

# Réponse et Résilience de la Biodiversité d'une Forêt Tropicale après Perturbation

Ariane Mirabel

Version : 2018-09-14



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 26 Octobre 2018 par :  
Ariane Mirabel

---

Réponse et Résilience de la Biodiversité d'une  
Forêt Tropicale après Perturbation

---

---

JURY

OLIVIER HARDY	Maître de recherche	Rapporteur
PIERRE COUTERON	Directeur de recherche	Rapporteur
STÉPHANE TRAISSAC	Enseignant-Chercheur	Membre du jury
JEAN-CHRISTOPHE ROGGY	Chercheur	Membre du jury
BRUNO HÉRAULT	Chercheur	Co-directeur de thèse
ERIC MARCON	Ingénieur en chef des Ponts, des Eaux et des Forêts	Directeur de thèse

---

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



# Table des matières

<b>Table des matières</b>	<b>v</b>
<b>Remerciements</b>	<b>1</b>
<b>1 Introduction générale</b>	<b>3</b>
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 . . . . .	9
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 . . . . .	15
Le contexte Guyanais . . . . .	15
Paracou, plus de 30 ans de suivi de la forêt Amazonienne	17
Méthodes d'inventaires . . . . .	18
1.6 Problématique et plan de la thèse . . . . .	19
<b>2 Des inventaires forestiers aux trajectoires de diver- sité : le problème universel de l'incertitude</b>	<b>21</b>
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 response 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 . . . . .	31
Conclusion . . . . .	32
2.4 Script R, estimateur de diversité . . . . .	33
<b>3 Trajectoires de diversité à l'échelle des communautés</b>	<b>39</b>
Post-Disturbance Tree Community Trajectories in a Neotropical Forest . . . . .	41
Abstract . . . . .	41
Introduction . . . . .	42
Material and Methods . . . . .	43
Study site . . . . .	43
Inventories protocol and dataset collection . . . . .	44
Composition and diversity metrics . . . . .	45
Results . . . . .	46
Communities Composition . . . . .	46
Communities richness and evenness . . . . .	47
Functional redundancy . . . . .	49
Discussion . . . . .	50
A cyclic recovery of community composition . . . . .	50
Another perspective on the intermediate disturbance hypothesis . . . . .	51
The functional redundancy, key of community resilience . . . . .	52
Conclusions . . . . .	53
Acknowledgement . . . . .	53
Author's contributions . . . . .	53
Data availability . . . . .	53
<b>4 Analyse du recrutement, support de la trajectoire des communautés</b>	<b>55</b>
4.1 30 Years of Post-disturbance Recruitment in a Neotropical Forest . . . . .	57
Abstract . . . . .	57

Introduction . . . . .	58
Material and Methods . . . . .	60
Study Site . . . . .	60
Inventories Protocol and Dataset Collection . .	60
Recruitment trajectories . . . . .	61
Results . . . . .	62
Taxonomic richness and evenness and functional diversity . . . . .	62
Functional composition . . . . .	63
Recruitment Turnover . . . . .	63
Discussion . . . . .	63
A three-phased deterministic successional pathway . . . . .	63
The achievement of community recovery . . . . .	65
Conclusion . . . . .	66
Acknowledgement . . . . .	67
Data availability . . . . .	67
<b>5 Conclusion et perspectives</b>	<b>69</b>
5.1 Des trajectoires entre déterminisme et stochasticité . .	70
Un modèle de succession défini . . . . .	70
Une succession fonctionnelle déterministe . . . . .	71
Une succession taxonomique stochastique . . . . .	72
5.2 Vers une gestion durable intégrant la préservation de la biodiversité . . . . .	73
Quels critères de restauration ? . . . . .	74
Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle .	75
5.3 Vers l'intégration des trajectoires de biodiversité aux modèles de dynamique forestière . . . . .	75
Modèle empirique : prédire la diversité en fonction de l'intensité d'exploitation . . . . .	77
Modèle mécaniste : simuler les trajectoires après perturbation . . . . .	77
<b>Bibliographie</b>	<b>79</b>



# 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 eue 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 offert ces trois belles années.

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 titanique. En particulier, merci Pascal pour ta patience et ta gentillesse, il me tarde 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.

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

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 : je suis venue en Guyane, j'y suis restée et 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 au maintien des populations humaines et de nombreux écosystèmes à l'échelle globale. Malgré leur importance les forêts sont aujourd'hui extrêmement menacées par 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.<sup>1</sup> Les forêts sont les régions les moins anthropisées du globe et portent de forts enjeux de conservation en accueillant la diversité animale et végétale et les taux d'endémisme les plus importants.<sup>2</sup>

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.<sup>3</sup> A l'échelle globale ce sont des éléments centraux dans la régulation des gaz à effet de serre (GES). Les forêts pourraient représenter un important puits de carbone compensant une partie des émissions de GES, mais se sont également des sources potentielles lorsque leur dégradation libère le carbone stocké dans la biomasse.<sup>4</sup> A l'échelle de l'Amazone, la dégradation croissante des forêts conduit au déclin du stockage du carbone et pourraient faire du bassin Amazonien une source de carbone.<sup>5</sup>

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

1. Forestry Department of the Food and Agriculture Organization of the United Nations (2000). *Forest Resources Assessment 2000*. Rapp. tech., p. 140.

2. N. Myers et al. (2000). « Biodiversity hotspots for conservation priorities ». In : *Nature* 403.6772, p. 853-858; R. A. Mittermeier et al. (2003). « Wilderness and biodiversity conservation ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.18, p. 10309-10313.

3. Y. Malhi et al. (2008). « Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon ». In : *science* 319.5860, p. 169-172; F. Isbell et al. (2017). « Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales ». In : *Nature* 546.7656, p. 65-72.

4. Y. Pan et al. (2011). « A large and persistent carbon sink in the world's forests ». In : *Science*, p. 1201609 ; D. P. Roy et S. S. Kumar (2017). « Multi-year MODIS active fire type classification over the Brazilian Tropical Moist Forest Biome ». In : *International Journal of Digital Earth* 10.1, p. 54-84.

5. R. J. Brienen et al. (2015). « Long-term decline of the Amazon carbon sink ». In : *Nature* 519.7543, p. 344.

6. Forestry Department (2015). *Forest Resources Assessment 2015*. Rapp. tech. Food et Agriculture Organization of the United Nations (FAO), p. 54; D. Tilman et al. (2014). « Biodiversity and Ecosystem Functioning ». In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45.1, p. 471-493.

7. S. of the Convention on Biological Diversity et D. G.f.I.Z. g. GmbH (2011). *Biodiversity and Livelihoods REDD-plus Benefits*. Rapp. tech., p. 44; FAO (2014b). *State of the World's Forests (SOFO)*. Rapp. tech. Rome : Food et Agriculture Organization of the United Nations.

8. FAO (2014a). *Situation des Forêts du monde*. Rapp. tech. Rome : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture.

9. R Pachauri et L Meyer (2014). « Climate change 2014 : Synthesis report. fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change ». In : *Tech. Rep.*

10. J. Barlow et al. (2018). « The Future of Hyperdiverse Tropical Ecosystems ». In : *Nature* 559.7715, p. 517.

11. A. H. Gentry (1988). « Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients ». In : *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75.1, p. 1-34; I. FAO (2011). *The state of forests in the Amazon Basin, Congo Basin and Southeast Asia*. Rapp. tech. Rome (italy), p. 80.

12. G. P. Asner et al. (2009). « A contemporary assessment of change in humid tropical forests ». In : *Conservation Biology* 23.6, p. 1386-1395.

13. P. M. Vitousek et al. (1997). « Human domination of Earth's ecosystems ». In : *Science* 277.5325, p. 494-499; B. J. Cardinale et al. (2012). « Biodiversity Loss and its Impact on Humanity ». In : *Nature* 489.7415, p. 326-326.

14. R. Schlaepfer et C. Elliott (2000). « Ecological and landscape considerations in forest management : the end of forestry ? » In : *Sustainable forest management*. Springer, p. 1-67; R Dirzo et P. H. Raven (2003). « Global State of Biodiversity and Loss ». In : *Annual Review of Environment and Resources* 28.1, p. 137-167; D. Morales-Hidalgo et al. (2015). « Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015 ». In : *Forest Ecology and Management* 352.

et de cuisson). Elles sont de plus indispensables au bien-être des populations et possèdent d'importantes dimensions culturelle, spirituelle et patrimoniale.<sup>6</sup> Enfin, l'exploitation forestière correspond à de forts enjeux économiques : elle représente ~ 1% du PIB mondial, une part importante de l'emploi et reste l'une des principales sources d'énergie.<sup>7</sup>

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%.<sup>8</sup> 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.<sup>9</sup>

Dans ce contexte les forêts tropicales, représentant 19.6 millions de km<sup>2</sup>, sont les régions à la fois les plus menacées et celles aux enjeux les plus importants.<sup>10</sup> Les forêts tropicales accueillent la diversité biologique la plus élevée au monde et sont les plus grandes forêts n'ayant jamais connu de fortes perturbations anthropiques.<sup>11</sup> 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.<sup>12</sup> 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 locale 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".<sup>13</sup>

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.<sup>14</sup> 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. 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, mais dont les surfaces demeurent insuffisantes pour pallier l'érosion globale de la biodiversité.<sup>15</sup> 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.<sup>16</sup> 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.<sup>17</sup>

## 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, qui sépare les enjeux de préservation et de production, ne suffit pas seule à maintenir l'incroyable biodiversité de des forêts et leur fonctionnement complexe.<sup>18</sup> Une autre approche axée sur la multifonctionnalité des forêts réhabilite la possibilité d'un équilibre durable entre production et conservation.<sup>19</sup> L'exploitation forestière peut intégrer cette dernière approche, et permettre à la fois le maintien du fonctionnement des forêts et un développement économique et social, sous réserve d'une gestion adéquate.

L'exploitation sélective est l'exploitation de quelques espèces cibles à partir d'un certain diamètre et suivant des méthodes d'exploitation permettant le maintien du couvert forestier. L'exploitation sélective concerne environ 20% de la surface des forêts tropicales et représente 12% de la production mondiale de bois d'œuvre.<sup>20</sup> 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 la déforestation ou la conversion des forêts en terres agricoles ou en plantations. 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.<sup>21</sup> 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,<sup>22</sup> et sont aujourd'hui essentiellement calibrées en vue de la reconstitution du stock de

15. P. Sist et al. (2015). *Management of Natural Tropical Forests for the Future*. Rapp. tech. IUFRO WFSE, p. 1-4.

16. A. A. Agrawal (2011). « Reducing emissions from deforestation and forest degradation ». In : *Annual Review of Environment and Resources* 36, p. 373-396; Barlow et al. (2018). Cf. note 10.

17. J. Liu et al. (2015). « Systems integration for global sustainability ». In : *Science* 347.6225, p. 1258832.

18. Sist et al. (2015). Cf. note 15.

19. J. Loos et H. von Wehrden (2018). « Beyond Biodiversity Conservation : Land Sharing Constitutes Sustainable Agriculture in European Cultural Landscapes ». In : *Sustainability* 10.5, p. 1395.

20. P. A. Martin et al. (2015). « Impacts of tropical selective logging on carbon storage and tree species richness : A meta-analysis ». In : *Forest Ecology and Management* 356, p. 224-233.

21. L. Gibson et al. (2011). « Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity ». In : *Nature* 478.7369, p. 378-381.

22. Sist et al. (2015). Cf. note 15.

23. ITTO (2005). *Revised ITTO Criteria and indicators of the sustainable management of tropical forests including reporting format*. Rapp. tech. Yokohama, Japan : ITTO Policy Development Series No. 15.

bois d'œuvre. Elles pourraient cependant intégrer des enjeux de conservation visant à réduire les impacts environnementaux, sociaux et sur l'intégrité et la productivité des forêts.<sup>23</sup> 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 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.<sup>24</sup> 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*.<sup>25</sup> 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.<sup>26</sup> La diversité détermine également la stabilité et la résilience des communautés en atténuant l'impact des maladies, des espèces invasives et des variations environnementales.<sup>27</sup> Toute perturbation ou changement susceptibles de modifier la biodiversité et la composition des communautés impacte donc le fonctionnement des écosystèmes, mais les détails de ces impacts et de leurs conséquences restent 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 (ensevelissement, 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.<sup>28</sup> 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

24. S. Guitet et al. (2018). « Disturbance regimes drive the diversity of regional floristic pools across Guianan rainforest landscapes ». In : *Scientific Reports* 8.1, p. 3872.

25. C. G. Jones et al. (1994). « Organisms as ecosystem engineers ». In : *Ecosystem management*. Springer, p. 130-147; M. E. Power et al. (1996). Challenges in the Quest for Keystones ». In : *Bioscience* 46.8, p. 609-620; T. A. Gardner et al. (2007). « Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum ». In : *Biotropica* 39.1, p. 25-30.

26. M. Begon et al. (2006). *Ecology : from individuals to ecosystems*. Sirsi i9781405111171.

27. T. Elmquist et al. (2003). « Response diversity, ecosystem change, and resilience ». In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 1.9, p. 488-494.

28. F. E. Clements (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*. 242. Carnegie Institution of Washington.

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.

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.<sup>29</sup> 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. Etabli de façon pragmatique compte tenu de la densité des forêts tropicales, le diamètre minimum est néanmoins représentatif de la taille et de la biomasse des arbres. A partir du diamètre minimum de 10cm l'individu peut être considéré comme assez développé pour participer significativement au fonctionnement de l'écosystème et ainsi intégrer les inventaires. Les nombreux processus écologiques qui régulent les différentes étapes du recrutement sont donc des déterminants majeurs de la réponse des communautés aux perturbations.<sup>30</sup>

### 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 ces processus sont débattues aujourd'hui, notamment vis à vis de l'importance relative des processus stochastiques et déterministes.

Les processus déterministes favorisent certaines caractéristiques biologiques et restreint le pool d'espèces dans la communauté en fonction de leur performance dans l'environnement biotique et abiotique.<sup>31</sup> La prépondérance de tels processus déterministes suppose alors la convergence fonctionnelle des communautés vers une composition et une diversité dépendant des caractéristiques environnementales. Les processus stochastiques, qui relèvent de la théorie neutre, supposent à l'inverse un assemblage aléatoire des espèces. La composition et la diversité des communautés dépendent alors de variations aléatoires des taux de recrutement, de mortalité et de dispersion. Les différences entre communautés s'épliquant pas des contingences historiques (ordre d'arrivée des espèces, mortalité aléatoire, activité anthropique) ou des limites physiques de dispersion ou de croissance (barrière à la dispersion).<sup>32</sup>

29. J. S. Denslow et G. S. Guzman (2000). « Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama ». In : *Journal of Vegetation Science* 11.2, p. 201-212.

30. J. S. Denslow (1980). « Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees ». In : *Biotropica* 12.2, p. 47-55; S. A. Schnitzer et W. P. Carson (2001). « Treefall Gaps and the Maintenance of Species Diversity in a Tropical Forest ». In : *Ecology* 82.4, p. 913-919; G. P. Asner et al. (2004). « Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon ». In : *Global Change Biology* 10.5, p. 765-783.

31. J. F. Molino et D. Sabatier (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis ». In : *Science (New York, N.Y.)* 294.5547, p. 1702-1704.

32. S. P. Hubbell (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press ; P. B. Adler et al. (2007). « A niche for neutrality ». In : *Ecology Letters* 10.2, p. 95-104.

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.<sup>33</sup> 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.<sup>34</sup>

A l'inverse la théorie neutre suppose que les espèces sont équivalentes 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.<sup>35</sup>

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.<sup>36</sup>

## 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.<sup>37</sup> La biodiversité, souvent réduite à la notion de richesse spécifique, prend donc également en compte des aspects de richesse, d'équitabilité d'abondance, de similitude 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.<sup>38</sup>

33. Molino et Sabatier (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. », cf. note 31.

34. P. Chesson (2000). « Mechanisms of maintenance of species diversity ». In : *Annual review of Ecology and Systematics* 31.1, p. 343-366 ; M. Karuiki et al. (2006). « Regeneration changes in tree species abundance, diversity and structure in logged and unlogged subtropical rainforest over a 36-year period ». In : *Forest Ecology and Management* 236.2-3, p. 162-176 ; N. J. Berry et al. (2008). « Impacts of Selective Logging on Tree Diversity across a Rainforest Landscape : The importance of Spatial Scale ». In : *Landscape Ecology* 23.8, p. 915-929.

35. Hubbell (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, cf. note 32.

36. J. Chave (2004). « Neutral theory and community ecology ». In : *Ecology Letters* 7.3, p. 241-253. eprint : arXiv:1011.1669v3.

37. M. Loreau (2005). « Actes de la Conférence Internationale Biodiversité, Science et Gouvernance ». In : *Discours de Clôture*. IRD Editions, p. 254-256.

38. A. Purvis et A. Hector (2000). « Getting the Measure of Biodiversity ». In : *Nature Insight Biodiversity* 405.6783, p. 212 ; Loreau (2005). Cf. note 37.

## 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.<sup>39</sup> 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).

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

## Assemblage et structure des communautés

Outre la composition en espèces, l'étude de la biodiversité est l'étude de la diversité des communautés basée sur la distribution d'abondance des espèces. 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 d'en donner le nombre d'espèces (*i.e.* la richesse) et les proportions d'espèces abondantes par rapport aux espèces communes ou rares (*i.e.* l'équitabilité). 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.<sup>40</sup>

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..<sup>41</sup> 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

39. J. Podani et al. (2013). « A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data ». In : *Ecological Complexity* 15, p. 52-61.

40. B. J. McGill et al. (2007). « Species abundance distributions : moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework ». In : *Ecology Letters* 10, p. 995-1015.

41. J. Silvertown (2004). « Plant coexistence and the niche ». In : *Trends in Ecology & Evolution* 19.11, p. 605-611 ; H. ter Steege et al. (2006). « Continental-scale Patterns of Canopy Tree Composition and Function across Amazonia. » In : *Nature* 443.7110, p. 0-2.

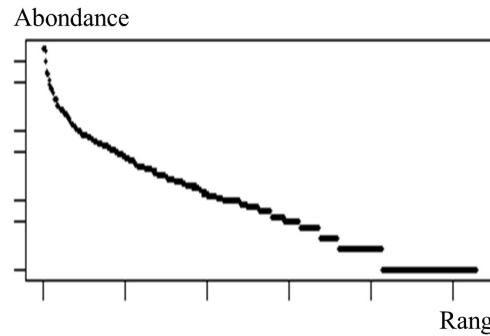


FIG. 1.1 : Exemple de distribution d'abondance pour une communauté d'arbres en forêt tropicale humide

modèles mécanistes divisant la ressource selon une formule pré-déterminée comme par exemple selon une division systématique de la ressource restante.<sup>42</sup>

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 modèles 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 espèces, 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

<sup>42</sup>. A. R. a. Fisher et al. (1943). « The number of animals in a random sample of an animal population ». In : *Journal of Animal Ecology* 12.1, p. 42-58 ; I. Motomura (1932). « On the statistical treatment of communities ». Japanese. In : *Zoological Magazine* 44, p. 379-383 ; M. Tokeshi (1993). « Species Abundance Patterns and Community Structure ». In : *Advances in Ecological Research*, Vol 24 24, p. 111-186 ; A. E. Magurran (1988). *Ecological diversity and its measurement*. NJ, Prince. Princeton, p. 256.

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.<sup>43</sup>

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 (Fig.1.2).<sup>44</sup>

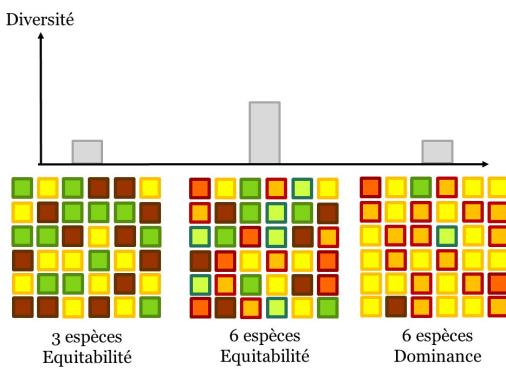


FIG. 1.2 : Les deux composantes de la diversité taxonomique : richesse (nombre d'espèces) et équitabilité (homogénéité de répartition)

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 Tsallis par exemple, judicieuse pour l'étude des communautés végétales, rassemble les indices mesurés selon l'équation (1.2) modulée par un 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.<sup>45</sup>

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

Dans cette famille d'indices de diversité se retrouvent les indices les plus utilisés dans la littérature.<sup>46</sup> 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"). Tels

43. J. Grime (1998). « Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects ». In : *Journal of Ecology* 86.6, p. 902-910.

44. R. H. Whittaker (1965). « Dominance and diversity in land plant communities : numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution ». In : *Science* 147.3655, p. 250-260 ; A. E. Magurran (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, p. 256.

45. R. S. Mendes et al. (2008). « A unified index to measure ecological diversity and species rarity ». In : *Eco-graphy* 31.February, p. 450-456.

46. C. E. Shannon (1948). « A Mathematical Theory of Communication ». In : *The Bell System Technical Journal* 27.379-423, p. 623-656 ; E. H. Simpson (1949). « Measurement of Diversity ». In : *Nature* 163.4148, p. 688 ; G. Patil et T. C. (1982). *Diversity as a concept and its measurement : Rejoinder* ; B. Tóthmérész (1995). « Comparison of different methods for diversity ordering ». In : *Journal of Vegetation Science* 6.2, p. 283-290.

quels, les indices de Tsallis 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.<sup>47</sup>

47. M. O. Hill (1973). « Diversity and Evenness : A Unifying Notation and Its Consequences ». In : *Ecological Society of America* 54.2, p. 427-432.

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 Turing<sup>48</sup> où l'abondance réelle  $\alpha_v$  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.<sup>49</sup> La correction la plus adéquate a été déterminée pour chaque taux de couverture et les estimateurs de la diversité sont aujourd'hui très fiables.<sup>50</sup>

## Diversité fonctionnelle

Les mesures de diversité décrites précédemment, appelées diversité neutre, considèrent toutes les espèces de la même façon quelles

49. G. Dauby et O. J. Hardy (2012). « Sampled-based estimation of diversity sensu stricto by transforming Hurlbert diversities into effective number of species ». In : *Ecography* 35.7, p. 661-672.

50. A. Chao et L. Jost (2015). « Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 6.8, p. 873-882; E. Marcon (2015). « Practical Estimation of Diversity from Abundance Data ». In : *HAL archives-ouvertes*, p. 9.

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 par 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 (fig. 1.3).

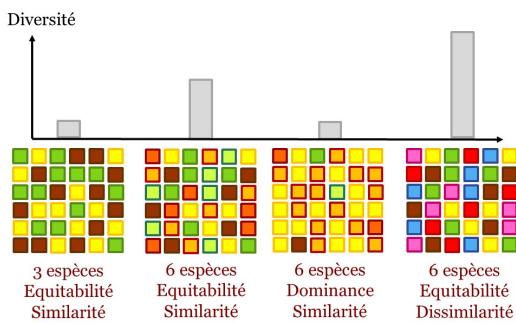


FIG. 1.3 : Troisième composante de la diversité : la similarité entre espèces basée sur des distances phylogénétiques ou taxonomiques

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 performance en termes de croissance et de survie, et leurs interactions avec l'environnement.<sup>51</sup> L'approche fonctionnelle qui décrit 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.<sup>52</sup> 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.<sup>53</sup> 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

51. C. Violle et al. (2007). « Let the concept of trait be functional! » In : *Oikos* 116.5, p. 882-892.

52. Begon et al. (2006). *Ecology : from individuals to ecosystems*, cf. note 26; S. Scheiter et al. (2013). « Next-generation dynamic global vegetation models : learning from community ecology ». In : *The New Phytologist* 198.3, p. 957-69 ; D. Mouillot et al. (2013). « A functional approach reveals community responses to disturbances ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 28.3, p. 167-177. eprint : 2072 ; B. Sakschewski et al. (2016). « Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity ». In : *Nature Climate Change* 1. August.

53. J. L. Funk et al. (2017). « Revisiting the Holy Grail : using plant functional traits to understand ecological processes ». In : *Biological Reviews* 92.2, p. 1156-1173.

54. B. J. McGill et al. (2006). « Rebuilding community ecology from functional traits ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 21.4, p. 178-185 ; G. Kunstler et al. (2012). « Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity : Implications for forest community assembly ». In : *Ecology Letters* 15.8, p. 831-840.

55. P. B. Reich (2014). « The worldwide 'fast-slow' plant economics spectrum : A traits manifesto ». In : *Journal of Ecology* 102, p. 275-301.

56. J. Chave et al. (2009). « Towards a worldwide wood economics spectrum ». In : *Ecology Letters* 12, p. 351-366 ; O. J. Valverde-Barrantes et al. (2017). « A worldview of root traits : the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants ». In : *New Phytologist*.

57. P. B. Reich et al. (1997). « From tropics to tundra : Global convergence in plant functioning ». In : *Ecology* 94.December, p. 13730-13734 ; I. J. Wright et al. (2004). « The worldwide leaf economics spectrum ». In : *Nature* 428.6985, p. 821-827.

58. M. Westoby (1998). « A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme ». In : *Plant and Soil* 199, p. 213-227 ; B. Héault et al. (2011). « Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species ». In : *Journal of Ecology* 99, p. 1431-1440.

59. J. Kattge et al. (2011). « TRY - a global database of plant traits ». In : *Global Change Biology* 17.9, p. 2905-2935 ; N. Pérez-Harguindeguy et al. (2013). « New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide ». In : *Australian Journal of Botany* 61, p. 167-234.

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

61. Grime (1998). « Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects », cf. note 43.

une agrégation 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.<sup>54</sup>

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.<sup>55</sup> 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 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.<sup>56</sup> 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.<sup>57</sup> A ces traits fonctionnels mesurables à l'échelle de l'individu 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.<sup>58</sup> 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.<sup>59</sup><sup>60</sup>

L'approche fonctionnelle considère la diversité des communautés mais également leur composition fonctionnelle. La composition fonctionnelle est mesurable par les valeurs moyennes de traits pondérées par l'abondance des espèces (*Community Weighted Means, CWM* en anglais). Des approches multivariées permettent également de visualiser et d'étudier la distribution des individus d'une communauté dans l'espace des traits fonctionnels. Les caractéristiques fonctionnelles d'une communauté déterminent à la fois son fonctionnement et sa résilience. D'après la théorie du "ratio de biomasse",<sup>61</sup> 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.<sup>62</sup> 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 (fig.1.4).

## 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.<sup>63</sup> La Guyane française est une région de 83 846 km<sup>2</sup> 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.<sup>64</sup>

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.<sup>65</sup>

Le climat est 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<sup>-1</sup> 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

<sup>62</sup>. C. P. Carmona et al. (2016). « Traits Without Borders : Integrating Functional Diversity Across Scales ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 31.5, p. 382-394.

<sup>63</sup>. Gentry (1988). « Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients », cf. note 11.

<sup>64</sup>. S. Guitet et al. (2015). « Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest ». In : *Biodiversity and Conservation* 24.5, p. 1215-1237.

<sup>65</sup>. B. Ferry et al. (2010). « Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest ». In : *Journal of Ecology* 98.1, p. 106-116 ; A. Robert et M. A. Moravie (2003). « Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest in India ». In : *Journal of Tropical Ecology* 19, p. 697-707.

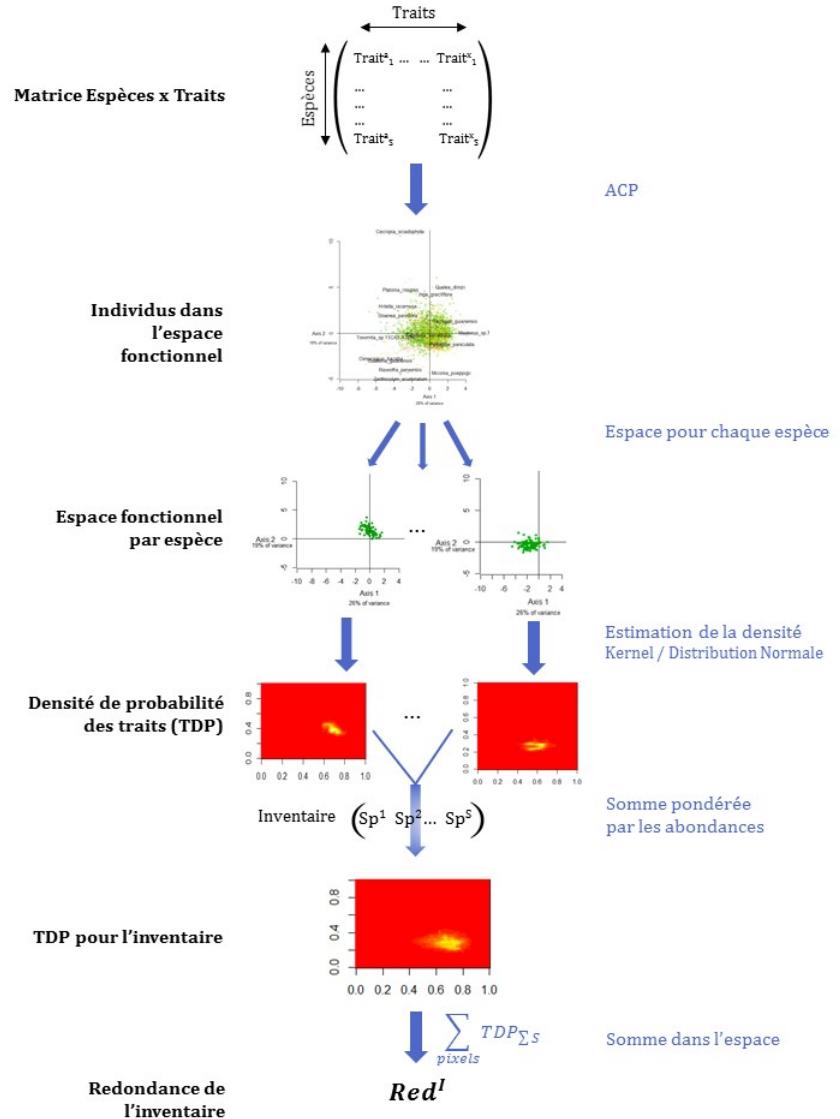


FIG. 1.4 : Mesure de la redondance fonctionnelle, somme des chevauchement entre espèces dans l'espace fonctionnel. Les individus sont représentés dans un espace à 2 dimensions via une analyse en composantes principales (ACP) basées leurs valeurs de traits fonctionnels. Une estimation par noyau donne la densité de probabilité des traits (TDP) de chaque espèce. Ces densités, pondérées par l'abondance des espèces, sont sommées pour mesurer la redondance fonctionnelle, interprétable comme le nombre d'espèces qui peuvent disparaître sans diminuer l'espace fonctionnel de la communauté.

d'avril à mi-juillet durant laquelle les précipitations sont inférieures à 50 mm.<sup>66</sup>

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.<sup>67</sup> 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*.<sup>68</sup>

### Paracou, plus de 30 ans 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 répliques de 4 traitements : parcelles témoins (*T0*) sans intervention, traitement 1 (*T1*) avec coupes d'abattage, traitement 2 (*T2*) avec abattage et éclaircies par annélation, traitement 3 (*T3*) avec abattage, éclaircies et coupe de bois de chauffage (tab.1.1).

TAB. 1.1 : Intervention table, summary of the disturbance intensity for the 4 plot treatments in Paracou.

Treatment	Timber	Thinning	Fuelwood	%AGB lost
Control	-	-	-	0
T1	DBH $\geq$ 50 cm, commercial species, $\approx$ 10 trees.ha $^{-1}$	-	-	[12 – 33]
T2	DBH $\geq$ 50 cm, commercial species, $\approx$ 10 trees.ha $^{-1}$	DBH $\geq$ 40 cm, non-valuable species, $\approx$ 30 trees.ha $^{-1}$	-	[33 – 56]
T3	DBH $\geq$ 50 cm, commercial species, $\approx$ 10 trees.ha $^{-1}$	DBH $\geq$ 50 cm, non-valuable species, $\approx$ 15 trees.ha $^{-1}$	40 cm $\leq$ DBH $\leq$ 50 cm, non-valuable species, $\approx$ 15 trees.ha $^{-1}$	[35 – 56]

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

66. F. Wagner et al. (2011). « Modeling Water Availability for Trees in Tropical Forests ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 151.9, p. 1202-1213.

67. C. de Noter (2008). *Etat des connaissances, analyse et synthèse bibliographique sur la faune de Guyane en vue d'étudier les potentialités de développement économique et de transfert de technologies*. Rapp. tech. DRRT Guyane, p. 59.

68. Guitet et al. (2015). « Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest », cf. note 64.

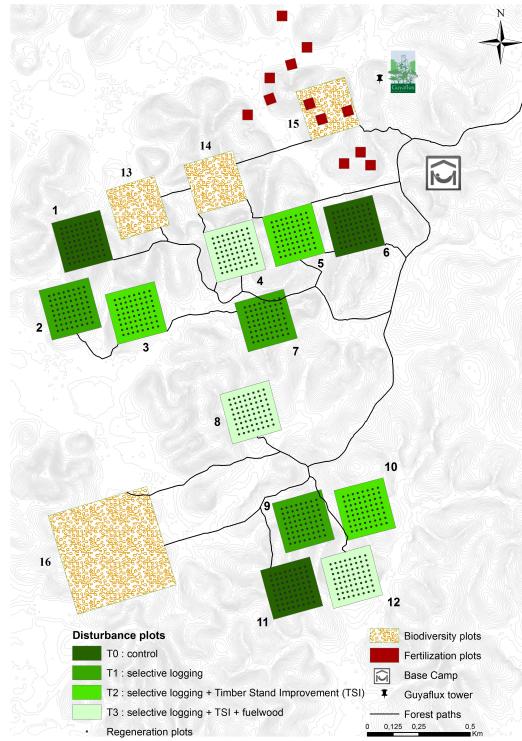


FIG. 1.5 : Dispositif expérimental de Paracou, schéma des 16 parcelles de suivi des dynamiques forestières. La couleur des parcelles indique l'intensité de perturbation appliquée à 9 des parcelles en 1984 (voir le tableau 1).

69. Wagner et al. (2011). « Modeling Water Availability for Trees in Tropical Forests », cf. note 66.

mois en mars.<sup>69</sup>

## 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 ou tous les deux ans (en parcelle exploitée) 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 palmiers 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 nom vernaculaire correspondant souvent à plusieurs noms botaniques et inversement.<sup>70</sup>

## 1.6 Problématique et plan de la thèse

Le 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

70. R. Oldeman (1968). « Sur la Valeur des Noms Vernaculaires des Plantes en Guyane Française ». In : *Bois et Forêts des Tropiques* 117.117, p. 17-23.

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 montrée être la caractéristique des communautés la plus lente à restaurer. 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 quelques 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 inventoriées en milieu tropical, un grand nombre ne correspond qu'à l'observation d'un unique individu,<sup>1</sup> 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.<sup>2</sup>

### 2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques

Pour diminuer le coût et le délai 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.<sup>3</sup> De plus, ces correspondances vernaculaires/botaniques multiples ne permettent pas des mesures directes

1. K. J. Feeley et M. R. Silman (2011). « The Data Void in Modeling Current and Future Distributions of Tropical Species ». In : *Global Change Biology* 17.1, p. 626-630.

2. C. Baraloto et al. (2012). « Contrasting Taxonomic and Functional Responses of a Tropical Tree Community to Selective Logging ». In : *Journal of Applied Ecology* 49.4, p. 861-870.

3. Oldeman (1968). « Sur la Valeur des Noms Vernaculaires des Plantes en Guyane Française », cf. note 70.

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 la 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 incontournable<sup>4</sup> 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, taxonomiques, 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 probabilités 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 (fig.2.1).

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

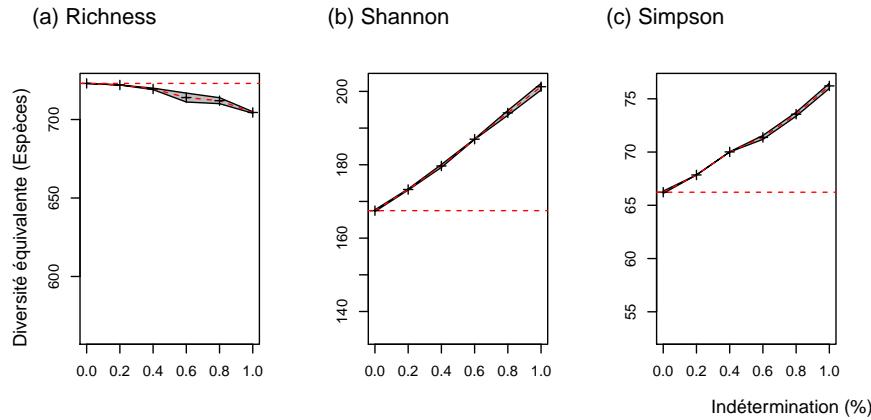


FIG. 2.1 : Biais de l'estimateur pour les diversité de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

et Simpson) sont d'autant plus biaisés que le degré d'indétermination est élevé. Tandis que la richesse est sous-estimée, l'équitabilité est surestimée : 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 (fig.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.

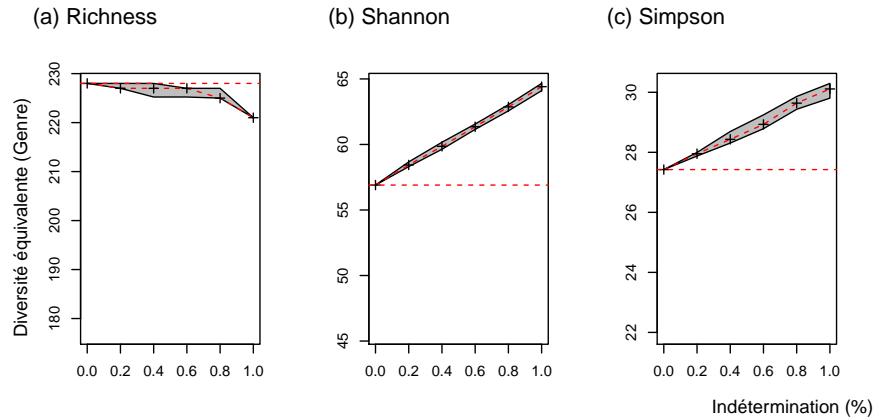


FIG. 2.2 : Biais de l'estimateur pour les diversité en genre botanique de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

### 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 majorité à être réalisés en noms vernaculaires, bien 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 suivis 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 déterminer 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 identifier 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

Assessing the fate of Neotropical forests requires to accurately measure 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 determine 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.<sup>5</sup> 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.<sup>6</sup> 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.<sup>7</sup>

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.<sup>8</sup> 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.<sup>9</sup> However, these methods

5. Cardinale et al. (2012). « Biodiversity Loss and its Impact on Humanity », cf. note 13.

6. Barlow et al. (2018). « The Future of Hyperdiverse Tropical Ecosystems », cf. note 10.

7. Gibson et al. (2011). « Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity », cf. note 21; Sist et al. (2015). *Management of Natural Tropical Forests for the Future*, cf. note 15.

8. Feeley et Silman (2011). « The Data Void in Modeling Current and Future Distributions of Tropical Species », cf. note 1; C. Baraloto et al. (2013). « Rapid Simultaneous Estimation of Aboveground Biomass and Tree Diversity Across Neotropical Forests : A Comparison of Field Inventory Methods ». In : *Biotropica* 45.3, p. 288-298.

9. M. a. Higgins et K. Ruokolainen (2004). « Rapid Tropical Forest Inventory : a Comparison of Techniques Based on Inventory Data from Western Amazonia ». In : *Conservation Biology* 18.3, p. 799-811; E. T. Pos et al. (2014). « Are all Species Necess-

10. M. Vellend et al. (2008). « Using Subsets of Species in Biodiversity Surveys ». In : *Journal of Applied Ecology* 45.1, p. 161-169 ; G. T. Prance (1994). « A Comparison of the Efficacy of Higher Taxa and Species Numbers in the Assessment of Biodiversity in the Neotropics ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 345.1311, p. 89-99.

11. J. E. Hawes et al. (2012). « Landscape-scale Variation in Structure and Biomass of Amazonian Seasonally Flooded and Unflooded Forests ». In : *Forest Ecology and Management* 281, p. 163-176 ; S. Guitet et al. (2014). « Estimating Tropical Tree Diversity Indices from Forestry Surveys : A Method to Integrate Taxonomic Uncertainty ». In : *Forest Ecology and Management* 328, p. 270-281.

12. M. Réjou-Méchain et al. (2011). « Detecting Large-scale Diversity Patterns in Tropical Trees : Can we Trust Commercial Forest Inventories ? » In : *Forest Ecology and Management* 261.2, p. 187-194.

13. Oldeman (1968). « Sur la Valeur des Noms Vernaculaires des Plantes en Guyane Française », cf. note 70.

14. Steege et al. (2006). « Continental-scale Patterns of Canopy Tree Composition and Function across Amazonia. », cf. note 41 ; T. R. Feldpausch et al. (2006). « Biomass, Harvestable Area, and Forest Structure Estimated from Commercial Timber Inventories and Remotely Sensed Imagery in Southern Amazonia ». In : *Forest Ecology and Management* 233.1, p. 121-132 ; M. Réjou-Méchain et al. (2008). « Regional Variation in Tropical Forest Tree Species composition in the Central African Republic : an Assessment based on Inventories by Forest Companies ». In : *Journal of Tropical Ecology* 24, p. 663-674.

15. Guitet et al. (2014). Cf. note 11.

16. J Molino et al. (2009). *Établissement d'une Liste des Espèces d'Arbres de la Guyane Française*. Rapp. tech. IRD, Cayenne, p. 1-59.

17. Guitet et al. (2014). Cf. note 11 ; S. Guitet et al. (2013). « Landform and Landscape Mapping, French Guiana (South America) ». In : *Journal of Maps* 9.February 2014, p. 325-335.

were 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 disentangle richness from equitability parameters.<sup>10</sup> 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 Guiana<sup>11</sup> to ranges from 32% to 67% in Central Africa.<sup>12</sup> The multiple and variable associations between botanical and vernacular names then entail significant botanical uncertainties that should not be ignored.<sup>13</sup> 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.<sup>14</sup> Following this idea Guitet et al.<sup>15</sup> 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 associations combined prior information from both general taxa-abundance correspondence table<sup>16</sup> 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.<sup>17</sup> 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*, *Lecythidaceae* and *Sapotaceae* families. Mean annual temperature is  $26^{\circ}C$  and the mean annual precipitations average  $2980 \text{ mm.y}^{-1}$  (30-y period) with a 3-months dry season ( $< 100 \text{ mm.month}^{-1}$ ) from mid-August to mid-November and a one-month dry season in March.<sup>18</sup> 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.<sup>19</sup> 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.

### 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

18. Wagner et al. (2011). « Modeling Water Availability for Trees in Tropical Forests », cf. note 66.

19. IUSS Working Group WRB (2015). *World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 Internatioanl Soil Classification System for naming Soils and creating Legends for Soil Maps*. Rapp. tech. Rome : FAO, p. 1-191.

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.<sup>20</sup>

20. Hill (1973). « Diversity and Evenness : A Unifying Notation and Its Consequences », cf. note 47; C. J. Keylock (2005). « Simpson Diversity and the Shannon-Wiener Index as Special Cases of a Generalized Entropy ». In : *Oikos* 1.109, p. 203-208 ; L. Jost (2006). « Entropy and Diversity ». In : *Oikos* 113.2, p. 363-375.

## 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  $\epsilon$  standing for a background noise set to 0.01 here. Second, the estimation of  $[\alpha_v]$  accounted for observed inventories giving real association frequencies  $\phi_i$  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  $[\phi^v]$ .<sup>21</sup>

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).

21. M. A. McCarthy (2007). *Bayesian Methods for Ecology*. Cambridge University Press, p. 296.

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

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.<sup>22</sup> 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).

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%).

<sup>22</sup>. A. Baltanas (2009). « On the Use of Some Methods for the Estimation of Species Richness ». In : *Oikos* 65.3, p. 484-492.

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.

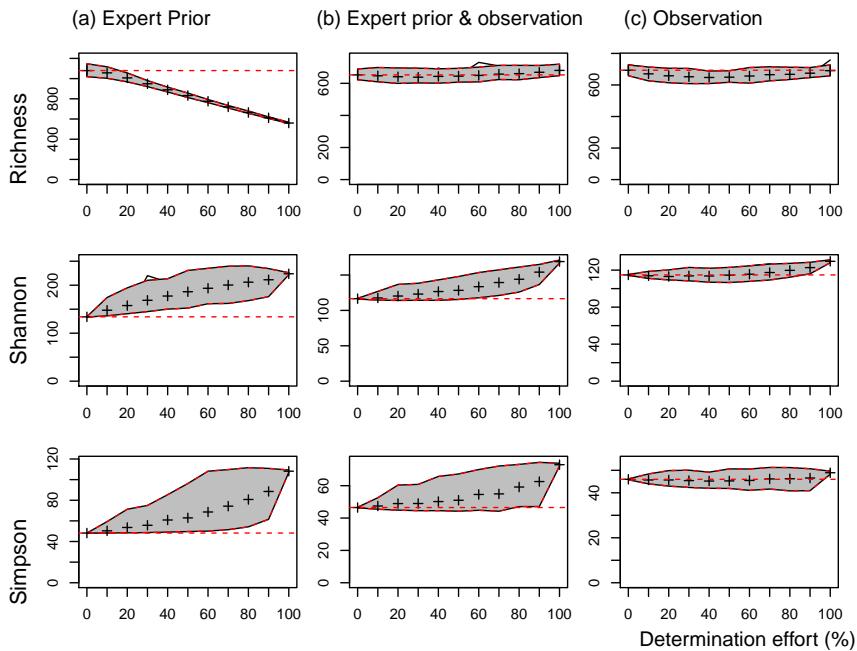


FIG. 2.3 : Richness, Shannon and Simpson estimator bias and 95%confidence interval along an uncertainty gradient with the association frequencies computed from (a) only expert prior, (b) both expert and observation prior and (c) only observation prior.

### 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

The method developed in the line of Guitet et al.<sup>23</sup> to propagate the taxonomic uncertainty of vernacular names in diversity measures

23. Guitet et al. (2014). « Estimating Tropical Tree Diversity Indices from Forestry Surveys : A Method to Integrate Taxonomic Uncertainty », cf. note 11.

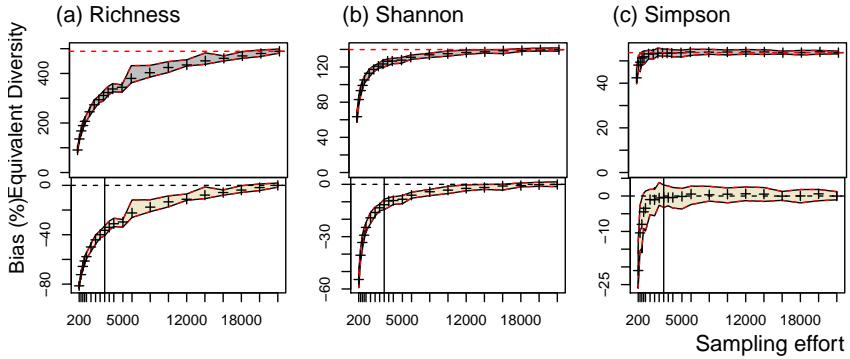


FIG. 2.4 : Richness, Shannon and Simpson estimation (upper panels) and bias compared to real diversity (lower panels) along a sampling effort gradient. Shaded areas are the 95% confidence intervals, vertical plain line stands for the points at 3 000 trees.

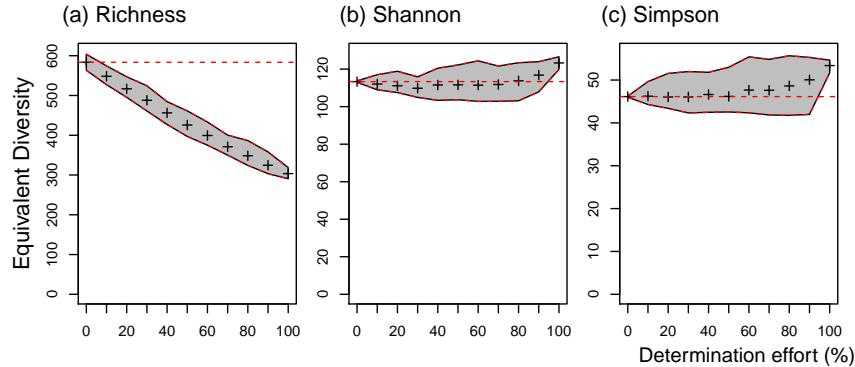


FIG. 2.5 : Richness, Shannon and Simpson estimators along a taxonomic uncertainty gradient based on field inventories of 3 000 trees, with shaded areas the 95% confidence interval.

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 high-

24. Higgins et Ruokolainen (2004). « Rapid Tropical Forest Inventory : a Comparison of Techniques Based on Inventory Data from Western Amazonia », cf. note 9.

25. Baraloto et al. (2012). « Contrasting Taxonomic and Functional Responses of a Tropical Tree Community to Selective Logging », cf. note 2; Berry et al. (2008). « Impacts of Selective Logging on Tree Diversity across a Rainforest Landscape : The importance of Spatial Scale », cf. note 34; C. H. Cannon (1998). « Tree Species Diversity in Commercially Logged Bornean Rainforest ». In : *Science* 281.5381, p. 1366-1368 ; A. Plumptre (1996). « Changes Following 60 Years of Selective Timber Harvesting in the Budongo Forests Reserve, Uganda ». In : *Forest Ecology and Management* 89.96, p. 101-113.

lighted the difficulty to assess community richness. Whatever the inventory protocol the richness indeed remained significantly biased, as already suggested in previous analysis comparing several inventory methods.<sup>24</sup>

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.<sup>25</sup>

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 local specificities and is thus adaptable to all specific case.

## 2.4 Script R, estimateur de diversité

L'estimateur de diversité correspond à la routine présentée ci-dessous. L'estimateur utilise les fonctions du package entropart.<sup>26</sup> La donnée d'entrée est un inventaire sous forme de tableau recensant les individus inventoriés en ligne et les informations botaniques correspondantes en colonne (nom vernaculaire, famille, genre et espèce).

Le script retourne la moyenne et l'intervalle de confiance à 95% du profil de diversité d'un inventaire. L'inventaire est une matrice Plot (individu \* données botaniques), les données manquantes sont notées "Indet."

```
##      Vernacular           Family      Genus     Species
## 626   busi mango    Clusiaceae  Tovomita     Indet.
## 3    maho cochon    Malvaceae  Sterculia pruriens
## 8    maho rouge Lecythidaceae Lecythis persistens
## 4        wapa       Fabaceae   Eperua    falcata
## 815      weko       Fabaceae     Inga     Indet.
```

La première étape donne une matrice alpha d'association vernaculaire/botanique qui liste les fréquences d'association observées dans l'inventaire de référence.

```
alpha_construct<- function(Plot){
  mat_eff<-as.data.frame.matrix(
    with(Plot, xtabs(~name+Vernacular)))
  alpha <- apply(mat_eff,2,function(v){v/sum(v)})
  return(alpha)
}
```

A partir d'un vecteur d'association, un processus Dirichlet/Multinomial permet de tirer au hasard un nom botanique

```
Dirichlet_draw<-function(V){
  Vdir<-gtools ::rdirichlet(1,V)
  names(Vdir)<-names(V)
  res <- rmultinom(1,1,Vdir)
  res<-rownames(res)[which(res>0)]
  return(res)
}
```

<sup>26</sup> E. Marcon et B. Hérault (2015). « entropart : An R Package to Measure and Partition Diversity ». In : *Journal of Statistical Software* 67.8, p. 1-26.

Pour tenir compte de toute les informations phylogénétiques disponibles, on liste les associations possibles nom vernaculaire / Famille / genre / espèce

```
Correspondences<-function(Plot){

  bota<-Plot[order(Plot[, "Family"], Plot[, "Genus"], Plot[, "Species"]),]

  botas<-bota[which( !duplicated(bota)),]

  return(botas)

}
```

On peut alors attribuer un nom botanique à tout nom vernaculaire :

```
tirage <- function(alpha,bota,name,eps=0.05){

  if(name["Vernacular"]=="-"){
    trial<-sample(rownames(alpha),1)
    while(grepl("Indet.",trial)){
      trial<-sample(rownames(alpha),1)
    }
  }

  alpha_adjust<-alpha[,name["Vernacular"]]

  if(name["Vernacular"] != "-" & name["Genus"] != "Indet."){

    mismatch<-bota[intersect(
      which(bota[, "Vernacular"]==name["Vernacular"]),
      which( !bota[, "Genus"]%in%name["Genus"])), "name"]

    alpha_adjust[as.character(mismatch)]<-0
    match<-names(alpha_adjust[which(alpha_adjust !=0)])
  }

  alpha_adjust[which(alpha_adjust==0)]<-
    eps/length(which(alpha_adjust==0))

  trial<-Dirichlet_draw(alpha_adjust)

  if(any(grep("Indet.",match,invert=T) !=0)){
    while(grepl("Indet.",trial)){
      trial<-Dirichlet_draw(alpha_adjust)
    }
  }
}
```

```

        }

    }

# Seuls les noms botaniques correspondant
# aux informations botaniques
# sont gardés dans le tirage

if(name["Vernacular"] != "-"
  & name["Genus"]== "Indet."
  & name["Family"] != "Indet."){

mismatch<-bota[intersect(which(
  bota[, "Vernacular"] ==name["Vernacular"]),
  which( !bota[, "Family"] %in%
    name["Family"])), "name"]

alpha_adjust[as.character(mismatch)]<-0
match<-names(alpha_adjust[which(alpha_adjust !=0)]) 

alpha_adjust[which(alpha_adjust==0)]<-
  eps/length(which(alpha_adjust==0))

trial<-Dirichlet_draw(alpha_adjust)
if(any(grep("Indet.",match,invert=T)) !=0){
  while(grepl("Indet.",trial)){
    trial<-Dirichlet_draw(alpha_adjust)
  }
}
if(name["Vernacular"] !="-"
  & name["Genus"]== "Indet."
  & name["Family"]== "Indet."){

alpha_adjust[which(alpha_adjust==0)]<-
  eps/length(which(alpha_adjust==0))

trial<-Dirichlet_draw(alpha_adjust)
while(grepl("Indet.",trial)){
  trial<-Dirichlet_draw(alpha_adjust)
}
}
return(trial)
}

```

On peut alors générer un inventaire théorique complet à partir

de l'inventaire réel

```
Replacement<-function(Plot,Alpha,Bota){
  Determ<-
    Plot[which(!Plot["Species"]=="Indet."),]
  Indet<-
    Plot[which(Plot["Species"]=="Indet."),]

  Vern<-apply(Indet,2,as.character)

  if(nrow(Indet)==0){
    Simu<-as.character(Determ[, "name"])
  }
  if(nrow(Indet)==1){
    Simu<-c(as.character(Determ[, "name"]),
            tirage(alpha=Alpha,bota=Bota,name=Vern))
  }
  if(nrow(Indet)>1){
    Simu<-unlist(lapply(1:nrow(Vern),function(i){
      tirage(alpha=Alpha,bota=Bota,name=Vern[i,])
    }))
    Simu<-c(as.character(Determ[, "name"]),Simu)
  }
  return(Simu)
}
```

L'algorithme final retourne la médiane et l'intervalle de confiance de l'estimateur de diversité pour tout  $Q$  l'ordre q de la diversité, après  $Nrep$  simulations.

```
Est_Entropy<-function(Plot,Q,Nrep){

  alpha<-alpha_construct(Plot)

  bota<-Correspondences(Plot)

  Entrop<-lapply(1:Nrep,function(r){
    entrop<-
      Replacement(Plot,Alpha=alpha,Bota=bota)
    entrop<-
      as.AbdVector(tapply(entrop,entrop,length))
    return(
      expq(bcTsallis(
        entrop,q=Q,Correction = "None"),q=Q)
    )})
}
```

```
Entrop<-unlist(Entrop)

Entrop<-lapply(c(0.025,0.5,0.975),function(p){
  return(quantile(Entrop,probs=p,na.rm=T))
})
Entrop<-unlist(Entrop)
names(Entrop)<-c(0.025,0.5,0.975)

return(Entrop)
}
```



## 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 entretenue naturellement par un régime régulier de perturbations entraînant 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 à 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 cela 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 résilience de 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 prédit correctement les trajectoires de diversité taxonomique, augmentant avec l'intensité de la perturbation jusqu'à un certain seuil. En revanche la diversité fonctionnelle augmentait après perturbation quelle qu'en soit l'intensité, l'impact de la perturbation étant atténué par l'importante redondance fonctionnelle des communautés. Bien qu'effec-

tive, la restauration des caractéristiques taxonomiques et fonctionnelles des communautés restait inachevée après 30 ans, suggérant un temps de restauration long de plusieurs décennies. La durée de la restauration s'est avérée déterminée par la restauration de la redondance fonctionnelle, montrant elle-même un ralentissement au cours du temps.

## Post-Disturbance Tree Community Trajectories in a Neotropical Forest

Ariane MIRABEL<sup>1</sup>\*, Bruno HERAULT<sup>2</sup>, Eric MARCON<sup>1</sup>

<sup>1</sup> UMR EcoFoG, AgroParistech, CNRS, Cirad, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane. Campus Agronomique, 97310 Kourou, France.

<sup>2</sup> INPHB, Institut National Polytechnique Félix Houphouët-Boigny Yamoussoukro, Ivory Coast.

\* E-mail : [ariane.mirabel@ecofog.gf](mailto:ariane.mirabel@ecofog.gf), url : <https://github.com/ArianeMirabel>

### 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 forests<sup>1</sup> and threatens the maintenance and dynamics in space and time of communities structure, composition and functioning.<sup>2</sup>

1. Morales-Hidalgo et al. (2015). « Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015 », cf. note 14.

2. K. J. Anderson-Teixeira et al. (2013). « Altered dynamics of forest recovery under a changing climate ». In : *Global Change Biology* 19.7, p. 2001-2021.

3. Y. Goulamoussène et al. (2017). « Environmental control of natural gap size distribution in tropical forests ». In : *Biogeosciences* 14.2, p. 353-364.

4. Chesson (2000). « Mechanisms of maintenance of species diversity », cf. note 34.

5. R. L. Chazdon (2003). « Tropical forest recovery : legacies of human impact and natural disturbances ». In : *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6.1-2, p. 51-71.

6. C. Piponiot et al. (2016). « Carbon recovery dynamics following disturbance by selective logging in amazonian forests ». In : *eLife* 5; E. Rustichaser et al. (2016). « Tree Height Reduction After Selective Logging in a Tropical Forest ». In : *Biotropica* 48.3, p. 285-289.

7. B. Héraut et C. Piponiot (2018). « Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest ». In : *Forest Ecosystems* 5.1, p. 2.

8. J. Liang et al. (2016). « Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests ». In : *Science* 354.6309, aaf8957.

9. Kariuki et al. (2006). « Regeneration changes in tree species abundance, diversity and structure in logged and unlogged subtropical rainforest over a 36-year period », cf. note 34.

10. Molino et Sabatier (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. », cf. note 31.

11. A. Chaudhary et al. (2016). « Impact of Forest Management on Species Richness : Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs ». In : *Scientific Reports* 6, p. 1-10.

12. S Lavorel et É. Garnier (2002). « Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : » in : *Functional Ecology* 16.5, p. 545-556.

13. Viole et al. (2007). « Let the concept of trait be functional! », cf.

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,<sup>3</sup> and the biotic interactions such as competition among species.<sup>4</sup> One of the cornerstone of tropical forest ecology is to understand the processes and drivers of ecosystems response to disturbance.<sup>5</sup> For now, this has been largely studied through forest structural parameters such as aboveground biomass, tree height or stem density<sup>6</sup> 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.<sup>7</sup> However the response of forests diversity and composition remains unclear, albeit it determines the productivity, stability and functioning of ecosystems.<sup>8</sup> 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.<sup>9</sup>

Validations of the IDH though remain scarce in the long-term and mainly rely on the analysis of taxonomic richness.<sup>10</sup> Taxonomic richness alone, however, gives limited or misleading information on forests recovery and functioning.<sup>11</sup> 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.<sup>12</sup> 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.<sup>13</sup> 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.<sup>14</sup> 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.<sup>15</sup>

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).<sup>16</sup> 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.<sup>17</sup> The high functional redundancy of hyper-diverse tropical forests<sup>18</sup> mitigates the impacts of species removal on ecosystem functioning and determines the resilience of communities after disturbance.<sup>19</sup>

In this study, we monitored over 30 years the response of 75 ha of 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  $2980 \text{ mm.y}^{-1}$  (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.<sup>20</sup> 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.<sup>21</sup> The disturbance intensity was measured as the percentage of aboveground biomass (%AGB) lost between the first inventory in 1984 and five years after disturbance<sup>22</sup> estimated with the BIOMASS R package.<sup>23</sup>

16. Wright et al. (2004). « The worldwide leaf economics spectrum », cf. note 57; Steege et al. (2006). « Continental-scale Patterns of Canopy Tree Composition and Function across Amazonia. », cf. note 41; M. Westoby et I. J. Wright (2006). « Land-plant ecology on the basis of functional traits ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 21.5, p. 261-268; Chave et al. (2009). « Towards a worldwide wood economics spectrum », cf. note 56.

17. Carmona et al. (2016). « Traits Without Borders : Integrating Functional Diversity Across Scales », cf. note 62.

18. D. Bellwood et al. (2006). « Functional versatility supports coral reef biodiversity ». In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 273.1582, p. 101-107.

19. Elmquist et al. (2003). « Response diversity, ecosystem change, and resilience », cf. note 27; Diaz et al. (2005). Cf. note 14.

20. Wagner et al. (2011). « Modeling Water Availability for Trees in Tropical Forests », cf. note 66.

21. L. Schmitt et M. Bariteau (1989). « Management of the guianese forest ecosystem : study of growth and natural regeneration (Paracou program) ». In : *Bois et Forêts des Tropiques* 220, p. 3.

22. Piponiot et al. (2016). Cf. note 6.

23. M. Réjou-Méchain et al. (2018). *BIOMASS : Estimating Above-ground Biomass and Its Uncertainty in Tropical Forests*.

TAB. 3.1 : Intervention table, summary of the disturbance intensity for the 4 plot treatments in Paracou.

Treatment	Timber	Thinning	Fuelwood	%AGB lost
Control	-	-	-	0
T1	DBH $\geq$ 50 cm, commercial species, $\approx$ 10 $trees.ha^{-1}$	-	-	[12 – 33]
T2	DBH $\geq$ 50 cm, commercial species, $\approx$ 10 $trees.ha^{-1}$	DBH $\geq$ 40 cm, non-valuable species, $\approx$ 30 $trees.ha^{-1}$	-	[33 – 56]
T3	DBH $\geq$ 50 cm, commercial species, $\approx$ 10 $trees.ha^{-1}$	DBH $\geq$ 50 cm, non-valuable species, $\approx$ 15 $trees.ha^{-1}$	40 cm $\leq$ DBH $\leq$ 50 cm, non-valuable species, $\approx$ 15 $trees.ha^{-1}$	[35 – 56]

### 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  $[s_1, s_2, \dots, s_N]$  :

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

See Supplementary Materials -Fig. S1 and Aubry-Kientz et al.<sup>24</sup> for the detailed methodology.

Six functional traits representing leaf economics (leaves thickness, toughness, total chlorophyll content and specific leaf area) and

24. M. Aubry-Kientz et al. (2013). « Toward Trait-Based Mortality Models for Tropical Forests ». In : *PLoS ONE* 8.5.

stem economics (wood specific gravity and bark thickness), and life-history traits (maximum specific height and seed mass) came from the BRIDGE project<sup>25</sup>. 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.<sup>26</sup> 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).<sup>27</sup> 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.<sup>28</sup> 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.<sup>29</sup> 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 func-

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

26. S. van Buuren et K. Groothuis-Oudshoorn (2011). « mice : Multivariate Imputation by Chained Equations in R ». In : *Journal of Statistical Software* 45.3, p. 1-67.

27. S. Díaz et al. (2007). « Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104.52, p. 20684-20689.

28. Hill (1973). « Diversity and Evenness : A Unifying Notation and Its Consequences », cf. note 47.

29. Marcon (2015). « Practical Estimation of Diversity from Abundance Data », cf. note 50.

tional 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.<sup>30</sup> 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 species 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.

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

30. Carmona et al. (2016). « Traits Without Borders : Integrating Functional Diversity Across Scales », cf. note 62.

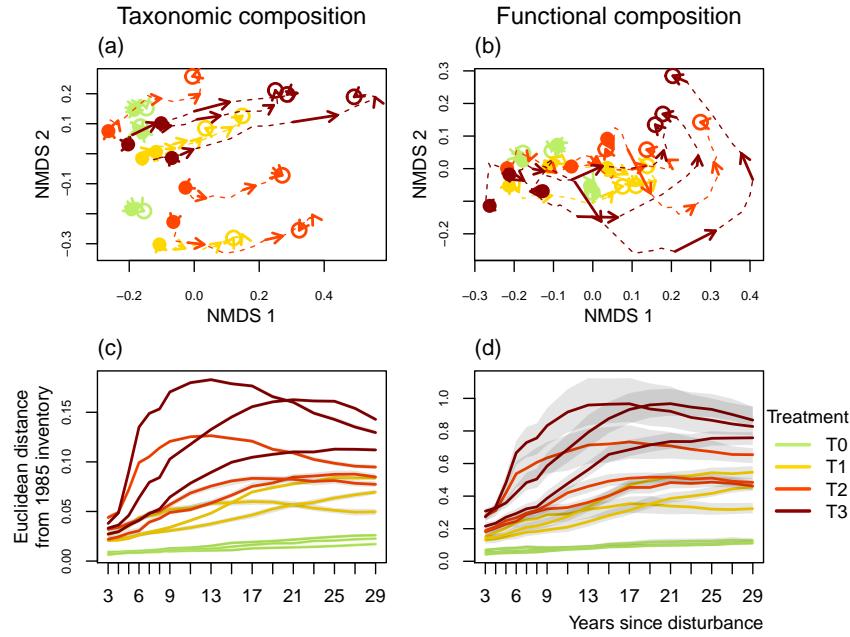


FIG. 3.1 : Plot trajectories in terms of flora composition (left panels (a) and (c)) and functional composition (right panels (b) and (d)) in a two-dimensional NMDS space. Lower panels ((c) and (d)) represent the Euclidean distance to initial condition along the 30 sampled years. Shaded areas are the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

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 ( $\rho_{\text{spearman}}^{\text{Leaf thickness}} = 0.76$ ,  $\rho_{\text{spearman}}^{\text{Chlorophyll content}} = 0.60$ ,  $\rho_{\text{spearman}}^{\text{Leaf toughness}} = -0.53$ ,  $\rho_{\text{spearman}}^{\text{SLA}} = 0.93$ ,  $\rho_{\text{spearman}}^{\text{WSG}} = -0.75$ ,  $\rho_{\text{spearman}}^{\text{Bark thickness}} = 0.71$ ,  $\rho_{\text{spearman}}^{\text{Hmax}} = -0.40$ ). 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).

### 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 ( $\rho_{\text{spearman}}^{\text{Richness}} = 0.50$ ). 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

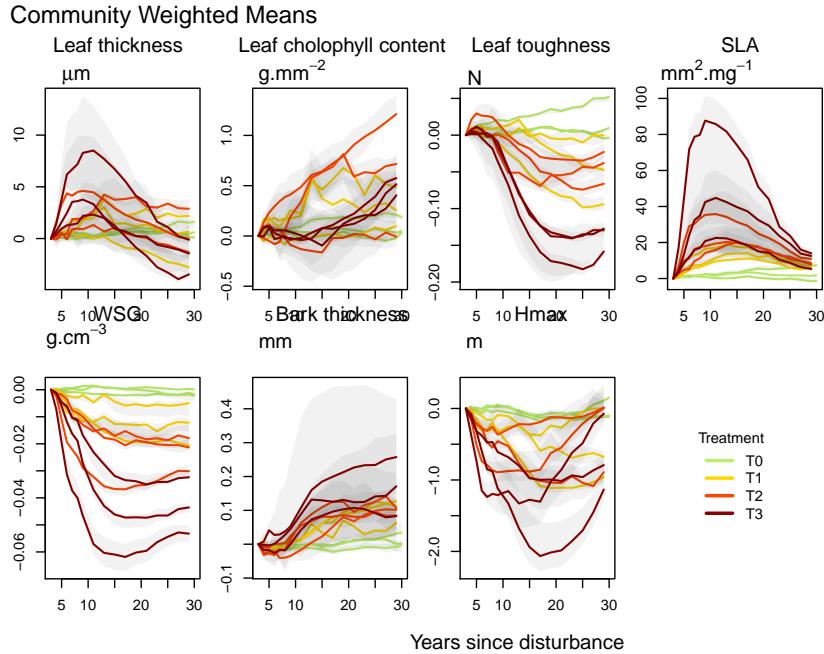


FIG. 3.2 : Trajectories of the communities weighted means over 30 years after disturbance of four leaf traits (Leaf thickness, chlorophyll content, toughness, and specific area), two stem traits (wood specific gravity, and bark thickness) and one life history trait (Specific maximum height at adult stage).

intensity ( $\rho_{spearman}^{Evenness} = 0.77$ ). The evenness then stabilized except for two T3 plots (plots 8 and 12) for which evenness kept increasing.

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 func-

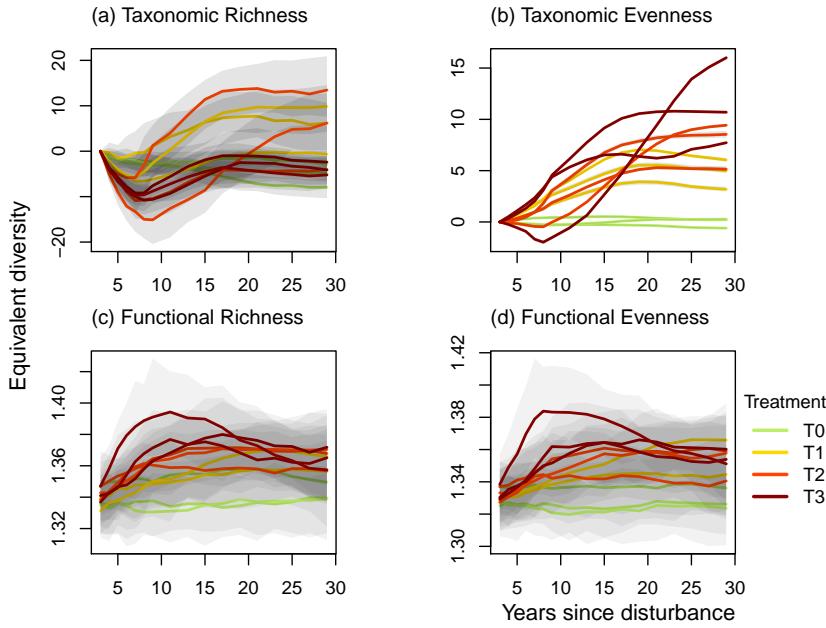


FIG. 3.3 : Trajectories over 30 years of the difference with the 1989 inventory (2 years after disturbance) of community taxonomic (a) richness, (b), taxonomic evenness, (c) functional richness, and (d) functional evenness. Shaded areas are the credibility intervals

tional 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)

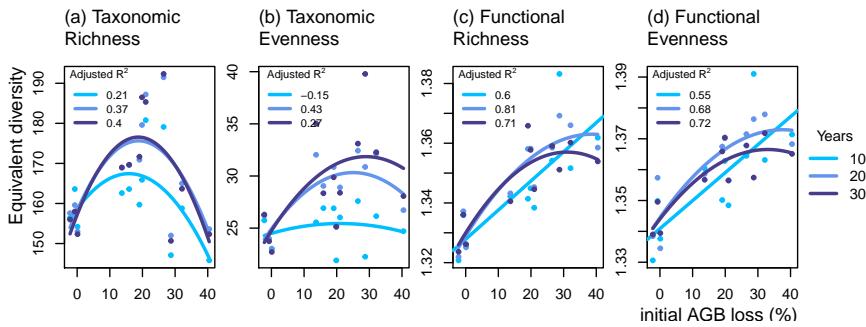


FIG. 3.4 : Relationship between the initial %AGB loss and community taxonomic richness (a), taxonomic evenness (b), functional richness (c), and functional evenness (d) at 10, 20 and 30 years after disturbance

### 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.

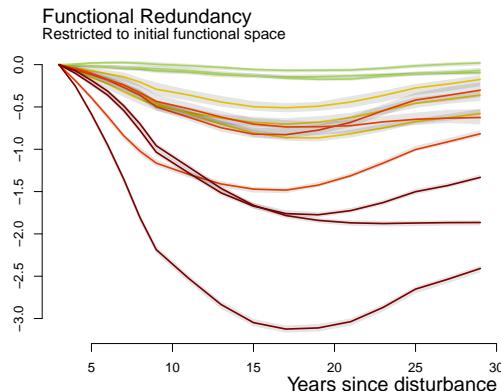


FIG. 3.5 : Trajectories of the functional redundancy within the initial functional space over 30 years after disturbance. Shaded areas are the credibility intervals.

## 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.

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.<sup>31</sup>

Conversely, disturbed communities followed functional trajectories that are highly similar in terms of functional composition. As pre-disturbance surviving trees mirror the initial community,<sup>32</sup> 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.<sup>33</sup> Thereaf-

31. J. Svenning et S. Wright (2005). « Seed Limitation in a Panamanian Forest ». In : *Journal of Ecology* 93.5, p. 853-562.

32. Héault et Piponiot (2018). « Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest », cf. note 7.

33. Westoby (1998). « A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme », cf. note 58; Wright et al. (2004). « The worldwide leaf economics spectrum », cf. note 57; Reich (2014). « The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum : A traits manifesto », cf. note 55.

ter long-lived, more resistant and shade-tolerant species excluded the first established pioneers and started the recovery of pre-disturbance 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.<sup>34</sup>

### 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 Shield<sup>35</sup> and in Bornean tropical forests.<sup>36</sup> 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.).<sup>37</sup> 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.<sup>38</sup> 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.<sup>39</sup>

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.

34. T. Fukami et al. (2005). « Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly ». In : *Ecology Letters* 8.12, p. 1283-1290.

35. Baraloto et al. (2012). « Contrasting Taxonomic and Functional Responses of a Tropical Tree Community to Selective Logging », cf. note 2.

36. Cannon (1998). « Tree Species Diversity in Commercially Logged Bornean Rainforest », cf. note 25.

37. Guitet et al. (2018). « Disturbance regimes drive the diversity of regional floristic pools across Guianan rainforest landscapes », cf. note 24.

38. Molino et Sabatier (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. », cf. note 31.

39. Baraloto et al. (2012). « Contrasting Taxonomic and Functional Responses of a Tropical Tree Community to Selective Logging », cf. note 2.

Along time, taxonomic richness trajectories of all disturbed communities first dropped similarly, following the species loss due to 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.<sup>40</sup> 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.<sup>41</sup>

### 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.<sup>42</sup> 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.<sup>43</sup>

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.<sup>44</sup> Besides, the long-term recovery of infrequent species increases the risks to loose cornerstone species, with unexpected ecological consequences.<sup>45</sup> Apart from the functional characteristics considered here, infrequent spe-

40. Denslow (1980). « Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees », cf. note 30; Molino et Sabatier (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. », cf. note 31.

41. L. R. Walker et R. del Moral (2009). « Transition dynamics in succession : implications for rates, trajectories and restoration ». In : *New models for ecosystem dynamics and restoration*, p. 33-49.

42. R. T. Busing et N. Brokaw (2002). « Tree species diversity in temperate and tropical forest gaps : the role of lottery recruitment ». In : *Folia geobotanica* 37.1, p. 33-43.

43. Elmquist et al. (2003). « Response diversity, ecosystem change, and resilience », cf. note 27; Diaz et al. (2005). « Biodiversity Regulation of Ecosystem Services », cf. note 14.

44. N. M. Haddad et al. (2008). « Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity ». In : *Ecology Letters* 11.4, p. 348-356.

45. Jones et al. (1994). « Organisms as ecosystem engineers », cf. note 25; Chazdon (2003). « Tropical forest recovery : legacies of human impact and natural disturbances », cf. note 5; Diaz et al. (2005). « Biodiversity Regulation of Ecosystem Services », cf. note 14.

cies might indeed have unique functions in the ecosystem or be a key for some fauna.<sup>46</sup>

## 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.<sup>47</sup>

46. M. Schleuning et al. (2016). « Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change ». In : *Nature communications* 7, p. 13965.

## 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.

47. Héault et Piponiot (2018). « Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest », cf. note 7.

## 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 après perturbation.<sup>1</sup> 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 serait longue de plusieurs décennies.

1. @ Clements (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*, cf. note 28; Denslow et Guzman (2000). « Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama », cf. note 29.

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 restaient impactées sur plusieurs décennies, incitant à la prudence quant au maintien des caractéristiques initiales.

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

Ariane MIRABEL<sup>1</sup> \*, Eric MARCON<sup>1</sup>, Bruno HERAULT<sup>2</sup>

<sup>1</sup> UMR EcoFoG, AgroParistech, CNRS, Cirad, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane. Campus Agronomique, 97310 Kourou, France.

<sup>2</sup> INPHB, Institut National Polytechnique Félix Houphouët-Boigny Yamoussoukro, Ivory Coast.

\* E-mail : [ariane.mirabel@ecofog.gf](mailto:ariane.mirabel@ecofog.gf), url : <https://github.com/ArianeMirabel>

### 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, Re-

cruitment, 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 mining<sup>2</sup> to more insidious changes of communities structure, diversity and functioning following climatic changes<sup>3</sup> or anthropogenic activities like selective logging.<sup>4</sup> In that respect a vast literature successfully modeled community response to disturbance in terms of tree growth, tree height and fluxes of carbon, water and nutrients.<sup>5</sup> 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.<sup>6</sup> 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.<sup>7</sup>

The traditional view of community response to disturbance relies on successional vegetation models<sup>8</sup> based on changes in resources availability and interactions among species. Adapted to forest ecosystems the successional framework translates into<sup>9</sup> (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.<sup>10</sup> 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,<sup>11</sup> and deterministic processes, driven by niche-based competition and biotic interactions.<sup>12</sup> Stochastic processes, in the neutral theory spirit, build recruited communities as random samples of the surrounding communities.<sup>13</sup> In contrast under deter-

2. C. Dezécache et al. (2017a). « Gold-rush in a forested El Dorado : Deforestation leakages and the need for regional cooperation ». In : *Environmental Research Letters* 12.3; C. Dezécache et al. (2017b). « Moving forward socio-economically focused models of deforestation ». In : *Global Change Biology* 23.9, p. 3484-3500.

3. M. Aubry-Kientz et al. (2015). « Identifying climatic drivers of tropical forest dynamics ». In : *Biogeosciences* 12.19, p. 5583-5596.

4. Baraloto et al. (2012). « Contrasting Taxonomic and Functional Responses of a Tropical Tree Community to Selective Logging », cf. note 2.

5. S. Gourlet-Fleury et F. Houllier (2000). « Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana ». In : *Forest Ecology and Management* 131.1-3, p. 269-289; Piponiot et al. (2016). « Carbon recovery dynamics following disturbance by selective logging in amazonian forests », cf. note 6; Rutishauser et al. (2016). « Tree Height Reduction After Selective Logging in a Tropical Forest », cf. note 6.

6. A. M. Sebbenn et al. (2008). « Modelling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure of four tropical tree species in the Amazon forest ». In : *Forest Ecology and Management* 254.2, p. 335-349.

7. G. Schwartz et al. (2017). « Natural regeneration of tree species in the Eastern Amazon : Short-term responses after reduced-impact logging ». In : *Forest Ecology and Management* 385, p. 97-103.

8. Clements (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*, cf. note 28.

9. Denslow et Guzman (2000). « Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama », cf. note 29.

10. N. Norden et al. (2015). « Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112.26, p. 8013-8018.

11. Hubbell (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, cf. note 32.

12. Adler et al. (2007). « A niche for neutrality », cf. note 32.

13. Chave (2004). « Neutral theory and community ecology », cf. note 36.

ministic 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.<sup>14</sup> The correlations, or not, between community taxonomic and functional trajectories are therefore insightful of the main ecological processes underlying species recruitment.<sup>15</sup> 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.<sup>16</sup> 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.<sup>17</sup>

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.<sup>18</sup>

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.<sup>19</sup> 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.<sup>20</sup>

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.

14. Violette et al. (2007). « Let the concept of trait be functional! », cf. note 51; G. Kunstler et al. (2016). « Plant functional traits have globally consistent effects on competition ». In : *Nature* 529.7585, p. 204-207.

15. Fukami et al. (2005). « Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly », cf. note 34.

16. R. Perronne et al. (2017). « How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms : Insights and guidelines from a literature review ». In : *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 25, p. 29-44.

17. Denslow (1980). « Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees », cf. note 30; Molino et Sabatier (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. », cf. note 31; F. Bongers et al. (2009). « The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity ». In : *Ecology Letters* 12.8, p. 798-805.

18. Wright et al. (2004). « The worldwide leaf economics spectrum », cf. note 57; Chave et al. (2009). « Towards a worldwide wood economics spectrum », cf. note 56; Hérault et al. (2011). « Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species », cf. note 58.

19. Clements (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*, cf. note 28; J. M. Diamond (1975). « Assembly of species communities ». In : *Ecology and evolution of communities*, p. 342-444.

20. Fukami et al. (2005). « Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly », cf. note 34; Y. Li et B. Shiple (2018). « Community divergence and convergence along experimental gradients of stress and disturbance ». In : *Ecology* 99.4, p. 775-781.

## Material and Methods

### Study Site

The Paracou station is located in a lowland tropical rainforest in French Guiana ( $518^{\circ}\text{N}$  and  $5253^{\circ}\text{W}$ ). Climate is tropical wet with mean annual precipitation averaging  $2980 \text{ mm.yr}^{-1}$  (30-yr period) and a 3-months dry season ( $< 100 \text{ mm.mo}^{-1}$ ) from mid-August to mid-November, and a one-month dry season in March.<sup>21</sup> Elevation ranges from 5 to 50 m and mean annual temperature is  $26^{\circ}\text{C}$ . Soils are thin acrisols over a layer of transformed saprolite with low permeability generating lateral drainage during heavy rains. The experiment is a network of twelve 6.25 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.<sup>22</sup>

21. Wagner et al. (2011). « Modeling Water Availability for Trees in Tropical Forests », cf. note 66.

22. Héroult et Piponiot (2018). « Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest », cf. note 7.

TAB. 4.1 : Intervention table, summary of the disturbance intensity for the 4 plot treatments in Paracou.

Treatment	Timber	Thinning	Fuelwood	%AGB lost
Control	-	-	-	0
T1	DBH $\geq 50 \text{ cm}$ , commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	-	-	[12 – 33]
T2	DBH $\geq 50 \text{ cm}$ , commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH $\geq 40 \text{ cm}$ , non-commercial species, $\approx 30 \text{ trees.ha}^{-1}$	-	[33 – 56]
T3	DBH $\geq 50 \text{ cm}$ , commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH $\geq 50 \text{ cm}$ , non-commercial species, $\approx 15 \text{ trees.ha}^{-1}$	40 cm $\leq$ DBH $\leq 50 \text{ cm}$ , non-commercial species, $\approx 15 \text{ trees.ha}^{-1}$	[35 – 56]

### 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  $[s_1, s_2, \dots, s_N]$  :

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

See appendix 1 and Aubry-Kientz et al.<sup>23</sup> 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 project (<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.<sup>24</sup> 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).<sup>25</sup>

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

23. Aubry-Kientz et al. (2013). « Toward Trait-Based Mortality Models for Tropical Forests », cf. note 24.

24. van Buuren et Groothuis-Oudshoorn (2011). « mice : Multivariate Imputation by Chained Equations in R », cf. note 26.

25. Chao et Jost (2015). « Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species », cf. note 50 ; Marcon (2015). « Practical Estimation of Diversity from Abundance Data », cf. note 50.

26. Díaz et al. (2007). « Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments », cf. note 27.

27. Podani et al. (2013). « A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data », cf. note 39.

28. N. W. H. Mason et al. (2013). « A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients ». In : *Journal of Vegetation Science* 24.5, p. 794-806.

abundance.<sup>26</sup> 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 Podani et al.<sup>27</sup>

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.<sup>28</sup> The null trajectories were similarly obtained after 50 iterations of the random sampling.

## 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.

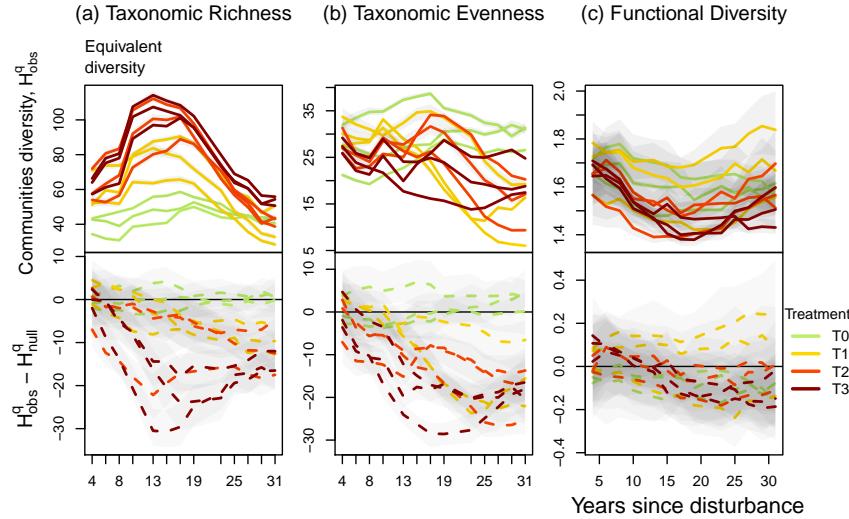


FIG. 4.1 : Upper panels, trajectories over 30 years of taxonomic richness (a), taxonomic evenness (b) and functional diversity (c) of observed 2-years laps recruitment  $H_{obs}^q$ . Lower panels, diversity differences to null models  $H_{obs}^q - H_{null}^q$

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

## Discussion

### A three-phased deterministic successional pathway

Post-disturbance recruitment trajectories relied on a three-phased successional pathway defined by the emergence of deter-

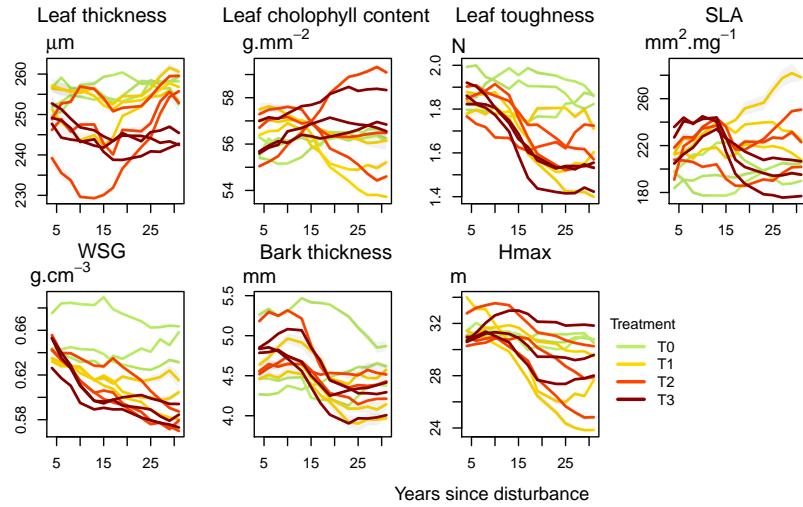


FIG. 4.2 : Community weighted means (CWM) of the leaf, the two stem and specific maximum height. Shaded areas are the credibility intervals.

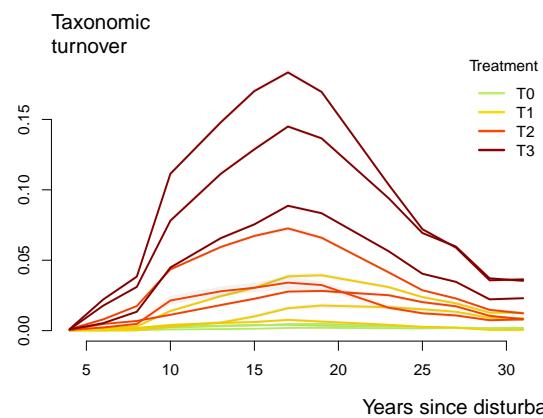


FIG. 4.3 : Trajectories over 30 years of the abundance-based turnover between 2-years laps recruited trees pre-disturbance communities.

ministic 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.<sup>29</sup> 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.<sup>30</sup> The recruitment was dominated by short-lived, fast growing hard pioneers displaying efficient light acquisition.<sup>31</sup> 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).<sup>32</sup> 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.<sup>33</sup> 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.<sup>34</sup>

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.<sup>35</sup>

### The achievement of community recovery

After disturbance the stochastic recruitment specific to undisturbed communities was progressively restored and drove community taxonomic and functional recovery. This confirmed previous

29. Denslow et Guzman (2000). « Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama », cf. note 29; B. Herault et al. (2010). « Growth Responses of Neotropical Trees to Logging Gaps ». In : *Journal of Applied Ecology* 47.4, p. 821-831.

30. R. O. Lawton et F. E. Putz (1988). « Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest ». In : *Ecology* 69.3, p. 764-777.

31. Wright et al. (2004). « The worldwide leaf economics spectrum », cf. note 57 ; Chave et al. (2009). « Towards a worldwide wood economics spectrum », cf. note 56 ; Hérault et al. (2011). « Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species », cf. note 58.

32. Chave (2004). « Neutral theory and community ecology », cf. note 36 ; Kunstler et al. (2016). « Plant functional traits have globally consistent effects on competition », cf. note 14.

33. Bongers et al. (2009). « The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity », cf. note 17.

34. Díaz et al. (2005). « Biodiversity Regulation of Ecosystem Services », cf. note 14.

35. Lawton et Putz (1988). Cf. note 30 ; Chave (2004). « Neutral theory and community ecology », cf. note 36.

36. Molino et Sabatier (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. », cf. note 31.

37. Baraloto et al. (2012). « Contrasting Taxonomic and Functional Responses of a Tropical Tree Community to Selective Logging », cf. note 2.

38. Svenning et Wright (2005). « Seed Limitation in a Panamanian Forest », cf. note 31.

39. Fukami et al. (2005). « Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly », cf. note 34.

40. F. E. Putz et al. (2012). « Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests : the attained and the attainable ». In : *Conservation Letters* 5.4, p. 296-303.

results from the Paracou experiment, conducted 10 years<sup>36</sup> and 20 years<sup>37</sup> 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.<sup>38</sup>

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 communities' taxonomic divergence.<sup>39</sup>

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.<sup>40</sup>

## Conclusion

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 dis-

turbance might have increasingly strong impacts, as community recovery involved the seeds bank and probably altered the composition and diversity of the seeds stock.<sup>41</sup>

41. N. Norden et al. (2009). « Resilience of tropical rain forests : Tree community reassembly in secondary forests ». In : *Ecology Letters* 12.5, p. 385-394.

### 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 Guiana (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.<sup>1</sup> 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.<sup>2</sup> 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 le coût des inventaires botaniques et des bases de données fonctionnelles qui limite leur précision. Pour pallier ces incertitudes inhérentes aux inventaires et aux bases de données nous avons développé un estimateur de diversité taxonomique et fonctionnelle puis validé à partir d’inventaires réels. Cet estimateur a ensuite permis de tracer les trajectoires fiables de diversité taxonomiques et fonctionnelles d’une forêt néotropicale sur 30 ans après un gradient de perturbation. En étudiant d’abord les trajectoires à l’échelle de la communauté dans son ensemble en s’intéressant plus particulièrement au recrutement recrutement après exploitation nous avons pu expliciter les changements de diversité et de composition et les processus écologiques émergents après perturbation. Conformément à la théorie des perturbations intermédiaires le recrutement des pionnières induit, au-delà d’un seuil d’intensité, une augmentation persistante de l’équitabilité des communautés au détriment des espèces rares de forêt mature. Par ailleurs les trajectoires taxonomiques et fonctionnelles se sont avérées découplées, du fait de l’importante redondance taxonomique des communautés atténuant l’impact fonctionnel des perturbations. La redondance fonctionnelle conditionnait la restauration de la résilience des communautés, en

1. Liang et al. (2016). « Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests », cf. note 8.

2. Barlow et al. (2018). « The Future of Hyperdiverse Tropical Ecosystems », cf. note 10.

tant que paramètre le plus lent à retrouver une valeur initiale. Trente ans après perturbation, 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 trajectoires entre déterminisme et stochasticité

Comprendre la réponse des communautés aux perturbations revient à identifier les processus régissant la coexistence et l'assemblage des espèces. En forêt tropicale, ces processus sont encore débattus, spécifiquement en ce qui concerne la prépondérance des processus stochastiques par rapport aux processus déterministes. Bien que débattues les deux théories neutres et déterministes ne se sont pas incompatibles et peuvent être pertinentes dans différents cas de figure. Ainsi, des théories intégratives expliquent-elle la diversité et la composition des communautés par une combinaison des processus stochastiques et déterministes variable dans le temps et l'espace.<sup>3</sup>

### 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).<sup>4</sup> Nous nous intéressons ici à des perturbations où la mortalité des espèces est en grande partie aléatoire (mortalité accidentelle après exploitation, tempête, etc.) et où la composition et la diversité des arbres survivants reflète la communauté initiale.<sup>5</sup> Les processus de recrutement en revanche étaient en revanche très différents après perturbations.

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.<sup>6</sup>

3. D. Gravel et al. (2006). « Reconciling niche and neutrality : The continuum hypothesis ». In : *Ecology Letters* 9.4, p. 399-409 ; J. M. Chase et J. A. Myers (2011). « Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 366.1576, p. 2351-2363.

4. Gourlet-Fleury et Houllier (2000). « Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana », cf. note 5 ; Putz et al. (2012). « Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests : the attained and the attainable », cf. note 40 ; Piponiot et al. (2016). « Carbon recovery dynamics following disturbance by selective logging in amazonian forests », cf. note 6 ; Rutishauser et al. (2016). « Tree Height Reduction After Selective Logging in a Tropical Forest », cf. note 6.

5. Héault et Piponiot (2018). « Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest », cf. note 7.

6. Denslow et Guzman (2000). « Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama », cf. note 29 ; Herault et al. (2010). « Growth Responses of Neotropical Trees to Logging Gaps », cf. note 29.

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-mêmes 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 survivants et le nombre de recrutés.<sup>7</sup> 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.<sup>8</sup>

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.<sup>9</sup> 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*, *Pourouma spp.* ou *Vismia spp.*).<sup>10</sup> 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.<sup>11</sup> La croissance 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 communes avant perturbation remplacent les héliophiles après une dizaine d'années.<sup>12</sup> Les caractéristiques fonctionnelles initiales sont donc restaurées dans un troisième temps.

Après perturbation les communautés suivent des trajectoires fonc-

7. Piponiot et al. (2016). « Carbon recovery dynamics following disturbance by selective logging in amazonian forests », cf. note 6.

8. Violette et al. (2007). « Let the concept of trait be functional! », cf. note 51; Baraloto et al. (2012). « Contrasting Taxonomic and Functional Responses of a Tropical Tree Community to Selective Logging », cf. note 2.

9. Lawton et Putz (1988). « Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest », cf. note 30.

10. Guitet et al. (2018). « Disturbance regimes drive the diversity of regional floristic pools across Guianan rainforest landscapes », cf. note 24.

11. D. S. Falster et al. (2011). « Influence of four major plant traits on average height, leaf-area cover, net primary productivity, and biomass density in single-species forests : A theoretical investigation ». In : *Journal of Ecology* 99.1, p. 148-164.

12. Denslow et Guzman (2000). « Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama », cf. note 29.

13. V. Buzzard et al. (2016). « Regrowing a tropical dry forest : functional plant trait composition and community assembly during succession ». In : *Functional Ecology* 30.6, p. 1006-1013.

14. Grime (1998). « Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects », cf. note 43 ; Lavorel et Garnier (2002). « Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : » cf. note 12.

15. Svenning et Wright (2005). « Seed Limitation in a Panamanian Forest », cf. note 31.

16. Hubbell (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, cf. note 32.

17. Fukami et al. (2005). « Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly », cf. note 34.

18. J. H. Connell (1978). « Diversity in tropical rain forests and coral reefs ». In : *Science* 199.4335, p. 1302-1310.

19. Molino et Sabatier (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. », cf. note 31 ; Guitet et al. (2018). « Disturbance regimes drive the diversity of regional floristic pools across Guianan rainforest landscapes », cf. note 24.

tionnelles cycliques et convergentes. Ces trajectoires correspondent aux mêmes variations après perturbations, d'abord déterminées par les caractéristiques fonctionnelles des pionnières et des héliophiles recrutées, puis tendant à restaurer la composition initiale propre aux communautés non perturbées.<sup>13</sup>

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.<sup>14</sup>

## Une succession taxonomique stochastique

Les trajectoires taxonomiques étaient décorrélées des trajectoires fonctionnelles, et dépendantes de l'intensité de perturbation et de la composition de la communauté. Bien que la composition des communautés soit initialement différente, les espèces pionnières et héliophiles recrutées après perturbation sont identiques pour toutes les communautés et quelle que soit l'intensité de perturbation. La divergence taxonomique des communautés n'est pas affectée et n'affecte pas le recrutement du pool de pionnières et héliophiles. Peu d'espèces de succession tardive 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.<sup>15</sup> 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.<sup>16</sup> Les processus déterministes (facilitation ou inhibition) qui peuvent expliquer la divergence taxonomique d'autres communautés<sup>17</sup> s'avèrent ainsi négligeables en forêt tropicale, à l'échelle de temps considérée.

Par ailleurs, conformément aux hypothèses de Connell,<sup>18</sup> le recrutement de pionnières et d'héliophiles augmente la richesse et l'équabilité 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 quelques temps après une perturbation d'intensité moyenne.<sup>19</sup> 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'équabilité est durablement augmentée.

D'après les trajectoires de Paracou, bien que les communautés convergent dans l'espace fonctionnel, leurs différences de composi-

tion taxonomique sont maintenues. 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.<sup>20</sup> 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,<sup>21</sup> ce qui atténue l'impact des perturbations sur la composition et la diversité fonctionnelle. Les trajectoires de redondance sont ainsi complémentaires des trajectoires taxonomiques et fonctionnelles et expliquent leur découplage. La restauration de la redondance dépend des trajectoires taxonomiques, 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.<sup>22</sup> 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 de la restauration. 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.

## 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.<sup>23</sup> C'est une perspective de développement incontournable aujourd'hui car elle permet un développement économique et social tout en préservant les forêts.<sup>24</sup> 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*, 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.<sup>25</sup> Les pratiques de gestion sylvicoles durables sont aujourd'hui calibrées pour maintenir un couvert forestier et un stock

20. Bellwood et al. (2006). « Functional versatility supports coral reef biodiversity », cf. note 18.

21. Carmona et al. (2016). « Traits Without Borders : Integrating Functional Diversity Across Scales », cf. note 62.

22. Busing et Brokaw (2002). « Tree species diversity in temperate and tropical forest gaps : the role of lottery recruitment », cf. note 42.

23. D. P. Edwards et al. (2014). « Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests ». In : *Trends in ecology & evolution* 29.9, p. 511-520.

24. Chaudhary et al. (2016). « Impact of Forest Management on Species Richness : Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs », cf. note 11.

25. Begon et al. (2006). *Ecology : from individuals to ecosystems*, cf. note 26.

26. ITTO (2005). *Revised ITTO Criteria and indicators of the sustainable management of tropical forests including reporting format*. Cf. note 23.

de biomasse déterminés.<sup>26</sup> L'impact de l'exploitation sélective 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 sélective 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 services 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.<sup>27</sup>

Bien que tangible, la résilience taxonomique et fonctionnelle des communautés de Paracou nécessitait plusieurs décennies. Cette durée impose des cycles de rotation de plusieurs décennies pour assurer la restauration complète des communautés. Des cycles de rotations éprouvés et validés pour d'autres régions tropicales, notamment en Afrique, seraient ainsi trop court pour des forêts telles que Paracou.<sup>28</sup>

Par ailleurs, d'après les trajectoires de diversité et de composition la réponse taxonomique des communautés était complexe et relevant de processus aléatoires. Les trajectoires de composition taxonomique se sont avérées difficiles à extrapoler, et susceptibles d'entraîner la disparition locale ou au contraire la dominance persistante de certaines espèces de façon visible uniquement à long terme. De tels changements de composition peuvent avoir des conséquences significatives sur l'écosystèmes, comme la disparition d'espèce-clés pour la faune ou la flore ou un blocage de succession modifiant durablement l'écosystème.<sup>29</sup> De surcroît, les espèces favorisées après exploitation présentent en moyenne une hauteur maximale et une densité du bois plus faibles, ce qui amplifie les changements de structure générés par les perturbations et modifie la valeur économique du peuplement.<sup>30</sup> 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.

D'après l'analyse des trajectoires, la redondance fonctionnelle joue un rôle central pour évaluer la résilience de la communauté. Les trajectoires de redondance fonctionnelle permettent de combiner les aspects taxonomiques et fonctionnels de la restauration, les paramètres les plus lents de la restauration après perturbation. De plus,

27. ITTO (2005). *Revised ITTO Criteria and indicators of the sustainable management of tropical forests including reporting format*. Cf. note 23 ; Barlow et al. (2018). « The Future of Hyperdiverse Tropical Ecosystems », cf. note 10.

28. L. Durrieu De Madron et al. (1998). « Le projet d'aménagement pilote intégré de Dimako, Cameroun ». In :

29. Diaz et al. (2005). « Biodiversity Regulation of Ecosystem Services », cf. note 14.

30. Reich (2014). « The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum : A traits manifesto », cf. note 55.

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.).<sup>31</sup> Il pourrait également être utile d'éprouver, comme nous l'avons fait pour l'analyse de la redondance fonctionnelle, de nouvelles méthodes de mesure, de suivi et de modélisation pour améliorer les critères de restauration.

31. Sist et al. (2015). *Management of Natural Tropical Forests for the Future*, cf. note 15.

### **Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle**

Les résultats obtenus dans ce travail sont basés 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.<sup>32</sup> 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.<sup>33</sup>

32. Reich (2014). « The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum : A traits manifesto », cf. note 55 ; Kunstler et al. (2016). « Plant functional traits have globally consistent effects on competition », cf. note 14.

### **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 les limite aux processus étudiés. La modélisation consiste d'une part à synthétiser les données et les connaissances disponibles puis à les extrapoler 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 la dynamique forestière, et d'autre part pour prédire l'évolution des communautés et leur réponse aux perturbations. Spécifiquement, les modèles de dynamique forestière sont largement utilisés pour anticiper la réponse des forêts aux changements globaux, et pour calibrer la gestion forestière.<sup>34</sup> Spécifiquement, l'approche par la modélisation a été largement adoptée pour l'étude de la structure forestière (hauteur et diamètre des

33. M. Verdú et A. Traveset (2005). *Early emergence enhances plant fitness : A phylogenetically controlled meta-analysis*; Schleuning et al. (2016). « Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change », cf. note 46.

34. S. Gourlet-Fleury et al. (2005). « Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests : A case study from French Guiana ». In : *Forest Ecology and Management* 209.1-2, p. 69-85.

35. Piponiot et al. (2016). « Carbon recovery dynamics following disturbance by selective logging in amazanian forests », cf. note 6; Rutishauser et al. (2016). « Tree Height Reduction After Selective Logging in a Tropical Forest », cf. note 6; V. Grimm et al. (2017). Next-generation individual-based models integrate biodiversity and ecosystems : yes we can, and yes we must ». In : *Ecosystems* 20.2, p. 229-236.
36. D. Purves et S. Pacala (2008). « Predictive models of forest dynamics ». In : *Science* 320.5882, p. 1452-1453.
37. Gourlet-Fleury et al. (2005). « Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests : A case study from French Guiana », cf. note 34.
38. A. Porté et H. Bartelink (2002). « Modelling mixed forest growth : a review of models for forest management ». In : *Ecological modelling* 150.1-2, p. 141-188.
39. R. Fischer et al. (2016). « Lessons learned from applying a forest gap model to understand ecosystem and carbon dynamics of complex tropical forests ». In : *Ecological Modelling* 326, p. 124-133.

40. @ I. Maréchaux et J. Chave (2017). « An individual-based forest model to jointly simulate carbon and tree diversity in Amazonia : description and applications ». In : *Ecological Monographs* 87.4, p. 632-664.

arbres, densité du peuplement, biomasse, etc), des flux d'eau, de gaz ou de nutriments, ou encore de la distribution spatiale des espèces.<sup>35</sup>

La diversité des communautés en revanche n'est pas toujours intégrée aux modèles de dynamique forestière bien que cela soit indispensable pour améliorer la précision des modèles et rendre compte de certains aspects tels que la productivité, la biomasse et la stabilité des écosystèmes.<sup>36</sup> Une première approche pour modéliser la diversité se place à l'échelle des communautés. De cette façon, les modèles matriciels représentent les forêts par leur distribution en classe d'âge, de diamètre, de biomasse, etc. L'évolution des forêt est alors simulée par un calcul matriciel faisant évoluer le vecteur de distribution.<sup>37</sup> De façon plus fine, les "gaps-models" assimilent les forêts 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, etc.).<sup>38</sup> Les patchs évoluent indépendamment, selon des paramètres de croissance, de mortalité et de recrutement calculés de façon plus ou moins complexe en fonction des caractéristiques de chaque patch.<sup>39</sup> Une seconde approche plus précise correspond aux modèles individu-centrés, permis par l'augmentation des capacités de calcul et l'avancée des connaissances en écologie et en physiologie végétale. Ces modèles peuvent intégrer des processus physiologiques en tenant compte des caractéristiques fonctionnelles des espèces et des interactions entre individus (compétition ou processus de densité-dépendance). Ils permettent ainsi une interprétation en termes de caractéristiques écosystémiques,<sup>40</sup> mais requièrent d'énormes capacités de calcul et demandent un approfondissement important des données physiologiques et fonctionnelles.

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, que nous proposons de détailler ici selon 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 une simulation individu-centrée de la dynamique des 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 qui définissent 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.<sup>41</sup> 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.<sup>42</sup> 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. D'après nos essais, 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

41. N. J. Gotelli et R. K. Colwell (2001). « Quantifying biodiversity : procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness ». In : *Ecology letters* 4.4, p. 379-391.

42. K. I. Ugland et al. (2003). « The species-accumulation curve and estimation of species richness ». In : *Journal of Animal Ecology* 72.5, p. 888-897.

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 mis en évidence le lien entre l'intensité de perturbation et 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 du recrutement aux perturbations pourrait alors correspondre à un modèle de mélange. Ces modèles représentent la distribution de probabilité pour une population issue de deux groupes (ou plus). Dans notre cas la population recrutée serait le résultat d'un échantillonnage parmi la population pré-exploitation et parmi la population des espèces pionnières. La communauté recrutée suivrait une loi de mélange des deux populations, elle-mêmes suivant une distribution catégorielle de taille  $N_s$  et  $N_p$  (le nombre d'espèces avant exploitation et le nombre de pionnières, respectivement). Les différences entre trajectoires de diversité seraient formalisées via les paramètres du mélange entre les deux populations (par exemple leurs poids respectif). Les "topic models" habituellement utilisés pour détecter les structures de textes ou de bases de données pourraient être un point de départ dans cette réflexion.<sup>43</sup>

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.<sup>44</sup>

43. G. McLachlan et D. Peel (2000). *Finite mixture models*, wiley series in probability and statistics; D. M. Blei (2012). « Probabilistic topic models ». In : *Communications of the ACM* 55.4, p. 77-84.

44. S. Dufour-Kowalski et al. (2012). « Capsis : an open software framework and community for forest growth modelling ». In : *Annals of forest science* 69.2, p. 221-233.

# Bibliographie

- ADLER, P. B., J. HILLERISLAMBERS et J. M. LEVINE (2007). « A niche for neutrality ». In : *Ecology Letters* 10.2, p. 95-104 (cf. p. 7, 58).
- AGRAWAL, A. A. (2011). « Reducing emissions from deforestation and forest degradation ». In : *Annual Review of Environment and Resources* 36, p. 373-396 (cf. p. 5).
- ANDERSON-TEIXEIRA, K. J., A. D. MILLER, J. E. MOHAN, T. W. HUDIBURG, B. D. DUVAL et E. H. DELUCIA (2013). « Altered dynamics of forest recovery under a changing climate ». In : *Global Change Biology* 19.7, p. 2001-2021 (cf. p. 42).
- ASNER, G. P., M. KELLER et J. N. M. SILVA (2004). « Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon ». In : *Global Change Biology* 10.5, p. 765-783 (cf. p. 7).
- ASNER, G. P., T. K. RUDEL, T. M. AIDE, R. DEFRIES et R. EMERSON (2009). « A contemporary assessment of change in humid tropical forests ». In : *Conservation Biology* 23.6, p. 1386-1395 (cf. p. 4).
- AUBRY-KIENTZ, M., V. ROSSI, F. WAGNER et B. HÉRAULT (2015). « Identifying climatic drivers of tropical forest dynamics ». In : *Biogeosciences* 12.19, p. 5583-5596 (cf. p. 58).
- AUBRY-KIENTZ, M., B. HÉRAULT, C. AYOTTE-TRÉPANIER, C. BARALOTO et V. ROSSI (2013). « Toward Trait-Based Mortality Models for Tropical Forests ». In : *PLoS ONE* 8.5 (cf. p. 44, 61).
- BALTANAS, A. (2009). « On the Use of Some Methods for the Estimation of Species Richness ». In : *Oikos* 65.3, p. 484-492 (cf. p. 29).
- BARALOTO, C., B. HÉRAULT, C. E. T. PAINE, H. MASSOT, L. BLANC, D. BONAL, J.-F. F. MOLINO, E. a. NICOLINI et D. SABATIER (2012). « Contrasting Taxonomic and Functional Responses of a Tropical Tree Community to Selective Logging ». In : *Journal of Applied Ecology* 49.4, p. 861-870 (cf. p. 21, 32, 51, 58, 66, 71).
- BARALOTO, C., Q. MOLTO, S. RABAUD, B. HÉRAULT, R. VALENCIA, L. BLANC, P. V. FINE et J. THOMPSON (2013). « Rapid Simultaneous Estimation of Aboveground Biomass and Tree Diversity Across Neotropical Forests : A Comparison of Field Inventory Methods ». In : *Biotropica* 45.3, p. 288-298 (cf. p. 25).
- BARLOW, J., F. FRANÇA, T. GARDNER, C. HICKS, G. LENNOX, E. BERENGUER, L. CASTELLO, E. ECONOMO, J. FERREIRA, B. GUÉNARD, C. LEAL, V. ISAAC, A. LEES, C. PAAR, S. WILSON, P. YOUNG et N. GRAHAM (2018). « The Future of Hyperdiverse Tropical Ecosystems ». In : *Nature* 559.7715, p. 517 (cf. p. 4, 5, 25, 69, 74).
- BEGON, M., C. R. TOWNSEND et J. L. HARPER (2006). *Ecology : from individuals to ecosystems.* Sirsi) i9781405111171 (cf. p. 6, 13, 73).

- BELLWOOD, D., P. WAINWRIGHT, C. FULTON et A. HOEY (2006). « Functional versatility supports coral reef biodiversity ». In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 273.1582, p. 101-107 (cf. p. 43, 73).
- BERRY, N. J., O. L. PHILLIPS, R. C. ONG et K. C. HAMER (2008). « Impacts of Selective Logging on Tree Diversity across a Rainforest Landscape : The importance of Spatial Scale ». In : *Landscape Ecology* 23.8, p. 915-929 (cf. p. 8, 32).
- BIOLOGICAL DIVERSITY, S. of the Convention on et D. G.f.I.Z. g. GMBH (2011). *Biodiversity and Livelihoods REDD-plus Benefits*. Rapp. tech., p. 44 (cf. p. 4).
- BLEI, D. M. (2012). « Probabilistic topic models ». In : *Communications of the ACM* 55.4, p. 77-84 (cf. p. 78).
- BONGERS, F., L. POORTER, W. D. HAWTHORNE et D. SHEIL (2009). « The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity ». In : *Ecology Letters* 12.8, p. 798-805 (cf. p. 59, 65).
- BRIENEN, R. J., O. L. PHILLIPS, T. R. FELDPAUSCH, E. GLOOR, T. R. BAKER, J. LLOYD, G. LOPEZ-GONZALEZ, A. MONTEAGUDO-MENDOZA, Y. MALHI, S. L. LEWIS et al. (2015). « Long-term decline of the Amazon carbon sink ». In : *Nature* 519.7543, p. 344 (cf. p. 3).
- BUSING, R. T. et N. BROKAW (2002). « Tree species diversity in temperate and tropical forest gaps : the role of lottery recruitment ». In : *Folia geobotanica* 37.1, p. 33-43 (cf. p. 52, 73).
- BUZZARD, V., C. M. HULSHOF, T. BIRT, C. VIOILLE et B. J. ENQUIST (2016). « Re-growing a tropical dry forest : functional plant trait composition and community assembly during succession ». In : *Functional Ecology* 30.6, p. 1006-1013 (cf. p. 72).
- CANNON, C. H. (1998). « Tree Species Diversity in Commercially Logged Bornean Rainforest ». In : *Science* 281.5381, p. 1366-1368 (cf. p. 32, 51).
- CARDINALE, B. J., J. E. DUFFY, A. GONZALEZ, D. U. HOOPER, C. PERRINGS, P. VENAIL, A. NARWANI, G. M. MACE, D. TILMAN, D. A. WARDLE, A. P. KINZIG, G. C. DAILY, M. LOREAU, J. B. GRACE, A. LARIGAUDERIE, D. S. SRIVASTAVA et S. NAEEM (2012). « Biodiversity Loss and its Impact on Humanity ». In : *Nature* 489.7415, p. 326-326 (cf. p. 4, 25).
- CARMONA, C. P., F. de BELLO, N. W. MASON et J. LEPŠ (2016). « Traits Without Borders : Integrating Functional Diversity Across Scales ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 31.5, p. 382-394 (cf. p. 15, 43, 46, 73).
- CHAO, A. et L. JOST (2015). « Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 6.8, p. 873-882 (cf. p. 12, 61).
- CHASE, J. M. et J. A. MYERS (2011). « Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 366.1576, p. 2351-2363 (cf. p. 70).
- CHAUDHARY, A., Z. BURIVALOVA, L. P. KOH et S. HELLWEG (2016). « Impact of Forest Management on Species Richness : Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs ». In : *Scientific Reports* 6, p. 1-10 (cf. p. 42, 73).
- CHAVE, J. (2004). « Neutral theory and community ecology ». In : *Ecology Letters* 7.3, p. 241-253. eprint : arXiv:1011.1669v3 (cf. p. 8, 58, 65).
- CHAVE, J., D. COOMES, S. JANSEN, S. L. LEWIS, N. G. SWENSON et A. E. ZANNE (2009). « Towards a worldwide wood economics spectrum ». In : *Ecology Letters* 12, p. 351-366 (cf. p. 14, 43, 59, 65).
- CHAZDON, R. L. (2003). « Tropical forest recovery : legacies of human impact and natural disturbances ». In : *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6.1-2, p. 51-71 (cf. p. 42, 52).

- CHESSON, P. (2000). « Mechanisms of maintenance of species diversity ». In : *Annual review of Ecology and Systematics* 31.1, p. 343-366 (cf. p. 8, 42).
- CLEMENTS, F. E. (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*. 242. Carnegie Institution of Washington (cf. p. 6, 55, 58, 59).
- CONNELL, J. H. (1978). « Diversity in tropical rain forests and coral reefs ». In : *Science* 199.4335, p. 1302-1310 (cf. p. 72).
- DAUBY, G. et O. J. HARDY (2012). « Sampled-based estimation of diversity sensu stricto by transforming Hurlbert diversities into effective number of species ». In : *Ecography* 35.7, p. 661-672 (cf. p. 12).
- DENSLOW, J. S. (1980). « Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees ». In : *Biotropica* 12.2, p. 47-55 (cf. p. 7, 52, 59).
- DENSLOW, J. S. et G. S. GUZMAN (2000). « Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama ». In : *Journal of Vegetation Science* 11.2, p. 201-212. (Cf. p. 7, 55, 58, 65, 70, 71).
- DEZÉCACHE, C., E. FAURE, V. GOND, J. M. SALLES, G. VIEILLEDENT et B. HÉRAULT (2017a). « Gold-rush in a forested El Dorado : Deforestation leakages and the need for regional cooperation ». In : *Environmental Research Letters* 12.3 (cf. p. 58).
- DEZÉCACHE, C., J. M. SALLES, G. VIEILLEDENT et B. HÉRAULT (2017b). « Moving forward socio-economically focused models of deforestation ». In : *Global Change Biology* 23.9, p. 3484-3500 (cf. p. 58).
- DIAMOND, J. M. (1975). « Assembly of species communities ». In : *Ecology and evolution of communities*, p. 342-444 (cf. p. 59).
- DÍAZ, S. et al. (2005). « Biodiversity Regulation of Ecosystem Services ». In : *Trends and conditions*, p. 297-329 (cf. p. 42, 43, 52, 65, 74).
- DÍAZ, S., S. LAVOREL, F. de BELLO, F. QUÉTIER, K. GRIGULIS et T. M. ROBSON (2007). « Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104.52, p. 20684-20689 (cf. p. 45, 62).
- DIRZO, R et P. H. RAVEN (2003). « Global State of Biodiversity and Loss ». In : *Annual Review of Environment and Resources* 28.1, p. 137-167 (cf. p. 4).
- DUFOUR-KOWALSKI, S., B. COURBAUD, P. DREYFUS, C. MEREDIEU et F. DE COLIGNY (2012). « Capsis : an open software framework and community for forest growth modelling ». In : *Annals of forest science* 69.2, p. 221-233 (cf. p. 78).
- DURRIEU DE MADRON, L., E. FORNI, A. KARSENTY, M. E. LOFFEIER et J.-M. PIERRE (1998). « Le projet d'aménagement pilote intégré de Dimako, Cameroun ». In : (cf. p. 74).
- EDWARDS, D. P., J. A. TOBIAS, D. SHEIL, E. MEIJJAARD et W. F. LAURANCE (2014). « Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests ». In : *Trends in ecology & evolution* 29.9, p. 511-520 (cf. p. 73).
- ELMQVIST, T, C FOLKE, M NYSTROM, G PETERSON, J BENGTSSON, B WALKER et J NORBERG (2003). « Response diversity, ecosystem change, and resilience ». In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 1.9, p. 488-494 (cf. p. 6, 43, 52).
- FALSTER, D. S., Å. BRÄNNSTRÖM, U. DIECKMANN et M. WESTOBY (2011). « Influence of four major plant traits on average height, leaf-area cover, net primary productivity, and biomass density in single-species forests : A theoretical investigation ». In : *Journal of Ecology* 99.1, p. 148-164 (cf. p. 71).
- FAO (2014a). *Situation des Forêts du monde*. Rapp. tech. Rome : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (cf. p. 4).

- FAO (2014b). *State of the World's Forests (SOFO)*. Rapp. tech. Rome : Food et Agriculture Organization of the United Nations (cf. p. 4).
- FAO, I. (2011). *The state of forests in the Amazon Basin, Congo Basin and Southeast Asia*. Rapp. tech. Rome (italy), p. 80 (cf. p. 4).
- FEELY, K. J. et M. R. SILMAN (2011). « The Data Void in Modeling Current and Future Distributions of Tropical Species ». In : *Global Change Biology* 17.1, p. 626-630 (cf. p. 21, 25).
- FELDPAUSCH, T. R., A. J. McDONALD, C. A. M. PASSOS, J. LEHMANN et S. J. RIHA (2006). « Biomass, Harvestable Area, and Forest Structure Estimated from Commercial Timber Inventories and Remotely Sensed Imagery in Southern Amazonia ». In : *Forest Ecology and Management* 233.1, p. 121-132 (cf. p. 26).
- FERRY, B., F. MORNEAU, J. D. BONTEMPS, L. BLANC et V. FREYCON (2010). « Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest ». In : *Journal of Ecology* 98.1, p. 106-116 (cf. p. 15).
- FISCHER, R., F. BOHN, M. D. de PAULA, C. DISLICH, J. GROENEVELD, A. G. GUTIÉRREZ, M. KAZMIERCZAK, N. KNAPP, S. LEHMANN, S. PAULICK et al. (2016). « Lessons learned from applying a forest gap model to understand ecosystem and carbon dynamics of complex tropical forests ». In : *Ecological Modelling* 326, p. 124-133 (cf. p. 76).
- FISHER, A. R. a., a. S. CORBET et C. B. WILLIAMS (1943). « The number of animals in a random sample of an animal population ». In : *Journal of Animal Ecology* 12.1, p. 42-58 (cf. p. 10).
- FORESTRY DEPARTMENT (2015). *Forest Resources Assessment 2015*. Rapp. tech. Food et Agriculture Organization of the United Nations (FAO), p. 54 (cf. p. 4).
- FORESTRY DEPARTMENT OF THE FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS (2000). *Forest Resources Assessment 2000*. Rapp. tech., p. 140 (cf. p. 3).
- FUKAMI, T., T. M. BEZEMER, S. R. MORTIMER et W. H. VAN DER PUTTEN (2005). « Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly ». In : *Ecology Letters* 8.12, p. 1283-1290 (cf. p. 51, 59, 66, 72).
- FUNK, J. L., J. E. LARSON, G. M. AMES, B. J. BUTTERFIELD, J. CAVENDER-BARES, J. FIRN, D. C. LAUGHLIN, A. E. SUTTON-GRIER, L. WILLIAMS et J. WRIGHT (2017). « Revisiting the Holy Grail : using plant functional traits to understand ecological processes ». In : *Biological Reviews* 92.2, p. 1156-1173 (cf. p. 13).
- GARDNER, T. A., J. BARLOW, L. W. PARRY et C. A. PERES (2007). « Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum ». In : *Biotropica* 39.1, p. 25-30 (cf. p. 6).
- GENTRY, A. H. (1988). « Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients ». In : *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75.1, p. 1-34 (cf. p. 4, 15).
- GIBSON, L., T. M. LEE, L. P. KOH, B. W. BROOK, T. a. GARDNER, J. BARLOW, C. a. PERES, C. J. a. BRADSHAW, W. F. LAURANCE, T. E. LOVEJOY et N. S. SODHI (2011). « Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity ». In : *Nature* 478.7369, p. 378-381 (cf. p. 5, 25).
- GOOD, I. J. (1953). « The Population Frequency of Species and the Estimation of Population Parameters ». In : *Biometrika* 40.3/4, p. 237-264 (cf. p. 12).
- GOTELLI, N. J. et R. K. COLWELL (2001). « Quantifying biodiversity : procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness ». In : *Ecology letters* 4.4, p. 379-391 (cf. p. 77).

- GOULAMOUSSÈNE, Y., C. BEDEAU, L. DESCROIX, L. LINGUET et B. HÉRAULT (2017). « Environmental control of natural gap size distribution in tropical forests ». In : *Biogeosciences* 14.2, p. 353-364 (cf. p. 42).
- GOURLET-FLEURY, S. et F. HOULLIER (2000). « Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana ». In : *Forest Ecology and Management* 131.1-3, p. 269-289 (cf. p. 58, 70).
- GOURLET-FLEURY, S., G. CORNU, S. JÉSEL, H. DESSARD, J. G. JOURGET, L. BLANC et N. PICARD (2005). « Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests : A case study from French Guiana ». In : *Forest Ecology and Management* 209.1-2, p. 69-85 (cf. p. 75, 76).
- GRAVEL, D., C. D. CANHAM, M. BEAUDET et C. MESSIER (2006). « Reconciling niche and neutrality : The continuum hypothesis ». In : *Ecology Letters* 9.4, p. 399-409 (cf. p. 70).
- GRIME, J. (1998). « Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects ». In : *Journal of Ecology* 86.6, p. 902-910 (cf. p. 11, 14, 72).
- GRIMM, V., D. AYLLÓN et S. F. RAILSBACK (2017). « Next-generation individual-based models integrate biodiversity and ecosystems : yes we can, and yes we must ». In : *Ecosystems* 20.2, p. 229-236 (cf. p. 76).
- GUITET, S., J.-F. CORNU, O. BRUNAUX, J. BETBEDER, J.-M. CAROZZA et C. RICHARD-HANSEN (2013). « Landform and Landscape Mapping, French Guiana (South America) ». In : *Journal of Maps* 9.February 2014, p. 325-335 (cf. p. 26).
- GUITET, S., D. SABATIER, O. BRUNAUX, B. HÉRAULT, M. AUBRY-KIENTZ, J.-F. F. MOLINO et C. BARALOTO (2014). « Estimating Tropical Tree Diversity Indices from Forestry Surveys : A Method to Integrate Taxonomic Uncertainty ». In : *Forest Ecology and Management* 328, p. 270-281 (cf. p. 26, 30).
- GUITET, S., R. PÉLISSIER, O. BRUNAUX, G. JAOUEN et D. SABATIER (2015). « Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest ». In : *Biodiversity and Conservation* 24.5, p. 1215-1237 (cf. p. 15, 17).
- GUITET, S., D. SABATIER, O. BRUNAUX, P. COUTERON, T. DENIS, V. FREYCON, S. GONZALEZ, B. HÉRAULT, G. JAOUEN, J.-F. MOLINO, R. PÉLISSIER, C. RICHARD-HANSEN et G. VINCENT (2018). « Disturbance regimes drive the diversity of regional floristic pools across Guianan rainforest landscapes ». In : *Scientific Reports* 8.1, p. 3872 (cf. p. 6, 51, 71, 72).
- HADDAD, N. M., M. HOLYOAK, T. M. MATA, K. F. DAVIES, B. A. MELBOURNE et K. PRESTON (2008). « Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity ». In : *Ecology Letters* 11.4, p. 348-356 (cf. p. 52).
- HAWES, J. E., C. A. PERES, L. B. RILEY et L. L. HESS (2012). « Landscape-scale Variation in Structure and Biomass of Amazonian Seasonally Flooded and Unflooded Forests ». In : *Forest Ecology and Management* 281, p. 163-176 (cf. p. 26).
- HÉRAULT, B. et C. PIPONIOT (2018). « Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest ». In : *Forest Ecosystems* 5.1, p. 2 (cf. p. 42, 50, 53, 60, 70).
- HERAULT, B., J. OUALLET, L. BLANC, F. WAGNER et C. BARALOTO (2010). « Growth Responses of Neotropical Trees to Logging Gaps ». In : *Journal of Applied Ecology* 47.4, p. 821-831 (cf. p. 65, 70).
- HÉRAULT, B., B. BACHELOT, L. POORTER, V. ROSSI, F. BONGERS, J. CHAVE, C. E. T. PAINE, F. WAGNER et C. BARALOTO (2011). « Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species ». In : *Journal of Ecology* 99, p. 1431-1440 (cf. p. 14, 59, 65).

- HIGGINS, M. a. et K. RUOKOLAINEN (2004). « Rapid Tropical Forest Inventory : a Comparison of Techniques Based on Inventory Data from Western Amazonia ». In : *Conservation Biology* 18.3, p. 799-811 (cf. p. 25, 32).
- HILL, M. O. (1973). « Diversity and Evenness : A Unifying Notation and Its Consequences ». In : *Ecological Society of America* 54.2, p. 427-432 (cf. p. 12, 28, 45).
- HUBBELL, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press (cf. p. 7, 8, 58, 72).
- ISBELL, F., A. GONZALEZ, M. LOREAU, J. COWLES, S. DÍAZ, A. HECTOR, G. M. MACE, D. A. WARDLE, M. I. O'CONNOR, J. E. DUFFY, L. A. TURNBULL, P. L. THOMPSON et A. LARIGAUDIERIE (2017). « Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales ». In : *Nature* 546.7656, p. 65-72 (cf. p. 3).
- ITTO (2005). *Revised ITTO Criteria and indicators of the sustainable management of tropical forests including reporting format*. Rapp. tech. Yokohama, Japan : ITTO Policy Development Series No. 15 (cf. p. 6, 74).
- IUSS WORKING GROUP WRB (2015). *World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 Internatioanl Soil Classification System for naming Soils and creating Legends for Soil Maps*. Rapp. tech. Rome : FAO, p. 1-191 (cf. p. 27).
- JONES, C. G., J. H. LAWTON et M. SHACHAK (1994). « Organisms as ecosystem engineers ». In : *Ecosystem management*. Springer, p. 130-147 (cf. p. 6, 52).
- JOST, L. (2006). « Entropy and Diversity ». In : *Oikos* 113.2, p. 363-375 (cf. p. 28).
- KARIUKI, M., R. M. KOOYMAN, R. G. B. SMITH, G. WARDELL-JOHNSON et J. K. VANCLAY (2006). « Regeneration changes in tree species abundance, diversity and structure in logged and unlogged subtropical rainforest over a 36-year period ». In : *Forest Ecology and Management* 236.2-3, p. 162-176 (cf. p. 8, 42).
- KATTGE, J., S. DÍAZ, S. LAVOREL, I. C. PRENTICE, P. LEADLEY, G. BÖNISCH, E. GARNIER, M. WESTOBY, P. B. REICH, I. J. WRIGHT, J. H. C. CORNELISSEN, C. VIOILLE, S. P. HARRISON, P. M. VAN BODEGOM, M. REICHSTEIN, B. J. ENQUIST, N. A. SOUDZILOVSKAIA, D. D. ACKERLY et C. WIRTH (2011). « TRY - a global database of plant traits ». In : *Global Change Biology* 17.9, p. 2905-2935 (cf. p. 14).
- KEYLOCK, C. J. (2005). « Simpson Diversity and the Shannon-Wiener Index as Special Cases of a Generalized Entropy ». In : *Oikos* 1.109, p. 203-208 (cf. p. 28).
- KUNSTLER, G., S. LAVERGNE, B. COURBAUD, W. THUILLER, G. VIEILLEDENT, N. E. ZIMMERMANN, J. KATTGE et D. A. COOMES (2012). « Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity : Implications for forest community assembly ». In : *Ecology Letters* 15.8, p. 831-840 (cf. p. 14).
- KUNSTLER, G. et al. (2016). « Plant functional traits have globally consistent effects on competition ». In : *Nature* 529.7585, p. 204-207 (cf. p. 59, 65, 75).
- LAVOREL, S et É. GARNIER (2002). « Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : » in : *Functional Ecology* 16.5, p. 545-556 (cf. p. 42, 72).
- LAWTON, R. O. et F. E. PUTZ (1988). « Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest ». In : *Ecology* 69.3, p. 764-777 (cf. p. 65, 71).
- LI, Y. et B. SHIPLEY (2018). « Community divergence and convergence along experimental gradients of stress and disturbance ». In : *Ecology* 99.4, p. 775-781 (cf. p. 59).
- LIANG, J., T. W. CROWTHER, N. PICARD, S. WISER, M. ZHOU, G. ALBERTI, E.-D. SCHULZE, A. D. MCGUIRE, F. BOZZATO, H. PRETZSCH et al. (2016). « Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests ». In : *Science* 354.6309, aaf8957 (cf. p. 42, 69).

- LIU, J., H. MOONEY, V. HULL, S. J. DAVIS, J. GASKELL, T. HERTEL, J. LUBCHENCO, K. C. SETO, P. GLEICK, C. KREMEN et al. (2015). « Systems integration for global sustainability ». In : *Science* 347.6225, p. 1258832 (cf. p. 5).
- LOOS, J. et H. von WEHRDEN (2018). « Beyond Biodiversity Conservation : Land Sharing Constitutes Sustainable Agriculture in European Cultural Landscapes ». In : *Sustainability* 10.5, p. 1395 (cf. p. 5).
- LOREAU, M. (2005). « Actes de la Conférence Internationale Biodiversité, Science et Gouvernance ». In : *Discours de Clôture*. IRD Editions, p. 254-256 (cf. p. 8).
- MAGURRAN, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, p. 256 (cf. p. 11).
- MAGURRAN, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. NJ, Prince. Princeton, p. 256 (cf. p. 10).
- MALHI, Y., J. T. ROBERTS, R. A. BETTS, T. J. KILLEEN, W. LI et C. A. NOBRE (2008). « Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon ». In : *science* 319.5860, p. 169-172 (cf. p. 3).
- MARCON, E. (2015). « Practical Estimation of Diversity from Abundance Data ». In : *HAL archives-ouvertes*, p. 9 (cf. p. 12, 45, 61).
- MARCON, E. et B. HÉRAULT (2015). « entropart : An R Package to Measure and Partition Diversity ». In : *Journal of Statistical Software* 67.8, p. 1-26 (cf. p. 33).
- MARÉCHAUX, I. et J. CHAVE (2017). « An individual-based forest model to jointly simulate carbon and tree diversity in Amazonia : description and applications ». In : *Ecological Monographs* 87.4, p. 632-664 (cf. p. 76).
- MARTIN, P. A., A. C. NEWTON, M. PFEIFER, M. KHOO et J. M. BULLOCK (2015). « Impacts of tropical selective logging on carbon storage and tree species richness : A meta-analysis ». In : *Forest Ecology and Management* 356, p. 224-233 (cf. p. 5).
- MASON, N. W. H., F. DE BELLO, D. MOUILLOT, S. PAVOINE et S. DRAY (2013). « A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients ». In : *Journal of Vegetation Science* 24.5, p. 794-806 (cf. p. 62).
- MCCARTHY, M. A. (2007). *Bayesian Methods for Ecology*. Cambridge University Press, p. 296 (cf. p. 28).
- MCGILL, B. J., R. S. ETIENNE, J. S. GRAY, D. ALONSO, M. J. ANDERSON, H. KASSA BENECHA, M. DORNELAS, B. J. ENQUIST, J. L. GREEN, F. HE, A. H. HURLBERT, A. E. MAGURRAN, P. A. MARQUET, B. A. MAURER, A. OSTLING, C. U. SOYKAN, K. I. UGLAND et E. P. WHITE (2007). « Species abundance distributions : moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework ». In : *Ecology Letters* 10, p. 995-1015 (cf. p. 9).
- MCGILL, B. J., B. J. ENQUIST, E. WEIHER et M. WESTOBY (2006). « Rebuilding community ecology from functional traits ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 21.4, p. 178-185 (cf. p. 14).
- MCCLACHLAN, G. et D. PEEL (2000). *Finite mixture models, willey series in probability and statistics* (cf. p. 78).
- MENDES, R. S., L. R. EVANGELISTA, S. M. THOMAZ et A. A. AGOSTINHO (2008). « A unified index to measure ecological diversity and species rarity ». In : *Ecography* 31.February, p. 450-456 (cf. p. 11).
- MITTERMEIER, R. A., C. G. MITTERMEIER, T. M. BROOKS, J. D. PILGRIM, W. R. KONSTANT, G. A. B. da FONSECA et C. KORMOS (2003). « Wilderness and biodiversity conservation ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.18, p. 10309-10313 (cf. p. 3).
- MOLINO, J, D SABATIER, M PRÉVOST, D FRAME, S GONZALEZ, V BILOT-GUÉRIN, M. DE, D. PÊCHE, J MOLINO, D SABATIER, M PRÉVOST, D FRAME, S GONZALEZ, U. M. R. AMAP et

- H. D. GUYANE (2009). *Etablissement d' une Liste des Espèces d'Arbres de la Guyane Française*. Rapp. tech. IRD, Cayenne, p. 1-59 (cf. p. 26).
- MOLINO, J. F. et D. SABATIER (2001). « Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. » In : *Science (New York, N.Y.)* 294.5547, p. 1702-1704 (cf. p. 7, 8, 42, 51, 52, 59, 66, 72).
- MORALES-HIDALGO, D., S. N. OSWALT et E. SOMANATHAN (2015). « Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015 ». In : *Forest Ecology and Management* 352 (cf. p. 4, 42).
- MOTOMURA, I. (1932). « On the statistical treatment of communities ». Japanese. In : *Zoological Magazine* 44, p. 379-383 (cf. p. 10).
- MOUILLOT, D., N. A. J. GRAHAM, S. VILLÉGER, N. W. H. MASON et D. R. BELLWOOD (2013). « A functional approach reveals community responses to disturbances ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 28.3, p. 167-177. eprint : 2072 (cf. p. 13).
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. da FONSECA et J. KENT (2000). « Biodiversity hotspots for conservation priorities ». In : *Nature* 403.6772, p. 853-858 (cf. p. 3).
- NORDEN, N., R. L. CHAZDON, A. CHAO, Y. H. JIANG et B. VÍLCHEZ-ALVARADO (2009). « Resilience of tropical rain forests : Tree community reassembly in secondary forests ». In : *Ecology Letters* 12.5, p. 385-394 (cf. p. 67).
- NORDEN, N., H. A. ANGARITA, F. BONGERS, M. MARTÍNEZ-RAMOS, I. GRANZOW-DE LA CERDA, M. van BREUGEL, E. LEBRIJA-TREJOS, J. A. MEAVE, J. VANDERMEER, G. B. WILLIAMSON, B. FINEGAN, R. MESQUITA et R. L. CHAZDON (2015). « Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112.26, p. 8013-8018 (cf. p. 58).
- NOTER, C. de (2008). *Etat des connaissances, analyse et synthèse bibliographique sur la faune de Guyane en vue d'étudier les potentialités de développement économique et de transfert de technologies*. Rapp. tech. DRRT Guyane, p. 59 (cf. p. 17).
- OLDEMAN, R. (1968). « Sur la Valeur des Noms Vernaculaires des Plantes en Guyane Française ». In : *Bois et Forêts des Tropiques* 117.117, p. 17-23 (cf. p. 19, 21, 26).
- PACHAURI, R et L MEYER (2014). « Climate change 2014 : Synthesis report. fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change ». In : *Tech. Rep.* (Cf. p. 4).
- PAN, Y., R. A. BIRDSEY, J. FANG, R. HOUGHTON, P. E. KAUPPI, W. A. KURZ, O. L. PHILLIPS, A. SHVIDENKO, S. L. LEWIS, J. G. CANADELL et al. (2011). « A large and persistent carbon sink in the world's forests ». In : *Science*, p. 1201609 (cf. p. 3).
- PATIL, G. et T. C. (1982). *Diversity as a concept and its measurement : Rejoinder* (cf. p. 11).
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. (2013). « New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide ». In : *Australian Journal of Botany* 61, p. 167-234 (cf. p. 14).
- PERRONNE, R., F. MUÑOZ, B. BORGY, X. REBOUD et S. GABA (2017). « How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms : Insights and guidelines from a literature review ». In : *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 25, p. 29-44 (cf. p. 59).
- PIPONIOT, C. et al. (2016). « Carbon recovery dynamics following disturbance by selective logging in amazonian forests ». In : *eLife* 5 (cf. p. 42, 43, 58, 70, 71, 76).
- PLUMPTRE, A. (1996). « Changes Following 60 Years of Selective Timber Harvesting in the Budongo Forests Reserve, Uganda ». In : *Forest Ecology and Management* 89.96, p. 101-113 (cf. p. 32).

- PODANI, J., C. RICOTTA et D. SCHMERA (2013). « A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data ». In : *Ecological Complexity* 15, p. 52-61 (cf. p. 9, 62).
- PORTÉ, A et H. BARTELINK (2002). « Modelling mixed forest growth : a review of models for forest management ». In : *Ecological modelling* 150.1-2, p. 141-188 (cf. p. 76).
- POS, E. T., J. E. GUEVARA ANDINO, D. SABATIER, J.-F. F. MOLINO, N. PITMAN, H. MOGOLL ??N, D. NEILL, C. CERÓN, G. RIVAS, A. DI FIORE, R. THOMAS, M. TIRADO, K. R. YOUNG, O. WANG, R. SIERRA, R. GARCÍA-VILLACORTA, R. ZAGT, W. PALACIOS, M. AULESTIA et H. ter STEEGE (2014). « Are all Species Necessary to Reveal Ecologically Important Patterns ? » In : *Ecology and Evolution* 4.24, p. 4626-4636 (cf. p. 25).
- POWER, M. E., D. TILMAN, J. A. ESTES, B. A. MENGE, W. J. BOND, S. MILLS, G. DAILY, J. C. CASTILLA, J. LUBCHENCO, R. T. PAINE, M. E. POWER, D. TILMAN, J. A. ESTES, B. A. MENGE, W. J. BOND, L. S. MILLS, G. DAILY, J. C. CASTILLA, J. LUBCHENCO et R. T. PAINE (1996). « Challenges in the Quest for Keystones ». In : *Bioscience* 46.8, p. 609-620 (cf. p. 6).
- PRANCE, G. T. (1994). « A Comparison of the Efficacy of Higher Taxa and Species Numbers in the Assessment of Biodiversity in the Neotropics ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 345.1311, p. 89-99 (cf. p. 26).
- PURVES, D. et S. PACALA (2008). « Predictive models of forest dynamics ». In : *Science* 320.5882, p. 1452-1453 (cf. p. 76).
- PURVIS, A. et A. HECTOR (2000). « Getting the Measure of Biodiversity ». In : *Nature Insight Biodiversity* 405.6783, p. 212 (cf. p. 8).
- PUTZ, F. E., P. A. ZUIDEMA, T. SYNNOTT, M. PEÑA-CLAROS, M. A. PINARD, D. SHEIL, J. K. VANCLAY, P. SIST, S. GOURLET-FLEURY, B. GRISCOM, J. PALMER et R. ZAGT (2012). « Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests : the attained and the attainable ». In : *Conservation Letters* 5.4, p. 296-303 (cf. p. 66, 70).
- REICH, P. B. (2014). « The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum : A traits manifesto ». In : *Journal of Ecology* 102, p. 275-301 (cf. p. 14, 42, 50, 74, 75).
- REICH, P. B., M. B. WALTERS et D. S. ELLSWORTH (1997). « From tropics to tundra : Global convergence in plant functioning ». In : *Ecology* 94.December, p. 13730-13734 (cf. p. 14).
- RÉJOU-MÉCHAIN, M., S. GOURLET-FLEURY, P. COUTERON, R. NASI et J. D. THOMPSON (2008). « Regional Variation in Tropical Forest Tree Species composition in the Central African Republic : an Assessment based on Inventories by Forest Companies ». In : *Journal of Tropical Ecology* 24, p. 663-674 (cf. p. 26).
- RÉJOU-MÉCHAIN, M., A. FAYOLLE, R. NASI, S. GOURLET-FLEURY, J. L. DOUCET, M. GALLY, D. HUBERT, A. PASQUIER et A. BILLAND (2011). « Detecting Large-scale Diversity Patterns in Tropical Trees : Can we Trust Commercial Forest Inventories ? » In : *Forest Ecology and Management* 261.2, p. 187-194 (cf. p. 26).
- RÉJOU-MÉCHAIN, M., A. TANGUY, C. PIPONIOT, J. CHAVE et B. HÉRAULT (2018). *BIOMASS : Estimating Aboveground Biomass and Its Uncertainty in Tropical Forests* (cf. p. 43).
- ROBERT, A. et M. A. MORAVIE (2003). « Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest in India ». In : *Journal of Tropical Ecology* 19, p. 697-707 (cf. p. 15).
- ROY, D. P. et S. S. KUMAR (2017). « Multi-year MODIS active fire type classification over the Brazilian Tropical Moist Forest Biome ». In : *International Journal of Digital Earth* 10.1, p. 54-84 (cf. p. 3).
- RUTISHAUSER, E., B. HÉRAULT, P. PETRONELLI et P. SIST (2016). « Tree Height Reduction After Selective Logging in a Tropical Forest ». In : *Biotropica* 48.3, p. 285-289 (cf. p. 42, 58, 70, 76).

- SAKSCHIEWSKI, B., W. von BLOH, A. BOIT, L. POORTER, M. PEÑA-CLAROS, J. HEINKE, J. JOSHI et K. THONICKE (2016). « Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity ». In : *Nature Climate Change* 1.August (cf. p. 13).
- SCHEITER, S., L. LANGAN et S. I. HIGGINS (2013). « Next-generation dynamic global vegetation models : learning from community ecology ». In : *The New phytologist* 198.3, p. 957-69 (cf. p. 13).
- SCHLAEPFER, R. et C. ELLIOTT (2000). « Ecological and landscape considerations in forest management : the end of forestry ? » In : *Sustainable forest management*. Springer, p. 1-67 (cf. p. 4).
- SCHLEUNING, M., J. FRUEND, O. SCHWEIGER, E. WELK, J. ALBRECHT, M. ALBRECHT, M. BEIL, G. BENADI, N. BLUETHGEN, H. BRUELHEIDE et al. (2016). « Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change ». In : *Nature communications* 7, p. 13965 (cf. p. 53, 75).
- SCHMITT, L. et M. BARITEAU (1989). « Management of the guianese forest ecosystem : study of growth and natural regeneration (Paracou program) ». In : *Bois et Forêts des Tropiques* 220, p. 3 (cf. p. 43).
- SCHNITZER, S. A. et W. P. CARSON (2001). « Treefall Gaps and the Maintenance of Species Diversity in a Tropical Forest ». In : *Ecology* 82.4, p. 913-919 (cf. p. 7).
- SCHWARTZ, G., V. FALKOWSKI et M. PEÑA-CLAROS (2017). « Natural regeneration of tree species in the Eastern Amazon : Short-term responses after reduced-impact logging ». In : *Forest Ecology and Management* 385, p. 97-103 (cf. p. 58).
- SEBBENN, A. M., B. DEGEN, V. C. AZEVEDO, M. B. SILVA, A. E. de LACERDA, A. Y. CIAMPI, M. KANASHIRO, F. d. S. CARNEIRO, I. THOMPSON et M. D. LOVELESS (2008). « Modelling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure of four tropical tree species in the Amazon forest ». In : *Forest Ecology and Management* 254.2, p. 335-349 (cf. p. 58).
- SHANNON, C. E. (1948). « A Mathematical Theory of Communication ». In : *The Bell System Technical Journal* 27.379-423, p. 623-656 (cf. p. 11).
- SILVERTOWN, J. (2004). « Plant coexistence and the niche ». In : *Trends in Ecology & Evolution* 19.11, p. 605-611 (cf. p. 9).
- SIMPSON, E. H. (1949). « Measurement of Diversity ». In : *Nature* 163.4148, p. 688 (cf. p. 11).
- SIST, P., P. PACHECO, R. NASI et J. BLASER (2015). *Management of Natural Tropical Forests for the Future*. Rapp. tech. IUFRO WFSE, p. 1-4 (cf. p. 5, 25, 75).
- STEEGE, H. ter, N. C. a. PITMAN, O. L. PHILLIPS, J. CHAVE, D. SABATIER, A. DUQUE, J.-F. MOLINO, M.-F. PRÉVOST, R. SPICHIGER, H. CASTELLANOS, P. von HILDEBRAND et R. VÁSQUEZ (2006). « Continental-scale Patterns of Canopy Tree Composition and Function across Amazonia. » In : *Nature* 443.7110, p. 0-2 (cf. p. 9, 26, 43).
- SVENNING, J. et S. WRIGHT (2005). « Seed Limitation in a Panamian Forest ». In : *Journal of Ecology* 93.5, p. 853-562 (cf. p. 50, 66, 72).
- TER STEEGE, H., D. SABATIER, H. CASTELLANOS, T. V. ANDEL, J. DUVENVOORDEN, A. A. D. OLIVEIRA, R. EK, R. LILWAH, P. MAAS et S. MORI (2000). « An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forest including those of the Guiana Shield ». In : *Journal of Tropical Ecology* 16.6, p. 801-828 (cf. p. 22).
- TILMAN, D., F. ISBELL et J. M. COWLES (2014). « Biodiversity and Ecosystem Functioning ». In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45.1, p. 471-493 (cf. p. 4).

- TOKESHI, M. (1993). « Species Abundance Patterns and Community Structure ». In : *Advances in Ecological Research*, Vol 24 24, p. 111-186 (cf. p. 10).
- TÓTHMÉRÉSZ, B. (1995). « Comparison of different methods for diversity ordering ». In : *Journal of Vegetation Science* 6.2, p. 283-290 (cf. p. 11).
- UGLAND, K. I., J. S. GRAY et K. E. ELLINGSEN (2003). « The species–accumulation curve and estimation of species richness ». In : *Journal of Animal Ecology* 72.5, p. 888-897 (cf. p. 77).
- VALVERDE-BARRANTES, O. J., G. T. FRESCHET, C. ROUMET et C. B. BLACKWOOD (2017). « A worldview of root traits : the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants ». In : *New Phytologist* (cf. p. 14).
- VAN BUUREN, S. et K. GROOTHUIS-OUDSHOORN (2011). « mice : Multivariate Imputation by Chained Equations in R ». In : *Journal of Statistical Software* 45.3, p. 1-67 (cf. p. 45, 61).
- VELLEND, M., P. L. LILLEY et B. M. STARZOMSKI (2008). « Using Subsets of Species in Biodiversity Surveys ». In : *Journal of Applied Ecology* 45.1, p. 161-169 (cf. p. 26).
- VERDÚ, M. et A. TRAVESET (2005). *Early emergence enhances plant fitness : A phylogenetically controlled meta-analysis* (cf. p. 75).
- VIOILLE, C., M.-L. L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL et E. GARNIER (2007). « Let the concept of trait be functional ! » In : *Oikos* 116.5, p. 882-892 (cf. p. 13, 42, 59, 71).
- VITOUSEK, P. M., H. A. MOONEY, J. LUBCHENCO et J. M. MELILLO (1997). « Human domination of Earth's ecosystems ». In : *Science* 277.5325, p. 494-499 (cf. p. 4).
- WAGNER, F., B. HÉRAULT, C. STAHL, D. BONAL et V. ROSSI (2011). « Modeling Water Availability for Trees in Tropical Forests ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 151.9, p. 1202-1213 (cf. p. 17, 18, 27, 43, 60).
- WALKER, L. R. et R. del MORAL (2009). « Transition dynamics in succession : implications for rates, trajectories and restoration ». In : *New models for ecosystem dynamics and restoration*, p. 33-49 (cf. p. 52).
- WESTOBY, M. (1998). « A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme ». In : *Plant and Soil* 199, p. 213-227 (cf. p. 14, 50).
- WESTOBY, M. et I. J. WRIGHT (2006). « Land-plant ecology on the basis of functional traits ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 21.5, p. 261-268 (cf. p. 43).
- WHITTAKER, R. H. (1965). « Dominance and diversity in land plant communities : numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution ». In : *Science* 147.3655, p. 250-260 (cf. p. 11).
- WRIGHT, I. J. et al. (2004). « The worldwide leaf economics spectrum ». In : *Nature* 428.6985, p. 821-827 (cf. p. 14, 43, 50, 59, 65).

**Résumé :** Les forêts sont aujourd’hui menacées par le contexte de changements globaux actuel.

Préserver les biens et services qu’elles rendent nécessite de clarifier la réponse de la diversité des communautés d’arbres aux perturbations, dont dépend le fonctionnement, le maintien et la résilience des forêts. Cela s’impose spécifiquement en forêt tropicale, qui sont les régions à la fois les plus menacées et celles aux enjeux économiques, sociaux et environnementaux les plus importants. Dans ce contexte, cette thèse étudie la réponse aux perturbations de la diversité taxonomique et fonctionnelle d’une communauté en forêt Néotropicale. Par l’étude des trajectoires de diversité sur le long terme nous avons cherché à déterminer les processus écologiques sous-jacents la réponse des communautés après perturbation, à expliciter les aspects taxonomiques et fonctionnels de la restauration, et enfin à discuter de perspectives de gestion et de modélisation de la dynamique forestière.

Le suivi de la station de Paracou en Guyane Française a permis d’examiner la réponse des communautés tropicales de façon exhaustive sur 30 années 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. L’estimateur se base sur les probabilités d’associations entre noms vernaculaires et noms botaniques pour propager les incertitudes taxonomiques aux mesures de diversité. L’estimateur de diversité, employé dans la suite de ce travail, a tout d’abord été calibré pour obtenir une estimation de la diversité la plus précise possible en fonction des données disponibles. Par ailleurs l’estimateur a été 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. Dans un deuxième temps nous avons analysé les trajectoires après perturbation de diversité, de composition, et de redondance taxonomique et fonctionnelle des communautés. Ces analyses ont été conduites 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. Nous avons enfin étudié spécifiquement les trajectoires de diversité et de composition des communautés recrutées après perturbation, et leurs similarités par rapport aux communautés initiales.

Notre étude a montré l’émergence après perturbation de processus déterministes régissant la réponse taxonomique et fonctionnelle des communautés. Ces processus favorisent le recrutement d’un pool restreint de pionnières, identique pour toutes les communautés et les intensités de perturbation. Une quinzaine d’années après perturbation, la restauration des communautés initiales s’est engagée avec le retour des processus stochastiques régissant la diversité des forêts non perturbées. A l’échelle de la communauté, ces processus se sont traduits par une modification cyclique de la composition taxonomique avec un retour à la composition et à la diversité initiales et avec le maintien des différences entre communautés. La richesse et l’équitabilité taxonomiques ont augmenté après perturbation jusqu’à un seuil d’intensité au-delà duquel, 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 une augmentation de la diversité quelle que soit la perturbation sans seuil d’intensité et convergentes dans l’espace fonctionnel sans différence marquée entre les communautés. Ce découplage entre les trajectoires taxonomiques et fonctionnelles a pu s’expliquer par la redondance fonctionnelle des communautés, atténuant l’impact fonctionnel des perturbations.

Nos résultats ont montré une restauration taxonomique et fonctionnelle tangible des

communautés, mais d'une durée de plusieurs décennies. A la lumière de ces résultats nous proposons une discussion sur 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:** Forest are currently threatened by the global changing context. Maintain the goods and services they provide require clarifying tree community diversity response to disturbance, that determine forest functioning, maintenance and resilience. This is specifically crucial in tropical forests that are both the most threatened regions and those with the highest environmental, social and economic stakes. In this context, this work studies the taxonomic and functional response to disturbance of a Neotropical community. Through post-disturbance diversity trajectories in the long term we examined the ecological processes underlying community response to disturbance, explicit the taxonomic and functional aspects of community recovery, and eventually discussed some perspectives for forest management and modeling.

From the monitoring dataset of the Paracou experimental station in French Guiana we examined tree community response to disturbance over the thirty years following a disturbance gradient. First, we developed and tested a diversity estimator tackling the taxonomic uncertainties of forest inventories and improving the accuracy of biodiversity surveys. The estimator based on botanical/vernacular association probability to account of taxonomic uncertainties in various diversity measurement framework. The estimator, further used in this work, was first calibrated to improve the estimation accuracy and was then validated with real forest inventories. The results allowed designing an inventory protocol optimizing the cost of inventories and the accuracy of the diversity measure. Second, we analyzed the post-disturbance taxonomic and functional trajectories of diversity, composition and redundancy 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 analyzed the post-disturbance recruitment processes and the diversity and composition succession.

We highlighted the emergence after disturbance of deterministic processes driving community taxonomic and functional response to disturbance. Deterministic processes favored the recruitment of a restricted pool of pioneer species, similar for all communities and disturbance intensity. Around fifteen years after disturbance, the recovery of community initial characteristics started with the recovery of stochastic processes driving non-disturbed communities. At the whole-community scale, this succession translated into a cyclic trajectory of taxonomic composition leading to a recovery of the pre-disturbance composition and a maintenance of differences among communities. Disturbance increased both taxonomic richness and evenness until an intensity threshold above which, in accordance with the Intermediate Disturbance Hypothesis, the taxonomic richness decreased and the pioneers became persistently dominant. The functional trajectories however proved decoupled from

taxonomic trajectories. Functional diversity increased whatever the disturbance, without any intensity threshold, and functional composition trajectories converged in the functional space without marked differences among communities. This decoupling was explained by the functional redundancy that mitigated the functional impact of disturbance and proved to be the slow parameter of tropical forest recovery.

Our results showed a tangible taxonomic and functional recovery of communities after the gradient of disturbance but this recovery proved decades-long. In the light of those results, we discussed the practices of sustainable forest management and several perspectives of forest diversity modeling.

**Keywords:** Biodiversity, Neotropical forests, Perturbation, Community Ecology, Dynamic trajectories, Resilience.

