

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

Ariane Mirabel

Version : 2018-11-20



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	Chercheur	Directeur de thèse

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

Table des matières

Table des matières	v
Remerciements	1
1 Introduction générale	3
1.1 Les forêts tropicales, au cœur des enjeux actuels	3
1.2 Exploitation et conservation des forêts tropicales	5
1.3 Diversité et assemblage des communautés	6
Succession, mortalité et recrutement : supports de la trajectoire des communautés	6
Les règles d'assemblage des communautés	7
1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?	8
Composition et dissimilarité	9
Assemblage et structure des communautés	9
Les composantes de la diversité	11
Résolution du biais d'échantillonnage	12
Diversité fonctionnelle	13
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	19
1.6 Problématique et plan de la thèse	19
2 Des inventaires forestiers aux trajectoires de diver- sité : le problème universel de l'incertitude	23
2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques	23
2.2 Principe de l'estimateur de diversité	24
2.3 Application de l'estimateur aux inventaires de Paracou	25
Profils d'incertitude taxonomique	25
2.4 Application de l'estimateur au cas des inventaires pré- exploitation	27
Inescapable Taxonomists : Workable Biodiversity Manage- ment Based on a Minimum Field Work	28

Abstract	28
Introduction	28
Methods	30
Study community	30
Diversity measures	30
Diversity estimator	31
Simulation of determination and sampling effort gradients	32
Results	32
The response to determination effort, and the design of an ideal framework	32
Calibrating the sampling effort	33
Discussion	34
Inescapable taxonomists	34
Calibration of an optimized inventory protocol	35
Conclusion	35
2.5 Script R, estimateur de diversité	36
 3 Trajectoires de diversité à l'échelle des communautés 41	
Post-Disturbance Tree Community Trajectories in a Neotropical Forest	43
Abstract	43
Introduction	44
Material and Methods	45
Study site	45
Inventories protocol and dataset collection	46
Composition and diversity metrics	47
Results	48
Communities Composition	48
Community taxonomic and functional diversity	50
Functional redundancy	52
Discussion	52
A cyclic recovery of community composition ?	52
A new perspective on the intermediate disturbance hypothesis	53
The functional redundancy, key of community resilience	55
Conclusions	55
Acknowledgement	56
Author's contributions	56
Data availability	56
Supplementary materials	57
Uncertainty propagation framework	57
Proportion of seed mass classes	57

4 Analyse du recrutement, support de la trajectoire des communautés	59
4.1 30 Years of Post-disturbance Recruitment in a Neotropical Forest	61
Abstract	61
Introduction	62
Material and Methods	64
Study Site	64
Inventories Protocol and Dataset Collection . .	64
Recruitment trajectories	65
Results	66
Taxonomic richness and evenness and functional diversity	66
Functional composition	67
Recruitment Turnover	67
Discussion	68
A three-phased deterministic successional pathway	68
The achievement of community recovery	69
Conclusion	70
Acknowledgement	71
Data availability	71
5 Conclusion et perspectives	73
5.1 La réponse aux perturbations : le jeu du déterminisme et du hasard	74
Un modèle de succession défini	74
Une succession fonctionnelle déterministe	75
Une succession taxonomique stochastique	76
5.2 Vers une gestion durable intégrant la préservation de la biodiversité	77
Quels critères de restauration ?	78
Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle .	79
5.3 Vers l'intégration des trajectoires de biodiversité aux modèles de dynamique forestière	80
Modèle empirique : prédire la diversité en fonction de l'intensité d'exploitation	81
Modèle mécaniste : simuler les trajectoires après perturbation	82

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 pour tout votre soutien. Merci surtout de m'avoir accordé votre confiance, et 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 Christopher Baraloto pour leurs conseils avisés et leurs encouragements.

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

Enfin, merci à tous ceux qui ont rendu ces trois années aussi incroyables. Les mots sont durs 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

A l'échelle globale, 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. Malgré leur importance, les forêts sont aujourd'hui extrêmement menacées par un contexte de changements importants.

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, qui définissent une unité fonctionnelle. Les arbres en sont l'une des composantes essentielles.¹ Les écosystèmes forestiers sont ceux où les enjeux de conservation sont les plus forts : ce sont les régions les moins anthropisées du globe et ils accueillent la diversité et les taux d'endémisme les plus importants.²

A l'échelle locale, les forêts entretiennent les cycles de l'eau et des nutriments (azote, phosphore, etc.), et régulent le climat et la fertilité des sols.³ A l'échelle globale ce sont des éléments centraux de 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. Cependant, ce sont également des sources potentielles lorsque leur dégradation libère le carbone stocké dans la biomasse.⁴ 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.⁵

Les forêts assurent directement la subsistance de 500 millions de personnes en tant que source de nourriture (par la chasse et la collecte de produits forestiers non ligneux comestibles), d'eau, de matériaux de construction, et d'énergie (par l'utilisation du bois de chauffage et

1. **FRA2000.**

2. **Myers2000 ; Mittermeier2003.**

3. **Malhi2008 ; Isbell2017.**

4. **Pan2011 ; Roy2017.**

5. **Brienen2015.**

6. **FRA2015 ; Tilman2014.**

7. **CBDdiversity2011 ; FAO2014.**

8. **FAO2009.**

9. **Pachauri2014.**

10. **Barlow2018.**

11. **Gentry1988 ; FAO2011.**

12. **Asner2009.**

13. **Cardinale2012. Vitousek1997 ;**

14. **Schlaepfer2000 ; Dirzo2003a ; Morales-Hidalgo2015.**

15. **Sist2015.**

de cuisson). Elles sont de plus indispensables au bien-être des populations et possèdent d'importantes dimensions culturelle, spirituelle et patrimoniale.⁶ Enfin, l'exploitation forestière représente de forts enjeux économiques : elle constitue ~ 1% du PIB mondial, de nombreux emplois, et reste l'une des principales sources d'énergie.⁷

Indispensables et irremplaçables, les forêts sont malgré tout dégradées ou déforestées à une vitesse croissante : entre 2013 et 2015, leur surface globale a diminué de 3%.⁸ Elles subissent de fortes pressions anthropiques allant des changements d'usage des terres via le déboisement pour l'élevage ou l'agriculture, à l'exploitation du bois légitime ou illégitime, 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.⁹

Dans ce contexte les forêts tropicales, qui représentent 19.6 millions de km², sont les régions à la fois les plus menacées et celles aux enjeux les plus importants.¹⁰ Elles accueillent la diversité biologique la plus élevée au monde et sont les plus grandes forêts n'ayant jamais connu de fortes perturbations anthropiques.¹¹ 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.¹² 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. Cete "érosion" de la biodiversité entraîne la disparition locale d'espèces, qui peuvent s'accompagner de changements écosystémiques plus profonds selon le rôle des espèces dans la communauté. Ces disparitions sont telles qu'elles ont déjà été qualifiées de "sixième extinction de l'ère moderne".¹³

Une prise de conscience de la situation globale a été entérinée par la conférence des nations unies sur l'environnement et le développement à Rio en 1992.¹⁴ 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 ainsi 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 leur surface reste insuffisante pour pallier l'érosion globale de la biodiversité.¹⁵ 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 via leur valorisation économique par la création de systèmes de paiement, de programmes comme le REDD+ ou de divers labels.¹⁶ 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.¹⁷

16. Agrawal2011 ; Barlow2018.

17. Liu2015.

1.2 Exploitation et conservation des forêts tropicales

L'une des approches les plus intuitives et courantes pour la conservation des forêts tropicales est la désignation d'aires protégées exemptes de toute activité anthropique. Cette approche, qui sépare les enjeux de préservation et de production, ne suffit pas seule à maintenir l'incroyable biodiversité des forêts et leur fonctionnement complexe.¹⁸ Une autre approche axée sur la multifonctionnalité des forêts réhabilite la possibilité d'un équilibre durable entre production et conservation.¹⁹ 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.

18. Sist2015.

19. Loos2018.

L'exploitation sélective est l'exploitation de quelques espèces cibles à partir d'un certain diamètre et suivant des méthodes d'exploitation maintenant le 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.²⁰ 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 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 en alliant développement économique et préservation du fonctionnement des forêts. Cependant, l'exploitation peut avoir des impacts négatifs comme des changements de composition et de diversité, voire l'extinction locale de certaines espèces.²¹ 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,²² et sont aujourd'hui essentiellement calibrées en vue de la reconstitution du stock de 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

20. Martin2015.

21. Gibson2011.

22. Sist2015.

^{23.} ITTO2005.

des forêts.²³ 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

^{24.} Guitet2018.

^{25.} Jones1994; Power1996; Gardner2007.

^{26.} Begon2006.

^{27.} Elmquist2003.

^{28.} Clements1916.

Comprendre et anticiper la réponse aux perturbations des forêts tropicales passe par l'étude des communautés d'arbres, *i.e.* l'ensemble des individus présents dans une parcelle donnée. La composition et la diversité des communautés d'arbres, les éléments essentiels des écosystèmes forestiers, sont déterminants. La diversité des communautés reflète celle des autres groupes floristiques et faunistiques et détermine largement le fonctionnement des écosystèmes.²⁴ Individuellement, chaque espèce a une valeur intrinsèque pour le patrimoine naturel global. Selon leurs caractéristiques biologiques, les espèces peuvent également avoir un rôle clé dans la communauté, comme c'est le cas pour les espèces *clé de voûte*.²⁵ A l'échelle de la communauté, la diversité et la composition déterminent les interactions entre individus et avec l'environnement, et conditionnent donc le fonctionnement et la productivité des écosystèmes.²⁶ La stabilité et la résilience des communautés dépend également de leur diversité, qui atténue l'impact des maladies, des espèces invasives et des variations environnementales.²⁷ 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 connus.

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 (ensolleillement, 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.²⁸ Les modèles de succession identifiés impliquent dans un premier temps le recrutement d'espèces pionnières, meilleures acquéreuses des ressources rendues disponibles après perturbation. Dans un deuxième temps, la croissance de ces premiers recrutés diminue la disponibilité en ressources et augmente la com-

pétition, excluant du recrutement les espèces les moins compétitives. Les pionnières recrutées en premier lieu sont alors sénescentes ou exclues par la compétition et sont remplacées par les espèces de succession tardive qui sont, en forêt tropicale, souvent des espèces à croissance lente et à longue durée de vie.

Ce modèle de succession correspond à des combinaisons de processus de mortalité (disparition) et de recrutement (apparition) d'espèces dans la communauté, et restaure de façon déterministe une communauté typique de succession tardive.²⁹ Selon ce modèle de succession, 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, puis de survie et de croissance des plantules jusqu'à un seuil de recrutement. Ce seuil de recrutement à partir duquel les individus sont comptabilisés dans la communauté correspond un diamètre minimum. Ce diamètre minimum est établi de façon pragmatique en fonction des contraintes de terrain, mais reste représentatif de la taille et de la biomasse des arbre. 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. La réponse des communautés aux perturbations dépend donc des processus écologiques qui régulent les différentes étapes du recrutement.³⁰

^{29.} Denslow2000.

^{30.} Denslow1980 ; Schnitzer2001 ; Asner2004.

Les règles d'assemblage des communautés

La réponse des communautés aux perturbations résulte d'un ensemble de processus d'assemblage et de maintien des espèces. Plusieurs hypothèses quant à ces processus sont débattues aujourd'hui, notamment vis à vis de l'importance des processus stochastiques et déterministes.

Les processus déterministes favorisent certaines caractéristiques biologiques et restreignent le pool d'espèces dans la communauté en fonction de leur performance dans l'environnement biotique et abiotique.³¹ La prépondérance de tels processus déterministes suppose 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'expliquent alors par des contingences historiques (ordre d'arrivée des espèces, mortalité aléatoire, activité anthropique) ou des limites physiques de dispersion ou de croissance.³²

^{31.} Molino2001.

^{32.} Hubbell2001 ; Adler2007.

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.³³ Un tel régime de perturbations intermédiaires implique des conditions environnementales variables permettant à un large panel d'espèces de s'installer lorsque les conditions environnementales leurs sont 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.³⁴

33. Molino2001.

34. Chesson2000 ; Kariuki2006a ; Berry2008a.

35. Hubbell2001.

36. Chave2004.

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.³⁵

Bien que débattues, les hypothèses déterministe et stochastique ne sont pas incompatibles et peuvent prédire la structure des communautés à des échelles différentes 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.³⁶

1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?

Mesurer la diversité des communautés, déterminante du fonctionnement et du maintien des écosystèmes, est essentiel pour anticiper l'avenir des forêts et adapter leur gestion. La diversité est cependant une notion complexe englobant la diversité génétique et phénotypique des individus, et la variabilité de leurs assemblages.³⁷ La biodiversité, souvent réduite à la notion de nombre d'espèces, prend en compte à la fois des aspects de richesse, d'équitabilité d'abondance, et de similarité. 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.³⁸

37. Loreau2005.

38. Purvis2000 ; Loreau2005.

Composition et dissimilarité

Comparer des communautés ou suivre leur évolution au cours du temps implique dans un premier temps de comparer leur composition et de quantifier le turnover des espèces. De nombreuses mesures permettent d'estimer ce turnover, en intégrant ou non l'abondance des espèces.³⁹ Dans la suite de cette thèse nous avons choisi de mesurer le taux de remplacement d'abondance, 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 sera comme un sous-échantillonnage de l'autre, comme si elle en avait été tirée au hasard. Ce coefficient mesure l'abondance des espèces d'une communauté qui correspondent à une espèce différente dans l'autre communauté, normalisée par la similarité maximale envisageable entre les communautés (4.1).

^{39.} Podani2013.

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

Avec T_{ab} le turnover entre les communautés a et b , n le nombre totale d'espèces dans les deux communautés et x_i^j l'abondance de l'espèce i dans la communauté j .

Le numérateur correspond à la somme sur toutes les espèces de leur différence d'abondance entre les deux communautés, moins la différence de capacité de charge des deux communautés. Le dénominateur est la normalisation par l'adéquation maximale possible entre les deux communautés, *i.e.* si elles avaient les mêmes capacités de charge, la même distribution d'abondance, et la même composition en espèces. La valeur maximale du turnover est de 1, ce qui correspond à deux communautés ayant la même distribution d'abondance mais aucune espèces commune.⁴⁰

^{40.} Podani2013.

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

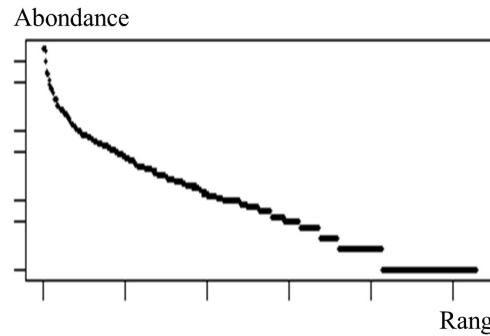


FIG. 1.1 : Exemple de distribution d'abondance pour une communauté d'arbres en forêt tropicale humide

écologiques et, moyennant quelque variations, prend invariablement la forme d'une courbe en creux 1.1.⁴¹

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..⁴² Prédire une distribution d'abondance revient à prédire la répartition de la ressource limitante entre espèces de la communauté. De nombreux modèles prédictifs ont été proposés : des modèles statistiques divisant aléatoirement la ressource selon une loi de probabilité donnant les effectifs de chaque espèce, aux modèles mécanistes divisant la ressource selon une formule pré-déterminée comme par exemple selon une division systématique de la ressource restante.⁴³

^{42.} Silvertown2004;
TerSteege2006.

^{43.} Fisher1943;
Motomura1932;
Tokeshi1993;
Magurran1988.

Ces modèles, testés pour de nombreuses communautés, ont montré bien représenter les communautés réelles, et parfois révéler certaines 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 dans la communauté. La richesse ne tient cependant pas compte de l'abondance des espèces qui est pourtant un paramètre essentiel, une espèce dominante n'apportant pas la même contribution à l'écosystème qu'une espèce rare. Une communauté dominée par une ou deux espèces très abondantes sera intuitivement moins diverse qu'une communauté avec le même nombre d'espèces mais dont les abondances sont équivalentes. L'homogénéité des abondances dans une population est l'*équitabilité*, et elle peut être bien plus révélatrice du fonctionnement des écosystèmes que la richesse ou la composition. Selon l'hypothèse du ratio de biomasse, en effet, le fonctionnement des écosystèmes repose bien plus sur les caractéristiques des espèces dominantes que sur celles des espèces rares. Les espèces rares n'ont pas d'influence si elles sont transitoires, ou n'ont qu'une influence à long terme en tant que futures dominantes potentielles.⁴⁴

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).⁴⁵

44. Grime 1998.

45. Whittaker 1965 ; Magurran 2004.

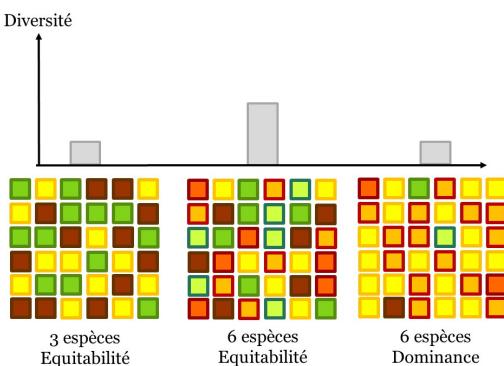


FIG. 1.2 : Les deux composantes de la diversité taxonomique : richesse (nombre d'espèces) et équitabilité (homogénéité de répartition)

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 : ces familles correspondent aux déclinaisons d'une même formule accordant un poids variable aux 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.⁴⁶

^{46.} Mendes2008.

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

^{47.}
Simpson1949;
Tothmeresz1995.

Shannon1948;
Patil1982;

Dans cette famille d'indices de diversité se retrouvent les indices les plus utilisés dans la littérature.⁴⁷ 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 quels, les indices de Tsallis sont mathématiquement corrects et représentatifs des différentes composantes de la diversité, mais ne donnent pas une mesure intelligible permettant une comparaison simple des 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.⁴⁸

^{48.} Hill1973.

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

Résolution du biais d'échantillonnage

^{49.} Good1953.

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, grâce aux relations mathématiques reliant les abondances des différentes espèces. La première méthode développée correspond à la formule des fréquences de Turing⁴⁹ qui suppose que les individus d'une communauté sont tirés indépendamment selon une loi multinomiale en fonction de leur fréquence. Dans cette formule, l'abondance réelle α_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 (1.3) :

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

Les singletons (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 pour y intégrer des informations supplémentaires quant à la distribution d'abondance des communautés, et en tenant compte le *taux de couverture* de l'inventaire qui quantifie l'effort d'échantillonnage et la proportion de la communauté échantillonnée.⁵⁰ La correction la plus adéquate a été déterminée pour chaque taux de couverture et les estimateurs de la diversité sont aujourd'hui très fiables.⁵¹

^{50.} Dauby 2012.

^{51.} Chao 2015 ; Marcon 2015b.

Diversité fonctionnelle

Les mesures de diversité décrites précédemment, appelées diversité neutre ou taxonomique, considèrent toutes les espèces de la même façon quelles que soient leurs caractéristiques biologiques ou phylogénétiques. Ces caractéristiques peuvent cependant facilement intégrer les mesures de diversité au même titre que la richesse et l'équitabilité, en passant 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).

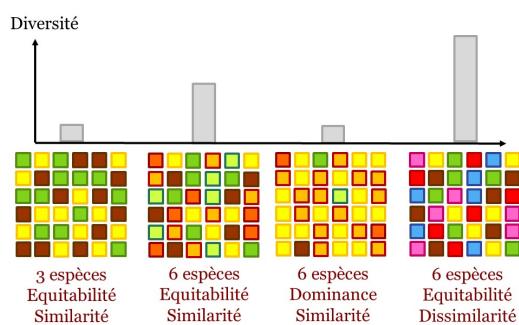


FIG. 1.3 : Troisième composante de la diversité : la similarité entre espèces basée sur des distances phylogénétiques ou taxonomiques

Diversité taxonomique et fonctionnelle se recoupent dans le cas de la diversité de Rao. La diversité de Rao est une mesure de divergence pondérée, qui équivaut à la diversité taxonomique de Simpson lorsque la similarité entre espèces est fixée à 1. Ce sera sera une diversité fonctionnelle si au contraire la similarité entre espèce est

calculée sur la base de leur phylogénie ou de leurs traits fonctionnels. Les traits fonctionnels sont des caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques des espèces, mesurables à l'échelle des individus. Certains traits peuvent apprêhender le fonctionnement des espèces, leurs interactions avec l'environnement, et leur performance en termes de croissance et de survie.⁵² L'approche fonctionnelle décrivant les espèces et les individus selon leurs caractéristiques biologiques a ainsi été largement adoptée en écologie. D'une part elle réduit la dimensionnalité des communautés, ce qui est indispensable pour l'étude d'écosystèmes aussi riches que les forêts tropicales, et de comparer les communautés quelle que soit leur composition en espèces.⁵³ D'autre part, elle appréhende le fonctionnement des communautés grâce à l'interprétation de leur composition et de leur diversité fonctionnelles en termes d'utilisation des ressources et de flux de matière et d'énergie. Enfin, la signature fonctionnelle des perturbations appréhende les processus déterministes impliqués. Ces processus dépendent des caractéristiques biologiques des espèces et peuvent ainsi être caractérisés et quantifiés par la réponse fonctionnelle des communautés.⁵⁴ L'exclusion d'espèces non adaptées à l'environnement se traduira par une agrégation de la communauté dans l'espace des traits fonctionnels et une diminution de sa diversité fonctionnelle. L'exclusion compétitive qui, en revanche, limite la similarité entre espèces se traduira par une dispersion des traits fonctionnels de la communauté et une augmentation de la diversité fonctionnelle.⁵⁵

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.⁵⁶ 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.⁵⁷ 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.⁵⁸ 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 maximale des arbres à l'âge adulte sont particulièrement représentatifs des stratégies de croissance, de

52. Violette2007b.

53. Begon2006 ; Scheiter2013 ; Mouillot2013a ; Sakschewski2016.

54. Funk2017.

55. McGill2006 ; Kunstler2012.

56. Reich2014.

57. Chave2009 ; Valverde-Barrantes2017.

58. Reich1997 ; Wright2004.

survie et de reproduction.⁵⁹ 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^{60 61}.

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",⁶² 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. une redondance fonctionnelle élevée, comme souvent en forêt tropicale, atténue l'impact des perturbations car la perte d'une espèce ne correspond pas nécessairement à la disparition de son rôle dans l'écosystème, ce qui fait de la redondance fonctionnelle un déterminant de la résilience des communautés. 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.⁶³ Les densités de probabilité 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 la région de forêt tropicale humide où la biodiversité est la plus élevée.⁶⁴ La Guyane française est une région de 83846 km² au Nord-Est du bassin Amazonien entre le Suriname et le Brésil recouverte à 95 % de forêt.

Le contexte Guyanais

La région appartient au bouclier des Guyanes qui s'étend de l'Amap' {a} 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

^{59.} Westoby1998; Herault2011.

^{60.} Perez-Harguindeguy2013; Kattge2011.

^{61.} <http://www.ecofog.gf/Bridge/>

^{62.} Grime1998.

^{63.} Carmona2016.

^{64.} Gentry1988.

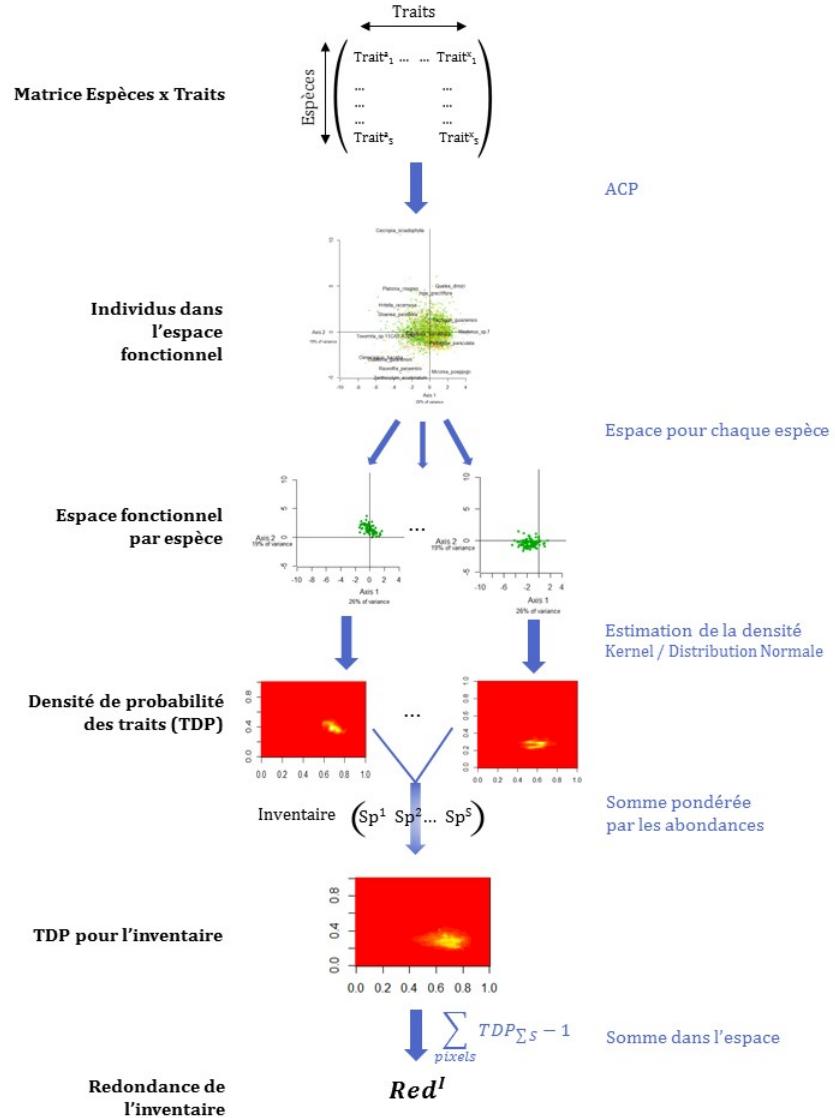


FIG. 1.4 : Mesure de la redondance fonctionnelle, somme des chevauchements entre espèces dans l'espace fonctionnel. Les individus sont représentés dans un espace à 2 dimensions via une analyse en composantes principales (ACP) basée sur les traits fonctionnels. Une estimation par noyau en deux dimensions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

d'épisodes géologiques, climatiques et marins. Les conditions pédo-logiques, 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.⁶⁵

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.⁶⁶

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 2000 à 4000 mm.an⁻¹ et montrent une grande variabilité spatiale et temporelle. Les précipitations suivent un gradient Est-Ouest décroissant et une forte variabilité au cours de l'année, avec une saison humide entre novembre et avril et une saison sèche d'avril à mi-juillet durant laquelle les précipitations sont inférieures à 50 mm.⁶⁷

La forêt Guyanaise est une forêt équatoriale sempervirente ombrophile de plaine. D'une richesse incroyable, elle accueille plus de 7000 espèces végétales (hors champignons) dont 1500 espèces d'arbres et une richesse faunistique toute aussi importante.⁶⁸ 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*.⁶⁹

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°18'N and 52°53'W), a été mis en place en 1984 pour étudier l'impact de l'exploitation forestière sélective sur les peuplements forestiers. Le dispositif comprend à l'origine 12 parcelles de 6.25 ha ayant subi en 1987 un gradient de perturbations. Le traitement de perturbation a été attribué selon un dispositif aléatoire de trois réplications de 4 traitements : parcelles témoins (*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 : Table d'exploitation, détail des perturbations appliquées aux 4 traitements des parcelles de Paracou.

65. Guitet2015.

66. Ferry2010 ; Robert2003.

67. Wagner2011.

68. DeNoter2008.

69. Guitet2015.

Treatment	Timber	Thinning	Fuelwood	%Biomasse perdue
Controle	-	-	-	0
T1	DBH \geq 50 cm, espèce commerciale, \approx $10 \text{ arbres.ha}^{-1}$	-	-	[12 – 33]
T2	DBH \geq 50 cm, espèce commerciale, \approx $10 \text{ arbres.ha}^{-1}$	DBH \geq 40 cm, espèce non commerciale, \approx $30 \text{ arbres.ha}^{-1}$	-	[33 – 56]
T3	DBH \geq 50 cm, espèce commerciale, \approx $10 \text{ arbres.ha}^{-1}$	DBH \geq 50 cm, espèce non commerciale, \approx $15 \text{ arbres.ha}^{-1}$	40 cm \leq DBH \leq 50 cm, espèce non commerciale, \approx 15 arbres.ha^{-1}	[35 – 56]

En 1990, trois parcelles de 6.25 ha et une parcelle de 25 ha (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.

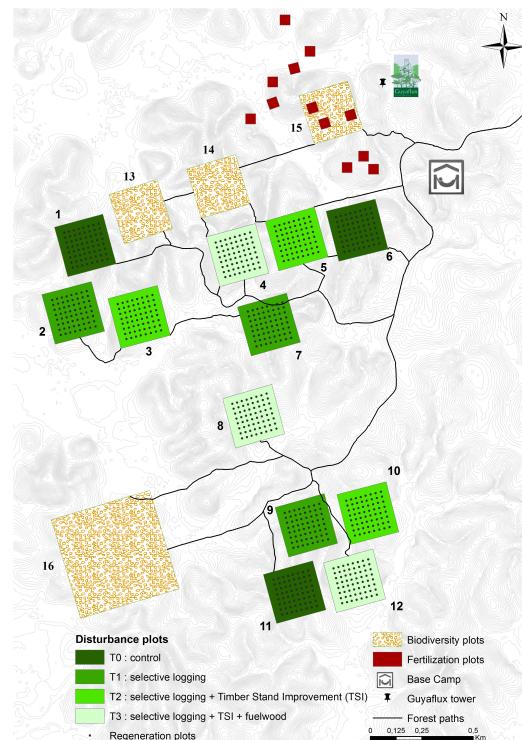


FIG. 1.5 : Dispositif expérimental de Paracou, schéma des 16 parcelles de suivi des dynamiques forestières. La couleur des parcelles indique l'intensité de perturbation appliquée à 9 des parcelles en 1984 (voir le tableau 1).

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 2980 mm.an⁻¹ de mi-août à mi-novembre, avec une saison sèche d'un mois en mars.⁷⁰

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 (nom *vernaculaire*) attribué par l'équipe de terrain, une équipe de prospecteurs formés par l'école du CTFT-Cirad et responsables des inventaires de la station depuis sa création. 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 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.⁷¹

71. Oldeman 1968.

1.6 Problématique et plan de la thèse

Le travail présenté ici cherche à expliciter la réponse des communautés d'arbres en forêt tropicale en termes de diversité et de composition taxonomique et fonctionnelle. Nous déterminerons les trajectoires de diversité et de composition des communautés après perturbation et en interpréterons les processus sous-jacents. Nous discuterons des règles écologiques d'assemblage d'espèces qui restent débattues en forêt tropicale et de la résilience des communautés. Ce travail nous permettra de discuter d'une gestion sylvicole durable dans le contexte des forêts Néotropicales, et de 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 propage les incertitudes taxonomiques dans les mesures de diversité, sur la base des probabilités d'association entre noms vernaculaires et noms botaniques. La méthode d'estimation, 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 la suite, l'estimateur est 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 réponse taxonomique et fonctionnelle des communautés et d'interroger leur résilience, en analyse leur retour à l'état pré-exploitation. Les trajectoires ont montré le découplage entre les trajectoires taxonomiques, maintenant les différences de composition initiales, et les trajectoires fonctionnelles, convergentes et homogènes entre les communautés. Ce découplage a pu s'expliquer par la diminution de la redondance fonctionnelle des communautés, proposée alors comme élément déterminant de la restauration après perturbation. Enfin, les trajectoires ont validé la théorie des perturbations intermédiaires pour la diversité taxonomique et confirmé confirmé la corrélation entre l'intensité de perturbation et la durée de la restauration taxonomique.

- Dans le troisième chapitre sont étudiées spécifiquement les trajectoires de diversité et de composition des communautés recrutées après perturbation et leur similarité par rapport aux communautés initiales.

Les trajectoires du recrutement ont révélé 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 par le retour aux processus stochastiques propres aux communautés matures. Ces trajectoires ont permis de confirmer un temps de restauration des communautés de bien plus de trente ans, et de clarifier les risques d'extinction locale d'espèces ou d'altération persistante des communautés dans le cas de rotation trop courtes.

- La dernière partie propose 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. Ces résultats permettent ensuite une discussion des modes de gestion sylvicoles allant vers une exploitation durable des forêts. Enfin, sont proposées 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, un grand nombre ne correspond qu'à l'observation d'un unique individu¹ et la précision des inventaires est 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 valoriser les données disponibles.²

1. Feeley 2011.

2. Baraloto 2012.

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.³ De plus, ces correspondances vernaculaires/botaniques multiples ne permettent pas des mesures directes

3. Oldeman 1968.

de la diversité fonctionnelle, les bases de données fonctionnelles fournissant des informations en noms botaniques. Pour pallier ces difficultés, nous proposons 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 sera employé pour l'ensemble des mesures de diversité taxonomique et fonctionnelle développées dans la suite de ce travail. Par ailleurs, l'estimateur de diversité est appliqué au contexte des inventaires pré-exploitation qui, réalisés en grand nombre et sur de grandes surfaces, sont une source d'information incontournable pour l'étude et la gestion de la biodiversité en forêt tropicale.⁴ Dans ce contexte, l'analyse de la performance de l'estimateur a permis de proposer une méthode d'inventaire optimisant leur coût et leur précision.

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'association vernaculaire/botanique. 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, taxonomistes, 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 Principe de l'estimateur de diversité

L'estimateur de diversité se base sur la simulation d'inventaires théoriques, complets et en noms botaniques, dont la diversité donne la distribution de probabilité de la diversité de l'inventaire initial (incomplet). Les inventaires théoriques sont simulés en remplaçant les noms vernaculaires de l'inventaire réel par des noms botaniques, attribués selon un processus de Monte-Carlo répété 1000 fois. Le processus de Monte-Carlo est basé sur la probabilité d'association entre noms vernaculaires et noms botaniques. Soit v un nom vernaculaire dans un inventaire constitué de N nom botaniques, soit $[s_i]$, $i = 1, \dots, N$, les noms botaniques de l'inventaire et $[\alpha_i]$ leur

4. TerSteege2000 ; Guitet2014b.

probabilité d'association avec v : l'association entre v et les noms botaniques inventoriés est modélisée par une distribution multinomiale $M([s_1, s_2, \dots, s_N], [\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_N])$. Le vecteur de probabilité d'association $[\alpha_v]$ est déterminé en suivant un schéma Bayésien utilisant deux sources d'information : une expertise botanique et un inventaire réel.

Dans un premier temps, le vecteur $[\alpha_v]$ est estimé à partir de l'expertise botanique de l'équipe de terrain, matérialisée par une table générale d'association entre noms vernaculaires et botaniques. Soient m_v noms botaniques potentiellement associés à v , à chaque nom botanique i est attribué une première probabilité d'association $\lambda_i = 1/m_v$. On a alors $N - m_v$ noms botaniques dont l'association avec v n'est pas avérée, à chacun de ces noms botaniques i est attribuée la probabilité $\lambda_i = \epsilon / (N - m_v)$, avec ϵ représentant un bruit négligeable fixé à 0.01 dans cette étude. Dans un deuxième temps, le vecteur $[\alpha_v]$ est estimé à partir d'un inventaire réel, permettant de calculer pour chaque nom botanique i une fréquence d'association observée ϕ_i . Soient m'_v noms botaniques dont l'association avec v est réellement observée, on attribue une probabilité d'association $\lambda_i = \epsilon / (N - m'_v)$ à tous les noms botaniques i dont l'association n'est pas observée. Enfin, les deux vecteurs $[\lambda^v]$ et $[\phi^v]$ sont combinés dans un schéma Multinomial-Dirichlet qui modélise la distribution finale de $[\alpha_v]$ ⁵ (fig. 2.1).

5. McCarthy 2007.

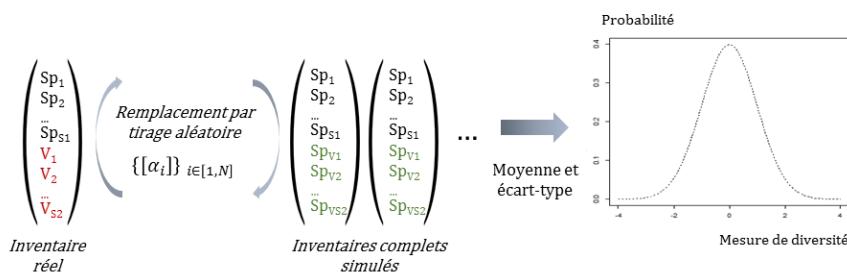


FIG. 2.1 : Soit $\{[\alpha_i]\}_{i \in [1, N_v]}$ l'ensemble des vecteurs d'association vernaculaire-botanique, schéma du processus Bayésien d'estimation de la diversité.

2.3 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.2.2).

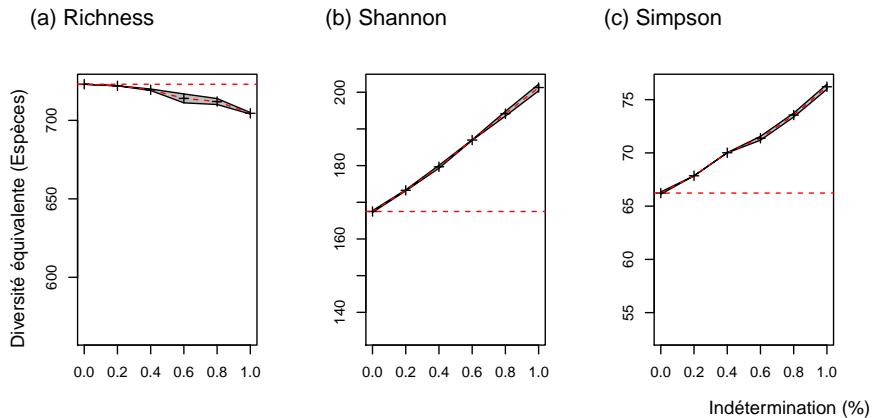


FIG. 2.2 : Biais de l'estimateur pour les diversité de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

Les estimateurs de richesse et d'équitabilité (diversité de Shannon 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.2.3).

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.

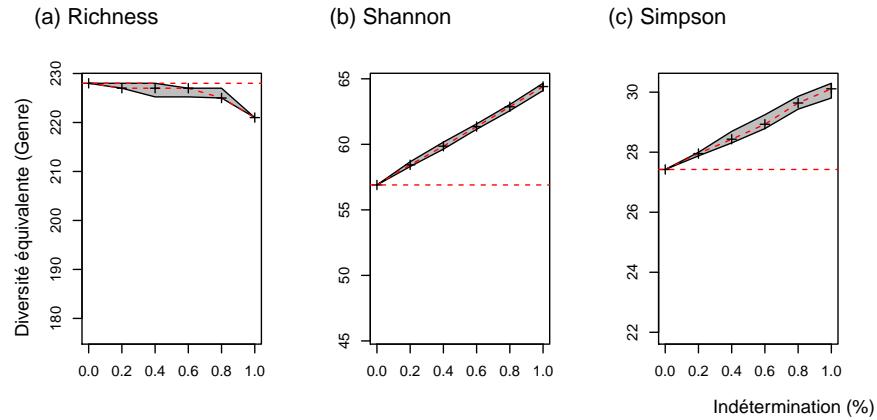


FIG. 2.3 : Biais de l'estimateur pour les diversités en genre botanique de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

2.4 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.⁶ 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.⁷ 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.⁸

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.⁹ 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.¹⁰ However, these methods

6. Cardinale2012.

7. Barlow2018.

8. Margules2000; Purvis2000;
Gibson2011; FAO2014; Sist2015.

9. Feeley2011; Baraloto2013.

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

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.¹¹ 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 Guiana¹² to ranges from 32% to 67% in Central Africa.¹³ The multiple and variable associations between botanical and vernacular names then entail significant botanical uncertainties that should not be ignored.¹⁴ 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.¹⁵ Following this idea **Guitet2014b**¹⁶ 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 table¹⁷ 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.¹⁸ 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-

11. **Vellend2008 ; Prance1994.**

12. **Hawes2012 ; Guitet2014b.**

13. **Rejou-Mechain2011.**

14. **Oldeman1968.**

15. **TerStege2006 ; Feldpausch2006 ; Rejou-Mechain2008 ; Rejou-Mechain2011.**

16. .

17. **Molino2009.**

18. **Guitet2014b ; Guitet2013.**

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 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.¹⁹ 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.²⁰ We used the 2015 inventory of six permanent plots of undisturbed forest (6.25 ha each, 37.5 ha 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 22904 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.

^{19.} Wagner 2011.

^{20.} IUSS Working Group WRB 2015.

Diversity measures

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

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

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

on common vs. rare species. Browsing a range of order q thus corresponds to a gradual balance between richness and evenness. The formula retrieves species richness for $q = 0$, Shannon diversity for $q = 1$ with the richness and evenness equally accounted for, and Simpson diversity, which is the diversity of common species, for $q = 2$. In our framework, the Tsallis diversity indices would eventually be converted into equivalent number of species through Hill transformation. This transformation allows understandable analysis and comparisons among communities.²¹

21. Hill1973; Keylock2005;
Jost2006.

Diversity estimator

The estimation framework is based on the simulation of theoretical, fully determined communities which diversity gives the probability distribution of the initial, real diversity. Theoretical inventories are simulated by replacing the undetermined vernacular names of the initial inventory by botanical names through a Monte-Carlo scheme repeated 1000 times.

The Monte-Carlo replacement scheme is based on the association probability between vernacular and botanical names. Be v a vernacular name in an inventory recording N botanical names, be $[s_i]$, $i = 1, \dots, N$, the botanical names of the inventory and $[\alpha_i]$ their association probability with v : the association between v and the botanical names was modelled by a multinomial distribution $M([s_1, s_2, \dots, s_N], [\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_N])$. The association probability vector $[\alpha_v]$ was determined through a Bayesian scheme based on two prior information : a general taxa-association table from experts' knowledge, and a real inventory.

Be m_v botanical names potentially associated with v , a first association probability $\lambda_i = 1/m_v$ was attributed to i . There were $N - m_v$ botanical names with no confirmed association with v , a probability $\lambda_i = \epsilon / (N - m_v)$ was attributed to these botanical names i , $i = 1, \dots, N - m_v$, with ϵ a background noise set to 0.01 here. Second, the vector $[\alpha_v]$ was estimated from observed inventories, which gave for each botanical name i the observed association frequency ϕ_i . Be m'_v the botanical names which association with v was observed, an association probability $\lambda_i = \epsilon / (N - m'_v)$ was attributed to all botanical names i which association was not observed in the inventory. Third, the two vectors $[\lambda^v]$ and $[\phi^v]$ were combined in a Multinomial-Dirichlet scheme modelling the distribution of $[\alpha_v]$.²²

22. McCarthy2007.

To test which of the general table and observed inventories provided the most relevant information, we then tested the accuracy of the diversity estimation for a gradual balance between both prior information. Assuming a distribution of $[\phi^v]$ conditionally to $[\alpha^v]$, the final formula with the weighting w attributed to experts' knowledge

was (2.2).

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

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

Simulation of determination and sampling effort gradients

The estimator was calibrated by comparing several methods for the calculation of the vernacular/botanical association probability. The different methods corresponded to different balance between the general table and the observed inventories : the balance was materialized by w , $w \in [0; 1]$, the weight accorded to $[\lambda^v]$ from general association table, and $w - 1$ the weight accorded to $[\phi^v]$ from 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.²³ For each computation method, the performance of the estimator was examined along an indetermination 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 22000 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. 2.4). 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 ($q = 2$).

²³ Baltanas 2009.

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

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

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

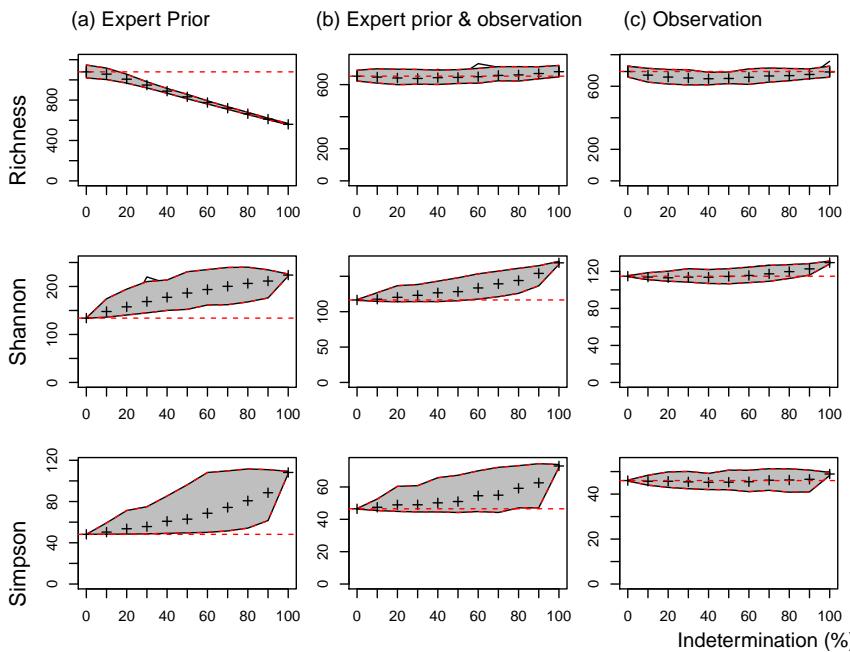


FIG. 2.4 : Richness, Shannon and Simpson estimator bias and 95%confidence interval along an uncertainty gradient with the association frequencies computed from (a) only expert prior, (b) both expert and observation prior and (c) only observation prior.

Calibrating the sampling effort

Along the sampling effort gradient from 500 to 22000 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. 2.5).

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 (Fig. 2.6).

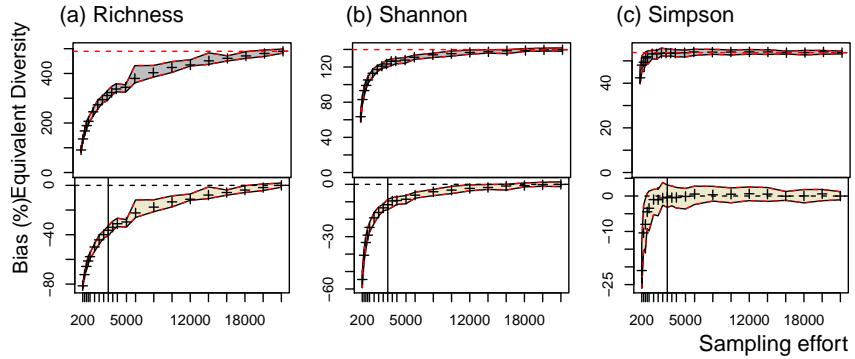


FIG. 2.5 : Richness, Shannon and Simpson estimation (upper panels) and bias compared to real diversity (lower panels) along a sampling effort gradient. Shaded areas are the 95% confidence intervals, vertical plain line stands for the points at 3 000 trees.

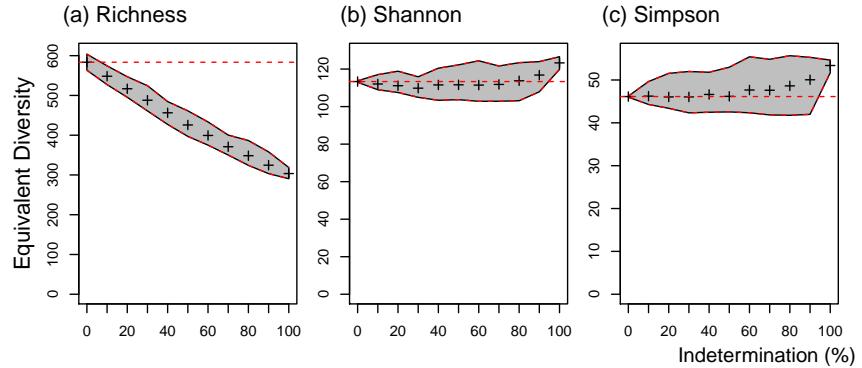


FIG. 2.6 : Richness, Shannon and Simpson estimators along a taxonomic uncertainty gradient based on field inventories of 3 000 trees, with shaded areas the 95% confidence interval.

Discussion

Inescapable taxonomists

24. .

The method developed in the line of **Guitet 2014b**²⁴ to propagate the taxonomic uncertainty of vernacular names in diversity measures provided a reliable estimator for diversity indices, workable for all diversity order and adaptable for functional diversity. The use of 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 of abundant ones, which overestimated the equitability. Contrastingly, the use of observed inventories that account for the abundance of botanical names proved more reliable. The recourse to taxonomists and pre-inventories proved unavoidable

to correctly estimate and therefore manage forest biodiversity.

Calibration of an optimized inventory protocol

The performance of the estimator, regarding its bias and variability, along the determination and sampling efforts gradients highlighted the difficulty to assess community richness. Whatever the inventory protocol the richness indeed remained significantly biased, as already suggested in previous analysis comparing several inventory methods.²⁵

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.²⁶

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.

25. Higgins2004.

26. Baraloto2012; Berry2008a; Cannon1998; Plumptre1996.

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.

2.5 Script R, estimateur de diversité

L'estimateur de diversité correspond à la routine présentée ci-dessous. L'estimateur utilise les fonctions du package entropart.²⁷ 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)

}
```

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"]),]

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

  return(bota)

}
```

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(grep("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(grep("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 qui semblent 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 MIRABEL¹*, Bruno HERAULT², Eric MARCON¹

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

² INPHB, Institut National Polytechnique Félix Houphouët-Boigny Yamoussoukro, Ivory Coast.

* E-mail : 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 community 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 recovery of community taxonomic and functional composition that seemed cyclic. While pre-disturbance taxonomic differences were maintained over time, functional composition trajectories were quite similar among communities. The IDH did predict community 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, Community Diversity Determinants, Disturbance Trajectories, Intermediate Disturbance Hypothesis, Mid-term Resilience, Neotropical Forests, Taxonomic and Functional Biodiversity

Introduction

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

1. Morales-Hidalgo2015.

2. Anderson-Teixeira2013.

3. Goulamoussene2017.

4. Chesson2000.

5. Chazdon2003a.

6. Piponiot2016;
Rutishauser2016.

7. Herault2018.

8. Tilman2014; Liang2016.

9. Molino2001; Kariuki2006a.

10. Molino2001.

11. Chaudhary2016.

12. Lavorel2002; Bellwood2006.

13. Violette2007b; Baraloto2012.

14. Diaz2005.

15. Reich2014; Herault2011.

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

Validations of the IDH though remain scarce in the long-term and mainly rely on the analysis of taxonomic richness.¹⁰ Taxonomic richness alone, however, gives limited or misleading information on forests recovery and functioning.¹¹ More ecological-meaningful analysis would couple richness with (i) evenness, which would reveal the changes in the species abundance distribution and thus the underlying ecological processes, and (ii) composition, which is crucial for conservation issues.¹² Furthermore, a functional approach accounting for species biological attributes would directly link community diversity, composition and redundancy to ecosystem functioning and to its environmental constraints.¹³ In that respect, the functional trait-based approach that focus on major traits related to species ecology and mediate species performance in a given environment was successfully adopted.¹⁴ For instance, the functional approach revealed in tropical rainforests the deterministic processes entailing, after disturbance, a functional shift from a dominance of “conservative” slow-growing species dealing with scarce resources to “acquisitive” fast-growing species with rapid and efficient use of abundant resources.¹⁵

This shift is translated into the trajectories of key functional traits related to resource acquisition (leaf and stem traits) and life-history traits (seed mass, maximum size).¹⁶ Eventually, a complete overview of community response to disturbance would encompass the changes in functional redundancy, that quantifies the amount of shared trait values among species.¹⁷ The high functional redundancy of hyper-diverse tropical forests¹⁸ mitigates the impacts of species removal on ecosystem functioning and determines the resilience of communities after disturbance.¹⁹

In this study, we monitored over 30 years the response of 75 ha of 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) examined community recovery time.

Material and Methods

Study site

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

The experiment is a network of 12 6.25 ha plots that underwent a disturbance gradient of three logging, thinning and fuelwood cutting treatments (Table 3.1) according to a randomized plot design with three replicate blocks of four plots. The disturbance corresponds to an intensity gradient. For treatment 1 (T1) 10 trees of commercial species (of a diameter at 1.3 m height (DBH) equal or above 50 cm) were felled per hectare. For treatment 2 (T2) 10 trees/ha of commercial species ($\text{DBH} \geq 50 \text{ cm}$) were felled and 30 trees/ha of non-valuable species ($\text{DBH} \geq 40 \text{ cm}$) were removed by poison girdling. For treatment 3 (T3) 10 trees/ha of commercial species ($\text{DBH} \geq 50 \text{ cm}$) were felled and 30 trees/ha of non-valuable species (15 with $\text{DBH} \geq 50 \text{ cm}$ and 15 with $\text{DBH} \geq 40 \text{ cm}$) were removed by poison

^{16.} Wright2004 ; TerSteege2006 ; Westoby2006a ; Chave2009b.

^{17.} Carmona2016.

^{18.} Bellwood2006.

^{19.} Elmquist2003 ; Diaz2005.

^{20.} Wagner2011.

21. Schmitt1990.

girdling.²¹ Disturbance intensity was measured as the percentage of aboveground biomass (%AGB) lost between the first inventory in 1984 and five years after disturbance²² estimated with the BIOMASS R package.²³

22. Piponiot2016.

23. Biomass2018.

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 12 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, trained by the CTFT-Cirad and monitoring the experimental site since its inception. Afterward, trees are identifier with a scientific name assigned by botanists from the Cirad 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 palms. 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. This resulted in significant taxonomic uncertainty 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-Kientz2013**²⁴ for the detailed methodology.

^{24.} .

Six functional traits representing leaf economics (leaf thickness, toughness, total chlorophyll content and specific leaf area) and stem economics (wood specific gravity and bark thickness), and life-history traits (maximum specific height and seed mass) came from the BRIDGE project (<http://www.ecofog.gf/Bridge/>). 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.²⁵ 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.

^{25.} Mice2011.

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

Composition and diversity metrics

Because of the variability in the precision of botanical identification efforts, we were constraint to conduct the taxonomic composition and diversity analysis 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 latter based on the seven 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).²⁶ Species seed mass were given in 5 mass classes. Seed mass trajectories were therefore reported as the proportion of each class in the inventories (Supplementary materials).

^{26.} Diaz2007.

The taxonomic diversity was reported through species richness and the Hill number translation of the Simpson index.²⁷ The comparison between richness and Simpson diversity assessed the variations

^{27.} Hill1973.

^{28.} Marcon2015b.

in taxonomic evenness. Both 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.²⁸ The functional diversity was reported using the functional richness and functional evenness, *i.e* the Rao index of quadratic entropy. The Rao index combines species abundance distribution, and the average pairwise functional dissimilarity between species computed by the gower distance.

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

^{29.} Carmona2016.

Functional redundancy was measured as the overlap among species in community functional space.²⁹ First, the individuals of the trait database were mapped in the plane of the two first axes from a PCA analysis. Then, for each species, the traits probability density (TPD) were computed through bivariate normal kernel density estimator aligned with the PCA axis. Second, for each community, the functional traits probability density were computed as the sum of the TDP of the inventoried species weighted by species abundance. Third, the whole functional space was divided into a 100 x 100 grid, before counting for each cell the number of species which TPD is positive. The Community Functional Redundancy, eventually, is the average count across cells, minus 1, which corresponds to the average number of species in the community that share the same traits.

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 genera 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 mean WSG to high mean SLA and chlorophyll content (see appendix I). For functional composition, this translated into cyclic compositional changes with an incomplete recovery of the initial composition (Fig. 3.1). The maximum dissimilarity with the initial state was positively correlated with the disturbance intensity for both taxonomic and

functional composition ($\rho_{Spearman}^{Taxonomic} = 0.87$ and $\rho_{Spearman}^{Functional} = 0.90$ respectively). The maximum dissimilarity with the initial was reached for taxonomic composition between 15 to 25 years, for most of the plots, and around 22 years for functional composition.

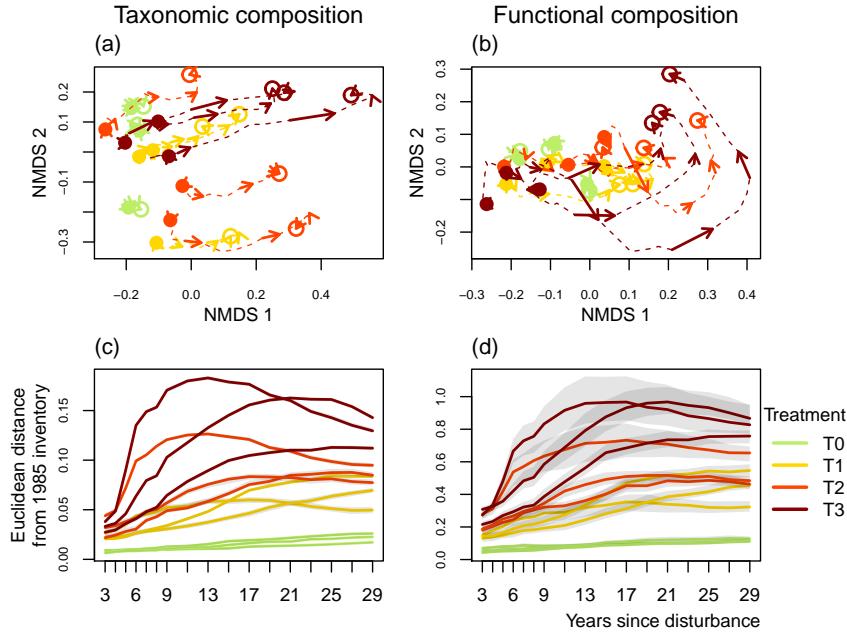


FIG. 3.1 : Plot trajectories in terms of taxonomic composition ((a) and (c)) and functional composition ((b) and (d)) in a two-dimensional NMDS space. Lower panels ((c) and (d)) represent the Euclidean distance to initial condition along the 30 sampled years. Shaded areas are the credibility intervals.

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

Community CWM average value of Maximum height at adult stage (H_{max}), leaf toughness and wood specific gravity (WSG) first decreased and then slightly increased but remained significantly lower than their initial value (Fig. 3.2). On the other side, bark thickness and specific leaf area (SLA) increased and while bark thickness remained substantially high after 30 years, SLA had almost recovered to its initial value. For all traits, the maximum difference to initial value was correlated to the disturbance intensity. Positive correlations were observed for Leaf thickness, chlorophyll content, SLA and bark thickness ($\rho_{Spearman}^{Leafthickness} = 0.76$, $\rho_{Spearman}^{Chlorophyllcontent} = 0.60$, $\rho_{Spearman}^{SLA} = 0.93$, $\rho_{Spearman}^{Barkthickness} = 0.71$). Negative correlation was observed for Leaf toughness, WSG and H_{max} ($\rho_{Spearman}^{Leafftoughness} =$

-0.53 , $\rho_{Spearman}^{WSG} = -0.75$, $\rho_{Spearman}^{Hmax} = -0.40$) 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).

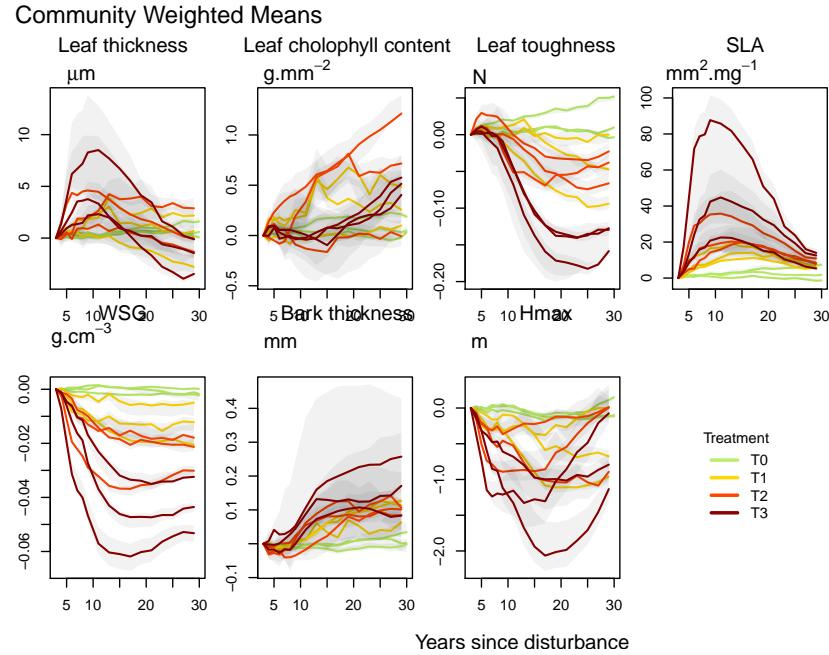


FIG. 3.2 : Trajectories of community weighted means over 30 years after disturbance of four leaf traits (Leaf thickness, chlorophyll content, toughness, and specific area), two stem traits (wood specific gravity, and bark thickness) and one life history trait (Specific maximum height at adult stage).

Community taxonomic and functional diversity

For undisturbed plots, taxonomic richness and Simpson diversity remained stable over the 30 years of monitoring. 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 with the disturbance intensity ($\rho_{Spearman}^{Richness} = 0.50$). In all disturbed plots the Simpson diversity first increased until a maximum reached after around 20 years. This maximum was positively correlated with the disturbance intensity ($\rho_{Spearman}^{Simpson} = 0.77$). The Simpson diversity then stabilized except for two T3 plots (plots 8 and 12) for which it kept increasing (Fig. 3.3).

The plot 7 from treatment 1 displayed constantly outlying functional richness and Rao diversity and was removed from the graphical

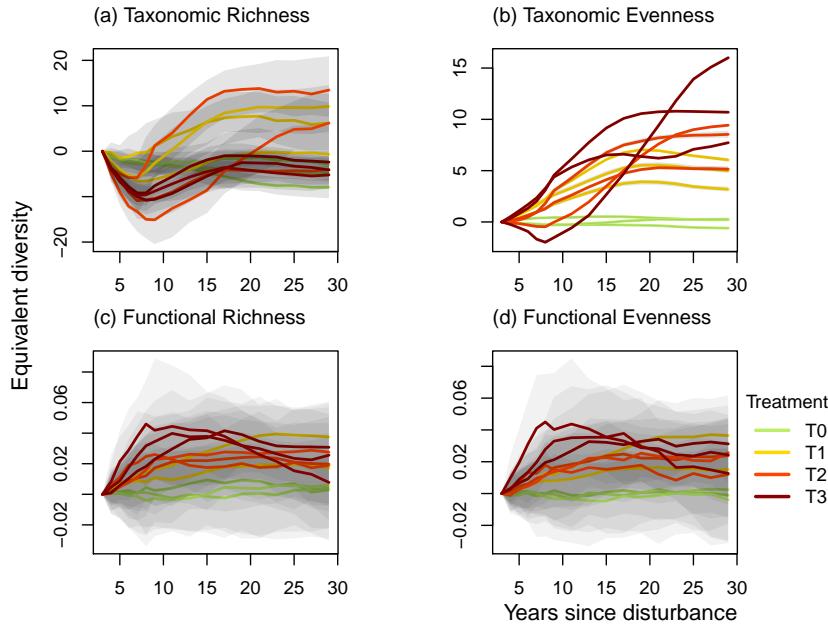


FIG. 3.3 : Trajectories over 30 years of the difference with the 1989 inventory (2 years after disturbance) of community taxonomic richness (a), Simpson diversity (b), functional richness (c), and Rao diversity (d). Shaded areas are the credibility intervals.

representation for better readability. In undisturbed plots both functional richness and Rao diversity remained stable along the 30 years. In disturbed plots, both trajectories depended on the disturbance intensity, with their maximum being positively correlated to %AGB loss $\rho_{Spearman}^{Richness} = 0.76$ and $\rho_{Spearman}^{Rao} = 0.60$. Functional richness and Rao diversity 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 diversity 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 Simpson diversity. For both functional richness and Rao diversity the relationship was almost linear. The regression model better predicted the functional richness and Rao diversity ($0.55 < R^2_{FunctionalRichness} < 0.72$, and $0.60 < R^2_{FunctionalRao} < 0.81$) than the taxonomic richness and evenness ($0.21 < R^2_{TaxonomicRichness} < 0.4$, and $-0.15 < R^2_{TaxonomicSimpson} < 0.43$ respectively).

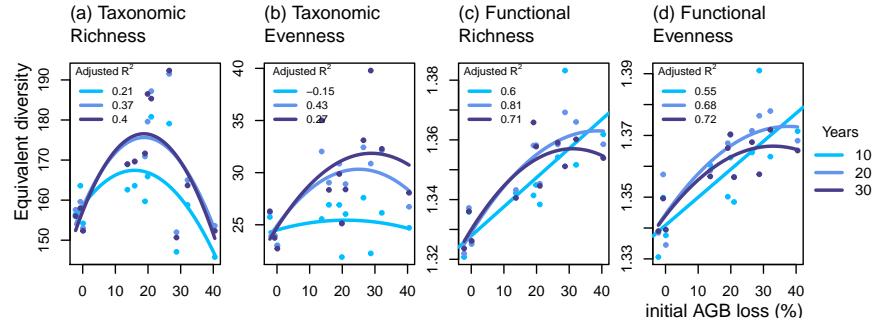


FIG. 3.4 : Relationship between the initial %AGB loss and community taxonomic richness (a), taxonomic evenness (b), functional richness (c), and functional evenness (d) at 10, 20 and 30 years after disturbance

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 recovery had not attained initial values for any disturbed communities after 30 years.

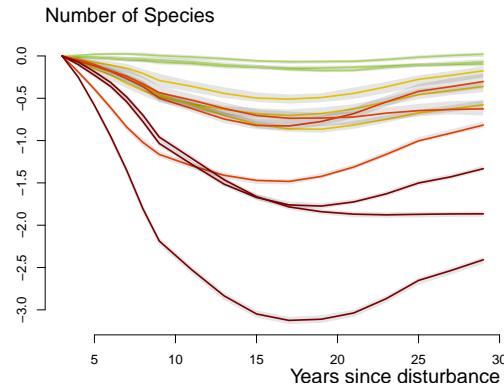


FIG. 3.5 : Trajectories of the functional redundancy within the initial functional space over 30 years after disturbance. Shaded areas are the credibility intervals.

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 were already apparent before disturbance, as revealed by the distinct starting points on the NMDS axis 2. These differences were maintained throu-

ghout recovery trajectories.

More than commonly thought, post-disturbance trajectories depended on community initial composition, which partly determined the pool of recruited species and constrained the trajectories towards the initial composition. The community taxonomy proved highly resilient, as it absorbed the disturbance and maintained community initial composition characteristics.³⁰ This high resilience suggested that species not belonging to the pre-disturbance community were rarely recruited because of the commonness of dispersal limitation among tropical tree species.³¹

Conversely, disturbed communities followed functional trajectories that are highly similar in terms of functional composition. As the composition of pre-disturbance surviving trees is representative of the initial community,³² changes in functional composition relied upon the recruitment of species or functional types that were infrequent or absent before disturbance. Competitive pioneers became dominant in filling the environmental niches of high availability of light, space and nutrients vacated by the disturbance. The recruitment of pioneers changed community functional composition in the same way for all disturbance intensity towards more resource-acquisitive strategies, moving community functional composition right along the first axis in Fig. 3.1.³³ Thereafter long-lived, more resistant and shade-tolerant species excluded the first established pioneers and started the recovery of pre-disturbance functional composition, moving similarly community functional composition left along the first axis and upward along the second axis in Fig. 3.1.

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

A new perspective on the intermediate disturbance hypothesis

The IDH predicted well the enhancement of taxonomic richness after disturbance, until an intensity threshold (20-25% AGB loss). It also explained the impact on the Simpson diversity and hence on community taxonomic evenness. Taxonomic evenness was somewhat decoupled from the disturbance intensity as already observed in the Guiana Shield³⁵ and in Bornean tropical forests.³⁶ 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

30. Folke2006.

31. Svenning2005.

32. Herault2018.

33. Westoby1998; Wright2004;
Reich2014.

34. Fukami2005.

35. Baraloto2012.

36. Cannon1998.

restricted in the Guiana Shield to a few common genera (e.g. *Cecropia* spp., *Vismia* spp.).³⁷ Below the intensity threshold the size of the surviving community maintained the pre-disturbance high taxonomic richness while the recruitment of pioneers, infrequent or absent before disturbance, increased both community taxonomic richness and evenness. Beyond the intensity threshold, the disturbance decreased the taxonomic richness of surviving trees which was not offset by the enrichment of pioneers, so that the overall community taxonomic richness decreased according to the disturbance intensity.³⁸ An intermediate disturbance hence increased the availability of resources and created opportunities for pioneers, without implying too important loss of shade-tolerant species and without preventing their maintenance in the community.³⁹ For community taxonomic evenness the disturbance impact was similar but milder, as the evenness is less sensitive to the loss of rare species. Taxonomic evenness trajectories, below the intensity threshold, rather represented the increasing dominance of pioneers that balanced the usual hyper-dominance of a few species in tropical forests. Beyond the intensity threshold, however, pioneers became in turn highly dominant and decreased the overall evenness.⁴⁰

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

Along time, taxonomic richness trajectories of all disturbed communities similarly dropped at first place, 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.⁴¹ 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.⁴²

^{37.} Guitet 2018.

^{38.} Molino 2001.

^{39.} Bongers 2009.

^{40.} Baraloto 2012.

^{41.} Denslow 1980; Molino 2001.

^{42.} Walker 2009.

The functional redundancy, key of community resilience

For 15 years the species loss during disturbance, determined by the disturbance intensity, significantly decreased the functional redundancy within the pre-disturbance functional space. The redundancy decrease was not compensated for 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.⁴³ Along time the recovery of infrequent species was increasingly slow, so that the time to full recovery of the functional redundancy, in some communities just initiated after 30 years, was extremely difficult to estimate.⁴⁴

The mid-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.⁴⁵ Besides, the mid-term recovery of infrequent species increases the risks to loose keystone species, with unexpected ecological consequences.⁴⁶ Apart from the functional characteristics considered here, infrequent species might indeed have unique functions in the ecosystem or be a key for some fauna.⁴⁷

43. Busing2002.

44. Elmquist2003 ; Diaz2005.

45. Haddad2008.

46. Jones1994 ; Chazdon2003a ; Diaz2005.

47. Schleuning2016.

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 which 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 years after disturbance the establishment of more diverse long-lived pioneers, recruited otherwise below the intensity threshold. The resilience of tropical forests, defined in terms of recovery to pre-disturbance state, proved tangible but requiring several decades. Still, the disturbance impact on community redundancy cautioned against the risks of infrequent species loss and the persistence

48. Herault2018. of disturbance-specific communities.⁴⁸

Acknowledgement

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

Author's contributions

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

Data availability

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

Supplementary materials

Uncertainty propagation framework

The biodiversity estimator is based on the association probability between vernacular names and botanical species. The association probability is estimated by a Dirichlet trial based on the vernacular/botanical association frequency observed in the whole inventory. This association probability then allows generating theoretical inventories with complete botanical identification with the assignment of botanical species to trees with only a vernacular name. The repetition of the replacement process produces a set of theoretical inventories which diversities gives the probability distribution of the initial inventory diversity. Whenever the family or genus were recorded for a vernacular name, the pool of species sampled to replace the vernacular name was restricted to those pertaining to the same higher taxonomic level (i.e. species of the same genus when the species is missing, species of the same family when the genus is missing) (fig.3.6).

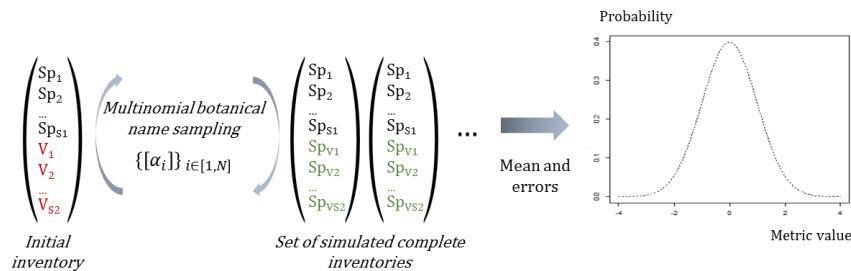


FIG. 3.6 : Scheme of the Bayesian process propagating the taxonomic uncertainty

Proportion of seed mass classes

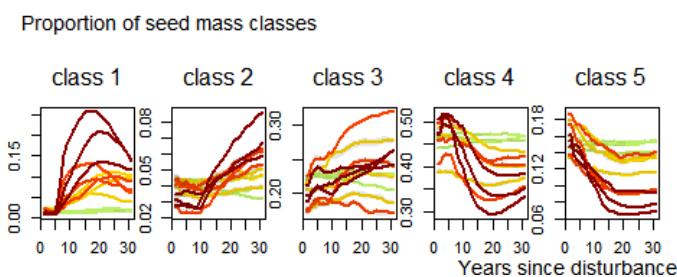


FIG. 3.7 : Trajectories of seed mass classes proportions over 30 years after disturbance. Colors are treatments : green (control), yellow (T1), orange (T2), red (T3).

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.¹ 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 ; Denslow 2000.

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 MIRABEL¹ *, Eric MARCON¹, Bruno HERAULT²

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

² INPHB, Institut National Polytechnique Félix Houphouët-Boigny Yamoussoukro, Ivory Coast.

* E-mail : 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 mining² to more insidious changes of communities structure, diversity and functioning following climatic changes³ or anthropogenic activities like selective logging.⁴ 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.⁵ 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.⁶ 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.⁷

2. **Dezecache2017a;**
Dezecache2017b.

3. **Aubry-Kientz2015.**

4. **Baraloto2012.**

5. **Gourlet-Fleury2000;**
Putz2012; **Piponiot2016;**
Rutishauser2016.

6. **Sebbenn2008;** **Vinson2015.**

7. **Diaz2005;** **Schwartz2017.**

8. **Clements1916.**

9. **Denslow2000.**

10. **Norden2015.**

11. **Hubbell2001.**

12. **Adler2007.**

13. **Hubbell2001;** **Chave2004.**

The traditional view of community response to disturbance relies on successional vegetation models⁸ based on changes in resources availability and interactions among species. Adapted to forest ecosystems the successional framework translates into⁹ (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.¹⁰ 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,¹¹ and deterministic processes, driven by niche-based competition and biotic interactions.¹² Stochastic processes, in the neutral theory spirit, build recruited communities as random samples of the surrounding communities.¹³ In contrast under deter-

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

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.¹⁸

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.¹⁹ 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.²⁰

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. Violette2007b; Kunstler2016.

15. Fukami2005.

16. Perronne2017.

17. Denslow1980; Molino2001; Bongers2009.

18. Wright2004; Chave2009; Herault2011.

19. Clements1916; Diamond1975.

20. Fukami2005; Li2018.

Material and Methods

Study Site

The Paracou station is located in a lowland tropical rainforest in French Guiana (518°N and 5253°W). Climate is tropical wet with mean annual precipitation averaging 2980 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.²¹ Elevation ranges from 5 to 50 m and mean annual temperature is 26°C . Soils are thin acrisols over a layer of transformed saprolite with low permeability generating lateral drainage during heavy rains. The experiment 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.²²

^{21.} Wagner 2011.

^{22.} Herault 2018.

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-valuable 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-valuable species, $\approx 15 \text{ trees.ha}^{-1}$	40 cm \leq DBH $\leq 50 \text{ cm}$, non-valuable 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-Kientz2013**²³ 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.²⁴ 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).²⁵

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.

²⁴. Mice2011.

²⁵. Chao2015 ; Marcon2015b.

26. Diaz2007.

abundance.²⁶ Seed mass trajectories were reported by the proportion of each class recorded in the inventories.

27. Podani2013.

The taxonomic similarity between recruited trees and pre-disturbance forest was measured with the relitivized abundance replacement between communities.²⁷ This metric measures the sum of abundances in a community that are replaced by a completely different species in the other, divided by the maximum possible similarity between the two communities (4.1).

$$T_{ab} = \frac{\sum_{i=1}^n |x_i^a - x_i^b| - \left| \sum_{i=1}^n x_i^a - \sum_{i=1}^n x_i^b \right|}{\sum_{i=1}^n \max(x_i^a; x_i^b)} \quad (4.1)$$

With T_{ab} the turnover between communities a and b a et b , n the total number of species in the two communities, x_i^j the abundance of species i in the community j .

28. Mason2013.

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.²⁸ 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 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.

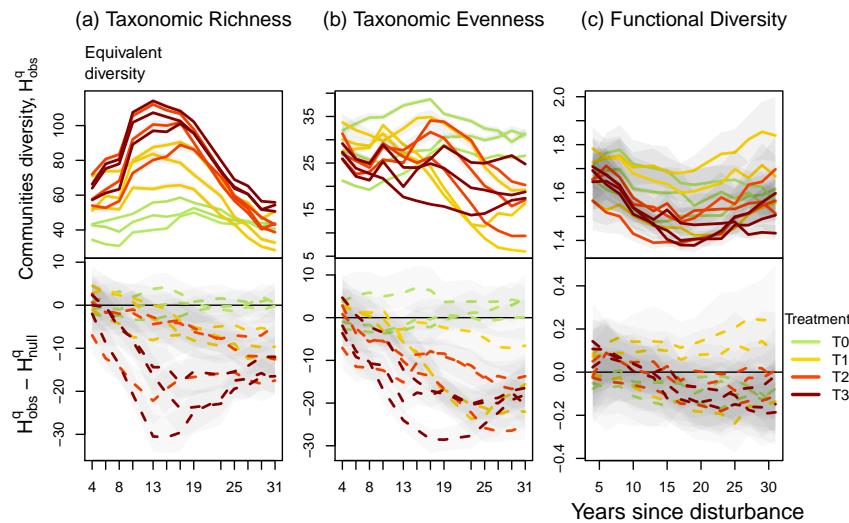


FIG. 4.1 : Upper panels, trajectories over 30 years of taxonomic richness (a), taxonomic evenness (b) and functional diversity (c) of observed 2-years laps recruitment H^q_{obs} . Lower panels, diversity differences to null models $H^q_{obs} - H^q_{null}$.

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

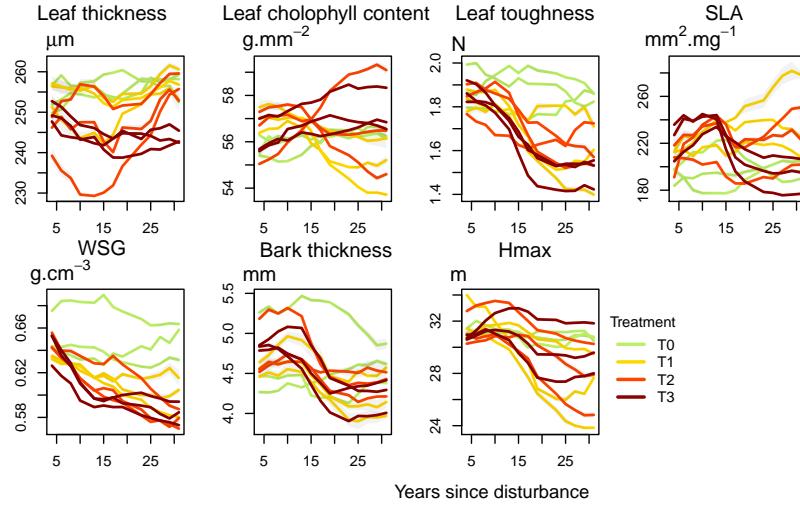


FIG. 4.2 : Community weighted means (CWM) of the leaf, the two stem and specific maximum height. Shaded areas are the credibility intervals.

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.

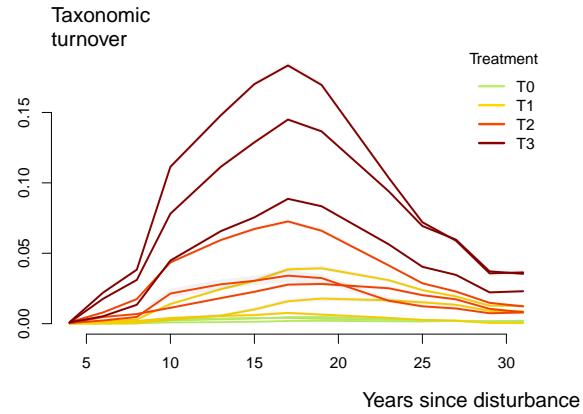


FIG. 4.3 : Trajectories over 30 years of the abundance-based turnover between 2-years laps recruited trees pre-disturbance communities.

Discussion

A three-phased deterministic successional pathway

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

A first phase (0-8 years), corresponded to the recruitment of pre-disturbance surviving saplings (DBH < 10 cm) that immediately benefited from the increased enlightenment and alleviated competition induced by disturbance.²⁹ 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.³⁰ The recruitment was dominated by short-lived, fast growing hard pioneers displaying efficient light acquisition.³¹ 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).³² 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.³³ 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.³⁴

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.³⁵

29. Denslow2000; Herault2010.

30. Lawton1988.

31. Wright2004; Chave2009; Herault2011.

32. Chave2004; Kunstler2016.

33. Bongers2009.

34. Diaz2005.

35. Lawton1988; Chave2004.

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 results from the Paracou experiment, conducted 10 years³⁶ and 20 years³⁷ after disturbance, where the early signs of the resilience of

36. Molino2001.

37. Baraloto2012.

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.³⁸

38. Svenning2005.

Functional composition and diversity trajectories converged similarly in the functional space towards the recovery of pre-disturbance values, suggesting a common and resilient functioning despite communities' taxonomic divergence.³⁹

39. Fukami2005.

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.⁴⁰

40. Putz2012.

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 disturbance might have increasingly strong impacts, as community recovery involved the seeds bank and probably altered the composition

and diversity of the seeds stock.⁴¹

41. Norden2009.

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.¹ Expliciter la réponse de cette diversité et en comprendre les mécanismes et les déterminants est incontournable pour anticiper le devenir des forêts dans le contexte actuel et adapter leur gestion et leur conservation.² Nous examinons dans cette thèse la réponse taxonomique et fonctionnelle d’une communauté d’arbres de forêt Néotropicale après un gradient de perturbation.

Le premier travail de cette thèse a été la mise au point d’une méthode d’estimation fiable de la diversité des communautés à partir des inventaires forestiers. L’étude de la diversité des forêts tropicales est souvent compromise par 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, avec en particulier une étude du 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 typiques de forêt mature. Par ailleurs les trajectoires taxonomiques et fonctionnelles se sont avérées découplées, l’impact des perturbations sur les trajectoires fonctionnelles étant atténuées par l’importante redondance fonctionnelle des communautés. Nous avons ainsi pu mettre en avant l’importance de la redondance fonc-

1. Liang2016.

2. Barlow2018.

tionnelle en tant que déterminant de la résilience et de la restauration des communautés. Trente ans après perturbation, la restauration de la composition, de la diversité, et des processus de recrutement des communautés était en cours mais restait inachevée 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 La réponse aux perturbations : le jeu du déterminisme et du hasard

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 à propos de 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-elles la diversité et la composition des communautés par une combinaison variable dans le temps et l'espace de processus stochastiques et déterministes.³

3. Gravel2006; Chase2011.

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

5. Herault2018.

6. Denslow2000; Herault2010.

Un modèle de succession défini

La perturbation, matérialisée par la mortalité d'une partie de la communauté, modifie en elle-même la distribution d'âge des arbres, la structure de hauteur et de diamètre des communautés, et leur environnement abiotique (lumière, flux d'eau et de nutriments).⁴ 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.⁵ Les processus de recrutement, en revanche, se sont avérés très différents après perturbation.

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

Cette succession est déterminée par l'émergence après perturbation de processus déterministes éclipsant les processus stochastiques, neutres, qui maintiennent la diversité des communautés en forêt non perturbée. Ces processus déterministes changent la diversité et la composition des individus recrutés et, bien qu'eux-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.⁷ 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.⁸

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.⁹ 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.).¹⁰ 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.¹¹ 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.¹² Les caractéristiques fonctionnelles initiales sont donc restaurées dans un troisième temps.

Après perturbation les communautés suivent des trajectoires fonc-

7. Piponiot2016.

8. Violette2007b ; Baraloto2012.

9. Lawton1988.

10. Guitet2018.

11. Falster2011.

12. Denslow2000.

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.¹³

13. Buzzard 2016.

La réponse fonctionnelle des communautés, bien que très informative de leur fonctionnement 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 essentiellement déterminées par les espèces dominantes.¹⁴

14. Grime 1998 ; Lavorel 2002.

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.¹⁵ 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.¹⁶ Les processus déterministes (facilitation ou inhibition) qui peuvent expliquer la divergence taxonomique d'autres communautés¹⁷ s'avèrent ainsi négligeables en forêt tropicale, à l'échelle de temps considérée.

15. Svenning 2005.

16. Hubbell 2001.

17. Fukami 2005.

18. .

19. Molino 2001 ; Guitet 2018.

Par ailleurs, conformément aux hypothèses de Connell 1978¹⁸, le recrutement de pionnières et d'héliophiles augmente la richesse et l'équitabilité des communautés jusqu'à un seuil d'intensité de perturbation (environ 25% de biomasse initiale perdue). La diversité taxonomique augmente pendant les deux premières phases de la succession, jusqu'à la restauration des processus de recrutement stochastiques : la diversité est maximale quelques temps après une perturbation d'intensité moyenne.¹⁹ Au-delà d'un seuil d'intensité, en revanche, la favorisation d'espèces nouvelles ou peu communes ne compense pas les disparitions dues à la perturbation. Les espèces pionnières sont alors dominantes, la richesse taxonomique est diminuée puis restaurée sans dépasser la richesse initiale, et l'équitabilité est durablement augmentée.

D'après les trajectoires de Paracou, bien que les communautés convergent dans l'espace fonctionnel, 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 ayant le même rôle dans l'écosystème.²⁰ En forêt tropicale où la redondance fonctionnelle est élevée, la composition fonctionnelle des communautés peut être identique malgré leurs différences taxonomiques. Ceci 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 disparues de la communauté par d'autres à la stratégie fonctionnelle similaire,²¹ 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.²² 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.²³ C'est une perspective de développement incontournable aujourd'hui car elle permet un développement économique et social tout en préservant les forêts.²⁴ 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.²⁵ Les pratiques de gestion sylvicoles durables sont aujourd'hui calibrées pour maintenir un couvert forestier et un stock

20. Bellwood2006.

21. Carmona2016.

22. Busing2002.

23. Edwards2014.

24. Chaudhary2016.

25. Begon2006.

26. ITTO2005.

de biomasse déterminés.²⁶ 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.²⁷

27. ITTO2005 ; Barlow2018.

Bien que tangible, la résilience taxonomique et fonctionnelle des communautés de Paracou nécessiterait bien plus que les 30 ans suivis jusqu'à aujourd'hui. Au vu des trajectoires, on peut supposer qu'une centaine d'années serait nécessaire pour observer une restauration de la composition et de la diversité de communautés telles que celles d'avant exploitation. 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.²⁸

28. Durrieu1998.

Par ailleurs, d'après les trajectoires de diversité et de composition, la réponse taxonomique des communautés s'avère complexe et relevant de processus aléatoires. Les trajectoires de composition taxonomique sont ainsi difficiles à extrapoler. La réponse taxonomique serait susceptible d'entraîner soit une disparition locale, soit une dominance persistante de certaines espèces, qui seraient détectables uniquement à long terme. De tels changements de composition peuvent avoir des conséquences significatives sur l'écosystèmes, telles que la disparition d'espèce-clé pour la faune ou la flore, ou un blocage de succession modifiant durablement l'écosystème.²⁹ 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.³⁰ 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.

29. Diaz2005.

30. Reich2014.

En Guyane française, l'exploitation forestière appliquée aujourd'hui suit les directives des chartes d'exploitation à faible impact.

Les directives appliquées préconisent une intensité d'exploitation de 5 à 7 arbres.ha⁻¹, ce qui correspond dans notre cas à une perturbation de l'ordre du traitement 1.³¹ Bien qu'assez homogène, la réponse des communautés à de telles intensités de perturbation restait variable entre les parcelles. Spécifiquement, tandis que pour deux des parcelles la richesse taxonomique augmentait significativement, elle n'augmentait quasiment pas pour la troisième. D'après l'analyse des trajectoires de composition, la réponse taxonomique des communautés dépend de la composition initiale. Dans le cas de l'exploitation Guyanaise, on s'attend ainsi à une réponse homogène en termes d'équabilité taxonomique et de diversité foncitionnelle, mais variable selon la composition initiale en termes de richesse taxonomique et de risques d'extinction ou d'impacts persistants variables.

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, 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.).³² 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. Guitet2005.

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.³³ 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 termes 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.³⁴

32. Sist2015.

33. Reich2014; Kunstler2016.

34. Verdu2005; Schleuning2016.

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.³⁵ Spécifiquement, l'approche par la modélisation a été largement adoptée pour l'étude de la structure forestière (hauteur et diamètre des arbres, densité du peuplement, biomasse, etc), des flux d'eau, de gaz ou de nutriments, ou encore de la distribution spatiale des espèces.³⁶

35. Gourlet-Fleury2005.

36. Piponiot2016;
Rutishauser2016; Grimm2017.

37. Purves2008.

38. Gourlet-Fleury2005.

39. Porte2002.

40. Fischer2016.

41. Marechaux2017.

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.³⁷ 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.³⁸ 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.).³⁹ 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.⁴⁰ 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,⁴¹ mais requièrent d'enormes 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 est basée sur l'analyse statistique des trajectoires par des modèles mixtes. Ces modèles permettraient d'inférer puis extrapoler les lois régissant la réponse de la diversité aux perturbations, sans y expliciter les processus sous-jacents. L'approche mécaniste est basée sur des processus identifiés (spécifiquement le recrutement et la mortalité) qui permettraient 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). Une telle formalisation de la 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.

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 permettent de prendre en compte les corrélations entre mesures successives en associant un effet aléatoire commun aux mesures d'une même communauté.

Cependant, prédire ainsi de façon empirique à long terme la trajectoire de diversité à partir d'observations sur quelques décennies suppose que processus impliqués soient les mêmes au cours du temps. Or, nous avons précisément montré dans ce travail que les processus déterminant la réponse aux perturbations variaient au cours du temps. Le recours à des modèles mécanistes semble ainsi plus judicieux.

Modèle mécaniste : simuler les trajectoires après perturbation

Les trajectoires de Paracou ont mis en évidence les processus de recrutement déterministes qui définissent la réponse des communautés aux perturbations au cours du temps. 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.⁴² 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.⁴³ 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 pas 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 comprend elle-même des recrutés issus des processus de forêt mature (correspondant à un recrutement aléatoire dans la communauté initiale) et les recrutés issus des processus émergeant après perturbation (correspondant à un recrutement favorisant les espèces pionnières). Les trajectoires du recrutement combinent ainsi deux communautés de survivants et de pionnières, et ne peuvent s'apparenter à une courbe de raréfaction qui elle correspondrait au sous-échantillonnage d'une communauté unique.

Notre étude a 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. Pour pallier la complexité des forêts tropicales hyper-diverses, des modèles de mélange ont déjà été adoptés pour modéliser la dynamique et la croissance des communautés.⁴⁴ Ces modèles permettent de représenter la loi de probabilité d'une population en la représentant comme un mélange de plusieurs groupes distincts. Dans notre cas, le recrutement pourrait être modélisé comme le mélange de deux échantillonnages, l'un parmi la population pré-exploitation et l'autre parmi la population des espèces pionnières. Le recrutement après perturbation suivrait une loi de mélange de deux distributions catégorielles, multinomiale

⁴². Gotelli2001.

⁴³. Ugland2003.

⁴⁴. Mortier2013.

par exemple, de taille N_s (le nombre d'espèces avant exploitation) et N_p (le nombre de pionnières). Les différences entre trajectoires de diversité correspondraient aux paramètres du mélange des deux populations (leurs poids respectifs, par exemple), et pourraient être estimés de façon fiable par des processus Bayesiens.⁴⁵ Les “topic models” habituellement utilisés pour détecter les structures et les sujets de textes manuscrits pourraient être un point de départ dans cette réflexion.⁴⁶ Ces modèles permettent de retrouver le sujet traité dans un texte en fonction de l'occurrence des mots de différents champs lexicaux : le texte est modélisé comme le mélange de tirages aléatoires dans les différents champs lexicaux.

De tels modèles pourraient, dans un premier temps, être intégrés aux modèles de dynamique forestière existants pour y ajouter le paramètre de diversité et de composition des communautés. D'autre part, ils pourraient permettre de simuler des perturbations répétées, et examiner la réponse des communautés à l'exploitation forestière à plus long terme.⁴⁷ Enfin, ils pourraient permettre d'évaluer les risques d'extinction locales d'espèces selon l'intensité de perturbation et la durée de restauration, en simulant leur disparition puis leur recrutement selon les processus identifiés.

^{45.} Mortier 2013.

^{46.} McLachlan 2000 ; Blei 2012.

^{47.} Dufour 2012.

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 worked, 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 redundant 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 to 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.

