a.

lentes et que leur abondance ne dépend pas de leurs caractéristiques biologiques. Les espèces favorisées suite aux perturbations seraient alors variables, l'abondance des espèces dépendrait uniquement de processus aléatoires de dispersion, de croissance et de survie résultant en un assemblage stochastique des communautés.³³

33. Hubbell2001.

Bien que débattues les hypothèses déterministe et stochastique ne sont pas incompatibles et peuvent prédire la structure des communautés à différentes échelles et pour différents niveaux de richesse. Il est vraisemblable que les règles d'assemblage des communautés soient une combinaison variable de processus déterministes et stochastiques, et la question se pose alors des facteurs qui déterminent ces combinaisons.³⁴

34. Chave2004.

1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?

Mesurer la diversité des communautés, déterminante du fonctionnement et du maintien des écosystèmes, est essentiel pour prédire et gérer l'avenir des forêts. La diversité est cependant une notion complexe qui englobe la diversité génétique et phénotypique des individus, et la variabilité de leurs assemblages.³⁵ La biodiversité, souvent réduite à la notion de richesse spécifique, prend donc également en compte des aspects de richesse, d'équitabilité d'abondance, de similarité entre espèces. En plus de quantifier la diversité des communautés, ces différents aspects permettent d'appréhender les mécanismes écologiques régissant les écosystèmes et leurs dynamiques spatiales et temporelles.³⁶

35. Loreau2005.

36. Purvis2000 ; Loreau2005.

Composition et dissimilarité

Comparer des communautés ou suivre leur évolution au cours du temps implique dans un premier temps de comparer leur composition et de quantifier le turnover des espèces. De nombreuses mesures permettent d'estimer ce turnover, prenant en compte ou non l'abondance des espèces.³⁷ Dans la suite de cette thèse nous avons choisi de mesurer le taux de remplacement d'abondance, ou similarité de Bray-Curtis, qui estime dans quelle mesure une communauté est le sous-ensemble d'une autre. Si le turnover des espèces entre deux communautés est faible, l'une d'elles sera comme le sous-échantillonnage de l'autre, comme si elle en avait été tirée au hasard. La similarité de Bray-Curtis est la somme des abondances d'une communauté qui correspondent à une espèce différente dans l'autre communauté, normalisée ensuite par l'abondance totale partagée entre les deux communautés (1.1).

37. Podani2013.

$$T_{ab} = \frac{\sum_{i=1}^n |x_i^a - x_i^b| - \left| \sum_{i=1}^n x_i^a - \sum_{i=1}^n x_i^b \right|}{\sum_{i=1}^n \max(x_i^a; x_i^b)} \quad (1.1)$$

Assemblage et structure des communautés

Outre la composition en espèce l'étude de la biodiversité est l'étude de la diversité des communautés, comprenant la richesse et la distribution d'abondance. Une communauté est constituée d'espèces aux effectifs différents : certaines sont très abondantes, d'autres communes et d'autres encore, souvent la majorité, sont rares. La façon la plus simple et immédiate de décrire une communauté est de donner les proportions d'espèces abondantes rapport aux espèces communes ou rares, représentées par la distribution d'abondance de la communauté. Cette distribution d'abondance est régie par des lois écologiques et, moyennant quelque variations, prend invariablement la forme d'une courbe en creux 1.1.³⁸

38. McGill2007.

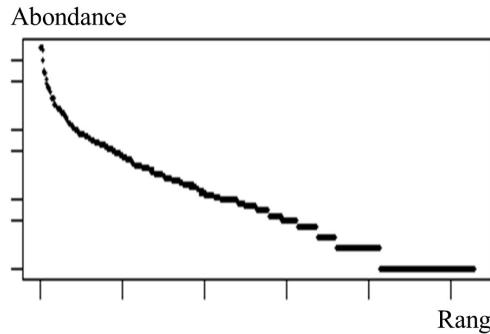


FIG. 1.1 : Exemple de distribution d'abondance pour une communauté d'arbres en forêt tropicale humide

Cette uniformité des distributions d'abondance a motivé le développement de modèles proposant des relations mathématiques entre le nombre d'espèces et leur abondance. Ces modèles reflètent le lien entre l'importance d'une espèce dans la communauté et la quantité de ressources qu'elle mobilise pour son développement : plus une espèce est compétitive, plus elle sera abondante. Ce lien s'établit vis à vis de la ressource limitante, qui peut être la lumière, l'eau, les nutriments, l'espace, etc.³⁹ Prédire une distribution d'abondance revient à prédire la répartition de la ressource limitante entre espèces de la communauté. De nombreux modèles prédictifs ont été proposés : des modèles statistiques divisant aléatoirement la ressource selon une loi de probabilité donnant les effectifs de chaque espèce, aux modèles mécanistes divisant la ressource selon une formule prédéterminée

39. Silvertown2004 ; ter Steege2006.

40.
Motomura1932;
Magurran1988.

Fisher1943;
Tokeshi1993;

comme par exemple selon une division systématique de la ressource restante.⁴⁰

Ces modèles testés pour de nombreuses communautés ont montré représenter correctement les communautés réelles et pouvoir révéler les règles écologiques régissant l'assemblage des espèces. Ce sont donc des outils adéquats pour comparer les communautés et en interpréter les différences. Manipuler une distribution d'abondance est cependant compliqué car il s'agit d'une représentation en deux dimensions qui ne permet pas de quantifier les différences entre communautés. En revanche, les paramètres de ces distributions et des modèle proposés permettent de résumer de façon quantifiable les caractéristiques des distributions d'abondance. Ces différents paramètres, les indices de diversité, correspondent au nombre d'espèces, à la forme des distributions, ou encore à l'homogénéité des abondances.

Les composantes de la diversité

La diversité est souvent assimilée à la richesse en espèce, qui correspond au nombre d'espèces qui constituent la communauté. La richesse ne tient cependant pas compte de l'abondance des espèces qui est pourtant un paramètre essentiel, une espèce dominante n'apportant pas la même contribution à l'écosystème qu'une espèce rare. Une communauté dominée par une ou deux espèces très abondantes sera intuitivement moins diverse qu'une communauté avec le même nombre d'espèces mais dont les abondances sont équivalentes. L'homogénéité des abondances dans une population est l'**équitabilité**, et elle peut être bien plus révélatrice du fonctionnement des écosystèmes que la richesse ou la composition. Selon l'hypothèse du ratio de biomasse en effet, le fonctionnement des écosystèmes repose bien plus sur les caractéristiques des espèces dominantes que sur celles des espèces rares. Les espèces rares n'ont pas d'influence si elles sont transitoires ou alors une influence qu'à long terme en tant que futures dominantes potentielles.⁴¹

41. Grime1998.

42.
Magurran2004.

Whittaker1965;

La richesse, simplement le nombre d'espèces recensées, et l'équitabilité, la régularité de distribution d'abondance des espèces, sont donc les deux composantes de la diversité taxonomique d'une communauté **1.2**.⁴²

Estimer la diversité d'une communauté ne revient donc pas à une mesure unique mais à un ensemble de mesures combinant différemment les composantes de la diversité. Plusieurs familles d'indices de diversité ont été développées : une famille correspond aux déclinaisons d'une même formule accordant un poids variable aux différentes composantes de la diversité. La famille des indices de diversité de Réyni par exemple, judicieuse pour l'étude des communautés végétales, rassemble les indices mesurés selon l'équation (1.2) modulée par un

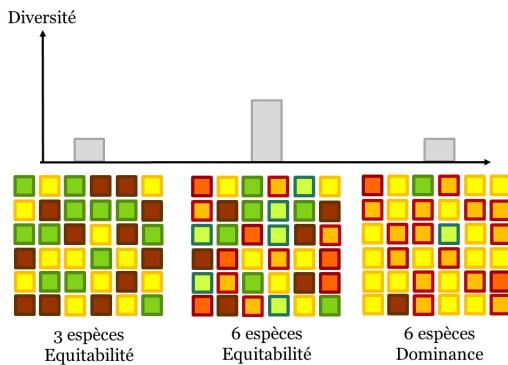


FIG. 1.2 : Les deux composantes de la diversité taxonomique : richesse (nombre d'espèces) et équitabilité (homogénéité de répartition)

paramètre q appelé “ordre de diversité”. L’ordre de diversité q correspond au poids donné aux espèces rares par rapport aux espèces abondantes, plus l’ordre de diversité est élevé, plus les espèces rares sont négligées par rapport aux espèces abondantes.⁴³

43. Mendes2008.

$$^qH = \frac{1}{q-1} \left(1 - \sum_{s=1}^S p_s^q \right) \quad (1.2)$$

Dans cette famille d’indices de diversité se retrouvent les indices les plus utilisés dans la littérature. A l’ordre 0 chaque espèce contribue de la même façon à la mesure, ce qui correspond à la richesse spécifique. A l’ordre 1 la richesse et équitabilité sont également prises en compte, ce qui correspond à l’indice de Shannon. Enfin à l’ordre 2 les espèces rares sont presque négligées, ce qui correspond à l’indice de Simpson (parfois appelé “diversité en espèces abondantes”).⁴⁴ Tels quels, les indices de Réyni sont mathématiquement corrects et représentatifs des différentes composantes de la diversité, mais ne donnent pas une mesure intelligible permettant de comparer facilement différentes communautés. Les indices de diversité doivent être traduits en *nombre équivalent d’espèces* qui correspond au nombre d’espèces qu’aurait la communauté étudiée si toutes les espèces avaient la même abondance. Ce nombre équivalent d’espèces, ou *nombre de Hill*, est obtenu par transformation des valeurs obtenues selon une exponentielle à base q .⁴⁵

44. Shannon1948 ;
Simpson1949 ;
Tothmeresz1995.

45. Hill1973.

Les mesures de diversité utilisées dans la suite de ce travail sont donc la traduction intelligible en nombre équivalent d’espèces d’un panel d’indices combinant richesse et équitabilité de différentes façons pour capter toute structure de diversité.

Résolution du biais d'échantillonnage

En pratique aucun inventaire n'est exhaustif et l'étude de la diversité se heurte aux biais d'échantillonnage qui sous-estiment la richesse et faussent l'abondance des espèces. Corriger ces biais nécessite d'estimer les abondances réelles à partir des observations et des relations mathématiques reliant les abondances des différentes espèces. La première méthode développée correspond à la formule des fréquences de Turing⁴⁶ où l'abondance réelle * s_v^n d'une espèce observée v fois dans un échantillonnage de n individus dépend du nombre d'espèces observées également v fois et du nombre d'espèces observées $v+1$ fois @ref{eq=formGoodTuring} :

$$\alpha_v = \frac{(v+1)}{n} \frac{s_{v+1}^n}{s_v^n} \quad (1.3)$$

Les singltons (espèces observées une seule fois) et les doubletons (espèces observées deux fois) sont ici particulièrement intéressants car il permettent d'estimer le nombre s_0^n d'espèces manquées observées zéro fois ($s_0^n = \frac{s_1^n}{n}$) et donc de corriger le biais d'échantillonnage de la richesse.

De nombreuses méthodes ont repris cette relation en y intégrant notamment la notion de *taux de couverture* qui quantifie l'effort d'échantillonnage d'un inventaire et permet de savoir quelle proportion de la communauté a été échantillonnée.⁴⁷ La correction la plus adéquate a été déterminée pour chaque taux de couverture et les estimateurs de la diversité sont aujourd'hui très fiables.⁴⁸

46. Good1953.

47. Dauby2012.

48. Chao2015 ; Marcon2015b.

Diversité fonctionnelle

Les mesures de diversité décrites précédemment, appelées diversité neutre, considèrent toutes les espèces de la même façon quelles que soient leurs caractéristiques biologiques ou phylogénétiques. Ces caractéristiques peuvent cependant facilement intégrer les mesures de diversité au même titre que la richesse et l'équitabilité, en passant pas la similarité entre espèces. Une communauté sera d'autant plus diverse que les espèces qui la constituent sont différentes. Pour des communautés végétales la diversité phylogénétique considère les distances entre espèces dans un arbre phylogénétique et la diversité fonctionnelle considère leurs différences morphologiques ou physiologiques 1.3.

La similarité au sein d'une communauté est intégrée sous la forme d'une matrice de distances entre espèces calculée sur la base de leur phylogénie ou de leurs traits fonctionnels. Les traits fonctionnels sont les caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques des espèces, ils déterminent le fonctionnement des individus, leur per-

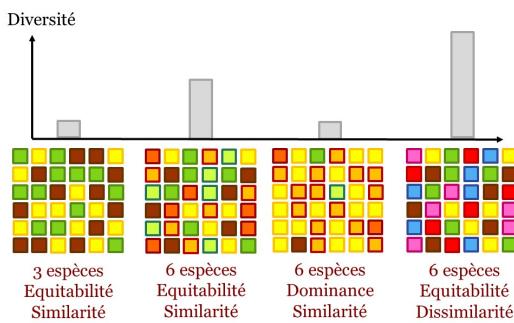


FIG. 1.3 : Troisième composante de la diversité : la similarité entre espèces basée sur des distances phylogénétiques ou taxonomiques

formance en termes de croissance et de survie, et leurs interactions avec l'environnement.⁴⁹ L'approche fonctionnelle qui décrivit les espèces et les individus selon leurs caractéristiques biologiques a été largement adoptée en écologie. Elle permet d'une part de réduire la dimensionnalité des communautés, indispensable pour l'étude d'écosystèmes aussi riches que les forêts tropicales, et de comparer les communautés quelle que soit leur composition en espèces.⁵⁰ D'autre part l'approche fonctionnelle permet d'appréhender directement la diversité des communautés et leur fonctionnement, la composition et diversité fonctionnelle étant interprétables en termes d'utilisation des ressources et de flux de matière et d'énergie. Enfin, cette approche appréhende la signature fonctionnelle des perturbations et permet d'identifier et de quantifier les processus écologiques déterminant la réponse des communautés aux perturbations.⁵¹ Spécifiquement, l'approche fonctionnelle appréhende l'importance des processus déterministes dépendant par les caractéristiques biologiques des espèces. L'exclusion d'espèces non adaptées à l'environnement se traduira par une aggrégation de la communauté dans l'espace des traits fonctionnels et une diminution de sa diversité fonctionnelle, tandis que l'exclusion compétitive limitant les similarités entre espèces se traduira par une dispersion des traits fonctionnels de la communauté et une augmentation de la diversité fonctionnelle.⁵²

49. **Violle 2007b.**

50. **Begon 2006 ; Scheiter 2013 ; Mouillot 2013a ; Sakschewski 2016.**

51. **Funk 2017.**

52. **McGill 2006 ; Kunstler 2012.**

L'approche fonctionnelle nécessite de choisir judicieusement les traits intégrés aux indices de diversité. Une vaste littérature a permis d'identifier les traits clés représentatifs de l'écologie et de la croissance des espèces et de leur influence sur le fonctionnement de l'écosystème.⁵³ Les traits foliaires tout d'abord, déterminant la stratégie d'acquisition et d'allocation des ressources lumineuses, définissent un "spectre économique foliaire". Ce spectre oppose les espèces à larges feuilles fines ayant une forte capacité photosynthétique et donc une acquisition rapide des ressources, aux espèces à petites feuilles coriaces

53. **Reich 2014.**

^{54.} Chave2009 ; Valverde-Barrantes2017.

^{55.} Reich1997 ; Wright2004.

^{56.} Westoby1998 ; Herault2011.

^{57.} Kattge2011 ; Perez-Harguindeguy2013.

^{58.} <http://www.ecofog.gf/Bridge/>

^{59.} Grime1998.

^{60.} Carmona2016.

et résistantes. Un gradient similaire s'applique aux traits racinaires et aux propriétés du bois, opposant les espèces aux tissus légers et à croissance rapide, aux espèces aux tissus denses mobilisant plus de ressources.⁵⁴ Les stratégies d'acquisition déterminent la stratégie de croissance des espèces : tandis que les “acquisitives” auront une croissance rapide et une courte durée de vie, les “conservatives” auront une croissance plus lente mais une meilleure résistance aux conditions environnementales éprouvantes.⁵⁵ A ces traits fonctionnels mesurables à l'échelle de l'individus s'ajoutent des *traits d'histoire de vie* mesurables à l'échelle de l'espèce. Parmi ces traits la masse des graines et la hauteur moyenne maximale des arbres à l'âge adulte sont particulièrement représentatifs des stratégies de croissance, de survie et de reproduction.⁵⁶ L'engouement récent de l'écologie pour l'approche fonctionnelle a de plus permis la création de bases de données fonctionnelles conséquentes et standardisées qui rendent possibles l'approche fonctionnelle à l'échelle des communautés^{57 58}

L'approche fonctionnelle considère la diversité des communautés mais également leur composition fonctionnelle mesurable par les valeurs moyennes de traits pondérées par l'abondance des espèces (*Community Weighted Means, CWM* en anglais). L'abondance des caractéristiques fonctionnelles détermine à la fois le fonctionnement et la résilience des communautés. D'après la théorie du “ratio de biomasse”,⁵⁹ le rôle d'un individu dans l'écosystème dépend de la fraction de biomasse qu'il représente et le fonctionnement des communautés repose sur les espèces dominantes tandis que les espèces rares ont peu d'influence.

Par ailleurs la répartition d'abondance des traits fonctionnels amène à la notion de redondance fonctionnelle qui quantifie le nombre d'espèces partageant les mêmes valeurs de traits. La redondance fonctionnelle, souvent élevée en forêt tropicale, permet aux communautés de perdre des espèces sans nécessairement voir disparaître leur rôle dans l'écosystème : la redondance détermine en partie la résilience des communautés et atténue l'impact des perturbations. La redondance fonctionnelle d'une communauté se mesure dans l'espace fonctionnel à partir de la densité de probabilité de traits (*Traits Density Probability, TDP* en anglais) de chaque espèce.⁶⁰ Les densités des espèces d'une communauté pondérées par leur abondance sont additionnées pour donner la redondance fonctionnelle sur l'ensemble de l'espace fonctionnel ou sur un espace restreint 1.4.

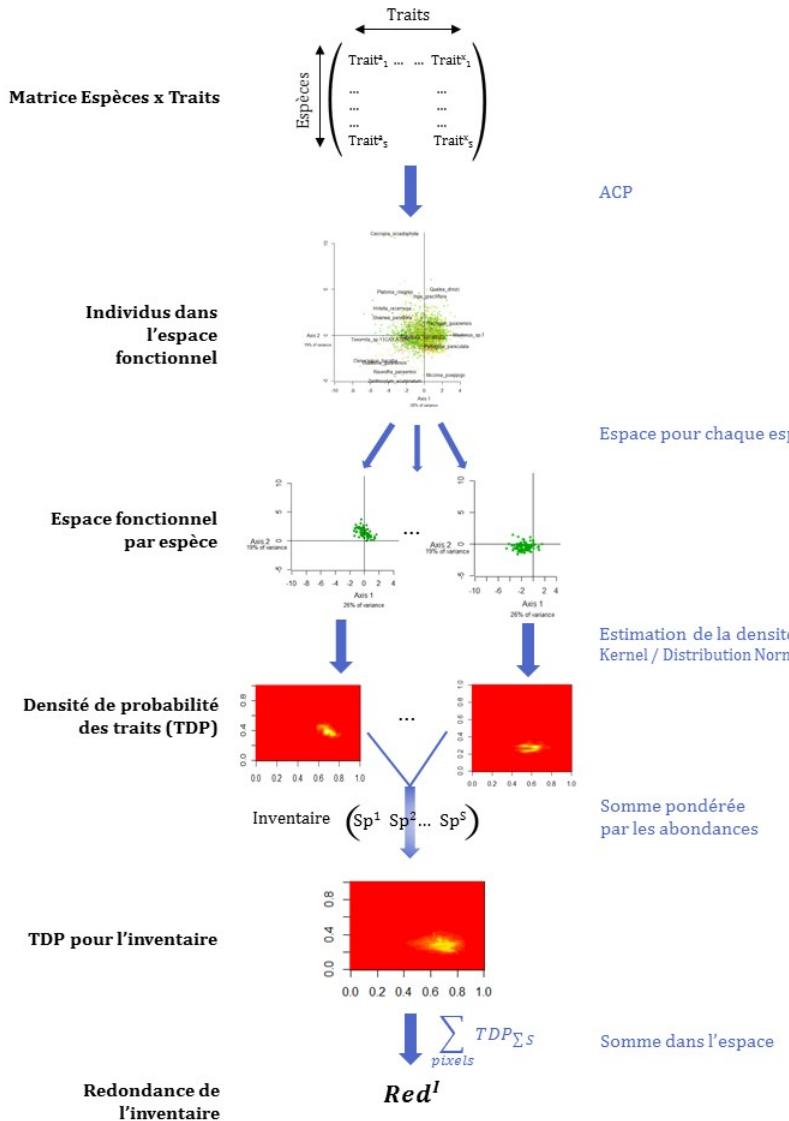


FIG. 1.4 : La redondance fonctionnelle est la somme des chevauchement entre espèces dans l'espace fonctionnel. Les individus de la base de données fonctionnelle sont représentés dans un espace à 2 dimensions grâce à une analyse en composantes principales (ACP). Une estimation par noyau estime ensuite la densité de probabilité des traits (TDP) de chaque espèce. La somme de ces densités pondérées par l'abondance des espèces donne enfin la redondance fonctionnelle de la communauté, interprétable comme le nombre d'espèces qui peuvent disparaître sans diminuer l'espace fonctionnel de la communauté.

1.5 La Guyane Française et l'exemple de la station de Paracou

Le bassin Amazonien est région de forêt tropicale humide où la biodiversité est la plus élevée.⁶¹ La Guyane française est une région de 83 846 km² au Nord-Est du bassin Amazonien entre le Suriname et le Brésil recouverte à 95% de forêt.

Le contexte Guyanais

La région appartient au bouclier des Guyanes qui s'étend de l'Amapa au Brésil jusqu'au delta de l'Orénoque au Venezuela. Formé il y a plus de 2 milliards d'années, le bouclier des Guyanes est un assemblage d'unités géomorphologiques façonnées par une succession d'épisodes géologiques, climatiques et marins. Les conditions pédologiques, climatiques et topographiques y influencent les processus écologiques tels que les migrations d'espèces et leur filtrage environnemental et déterminent la composition et la diversité du couvert végétal.⁶²

Le relief Guyanais présente une grande diversité topographique qui alterne entre des collines jusqu'à 50m d'altitude, et des bas-fonds humides. Les sols sont des Acrisols recouvrant une couche de saprolite transformée peu perméable qui entraîne un drainage latéral des précipitations. La profondeur des sols, leur composition et leur capacité de rétention et de drainage de l'eau sont très hétérogènes.⁶³

Le climat est un climat tropical humide, principalement marqué par le régime des précipitations. La température moyenne y est de 26°C et reste constante au cours de l'année tandis les précipitations moyennes annuelles varient de 2 000 à 4 000 mm.an⁻¹ et montrent une grande variabilité spatiale et temporelle. Les précipitations suivent un gradient est-ouest décroissant et une forte variabilité au cours de l'année, avec une saison humide entre novembre et avril et une saison sèche d'avril à mi-juillet durant laquelle les précipitations sont inférieures à 50 mm.⁶⁴

La forêt Guyanaise est une forêt équatoriale sempervirente ombrophile de plaine. D'une richesse incroyable, elle accueille plus de 7 000 espèces végétales (hors champignons) dont 1 500 espèces d'arbres et une richesse faunistique toute aussi incroyable.⁶⁵ La composition taxonomique des arbres est très variable sur le territoire. Plusieurs patrons de composition ont été mis en évidence avec une dominance au Nord-Ouest de *Lecythidaceae* et *Cesalpinaeae* et au Sud-est de *Burseraceae* et *Mimosaceae*.⁶⁶

^{61.} Gentry1988.

^{62.} Guitet2015.

^{63.} Ferry2010 ; Robert2003.

^{64.} Wagner2011.

^{65.} DeNoter2008.

^{66.} Sabatier1989 ; Sabatier1999 ; Guitet2015.

Paracou, plus de 30 de suivi de la forêt Amazonienne

Le dispositif de Paracou, installé entre les communes de Kourou et de Sinnamary ($5^{\circ}18'N$ and $52^{\circ}53'W$), a été mis en place en 1984 pour étudier l'impact de l'exploitation forestière sélective sur les peuplements forestiers. Le dispositif comprend à l'origine 12 parcelles de 6.25 ha ayant subi en 1987 un gradient de perturbations. Le traitement de perturbation a été attribué selon un dispositif aléatoire de trois réplications de 4 traitements : parcelles témoins (T_0) sans intervention, traitement 1 (T_1) avec coupes d'abattage, traitement 2 (T_2) avec abattage et éclaircies par annélation, traitement 3 (T_3) avec abattage, éclaircies et coupe de bois de chauffage 1.1.

TAB. 1.1 : Intervention table, summary of the disturbance plot treatments in Paracou.

Treatment	Timber	Thinning
Control	-	-
T1	DBH ≥ 50 cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	-
T2	DBH ≥ 50 cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH ≥ 40 cm, non-valuable species, $\approx 30 \text{ trees.ha}^{-1}$
T3	DBH ≥ 50 cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH ≥ 50 cm, non-valuable species, $\approx 15 \text{ trees.ha}^{-1}$

En 1990, trois parcelles de 6.25ha et une parcelle de 25ha (respectivement parcelles 13, 14, 15 et 16) ont été ajoutées au dispositif pour l'étude et le suivi de la diversité en forêt non perturbée 1.5.

Sur l'ensemble du dispositif sont recensées 591 espèces d'arbres appartenant à 223 genre et 64 familles botaniques, principalement les *Fabaceae*, les *Chrisobalanaceae*, les *Lecythidaceae* et les *Sapotaceae*. Les températures annuelles atteignent 26°C et les précipitations 2 980 mm.an $^{-1}$ de mi-août à mi-novembre, avec une saison sèche d'un mois en mars.⁶⁷

67. Wagner 2011.

Méthodes d'inventaires

Depuis la mise en place du dispositif en 1984 toutes les parcelles sont inventoriées chaque année à la saison sèche à partir de mi-juillet. Tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre à 1.30 m (diamètre à hauteur de poitrine, *DBH* en anglais) sont identifiés, numérotés et cartographiés. Les arbres morts sont relevés chaque année et notés en précisant le type de mort (mort sur pied, chablis primaire ou chablis secondaire).

Lorsqu'un arbre atteint 10 cm il est comptabilisé dans les inventaires et sera mesuré chaque année. Il est identifié dans un premier temps par un nom commun, ou nom *vernaculaire*, attribué par l'équipe de terrain. En 1984, 62 espèces commerciales étaient identifiées par un nom commun propre tandis que toutes les autres espèces étaient regroupées sous deux noms vernaculaires distinguant les pal-

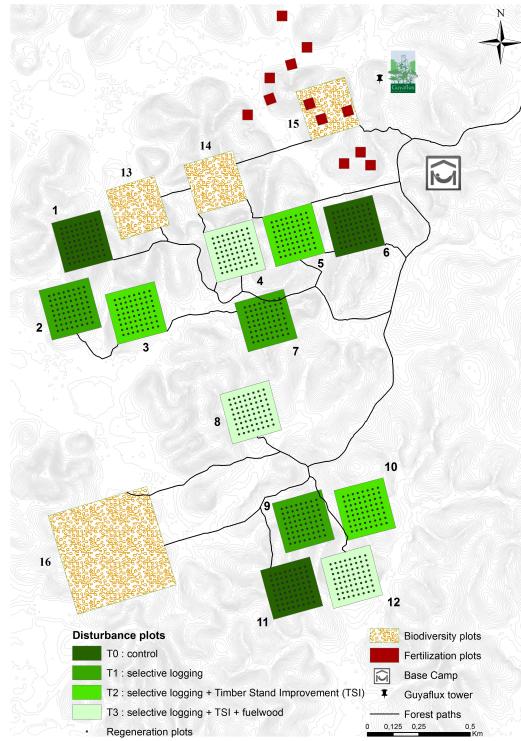


FIG. 1.5 : Dispositif expérimental de Paracou, schéma des 16 parcelles de suivi des dynamiques forestières. La couleur des parcelles indique l'intensité de perturbation appliquée à 9 des parcelles en 1984 (voir le tableau 1).

miers des espèces arborées. Cette identification en nom vernaculaire s'est précisée par la suite et aujourd'hui 235 noms vernaculaires différents sont recensés pour l'ensemble du dispositif sur les 30 ans de suivi. Des campagnes d'identification botanique au cours desquelles les arbres sont identifiés au niveau espèce botanique ont été mises en place à partir de 2003 et se poursuivent depuis tous les 5 à 6 ans.

L'histoire des inventaires botaniques s'étant construite petit à petit au gré des nouveaux projets et des forces en présence, la précision et le taux d'identification botaniques sont donc variables au cours du temps et entre les parcelles. Ceci génère des incertitudes taxonomiques importantes lorsque les arbres n'ont qu'une identification en nom vernaculaire : un no vernaculaire correspondant souvent à plusieurs noms botaniques et inversement.⁶⁸

68. Oldeman1968.

1.6 Problématique et plan de la thèse

La travail présenté ici cherche à expliciter la réponse des communautés d'arbres en forêts tropicales en termes de diversité et de composition taxonomique et fonctionnelle. Nous déterminerons les trajectoires taxonomiques et fonctionnelles des communautés après

perturbation et en interpréterons les processus sous-jacents. Nous discuterons des règles écologiques d'assemblage d'espèces qui restent débattues en forêts tropicales et de la résilience des communautés. Ce travail nous permettra de discuter d'une gestion sylvicole durable adaptée au contexte des forêts Néotropicales et de nouvelles perspectives pour la modélisation de la diversité des communautés. Le document s'organise en trois chapitres correspondant à trois articles scientifiques soumis ou en cours de soumission.

- Le premier chapitre présente le développement d'un estimateur de la diversité taxonomique et fonctionnelle palliant les incertitudes taxonomiques inhérentes aux inventaires forestiers. L'estimateur se base sur les probabilités d'associations entre noms vernaculaires et noms botaniques pour propager les incertitudes taxonomiques aux mesures de diversité. La méthode d'estimation, qui sera employée dans la suite de ce travail, est tout d'abord calibrée pour obtenir une estimation de la diversité la plus précise possible en fonction des données disponibles. Par ailleurs l'estimateur sera appliqué au cas des inventaires forestiers pré-exploitation pour tester la validité de la méthode et proposer un protocole d'inventaire optimisant le coût et la précision de ces inventaires.
- Le deuxième chapitre présente les trajectoires de composition, de diversité et de redondance taxonomique et fonctionnelle des parcelles de Paracou. Ces trajectoires sur 30 ans permettent de clarifier la restauration cyclique de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés. Les trajectoires ont montré le découplage entre trajectoires taxonomiques divergentes, maintenant les différences initiales, et trajectoires fonctionnelles convergentes, soulignant l'homogénéité fonctionnelle entre les communautés. Ce découplage a pu s'expliquer par les changements de redondance fonctionnelle après perturbation, qui s'est avérée être l'élément déterminant de la résilience des communautés. Enfin, les trajectoires ont validé la théorie des perturbations intermédiaires pour la diversité taxonomique et confirmé l'importance de l'intensité de perturbation pour la durée de la restauration taxonomique.
- Dans le troisième chapitre nous étudions spécifiquement les trajectoires de diversité et de composition des communautés recrutées après perturbation et leurs similarités par rapport aux communautés initiales. Les trajectoires du recrutement ont permis de distinguer trois phases de succession distinctes déterminant la réponse des communautés après perturbation. Conformément aux modèles reconnus la succession des communautés

est définies par l'émergence de processus de recrutement déterministes puis le retour aux processus stochastiques propres aux communautés matures. Ces trajectoires ont permis de confirmer un temps de restauration des communautés de plusieurs décennies et de clarifier les risques d'extinction locale d'espèces ou d'altération persistante des communautés dans le cas de rotation trop courtes.

- Dans une dernière partie nous proposons un retour sur les résultats obtenus au cours de cette thèse, en reprenant spécifiquement les processus écologiques sous-jacents les trajectoires après perturbations et en clarifiant les réponses taxonomique et fonctionnelles des communautés. Nous proposons à la lumière de ces résultats une discussion des modes de gestion sylvicoles allant vers une exploitation durable des forêts. Enfin, nous proposons quelque perspectives vers la modélisation de la diversité des communautés et ses applications.

CHAPITRE 2

Des inventaires forestiers aux trajectoires de diversité, le problème universel de l'incertitude

La biodiversité des forêts tropicales reste largement méconnue malgré son importance pour le fonctionnement des écosystèmes et le maintien des biens et les services qu'ils rendent. Parmi les espèces tropicales inventoriée en milieu tropical un grand nombre ne correspond qu'à l'observation d'un unique individu,¹ et la précision des inventaires reste fortement contrainte par le coût financier et la main d'œuvre qu'ils représentent. Ceci limite la précision des mesures et l'importance des suivis de biodiversité et restreint en particulier l'étude de la distribution des espèces et de la dynamique des communautés dans le temps. Dans ce contexte il est indispensable de développer des méthodes pour améliorer la précision des inventaires et la valorisation des données disponibles.²

1. Feeley 2011.

2. Baraloto 2012.

2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques

Pour diminuer le coût et le délais des inventaires l'emploi des noms vernaculaires plutôt que des noms botaniques précis a été largement adopté. Les noms vernaculaires sont mieux connus, plus faciles à attribuer car souvent basés sur des critères morphologiques, et ne nécessitent pas de vérification ultérieure à partir d'herbiers. L'usage des noms vernaculaires entraîne cependant des incertitudes taxonomiques importantes, limitant la précision des mesures de diversité. Les noms vernaculaires correspondent en effet à plusieurs noms botaniques et ces correspondances varient au cours du temps et selon les équipes de terrain.³ De plus, ces correspondances vernaculaires/botaniques multiples ne permettent pas des mesures directes

3. Oldeman 1968.

de la diversité fonctionnelle, les bases de données fonctionnelles fournissant des informations à l'échelle des noms botaniques. Pour pallier ces difficultés, nous proposons ici un estimateur de la diversité permettant de transcrire les inventaires vernaculaires en inventaires botaniques et d'intégrer les incertitudes taxonomiques aux mesures de diversité. Une fois calibré cet estimateur a été employé pour l'ensemble des mesures de diversité taxonomique et fonctionnelle développées dans le suite de ce travail. Par ailleurs l'estimateur de diversité a été appliqué au contexte des inventaires pré-exploitation qui, nombreux et réalisés sur de grandes surfaces, sont une source d'information incontournable⁴ pour l'étude et la gestion de la biodiversité en forêt tropicale. Dans ce contexte, l'analyse de la performance de l'estimateur a permis de proposer une méthode d'inventaire optimisant les coût et la précision des inventaires.

L'estimateur se base sur la reconstitution d'inventaires complets en noms botaniques, générés à partir des probabilités d'association entre noms vernaculaires et botaniques. Dans un premier temps l'estimateur a été calibré en déterminant la source d'information la plus adaptée au calcul des probabilités d'associations vernaculaires/botaniques. Deux sources d'informations sont disponibles pour estimer ces probabilités : les inventaires réels donnant une fréquence d'association observée et les tables générales listant les associations vernaculaire/botaniques possibles à partir de dires d'experts (équipes de terrain, taxonomiqtes, etc.). Une fois calibré, l'estimateur de diversité a été appliqué à des inventaires pré-exploitation. Cette étude a permis d'une part d'évaluer la fiabilité des inventaires selon l'effort d'identification (pourcentage d'espèces identifiées en nom botanique) et l'effort d'échantillonnage (nombre d'arbres pré-inventoriés pour calculer les probabilité d'association vernaculaire/botanique). D'autre part l'étude a permis de proposer une méthode d'inventaire optimisant le coût et la précision des inventaires.

2.2 Application de l'estimateur aux inventaires de Paracou

Profils d'incertitude taxonomique

Dans le cas de dispositifs expérimentaux tels que Paracou le degré d'indétermination taxonomique correspond à un pourcentage d'arbres, toutes espèces confondues, n'ayant pas été identifiés en nom botanique. La fiabilité de l'estimateur de diversité a été évaluée en simulant un gradient d'indétermination taxonomique à partir d'inventaires botaniques complets 2.1.

Les estimateurs de richesse et d'équabilité (diversité de Shannon

⁴. terSteege2000; Guitet2014.

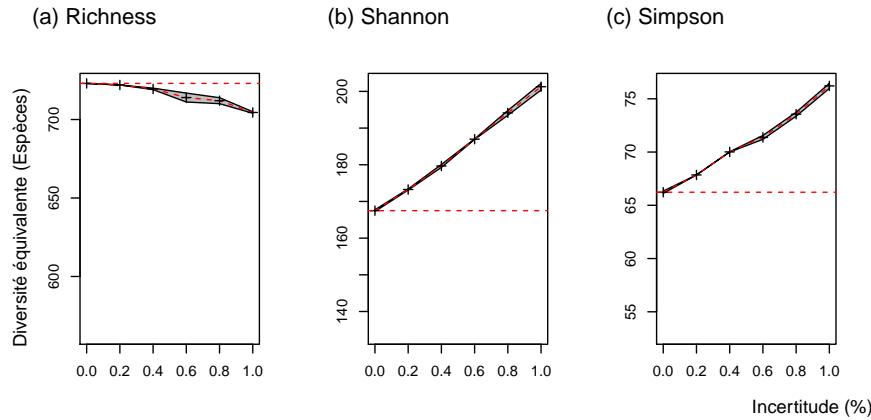


FIG. 2.1 : Biais de l'estimateur pour les diversité de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

et Simpson) sont d'autant plus biaisés que le degré d'indétermination est élevé. Tandis que la richesse est sous-estimée, l'équitabilité est sur-estimée : l'estimateur tend donc à homogénéiser les distributions d'abondance. Un nom vernaculaire a plus de chances d'être associé à une espèce abondante (plus fréquente) qu'à une espèce rare et donc la queue de distribution en espèces rares n'est pas correctement reproduite. Ce biais de l'estimateur semble difficile à formaliser car il dépend de la relation entre rareté et probabilité d'indétermination des espèces, ce qui rend pour le moment difficile toute correction formelle.

Dans la suite de ce travail nous avons choisi de pallier ce biais de l'estimateur en nous rapportant au niveau taxonomique supérieur et en étudiant la diversité au niveau du genre botanique. Dans le cas d'une mesure rapportée au genre, l'estimateur de la richesse reste peu biaisé jusqu'à un seuil d'indétermination de 80% au delà duquel la richesse est trop sous-estimée. L'équitabilité est surestimée, d'autant plus que le degré d'indétermination est élevé (diversités de Shannon et de Simpson), mais le biais ne dépasse pas 10% de la diversité réelle 2.2.

Dans le cas de Paracou, la détermination des parcelles est variable au cours du temps et entre les parcelles. Au moment de travail, dans les parcelles contrôle et du traitement 3 moins de 5% des arbres n'ont pas d'identification botanique, tandis que les parcelles du traitement 1 ou 2 restent mal déterminées (30% d'indétermination pour certaines parcelles). Les trajectoires de diversité seront donc étudiées en termes de différence à l'état initial de chaque parcelle. Pour l'état initial nous prendrons comme référence les inventaires 5 ans après exploitation, date à partir de laquelle l'incertitude des inventaires reste stable.

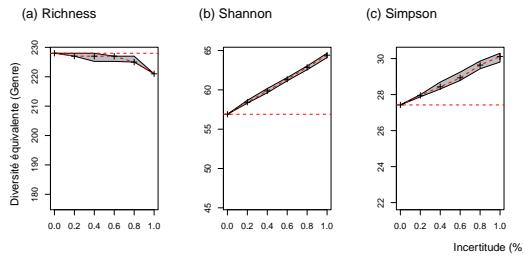


FIG. 2.2 : Biais de l'estimateur pour les diversité en genre botanique de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

2.3 Application de l'estimateur au cas des inventaires pré-exploitation

Comprendre et anticiper le devenir des forêts tropicales dans le contexte actuel requiert un suivi temporel des communautés et des mesures de diversité précis. Le coût des inventaires forestiers conduit cependant la majorités à être réalisés en noms vernaculaires, malgré que ceux-ci impliquent d'importances incertitudes taxonomiques. Plusieurs méthodes ont été proposées pour pallier ces incertitudes mais aucune n'est encore adaptée à des suivi de diversité fonctionnelle ou à petite échelle spatiale. Nous proposons ici un estimateur de diversité adaptable à chaque inventaire particulier et intégrant les incertitudes botaniques inhérentes aux inventaires forestiers. Nous avons calibré l'estimateur de diversité à partir d'un large inventaire en forêt Néotropicale et la simulation de gradients d'incertitude taxonomique et d'effort d'échantillonnage ont permis de déterminé un protocole d'inventaire idéal optimisant le coût des inventaires et la précision de l'estimateur. Notre analyse a d'une part souligné la nécessité d'avoir recours à des inventaires réels et à une expertise botanique de terrain par assurer la fiabilité de mesures de diversité. D'autre part nous avons pu identifié un protocole idéal assurant une estimation de la diversité avec un intervalle de confiance de 10%, basé sur l'inventaire de 3 000 arbres au minimum et sur une effort d'identification taxonomique de 80% des espèces.

Inescapable Taxonomists : Workable Biodiversity Management Based on a Minimum Field Work

Abstract

Assess the fate of Neotropical forests requires to accurately measures forest diversity and reliably monitor forest communities. The costs of botanical inventories and the taxonomic complexity of Neotropical forests make forest inventories in vernacular names the most efficient approach today, although these hold high botanical uncertainty and limit the accuracy of diversity measures. Several methods were proposed to compensate these botanical uncertainties but none reliably assessed functional and fine-scale diversity surveys. We developed a polyvalent diversity estimator workable in numerous specific cases based on the propagation of botanical uncertainties. The estimator was calibrated with a large neotropical inventory and the simulations of uncertainty and sampling effort gradients allowed to determined an ideal inventory protocol optimizing the costs and the accuracy of forest inventories.

Our study first advocated of necessity of real inventories and the inescapable recourse to taxonomists to ensure reliable diversity estimations. An ideal inventory protocol based on a sampling effort of 3 000 trees and on an identification effort of 80% of the species was identified and ensured diversity estimations with a 10% error.

Introduction

The variety of tree species, their assemblages in space and their dynamics in time are determinant of forests productivity and functioning.⁵ Preserve tree diversity is crucial to maintain forests functioning and services, specifically in hyper-diverse tropical forests where the biodiversity is as threatened as it is valuable and unexplored.⁶ Handling the conservation and management of tree diversity requires setting sensible protection areas and sustainable forest management calibrated according to diversity patterns in space and time and their determinants.⁷

Correctly measure, map and manage forests biodiversity require accurate and large forest monitoring. The precision of forest inventories, though, is often limited by their significant cost in terms of time, money, and logistic.⁸ Sampling methods were optimized to minimize these costs and maximize inventory accuracy. Some approaches would restrict inventories to some DBH or height classes, to specific taxa, or would opt for inventories at family or genus level. These methods efficiently translated biodiversity patterns at regional scales and along wide ecological gradients.⁹ However, these methods were

5. Cardinale2012.

6. Barlow2018.

7. Margules2000; Purvis2000;
Gibson2011a; FAO2014;
Sist2015.

8. Feeley2011; Baraloto2013.

9. Steege2000; Higgins2004;
Rejou-Mechain2011; Pos2014.

10. Baraloto2013; Phillips2003a; Guitet2014b; Vellend2008; Prance1994.

11. Hawes2012; Guitet2014b.

12. Rejou-Mechain2011.

13. Oldeman1968.

14. Feldpausch2006; TerSteege2006; Rejou-Mechain2008; Rejou-Mechain2011.

15. .

16. Molino2009.

17. Guitet2014b; Guitet2013.

either limited to small areas (under 1ha), sometimes remained biased or holding significant uncertainty, and usually proved limited to detect subtle diversity aspects and to desentangle richness from equitability parameters.¹⁰ Another approach proposed to use inventories in vernacular names instead of botanical species. Vernacular names indeed are easier to attribute, more common and usually do not require vouchers collection or posterior botanical identification. The reliability of vernacular names may be high at genus level, but this proved highly variable across tropical regions : while this reliability was estimated around 60-70% in French Guiana¹¹ to ranges from 32% to 67% in Central Africa.¹² The multiple and variable associations between botanical and vernacular names then entail significant botanical uncertainties that should not be ignored.¹³ Besides, rough vernacular inventories would not allow functional and phylogenetic approaches, that require identification at the botanical species to comply with phylogenetic and functional database. However the approach through vernacular names deserves further attention. First, it gives the opportunity to analyze pre-logging inventories conducted in large areas by logging companies. Second, as exhaustive inventories, they allow some post-process based on vernacular/botanical names association and allow the building of reliable diversity estimators.¹⁴ Following this idea Guitet2014b¹⁵ proposed a framework propagating vernacular names taxonomic uncertainties in diversity measures. The propagation framework was based on Monte-Carlo processes estimating forest diversity from the vernacular-botanical name association. These association combined prior information from both general taxa-abundance correspondence table¹⁶ and reference field inventories. The framework successfully rendered the ranking of plots diversity, but remained restricted to large environmental gradient and for highly different communities.¹⁷ In this study we offer to refine this framework and adapt it to diversity estimation at smaller spatial scales. The following diversity estimator is based on the specific case of the studied community and the inventory protocol. The diversity estimator besides suits all inventories whatever the ratio of botanical determination, *i.e.* ratio of vernacular compared to botanical names. It besides suits experimental specific as well as pre-logging inventories where only the commercial or most recognizable species are identified at species level.

Such diversity estimator allows maximizing the accuracy of diversity measures while minimizing the sampling effort, *i.e.* the size of inventoried communities and the number of accurately identified species. In this perspective we thought to calibrate an ideal inventory protocol optimized in terms of sampling effort and determination degree. From a real inventory, with complete vernacular and botanical identifications, we simulated ranges of sampling efforts and identifi-

cation degrees along which we examined the bias and variability of the diversity estimator.

In this study we (*i*) redesigned a diversity estimator based on a Bayesian framework accounting for both general taxa-association tables and specific field inventories, and (*ii*) applied the estimator to a real Neotropical forest inventory to determine the sampling effort and determination degree of an ideal inventory protocol.

Methods

Study community

We based our analyses on the inventory of a Neotropical rainforest, from the Paracou Research Station in French Guiana ($5^{\circ}18'N$ and $52^{\circ}53'W$). The experimental site stands in a lowland tropical rainforest with a flora dominated by *Fabaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Leptiodaceae* and *Sapotaceae* families. Mean mean annual temperature is $26^{\circ}C$. and the mean annual precipitations average $2980mm.y^{-1}$ (30-y period) with a 3-months dry season ($< 100mm.months^{-1}$) from mid-August to mid-November and a one-month dry season in March.¹⁸ Elevation ranges between 5 and 50 m and soils correspond to thin acrisols over a layer of transformed saprolite with low permeability, generating lateral drainage during heavy rains.¹⁹ We used the 2015 inventory of six permanent plots of undisturbed forest (6.25ha each, 37.5ha inventoried in total). During inventories trees are identified first with a vernacular name assigned by the forest worker team, and afterward with a scientific name assigned by botanists during regular botanical campaigns. The community inventoried encompasses 22 904 trees belonging to 375 species and 63 families, identified by 290 different vernacular names. The initial taxonomic uncertainty was 3% of the community, *i.e.* the proportion of trees not identified with a botanical name.

^{18.} Wagner 2011.

^{19.} IUSS Working Group WRB 2015.

Diversity measures

Among the large panel of diversity indices we examined here the family of q-generalized (Tsallis) entropy, widely adopted to assess all aspects of taxonomic, functional and phylogenetic diversities. The Tsallis diversity indices derive from a general formula, modulated by an order q emphasizing species frequency (2.1).

$$^qD = \sum_{i=1}^N (p_i^q)^{\frac{1}{1-q}} \quad (2.1)$$

In the diversity formula, species relative abundance p_i in a community of N species is raised at the power q that is the order of the diversity. The higher the order q , the higher the emphasis on

common vs. rare species, so browsing a range of order q corresponds assess a gradient balance between richness and evenness. The formula retrieves species richness for $q = 0$, Shannon diversity for $q = 1$ where richness and evenness are equally accounted for and Simpson diversity, that can be understood as the diversity of common species, for $q = 2$. The Tsallis diversity indices would eventually be converted into equivalent number of species in our framework. The conversion in equivalent number of species, through Hill transformation, allows understandable analysis and comparisons among communities.²⁰

^{20.} Hill1973; Keylock2005; Jost2006.

Diversity estimator

The estimation framework is based on the diversity distribution measured on theoretical, fully determined communities. Theoretical inventories are simulated 1 000 times from the real incomplete inventory, through the replacement by a Monte-Carlo scheme of vernacular names by botanical ones.

The vernacular-botanical replacement are based on the association probability between each vernacular names and the botanical names inventoried. For each vernacular name the association model follows a multinomial distribution $M([s_1, s_2, \dots, s_N], [\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_N])$, with $[\alpha_i]$ the association probability of botanical name s_i with the vernacular name.

The association probability vectors $[\alpha_v]$ were determined with a Bayesian framework based on the combination of botanical expertise and observed associations. First, the estimation of $[\alpha_v]$ accounted for prior information from experts' knowledge in the form of a general taxa-association table listing all botanical names likely corresponding to the vernacular name v . From this general table, the probability $\lambda_i = 1/m_v$ was attributed to each of the m_v botanical names with a confirmed association with v . When no association was established the probability $\lambda_i = \epsilon / (N - m_v)$ was attributed to the botanical name, with ϵ standing for a background noise set to 0.01 here. Second, the estimation of $[\alpha_v]$ accounted for observed inventories giving real association frequencies ϕ_i between v and the m'_v botanical names with observed association. Similarly, the association probability $\lambda_i = \epsilon / (N - m'_v)$ was attributed to botanical names with no observed association. The final $[\alpha_v]$ distribution was modeled by a Multinomial-Dirichlet scheme combining the two vectors $[\lambda^v]$ and $[\phi^v]$.²¹

^{21.} McCarthy2007.

To test the relevance of the general table and observed inventories information, we tested a range of weighting w . Assuming a distribution of $[\phi^v]$ conditionally to $[\alpha^v]$ the weighting returned the formula (2.2).

$$[\alpha_i^v] : \left[\alpha_i^v |_{(1-w)\lambda_i^v, w.\phi_i^v} \right] = Dirichlet \left((1-w)\phi_i^v + w.\lambda_i^v \right) \quad (2.2)$$

When $w = 0$ only observed inventories were considered, when $w = 0.5$ both information were equally accounted for and when $w = 1$ only the general taxa-association table was considered.

Simulation of determination and sampling effort gradients

The estimator was calibrated in comparing several methods for the vernacular/botanical association probability (corresponding to different values of w , the balance between general table and observed inventories). The performance of the estimator was examined regarding its bias, *i.e.* the difference between the estimation and the real diversity, and its variability, *i.e.* 95% confidence interval.²² For each computation method the performance of the estimator was examined along a determination gradient (corresponding to an increasing number of species only identified in vernacular name). As rare species had more chance to be undetermined (Kendall test, $\tau = -0.46, p < 10^{-16}$), the trial of ignored determination followed botanical names abundance ($p_{undetermined} = f_i^{-0.1}$, with f_i botanical name frequency).

22. Baltanas2009.

Different inventory specific cases were then tested in examining the bias and variability of the estimator along a sampling effort gradient (corresponding to an increasing number of trees, from 500 to 22 000 trees, used to compute the vernacular/botanical association probability). Along the sampling effort gradient the estimations were performed on the fully undetermined inventory, *i.e.* without any botanical identification.

Results

The response to determination effort, and the design of an ideal framework

Along the indetermination gradient, when considering both general taxa-association table and observed inventory the diversity was increasingly overestimated (Fig. 2.3). This overestimation increased with the order of diversity q , while it was not significant for the richness ($q = 0$), the overestimation reached 45% of the real diversity for Shannon diversity ($q = 1$) and it reached 57% of the real diversity for the Simpson diversity ($q = 2$).

When only considering the general taxa-association table the richness ($q = 0$) was underestimated (reaching a 50% underestimation), while both Shannon and Simpson diversities were overestimated (respectively reaching underestimations of 67% and 125%).

When only considering the observed inventory the estimator remained slightly biased but it did not exceed 15% of the real diversity for any order of diversity.

A bootstrap of the 100 simulations for each specific case and diversity order showed a stabilization of variances after 60 simulations.

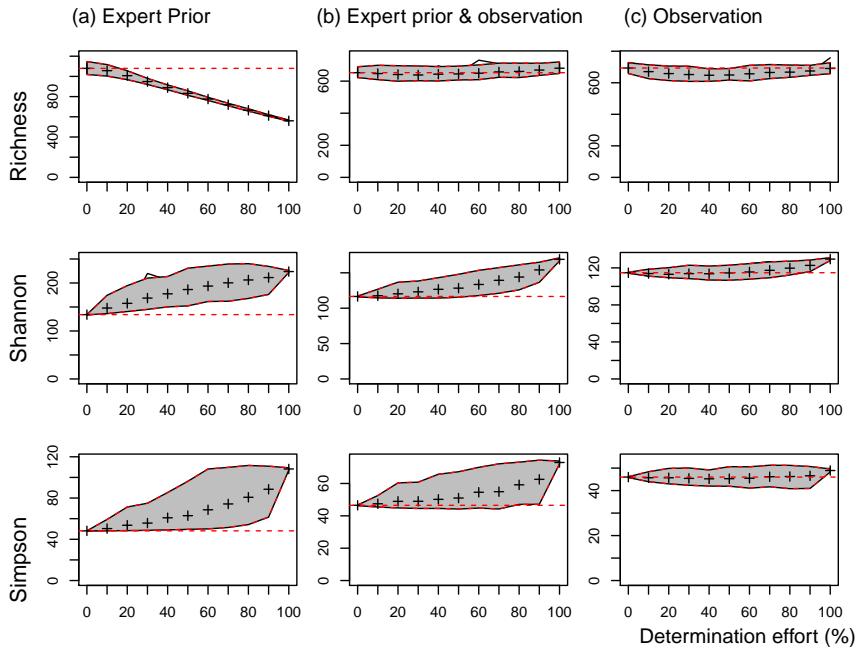


FIG. 2.3 : Richness, Shannon and Simpson estimator bias and 95%confidence interval along an uncertainty gradient with the association frequencies computed from (a) only expert prior, (b) both expert and observation prior and (c) only observation prior.

Calibrating the sampling effort

Along the sampling effort gradient from 500 to 22 000 trees, the richness estimator remained negatively biased but the confidence interval did not exceed 7%. The Shannon and Simpson were less biased, for 3 000 trees inventoried the Shannon diversity bias fell to 15% while the bias of Simpson estimator fell to 6% (Fig. 2.4).

The precision and bias of the estimator were eventually tested for the recommended sampling effort of 3 000 trees. In this case the Shannon and Simpson biases remained lower than 10% and the Richness bias was below 10% until 20% of undetermined species.

Discussion

Inescapable taxonomists

23. .

The method developed in the line of Guitet2014b²³ to propa-

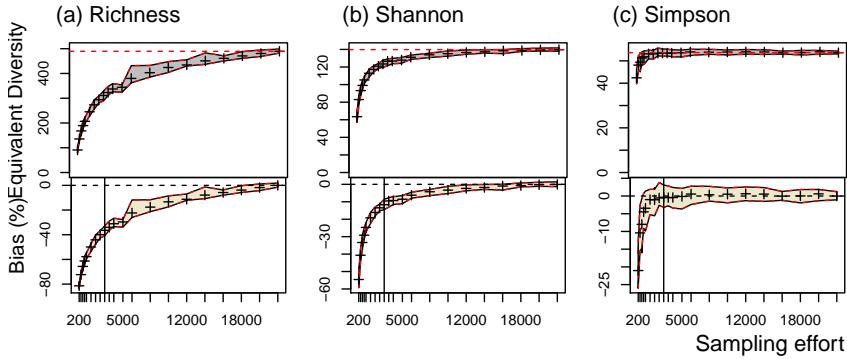


FIG. 2.4 : Richness, Shannon and Simpson estimation (upper panels) and bias compared to real diversity (lower panels) along a sampling effort gradient. Shaded areas are the 95% confidence intervals, vertical plain line stands for the points at 3 000 trees.

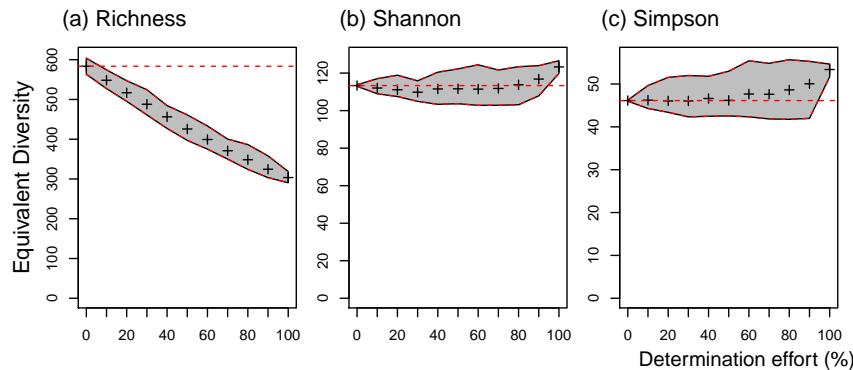


FIG. 2.5 : Richness, Shannon and Simpson estimators along a taxonomic uncertainty gradient based on field inventories of 3 000 trees, with shaded areas the 95% confidence interval.

gate the taxonomic uncertainty of vernacular names in diversity measures provided a reliable estimator for diversity indices, workable for all diversity order and adaptable for functional diversity. The use the general taxonomic-association table proved to systematically overestimate the diversity. In these tables the vernacular/botanical association probabilities were independent of botanical name abundances, so rare vernacular names were indifferently replaced by rare or abundant botanical names. As a result, the abundance of rare species were inflated at the expense abundant ones, which overestimated the equitability. Contrastingly the use of observed inventories that account for the abundance of botanical names proved more reliable. The recourse to taxonomists and pre-inventories proved unavoidable to correctly estimate and therefore manage forest biodiversity.

Calibration of an optimized inventory protocol

The performance of the estimator, regarding its bias and variability, along the determination and sampling efforts gradients highlighted the difficulty to assess communities richness. Whatever the inventory protocol the richness indeed remained significantly biased, as already suggested in previous analysis comparing several inventory methods.²⁴

24. Higgins2004.

Conversely, the Shannon and Simpson diversity estimations proved less biased, thus allowing the estimator to detect small variation of community equitability. This would be a key to value existing inventories and ease future protocols as subtle time and spatial diversity variations often involve changes in community abundance distribution rather than richness.²⁵

25. Baraloto2012a; Berry2008a;
Cannon1998; Plumptre1996.

An optimized protocol maximizing the estimator performance on the one hand and minimizing the determination and sampling efforts on the other hand corresponding to the pre-inventory of at least 3 000 trees and the determination of 80% of the botanical species.

Conclusion

The diversity estimator developed in this paper (i) proved relevant to measure tropical forest diversity at small time and spatial scale, (ii) allowed to integrate the specificities of local forests and working team, and (iii) was adaptable for both taxonomic and functional diversity at all order. Examining the estimator performance highlighted the inescapable recourse to taxonomists and to minimum real inventories : an initial inventory of 3 000 trees with 80% of the species identified allowed an estimation accurate at 10% of Shannon and Simpson diversities. The diversity estimator allows integrating and is thus adaptable to all specific case.

CHAPITRE 3

Trajectoires de diversité à l'échelle des communautés

Dans ce chapitre nous nous intéresserons aux trajectoires de diversité et de composition à l'échelle de l'ensemble de la communauté. La diversité des forêts tropicales est supposée être soumise et entretenue naturellement par un régime régulier de perturbations, qui entraîne un pic de diversité pour des perturbations d'intensité et de fréquence moyennes. En milieu tropical cependant cette théorie des perturbation intermédiaires reste débattue, ce qui questionne la résilience fonctionnelle et taxonomique des forêts tropicales.

Pour clarifier les processus écologiques sous-jacent la réponse des communautés aux perturbations nous étudions ici les trajectoires de diversité et de composition des communautés au cours des 30 années suivant un gradient de perturbations (10 à 60% de biomasse prélevée). Nous avons analysé les trajectoires des communautés en termes de composition, de richesse et de redondance taxonomique et fonctionnelle, en considérant pour celà 7 traits fonctionnels des feuilles, du bois et d'histoire de vie des espèces.

Les trajectoires de diversité ont mis en évidence des réponses taxonomique et fonctionnelle cycliques, permettant la restauration des caractéristiques d'avant perturbation. Les trajectoires ont montré la divergence taxonomique des communautés, due aux limites de dispersion des espèces maintenant les différences de composition initiales, et leur convergence fonctionnelle, due à des processus déterministes imposant une trajectoire fonctionnelle commune. La théorie des perturbations intermédiaires a montré prédire les trajectoires de diversité taxonomique, augmentant avec l'intensité de la perturbation jusqu'à un certain seuil. En revanche la diversité fonctionnelle augmentaient après perturbation quelle qu'en soit l'intensité, l'impact de la perturbation étant atténué par l'importante redondance fonctionnelle des communautés. Bien qu'effective, la restauration des

charactéristiques taxonomiques et fonctionnelles des communautés restait inachevée après 30 ans, suggérant un temps de restauration long de plusieurs décénies d'autant plus difficile à estimer que la restauration de la redondance fonctionnelle, déterminante de la résilience des communautés, s'est montrée ralentir au cours du temps.

Post-Disturbance Tree Community Trajectories in a Neotropical Forest

Abstract

Understanding the ecological rules underlying the maintenance of tropical forests biodiversity, structure, functioning and dynamics is urgent to anticipate their fate in the global change context. The huge diversity of tropical forests is often assumed to be regularly reshaped by natural disturbance yielding a diversity peak at intermediate intensity. This intermediate disturbance hypothesis (IDH), though, remains debated and the controversy questions the extent of communities resilience regarding their taxonomic and functional facets. To disentangle the ecological processes driving community response to disturbance, we analyzed the tree community trajectories over 30 years following a disturbance gradient in a Neotropical forest. Specifically, we examined community functional and taxonomic trajectories with regards to diversity, composition and redundancy. Functional trajectories were drawn based on 7 leaf, stem and life-history traits. We highlighted the cyclic recovery of community taxonomic and functional composition. While pre-disturbance taxonomic differences were maintained over time, functional composition trajectories were quite similar among communities. The IDH did predict communities taxonomic diversity response while functional diversity was enhanced whatever the disturbance intensity. Although consistent, the recovery of community composition, diversity and redundancy remained unachieved after 30 years. This acknowledged the need of decades-long cycles with no disturbance to ensure a complete recovery, and questioned tropical forest community resilience after repeated disturbances.

Keywords : Community Ecology, Determinants of Plant Community Diversity and Structure, Disturbance Trajectories, Intermediate Disturbance Hypothesis, Long-term Resilience, Neotropical Forests, Taxonomic and Functional Biodiversity

Introduction

The large areas covered with tropical forests worldwide hold crucial environmental, economic and social values. They provide wood and multiple non-timber forest products, shelter a diversified fauna, regulate the local and regional climates, the carbon, water and nutrient cycles, and ensure cultural and human well-being. The growing demand in forests products together with current global changes increases the pressure on remaining natural forests¹ and threatens the maintenance and dynamics in space and time of communities structure, composition and functioning.²

1. Morales-Hidalgo 2015.

2. Anderson-Teixeira 2013.

In tropical forests, ecological communities are regularly re-shaped by natural disturbance events changing both the abiotic environment, through the fluxes of light, heat and water,³ and the biotic interactions such as competition among species.⁴ One of the cornerstone of tropical forest ecology is to understand the processes and drivers of ecosystems response to disturbance.⁵ For now, this has been largely studied through forest structural parameters such as aboveground biomass, tree height or stem density⁶ that are rapid and convenient to measure. These structural parameters have been successfully modeled, giving important insights into the recovery of ecosystem processes and services.⁷ However the response of forests diversity and composition remains unclear, albeit it determines the productivity, stability and functioning of ecosystems.⁸ In the short-term, moderate disturbance may lead to positive impacts on communities diversity, an idea formalized by the intermediate disturbance hypothesis (IDH) stating a maximized species diversity when disturbance intensity is not too high.⁹

Validations of the IDH though remain scarce in the long-term and mainly rely on the analysis of taxonomic richness.¹⁰ Taxonomic richness alone, however, gives limited or misleading information on forests recovery and functioning.¹¹ More ecological-meaningful analysis would couple richness with (i) evenness, that would reveal the changes in the species abundance distribution and thus the underlying ecological processes, and (ii) composition that is crucial for conservation issues.¹² Furthermore, a functional approach accounting for species biological attributes would directly link communities diversity, composition and redundancy to ecosystem functioning and to its environmental constraints.¹³ In that respect, the functional trait-based approach that focus on major traits related to species ecology and mediate species performance in a given environment was successfully adopted.¹⁴ For instance, the functional approach revealed in tropical rainforests the deterministic processes entailing, after disturbance, a functional shift from a dominance of “conservative” slow-growing species dealing with scarce resources to “acquisitive” fast-growing species with rapid and efficient use of abundant resources.¹⁵ This shift is translated into the trajectories of key functional traits related to resource acquisition (leaf and stem traits) and life-history traits (seed mass, maximum size).¹⁶ Eventually a complete overview of community response to disturbance would encompass the changes in functional redundancy, that quantifies the amount of shared trait values among species.¹⁷ The high functional redundancy of hyper-diverse tropical forests¹⁸ mitigates the impacts of species removal on ecosystem functioning and determines the resilience of communities after disturbance.¹⁹

In this study, we monitored over 30 years the response of 75 ha of

3. Goulamoussene2017.

4. Chesson2000.

5. Chazdon2003a.

6. Piponiot2016;
Rutishauser2016.

7. Herault2018.

8. Tilman2014; Liang2016.

9. Molino2001; Kariuki2006a.

10. Molino2001.

11. Chaudhary2016.

12. Lavorel2002; Bellwood2006.

13. Violle2007b; Baraloto2012a.

14. Diaz2005.

15. Reich2014; Herault2011.

16. Wright2004;
TerSteege2006; Westoby2006a;
Chave2009b.

17. Carmona2016.

18. Bellwood2006.

19. Elmquist2003; Diaz2005.

Neotropical forest plots set up on a gradient of disturbance intensity, from 10 to 60% of ecosystem above-ground biomass (AGB) loss. We made use of a large functional traits database encompassing major leaf, stem and life-history traits in order to draw the taxonomic and functional trajectories in terms of richness, evenness, composition and redundancy. Specifically, we (i) elucidated community taxonomic and functional recovery and the underlying ecological processes, (ii) clarified the validity of the IDH in the long term for tropical forest and its translation into different trajectories in time, and (iii) questioned community recovery time.

Material and Methods

Study site

Paracou station in French Guiana ($5^{\circ}18'N$ and $52^{\circ}53'W$) is located in a lowland tropical rain forest in a tropical wet climate with mean annual temperature of $26^{\circ}C$, mean annual precipitation averaging 2980 mm.y^{-1} (30-y period) and a 3-month dry season ($< 100 \text{ mm.month}^{-1}$) from mid-August to mid-November, and a one-month dry season in March.²⁰ Elevation ranges between 5 and 50 m and soils correspond to thin acrisols over a layer of transformed saprolite with low permeability generating lateral drainage during heavy rains.

The experiment is a network of twelve 6.25ha plots that underwent a disturbance gradient of three logging, thinning and fuel-wood cutting treatments (Table 3.1) according to a randomized plot design with three replicate blocks of four plots. The disturbance corresponds to averages of 10 trees removed per hectare with a diameter at 1.3 m height (DBH) above 50 cm for treatment 1 (T1), 32 trees/ha above 40 cm DBH for treatment 2 (T2) and 40 trees/ha above 40 cm DBH for treatment 3 (T3). Treatments T2 and T3 besides included the thinning of trees by poison girdling.²¹ The disturbance intensity was measured as the percentage of aboveground biomass (%AGB) lost between the first inventory in 1984 and five years after disturbance²² estimated with the BIOMASS R package.²³

20. Wagner2011.

21. Schmitt1990.

22. Piponiot2016.

23. Biomass2018.

TAB. 3.1 : Intervention table, summary of the disturbance plot treatments in Paracou.

Treatment	Timber	Thinning
Control	-	-
T1	DBH $\geq 50 \text{ cm}$, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	-
T2	DBH $\geq 50 \text{ cm}$, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH $\geq 40 \text{ cm}$, non-valuable species, $\approx 30 \text{ trees.ha}^{-1}$
T3	DBH $\geq 50 \text{ cm}$, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH $\geq 50 \text{ cm}$, non-valuable species, $\approx 15 \text{ trees.ha}^{-1}$

Inventories protocol and dataset collection

The study site corresponds to a tropical rainforest typical of the Guiana Shield with a dominance of Fabaceae, Chrysobalanaceae, Lecythidaceae and Sapotaceae. In the twelve experimental plots, all trees above 10 cm DBH have been mapped and measured annually since 1984. Trees are first identified with a vernacular name assigned by the forest worker team, and afterward with a scientific name assigned by botanists during regular botanical campaigns. In 1984, specific vernacular names were given to 62 commercial or common species whereas more infrequent ones were identified under general identifiers only distinguishing trees and palm trees. From 2003, botanical campaigns have been conducted every 5 to 6 years to identify all trees at the species level but identification levels still varied among plots and campaigns.

This variability of protocols in time raised methodological issues as vernacular names usually correspond to different botanical species. It resulted in significant taxonomic uncertainties that had to be propagated to composition and diversity metrics. The uncertainty propagation was done through a Bayesian framework reconstituting complete inventories at genus level from real incomplete ones on the basis of vernacular/botanical names association. Vernacular names were replaced through multinomial trials based on the association probability $[\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_V]$ observed across all inventories between each vernacular name v and all species $[s_1, s_2, \dots, s_N]$:

$$M_v([s_1, s_2, \dots, s_N], [\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_V])$$

24. .

See Supplementary Materials -Fig. S1 and **Aubry-Kientz 2013²⁴** for the detailed methodology.

25. <http://www.ecofog.gf/Bridge/>

26. **Mice2011.**

Six functional traits representing leaf economics (leaves thickness, toughness, total chlorophyll content and specific leaf area) and stem economics (wood specific gravity and bark thickness), and life-history traits (maximum specific height and seed mass) came from the BRIDGE project ²⁵. Trait values were assessed from a selection of individuals located in nine permanent plots in French Guiana, including two in Paracou, and comprised 294 species pertaining to 157 genera. Missing trait values (10%) were filled using multivariate imputation by chained equation.²⁶ Imputations were restricted within genus or family when samples were too scarce, in order to account for the phylogenetic signal. Whenever a species was not in the dataset, it was attributed a set of trait values randomly sampled among species of the next higher taxonomic level (same genus or family). As seed mass information was classified into classes, no data filling process

was applied and analyses were restricted to the 414 botanical species recorded.

All composition and diversity metrics were obtained after 50 iterations of the uncertainty propagation framework.

Composition and diversity metrics

To counter taxonomic uncertainties due to the variability of botanical identification levels (in space) and protocols (in time), the taxonomic composition and diversity analysis were conducted at the genus level. Taxonomic and functional trajectories of community composition were followed in a two-dimensional NMDS ordination space. Two NMDS using abundance-based (Bray-Curtis) dissimilarity measures were conducted to map either taxonomic or functional composition, the later based on the 7 leaf, stem and life history traits (without seed mass classes). Trajectories along time were reported through the Euclidean distance between the target inventories and the reference inventories in 1989, *i.e.* 2 years after disturbance. Univariate trajectories of the leaf, stem and life-history traits were also visualized with the community weighted means (CWM).²⁷ Species seed mass corresponded to 5 classes of increasing mass, seed mass trajectories were therefore reported as the proportion of each class in the inventories (Supplementary materials).

The taxonomic diversity was reported through species richness and evenness, *i.e.* the Hill number translation of the Simpson index.²⁸ These indices belong to the set of HCDT or generalized entropy, respectively corresponding to the 0 and 2 order of diversity (q), recommended for diversity studies.²⁹ The functional diversity was reported using the functional richness and functional evenness, *i.e.* Rao index of quadratic entropy which combines species abundance distribution and average pairwise dissimilarity based on species functional traits.

The impacts of initial disturbance were tested with the spearman rank correlation between the extrema of taxonomic and functional metrics reached over the 30 years and the initial %AGB loss. They were besides analyzed through polynomial regression between (i) taxonomic and functional richness and evenness and (ii) the initial %AGB loss at 10, 20 and 30 years after disturbance.

The functional redundancy was measured as the overlap among species in community functional space.³⁰ The samples of the trait database were first mapped in a 2-dimensional plan with a PCA analysis. Then, multivariate kernel density estimator associated with individual trees returned species traits probability distribution (TDP). Species TDP weighted by species abundance were eventually summed for each community. Community functional redundancy was the sum of TDPs overlap, expressed as the average number of spe-

27. Diaz2007.

28. Hill1973.

29. Marcon2015b.

30. Carmona2016.

cies that could be removed from without reducing the functional space (Supp. Mat. - Fig. S1 for a more comprehensive scheme).

Results

Communities Composition

From 1989 (2 years after disturbance) to 2015 (28 years after disturbance), 828 388 individual trees and 591 botanical species pertaining to 223 genus and 64 families were recorded.

While both taxonomic and functional composition remained stable in undisturbed communities (Fig. 3.1), they followed marked and consistent trajectories over post-disturbance time. In disturbed communities, these compositional changes corresponded to shifts towards species with more acquisitive functional strategies, from communities with high average WSG to high average SLA and chlorophyll content (see appendix I). For functional composition, this translated into cyclic compositional changes with an unachieved recovery of the initial composition (Fig. 3.1). The maximum dissimilarity with the initial state was positively correlated to the disturbance intensity for both taxonomic and functional composition ($\rho_{spearman}^{Taxonomic} = 0.87$ and $\rho_{spearman}^{Functional} = 0.90$ respectively). The maximum value was reached around 26 years after disturbance for taxonomic composition and 22 years for functional composition.

```
## Loading required package : shape
## Loading required package : plotrix
```

Except for leaf chlorophyll content, which continued to increase for some T3 and T2 plots 30 years after disturbance, all traits and seed mass proportions followed unimodal trajectories either stabilizing or returning towards their initial values.

Maximum height at adult stage (H_{max}), leaf toughness and wood specific gravity (WSG) first decreased and then slightly increased but remained significantly lower than their initial value (Fig. 3.2). On the other side, bark thickness and specific leaf area (SLA) increased and while bark thickness remained substantially high after 30 years, SLA had almost recovered its initial value. For all traits, the maximum difference to initial value was correlated to the disturbance intensity ($\rho_{spearman}^{Leafthickness} = 0.76$, $\rho_{spearman}^{Chlorophylcontent} = 0.60$, $\rho_{spearman}^{Leaftoughness} = -0.53$, $\rho_{spearman}^{SLA} = 0.93$, $\rho_{spearman}^{WSG} = -0.75$, $\rho_{spearman}^{Barkthickness} = 0.71$, $\rho_{spearman}^{H_{max}} = -0.40$). The proportions of the three lightest seed mass classes increased in all disturbed plots, and decreased after 30 years for the lightest class while it stabilized for the two other (Supp. Mat. - Fig. S2).

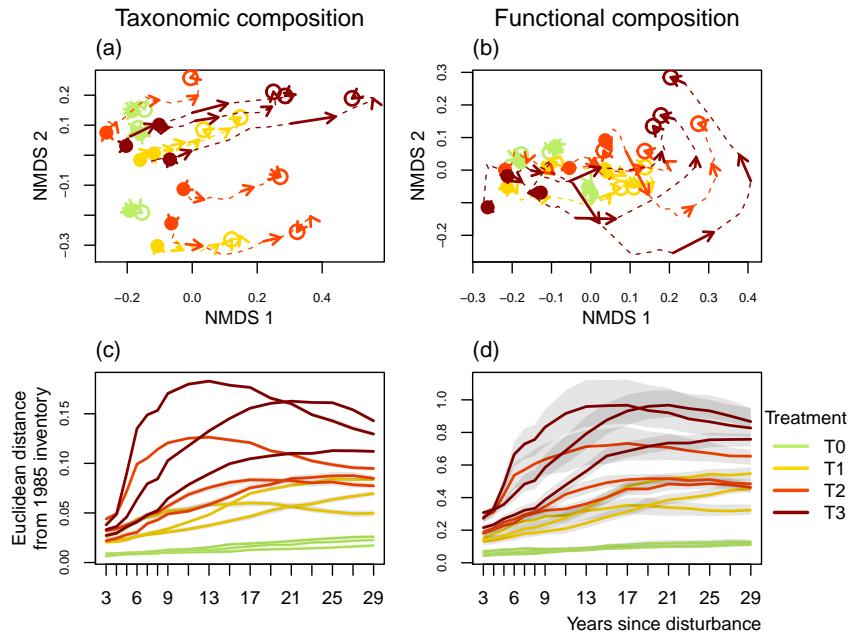


FIG. 3.1 : Plot trajectories in terms of flora composition (left panels (a) and (c)) and functional composition (right panels (b) and (d)) in a two-dimensional NMDS space. Lower panels ((c) and (d)) represent the Euclidean distance to initial condition along the 30 sampled years. Shaded areas are the credibility intervals.

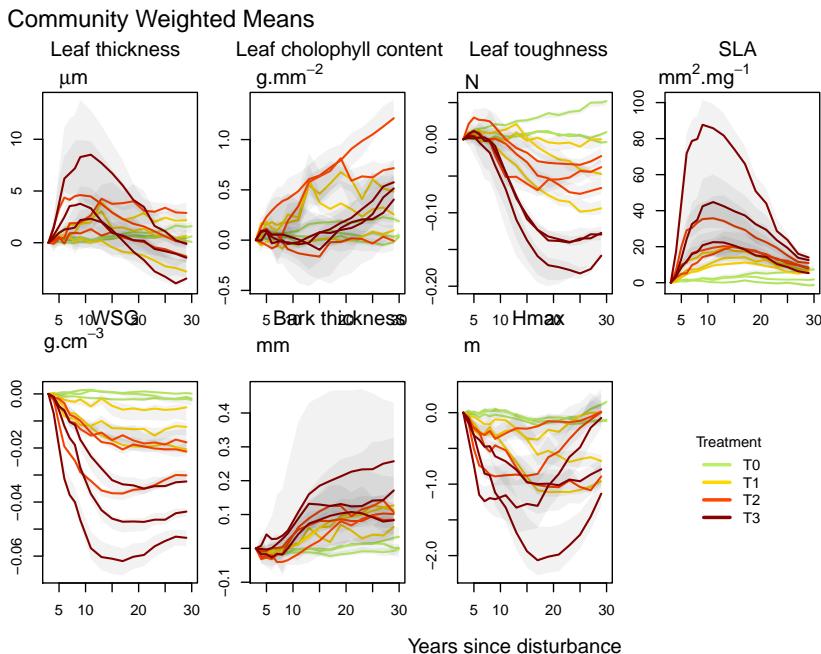


FIG. 3.2 : Trajectories of the communities weighted means over 30 years after disturbance of four leaf traits (Leaf thickness, chlorophyll content, toughness, and specific area), two stem traits (wood specific gravity, and bark thickness) and one life history trait (Specific maximum height at adult stage).

Communities richness and evenness

For undisturbed plots, taxonomic Richness and Evenness remained stable over the 30 years monitored. In disturbed communities, after low disturbance intensity the taxonomic richness increased, reaching a maximum gain of 14 botanical genera (plot 3 from treatment 2). After intense disturbance the taxonomic richness followed a more complex trajectory, decreasing for ten years after disturbance before recovering to pre-disturbance values. The maximum richness loss or gain after disturbance was positively correlated to the disturbance intensity ($\rho_{spearman}^{Richness} = 0.50$). In all disturbed plots the taxonomic evenness first increased until a maximum reached after around 20 years. This maximum was positively correlated to the disturbance intensity ($\rho_{spearman}^{Evenness} = 0.77$). The evenness then stabilized except for two T3 plots (plots 8 and 12) for which evenness kept increasing.

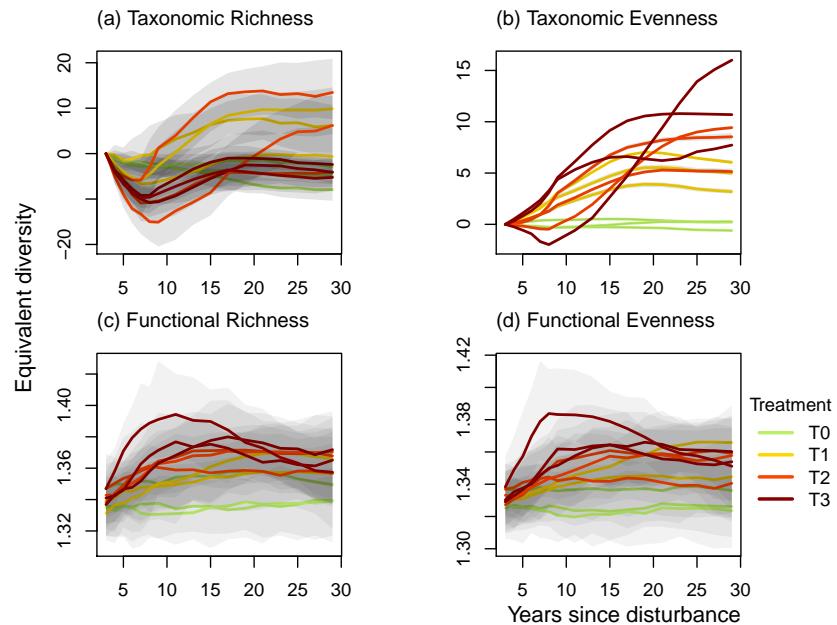


FIG. 3.3 : Trajectoires over 30 years of the difference with the 1989 inventory (2 years after disturbance) of community taxonomic (a) richness, (b), taxonomic evenness, (c) functional richness, and (d) functional evenness. Shaded areas are the credibility intervals

The plot 7 from treatment 1 displayed constantly outlying functional richness and evenness and was removed from the graphical representation for better readability. In undisturbed plots both functional richness and evenness remained stable along the 30 years. In disturbed plots, functional richness and evenness trajectories depended on the disturbance intensity with their maximum positively correlated to %AGB loss $\rho_{spearman}^{Richness} = 0.76$ and $\rho_{spearman}^{Evenness} = 0.60$. Functional richness and evenness displayed for low disturbance intensity a low

but long-lasting increase up to a maximum reached after 20–25 years, and for high intensity, a fast but short increase followed after 10 years by a slow decrease towards the initial values.

The second-degree polynomial regressions between (i) the percentage AGB loss and (ii) taxonomic and functional richness and evenness after 10, 20 and 30 years best predicted the hump-shaped curve of the disturbance impact along the disturbance intensity gradient 3.4. The relationship between the disturbance impact and its intensity was more markedly hump-shaped for the taxonomic richness than for the taxonomic evenness. For both functional richness and evenness the relationship was almost linear. The regression model better predicted the functional richness and evenness ($0.55 < R^2_{FunctionalRichness} < 0.72$, and $0.60 < R^2_{FunctionalEvenness} < 0.81$) than the taxonomic richness and evenness ($0.21 < R^2_{TaxonomicRichness} < 0.4$, and $-0.15 < R^2_{TaxonomicEvenness} < 0.43$ respectively)

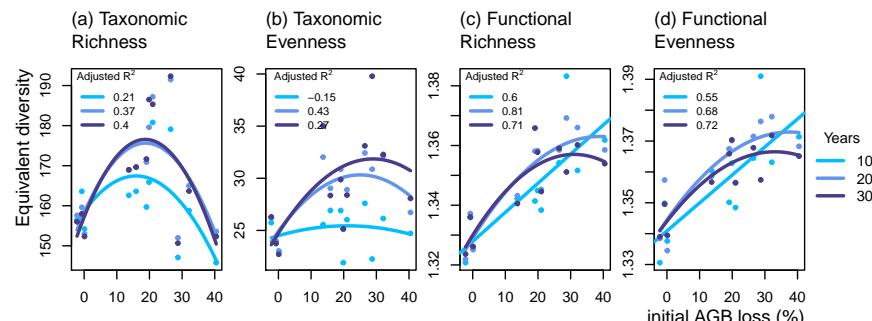


FIG. 3.4 : Relationship between the initial %AGB loss and community taxonomic richness (a), taxonomic evenness (b), functional richness (c), and functional evenness (d) at 10, 20 and 30 years after disturbance

Functional redundancy

All disturbed plots had lower functional redundancy than control plots and followed similar hump-shaped trajectories (3.5). The maximum redundancy loss was positively correlated with the disturbance intensity ($\rho_{spearman} = 0.47$) and the initial value had not recovered for any disturbed communities after 30 years.

Discussion

A cyclic recovery of community composition

Community taxonomic and functional composition appeared resilient, following similar hump-shaped trajectories starting to return towards pre-disturbance composition after 30 years.

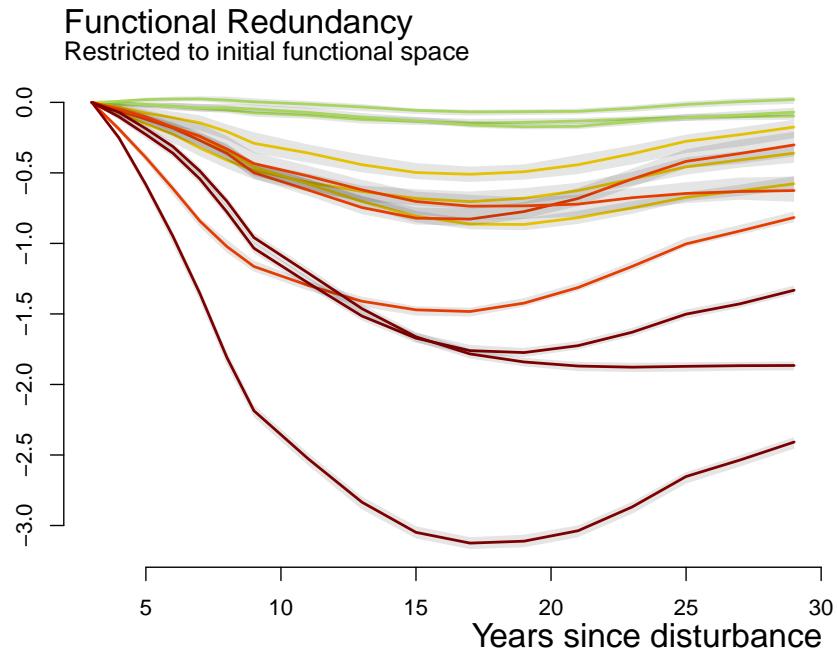


FIG. 3.5 : Trajectories of the functional redundancy within the initial functional space over 30 years after disturbance. Shaded areas are the credibility intervals.

The taxonomic differences among local communities, marked before disturbance by the distinct starting points on the NMDS axis 2, were maintained throughout recovery trajectories. More than commonly thought, post-disturbance trajectories depended on community initial composition, that partly determined the pool of recruited species and constrained the trajectories towards the initial composition. The high resilience of community taxonomy, in the sense of the initial state recovery, revealed that species not belonging to the pre-disturbance community were hardly recruited because of the commonness of dispersal limitation among tropical tree species.³¹

31. Svenning2005.

Conversely, disturbed communities followed functional trajectories that are highly similar in terms of functional composition. As pre-disturbance surviving trees mirror the initial community,³² changes in functional composition relied upon the recruitment of species or functional types that were infrequent or absent before disturbance. Competitive pioneers became dominant in filling the environmental niches of high availability of light, space and nutrients vacated by the disturbance. The recruitment of pioneers changed community functional composition in the same way for all disturbance intensity towards more resource-acquisitive strategies, moving community functional composition right along the first axis in Fig. 3.1.³³ Thereafter long-lived, more resistant and shade-tolerant species excluded the first established pioneers and started the recovery of pre-disturbance

32. Herault2018.

33. Westoby1998; Wright2004;
Reich2014.

functional composition, moving similarly community functional composition left along the first axis and upward along the second axis in Fig. 3.1.

These trajectories provided empirical support to the hypothesis that community assembly is both deterministic and historically convergent at different levels of community organization. Deterministic, trait-based processes drove community convergence in functional composition, while at the same time dispersal limitation maintained their divergence in taxonomic composition.³⁴

34. Fukami2005.

Another perspective on the intermediate disturbance hypothesis

The IDH well predicted well the disturbance impact on community taxonomic richness, enhanced until an intensity threshold (20–25% AGB loss), and to some extent on taxonomic evenness, somewhat decoupled from the disturbance intensity as already observed in the Guiana Shield³⁵ and in Bornean tropical forests.³⁶ The disturbance intensity determined the balance in the community between pre-disturbance surviving trees and those recruited afterward. The pool of true pioneer species specifically recruited after disturbance is restricted in the Guiana Shield to a few common genera (e.g. Cecropia spp., Vismia spp.).³⁷ Below the intensity threshold the size of the surviving community maintained the pre-disturbance high taxonomic richness while the recruitment of pioneers, infrequent or absent before disturbance, increased both community taxonomic richness and evenness. Beyond the intensity threshold, the disturbance decreased the taxonomic richness of surviving trees which was not offset by the enrichment of pioneers, so that the overall community taxonomic richness decreased according to the disturbance intensity.³⁸ For community taxonomic evenness the disturbance impact was similar but slighter, as the evenness is less sensitive to the loss of rare species. Taxonomic evenness rather represented the increasing dominance of pioneers that balanced the usual hyper-dominance of a few species in tropical forests below the intensity threshold, thus increasing community overall evenness up to the intensity threshold beyond which pioneers became in turn highly dominant and decreased the overall evenness.³⁹

35. Baraloto2012a.

36. Cannon1998.

37. Guitet2018.

38. Molino2001.

39. Baraloto2012a.

Conversely the IDH was disproved regarding the disturbance impact on community functional richness and evenness. Irrespective of the disturbance intensity the recruitment of pioneers, functionally highly different from the composition of pre-disturbance community, increased both community functional richness and evenness.

Along time, taxonomic richness trajectories of all disturbed communities first dropped similarly, following the species loss due to

40. Denslow1980 ; Molino2001.

41. Walker2009.

42. Busing2002.

43. Elmquist2003 ; Diaz2005.

44. Haddad2008.

45. Jones1994 ; Chazdon2003a ;
Diaz2005.

46. Schleuning2016.

disturbance, and then displayed a species gain depending on the disturbance intensity. Up to an intensity threshold, the species gain was all the more significant that the disturbance intensity increased, with the establishment of long-lived pioneers enhancing community taxonomic richness and evenness in the long term. These long-lived pioneers, functionally quite different from the functional composition, entailed as well a progressive and long-lasting increase of the functional richness and evenness.⁴⁰ Beyond an intensity threshold, though, a few short-lived pioneers occupied the vacated environmental space and prevented the establishment of other species. These short-lived pioneers were functionally very different from the pre-disturbance community and entailed a rapid and significant increase of functional richness and evenness. Already after 10 years, though, short-lived pioneers started to decline and the functional richness and evenness decreased. Likely this decrease will be followed by the establishment of long-lasting pioneers, and by the time they recruit we expect the taxonomic and functional trajectories to catch up with those observed after intermediate disturbance.⁴¹

The functional redundancy, key of community resilience

For 15 years the species loss during disturbance, determined by the disturbance intensity, commensurately decreased the functional redundancy within the pre-disturbance functional space. The redundancy decrease was not compensated in the first place as the first recruited pioneers were functionally different from the pre-disturbance functional composition. Progressively though, first established species were replaced by more competitive long-lived pioneers or late-successional species resembling more the pre-disturbance functional composition and restoring the functional redundancy. This replacement was stochastic and followed the lottery recruitment rules, implying a recruitment eased for the first recruited species but then increasingly hampered by the emergence of interspecific competition.⁴² Along time the recovery of infrequent species was increasingly slow, so that the time for the full recovery of the functional redundancy, in some communities just initiated after 30 years, was extremely difficult to estimate.⁴³

The long-term impact of disturbance on community functional redundancy meant a lower resilience of the pre-disturbance communities, with higher chances to see the persistence of disturbance-specific species at the expense of late-successional ones.⁴⁴ Besides, the long-term recovery of infrequent species increases the risks to loose cornerstone species, with unexpected ecological consequences.⁴⁵ Apart from the functional characteristics considered here, infrequent species might indeed have unique functions in the ecosystem or be a key for some fauna.⁴⁶

Conclusions

Our study revealed community recovery through the combination of deterministic processes driving their convergence in functional composition, and dispersal limitation maintaining their divergence in taxonomic composition. The IDH was validated for community taxonomic richness and, to some extent, taxonomic evenness but disproved regarding community functional richness and evenness that were enhanced for any disturbance intensity by the high functional differences of pioneers compared to late-successional functional composition. The IDH was translated in time by the recruitment, beyond an intensity threshold, of short-lived pioneers that prevented in the first times the establishment of more diverse long-lived pioneers, recruited otherwise below the intensity threshold. The resilience of tropical forests, in the sense of the pre-disturbance state recovery, proved tangible but requiring several decades. Still, the disturbance impact on communities redundancy cautioned against the risks of infrequent species loss and the persistence of disturbance-specific communities.⁴⁷

47. Herault2018.

Acknowledgement

We are in debt with all technicians and colleagues who helped setting up the plots and collecting data over years. Without their precious work, this study would have not been possible and they may be warmly thanked here.

Author's contributions

AM, EM & BH designed the study, developed the analysis framework, interpreted the results and wrote the manuscript. All authors gave final approval for publication.

Data availability

This article is based upon the dataset of the Paracou station, which is part of the Guyafor permanent plot network in French Guiana (Cirad-CNRS-ONF). The dataset is available upon request to the scientific director (<https://paracou.cirad.fr>).

CHAPITRE 4

Analyse du recrutement, support de la trajectoire des communautés

La réponse des communautés aux perturbations est déterminée par les trajectoires du recrutement, reconnu pour suivre une succession déterministe régie après perturbation. Ceci reste cependant à tester dans le cas des forêts tropicales, dont l'immense biodiversité pourrait atténuer les processus déterministes, et dans le cas particulier de perturbations relativement peu intenses en comparaison des coupes rases ou de la secondarisation pour lesquels ont été observés les modèles de succession classique.

Nous étudions dans ce chapitre les trajectoires de diversité taxonomique et fonctionnelle du recrutement après exploitation pour (i) clarifier l'importance respective des processus stochastiques et déterministes au cours de la succession des processus écologiques et (ii) déterminer la résilience et la durée de restauration des processus démographiques après exploitation.

Nous avons tracé les trajectoires de diversité et d'équitabilité taxonomique et fonctionnelle, et de renouvellement des espèces par rapport à la communauté initiale. Nous avons ensuite comparé ces trajectoires à celles de modèles nuls stochastiques.

Nous avons identifié trois phases de recrutement après perturbation, définies par la combinaison de processus déterministes et stochastiques. La première phase de succession correspond à la croissance de juvéniles recrutés aléatoirement dans la communauté initiale. La deuxième phase correspond à l'émergence de processus déterministes favorisant le recrutement de pionnières issues de la banque de graines. La troisième et dernière phase correspond à la restauration des processus de recrutement aléatoire entraînant un retour de la diversité et de la composition initiales. Malgré la rapide restauration des processus de recrutement, la restauration de la composition et de la diversité du recrutement s'est montrée longue de plusieurs

décennies.

La trajectoire des communautés après perturbation est déterminée par l'émergence de processus de recrutement déterministes favorisant les espèces héliophiles, remplaçant temporairement le recrutement stochastique propre aux communautés matures. Bien que résilientes les caractéristiques taxonomiques et fonctionnelles du recrutement se sont montrée impactées sur plusieurs décennies, incitant à la prudence quand au maintien des caractéristiques initiales.

4.1 30 Years of Post-disturbance Recruitment in a Neotropical Forest

Abstract

The role of tree diversity for tropical forests functioning and services makes it crucial tree diversity and composition fate in the global changing context. Community long-term response to disturbance rely on tree recruitment, long seen as following deterministic successional pathways. These pathways however might be altered in the hyper-diverse tropical forests and of slight but recurrent disturbances induced by global changes. Post-disturbance recruitment trajectories would (i) disentangle the determinants of tree recruitment between stochastic and deterministic processes that enhance a restricted pool of species, and (ii) elucidate tropical forests taxonomic and functional resilience. We examined the trajectories over 30 years of recruited trees taxonomic and functional diversity in 75 ha of forest following a disturbance gradient. We analyzed taxonomic richness, evenness, and turnover, and functional diversity and composition (regarding 7 leaf, stem and life-history functional traits). We highlighted a three-phased successional pathway defined by the interplay of stochastic and deterministic recruitment processes. The succession translated into (i) saplings growth mirroring pre-disturbance communities, (ii) light-demanding species enhanced recruitment entailing, above a disturbance intensity threshold, the dominance of pioneers and (iii) the recovery of pre-disturbance taxonomic and functional characteristics and of stochastic recruitment processes. Although tangible, community taxonomic and functional resilience was decades-long.

Post-disturbance recruitment relied on deterministic competition processes for light balancing the stochastic processes ruling undisturbed communities. Although resilient, recruitment taxonomic and functional characteristics remained altered in the long-term, calling caution for forest management.

Keywords : Disturbance Dynamics, Neotropical Forests, Recruitment, Resilience, Taxonomic and Functional Diversity, Tree Community

Introduction

Determining the response of tropical forests to disturbance is key to predict their fate in the global changing context. In the last decades, tropical forests experienced a wide range of disturbance, from radical land-use changes for agriculture or mining¹ to more insidious changes of communities structure, diversity and functioning following climatic changes² or anthropogenic activities like selective logging.³ In that respect a vast literature successfully modeled community res-

1. [Dezecache2017a](#);
[Dezecache2017b](#).

2. [Aubry-Kientz2015](#).

3. [Baraloto2012a](#).

4. Gourlet-Fleury2000 ; Putz2012 ; Piponiot2016 ; Rutishauser2016.

5. Sebbenn2008 ; Vinson2015.

6. Diaz2005 ; Schwartz2017.

7. Clements1916.

8. Denslow2000.

9. Norden2015.

10. Hubbell2001.

11. Adler2007.

12. Hubbell2001 ; Chave2004.

13. Violette2007b ; Kunstler2016.

ponse to disturbance in terms of tree growth, tree height and fluxes of carbon, water and nutrients.⁴ Similar modeling approaches regarding forest diversity and composition remain hindered by the scarcity of long-term monitoring and by studies' restriction to common or commercial species imposed by forest huge biological diversity.⁵ The template of community response to disturbance is set by recruitment processes that determine the new species joining the community. Focusing on long-term recruitment trajectories therefore give valuable insight into post-disturbance recovery and hence into the adjustment of exploitation and conservation guidelines.⁶

The traditional view of community response to disturbance relies on successional vegetation models⁷ based on changes in resources availability and interactions among species. Adapted to forest ecosystems the successional framework translates into⁸ (i) the recruitment of pre-disturbance surviving saplings benefiting from the high resources availability and low competition, (ii) the progressive exclusion of species with low competitive ability because of increased competition for resources following stand maturation and (iii) the recovery of pre-disturbance composition and diversity due to the senescence of early-successional pioneers and the emergence of late-successional species. This highly-deterministic successional pathway proved relevant in temperate forests but remain questioned in tropical rainforests.⁹ Indeed, the classical successional pathway may be altered by the huge biological diversity of tropical rainforests and their high functional redundancy that lead up to more stochastic processes. Moreover, the successional pathway proved well-adapted to system trajectories following clear cutting or very intense disturbance, but might be less robust following more insidious global changes. In those cases, community trajectories would depend on the interplay between the stochastic processes, driven by recruitment and dispersal limitations,¹⁰ and deterministic processes, driven by niche-based competition and biotic interactions.¹¹ Stochastic processes, in the neutral theory spirit, build recruited communities as random samples of the surrounding communities.¹² In contrast under deterministic processes, species are selected with respect to their ecological strategies and competitive ability. The relative importance of stochastic and deterministic processes in shaping the post-disturbance trajectories would also change with time, along with the recovery of pre-disturbance environmental conditions.

The processes shaping recruitment trajectories may differently affect communities taxonomic characteristics, that refer to neutral species assemblages, and functional characteristics, that account for species ecology and ecosystem functioning.¹³ The correlations, or not, between community taxonomic and functional trajectories are therefore insightful of the main ecological processes underlying species

recruitment.¹⁴ Among these processes, competition depends on the species competitive ability for a given niche, defined by the functional differences regarding the use of limited shared resources.¹⁵ In tropical forests where light is the limiting resource, community response to disturbance would translate in a shift from slow-growing, long-lived species with “conservative” resource use, to fast-growing species with “acquisitive” resource use.¹⁶

The competition processes at stake would be grasped by shifts in key leaf, wood and life-history functional traits assessing species resources acquisition strategy and ecology.¹⁷

Balancing between determinism and stochasticity, post-disturbance recruitment trajectories might thus show either a random divergence or a deterministic convergence towards stable taxonomic and functional characteristics, likely defined by the environment.¹⁸ Both views were reconciled under the hypothesis that communities might diverge in the taxonomic space, having different taxonomic composition and diversity, while they converge in the functional space, but this remains to be tested in tropical forests.¹⁹

In this paper we followed recruitment trajectories over 30 years of 75 ha of Neotropical forest plots set up on a gradient of disturbance intensity, from 10 to 60% of forest biomass removed. We examined the recruited trees (i) taxonomic composition, richness and evenness, (ii) taxonomic turnover compared to pre-disturbance community, and (iii) functional composition and diversity based on seven major leaf, stem and life-history traits. We compared the recruitment trajectories to neutral models corresponding to a stochastic recruitment and a randomization of species functional traits. Specifically, we (i) elucidated the successional pathway shaping community response to disturbance and the underlying ecological processes and (ii) clarified the extent of community taxonomic and functional resilience, in the sense of pre-disturbance characteristics recovery, and its consequences for tropical forest management.

Material and Methods

Study Site

The Paracou station is located in a lowland tropical rainforest in French Guiana (51°N and 52°W). Climate is tropical wet with mean annual precipitation averaging 2980 mm.yr⁻¹ (30-yr period) and a 3-months dry season (< 100 mm.mo⁻¹) from mid-August to mid-November, and a one-month dry season in March.²⁰ Elevation ranges from 5 to 50 m and mean annual temperature is 26°C. Soils are thin acrisols over a layer of transformed saprolite with low permeability generating lateral drainage during heavy rains. The experiment

14. Fukami2005.

15. Perronne2017.

16. Denslow1980; Molino2001; Bongers2009.

17. Wright2004; Chave2009b; Herault2011.

18. Clements1916; Diamond1975.

19. Fukami2005; Li2018.

20. Wagner2011.

21. Herault2018.

is a network of twelve 6.25 ha plots (Table 4.1) that underwent three disturbance treatments in 1987 according to a randomized plot design with three replicate blocks of four plots.²¹

TAB. 4.1 : Inter-plot treatments

Treatment	Timber	Thinning
Control	-	-
T1	DBH \geq 50 cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	-
T2	DBH \geq 50 cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH \geq 40 cm
T3	DBH \geq 50 cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH \geq 50 cm

Inventories Protocol and Dataset Collection

Dominant families in the study site are Fabaceae, Chrysobalanaceae, Lecythidaceae and Sapotaceae. All trees above 10 cm DBH were mapped and measured annually since 1984. Trees are first identified with a vernacular name assigned by the forest worker team, and afterward with a scientific name assigned by botanists during regular botanical campaigns. Botanical campaigns have been carried out every five to six years from 2003 onwards but identification levels varied between campaigns.

These variability of protocols in time raised methodological issues as vernacular names usually correspond to different botanical species. It resulted in significant taxonomic uncertainties that had to be propagated to composition and diversity metrics. The uncertainty propagation was done through a Bayesian framework reconstituting complete inventories at genus level from real incomplete ones on the basis of vernacular/botanical names association. Vernacular names were replaced through multinomial trials based on the association probability $[\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_N]$ observed across all inventories between each vernacular name v and the species $[s_1, s_2, \dots, s_N]$:

$$M_v([s_1, s_2, \dots, s_N], [\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_N])$$

22. .

See appendix 1 and Aubry-Kientz2013²² for the detailed methodology.

To minimize the remaining identification uncertainties, the simulated botanical inventories were reported at genus level.

Six functional traits representing the leaf economics (leaves thickness, toughness, total chlorophyll content and specific leaf area) and stem economics spectra (wood specific gravity and bark thickness), and life-history traits (maximum specific height and seed mass) were considered. Traits were extracted from the BRIDGE pro-

ject (<http://www.ecofog.gf/Bridge/>) where trait values were assessed from a selection of individuals located in nine permanent plots in French Guiana, including two in Paracou, and comprised 294 species pertaining to 157 genera. Missing trait values (10%) were filled by multivariate imputation by chained equation.²³ Imputations were restricted within genus or family when samples were too scarce, in order to account for the phylogenetic signal.

As seed mass information was classified into classes, no data filling process was applied and analyses were restricted to the 414 botanical species recorded.

All composition and diversity metrics were obtained after 50 iterations of the uncertainty propagation framework.

Recruitment trajectories

Communities were split into surviving trees of pre-disturbance communities and trees recruited afterward in 2-years intervals.

Taxonomic diversity trajectories were assessed through species richness and evenness (the Hill number translation of the Simpson index).²⁴

The two diversities belong to the set of HCDT or generalized entropy, respectively corresponding to the zero and two order of diversity (q), which grasps the balance between richness and evenness in the community through the value of q that emphasizes common species.

Functional diversity trajectories were assessed through the Rao index of quadratic entropy, which combines species abundance distribution and average pairwise dissimilarity based on all functional traits. Functional composition trajectories were assessed through the functional traits community weighted means (CWM), representing the average trait value in a community weighted by species relative abundance.²⁵ Seed mass trajectories were reported by the proportion of each class recorded in the inventories.

The taxonomic similarity between recruited trees and pre-disturbance forest was measured with the turnover metrics detailed in Podani2013a²⁶.

The taxonomic and functional recruitment trajectories were compared to null trajectories obtained after 50 iterations of the null models. The taxonomic null model was a random sampling of recruited trees within the living communities, with the maintenance of species abundance and tree density. The functional null model was a reassignment of species trait values that randomized traits abundances but maintained communities abundance distribution.²⁷ The null trajectories were similarly obtained after 50 iterations of the random sampling.

23. Mice2011.

24. Chao2015 ; Marcon2015b.

25. Diaz2007.

26. .

27. Mason2013.

Results

Taxonomic richness and evenness and functional diversity

In undisturbed communities the recruitment taxonomic richness and evenness remained stable over the 30 years and with values equivalent to those of the taxonomic null model (Figure (4.1)).

In disturbed communities the taxonomic richness followed hump-shaped trajectories first increasing until a maximum reached after around 15 years and positively correlated to the disturbance intensity ($\rho_{spearman}^{Richness} = 0.93$). Afterward the taxonomic richness decreased and recovered the pre-disturbance values after 30 years. The observed taxonomic richness was increasingly lower than this of null model for 15 years, then the difference started to shrink but the observed richness remained negative remained negative until after 30 years. The taxonomic evenness decreased independently of the disturbance intensity over the 30 years ($\rho_{spearman}^{simpson} = -0.35$). The observed taxonomic evenness was increasingly lower than this of the null model until 15 years after disturbance, when the difference stabilized.

The functional diversity in the undisturbed plots remained stable and equivalent to this of the functional null model over the 30 years. In the lowest disturbance plots the functional diversity remained stable or slightly increasing, and was higher than this of the null model for two of the T1 plots. In the disturbed plots of higher disturbance intensity (T2 and T3) the functional diversity decreased until 15 years after disturbance, when it started to recover towards initial values. The observed functional diversity remained lower than this of the null model over the 30 years.

Functional composition

In undisturbed plots functional traits values remained stable over the 30 years while it followed hump-shaped trajectories in all disturbed plots, to the exception of the leaf chlorophyll content. Trajectories of SLA and bark thickness first increased before decreasing towards initial values. Conversely, trajectories of leaf thickness, leaf toughness, wood specific gravity, and maximum height first decreased and then started returning towards initial values but their recovery remained unachieved after 30 years (Figure 4.2).

Recruitment Turnover

Over the 30 years in control plots the turnover of recruited species compared to initial community remained low (Figure 4.3). In disturbed plots the recruited species turnover followed a marked hump-shaped trajectory, with a maximum reached around 15 years after disturbance. The maximum turnover was positively correlated to the

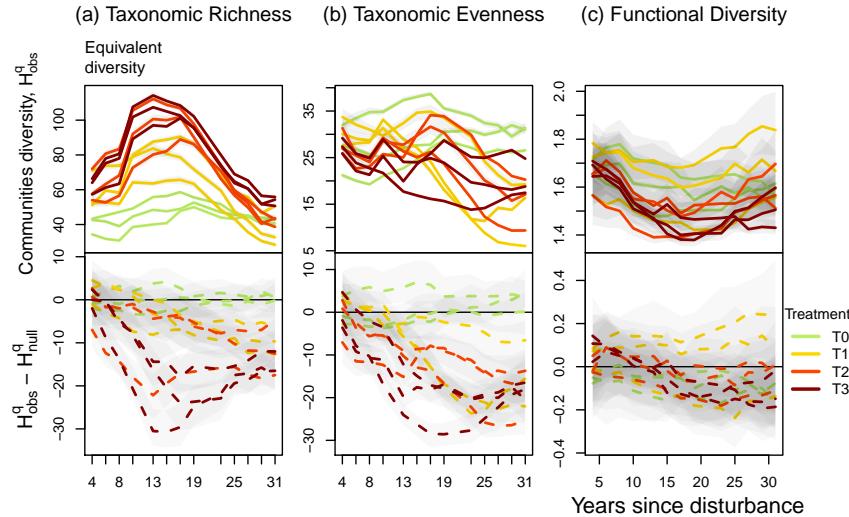


FIG. 4.1 : Upper panels, trajectories over 30 years of taxonomic richness (a), taxonomic evenness (b) and functional diversity (c) of observed 2-years laps recruitment H_{obs}^q . Lower panels, diversity differences to null models $H_{obs}^q - H_{null}^q$.

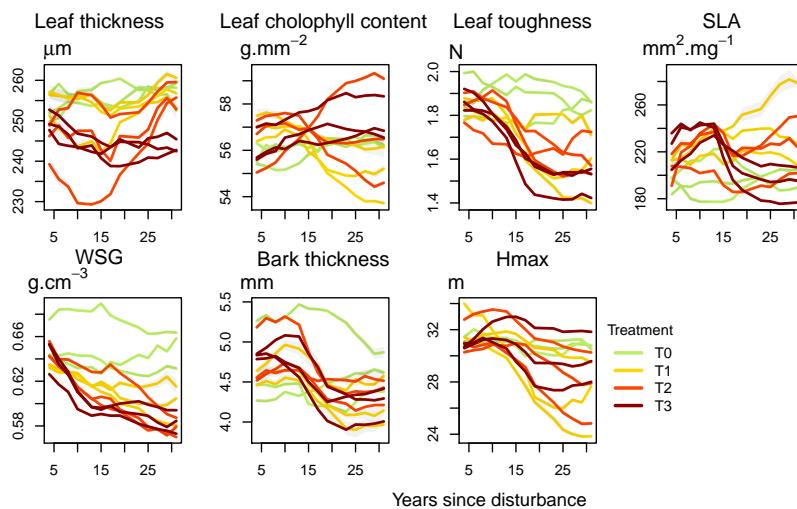


FIG. 4.2 : Community weighted means (CWM) of the leaf, the two stem and specific maximum height. Shaded areas are the credibility intervals.

disturbance intensity ($\rho_{spearman} = 0.93$). Thirty years after disturbance the turnover had returned to low values.

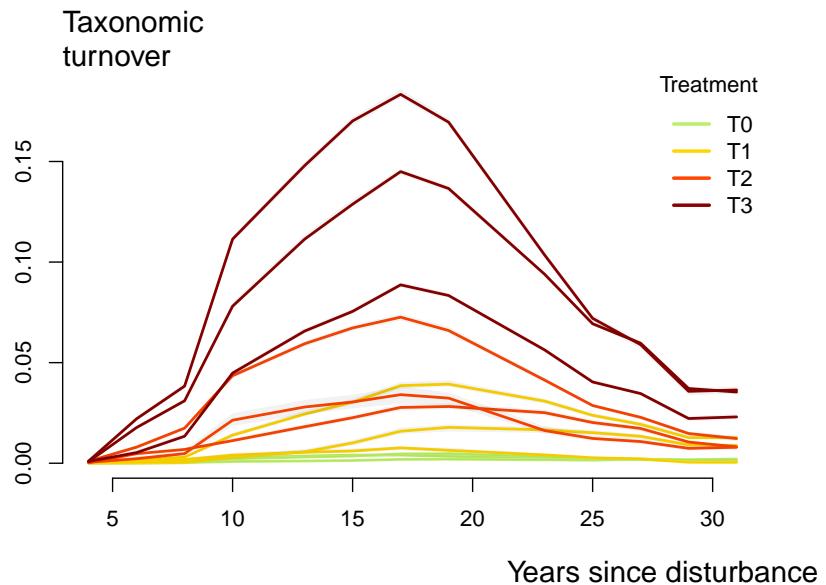


FIG. 4.3 : Trajectories over 30 years of the abundance-based turnover between 2-years laps recruited trees pre-disturbance communities.

Discussion

A three-phased deterministic successional pathway

Post-disturbance recruitment trajectories relied on a three-phased successional pathway defined by the emergence of deterministic competition processes for light gradually balancing the stochastic recruitment specific to undisturbed communities.

A first phase (0-8 years), corresponded to the recruitment of pre-disturbance surviving saplings (DBH < 10 cm) that immediately benefited from the increased enlightenment and alleviated competition induced by disturbance.²⁸ The taxonomic and functional characteristics of recruited trees mirrored the pre-disturbance communities and recruitment processes matched the null stochastic recruitment model.

A second phase (8-15 years) was marked by a shift in community functional composition towards more “acquisitive” functional strategies and the dominance of a restricted set of species. The recruitment then involved true recruits, *i.e.* trees germinating from the seeds bank, representing the main part of the whole post-disturbance recruitment.²⁹ The recruitment was dominated by short-lived, fast

28. Denslow2000 ; Herault2010.

29. Lawton1988.

growing hard pioneers displaying efficient light acquisition.³⁰ As already demonstrated in temperate forests, the pool of recruited species was restricted by trait-based deterministic processes favoring species with efficient light acquisition (high SLA and leaf chlorophyll content) and inexpensive, short-lived tissues (low leaf thickness and toughness, small Hmax and low wood specific gravity and bark thickness).³¹ This emergence of trait-based deterministic processes balanced the stochastic recruitment observed in the first place, and the relative importance of both processes was determined by the disturbance intensity. After low intensity disturbance (T1 plots) recruited species still mirrored pre-disturbance taxonomic composition, but included more long-lived pioneers and light-demanding species.³² For intense disturbance in contrast (T2 and T3 plots), the composition of recruited trees rapidly differed from pre-disturbance community and with the high dominance of hard pioneers, such as *Cecropia spp.* or *Vismia spp.*, likely entailing significant changes in communities functioning.³³

A third recruitment phase (15-30 years) corresponded to the recovery of pre-disturbance taxonomic and functional characteristics. Although the recruits remained mainly light-demanding species their functional diversity increased and they increasingly resembled the pre-disturbance taxonomic composition. The deterministic recruitment processes then gradually left room to stochastic recruitment processes specific to undisturbed forest.³⁴

30. Wright2004; Chave2009b; Herault2011.

31. Chave2004; Kunstler2016.

32. Bongers2009.

33. Diaz2005.

34. Lawton1988; Chave2004.

The achievement of communities recovery

After disturbance the stochastic recruitment specific to undisturbed communities was progressively restored and drove community taxonomic and functional recovery. This confirmed previous results from the Paracou experiment, conducted 10 years³⁵ and 20 years³⁶ after disturbance, where the early signs of the resilience of pre-disturbance taxonomic and functional composition recovery had been detected.

Recruitment taxonomic richness and evenness recovered pre-disturbance values and the taxonomic composition converged towards the pre-disturbance community, thus maintaining the initial differences among communities for all disturbance intensity. Community taxonomic convergence to the local pre-disturbance recruitment composition revealed the scarce recruitment of species that did not belong to pre-disturbance community, due to the commonness of dispersal limitation among tropical tree species.³⁷

35. Molino2001.

36. Baraloto2012a.

37. Svenning2005.

Functional composition and diversity trajectories converged similarly in the functional space towards the recovery of pre-disturbance values, suggesting a common and resilient functioning despite com-

38. Fukami2005.

munities' taxonomic divergence.³⁸

Trait-based enhancement processes made deterministic the community functional response to disturbance but dispersal limitation and steady-state stochastic recruitment made community taxonomic response historically contingent. Although resilient, the functional and taxonomic composition of recruited trees remained altered 30 years after disturbance by the dominance of light-demanding species. This long-term impact specifically raises questions for the management of exploited forests, as most valuable species are late-successional and would thus require cutting cycles of more than 30 years.³⁹

39. Putz2012.

Conclusion

40. Norden2009.

The post-disturbance recruitment trajectories highlighted a three-phased deterministic successional pathway shaped by the emergence of niche processes enhancing light-acquisitive species and balancing the stochastic recruitment of undisturbed communities. The successional pathway first corresponded to the enhanced growth of pre-disturbance surviving saplings mirroring the taxonomic and functional characteristics of pre-disturbance communities. Second, recruitment trajectories were shaped by true recruits from the seeds bank selected through the emergence of competitive exclusion for light fostering pioneer species. Above a disturbance intensity threshold the second recruitment phase was dominated by short-lived hard pioneers that drastically changed community composition, diversity and likely functioning. A third phase eventually corresponded to the return towards pre-disturbance recruitment composition and taxonomic and functional diversity, through the recovery of stochastic recruitment processes specific to undisturbed communities. Besides, repeated disturbance might have increasingly strong impacts, as community recovery involved the seeds bank and probably altered the composition and diversity of the seeds stock.⁴⁰

Acknowledgement

We are in debt with all technicians and colleagues who helped setting up the plots and collecting data over years. Without their precious work, this study would have not been possible and they may be warmly thanked here.

Data availability

This article is based upon the dataset of the Paracou station, which is part of the Guyafor permanent plot network in French Guia-

na (Cirad-CNRS-ONF). The dataset is available upon request to the scientific director (<https://paracou.cirad.fr>).

CHAPITRE 5

Conclusion et perspectives

La diversité des communautés d’arbres a un rôle central pour le fonctionnement et le maintien des écosystèmes forestiers et des services qu’ils rendent.¹ Expliciter la réponse de cette diversité et en comprendre les mécanismes et les déterminants est incontournable pour anticiper le devenir des forêts dans le contexte actuel et adapter leur gestion et leur conservation.² Nous examinons dans cette thèse la réponse taxonomique et fonctionnelle d’une communauté d’arbres de forêt Néotropicale après un gradient de perturbation.

Le premier travail de cette thèse a été la mise au point d’une méthode d’estimation fiable de la diversité des communautés à partir des inventaires forestiers. L’étude de la diversité des forêts tropicales est souvent compromise par la précision limitée des inventaires botaniques et des bases de données fonctionnelles du fait de leur coût financier et humain. Pour pallier les incertitudes inhérentes aux inventaires et aux bases de données nous avons mis au point un estimateur de diversité taxonomique et fonctionnelle et l’avons testé et calibré à partir d’inventaires réels. Cet estimateur a ensuite permis de tracer des trajectoires fiables de diversité taxonomiques et fonctionnelles pour les communautés et le recrutement d’une forêt Néotropicale sur 30 ans après un gradient de perturbation. Ces trajectoires ont permis de montrer des changements de diversité et de composition taxonomiques des communautés après perturbation. Conformément à la théorie de spéciations intermédiaires, au-delà d’un seuil d’intensité le recrutement des pionnières induit une augmentation persistente de l’équitabilité des communautés au détriment des espèces rares de forêt mature. Par ailleurs les trajectoires ont montré un découplage entre trajectoires taxonomiques et fonctionnelles dû à la diminution de la redondance fonctionnelle après perturbation. La restauration de la redondance fonctionnelle a montré être le paramètre déterminant de la résilience des communautés, plus lent à retrouver une valeur initiale que la diversité et la composition. Trente ans après perturba-

1. Tilman2014.

2. Barlow2018.

tion, la restauration des processus de recrutement, de la composition et de la diversité des communautés reste inachevée mais est visible quelle que soit l'intensité de la perturbation initiale.

Ces résultats conduisent à différentes perspectives vis à vis (i) des processus régissant l'assemblage des espèces en communautés et leurs dynamiques, (ii) des modes de gestion et de conservation durables des forêts tropicales, et (iii) de la modélisation de la diversité des communautés.

5.1 Des communautés régies entre déterminisme et stochasticité

Comprendre la réponse des communautés aux perturbation revient à identifier les processus régissant la coexistence et l'assemblage des espèces. En forêt tropicale ces processus sont encore débattus. Spécifiquement le débat porte sur la prépondérance des processus stochastiques par rapport à des processus déterministes favorisant les espèces selon leurs caractéristiques fonctionnelles. La prépondérance de processus stochastique, supposée par la théorie neutre, implique un assemblage aléatoire des communautés dépendant uniquement de contingences historiques (ordre d'arrivée des espèces, mortalité aléatoire, activité anthropique) ou géographiques (limitation de la dispersion). La prépondérance de processus déterministes, supposée par la théorie des perturbations intermédiaires, suppose à l'inverse la convergence des communautés vers une composition et une diversité dépendant des caractéristiques environnementales. Bien que déattues les deux théories neutres et déterministes ne se sont pas incompatibles et peuvent être pertinentes dans différents cas de figure. Ainsi, la théorie intégrative proposée par Chave2004³ explique-t-elle la diversité et la composition des communautés par une combinaison des processus stochastiques et déterministes variable dans le temps et l'espace.

3. .

Un modèle de succession défini

La perturbation, matérialisée par la mortalité d'une partie de la communauté, modifie en elle-même la distribution d'âge des arbres, la structure de hauteur et de diamètre des communautés et leur environnement abiotique (lumière, flux d'eau et de nutriments).⁴ Bien que la mortalité soit plus importante après perturbation, la composition et la diversité des arbres survivants reflète la communauté initiale.⁵ Les processus de recrutement en revanche se sont montrés en revanche très différents après perturbations.

^{4.} Gourlet-Fleury2000; Putz2012; Piponiot2016; Rutishauser2016.

^{5.} Herault2018.

Les trajectoires de diversité du recrutement ont permis de distinguer trois phases de succession après perturbation, correspondant à

différents processus écologiques déterministes et stochastiques. La réponse des communautés aux perturbations est ainsi déterminée tout d'abord par le recrutement de plantules déjà établies, bénéficiant en premier de l'espace environnemental rendu disponible par la perturbation, puis par le recrutement de pionnières et d'héliophiles favorisées par leurs stratégies d'acquisition de la lumière efficaces, et enfin par le retour progressif aux processus de recrutement initiaux.⁶

Cette succession est déterminée par l'émergence après perturbation de processus déterministes éclipsant les processus stochastiques, neutres, qui maintiennent la diversité des communautés en forêt non perturbée. Ces processus déterministes changent la diversité et la composition des individus recrutés et, bien qu'eux-même rapidement restaurés, impactent l'ensemble de la communauté sur plusieurs décennies et dépendent largement de l'intensité de la perturbation et de la composition initiale.

La réponse des communautés aux perturbations est donc définie par une succession de processus déterministes, mais l'impact sur les trajectoires taxonomiques et fonctionnelles à l'échelle de toute la communauté est plus variable.

Une succession fonctionnelle déterministe

La réponse des communautés aux perturbations dépend des changements biotiques et abiotiques augmentant la croissance des arbres et le nombre de recrutés. Après perturbation l'émergence de processus déterministes favorisant les espèces pionnières et héliophiles entraîne une augmentation de la diversité fonctionnelle et un déplacement de la composition fonctionnelle vers des stratégies fonctionnelles d'acquisition et d'utilisation efficaces de la lumière.⁷

Dans un premier temps le recrutement des juvéniles déjà en place avant perturbation ne modifie pas la diversité et la composition fonctionnelles de la communauté. Dans un deuxième temps les arbres recrutés sont issus de la germination des graines de la banque du sol et constituent l'essentiel du recrutement après perturbation.⁸ Les espèces pionnières et héliophiles sont alors favorisées au détriment des espèces tolérantes à l'ombre inféodées aux forêts non perturbées. Ces espèces héliophiles, auparavant rares ou peu fréquentes, deviennent alors communes et leur recrutement augmente la diversité fonctionnelle. Au delà d'un seuil d'intensité de perturbation (plus de 25% de biomasse initiale perdue) le recrutement est dominé par quelques espèces très pionnières (par exemple *Cecropia spp*, *Pouroma spp.* ou *Vismia spp.*).⁹ Il existe cependant un compromis fonctionnel entre les stratégies "acquisitives" et "conservatives" des ressources : les espèces héliophiles présentent une capacité d'acquisition et d'utilisation rapide des ressources mais ont une durée de vie courte.¹⁰ La croissance

⁶. Denslow2000 ; Herault2010 ; Herault2011.

⁷. Viole2007b ; Baraloto2012a.

⁸. Lawton1988.

⁹. Guitet2018.

¹⁰. Falster2011.

11. Denslow2000.

des héliophiles modifie de plus la structure et l'environnement abiotique de la communauté (fermeture de la canopée, rétablissement de la compétition, etc.), si bien que les espèces tolérantes à l'ombre plus commune avant perturbation remplacent les héliophiles après une dizaine d'années.¹¹ Les caractéristiques fonctionnelles initiales sont donc restaurées dans un troisième temps. Après perturbation les communautés suivent donc une trajectoire fonctionnelle cyclique et commune à toutes les communautés, déterminée par les caractéristiques fonctionnelles des pionnières et des héliophiles recrutées. La réponse fonctionnelle des communautés, bien que très informative du fonctionnement des communautés après perturbation, n'est cependant pas le miroir de la réponse taxonomique. Diversité et composition fonctionnelle ne tiennent en effet pas compte de l'identité des espèces et sont déterminées par les espèces dominantes.¹²

12. Grime1998 ; Lavorel2002.

13. Svenning2005.

14. Hubbell2001.

15. .

16. Molino2001 ; Guitet2018.

Les trajectoires taxonomique

Les trajectoires taxonomiques se sont montrées décorrélées des trajectoires fonctionnelles, dépendantes de l'intensité de perturbation et de la composition de la communauté. Bien que la composition des communautés soit initialement différentes, les espèces pionnières et héliophiles recrutées après perturbation sont identiques pour toutes les communautés et quelle que soit l'intensité de perturbation. Les différences de composition sont donc maintenues après perturbation, impliquant que la trajectoire taxonomique après perturbation dépend de la composition initiale. Peu d'espèces initialement absentes s'installent après perturbation malgré l'espace libéré, du fait probablement des limites de dispersion identifiées pour beaucoup d'espèces de forêt tropicale.¹³ Conformément à l'esprit de la théorie neutre la composition taxonomique des communautés relève donc de la contingence historique, *i.e.* du hasard de l'arrivée et de l'installation des espèces, plutôt que de processus de déterministes.¹⁴

Par ailleurs, conformément aux hypothèses de Connell1978¹⁵, le recrutement de pionnières et d'héliophiles augmente la richesse et l'équitabilité des communautés jusqu'à un seuil d'intensité de perturbation (environ 25% de biomasse initiale perdue). La diversité taxonomique augmente pendant les deux premières phases de la succession, jusqu'à la restauration des processus de recrutement stochastiques : la diversité est maximale quelque temps après une perturbation d'intensité moyenne.¹⁶ Au delà d'un seuil d'intensité en revanche la favorisation d'espèces nouvelles ou peu communes ne compense pas les disparitions dues à la perturbation. Les espèces pionnières sont alors dominantes, la richesse taxonomique est diminuée puis restaurée sans dépasser la richesse initiale, et l'équitabilité est durablement augmentée.

D'après les trajectoires de Paracou, bien que les communautés convergent dans l'espace fonctionnel elles divergent dans l'espace taxonomique et les différences initiales de composition entre communautés sont maintenues.¹⁷ Ce découplage entre trajectoires taxonomiques et fonctionnelles s'explique par les variations de la redondance fonctionnelle des communautés, qui mesure le nombre d'espèces partageant les mêmes valeurs de traits et qui ont le même rôle dans l'écosystème.¹⁸ En forêt tropicale où la redondance fonctionnelle est élevée, la composition fonctionnelle des communautés peut être identique malgré leurs différences taxonomiques. La redondance fonctionnelle explique la convergence fonctionnelle des communautés malgré leur divergence taxonomique et donc l'homogénéité des trajectoires après perturbation quelle que soit la composition taxonomique initiale. D'autre part une redondance fonctionnelle élevée assure le remplacement des espèces qui disparaissent par d'autres à la stratégie fonctionnelle similaire,¹⁹ ce qui atténue l'impact des perturbations sur la composition et la diversité fonctionnelle. Les trajectoires de redondance, complémentaires des trajectoires taxonomiques et fonctionnelles, expliquent leur découplage et appréhende la restauration de la résilience des communautés. La restauration de la redondance dépend des trajectoires taxonomique, et donc des processus stochastiques sous-jacents. Les trajectoires de redondance, de composition et de diversité taxonomique dépendent du principe de "lottery recruitment" : tandis que les espèces recrutées en premier s'établissent rapidement dans la communauté, les suivantes, redondantes fonctionnellement, subissent la compétition avec les premières et s'établissent plus difficilement.²⁰ La restauration de la redondance, de la diversité et de la composition taxonomiques sont donc lentes, aléatoires et difficiles à anticiper. Malgré tout, ce sont les éléments clé et cinétiquement déterminants de la restauration après perturbation. Une diminution persistante de la redondance implique des réponses taxonomique et fonctionnelle différentes après de nouvelles perturbations et accroît le risque de voir certaines espèces disparaître localement et la richesse taxonomique décliner petit à petit.

17. Fukami2005.

18. Bellwood2006.

19. Carmona2016.

20. Busing2002.

5.2 Vers une gestion durable intégrant la préservation de la biodiversité

L'exploitation sélective est considérée comme étant l'une des activités anthropiques les moins néfastes pour le fonctionnement et le maintien des forêts. C'est une perspective de développement incontournable aujourd'hui car elle permet un développement économique et social tout en préservant les forêts.²¹ Par la réorganisation des économies locales, l'exploitation sélective a été adoptée dernièrement par de nombreux pays en réponse aux besoins de limitation des *GES*,

21. Chaudhary2016.

22. Begon2006.

23. ITTO2005.

24. ITTO2005 ; Barlow2018.

25. Durrieu1998.

26. Diaz2005.

27. Rutishauser2016.

et en reconnaissance du rôle de la diversité, de la composition et de la structure forestière pour la productivité et le fonctionnement de l'écosystème.²² Les pratiques de gestion sylvicoles durables sont aujourd'hui calibrées pour maintenir un couvert forestier et un stock de biomasse déterminés.²³ L'impact de l'exploitation selective sur la composition et la diversité des communautés reste cependant indéterminé et questionne la durabilité de l'exploitation, spécifiquement sur le long terme.

Le recul des 30 ans de suivi de Paracou donne une vision à long terme de la réponse des communautés à l'exploitation et permettent de discuter de points d'amélioration pour les pratiques d'exploitation selective durable.

Quels critères de restauration ?

Dans la perspective d'une exploitation soutenable à long terme, les critères d'évaluation de la durabilité doivent être discutés selon les objectifs de l'exploitation. Pour préserver le fonctionnement et les serviecs écosystémiques rendus par les forêts tropicales, le maintien de la diversité et de la composition du peuplement doivent être considérés en plus du maintien du stock exploitable.²⁴

Les trajectoires de Paracou ont montré une résilience taxonomique et fonctionnelle des communautés tangible mais demandant plusieurs décennies. Cette durée impose des cycles de rotation de plusieurs décennies pour assurer la restauration complète des communautés. En forêt Néotropicale les cycles de rotation devraient ainsi être plus longs que ceux éprouvés et validés pour d'autres régions, notamment en Afrique.²⁵

L'analyse des trajectoires à Paracou a par ailleurs démontré une réponse taxonomique complexe des communautés relevant de processus aléatoires. Les trajectoires de composition taxonomique se sont donc avérées difficiles à extrapoler, et susceptibles entraîner la disparition locale ou au contraire la dominance persistante de certaines espèces de façon visibles uniquement à long terme. De tels changements de composition peuvent avoir des conséquences significatives sur l'écosystèmes, comme la disparition d'espèces clé pour la faune ou la flore ou un blocage de succession modifiant durablement l'écosystème.²⁶ De surcroît, les espèces favorisées après exploitation présentent en moyenne une hauteur et un diamètre maximums faibles, ce qui amplifie les changements de structure générés par les perturbations et modifie la valeur économique du peuplement.²⁷ La complexité de la réponse taxonomique implique donc, à mon sens, de garder à l'esprit la possibilité de conséquences inattendues de l'exploitation et d'adopter un principe de précaution en visant par défaut le maintien de la composition et de la diversité initiales.

L'analyse des trajectoires a montré le rôle central de la redondance fonctionnelle pour évaluer la résilience de la communauté. Paramètre cinétiquement déterminant de la restauration post-exploitation, la redondance fonctionnelle a montré combiner les aspects taxonomique et fonctionnel de la restauration. De plus, elle permet d'appréhender la restauration de la capacité de résilience en elle-même de la communauté. Il me semble ainsi approprié de considérer la redondance fonctionnelle comme critère pour évaluer la restauration post-exploitation, en complément des indicateurs fonctionnels actuels (*i.e.* la hauteur maximale, la vitesse de croissance ou la biomasse aérienne totale, etc).²⁸ Il me semble également approprié d'approfondir l'analyse des trajectoires post-exploitation dans le même sens et tester vers de nouvelles méthodes de mesure, de suivi et de modélisation pour éprouver et améliorer les critères de restauration.

28. Sist2015.

Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle

Les résultats obtenus dans ce travail sont basées sur des traits fonctionnels clés représentatifs de l'écologie, de la croissance et des performances de reproduction des espèces. Comme pour toute analyse fonctionnelle ce choix n'est cependant pas exhaustif et les traits ont été retenus surtout vis à vis de la productivité des espèces et de leur stratégie d'acquisition et d'utilisation des ressources.²⁹ Nous avons cependant pu souligner l'importance de la banque de graines pour la réponse des communautés et le rôle de sa diversité et de sa composition pour l'établissement de la communauté après perturbation. La constitution de la banque de graines dépend largement des traits de dispersion, de dormance et de germination des espèces. Pour mieux anticiper la réponse des communautés aux perturbations, notamment en terme de diversité et de composition du recrutement, il serait ainsi judicieux de considérer plus de traits de dispersion et de durée de vie des graines.³⁰

29. Reich2014; Kunstler2016.

30. Verdu2005;
Schleuning2016; Yguel_inprep.

5.3 Vers l'intégration des trajectoires de biodiversité aux modèles de dynamique forestière

La modélisation est un outil de simplification des systèmes complexes qui limite aux processus étudiés. La modélisation revient d'une part à synthétiser les données et les connaissances disponibles puis à les extrapolier à des systèmes différents ou à d'autres échelles spatiales ou temporelles. La modélisation est largement utilisée en écologie des forêts tropicales d'une part pour comprendre les processus, les lois et les paramètres déterminant de la dynamique forestière

^{31.} Gourlet-Fleury2005.

^{32.} Piponiot2016; Rutishauser2016; Grimm2017.

^{33.} Porte2002.

et d'autre part pour prédire l'évolution des communautés et leur réponse aux perturbations. En particulier les modèles de dynamique forestière sont largement utilisés pour anticiper la réponse des forêts aux changements globaux, et pour calibrer la gestion forestière.³¹ Spécifiquement, l'approche par la modélisation a été largement adoptée pour l'étude de la structure forestière (hauteur et diamètre des arbres, densité du peuplement, biomasse, etc), des flux d'eau, de gaz ou de nutriments, ou encore de la distribution spatiale des espèces.³²

Modéliser la diversité des communautés en revanche reste difficile bien qu'indispensable pour appréhender l'avenir des forêts. L'hyper-diversité des régions tropicales et leur méconnaissance partielle rend difficile, voire impossible, une approche de modélisation espèce-spécifique et impose une approche à l'échelle des communautés. Dans une approche à l'échelle des communautés les forêts correspondent à une mosaïque de patchs aux caractéristiques environnementales biotiques et abiotiques déterminées (richesse spécifique, traits fonctionnels moyens, densité d'arbres, intensité de la perturbation et temps écoulé depuis, etc).³³

Dans cette thèse nous avons synthétisé les informations des 30 ans de suivi de la réponse des communautés de Paracou après perturbation et avons proposé une interprétation des processus écologiques sous-jacents. Ce travail ouvre la voie à la modélisation de la biodiversité en forêt tropicale, que nous proposons d'envisager selon les deux perspectives empirique et mécaniste. L'approche empirique basée sur l'analyse statistique des trajectoires par des modèles mixtes permettrait de représenter les lois régissant la réponse de la diversité aux perturbations sans y expliciter les processus sous-jacents. L'approche mécaniste basée sur des processus identifiés, spécifiquement le recrutement et la mortalité, permettrait de simuler la dynamique de différentes communautés.

Modèle empirique : prédire la diversité en fonction de l'intensité d'exploitation

Les trajectoires de Paracou ont mis en évidence les trajectoires taxonomique et fonctionnelle non-aléatoires après perturbation et leur corrélation avec l'intensité de perturbation. Ces trajectoires pourraient être formalisées grâce à des méthodes statistiques empiriques de façon à prédire les variations de diversité en fonction du temps écoulé et de l'intensité de la perturbation (en % de biomasse perdue). Spécifiquement, nous avons pensé ajuster des modèles mixtes aux trajectoires de diversité et de composition taxonomique et fonctionnelle. Les modèles mixtes sont largement utilisés dans l'étude de données "longitudinales", *i.e.* des mesures répétées dans le temps sur un même objet, comme c'est le cas des mesures de

dynamique étudiées ici. Ces modèles associent un effet aléatoire commun aux mesures d'une même communauté et permettent ainsi de prendre en compte les corrélations entre mesures successives

Formaliser une telle relation entre intensité d'exploitation et diversité au cours du temps permettrait de mieux planifier la gestion forestière en fonction des niveaux de diversité attendus. . ### Modèle mécaniste : simuler les trajectoires après perturbation

Les trajectoires de paracou ont mis en évidence les processus de recrutement déterministes déterminant la réponse au cours du temps des communautés aux perturbations. La connaissance de ces processus inspire la construction de modèles mécanismes simulant explicitement les trajectoires de diversité après perturbation.

Dans un premier temps, nous avons abordé la modélisation mécaniste en assimilant l'évolution au cours du temps de la richesse des recrutés à des courbes d'accumulation. Les courbes d'accumulation représentent usuellement le nombre d'espèces découvertes en fonction de l'effort d'échantillonnage dans l'espace.³⁴ Ces courbes se déclinent en courbes de raréfaction lissées, représentant le nombre moyen d'espèces rencontrées pour chaque sous-échantillonnage d'une communauté donnée selon des effectifs de taille variable.³⁵ Les courbes de raréfaction sont construites en considérant la richesse comme une variable aléatoire, dont l'espérance est estimée théoriquement à partir de la taille de la communauté initiale et la probabilité de tirage de chaque espèce. Nos essais ont cependant montré que les trajectoires du recrutement observées ne correspondaient à des courbes d'accumulation. Dans le cas de perturbations peu intenses comme à Paracou, les communautés sont constituées après exploitation d'arbres survivants d'avant perturbation et d'arbres recrutés par la suite. La communauté des recrutés combine de même les recrutés issus des processus de forêt mature (correspondant à un recrutement aléatoire dans la communauté initiale) et les recrutés issus des processus émergeant après perturbation (correspondant à un recrutement favorisant les espèces pionnières). Les trajectoires du recrutement combinent ainsi deux communautés de survivants et de pionnières, et ne peuvent s'apparenter à une courbe de raréfaction qui elle correspondrait au sous-échantillonnage d'une communauté unique.

Notre étude a cependant montré que l'intensité de perturbation déterminait la balance entre recrutés issus d'un recrutement dans la communauté de survivants d'avant exploitation et recrutés issus d'un recrutement déterministe d'espèces pionnières. La réponse des communautés aux perturbations pourrait alors être modélisée par deux tirages aléatoires, l'un dans la population pré-exploitation et l'autre dans la population des espèces pionnières. Les différences entre trajectoires de diversité viendraient des effectifs recrutés respectivement dans l'une et l'autre des populations. Ces effectifs, dépendant de

34. Gotelli2001.

35. Ugland2003.

l'intensité d'exploitation, seraient déterminés par exemple avec une analyse de la variance estimant la part de diversité apportée respectivement par les communautés pionnières et d'avant exploitation. De tels modèles pourraient d'une part être intégrés aux modèles de dynamique forestière existants et d'autre part permettre de simuler des perturbations répétées et ainsi élucider à bien plus long terme la réponse des communautés à l'exploitation forestière.³⁶

36. Dufour2012.

Résumé : Le fonctionnement, le maintien et la résilience des forêts repose sur la diversité des communautés d'arbres qui les constituent. Clarifier la réponse de la biodiversité forestière aux perturbations est primordial dans le contexte des changements actuels pour préserver et gérer les forêts et les biens et services qu'elles rendent, spécifiquement en forêt tropicale où la diversité est à la fois la plus élevée et la plus menacée au monde. Dans ce contexte cette thèse cherche à décrire la réponse aux perturbations de la diversité des communautés forestières, à identifier les processus écologiques sous-jacents, et à discuter des perspectives pour la gestion et la conservation des forêts.

Le suivi de la station de paracou permet d'examiner de façon exhaustive sur 30 années la réponse des communautés tropicales après un gradient de perturbation. Dans un premier temps nous avons établi et validé un estimateur de diversité fiable, permettant de pallier les incertitudes de détermination inhérentes aux inventaires forestiers et aux bases de données fonctionnelles. Non seulement appliqué dans le cadre de cette thèse aux données de Paracou, cet estimateur a été appliqué au contexte de l'exploitation forestière pour proposer une méthode d'inventaire forestier optimisant le coût et la précision des inventaires. Dans un deuxième temps nous avons analysé les trajectoires après perturbation de la diversité et de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés, à partir des inventaires botaniques et d'un large jeu de données fonctionnel comprenant des traits des feuilles, du bois et des traits d'histoire de vie. Enfin, dans un troisième temps nous avons clarifié les mécanismes sous-jacents la trajectoire des communautés en analysant spécifiquement la diversité et la composition des communautés recrutées après perturbation.

Nous avons pu montrer que la réponse des communautés aux perturbations correspondait à l'émergence de processus déterministes, correspondant au recrutement d'un pool de pionnières défini et commun à toutes les communautés, puis au retour des processus stochastiques régissant la diversité des forêts non perturbées. A l'échelle de la communauté, ces processus correspondent à une modification cyclique de la composition taxonomique et au maintien des différences entre communautés. Ils augmentent la richesse et l'équitabilité taxonomiques jusqu'à une certaine intensité de perturbation aud delà de laquelle, conformément à la théorie des perturbations intermédiaires, la richesse taxonomique diminue et la dominance des pionnières augmente de façon persistante. Les trajectoires fonctionnelles en revanches se sont montrées décorrélées des trajectoires taxonomiques, avec la convergence de la composition fonctionnelle malgré leur divergence taxonomique et l'homogénéité des trajectoires de diversité quelle que soit l'intensité de la perturbation. Nous avons pu expliquer ce découplage entre trajectoires taxonomiques et fonctionnelles par les modifications de la redondance fonctionnelle, élevée en forêt tropicale, atténuant l'impact fonctionnel des perturbation et faisant office de paramètre synétiquement déterminant de la restauration des communautés après perturbation. Nos résultats ont montré la résilience taxonomique et fonctionnelle des communautés tropicales et ont mis en évidence les éléments clés de la restauration après perturbation et permis de discuter de la possibilité d'une exploitation durable des forêts et de nouvelles perspectives de modélisation de la diversité.

Mots clés : Biodiversité, Forêts Néotropicales, Perturbation, Ecologie des Communautés, Trajectoires, Résilience.

Abstract: The functioning, the maintenance and the resilience of tropical forests largely rely on

tree community diversity. In the current changing context it is crucial to clarify community diversity response to disturbance in order to maintain forests goods and services, specifically in tropical forests that are as diverse and crucial as they are currently threatened.

In this context, this work aims to define neotropical forests response to disturbance, identify the underlying ecological mechanisms and discuss the perspectives for tropical forests conservation and management. The dataset from the Paracou experimental station in French Guiana provides an exhaustive monitoring of Neotropical tree communities response to a disturbance gradient over 30 years.

First we developed and tested a diversity estimator tackling the taxonomic uncertainties of forest inventories and improving the accuracy of biodiversity surveys. Not only used in the experimental dataset analysed here, the diversity estimator was applied in the context of pre-logging inventories to propose an inventory protocol optimizing the costs of the inventories and the accuracy of the diversity estimation. Second, we analyzed the post-disturbance taxonomic and functional trajectories at the scale of the whole community. We combined the 30 years of botanical inventories with a large functional dataset encompassing key leaf, root, wood and life-history functional traits. Eventually we specifically analysed the post-disturbance recruitment processes and the diversity and composition succession.

We highlighted the emergence of deterministic processes driving community responses to disturbance first through the recruitment of a restricted pool of pioneers, common to all communities, and then through the recovery of pre-disturbance stochastic processes. At the whole-community scale this succession translated into a cyclic taxonomic composition trajectory maintaining the initial differences among communities. It also increased the taxonomic richness and evenness until a perturbation intensity threshold above which, in accordance with the Intermediate Disturbance Hypothesis, the taxonomic richness decreased and the pioneers became persistently dominant. On the other hand the functional trajectories proved decoupled from taxonomic trajectories and highlighted communities functional convergence and the uniformity of the functional trajectories whatever the disturbance intensity. The taxonomic and functional decoupling was explained by the functional redundancy that mitigated the disturbance functional impact and proved to be the slow parameter of tropical forest recovery. This study demonstrated the taxonomic and functional resilience of Neotropical communities and highlighted the key parameters of forest recovery.

It allowed discussing the sustainability of tropical forest management practices and some perspectives for the modeling of community diversity.

