



Assemblage des communautés d'arbres à une échelle locale en forêt tropicale : Apport d'une approche intégrative

Élodie Allié

► To cite this version:

Élodie Allié. Assemblage des communautés d'arbres à une échelle locale en forêt tropicale : Apport d'une approche intégrative. Sciences agricoles. Université de Guyane, 2016. Français. NNT : 2016YANE0003 . tel-01418447

HAL Id: tel-01418447

<https://theses.hal.science/tel-01418447>

Submitted on 16 Dec 2016

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

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

UNIVERSITÉ DE LA GUYANE

Ecole Doctorale 587

« Diversités, santé et développement en Amazonie »

DFR « Sciences et Technologies »

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur de l'Université de la Guyane

Présentée par

Elodie ALLIÉ

Assemblage des communautés d'arbres à une échelle locale en forêt tropicale Apport d'une approche intégrative

Sous la direction de **Christopher BARALOTO** et **Raphaël PÉLISSIER**

Soutenue le 27 Septembre 2016 à Kourou devant le jury composé de

Georges KUNSTLER, IAE Irstea, UR EMGR

Grégoire VINCENT, CR1 IRD, UMR Amap

Bruno Hérault, Cadre scientifique Cirad, UMR Ecofog

C.E. Timothy PAINE, Lecturer (MCF), Univ. of Stirling

Stéphane TRAISSAC, Enseignant-chercheur AgroParisTech

Christopher BARALOTO, DR INRA, ICTB & UMR Ecofog

Raphaël PÉLISSIER, DR IRD, UMR Amap

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Directeur

Co-directeur



**Université
de Guyane**



« La seule certitude que j'ai c'est d'être dans le doute » **Pierre Desproges**

« Doubt grows with knowledge » **Goethe**

Remerciements

En premier lieu je tiens à remercier ceux qui ont accepté de construire ce projet de thèse avec moi et qui m'ont guidée autant dans ma réflexion scientifique que personnelle ; merci à **Christopher Baraloto** et **Raphaël Pélissier**, mes encadrants.

Chris je te remercie pour la confiance que tu m'as toujours accordée, ton soutien et tes conseils tout au long de ma thèse et ce malgré les kilomètres qui nous séparaient sur la fin. Merci pour les missions de terrain que tu m'as permis de vivre et où j'ai pu découvrir la forêt et la botanique via mes cinq sens (*une petite odeur des Prunus par ci, un goût amer par là...*). Ces missions, ainsi que ta large connaissance de l'écologie et de la forêt, que ce soit en théorie ou sur le terrain, m'ont énormément appris et aidé dans l'interprétation des analyses. Enfin, merci d'être aussi passionné que passionnant concernant la botanique et l'écologie, ce qui, ajouté à ton optimisme et ton dynamisme, a toujours été sources d'inspiration, de réflexion et de stimulation ! Plus globalement je te remercie pour toutes les conversations que l'on a eues et qui m'ont énormément appris sur la forêt tropicale, l'écologie, le monde de la recherche et plus généralement sur la vie. Par exemple, merci de m'avoir fait prendre conscience que la vie, comme la détermination botanique sur le terrain, est une hypothèse, une vérité à un temps t d'après ce que l'on connaît et qu'il faut oser la formuler, au risque de se tromper puisque dans tous les cas ce sera constructif.

Raphaël, je te remercie pour ta rigueur scientifique qui m'a rappelé l'importance des mots et qui a précisé quelques concepts importants en écologie, que ce soit dans ma tête ou sur le papier. Merci également pour l'apport conceptuel et méthodologique que tu m'as transmis au cours de cette thèse. Ton esprit critique développé a également soulevé au cours de ma thèse de nombreux questionnements et de longues réflexions, qui ont évidemment contribué à ma construction scientifique et personnelle.

Je remercie ensuite les membres de mon jury pour leur intérêt pour mon travail et pour avoir consacré de leur temps afin de commenter de manière précise et constructive ma thèse ; merci à **Grégoire Vincent**, **Georges Kunstler** et **Timothy Paine**. Merci à **Bruno Hérault** et **Stéphane Traissac** d'avoir accepté d'être dans mon jury de thèse, mais surtout pour ces années partagées et ces bons moments passés en tant que collègues ; pour le projet tutoré que l'on a encadré ensemble où il y avait plus d'encadrants que d'étudiants ; pour votre disponibilité ; mais aussi pour les discussions que l'on a pu avoir quelles soient scientifiques, philosophiques ou simplement en tant que voisin de bureau ou pour le plaisir des pause cafés partagées.

Je remercie le Fond Social Européen, l'Université de la Guyane et le labex CEBA (CEBA, ANR-10-LABX-25-01) pour leur soutien financier et administratif.

Merci à mes **camarades** et à l'équipe pédagogique du master **Biodiversité Végétale Tropicale** pour ces deux années passionnantes qui ont évidemment initiées

cette aventure. Plus particulièrement merci à **François Munoz** et **Laurence Pascal** qui ont accru ma passion pour la biologie végétale et ont développé mon intérêt pour la recherche en écologie.

Je tiens particulièrement à remercier mon équipe de terrain, avec qui j'ai passé des moments *aussi joviaux que laborieux (attaque intense de phlébotomes...)*. Merci au plus ancien, le sage de la forêt, intimidant aux premiers abords mais très attentionné, il est aussi une locomotive (*bien que ce soit polluant*), sans plus attendre c'est bien sûr **Pascal Pétronelli** qui connaît la forêt comme sa poche ! Merci au maître des jeux de mots, doté d'un fusil et de jumelles : non il ne chasse pas la biche mais bien les feuilles qu'il classe et nomme ensuite d'après des tiroirs qu'il a dans la tête et qui renferment des multitudes de noms latins qu'il est un des rares à connaître aussi bien ; parfois c'est un rat d'étranges bibliothèques uniquement remplies de feuilles d'arbres séchées, entourées de journaux, ce farfelu personnage est bien évidemment **Julien Engel** ! Merci à vous, le couple de botanistes pétrogel, pour tout ce que vous m'avez appris en forêt ; pour votre joie ; votre aide botanique sur le terrain, mais également lors de l'interprétation des analyses et lors de mes comités de thèse... ; pour votre soutien et votre bienveillance tout au long de ma thèse. Merci aussi à **Benja** et **Joce** qui sur le terrain nous font voir la forêt sous un autre angle et également pour vos encouragements.

Je remercie les personnes que j'ai rencontrées lors des missions de terrain pour les échanges agréables et constructifs que nous avons eu. Merci à **Stéphane Guitet, Olivier Brunaux, Mélanie Roy, Luc et Sébastien Brosse, Eddy, l'équipe présente à Mitteraka, Jean-François Molino**. Merci **Jérôme Orivel** pour les lectures de journaux durant les sessions d'herbiers sur le terrain ; merci de nous avoir supporté à Saül dans le maniement de l'échenilloir le jour où nous formions avec Chris un duo de blessés ; merci pour tes passages éclairs dans mon bureau en fin de thèse qui étaient toujours accompagnés de soutien.

Je remercie également deux personnes avec qui il a été agréable et formateur de travailler du fait de leur disponibilité, leur pédagogie et transmission de connaissances concernant la pédologie guyanaise pour **Vincent Freycon** et l'utilisation du test d'association pour **Vincent Deblauwe**.

Je remercie de tout cœur toute l'équipe de l'UMR EcoFoG qui m'a offert un accueil très chaleureux, avec qui il est très agréable de travailler du fait de la qualité des études menées, de la multidisciplinarité des équipes, des échanges réguliers grâce aux exposés-chercheurs (encore merci à toi Stéphane), de l'esprit d'entraide bien présent et bien sûr de la convivialité qu'il y règne. Merci à **Sabrina, Clément, Benoit, Hector, Vincent Vedel, Fred, Yannick, Patrick, Gaëlle, Eliane, Amicelda, Jossie, Carole, Kathia, Annie, Christophe, Hadrien, Bruno Clair, Jean-Chris, Jean-Yves** pour les discussions partagées, vos conseils, votre aide, vos encouragements et votre dynamisme. **Eric**, je te remercie pour tes conseils lors de mes comités de thèse.

Je remercie l'équipe des Forestiers pour leur travail gigantesque sans qui cette thèse n'aurait pas pu avoir lieu, **Frits Kwasie, Lindon Yansen, Martinus Koese, Michel Baisie, Onoefé Ngwete, Pétrus Naisso et Richard Sante**.

Merci à **Cara, Claire, Heidy et Valérie** pour leur soutien, optimisme, conseils et discussions.

Mélaine, collègue, colloc, amie, merci pour toutes nos discussions et pour ton aide depuis mon arrivée en thèse jusqu'à la relecture de mon manuscrit à distance.

Je remercie bien évidemment mes deux amies, collègues de bureau et partenaires de terrain, **Mel** et **Roselyne** pour tout ce que le quotidien amical apporte !

Pour les discussions écologiques, pour les regards différents que vous m'avez apportés sur ma thèse mais également pour m'avoir fait oublier ma thèse via des discussions sur la vie, les activités faites ensemble, les carbets, les ballades en forêts, les moments de détente, de défoulements... merci à vous les amis guyanais, les thésards et stagiaires avec qui j'ai partagé ces années **Alou, Carlito, Olive, Audric, Céline et Jérôme, Constance, Julian, Pierre et Pau, Kk et Fifi, Manon, Anaïs, Maxence, Damien et Delphine, Roro, Romain, Julie, Milena, Elias, Hélène, Audrey, Aurélie (co-bureau), Marianne, Pierre, Beubeu, Vava, Trapache, Bach, Marina, Caro, Barbara, Niklas, Axel, Ariane, Camila, Thomas, Youven, les deux Alex, Stan et JuBob**. Un grand merci aussi aux amis qui étaient plus loin géographiquement mais qui m'ont toujours encouragée, **Anaïs, Vanou et Adrien, Guillaume, Elise et Marlène**.

Merci à **la musique** en général qui m'a portée au cours de ma thèse, que ce soit la musique écoutée au bureau, les chants de Julien qui rythment nos journées de terrain, Pierro et les « Effets mémères » en concerts, les moments diatonistes...

Bien évidemment, merci à ma famille qui m'a toujours encouragée dans mes choix. Un grand merci à **mes parents** et à **Ju** pour votre soutien inconditionnel, vos conseils, nos discussions et moments passés ensemble qui sont toujours stimulants. Ju, merci pour ta constante *drôlitude* qui est toujours une énorme source d'énergie !! Merci à **mes grands-parents** qui m'ont toujours soutenue dans mes choix malgré la distance et le fait qu'ils ne comprenaient pas toujours ce que je faisais. Merci à **la tribu du Chirre**, à **Mireille** et à la **famille de Vincent** pour les agréables moments partagés que ce soit en Guyane ou en métropole qui m'ont apporté des regards différents sur ma thèse et qui m'ont permis de m'évader de ma thèse.

Et bien sûr merci à toi **Vincent**, toi qui enchante toutes mes journées. Merci pour ta patience, ton énergie et ton optimisme en toutes circonstances !

Résumé

L'objectif de cette thèse est d'étudier les processus d'assemblage responsables de la structuration spatiale des communautés d'arbres à une échelle locale en forêt tropicale et plus particulièrement en Guyane française. L'utilisation de patrons spatiaux est répandue afin d'inférer les processus d'assemblage. L'hypothèse sous-jacente est que les patrons gardent une empreinte spatiale des différents processus. Cependant le lien patron-processus est controversé principalement car (i) différents processus peuvent conduire à des patrons similaires et (ii) la causalité n'est pas évidente du fait que de multiples processus interagissent dans l'espace et le temps et qu'ils peuvent avoir des signatures spatiales antagonistes ou confondues, pouvant masquer les effets de chacun sur le patron final étudié. C'est dans ce contexte que nous proposons une approche intégrative afin d'améliorer l'inférence des processus d'assemblage. Cette approche consiste dans un premier temps à étudier les distributions d'abondance et de performance des arbres dans une analyse espèce par espèce, afin de caractériser la distribution des espèces par rapport à leur niche. Cette approche consiste ensuite à tester l'implication des processus d'assemblage à partir de patrons de diversité au niveau de la communauté entière (i) en considérant les trois facettes de la diversité, (ii) à différentes échelles spatiales et (iii) en tenant compte de l'hétérogénéité environnementale qui structure une majorité d'espèces. L'étude de la distribution d'abondance face à l'altitude relative par rapport au cours d'eau le plus proche a permis de mettre en évidence une forte association d'habitat le long de ce gradient, pour la majorité des espèces communes. Comme le gradient d'altitude relative représente un proxy de l'hydrologie et de la fertilité des sols, la distribution contrastée des espèces le long de ce gradient altitudinal suggère l'importance du filtrage environnemental quant aux propriétés hydrologiques et chimiques des sols. Cependant, cette distribution d'abondance contrastée le long du gradient altitudinal ne concorde ni avec une distribution différentielle de performance face au même gradient ; ni avec une analyse significative des patrons de diversité fonctionnelle face à ce même gradient. L'importance du filtrage environnemental, face aux propriétés hydrologiques et chimiques des sols, est alors remise en cause. Enfin, nos résultats suggèrent que les distributions d'espèces puissent être influencées par la dynamique forestière en lien avec les chutes d'arbres et donc avec la disponibilité en lumière. Cette hypothèse est cohérente avec l'observation d'une forte association d'habitat le long du gradient d'altitude relative puisqu'il y a une plus forte fréquence de chute d'arbres dans les bas-fonds par rapport aux plateaux. De plus, l'importance de la limitation de dispersion mise en évidence sur ce site pourrait renforcer de tels patrons. Bien que l'on ait développé l'approche intégrative afin d'améliorer l'inférence des processus et qu'on l'ait validée via des patrons de diversité simulés, l'inférence n'est pas toujours évidente face à la complexité des écosystèmes étudiés.

Mots clés : analyses de patrons spatiaux de points, association d'habitat, écologie des communautés, forêts tropicales humides, Guyane française, patrons de diversité, processus d'assemblage, traits fonctionnels

Abstract

The aim of this thesis is to study assembly processes responsible of tree communities' spatial structuration at local spatial scale in tropical forest and specifically in French Guiana. Spatial patterns are commonly used to infer assembly processes. The underlying hypothesis is that spatial patterns conserved the imprint of past processes. However the pattern-process link remains challenging because different processes may create similar spatial patterns and because causality may not be straightforward since multiple processes interact at different spatio-temporal scales and can have antagonistic or confounded spatial signatures that can mask each other's' effects on the output pattern.

In this context, an integrative approach is needed to improve the inference of assembly processes from patterns. Firstly, our integrative approach consists to study species performance and abundance distributions in a species to species analysis to characterize the specific distribution regarding the niche. Then our approach consists to test the relative importance of assembly processes from diversity patterns of the whole community (i) using the three diversity facet of diversity (ii) at different spatial scales and (iii) considering environmental heterogeneities. Abundance distribution compared to the relative elevation gradient reveals a strong habitat association for the most species. As relative elevation is a proxy of hydrological and fertility properties of soils, the contrasted abundance distribution observed along the elevation gradient suggests the importance of environmental filtering through hydrological and fertility properties of soils. However, the contrasted abundance distribution observed is neither supported by performance distribution nor by functional diversity pattern. Our results are more consistently with treefall dynamics structuring species distributions with reinforcement from dispersal. Although our integrative approach may improve the inference of processes, the inference is not always straightforward given the complexity of the studied ecosystems.

Keywords: Assembly processes, community ecology, diversity pattern, French Guiana, functional traits, habitat association, spatial point patterns analysis, tropical rainforest

Table des matières

Chapitre 1 : Introduction générale.....	1
1.1 Distribution et coexistence des espèces en forêts tropicales	2
1.2 Théories de la coexistence des espèces.....	3
1.2.1 Théorie déterministe: de l'importance des différences de niche	3
1.2.1.1 Notion de niche écologique	3
1.2.1.2 Coexistence basée sur les différences de niche	4
1.2.2 Théorie stochastique : de l'importance du hasard et de l'équivalence entre espèces	5
1.2.3 Complémentarité des théories.....	5
1.3 Assemblage des communautés d'arbres.....	6
1.3.1 Limitation de dispersion	7
1.3.2 Filtrage environnemental	7
1.3.3 Interactions biotiques	8
1.3.3.1 La compétition.....	8
1.3.3.2 Les attaques par les ennemis naturels	9
1.3.3.3 La facilitation.....	9
1.4 Etudes de la structuration spatiale d'une communauté	10
1.4.1 Controverse quant à l'utilisation de patrons spatiaux.....	10
1.4.2 Distributions d'abondance et de performance des espèces	11
1.4.3 Des patrons de diversité à l'inférence des processus	12
1.4.3.1 Les indices de diversité	12
1.4.3.2 Approche fonctionnelle.....	12
1.4.3.3 Approche phylogénétique.....	13
1.4.3.4 La complémentarité des différentes facettes de diversité.....	14
1.4.3.5 De l'importance de l'échelle spatiale considérée	14
1.4.3.6 Prise en compte de l'hétérogénéité environnementale.....	15
1.5 Objectifs de la thèse et structure du manuscrit	15
1.6 Description de la Guyane	16
1.6.1 Situation géographique.....	16
1.6.2 L'environnement physique.....	16
1.6.3 Le climat.....	17

1.6.4	L'environnement biologique.....	19
1.6.5	La population	20
1.6.6	La forêt guyanaise, une forêt privilégiée pour comprendre l'assemblage des communautés d'arbres	20
1.7	Le site de Paracou	21
1.7.1	Le dispositif expérimental de Paracou.....	21
1.7.2	Le cadre physique de Paracou.....	21
1.7.3	Les données disponibles.....	23
1.7.4	Paracou un site d'étude privilégié	24

Chapitre 2 : Forte association d'habitat le long d'un gradient altitudinal 25

	Pervasive local-scale tree-soil habitat association in a tropical forest community	26
2.1	Abstract.....	26
2.2	Introduction	27
2.3	Materials and methods	29
2.3.1	Study site	29
2.3.2	Botanical data	29
2.3.3	Environmental data.....	30
2.3.4	Association test.....	31
2.3.5	Habitat preferences and growth strategies	32
2.3.6	Data analyses	32
2.4	Results.....	33
2.4.1	Environmental variables of soil heterogeneity	33
2.4.2	Species distribution along environmental gradients	33
2.4.3.	Habitat preferences and functional growth strategies.....	36
2.5	Discussion.....	36
2.5.1	Species-habitat associations	36
2.5.2	Ecological and evolutionary trends in species-habitat associations.....	38

Chapitre 3 : Discordance entre les distributions d'abondance et de performance 41

	Weak concordance of performance and distribution niches among tropical tree species.....	42
3.1	Abstract.....	42

3.2	Introduction	43
3.3	Material and methods	45
3.3.1	Study site	45
3.3.2	Data.....	46
3.3.3	Individual tree vitality.....	46
3.3.4	Habitat distribution and vitality indices	46
3.4	Results.....	47
3.5	Discussion.....	50
3.5.1	Discordance between abundance and adult trees growth distributions	51
3.5.2	Tree growth as proxy of species performance	52
3.5.3	Species distribution and forest dynamic.....	52

Chapitre 4 : Inférence des processus d'assemblage à partir de patrons de diversité..... 57

	Disentangling community assembly processes using spatial diversity patterns in simulated and tropical forest.....	58
4.1	Abstract.....	58
4.2	Introduction	59
4.3	Material and methods	64
4.3.1	Simulated plant communities.....	64
4.3.1.1	Simulation of dispersal limitation.....	64
4.3.1.2	Simulation of environmental filtering.....	65
4.3.1.3	Simulation of competition and attacks by natural enemies.....	65
4.3.1.4	Simulation of dispersal limitation and environmental filtering.....	65
4.3.1.5	Simulation of environmental filtering and competition.....	65
4.3.2	Data available from the community of Paracou	65
4.3.2.1	Study site of the community studied	65
4.3.2.2	Botanical data	66
4.3.2.3	Phylogenetic tree.....	66
4.3.2.4	Functional traits.....	66
	Spatial pattern analyses	67
4.3.2.5	Test of taxonomic spatial structure of the community	68
4.3.2.6	Test of functional and phylogenetic structure of community.....	68
4.3.3	Accounting for spatial heterogeneity	69

4.3.4	Data analysis	69
4.4	Results.....	70
4.4.1	Results of simulations	70
4.4.2	Results of the Paracou trees community	74
4.5	Discussion.....	76
4.5.1	Validation of our approach from results of simulations.....	76
4.5.2	Assembly processes of a real tree community.....	78
Chapitre 5 :	Discussion générale.....	81
5.1	Implication des processus d'assemblage au sein de la communauté d'arbres de Paracou.....	82
5.1.1	Distribution des espèces et hétérogénéité environnementale.....	82
5.1.2	Distribution des espèces et notion de niche écologique.....	83
5.1.2.1	Distribution des espèces et filtrage environnemental	83
5.1.2.2	Distribution des espèces et interactions biotiques	85
5.1.3	Distribution des espèces, stochasticité et limitation de dispersion	87
5.2	Hypothèse quant à l'assemblage et la coexistence des arbres de Paracou.....	88
5.2.1	L'importance de la dynamique forestière.....	88
5.2.2	L'importance de la limitation de dispersion.....	89
5.2.3	Paradoxe de la distribution contrastée des espèces dans deux habitats et la coexistence d'autant d'espèces.....	89
5.3	Limites et perspectives.....	89
5.3.1	Prise en compte de la dimension temporelle dans les analyses de structuration des communautés.....	90
5.3.2	De l'importance des proxies afin de cibler les hypothèses	90
5.3.2.1	La croissance comme proxy de la performance des espèces	90
5.3.2.2	Les traits fonctionnels	90
5.3.2.3	Cibler les hypothèses nulles.....	91
5.3.3	De l'importance des échelles d'étude	91
Références.....	93	
Annexes.....	117	
Annexes 1. Annexes du chapitre 2	117	
Annexes 1-1. Table of species abundances.....	117	

Annexes 1-2. Conception of soil fertility maps by kriging.	120
Annexes 1-3. Environmental raster maps of Paracou	128
Annexes 1-4. Results of association test between densities of species and the two topographic variables.....	130
Annexes 1-5. Distribution of the species significantly associated with relative elevation from the nearest stream.....	133
Annexes 2. Annexes du chapitre 3	203
Annexes 3. Annexes du chapitre 4	209
Annexes 3-1. Point patterns simulations for the four major non-random assembly processes.....	209
Annexes 3-2. Delimiting homogeneous habitats.....	213

Liste des figures

Figure 1-1. Représentation schématique de la niche écologique.....	4
Figure 1-2. Représentation schématique de la théorie contemporaine de la coexistence des espèces.....	6
Figure 1-3. Schéma conceptuel de l'assemblage des communautés.....	6
Figure 1-4. Schéma conceptuel de l'assemblage des communautés d'après la vision des traits fonctionnels.....	13
Figure 1-5. Paysages géomorphologiques de Guyane française.....	17
Figure 1-6. Carte des précipitations moyennes annuelles en Guyane.....	18
Figure 1-7. Evolution saisonnière de la pluviométrie mensuelle.....	19
Figure 1-8. Evolution saisonnière des températures mensuelles.....	19
Figure 1-9. Les parcelles du site expérimental de Paracou	22
Figure 2-1. Correlation plot between environmental variables	33
Figure 2-2. Species-habitat associations with respect to relative elevation from the nearest stream and local slope angle	35
Figure 2-3. Species-habitat associations and functional strategies.....	36
Figure 3-1. Abundance and vitality distributions along the elevation gradient.....	48
Figure 3-2. Comparison of abundance and vitality distributions along elevation gradient by species	49
Figure 4-1. Results of the spatial diversity pattern analyses of simulations	73
Figure 4-2. Results of the spatial diversity pattern analyses of the Paracou trees community	75

Liste des tableaux

Table 1. Characteristics of environmental variables mapped to test species-habitat associations	30
Table 2. Frequency of species-habitat associations	34
Table 3. Results of vitality variations along the elevation gradient for each species	54
Table 4. Conceptual framework for inferring processes from diversity patterns with an integrative approach.....	62
Table 5. Functional traits	66



(Graines de Ormosia coccinea, Fabaceae)

Chapitre 1 : Introduction générale

1.1 Distribution et coexistence des espèces en forêts tropicales

Sur Terre il existe une diversité considérable, cependant toutes les espèces n'ont pas été inventoriées même après des siècles d'explorations et de descriptions d'espèces dans divers écosystèmes (Griffin & Silliman 2011). En effet, il est estimé qu'il y a au minimum 5 millions d'espèces sur Terre, mais seulement 2 millions sont décrites. De plus la diversité et sa distribution ne sont pas totalement comprises. Par exemple, lors des inventaires de diversité réalisés durant ma thèse dans les forêts tropicales de Guyane française, de nouvelles espèces sont inventoriées par rapport à la liste des espèces référencées pour la Guyane. Ainsi, malgré des décennies d'études et d'explorations de la diversité, une question persiste : comment une si grande diversité est maintenue ?

Parallèlement à ce manque de compréhension face à la grande diversité observée, la conservation de la biodiversité est devenue une préoccupation majeure depuis la conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le développement (CNUED) tenue à Rio de Janeiro en 1992. Ainsi, des études complémentaires, au travers d'inventaires et d'études théoriques sur la description de la diversité sont nécessaires pour (i) la compréhension en soi et (ii) une meilleure conservation.

De plus, l'étude de la biodiversité est particulièrement intéressante dans les forêts tropicales premièrement car c'est un des biomes les plus divers de la planète. En effet, les forêts tropicales représentent 50 à 70% des espèces vivantes en milieux terrestres sur seulement 7% des terres émergées (Wilson 1988). Si l'on considère plus particulièrement les arbres de ces forêts, on observe la coexistence de 16 000 espèces d'arbres en Amazonie et entre 120 et plus de 200 espèces par hectare (Gentry 1988; Wright 2002; Baraloto *et al.* 2012c; ter Steege *et al.* 2013).

Deuxièmement, les forêts tropicales sont au cœur de divers enjeux mondiaux du fait de leur rôle crucial dans la régulation du climat de par leur vaste étendue et leur rôle dans les cycles de l'eau et du carbone atmosphérique. Or ces écosystèmes sont actuellement menacés par les changements globaux, qu'ils soient anthropiques ou climatiques. Par exemple, la hausse démographique et la surconsommation grandissante de la population mondiale sont des causes d'une augmentation de la déforestation (pour l'agriculture intensive comme dans le cas du soja, du palmier à huile ou des élevages extensifs ; pour le bois d'œuvre ; pour le papier ; pour l'orpaillage ; pour un changement d'usage des terres...). De plus, le cinquième rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) prévoit une hausse des températures de 0.3 à 4.8 °C d'ici 2100 (selon le scénario considéré) qui entrainerait des événements climatiques extrêmes plus intenses et fréquents (IPCC 2013). Face à ces constats, les changements globaux sont au centre de nombreuses discussions scientifiques, politiques et médiatiques. Afin d'espérer influencer les politiques publiques et conserver ces écosystèmes il est nécessaire de poursuivre les travaux sur la

compréhension du fonctionnement actuel et passé de ces forêts pour pouvoir prédire les impacts des changements globaux sur la biodiversité (Thuiller *et al.* 2008; Bellard *et al.* 2012) et les services associés aux écosystèmes (Farrer *et al.* 2015; Lavorel *et al.* 2015).

Puisque la compréhension du maintien de la diversité revient à comprendre les processus impliqués dans la distribution des espèces et indissociablement dans la coexistence des espèces, un travail fondamental sur la compréhension de la distribution et de la coexistence des espèces est nécessaire. Cette thèse s'inscrit dans la continuité d'un long travail fondamental réalisé sur l'étude de la diversité, elle constitue donc une brique supplémentaire dans la compréhension des processus impliqués dans la distribution et la coexistence d'autant d'espèces en forêts tropicales humides.

1.2 Théories de la coexistence des espèces

Plusieurs paradigmes ont été développés afin d'expliquer les processus éco-évolutifs à l'origine de la coexistence des espèces. Dans cette partie, nous présentons d'abord les deux principales théories énoncées afin d'expliquer la coexistence d'autant d'espèces en forêts tropicales, et ensuite la vision contemporaine de la coexistence des espèces qui combine ces deux théories.

1.2.1 Théorie déterministe: de l'importance des différences de niche

Les processus de cette théorie impliqués dans la distribution des espèces et l'assemblage des communautés sont basés sur l'idée que les patrons de distribution et d'abondance des espèces sont liés aux contraintes environnementales (Hutchinson 1957; Grime 1979; Tilman 1988; Keddy 1992). Ils s'appuient donc sur la notion de niche écologique d'une espèce.

1.2.1.1 Notion de niche écologique

La niche écologique d'une espèce est un concept qui permet d'expliquer la distribution des espèces de manière déterministe d'après leurs exigences écophysiologiques face aux conditions environnementales abiotiques (c'est-à-dire les caractéristiques physiques du milieu) et de l'interaction avec les organismes biologiques qui partagent les mêmes ressources. Basé sur des travaux antérieurs, Hutchinson (1957) définit la niche fondamentale d'une espèce comme la gamme de conditions biophysiques dans laquelle l'espèce peut s'installer et se développer, représentée par un hypervolume à n dimensions. Elle est représentée de manière simplifiée, sur un axe unique de la niche, par un optimum de performance en fonction des conditions abiotiques de l'axe considéré (Fig. 1-1a). Il est intéressant de noter que les gammes de tolérance des espèces face aux conditions abiotiques sont variables selon les espèces. Certaines espèces, dites spécialistes, nécessitent des conditions très particulières (trait plein rouge sur Fig. 1-1b) tandis que d'autres, qui sont dites généralistes, peuvent se développer

dans une gamme bien plus grande de conditions de milieu (pointillés violet sur Fig. 1-1b) ; on les distingue donc respectivement selon leur utilisation large ou restreinte des conditions biophysiques le long de l'axe de la niche. Ainsi la niche fondamentale correspond aux caractéristiques propres de l'espèce face aux conditions abiotiques, cependant lorsque les espèces sont en interaction, Hutchinson (1957) a démontré qu'elles ne sont pas présentes sur toute la gamme de tolérance des conditions abiotiques de leur niche fondamentale. Cela l'a amené à définir la niche réalisée comme l'espace de la niche fondamentale qu'une espèce peut occuper en présence de compétition pour les ressources, qui restreint la distribution des espèces à certaines parties de leur niche fondamentale. Depuis, il est admis que le décalage entre la distribution réelle d'une espèce et la distribution attendue selon sa niche fondamentale peut-être due à d'autres interactions biotiques (cf. paragraphe 1.3) et pas seulement la compétition pour les ressources.

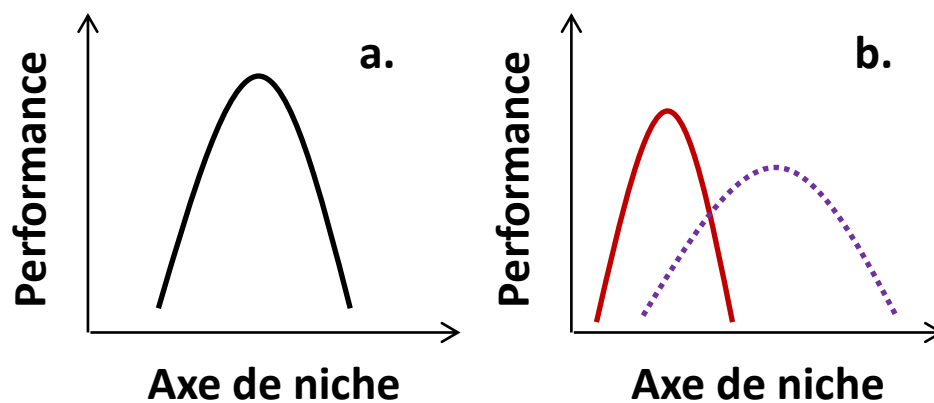


Figure 1-1. Représentation schématique de la niche écologique

Le panel (a) représente la niche d'une espèce le long d'un seul axe de la niche ; le panel (b) représente le chevauchement de niche de deux espèces le long d'un axe de la niche, dont l'espèce représentée par un trait plein rouge schématise une espèce spécialiste alors que celle représentée par des pointillés violet schématise une espèce généraliste.

1.2.1.2 Coexistence basée sur les différences de niche

La vision classique de la coexistence des espèces repose sur le principe d'exclusion compétitive formulé par Gause (1934), qui stipule que deux espèces avec des niches écologiquement similaires (chevauchement de niche ; Fig. 1-1b) ne peuvent pas coexister, l'espèce la plus performante (compétitive) finissant par monopoliser les ressources et exclure l'autre. Ce principe d'exclusion compétitive conduit au postulat que des espèces ne coexistent de manière stable que si elles occupent des niches différentes. D'un point de vue évolutif ce principe pousse des espèces proches à se différencier du point de vue de leur niche fondamentale. Par conséquent, la différenciation de niche impose que les espèces limitent plus leur propre population que celles des autres (patron défini de densité dépendance négative) ce qui crée des opportunités de colonisation et d'établissement pour d'autres espèces, favorisant les espèces rares et la coexistence des espèces (Chesson 2000).

Comme définie dans la description de la niche, la performance d'une espèce, c'est-à-dire sa capacité à croître, survivre et se reproduire dans des conditions données dépend de ses caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques (Russo *et al.* 2008; Violle & Jiang 2009). Or ces caractéristiques ne sont ni optimales sur l'intégralité des axes de la niche ni sur tous les axes de la niche. Ces différences de performances selon les axes considérés peuvent être perçues comme des stratégies écologiques des espèces (Grime 1979; Westoby *et al.* 2002) basées sur des compromis fonctionnels (Tilman 1990). Une espèce alloue beaucoup de ressources pour être performante sur un axe de niche au détriment d'autres axes pour lesquels elle sera moins compétitive que d'autres espèces. Le fait qu'il existe des compromis dans plusieurs dimensions de la niche (Uriarte *et al.* 2012) contribue à la coexistence de nombreuses espèces.

1.2.2 Théorie stochastique : de l'importance du hasard et de l'équivalence entre espèces

Face à l'observation de chevauchement de niches pour de nombreuses espèces, certains auteurs ont rejeté ou modifié le concept de la niche et suggèrent que les mécanismes de la niche sont insuffisants pour maintenir la diversité alpha observée. Contrairement à la théorie de la niche, Hubbell (2001) stipule dans la théorie neutre que les espèces sont écologiquement équivalentes, c'est-à-dire que les variations en abondance ne dépendent pas du lien entre les propriétés fonctionnelles des espèces et l'environnement, mais de la stochasticité dans les paramètres démographiques (même probabilité de naissance, mortalité, dispersion) et d'immigration (Chave 2004).

1.2.3 Complémentarité des théories

Les différentes théories développées pour expliquer la distribution et la coexistence des espèces ne sont ni incompatibles ni exclusives, elles ont chacune leur pouvoir explicatif et leurs limites. Elles sont avant tout des concepts idéologiques et / ou mathématiques développés d'après une certaine vision que l'on se fait de la réalité. Ces concepts nous permettent d'appréhender des processus (non palpables) qui ont pu agir à différentes échelles spatio-temporelles pour expliquer l'assemblage de plusieurs espèces à un temps t et dans un endroit donné. La dichotomie entre ces deux théories empêche de considérer que c'est la combinaison des processus de la niche et des processus neutres qui influencent la coexistence des espèces (Bell 2001; Adler *et al.* 2007). Ainsi, ces théories sont désormais étudiées fréquemment conjointement (Tilman 2004; Gravel *et al.* 2006; Chase & Myers 2011) afin de comprendre leur importance relative dans les communautés. Dans ce contexte, Chesson (2000) a proposé la théorie de la coexistence contemporaine qui suggère que la coexistence entre espèces dépend des différences de niches et des différences de performances entre espèces (Fig. 1-2). Il est considéré que deux espèces ont une probabilité de coexister plus importante quand elles ont de grandes différences de niches et de faibles différences de performances.

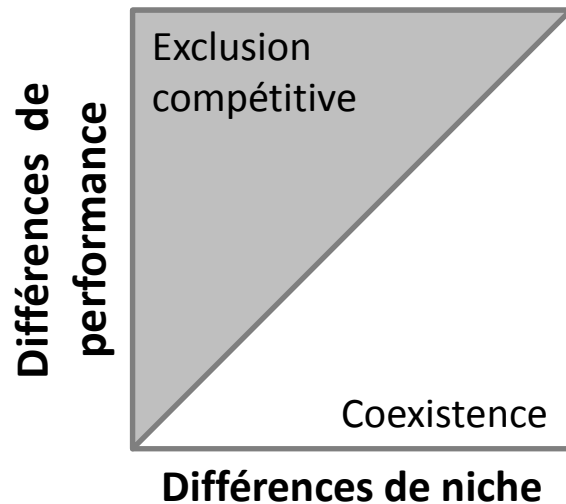


Figure 1-2. Représentation schématique de la théorie contemporaine de la coexistence des espèces

D'après cette théorie, la coexistence entre espèces dépend des différences de niches et des différences de performances entre espèces. Le triangle gris représente les conditions où il y a exclusion compétitive, alors que le blanc représente la coexistence d'espèces (figure inspirée de Chesson (2000); Adler et al. (2007); Hillerislambers et al. (2012)).

1.3 Assemblage des communautés d'arbres

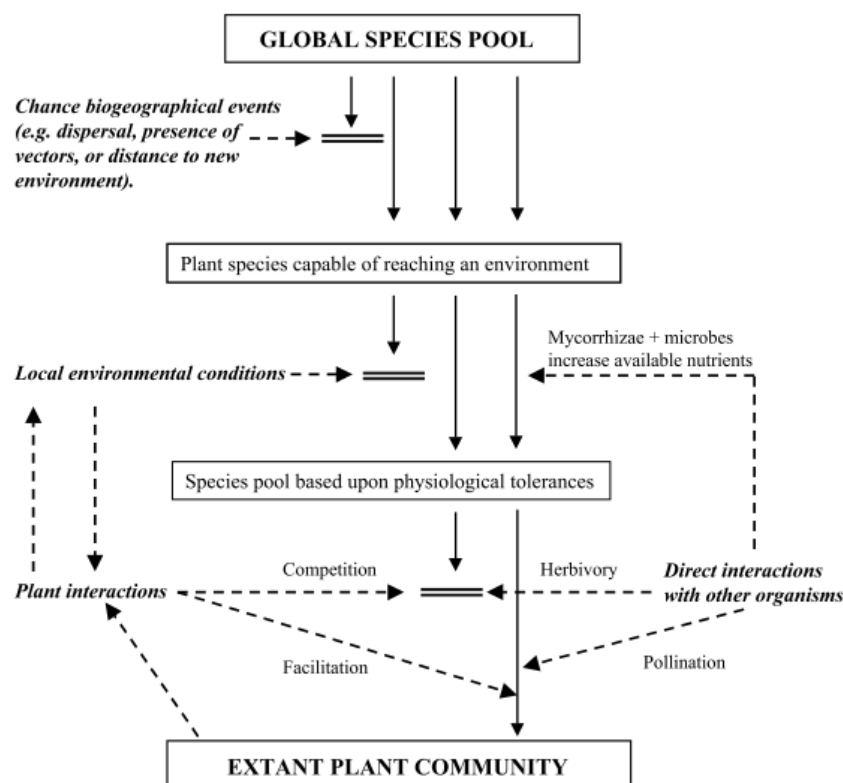


Figure 1-3. Schéma conceptuel de l'assemblage des communautés

Chaque processus qui agit comme un filtre est représenté avec deux lignes horizontales et leur description est écrite en italique ; les flèches solides montrent les mouvements des espèces par rapport aux filtres ; les lignes hachurées montrent l'influence de chacun des processus dans la communauté (figure tirée de Lortie et al. (2004)).

Une manière d'étudier la coexistence des espèces au sein d'une communauté est de comprendre l'assemblage des communautés, c'est-à-dire la combinaison de processus qui permettent aux espèces d'un pool régional de coloniser un milieu et d'y interagir pour former des communautés locales (Hillerislambers et al. 2012). Il est admis que la composition des communautés locales est initialement contrainte par l'histoire évolutive du pool régional d'espèces (Ricklefs 2004). Ensuite, de manière simplifiée, l'assemblage des communautés locales à partir de ce pool régional résulte d'interactions synergiques de quatre types de processus : la limitation de dispersion, le

filtrage environnemental, les interactions biotiques et la stochasticité démographique (Fig. 1-3). Nous présenterons dans cette partie les trois types de processus non-stochastiques dans l'ordre chronologique de la dynamique forestière. La stochasticité démographique pouvant agir n'importe quand dans la dynamique forestière.

1.3.1 Limitation de dispersion

La dispersion réfère aux mouvements des individus durant le cycle de vie, depuis la zone de naissance jusqu'à la zone où l'individu produit des descendants (Kraft & Ackerly 2014). Pour les plantes, qui sont des organismes sessiles, la dispersion s'effectue via la dispersion des graines. La dispersion est un processus complexe qui dépend de divers paramètres (intrinsèques à l'espèce, aux individus ou variables au cours du temps) qui jouent sur les présences / absences et les distances de dispersion des espèces. Par exemple, les propriétés intrinsèques à l'espèce telles que ses propriétés physiques, mécaniques, physiologiques et phénologiques influencent ses modes et donc la distance de dispersion des graines (présentés ici par ordre croissant de distance de dispersion : la gravité qui correspond à la « pluie de graines », les mécanismes balistiques qui éjectent les graines sur de courtes distances et la dispersion via des agents tels que le vent, les animaux ou l'eau). La taille de l'arbre (Thomas 1996) peut également influencer les distances de dispersion. La dispersion des graines peut aussi dépendre de variations temporelles stochastiques dans la phénologie dues à des variations climatiques exceptionnelles ou non périodiques. Ainsi les différents paramètres expliquant la dispersion suggèrent que toutes les espèces du pool régional n'ont pas toujours la capacité d'atteindre et donc de coloniser l'intégralité de la région étudiée (premier filtre dans Fig. 1-3), on parlera alors de limitation de dispersion. La limitation de dispersion est un processus clé dans la distribution spatiale des plantes puisque la dispersion des graines est le premier processus démographique spatial (Nathan & Muller-Landau 2000). Cela a d'autant plus son importance dans la compréhension de la structuration des communautés de forêts tropicales puisque dans ces forêts la plupart des espèces ont une dispersion à courte distance (Nathan & Muller-Landau 2000) et rares sont les espèces qui ont la capacité d'atteindre de longues distances de dispersion (Nathan 2006). Ainsi, les patrons de distribution des graines ainsi formés constituent un sous-échantillonnage du pool régional, qui détermine l'aire potentielle de recrutement des plantes à partir de laquelle les processus suivants auront lieu, tels que le filtrage environnemental et les interactions biotiques (Fig. 1-3).

1.3.2 Filtrage environnemental

Le filtrage environnemental traduit un tri d'espèces qui ont des stratégies écologiques (traits phénologiques, morphologiques, et / ou physiologiques) favorables pour tolérer des contraintes abiotiques données (Keddy 1992; Weiher & Keddy 1995; Grime 2001; Cornwell *et al.* 2006), excluant les espèces qui n'ont pas les tolérances pour ces conditions abiotiques. Le terme filtrage environnemental est une métaphore où l'environnement est vu comme un filtre (Fig. 1-3) qui permet uniquement l'installation

et le développement des espèces qui tolèrent certaines conditions abiotiques (Kraft *et al.* 2015a). On peut considérer que le filtrage environnemental est le résultat d'une distribution des espèces d'après leur niche fondamentale. Le filtrage environnemental peut avoir lieu à différents stades ontogéniques. La germination représente le premier stade auquel peut agir le filtrage environnemental du fait de besoins spécifiques des espèces pour le succès de leur germination. En effet, suite à la dispersion, certaines graines arriveront dans des zones où les conditions abiotiques seront favorables alors que d'autres arriveront dans des zones où les conditions abiotiques ne seront pas favorables à leur germination ou leur survie à long terme. Ainsi, en absence d'interactions avec d'autres organismes, les premières graines pourront s'installer et se développer alors que l'établissement et la survie des deuxièmes seront empêchés par des conditions abiotiques non favorables. Le filtrage environnemental peut aussi causer la mort ou empêcher le succès de la reproduction à n'importe quel moment du cycle de vie de la plante (Kraft & Ackerly 2014). Ainsi le filtrage environnemental contribue à expliquer qu'il y ait une répartition différentielle des espèces le long de gradients environnementaux due à leur tolérances différentielles face aux conditions abiotiques le long de ces gradients, plutôt que les espèces soient présentes partout.

1.3.3 Interactions biotiques

Les interactions biotiques représentent les interactions entre espèces qui peuvent être d'organismes similaires ou différents (par exemple entre deux espèces d'arbres ou entre une espèce d'arbre et une de champignon...). Ces interactions peuvent être positives ou négatives, ce qui signifie respectivement que la présence d'une espèce améliore ou au contraire réduit la fécondité, la survie ou la croissance de l'autre espèce ce qui joue sur la distribution des espèces en induisant des décalages de distribution des espèces par rapport à leurs tolérances abiotiques (niche fondamentale). Ces interactions peuvent agir tout au long du cycle de vie des plantes et sont en lien avec les conditions abiotiques du milieu considéré. Nous présenterons dans cette partie les trois types d'interactions biotiques à savoir deux qui sont négatives telles que la compétition et les attaques par les ennemis naturels, et la facilitation qui est une interaction positive.

1.3.3.1 La compétition

La compétition au sein de communautés végétales est définie par Grime (1973) comme la tendance des plantes voisines à utiliser les mêmes ressources (lumière, nutriments dans le sol, eau, espace). Il en résulte une réduction de la fécondité, croissance ou survie d'une plante en présence d'une autre qui est compétitivement supérieure par rapport aux conditions données. La compétition peut être intraspécifique (entre individus de la même espèce) et interspécifique (entre individus d'espèces différentes). Pendant longtemps la compétition a été la principale interaction biotique proposée afin d'expliquer le décalage de distribution d'une espèce par rapport à son optimum de niche fondamentale (Gause 1934; Diamond 1975).

1.3.3.2 Les attaques par les ennemis naturels

Les herbivores, parasites, pathogènes sont des ennemis naturels des plantes qui affectent la performance des espèces et ont donc des conséquences sur l'assemblage des communautés. Si une espèce d'arbre est attaquée par des ennemis naturels qui sont spécialistes de cette espèce, l'impact de ces ennemis est supposé diminuer à mesure que les individus sont éloignés de leur pied mère (Janzen 1970; Connell 1971) du fait d'une densité en individus de cette espèce plus faible. Il y a souvent de la coévolution dans ces interactions. Les herbivores sont fréquemment associés aux clades (genres ou familles) des plantes hôtes (Novotny *et al.* 2010), et les pathogènes aux espèces à parenté proche (Gilbert & Webb 2007). Ces interactions sont très fréquentes dans les forêts tropicales et largement impliquées dans la coexistence d'espèces.

1.3.3.3 La facilitation

Bien que des exemples d'interactions positives soient communément connus (importance des associations avec les mycorhizes dans les forêts, des associations entre le corail et les zooxanthelles dans les barrières de corail, lien entre les plantes à fleur et leurs pollinisateurs, agroforesterie ou associations végétales) leurs implications dans la structuration des communautés a pendant longtemps été peu étudiées dans les études d'assemblage des communautés (Bertness & Callaway 1994). Certainement puisque l'incorporation des interactions positives modifie le schéma conceptuel de la théorie de la niche, puisque s'il y a de la facilitation, la niche réalisée peut occuper des conditions abiotiques plus larges que les conditions abiotiques que l'espèce peut tolérer d'après la niche fondamentale (Bruno *et al.* 2003).

La facilitation est l'exemple le plus connu d'interaction positive plante – plante. Ces interactions jouent un rôle important mais souvent sous-estimé, dans l'organisation et la dynamique des communautés végétales (Bertness & Callaway 1994; Bruno *et al.* 2003; Brooker *et al.* 2007). Les plantes peuvent se faciliter entre elles d'une manière directe c'est-à-dire quand les voisins modifient les conditions physiques et / ou biotiques et mener à des effets positifs. En effet, les arbres qui poussent peuvent altérer les conditions abiotiques du milieu telles que la lumière (ce qui réduit la radiation et peut réduire la température et l'évapotranspiration), les conditions édaphiques (amélioration du contenu en matière organique, en nutriment et en eau) qui peuvent améliorer l'habitat. Par exemple, lors de la succession végétale, les plantes installées modifient les conditions abiotiques pouvant créer ainsi de nouveaux habitats pour les espèces du stade successional suivant (Clements 1916), ce qui peut être vu comme des niches de régénération au sens de Grubb (1977). La facilitation peut aussi être indirecte par l'intermédiaire d'autres organismes bénéfiques (pollinisateurs, réseaux mycorhiziens, insectes...) qui favorisent la reproduction ou l'installation dans des conditions défavorables ou qui permettent la protection contre des ennemis naturels. La facilitation est peu démontrée en forêt tropicale.

1.4 Etudes de la structuration spatiale d'une communauté

La structuration spatiale d'une communauté résulte des effets cumulés dans l'espace et le temps des différents processus cités précédemment, mais leur importance relative n'est pas encore bien comprise d'autant plus qu'elle varie selon les localités (Condit *et al.* 2000). Des approches indirectes sont utilisées afin d'étudier ces processus puisque les étudier empiriquement est quasiment impossible.

1.4.1 Controverse quant à l'utilisation de patrons spatiaux

De nombreuses études examinent les processus à partir des patrons spatiaux d'espèces (Pacala & Deutschman 1995; Tilman & Kareiva 1997; Perry & Enright 2002; Harms *et al.* 2001; Seidler & Plotkin 2006). L'hypothèse sous-jacente de ces analyses est que les patrons spatiaux conservent une empreinte des processus passés (McIntire & Fajardo 2009; Wiegand & Moloney 2014). Ainsi la caractérisation des patrons spatiaux observés peut rendre compte des processus impliqués dans l'assemblage de la communauté observée.

Bien que les patrons spatiaux d'espèces contiennent d'importantes informations sur l'organisation spatiale des communautés étudiées, l'inférence des processus à partir de ces patrons est controversée (McIntire & Fajardo 2009). Premièrement, différents processus peuvent créer des patrons spatiaux similaires. Par exemple la limitation de dispersion et le filtrage environnemental peuvent tous deux mener à un patron d'agrégation d'individus conspécifiques, ainsi la différenciation de ces deux processus est difficile. De plus, il est communément attendu que les processus stochastiques produisent des patrons d'espèces aléatoires alors que des processus non stochastiques mènent à des patrons spatialement structurés, mais dans certains cas l'inverse est également possible (Bell 2001; Chave 2004; Hubbell 2006). Par exemple, dans un cadre théorique Hubbell (2001) a démontré qu'une communauté neutre avec une faible immigration peut entraîner des phénomènes d'isolation donnant un patron d'abondance similaire à la dominance compétitive. Deuxièmement le lien patron-processus n'est pas simple car un patron de distribution d'une communauté est souvent le résultat de processus combinés qui interagissent dans l'espace et le temps or différents processus peuvent générer des patrons de distribution similaires (Perry *et al.* 2006) ou antagonistes. Ainsi la combinaison de multiples processus peut donner lieu à un patron de distribution à partir duquel il est difficile de démêler les processus car les signatures spatiales de chacun d'eux peuvent se masquer les unes les autres (Gerhold *et al.* 2015).

Bien que ces arguments contre l'inférence des processus à partir des patrons spatiaux soient justifiés dans certains cas, leurs inverses ne sont pas pour autant faux, ce qui amène certains auteurs à soutenir et améliorer le lien patron-processus en précisant la description et l'analyse des patrons d'espèces (McIntire & Fajardo 2009). Pour ce faire de nombreuses études préconisent d'inférer les processus via une approche déductive (i) en développant des hypothèses fines *a priori* quant aux patrons spatiaux attendus suite à l'action des potentiels processus, d'après les connaissances sur les processus

écologiques et (ii) en testant ces hypothèses avec des analyses spatiales rigoureuses (Jeltsch *et al.* 1999; Schurr *et al.* 2004; Law *et al.* 2009; McIntire & Fajardo 2009; Münkemüller *et al.* 2012).

1.4.2 Distributions d'abondance et de performance des espèces

Basé sur le concept de la niche (Hutchinson 1957) le but de nombreuses études en écologie est de comprendre l'effet de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des conditions abiotiques sur la distribution des espèces (Grime 1979; Keddy 1992; Holt & Barfield 2003; Valencia *et al.* 2004). Il a longtemps été suggéré que les distributions d'abondance des espèces refléteraient les conditions abiotiques dans lesquelles l'espèce considérée est la mieux adaptée (Uriarte *et al.* 2010) et / ou compétitivement dominante (Navas & Violle 2009; Kunstler *et al.* 2012). C'est-à-dire que l'abondance des espèces refléterait la spécialisation d'habitat, autrement appelée le filtrage environnemental. Cependant de nombreuses études ont montré que les espèces ne sont pas forcément abondantes dans les environnements où elles sont performantes (McGill 2012; Thuiller *et al.* 2014; Dolos *et al.* 2015). La distribution en abondance d'une espèce par rapport aux conditions abiotiques renseigne donc sur les conditions abiotiques qu'occupe réellement l'espèce (c'est-à-dire la niche réalisée), mais ne traduit pas nécessairement une dépendance fonctionnelle entre les besoins de l'espèce et les conditions abiotiques (Kraft *et al.* 2015a). Les interactions biotiques peuvent décaler la distribution d'abondance des espèces par rapport à leurs conditions abiotiques optimales (niche fondamentale). Par exemple, des interactions biotiques négatives (cf. paragraphe 1.3.3) peuvent restreindre les distributions des espèces à un sous-ensemble de conditions environnementales qu'elles tolèrent mais qui ne sont pas leurs conditions abiotiques optimales (Lau *et al.* 2008; Fine *et al.* 2013; Maynard *et al.* 2015). A l'opposé, des interactions comme la facilitation peuvent étendre la distribution des espèces à des habitats non favorables (Choler *et al.* 2001; Bruno *et al.* 2003; Crotty & Bertness 2015). De plus une limitation de dispersion localisée peut contraindre la distribution de certaines espèces à une zone en particulier (Pulliam 2000; Zuidema *et al.* 2010) et amener à un patron d'abondance similaire à celui attendu lors d'une spécialisation d'habitat. D'après le concept de la niche, puisque la performance des espèces traduit plus directement leur succès différentiel face aux conditions abiotiques que la distribution d'abondance des espèces, de nombreux auteurs suggèrent de compléter l'étude des distributions d'abondance des espèces par leur distribution de performance (Violle *et al.* 2007; Schurr *et al.* 2012; Thuiller *et al.* 2014; Dolos *et al.* 2015). Ces analyses de distributions d'abondance et de performance permettent d'approcher des questions relatives à la niche des espèces les plus abondantes, mais ces analyses ne considèrent pas la communauté dans son ensemble. Des analyses complémentaires étudiant les processus d'assemblage au sein de la communauté sont nécessaires.

1.4.3 Des patrons de diversité à l'inférence des processus

1.4.3.1 Les indices de diversité

Des indices de diversité ont été développés (Magurran 1988; Shimatani 2001b; Ricotta 2005) et largement utilisés dans les analyses d'assemblage des communautés afin de préciser la description et l'analyse des patrons de distribution des différentes espèces de la communauté. L'étude de la diversité d'une communauté consiste à comparer le patron de diversité observé à un patron simulant une hypothèse nulle qui représente le patron de diversité attendu en absence du processus que l'on teste et qui est généré à partir du pool régional d'espèces (Webb *et al.* 2002; Cornwell *et al.* 2006; Kraft & Ackerly 2010). Une déviation de l'hypothèse nulle confère une évidence pour le processus testé. Les patrons où les espèces qui coexistent sont plus similaires qu'attendu sous l'hypothèse nulle sont définis comme agrégés alors que ceux où les espèces sont plus dissimilaires qu'attendu sous l'hypothèse nulle sont définis comme sur-dispersés.

Les premières analyses de diversité étaient focalisées sur la diversité spécifique (autrement appelée diversité taxonomique) afin de quantifier les similarités entre espèces au sein de la communauté (Swenson 2011). Cependant, cette mesure de diversité est insuffisante afin de rendre compte des stratégies écologiques impliquées dans l'assemblage des communautés. En effet, si on se base sur l'hypothèse que les processus de filtrage abiotique et biotique (respectivement le filtrage environnemental et les interactions biotiques) dépendent de différences de niches entre espèces et de la sélection d'individus performants par rapport aux conditions environnementales abiotiques et biotiques (Weiher & Keddy 1995; Díaz & Cabido 2001; McGill *et al.* 2006; Cadotte *et al.* 2013) ; il est nécessaire d'approcher la niche des espèces afin d'inférer les processus d'assemblage. Ainsi deux approches approximant la niche des espèces via des attributs spécifiques ont été développées et largement utilisées en écologie des communautés (Webb *et al.* 2002; McGill *et al.* 2006; Cavender-Bares *et al.* 2009; Mouquet *et al.* 2011).

1.4.3.2 Approche fonctionnelle

Une approche consiste à quantifier la diversité fonctionnelle de la communauté en utilisant des traits fonctionnels, c'est-à-dire des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurées sur l'organisme considéré et qui impactent sa fitness (Violle *et al.* 2007). Cette approche suppose que les traits fonctionnels sont de robustes indicateurs des stratégies écologiques (Grime 1979; Keddy 1992; Weiher *et al.* 1999; Westoby *et al.* 2002; McGill *et al.* 2006). Dans le cas d'un filtrage environnemental, il est attendu que seulement certaines espèces qui portent des traits particuliers soient sélectionnées par rapport aux conditions abiotiques (Díaz *et al.* 2004; Kraft *et al.* 2008; Paine *et al.* 2011), menant à une agrégation spatiale de traits similaires par rapport aux habitats (Fig. 1-4). A l'opposé, dans le cas de la compétition (Fig. 1-4), d'après le

principe d'exclusion compétitive de Gause (1934), une limitation de similarité est attendue (MacArthur & Levins 1967; Diamond 1975; Gotelli & McCabe 2002).

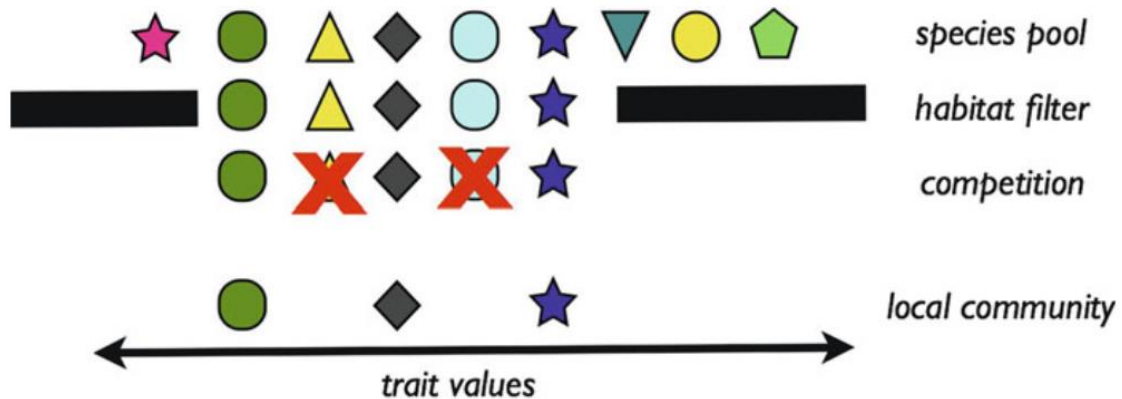


Figure 1-4. Schéma conceptuel de l'assemblage des communautés d'après la vision des traits fonctionnels

La communauté locale observée est à considérer à partir d'un pool régional de potentiels colonisateurs. Le filtrage environnemental sélectionne des espèces avec des traits similaires car adaptés aux conditions abiotiques considérées. La compétition dans la théorie de l'assemblage des communautés a longtemps été prédite comme favorisant la coexistence d'espèces fonctionnellement dissimilaires. Ce schéma n'est pas exhaustif quant aux processus d'assemblage (figure tirée de Kraft & Ackerly (2014)).

1.4.3.3 Approche phylogénétique

L'autre approche quantifie la diversité phylogénétique de la communauté pour indirectement estimer les similarités écologiques et évolutives entre espèces. L'hypothèse sous-jacente est qu'il y a un conservatisme des traits de la plupart des espèces au cours de l'évolution, ainsi les liens de parenté entre espèces renseignent sur les similarités de niche (Felsenstein 1985; Harvey & Pagel 1991; Faith 1992; Webb *et al.* 2002; Kembel & Hubbell 2006; Losos 2008). De plus, la phylogénie est considérée être un proxy plus global des stratégies écologiques que des mesures discrètes de traits fonctionnels (Helmus *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009; Mouquet *et al.* 2011). Cependant, l'utilisation de la phylogénie comme proxy de stratégies écologiques est contestée (Gerhold *et al.* 2015) principalement car (i) tous les traits des espèces ne sont pas nécessairement conservés au cours de l'évolution (Cavender-Bares *et al.* 2009), (ii) il est difficile de focaliser les stratégies écologiques que l'on souhaite tester, (iii) les patrons de diversité phylogénétique informent surtout sur l'importance relative de la coexistence locale des espèces et des processus évolutifs à une plus grande échelle dans l'assemblage des communautés. Ainsi l'utilisation de la phylogénie est plutôt utilisée comme un proxy complémentaire à l'utilisation des traits fonctionnels, afin de rendre compte de traits qui sont difficiles à mesurer et qui sont convergents. Certains auteurs suggèrent que cette approche est idéale afin d'inférer les processus impliqués dans des interactions co-évolutives comme la pollinisation (Moeller 2004) ou des attaques par des ennemis naturels (Paine *et al.* 2012a; Bagchi *et al.* 2014). Il a été démontré que les herbivores sont fréquemment associés aux clades (genres ou familles) des plantes hôtes (Novotny *et al.* 2010), ou que des espèces à parenté proche partagent des pathogènes

(Gilbert & Webb 2007) puisqu'ils sont attirés par des traits conservés. Par exemple, certains auteurs suggèrent que les distances phylogénétiques peuvent être utilisées comme proxy de dissimilarités des traits de défenses chimiques puisque certains traits tels que la diversité et l'abondance des terpènes montrent un fort signal phylogénétique à des nœuds profonds au sein d'un pool régional d'espèces (Courtois *et al.* 2009).

1.4.3.4 La complémentarité des différentes facettes de diversité

Plusieurs études soulignent la complémentarité des trois facettes de la diversité (taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique) afin de quantifier les différentes caractéristiques de la structure de la communauté et donc de préciser le lien patrons-processus (Ricotta 2005; Kraft & Ackerly 2010; Swenson 2011; Baraloto *et al.* 2012a; Münkemüller *et al.* 2012; Cadotte *et al.* 2013; Purschke *et al.* 2013). Par exemple, lorsqu'une communauté est principalement influencée par la limitation de dispersion et le filtrage environnemental les tests des patrons de diversité taxonomique et fonctionnelle sont nécessaires. Il est difficile de distinguer ces deux processus à partir seulement d'un patron de diversité taxonomique et seulement analyser le patron de diversité fonctionnelle sera insuffisant pour mettre en évidence l'importance de la limitation de dispersion puisqu'il est attendu dans les deux cas une agrégation taxonomique, qui est supportée dans le cas du filtrage environnemental par une agrégation fonctionnelle.

1.4.3.5 De l'importance de l'échelle spatiale considérée

Certains auteurs suggèrent de définir la structure de la diversité d'une communauté à différentes échelles spatiales (Münkemüller *et al.* 2012; Shen *et al.* 2013) plutôt que de définir la diversité alpha pour la communauté entière. Pour une même diversité globale, une communauté peut être structurée en mosaïque de plaques monospécifiques, la diversité locale sera faible, alors qu'une autre communauté peut être uniformément distribuée, la diversité sera alors constante partout (Shimatani 2001a). De plus, puisque de multiples processus interagissent et opèrent à différentes échelles spatiales, il est attendu que les processus d'assemblage aient des signatures spatiales à différentes échelles spatiales (Levin 1992; Weiher & Keddy 1995; Swenson *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009). L'analyse des patrons de diversité à différentes échelles spatiales peut mettre en évidence des processus aux signatures spatiales antagonistes. Considérons par exemple que du filtrage environnemental et de la compétition interagissent avec la même importance relative dans l'assemblage d'une communauté, il est fort probable que leurs signatures spatiales antagonistes se compensent et qu'on observe un patron de diversité fonctionnelle similaire à celui attendu sous l'hypothèse nulle. Alors qu'on pourrait les mettre en évidence en étudiant le patron de diversité fonctionnelle à différentes échelles spatiales, sachant que l'effet des interactions biotiques est attendu aux petites distances qui correspondent aux relations de voisinage entre espèces alors que l'effet du filtrage environnemental est attendu à des échelles plus larges correspondant aux échelles des hétérogénéités environnementales.

1.4.3.6 Prise en compte de l'hétérogénéité environnementale

Enfin, il est important de considérer l'hétérogénéité environnementale des milieux dans lesquels on étudie les communautés puisque un fort filtrage environnemental face à cette hétérogénéité environnementale peut masquer d'autres processus (par exemple Bagchi *et al.* 2011; Kraft *et al.* 2015). Un moyen de considérer l'hétérogénéité environnementale est d'analyser les patrons de diversité dans des sous régions homogènes de la zone d'étude (Pélissier & Goreaud 2001). La prise en compte de l'hétérogénéité environnementale peut permettre de distinguer l'importance relative de la limitation de dispersion et du filtrage environnemental face à un patron de diversité taxonomique agrégé. En effet, on s'attend à observer une agrégation spatiale indépendamment de l'habitat dans le cas de la limitation de dispersion alors que dans le cas du filtrage environnemental on s'attend à observer l'agrégation spatiale lorsqu'on considère les hétérogénéités environnementales et pas lorsqu'on travaille au sein d'habitats homogènes (Réjou-Méchain & Hardy 2011).

1.5 Objectifs de la thèse et structure du manuscrit

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre les processus d'assemblage qui influencent la répartition spatiale locale et donc la coexistence de nombreuses espèces d'arbres en forêts tropicales. Et plus particulièrement au sein de la communauté d'arbres sur le site expérimental de Paracou qui regroupe 613 morpho-espèces et 135 à 160 espèces par hectare.

Pour ce faire, nous proposons une approche intégrative afin de pallier aux complexités liées à l'inférence des processus via les patrons de distribution des arbres (présentés dans le chapitre 1.4). Cette approche consiste à étudier dans un premier temps les distributions d'abondance et de performance des arbres dans une analyse espèce par espèce, afin de caractériser la distribution des espèces communes par rapport à leur niche fondamentale. L'approche intégrative consiste ensuite à tester l'implication des processus d'assemblage à partir de patrons de diversité de la communauté entière (i) en considérant les trois facettes de la diversité (taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique), (ii) à différentes échelles spatiales et (iii) en tenant compte de l'hétérogénéité environnementale qui structure une majorité d'espèces. Cette approche intégrative associée à la qualité des données du site d'étude vise une précision quant à l'inférence des processus. Le document est articulé en trois parties, qui prennent la forme d'articles publiés ou en voie de soumission.

Dans le deuxième chapitre, je cherche à isoler les variables environnementales importantes dans la stratification de l'environnement et dans la structuration de la distribution d'une majorité d'espèces. La définition des hétérogénéités environnementales est essentielle afin de comprendre la distribution des espèces en fonction des conditions abiotiques. Pour cela, j'utilise une méthode de corrélation spatiale prenant en compte l'autocorrélation spatiale des variables biologiques. Cette analyse a permis d'identifier deux habitats distincts (les plateaux et les bas-fonds) via

l'altitude relative par rapport au cours d'eau le plus proche. Ces habitats traduisent des caractéristiques hydrologiques et pédologiques contrastées; avec les plateaux bien drainés et peu fertiles et les bas-fonds hydromorphes et fertiles. Trois quart des espèces les plus communes sont réparties préférentiellement sur l'un des deux habitats. La distinction de ces deux habitats et des guildes d'espèces associées à ces habitats sera utilisée dans la suite de mon travail. Ce travail est publié dans la revue PlosOne.

Dans le troisième chapitre, je teste si la forte association d'habitat observée face au gradient d'altitude relative dans le précédent chapitre concorde avec une distribution différentielle de performance face à ce même gradient. Auquel cas, on peut parler de préférence d'habitats, sinon cela suggère que des processus décalent la distribution des espèces par rapport à leur habitat optimal. Pour tester cette hypothèse j'ai modélisé la vitalité des arbres à partir de données de croissance sur 22 ans en éliminant les facteurs intrinsèques de la croissance. Les distributions d'abondance et de performance sont discordantes, et aucune des 70 espèces étudiées ne présentent d'optimum de performance face aux propriétés hydrologiques et chimiques des sols. De plus, les résultats suggèrent que les distributions d'espèces soient structurées face à la dynamique des chutes d'arbres et soient renforcées par la limitation de dispersion. Ce travail est en voie de soumission, nous visons la revue Ecology & Evolution.

Dans le quatrième chapitre, je propose une méthodologie afin d'améliorer l'inférence des processus d'assemblage via des patrons de diversité de toutes les espèces de la communauté, analysés à différentes échelles spatiales, en intégrant les trois facettes de diversité (taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique) et en considérant l'hétérogénéité environnementale. Je valide d'abord cette méthode via des patrons de diversité simulés séparément et en combinaison. Ensuite, l'utilisation de cette méthode sur la communauté d'arbres de Paracou permet de mettre en évidence l'importance de la limitation de dispersion dans la structuration de la communauté. Ce travail est en voie de soumission, nous visons la revue Ecological Monographs.

1.6 Description de la Guyane

1.6.1 Situation géographique

La Guyane française est le plus grand département français par sa superficie (83 534 km²) et est située en Amérique du Sud, bordée du Suriname à l'Ouest, du Brésil au Sud et à l'Est, et de l'océan Atlantique au Nord (coin droit de la Fig. 1-5).

1.6.2 L'environnement physique

La Guyane française appartient au plateau des Guyanes, entité géologique formée au Précambrien, délimité au Sud-Est par l'Amazonie dans la province brésilienne d'Amapa, et à l'Ouest par le delta de l'Orénoque au Venezuela. Le relief guyanais est assez bas (avec une altitude maximale de 851m), principalement caractérisé par une alternance de vallées peu profondes et humides (Epron *et al.* 2006) qui sont parsemées de quelques collines. Les sols sont principalement de type acrisol (FAO 2006) mais Guitet *et al.* (2013) ont décrit plus finement les caractéristiques géomorphologiques des sols guyanais (Fig. 1-5).

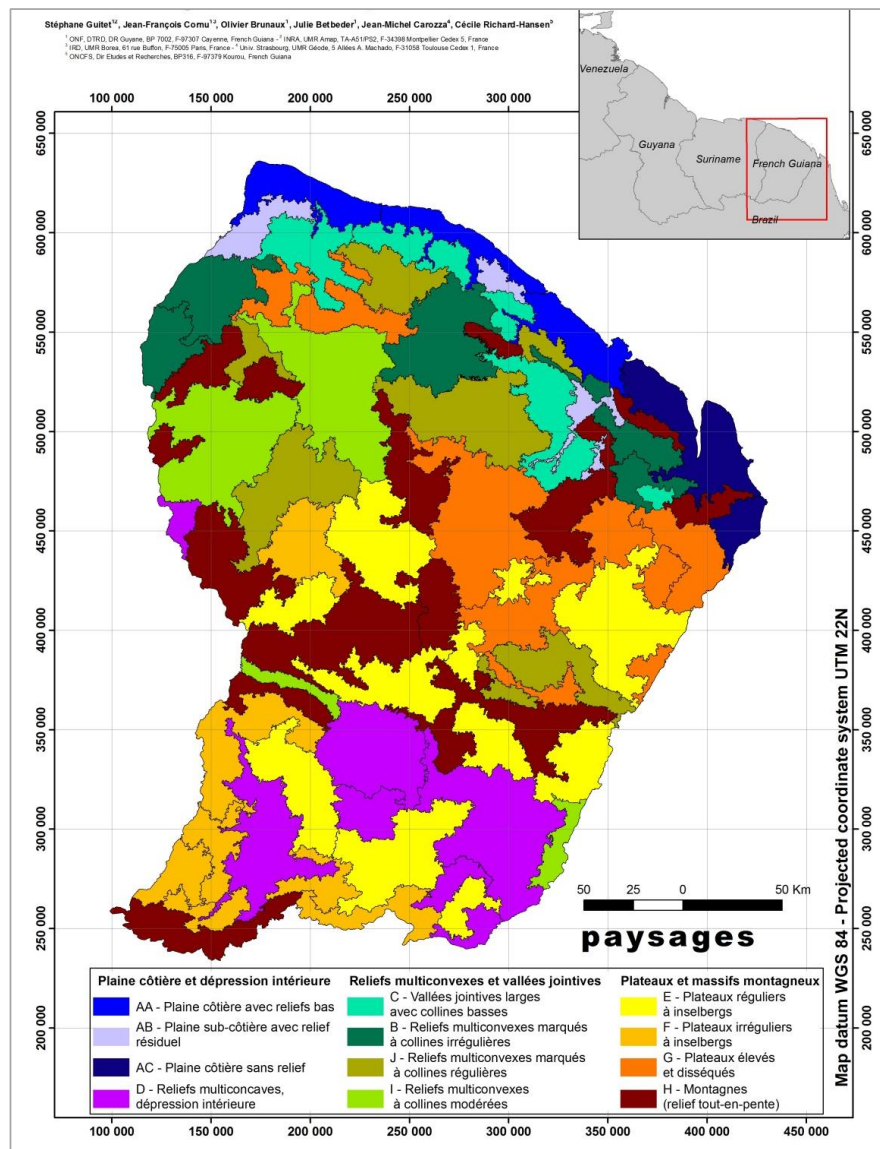


Figure 1-5. Paysages géomorphologiques de Guyane française

(Carte réalisée par Stéphane Guitet)

1.6.3 Le climat

Située entre 2 et 6° de latitude Nord, la Guyane subit un climat équatorial qui est plus influencé par le régime des pluies que par des variations saisonnières de températures. Les précipitations moyennes sont comprises entre 2000 et 4000 mm par

an et montrent une variabilité spatiale et temporelle. En effet, il y a deux gradients décroissants de précipitations d'Est en Ouest et du Nord au Sud (Fig. 1-6) ainsi qu'une variabilité saisonnière importante (Fig. 1-7), alors que la température est peu variable saisonnièrement, avec une moyenne annuelle de 26.1°C (Fig. 1-8). Les variations saisonnières de précipitations sont dues au déplacement de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC), définie comme la zone de contact des vents de l'anticyclone des Açores et des vents de l'anticyclone de Sainte-Hélène. La rencontre de ces deux masses d'air crée une dépression qui entraîne la formation de cumulonimbus responsables des pluies tropicales. Ainsi lorsque la ZIC est au-dessus de la Guyane, elle provoque des épisodes pluvieux, et les oscillations de la ZIC déterminent les saisons, à savoir, une saison sèche de août à mi-novembre, puis une saison humide de mi-novembre à juillet, interrompue par une courte période de baisse des précipitations vers le mois de mars, nommée le « petit été de mars ».

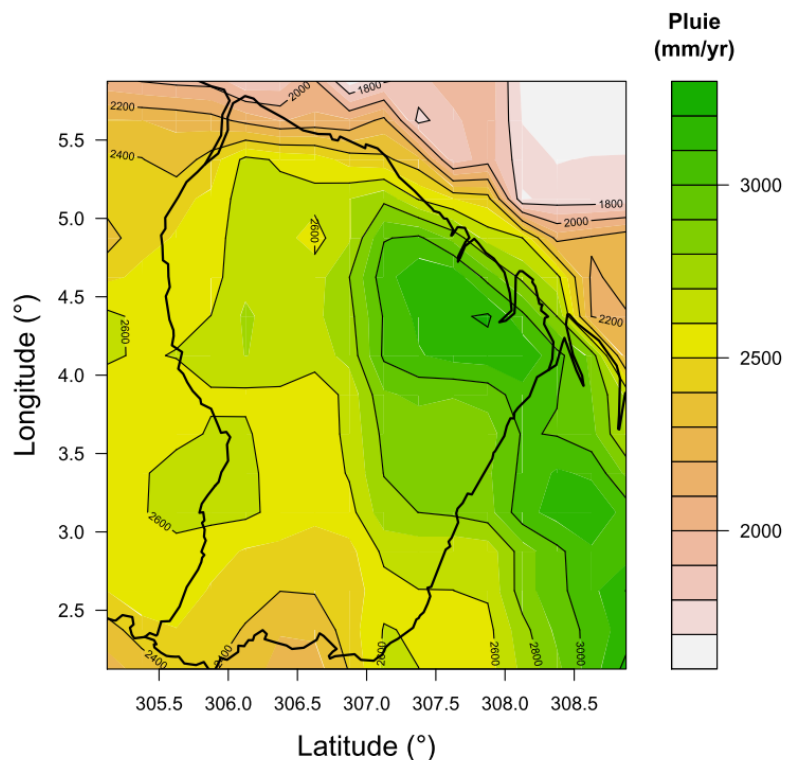


Figure 1-6. Carte des précipitations moyennes annuelles en Guyane

Carte réalisée à partir des données satellites TRMM (Tropical Rainfall Measurements Mission) mensuelles sur la période 1998-2011 <http://disc.gsfc.nasa.gov/precipitation/>.

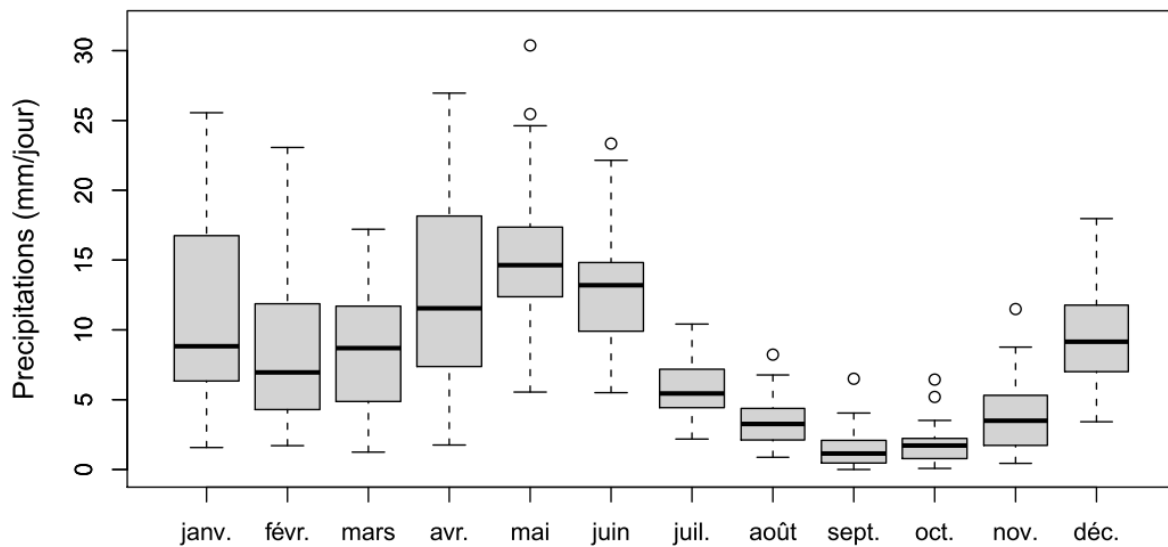


Figure 1-7. Evolution saisonnière de la pluviométrie mensuelle.

Evolution mesurée à la station de Pointe-Combi (15 km à l'ouest du site de Paracou) sur la période 1981-2011.

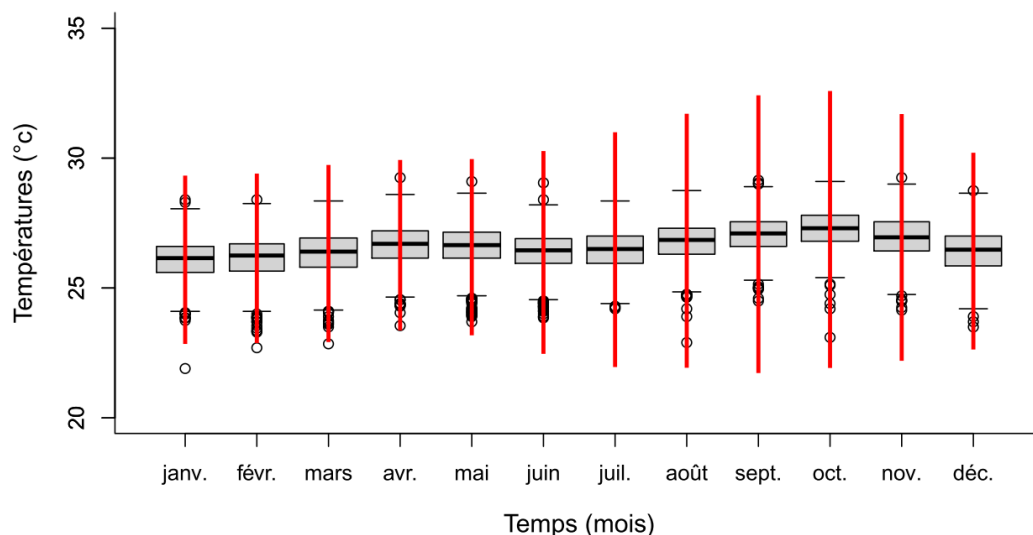


Figure 1-8. Evolution saisonnière des températures mensuelles

Evolution mesurée à la station Pointe-Combi (15 km à l'ouest du site de Paracou) sur la période 1981-2011. L'amplitude de température est plus importante en saison sèche (août-novembre).

1.6.4 L'environnement biologique

La forêt tropicale humide recouvre 95% du territoire de la Guyane, ce qui en fait le massif forestier français le plus important (80 000 km²). Cette forêt renferme une diversité considérable. Au niveau de la faune, à ce jour il est répertorié 500 espèces de poissons, 190 mammifères, 740 d'oiseaux, 16 de reptiles, 110 d'amphibiens. Au niveau de la flore, 1 800 espèces d'arbres sont inventoriées et 80 à 240 espèces d'arbres sont observées par hectare selon les sites en Guyane (Baraloto *et al.* 2012c). Soixante-huit familles botaniques d'arbres ont été recensées en Guyane dont les *Fabaceae*, *Lecythidaceae*, *Sapotaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Lauraceae*, *Apocynaceae*, *Burseraceae*.

L'abondance des différentes familles est très variable dans ces forêts mais des tendances existent, telles qu'une dominance des *Caesalpinoideae* dans les forêts septentrionales de Guyane et une dominance des *Burseraceae* dans les forêts méridionales de Guyane. Récemment, les tendances floristiques au niveau de la Guyane ont été mises en lien avec les caractéristiques géomorphologiques des sols guyanais (Guitet *et al.* 2015), donnant lieu à une description de différents habitats forestiers (Guitet 2015).

1.6.5 La population

La population est principalement concentrée sur le littoral et le long des deux fleuves qui délimitent les frontières de la Guyane, respectivement à l'Ouest le long du Maroni et à l'Est le long de l'Oyapock. Ce département est faiblement peuplé, avec une estimation de la population en 2015 qui était de 254 541 habitants (INSEE 2015), mais il est prévu que la population augmente jusqu'à 425 000 habitants d'ici 2030 (INSEE 2001). Cette hausse démographique est la principale menace de déforestation en Guyane. En effet, la déforestation est relativement faible en Guyane, de l'ordre de 2 500 hectares par an (Camille Dézecache, comm. pers.). L'exploitation forestière pour la production de bois-d'œuvre en Guyane est relativement faible, règlementée et réduite au domaine forestier permanent géré par l'Office National des Forêts (ONF). A ce jour, l'activité aurifère représente un quart de la déforestation totale en Guyane (Camille Dézecache, comm. pers.).

1.6.6 La forêt guyanaise, une forêt privilégiée pour comprendre l'assemblage des communautés d'arbres

Les forêts guyanaises confèrent un triple intérêt pour l'étude de la structuration spatiale des arbres. Premièrement, la diversité de ces forêts, liée au fait que ce sont des forêts tropicales humides et qu'elles sont situées dans la région du monde la plus diverse, confère un intérêt à part entière. Deuxièmement, l'extrêmement faible densité de population dans ces forêts et indirectement la faible déforestation font que ces forêts sont relativement bien préservées. Troisièmement (et paradoxalement avec le point précédent), il est important de bien comprendre le fonctionnement de ces forêts actuellement afin de pouvoir prendre des mesures de gestion adéquates face à l'augmentation de la population guyanaise. En effet, la hausse démographique augmentera la pression des activités humaines sur le milieu forestier, par la production de bois, la chasse, la cueillette, l'agriculture, l'utilisation de la biomasse à des fins énergétiques ou encore l'exploitation aurifère.

1.7 Le site de Paracou

1.7.1 Le dispositif expérimental de Paracou

Le dispositif expérimental de Paracou (<http://paracou.cirad.fr/>) est installé sur la commune de Sinnamary (5°18'N, 52°55'W) depuis 1984, il est constitué de 15 parcelles de 6.25 hectares chacune et d'une parcelle de 25 hectares (Fig. 1-9). Certaines de ces parcelles ont été soumises à des traitements d'exploitation forestière, il y a trois traitements différents correspondant à une exploitation plus ou moins intense. Les autres parcelles n'ont pas subi de traitement, ce sont les parcelles témoins (parcelles 1, 6, 11, 13, 14, 15 et 16), durant cette étude nous travaillerons sur les 6 parcelles témoins de 6.25 hectares, excluant la parcelle 16 qui est de 25 hectares afin de pouvoir considérer chaque parcelle comme un réplica. Le site était initialement conçu pour étudier l'impact de l'exploitation forestière, et répondre à des questions de sylviculture, aujourd'hui Paracou est utilisé pour étudier le fonctionnement des écosystèmes forestiers guyanais en général.

1.7.2 Le cadre physique de Paracou

La forêt de ce site est une forêt tropicale de plaine qui est située sur des sols de schiste de Bonidoro parsemés de veines de pegmatites et sur une formation métamorphique Précambrienne (Epron *et al.* 2006), ces sols correspondent aux acrisols (FAO 2006). A Paracou le gradient altitudinal est peu important, dont l'altitude absolue maximale est de 41.7 m, mais il induit des régimes hydriques contrastés le long des versants (Daws *et al.* 2002; Baraloto *et al.* 2007). Ces régimes hydriques ont été décrits dans une typologie du drainage et mis en relation avec la composition floristique sur un site géographiquement proche de Paracou qui présente un type de sol similaire à notre site d'étude (Sabatier *et al.* 1997; Péliissier *et al.* 2002).

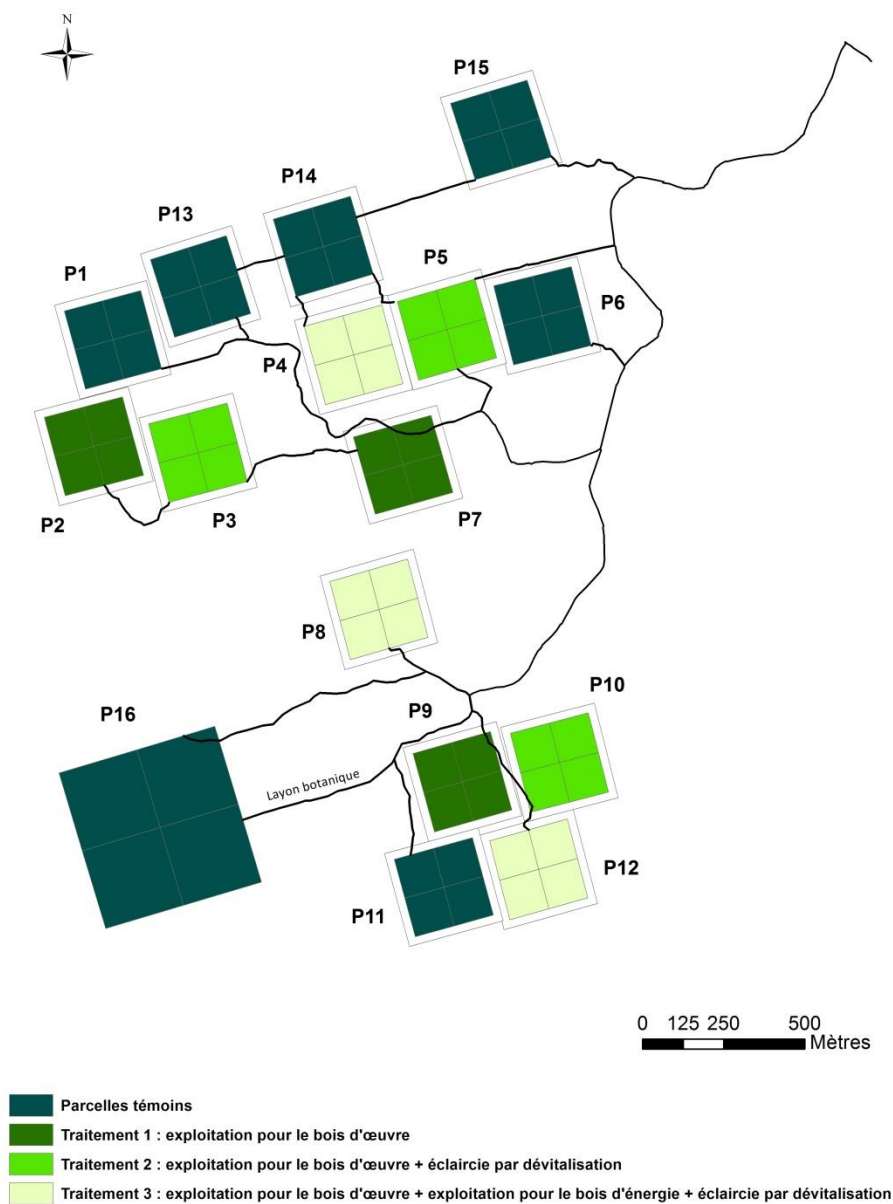


Figure 1-9. Les parcelles du site expérimental de Paracou

Le site expérimental de Paracou est situé en Guyane française, près de Sinnamary. Il a été créé en 1984 et depuis, les parcelles 1 à 12 sont suivies. Les parcelles 13 à 16 ont été ajoutées en 1990. Différentes intensités de traitements sylvicoles ont été appliquées sur les parcelles, et certaines parcelles n'ont pas été traitées pour servir de témoins.

1.7.3 Les données disponibles

Une emprise LiDAR (Light Detection And Ranging) de Paracou est disponible (<http://vmcebagn-dev.ird.fr/geonetwork/srv/eng/search#|575eabd9-8ef6-402a-a7e3-4f9c2102e809>). Le LiDAR est une télédétection par laser qui est utilisée en écologie via un laser aéroporté afin de décrire l'altimétrie d'une zone. Il est facile de dériver des caractéristiques topographiques à partir de ces données altimétriques, dont les plus utilisées sont le Modèle Numérique de Terrain (MNT) qui correspond à l'altitude absolue du sol, ou le Modèle Numérique de Canopée (MNC) qui correspond à l'altitude de la canopée. Il est aussi possible de dériver des données sur la structure des peuplements (Vincent *et al.* 2012). La dernière mesure LiDAR effectuée date de 2013, mais dans cette étude nous avons utilisé celle de 2009.

Les caractérisations pédologiques des parcelles de Paracou (caractérisations morphologique, hydrologique, de fertilité, du drainage) sont entreprises depuis 2004 via des travaux par exemple de Vincent Freycon, Bruno Ferry et Mathilde Desprez. Ces travaux regroupent une quantité importante de données qui sont intéressantes à mettre en lien avec les données floristiques de Paracou car uniquement le fonctionnement pédologique de ce site n'a rien d'innovant face à d'autres travaux pédologiques réalisés en Guyane (Boulet, 1979). Durant cette thèse, à partir de données ponctuelles de fertilité des sols, récoltées par Vincent Freycon, j'ai créé par krigeage des cartes continues de la fertilité des sols sur les 6 parcelles témoins de Paracou (cf. chapitre 2).

Chaque année, depuis le milieu des années 1990, l'inventaire des arbres des six parcelles témoins de 6.25 hectares de Paracou est effectué. Lors de cet inventaire, (i) la circonférence de tous les arbres dont le diamètre à 1.30m de hauteur (DBH : diameter at breast height) est supérieur ou égal à 10 cm est mesurée, avec une précision de 0.5 cm, (ii) les arbres recrutés, qui n'étaient pas dans l'inventaire l'année précédente, sont déterminés et leur coordonnées ajoutées ; (iii) les arbres morts par rapport à l'inventaire de l'année précédente sont notés morts et le type de mort est relevé (sur pied, chablis primaire ou secondaire). Pour les arbres avec de gros contreforts ou un tronc de forme particulière, la mesure du diamètre est rehaussée. Ainsi, grâce à cet inventaire, toutes les espèces qui ont un DBH supérieur ou égal à 10 cm sont spatialement référencées, mesurées et déterminées botaniquement. La détermination botanique des arbres est faite jusqu'au niveau de l'espèce à l'aide d'échantillons à l'herbier régional de Cayenne (<http://herbier-guyane.ird.fr/>) par des botanistes. Dans cette étude nous avons utilisé les données de l'inventaire le plus récent au moment de réaliser les analyses, qui date de 2013. Cet inventaire contient 56 874 arbres de 613 morpho-espèces de 226 genres et 65 familles, et si l'on considère uniquement cet inventaire pour les 6 parcelles témoins de 6.25 hectares il y a 21 957 arbres de 474 morpho-espèces de 201 genres et 62 familles (dont les dominantes sont les *Lecythidaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Fabaceae* et *Sapotaceae*). L'inventaire annuel permet de suivre la dynamique individuelle des arbres depuis 1990.

Durant le projet BRIDGE (Bridging Information on Tree Diversity in French Guiana, and a Test of Ecological Theories ; <http://bridge.ecofog.gf/index.html>) 17 traits

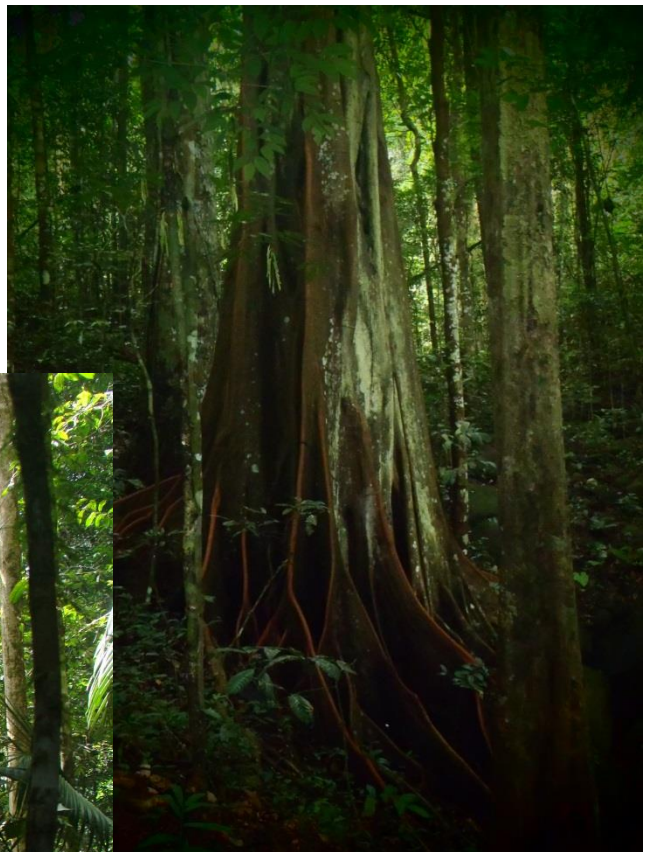
fonctionnels (morphologiques et physiologiques) ont été mesurés et l'ADN a été séquencé sur 4 672 individus de 688 espèces d'arbres réparties sur neuf sites en Guyane dont Paracou (Baraloto *et al.* 2012a). Il en résulte qu'une valeur moyenne de trait fonctionnel par espèce et un arbre phylogénétique basé sur des séquences moléculaires sont disponibles à l'échelle régionale de la Guyane pour toutes les espèces étudiées pendant le projet BRIDGE. Pour la majorité des espèces de Paracou, des données fonctionnelles sont disponibles et en accès libre dans la base de données TRY (<https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>). L'arbre phylogénétique utilisé dans cette étude correspond à celui basé sur les séquences moléculaires (Baraloto *et al.* 2012a) sur lequel j'ai ajouté de nouvelles espèces présentes dans notre étude mais pour lesquelles nous n'avions pas de séquences génétiques. J'ai ajouté ces espèces comme des espèces sœurs par polytomie au rang taxonomique le plus proche. Enfin j'ai mis à jour la nomenclature des espèces dont les séquences moléculaires sont disponibles.

1.7.4 Paracou un site d'étude privilégié

La qualité du jeu de données de ce dispositif de par la régularité et la précision des mesures ainsi que de la quantité de données (pédologique, topographiques, positionnement des arbres, descriptions taxonomique, fonctionnelle, phylogénétique et dynamique des arbres...) confère un cadre exceptionnel afin de mieux comprendre le fonctionnement des forêts tropicales guyanaises et afin d'étudier précisément les processus permettant la coexistence des espèces. En effet, ce site est idéal afin de réaliser l'approche intégrative proposée précédemment pour comprendre l'assemblage des communautés d'arbres à partir de patrons de diversité car (i) les parcelles sont assez larges (6.25 hectares) pour tester l'importance relative des 3 types de processus non stochastiques impliqués dans l'assemblage des communautés, (ii) l'importante disponibilité des données sur ce site d'étude (données environnementales, botaniques, fonctionnelles, phylogénétiques) permettent de tester différentes hypothèses relatives aux théories de la coexistence, (iii) le positionnement des espèces dans l'espace nous permet d'aborder les questions d'assemblage des communautés dans l'espace et de démêler les processus à partir des échelles spatiales, (iv) la disponibilité de données dynamiques nous permet d'approcher les performances des individus, et enfin (v) la réalisation de l'analyse sur six parcelles nous sert de réplication afin de tirer de potentielles généralités sur l'assemblage des communautés d'arbres.

Chapitre 2 : Forte association d'habitat le long d'un gradient altitudinal

*(photos prises dans un bas-fond pour
celle de gauche et dans un plateau pour
celle de droite).*



Pervasive local-scale tree-soil habitat association in a tropical forest community

Elodie Allié^{1*}, Raphaël Pélissier², Julien Engel³, Pascal Petronelli⁴, Vincent Freycon⁵, Vincent Deblauwe⁶, Laure Soucémarianadin⁷, Jean Weigel⁸, Christopher Baraloto^{9,10}

¹ Université des Antilles et de la Guyane, UMR EcoFoG, Kourou, France;

² IRD, UMR AMAP, Montpellier, France

³ CNRS, UMR EcoFoG, Kourou, France

⁴ Cirad, UMR EcoFoG, Kourou, France

⁵ Cirad, UPR BSEF, Montpellier, France

⁶ UMR Diade, Montpellier, France

⁷ Cirad, UMR EcoFoG, Kourou, France

⁸ AgroParisTech, UMR EcoFoG, Kourou, France

⁹ INRA, UMR EcoFoG, Kourou, France

¹⁰ International Center for Tropical Botany, Department of Biological Sciences, Florida International University, Miami, FL, USA

*Corresponding author. E-mail: elodie.allie@ecofog.gf

2.1 Abstract

We examined tree-soil habitat associations in lowland forest communities at Paracou, French Guiana. We analyzed a large dataset assembling six permanent plots totaling 37.5 ha, in which extensive LiDAR -derived topographical data and soil chemical and physical data have been integrated with precise botanical determinations. Map of relative elevation from the nearest stream summarized both soil fertility and hydromorphic characteristics, with seasonally inundated bottomlands having higher soil phosphate content and base saturation, and plateaus having higher soil carbon, nitrogen and aluminum contents. We employed a statistical test of correlations between tree species density and environmental maps, by generating Monte Carlo simulations of random raster images that preserve autocorrelation of the original maps. Nearly three fourths of the 94 taxa with at least one stem per ha showed a significant correlation between tree density and relative elevation, revealing contrasted species-habitat associations in term of abundance, with seasonally inundated bottomlands (24.5% of species) and well-drained plateaus (48.9% of species). We also observed species preferences for environments with or without steep slopes (13.8% and 10.6%, respectively). We observed that closely-related species were frequently associated with different soil habitats in this region (70% of the 14 genera with congeneric species that

have a significant association test) suggesting species-habitat associations have arisen multiple times in this tree community. We also tested if species with similar habitat preferences shared functional strategies. We found that seasonally inundated forest specialists tended to have smaller stature (maximum diameter) than species found on plateaus. Our results underline the importance of tree-soil habitat associations in structuring diverse communities at fine spatial scales and suggest that additional studies are needed to disentangle community assembly mechanisms related to dispersal limitation, biotic interactions and environmental filtering from species-habitat associations. Moreover, they provide a framework to generalize across tropical forest sites.

2.2 Introduction

The assembly of tropical tree communities remains a subject of rich historical debate (Wright 2002). Notably, the importance of assembly processes may vary greatly between localities studied (Condit *et al.* 2002) and may interact at different spatial scales in a given locality (Weiher & Keddy 1995; Swenson *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009). The high beta and gamma diversity of tropical tree communities, with species pools in the hundreds to thousands at large spatial scales (> 100 ha), is perhaps not surprising given the high degree of environmental heterogeneity and frequency of geographic barriers at these landscape scales (Condit *et al.* 2002; Tuomisto *et al.* 2003; Brown *et al.* 2013; ter Steege *et al.* 2013). However, the large number of species that occur at small spatial scales suggests that habitat partitioning at broad scale alone is insufficient to explain local tree species diversity (Harms *et al.* 2001; Baraloto & Goldberg 2004). More controversy exists regarding the extent to which processes such as environmental filtering structure local communities at small spatial scales (< 100 ha). Increasing evidence implicates biotic interactions exerting strong controls on local community structure in tropical forests (Comita *et al.* 2010; Mangan *et al.* 2010; Bagchi *et al.* 2014). However, other studies demonstrate the importance of small-scale environmental heterogeneity in shaping local community structure (Harms *et al.* 2001; Baldeck *et al.* 2013; Garzon-Lopez *et al.* 2013; Horn *et al.* 2015; Vleminckx *et al.* 2015) by environmental filtering. Consensus is therefore lacking regarding the frequency with which tree species distributions are constrained to particular habitats, with evidence for species-habitat association of tropical trees ranging from 25–82% (Bohlman *et al.* 2008). We submit that the existing discord may be due to differences in scale and in the methods used (Cottenie 2005; Bohlman *et al.* 2008).

The diversity in methods employed to examine species-habitat associations in tropical tree communities has developed to respond to two major challenges. First is the characterization of habitats, ranging from simple classifications of broad habitat types (Fine & Ree 2006; Baraloto *et al.* 2007) to definitions of complex multivariate gradients (Baldeck *et al.* 2013). Several authors argued that it is necessary to integrate not only topography but also soil fertility gradients to capture fine scale associations within

diverse tree communities (John *et al.* 2007; Bohlman *et al.* 2008; Baldeck *et al.* 2013; Xia *et al.* 2015). A second challenge involves the decoupling of inherent autocorrelation in species and/or habitat spatial structure. Indeed, most ecological variables were spatially autocorrelated and the majority of tropical tree species have aggregated population structures at some spatial scale (Condit *et al.* 2000; Plotkin *et al.* 2000; Kraft *et al.* 2008; Garzon-Lopez *et al.* 2013; Traissac & Pascal 2013). Aggregated patterns may result either from a functional dependence between species requirements and habitat characteristics, from inherent population dispersal dynamics or from inter-specific interactions, all processes being actually in action to determine the observed spatial patterns featuring the realized species niches. It follows that apparent species-habitat concordance may exist even when species and habitat are independently spatially structured, making most statistical tests of species-habitat associations that assume independence of observations too liberal (Dray *et al.* 2012). Several methods have been proposed to overcome this bias and to appropriately define species-habitat associations. The most popular in ecology is probably the torus translation test (Harms *et al.* 2001), which rotates environmental maps while maintaining the spatial structure of tree populations. However, the torus translation test provides inflated type I error rates in case of highly correlated data because of the introduction of artificial linear frontiers when wrapping back the edge of the map onto the torus (Deblauwe *et al.* 2012). A novel method is instead proposed by (Deblauwe *et al.* 2012), based on an image synthesis technique that preserves autocorrelation of original maps when building the probability distribution of the test statistics (Pearson's correlation coefficient when the two maps are raster images) thus providing an unbiased test of spatial association. However this new technique has never been applied for robustly testing systematic species-habitat associations in ecological communities.

A major challenge in tropical community ecology remains extrapolating from the tens or hundreds of focal species whose abundance permits analysis of habitat preferences (Bohlman *et al.* 2008; Baldeck *et al.* 2013; Garzon-Lopez *et al.* 2013), to the tens of thousands of species estimated to occur in most tropical regions (Fine *et al.* 2006; ter Steege *et al.* 2013). We might extrapolate patterns of habitat preferences to understudied taxa using the less-intensive description of functional strategies of these taxa, which are hypothesized to correlate with species distributions (Engelbrecht *et al.* 2007; Comita & Engelbrecht 2009; Russo *et al.* 2010). For example, across broad environmental gradients, leaf and wood tissues tend to be more dense in habitats with limited soil nutrients and increased drought stress (Fortunel *et al.* 2014). Across local topographic gradients that represent differences in light availability and forest turnover rate, Ferry *et al.* (2010) predict species composition dominated by light-wooded fast-growing species on seasonally inundated bottomlands and by dense-wooded slow-growing species on plateaus.

Here we integrate the novel correlation test based on image synthesis to assess species-habitat associations with a comprehensive dataset of replicated permanent plots, large enough (6.25 ha each) to study the local distribution of species across broad gradients of topography, soil hydrology and fertility. We analyze the distribution of

more than 15,800 trees of 94 species in 37.5 ha of lowland forest to understand how environmental heterogeneity correlates with the spatial distribution of species at a local scale. In particular, we address the following questions:

Which environmental factors (topography, soil hydrology and soil fertility) contribute to fine-scale heterogeneity, and how??

How frequent is species-habitat association across these environmental gradients?

Which environmental factors filter tree species distributions, and how?

To what extent do environmental gradients filter for species with similar functional strategies?

We discuss how we can generalize from our results to a more comprehensive evaluation of how environmental heterogeneity shapes tropical tree community structure.

2.3 Materials and methods

2.3.1 Study site

The study site is located at the Paracou experimental station (5°18'N, 52°55'W), a lowland tropical rain forest in French Guiana (Fig. 1-9). Nearly 60% of the 3160 mm annual precipitation falls during the period between mid-April and mid-June, and less than 50 mm per month in September and October (Bonal *et al.* 2000). This site is located on schist soils with veins of pegmatite and along a Precambrian metamorphic formation called the Bonidoro series (Epron *et al.* 2006), corresponding to acrisols in the WRB international soil classification (FAO 2006). Some topographic variation exists within this site, with absolute altitudes ranging from 0 to 41.7 m, and slope from 0 to 18 degrees relatives to the horizontal. Soil conditions are heterogeneous at Paracou, and several studies have indicated that many soil physical and chemical properties are correlated with topographic position (Sabatier *et al.* 1997; Baraloto *et al.* 2007; Ferry *et al.* 2010). The site contains high species diversity, with 160 species per hectare (Baraloto *et al.* 2012a). Six 6.25 ha permanent plots (totaling 37.5 ha) were established across ca. 50 km² at the site (Fig. 1-9) and have been inventoried bi-annually since the mid-1990s. Here we concentrate on the most recent inventory of these plots in 2013.

2.3.2 Botanical data

All species with stem ≥ 10 cm in Diameter at Breast Height (DBH) have been identified for the 22,810 trees in the six studied plots, with vouchers determined at the regional herbarium (CAY) and by appropriate taxonomic specialists. A total of 508 distinct morpho-species was identified in this dataset. For this study, we selected species based on several criteria. First, we restricted our analysis to the more common species to avoid spurious species-habitat associations detected for rare taxa. We selected species based on (i) an overall density above one individual per hectare

(Pitman *et al.* 2001) and (ii) at least one individual in each of the six 6.25-ha plots. Second, we removed the two common palm species (*Oenocarpus bataua* and *O. bacaba*) from the analysis to restrict our comparison to the guild of dicots. The resulting dataset contained 94 species from 67 genera and 30 families (with dominant families *Lecythidaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Fabaceae*, *Sapotaceae*), representing 15,823 individuals (Annexes 1-1). Four of these taxa are morphospecies that are in the process of taxonomic description (*Chaetocarpus* sp. 1, Euphorbiaceae; *Symphonia* sp. 1, *Tovomita* sp. 2 (DS), *Tovomita* sp. P4, Clusiaceae).

2.3.3 Environmental data

To test species-habitat associations we first created maps of environmental factors recognized to be representative of habitat heterogeneity and potentially important for the spatial structure of tree communities. In French Guiana, the local hydrological, physical and geochemical soil features resulting from the weathering process along topographic catenas have been recognized as predominant ecological factors acting on the tree community (Sabatier *et al.* 1997; Péliissier *et al.* 2002; Baraloto *et al.* 2007; Ferry *et al.* 2010). We thus derived continuous environmental maps related to topography, soil hydrology and fertility (Table 1 and Annexes 1-3) against which to contrast tree species distributions.

Table 1. Characteristics of environmental variables mapped to test species-habitat associations

Environmental Variables	Abbreviations	Soil characteristics	Description	Range	Units
Absolute elevation	AbsEl	topography	Digital terrain model (DTM) derived from LiDAR (Light Detection And Ranging) data	0–42	meters
Relative elevation	RelEl	topography	Relative altitude above the nearest stream	0–17	meters
Local slope angle	Slope	topography	Estimation of slope angle deviation from the horizontal plane	0–18	degrees
Wetness Index	Wetness	soil hydrology	Estimation of soil moisture	1–12	NA
Flow accumulation	FIAC	soil hydrology	Estimation of surface runoff	0–1800	NA
Total C content	C	organic matter	Concentration of total C content in soil	0–28	g.kg ⁻¹
Available content P	P	soil fertility	Concentration of available P content in soil	0–6	mg.kg ⁻¹
H exchangeable	H	acidity	Concentration of H exchangeable in soil	0–0,8	cmolc.kg ⁻¹
Al exchangeable	Al	acidity and toxicity	Concentration of Al exchangeable in soil	0,4–1,7	cmolc.kg ⁻¹
Base-cation saturation ratio	BS	soil fertility	Saturation of base-cation on CEC	4–13	%

Topography was described with absolute elevation, relative elevation from the nearest stream and local slope angle. Absolute elevation was calculated as a digital terrain model (DTM) derived from LiDAR (Light Detection And Ranging) data acquired across the Paracou site in October 2009. Relative elevation from the nearest stream, local slope angle, flow accumulation and wetness index were calculated from characteristics of DTM using the package “Terrain Analysis” from SAGA GIS (System for Automated Geoscientific Analyses Geographic Information Systems) software (Boehner *et al.* 2006). Relative elevation represents relative altitude above the nearest stream, which is likely to be more pertinent to local hydrological characteristics than absolute altitude. Local slope angle measures estimated deviation in relation to the horizontal plane. Hydrology was estimated as flow accumulation and wetness index. Flow accumulation estimates surface runoff with the Mass-Flux Method (Gruber & Peckham 2009). Wetness index estimates soil moisture content, computed as a function of local slope angle and the neighboring maximum values of drainage area (Boehner & Selige 2006).

Soil fertility was assessed from an average of 70 soil samples collected in each 6,25-ha plot between 2004 and 2006. Firstly, we sampled along catenas with topography as stratifying variables; and secondly in area locally under-sampled (S1a in S1 Text). Each soil sample was collected in the topsoil at 10–20 cm depth, using an hand-auger of 10 cm diameter. For each sample, thirteen chemical parameters were analyzed related to three soil characteristics: (i) organic matter with total C and N contents, and C/N ratio; (ii) soil nutrients with soil saturation of exchange bases (CEC, S, BS, Na, Mg, K, Ca) and available phosphorus content (P); and (iii) soil acidity with content of H and Al exchangeable. To reduce the number of variables we used a Principal Component Analysis (Annexes 1-2) to select five soil fertility variables (Table 1) considered to be representative of the three soil characteristics and to be important for the floristic composition (Sollins 1998; Phillips *et al.* 2003; Russo *et al.* 2005) directly or indirectly by reflecting physical constraints (Quesada *et al.* 2012). Thus we selected total C content, both chemical compounds related to soil acidity (H and Al exchangeable) because Al has also a toxic effect on plants (Scholl *et al.* 2004), the base-cation saturation ratio (BS) and the available P content. The latter two chemical variables represent nutrients available for plants that have heterogeneous and limited distribution at a local spatial scale, and so are considered as indicator of fertility in tropical soils (Townsend *et al.* 2008). We created raster maps of soil properties for each of the permanent sample plots using unbiased linear interpolation by kriging (Annexes 1-2).

2.3.4 Association test

To test pairwise association of spatially structured raster maps, we used a recently developed method that controls for bias due to spatial autocorrelation (Deblauwe *et al.* 2012). They proposed a Monte Carlo test of Pearson’s product-moment correlation coefficient between two maps (r_{obs}) based on replicated pairs simulated by an image synthesis technique that preserves the autocorrelation function of each

original map. We used 999 simulations to determine the p-value of each observed correlation between two raster maps. In our analysis, the p-value is considered as a continuous variable measuring “the strength of evidence against the null hypothesis” (Murtaugh 2014) of an absence of correlation between two raster maps. As p-values are bounded to 0.001 with 999 Monte Carlo simulations, we fitted a normal distribution to the simulated correlations (r_{sim}) from which we approximated the expected p-value that $|r_{obs}| > |r_{sim}|$. Maps were standardized by default to 32 x 32 cells, which corresponds to a resolution of 7.8 m per cell, achieved via data smoothing.

We used the image synthesis method in two ways. First, we examined correlations between pairs of environmental variables to understand relations between variables and to select key representative variables for subsequent analyses. This analysis was realized on plot 15 only, because it is the only plot which has relatively equal representation of contrasting topographic habitats (i.e., plateaus and bottomslopes). We then tested for species-habitat associations by examining correlations among the selected environmental variables and raster maps of species abundances for the 94 focal tree species. Density raster maps for each species were created by convoluting occurrence count of species per 7.8 m cell with a two-dimensional Gaussian with a standard deviation of 1.15 cells. A symmetric extension was applied before the convolution to prevent edge effect. Independent random synthetic images were generated for each plot, but we studied the correlation for each species-habitat association for all plots combined together.

2.3.5 Habitat preferences and growth strategies

We further examined if species with similar habitat preferences also shared functional strategies. We estimated growth strategy using three traits, the maximum diameter (90th percentile) across the permanent plot inventories; the maximum growth rate (90th percentile) in these inventories between 1991 and 2013 (Hérault *et al.* 2011); and the wood density measured as wood specific gravity (Fortunel *et al.* 2014). We conducted two analyses. First, we examined all 94 taxa, testing correlations (Spearman test) between our index of habitat preference: the p-value of the association test (Murtaugh 2014) and each of the three functional traits. Second, we used phylogenetically-independent contrasts of congeneric species pairs that exhibited contrasting habitat preferences. We used Wilcoxon signed-rank tests to determine if shifts in habitat preferences were consistently accompanied by shifts of functional trait values in the same direction.

2.3.6 Data analyses

Most analyses were realized with the free software R (R Core Team 2013) and more specifically with following packages: *raster* (Hijmans 2014), *rgdal* (Bivand *et al.* 2014) and *maptools* (Bivand & Lewin-Koh 2014) for cartographic tools; *RGeostats* (Renard *et al.* 2014) for kriging; SAGA GIS (System for Automated Geoscientific Analysis Geographic Information Systems) free terrain analysis software was used to create

hydrological maps from DTM (Boehner *et al.* 2006). MATLAB software (Inc 2010) was used to perform maps' association tests.

2.4 Results

2.4.1 Environmental variables of soil heterogeneity

Based on the results of environmental map association tests (Fig. 2-1), two variables were retained to describe soil heterogeneity: relative elevation and local slope angle. We observed two groups of variables (Wetness, P, FIAC, BS vs. AbsEI, Al, H, RelEI, C), which were positively correlated within each group and negatively correlated between groups. Local slope angle variable was negatively correlated with the first group and not correlated with the second group. We could thus contrast low elevation and hydromorphic areas corresponding to seasonally inundated bottomlands, against high elevation and non-hydromorphic areas corresponding to plateaus. Soil fertility variables were distributed accordingly, with fertile soils (high content of P and BS) on seasonally inundated bottomlands, and acidic soils rich in organic matter (high content of H, Al and C) on plateaus. To avoid redundancy in subsequent analyses, we chose only one variable to represent the two correlated groups. We selected relative elevation because it was easily derived from the LiDAR DTM and more consistently interpretable in terms of soil hydrological regime than absolute elevation. We also retained the local slope angle as a variable providing complementary information on soil features.

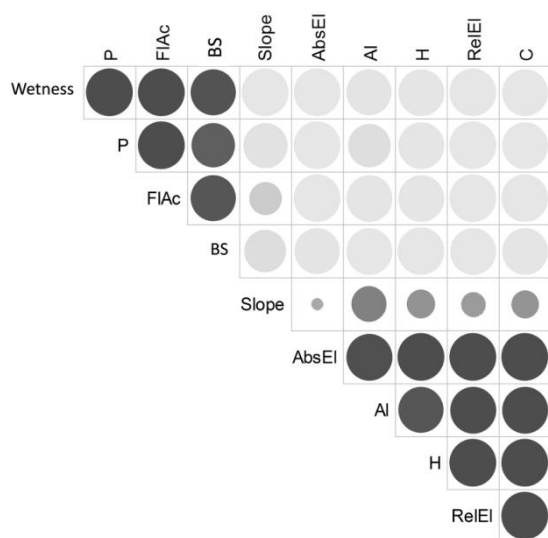


Figure 2-1. Correlation plot between environmental variables

The color of the circles indicates the sign of the correlation (highly positive in black to highly negative in light grey), while the size of circles indicates the level of statistical significance of the association test (the lower the p-value, the bigger the circle). Environmental variables are: wetness index (Wetness), available phosphorus content (P), flow accumulation (FIAC), base-cation saturation ratio (BS), local slope angle (Slope), absolute elevation (AbsEI), Al exchangeable (Al), H exchangeable (H), relative elevation (RelEI) and total C content (C).

2.4.2 Species distribution along environmental gradients

Habitat preferences explain the spatial structuration of a significant number of species (Table 2), with 74.5% of species significantly varying in abundance with relative elevation and 27.7% of species significantly varying in abundance with local slope angle. Contrasting habitat preferences with seasonally inundated bottomlands (24.5% of

species) and plateaus (48.9% of species) were detected across elevation gradient for the majority of species. Significant species preference (13.8%) or avoidance (10.6%) for slopes was also detected.

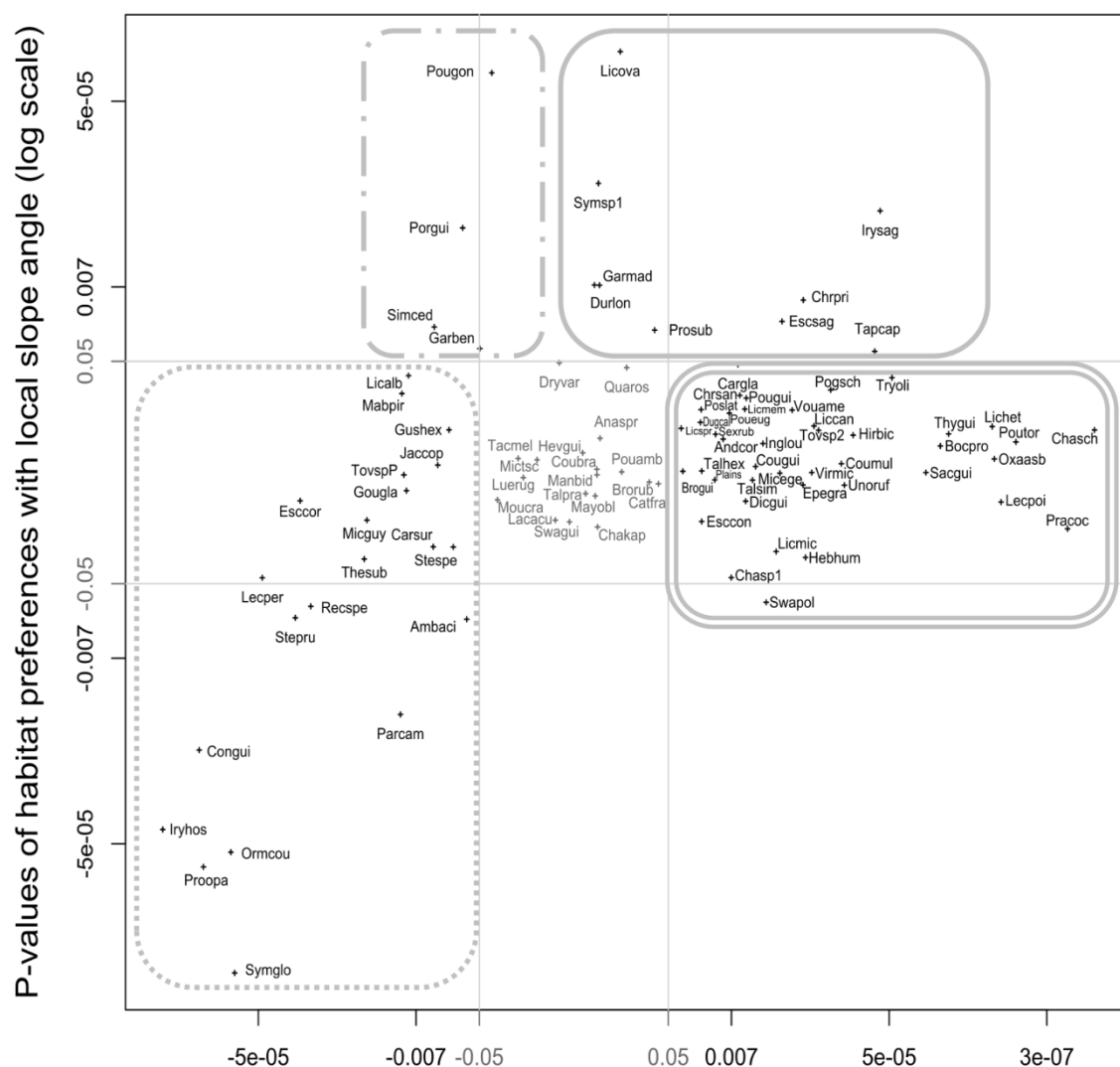
Table 2. Frequency of species-habitat associations

	Significant correlations		
	Total	Positive	Negative
RelEl	73.4%	48.9%	24.5%
Slope	24.4%	13.8%	10.6%

Frequency of significant ($p \leq 0.05$) species-habitat associations with relative elevation above the nearest stream (RelEl) and local slope angle (Slope). P-values come from a Monte Carlo test of raster maps correlations based on an image synthesis technique (see Methods).

Four groups of species were thus identified in ordinations of p-values of the association test (Fig. 2-2 and Annexes 1-4): (i) species associated with flat plateaus (Fig. 2-2, in double line), (ii) species associated with top of slopes (Fig. 2-2, in simple line), (iii) species associated with bottomslopes (Fig. 2-2, in dashed line), (iv) species associated with flat seasonally inundated bottomlands near the main streams (Fig. 2-2, in dot line).

We observed a high frequency of genera exhibited contrasting habitat preferences for congeneric species (70% of the 14 genera with congeneric species that have a significant association test), including genera *Lecythis*, *Eschweilera*, *Micropholis*, *Tovomita* and *Licania* with respect to plateaus and seasonally inundated bottomlands; genera *Iryanthera*, *Symphonia*, *Eschweilera*, *Protium* and *Licania* with respect to top of slope and seasonally inundated bottomlands; genus *Garcinia* with respect to top of slope and bottom slope; genus *Pouteria* with respect to plateaus and bottom slope (see S2 Table). Only some genera (30% of the 14 genera) were specific of particular habitats, such as *Sterculia* on seasonally inundated bottomlands, *Talisia* and *Chaetocarpus* on plateaus, *Chrysophyllum* on top of slope.



P-values of habitat preferences with relative elevation (log scale)

Figure 2-2. Species-habitat associations with respect to relative elevation from the nearest stream and local slope angle

Each axis represents the strength of the species-habitat association measured as p-values on Monte Carlo tests of species density and environmental raster maps correlations based on an image synthesis technique (see Methods). P-values are indicated in log scale with a sign indicating whether the correlation with the environmental variable is positive or negative. Grey lines correspond to absolute p-value of 0.05. Species' codes are given in Annexes 1-4. Encircling lines delineate four different species groups (see Text).

2.4.3. Habitat preferences and functional growth strategies

We observed a positive relationship between our index of species-habitat associations for relative elevation and the maximum diameter ($r = 0.21$, $p < 0.05$; Fig. 2-3); that is, species associated with plateaus tended to be of larger stature (maximum DBH) than species associated with seasonally inundated bottomlands. Nevertheless, this observation was not consistent within tree lineages comprising contrasting habitat specialists ($W = 98$, $p = 0.33$). In particular, smaller statured species of *Eschweilera*, *Symphonia* and *Tovomitia* are associated with plateaus rather than seasonally inundated bottomlands (Fig. 2-3). No trend of growth strategies was observed among species preferences with local slope angle.

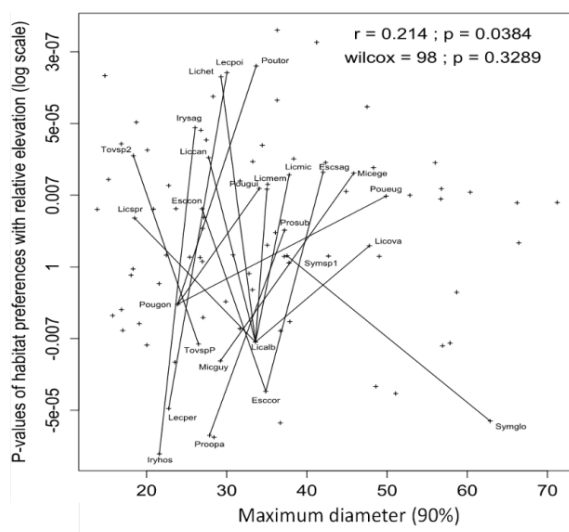


Figure 2-3. Species-habitat associations and functional strategies

X-axis represents maximum diameter of each species. Y-axis represents the strength of the species-habitat association measured as P-values of Monte Carlo tests of species density and relative elevation from the nearest stream raster maps correlations based on an image synthesis technique (see Methods). P-values are indicated in log scale with a sign indicating whether the correlation with the environmental variable is positive or negative. Pearson's r indicates the correlation between species values on x- and y-axis, while Wilcoxon's W is performed between tree diameter maximum of congeneric species pairs with contrasting habitat preferences, linked by dark lines. Species' codes are given Annexes 1-4.

2.5 Discussion

2.5.1 Species-habitat associations

We found that topographic variables are strong proxies for soil hydrology, which correlates with a combination of physico-chemical properties. This is consistent with several studies that have used topography as a proxy for soil hydrological functioning (Daws *et al.* 2002; Baraloto *et al.* 2007). Soil hydrological properties result from weathering sequences along topographical catena that have been described at local scales in French Guiana (Sabatier *et al.* 1997; Péliissier *et al.* 2002). This includes (i) a thick and vertically well-drained initial ferrallitic cover with clayey and humic horizons; (ii) apparition of a compact weathering horizon on slope, as a result of mechanical and chemical erosion of the initial cover, which modifies the soil drainage from deep and vertical to superficial and lateral; (iii) apparition of an hydromorphic system at the bottom of slopes where the upper horizons are more or less permanently saturated by a slow lateral flow coming from the slope, and in connection with the main drainage axes.

Contrary to (Baldeck *et al.* 2013) who suggested that soil fertility gradients provide information on habitat preferences that is complementary to topographic data, in our study site, soil fertility varied predictably across topographic gradients. Indeed, leaching of soils from well-drained plateaus to seasonally inundated bottomlands explained the decrease in clay content, the increase in nutrient content (BS) and acidity decrease (H and Al exchangeable). Clay content, being positively correlated with total C content (Epron *et al.* 2006), explains higher total C content on plateaus than on seasonally inundated bottomlands. We observed a higher concentration of available phosphorus on seasonally inundated bottomlands than plateaus because phosphorus is released during the reduction of iron (Fe^{3+} to Fe^{2+}) under hydromorphic conditions which are anaerobic (Baldwin & Mitchell 2000). These results are concordant with Amazon-wide analyses showing strong correlations between soil fertility and soil physical properties, with well-drained soils often being highly weathered and nutrient depleted (Quesada *et al.* 2010). Because both (i) our results were consistent with previous works realized on similar sites in soil structure, and (ii) these topographical variables being easily derived from LiDAR DTM, we propose that LiDAR -derived variables may efficiently permit a stratification of soil without analysis of soil samples in sites similar in soil structure to those studied here.

We found a pervasive pattern of species-habitat associations with two topographic variables at Paracou, with almost three-quarters of the 94 tree species studied associated with relative elevation from the nearest stream (Annexes 1-5) and/or local slope angle (Annexes 1-4). Other studies on broader scales (Couteron *et al.* 2003; Guitet *et al.* 2015) found evidences for strong effects of soil characteristics, such as topography and geomorphology, on the distribution of species. However, our study addressed on finer spatial scale (with more precise measure of soil properties and taking into consideration replicates that account for spatial aggregation) is complementary to these previous studies because combination of both local and short-term mechanisms as well as regional and long-term processes were crucial for a complete understanding of soil in structuring these communities (Hillerislambers *et al.* 2012). Many authors suggest that topography is one of the major determinants of species distributions and community patterns at small scales, typically 1–50 ha (Harms *et al.* 2001; Miyamoto *et al.* 2003; Valencia *et al.* 2004; Bohlman *et al.* 2008; Garzon-Lopez *et al.* 2013). In our study site, we observed that a combination of these two topographical variables represents a good proxy for soil type, resulting from weathering sequences along topographical catena. Thus species-habitat associations with these topographic variables correspond to preferences for soil hydrological and physico-chemical properties and not topographic characteristics *per se*. Tolerance of species to prolonged water saturation is the main factor that explains the species distribution. Indeed, 69 of 94 species revealed habitat preferences related to relative elevation, which represents a gradient of decreasing tolerance to prolonged water saturation (Pélissier *et al.* 2002). Only 23 species revealed habitat preferences related to local slope angle. Four main groups of habitat specialists can be identified across the two complementary topographic variables: (i) species associated with flat plateaus, which are tolerant to

acid, humic, clayey and well-drained soil (Fig. 2-2, in double line); (ii) species associated with top of slopes, which are tolerant to soil under mechanical and chemical erosion due to superficial and lateral soil drainage (Fig. 2-2, in simple line); (iii) species associated with bottomslopes, which are tolerant to hydromorphic soil with accumulation of nutrients leached from the top of slope (Fig. 2-2, in dashed line); (iv) species associated with flat seasonally inundated bottomlands, which are tolerant to fertile and constraining hydromorphic soil (Fig. 2-2, in dot line).

2.5.2 Ecological and evolutionary trends in species-habitat associations

We found some general ecological patterns linking functional strategies with species-habitat associations. We observed two guilds of species along topographic gradients with species preferring plateaus that tend to have larger maximum size than species on seasonally inundated bottomlands. Topographic gradients at Paracou have also been linked to forest dynamics, with higher gap frequency and therefore light availability on seasonally inundated bottomlands (Ferry *et al.* 2010), which may limit maximum stature in these habitats. Nevertheless, we found no general pattern linking functional proxies of growth rates with topography as predicted, for example, by (Fortunel *et al.* 2014).

We also observed that habitat preferences have evolved repeatedly in different tree lineages, such that there is no niche conservatism for distributions of species across soil gradients in this region. Instead, we observed that closely-related species were frequently associated with different habitats. The frequency of evolutionary diversification events related to contrasting habitat preferences in this and other studies (Fine *et al.* 2006; Baraloto *et al.* 2007) suggests the importance of environmental filtering in tropical tree community assembly. Moreover, it cautions against substituting data on habitat preferences for understudied congeneric taxa.

We expected some coordination between our results of functional strategies and congeneric contrasts, with habitat specialists from different genera sharing functional strategies (Fine *et al.* 2006). However, we found that phylogenetically-independent contrasts of functional strategies were not consistent among congeneric species pairs with contrasting habitat preferences; that is, species on seasonally inundated bottomlands did not always have smaller stature than congeneric plateau species (Fig. 2-3). A possible explanation would be that we still lack data on ecophysiological traits such as cavitation risk that might discriminate different growth strategies depending on hydrological conditions (Engelbrecht *et al.* 2007). Moreover, it's important to consider that species-habitat associations may also be due to processes other than strict environmental filtering, including dispersal limitation (Bohlman *et al.* 2008; Vincent *et al.* 2011; Brown *et al.* 2013), forest dynamics (Ferry *et al.* 2010; Garzon-Lopez *et al.* 2013), or interspecific relationships such as competition or shared natural enemies (Uriarte *et al.* 2010). Indeed these processes influence species distribution and could be confounded with environmental effects. In future analyses it could be interesting to

decouple the relative contribution of each of these processes. Moreover, a comprehensive integration of evolutionary and ecological approaches would expand from the local spatial scale studied here to a larger biogeographic area that would include entire lineages so that true sister species contrasts might be examined, with appropriate resolution of phylogenetic hypotheses. However, such an approach is only feasible for single smaller clades (Cavender-Bares *et al.* 2009; Fine *et al.* 2014).

In conclusion, we demonstrated that a combination of two topographical variables easily derived from LiDAR DTM (relative elevation and local slope angle) represents a good proxy for soil type in this tropical forest, resulting from weathering processes along topographical gradients. With this proxy, we demonstrated pervasive habitat preferences of species for soil hydrological and physico-chemical properties. Our results suggest that species-habitat associations could be link to some general functional strategies and could be consistent with diversification events. These ecological and evolutionary trends could have contributed to hyperdiverse regional species pools in the region, in addition to the maintenance of local diversity.

Chapitre 3 : Discordance entre les distributions d'abondance et de performance



« Un arbre qui s'abat fait beaucoup de bruit ;
une forêt qui germe, on ne l'entend pas »
Gandhi

Weak concordance of performance and distribution niches among tropical tree species

Elodie Allié¹, Raphaël Pélissier², Christopher Baraloto^{3,4}

¹ Université de Guyane, UMR EcoFoG, Kourou, France;

² IRD, UMR AMAP, Montpellier, France

³ INRA, UMR EcoFoG, Kourou, France

⁴ International Center for Tropical Botany, Department of Biological Sciences, Florida International University, Miami, FL, USA

3.1 Abstract

A general assumption in plant ecology, is that a species abundance distribution represents the suitable habitat. However species are not always most abundant where they exhibit the highest performance because biotic interactions and dispersal processes can shift species distributions from its optimal habitat. Hence, the reliance on abundance distributions alone could lead to inaccurate conclusions about the causal dependency between species distributions and environmental gradients. Distribution of individual performance may complete the understanding of observed species distributions along environmental gradients, following the prediction of the niche concept that a species has the highest performance in its most suitable habitat. The objective of this study is to test the hypothesis that a strong unbalanced species abundance distribution along an environmental gradient results from an unbalanced performance distribution across the gradient. To test this hypothesis, we modelled tree vitality as a proxy for performance-based habitat suitability, by controlling for tree growth intrinsic factors from an extensive dataset consisting of 22 years of tree growth data in the tropical rain forest of Paracou in French Guiana. We then compared the vitality and abundance distributions of 70 tree species that have been found to be significantly associated with relative elevation gradient above the nearest stream interpreted as a proxy for soil hydromorphy and fertility. Our results refute the hypothesis that differential performance, assessed from adult tree diameter growth, can explain the strong differential distribution in species abundances along a gradient of relative elevation. Moreover, we did not find evidence for an optimal growth habitat for any of the 70 species studied regarding hydrological and chemical soil properties. Our results are more consistent with treefall dynamics structuring species distributions with reinforcement from dispersal limitation.

Keywords: abundance species distributions, habitat suitability, performance species distributions, tree growth, tree vitality

3.2 Introduction

Disentangling factors controlling species distributions remains a key challenge in ecology, and represents an important foundation for predicting impacts of global changes on biodiversity (Thuiller *et al.* 2008; Bellard *et al.* 2012) and associated ecosystem services (Farrer *et al.* 2015; Lavorel *et al.* 2015). Based on the niche concept (Hutchinson 1957), plant ecologists have long studied relationships between environmental gradients and abundance distributions of species (Grime 1979; Keddy 1992; Harms *et al.* 2001; Valencia *et al.* 2004) with the implicit assumption that a species local abundance reflects where the species is best adapted to tolerate the local abiotic conditions (Uriarte *et al.* 2010) and / or to outcompete neighbors (Navas & Violle 2009; Kunstler *et al.* 2012).

However species abundance distributions across environmental gradients are not necessarily the result of a functional dependence between species and the local environment (Kraft *et al.* 2015a), and so species are not always most abundant where they exhibit the highest performance (McGill 2012; Thuiller *et al.* 2014; Dolos *et al.* 2015). Indeed, abundance distributions may result from plant response to the cumulative effects of abiotic environment and biotic interactions (Dolos *et al.* 2015). For example, negative interactions such as competition or attacks by natural enemies (herbivores, pathogens, parasites) can restrict a species distribution to a subset of suitable habitats (Lau *et al.* 2008; Fine *et al.* 2013; Maynard *et al.* 2015). Conversely, positive interactions such as mutualism can expand species distributions to otherwise unsuitable habitats (Choler *et al.* 2001; Bruno *et al.* 2003; Crotty & Bertness 2015). Moreover, with dispersal limitation, species may frequently be rare or absent from suitable habitats because propagules failed to reach such areas (Hubbell 2001; Dalling *et al.* 2002); conversely, species can be abundant in unsuitable habitats if there is a constant flux of seeds that maintains a large number of individuals, as in source-sink dynamics (Holt 1985; Pulliam 2000; Zuidema *et al.* 2010). Hence, the reliance on abundance distributions alone could lead to inaccurate conclusions about the causal dependency between species distributions and environmental gradients.

Distribution of individual performance, that is to say their ability to survive, grow and reproduce (Violle *et al.* 2007; Clark *et al.* 2010; Thuiller *et al.* 2014; Dolos *et al.* 2015) may complete the understanding of observed species distributions along environmental gradients, following the prediction of the niche concept that a species has the highest performance in its most suitable habitat. Moreover performance measures can reveal more directly and reliably the effects of habitat on species distribution than would measures based on abundance (Schurr *et al.* 2012; Lasky *et al.* 2013; Bin *et al.* 2015). Indeed, performance measures are more closely tied to population dynamics than are abundance measures, since performance is calculated using data from at least

two censuses (Bin *et al.* 2015) whereas abundance is generally determined from a single static observation and therefore may represent a transient pattern of the population dynamics (Harms *et al.* 2001). More broadly, performance studies may improve our understanding of community assembly by focusing on individual attributes thereby accounting for intra-specific variability to explain species distribution (McGill *et al.* 2006; Clark 2010; Bolnick *et al.* 2011; Violle *et al.* 2012; Le Bec *et al.* 2015).

Several studies have tested, either in natural tree populations or in reciprocal transplant experiments, to what extent juvenile growth performances explain establishment success and the distribution patterns of adult trees. The underlying assumptions include (i) that establishment success depends on species characteristics related to both dispersal (seed mass, dispersal ability) and juvenile growth and survival in response to biotic and abiotic conditions (Kobe 1999; Moles & Westoby 2004; Baraloto *et al.* 2005; Poorter & Rose 2005; Umaña *et al.* 2016), and (ii) that abiotic and biotic environmental constraints are stronger at juvenile stages than for adult trees (Harms *et al.* 2000; Comita *et al.* 2010; Metz 2012). However, these studies have been criticized since juvenile trees suffer high and transient mortality rates that do not necessarily reflect the true population survival, a problem all the more acute as experiments and observations are often conducted over very short time periods (Paine *et al.* 2012b). In long-lived plant communities, some biotic interactions such as competition may take many years to materialize (Kunstler *et al.* 2012), so that adult tree performance may also be relevant to reveal performance-based habitat suitability. Tree growth is considered as a proxy for tree vigor and a good predictor of individual mortality risk, a low growth rate (low vigor) generally predicting a lower survival probability (Dobbertin 2005; Chao *et al.* 2008; Rüger *et al.* 2011b; Aubry-Kientz *et al.* 2015). Thus adult tree growth seems a good proxy of overall components of species performance, under the assumption that individuals with highest growth rate have a better chance to survive long enough to reproduce (Dobbertin 2005; Rötzer *et al.* 2005; McGill *et al.* 2006; Johnstone *et al.* 2013).

Tree growth is a complex phenomenon regulated by multiple intrinsic and extrinsic factors (Swaine *et al.* 1987; Rüger *et al.* 2011a). Thus, to adequately use tree growth as a proxy for performance-based habitat suitability, it is necessary to control for major intrinsic effects. Indeed species are inherently considered as fast- or slow-growing depending on their ecological strategies (Poorter *et al.* 2008; Reich 2014), with for instance pioneer species able to grow faster than late successional ones. Tree growth may also vary along ontogeny, with large adult trees that reached full light exposure in the canopy growing generally faster than small suppressed trees, with some variations observed between species (Hérault *et al.* 2011; Le Bec *et al.* 2015). Individual growth modeling allows to control for the effects of intrinsic factors to only account for tree vitality, i.e. the individual growth response to local (abiotic and biotic) conditions (Shigo 2004). Then, as tree vitality variation mainly depends on availability of resources (light, water and nutrients), crowding by neighbors (Kunstler *et al.* 2011; Rüger *et al.* 2011a; Le Bec *et al.* 2015) and often correlated effects of both, it is important to also account for neighborhood competition to avoid overestimation of abiotic effects on tree vitality.

Our goal in the present paper is to test the hypothesis that a strong unbalanced species abundance distribution along an environmental gradient results from differential adult growth performance across the gradient. The underlying reasoning is that vitality variation between individuals in a species translated an ecological sorting, i.e. a differential success along the abiotic gradient, related to either individual functional adaptations (Weiher & Keddy 1995; Ackerly 2003) or competitive dominance. To test this hypothesis we compared the vitality and abundance distributions of 70 tree species that have been found to be significantly associated with an elevation gradient in the tropical rain forest of Paracou, French Guiana (Allié *et al.* 2015). We previously found strong variations in species abundance distribution along a gradient of relative altitude above the nearest stream, interpreted as a proxy of soil hydromorphy and fertility (Allié *et al.* 2015), which also correlated with light availability and forest dynamics (Ferry *et al.* 2010). Under the hypothesis that species performance represents habitat suitability, we expect a concordance between abundance and tree vitality distributions along the gradient. Conversely, discordance would suggest that some other processes such as dispersal limitation and species interactions might have shifted the species distribution from its optimal suitable habitat. We conducted the analyses on an extensive dataset consisting of 22 years of tree stem growth data for more than 12,000 individuals at Paracou experimental forest station in French Guiana (Gourlet-Fleury *et al.* 2004).

3.3 Material and methods

3.3.1 Study site

Paracou experimental station (5°18'N, 52°55'W) is a lowland tropical rain forest in French Guiana, where mean annual precipitation averages 2980 mm with a long dry season from mid-August to mid-November and a short dry season in March (Wagner *et al.* 2011). The site is dominated by acrisols (FAO 2006) and exhibits little topographic variations with gentle slopes (from 0 to 18 degrees relatives to the horizontal) and absolute altitudes below ca. 40 m. Topography correlates with soil physical and chemical properties (Baraloto *et al.*, 2007; Sabatier *et al.*, 1997) with well-drained plateaus alternating with fertile hydromorphic and seasonally inundated bottomlands (Ferry *et al.* 2010; Allié *et al.* 2015). The site contains high species diversity of ca. 160 species per hectare (Baraloto *et al.* 2012a) with dominant families including *Lecythidaceae*, *Fabaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Annonaceae* and *Sapotaceae*. All trees with Diameter at Breast Height (DBH) ≥ 10 cm have been identified to species level or as morphospecies from vouchers at the regional herbarium (CAY) and expertise of professional botanists.

3.3.2 Data

Tree growth data comes from six 6.25-ha permanent unlogged plots surveyed over a 22-year period (from 1991 to 2013) for recruitment, mortality and diameter increment (with a circumference precision of 0.5 cm). We restricted the study to 70 abundant species that have been found to be significantly associated with a gradient of relative elevation above the nearest stream interpreted as a proxy for soil hydromorphy and fertility (Allié *et al.* 2015). Twenty-four of these species were found significantly associated with seasonally inundated bottomlands and forty-six species with hilltop plateaus.

Only individuals present at both the first and last inventory were selected, for which we computed mean Annual Growth Rate (*AGR*) by averaging their *DBH* increment over 22 years. Outliers defined as those with $AGR \geq 5$ mm as compared to a mean of 1 mm, were excluded, which represented 2.4% of the total number of trees. The resulting data set contained 12,107 trees of 70 species which we analyzed using the R project software (R Core Team 2013).

3.3.3 Individual tree vitality

Tree vitality is defined as the tree growth component responding to local (abiotic and biotic) conditions, i.e. once controlling for the effects of the major intrinsic factors of variation related to species-specific growth strategies and ontogeny. To do so we first standardized all *AGR* values by their species-specific maximum and then fitted for each species independently a linear model accounting for tree size effect as a proxy representing ontogenetic variations. We also standardized all *DBH* values by their species-specific maximum to account for the variation in maximum tree size between species, to allow flexibility with regard to hump-shaped size-related growth trajectories (Hérault *et al.* 2010), and we log-transformed the dependent variable to control for heteroscedasticity. The general model form is as follows:

$$\log (AGR_i + 1) = \alpha_1 DBH_i + \alpha_2 \log (DBH_i + 1) + \varepsilon_i$$

where AGR_i and DBH_i are the standardized annual growth rate and stem diameter of individual i of the focal species; α_1 and α_2 are model parameters fitted independently for each species; and ε_i is an individual error term following a normal distribution centered on 0 and representing a standardized measure of individual tree vitality. Vitality is null when tree growth is only explained by its species and size, positive (resp. negative) when tree growth is higher (resp. lower) than expected from its species and size.

3.3.4 Habitat distribution and vitality indices

To evaluate the relationship between the effects of elevation on species distributions vs. its effects on vitality we constructed comparable parameters describing each of these two effects for the 70 species exhibiting strong habitat associations in

Paracou (Allié *et al.* 2015). We first examined how individuals of the focal species were distributed across the elevation gradient by defining a habitat distribution index as the median relative elevation of individuals of the species considered. We then examined the individual vitality distribution of the focal species across the elevation gradient by defining a habitat vitality index as the fitted parameter β_1 of the linear individual vitality model considering interactions between parameters developed for each species as below:

$$Vit_i = \beta_1 RelEl_i + \beta_2 NCI_i + \beta_3 RelEl_i * NCI_i + \varepsilon_{2i}$$

where, Vit_i is vitality of individual i of a given species computed as the residual of the growth model in the previous section; $RelEl_i$ is the relative elevation of individual i of the focal species; NCI_i is the effects of crowding by neighbors for the concerned individual i of the focal species, which we consider as an extrinsic covariate of $RelEl_i$ to explain vitality; β_1 , β_2 and β_3 are model parameters fitted independently for each species; and ε_{2i} is an individual error of this model following a normal distribution centered on 0. $RelEl_i$ and NCI_i are scaled and centered. Positive or negative values of the habitat vitality index (β_1) indicate that the vitality of the species increases or decreases, respectively, with increasing elevation. We defined the crowding effect by neighbors for each individual using a general index described in (Lasky *et al.* 2014):

$$NCI_i = \sum_{j=1, j \neq i}^J \frac{DBH_j^2}{d_{ij}^2},$$

where NCI_i is the effects of crowding by neighbors for the concerned individual i and is calculated for the 12,107 individuals i of the 70 species studied by taking into account both DBH effects of each neighbor j (DBH_j) with a DBH > 10 cm (including those of all species, not only the 70 species studied), and distance between the individual i and each neighbor j considered (d_{ij}) until a maximum distance of 20 m. This index indifferently consider intra- and interspecific neighbor effects (i.e. respectively individuals of the same or different species that the individual considered), because many species may limit their own establishment and survival (Harms *et al.* 2000; Hillerislambers *et al.* 2012). Positive or negative values of β_2 indicate that the vitality of the species increases or decreases, respectively, with increasing crowding.

3.4 Results

The guild of species positively associated with seasonally inundated bottomlands showed very skewed abundance distributions towards low elevation (Fig. 3-1a), while the guild of species associated with plateaus showed a peak in density at middle elevation (around 15 m). Notably individuals of both guilds were present all along the elevation gradient which permits analysis of growth of each species across the gradient.

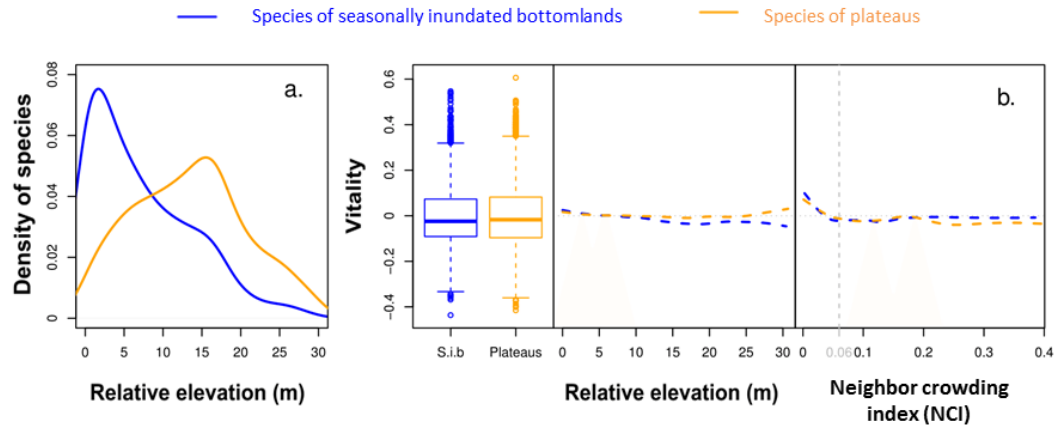


Figure 3-1. Abundance and vitality distributions along the elevation gradient

Individuals belonging to species associated in abundance with seasonally inundated bottomlands (S.i.b) in blue and to plateaus in orange. (a) Distribution in abundance of individuals for the two guilds of species along the elevation gradient; (b) Vitality distributions of the two guilds of species (at the left of panel), along the elevation gradient (at the center of panel) and along the neighbor crowding index (NCI; at the right of panel). Individuals with null vitality (dotted horizontal grey line) have growth that does not deviate from that predicted by ontogeny. For the two last panels, the vitality curves are cubic smoothing spline curve representing the vitality median for the two guilds of species; positive values (above full grey line) means there are more individuals with positive vitalities than those with negative vitalities at the elevation or NCI considered. Most individuals (75%) have NCI under 0.06 (vertical dashed grey line).

Growth rates overall were slow, with a mean of 1.4 mm.y^{-1} and a median of 1.2 mm.y^{-1} . The fastest growing species had an annual growth of 4.9 mm whereas 2.4% of species have a null annual growth. The median growth of species associated with plateaus is slightly higher than those associated with seasonally inundated bottomlands, with respectively 0.8 and 0.6 mm.y^{-1} . The vitality index measuring how growth deviated from expectation based on ontogenetic trajectories, ranged from -0.43 to 0.61 , with the majority of individuals between -0.09 and 0.08 (see boxplot Fig. 3-1b).

Neighbor crowding index (NCI) was slightly higher for the guild of species associated with plateaus than the one associated with seasonally inundated bottomlands (respectively 0.048 and 0.042 corresponding to median of NCI, not shown here) but a majority of individuals (75%) had a weak neighbor crowding index ($\text{NCI} < 0.06$; right panel of Fig. 3-1b).

We observed no clear trend of high or low vitality with respect to elevation. Indeed, the median vitality of individuals (center panel in Fig. 3-1b) was consistently weak (around 0) along the elevation gradient. However, we did observe that both guilds of species had more positive vitality at low elevation ($< 5 \text{ m}$; center panel in Fig. 3-1b). Trees of species associated with seasonally inundated bottomlands tended to have a decreasing vitality with increasing elevation, whereas trees of species associated with plateaus tended to have a slightly lower vitality at middle elevation (between 5 and 25 m) and a more positive vitality at low and high elevation ($< 5 \text{ m}$ and $> 25 \text{ m}$).

Relative elevation had a minor effect on vitality of habitat specialists whose distribution was strongly shaped by elevation. Indeed, for these species the habitat

vitality index (Y axis of Fig. 3-2), corresponding to parameter β_1 in the vitality model, was low (between -0.1 and 0.06) meaning that there are slight correlations between vitality and elevation. Only 15 species of the 70 studied exhibit a significant correlation between vitality and elevation (bigger points in Fig. 2a). More specifically, most of the species associated in abundance with seasonally inundated bottomlands (blue points in Fig. 3-2) had negative habitat vitality index, whereas species associated in abundance with plateaus (orange points in Fig. 3-2) had either negative or positive habitat vitality index, with most indices centered on zero (Fig. 3-2).

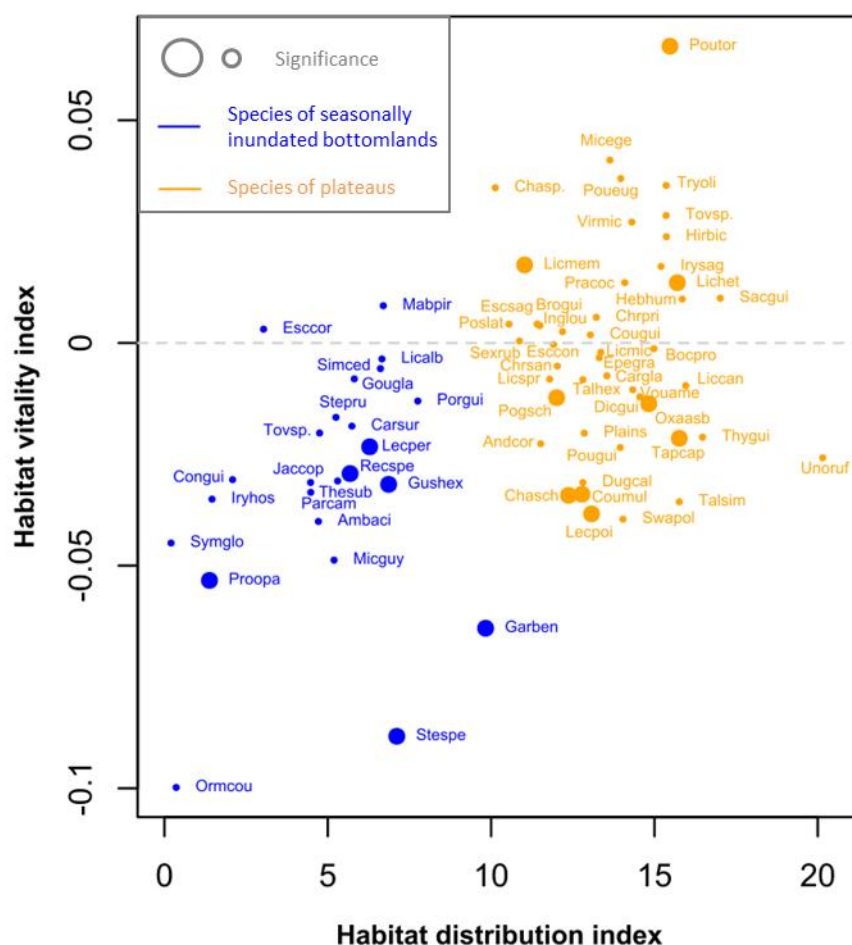


Figure 3-2. Comparison of abundance and vitality distributions along elevation gradient by species

Comparison of correlation between vitality and elevation gradient corresponding to the β_1 parameter of the vitality model (habitat vitality index) with the median elevation of each species (habitat distribution index). Null values of habitat vitality index (dashed grey line) means that elevation has no effect on the vitality of individuals belonging to the species concerned. Positive values means that vitality of individuals of the species concerned increased with the increase of elevation whereas negatives values indicate that vitality of individuals of the species concerned increased with the decrease of elevation. Larger symbols correspond to species having a significant correlation between vitality and elevation gradient. Point colors symbolize the two guilds of species with species associated with seasonally inundated bottomlands in blue and species associated with plateaus in orange.

The comparison of abundance and vitality distributions for individuals of each species along the elevation gradient (Annexes 2) revealed some distributions that appear concordant (Fig. 3-3a), while a large majority appeared discordant (Fig. 3-3b). However, for none of the 70 species did we observe a significant concordance between the effects of elevation on abundance and vitality (Table 3) by realizing a Kolmogorov-Smirnov test (Marsaglia *et al.* 2003).

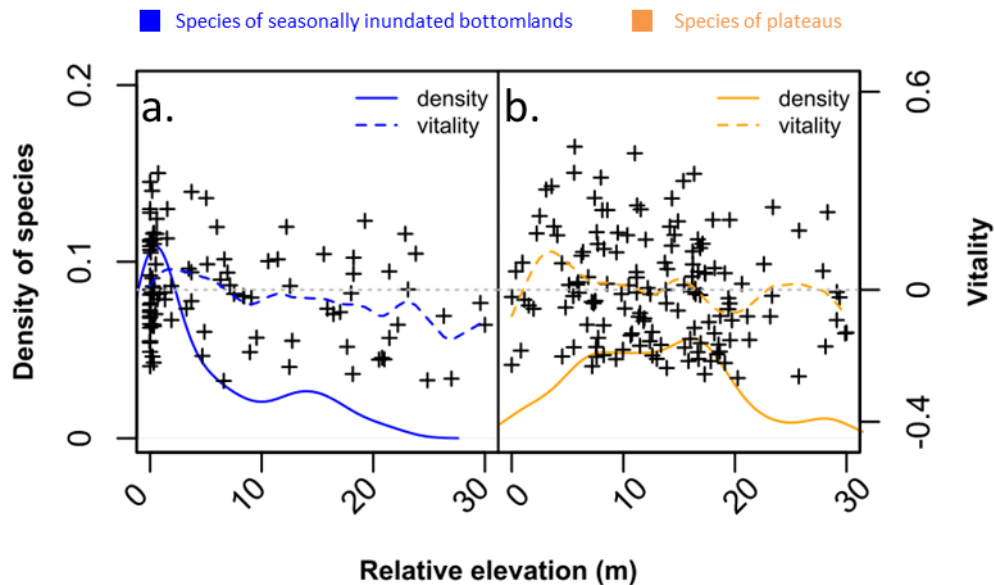


Figure 3-3. Comparison of abundance and vitality distributions along elevation gradient for two species

Distributions of abundance (full line) and vitality (dashed line) along elevation gradient with examples of two species for whose significant correlation between vitality and elevation gradient: (a) is negative for a species associated with seasonally inundated bottomlands (*Protium opacum*) and represents an example of concordance between abundance and vitality distributions, (b) is negative for a species associated with plateaus (*Chaetocarpus schomburkianus*) and illustrates an example of discordance between the abundance and vitality distributions. A null vitality (horizontal dotted grey lines) means that growth observed is similar to growth predicted by ontogeny. Line colors symbolize the two guilds of species with species associated with seasonally inundated bottomlands in blue and species associated with plateaus in orange.

3.5 Discussion

A general assumption in plant ecology is that a species abundance distribution represents the suitable habitat (species niche). Indeed, habitat specialization, that is to say a sorting of species functionally best adapted or tolerant to the local abiotic conditions (Uriarte *et al.* 2010) and / or a selection of species with traits conferring greater competitive ability (Navas & Violle 2009; Kunstler *et al.* 2012) may filter species to the optimal conditions for their development, growth and survival. However, biotic interactions and dispersal limitation (Boulangeat *et al.* 2012) can also shift species distributions from its optimal habitat. Therefore, it is likely that the distribution of species performance may complete the understanding of observed species distributions, following the prediction of the niche concept that a species has the highest performance

in its most suitable habitat. In this study we tested if the strong unbalanced distribution of most species abundances along the elevation gradient in Paracou, French Guiana (Fig. 3-1a; Annexes 2), was supported by an unbalanced distribution of adult tree growth, suggesting a dominance of habitat specialization and / or competitive dominance in the spatial organization of the tree community, regarding soil properties approximated by the relative elevation gradient.

3.5.1 Discordance between abundance and adult trees growth distributions

Consistently with recent studies (McGill 2012; Thuiller *et al.* 2014; Dolos *et al.* 2015) which have demonstrated that the environments in which species are most abundant are often not those in which individuals exhibit the highest growth performance, our results provide strong evidence to reject the hypothesis that differential performance, assessed from adult tree diameter growth, can explain the strong differential distribution in species abundances along a gradient of relative elevation from the nearest stream (Table 3; Fig. 3-2; Annexes 2). Hence, species are not distributed in their optimal growth environment regarding hydrological and chemical soil properties, approximated by the relative elevation gradient. Biotic interactions can influence and shift local abundance regarding the optimal habitat through density-dependent effects driven by resource competition (Tilman 2004) or species-specific attacks by natural enemies (Janzen 1970; Connell 1971; Lau *et al.* 2008; Fine *et al.* 2013) or facilitation (Bruno *et al.* 2003; Crotty & Bertness 2015). Moreover, dispersal processes can also lead to differences between distributions of performance (tree growth in our study) and abundance. The impact of these processes on species distributions seems consistent with several studies that highlight their importance on the structure and dynamics of tree communities (Vincent *et al.* 2011; Kunstler *et al.* 2012; Lasky *et al.* 2014).

Under these processes, if we considered that tree vitality represents the species habitat suitability, we can therefore expect shifted optima of species abundance and vitality with respect to abiotic conditions. However none of the 70 studied species present a clear vitality optimum along the elevation gradient (Fig. 3-3a and b; Annexes 2), even though all of these species exhibit an abundance optimum along the same gradient. One explanation for the absence of vitality optima for all species is that these species in fact have no preferred habitat and so abundance distributions are the result of stochastic fluctuations of fecundity, dispersion and / or survival (Bell 2001; Hubbell 2001; Chave 2004) instead of deterministic processes previously cited. For instance, population with a low dispersion could lead to an abundance pattern similar to the case of competitive dominance (Hubbell 2001). Although we are not ignoring effects of stochastic variations of vital rates, we believe that alone they are unlikely to explain the strong unbalanced distribution of abundances observed for the dozens of species along the elevation gradient.

3.5.2 Tree growth as proxy of species performance

Another explanation for the absence of vitality optima for all species is that tree growth in the studied community is not a good proxy of species performance at least for testing species niche differentiation along the elevation gradient, for two main reasons. Firstly tree diameter growth may not be a reliable measure of performance since tree growth is a conservative process (Swaine *et al.* 1987; Clark *et al.* 2010), that is to say trees are growing slowly in tropical rain forests with an annual mean diameter increment of 2 to 3 mm (Swaine *et al.* 1987; Rüger *et al.* 2011a), but actually much less at our study site with an annual mean of 1,4 mm. Moreover, in tropical forests only the few dominant trees exhibit a fast growth, while the most abundant suppressed trees grow very slowly (Farrior *et al.* 2016). We therefore suggest that performance analyses based on tree growth should be conducted on the dominant trees of each species to potentially better catch the optimal conditions for trees to growth. A second reason why tree diameter growth may not be a reliable proxy of performance is that diameter growth may not represent overall biomass accumulation for many tropical tree species. Equivalent diameter growth may result in different biomass gains. Some studies argued to also considered tree height (Feldpausch *et al.* 2012; Molto *et al.* 2014) and crown architecture (King 1991) to assess more precisely the biomass accumulation.

Although tree growth in the studied community may not be a good proxy of species performance for testing species niche differentiation along the elevation gradient, we do not believe that other component of species performance, such as establishment and survival could be readily used to complete the understanding of species abundance distribution. As presented in the introduction, we believe that studying establishment success does not necessarily reflect the true population survival. Moreover, it can be difficult to interpret adult tree mortality as a proxy of species performance because it remains a rare and multicausal process in tropical forests (Rüger *et al.* 2011b).

3.5.3 Species distribution and forest dynamic

Finally, another explanation for the absence of vitality optima for all species, contrary to what we initially thought, is that species performance in our site could be influenced by factors other than water availability and soil fertility, approximated by the relative elevation gradient. Although there is minor effect of soil properties on vitality (center panel in Fig. 3-1b; Fig. 3-2 and Table 3) we can observe slight vitality variations with both positive and negative values of vitality (ranging between -0.43 and 0.61, and for a majority of species between -0.09 and 0.08; see Fig. 3-1b), suggesting that some processes acts to limit (negative vitalities) or enhance (positive vitalities) tree growth with respect to the growth predicted by ontogeny. Intraspecific vitality variations could result in part from intrinsic genetic differences among individuals (Clark 2010, Le Bec *et al.* 2015), however we do not believe that this explanation alone could explain the strong unbalanced abundance distribution along the relative elevation gradient. We rather suggest that abundance and performance distributions are influenced by forest dynamic

related to light availability (Clark 2010, Le Bec *et al.* 2015) which is a punctual event in space and time broadly related to the relative elevation gradient in this site since seasonally inundated bottomlands have a high frequency of tree falls (Ferry *et al.* 2010). Thus, we suggest that species associated with seasonally inundated bottomlands would be species competitively dominant after tree falls, explaining their restrictive distribution along relative elevation gradient (Fig. 3-1a) and their slightly better performance at low elevations (Fig. 3-2). Conversely, this might also explain the wide distribution along the elevation gradient of species associated with plateaus and their slightly lower vitality at elevations where they are the most abundant (between 5 and 25 m; center panel in Fig. 3-1b). We suggest that these species would be less competitive after tree falls, and consequently their development could be limited by species associated with seasonally inundated bottomlands explaining they are less abundant in seasonally inundated bottomlands. However when species associated with plateaus could establish and survive in seasonally inundated bottomlands, they would have better performance in this optimal environment with fertile, hydromorphic soils (Allié *et al.* 2015) and high light conditions compared to resource-poor plateaus. Our hypothesis of forest dynamics shaping species distributions is consistent with Kunstler *et al.* (2012) who indicated that effect of competition on tree growth are more driven by functional hierarchical differences between species than by limiting similarities relative to resource partitioning. Moreover we could explain that species associated with plateaus are less abundant from elevation of 20 meters particularly because plateaus at such elevations represent relatively small patches and plateaus of some plots do not reach such elevations. This unbalanced abundance distribution along the relative elevation gradient could be reinforced by limited dispersion (Condit *et al.* 2002; Comita *et al.* 2007; Muller-Landau *et al.* 2008).

Table 3. Results of vitality variations along the elevation gradient for each species

This table is ordered by increasing discordance between abundance and vitality distributions of species along the elevation gradient, calculated by the Kolmogorov-Smirnov test (see column KS test). S.i.b means that the focal species is associated in abundance with seasonally inundated bottomlands and Plateaus means that the focal species is associated in abundance with plateaus habitats. Parameters of the vitality model (see methods) are presented in this table with: β_1 the relative elevation fitted model parameter; β_2 the neighborhood crowding index (NCI) fitted model parameter; β_3 the interaction between relative elevation and NCI fitted model parameter; r^2 the r squared coefficient of the model. Bold values correspond to species whose have a significant correlation (p -value ≤ 0.05) between vitality and the parameter considered (relative elevation and / or NCI). Kolmogorov-Smirnov tests of all species exhibit significantly discordant distributions (***).

Species	Habitat association with	Vitality model parameters				KS test	Signifiant discordant distributions
		β_1	β_2	β_3	r^2		
<i>Symphonia globulifera</i>	S.i.b	-0,045	-0,046	-0,031	0,062	0,50	***
<i>Ormosia coutinhoi</i>	S.i.b	-0,100	-0,068	-0,068	0,052	0,59	***
<i>Protium opacum</i>	S.i.b	-0,053	-0,046	-0,041	0,083	0,62	***
<i>Conceveiba guianensis</i>	S.i.b	-0,031	0,021	0,100	0,233	0,75	***
<i>Eschweilera coriacea</i>	S.i.b	0,003	-0,020	0,008	0,024	0,77	***
<i>Iryanthera hostmannii</i>	S.i.b	-0,035	-0,032	-0,025	0,023	0,77	***
<i>Ambelania acida</i>	S.i.b	-0,040	0,086	0,017	0,118	0,81	***
<i>Carapa surinamensis</i>	S.i.b	-0,019	-0,015	0,018	0,054	0,82	***
<i>Tovomita obovata</i>	S.i.b	-0,020	-0,011	0,011	0,027	0,84	***
<i>Goupia glabra</i>	S.i.b	-0,008	-0,034	0,002	0,044	0,88	***
<i>Lecythis persistens</i>	S.i.b	-0,023	-0,010	0,004	0,050	0,88	***
<i>Jacaranda copaia</i>	S.i.b	-0,031	-0,076	-0,010	0,108	0,88	***
<i>Theobroma subincanum</i>	S.i.b	-0,031	0,006	0,021	0,042	0,89	***
<i>Posoqueria latifolia</i>	Plateaus	0,004	-0,027	-0,055	0,058	0,89	***
<i>Parinari campestris</i>	S.i.b	-0,034	-0,053	-0,021	0,112	0,90	***
<i>Sterculia speciosa</i>	S.i.b	-0,088	0,020	0,029	0,139	0,90	***
<i>Talisia simaboides</i>	Plateaus	-0,036	-0,054	0,039	0,203	0,90	***
<i>Sterculia pruriens</i>	S.i.b	-0,017	-0,025	0,028	0,077	0,90	***
<i>Recordoxylon speciosum</i>	S.i.b	-0,029	-0,034	-0,030	0,041	0,91	***
<i>Poraqueiba guianensis</i>	S.i.b	-0,013	-0,064	-0,067	0,058	0,91	***
<i>Micropholis guyanensis</i>	S.i.b	-0,049	0,024	0,038	0,097	0,91	***
<i>Talisia hexaphylla</i>	Plateaus	-0,008	-0,057	0,053	0,063	0,93	***
<i>Gustavia hexapetala</i>	S.i.b	-0,032	-0,018	0,018	0,098	0,93	***
<i>Licania alba</i>	S.i.b	-0,004	-0,009	-0,003	0,005	0,94	***
<i>Platonia insignis</i>	Plateaus	-0,020	-0,019	-0,023	0,050	0,94	***
<i>Garcinia benthamiana</i>	S.i.b	-0,064	-0,010	0,015	0,131	0,95	***
<i>Licania membranacea</i>	Plateaus	0,018	-0,034	-0,008	0,062	0,95	***
<i>Swartzia polyphylla</i>	Plateaus	-0,040	-0,025	-0,021	0,028	0,95	***
<i>Hebepetalum humiriifolium</i>	Plateaus	0,010	-0,034	0,010	0,034	0,95	***
<i>Chaetocarpus sp.1CAY-ATDN</i>	Plateaus	0,035	-0,040	-0,015	0,148	0,96	***
<i>Caryocar glabrum</i>	Plateaus	-0,007	-0,011	-0,042	0,053	0,96	***

<i>Sextonia rubra</i>	Plateaus	0,000	-0,028	-0,019	0,059	0,96	***
<i>Brosimum guianense</i>	Plateaus	0,004	-0,028	0,060	0,093	0,97	***
<i>Pouteria guianensis</i>	Plateaus	-0,023	-0,031	0,031	0,106	0,97	***
<i>Simaba cedron</i>	S.i.b	-0,006	-0,009	0,009	0,015	0,97	***
<i>Licania micrantha</i>	Plateaus	-0,002	-0,014	-0,005	0,031	0,97	***
<i>Pradosia cochlearia</i>	Plateaus	0,014	0,000	0,004	0,005	0,97	***
<i>Eperua grandiflora</i>	Plateaus	-0,003	-0,010	-0,003	0,009	0,98	***
<i>Couratari multiflora</i>	Plateaus	-0,034	-0,014	0,002	0,067	0,98	***
<i>Dicorynia guianensis</i>	Plateaus	-0,012	0,011	-0,062	0,038	0,98	***
<i>Licania heteromorpha</i>	Plateaus	0,014	-0,009	0,000	0,012	0,98	***
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>	Plateaus	-0,034	-0,057	-0,016	0,109	0,98	***
<i>Lecythis poiteau</i>	Plateaus	-0,038	-0,005	0,035	0,127	0,98	***
<i>Eschweilera sagotiana</i>	Plateaus	0,004	-0,009	-0,002	0,009	0,98	***
<i>Mabea piriri</i>	S.i.b	0,008	0,016	0,153	0,247	0,98	***
<i>Unonopsis rufescens</i>	Plateaus	-0,026	0,079	-0,045	0,233	0,98	***
<i>Duguetia calycina</i>	Plateaus	-0,031	-0,027	-0,002	0,038	0,98	***
<i>Pouteria torta</i>	Plateaus	0,067	-0,004	0,004	0,115	0,98	***
<i>Licania canescens</i>	Plateaus	-0,010	-0,009	-0,003	0,011	0,98	***
<i>Vouacapoua americana</i>	Plateaus	-0,011	-0,023	0,004	0,022	0,98	***
<i>Oxandra asbeckii</i>	Plateaus	-0,014	-0,002	-0,001	0,010	0,99	***
<i>Iryanthera sagotiana</i>	Plateaus	0,017	-0,015	0,015	0,023	0,99	***
<i>Tovomita sp.2CAY-ATDN</i>	Plateaus	0,029	-0,027	0,000	0,068	0,99	***
<i>Chrysophyllum prieurii</i>	Plateaus	0,006	-0,011	-0,017	0,022	0,99	***
<i>Tapura capitulifera</i>	Plateaus	-0,021	-0,010	0,009	0,022	0,99	***
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	Plateaus	-0,012	-0,003	0,003	0,011	0,99	***
<i>Bocoa prouacensis</i>	Plateaus	-0,001	-0,008	0,004	0,003	1,00	***
<i>Andira coriacea</i>	Plateaus	-0,023	-0,017	-0,003	0,065	1,00	***
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	Plateaus	-0,005	-0,054	0,032	0,066	1,00	***
<i>Couepia guianensis</i>	Plateaus	0,002	0,038	-0,023	0,039	1,00	***
<i>Eschweilera congestiflora</i>	Plateaus	0,000	-0,025	0,027	0,027	1,00	***
<i>Hirtella bicornis</i>	Plateaus	0,024	-0,025	0,011	0,043	1,00	***
<i>Inga loubryana</i>	Plateaus	0,003	-0,060	0,014	0,089	1,00	***
<i>Licania sprucei</i>	Plateaus	-0,008	-0,008	0,021	0,033	1,00	***
<i>Micropholis egensis</i>	Plateaus	0,041	-0,029	0,003	0,087	1,00	***
<i>Pouteria eugeniifolia</i>	Plateaus	0,037	-0,078	0,086	0,110	1,00	***
<i>Sacoglottis guianensis</i>	Plateaus	0,010	-0,056	-0,007	0,139	1,00	***
<i>Thyrsodium guianense</i>	Plateaus	-0,021	-0,101	0,059	0,116	1,00	***
<i>Trymatococcus oligandrus</i>	Plateaus	0,035	-0,024	-0,012	0,084	1,00	***
<i>Virola michelii</i>	Plateaus	0,027	-0,015	-0,039	0,119	1,00	***

Chapitre 4 : Inférence des processus d'assemblage à partir de patrons de diversité



« Une romance, c'est une fleur
une symphonie, c'est un arbre
un opéra, c'est une forêt »
Jean-Louis Auguste Commerson

Disentangling community assembly processes using spatial diversity patterns in simulated and tropical forest

Elodie Allié¹, Raphaël Pélissier², Christopher Baraloto^{3,4}

¹ Université de Guyane, UMR EcoFoG, Kourou, France

² IRD, UMR AMAP, Montpellier, France

³ INRA, UMR EcoFoG, Kourou, France

⁴ International Center for Tropical Botany, Department of Biological Sciences, Florida International University, Miami, FL, USA

4.1 Abstract

Species distribution patterns have been employed to disentangle the relative importance of ecological processes in the assembly of sessile organisms, based on the assumption that assembly processes may lead to identifiable spatial diversity patterns. However, the pattern-process link remains challenging because different processes may create similar spatial patterns and because causality may not be straightforward since multiple processes interact at different spatio-temporal scales and can have antagonistic or confounded spatial signatures that can mask each other's' effects on the output pattern.

The aim of this study is to improve the inference of assembly processes from diversity patterns based on a deductive inference analysis by using an integrative approach. Hence, we investigated the emerging species' distributions by using multivariate point patterns analyses with three diversity facets combined (taxonomic, functional and phylogenetic) at multiple local spatial distances and taking into account environmental heterogeneity. We first test the validity of our approach in inferring underlying processes of simulated communities. We then apply our approach to a comprehensive dataset from six replicated permanent plots in French Guiana containing more than 21,500 trees of 467 species for which we have a molecular phylogenetic hypothesis and a comprehensive trait database.

We found that our integrative approach is able to discriminate the four major non-random assembly processes (dispersal limitation, environmental filtering, competition and attacks by natural enemies). Each of these four assembly processes simulated separately resulted in a clearly distinct spatial diversity pattern. Moreover, our approach allows disentangling effects of assembly processes when they are simulated in combinations that result in confounding or antagonistic spatial signatures.

Our empirical test underlined the importance of dispersal limitation in structuring tropical tree communities. Our integrative approach optimizes the inference of processes from diversity patterns and thus contributes to the complex understanding of species coexistence. We discuss the need to expand our methodology in several sites to provide a more general understanding of the relative importance of ecological processes in shaping hyperdiverse communities of sessile organisms such as tropical tree.

Keywords: dispersal limitation, environmental filtering, environmental heterogeneity, French Guiana, functional diversity, negative density dependence, phylogenetic diversity, spatial diversity patterns, spatial point patterns analysis

4.2 Introduction

Understanding community assembly rules remains one of the persistent challenges in ecology, and particularly in species-rich communities such as tropical rainforests (Chesson 2000). It is commonly established that community assembly from a regional species pool of potential colonists result of the synergetic interactions among (i) dispersal limitation, (ii) environmental filtering, (iii) biotic interactions such as competition, attacks by natural enemies or facilitation and (iv) demographic stochasticity (Lortie *et al.* 2004; Kraft & Ackerly 2014). Nevertheless, the relative importance of these processes in different communities is not well understood. Since studying all these processes empirically is practically unfeasible, ecologists commonly apply indirect approaches, such as analyzing the spatial patterns of species (Pacala & Deutschman 1995; Tilman & Kareiva 1997; Perry & Enright 2002; Seidler & Plotkin 2006; Bagchi *et al.* 2011). The underlying assumption is that ecological processes may lead to identifiable spatial patterns and that spatial patterns conserve an imprint of past processes (McIntire & Fajardo 2009; Wiegand & Moloney 2014).

Although spatial patterns may contain abundant information on the internal organization of ecological systems, numerous studies have argued that inferring the underlying processes remains a challenge for two main reasons (McIntire & Fajardo 2009; Wiegand & Moloney 2014). Firstly, different processes may create similar spatial patterns. For instance, dispersal limitation and environmental filtering lead conspecific individuals to be more aggregated than expected by chance. Moreover, it has long been expected that stochastic processes produce random patterns of species and that non-stochastics processes lead to spatially structured patterns, but the reverse is also true (Bell 2001; Chave 2004; Hubbell 2006). Secondly, causality may not be straightforward because multiples processes interact at different spatio-temporal scales, and can have antagonistic or confounded spatial signatures that can mask each other's' effects on the output pattern. Recent studies analyses have therefore recommended to move on deductive inference analyses instead of inductive description by (i) incorporating rigorous ecological knowledge using a priori hypotheses (or expectations) about all potential underlying processes, and (ii) testing their support with precise spatial

statistical analyses, and particularly those allowing to distinguish between multiple processes in producing community patterns (Jeltsch *et al.* 1999; Schurr *et al.* 2004; Law *et al.* 2009; McIntire & Fajardo 2009; Münkemüller *et al.* 2012).

The study of community diversity initially focused on quantifying patterns of species diversity (also named taxonomic diversity) to describe similarities of co-occurring species or community structure (Swenson 2011). However, measures of taxonomic diversity *per se* provide little information regarding ecological strategies that underlie assembly processes. Two approaches have been proposed to analyze a community by identifying similarities in ecological strategies of co-occurring species (Webb *et al.* 2002; McGill *et al.* 2006; Cavender-Bares *et al.* 2009; Mouquet *et al.* 2011). One approach focuses on quantifying functional diversity by using relevant functional traits, that is to say any morphological, physiological or phenological features that impacts a plant's fitness (Violle *et al.* 2007). In this approach it is assumed that functional traits may reflect ecological strategies related to environmental filtering and species interactions (Grime 1979; Keddy 1992; Weiher *et al.* 1999; Westoby *et al.* 2002; McGill *et al.* 2006). A second approach focuses on phylogenetic diversity based on the assumption that the relatedness of species may be used as a surrogate for niche overlap assuming phylogenetic conservatism of species traits (Webb *et al.* 2002; Kembel & Hubbell 2006; Losos 2008; Cavender-Bares *et al.* 2009). However, the use of phylogeny as proxy of ecological strategies is contested (Gerhold *et al.* 2015) mainly because all species traits are not necessarily conserved across the evolution (Cavender-Bares *et al.* 2009), hence phylogeny could be preferentially used as proxy of traits difficult to measure and often involved in coevolutionary interactions like in the case of pollination (Moeller 2004) or attacks by natural enemies (Paine *et al.* 2012a; Bagchi *et al.* 2014). It was demonstrated that herbivorous insects are frequently associated with clades (genera or families) of host plants (Novotny *et al.* 2010), or that phylogenetically related species share pathogens (Gilbert & Webb 2007) attracted by conserved traits. For example, at deeper nodes across large regional species pools of Angiosperms, chemical defense traits such as terpene abundance and diversity show strong phylogenetic signal (Courtois *et al.* 2009).

Recent studies have argued that difficulties in identifying the pattern-process link can be explained by a focus on single facets of diversity to infer assembly processes, which may fail to detect important feature of complex patterns (Wiegand & Moloney 2014). Because each diversity approach is limited by methodological issues and important assumptions, taxonomic, functional and phylogenetic diversity approaches are complementary (Ricotta 2005; Kraft & Ackerly 2010; Swenson 2011; Baraloto *et al.* 2012a; Münkemüller *et al.* 2012; Cadotte *et al.* 2013; Purschke *et al.* 2013). For instance, when both dispersal limitation and environmental filtering structure the community assembly, the test of combined taxonomic and functional patterns is required. Indeed it remains difficult to distinguish between both processes based only on the taxonomic pattern and only analyze functional pattern is insufficient to highlight the importance of dispersal limitation (Table 4) since it was expected, in both cases, that conspecific individuals are more clustered than expected under a null hypothesis, and in the case of

environmental filtering only ecologically similar individuals are more clustered than expected (Díaz *et al.* 2004; Kraft & Ackerly 2010; Paine *et al.* 2012a). Moreover, functional and phylogenetic approaches are complementary. For instance, functional and phylogenetic overdispersed patterns respectively allow disentangling competition if ecologically similar species tend to compete more intensely for resources than dissimilar species (MacArthur & Levins 1967; Diamond 1975) from attacks by natural enemies (herbivores, pathogens or parasites) assuming that phylogenetic distance represents a valid proxy for broad chemical defense dissimilarity (Table 4).

Spatial patterns of plants result from multiple processes intertwined and operated at different spatial scales, so assembly processes are expected to imprint signals at different spatial scales (Levin 1992; Weiher & Keddy 1995; Swenson *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009). This suggests that instead of only defining the alpha diversity structure of the whole community as it is generally done (Baraloto *et al.* 2012a; Purschke *et al.* 2013), quantification of scale-dependent diversity structure of the community should be required in determining the relative importance of processes in governing community assembly (Münkemüller *et al.* 2012; Shen *et al.* 2013). Indeed, even when overall diversity is equal, one community may be a mosaic of single-species patches, containing places of low diversity, whereas all the species may be rather uniformly distributed over the other community, thus, diversity is constant everywhere (Shimatani 2001a).

Scale-dependent analyses of spatial patterns have been facilitated by using statistical analyses of spatial point patterns (Ripley 1977; Diggle 1983; Wiegand & Moloney 2014). Some of these statistics, such as the commonly used Ripley's K-function (Ripley 1977) describe the characteristics of the point pattern over a range of distance and provide more information on the scale of the pattern than do statistics that use nearest neighbor distances only. Therefore, these statistics can detect mixed patterns that act at different spatial scales, such as dispersion at smaller distances and aggregation at larger distances, and are increasingly adapted in ecology (Stoyan & Penttinen 2000; Wiegand & Moloney 2004; Perry *et al.* 2006; Illian & Burslem 2007; Law *et al.* 2009; McIntire & Fajardo 2009; Brown *et al.* 2016; Velázquez *et al.* 2016), and particularly for sessile organisms such as plants studied at local spatial scales (e.g. Péliissier & Goreaud 2001; Bagchi *et al.* 2011; Traissac & Pascal 2013).

Shimatani (2001a) extended for the first time point pattern analyses to examine the entire local community using the Simpson diversity index in multivariate point patterns. Recently developed multivariate statistics describing spatial point patterns incorporate pairwise species dissimilarity (Shen *et al.* 2013; Wiegand & Moloney 2014; Péliissier & Goreaud 2015). These new methods allow for detailed quantification of not only taxonomic but also phylogenetic and functional diversity (Velázquez *et al.* 2016). Particularly, Péliissier & Goreaud (2015) expanded the community point pattern approach from the Simpson index developed by Shimatani (2001a) to employ Rao's quadratic entropy based on phylogenetic and functional dissimilarities among taxa. Indeed, the combination of taxonomic, functional and phylogenetic diversity indices at multiples spatial scales, we submit, makes it possible to disentangle mixed patterns of

combined processes (i) which have similar spatial signature at different spatial scale like for instance dispersal limitation and environmental filtering or (ii) which have antagonistic spatial signature at different spatial scales like for instance competition and environmental filtering (Table 4).

Table 4. Conceptual framework for inferring processes from diversity patterns with an integrative approach

Taxonomic (T), functional (F) and phylogenetic (P) expected patterns are presented for each of the four major non-random assembly processes supposedly most influential at a local spatial scale (dispersal limitation, environmental filtering, competition and attacks by natural enemies). By the functional approach, we considered a set of relevant functional traits to approximate the species' niche. The expected output of competition presented here is based on limiting similarity hypothesis (MacArthur & Levins 1967). By the phylogenetic approach we considered traits conserved such as defense traits (for a better argumentation see introduction). Because processes are involved at different spatial scales (Weiher & Keddy 1995; Swenson et al. 2007; Cavender-Bares et al. 2009), it is important to analyses these three diversity patterns at different spatial scales, here it is only presented expectations of diversity patterns within dispersal distances (most often small distances) and beyond dispersal distances (larger distances) in order to draw general contrasts according to these distances to infer different assembly processes. It is important to note that within dispersal distances encompassed neighbor distances where biotic interactions such as competition and attacks by natural enemies act. In each given distance the three diversity patterns are defined across habitat, i.e. encompassing the environmental heterogeneity, and within homogeneous habitat, i.e without the environmental heterogeneity. It is important to note that environmental filtering is possible at any spatial scale, depending only on the spatial scale of the environmental heterogeneity. Diversity patterns defined as clustered or overdispersed mean respectively that co-occurring species are more similar or dissimilar than expected under the null hypothesis tested whereas diversity patterns defined as NA mean that co-occurring species are not distributed differently than expected under the null hypothesis tested. This table present a synthetic approach considering extreme situation where each process acts alone, voluntary leaves out special cases (after Cavender-Bares et al. 2009; Kraft & Ackerly 2010).

	Patterns within dispersal distances		Patterns beyond dispersal distances	
Processes	Across habitats	Within habitat	Across habitats	Within habitat
Dispersal limitation	(T) clustered (F) NA (P) NA	(T) clustered (F) NA (P) NA	(T) NA (F) NA (P) NA	(T) NA (F) NA (P) NA
Environmental filtering	(T) clustered (F) clustered (P) NA	(T) NA (F) NA (P) NA	(T) clustered (F) clustered (P) NA	(T) NA (F) NA (P) NA
Competition	(T) overdispersed (F) overdispersed (P) NA	(T) overdispersed (F) overdispersed (P) NA	(T) NA (F) NA (P) NA	(T) NA (F) NA (P) NA
Attacks by natural enemies	(T) overdispersed (F) NA (P) overdispersed	(T) overdispersed (F) NA (P) overdispersed	(T) NA (F) NA (P) NA	(T) NA (F) NA (P) NA

Natural communities occur in heterogeneous environments, which can mask multiple processes with environmental filtering. The isolation of homogeneous habitats

for comparative analyses can help to disentangle these processes. For instance, Bagchi *et al.* (2011) demonstrated that environmental heterogeneity can obscure the spatial signal of attacks by natural enemies. Environmental heterogeneity can be considered by analyzing within homogeneous subareas within the observation window (Pélissier & Goreaud 2001). Thus, if we consider that environmental filtering is negligible within homogeneous habitats (Réjou-Méchain & Hardy 2011), we should be able to distinguish between environmental filtering and others processes by comparing spatial analyses across heterogeneous environments versus within homogeneous habitats. For example, we predict that dispersal limitation will result in aggregated distributions regardless of habitat, whereas environmental filtering would result in a random distribution within habitats (Table 4). Moreover, competition or attacks by natural enemies will result respectively in functional or phylogenetic overdispersed patterns regardless of habitats (Table 4).

In this study, we present an integrative method which takes into account the different recent advances to infer community assembly from spatial diversity patterns. Indeed, we argue that describing patterns of species (i) at different local spatial distances by using multivariate point patterns analyses, (ii) by considering three facets of diversity (taxonomic, functional and phylogenetic) (iii) within and between habitats that segregate species distributions should allow a better inference of assembly processes from spatial diversity patterns. We first test the validity of our approach in inferring underlying processes, using four simulated communities resulting from each of the four major non-random processes supposedly most influential at a local spatial scale in tropical tree communities separately: (i) dispersal limitation, (ii) environmental filtering, (iii) competition and (iv) attacks by natural enemies. We then tested if our integrative approach allows disentangling processes expected to have similar and thus confounded effects on distribution patterns, when these processes act together, by simulating communities resulting from a combination of dispersal limitation and environmental filtering. We also tested if our integrative approach allows disentangling processes expected to have antagonistic and thus compensatory effects on distribution patterns, by simulating communities resulting of combinations of environmental filtering and competition.

We finally apply our approach to a comprehensive empirical dataset from six replicated permanent plots in French Guiana that are large enough (covering 37.5 ha) to study dispersal limitation, environmental filtering and species interactions, and that share the regional species pool representing more than 21,500 trees of 467 species, together with a molecular phylogenetic hypothesis (Baraloto *et al.* 2012a) and a comprehensive trait database (Baraloto *et al.* 2012b; Fortunel *et al.* 2014). Our integrative approach combined with the data quality of this site allows a robust test of the relative importance of dispersal limitation, environmental filtering and species interactions in the assembly of hyperdiverse tree communities in tropical forests.

4.3 Material and methods

4.3.1 Simulated plant communities

To evaluate the validity of our integrative analysis in disentangling underlying assembly processes from spatial diversity patterns of trees, we simulated six patterns of plant communities. Firstly, we tested if different assembly processes result in distinct spatial diversity patterns. In order to test this, we simulated communities resulting of each of the four major non-random processes involved in the assembly community separately: (i) dispersal limitation, (ii) environmental filtering, (iii) competition and (iv) attacks by natural enemies (Annexes 3-1). Secondly, we tested if our integrative approach of spatial diversity patterns allows disentangling processes expected to have similar and thus confounded effects on distribution patterns, when these processes act together. To test this, we simulated communities which result of a combination of dispersal limitation and environmental filtering. At the opposite, thirdly we tested if our integrative approach of spatial diversity patterns allows disentangling processes expected to have antagonists and thus compensatory effects on distribution patterns, when these processes act together. To test this, we simulated communities resulting of combinations of environmental filtering and competition.

Each of the six simulations involved 500 trees belonging to 16 species, named by letters from “a” to “p” with their abundance distribution following log-normal distributions, within 1-ha square plot composed by two distinct habitats (Annexes 3-1). We constructed a functional tree as a regular and balanced tree of the 16 species studied with labels in alphabetic order, because it is easier to simulate environmental filtering. We constructed a phylogenetic tree as random coalescent tree of the 16 species studied (Annexes 3-1). We replicated hundred times each of the six simulations realized, and we presented in this study the replica mean of each simulation.

4.3.1.1 Simulation of dispersal limitation

To simulate dispersal limitation, we generated a clustered point pattern on the entire plot as a Neyman-Scott point process (Neyman & Scott 1958) with a Cauchy cluster kernel (Jalilian *et al.* 2013). This point process was constructed by first generating an unobservable random point pattern as a multitype homogeneous Poisson point process of “parent” points, with a specific intensity (points per unit area) calculated arbitrarily as the ratio between one fifth of the specific abundance (defined as the specific “parents” abundance) and the surface area of the plot (1 ha). Then, each “parent” point is replaced by a random cluster of “offspring” points, where the mean number of points per cluster was arbitrary fixed as the equally abundance of “offspring” (corresponding to the total specific abundance without the specific “parents” abundance) per “parent” points for each species. Points per cluster were randomly distributed following a Poisson distribution within the Cauchy kernel of 1 meter size.

4.3.1.2 Simulation of environmental filtering

To simulate environmental filtering, we generated a heterogeneous random pattern, with a reversed species frequency distribution according to each habitat. Because the alphabetic order provides information on the functional similarities, we arbitrarily defined that the eight first letters of the alphabet (“a” to “h”) represent species with preference for habitat 1 whereas species corresponding to the following eight letters (“i” to “p”) represent species with preference for habitat 2 (Annexes 3-1).

4.3.1.3 Simulation of competition and attacks by natural enemies

To simulate competition and attacks by natural enemies, we generated an inhibitive point pattern on the entire plot, with a multitype Strauss model by using a Metropolis-Hasting algorithm (Geyer & Moller 1994) by proposing shifts from the initial point pattern including 500 points. In the model, interactions between pairs of individuals were based respectively on their functional or phylogenetic distances within a radius of five meters. The density probability of each species is arbitrarily determined by the frequency of the given species.

4.3.1.4 Simulation of dispersal limitation and environmental filtering

To simulate dispersal limitation and environmental filtering combined, we generated a clustered point pattern as in dispersal limitation simulation, but with a reverse species frequency distribution according to each habitat.

4.3.1.5 Simulation of environmental filtering and competition

To simulate environmental filtering and competition combined, we generated an inhibitive point pattern as in the competition simulation, but with a reverse species frequency according to each habitat.

4.3.2 Data available from the community of Paracou

4.3.2.1 Study site of the community studied

To analyze the underlying assembly processes of a real tree community, we conducted the study at the Paracou experimental station (5°18'N, 52°55'W), a lowland tropical rain forest in French Guiana. At this site, mean annual precipitation averages 2980 mm with a long dry season from mid-August to mid-November and a short dry season in March (Wagner *et al.* 2011). The site is dominated by Acrisols (FAO 2006) and exhibits little topographic variations with gentle slopes (from 0 to 18 degrees relative to the horizontal) and absolute altitudes below ca. 40 m. Topography correlates with soil physical and chemical properties (Baraloto *et al.*, 2007; Sabatier *et al.*, 1997) with well-drained plateaus alternating with fertile hydromorphic and seasonally inundated bottomlands (Ferry *et al.* 2010; Allié *et al.* 2015). The site contains high species

diversity, with ca. 160 species per hectare (Baraloto *et al.* 2012a). Six 6.25 ha permanent control plots (totaling 37.5 ha) were established across ca. 50 km² at the site and have been inventoried.

4.3.2.2 Botanical data

All stems ≥ 10 cm in Diameter at Breast Height (DBH) in the six studied plots have been identified to species or sorted to putative morphospecies, with vouchers determined at the regional herbarium (CAY) and by appropriate taxonomic specialists. For this study, we did not consider palm species in the analysis since they have distinct phylogenetic and functional identities (Baraloto *et al.* 2012a). The resulting dataset contained 467 distinct morpho-species from 220 genera and 63 families (whose dominant families are *Lecythidaceae*, *Fabaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Annonaceae* and *Sapotaceae*), representing 21,551 individuals.

4.3.2.3 Phylogenetic tree

To examine community phylogenetic structure, we used a phylogenetic tree based on molecular sequence data (Baraloto *et al.* 2012a) onto which we grafted new species of our data set for which gene sequence data is not yet available, added as polytomous sister taxa at the nearest known taxonomic level (generally genus or family). We collapsed multichotomies in the resulting phylogenetic tree by adding negligible distances, to work with a binary tree. Then for each plot, we pruned this phylogenetic tree to the species pool in that plot.

4.3.2.4 Functional traits

To examine community functional composition, we integrated data for functional traits which are thought to synthesize the functional strategy of each species. We chose four key functional traits (Table 5) frequently used in analyses of the functional structure of forests communities to represent species' niche similarity (Kraft & Ackerly 2010) because they translate different components of tree functional plant strategy: Specific Leaf Area (SLA) as a proxy of leaf economic spectrum (Wright *et al.* 2004), twig density as a proxy of stem economic spectrum (Chave *et al.* 2009; Baraloto *et al.* 2010), and leaf area and maximum diameter (DBH95) which represent plant life histories. We compiled a data set with species-mean trait values; species with missing values of a given functional trait (25 % on average; see Table 5), were assigned community-mean trait values.

Table 5. Functional traits

List of the four functional traits studied, their description, their role in tree functional strategy, the units, the range of values represented by the 467 morpho-species studied, the percent of species with measured traits values, and indication of very weak phylogenetic signal using Blomberg's K-test (Blomberg *et al.* 2003).

Name	Description	Functional strategy	Units	Range in data set	Percent of species with measured trait values	K Blomberg
LEAF ECONOMIC SPECTRUM						
Specific Leaf Area (SLA)	Ratio of leaf surface area to leaf mass	Leaf resource capture and defense	cm ² .g ⁻¹	4,8 - 34,9	76%	0,015
STEM ECONOMIC SPECTRUM						
Wood density	wood specific gravity of twigs	Stem transport, structure and defense	g.cm ⁻³	0,28 - 0,85	72%	0,012
LIFE-HISTORY SPECTRUM						
Leaf area	Leaf surface area	Leaf resource capture	cm ²	0,6 - 736,5	69%	0,017
DBHmax	95th-percentile of DBH for each species	Stature	mm	105 - 1083	87%	0,015

Spatial pattern analyses

To analyze the spatial patterns at a community level we used multivariate spatial diversity point pattern analyses. Spatial point pattern analyses (Ripley 1977; Diggle 2003; Baddeley & Turner 2005) provide powerful techniques for the statistical analysis of point pattern data that consist of a complete set of locations of ecological objects within an observation window (Velázquez *et al.* 2016). Ripley's K-function (Ripley 1977) and its extensions are widely used in ecology to describe the characteristics of the point pattern over a range of distances, by giving the expected number of points in circles of radius r (in this study from 0 to 50 m by 1-m steps for simulated communities and from 0 to 120 m by 5-m steps for Paracou community) centered at an arbitrary point (which is not counted), divided by the intensity of the pattern. Characteristics' significance of the observed pattern is evaluated by testing, at each distance r , the departure of the estimator of observed pattern K-function from the null hypothesis which is constructed by a 99% confidence envelop generated by estimators of the 1,000 Monte Carlo realizations of a given null model (Besag & Diggle 1977). Null models (Gotelli & Graves 1996) are a subclass of spatial point process, that is to say mechanism that generates a set of points (Diggle 2003), and formalize a particular null ecological hypothesis. Basically, null models create the spatial patterns that are expected in the absence of a particular ecological process being tested (Shen *et al.* 2009). Thus, the selection of the null model depends on the ecological hypothesis that we want to test (null hypotheses of this study are presented below). At a given distance r , if the estimate of K is above or below the confidence envelop, we interpret respectively that neighbors are significantly more dissimilar or similar than expected under the null hypothesis, we then talk about respectively overdispersed or clustered pattern. To describe diversity patterns (taxonomic, functional and phylogenetic) of the community we used multivariate

summary statistics since multivariate functions are applied to patterns of points bearing more than two categorical marks.

4.3.2.5 Test of taxonomic spatial structure of the community

To describe taxonomic spatial patterns of multiple species, we used the estimate $\hat{K}_s(r)$ developed from Shimatani (2001) which is the mean over all points of the pattern of Simpson index (Simpson 1949) within a neighborhood distance r . Pélissier & Goreaud (2015) argued that this estimate corresponds conceptually to the notion of a distance-dependent measure of α -diversity sensu (Whittaker 1972). The computation of this estimate is:

$$\hat{K}_s(r) = 1 - \sum_{p=1}^S \frac{\hat{\lambda}_p^2 \hat{K}_p(r)}{\hat{\lambda}^2 \hat{K}(r)}$$

where S is the total number of species; λ and λ_p are respectively density of all species and of species p ; $K(r)$ and $K_p(r)$ are respectively univariate K -functions computed from the spatial pattern of all species pooled together and of species p . To compute the estimator of K_s , an edge effect correction is used according to the method proposed by Ripley (1977) and extended to complex sampling windows by Goreaud & Pélissier (1999).

In order to test spatial taxonomic structure of multiple species such as taxonomic clustered or overdispersed patterns, we have to test the null hypothesis of community without taxonomic spatial structure. This can be achieved by using the random placement hypothesis that simulate random spatial patterns for each species independently (Shen *et al.* 2009), which is compatible with the biological hypothesis of species assemblage in absence of any intra- and inter-specific interactions (Pélissier & Goreaud 2015).

4.3.2.6 Test of functional and phylogenetic structure of community

To describe functional and phylogenetic spatial patterns of trees not biased by the taxonomic spatial pattern, we used the estimate $\hat{K}_d(r)$ developed by Pélissier & Goreaud, (2015) which quantify the functional or phylogenetic spatial structure of a community conditionally to the taxonomic spatial pattern (Shen *et al.* 2013). This estimate is the mean over all points of the functional or phylogenetic Rao's (1982) quadratic entropy within a neighborhood distance r , corresponding to the estimate $\hat{K}_R(r)$, standardized by the taxonomic spatial pattern (for more details see Pélissier & Goreaud 2015). The computations of these estimates are:

$$\hat{K}_R(r) = \sum_{p=1}^S \sum_{q=1}^S \frac{d_{pq} \hat{\lambda}_p \hat{\lambda}_q \hat{K}_{pq}(r)}{\hat{\lambda}^2 \hat{K}(r)}, \quad \hat{K}_d(r) = \frac{\hat{D} * \sum_{p=1}^S \sum_{q=1}^S d_{pq} \hat{\lambda}_p \hat{\lambda}_q \hat{K}_{pq}(r)}{\hat{H}_D * \sum_{p=1}^S \sum_{q=1}^S \hat{\lambda}_p \hat{\lambda}_q \hat{K}_{pq}(r)}$$

where S is the total number of species; $\hat{D}$ is the unbiased estimator of Simpson's entropy; $\hat{H}_D$ is the unbiased estimator of Rao's quadratic entropy; d_{pq} is a phylogenetic or functional cophenetic distance between species p and q ; λ , λ_p and λ_q are respectively density of all species and of species p and q ; $K(r)$ is the univariate K-functions computed from the spatial pattern of all species pooled together; $K_{pq}(r)$ is the bivariate K-function computed from the spatial pattern between individual i of species p and individual j of species q . To compute the estimator K_d the edge effects cancel out between numerator and denominator.

In order to test functional or phylogenetic spatial structure such as clustered or overdispersed patterns, we have to test the null hypothesis of a community without functional or phylogenetic spatial structure. This can be achieved by using the null hypothesis named species equivalence, which consists of random allocation of species distances, by permuting simultaneously the rows and columns in the cophenetic matrix but keeping the point locations and distribution of species labels unchanged (Pélissier & Goreaud 2015). It was expected a theoretical value of 1 at all distance r under the species equivalence null hypothesis.

4.3.3 Accounting for spatial heterogeneity

We conducted analyses of community structure (i) within each plot and (ii) within homogeneous habitats in each plot to study the spatial structuration without a strong effect of environment. We used relative altitude to define major habitat types at this site, because it has been found to summarize most physico-chemical properties of local soils and to discriminate species with contrasting distributions (Allié *et al.* 2015). We defined two broad habitats with homogeneous environments, plateaus and seasonally inundated bottomlands (Annexes 3-2).

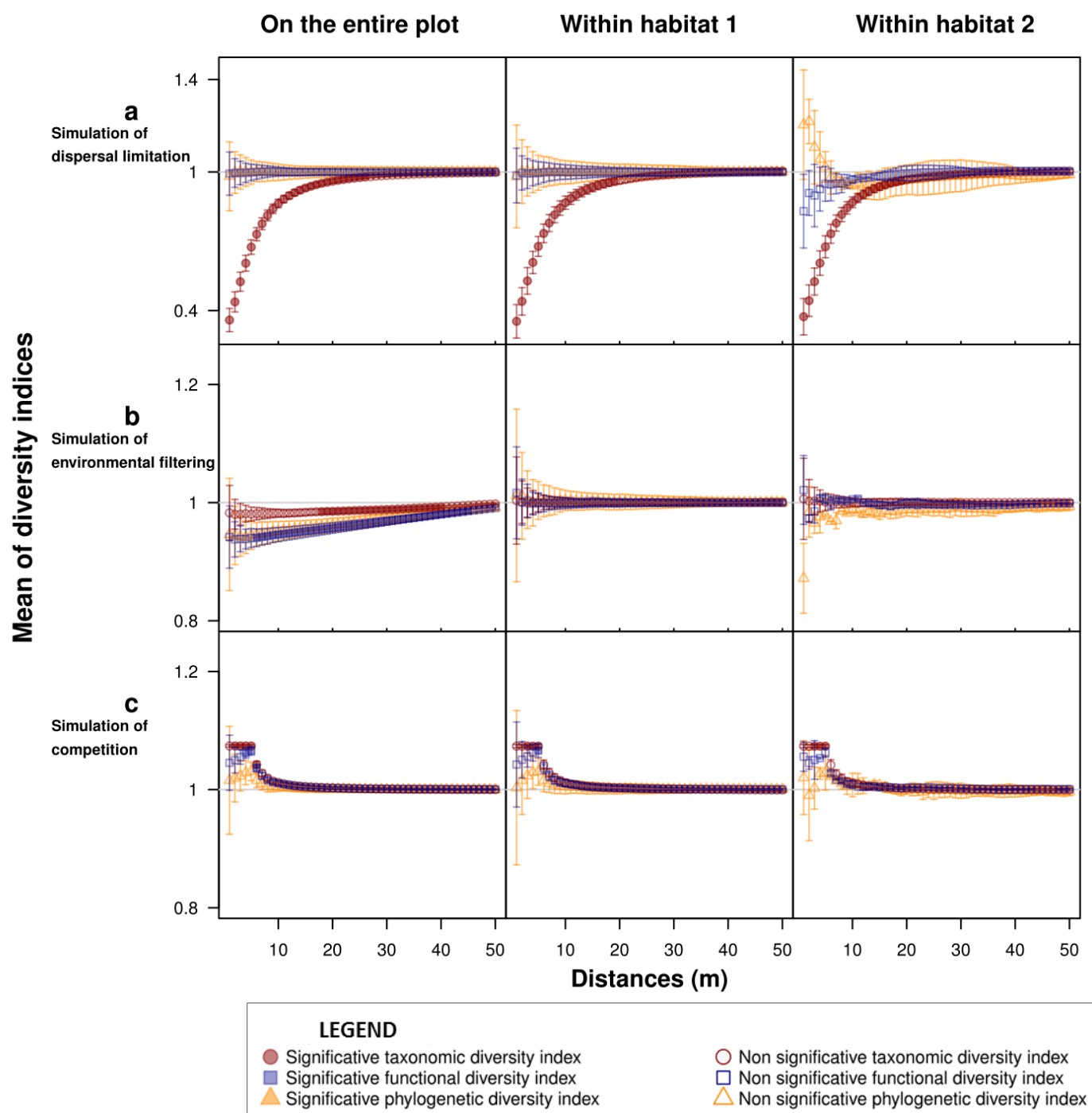
4.3.4 Data analysis

Analyses were realized in the R platform (R Core Team 2013) and more specifically with following packages: *maptools* (Bivand & Lewin-Koh 2014), *raster* (Hijmans 2014) and *rgdal* (Bivand et al. 2014) for cartographic tools; *ade4* (Dray & Dufour 2007), *ape* (Paradis et al. 2004), *phylobase* (Hackathon *et al.* 2014) and *picante* (Kembel *et al.* 2010) for phylogenetic reconstruction and simulations of functional and phylogenetic trees; *ads* (Pélissier & Goreaud 2015) and *spatstat* (Baddeley & Turner 2005) for spatial pattern analysis and simulation.

4.4 Results

4.4.1 Results of simulations

Spatial point patterns analyses of diversity patterns for each process simulated separately gave distinct results (Fig. 4-1 a to d) which also corroborate the expected spatial signatures of each process (Table 4). Firstly, for the simulation of dispersal limitation, we observed a taxonomic cluster independently of habitat, indeed this pattern is observed both on the entire plot and within homogeneous habitats for respectively distances of less than thirty meters and distances of less than twenty meters. These taxonomic clustered patterns were higher at small than at large distances. We observed neither functional nor phylogenetic distribution significantly different from the null hypothesis both on the entire plot and within homogeneous habitats (Fig. 4-1a). Secondly, for the simulation of environmental filtering, we observed both taxonomic and functional clustered patterns on the entire plot respectively between distances of 15 and 40m and between distances of 5 and 45m, whereas we observed neither taxonomic nor functional distribution significantly different from the null hypothesis within each habitat. We did not observe phylogenetic distribution significantly different from the null hypothesis both on the entire plot and within each habitat (Fig. 4-1b). Thirdly, for the simulation of competition, we observed a taxonomic overdispersed pattern on the entire plot and within habitat at small distances (< 10 m). We observed a functional overdispersed pattern on the entire plot and within habitat 1 at small distances (around 5 m) and we did not observe functional distribution significantly different from the null hypothesis within habitat 2. We did not observe phylogenetic distribution significantly different from the null hypothesis both on the entire plot and within each habitat (Fig. 4-1c). Fourthly, for the simulation of attacks by natural enemies, we observed both taxonomic and phylogenetic overdispersed patterns on the entire plot and within each habitat at small distances (< 10 m). We did not observe functional distribution significantly different from the null hypothesis both on the entire plot and within each habitat (Fig. 4-1d).



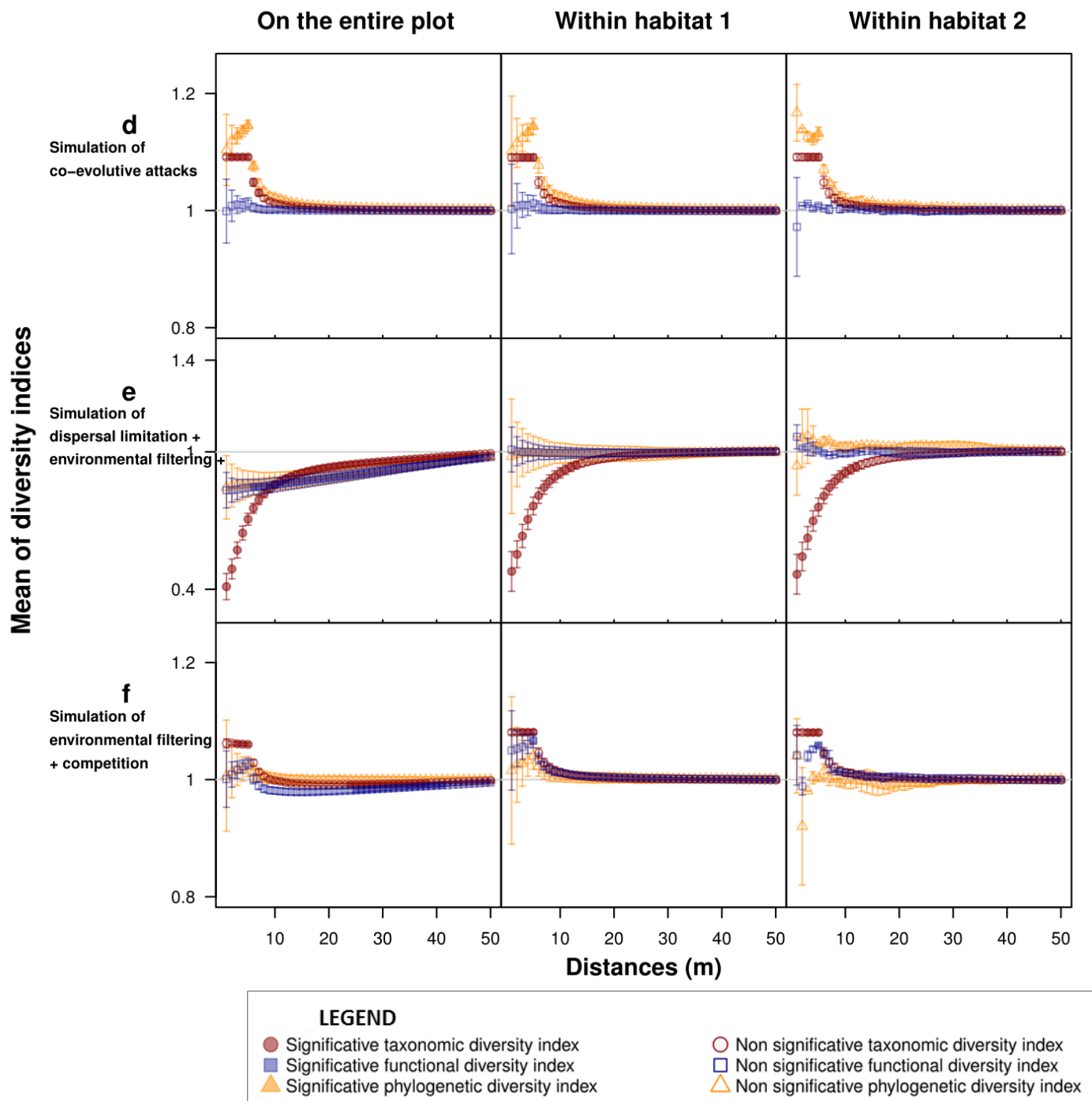


Figure 4-1. Results of the spatial diversity pattern analyses of simulations

Results of the spatial diversity pattern analyses of the six simulations are presented with results of the dispersal limitation simulation on line (a), environmental filtering simulation on line (b), competition on line (c), attacks by natural enemies on line (d), dispersal limitation and environmental filtering simulation on line (e), environmental filtering and competition simulation on line (f). Each result is presented on the entire plot of 1 ha squared (colon 1) and within each habitat (colons 2 and 3). In each panel, the given pattern is described by three facets of diversity with specifically the taxonomic facet (red circles), functional facet (blue squares) and phylogenetic facet (orange triangles) within circles of radius with different spatial scales from 0 to 50 m by 1 m step. In each panel, for each diversity facet and at each distance, mean and range of the diversity index of the hundred simulation replicates are respectively represented by a symbols and standard deviation bars around the mean value, based on diversity indices that have been standardized against 1 which corresponds to the diversity index value of spatial structure expected under the null hypothesis. Full and empty symbols reveal the mean index significance. Indeed, for given diversity index at a given distance, if at least 99 of the 100 replicates have a spatial distribution significantly different from spatial distribution expected under the null hypothesis ($p\text{-value} \leq 0.01$) we considered the mean index value significantly different from the null hypothesis (full symbols), otherwise we considered the mean index value not significantly different from the null hypothesis (empty symbols). To interpret theses graphs, mean diversity indices significantly greater than 1 indicate that individuals are more similar than expected under the null hypothesis within a circle of radius with the distance considered, which is called a taxonomic or functional or phylogenetic clustered pattern, depending of the diversity index considered. Conversely, mean diversity indices significantly lower than 1 indicate that individuals are more dissimilar than expected under the null hypothesis within a circle of radius with the distance considered, which is called a taxonomic or functional or phylogenetic overdispersed pattern, depending of the diversity index considered. Note that scales of Y axes are not the same for the six cases for a better readability of results, lines a and e have the same scale and the others lines have the same scale of Y axis.

Moreover, our approach analyzing spatial diversity patterns allowed to disentangle processes that have similar distribution patterns even when these processes were simulated together (Fig. 4-1e). Indeed, in the simultaneous simulation of dispersal limitation and environmental filtering we observed a taxonomic clustered pattern both on the entire plot and within each habitat. This taxonomic clustered pattern was observed in almost all distances on the entire plot whereas it was observed only on small distances (< 15 m) within each habitat. We observed a functional clustered pattern on the entire plot from 5 m, whereas we did not observe functional distribution significantly different from the null hypothesis within each habitat. We did not observe phylogenetic distribution significantly different from the null hypothesis both on the entire plot and within each habitat.

Then, analyzing spatial diversity patterns allowed to disentangle processes that have antagonist distribution patterns when these processes were simulated together (Fig. 4-1f). We observed a taxonomic overdispersed pattern at small spatial scales on the entire plot and within each habitat (< 10 m) whereas we observed a functional overdispersed pattern around distances of 5 meters, only within each habitat and not on the entire plot. We observed both a taxonomic and functional clustered patterns at middle distances (between 25 and 40 m) on the entire plot, whereas we observed neither taxonomic nor functional distribution significantly different from the null hypothesis at these distances within each habitat. We did not observe phylogenetic

distribution significantly different from the null hypothesis both on the entire plot and within each habitat.

4.4.2 Results of the Paracou trees community

Spatial diversity patterns were similar between the six plots studied. Firstly, for all six plots studied, we found strong evidence for taxonomic clustered pattern both on the entire plot and within homogeneous habitats (First line of Fig. 4-2). Moreover, these taxonomic clustered patterns were higher at small distances (< 40 m) than large distances. Secondly, for most plots we observed neither functional nor phylogenetic distribution significantly different from the null hypothesis both on the entire plot and within homogeneous habitats (The two last lines of Fig. 4-2).

Parallel to these generalities, there were plots with some specificity. Indeed, three plots (1, 11 and 13) exhibited functional clustered patterns at small distances (between 10 and 40 m) within seasonally inundated bottomlands and also for plot 1 on the entire plot between 10 and 20 m. Only the plot 15 exhibits a functional clustered pattern between 5 and 20 m within plateaus. We also studied functional diversity for each trait considered separately (not shown here) to refine assumptions on strategies related to the observed functional clustered patterns, but we did not observe functional distribution significantly different from the null hypothesis both on the entire plot and within each habitat for any of the studied traits. Finally, only the plot 14 exhibits both a phylogenetic overdispersed pattern at small scales (< 20 m) on the entire plot and within plateaus, and a taxonomic clustered pattern only at small distances (< 50 m) within seasonally inundated bottomlands.

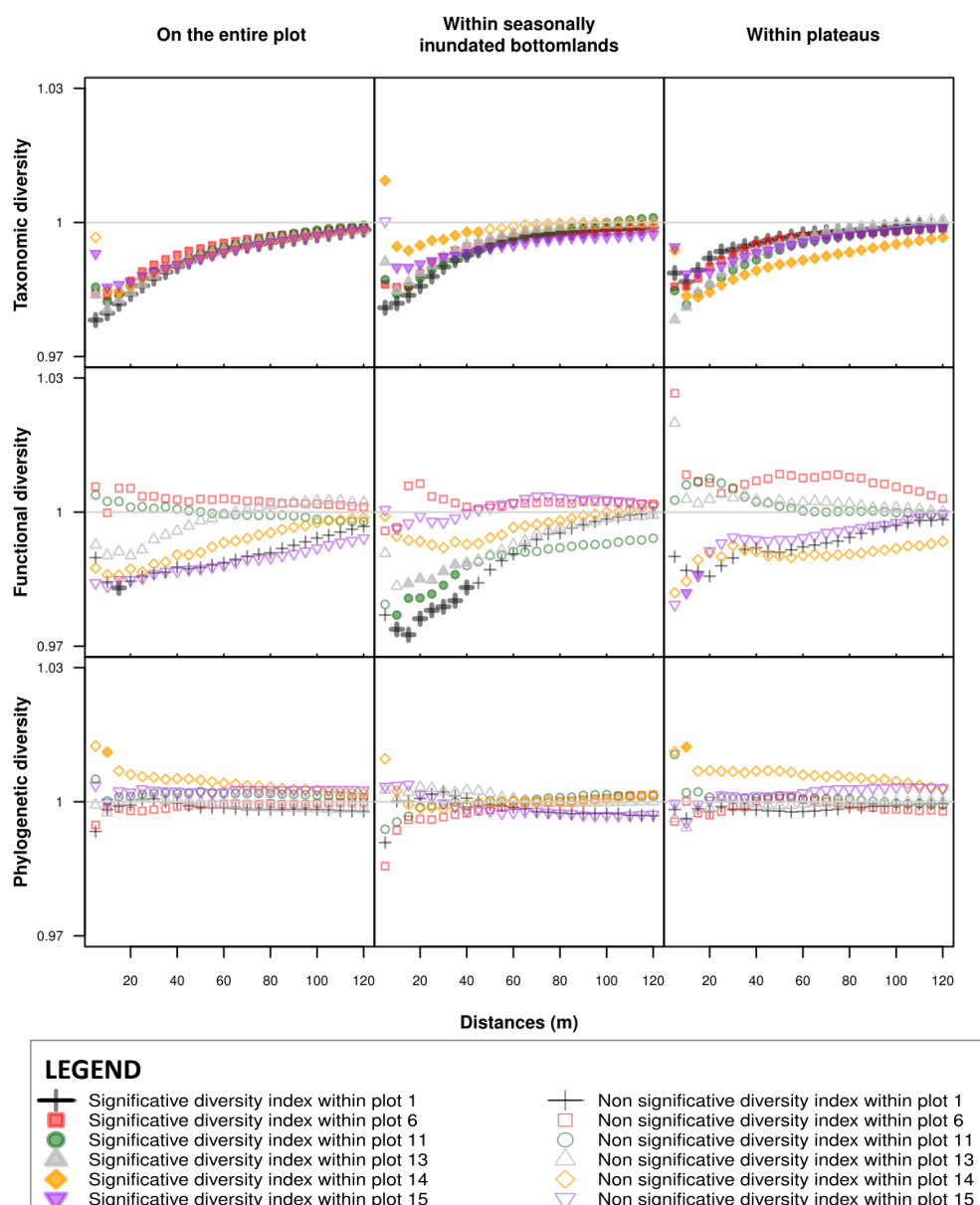


Figure 4-2. Results of the spatial diversity pattern analyses of the Paracou trees community

Spatial diversity patterns of the Paracou tree community are analyzed considering three facet of diversity (each line) within circles of radius with different spatial scales from 0 to 120m by 5 m step, within the entire plot (colon 1) and within each homogeneous habitat characterized for this site (colons 2 and 3). In each panel and at each distance, diversity indices of the six plots studied (plots 1, 6, 11, 13, 14 and 15) are represented by different symbols (respectively dark cross, red square, green circle, grey triangle, orange diamond and violet reversed triangle). Diversity indices are standardized against 1 which corresponds to the diversity index value of spatial structure expected under the null hypothesis. Full and empty symbols reveal respectively that diversity indices are significantly different ($p\text{-value} \leq 0.01$) or not ($p\text{-value} \geq 0.01$) than those expected under the null hypothesis. To interpreted theses graphs, diversity indices significantly greater than 1 indicate that individuals are more similar than expected under the null hypothesis within a circle of radius with the distance considered, which is called a taxonomic or functional or phylogenetic clustered pattern, depending of the diversity index considered. Conversely, diversity indices significantly lower than 1 indicate that individuals are more dissimilar than expected under the null hypothesis within a circle of radius with the distance considered, which is called a taxonomic or functional or phylogenetic overdispersed pattern, depending of the diversity index considered.

4.5 Discussion

Diversity indices and null models have been widely used to infer different community assembly processes from species' distribution patterns (Webb *et al.* 2002; Kraft & Ackerly 2010; Münkemüller *et al.* 2012) based on the assumption that assembly processes may lead to identifiable spatial patterns. However, some studies have argued that inferring the underlying processes from patterns remains a challenge because (i) different processes may create similar spatial patterns and (ii) causality may not be straightforward because multiples processes interact at different spatio-temporal scales (Levin 1992; Weiher & Keddy 1995; Swenson *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009), and can have antagonistic or confounding spatial signatures (McIntire & Fajardo 2009; Wiegand & Moloney 2014). To refine the pattern-process link, several studies have highlighted the need to compare three complementary aspects of diversity (taxonomic, functional and phylogenetic) for quantifying different characteristics of community structure (Ricotta 2005; Kraft & Ackerly 2010; Swenson 2011; Baraloto *et al.* 2012a; Münkemüller *et al.* 2012; Cadotte *et al.* 2013; Purschke *et al.* 2013). Furthermore, recent studies have underlined the importance to contrast spatial patterns across different spatial scales (Kraft & Ackerly 2010; Münkemüller *et al.* 2012) for quantifying the scale-dependency diversity structure of the community (Shimatani 2001a). Yet spatial pattern analyses can also be masked by environmental heterogeneity that may compromise the conclusions about the relative importance of assembly processes. McIntire & Fajardo (2009) suggested to analyze the spatial patterns with a deductive inference of assembly processes (instead of an inductive description) based on a priori expectations about spatial patterns of all the potential underlying responsible processes, associated with a precise spatial statistical analysis to test each expectation. In summary to precisely infer assembly processes from diversity patterns by adequately distinguish distinct spatial diversity patterns of both each process separately and different processes when they interact (even when they have antagonistic or confounded spatial signatures) we used in this study an integrative approach following the conceptual framework described in introduction (Table 4) by analyzing the three facets of diversity at different spatial scales and in taking into account for environmental heterogeneity. In this section, we first discuss the validity of our integrative approach to infer processes from diversity patterns based on simulated patterns. We then discuss results from our empirical application to a tropical tree community and present the challenge concerning the inference of processes from diversity patterns of real communities.

4.5.1 Validation of our approach from results of simulations

Our integrative approach demonstrated – at least for the ecological systems simulated here – that it is possible to infer community assembly processes from patterns of diversity. Hence, our approach highlighted the fact that the combination of the three facets of diversity analyzed at different spatial scales and in taking into account for

environmental heterogeneity is necessary to identify and differentiate between underlying assembly processes of local communities.

Our approach allowed us to discriminate among the four community assembly processes separately. Indeed, each assembly process results in clearly distinct spatial diversity patterns (Fig. 4-1 a to d) and these results corroborate our conceptual framework (Table 4). The dispersal limitation simulations produce taxonomic clustered patterns independently of habitat and higher at small than large distances (Fig. 4-1a). In contrast, the environmental filtering simulations result in taxonomic clustered patterns only on the entire plot (i.e. across habitats) associated with a functional clustered pattern also on the entire plot, with both of these patterns occurring at spatial distances corresponding to the size of habitat heterogeneity (Fig. 4-1b). The competition and attacks by enemies' simulations respectively resulted in both taxonomic and functional overdispersed patterns (Fig. 4-1c), and both taxonomic and phylogenetic overdispersed patterns (Fig. 4-1d), which were observed only at neighborhood spatial distances (< 10 m) and independently of habitat depending only of strength of interactions.

In real communities, the difficulty in inferring assembly processes from diversity patterns lies in the fact that assembly processes are intertwined (Münkemüller *et al.* 2012) and interact at different spatio-temporal scales (Levin 1992; Weiher & Keddy 1995; Swenson *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009). Our integrative approach allows disentangling the effects of assembly processes when they interact, even those with confounding (Fig. 4-1 e) or antagonistic (Fig. 4-1 f) spatial signatures. Indeed, our results support the suggestion to combine different facets of diversity to more precisely infer assembly processes (Ricotta 2005; Kraft & Ackerly 2010; Swenson 2011; Baraloto *et al.* 2012a; Münkemüller *et al.* 2012; Cadotte *et al.* 2013; Purschke *et al.* 2013). For instance, for the simultaneous simulation of environmental filtering and dispersal limitation (Fig. 4-1e), if we only considered the functional diversity we would not be able to identify effects of dispersal limitation. Furthermore, as Bagchi *et al.* (2011) suggest, taking into account environmental heterogeneity, and as Kraft & Ackerly (2010) and Münkemüller *et al.* (2012) illustrate, analyzing diversity patterns at different spatial scales, are needed to highlight the relative importance of environmental filtering versus other assembly processes. Indeed, in the simulations analyzing diversity patterns across habitats (Fig. 4-1e), we identified (i) the importance of dispersal limitation within radius of 15 meters because the taxonomic clustered pattern observed at spatial distances less than 15 meters was independent of habitat and (ii) the importance of environmental filtering for the habitat considered because of taxonomic and functional clustered patterns observed within spatial distances corresponding to the habitat size. In parallel, analyses of the simultaneous simulation of environmental filtering and competition (Fig. 4-1f) illustrated compensatory effects of processes with antagonist spatial signature and so the difficulty to infer them if we considered neither environmental heterogeneity nor different spatial scales. Indeed, with analyzes of diversity patterns on the entire plot we cannot infer the competition effect (no functional overdispersed pattern) whereas the taxonomic and functional overdispersed patterns observed within homogeneous habitats allows the identification of the competition effect. Moreover, this last simulation

highlighted the importance of considering scale-dependent diversity structure analyses to detect mixed patterns that acted at different spatial scales, even when these patterns had compensatory effects.

4.5.2 Assembly processes of a real tree community

The diversity patterns analysis of the Paracou tree community showed strong evidence for dispersal limitation in shaping tropical tree communities. Indeed, for all the six plots studied we found strong taxonomic clustered pattern higher at small distances (< 40m) than large distances independently of the habitat considered and without functional clustered pattern on each entire plot for all the six plots studied. Given that seed arrival of a majority of tropical tree species is sparse and patchy (Muller-Landau *et al.* 2008), it is not surprising that most tropical tree species occur in aggregated patterns (Condit *et al.* 2002; Traissac & Pascal 2013). Moreover, the importance of dispersal limitation in our study is concordant with several other tropical forests (Muller-Landau *et al.* 2008; Vincent *et al.* 2011; Hu *et al.* 2012), as a potential mechanism for separating species in space and reducing competitive exclusion at local scales (Dalling *et al.* 2002) and thereby leading to high species turnover at broad spatial scales (Chave & Leigh Jr 2002; Seidler & Plotkin 2006).

Nevertheless, taxonomic clustered patterns could result from processes other than dispersal limitation *per se*, since from this kind of pattern it is not trivial to discern if that result of seed dispersal limitation or of both seed dispersal limitation and post dispersal establishment success (Nathan & Muller-Landau 2000; Paine & Harms 2009; Rosindell *et al.* 2011; Umaña *et al.* 2016). Indeed, in addition to the spatial distribution of seeds, which drives conspecific spatial aggregation related to the mode of seed dispersal (Seidler & Plotkin 2006), suitable biotic and abiotic conditions for establishment of seedlings could filter recruits and thereby result in the spatial aggregation pattern observed (Traissac & Pascal 2013). For instance, some processes, such as environmental filtering or interspecific competition, could have acted at juvenile stages thereby leaving an aggregative imprint on species distribution that may not be observable from functional patterns of adult trees, because functional characteristics of juveniles that have been important at recruitment stage were likely not quantifiable via functional characteristics of adult trees.

This consideration also implies that finding no evidence for some processes, like for environmental filtering regarding abiotic conditions of the habitats considered or for competition on the six plots studied (considering in the both cases all traits together and separately), does not necessarily suggest that these processes did not shape the assembly of this community. More studies are needed to precisely test the relative importance of these processes. It could be interesting to analyze diversity patterns of juvenile trees (DBH between 1 and 10 cm) to target processes involved in the post dispersal establishment success, for example. Moreover, to completely test the impact of competition on the assembly community, considering the modern coexistence theory (Chesson 2000; Adler *et al.* 2007; Mayfield & Levine 2010; Hillerislambers *et al.* 2012), it

could be interesting to complete our analysis, based on niche differences, by incorporating a trait hierarchical approach, as proposed by some studies (Kunstler *et al.* 2012).

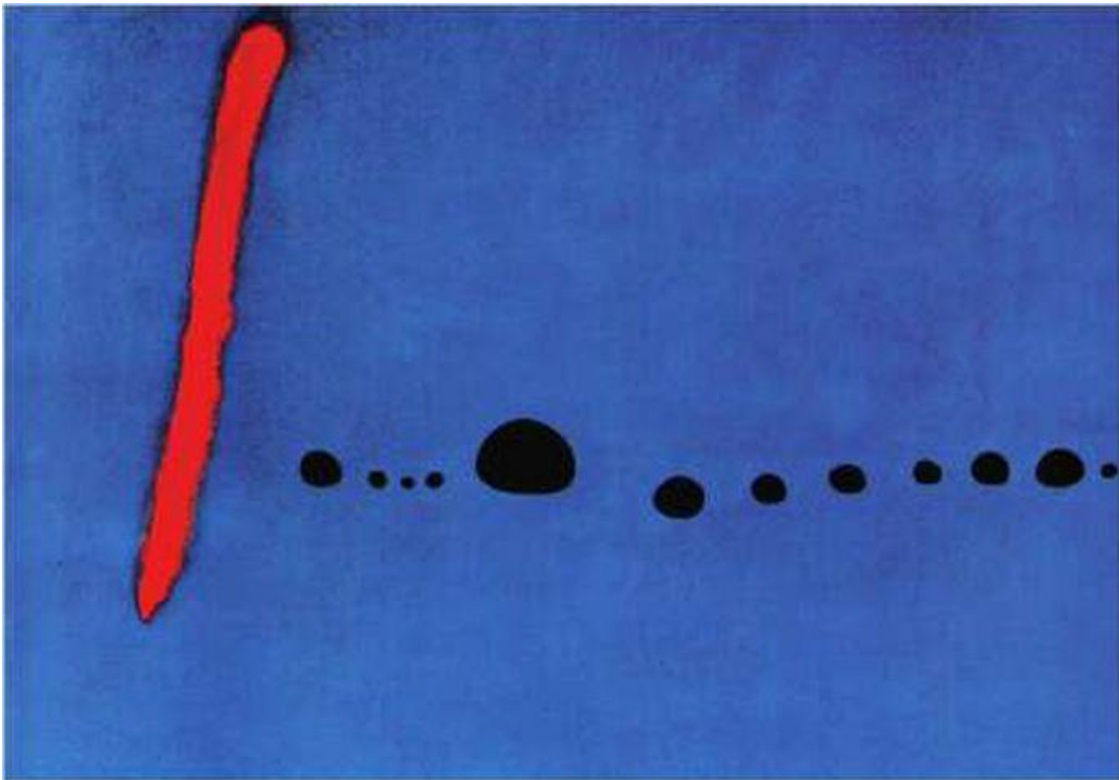
Despite the use of replicates in our study, some plots showed unique pattern, which raises new hypotheses regarding the assembly of local communities. For instance, three plots (P1, 11 and 13) have a functional clustered pattern at small spatial scales (between 10 and 40 m) within seasonally inundated bottomlands (Fig. 4-2), suggesting there was environmental filtering for abiotic conditions other than soil as translated by relative elevation. A strong alternative explanation would be filtering of regeneration by canopy structure and light availability (Vincent *et al.* 2011). This explanation is also supported by evidence that seasonally inundated bottomlands are more dynamic areas than plateaus, with higher gap frequency and therefore higher impact of light availability in shaping the spatial structuration of communities (Ferry *et al.* 2010). For example, seeds of *Cecropia obtusa* are dispersed by bats and can survive several years in soil and germinate only when a gap in canopy appears (Vincent *et al.* 2011). Such a pattern would result in a conspecific aggregation that might be detected at both a plot scale and within habitats defined by soil properties rather than historical canopy structure.

Another example of such particular patterns was the phylogenetic overdispersed pattern observed on one plot (P14) at small distances (< 20 m) which could be explained by negative interactions between closely-related species such that they are infrequently maintained as close neighbors. This pattern of phylogenetic negative density dependence (NDD) could be generated by host-specific natural enemies such as herbivores, fungi and pathogens (Janzen 1970; Connell 1971; Swamy & Terborgh 2010; Paine *et al.* 2012a; Bagchi *et al.* 2014). Surprisingly, this phylogenetic NDD is observed jointly with taxonomic clustered pattern, suggesting that close neighbors could be conspecifics but not close relatives. This may be the result of several processes such as (i) a combination of a strong dispersal limitation with attacks by natural enemies, (ii) facilitation mediated by intermediate actors such as pollinators attracted by some traits which are phylogenetically convergent, (iii) intraspecific competition for a conservative trait that we didn't consider in our functional analysis, (iv) a coevolutionary arms race, in which plant defense exhibits substantial variation within populations of a single species as well as among closely related species (Becerra 1997; Fine *et al.* 2013); as a result, conspecifics could be defended and distant relatives are not susceptible if the natural enemy shows host specificity to the clade (Schemske *et al.* 2009). Because only with this pattern it is difficult to clearly infer a process, further examinations are needed to understand the underlying processes. For instance, to test the contribution of attacks by natural enemies in this phylogenetic NDD pattern it could be interesting to examine functional traits mechanistically linked to agents of NDD (Paine *et al.* 2012a). Since natural enemies respond to physical and chemical properties of the plant tissues they attack (Coley & Barone 1996), additional functional analyses should be focused on some functional traits related directly to plant defense such as: leaf toughness (Coley *et al.* 1985; Baraloto *et al.* 2010; Kitajima & Poorter 2010), wood density (Falster 2006;

Poorter *et al.* 2008; Cornwell & Ackerly 2009), bark thickness (Cornelissen *et al.* 2003; Paine *et al.* 2010) and terpene composition (Fine *et al.* 2006; Courtois *et al.* 2009).

Although our integrative method represents an important advance in approaches to infer processes from diversity patterns, contrary to analyses of simulated patterns, we can never be certain about all the underlying processes from diversity patterns of real communities mainly because static patterns are analyzed even though these patterns are the result of dynamic temporal processes over large time periods (Münkemüller *et al.* 2012; Wiegand & Moloney 2014). We may therefore ultimately only be able to understand the significance of static patterns within a dynamic framework. Thus, despite our inferential approach, our results raise new hypotheses about potential processes, which can be tested by additional analyses as presented above, such as experimentations (Jeltsch *et al.* 1999; Fortin & Dale 2005) or using other statistical tests integrating simulations with more specific null hypothesis (Hardy 2008; Bagchi *et al.* 2010) or using precise traits to target hypotheses to be tested (Baraloto *et al.* 2012a). Moreover, it could be interesting to test the validity of our integrative approach from sequential simulations of assembly processes, which would be more realistic regarding forest dynamics and so which would provide a better validity test of our approach regarding the spatio-temporal complexity of communities. Finally, replications of our methodology in several sites are needed to provide a more general understanding of the relative contribution of ecological processes in shaping hyperdiverse tropical tree communities.

Chapitre 5 : Discussion générale



(Juan Miro)

Point de vue sur des vues de points

Dans cette thèse j'ai cherché à mieux comprendre les processus à l'origine de la coexistence d'autant d'espèces d'arbres à une échelle locale en forêts tropicales et plus particulièrement dans celles de Paracou. Afin de mettre en évidence les processus potentiellement à l'origine de la coexistence d'autant d'espèces d'arbres, nous avons choisi d'étudier la distribution des espèces via une approche par espèce combinée à une approche que nous avons développée à partir de patrons de distribution au niveau de la communauté. Dans une première partie, je présenterai mes principaux résultats. Dans une deuxième partie je proposerai une hypothèse quant à la structuration et la coexistence des arbres de Paracou. Enfin, dans la troisième et dernière partie je présenterai les limites de cette étude en lien avec la complexité de ces écosystèmes et je proposerai des perspectives à ce travail afin d'améliorer notre compréhension du fonctionnement des forêts tropicales humides.

5.1 Implication des processus d'assemblage au sein de la communauté d'arbres de Paracou

L'assemblage des communautés correspond à la combinaison de processus qui permettent aux espèces du pool régional de coloniser un milieu et d'y interagir pour former des communautés locales (Hillerislambers *et al.* 2012). Il est admis que la composition des communautés locales est initialement contrainte par l'histoire évolutive du pool régional d'espèces (Ricklefs 2004). Ensuite, de manière simplifiée, à partir de ce pool régional trois types de processus permettent l'assemblage de communautés locales : la limitation de dispersion, le filtrage environnemental et les interactions biotiques. Je discuterai dans cette partie de l'implication relative de ces trois processus dans l'assemblage des communautés d'arbres de Paracou. Je discuterai de leur implication non pas dans l'ordre chronologique de la dynamique forestière (ordre énoncé ci-dessus), mais plutôt dans l'ordre du cheminement de notre réflexion face aux résultats observés et notamment afin d'expliquer leur implication potentielle dans la forte association d'habitat démontrée initialement (au chapitre 2).

5.1.1 Distribution des espèces et hétérogénéité environnementale

Dans un premier temps, nous avons caractérisé les hétérogénéités environnementales de la zone étudiée afin de comprendre comment les espèces se répartissent face à ces hétérogénéités. Cette caractérisation est importante d'une part pour mettre en évidence les processus influencés par les conditions abiotiques (Kraft *et al.* 2015b) ; et d'autre part afin de s'abstraire de ces hétérogénéités environnementales lorsqu'on cherche l'implication de processus indépendants des conditions abiotiques.

Dans notre première approche espèce par espèce, basée sur les espèces les plus communes, nous avons mis en évidence que la majorité d'entre elles sont réparties différenciellement le long d'un gradient environnemental simple : l'altitude relative par

rapport au cours d'eau le plus proche. En effet, 69 des 94 espèces communes de ce site révèlent une association d'habitat significative avec le gradient altitudinal (Fig.2-2). De nombreuses études suggèrent que la topographie est un des déterminants majeurs de la distribution des espèces aux petites échelles spatiales, c'est-à-dire sur des surfaces de 1 à 50 ha (Harms *et al.* 2001; Miyamoto *et al.* 2003; Valencia *et al.* 2004; Bohlman *et al.* 2008; Garzon-Lopez *et al.* 2013). A Paracou le gradient altitudinal est peu important (altitude maximale de 30m) mais induit des régimes hydriques contrastés le long des versants (Daws *et al.* 2002; Baraloto *et al.* 2007), ainsi ce sont ces régimes hydriques contrastés qui influenceraient la répartition des espèces plutôt que le gradient altitudinal en soi. A partir de variables facilement dérivées des données LiDAR, nous avons pu confirmer que sur les parcelles étudiées le gradient d'altitude est un proxy des propriétés hydrologiques du sol (Fig.2-1). De plus, contrairement à Baldeck *et al.* (2013) qui suggèrent que les gradients de fertilité du sol donnent une information complémentaire et plus fine que la topographie sur les hétérogénéités environnementales ; des relevés pédologiques nous avons mis en évidence qu'à Paracou les gradients de fertilité des sols varient de manière dépendante au gradient d'altitude (Fig.2-1). Cela est cohérent avec la formation des types de sol de ce site, puisqu'ils résultent de séquences d'altération le long de gradient topographique (Sabatier *et al.* 1997; Péliissier *et al.* 2002). De manière simplifiée, l'érosion des sols des plateaux jusqu'aux bas-fonds entraîne une répartition différentielle des éléments minéraux du sol le long du gradient altitudinal. Ainsi, le gradient d'altitude à Paracou représente un bon proxy du fonctionnement hydrologique et physico-chimique des sols et permet de distinguer deux habitats contrastés : les plateaux aux sols acides, bien drainés, pauvres en nutriments et situés sur les parties hautes de la topographie et les bas-fonds aux sols hydromorphes, fertiles et situés sur les bas versants. Ainsi l'association des espèces à un des deux habitats suggère que ces espèces sont différentiellement réparties face aux conditions hydrologiques et / ou physico-chimiques des sols. Il est intéressant de noter que l'association des espèces face à ces habitats est cohérente avec le test d'association réalisé dans l'étude de Morneau (2007), réalisée à partir d'une description catégorielle des habitats d'après les types de drainage du sol.

5.1.2 Distribution des espèces et notion de niche écologique

Du point de vue de la théorie de la niche, la distribution des espèces observée correspond à la niche réalisée (Hutchinson 1957) et est le résultat de la spécialisation d'habitat et des interactions biotiques face aux hétérogénéités abiotiques spatio-temporelles. Nous essayerons de comprendre l'implication relative de ces processus face à la forte distribution différentielle observée le long du gradient d'altitude relative par rapport au cours d'eau le plus proche.

5.1.2.1 Distribution des espèces et filtrage environnemental

Chez des organismes sessiles, tels que les plantes, de fortes associations entre les répartitions des espèces en abondance et l'habitat sont souvent interprétées comme le

résultat d'une spécialisation d'habitat (Clark *et al.* 1998; Svenning 2001) que l'on appelle également du filtrage environnemental. L'hypothèse sous-jacente est que les répartitions en abondance des espèces traduisent leur succès différentiel selon les environnements dus à leurs caractéristiques fonctionnelles (Weiher & Keddy 1995; Ackerly 2003). Sous cette hypothèse on s'attend à ce que les espèces soient abondantes dans leur habitat optimal (niche fondamentale). Les patrons de distribution des espèces en forêts tropicales sont souvent influencés par la disponibilité en eau due aux régimes des pluies (Bongers *et al.* 1999; Pyke *et al.* 2001) ou aux réserves d'eau contenues dans le sol. Engelbrecht *et al.* (2007) montrent que les espèces ont des tolérances différentielles à la sécheresse et suggèrent ainsi que la spécialisation d'habitat par rapport à la disponibilité en eau est un déterminant direct de la distribution des arbres tropicaux. De plus, Baldeck *et al.* (2013) suggèrent que des gradients de fertilité du sol influencent la distribution des espèces. Or comme nous l'avons vu plus haut, dans notre étude, les gradients de fertilité, de disponibilité en eau et d'altitude covarient. Ainsi cela suggère que la distribution différentielle des espèces observée le long du gradient altitudinal traduirait un filtrage environnemental face aux conditions hydrologiques et de fertilité des sols.

Cependant dans cette étude nous n'avons pas mis en évidence l'importance du filtrage environnemental face aux conditions hydrologiques et physico-chimiques du sol, dans la structuration spatiale de la communauté d'arbres de Paracou. Premièrement, la distribution d'abondance différentielle observée chez une majorité d'espèces face au gradient altitudinal (Fig. 3-1a) n'est pas supportée par un succès différentiel des espèces basé sur la croissance des arbres adultes (Table 3). Deuxièmement, dans une analyse prenant en compte la distribution spatiale de toutes les espèces confondues, nous avons observé, sur chacune des parcelles étudiées, une agrégation spatiale importante des individus conspécifiques indépendamment de l'habitat considéré et qui n'est pas supportée par une similarité fonctionnelle des individus proches spatialement. Cela suggère que l'agrégation spatiale observée n'est pas due à une convergence de stratégie face aux variables abiotiques et donc n'est pas due à du filtrage environnemental pour les habitats et traits considérés. Ainsi, bien qu'il ait été démontré sur de nombreuses communautés en forêts tropicales l'influence du filtrage environnemental par rapport à des gradients environnementaux qu'ils soient topographique (Harms *et al.* 2001; Valencia *et al.* 2004), de fertilité (Baldeck *et al.* 2013) ou de tolérance à la sécheresse (Engelbrecht *et al.* 2007) pouvant être induite par les régimes hydriques qui suivent la topographie (Daws *et al.* 2002; Péliissier *et al.* 2002; Baraloto *et al.* 2007) ; dans notre étude cette explication semble insuffisante afin d'expliquer la distribution contrastée des espèces le long du gradient altitudinal.

Il est toutefois intéressant de noter que sur les bas-fonds de trois des six parcelles étudiées (parcelles 1, 11 et 13) on observe des agrégations fonctionnelles sur de petites distances. Cela suggère qu'il puisse y avoir un filtrage environnemental pour des conditions abiotiques que l'on n'a pas considérées au sein des bas-fonds, mais qui ont leur importance dans la structuration spatiale des espèces. On peut suggérer que la disponibilité en lumière (Vincent *et al.* 2011) est un facteur important dans la

distribution des espèces au sein des bas-fonds puisque ces habitats sont décrits dynamiques du fait de chutes d'arbres fréquentes (Ferry *et al.* 2010) qui entraînent des trouées dans la forêt. Les regroupements fonctionnels observés au sein des bas-fonds de ces trois parcelles peuvent témoigner d'un filtrage environnemental ou d'une dominance compétitive face à la disponibilité en lumière, à l'échelle de trouées.

5.1.2.2 Distribution des espèces et interactions biotiques

Le fait que nous ne puissions pas expliquer la forte association d'habitat par du filtrage environnemental suggère l'importance des interactions biotiques sur la distribution des espèces. Cette hypothèse est confortée par la discordance entre les distributions d'abondance et de performance des espèces puisque les interactions biotiques décalent fréquemment la distribution des espèces par rapport à leur habitat optimal. Des interactions négatives telles que la compétition ou l'attaque par des ennemis naturels (herbivores, pathogènes, parasites) peuvent restreindre la distribution des espèces à un sous-ensemble de conditions abiotiques dans lesquelles on pourrait fondamentalement les trouver mais qui ne correspondent pas à leurs conditions optimales (Lau *et al.* 2008; Fine *et al.* 2013; Maynard *et al.* 2015). A contrario, des interactions biotiques positives telles que la facilitation peuvent étendre la distribution des espèces à des habitats fondamentalement non favorables (Choler *et al.* 2001; Bruno *et al.* 2003; Crotty & Bertness 2015). Par exemple, de nombreuses études ont montré que la diversité des plantes peut dépendre des interactions avec des champignons mycorhiziens (Van der Heijden *et al.* 1998; Hartnett & Wilson 2002; Hart *et al.* 2003).

Cependant, le fait que nous n'ayons observé aucun optimum de performances – basé sur la distribution de la croissance des arbres adultes – le long du gradient altitudinal (Fig.3-2 ; Annexes 2) suggère que les espèces n'ont pas d'habitat optimal par rapport au gradient altitudinal ou que l'habitat optimal n'est pas identifiable via les données de croissance des arbres adultes. Il est donc difficile de tirer des conclusions sur l'importance des interactions biotiques dans la distribution des espèces face au gradient altitudinal. Par la suite, nous discuterons si l'approche utilisant les patrons de diversité des espèces permet de déceler l'importance relative des trois principales interactions biotiques dans l'assemblage de la communauté d'arbres de Paracou.

La compétition

Dans cette étude, nous n'avons pas mis en évidence l'importance de la compétition dans la structuration spatiale des arbres à Paracou. L'hypothèse communément utilisée afin de mettre en évidence l'importance de la compétition dans la structuration de la communauté est basée sur le principe d'exclusion compétitive (Gause 1934) et donc sur l'importance de la différence de niches entre espèces. Cette hypothèse stipule que les espèces écologiquement similaires, c'est-à-dire qui exploitent ou tolèrent des conditions abiotiques similaires (chevauchement de niche) ne peuvent pas coexister et sont donc en compétition. Les deux résultats possibles de cette compétition sont l'exclusion compétitive ou à long terme la différenciation de niche, qui favorisent la coexistence d'espèces dissimilaires. Ainsi, sous cette hypothèse, il est

attendu que la signature spatiale de la compétition soit une sur-dispersion des individus de la même espèce (compétition intraspécifique plus forte que la compétition interspécifique) et / ou une sur-dispersion des individus similaires fonctionnellement. Cette hypothèse n'est pas confortée dans notre étude puisque les patrons de diversité des espèces de chacune des parcelles ne présentent ni de sur-dispersion taxonomique ni fonctionnelle (Fig. 4-2).

Parallèlement, certains auteurs (Chesson 2000; Mayfield & Levine 2010; Kunstler *et al.* 2012) suggèrent que la compétition peut être due à des différences hiérarchiques de performance entre espèces conférant des capacités compétitives différentes. Dans ce cas, l'espèce la plus compétitive dans des conditions abiotiques données exclura les espèces moins compétitives, amenant avec le temps à une dominance compétitive d'une espèce ou d'une stratégie fonctionnelle. Dans ce cas, la signature spatiale de la compétition attendue est une agrégation spatiale des individus de la même espèce (agrégation conspécifique) et / ou une agrégation spatiale des individus similaires fonctionnellement. Comme cela a été discuté précédemment, l'agrégation taxonomique observée sur toutes les parcelles étudiées, étant indépendante des habitats ne conforte pas l'hypothèse de dominance compétitive d'une espèce pour les habitats considérés (Fig. 4-2). De plus, notre analyse de la diversité fonctionnelle ne permet pas de vérifier l'hypothèse d'une dominance compétitive d'espèces ayant des stratégies fonctionnelles similaires. En effet, le fait que nous utilisions une combinaison de traits, afin de représenter la similarité de niche, ne permet pas d'étudier la capacité compétitive des espèces basée sur une hiérarchie de performance. Il serait plutôt pertinent de travailler avec chacun des traits séparément en étudiant les distances hiérarchiques entre les traits (Kunstler *et al.* 2012). Nous avons cependant testé (non montré dans ce document) les structurations fonctionnelles de chacun des traits, dans chacune des parcelles et chacun des habitats avec la même approche, mais ces structurations ne sont pas significativement différentes de celle attendues sous une hypothèse nulle.

L'attaque par les ennemis naturels

La sur-dispersion phylogénétique observée sur le plateau d'une parcelle dans cette étude (P14 ; Fig. 4-2) peut correspondre à un patron de distribution des espèces influencé par des attaques d'ennemis naturels. Ce patron de distribution peut être généré par des attaques d'ennemis spécialistes de plantes hôtes (Janzen 1970; Connell 1971; Swamy & Terborgh 2010; Paine *et al.* 2012a; Bagchi *et al.* 2014; Parker *et al.* 2015) lorsque les mécanismes de défense face à ces ennemis sont conservés. Il a par exemple été démontré que les herbivores sont fréquemment associés à des clades de plantes hôtes (Novotny *et al.* 2010) ou que les espèces phylogénétiquement proches partagent les mêmes pathogènes (Gilbert & Webb 2007). Ce patron peut également être observé lorsque les ennemis naturels sont généralistes et que les mécanismes de défense sont convergents (Cavender-Bares *et al.* 2009). Cependant, uniquement avec l'analyse des patrons de distribution des espèces, il est difficile d'affirmer que la sur-dispersion phylogénétique est le résultat de l'importance des attaques d'ennemis naturels. Des études complémentaires et des expérimentations sont nécessaires afin de tester de manière plus robuste ces hypothèses.

La facilitation

Ce même patron de sur-dispersion phylogénétique (P14 ; Fig. 4-2) peut également être le résultat de la facilitation. Il est fréquent que la facilitation favorise la coexistence d'espèces aux capacités complémentaires, reflétant des traits complémentaires. Or, si ces traits sont conservés phylogénétiquement, ils sont exprimés chez des espèces à parenté éloignée, il est alors attendu que des espèces distantes phylogénétiquement coexistent suite à ce type de facilitation (Valiente-Banuet & Verdú 2007) menant ainsi à un patron de sur-dispersion phylogénétique. Ce patron de diversité phylogénétique peut également être dû à de la facilitation via l'implication d'un troisième partenaire (pollinisateur, micro-organisme, insecte...). C'est par exemple le cas lors d'une facilitation due à des pollinisateurs généralistes qui sont attirés par des traits convergents.

Parallèlement, la facilitation peut être impliquée dans l'agrégation fonctionnelle observée dans les bas-fonds de 3 parcelles (parcelles 1, 11 et 13 ; Fig. 4-2). Comme suggéré précédemment, ces agrégations fonctionnelles observées sont probablement en lien avec la forte fréquence de trouées dans les bas-fonds (Ferry *et al.* 2010). Outre l'impact du filtrage environnemental face à la disponibilité en lumière discuté précédemment, la facilitation peut également intervenir dans la succession végétale suite aux trouées afin d'expliquer cette agrégation fonctionnelle. En effet, l'apparition d'une trouée initie un nouveau cycle de succession végétale où les plantes installées modifient les conditions abiotiques pouvant ainsi créer de nouveaux habitats pour les espèces du stade successional suivant (Clements 1916), ce qui peut être vu comme des niches de régénération au sens de Grubb (1977) qui favoriserait dans notre cas la coexistence d'espèces similaires fonctionnellement.

Cependant, comme pour les attaques par des ennemis naturels, afin de bien tester l'importance de la facilitation dans la structuration de la communauté étudiée, des analyses complémentaires sont nécessaires à l'approche utilisant les patrons de distribution des espèces. De plus, certains auteurs ont développé des méthodes afin d'appréhender l'importance de la facilitation (Long *et al.* 2013).

5.1.3 Distribution des espèces, stochasticité et limitation de dispersion

L'absence d'optimum de performance (Table 3 ; Annexes 2) suggère que les espèces n'ont pas d'habitat optimal et donc qu'elles soient réparties de manière aléatoire face aux conditions abiotiques associées au gradient altitudinal. Des fluctuations stochastiques de fécondité, dispersion et / ou de survie peuvent influencer la distribution des espèces et peuvent être confondues avec des effets de l'environnement sur la distribution en abondance des espèces (Bell 2001; Hubbell 2001; Chave 2004).

De plus, la mise en évidence de l'importance de la limitation de dispersion dans la structuration spatiale des arbres de Paracou (Fig. 4-2) et plus généralement d'une majorité d'arbres en forêts tropicales (Condit *et al.* 2000) favorise l'agrégation spatiale

sur de courtes distances. Cela pourrait expliquer qu'une espèce soit abondante dans un habitat uniquement car les propagules sont importantes dans l'habitat considéré ou à contrario qu'une espèce soit rare ou absente d'un habitat uniquement car les propagules ne peuvent pas atteindre cet habitat. Par exemple une limitation de dispersion localisée peut contraindre la distribution de certaines espèces dans des zones particulières (Pulliam 2000; Zuidema *et al.* 2010) ce qui peut amener à un patron d'abondance similaire à celui attendu lors d'une spécialisation d'habitat.

Cependant bien que des distributions différentielles si marquées face au gradient altitudinal puissent dans certains cas être expliquées par des fluctuations démographiques aléatoires ou de la limitation de dispersion pour certaines espèces, ces processus semblent peu probables afin d'expliquer la forte structuration différentielle d'abondance par rapport au gradient altitudinal pour autant d'espèces. Si la distribution des espèces dépendait principalement de ces processus, nous nous attendrions à observer dans la majeure partie des cas que les espèces soient distribuées indépendamment de l'habitat.

5.2 Hypothèse quant à l'assemblage et la coexistence des arbres de Paracou

Bien qu'il soit facile de décrire la distribution spatiale des espèces le long de gradients environnementaux à un instant t , et que cela a été largement documenté en forêts tropicales (Webb & Peart 2000; Harms *et al.* 2001), la compréhension des processus à l'origine de cette distribution reste difficile. Malgré l'approche intégrative menée dans cette étude nous n'avons pas mis en évidence l'implication de processus en lien avec la niche des espèces face aux propriétés hydriques et chimiques des sols afin d'expliquer la forte association d'habitat face au gradient altitudinal.

5.2.1 L'importance de la dynamique forestière

Contrairement à ce que l'on attendait initialement, la forte distribution contrastée des espèces le long du gradient altitudinal semble être influencée par d'autres facteurs que la disponibilité en eau et la fertilité des sols. Il faut cependant que ces facteurs covarient avec l'altitude relative. Les patrons d'agrégation fonctionnelle au sein des bas-fonds de trois parcelles étudiées (Fig. 4-2) suggèrent l'importance d'un filtrage environnemental et / ou d'une dominance compétitive par rapport à la disponibilité en lumière (cf. paragraphe 5.1.2.1) ce qui peut être conforté par l'analyse de performance (cf. paragraphe 3.5.3). Nous suggérons que la forte distribution contrastée des espèces le long du gradient d'altitude relative puisse principalement résulter de la dynamique forestière en lien avec une fréquence importante des chutes d'arbres dans les bas-fonds. Le fait que les trouées soient des phénomènes ponctuels mais assez fréquents en forêts tropicales expliquerait à la fois que cela puisse impacter la distribution des espèces et que leur implication est difficilement mesurable. Les espèces de bas-fond qui seraient

adaptées et / ou compétitivement dominantes à ces milieux dynamiques limiteraient la distribution des espèces de plateaux. Cette hypothèse est confortée par le fait que les espèces de plateaux ont tendance à être plus performantes dans les bas-fonds que dans les plateaux.

5.2.2 L'importance de la limitation de dispersion

De plus, nous suggérons que l'importante limitation de dispersion observée sur ce site (Fig. 4-2) limite spatialement le recrutement, maintenant voire augmentant la distribution contrastée induite par la dynamique forestière, ce qui amplifierait le signal de l'association d'habitat.

5.2.3 Paradoxe de la distribution contrastée des espèces dans deux habitats et la coexistence d'autant d'espèces

La forte distribution contrastée des espèces face à deux habitats peut paraître paradoxale avec la coexistence d'un grand nombre d'espèces. Or il est important de considérer que les deux habitats ne correspondent pas à deux axes de la niche mais plutôt à deux proxies de l'hétérogénéité environnementale qui regroupent de nombreuses covariables. Ainsi, malgré la forte distribution contrastée observée, la multidimensionalité de la niche (Clark *et al.* 2010) permet d'expliquer la coexistence d'un si grand nombre d'espèces.

De plus, ce travail suggère également l'importance de processus qui ne sont pas en lien avec des processus de la niche dans l'assemblage des communautés d'arbres et qui peuvent contribuer à la coexistence d'autant d'espèces. Enfin, l'importante limitation de dispersion mise en évidence dans cette étude peut également contribuer à expliquer la coexistence des espèces dans le sens où elle maintient la diversité (Muller-Landau *et al.* 2008; Vincent *et al.* 2011; Hu *et al.* 2012) en séparant les espèces dans l'espace ce qui réduit l'exclusion compétitive à l'échelle locale (Dalling *et al.* 2002) et peut mener à un fort turnover d'espèces à une échelle plus large (Chave & Leigh Jr 2002; Seidler & Plotkin 2006).

5.3 Limites et perspectives

De manière inhérente à la complexité de ces écosystèmes, nous avons du mal à inférer les processus impliqués dans l'assemblage des communautés d'arbres. Malgré les importantes bases de données et l'approche intégrative utilisées dans cette étude qui représentent une avancée importante dans l'analyse de l'assemblage des communautés, les processus d'assemblage restent difficiles à démêler.

5.3.1 Prise en compte de la dimension temporelle dans les analyses de structuration des communautés

Une des difficultés majeures dans l'inférence des processus pour comprendre la distribution des espèces réside dans le fait que nous étudions des patrons statiques alors qu'ils sont le résultat de processus dynamiques dans l'espace et le temps (Weiher & Keddy 1995; Swenson *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009). Or, la prise en compte de la dimension temporelle dans les analyses n'est pas si évidente. Malgré la disponibilité récente de dispositifs forestiers permanents, tels que Paracou, qui permettent de travailler avec des données temporelles, il est important de garder à l'esprit que les pas disponibles dans ce genre de dispositif sont relativement courts (de l'ordre de la vingtaine d'années) par rapport à la durée de vie des arbres.

5.3.2 De l'importance des proxies afin de cibler les hypothèses

Le choix des proxies est également important afin de démêler les processus puisqu'un proxy est une variable qui traduit indirectement des stratégies écologiques et donc qui cible les hypothèses que l'on souhaite tester. Les proxies sont souvent choisis car ils sont pratiques à mesurer et d'après la vision que l'on a de la réalité, mais cela ne nous garantit pas qu'ils traduisent bien la réalité écologique. De plus, il n'est pas évident de tirer des conclusions à partir de ces variables indirectes. Dans cette partie, nous discuterons les proxies utilisés dans cette étude et nous suggérerons des améliorations possibles afin de cibler plus précisément les hypothèses soulevées lors de ce travail.

5.3.2.1 La croissance comme proxy de la performance des espèces

La croissance des arbres étant un processus conservatif, c'est-à-dire que les arbres poussent lentement dans les forêts tropicales (Swaine *et al.* 1987; Clark *et al.* 2010; Rüger *et al.* 2011a) il est difficile d'étudier les variations de croissance en fonction des conditions environnementales. De plus, il a été démontré que les arbres dominés ont une croissance lente alors que dominants ont une croissance rapide (Farrior *et al.* 2016), étant donné que les arbres dominés sont plus abondants que les dominants, nous suggérons de focaliser les futures analyses de la croissance des arbres sur les arbres dominants afin de potentiellement mieux comprendre les conditions abiotiques optimales de ces espèces.

5.3.2.2 Les traits fonctionnels

Les traits fonctionnels sont des proxies de stratégies écologiques. Dans cette étude nous avons utilisé des traits fonctionnels généraux dans le but d'étudier les patrons de diversité en approximant la niche des espèces. Parallèlement, l'utilisation de traits fonctionnels plus ciblés permettrait d'approfondir les hypothèses soulevées lors de ce travail. Par exemple, afin de tester si la distribution différentielle des espèces le long du gradient d'altitude relative résulte de tolérances différentielles face à la sécheresse ou au contraire à l'engorgement, il serait pertinent de cibler des traits

écophysiologiquement plus précis en lien avec les conditions hydrologiques, tel que le risque de cavitation. De plus, afin de tester si la sur-dispersion phylogénétique observée sur la parcelle 14 est principalement due aux attaques d'ennemis naturels, il serait intéressant d'examiner des traits fonctionnels liés mécaniquement à la défense. Ainsi puisque les ennemis naturels des plantes répondent aux propriétés chimiques et physiques des tissus des plantes qu'ils attaquent (Coley & Barone 1996), il faudrait focaliser sur des traits tels que la dureté des feuilles (Coley *et al.* 1985; Baraloto *et al.* 2010; Kitajima & Poorter 2010), la densité de bois (Falster 2006; Poorter *et al.* 2008; Cornwell & Ackerly 2009), l'épaisseur de l'écorce (Cornelissen *et al.* 2003; Paine *et al.* 2010) ou la composition en terpènes (Fine *et al.* 2006; Courtois *et al.* 2009).

De plus, dans cette étude les traits fonctionnels utilisés correspondent à des traits moyens par espèce, car c'est pratique à mesurer. Cependant, bien qu'il puisse y avoir une gamme de réponses génétiques spécifique face à certaines conditions abiotiques, le fait d'agréger les comportements individuels à l'échelle de l'espèce peut masquer des patrons de variations intraspécifiques, qui peuvent être importants dans la structuration des communautés (Violle *et al.* 2012; Le Bec 2014; Umaña *et al.* 2015). Comme le suggèrent Violle *et al.* (2012) il serait intéressant d'étudier la structuration des communautés à une échelle individuelle, correspondant à l'échelle de la dynamique des arbres.

5.3.2.3 Cibler les hypothèses nulles

L'analyse spatiale des patrons de diversité utilisée dans cette étude afin d'inférer des processus teste la distribution des patrons observés par rapport à celle attendue sous une hypothèse nulle. Ainsi le choix des hypothèses nulles à tester est important afin de tirer des conclusions sur les processus qui influencent la distribution des espèces. Il serait alors intéressant de générer des hypothèses nulles plus précises (Hardy 2008; Bagchi *et al.* 2010) afin de cibler plus particulièrement certaines stratégies écologiques.

De manière complémentaire à l'utilisation de proxies, des manipulations expérimentales peuvent permettre de tester certaines hypothèses.

5.3.3 De l'importance des échelles d'étude

L'interprétation des résultats est conditionnée par l'échelle à laquelle on étudie les processus. Afin de mieux comprendre ce qui se passe dans la communauté, il serait intéressant de jouer encore plus avec les échelles.

Il serait intéressant de travailler sur des échelles spatiales plus grandes afin de pouvoir généraliser quant à la structuration des communautés d'arbres tropicaux. La parcelle de 25 ha présente à Paracou permettrait (i) de mieux tester la contribution relative de la limitation de dispersion et du filtrage environnemental sur l'agrégation d'individus conspécifiques puisqu'une augmentation d'échelle spatiale engendre généralement une augmentation de l'hétérogénéité environnementale et (ii) de capter des événements de dispersion aux longues distances (Traissac & Pascal 2013). De plus, il serait intéressant de travailler sur différents sites en Guyane afin d'étudier l'implication

relative des processus à l'échelle du pool régional guyanais selon les contraintes environnementales des différents sites. Enfin, la réplication de l'approche intégrative utilisée dans cette étude, à différents sites dans les forêts tropicales permettrait de généraliser quant à la contribution relative des différents processus dans la structuration spatiale locale des communautés hyperdiverses d'arbres tropicaux.

Parallèlement, les travaux à l'échelle de la population ou à une échelle encore plus fine telle que l'étude de l'anatomie du bois ou des réponses physiologiques des espèces à certaines contraintes sont complémentaires à une approche au niveau de la communauté afin de comprendre le fonctionnement de la communauté étudiée.

Références

1.
Ackerly, D.D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S165–S184.
2.
Adler, P.B., Hillerislambers, J. & Levine, J.M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10, 95–104.
3.
Allié, E., Péliissier, R., Engel, J., Pétronelli, P., Freycon, V., Deblauwe, V., *et al.* (2015). Pervasive local-scale tree-soil habitat association in a tropical forest community. *PLoS ONE*, 10, e0141488. doi:10.1371/journal.pone.0141488.
4.
Aubry-Kientz, M., Rossi, V., Boreux, J.-J. & Hérault, B. (2015). A joint individual-based model coupling growth and mortality reveals that tree vigor is a key component of tropical forest dynamics. *Ecology and evolution*, 5, 2457–65.
5.
Baddeley, A. & Turner, R. (2005). spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12, 1–42.
6.
Bagchi, R., Gallery, R.E., Gripenberg, S., Gurr, S.J., Narayan, L., Addis, C.E., *et al.* (2014). Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506, 85–8.
7.
Bagchi, R., Henrys, P.A., Brown, P.E., Burslem, D.F.R.P., Diggle, P.J., Gunatilleke, C.V.S., *et al.* (2011). Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology*, 92, 1723–1729.
8.
Bagchi, R., Press, M.C. & Scholes, J.D. (2010). Evolutionary history and distance dependence control survival of dipterocarp seedlings. *Ecology letters*, 13, 51–9.
9.
Baldeck, C.A., Kembel, S.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., *et al.* (2013). A taxonomic comparison of local habitat niches of tropical trees. *Oecologia*, 173, 1491–1498.
10.
Baldwin, D.S. & Mitchell, A.M. (2000). The effects of drying and reflooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river–floodplain systems: a synthesis. *Regulated Rivers: Research & Management*, 16, 457–467.

11.
Baraloto, C., Forget, P.-M. & Goldberg, D.E. (2005). Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, 93, 1156–1166.
12.
Baraloto, C. & Goldberg, D.E. (2004). Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia*, 141, 701–12.
13.
Baraloto, C., Hardy, O.J., Paine, C.E.T., Dexter, K.G., Cruaud, C., Dunning, L.T., *et al.* (2012a). Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology*, 100, 690–701.
14.
Baraloto, C., Hérault, B., Paine, C.E.T., Massot, H., Blanc, L., Bonal, D., *et al.* (2012b). Contrasting taxonomic and functional responses of a tropical tree community to selective logging. *Journal of Applied Ecology*, 49, 861–870.
15.
Baraloto, C., Molto, Q., Rabaud, S., Hérault, B., Valencia, R.L., Blanc, L., *et al.* (2012c). Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across Neotropical forests: A comparison of field inventory methods. *Biotropica*, 0, 1–11.
16.
Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. & Ferry, B. (2007). Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology*, 88, 478–489.
17.
Baraloto, C., Paine, C.E.T., Poorter, L., Beauchêne, J., Bonal, D., Domenach, A.-M., *et al.* (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters*, 13, 1338–47.
18.
Le Bec, J. (2014). Rôle de la variabilité intraspécifique des processus démographiques en forêts hétérogènes pour caractériser les stratégies écologiques de coexistence des espèces d'arbres.
19.
Le Bec, J., Courbaud, B., Le Moguédec, G. & Pélissier, R. (2015). Characterizing tropical tree species growth strategies: learning from inter-individual variability and scale invariance. *PLoS ONE*, 10, e0117028.
20.
Becerra, J.X. (1997). Insects on plants: Macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, 276, 253–256.
21.
Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413–2418.
22.
Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365–377.
- 23.

- Bertness, M.D. & Callaway, R.M. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191–193.
- 24.
- Besag, J.E. & Diggle, P.J. (1977). Simple Monte Carlo Tests for Spatial Pattern. *Applied Statistics*, 26, 327–333.
- 25.
- Bin, Y., Spence, J., Wu, L., Li, B., Hao, Z., Ye, W., *et al.* (2015). Species–habitat associations and demographic rates of forest trees. *Ecography*, 38, 1–8.
- 26.
- Bivand, R., Keitt, T.H. & Rowlingson, B. (2014). rgdal: Bindings for the geospatial data abstraction library.
- 27.
- Bivand, R. & Lewin-Koh, N. (2014). maptools: Tools for reading and handling spatial objects.
- 28.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–45.
- 29.
- Boehner, J., McCloy, K.R. & Strobl, J. (2006). *SAGA - Analysis and modelling applications*. Goettinger Geographische Abhandlungen.
- 30.
- Boehner, J. & Selige, T. (2006). Spatial prediction of soil attributes using terrain analysis and climate regionalisation. In: *SAGA - Analysis and modelling applications* (eds. Boehner, J., McCloy, K.R. & Strobl, J.). Goettinger Geographische Abhandlungen, pp. 13–27.
- 31.
- Bohlman, S.A., Laurance, W.F., Laurance, S.G.W., Nascimento, H.E.M., Fearnside, P.M. & Andrade, A. (2008). Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, 19, 863–874.
- 32.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., *et al.* (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 183–192.
- 33.
- Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D. & Guehl, J.-M. (2000). Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia*, 124, 454–468.
- 34.
- Bongers, F., Poorter, L., Van Rompaey, R.S.A.R. & Parren, M.P.E. (1999). Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Côte d'Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science*, 10, 371–382.
- 35.

Boulangeat, I., Gravel, D. & Thuiller, W. (2012). Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters*, 15, 584–593.

36.

Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L. a., Kunstler, G., *et al.* (2007). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 070908024102002-???

37.

Brown, C., Burslem, D.F.R.P., Illian, J.B., Bao, L., Brockelman, W.Y., Cao, M., *et al.* (2013). Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 20130502.

38.

Brown, C., Illian, J.B. & Burslem, D.F.R.P. (2016). Success of spatial statistics in determining underlying process in simulated plant communities. *Journal of Ecology*, 104, 160–172.

39.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119–125.

40.

Cadotte, M., Albert, C.H. & Walker, S.C. (2013). The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology letters*, 16, 1234–44.

41.

Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.

42.

Chao, K.-J., Phillips, O.L., Gloor, E., Monteagudo, A.L., Torres-Lezama, A. & Martínez, R.V. (2008). Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology*, 96, 281–292.

43.

Chase, J.M. & Myers, J.A. (2011). Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366, 2351–63.

44.

Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7, 241–253.

45.

Chave, J., Coomes, D.A., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351–66.

46.

Chave, J. & Leigh Jr, E.G. (2002). A spatially explicit neutral model of β -diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology*, 62, 153–168.

47.
Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31, 343–366.
48.
Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82, 3295–3308.
49.
Clark, D.B., Clark, D.A. & Read, J.M. (1998). Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86, 101–112.
50.
Clark, J.S. (2010). Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science*, 327, 1129–1133.
51.
Clark, J.S., Bell, D., Chu, C., Courbaud, B., Dietze, M., Hersh, M., *et al.* (2010). High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecological Monographs*, 80, 569–608.
52.
Clements, F.E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
53.
Coley, P.D. & Barone, J.A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305–335.
54.
Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, F.S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895–899.
55.
Comita, L.S., Condit, R.S. & Hubbell, S.P. (2007). Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, 95, 482–492.
56.
Comita, L.S. & Engelbrecht, B.M.J. (2009). Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, 90, 2755–2765.
57.
Comita, L.S., Muller-Landau, H.C., Aguilar, S. & Hubbell, S.P. (2010). Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 329, 330–333.
58.
Condit, R.S., Ashton, P.M.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I. a U.N., *et al.* (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288, 1414–1418.
59.
Condit, R.S., Pitman, N.C.A., Leigh Jr, E.G., Chave, J., Terborgh, J.W., Foster, R.B., *et al.* (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666–9.
- 60.

Connell, J.H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine mammals and in rain forest trees. In: *Dynamics of populations* (eds. Boer, P.J. & Gradwell, G.). Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, the Netherlands, pp. 298–312.

61.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., *et al.* (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.

62.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.

63.

Cornwell, W.K., Schwillk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.

64.

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8, 1175–82.

65.

Courtois, E. a, Paine, C.E.T., Blandinieres, P.-A., Stien, D., Bessière, J.-M., Houel, E., *et al.* (2009). Diversity of the volatile organic compounds emitted by 55 species of tropical trees: a survey in French Guiana. *Journal of Chemical Ecology*, 35, 1349–62.

66.

Couteron, P., Péliissier, R., Mapaga, D., Molino, J.-F. & Teillier, L. (2003). Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 172, 89–108.

67.

Crotty, S.M. & Bertness, M.D. (2015). Positive interactions expand habitat use and the realized niches of sympatric species. *Ecology*, 96, 2575–2582.

68.

Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J. & Hubbell, S.P. (2002). Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, 90, 714–727.

69.

Daws, M.I., Mullins, C.E., Burslem, D.F.R.P., Paton, S.R. & Dalling, J.W. (2002). Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant Soil*, 238, 79–89.

70.

Deblauwe, V., Kennel, P. & Couteron, P. (2012). Testing pairwise association between spatially autocorrelated variables: a new approach using surrogate lattice data. *PLoS ONE*, 7, e48766.

71.

Diamond, J.M. (1975). Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds. Cody, M.L. & Diamond, J.M.). Harvard University Press, Cambridge, pp. 342–344.

72.

Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.

73.

Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., *et al.* (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.

74.

Diggle, P.J. (1983). *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London, U K.

75.

Diggle, P.J. (2003). *Statistical analysis of spatial point patterns, 2nd edn.* Arnold. London, U K.

76.

Dobbertin, M. (2005). Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 124, 319–333.

77.

Dolos, K., Bauer, A. & Albrecht, S. (2015). Site suitability for tree species: Is there a positive relation between a tree species' occurrence and its growth? *European Journal of Forest Research*.

78.

Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–20.

79.

Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., *et al.* (2012). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, 82, 257–275.

80.

Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R.S., Kursar, T. a, Tyree, M.T., Turner, B.L., *et al.* (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447, 80–2.

81.

Epron, D., Bosc, A., Bonal, D. & Freycon, V. (2006). Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 565–574.

82.

Faith, D.P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*, 61, 1–10.

83.

Falster, D.S. (2006). Sapling strength and safety: the importance of wood density in tropical forests. *New Phytologist*, 171, 237–248.

84.

FAO. (2006). *World reference base for soil resources 2006*.

85.

Farrer, E.C., Ashton, I.W., Spasojevic, M.J., Fu, S., Gonzalez, D.J.X. & Suding, K.N. (2015). Indirect effects of global change accumulate to alter plant diversity but not ecosystem function in alpine tundra. *Journal of Ecology*, 103, 351–360.

86.

Farrior, C.E., Bohlman, S.A., Hubbell, S.P. & Pacala, S.W. (2016). Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests. *Science*, 351, 155–157.

87.

Feldpausch, T.R., Lloyd, J., Lewis, S.L., Brien, R.J.W., Gloor, M., Monteagudo Mendoza, a., *et al.* (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9, 3381–3403.

88.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125, 1–15.

89.

Ferry, B., Morneau, F., Bontemps, J.-D., Blanc, L. & Freycon, V. (2010). Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 98, 106–116.

90.

Fine, P.V.A., Metz, M.R., Lokvam, J., Mesones, I., Zuniga, J.M.A., Lamarre, G.P.A., *et al.* (2013). Insect herbivores, chemical innovation, and the evolution of habitat specialization in Amazonian trees. *Ecology*, 94, 1764–1775.

91.

Fine, P.V.A., Miller, Z.J., Mesones, I., Irazuzta, S., Appel, H.M., Stevens, H.H., *et al.* (2006). The growth–defense trade-off and habitat specialization by plants in amazonian forests. *Ecology*, 87, S150–S162.

92.

Fine, P.V.A. & Ree, R.H. (2006). Notes and comments - Evidence for a time-integrated species-area effect on the latitudinal gradient in tree diversity. *The American Naturalist*, 168, 796–804.

93.

Fine, P.V.A., Zapata, F. & Daly, D.C. (2014). Investigating processes of neotropical rain forest tree diversification by examining the evolution and historical biogeography of the Protieae (Burseraceae). *Evolution*, 68, 1988–2004.

94.

Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. (2005). *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, UK.

95.

- Fortunel, C., Ruelle, J., Beauchêne, J., Fine, P.V.A. & Baraloto, C. (2014). Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytologist*, 202, 79–94.
- 96.
- Garzon-Lopez, C.X., Jansen, P.A., Bohlman, S.A., Ordonez, A. & Olff, H. (2013). Effects of sampling scale on patterns of habitat association in tropical trees. *Journal of Vegetation Science*, 25, 349–362.
- 97.
- Gause, G.F. (1934). *The struggle for existence*. Baltimore.
- 98.
- Gentry, A.H. (1988). Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 85, 156–159.
- 99.
- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I. V & Prinzing, A. (2015). Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, n/a–n/a.
- 100.
- Geyer, C.J. & Moller, J. (1994). Simulation procedures and likelihood inference for spatial point processes. *Scandinavian Journal of Statistics*, 21, 359–373.
- 101.
- Gilbert, G.S. & Webb, C.O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 4979–4983.
- 102.
- Goreaud, F. & Pélissier, R. (1999). On explicit formulas of edge effect correction for Ripley’s K-function. *Journal of Vegetation Science*, 10, 433–438.
- 103.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996). Nulls models in ecology. In: *The Canadian Field-Naturalist*. Smithsonian Institution Press, p. 368.
- 104.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond’s assembly rules model. *Ecology*, 83, 2091–2096.
- 105.
- Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.-M. & Laroussinie, O. (2004). *Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier SAS, Paris.
- 106.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9, 399–409.
- 107.
- Griffin, J.N. & Silliman, B.R. (2011). The diversity of life. Resource partitioning and why it matters. *Nature Education Knowledge*, 3, 49.
- 108.
- Grime, J.P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*.

109.
Grime, J.P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Wiley, Joh. New York.
110.
Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107–145.
111.
Gruber, S. & Peckham, S. (2009). Land-surface parameters and objects in hydrology. In: *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications. Developments in Soil Science* (eds. Hengl, T. & Reuter, H.I.). pp. 171–194.
112.
Guitet, S. (2015). *Catalogue des habitats forestiers de Guyane*.
113.
Guitet, S., Cornu, J.-F., Brunaux, O., Betbeder, J., Carozza, J.-M. & Richard-Hansen, C. (2013). Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps*, 9, 325–335.
114.
Guitet, S., Péliissier, R., Brunaux, O., Jaouen, G. & Sabatier, D. (2015). Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 24, 1215–1237.
115.
Hackathon, R., Bolker, B., Butler, M., Cowan, P., De Vienne, D., Eddelbuettel, D., *et al.* (2014). phylobase: Base package for phylogenetic structures and comparative data.
116.
Hardy, O.J. (2008). Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96, 914–926.
117.
Harms, K.E., Condit, R.S., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
118.
Harms, K.E., Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A. & Herre, E.A. (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495.
119.
Hart, M.M., Reader, R.J. & Klironomos, J.N. (2003). Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 418–423.
120.
Hartnett, D.C. & Wilson, G.W.T. (2002). The role of mycorrhizas in plant community structure and dynamics: lessons from grasslands. *Plant Soil*, 244, 319–331.
121.
Harvey, P.H. & Pagel, M.D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press., New York.

122.
Van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., *et al.* (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69–72.
123.
Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K. & Ives, A.R. (2007). Phylogenetic Measures of Biodiversity. *The American Naturalist*, 169, E68–E83.
124.
Hérault, B., Bachelot, B., Poorter, L., Rossi, V., Bongers, F., Chave, J., *et al.* (2011). Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology*, 99, 1431–1440.
125.
Hérault, B., Ouallet, J., Blanc, L., Wagner, F. & Baraloto, C. (2010). Growth responses of neotropical trees to logging gaps. *Journal of Applied Ecology*, 47, 821–831.
126.
Hijmans, R.J. (2014). raster: Geographic data analysis and modeling.
127.
Hillerislambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.
128.
Holt, R.D. (1985). Population dynamics in two- patch environments: Some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical Population Biology*, 28, 181–208.
129.
Holt, R.D. & Barfield, M. (2003). Impacts of temporal variation on apparent competition and coexistence in open ecosystems. *Oikos*, 101, 49–58.
130.
Horn, S., Hempel, S., Ristow, M., Rillig, M.C., Kowarik, I. & Caruso, T. (2015). Plant community assembly at small scales: spatial vs. environmental factors in a European grassland. *Acta Oecologica*, 63, 56–62.
131.
Hu, Y.-H., Sha, L.-Q., Blanchet, F.G., Zhang, J.-L., Tang, Y., Lan, G.-Y., *et al.* (2012). Dominant species and dispersal limitation regulate tree species distributions in a 20-ha plot in Xishuangbanna, southwest China. *Oikos*, 121, 952–960.
132.
Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
133.
Hubbell, S.P. (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387–1398.
- 134.

- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. pp. 193–213.
- 135.
- Illian, J.B. & Burslem, D.F.R.P. (2007). Contributions of spatial point process modelling to biodiversity theory. *Journal de la Société Française de Statistique*, 148, 9–29.
- 136.
- Inc, T.M. (2010). MATLAB.
- 137.
- INSEE. (2001). Projection de la population à l'horizon 2030. Les Antilles vieillissent, la Guyane se peuple. *antiane*, 50, 20–23.
- 138.
- INSEE. (2015). Estimation de la population.
- 139.
- IPCC. (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA.
- 140.
- Jalilian, A., Guan, Y. & Waagepetersen, R. (2013). Decomposition of variance for spatial Cox processes. *Scandinavian Journal of Statistics*, 40, 119–137.
- 141.
- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528.
- 142.
- Jeltsch, F., Moloney, K. & Milton, S.J. (1999). Detecting process from snapshot pattern: Lessons from tree spacing in the Southern Kalahari. *Oikos*, 85, 451–466.
- 143.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., *et al.* (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 864–869.
- 144.
- Johnstone, D., Moore, G., Tausz, M. & Nicolas, M. (2013). The measurement of plant vitality in landscape trees. *Arboricultural Journal*, 35, 18–27.
- 145.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- 146.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., *et al.* (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- 147.
- Kembel, S.W. & Hubbell, S.P. (2006). The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87, S86–99.
- 148.

- King, D.A. (1991). Tree allometry , leaf size and adult tree size in old-growth forests of western Oregon, 369–381.
149.
- Kitajima, K. & Poorter, L. (2010). Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New phytologist*, 186, 708–721.
150.
- Kobe, R.K. (1999). Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, 80, 187–201.
151.
- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
152.
- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. (2014). Assembly of plant communities. In: *Ecology and the Environment* (ed. Monson, R.K.). Springer New York, New York, NY, pp. 67–88.
153.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015a). Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
154.
- Kraft, N.J.B., Godoy, O. & Levine, J.M. (2015b). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 201413650.
155.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R.L. & Ackerly, D.D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
156.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., *et al.* (2011). Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, 99, 300–312.
157.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., *et al.* (2012). Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, 15, 831–40.
158.
- Lasky, J.R., Sun, I.-F., Su, S.-H., Chen, Z.-S. & Keitt, T.H. (2013). Trait-mediated effects of environmental filtering on tree community dynamics. *Journal of Ecology*, 101, 722–733.
159.

- Lasky, J.R., Uriarte, M., Boukili, V.K. & Chazdon, R.L. (2014). Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 5616–21.
160.
- Lau, J.A., McCall, A.C., Davies, K.F., McKay, J.K. & Wright, J.W. (2008). Herbivores and edaphic factors constrain the realized niche of a native plant. *Ecology*, 89, 754–762.
161.
- Lavorel, S., Colloff, M.J., McIntyre, S., Doherty, M.D., Murphy, H.T., Metcalfe, D.J., *et al.* (2015). Ecological mechanisms underpinning climate adaptation services. *Global change Biology*, 21, 12–31.
162.
- Law, R., Illian, J.B., Burslem, D.F.R.P., Gratzner, G., Gunatilleke, C.V.S. & Gunatilleke, I. a U.N. (2009). Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, 97, 616–628.
163.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73, 1943–1967.
164.
- Long, W., Zang, R., Ding, Y. & Huang, Y. (2013). Effects of competition and facilitation on species assemblage in two types of tropical cloud forest. *PLoS ONE*, 8, e60252.
165.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R. & Pugnaire, F.I. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433–438.
166.
- Losos, J.B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003.
167.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
168.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.
169.
- Mangan, S.A., Schnitzer, S.A., Herre, E.A., Mack, K.M.L., Valencia, M.C., Sanchez, E.I., *et al.* (2010). Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466, 752–5.
170.
- Marsaglia, G., Tsang, W.W. & Wang, J. (2003). Evaluating Kolmogorov' s Distribution. *Journal of Statistical Software*.
171.

- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–93.
172.
- Maynard, D.S., Leonard, K.E., Drake, J.M., Hall, D.W., Crowther, T.W. & Bradford, M.A. (2015). Modelling the multidimensional niche by linking functional traits to competitive performance. *Proceedings of the Royal Society B*, 282.
173.
- McGill, B.J. (2012). Trees are rarely most abundant where they grow best. *Journal of Plant Ecology*, 5, 46–51.
174.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
175.
- McIntire, E.J.B. & Fajardo, A. (2009). Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 90, 46–56.
176.
- Metz, M.R. (2012). Does habitat specialization by seedlings contribute to the high diversity of a lowland rain forest? *Journal of Ecology*, 100, 969–979.
177.
- Miyamoto, K., Suzuki, E., Kohyama, T.S., Seino, T., Mirmanto, E. & Simbolon, H. (2003). Habitat differentiation among tree species with small-scale variation of humus depth and topography in a tropical heath forest of Central Kalimantan, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 43–54.
178.
- Moeller, D.A. (2004). Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, 85, 3289–3301.
179.
- Moles, A.T. & Westoby, M. (2004). Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92, 372–383.
180.
- Molto, Q., Hérault, B., Boreux, J.-J., Daullet, M., Rousteau, A. & Rossi, V. (2014). Predicting tree heights for biomass estimates in tropical forests - a test from French Guiana. *Biogeosciences*, 11, 3121–3130.
181.
- Morneau, F. (2007). Effet d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française). PhD thesis, Ecole du Génie Rural, des Eaux et des Forêts.
182.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J., *et al.* (2011). Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*.
183.

- Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Calderón, O., Condit, R.S. & Hubbell, S.P. (2008). Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 96, 653–667.
- 184.
- Münkemüller, T., De Bello, F., Meynard, C.N., Gravel, D., Lavergne, S., Mouillot, D., *et al.* (2012). From diversity indices to community assembly processes: a test with simulated data. *Ecography*, 35, 468–480.
- 185.
- Murtaugh, P.A. (2014). In defense of P values. *Ecology*, 95, 611–617.
- 186.
- Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313, 786–789.
- 187.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278–285.
- 188.
- Navas, M.-L. & Violle, C. (2009). Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology*, 10, 131–137.
- 189.
- Neyman, J. & Scott, E. (1958). Statistical approach to problems of cosmology. *Journal of the Royal Statistical Society*, 20, 1–43.
- 190.
- Novotny, V., Miller, S.E., Baje, L., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., *et al.* (2010). Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 79, 1193–1203.
- 191.
- Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995). Details That Matter: The Spatial Distribution of Individual Trees Maintains Forest Ecosystem Function. *Oikos*, 74, 357–365.
- 192.
- Paine, C.E.T., Baraloto, C., Chave, J. & Hérault, B. (2011). Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 120, 720–727.
- 193.
- Paine, C.E.T. & Harms, K.E. (2009). Quantifying the effects of seed arrival and environmental conditions on tropical seedling community structure. *Oecologia*, 160, 139–50.
- 194.
- Paine, C.E.T., Norden, N., Chave, J., Forget, P.-M., Fortunel, C., Dexter, K.G., *et al.* (2012a). Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters*, 34–41.
- 195.

196. Paine, C.E.T., Stahl, C., Courtois, E. a, Patiño, S., Sarmiento, C. & Baraloto, C. (2010). Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology*, 24, 1202–1210.
197. Paine, C.E.T., Stenflo, M., Philipson, C.D., Saner, P., Bagchi, R., Ong, R.C., *et al.* (2012b). Differential growth responses in seedlings of ten species of Dipterocarpaceae to experimental shading and defoliation. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 377–384.
198. Paradis, E., Bolker, B., Claude, J., Cuong, H.S., Desper, R., Durand, B., *et al.* (2012). Package ape. *R package*.
199. Parker, I.M., Saunders, M., Bontrager, M., Weitz, A.P., Hendricks, R., Magarey, R., *et al.* (2015). Phylogenetic structure and host abundance drive disease pressure in communities. *Nature*, 520, 542–544.
200. Péliissier, R., Dray, S. & Sabatier, D. (2002). Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology*, 143–156.
201. Péliissier, R. & Goreaud, F. (2001). A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 12, 99–108.
202. Péliissier, R. & Goreaud, F. (2015). ads Package for R: a fast unbiased implementation of the K-function family for studying spatial point patterns in irregular-shaped sampling windows. *Journal of Statistical Software*, 63, 24.
203. Perry, G.L.W. & Enright, N.J. (2002). Spatial modelling of landscape composition and pattern in a maquis – forest complex , Mont Do , New Caledonia. *Ecological Modelling*, 152, 279–302.
204. Perry, G.L.W., Miller, B.P. & Enright, N.J. (2006). A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology*, 187, 59–82.
205. Phillips, O.L., Vargas, P.N., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.-E.C., Sánchez, W.G., *et al.* (2003). Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, 91, 757–775.
206. Pitman, N.C.A., Terborgh, J.W., Silman, M.R., Núñez Vargas, P., Neill, D.A., Ceron, C.E., *et al.* (2001). Dominance and distribution of tree species in upper amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82, 2101–2117.

- Plotkin, J.B., Potts, M.D., Leslie, N., Manokaran, N., LaFrankie, J. V & Ashton, P.M.S. (2000). Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology*, 207, 81–99.
- 207.
- Poorter, L. & Rose, S.A. (2005). Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, 142, 378–87.
- 208.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R.S., Ibarra-Manriquez, G., *et al.* (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908–1920.
- 209.
- Pulliam, H.R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349–361.
- 210.
- Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Durka, W., *et al.* (2013). Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101, 857–866.
- 211.
- Pyke, C.R., Condit, R., Aguilar, S. & Lao, S. (2001). Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science*, 12, 553–566.
- 212.
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Patiño, S., Baker, T.R., Czimczik, C.I., *et al.* (2010). Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, 7, 1515–1541.
- 213.
- Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patiño, S., *et al.* (2012). Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9, 2203–2246.
- 214.
- R Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*.
- 215.
- Rao, R.C. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24–43.
- 216.
- Reich, P.B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- 217.

- Réjou-Méchain, M. & Hardy, O.J. (2011). Properties of similarity indices under niche-based and dispersal-based processes in communities. *The American Naturalist*, 177, 589–604.
- 218.
- Renard, D., Bez, N., Desassis, N., Beucher, H. & Ors, F. (2014). RGeostats: Geostatistical Package. R package version 10.0.2. *R package*.
- 219.
- Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 1–15.
- 220.
- Ricotta, C. (2005). Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica*, 53, 29–38.
- 221.
- Ripley, B.D. (1977). Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society*, 39, 172–212.
- 222.
- Rosindell, J., Hubbell, S.P. & Etienne, R.S. (2011). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 340–348.
- 223.
- Rötzer, T., Grote, R. & Pretzsch, H. (2005). Effects of environmental changes on the vitality of forest stands. *European Journal of Forest Research*, 124, 349–362.
- 224.
- Rüger, N., Berger, U., Hubbell, S.P., Vieilledent, G. & Condit, R.S. (2011a). Growth strategies of tropical tree species: disentangling light and size effects. *PLoS ONE*, 6, e25330.
- 225.
- Rüger, N., Huth, A., Hubbell, S.P. & Condit, R.S. (2011b). Determinants of mortality across a tropical lowland rainforest community. *Oikos*, 120, 1047–1056.
- 226.
- Russo, S.E., Brown, P., Tan, S. & Davies, S.J. (2008). Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients tree species along resource gradients. *Journal of Ecology*, 98, 192–203.
- 227.
- Russo, S.E., Cannon, W.L., Elowsky, C., Tan, S. & Davies, S.J. (2010). Variation in leaf stomatal traits of 28 tree species in relation to gas exchange along an edaphic gradient in a Bornean rain forest. *American Journal of Botany*, 97, 1109–20.
- 228.
- Russo, S.E., Davies, S.J., King, D.A. & Tan, S. (2005). Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 93, 879–889.
- 229.

Sabatier, D., Grimaldi, M., Prévost, M.-F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M., *et al.* (1997). The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology*, 131, 81–108.

230.

Schemske, D.W., Mittelbach, G.G., Cornell, H. V, Sobel, J.M. & Roy, K. (2009). Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 245–269.

231.

Scholl, L. Van, Keltjens, W.G., Hoffland, E. & Breemen, N. Van. (2004). Aluminium concentration versus the base cation to aluminium ratio as predictors for aluminium toxicity in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Forest Ecology and Management*, 195, 301–309.

232.

Schurr, F.M., Bossdorf, O., Milton, S.J. & Schumacher, J. (2004). Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: A priori predicted versus observed pattern characteristics. *Plant Ecology*, 173, 271–282.

233.

Schurr, F.M., Pagel, J., Cabral, J.S., Groeneveld, J., Bykova, O., O'Hara, R.B., *et al.* (2012). How to understand species' niches and range dynamics: a demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography*, 39, 2146–2162.

234.

Seidler, T.G. & Plotkin, J.B. (2006). Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS biology*, 4, e344.

235.

Shen, G., Wiegand, T., Mi, X. & He, F. (2013). Quantifying spatial phylogenetic structures of fully stem-mapped plant communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1132–1141.

236.

Shen, G., Yu, M., Hu, X., Mi, X., Ren, H., Sun, I., *et al.* (2009). Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. *Ecology*, 90, 3033–3041.

237.

Shigo, A. (2004). *How trees survive?*

238.

Shimatani, K. (2001a). Multivariate point processes and spatial variation of species diversity. *Forest Ecology and Management*, 142, 215–229.

239.

Shimatani, K. (2001b). On the measurement of species diversity incorporating species differences. *Oikos*, 93, 135–147.

240.

Simpson, E.H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688–688.

241.

- Sollins, P. (1998). Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest : does soil matter? *Ecology*, 79, 23–30.
- 242.
- Ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E., *et al.* (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342, 325–334.
- 243.
- Stoyan, D. & Penttinen, A. (2000). Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science*, 15, 61–78.
- 244.
- Svenning, J.-C. (2001). On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rainforest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, 67, 1–53.
- 245.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. & Putz, F.E. (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3, 359–366.
- 246.
- Swamy, V. & Terborgh, J.W. (2010). Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, 98, 1096–1107.
- 247.
- Swenson, N.G. (2011). The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98, 472–480.
- 248.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J. & Zimmerman, J.K. (2007). The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770–1780.
- 249.
- Thomas, S.C. (1996). Reproductive allometry in Malaysian rain forest trees: biomechanics versus optimal allocation. *Evolutionary Ecology*, 10, 517–530.
- 250.
- Thuiller, W., Albert, C.H., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., *et al.* (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 137–152.
- 251.
- Thuiller, W., Münkemüller, T., Schiffrers, K.H., Georges, D., Dullinger, S., Eckhart, V.M., *et al.* (2014). Does probability of occurrence relate to population dynamics? *Ecography*, 37, 1155–1166.
- 252.
- Tilman, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- 253.

- Tilman, D. (1990). Constraints and tradeoffs: Toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58, 3–15.
254.
- Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 10854–10861.
255.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (1997). *Spatial ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press.
256.
- Townsend, A.R., Asner, G.P. & Cleveland, C.C. (2008). The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 424–31.
257.
- Traissac, S. & Pascal, J.-P. (2013). Birth and life of tree aggregates in tropical forest: hypotheses on population dynamics of an aggregated shade-tolerant species. *Journal of Vegetation Science*, 25, 491–502.
258.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
259.
- Umaña, M.N., Forero-Montaña, J., Muscarella, R., Nytch, C.J., Thompson, J., Uriarte, M., *et al.* (2016). Interspecific functional convergence and divergence and intraspecific negative density dependence underlie the seed-to-seedling transition in tropical trees. *The American Naturalist*, 187, 99–109.
260.
- Umaña, M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2015). Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecology Letters*, 18, 1329–1337.
261.
- Uriarte, M., Clark, J.S., Zimmerman, J.K., Comita, L.S., Forero-Montaña, J. & Thompson, J. (2012). Multidimensional trade-offs in species responses to disturbance: implications for diversity in a subtropical forest. *Ecology*, 93, 191–205.
262.
- Uriarte, M., Swenson, N.G., Chazdon, R.L., Comita, L.S., John Kress, W., Erickson, D.L., *et al.* (2010). Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly. *Ecology Letters*, 13, 1503–1514.
263.
- Valencia, R.L., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R.S., Svenning, J.-C., Hernández, C., *et al.* (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92, 214–229.
264.

- Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10, 1029–1036.
265.
- Velázquez, E., Martínez, I., Getzin, S., Moloney, K. a. & Wiegand, T. (2016). An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. *Ecography*, n/a–n/a.
266.
- Vincent, G., Molino, J.-F., Marescot, L., Barkaoui, K., Sabatier, D., Freycon, V., *et al.* (2011). The relative importance of dispersal limitation and habitat preference in shaping spatial distribution of saplings in a tropical moist forest: a case study along a combination of hydromorphic and canopy disturbance gradients. *Annals of Forest Science*, 68, 357–370.
267.
- Vincent, G., Sabatier, D., Blanc, L., Chave, J., Weissenbacher, E., Péliissier, R., *et al.* (2012). Accuracy of small footprint airborne LiDAR in its predictions of tropical moist forest stand structure. *Remote Sensing of Environment*, 125, 23–33.
268.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., *et al.* (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244–52.
269.
- Violle, C. & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2, 87–93.
270.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
271.
- Vleminckx, J., Drouet, T., Amani, C., Lisingo, J., Lejoly, J. & Hardy, O.J. (2015). Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest. *Journal of Vegetation Science*, 26, 134–144.
272.
- Wagner, F., Hérault, B., Stahl, C., Bonal, D. & Rossi, V. (2011). Modeling water availability for trees in tropical forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 1202–1213.
273.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 33, 475–505.
274.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. (2000). Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 88, 464–478.
275.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.
276.

- Weiher, E., Werf, A. Van Der, Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10, 609–620.
- 277.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- 278.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- 279.
- Wiegand, T. & Moloney, K.A. (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- 280.
- Wiegand, T. & Moloney, K.A. (2014). *A handbook of spatial point pattern analysis in ecology*. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton.
- 281.
- Wilson, E.O. (1988). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington.
- 282.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- 283.
- Wright, S.J. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- 284.
- Xia, S.-W., Chen, J., Schaefer, D. & Detto, M. (2015). Scale-dependent soil macronutrient heterogeneity reveals effects of litterfall in a tropical rainforest. *Plant Soil*, 391, 51–61.
- 285.
- Zuidema, P.A., Jongejans, E., Chien, P.D., During, H.J. & Schieving, F. (2010). Integral projection models for trees: a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology*, 98, 345–355.

Annexes

Annexes 1. Annexes du chapitre 2

Annexes 1-1. Table of species abundances

Column "Labels" corresponds to the first three letters both genus and specie. Columns "P1", "P6", "P11", "P13", "P14" and "P15" corresponds respectively to abundance in plot 1, 6, 11, 13, 14 and 15. Column "Total" corresponds to total abundance for the six plots. Column "Ind_ha" corresponds to a number of individual per ha.

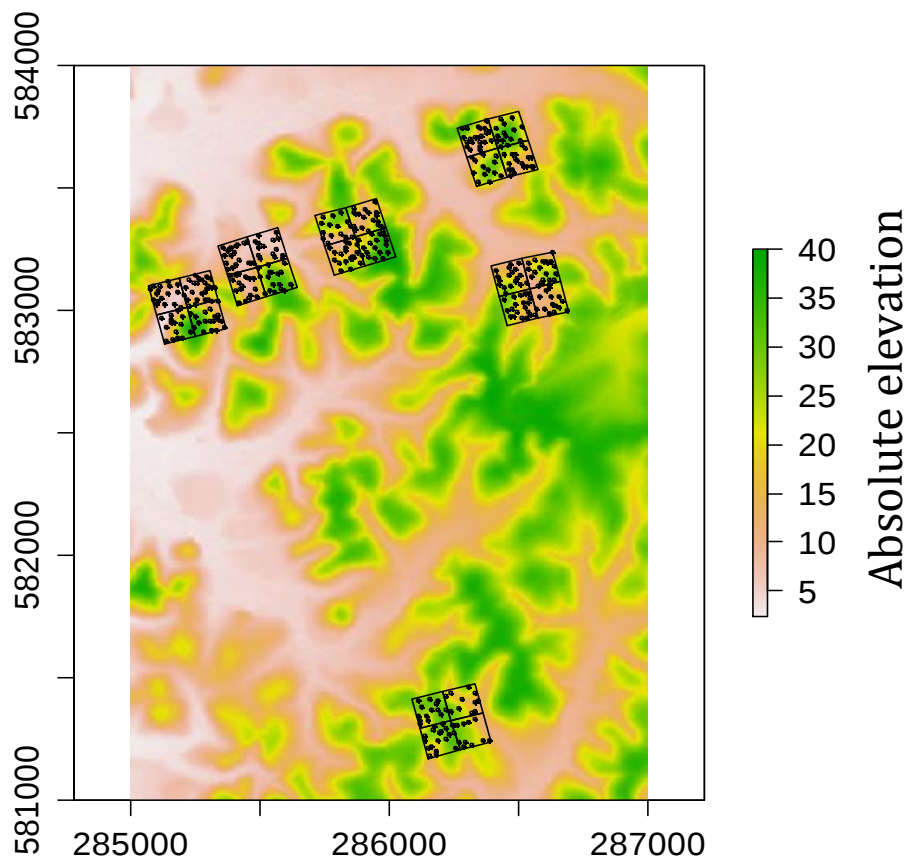
Species	Labels	P1	P6	P11	P13	P14	P15	Total	Ind_ha
<i>Ambelania_acida</i>	Ambaci	3	4	12	13	9	18	59	1,57
<i>Anacardium_spruceanum</i>	Anaspr	10	2	8	4	9	9	42	1,12
<i>Andira_coriacea</i>	Andcor	6	7	6	3	7	10	39	1,04
<i>Bocoa_prouacensis</i>	Bocpro	78	47	91	100	86	80	482	12,85
<i>Brosimum_guianense</i>	Brogui	1	16	11	8	13	16	65	1,73
<i>Brosimum_rubescens</i>	Brorub	6	10	7	12	5	12	52	1,39
<i>Carapa_surinamensis</i>	Carsur	34	36	47	31	28	32	208	5,55
<i>Caryocar_glabrum</i>	Cargla	9	9	12	4	11	7	52	1,39
<i>Catostemma_fragrans</i>	Catfra	15	16	41	24	23	34	153	4,08
<i>Chaetocarpus_schomburgkianus</i>	Chasch	13	28	40	12	36	32	161	4,29
<i>Chaetocarpus_sp.1</i>	Chasp1	7	8	21	6	6	5	53	1,41
<i>Chaunochiton_kappleri</i>	Chakap	8	6	13	13	2	7	49	1,31
<i>Chrysophyllum_prieurii</i>	Chrpri	18	15	32	9	20	18	112	2,99
<i>Chrysophyllum_sanguinolentum</i>	Chrsan	6	8	17	7	29	16	83	2,21
<i>Conceveiba_guianensis</i>	Congui	17	22	7	18	1	13	78	2,08
<i>Couepia_bracteosa</i>	Coubra	8	12	14	6	10	3	53	1,41
<i>Couepia_guianensis</i>	Cougui	6	3	13	7	3	10	42	1,12
<i>Couratari_multiflora</i>	Coumul	28	33	67	29	27	23	207	5,52
<i>Dicorynia_guianensis</i>	Dicgui	33	42	56	35	22	37	225	6
<i>Drypetes_variabilis</i>	Dryvar	6	5	11	16	17	14	69	1,84
<i>Duguetia_calycina</i>	Dugcal	6	4	16	5	19	17	67	1,79
<i>Duroia_longiflora</i>	Durlon	8	8	8	4	15	7	50	1,33
<i>Eperua_grandiflora</i>	Epegra	22	66	162	65	41	33	389	10,37
<i>Eschweilera_congestiflora</i>	Esccon	9	15	29	15	6	22	96	2,56
<i>Eschweilera_coriacea</i>	Escacor	62	36	9	23	40	8	178	4,75
<i>Eschweilera_sagotiana</i>	Escsag	221	151	276	255	266	308	1477	39,39
<i>Garcinia_benthiana</i>	Garben	14	1	4	25	5	26	75	2
<i>Garcinia_madruno</i>	Garmad	1	2	4	6	8	21	42	1,12
<i>Goupia_glabra</i>	Gougla	17	18	18	13	22	11	99	2,64

<i>Gustavia_hexapetala</i>	Gushex	43	38	48	34	37	72	272	7,25
<i>Hebepetalum_humiriifolium</i>	Hebhun	8	11	36	16	9	23	103	2,75
<i>Hevea_guianensis</i>	Hevgui	9	24	16	15	9	9	82	2,19
<i>Hirtella_bicornis</i>	Hirbic	21	8	23	12	5	13	82	2,19
<i>Inga_loubryana</i>	Inglou	12	8	23	8	16	12	79	2,11
<i>Iryanthera_hostmannii</i>	Iryhos	59	21	17	87	19	24	227	6,05
<i>Iryanthera_sagotiana</i>	Irysag	49	27	24	32	50	30	212	5,65
<i>Jacaranda_copaia</i>	Jaccop	13	15	15	11	7	9	70	1,87
<i>Lacmellea_aculeata</i>	Lacacu	4	4	8	10	7	9	42	1,12
<i>Lecythis_persistens</i>	Lecper	290	202	258	243	259	222	1474	39,31
<i>Lecythis_poiteaui</i>	Lecpoi	14	11	30	13	18	22	108	2,88
<i>Licania_alba</i>	Licalb	210	112	201	192	178	131	1024	27,31
<i>Licania_canescens</i>	Liccan	42	47	3	31	50	27	200	5,33
<i>Licania_heteromorpha</i>	Lichet	76	26	117	61	93	150	523	13,95
<i>Licania_membranacea</i>	Licmem	75	30	80	71	38	37	331	8,83
<i>Licania_micrantha</i>	Licmic	23	9	30	47	20	30	159	4,24
<i>Licania_ovalifolia</i>	Licova	13	11	12	12	14	21	83	2,21
<i>Licania_sprucei</i>	Licspr	10	11	16	17	18	31	103	2,75
<i>Lueheopsis_rugosa</i>	Luerug	9	1	2	10	8	10	40	1,07
<i>Mabea_piriri</i>	Mabpir	11	11	1	17	13	7	60	1,6
<i>Manilkara_bidentata</i>	Manbid	4	2	19	9	7	7	48	1,28
<i>Maytenus_oblongata</i>	Mayobl	14	10	14	12	3	18	71	1,89
<i>Miconia_tschudyyoides</i>	Mictsc	3	7	17	1	17	4	49	1,31
<i>Micropholis_egensis</i>	Micege	4	9	6	5	9	16	49	1,31
<i>Micropholis_guyanensis</i>	Micguy	10	4	7	18	12	11	62	1,65
<i>Mouriri_crassifolia</i>	Moucra	12	15	36	25	32	18	138	3,68
<i>Ormosia_coutinhoi</i>	Ormcou	15	6	6	25	9	6	67	1,79
<i>Oxandra_asbeckii</i>	Oxaasb	75	116	165	87	97	125	665	17,73
<i>Parinari_campestris</i>	Parcam	8	4	16	16	5	4	53	1,41
<i>Platonia_insignis</i>	Plains	9	1	14	5	4	15	48	1,28
<i>Pogonophora_schomburgkiana</i>	Pogsch	70	120	173	78	67	135	643	17,15
<i>Poraqueiba_guianensis</i>	Porgui	19	10	7	9	27	15	87	2,32
<i>Posoqueria_latifolia</i>	Poslat	9	6	45	7	18	8	93	2,48
<i>Pouteria_ambelaniifolia</i>	Pouamb	5	7	11	4	8	11	46	1,23
<i>Pouteria_eugeniifolia</i>	Poueug	7	7	10	7	5	23	59	1,57
<i>Pouteria_gongrijpii</i>	Pougou	26	7	9	2	14	7	65	1,73
<i>Pouteria_guianensis</i>	Pougui	21	3	11	6	7	20	68	1,81
<i>Pouteria_torta</i>	Poutor	10	3	19	3	12	15	62	1,65
<i>Pradosia_cochlearia</i>	Pracoc	20	55	101	23	58	29	286	7,63
<i>Protium_opacum</i>	Proopa	36	20	28	41	21	7	153	4,08
<i>Protium_subseriatum</i>	Prosub	8	7	3	12	9	9	48	1,28
<i>Qualea_rosea</i>	Quaros	76	1	83	23	5	1	189	5,04
<i>Recordoxylon_speciosum</i>	Recspe	27	30	31	44	34	42	208	5,55
<i>Sacoglottis_guianensis</i>	Sacgui	12	7	9	7	5	9	49	1,31
<i>Sextonia_rubra</i>	Sexrub	20	10	10	9	14	17	80	2,13

<i>Simaba_cedron</i>	Simced	53	27	40	34	33	31	218	5,81
<i>Sterculia_pruriens</i>	Stepru	14	20	17	26	19	23	119	3,17
<i>Sterculia_speciosa</i>	Stespe	8	14	9	2	4	7	44	1,17
<i>Swartzia_guianensis</i>	Swagui	9	8	16	18	3	15	69	1,84
<i>Swartzia_polyphylla</i>	Swapol	6	11	11	16	13	16	73	1,95
<i>Symphonia_globulifera</i>	Symglo	24	5	6	27	10	11	83	2,21
<i>Symphonia_sp.1</i>	Symsp1	58	75	47	54	83	80	397	10,59
<i>Tachigali_melinonii</i>	Tacmel	6	9	6	3	11	4	39	1,04
<i>Talisia_hexaphylla</i>	Talhex	10	10	13	11	5	16	65	1,73
<i>Talisia_praealta</i>	Talpra	6	5	8	8	4	8	39	1,04
<i>Talisia_simaboides</i>	Talsim	5	3	8	7	4	12	39	1,04
<i>Tapura_capitulifera</i>	Tapcap	19	63	2	30	45	134	293	7,81
<i>Theobroma_subincanum</i>	Thesub	24	17	22	21	13	21	118	3,15
<i>Thyrsodium_guianense</i>	Thygui	15	14	7	1	8	22	67	1,79
<i>Tovomita_sp.2_DS</i>	Tovsp2	16	19	24	13	25	26	123	3,28
<i>Tovomita_sp.P4</i>	TovspP	10	6	8	29	9	18	80	2,13
<i>Trymatococcus_oligandrus</i>	Tryoli	8	3	9	6	17	22	65	1,73
<i>Unonopsis_rufescens</i>	Unoruf	3	2	2	6	6	41	60	1,6
<i>Virola_michelii</i>	Virmic	10	7	24	4	4	2	51	1,36
<i>Vouacapoua_americana</i>	Vouame	74	89	10	70	99	22	364	9,71

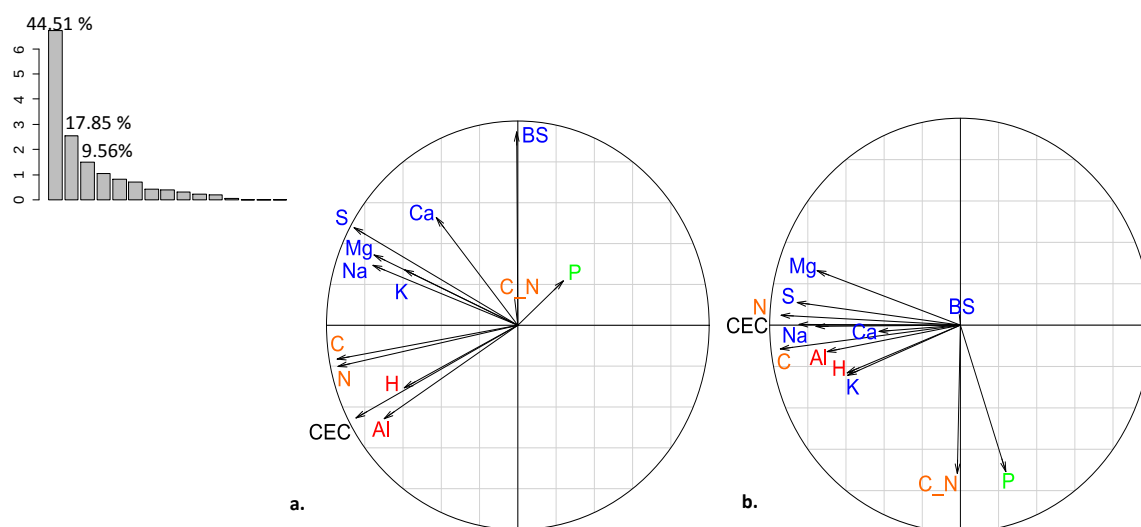
Annexes 1-2. Conception of soil fertility maps by kriging.

A.1-3.a. Localization of soil samples in each plot



Soil fertility was assessed from an average of 70 soil samples collected in each 6,25-ha plot between 2004 and 2006. Firstly, we sampled along catenas with topography as stratifying variables; and secondly in area locally under-sampled. Each soil sample was collected in the topsoil at 10–20 cm depth, using an hand-auger of 10 cm diameter. For each sample, thirteen chemical parameters were analyzed related to three soil characteristics: (i) organic matter with total C and N contents, and C/N ratio; (ii) soil nutrients with soil saturation of exchange bases (CEC, S, BS, Na, Mg, K, Ca) and available phosphorus content (P); and (iii) soil acidity with content of H and Al exchangeable.

A.1-3.b. Principal Component Analysis of values of the thirteen chemical parameters analyzed for each soil samples



71.9% of the variance of soil fertility values is explained by the first three axes of the Principal Component Analysis (PCA). a) ordination on PC 1 and 2 and b) ordination on PC 1 and 3. The first axis reflects organic matter of soil (in orange with C and N corresponding respectively to total C and N content) and the exchangeable complex (with Ca, Mg, Na, K, Al, H, S corresponding to soil saturation of exchange bases, CEC to cation-exchange capacity). The second axis distinguishes the nature of exchangeable cations between saturation of exchange bases (in blue) and soil acidity (in red). The third axis reflects soil nutrients with available P content (in green). For subsequent analyses we selected five soil fertility variables to reduce the number of variables while being representative of the three soil characteristics, choosing the parameters considered important for the floristic composition and according to this PCA. Thus we selected total C content, both chemical compounds related to soil acidity (H and Al exchangeable) because Al has also a toxic role on the floristic composition (Scholl et al. 2004), the base-cation saturation ratio (BS), and the available P content.

A.1-3.c. Steps of kriging

The first step consists to estimate spatial autocorrelation of a variable, using an experimental variogram that defines semi-variance of points at different distance classes. The second step consists to establish a model that fits the experimental variogram. The third step is the kriging of spatial data compared to the prior model construct. For this study, distances of experimental variogram were defined from 0 to 176 m (by default, half the length of the diagonal) by 20 m distance classes. Experimental variograms are anisotropic, that is spatial autocorrelation are observed in four directions (0, 45, 90, 135°). Outlier values of samples are not retained for the experimental variogram. To define outliers' values for each variable, distributions of variables values are observed and the threshold of values retained was defined by testing models with different thresholds by cross-validation. Cross-validation was realized by comparing original values to model values, and data with cross-validation near to 1 were retained. Ordinary kriging, was applied on a regular grid with nodes every 5 m. For each of the five retained soil fertility variables, we derived raster maps illustrating kriging estimates.

A.1-3.d. Selection of the five chemical compounds' range values for kriging by the index of cross-validation

Compounds	Range of values without selection	Range of values with selection	Index of cross-validation for values without selection	Index of cross-validation with selection
C	[0 ; 4,5[	[0 ; 4[	5,0930	0,9582
P	[0 ; 25]	[0 ; 10[	6,2832	0,9419
H	[0 ; 1,2[	[0 ; 0,8[	1,0238	1,1358
Al	[0 ; 3[	[0 ; 2,2[	1,0572	1,0127
BS	[0 ; 85[	[0 ; 20[	1,1700	1,0900

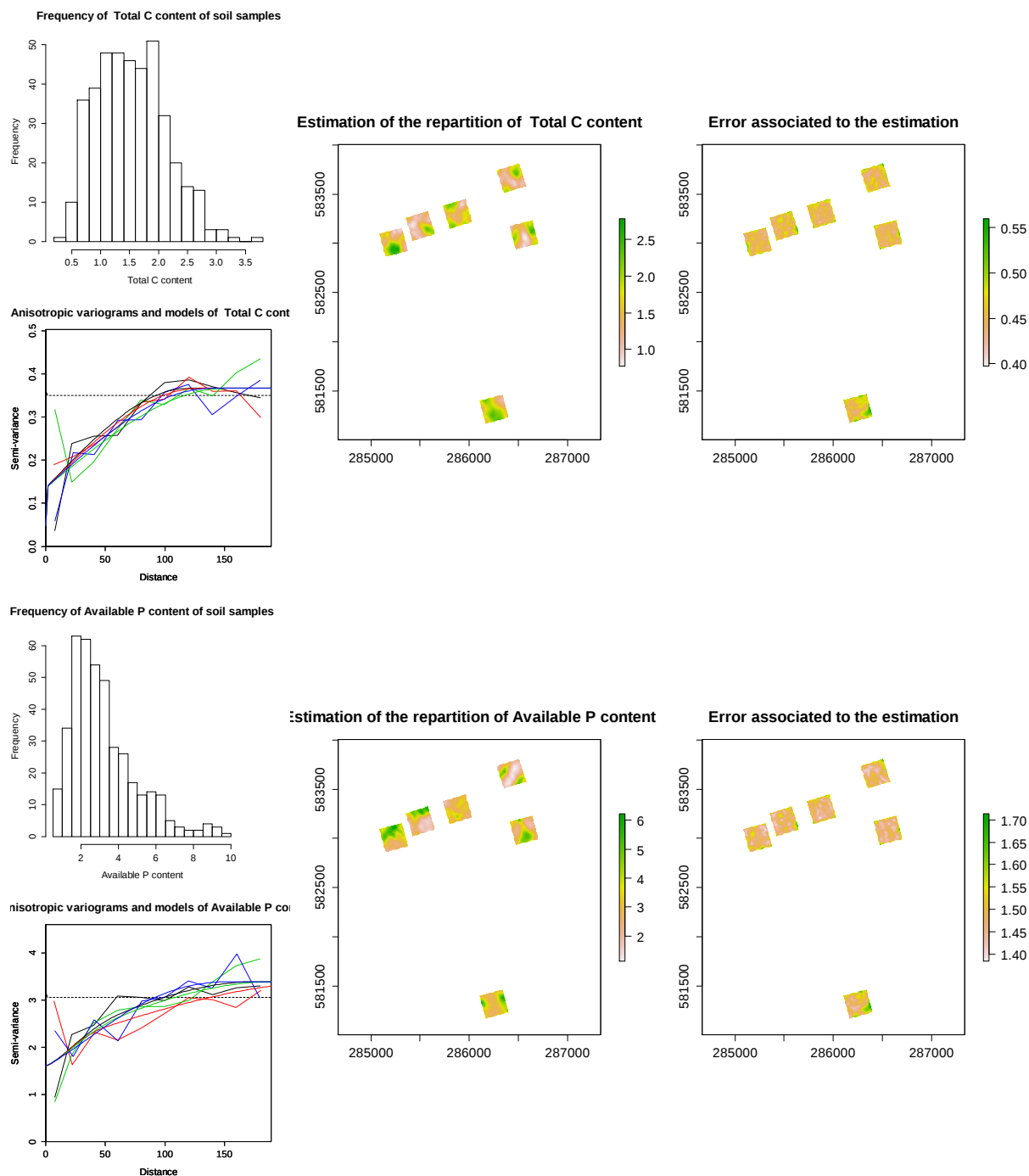
Outlier values of samples are not retained for the experimental variogram. To define outliers' values for each variable, distributions of variables values are observed and the range of values retained was defined by testing models from data with different range by cross-validation. Cross-validation was realized by comparing original values to model values, and range of values with index of cross-validation near to 1 were retained (in bold).

A.1-3.e. Model characteristics used to krig the five chemical compounds

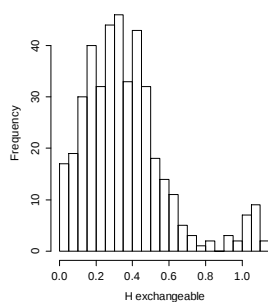
Model characteristics		C	P	H	Al	BS
Nugget effect	Sill	0,048	1,601		0,012	4,477
Cubic model	Sill	0,087	0,411			
	Anisotropy	1 ; 0	1 ; 2,483			
	Ranges	0,002 - 60,248	151,656 - 61,073			
	Angle	35,939 degrees	132,6 degrees			
Gaussian model	Sill			0,019		
	Anisotropy			1 ; 0,854		
	Ranges			0,026 - 0,031		
	Angle			169,532 degrees		
Exponential model	Sill			7,201	0,041	
	Anisotropy			1 ; 0,402	1 ; 698300,873	
	Ranges			129619,034 - 322315,237	360,438 - 0,001	
	Angle			30,383 degrees	-30,736 degrees	
Spherical model	Sill	0,231	1,382		0,09	5,838
	Anisotropy	1 ; 0,782	1 ; 0,622		1 ; 0,642	1 ; 0,743
	Ranges	118,8 - 151,919	152,339 - 244,849		167,248 - 260,695	266,483 - 358,746
	Angle	9,517 degrees	-39,443 degrees		-49,505 degrees	-110,931 degrees
Total sill		0,366	3,394	7,221	0,143	10,315

A.1-3.f. Data, models and results of kriging for each five chemical parameters

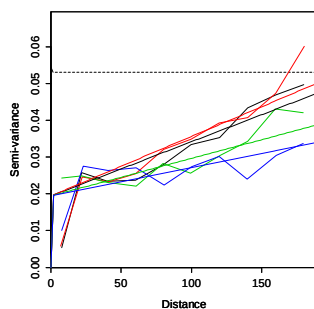
We created maps of soil properties for each of the permanent sample plots using an unbiased method of linear interpolation: kriging methods. We used an R package named RGeostats.



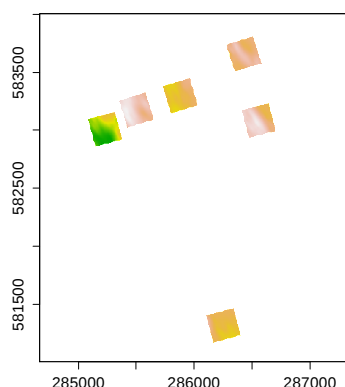
Frequency of H exchangeable of soil samples



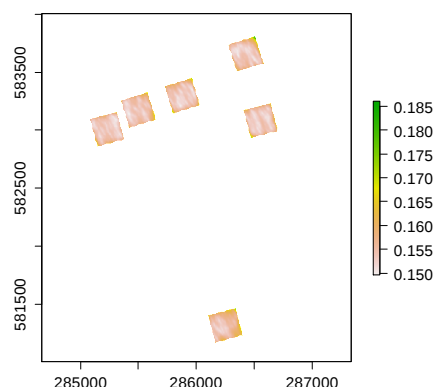
Anisotropic variograms and models of H exchangeable



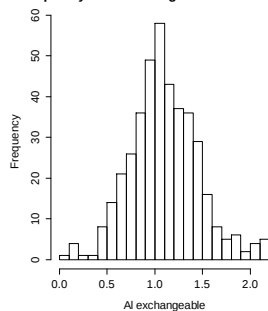
Estimation of the repartition of H exchangeable



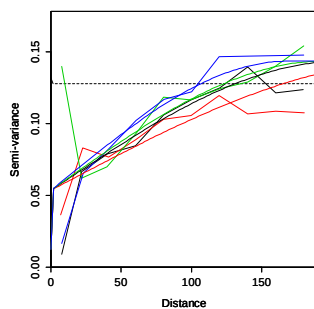
Error associated to the estimation



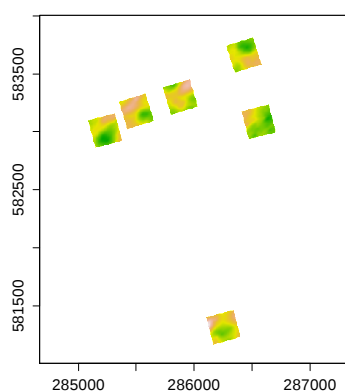
Frequency of Al exchangeable of soil samples



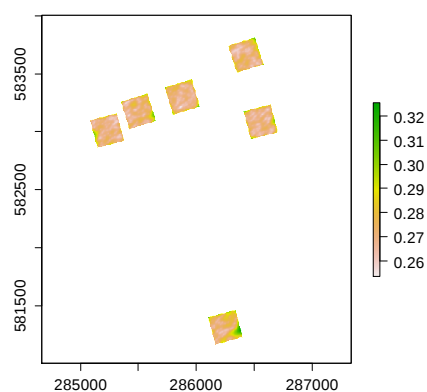
Anisotropic variograms and models of Al exchangeable

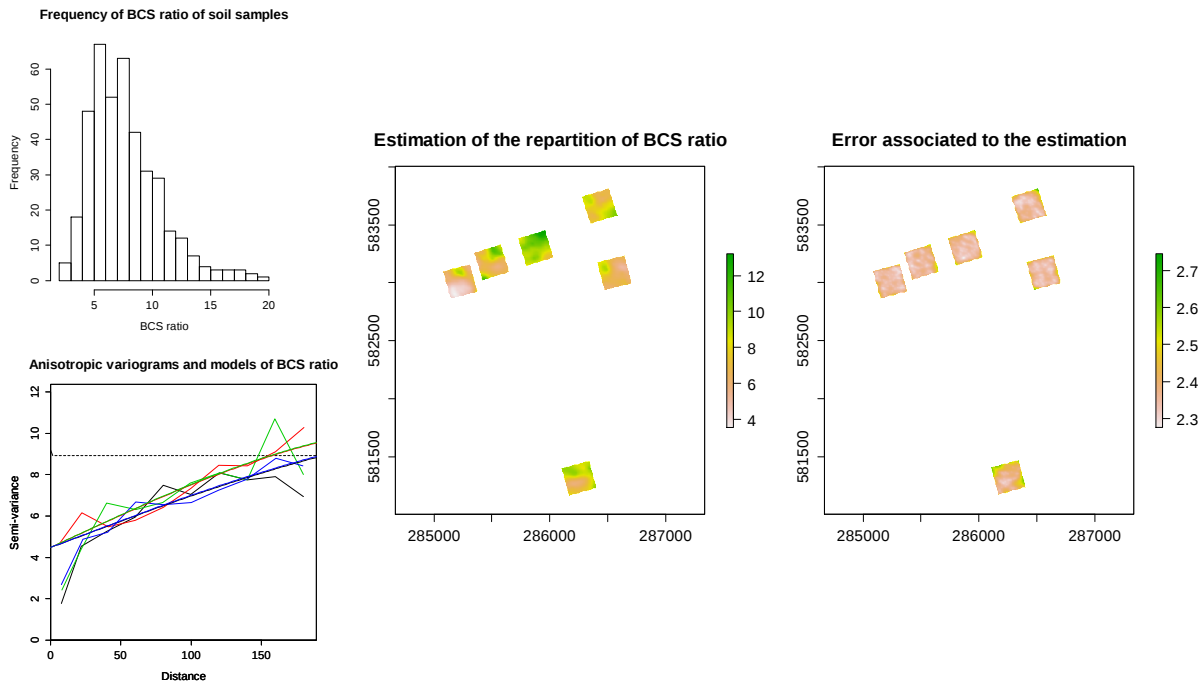


Estimation of the repartition of Al exchangeable



Error associated to the estimation





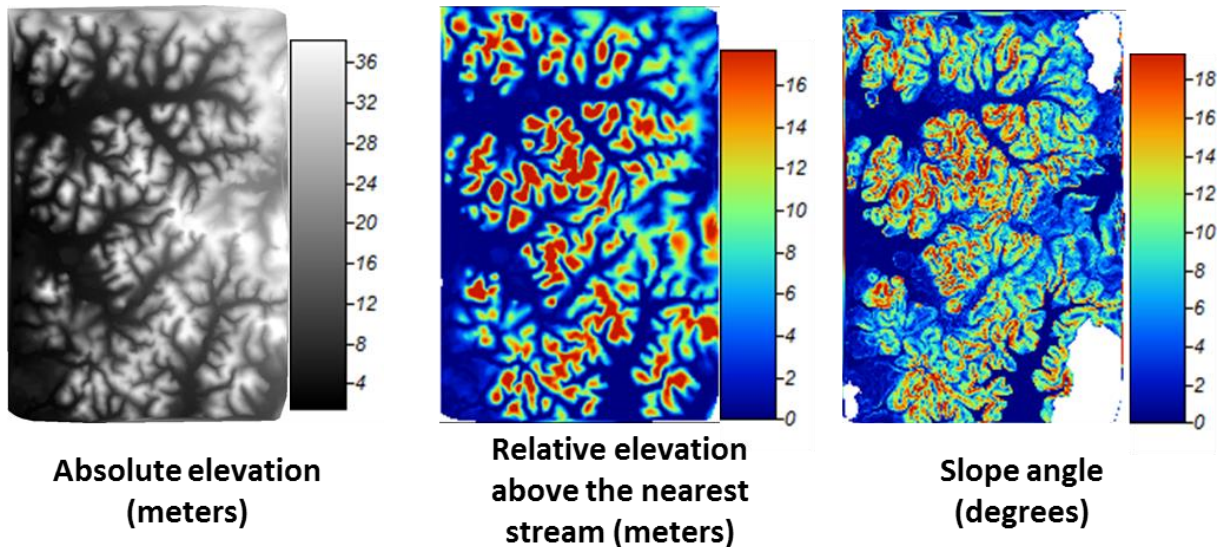
Different steps of kriging is described for the five chemical parameters (total C content, available P content, H exchangeable, Al exchangeable and base-cation saturation ration). Description of the organization of one panel:

- on top left of the panel, values' distribution of the chemical compound considered for kriging
- on bottom left, estimation of spatial autocorrelation of chemical compound's values, using an experimental variogram that defines semi-variance of points at different distance classes. An automatic model is then established by fitting the experimental variogram. For this study, distances of experimental variogram were defined from 0 to 176 m (by default, half the length of the diagonal) by 20 m distance classes. Experimental variograms are anisotropic, that is spatial autocorrelation are observed in four directions (0, 45, 90, 135°)
- in the center, map of kriging estimation of repartition of the chemical compound consider, compared to the prior model construct. Ordinary kriging, was applied on a regular grid with nodes every 5 m.
- on right, map of kriging error associated to estimation

Annexes 1-3. Environmental raster maps of Paracou

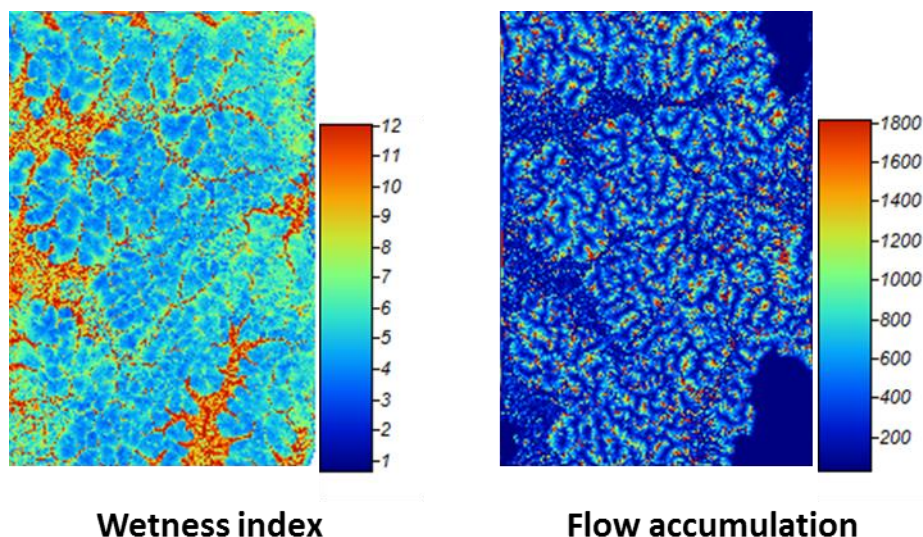
Multi-layers raster maps are available in .tiff format at: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0141488#sec016>.

Here I visually present the raster maps.



Maps of topography.

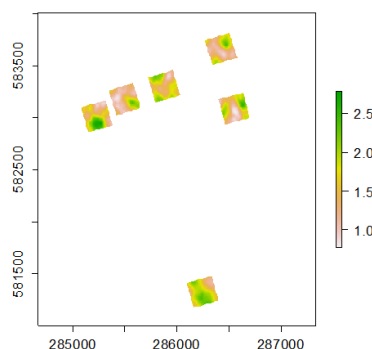
Three raster maps of topography are created from LiDAR data with SAGA GIS software: (i) absolute elevation corresponding to the Digital terrain model (DTM) derived from LiDAR (Light Detection And Ranging) data (in m); (ii) relative elevation corresponding to the relative altitude above the nearest stream (in m); (iii) local slope angle corresponding to the estimation of slope angle deviation from the horizontal plane (in degrees).



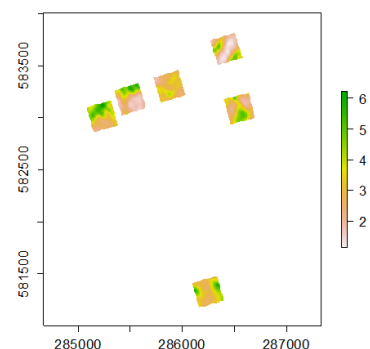
Maps of soil hydrology.

Two raster maps of soil hydrology are created from LiDAR data with SAGA GIS software: (i) wetness index corresponding to the estimation of soil moisture; (ii) flow accumulation corresponding to the estimation of surface runoff.

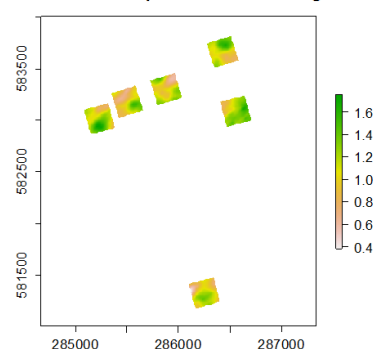
Estimation of the repartition of Total C content



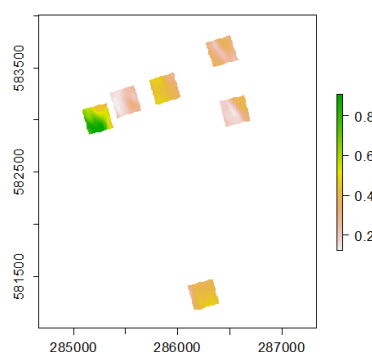
Estimation of the repartition of Available P content



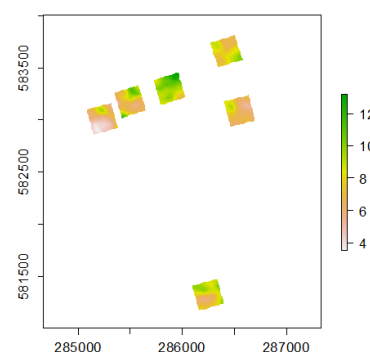
Estimation of the repartition of Al exchangeable



Estimation of the repartition of H exchangeable



Estimation of the repartition of BCS ratio



Maps of soil fertility.

Five raster maps of soil fertility are created by kriging: (i) total C content (in g.kg^{-1}); (ii) available P content (in mg.kg^{-1}); (iii) Al exchangeable (in cmolc.kg^{-1}); (iv) H exchangeable (in cmolc.kg^{-1}); (v) exchange bases soil-saturation (BS in %).

Annexes 1-4. Results of association test between densities of species and the two topographic variables.

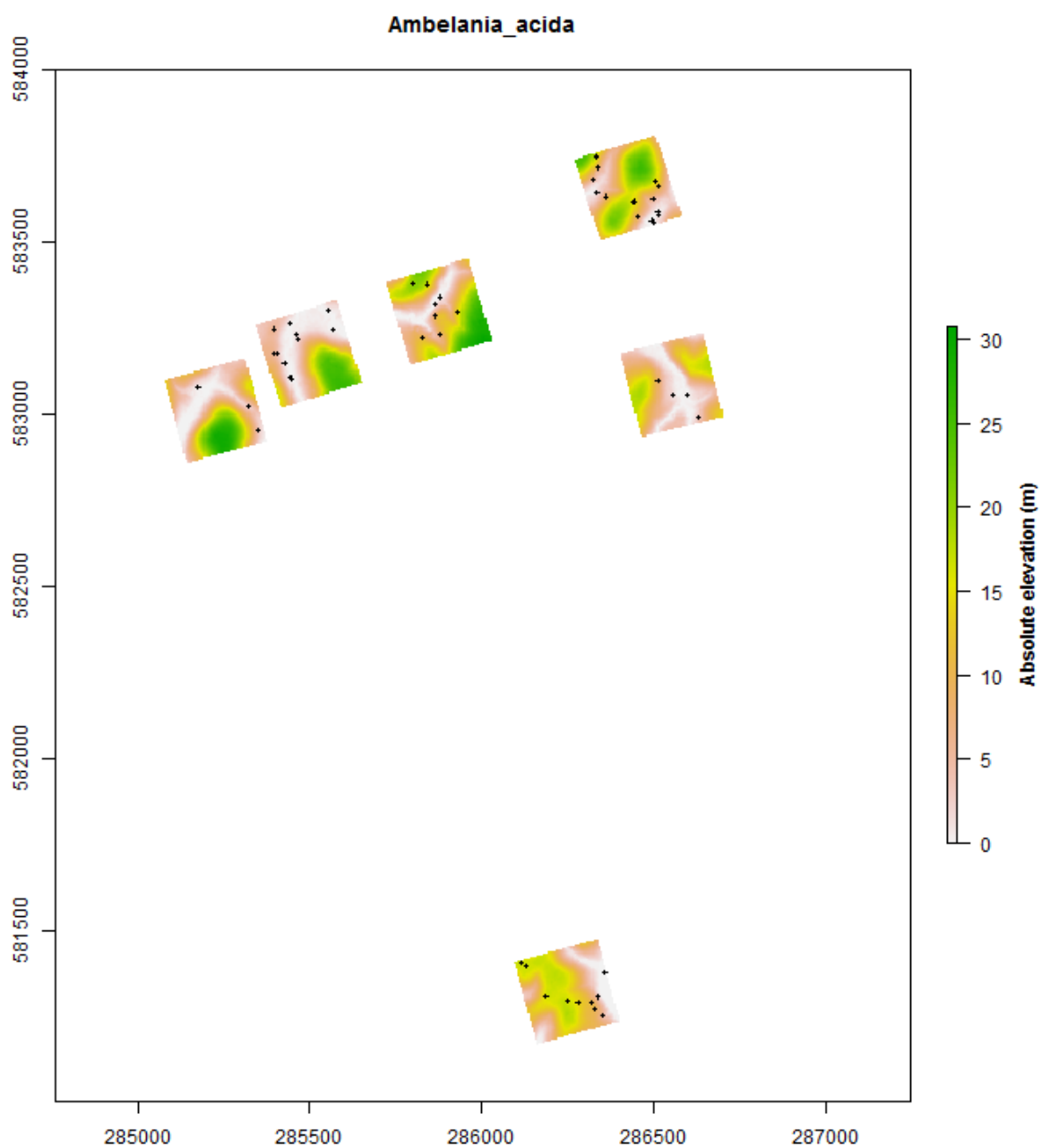
Column "Labels" correspond to the first three letters both genus and species. Column "p_RelEl" corresponds to the expected p-value that $|r_{obs}| > |r_{sim}|$ that we approximated by fitting a normal distribution to the simulated correlations (r_{sim}) of association tests between species density and relative elevation. Column "r_RelEl" corresponds to the coefficient of correlation of association test between species density and relative elevation. Column "p_Slope" correspond to the expected p-value that $|r_{obs}| > |r_{sim}|$ that we approximated by fitting a normal distribution to the simulated correlations (r_{sim}) of association tests between species density and local slope angle. Column "r_Slope" corresponds to the coefficient of correlation of association tests between species density and local slope angle.

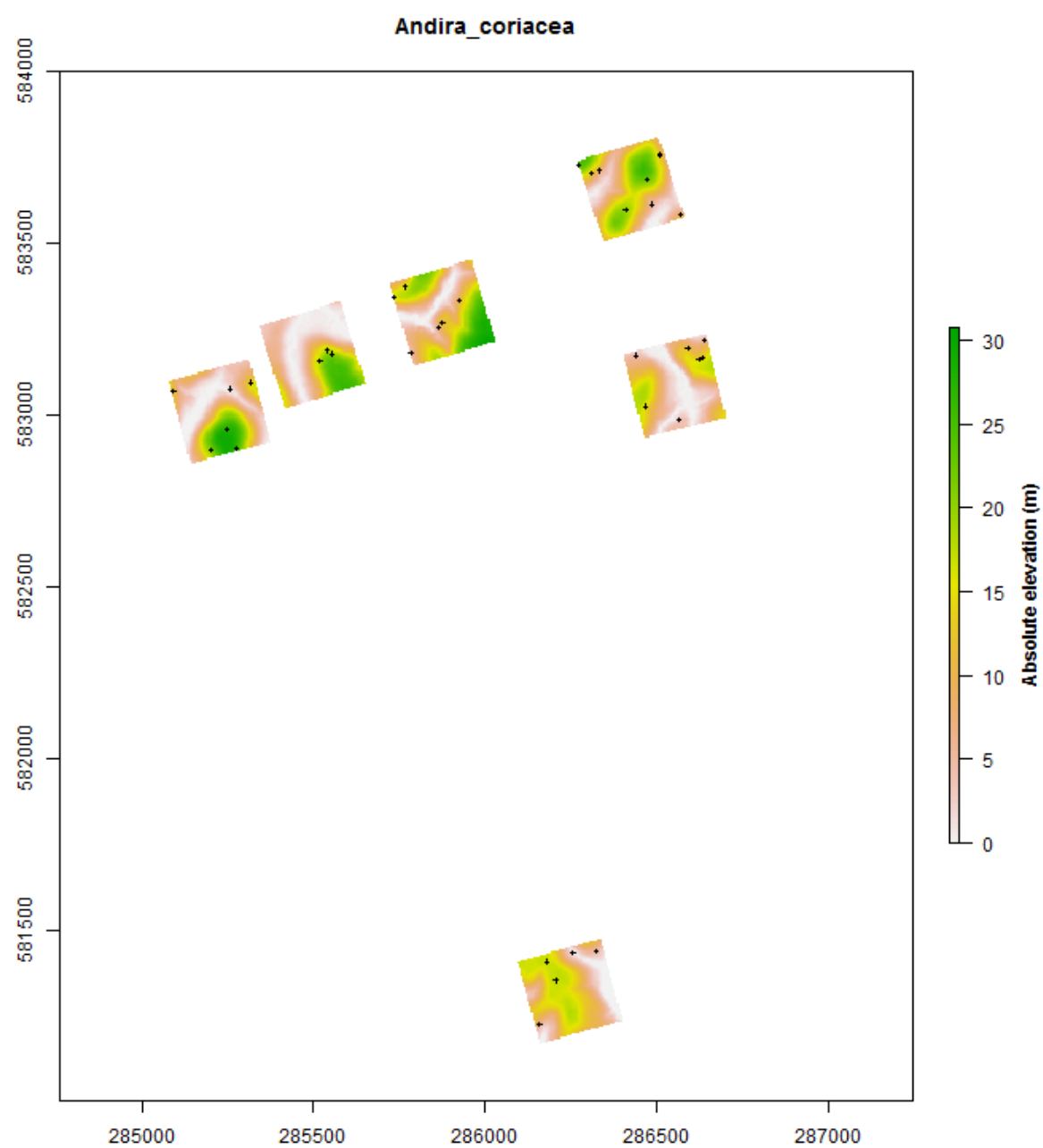
Species	Labels	p_RelEl	r_RelEl	p_Slope	r_Slope
<i>Ambelania_acida</i>	Ambaci	0,03354971	-0,119	0,01920946	-0,106
<i>Anacardium_spruceanum</i>	Anaspr	0,43472756	0,04	0,39757632	0,033
<i>Andira_coriacea</i>	Andcor	0,00877892	0,13	0,40638289	0,037
<i>Bocoa_prouacensis</i>	Bocpro	8,96E-06	0,44	0,48912587	0,04
<i>Brosimum_guianense</i>	Brogui	0,03152088	0,11	0,96626955	0,002
<i>Brosimum_rubescens</i>	Brorub	0,0914553	0,093	0,77167682	-0,012
<i>Carapa_surinamensis</i>	Carsur	0,01158679	-0,163	0,13550011	-0,078
<i>Caryocar_glabrum</i>	Cargla	0,00547958	0,144	0,05429658	0,085
<i>Catostemma_fragrans</i>	Catfra	0,06837917	0,088	0,73840299	-0,013
<i>Chaetocarpus_schomburgkianus</i>	Chasch	6,77E-08	0,269	0,31766774	0,042
<i>Chaetocarpus_sp.1</i>	Chasp1	0,00677648	0,121	0,05899362	-0,088
<i>Chaunochiton_kappleri</i>	Chakap	0,47024556	0,04	0,2308654	-0,046
<i>Chrysophyllum_prieurii</i>	Chrpri	0,00069148	0,217	0,00958749	0,119
<i>Chrysophyllum_sanguinolentum</i>	Chrsan	0,00517802	0,117	0,12510815	0,059
<i>Conceveiba_guianensis</i>	Congui	6,94E-06	-0,281	0,00056596	-0,172
<i>Couepia_bracteosa</i>	Coubra	0,48031777	0,031	0,91548479	0,004
<i>Couepia_guianensis</i>	Cougui	0,00314129	0,171	0,85067103	0,008
<i>Couratari_multiflora</i>	Coumul	0,00020687	0,28	0,78810269	0,015
<i>Dicorynia_guianensis</i>	Dicgui	0,00430229	0,186	0,46213293	-0,034
<i>Drypetes_variabilis</i>	Dryvar	0,6313073	-0,024	0,05199616	0,084
<i>Duguetia_calycina</i>	Dugcal	0,01807205	0,136	0,25893583	0,045
<i>Duroia_longiflora</i>	Durlon	0,51912705	0,036	0,00640547	0,105
<i>Eperua_grandiflora</i>	Epegra	0,00069843	0,299	0,71658354	-0,021
<i>Eschweilera_congestiflora</i>	Esccon	0,01733978	0,172	0,26737999	-0,051
<i>Eschweilera_coriacea</i>	Esccon	0,00017032	-0,335	0,46748106	-0,041
<i>Eschweilera_sagotiana</i>	Escsag	0,00135763	0,289	0,01706629	0,11
<i>Garcinia_benthiana</i>	Garben	0,05095387	-0,11	0,03540467	0,092
<i>Garcinia_madruno</i>	Garmad	0,44251074	0,048	0,00643913	0,116
<i>Goupia_glabra</i>	Gougla	0,00495984	-0,183	0,61301907	-0,021
<i>Gustavia_hexapetala</i>	Gushex	0,01914165	-0,176	0,31684376	0,048
<i>Hebepetalum_humiriifolium</i>	Hebhum	0,00064386	0,261	0,10149292	-0,08
<i>Hevea_guianensis</i>	Hevgui	0,75291411	0,022	0,5884682	0,028

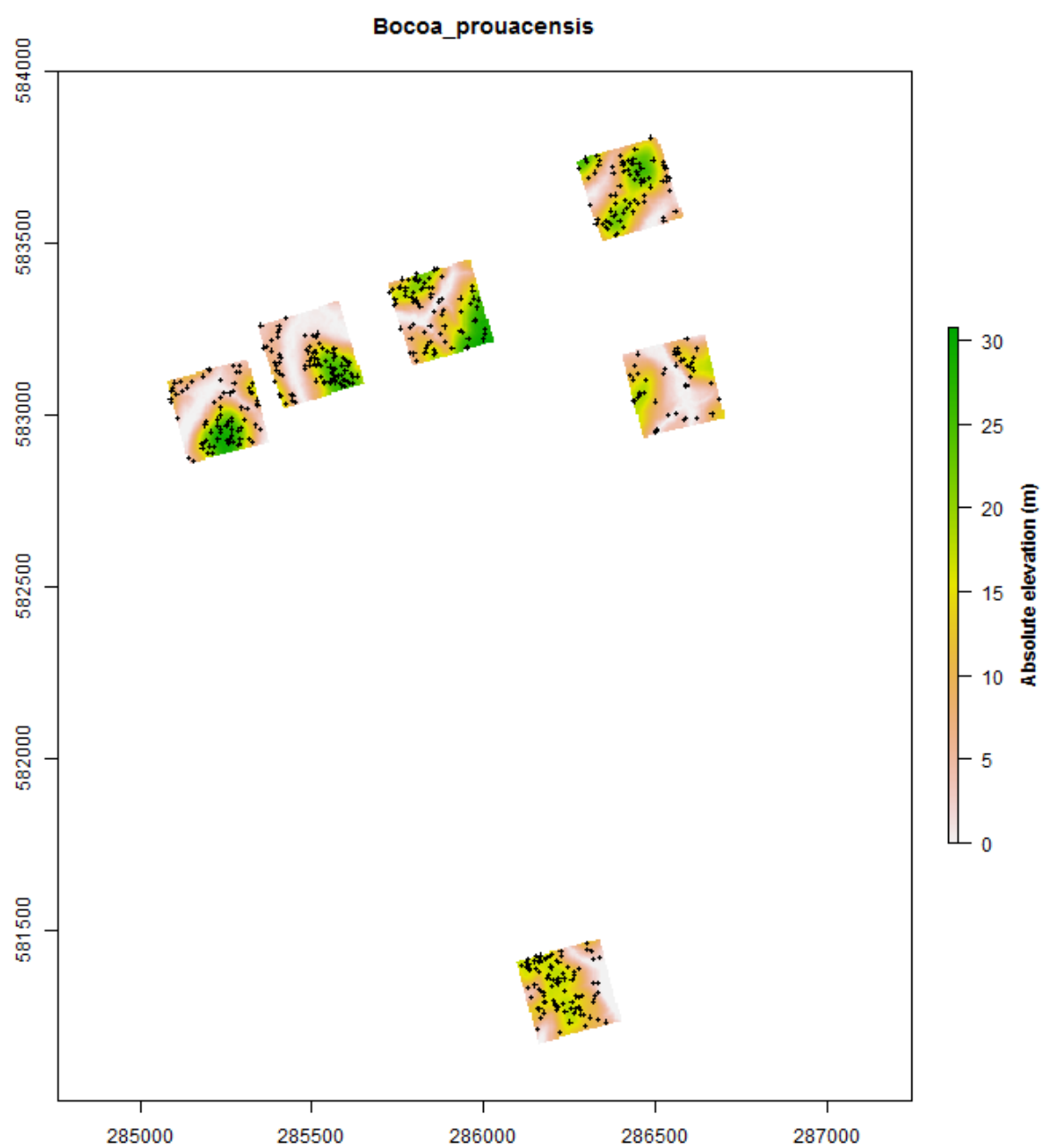
<i>Hirtella_bicornis</i>	Hirbic	0,00014247	0,25	0,36573654	0,046
<i>Inga_loubryana</i>	Inglou	0,00248498	0,171	0,4576276	0,034
<i>Iryanthera_hostmannii</i>	Iryhos	2,19E-06	-0,488	6,67E-05	-0,253
<i>Iryanthera_sagotiana</i>	Irysag	6,05E-05	0,322	0,00086904	0,18
<i>Jacaranda_copaia</i>	Jaccop	0,01340936	-0,116	0,81901097	0,011
<i>Lacmellea_aculeata</i>	Lacacu	0,55732136	-0,031	0,27715617	-0,042
<i>Lecythis_persistens</i>	Lecper	5,13E-05	-0,338	0,05869396	-0,1
<i>Lecythis_poiteaui</i>	Lecpoi	1,31E-06	0,292	0,45161556	-0,031
<i>Licania_alba</i>	Licalb	0,00530456	-0,266	0,0735474	0,086
<i>Licania_canescens</i>	Liccan	0,00049295	0,257	0,28544216	0,057
<i>Licania_heteromorpha</i>	Lichet	1,73E-06	0,515	0,28976366	0,06
<i>Licania_membranacea</i>	Licmem	0,00441574	0,209	0,18126638	0,061
<i>Licania_micrantha</i>	Licmic	0,00163324	0,207	0,11912733	-0,067
<i>Licania_ovalifolia</i>	Licova	0,22881598	0,062	1,19E-05	0,185
<i>Licania_sprucei</i>	Licspr	0,03322833	0,13	0,30442734	0,042
<i>Lueheopsis_rugosa</i>	Luerug	0,20195162	-0,064	0,87279191	-0,007
<i>Mabea_piriri</i>	Mabpir	0,00429984	-0,158	0,11917843	0,064
<i>Manilkara_bidentata</i>	Manbid	0,47916138	0,045	0,9393756	-0,003
<i>Maytenus_oblongata</i>	Mayobl	0,50621303	0,038	0,53235722	-0,026
<i>Miconia_tschudyoides</i>	Mictsc	0,31193584	-0,046	0,7101149	0,016
<i>Micropholis_egensis</i>	Micege	0,00145267	0,184	0,98172562	-0,001
<i>Micropholis_guyanensis</i>	Micguy	0,0014169	-0,188	0,27726497	-0,049
<i>Mouriri_crassifolia</i>	Moucra	0,08887299	-0,108	0,4789373	-0,032
<i>Ormosia_coutinhoi</i>	Ormcou	1,89E-05	-0,367	3,62E-05	-0,242
<i>Oxandra_asbeckii</i>	Oxaasb	1,62E-06	0,502	0,69311742	0,022
<i>Parinari_campestris</i>	Parcam	0,00410154	-0,153	0,00147719	-0,139
<i>Platonia_insignis</i>	Plains	0,01144307	0,132	0,82156276	-0,009
<i>Pogonophora_schomburgkiana</i>	Pogsch	0,00029014	0,319	0,10804447	0,08
<i>Poraqueiba_guianensis</i>	Porgui	0,02946927	-0,124	0,00137229	0,133
<i>Posoqueria_latifolia</i>	Poslat	0,01767519	0,12	0,18374049	0,06
<i>Pouteria_ambelaniifolia</i>	Pouamb	0,218782	0,074	0,98202057	0,001
<i>Pouteria_eugeniifolia</i>	Poueug	0,00720859	0,146	0,20240723	0,049
<i>Pouteria_gongrijpii</i>	Pougou	0,07424272	-0,105	2,11E-05	0,19
<i>Pouteria_guyanensis</i>	Pougui	0,00421745	0,181	0,13474165	0,07
<i>Pouteria_torta</i>	Putor	8,18E-07	0,27	0,43858357	0,031
<i>Pradosia_cochlearia</i>	Pracoc	1,59E-07	0,398	0,21965079	-0,049
<i>Protium_opacum</i>	Proopa	7,96E-06	-0,334	2,44E-05	-0,221
<i>Protium_subseriatum</i>	Prosub	0,07713514	0,1	0,02159089	0,098
<i>Qualea_rosea</i>	Quaros	0,18688714	0,086	0,05918779	0,103
<i>Recordoxylon_speciosum</i>	Recspe	0,00023927	-0,264	0,02721644	-0,114
<i>Sacoglottis_guyanensis</i>	Sacgui	1,41E-05	0,315	1	0
<i>Sextonia_rubra</i>	Sexrub	0,01116122	0,141	0,3565277	0,042
<i>Simaba_cedron</i>	Simced	0,01198782	-0,156	0,01983298	0,112
<i>Sterculia_prurens</i>	Stepru	0,00014644	-0,236	0,01997028	-0,102
<i>Sterculia_speciosa</i>	Stespe	0,02188887	-0,104	0,13469232	-0,056

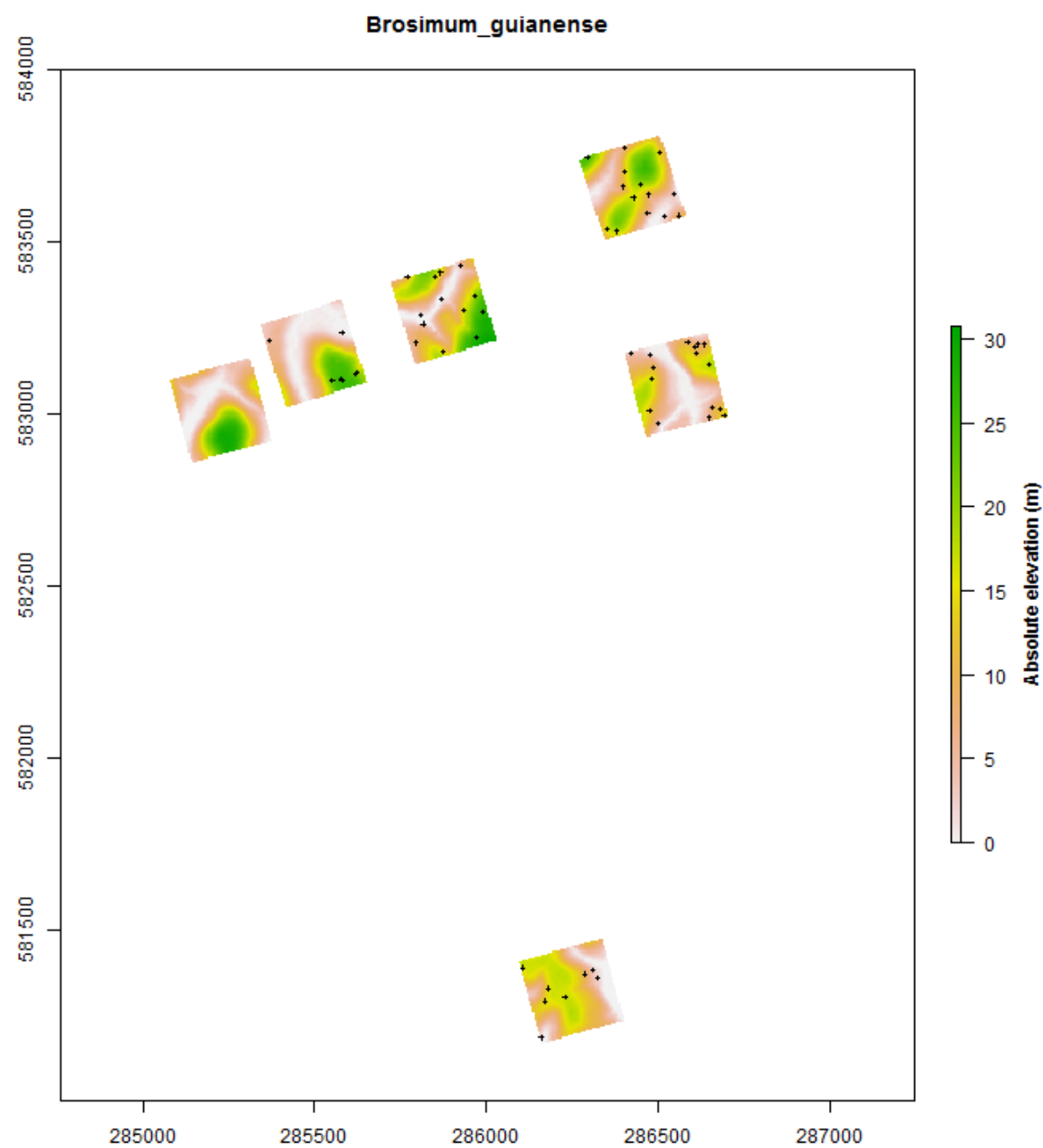
<i>Swartzia_guianensis</i>	Swagui	0,87179912	-0,008	0,26414311	-0,05
<i>Swartzia_polyphylla</i>	Swapol	0,00224049	0,207	0,03031893	-0,093
<i>Symphonia_globulifera</i>	Symglo	2,14E-05	-0,324	1,40E-06	-0,263
<i>Symphonia_sp.1</i>	Symsp1	0,45776074	0,045	0,00041374	0,164
<i>Tachigali_melinonii</i>	Tacmel	0,17133144	-0,072	0,684146	0,017
<i>Talisia_hexaphylla</i>	Talhex	0,01729869	0,11	0,95924715	0,002
<i>Talisia_praealta</i>	Talpra	0,68700778	0,016	0,56741669	-0,02
<i>Talisia_simaboides</i>	Talsim	0,00345956	0,167	0,81495953	-0,008
<i>Tapura_capitulifera</i>	Tapcap	7,18E-05	0,367	0,03826675	0,107
<i>Theobroma_subincanum</i>	Thesub	0,00129979	-0,242	0,09717172	-0,086
<i>Thyrsodium_guianense</i>	Thygui	6,90E-06	0,325	0,35333464	0,039
<i>Tovomita_sp.2_DS</i>	Tovsp2	0,00042626	0,307	0,32017011	0,05
<i>Tovomita_sp.P4</i>	TovspP	0,00457289	-0,147	0,9386134	-0,003
<i>Trymatococcus_oligandrus</i>	Tryoli	4,16E-05	0,262	0,07775375	0,087
<i>Unonopsis_rufescens</i>	Unoruf	0,00018807	0,261	0,71190163	-0,018
<i>Virola_michellii</i>	Virmic	0,00052932	0,201	1	0
<i>Vouacapoua_americana</i>	Vouame	0,00098553	0,288	0,18591931	0,076

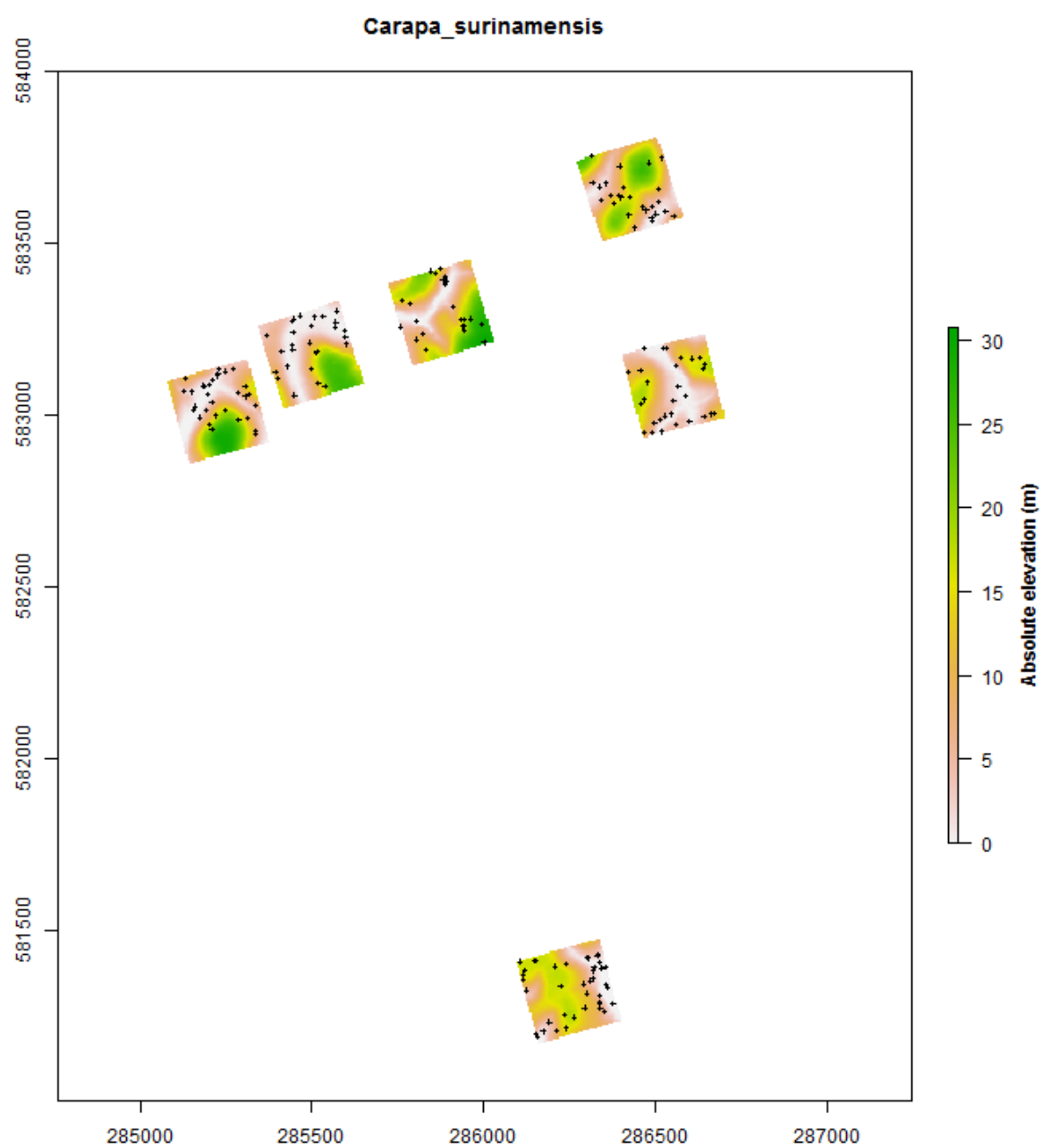
Annexes 1-5. Distribution of the species significantly associated with relative elevation from the nearest stream

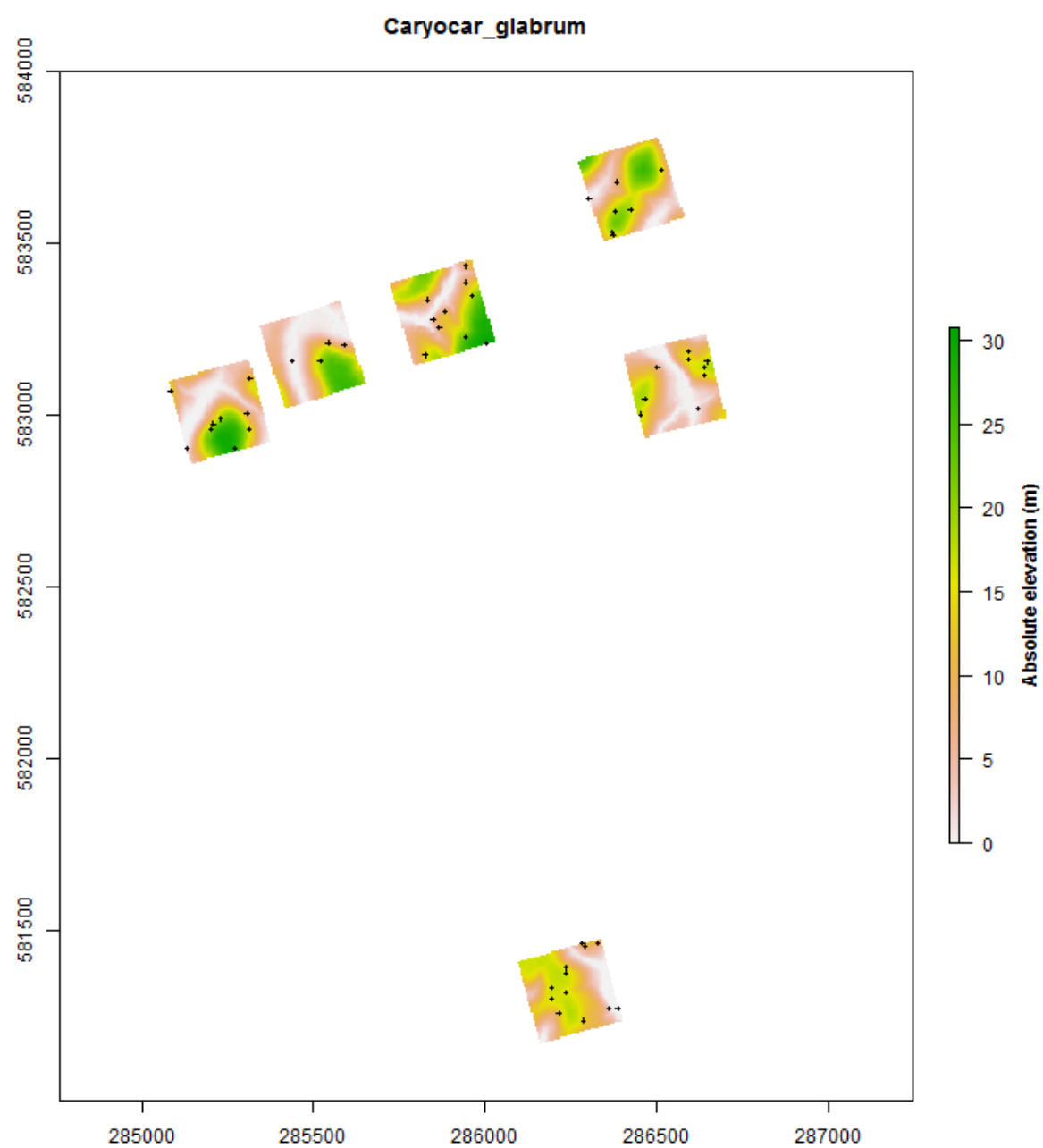


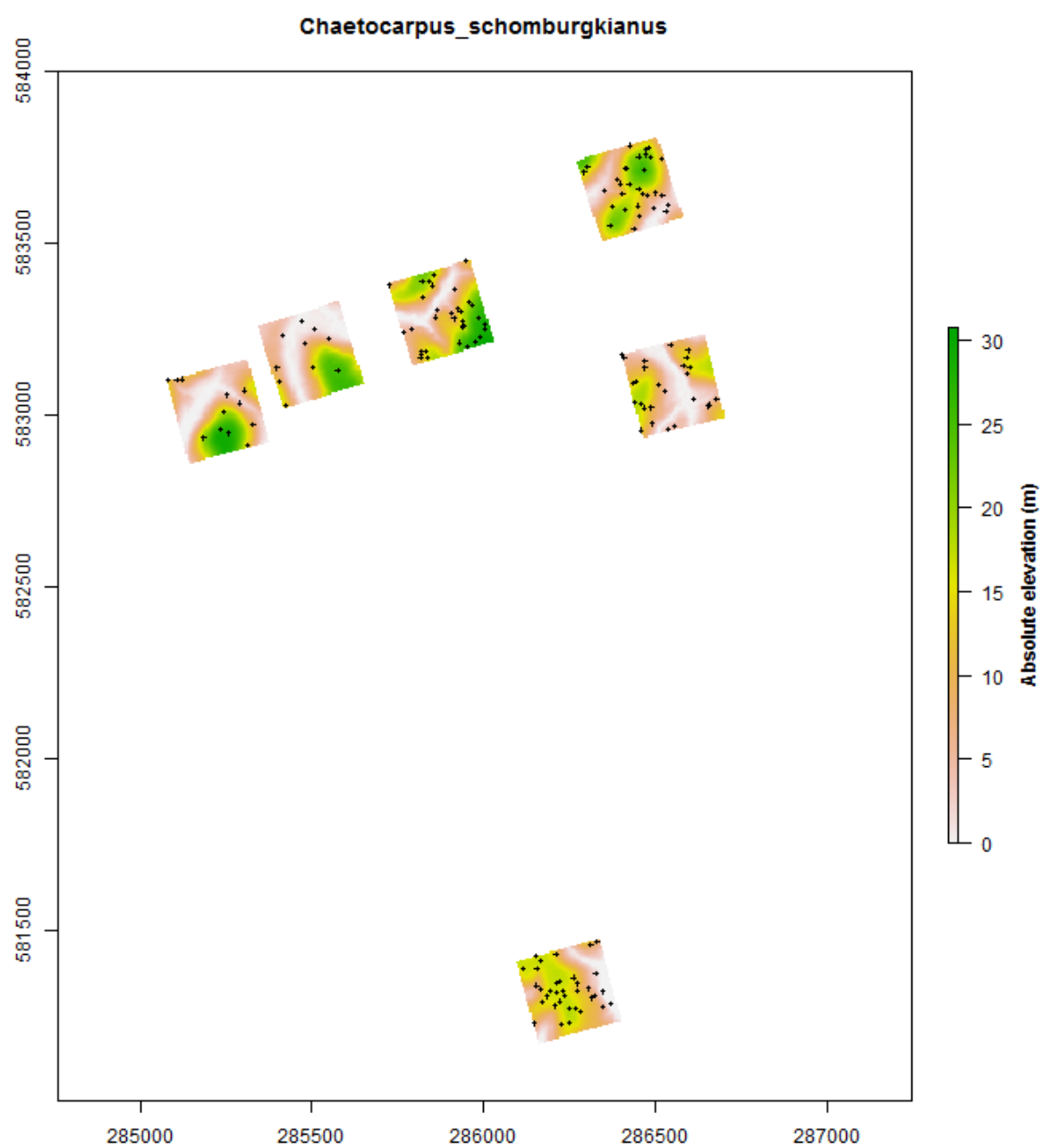


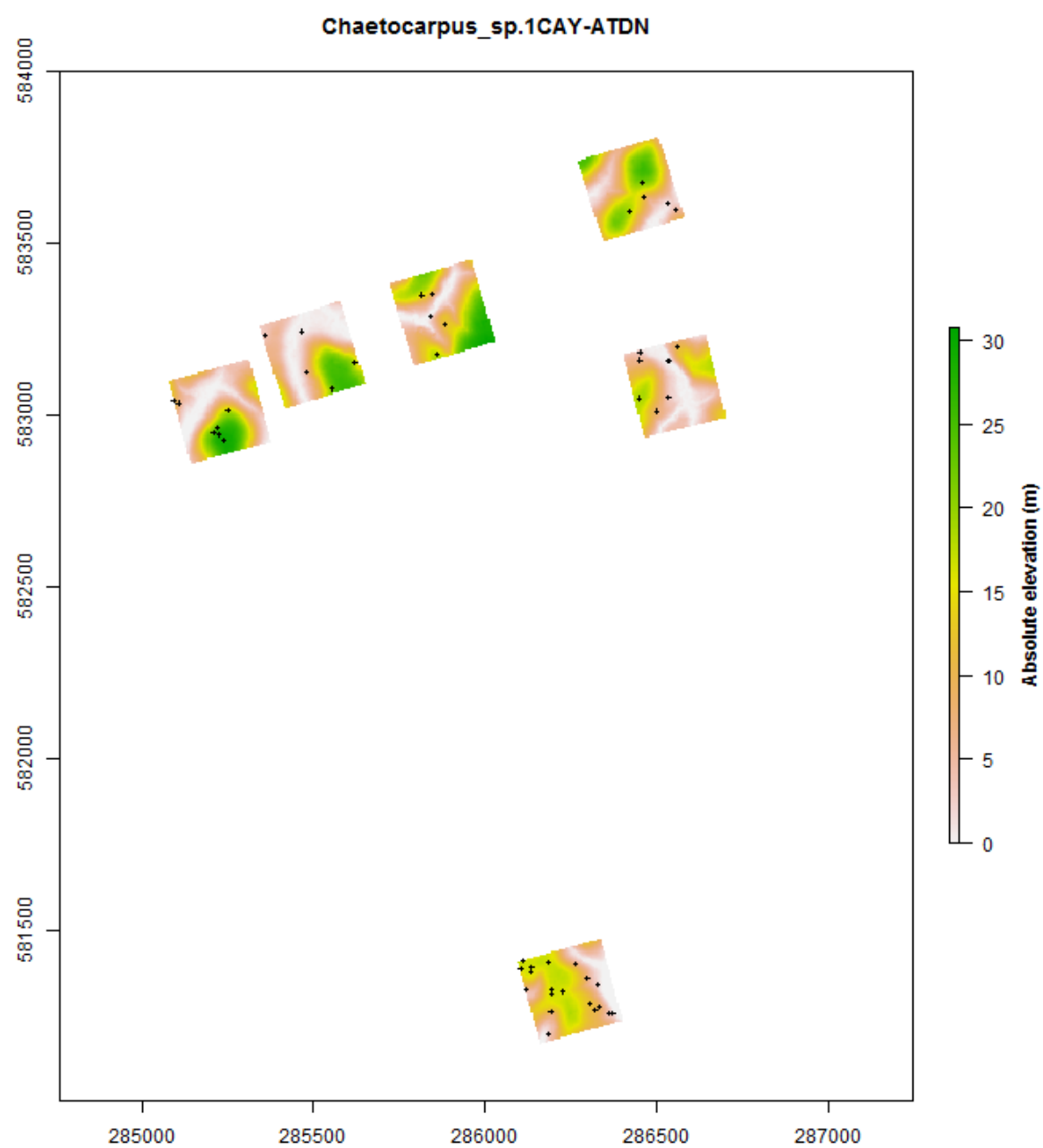


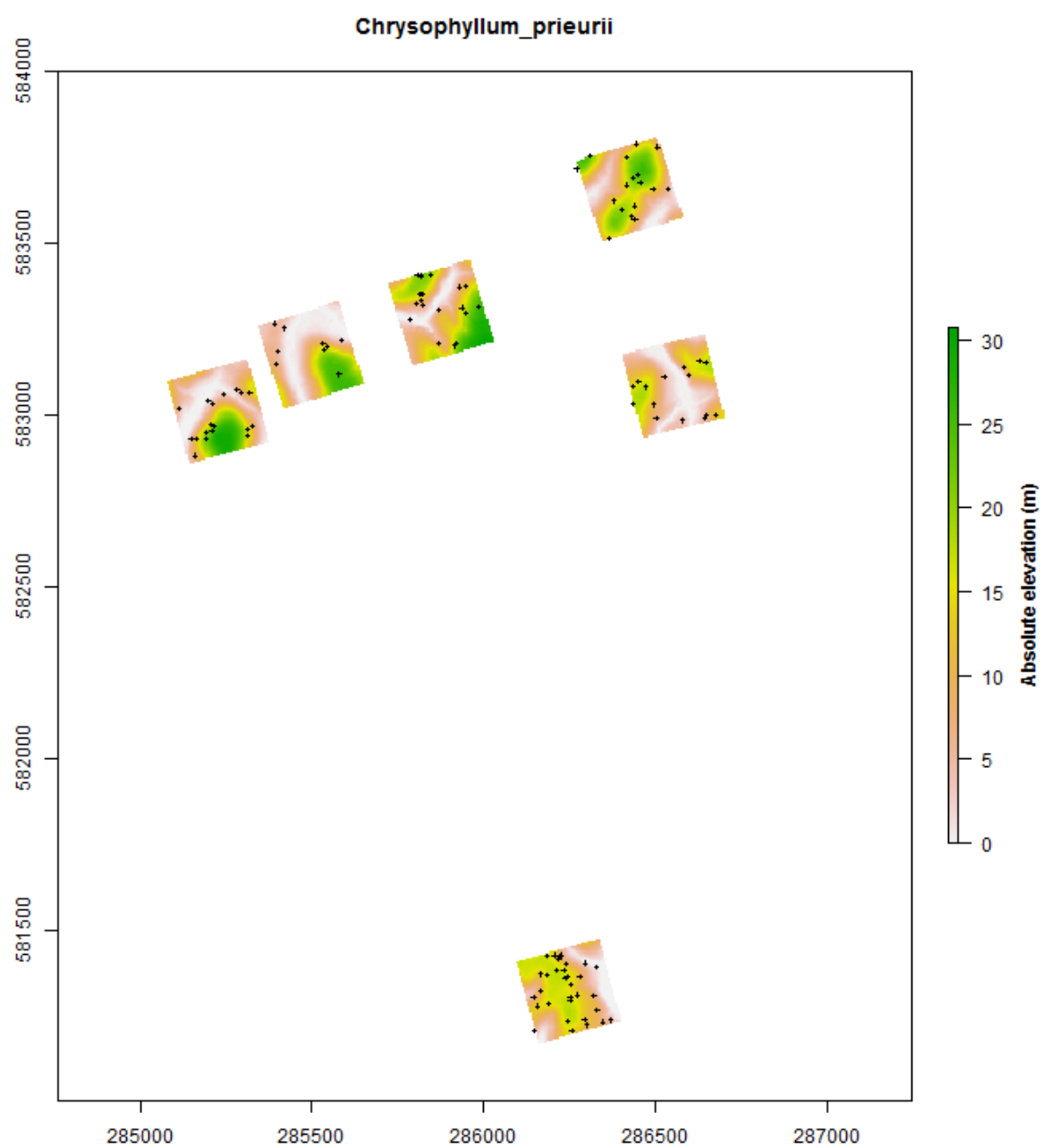


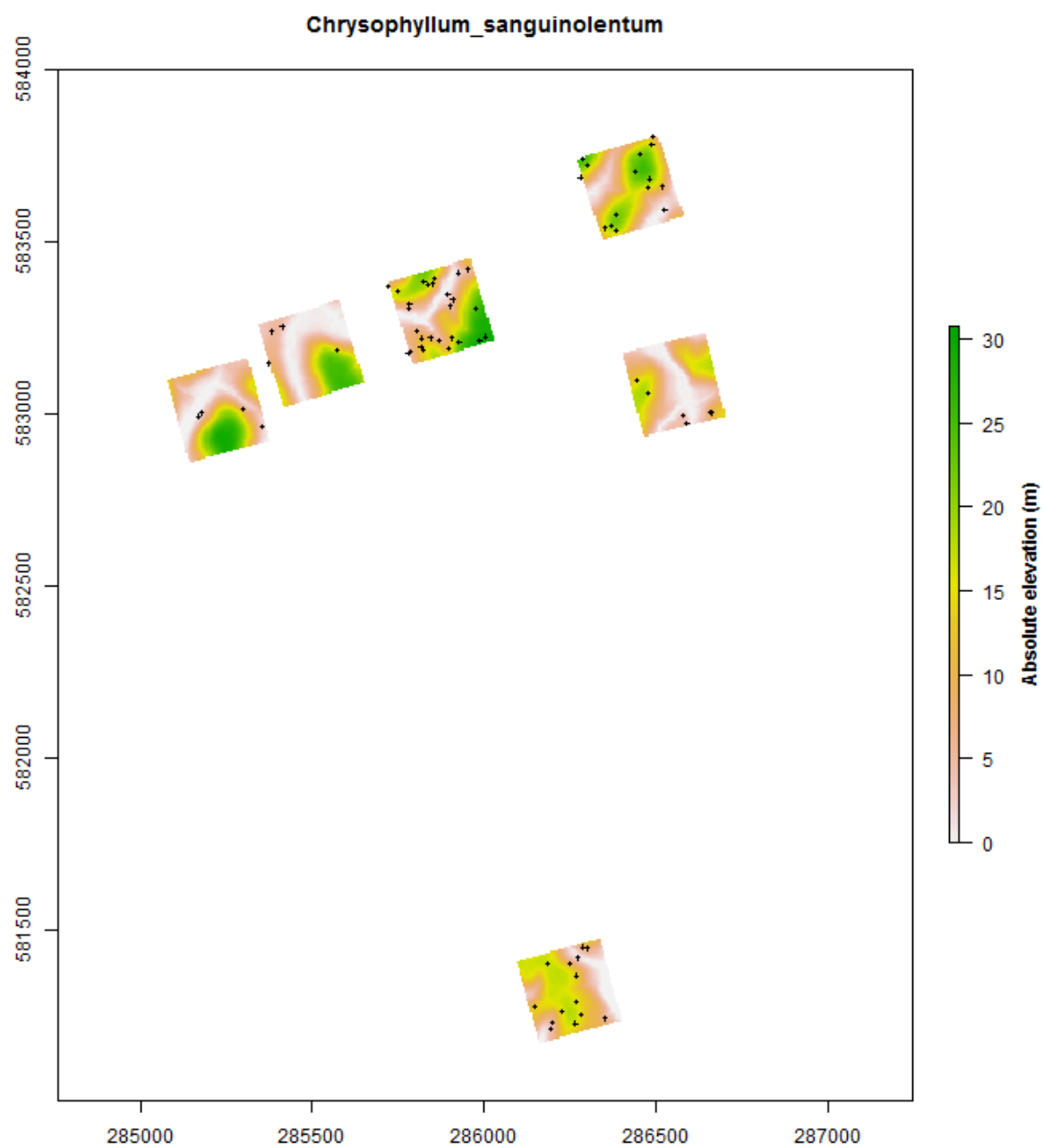


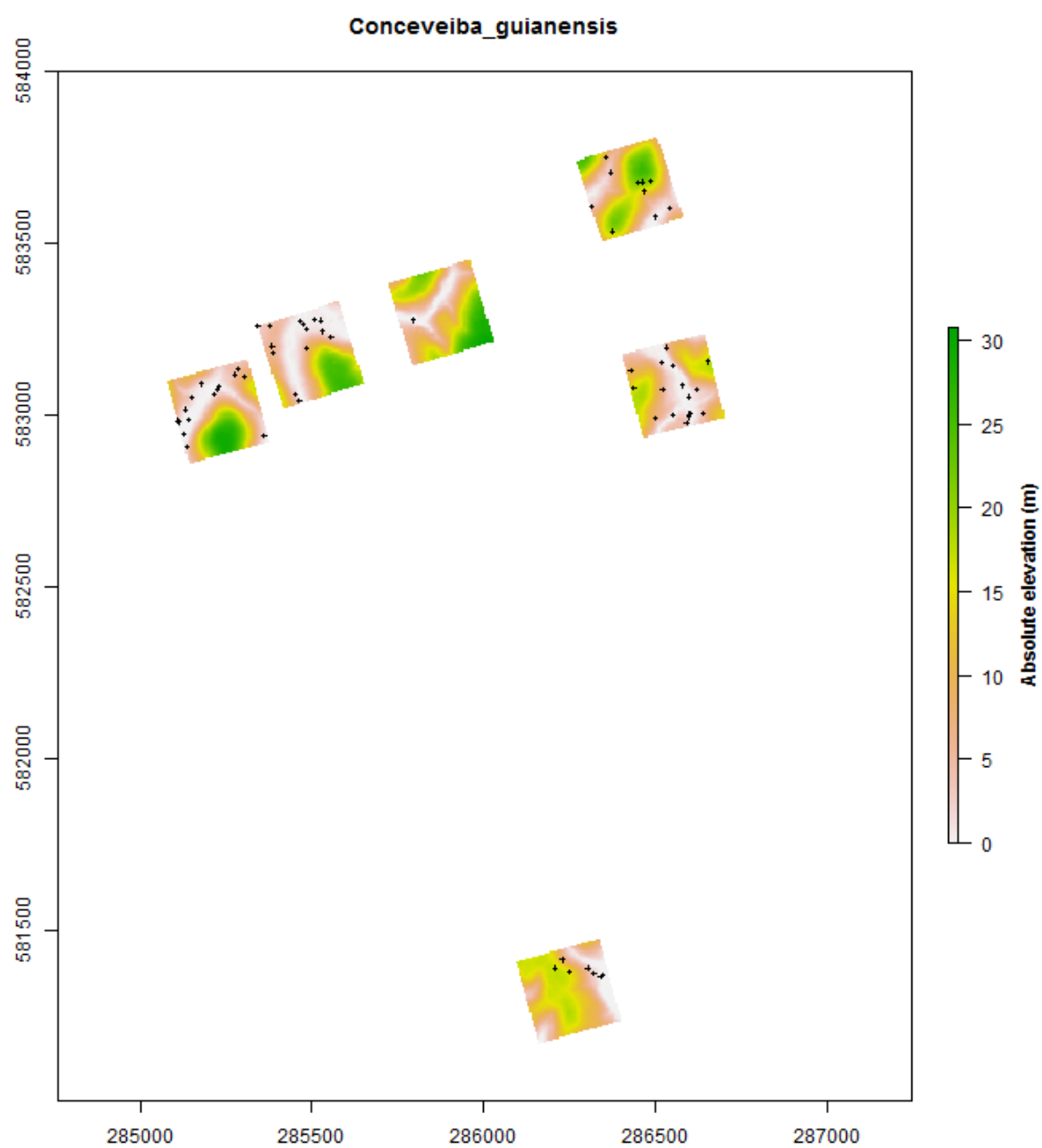


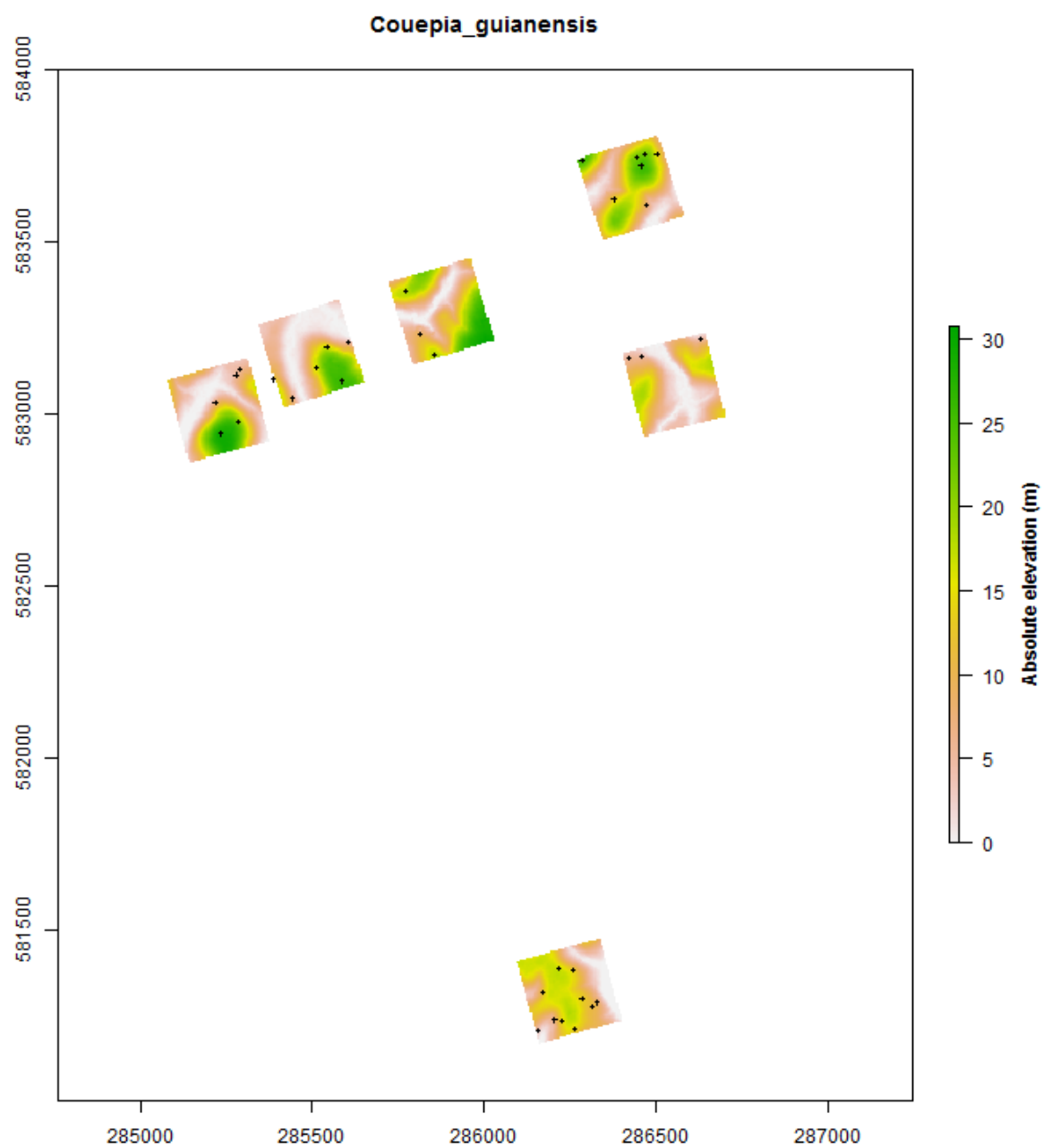


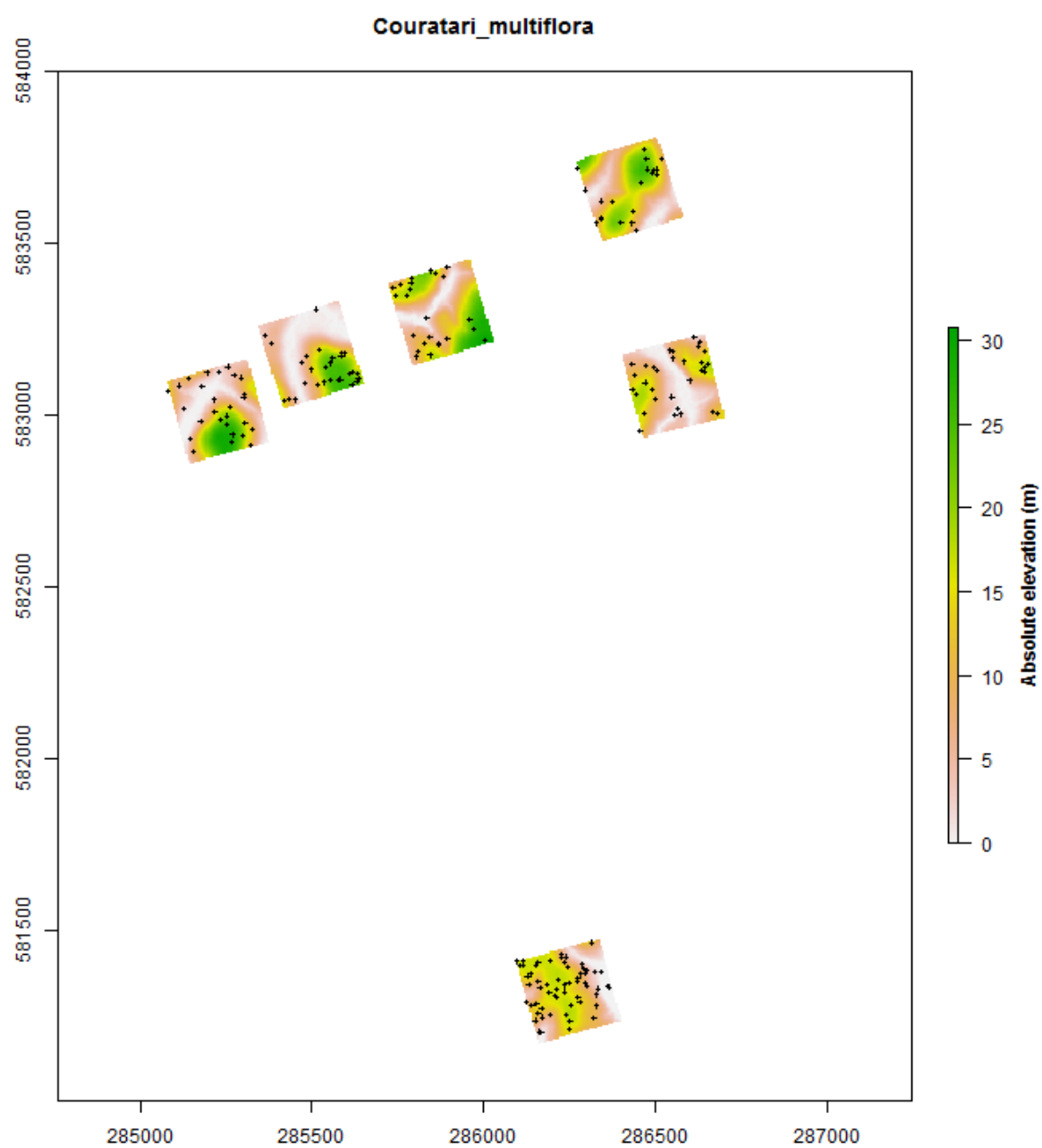


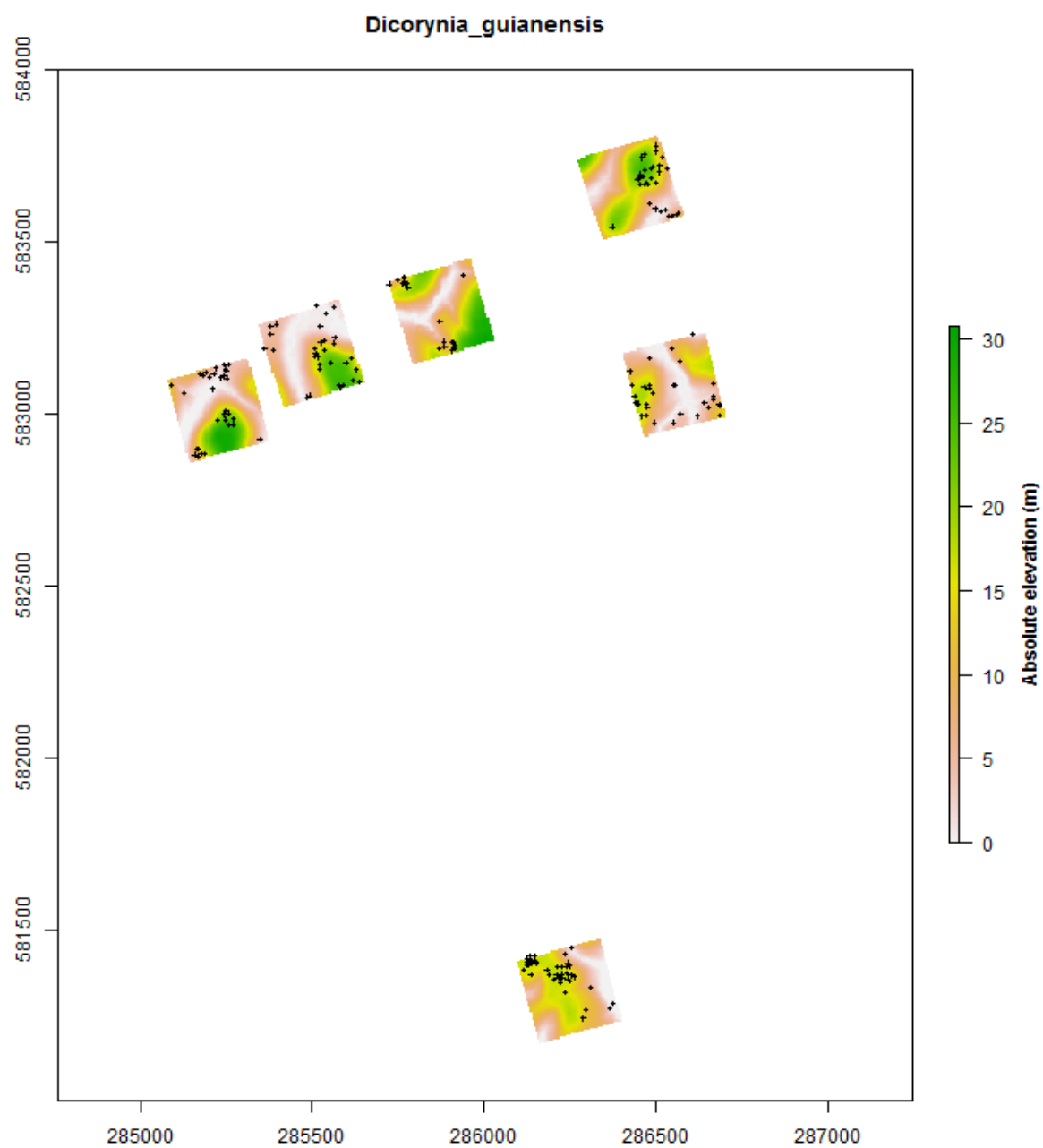


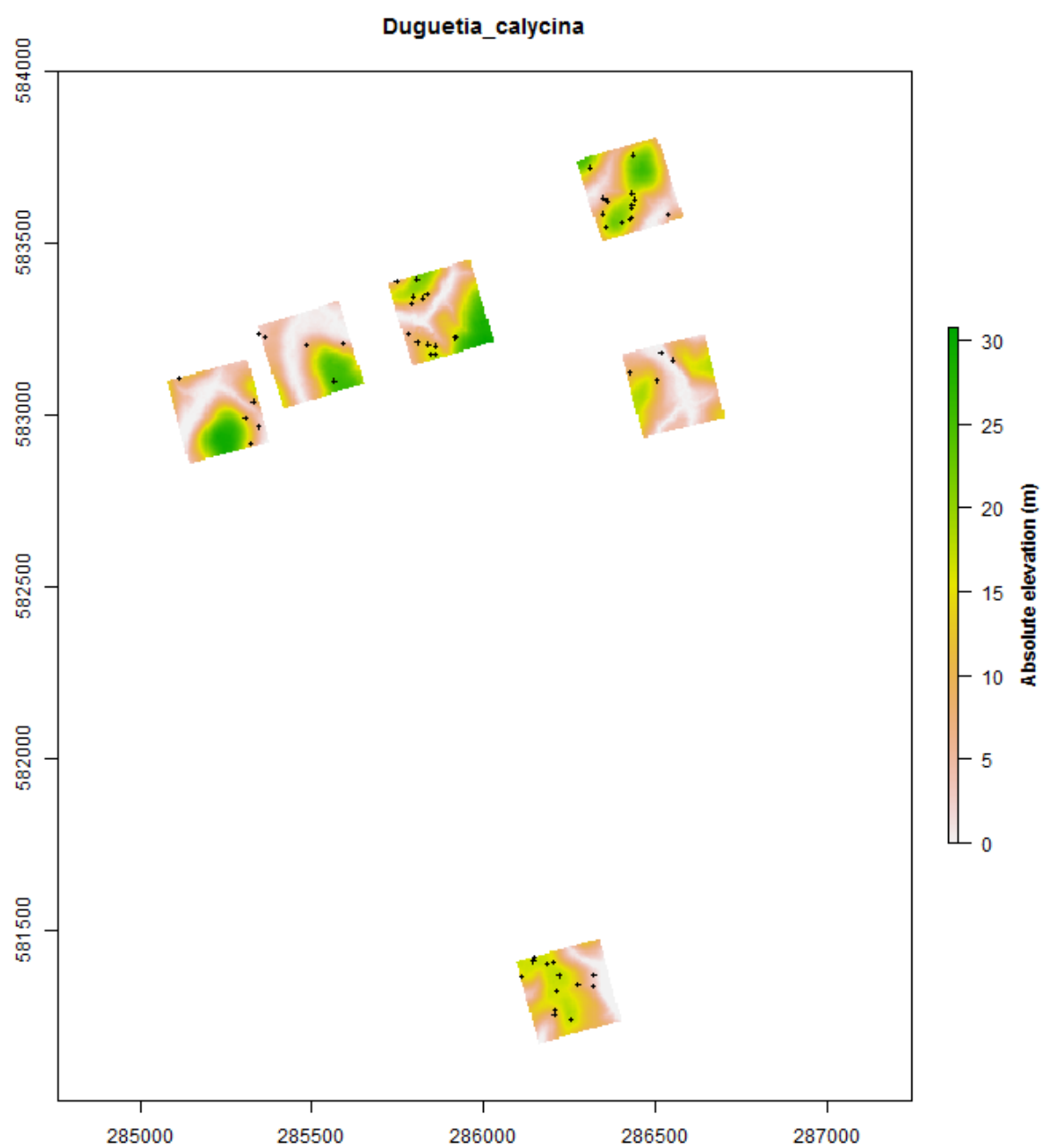


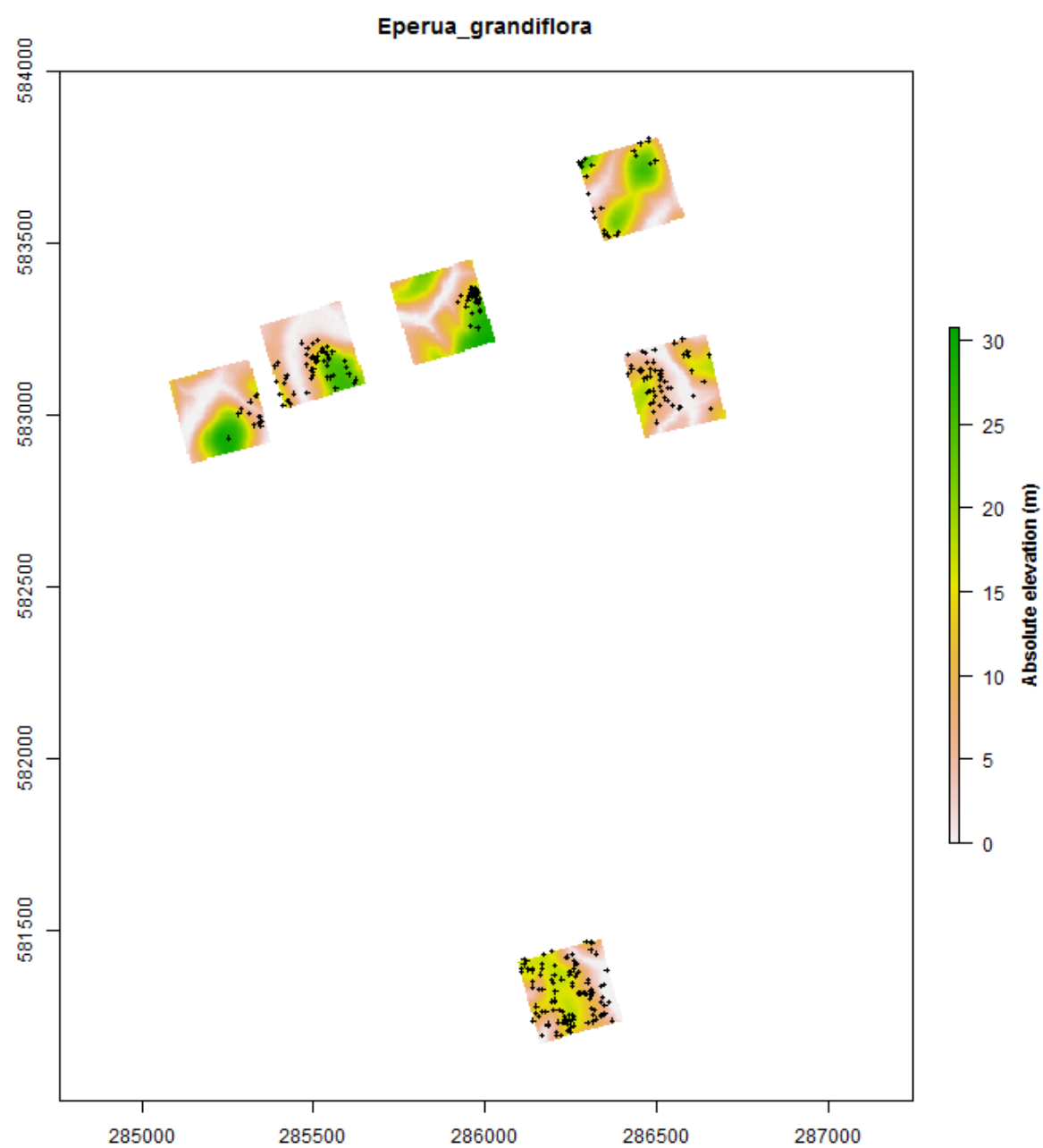


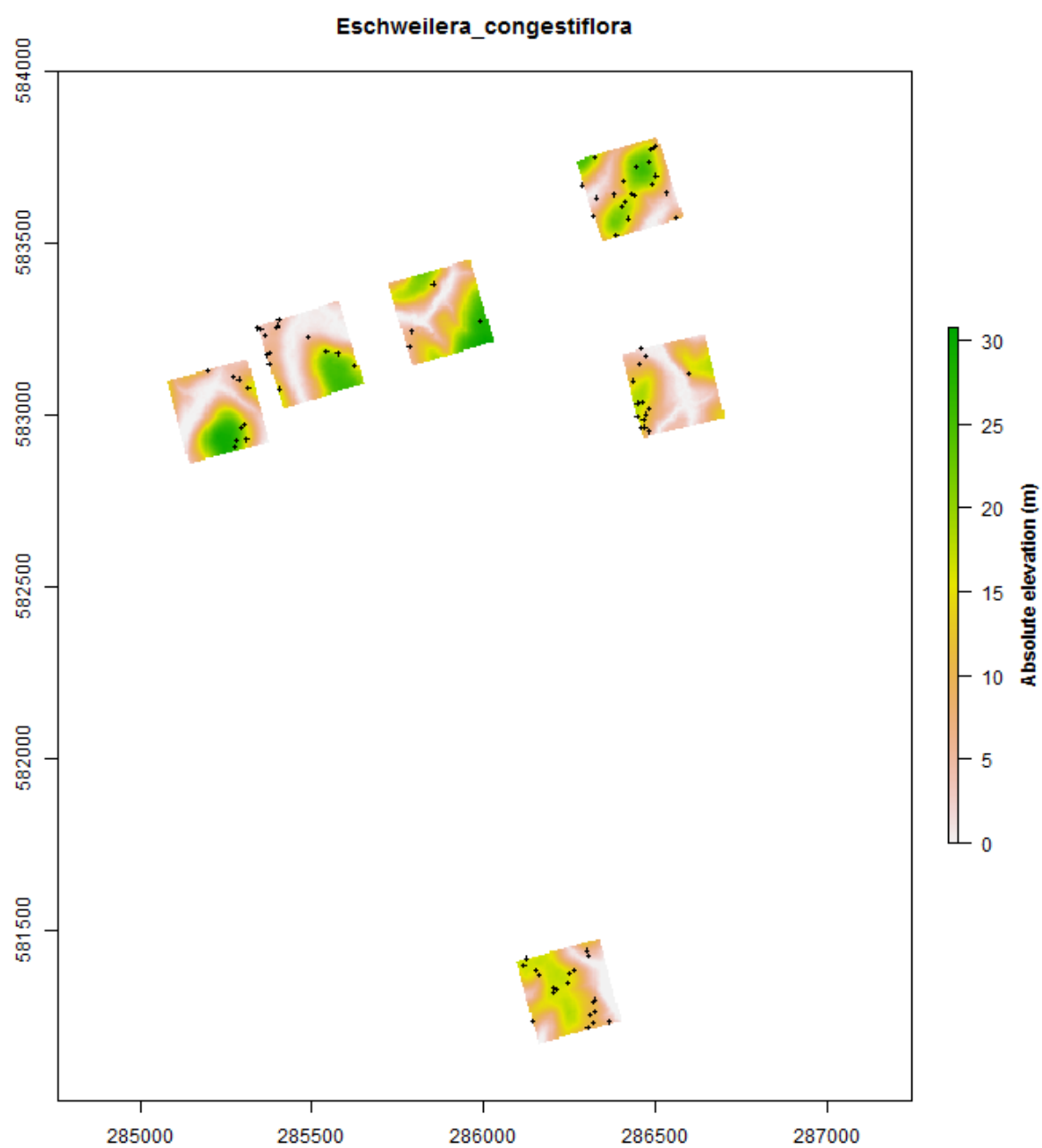


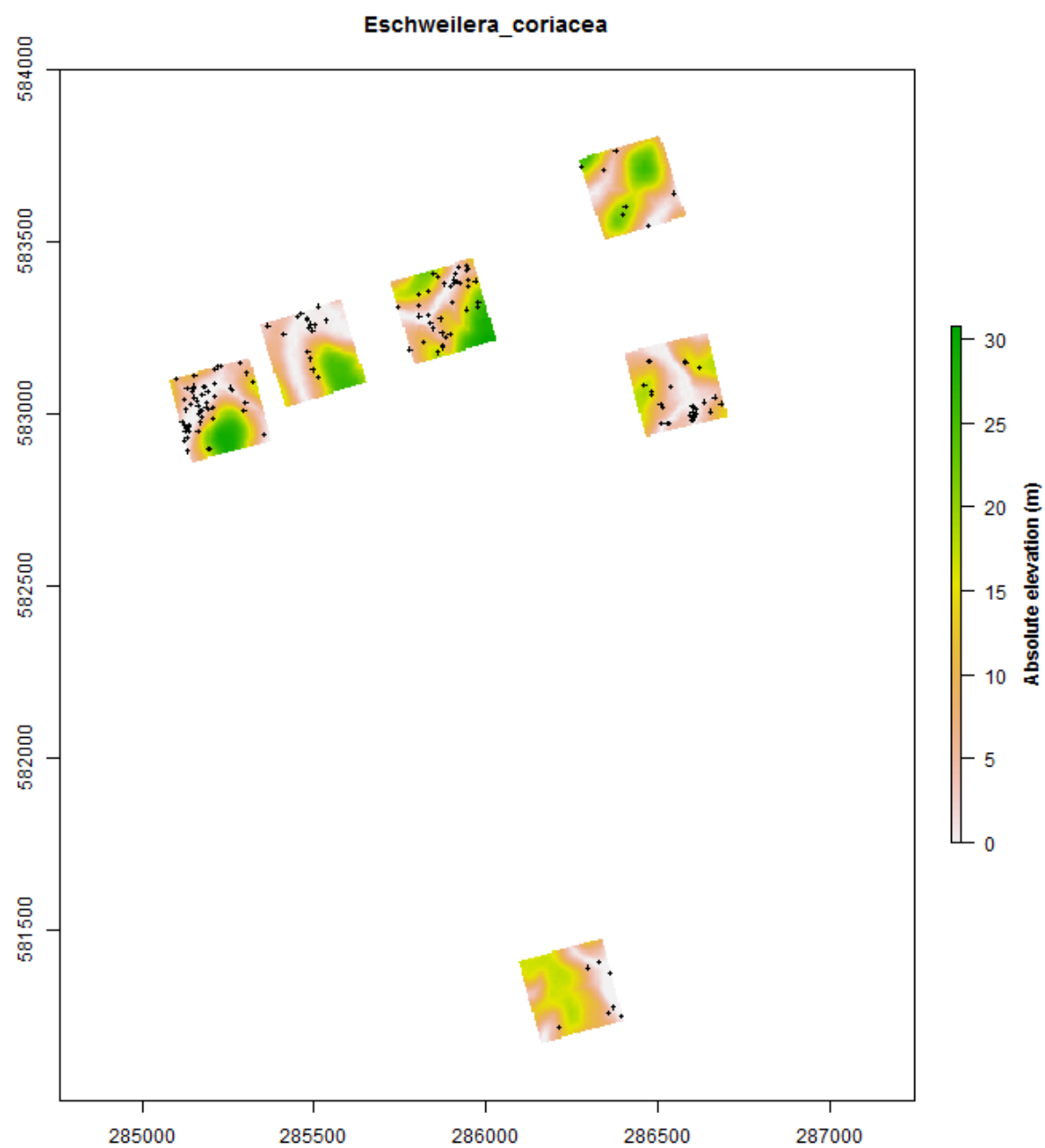


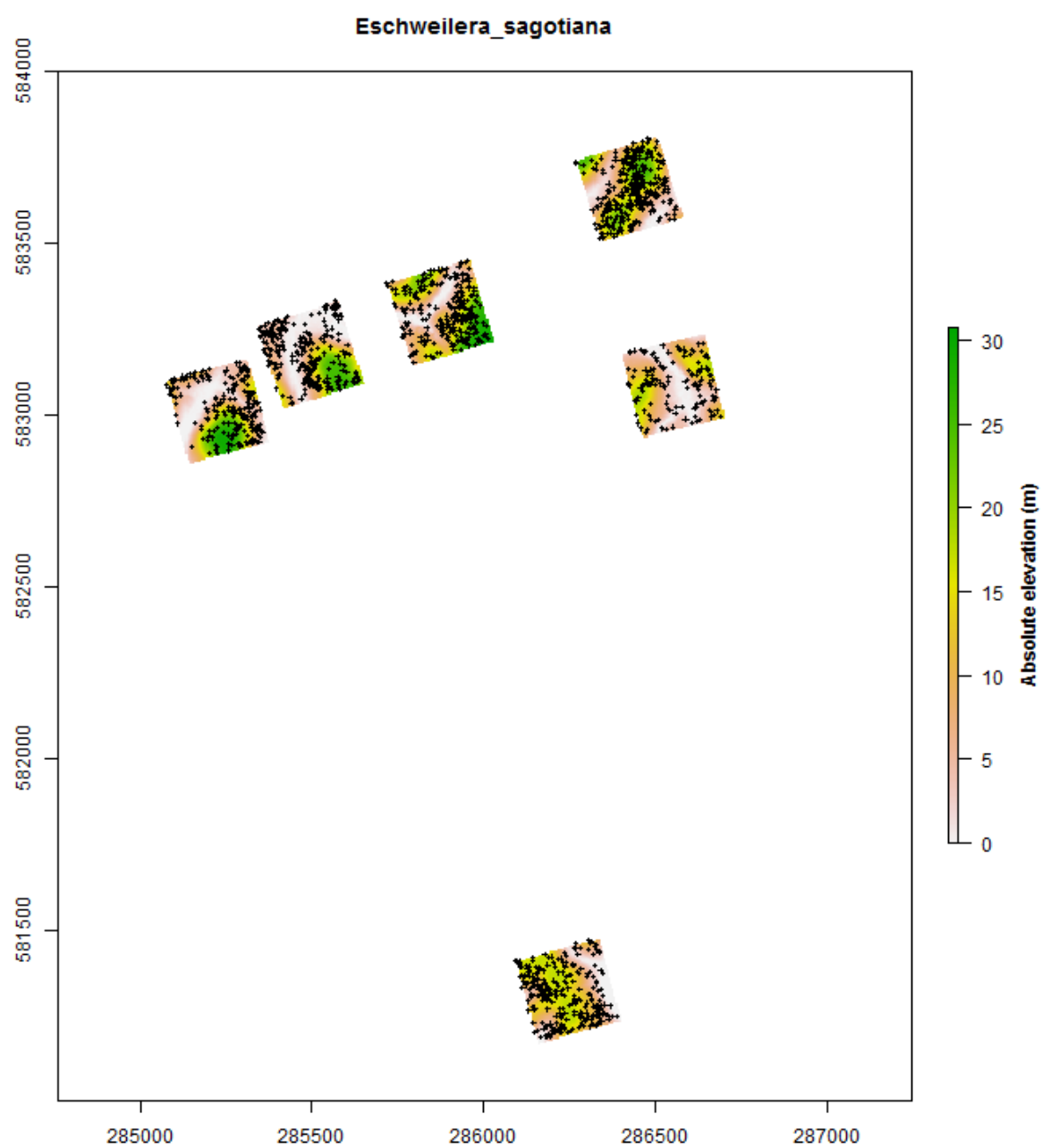


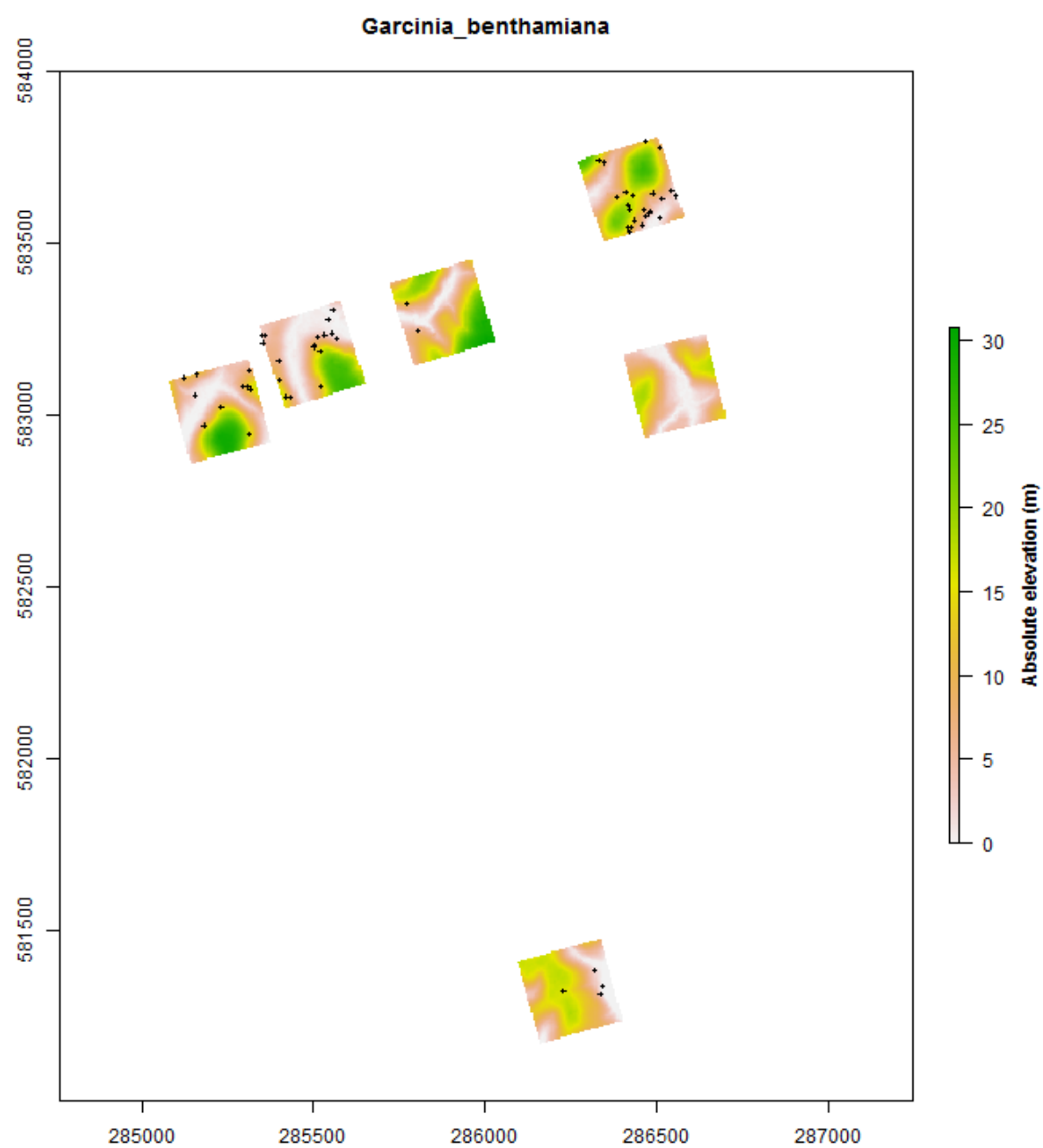


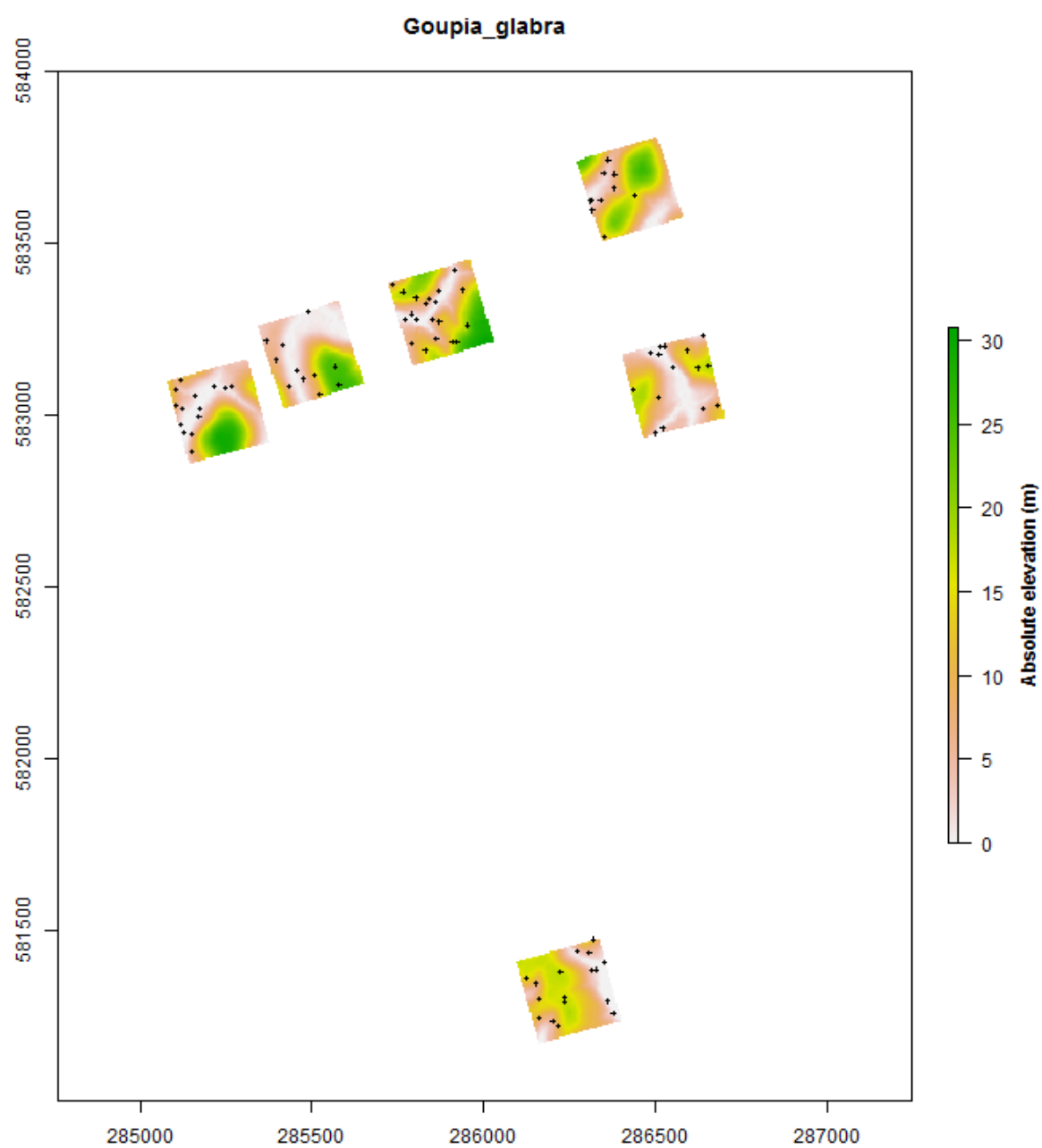


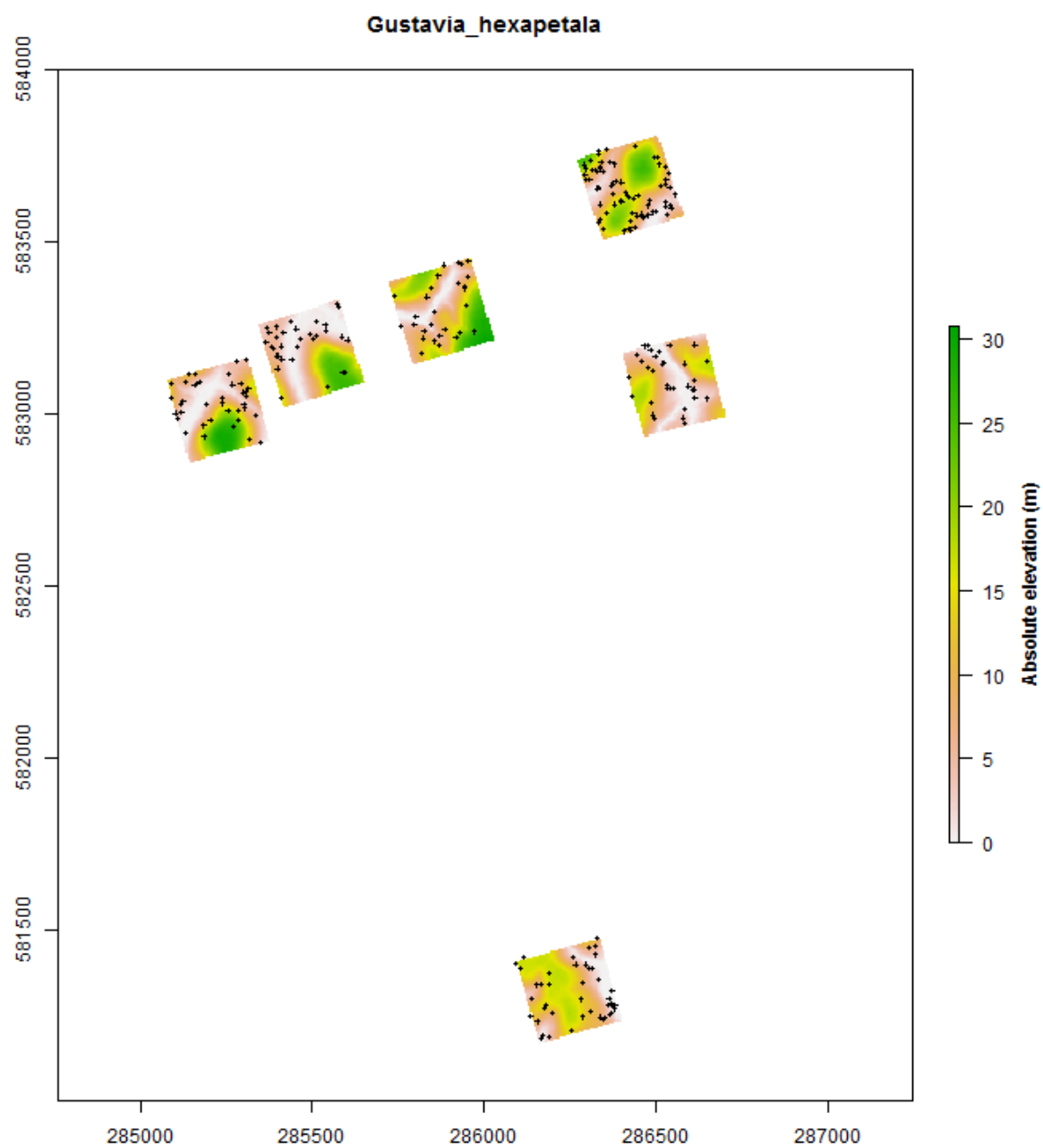


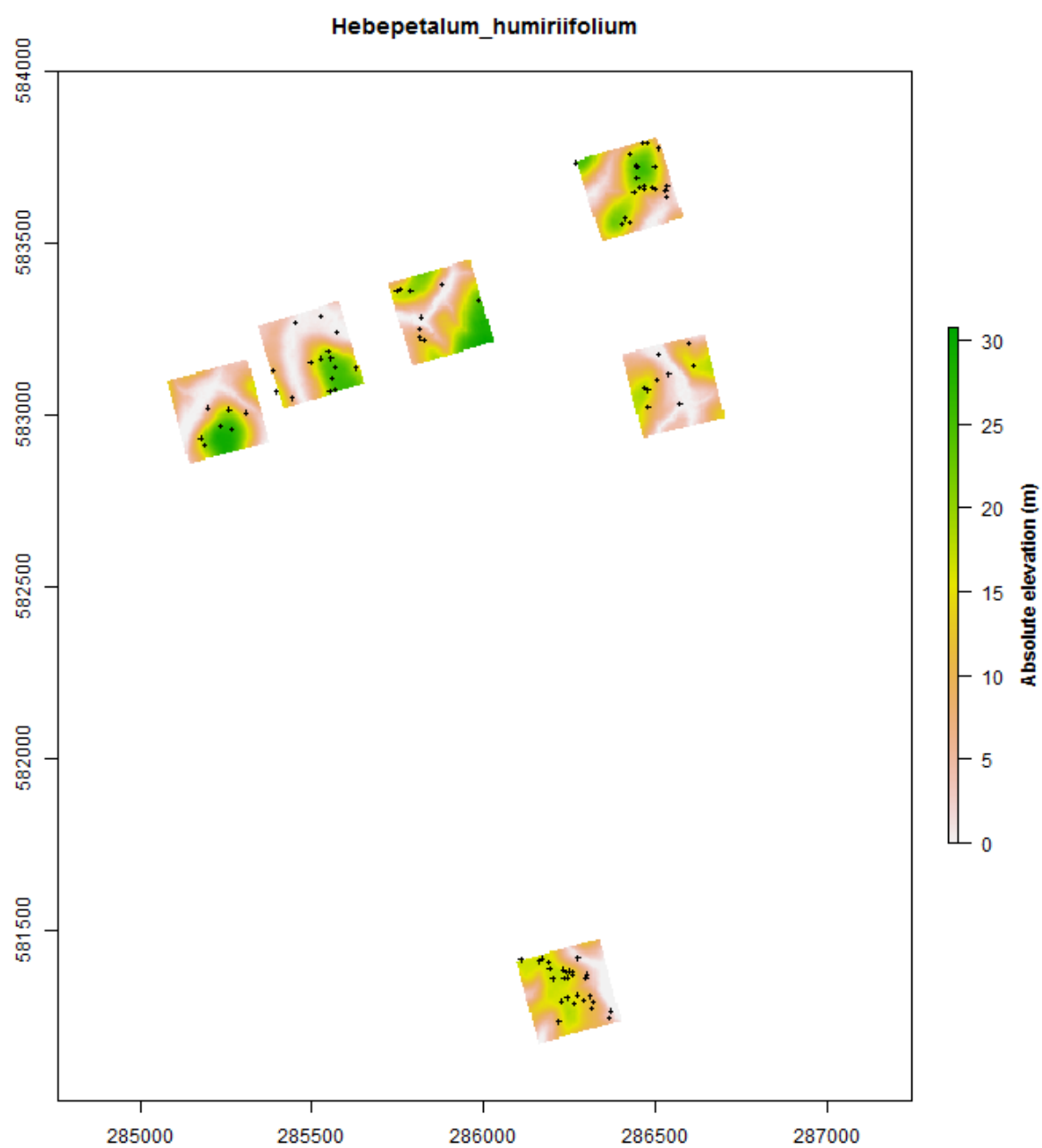


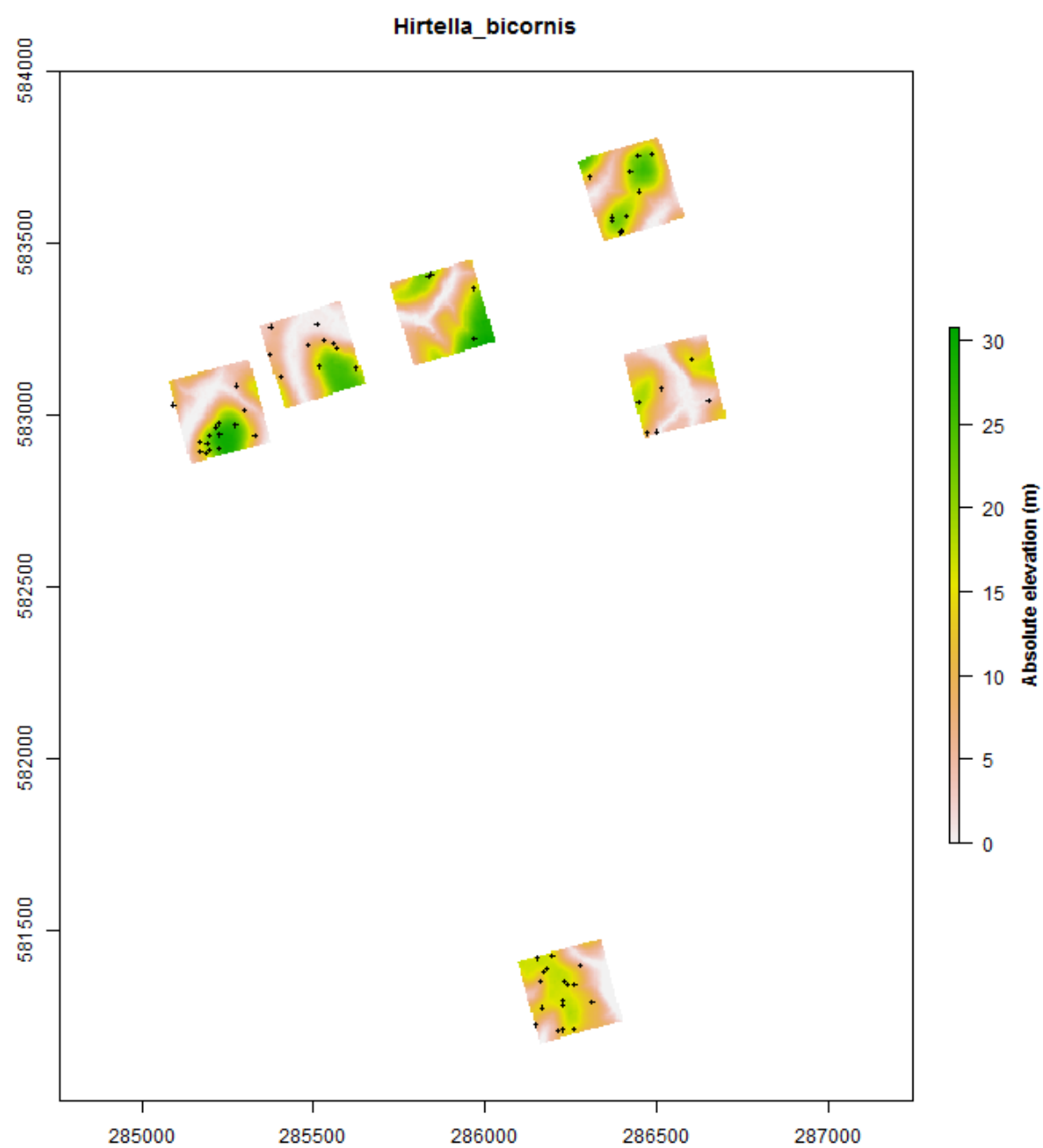


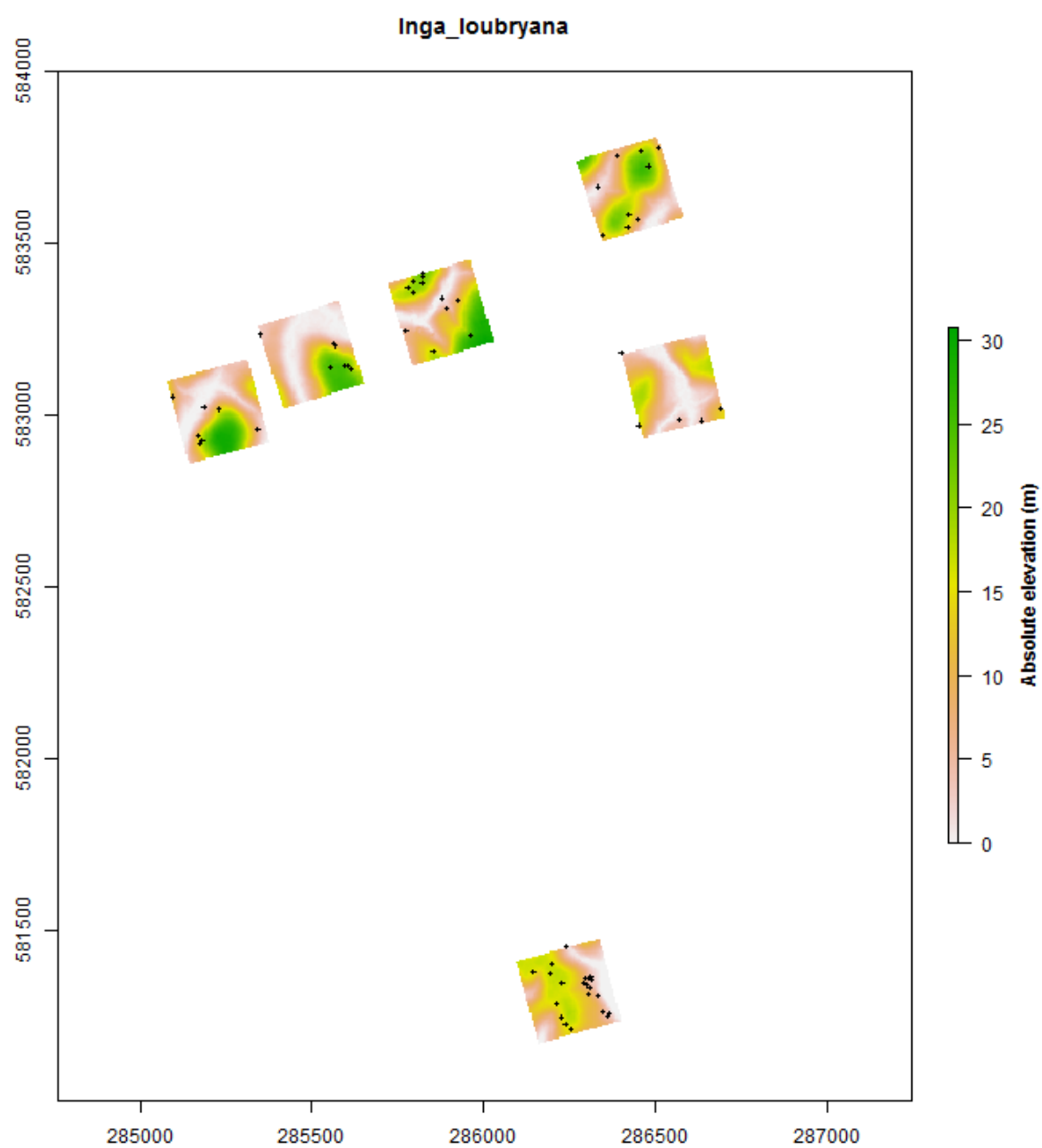


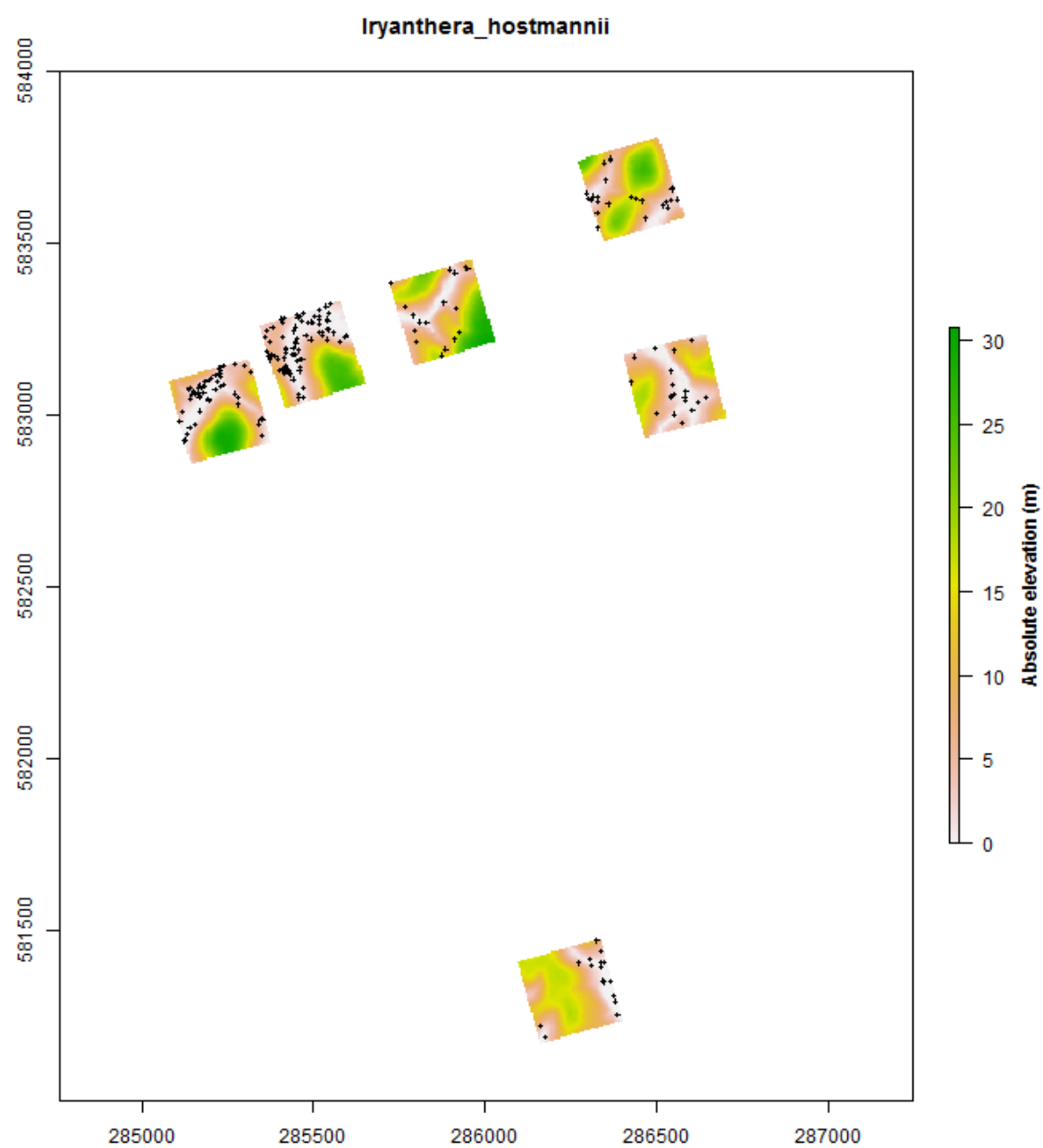


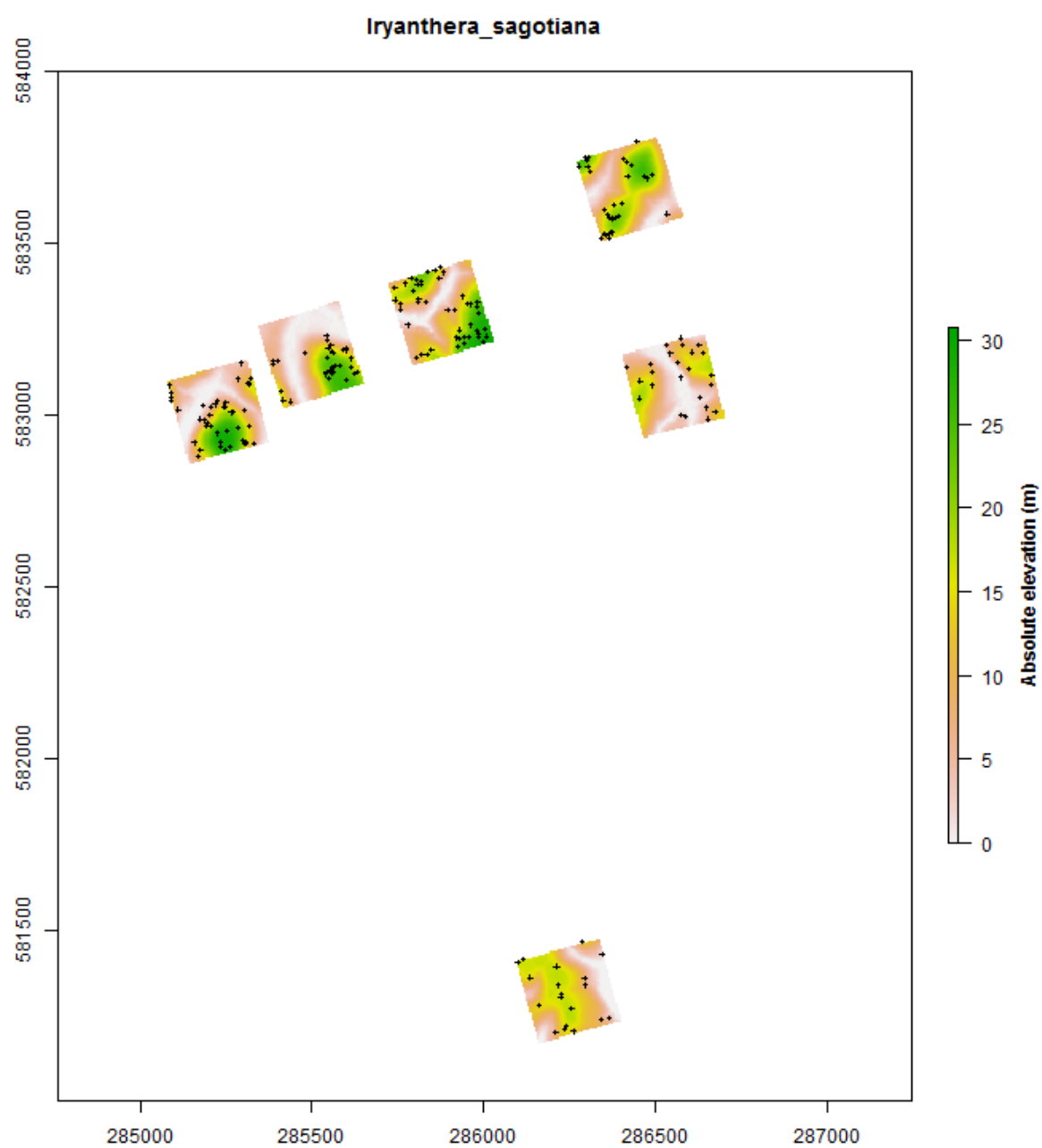


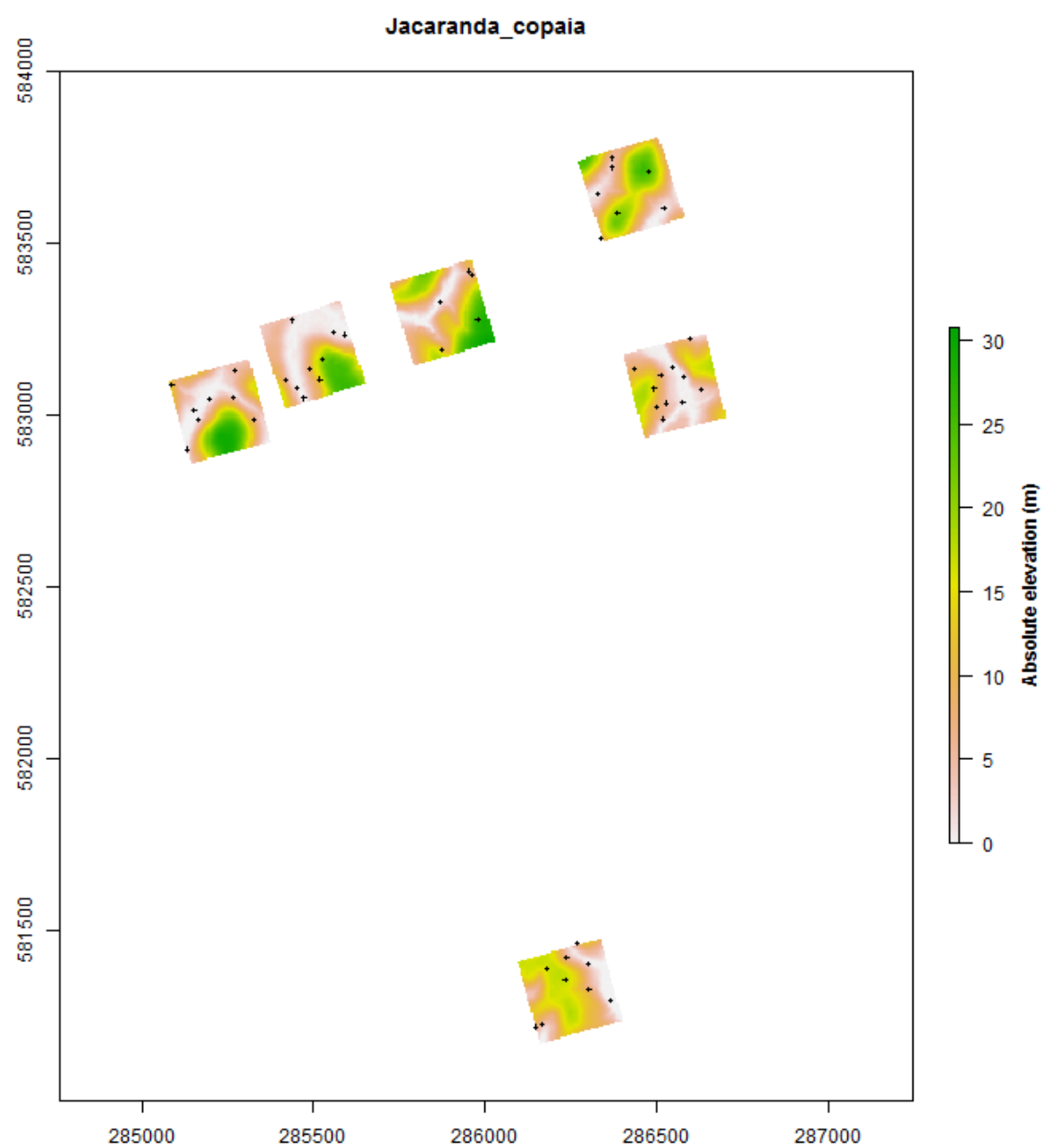


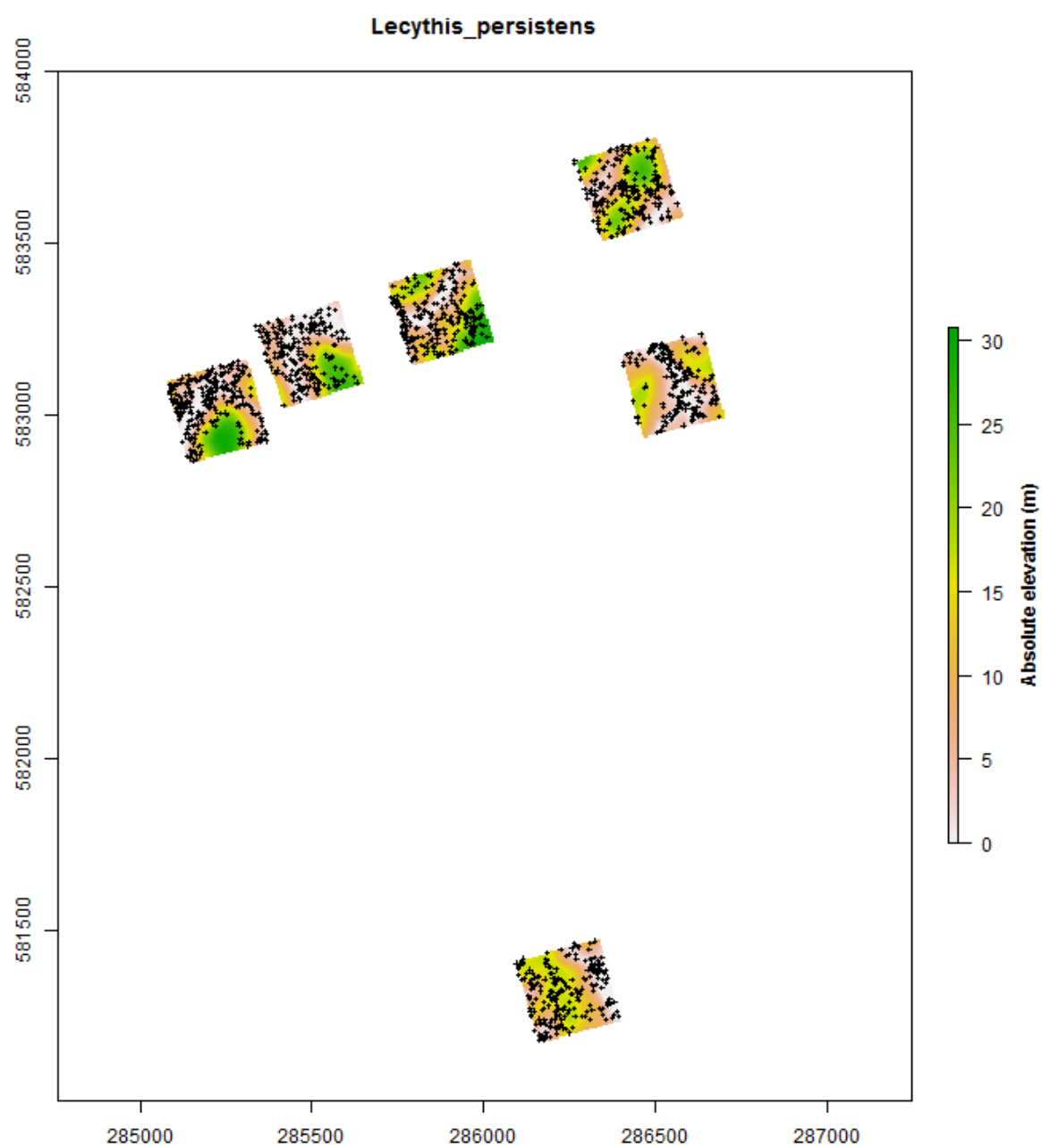


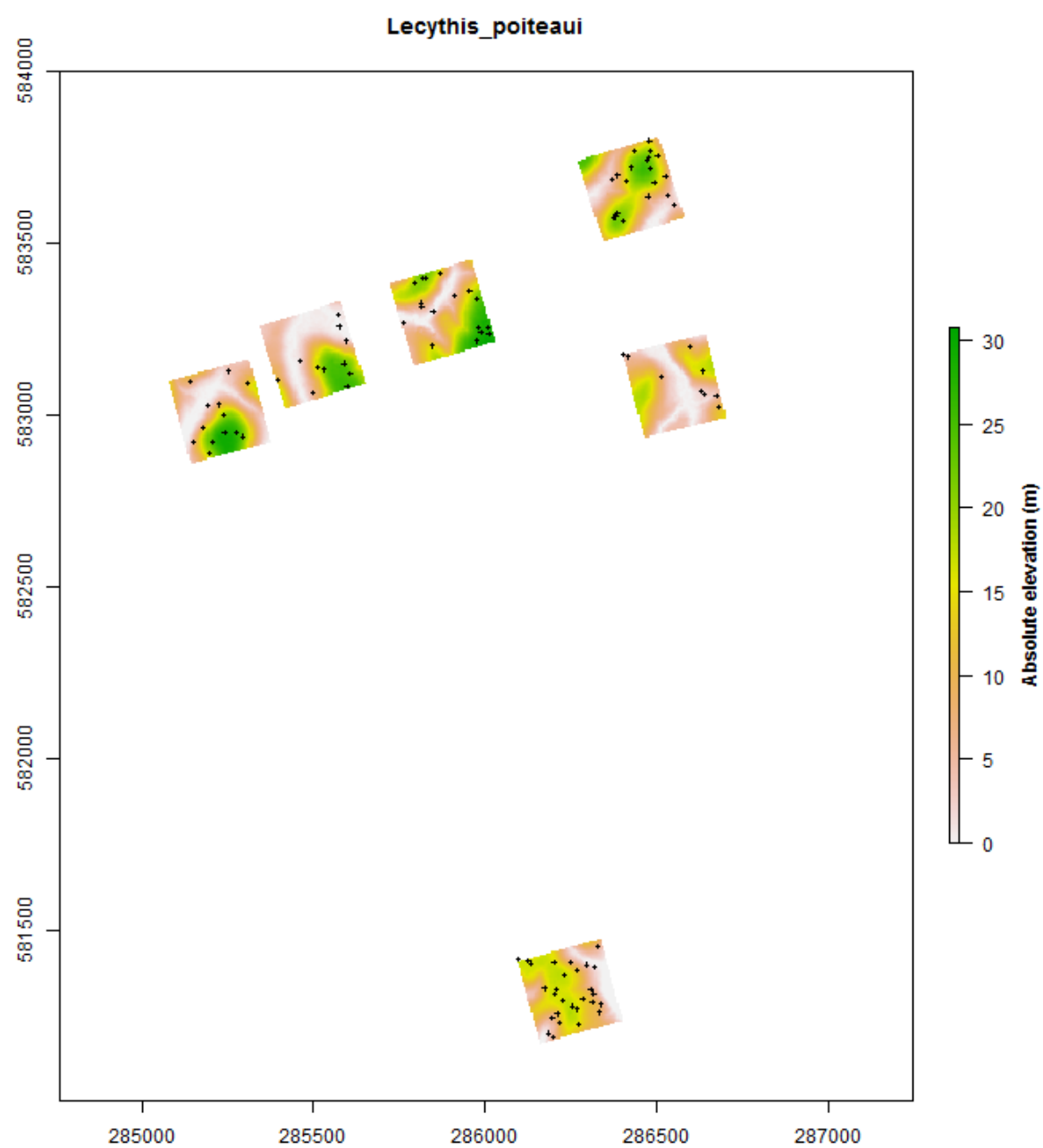


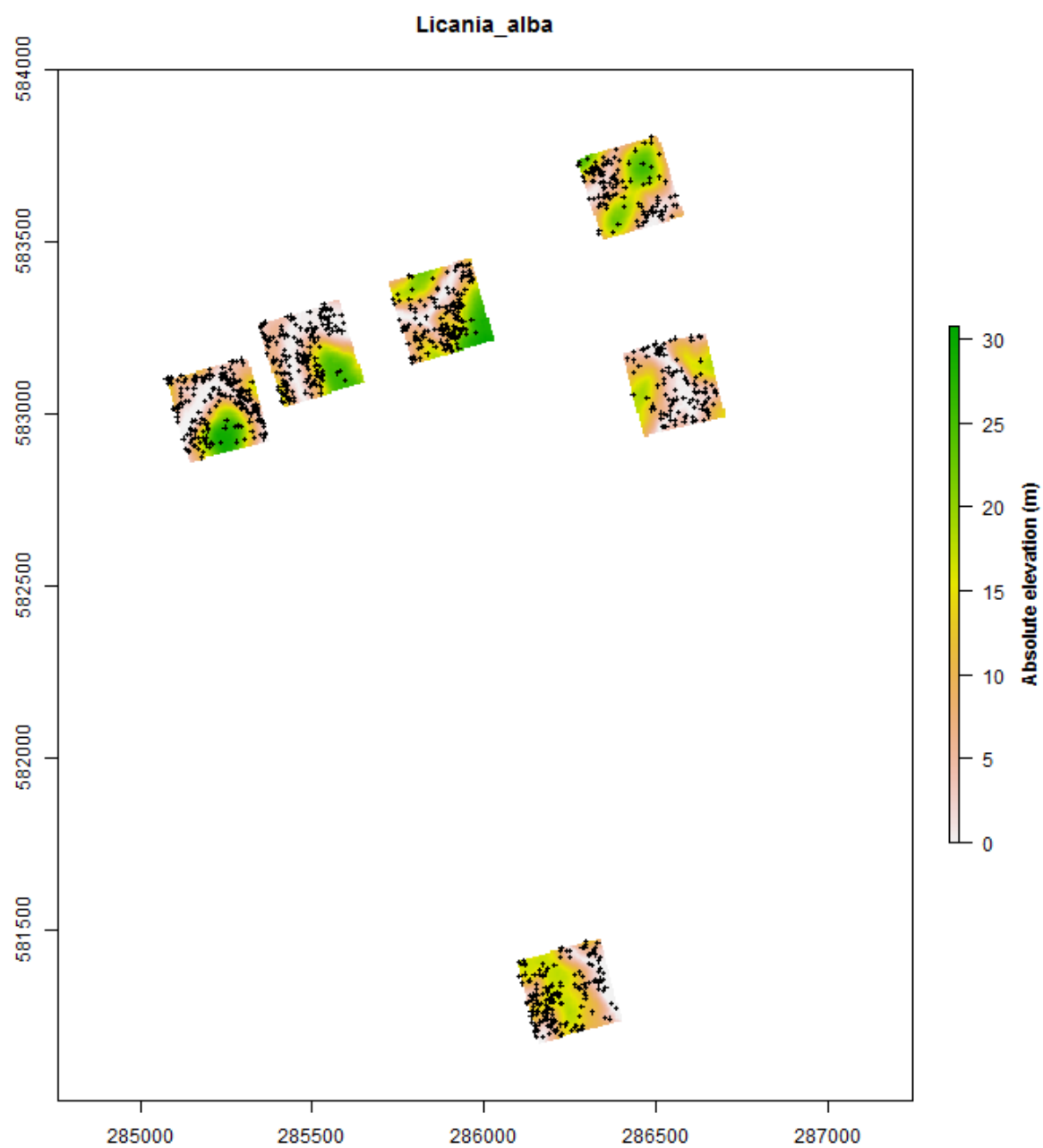


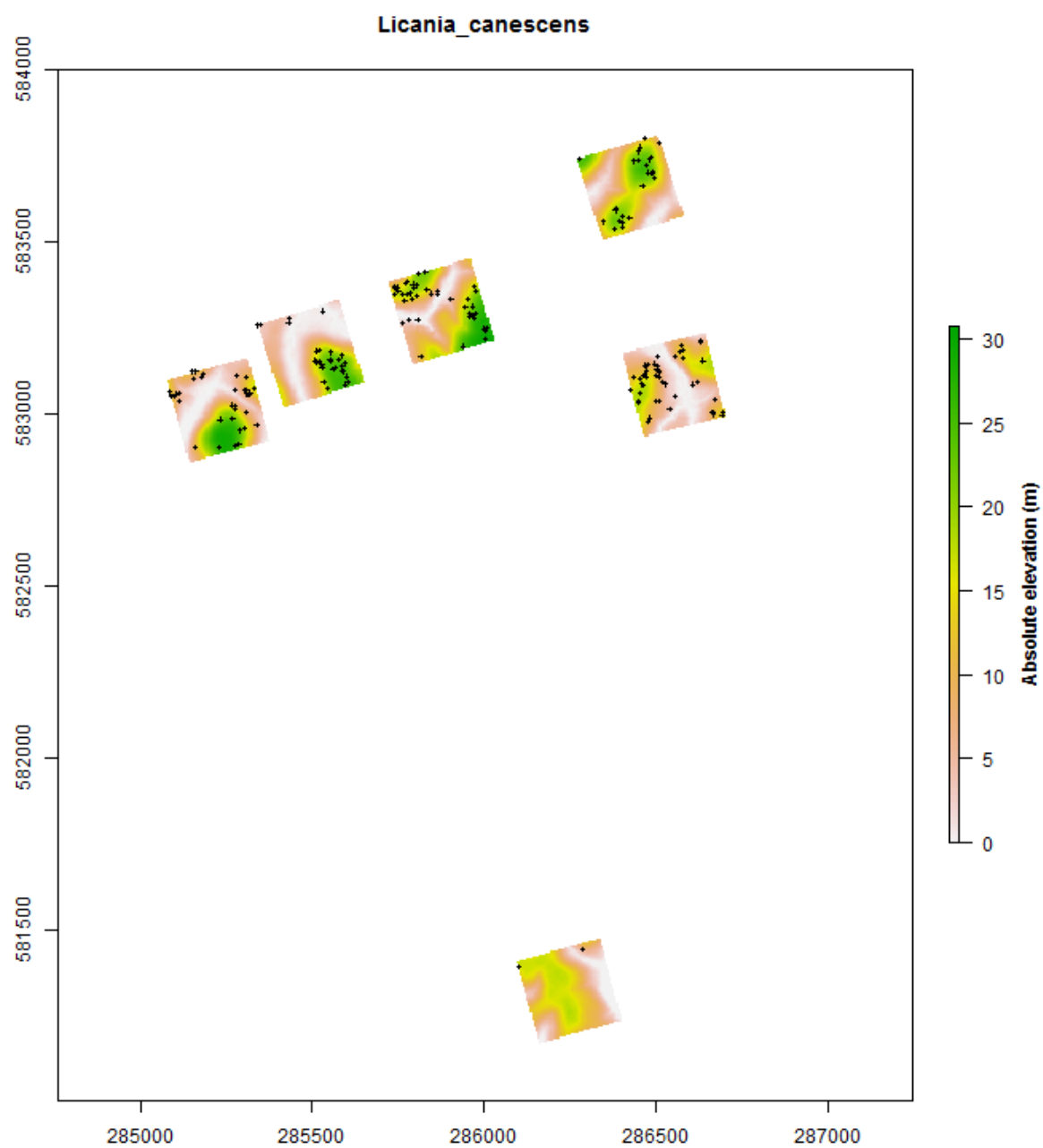


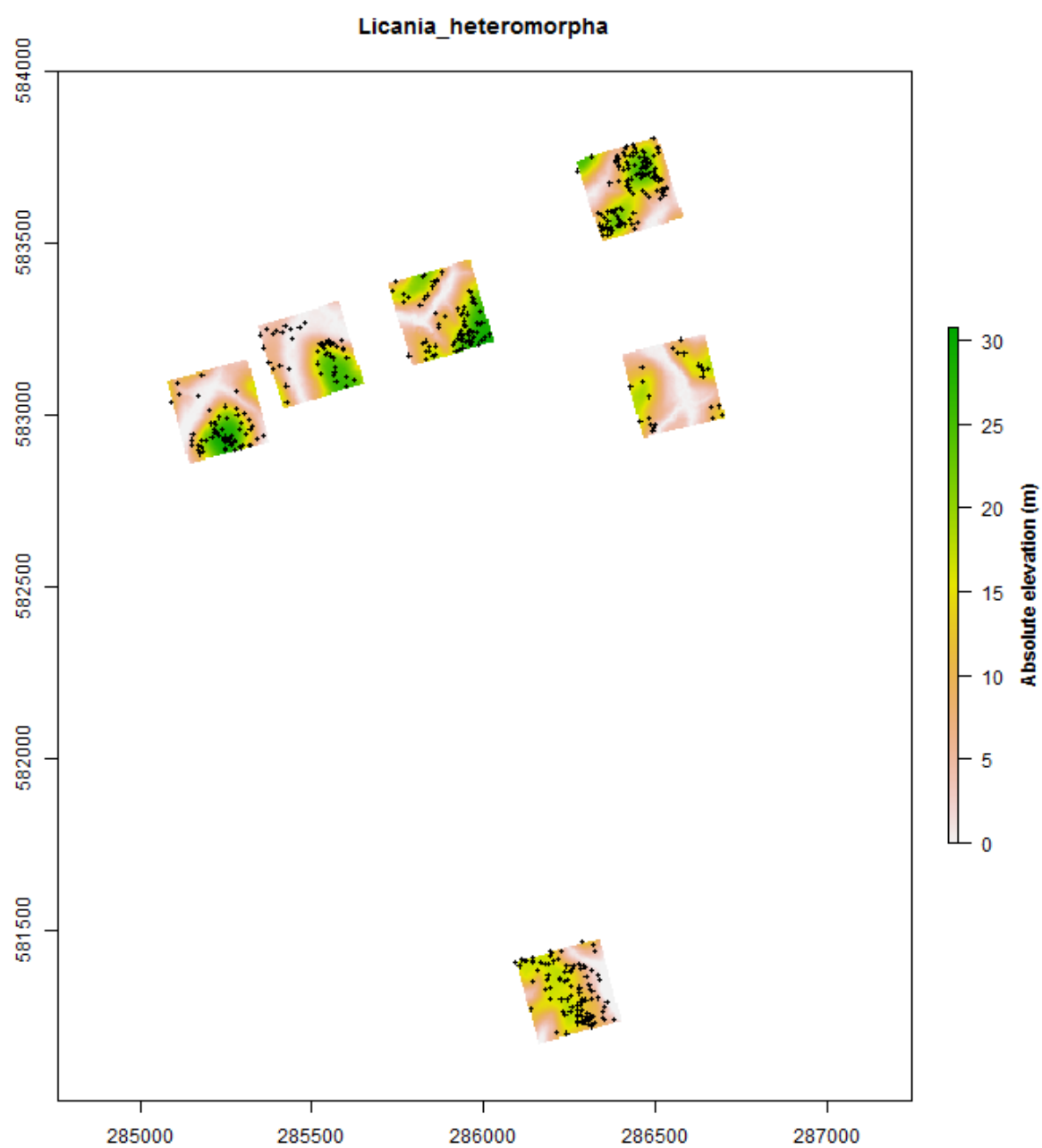


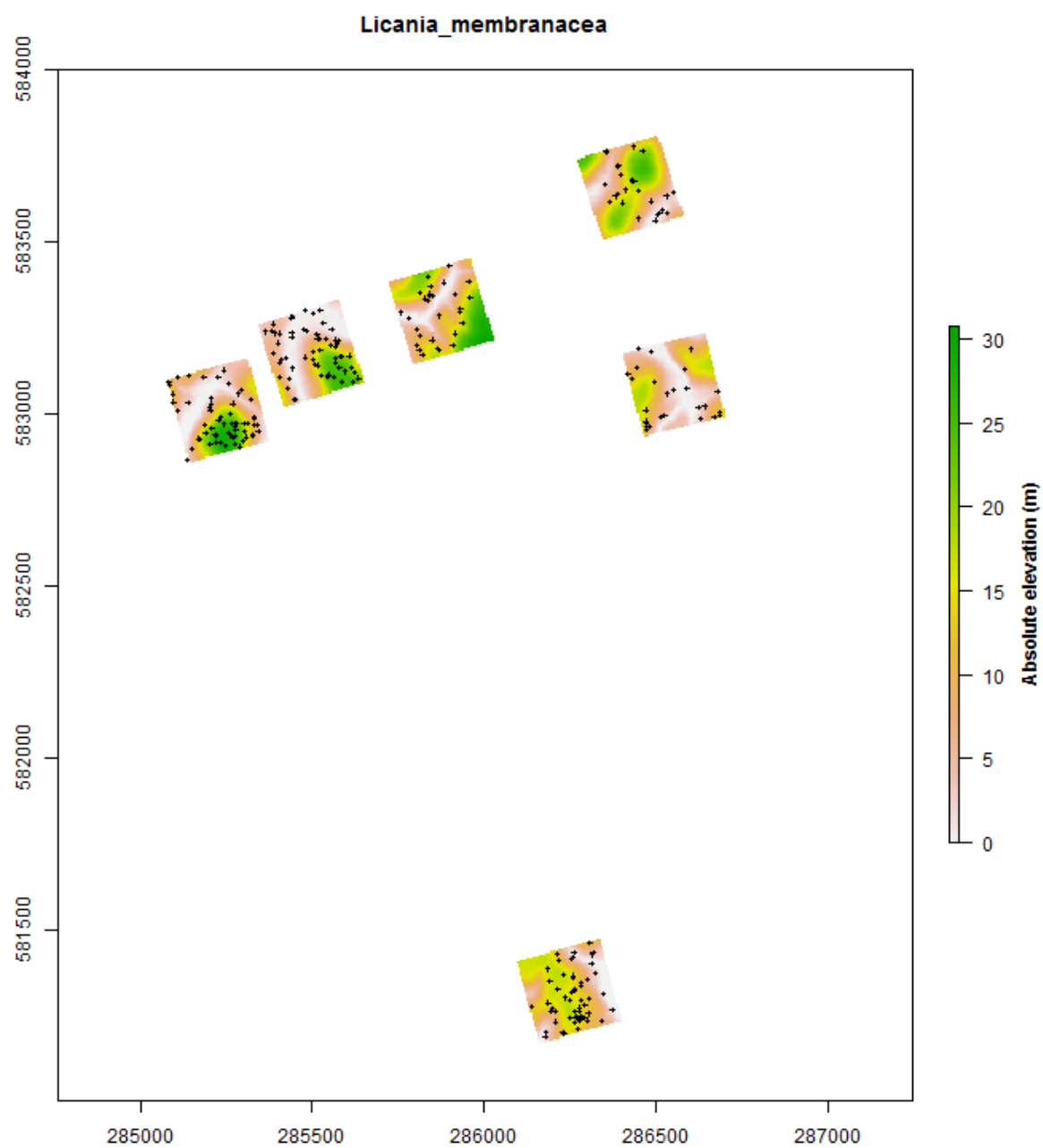


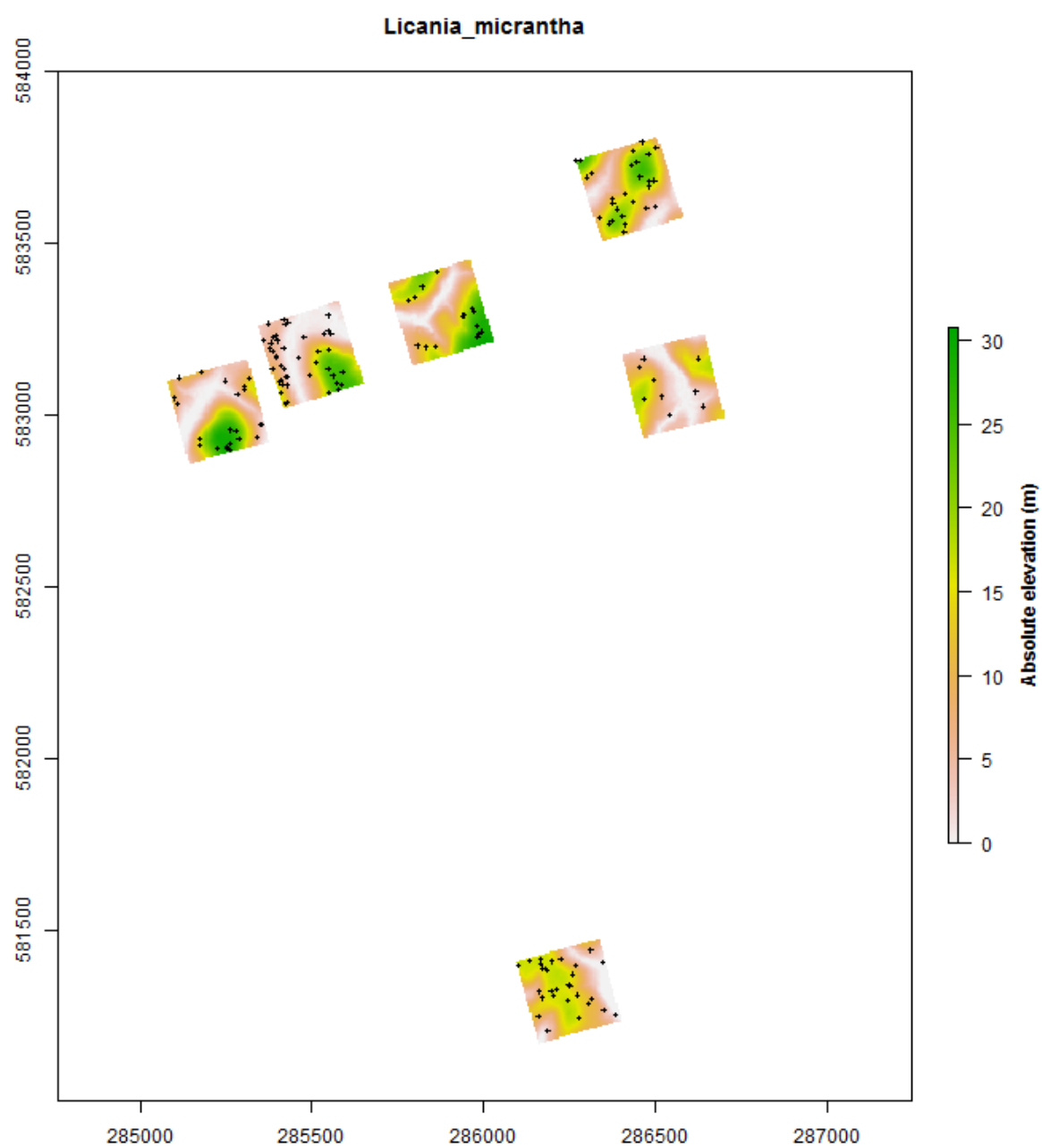


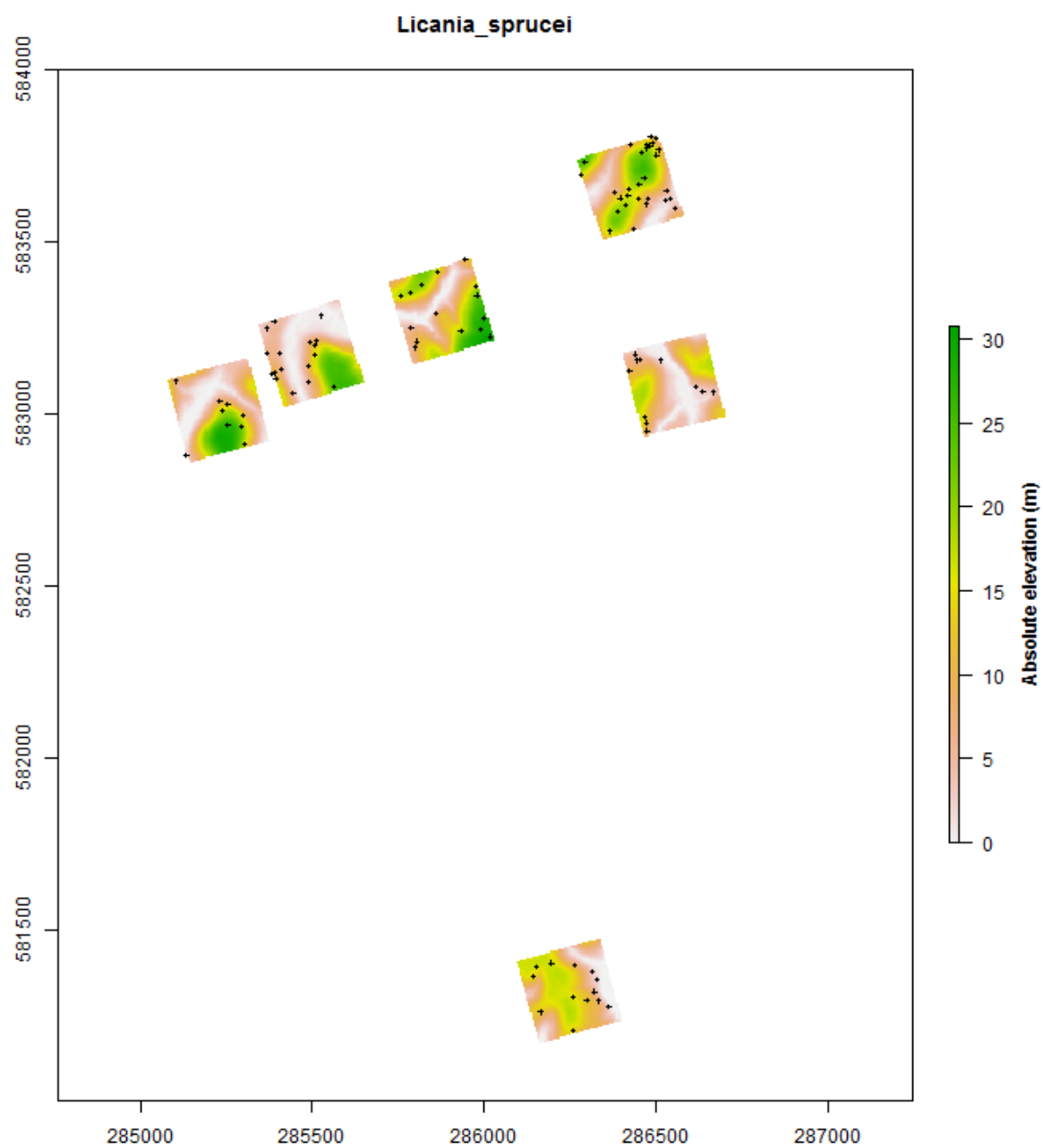


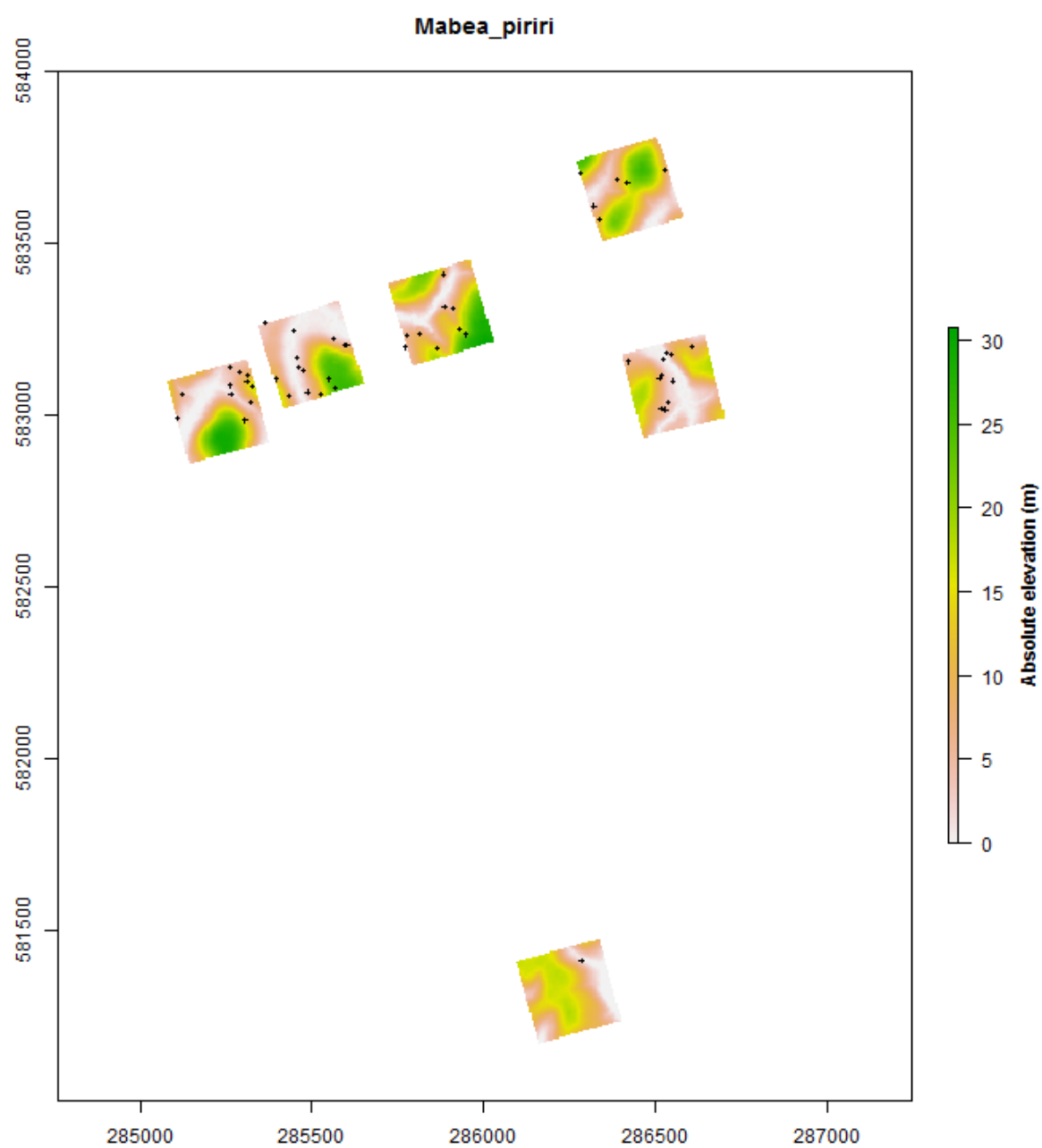


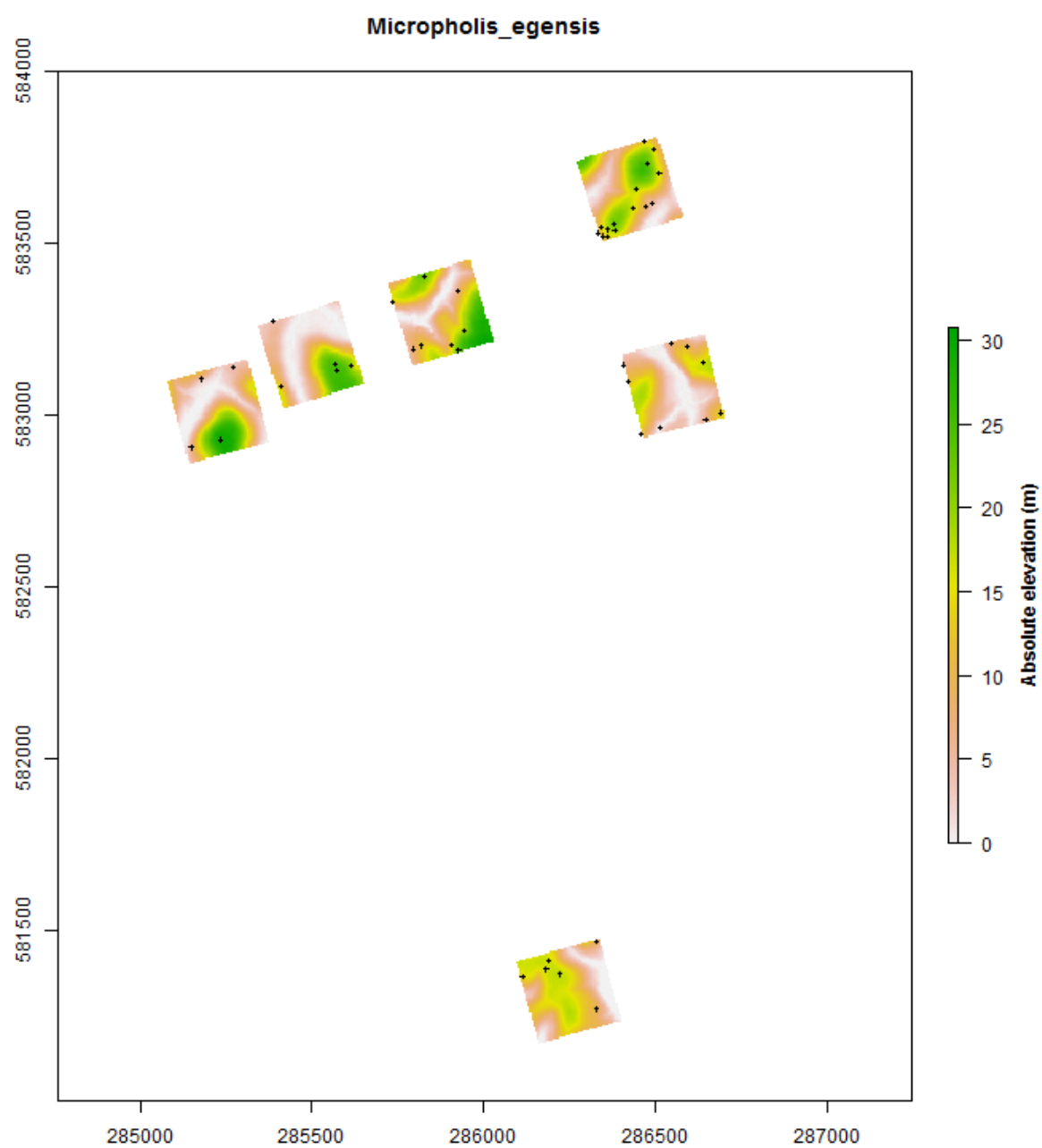


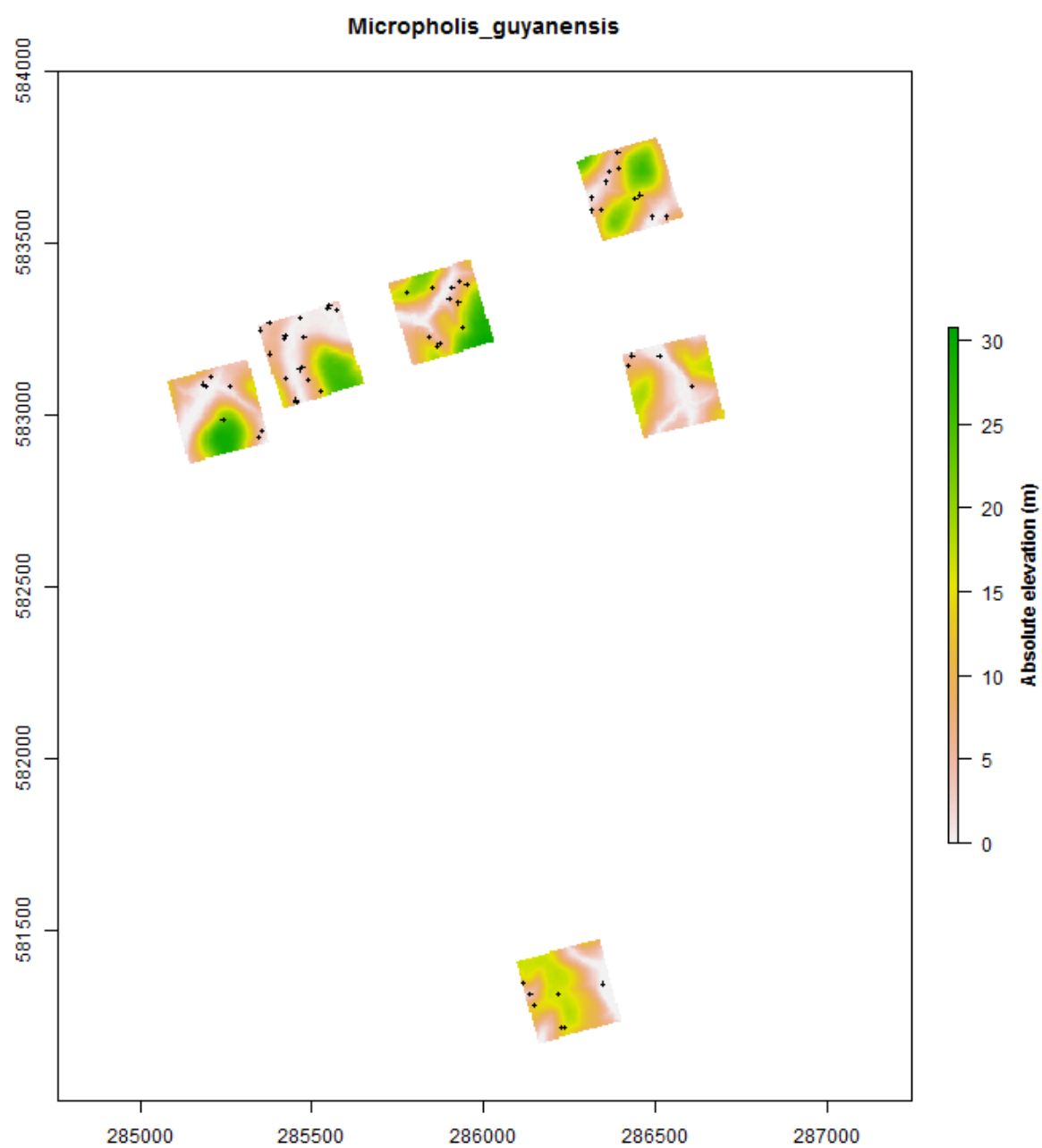


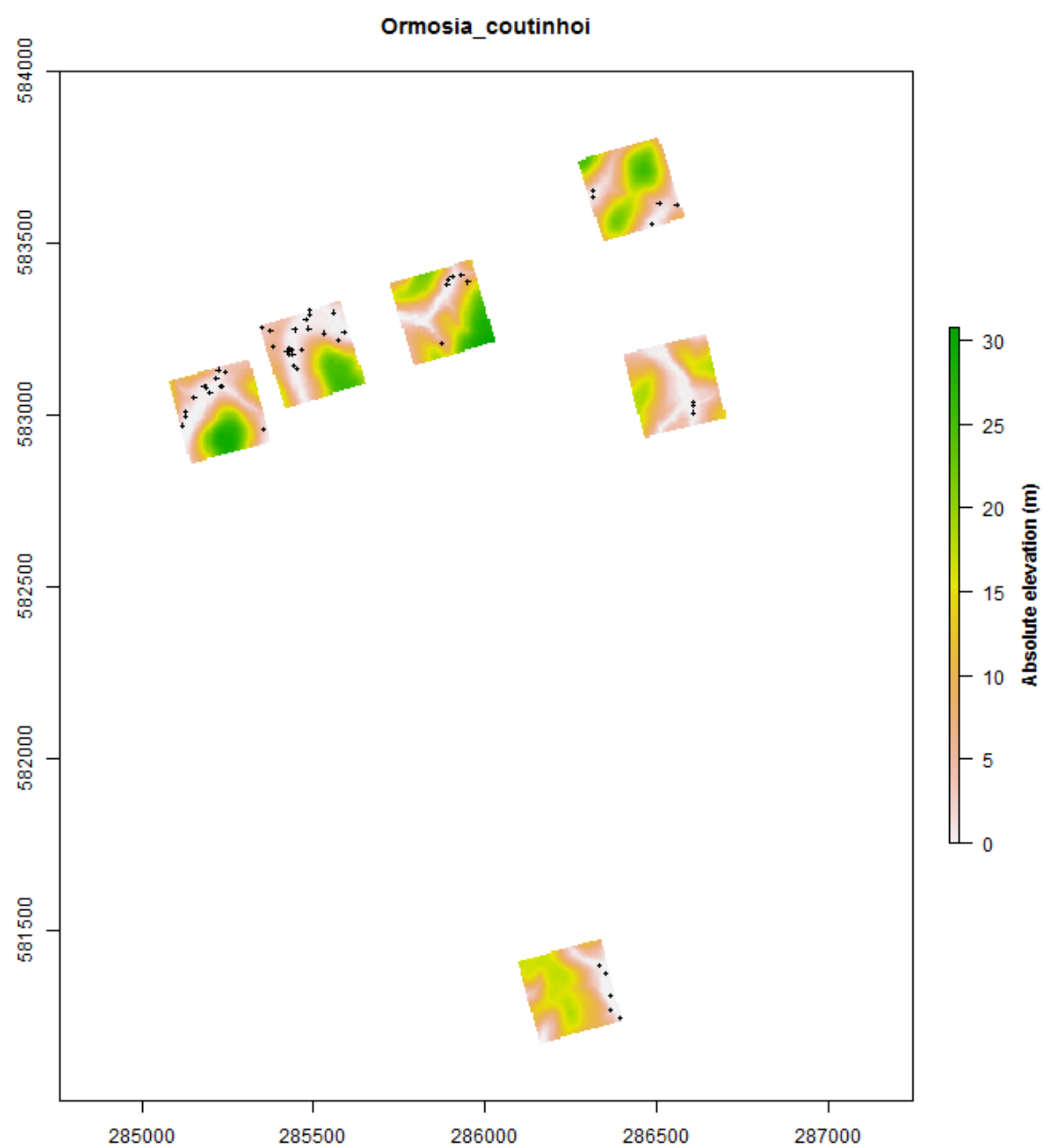


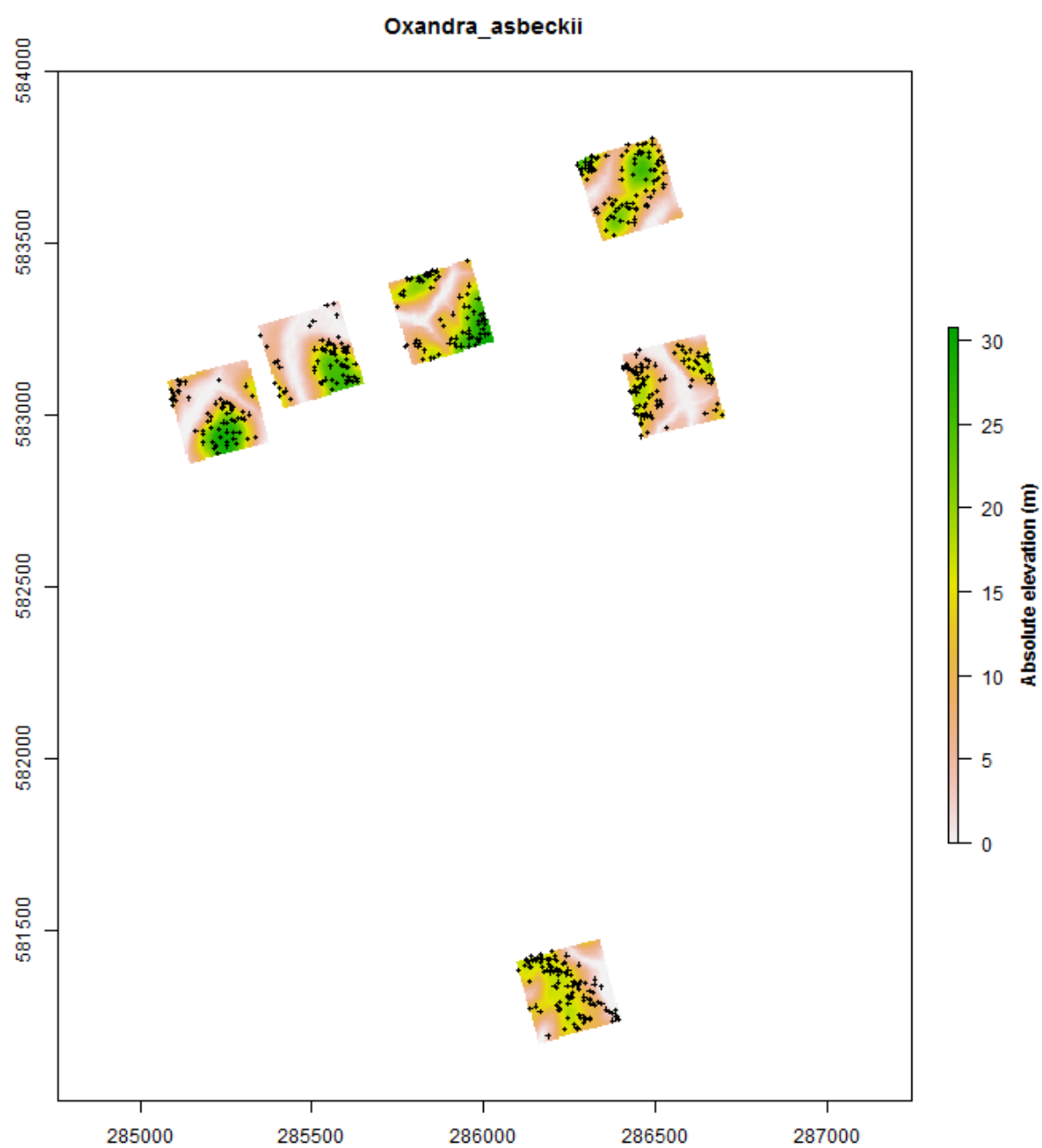


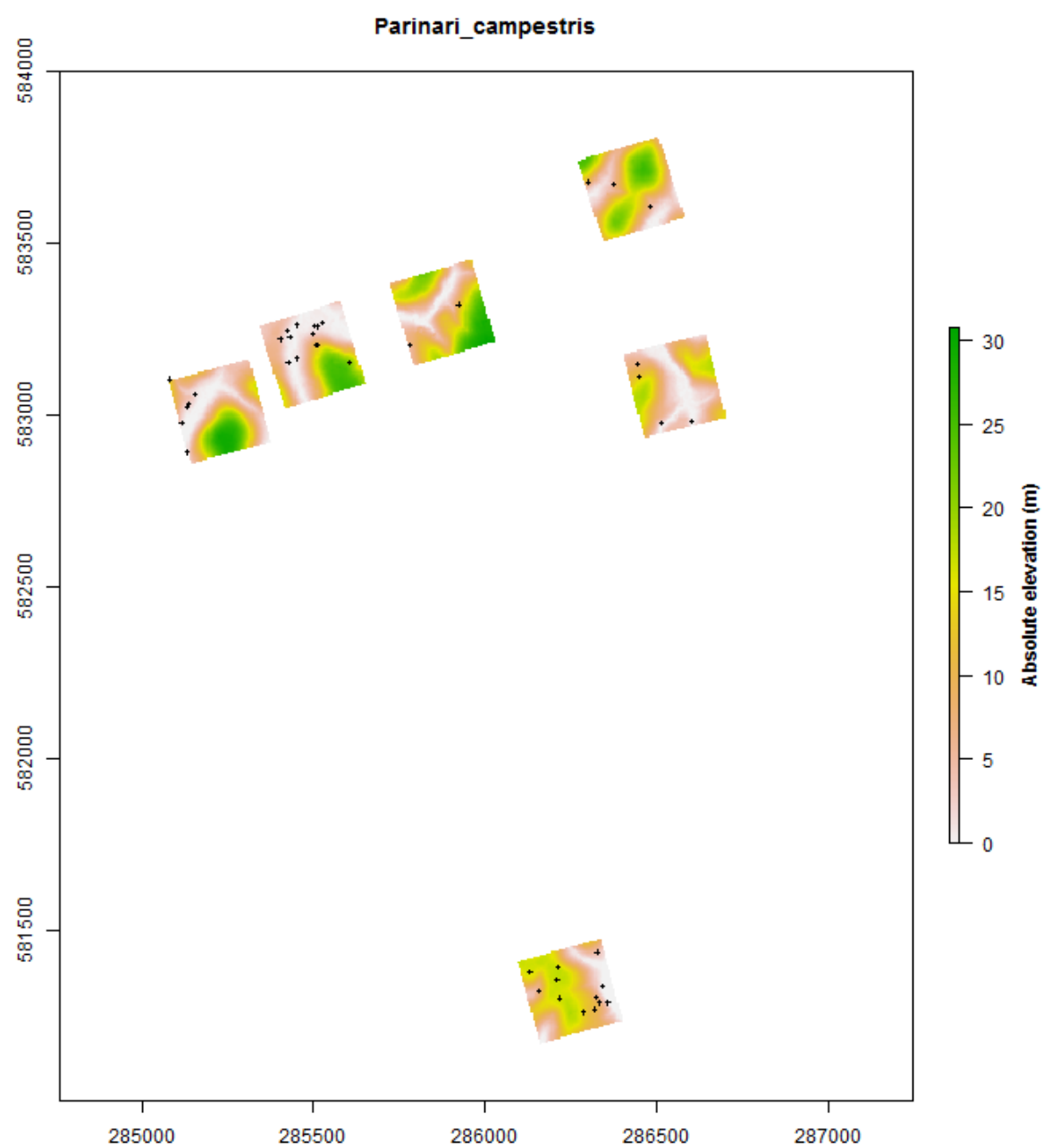


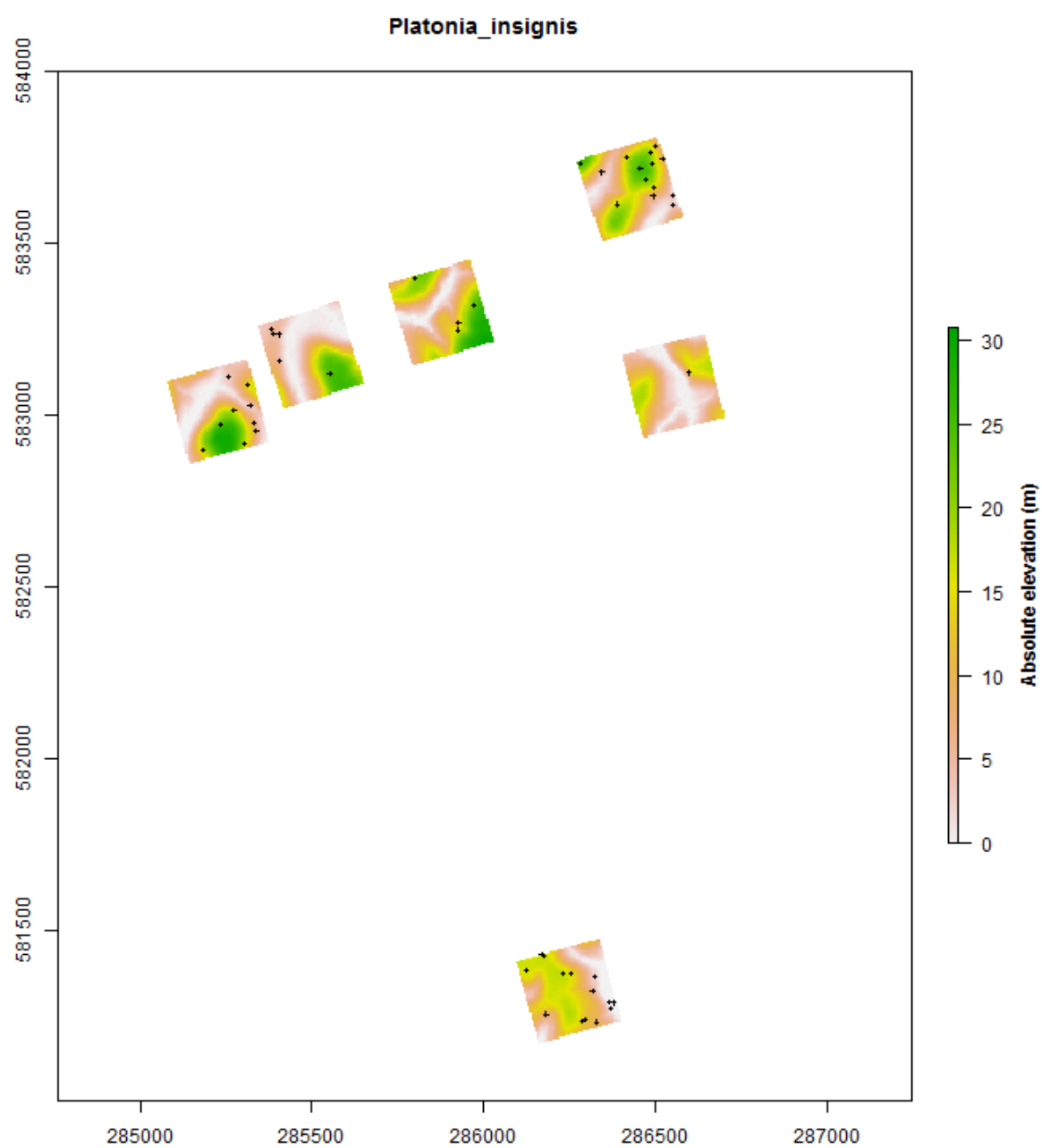


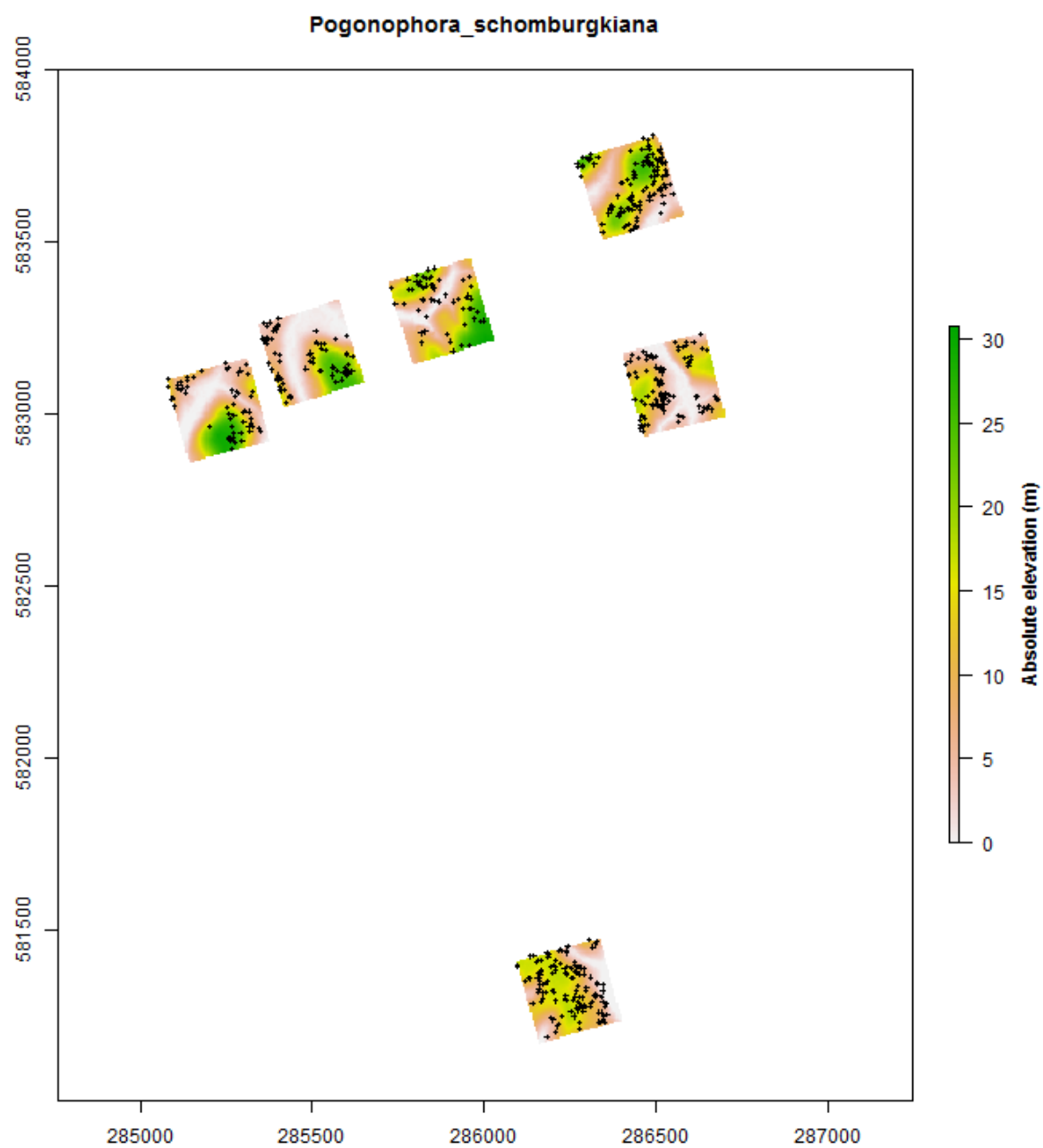


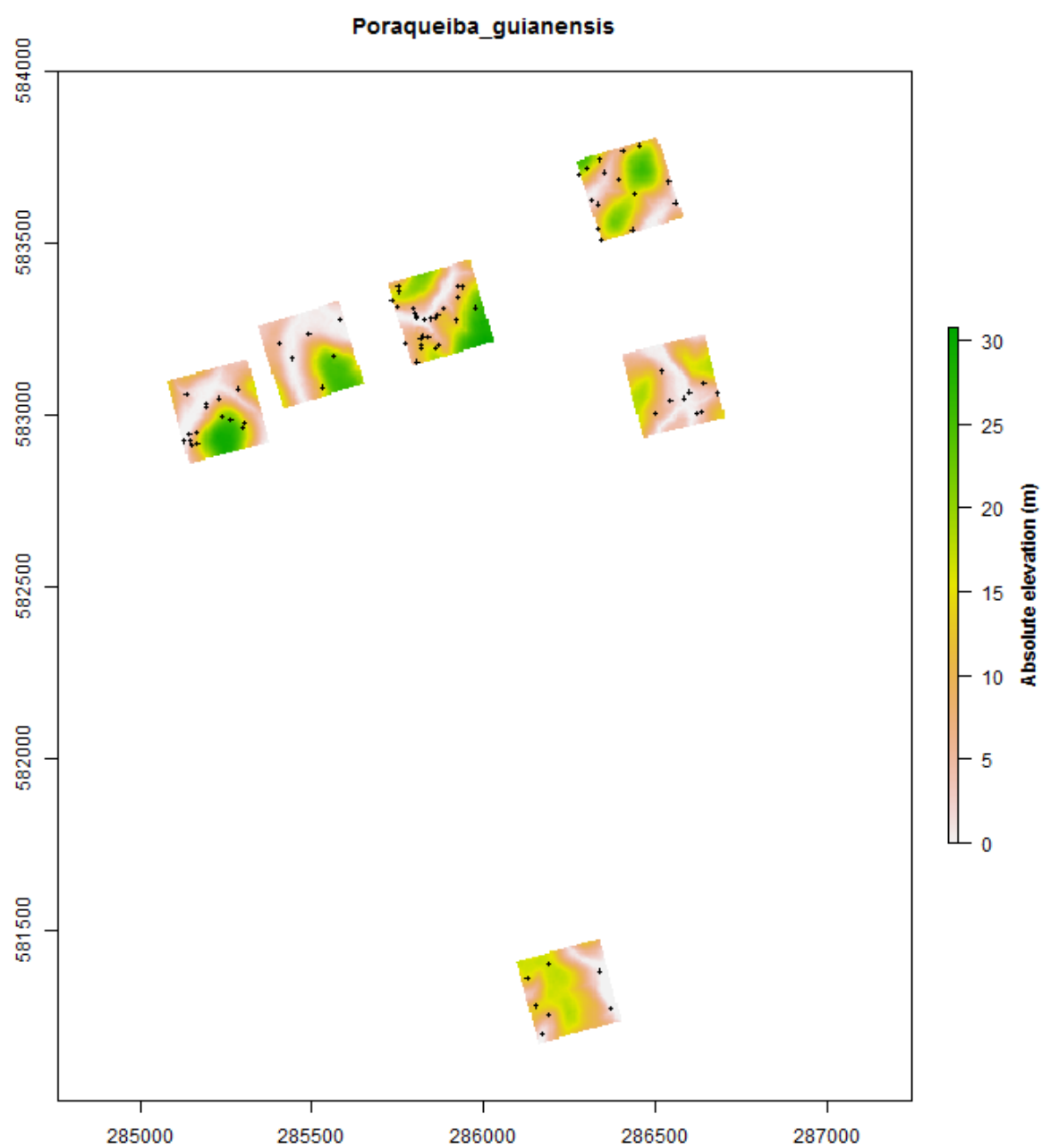


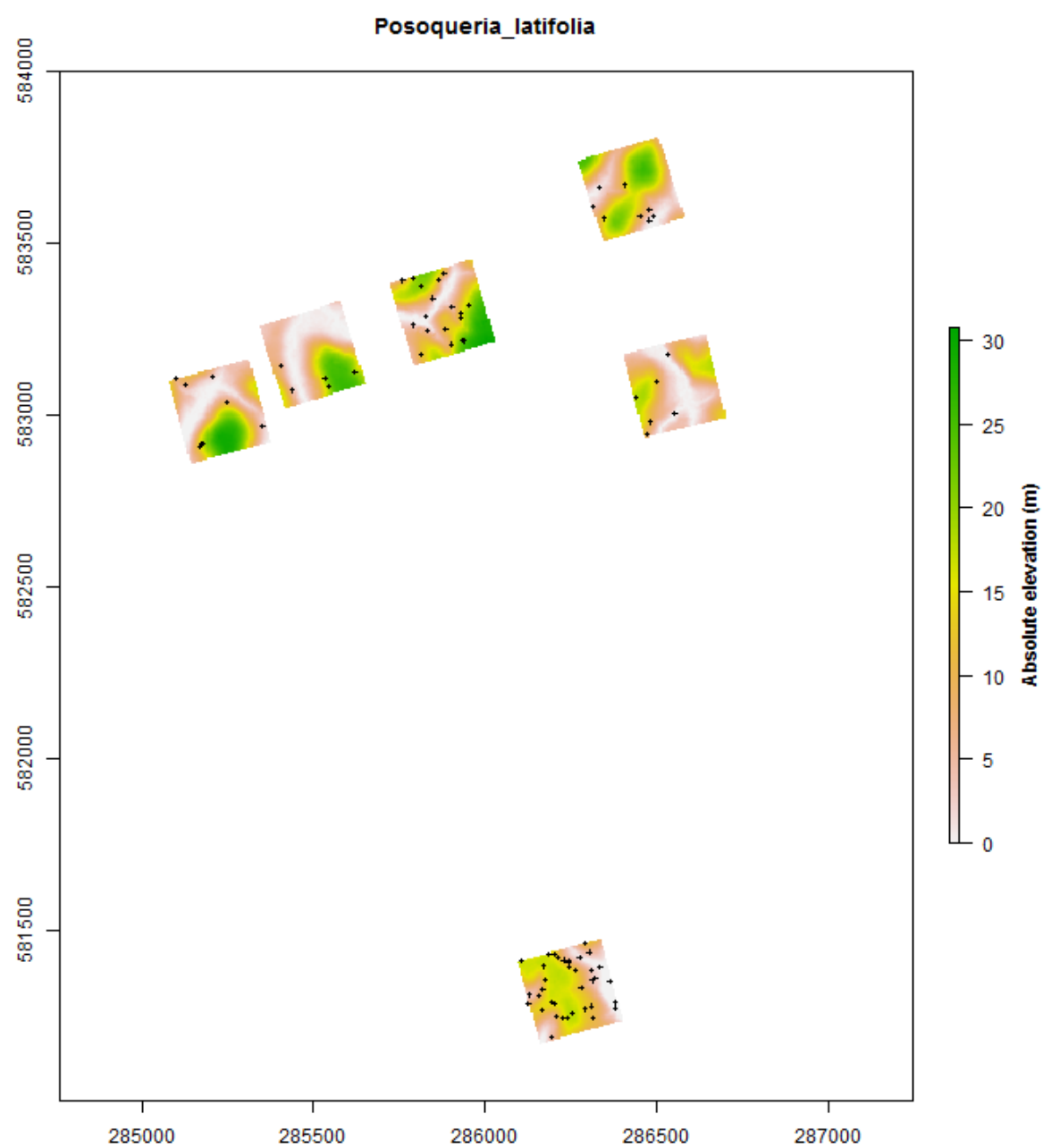


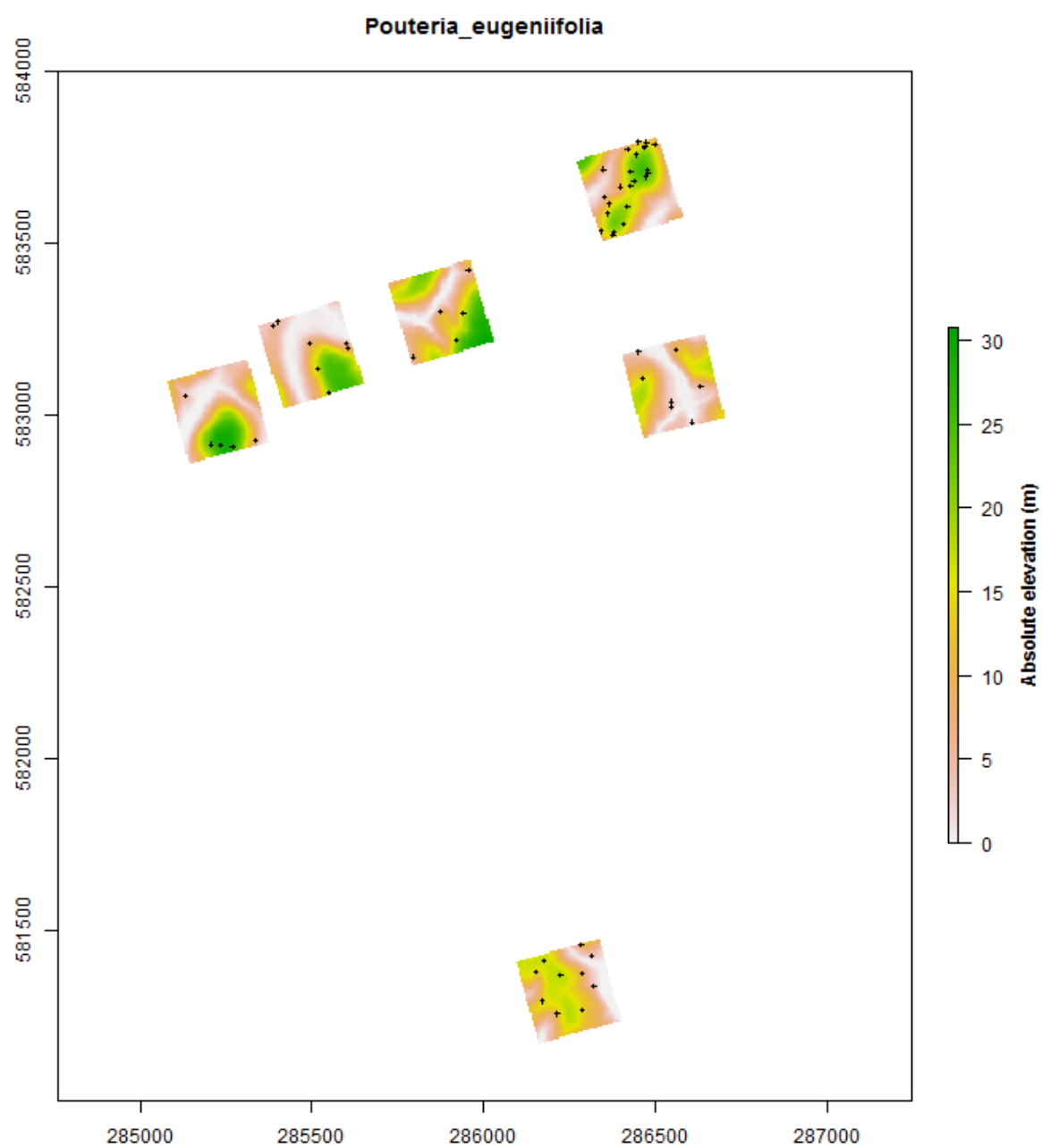


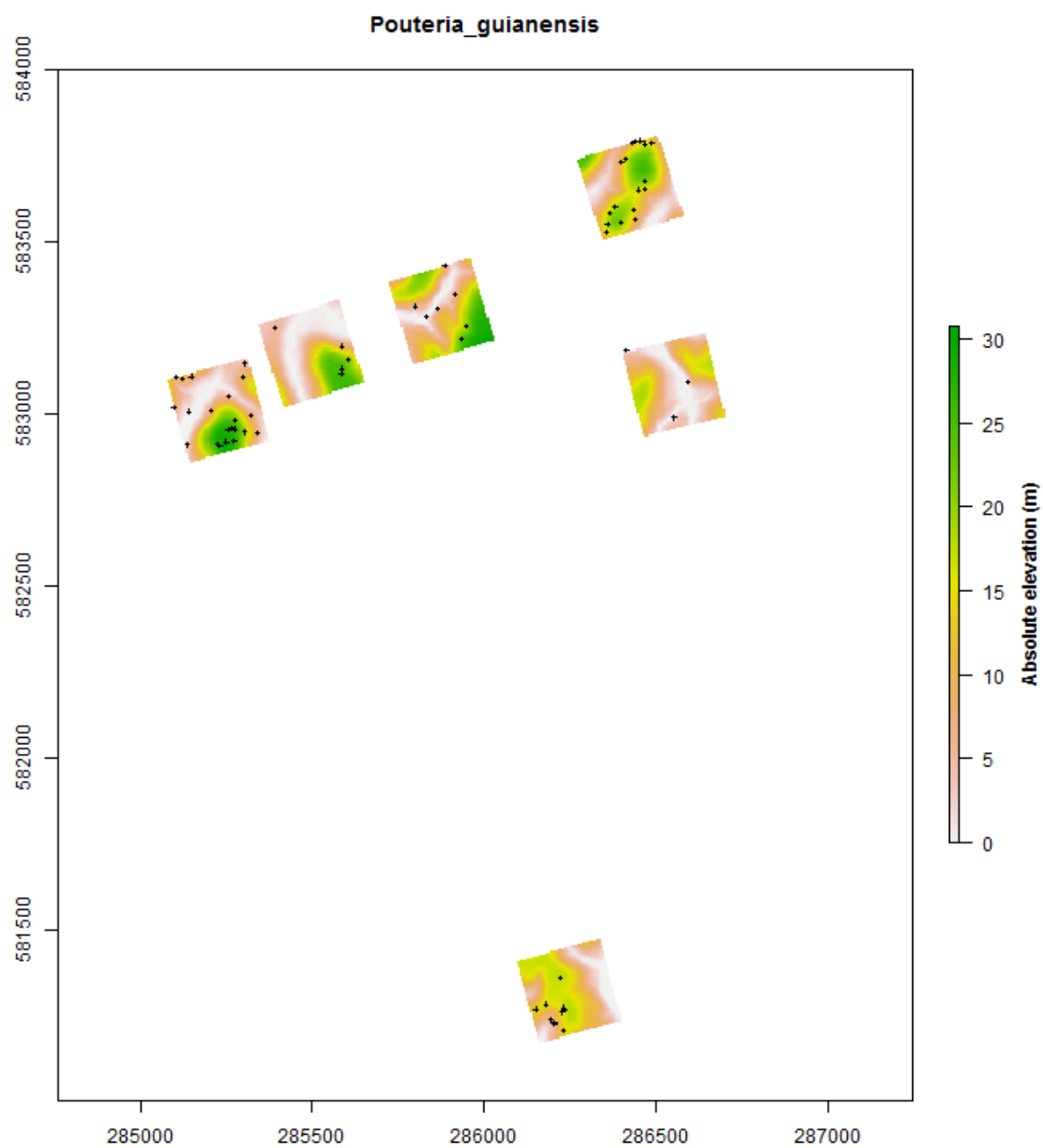


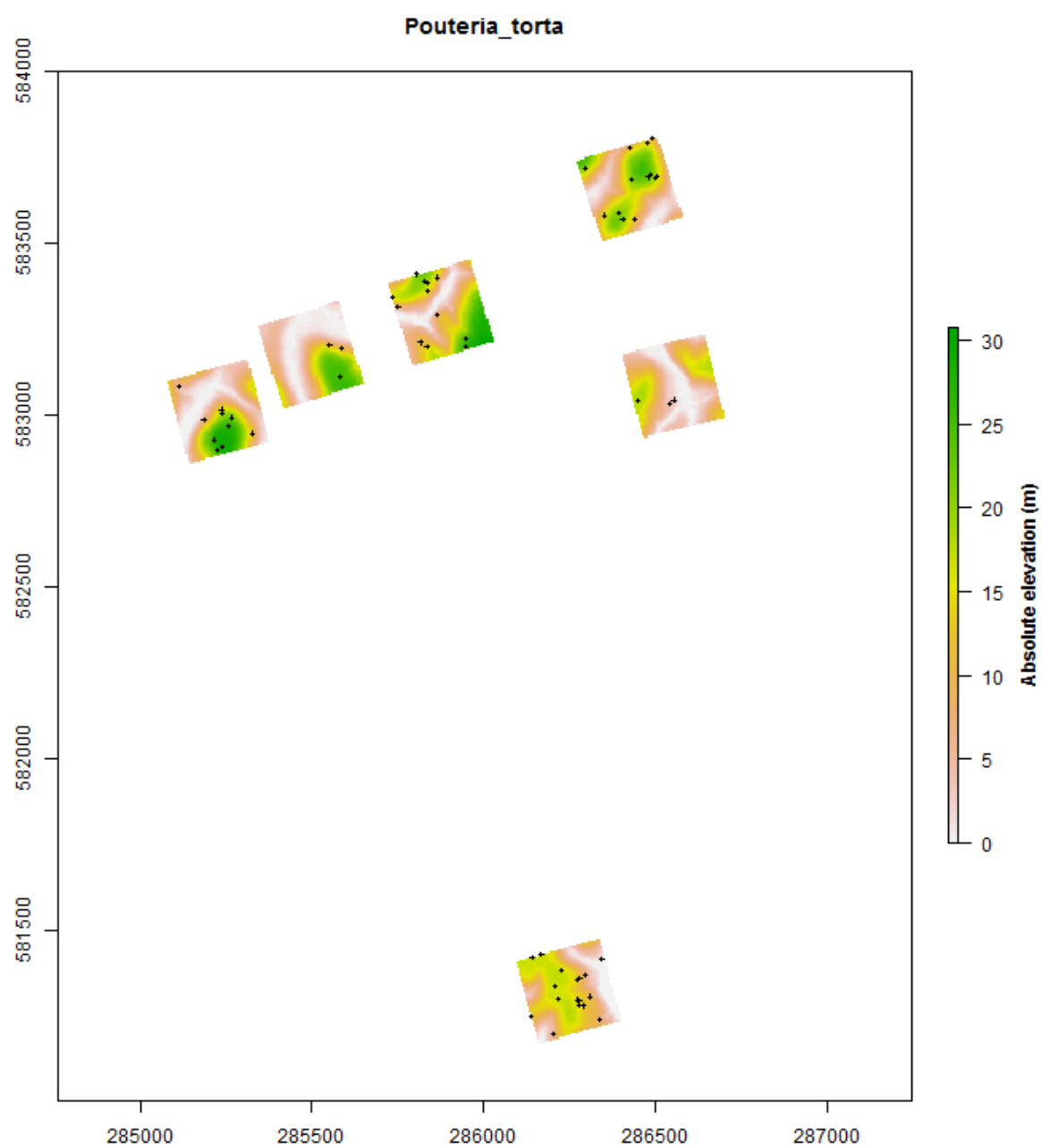


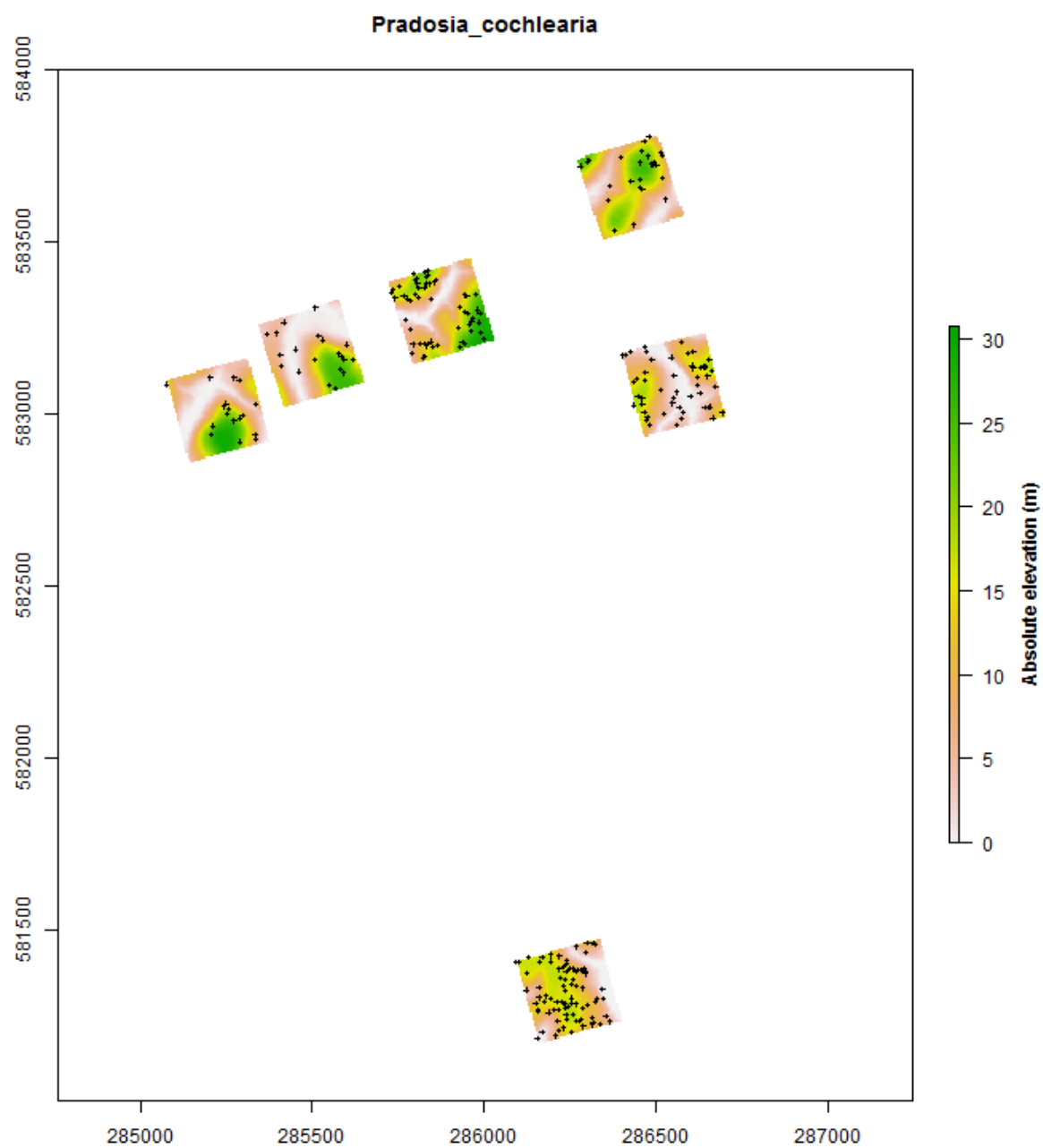


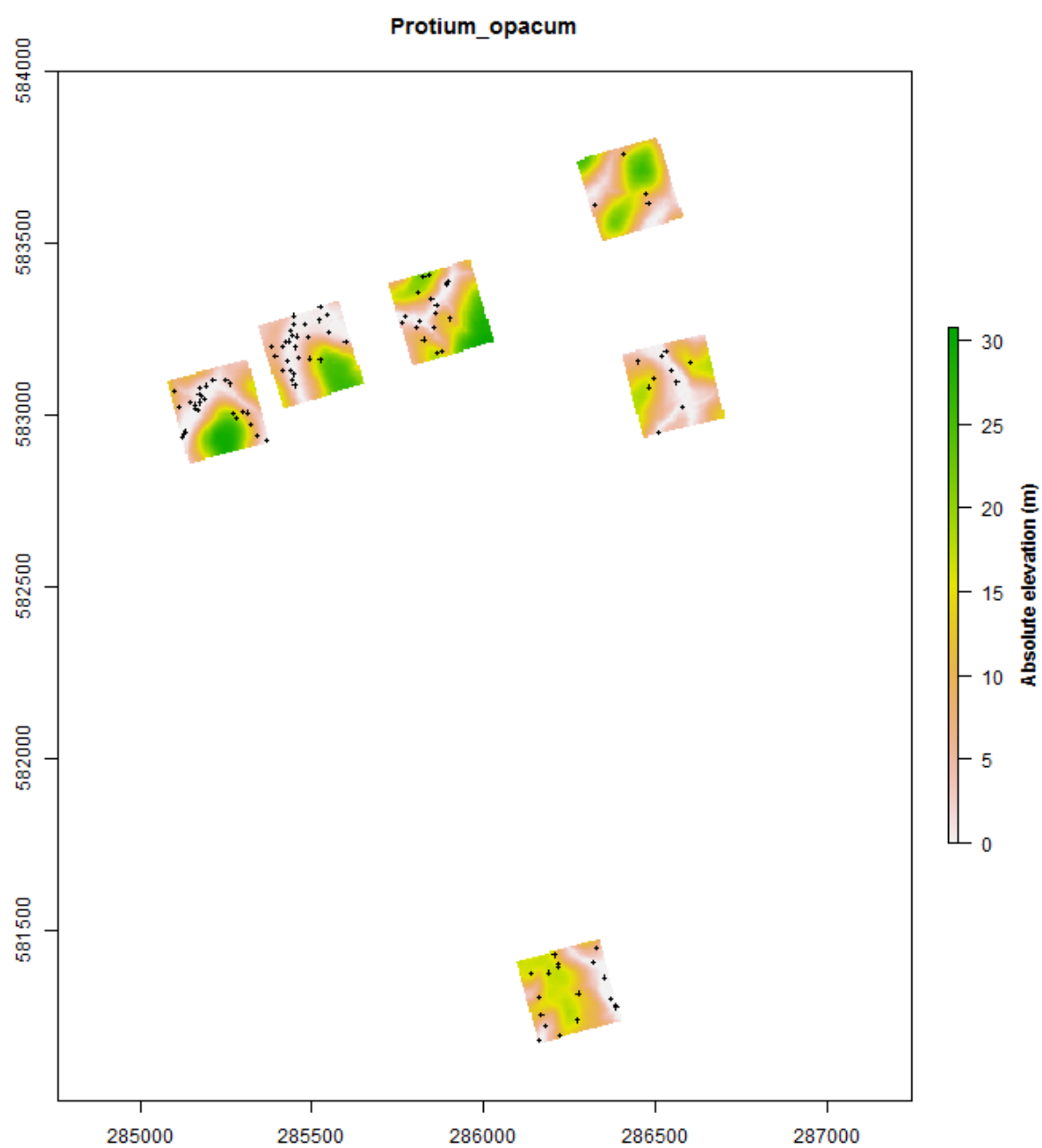


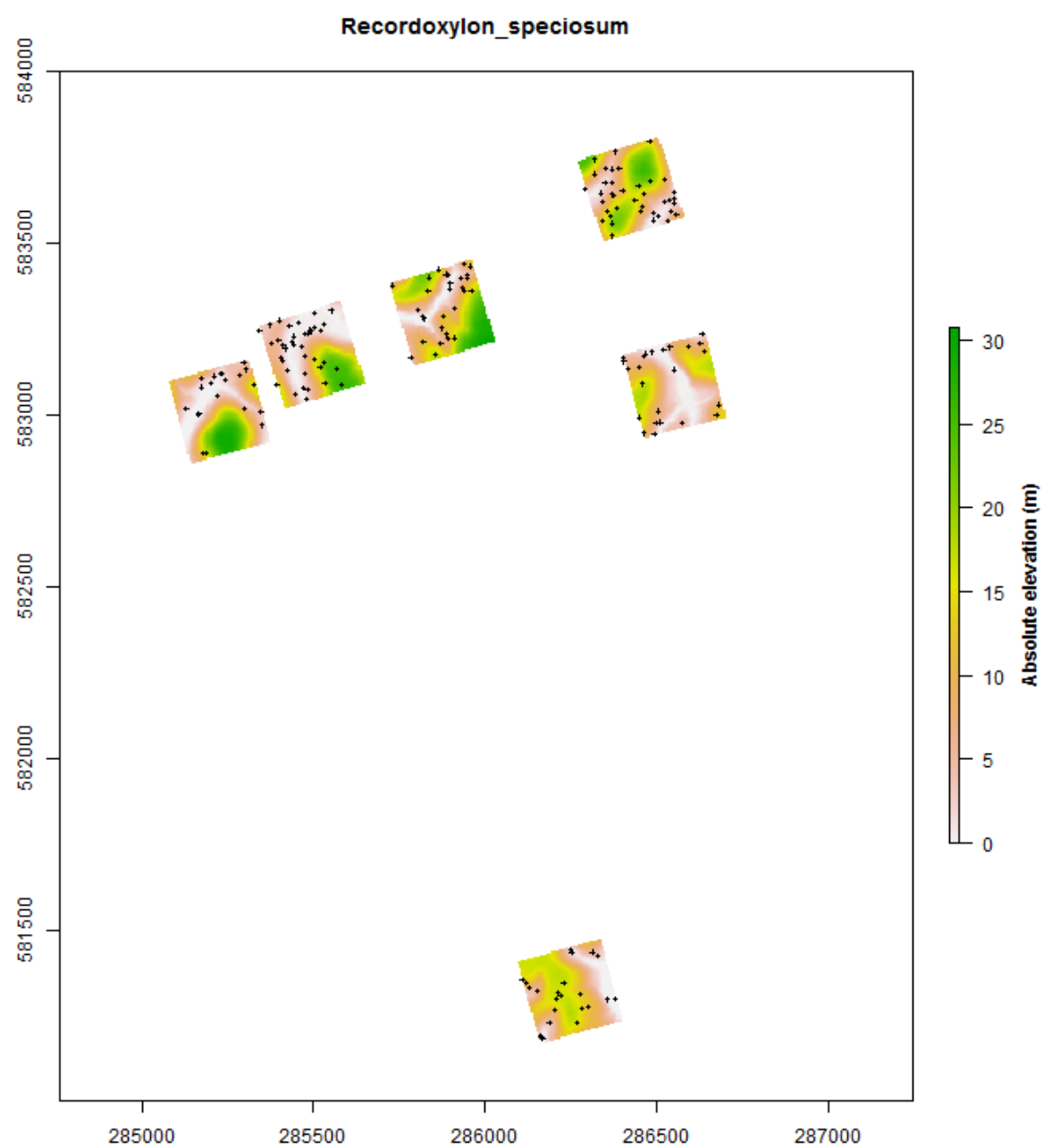


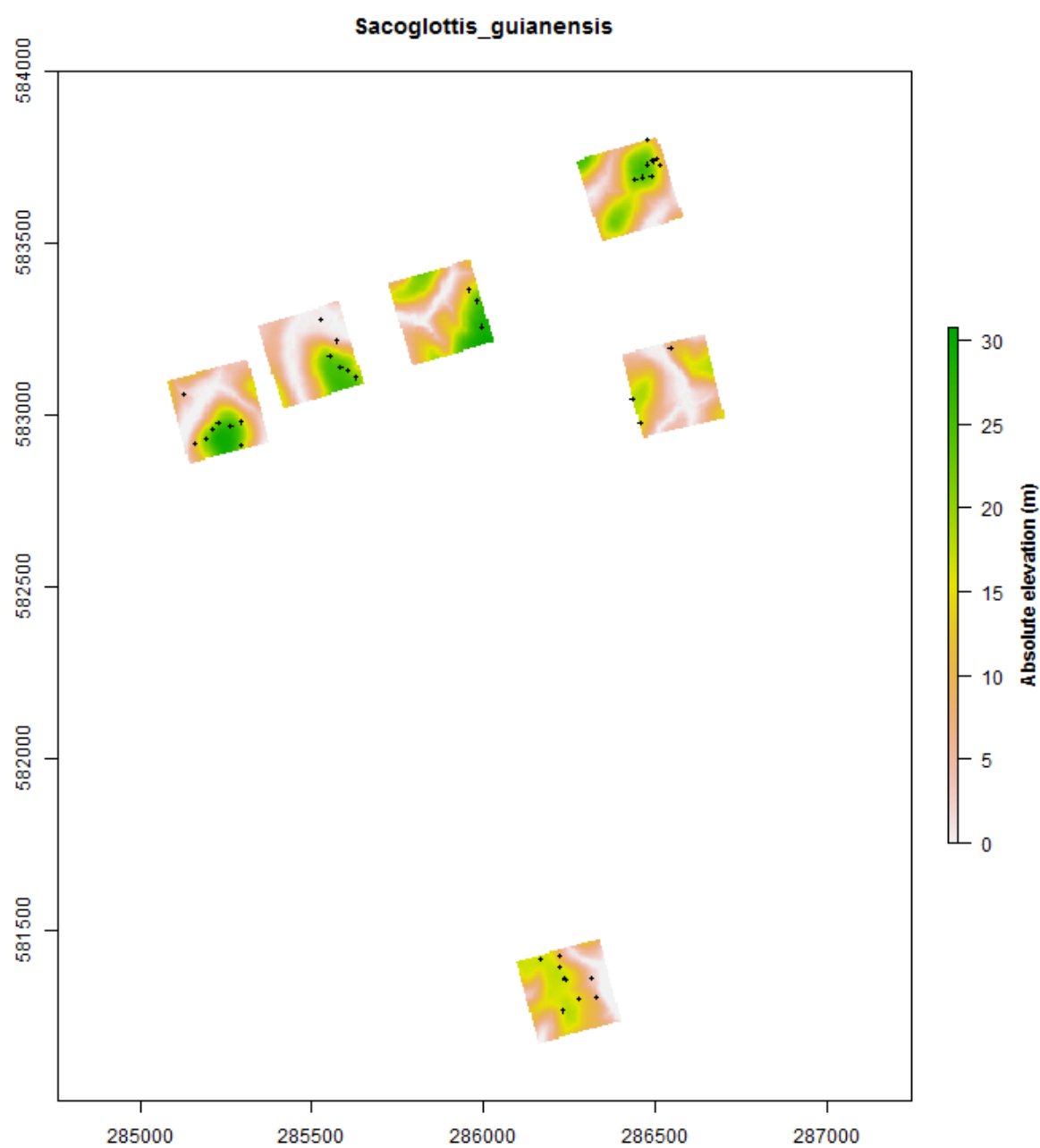


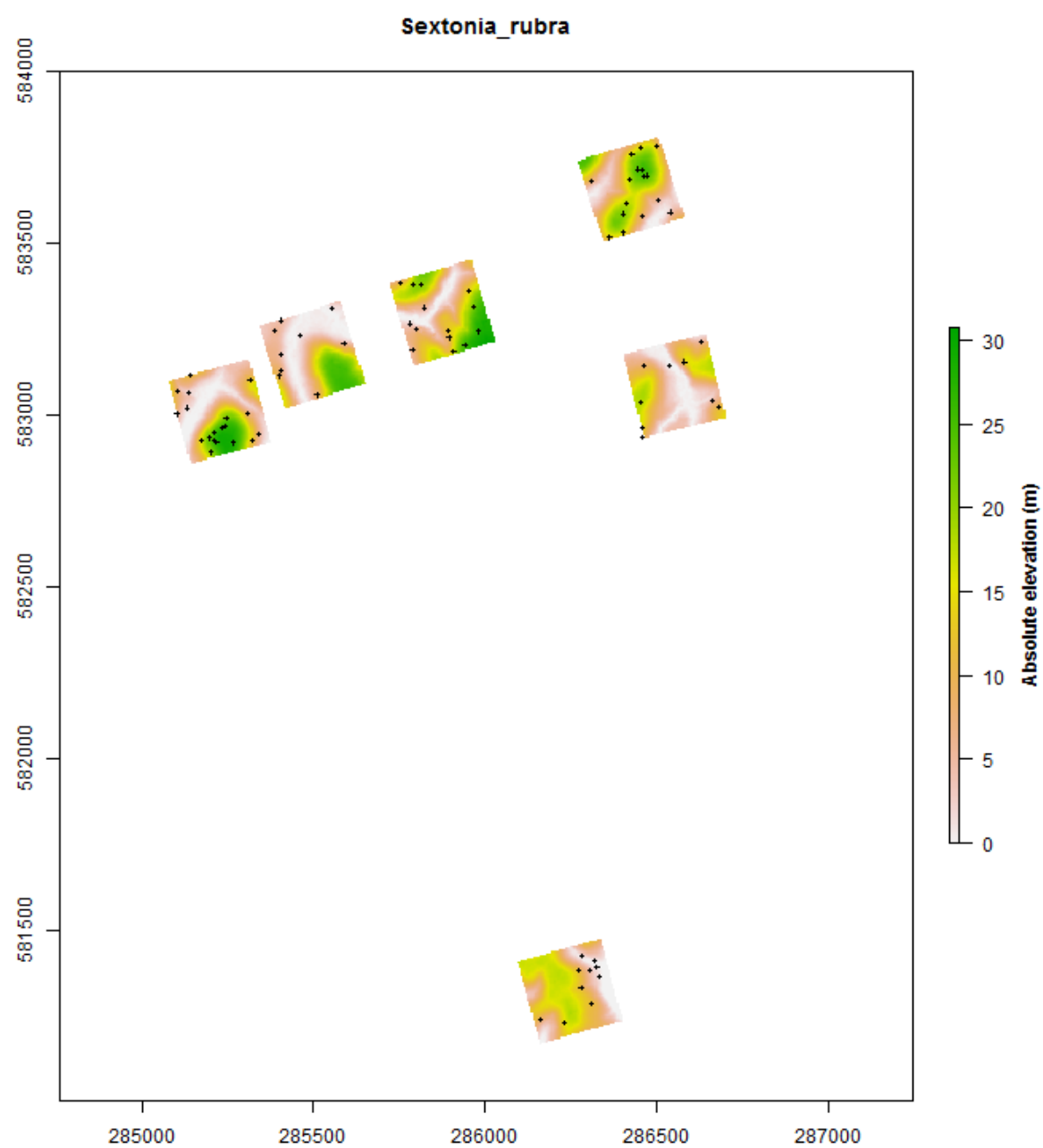


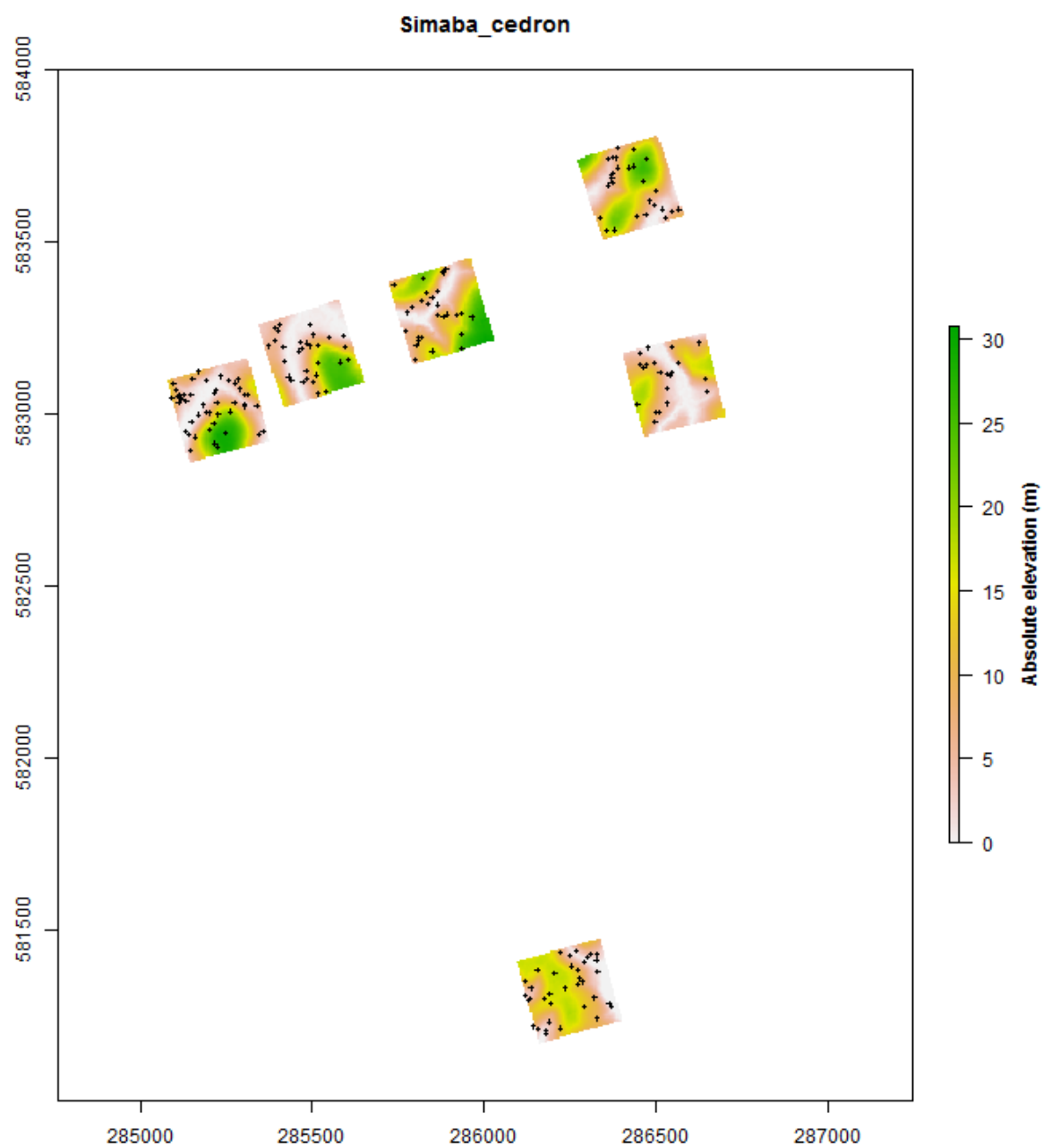


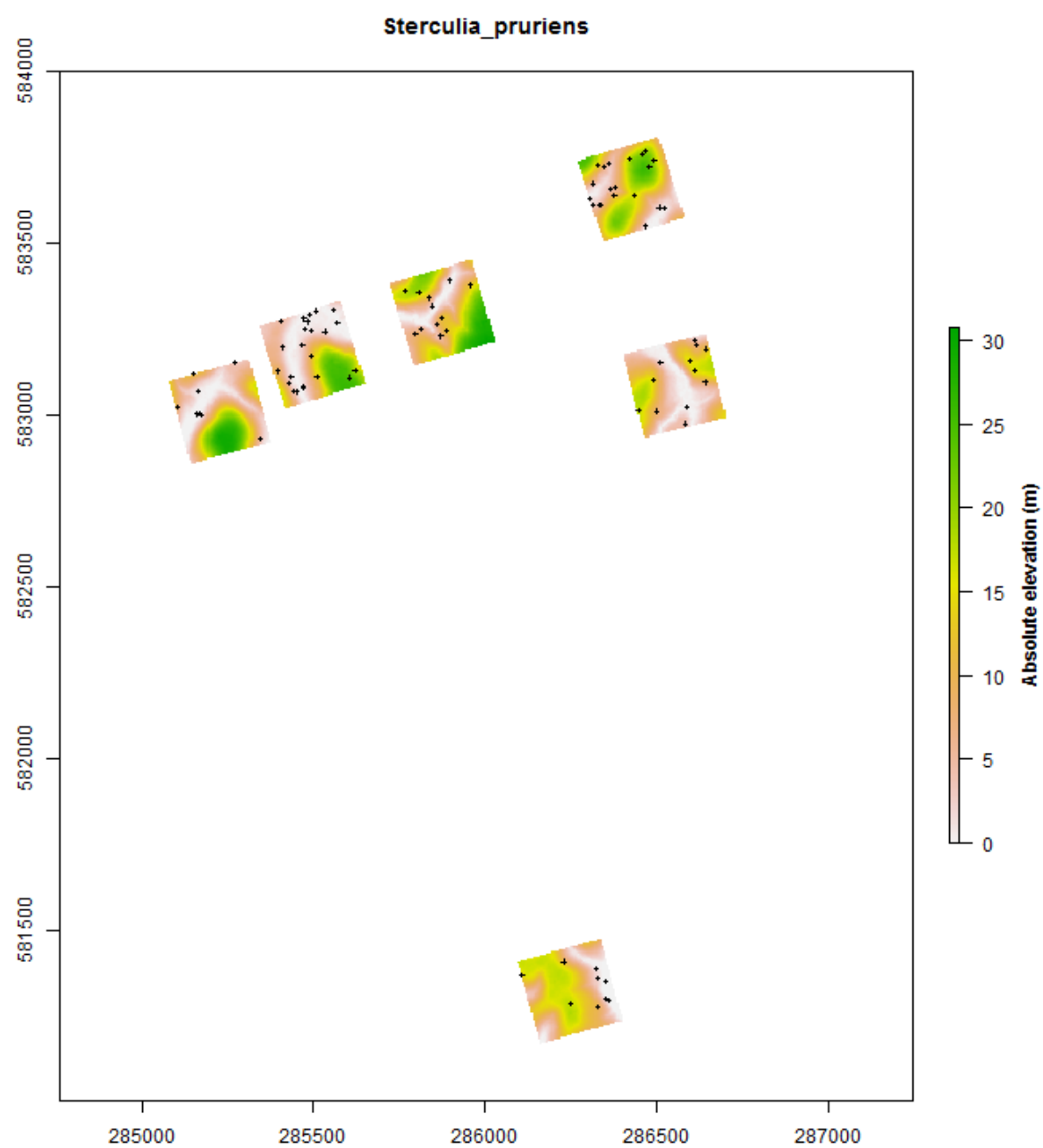


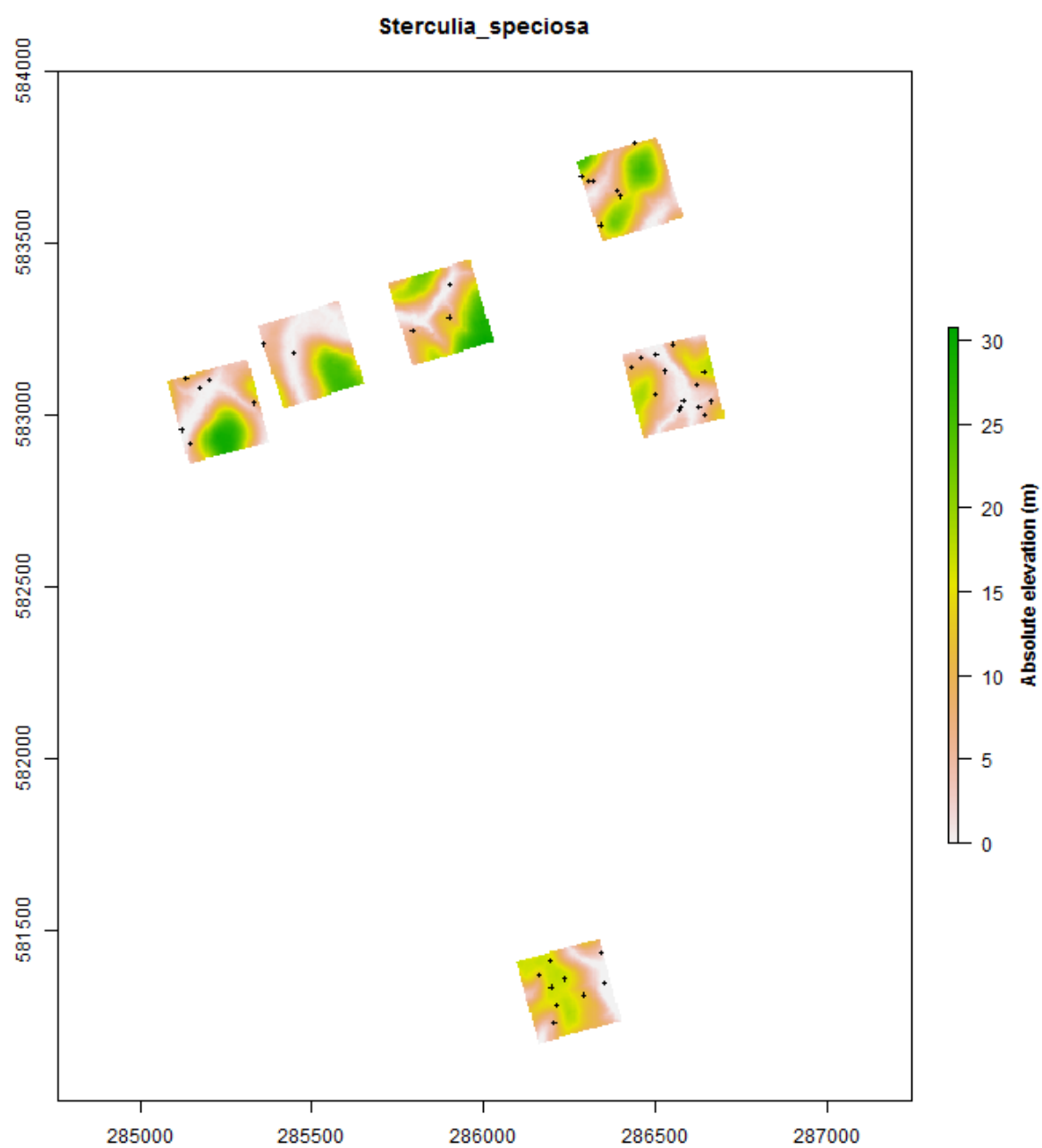


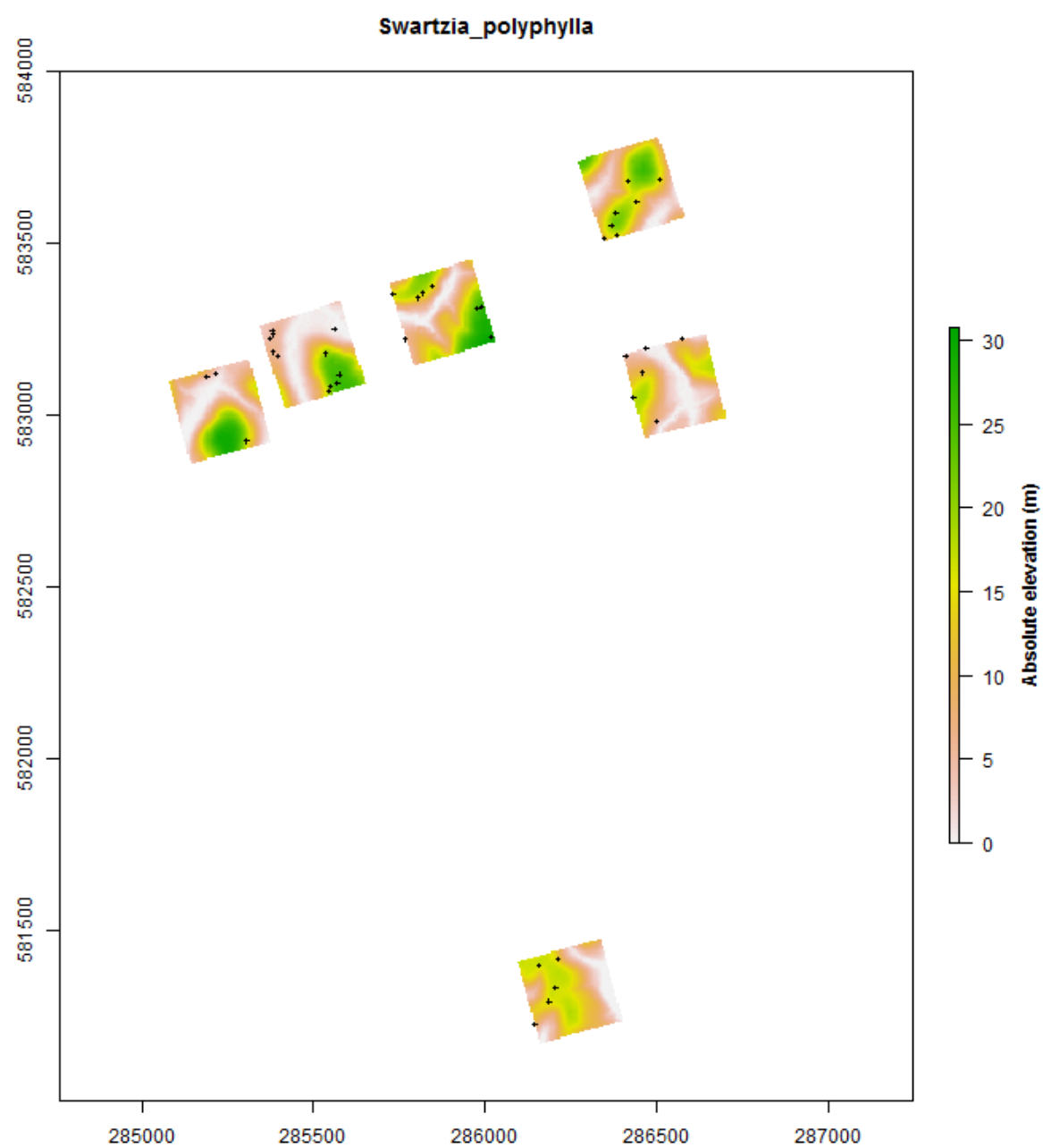


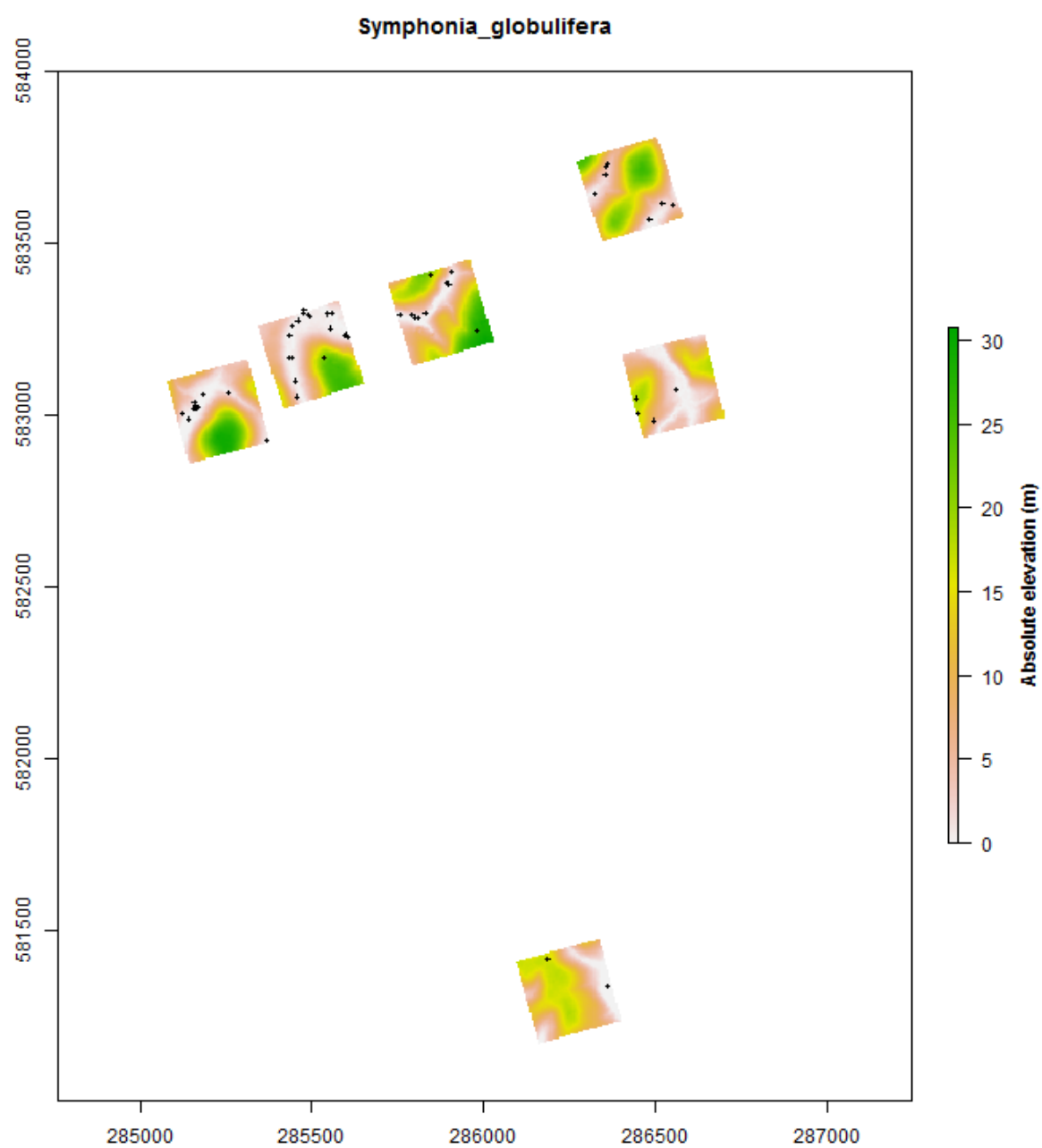


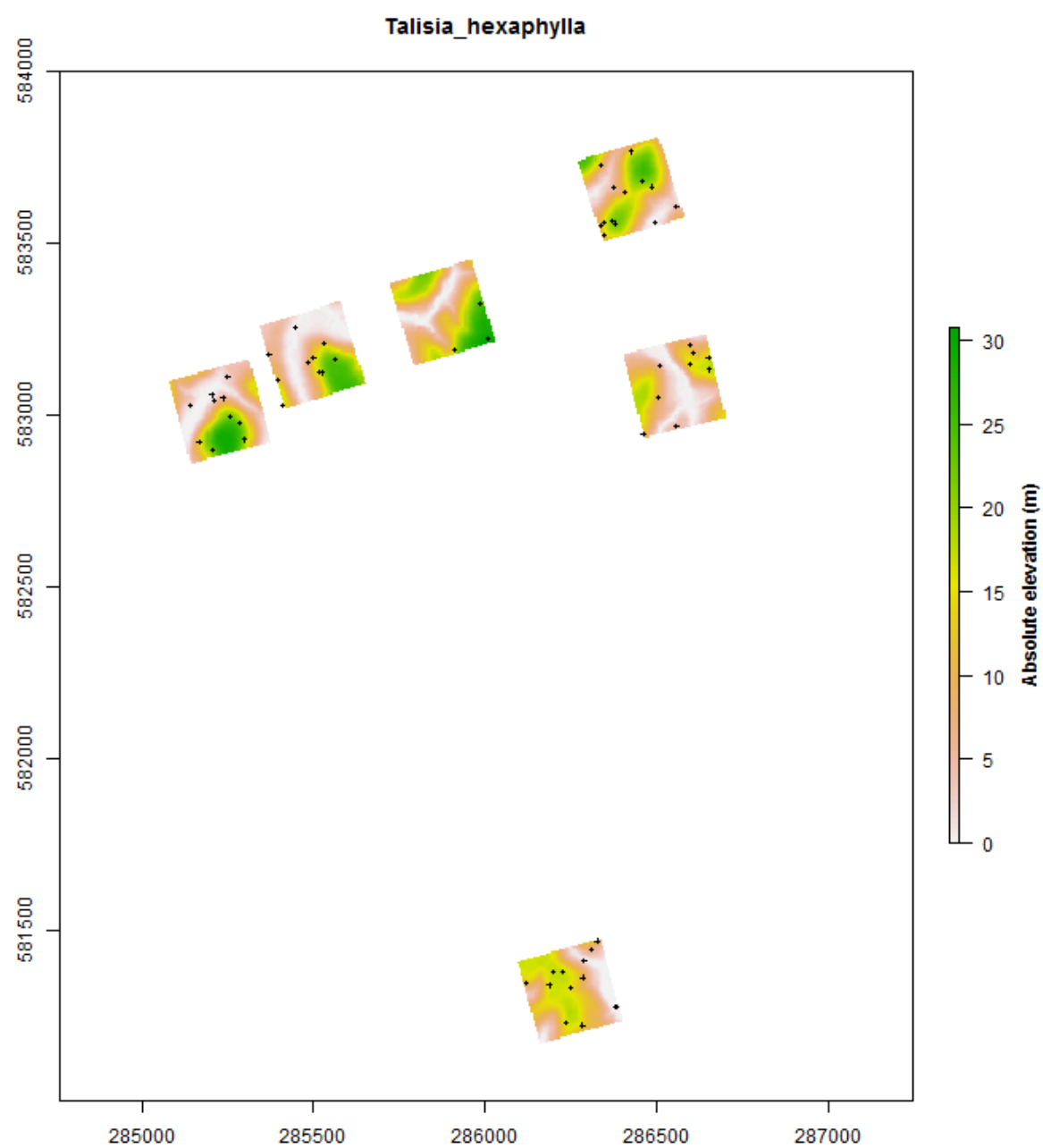


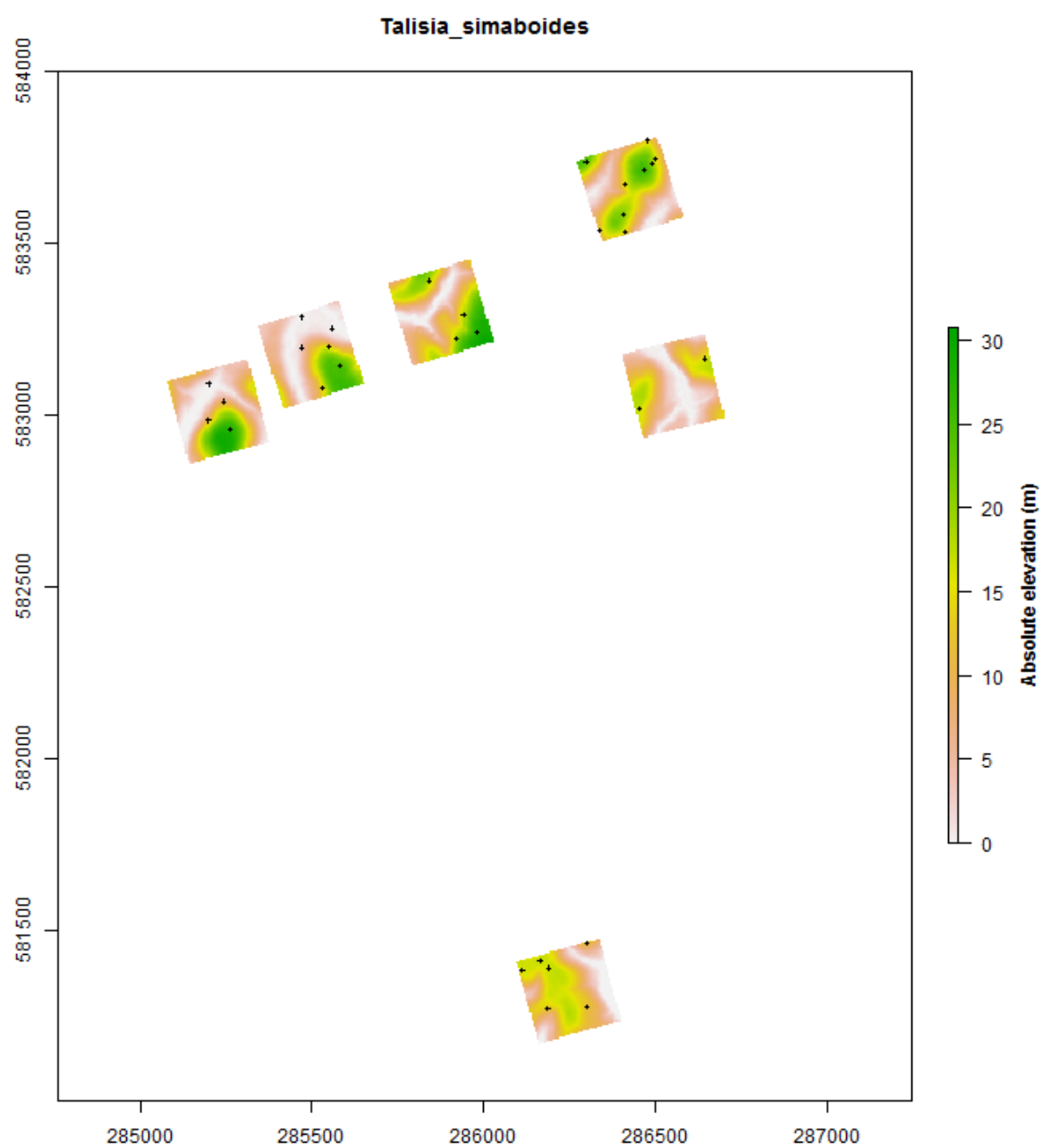


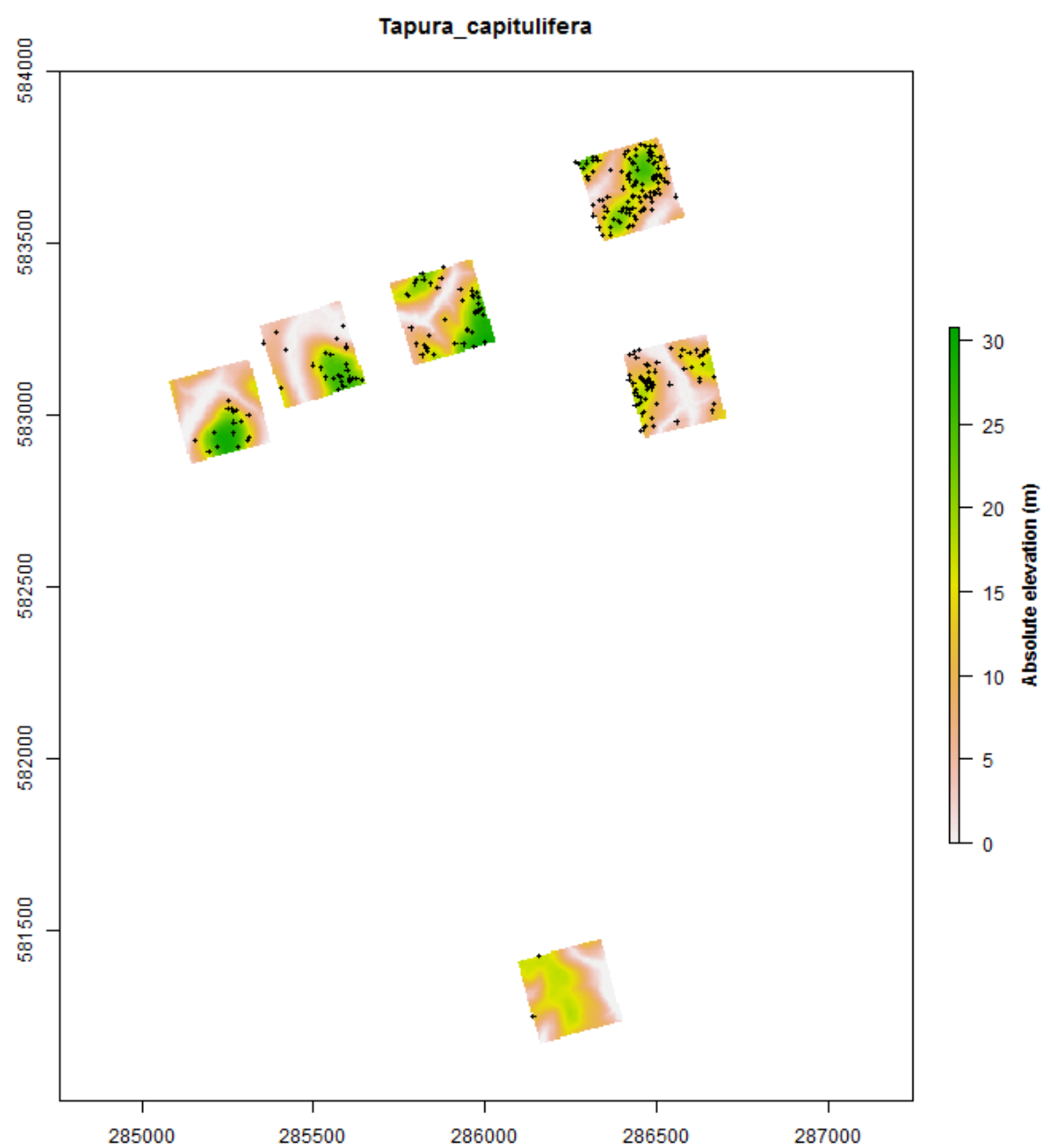


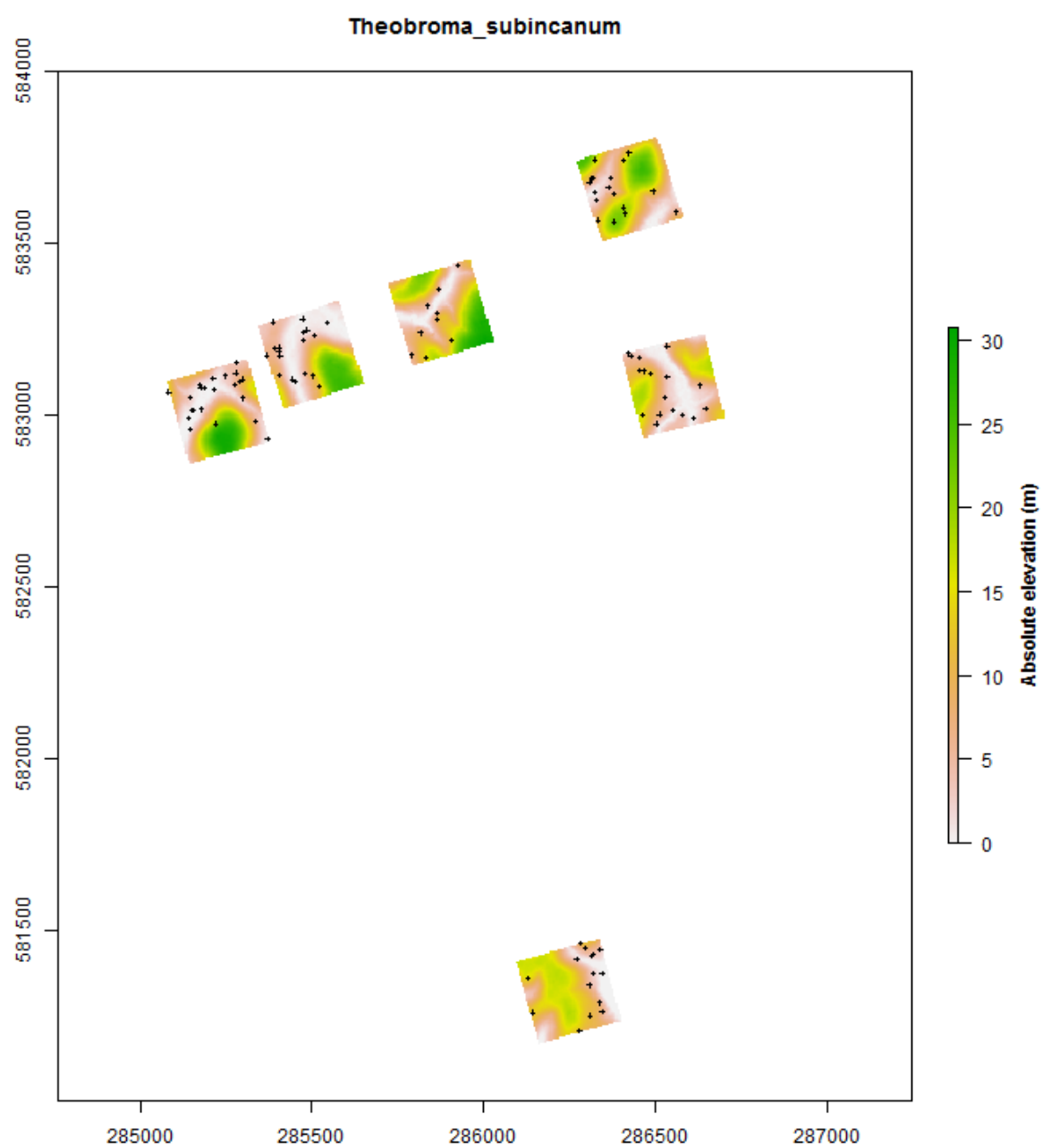


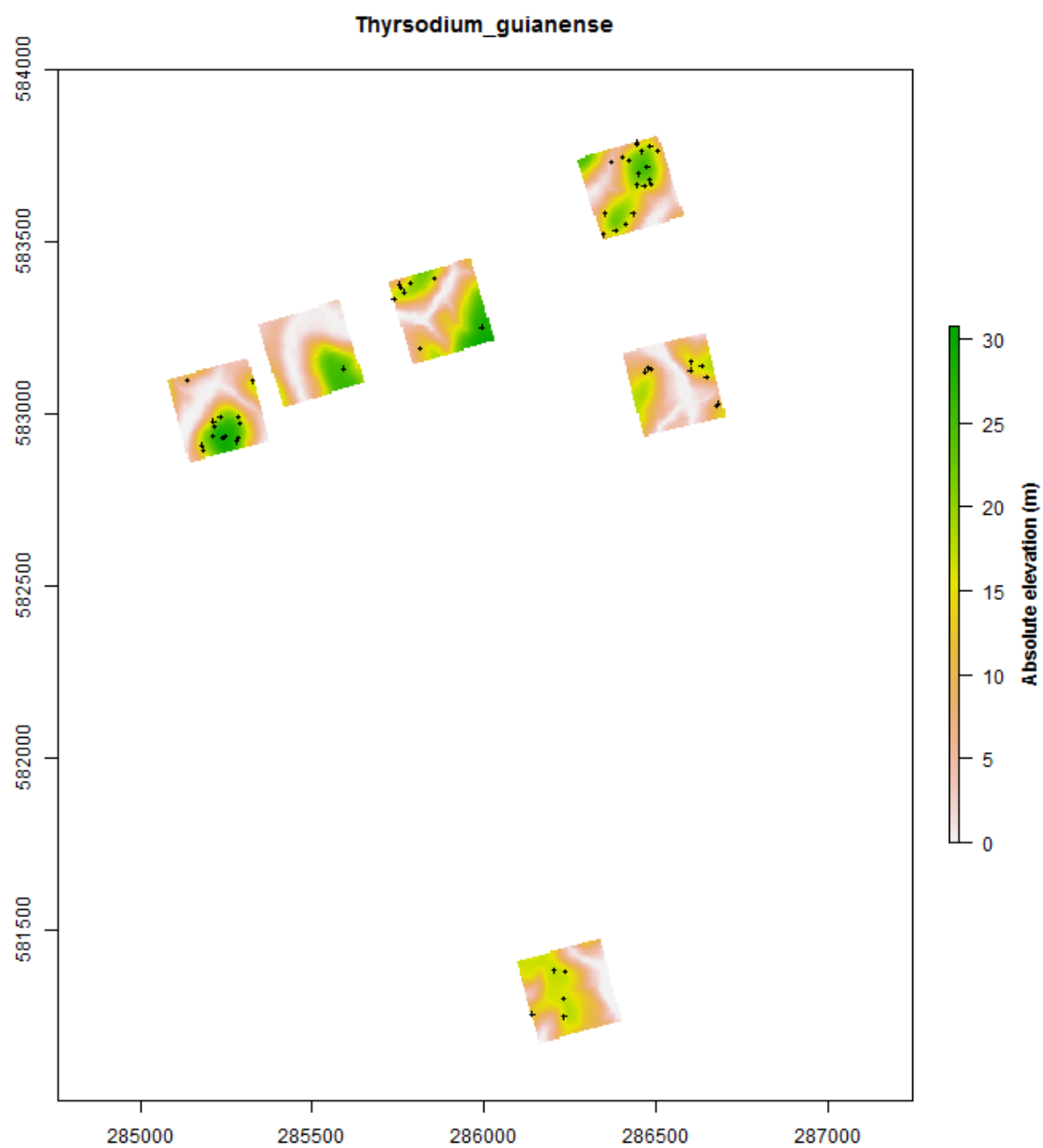


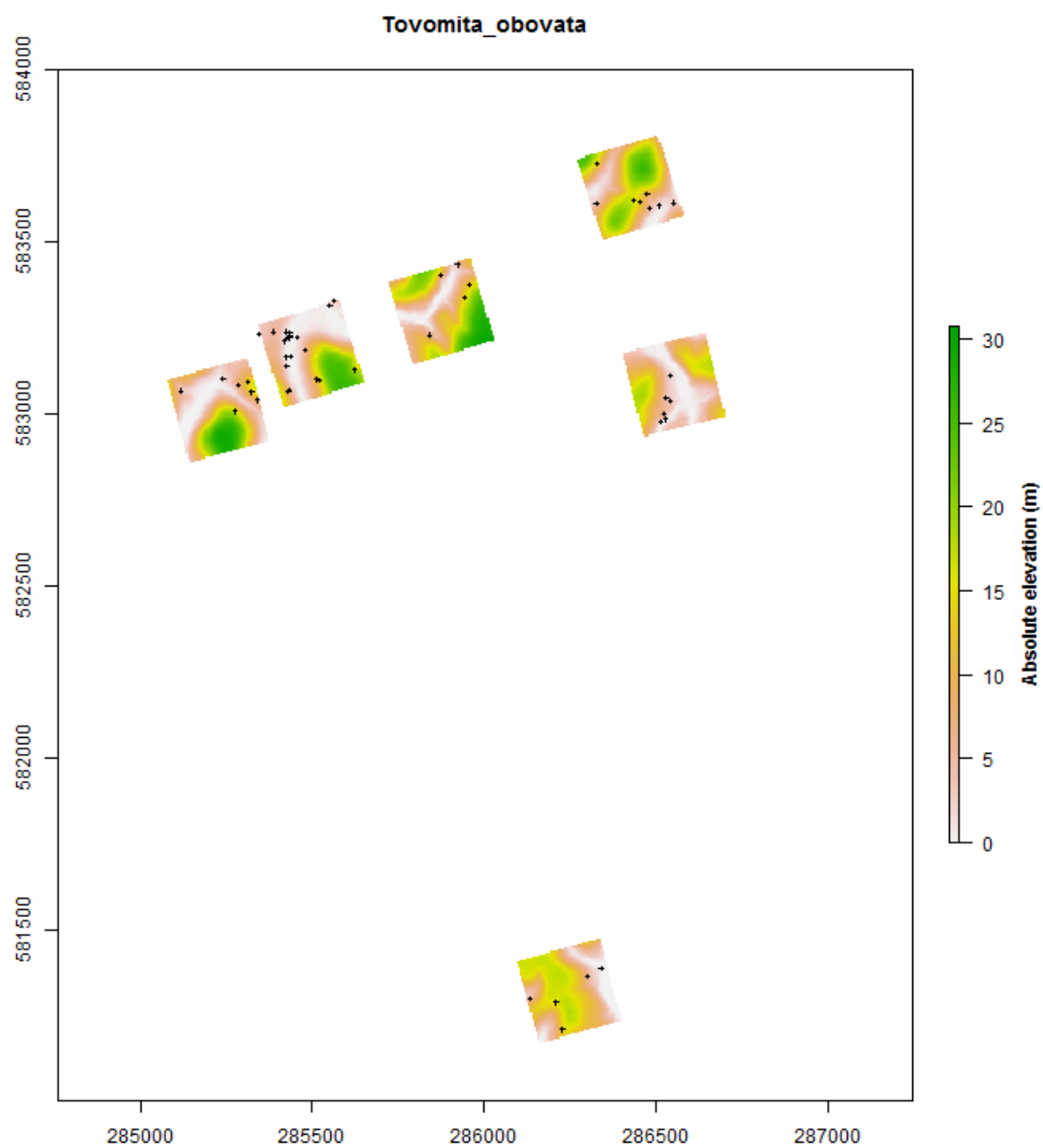


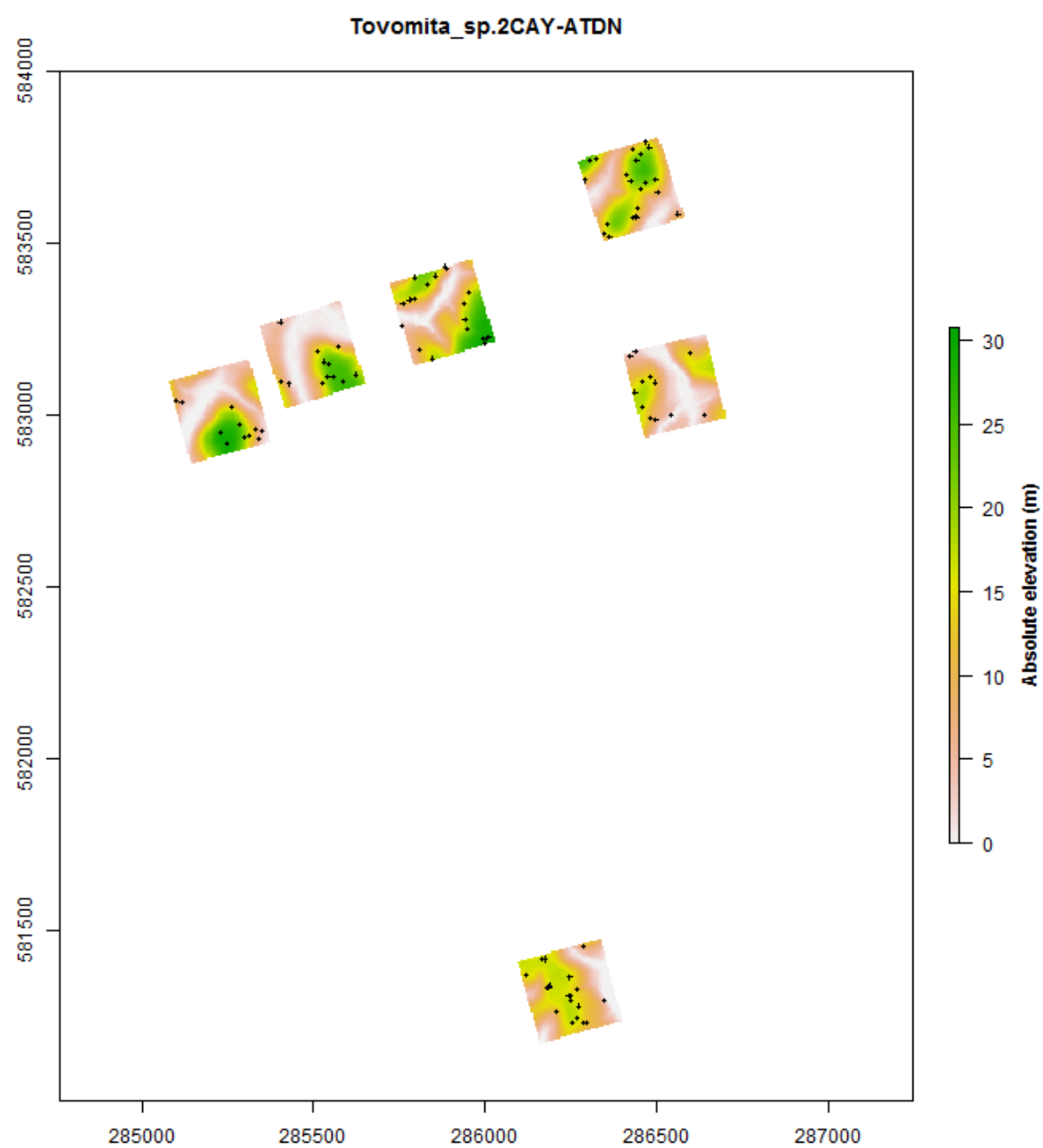


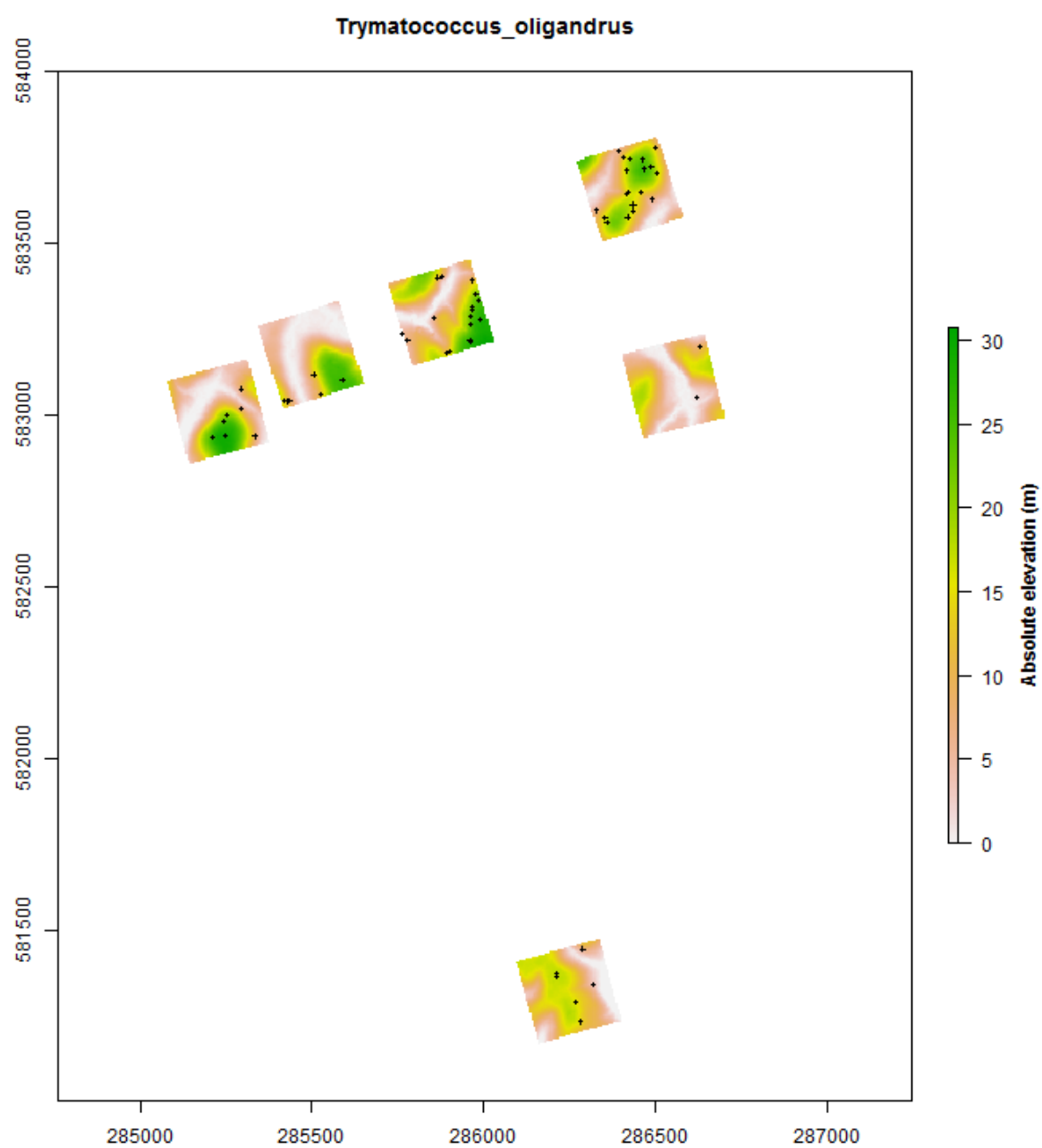


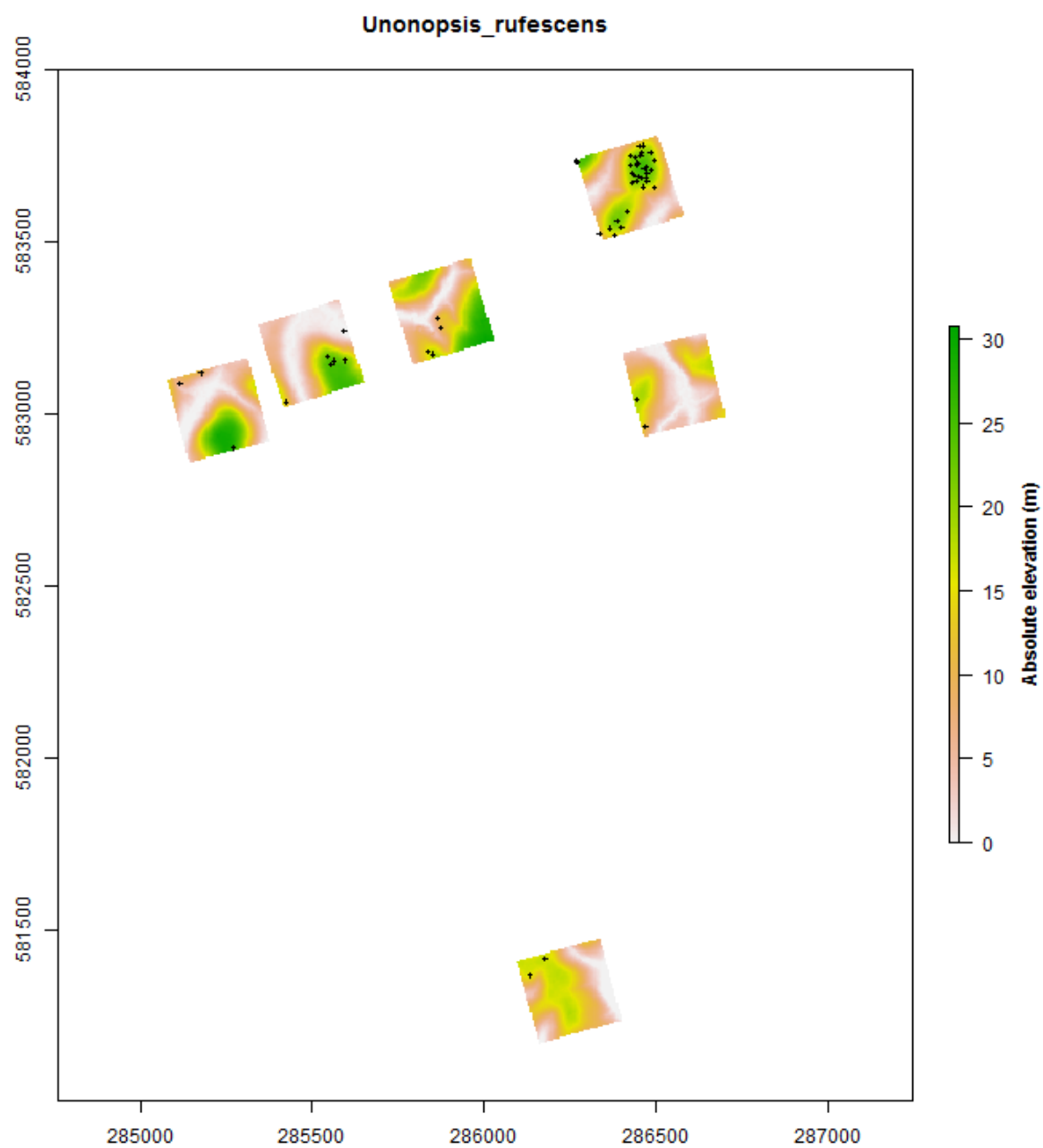


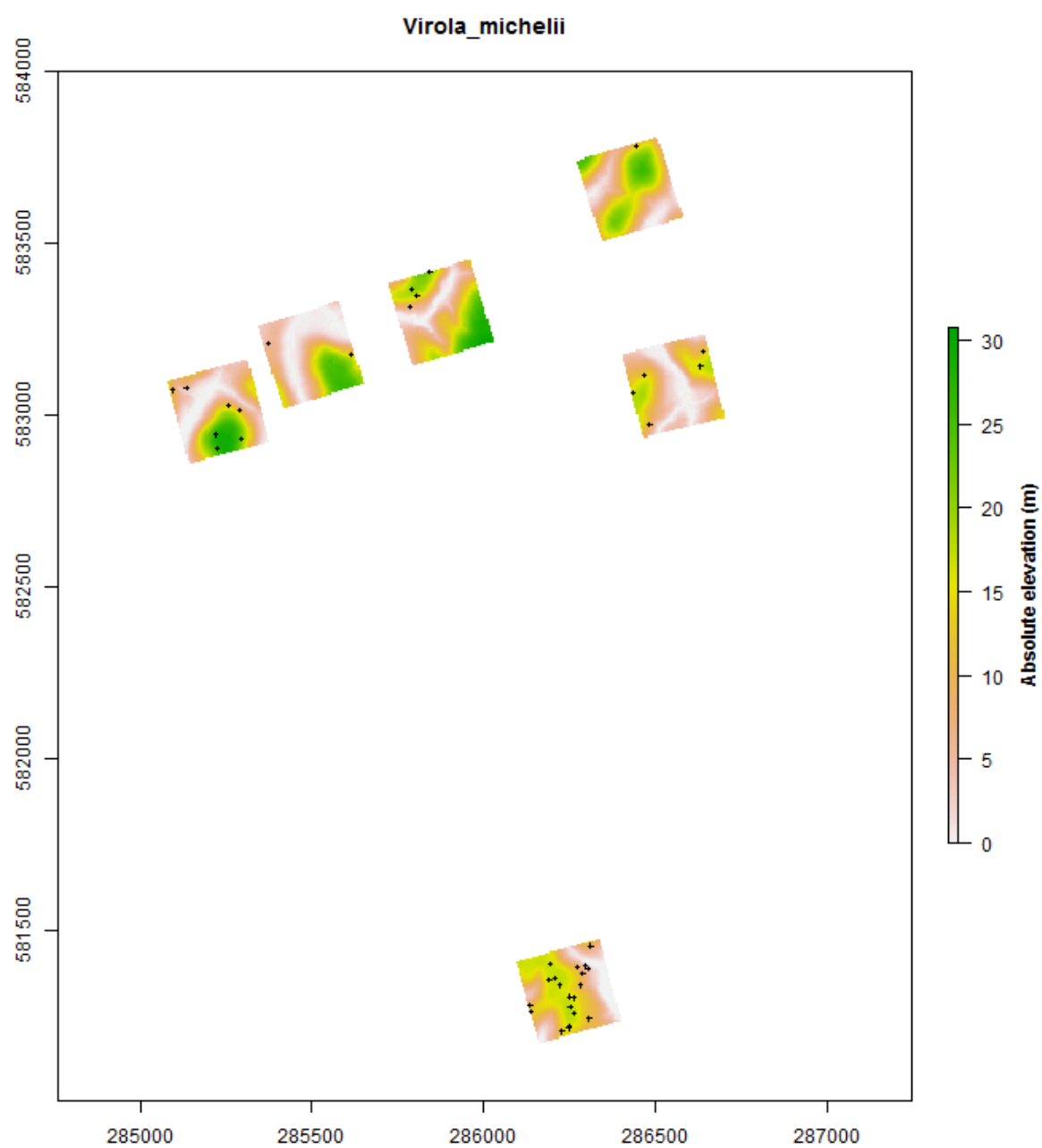


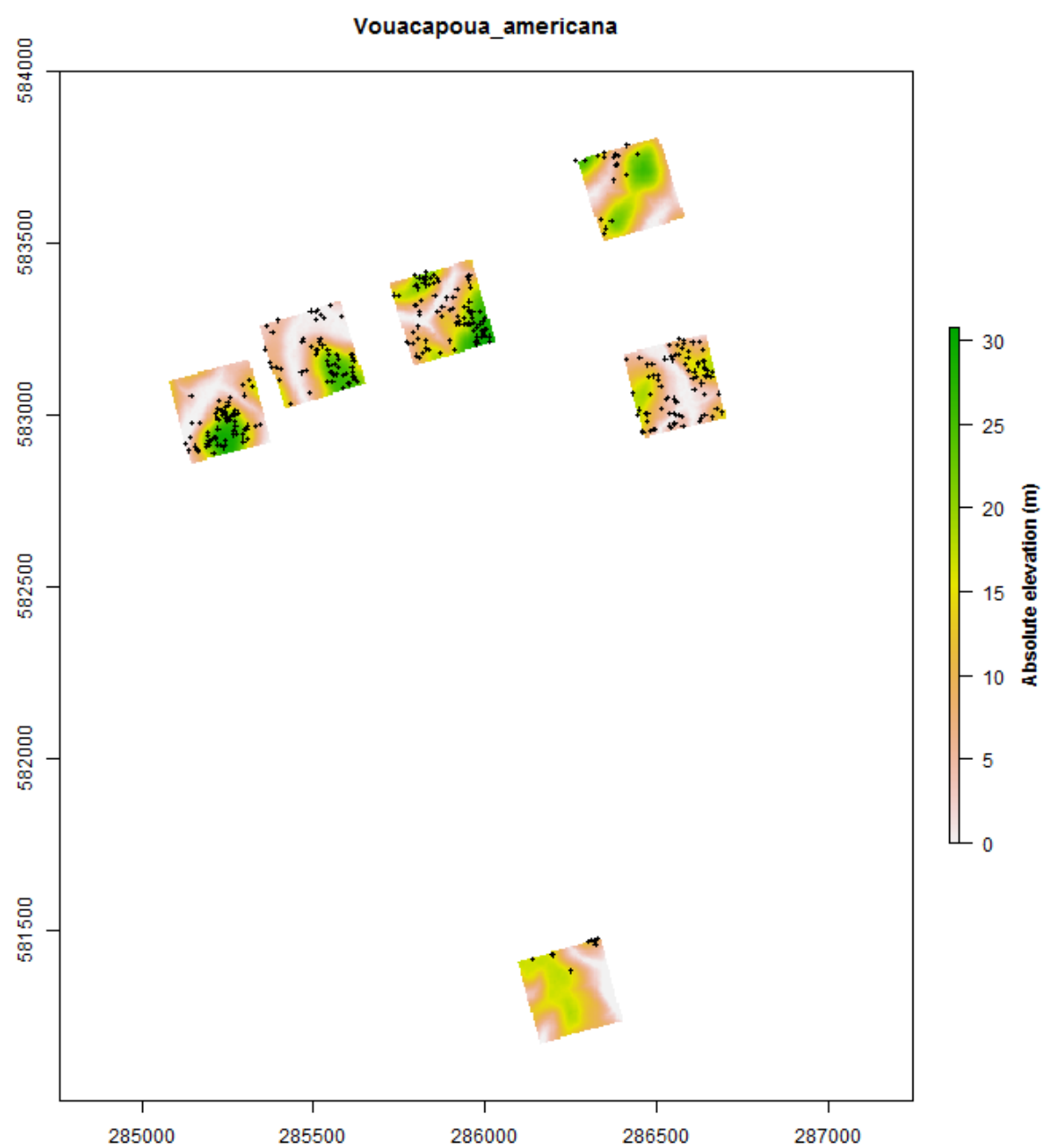






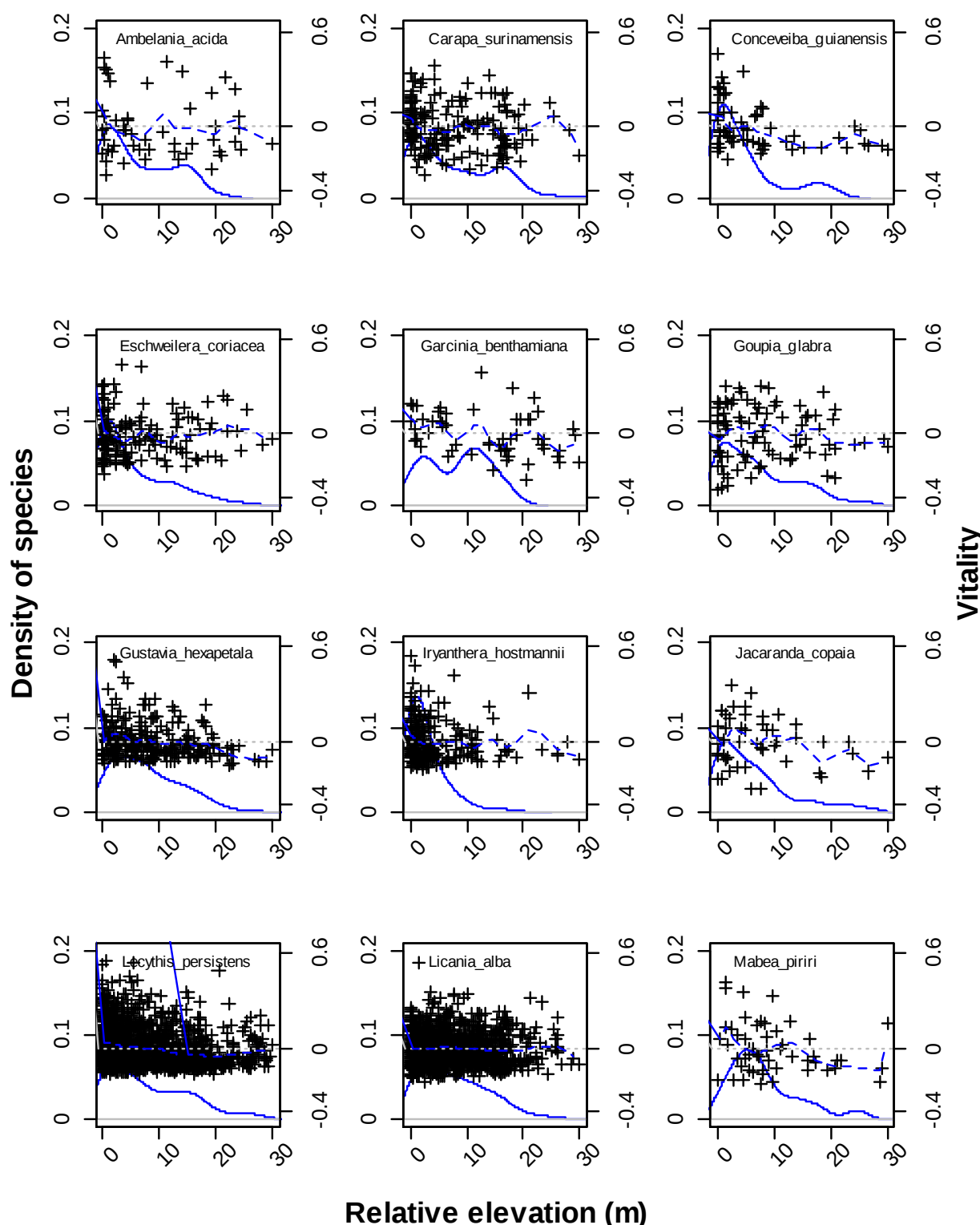


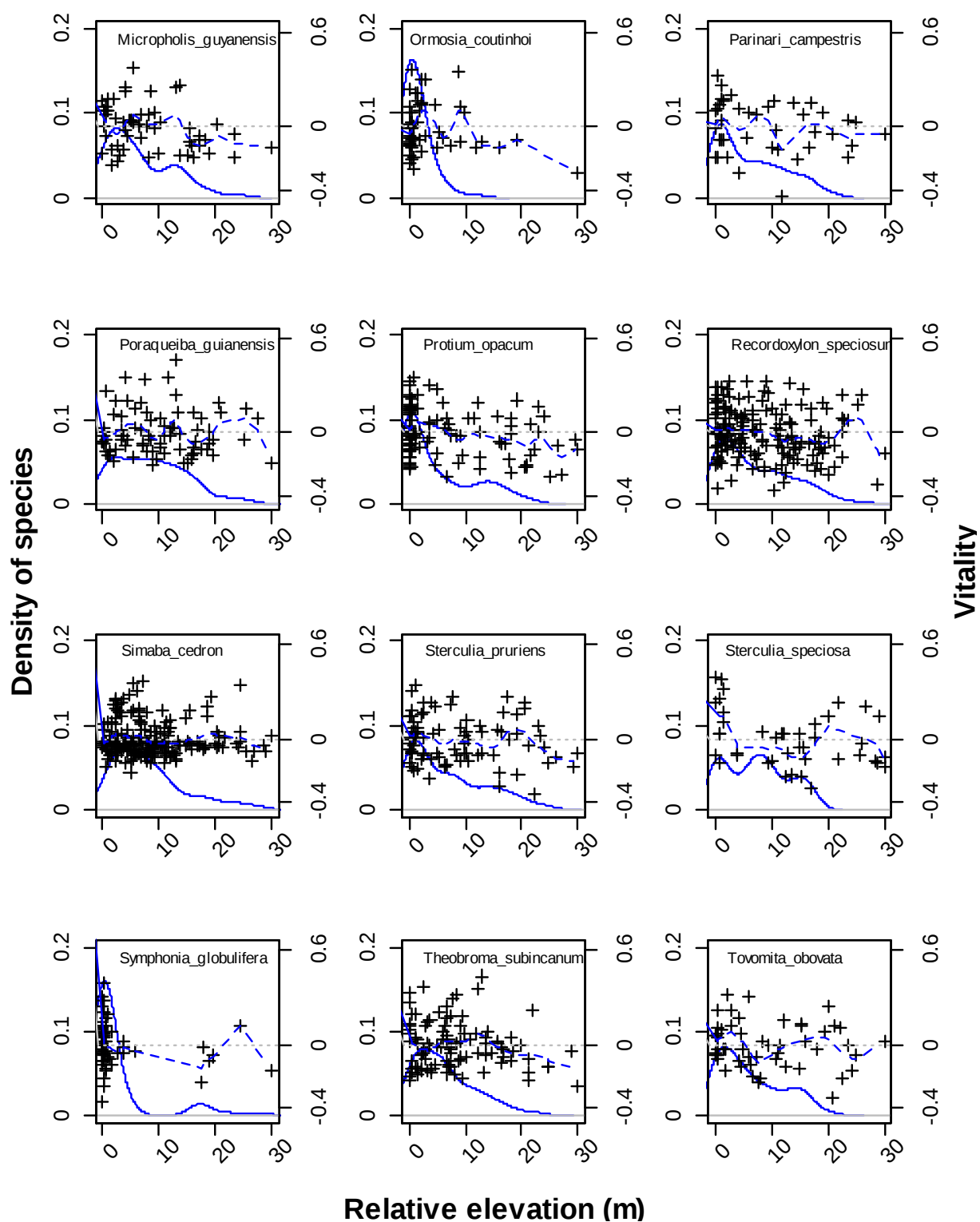


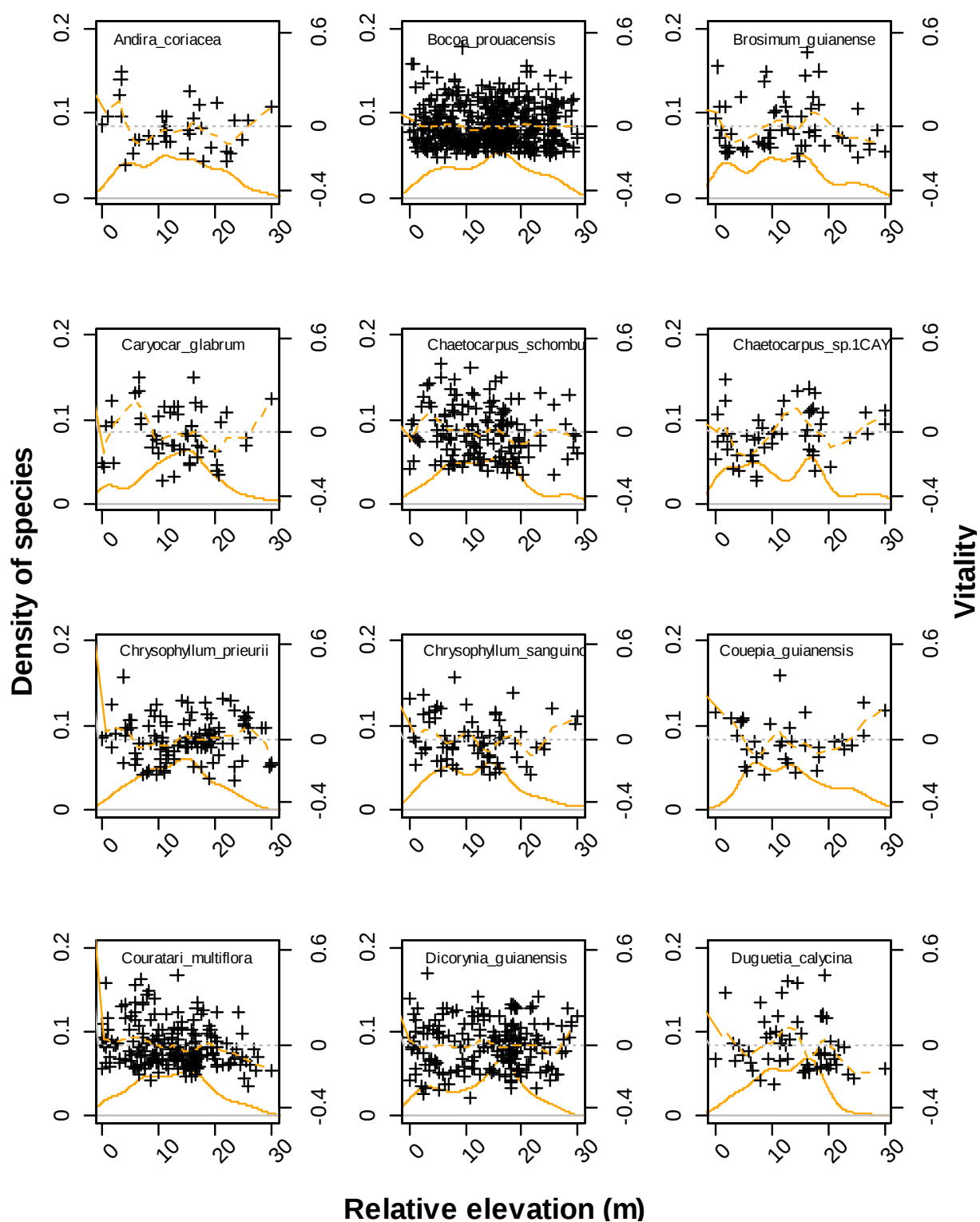


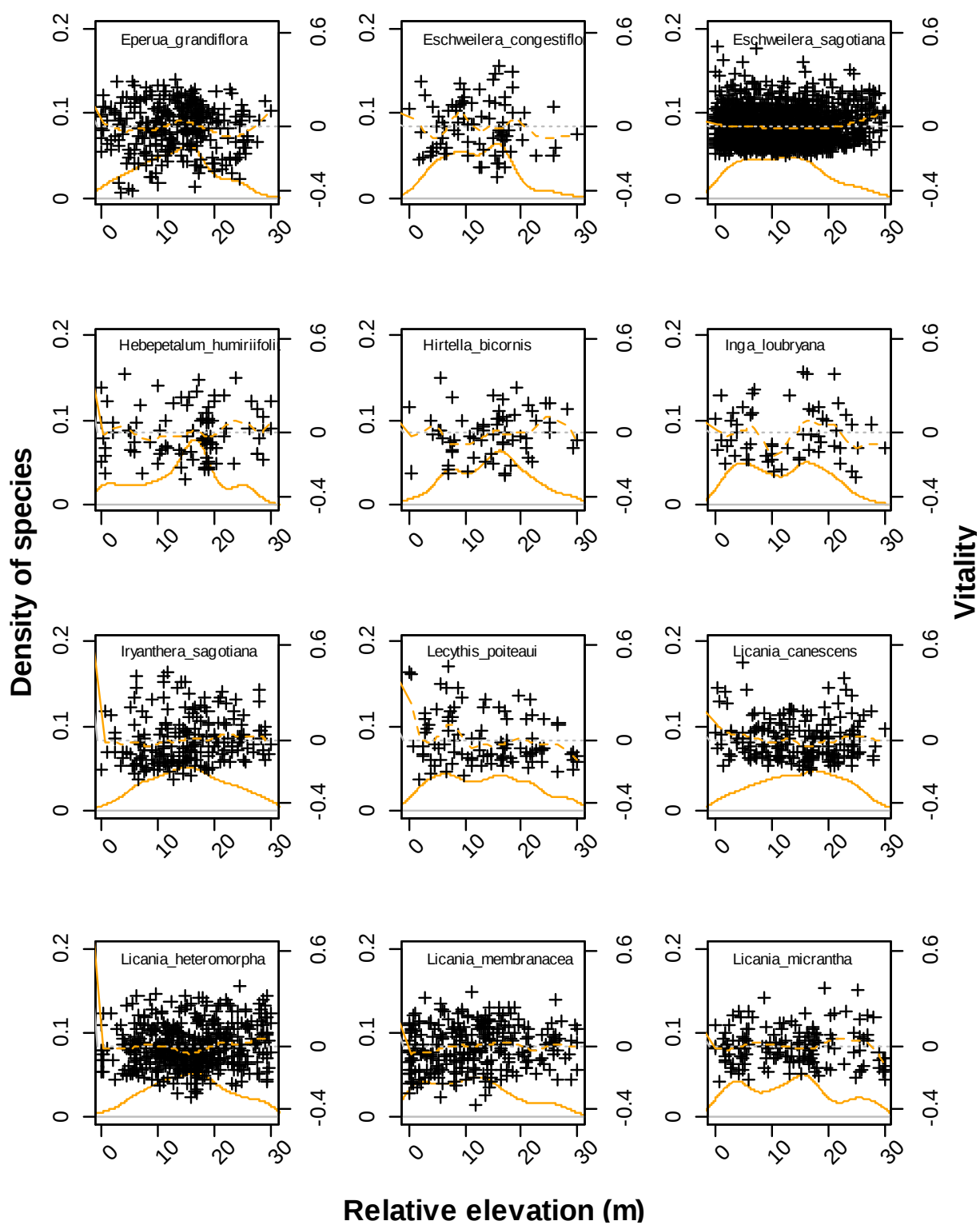
Annexes 2. Annexes du chapitre 3

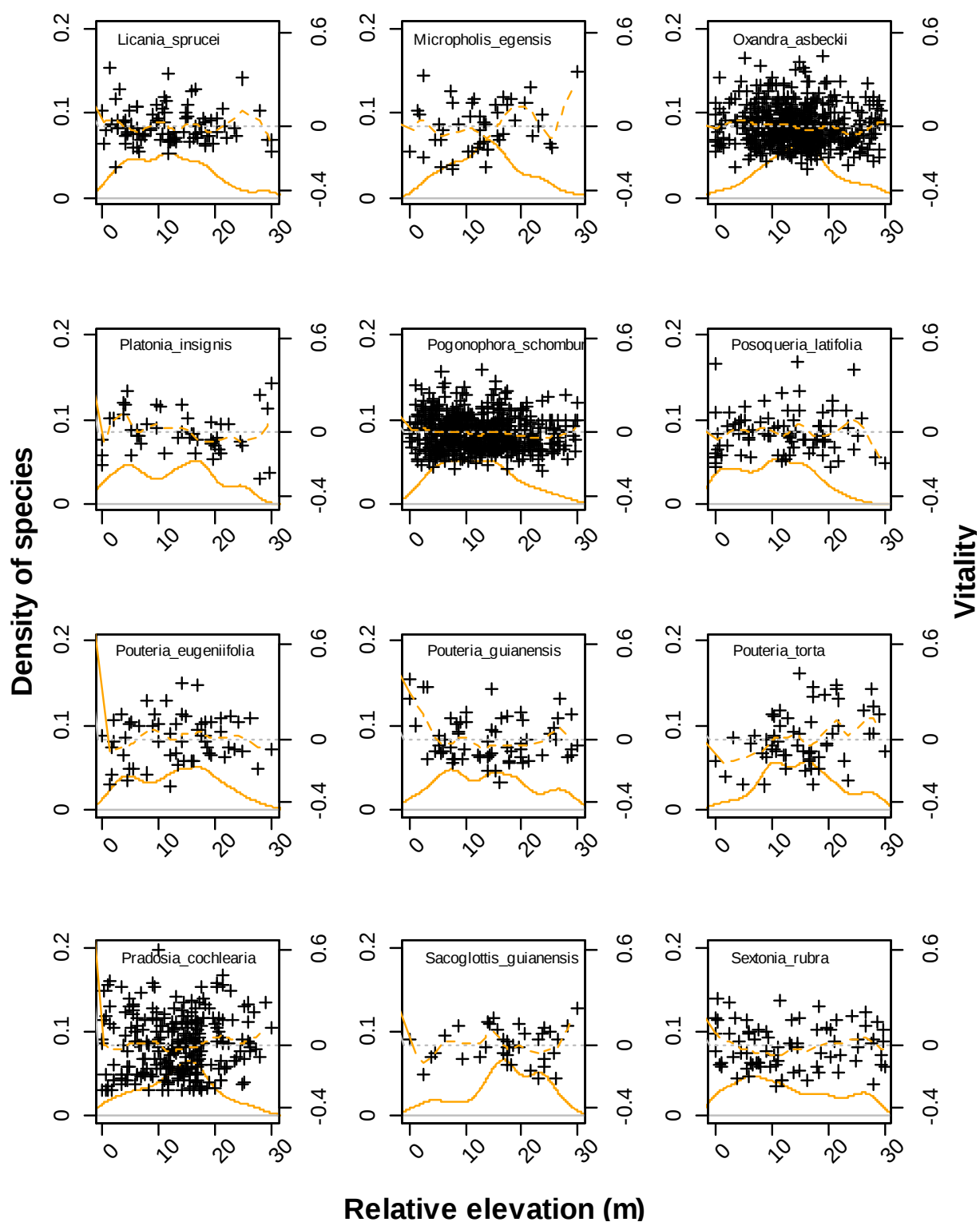
Abundance and vitality distributions for each species. We first presented species associated in abundance with seasonally inundated bottomlands (blue lines), then we presented species associated in abundance with plateaus (orange lines).

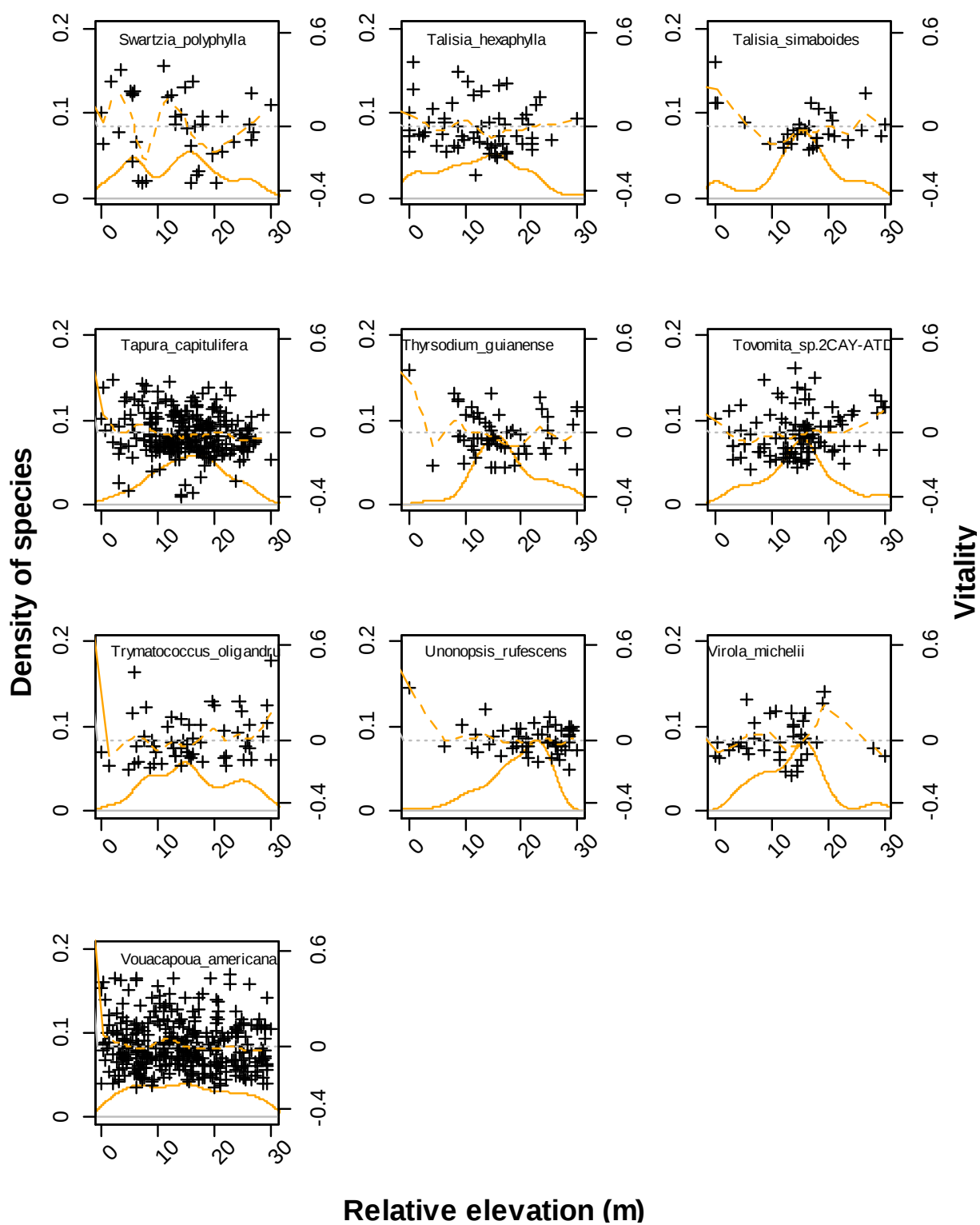








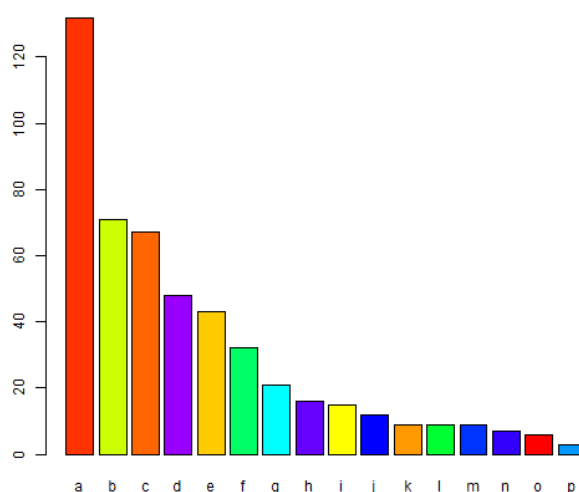




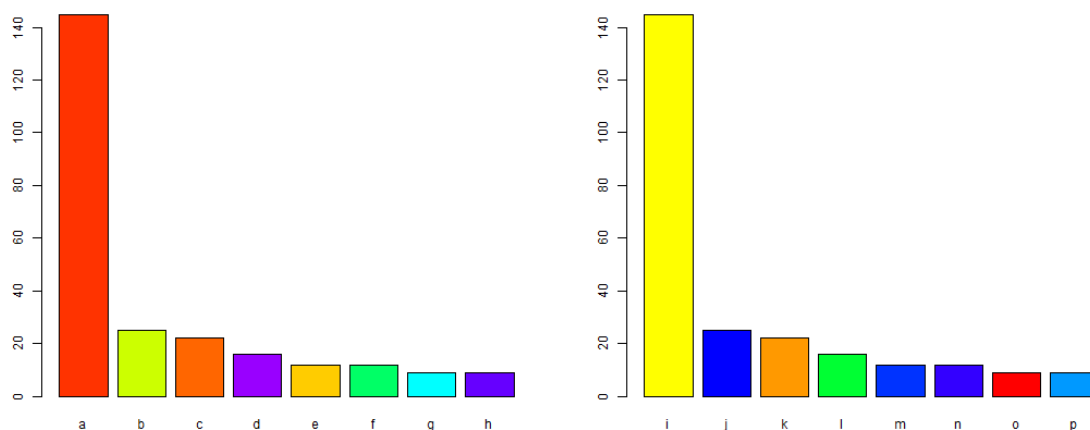
Annexes 3. Annexes du chapitre 4

Annexes 3-1. Point patterns simulations for the four major non-random assembly processes

Each simulation involved 500 trees belonging to 16 species, named by letters from “a” to “p” with their abundance distribution following log-normal distributions, within 1-ha square plot composed by two distinct habitats.

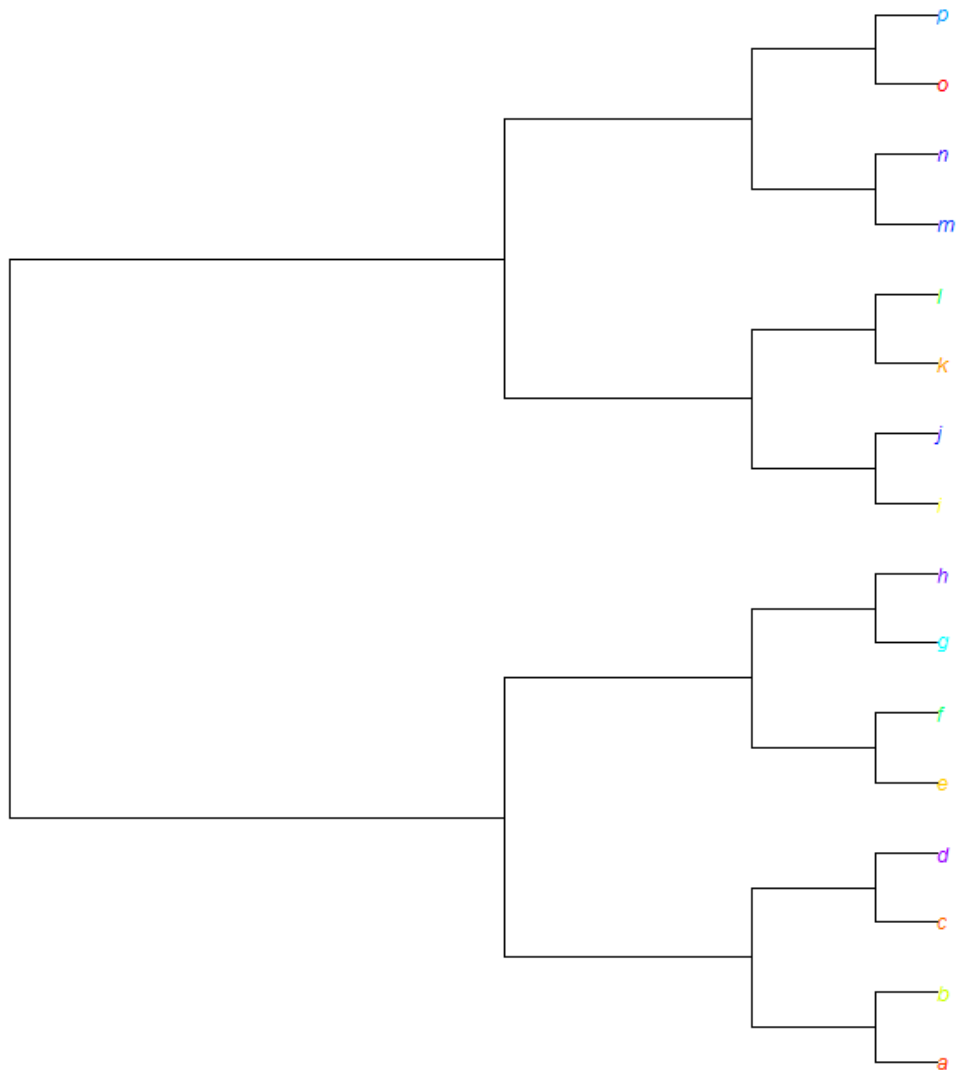


To simulate environmental filtering, we generated a reversed species frequency distribution according to each habitat. Because the alphabetic order provides information on the functional similarities, we arbitrary defined that the eight first letters of the alphabet (“a” to “h”) represent species with preference for habitat 1 whereas species corresponding to the following eight letters (“i” to “p”) represent species with preference for habitat 2.



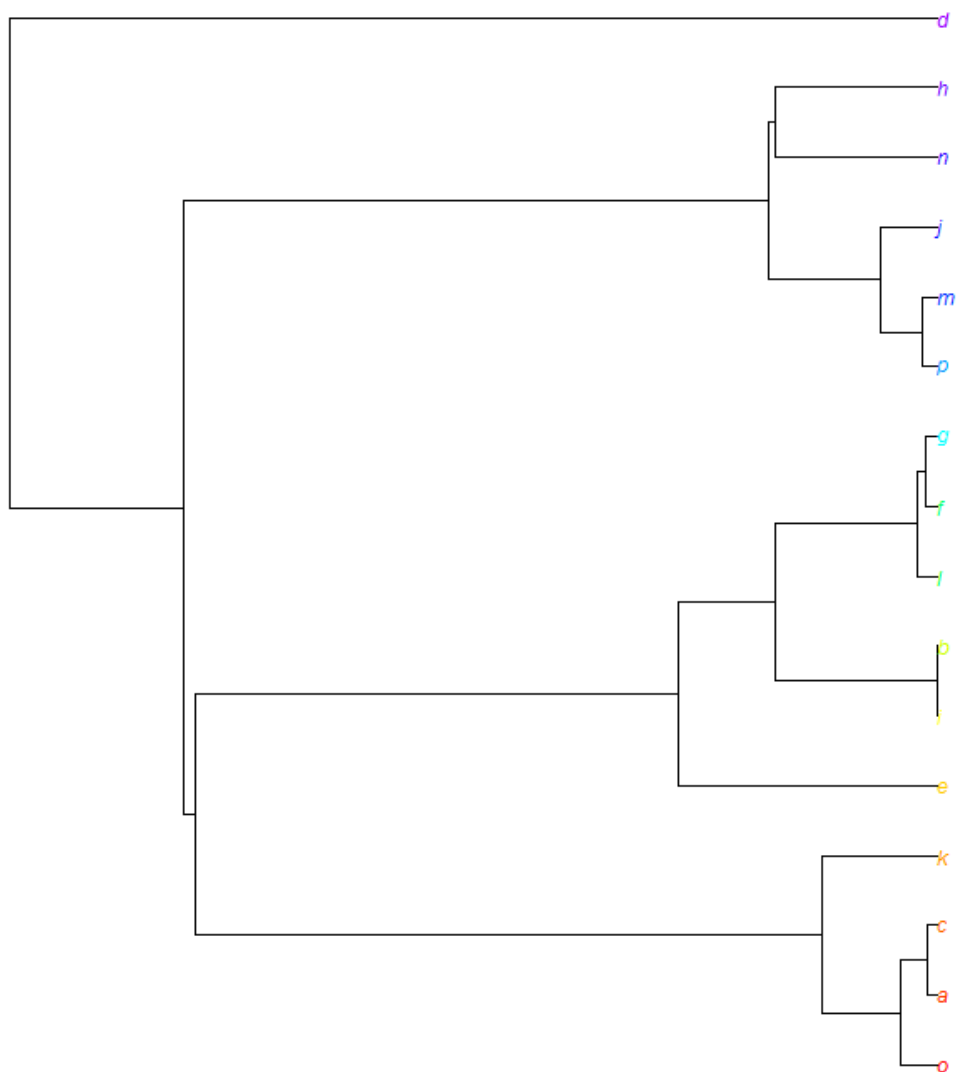
We constructed a functional tree as a regular and balanced tree of the 16 species studied with labels in alphabetic order, because it is easier to simulate environmental filtering.

Functional tree

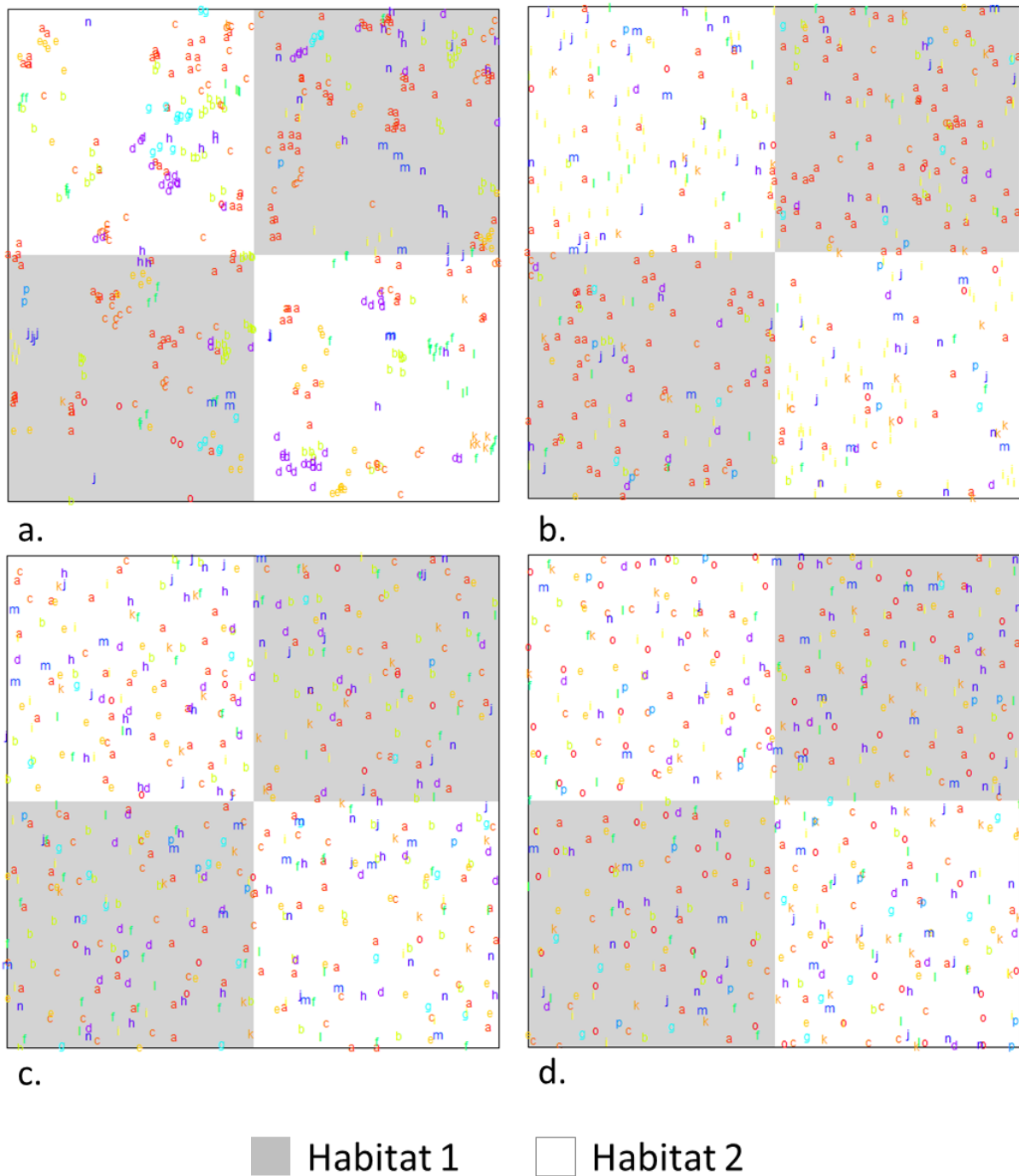


We constructed a phylogenetic tree as random coalescent tree of the 16 species studied.

Phylogenetic tree



We replicated hundred times each simulation, and we presented in this study the replica mean of each simulation. We present output maps from simulations of the four major non-random assembly processes separately: (a.) dispersal limitation, (b.) environmental filtering, (c.) competition and (d.) attacks by natural enemies.



Annexes 3-2. Delimiting homogeneous habitats

To define homogeneous habitats we used the spatial distribution of guilds of species that exhibit significant habitat associations, assuming that a functional group of species which have habitat preferences for the same environmental conditions, can inform us about the true limits of environmental zones as perceived by plants. Based on previous work (Allié *et al.* 2015), realized on the 94 most common species of the same six plots, we used relative elevation gradient to define two homogeneous habitats per plot (plateaus and seasonally inundated bottomlands), because this variable permitted us to discriminate two guilds of species with regard to the tolerance of species to soil hydrological and physico-chemical properties. Thus, we defined plateaus as areas with relative elevation from 8 m (Fig. A3-3.1, the lower quartile on the right boxplot) and seasonally inundated bottomlands as areas under 11 m (Fig. A3-3.1, the upper quartile on the left boxplot).

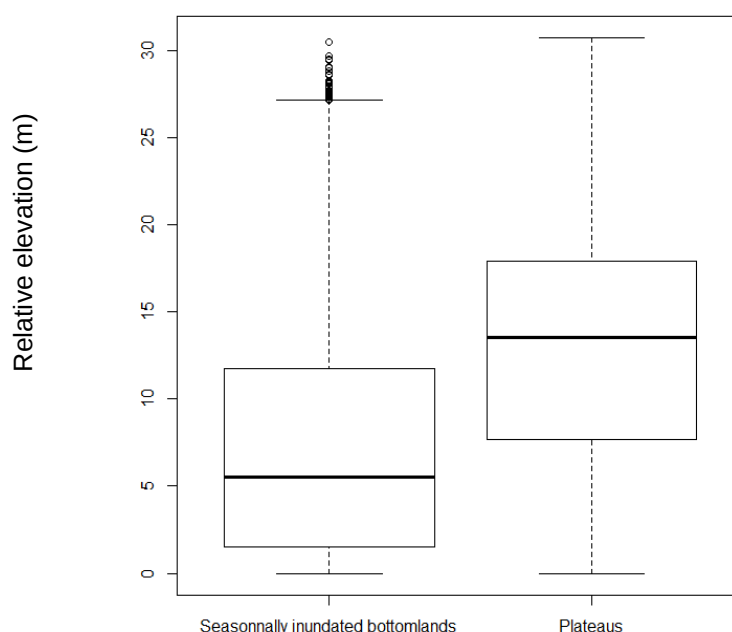


Figure A3-3.1.

Altitudinal distribution of species of two guilds. Guilds are based on previous work.

This definition of homogeneous habitats implies an overlap between polygons of each habitat (Fig. A3-3.2) which increases the surface area of each plot studied but we choose this definition of habitat because that reflects an ecological reality since the distribution of species of two guilds don't stop to a threshold value.

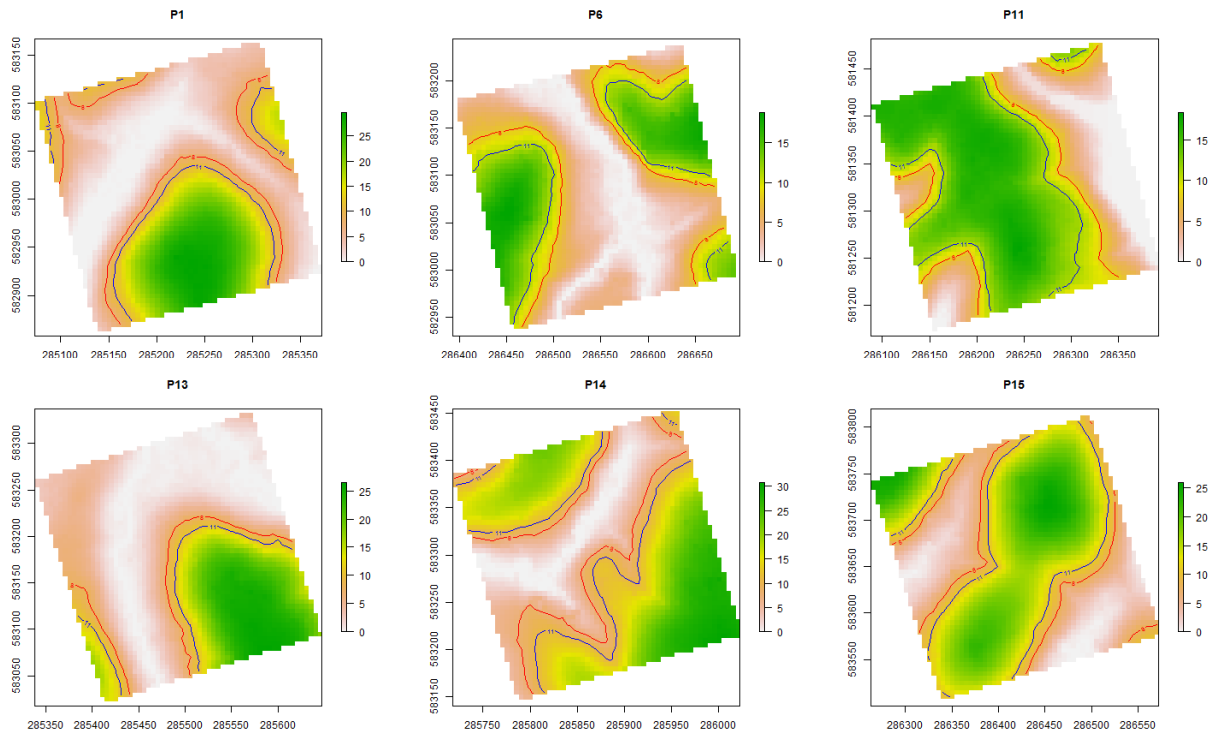


Figure A3-3.2.

Visualization of habitat's limits compared to relative elevation values on the six plot studied. Plateaus are defined as areas with relative elevation from 8 m (relative elevation above the red line) and seasonally inundated bottomlands as areas under 11 m (relative elevation under the blue line).

Then only large enough polygons of homogeneous habitat were retained to realized spatial analyses; for the six plot studied (P1, 6 11 13 14 and 15) we retained respectively 1, 2, 1, 1, 2 and 2 polygons of plateaus, and 1, 1, 3, 1, 1 and 2 polygons of seasonally inundated bottomlands.