Programme Ecosystèmes Tropicaux

Appel à proposition de recherche 2001

Critères d'évaluation de la biodiversité :
à quelles échelles ?

A-Récapitulatif du projet

• Titre du Projet :

Evaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise : prise en compte du substrat géologique, des sols et de la dynamique sylvigénétique.

• Mots-clés : Forêt tropicale humide ; Spatialisation ; Télédétection ; Diversité ; Arbres ; Groupes fonctionnels d'espèces, Fonctionnement du peuplement; Relations espèces-environnement ; Gradients écologiques.

• Responsable scientifique :

SABATIER Daniel, CR1, IRD
UMR AMAP
Boulevard de la Lironde, TA 40/ PS2, 34398 Montpellier Cedex 5
Tél : 04 67 61 75 24 Fax : 04 67 61 56 68 Mél : sabatier@mpl.ird.fr

• Organisme gestionnaire de crédits : IRD

• Budget prévisionnel total : 108 270,66 € TTC

• Participation demandée : 85 000,00 € TTC

• Durée : 30 mois

Résumé du projet de recherche

Cette proposition s'intègre dans un projet plus vaste, autour des mêmes équipes (phytoécologues, écophysiologistes, statisticiens, pédologues, télédétecteurs), d'analyse multi-échelles de l'écosystème forestier guyanais. Elle est complémentaire du projet « Approches structurale et fonctionnelle de la Variabilité spatiale de la Couverture forestière tropicale humide en Guyane française » accepté dans le cadre de l'ACI Ecologie Quantitative, auquel contribuent la plupart des membres du présent projet.

Elle vise, dans une première étape, à analyser et comprendre, à l'échelle d'une région naturelle (en l'absence de gradient climatique), l'influence de deux causes de variations de la diversité spécifique et fonctionnelle du peuplement forestier arborescent : le substrat géologique et pédologique, et l'intensité du régime de perturbations naturelles.

L'étude sera focalisée sur une localité (le secteur de Crique Plomb) où deux substrats géologiques voisins, le volcano-sédimentaire de la série Paramaca et les schistes de la série Armina, sont en contact. Cette proximité sera mise à profit, grâce à des méthodes d'échantillonnage et d'analyse statistiques novatrices, pour :

- étudier, pour la première fois sur le premier substrat géologique, le rôle des sols et des perturbations naturelles sur la diversité spécifique et fonctionnelle des arbres ;
- comparer ces résultats avec ceux que nous avons obtenus précédemment sur schistes au sein de la même région naturelle, pour, soit en déduire un éventuel rôle du substrat géologique, soit au contraire confirmer l'importance de caractéristiques pédologiques peu liées à la roche mère, telles que mode de drainage et fertilité azotée ;
- estimer la part de la diversité spécifique et fonctionnelle des arbres qui ne peut pas être expliquée par les facteurs du milieu (substrat, régime de perturbation), et qui pourrait relever, par exemple, d'effets de bordure et/ou d'une dérive aléatoire des peuplements ;
- mettre en relation, dans les différentes situations étudiées, les caractéristiques dendrométriques et physionomiques des peuplements arborescents avec les propriétés de la canopée visibles sur imagerie aérienne ou satellitale (rugosité, texture, patrons structuraux) ;

La réalisation de ces objectifs permettra de proposer une méthodologie pour évaluer, à l'échelle d'une région écologique de Guyane française, la part de la diversité des arbres qui est imputable à la structuration des milieux, et organisée en groupes floristiques et/ou fonctionnels. La combinaison de l'analyse phyto-écologique des données acquises au sol avec une analyse par télédétection devrait en outre aboutir à l'élaboration d'outils de spatialisation (cartographie) et de prédiction des variations spatiales de la diversité imputable au milieu sur de grandes surfaces. Ces méthodes et outils, d'intérêt aussi bien théorique pour les écologues, que pratique pour les gestionnaires, seront testés et validés, dans le cadre d'études ultérieures, sur d'autres zones de Guyane française et à d'autres échelles.

B-Description du projet

Justification du projet de recherche

1. Situation actuelle du sujet

Les forêts tropicales humides (FTH), par leur richesse biologique et structurale comme par leur emprise géographique et leur importante biomasse, jouent un rôle de premier plan dans les grandes questions sociétales que sont la conservation de la biodiversité, la gestion des ressources naturelles (ONU 1992) et les cycles biogéochimiques globaux (CNUED 1989). Or ce sont des écosystèmes dont la complexité pose aux écologues comme aux gestionnaires, des problèmes théoriques, scientifiques et techniques considérables.

L'analyse phyto-écologique (par ex. Daget & Godron 1982), qui cherche à mettre en relation des caractéristiques de la végétation (structure, composition) et des variables écologiques, a conduit à la formulation de nombreuses hypothèses quant à l'origine de la diversité des FTH (cf. Gimaret-Carpentier 1999, et ci-dessous). Malgré des avancées notables, dûes en particulier à la sophistication des méthodes d'analyse statistique (cf. Legendre & Legendre 1998), il n'existe toujours pas de théorie générale et unificatrice de la diversité spécifique qui ait un fort pouvoir prédictif aux différentes échelles d'observation. Ainsi, bien que certains modèles empiriques permettent d'extrapoler avec une relative fiabilité la richesse en espèces des FTH mesurée sur de petites parcelles (≤ 1 ha) à des surfaces un peu plus importantes (de l'ordre de 50 ha ; Colwell & Codigton 1994, Gimaret-Carpentier *et al.* 1998, Plotkin *et al.* 2001), il n'est toujours pas permis d'en tirer des conclusions aux échelles plus globales, pour lesquelles on ne dispose ni d'inventaires exhaustifs, ni de modèles explicatifs du rôle des facteurs environnementaux sur la diversité, ni même, pour certains de ces facteurs, de cartographies détaillées.

De même, si la diversité fonctionnelle (en termes d'acquisition et d'utilisation de l'eau, du carbone ou de l'azote) a été relativement bien caractérisée en Guyane Française (Guehl *et al.* 1998, Roggy *et al.* 1999a,b,c, Bonal *et al.* 2000a,b), le fonctionnement intégré du couvert forestier (la résultante du fonctionnement des espèces qui le composent) reste très peu connu et les outils permettant de le caractériser peu développés.

Le changement d'échelle nécessite d'identifier, de décrire et d'analyser quels sont, parmi les facteurs de diversité (spécifique ou fonctionnelle) ceux qui, étant spatialisables, permettent le passage d'une échelle à l'autre (du local au global, et inversement). Il requiert en outre la mise au point d'outils spécifiques (statistiques, télédétection) qui permettraient de spatialiser les connaissances (Whittaker *et al.* 2001) sur ces milieux complexes.

Parmi les différents changements d'échelle, le passage du local au régional est crucial. En effet, nombre de décisions concernant la gestion des FTH (utilisation, protection/ conservation) sont prises aux échelles intermédiaires (paysage, massif forestier), et devraient s'appuyer sur des outils de cartographie de la diversité à ces mêmes échelles. Or, ces outils n'existent pas car, jusqu'à présent, c'est seulement à l'échelle de la parcelle qu'ont été étudiées les relations entre la diversité végétale et les facteurs de l'environnement *a priori* spatialisables aux échelles intermédiaires.

Les plus importants de ces facteurs sont sans doute les variations du substrat pédologique et le régime de perturbations (naturelles ou anthropiques). Les relations sol-végétation ont été étudiées à l'échelle locale, notamment en Guyane (Sabatier *et al.* 1997, Paget 1999), mais les résultats obtenus sont pour le moment difficilement extrapolables, d'une part parce qu'ils ont été obtenus sur un seul substrat géologique (les schistes), d'autre part parce que ces relations, marquées en termes de structure des peuplements, le sont moins en termes de diversité spécifique. Il en est de même pour l'impact des perturbations sur la diversité spécifique : pour l'instant démontré à l'échelle de la parcelle (Molino & Sabatier 2001), il n'a pas encore été mis clairement en évidence en forêt naturelle aux échelles intermédiaires, faute de dispositifs

adéquats d'échantillonnage et d'outils permettant la caractérisation des régimes de perturbation à ces mêmes échelles.

2. Etude bibliographique commentée

2.1. De la courbe aire-espèces aux hypothèses déterministes de la diversité spécifique des FTH

Une des lois générales les plus anciennement établies en écologie postule un accroissement de la richesse spécifique avec la surface échantillonnée (Arrhenius 1921, Gleason 1922, Preston 1962). Si la courbe aire-espèces qui illustre cette relation se stabilise rapidement (dès quelques centaines de m^2) en forêt tempérée, elle augmente encore régulièrement au-delà de 50 ha en FTH (e.g. Condit *et al.* 1996, Gimaret-Carpentier *et al.* 1998). L'étude des variations spatiales des peuplements sous l'angle de la phytosociologie, qui identifie des types floristiques homogènes (Guinochet 1973), se heurte donc à de sérieuses difficultés, qui en ont limité l'application, par comparaison avec les zones tempérées, subtropicales ou tropicales sèches (Richards 1996). Ainsi, la difficulté à identifier des types floristiques, liée au peu de représentativité de relevés-échantillons trop réduits, n'a pas permis d'analyser facilement la manière dont évoluent la composition et la diversité des peuplements le long des cycles dynamiques ou des gradients environnementaux. Cependant, une mise en perspective des résultats, souvent fragmentaires, de l'analyse phyto-écologique des FTH amène à reconsidérer cette question.

Depuis le travail pionnier de Ashton (1964) à Brunei, l'approche phyto-écologique, basée sur l'analyse de données floristiques, structurales (distribution des diamètres, des hauteurs, etc.) ou sur une combinaison des deux, a permis d'identifier plusieurs types de facteurs à l'origine de l'hétérogénéité des FTH. Ces résultats ont conduit à la formulation de différentes hypothèses déterministes de la diversité des FTH, hypothèses qui couvrent une large gamme d'échelles spatiales et temporelles. Certaines relèvent de théories générales, d'autres ont été spécifiquement proposées pour rendre compte de la diversité des arbres en FTH. On peut tenter d'en faire une brève synthèse depuis les hypothèses qui s'appliquent à une échelle macroscopique jusqu'aux plus locales :

a) A l'échelle biogéographique, l'hypothèse des changements climatiques historiques est avancée comme moteur principal des mécanismes de spéciation à l'origine des variations régionales du potentiel floristique. Ainsi, la théorie, par ailleurs discutée, des refuges pléistocènes, postule une régression des massifs forestiers tropicaux au profit des savanes lors des dernières grandes périodes glaciaires et une recolonisation à partir de ces refuges, d'où l'existence apparente de zones de forte diversité spécifique et de fort endémisme en FTH (Prance 1982, Nelson *et al.* 1990). Pour les temps plus récents (moins de 10 000 ans), les travaux menés dans le cadre du programme Ecofit ont montré que les massifs forestiers tropicaux ne furent pas exempt de perturbations à grande échelle. La présence régulière de charbons de bois dans les sols atteste de périodes de paroxysme de ces perturbations dont l'écho pourrait encore apparaître dans la composition des peuplements (Charles-Dominique *et al.* 1998). En revanche, les variations du substrat géologique, du type de relief ou de la pluviométrie au sein des grands bassins forestiers sont rarement prises en compte, alors même qu'il existe à l'échelle régionale des modifications parfois profondes de la composition et de la diversité des peuplements (Sabatier & Prévost 1990, Brünig 1991, Van Rompaey 1993, Clinebell II *et al.* 1995, Terborgh & Andersen 1998, ter Steege *et al.* 2000).

b) A une échelle plus locale, et donc pour un même potentiel floristique, deux grandes théories sont en jeu pour tenter d'expliquer la diversité des FTH et ses variations :

1 - La théorie de la niche (MacArthur 1972) s'appuie sur l'hypothèse qu'une communauté en équilibre est composée d'espèces qui ont évolué ensemble suffisamment longtemps pour que la compétition interspécifique aboutisse à un partage des ressources. Ainsi, une communauté tendrait à inclure d'autant plus d'espèces que le spectre des ressources disponibles est plus grand. La diversité locale serait alors déterminée par les caractéristiques de l'habitat. Selon Grubb (1977), cette hypothèse pourrait expliquer le maintien d'un très grand nombre d'espèces dans les communautés végétales des milieux présentant la plus grande variété de micro-habitats, d'autant qu'il pourrait y avoir un ajustement fin des espèces aux variations de ces ressources (Tilman 1982). En FTH, les facteurs édaphiques sont considérés comme pouvant exercer une influence majeure sur la structure et la composition des peuplements à différentes échelles. Ceci a été vérifié de longue date pour des systèmes fortement contrastés (sols hydromorphes et innondables / terre ferme ; podzols / sols ferralitiques). Pour des systèmes moins contrastés, les propriétés physico-chimiques du sol, couplées à la topographie et au drainage, influencent la distribution de certaines espèces à méso-échelle (ter Steege 1993, Sabatier *et al.* 1997, Clark *et al.* 1998, 1999, Couteron *et al.* 2001 ; Pélissier *et al.* 2001) ou à l'échelle stationnelle (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998, Trichon 1997) mais semblent parfois avoir un faible pouvoir explicatif (Paget 1999). L'alimentation hydrique et minérale, liée au type de sol, agit également sur les paramètres structuraux du peuplement tels que la densité, la surface terrière ou la hauteur moyenne (Lescure & Boulet 1985, Paget 1999, Clark & Clark 2000). La théorie de la niche est à l'origine de nombreux autres modèles, notamment l'hypothèse "species-energy" (Wright 1983) qui postule que la richesse spécifique dépend de la quantité d'énergie disponible, mesurée pour les plantes par l'éclairement, l'évaporation potentielle ou la productivité primaire.

Une variante de la théorie de la niche, celle du non-équilibre ou "intermediate disturbance hypothesis" (Connell 1978) s'appuie sur une variabilité temporelle de l'habitat à une échelle locale (cf. Oldeman 1983) pour expliquer la diversité des FTH. Les chutes d'arbres, les glissements de terrain, les ouragans constituent des perturbations dont l'intensité, l'étendue et la fréquence sont variables. Ces perturbations, qui ont un caractère soudain et une localisation aléatoire, conduisent à l'apparition de motifs structuraux — mosaïque forestière (Aubréville 1938, Torquebiau 1986), éco-unités (Hallé *et al.* 1978, Oldeman 1990), organisation "en bulles" (Pascal 1995) — dont l'inventaire, la description et l'interprétation écologique sont encore incomplets. Ces motifs résultent de processus de recolonisation qui sont sous la dépendance des conditions micro-climatiques locales (énergie lumineuse incidente, humidité des sols, etc.) créées par les perturbations. Leur variabilité maintiendrait les communautés dans un état de déséquilibre vis-à-vis des conditions climatiques régionales, en empêchant la dominance des espèces les mieux adaptées et en autorisant le maintien d'espèces moins bien adaptées. Ainsi, la richesse spécifique serait maximale sous un régime de perturbations de fréquence et d'intensité moyennes (Huston 1979). Selon cette hypothèse, un régime de perturbations peu importantes pourrait expliquer l'existence de forêts tropicales monodominantes (Hart *et al.* 1989) ; la fréquence des chablis pourrait être à l'origine des différences de diversité observées entre les pentes et les replats (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998) ; l'augmentation progressive de l'intensité des perturbations naturelles et des traitements sylvicoles déterminerait d'abord un accroissement puis une diminution de la richesse floristique locale (Molino & Sabatier 2001).

2 – La théorie d'une dérive aléatoire. Pour certains auteurs, la théorie de la niche ne rend cependant pas compte de la coexistence en FTH d'un grand nombre d'espèces partageant, par exemple, la même niche de régénération (Hubbell & Foster 1986). Ces auteurs proposent une autre explication de la diversité locale des FTH, basée sur la constatation que le voisinage d'une espèce particulière est hautement imprévisible. La localisation des trouées étant aléatoire, ils en déduisent que ce qui importe avant tout pour une espèce, c'est de se trouver au bon endroit au bon moment ("recruitment limitation hypothesis"). La richesse

spécifique de la communauté serait en perpétuelle évolution, sous l'effet d'interactions complexes entre les facteurs biotiques qui déterminent la distribution spatiale des populations (extinction, immigration, dissémination, prédation), et d'une compétition intra et interspécifique généralisée entre les jeunes individus. En relation ou non avec les facteurs édaphiques et sylvigénétiques, ces facteurs modifieraient aléatoirement la richesse et la diversité du peuplement, d'où le nom de dérive aléatoire ou "community drift model" donné à cette théorie. Le modèle de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) qui prédit une mise à distance des jeunes individus d'une même espèce sous l'effet de l'action des parasites et prédateurs, viendrait appuyer cette hypothèse. Il pourrait également expliquer la formation d'agrégats spécifiques de tailles variables ou au contraire les distributions régulières, voire parfois erratiques observées en FTH (e.g. Riéra & Sabatier 1986, Forget 1990, Huston 1994, Forget & Sabatier 1997, He *et al.* 1997, Pélissier 1998, Forget *et al.* 1999). Enfin, Dunning *et al.* (1992) ont proposé l'existence d'interactions entre peuplements établis dans des "compartiments écologiques" voisins dans l'espace. En FTH, cet effet de bordure pourrait être important si, pour de nombreuses espèces, le lien avec le milieu n'est pas strict. Qu'il s'agisse de compartiments bien délimités (biotopes) ou de gradients, de tels processus pourraient gommer les effets de niche. La relation peu marquée observée par Paget (1999) entre composition floristique et substrat pédologique, dans l'étude du peuplement d'un système de couverture pédologique sur schistes, en Guyane, pourrait relever de ce type de processus.

L'inconvénient majeur de toutes ces théories est qu'elles sont très difficiles à tester simultanément à différentes échelles (Whittaker *et al.* 2001). Leur validation ou leur invalidation dépend largement de la stratégie d'échantillonnage — c'est-à-dire aussi bien du plan d'échantillonnage que des estimateurs — de la composition floristique et des facteurs écologiques. Il y a donc clairement un effort méthodologique à produire aussi bien sur le plan de l'évaluation et de l'analyse de la biodiversité que sur celui des outils de la spatialisation qui permettraient le changement d'échelle.

Dans un précédent travail (Molino & Sabatier 2001 ; projet SOFT 1996) nous avons montré qu'à l'échelle locale la dérive aléatoire (plus exactement la limitation du recrutement) ne supplantait pas l'effet des perturbations, comme proposé par Hubbel *et al.* (1999). Dans le présent projet : (i) nous mettrons à profit la configuration particulière de notre site d'étude principal pour faire la part, à méso-échelle, entre les variations de la diversité qui relèvent de la théorie de la niche (avec une attention particulière à la relation fertilité – diversité) et celles qui pourraient être dues à une dérive aléatoire de la composition spécifique ; (ii) nous comparerons les résultats obtenus pour la relation substrat – végétation dans ce site avec ceux de trois sites déjà étudiés afin d'identifier des constantes et de mesurer le poids d'une dérive (aléatoire ou biogéographique) sur cette relation ; (iii) nous rechercherons des indicateurs du niveau de diversité.

2.2. De la diversité spécifique à la diversité fonctionnelle : l'estimation du fonctionnement intégré d'un peuplement.

Le développement récent d'approches basées sur l'utilisation des isotopes stables (^{13}C et ^{15}N) ont permis d'élaborer des outils d'investigation des caractéristiques fonctionnelles des arbres, relatives à l'acquisition et l'utilisation des ressources du milieu. Ces approches ont été utilisées avec succès en Guyane en association avec des approches physiologiques ou écophysiologiques plus classiques (Bonal et al. 2000a,b, Roggy et al. 1999a,b,c). Ces outils, permettant de fournir une information fonctionnelle intégrée dans le temps sur un grand nombre d'individus (criblages), sont particulièrement adaptés à la mise en évidence de différences interspécifiques et au regroupement d'espèces sur des bases fonctionnelles concernant

l'acquisition et l'utilisation des ressources du milieu. Les regroupements fonctionnels d'espèces permettent une simplification rationnelle du fonctionnement d'écosystèmes complexes en vue de leur modélisation, tout en prenant en considération le rôle fonctionnel de la biodiversité.

Plus précisément, la composition isotopique en carbone ($\delta^{13}C$) des feuilles permet d'évaluer l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE = rapport photosynthèse/transpiration), ainsi que la discrimination isotopique du carbone à l'échelle du couvert, une variable qui est aussi potentiellement intégrable au niveau régional et qui a une signification importante pour la modélisation du cycle global du carbone (modélisation inverse, Ciais et al. 1995). De façon intéressante, la variabilité interspécifique de $\delta^{13}C$ a pu être associée aux différents types de dynamique de croissance des espèces et leur tolérance à l'ombrage, ainsi qu'à la tolérance à la sécheresse (Favrichon 1994, Bonal *et al.* 2000 a,b).

Des études antérieures à ce projet nous ont permis de définir un modèle de type bottom up (Bonal *et al.* 2000b) pour l'évaluation de la discrimination isotopique à l'échelle du couvert ($\Delta_{A,}$, une variable liée à la régulation des échanges gazeux de CO_2 et H_2O à l'échelle du couvert) à partir de l'établissement de la distribution de fréquence des valeurs de $\delta^{13}C$ des arbres à l'intérieur d'un peuplement et de leur surface terrière. Il s'agit maintenant d'utiliser ce modèle pour caractériser la variabilité du fonctionnement des peuplements en considérant l'ensemble des gradients environnementaux (substrat géologique, type de drainage) et floristiques rencontrés sur les sites étudiés. Ce modèle renseigne sur le fonctionnement du couvert supérieur seulement. Même si les arbres du sous-bois contribuent faiblement aux échanges gazeux avec l'atmosphère, en raison du faible éclairement dans le sous-bois, un modèle permettant d'estimer le fonctionnement global de l'écosystème serait plus approprié. La litière fraîche au sol intègre l'ensemble des feuilles du peuplement; ainsi, l'estimation du $\delta^{13}C$ de la litière fraîche au sol pourrait être considérée comme une bonne estimation du $\delta^{13}C$ du peuplement.

Si la source de carbone est unique pour la plante (CO_2 de l'air), les sources d'azote sont multiples : N_2 de l'air, ammonium, nitrate du sol principalement. L'identité isotopique des différentes sources d'azote du sol est conditionnée par la valeur isotopique de ce sol qui elle-même est une résultante de son histoire et de son activité biologique. Il semble donc possible d'établir une relation entre la valeur $\delta^{15}N$ de l'azote du sol et le type de sol étudié. Ainsi, le $\delta^{15}N$ pourrait être utilisé comme un indicateur de type de sol (e.g. valeur élevée dans un milieu ferallitique, faible pour un podzol).

Les activités biologiques permettant la transformation de l'azote organique en azote minéral accessible à la plante et la transformation de l'azote minéral en azote gazeux génèrent des discriminations isotopiques entre les différentes formes azotées. L'augmentation du $\delta^{15}N$ observée entre la litière et l'azote organique du sol sous-jacent pourrait être due à une perte importante d'azote par dénitrification (après une minéralisation rapide des formes labiles apportées par les feuilles).

Dans un premier temps nous nous proposons ici de tester l'hypothèse variation $\delta^{15}N$/ dénitrification pour pouvoir, dans un deuxième temps, utiliser ces variations comme indicatrices de perte d'azote dans les différents milieux étudiés.

Quand on considère la nutrition azotée des arbres, les mesures de composition isotopique en azote ($\delta^{15}N$) sur les feuilles de la canopée, couplées à celles de leur concentration en azote peuvent être un moyen d'identification des sources azotées utilisées (air, sol, Roggy *et al.* 1999a, b, c). Nous avons pu démontrer que les variations de $\delta^{15}N$ de 2 espèces modèles (*Dicorynia guianensis* et *Eperua falcata*) étaient dues au fait que l'une avait une préférence pour le NH_4^+ et l'autre, pour le NO_3^- (programme SOFT 1999).

La comparaison systématique en différents sites des valeurs isotopiques de ces deux arbres peut nous renseigner sur la capacité des sols à offrir deux niches nutritionnelles (NH_4^+, NO_3^-)à l'ensemble de la végétation.

Nous nous proposons donc d'établir :

- la relation entre le $\delta^{15}N$ du sol et le type de sol considéré ;
- un indicateur de perte d'azote par comparaison $\delta^{15}N$ litière/$\delta^{15}N$ sol
- la présence conjointe ou non des deux sources (nitrate et ammonium) par la mesure isotopique des deux plantes modèles.

Ainsi, dans le milieu naturel que représente la forêt primaire de Guyane, les $\delta^{15}N$ des sols, des litières et des plantes modèles pourraient être pris comme des indicateurs de la fertilité chimique et du fonctionnement des sols.

2.3. Les méthodes d'évaluation de la biodiversité

La notion d'indice de diversité est ancienne et a été introduite par Fisher *et al.* (1943). Elle a pour but d'enrichir la simple mesure de la richesse spécifique par des informations concernant la distribution de fréquence des espèces. Ainsi, on peut trouver dans la littérature toute une collection d'indices de diversité (e.g. Magurran 1988) — parmi lesquels les célèbres indices de Shannon (1948) et Simpson (1949) — dont les propriétés statistiques d'estimation sont assez bien connues (e.g. Colwell & Codington 1994, Lande 1996, Gimaret-Carpentier *et al.* 1998). Les indices de diversité spécifique peuvent également être utilisés pour estimer la diversité fonctionnelle, en remplaçant les espèces par les modalités des grandes fonctions (nutrition, reproduction, etc.; e.g. Tilman *et al.* 1997). Par ailleurs, le travail de Whittaker (1960) a permis d'intégrer l'analyse des gradients de végétation en phyto-écologie, dans un concept général de décomposition de la diversité. L'idée initiale, exprimée de manière détaillée dans Whittaker (1972), était que les variations de diversité spécifique dans un écosystème pouvaient être reliées aux variations du spectre des ressources disponibles (théorie de la niche). Ainsi, la diversité alpha, ou diversité intra-habitat, reflète la quantité de ressource disponible pour une communauté au sein d'un habitat donné. La diversité bêta, ou diversité inter-habitats, exprime la manière dont la composition spécifique varie le long des gradients environnementaux (de topographie, de perturbation, etc.). C'est en quelque sorte une mesure de la dissimilarité entre habitats. La diversité gamma mesure la dissimilarité entre les communautés. La relation implicite entre diversité et échelles spatiales a parfois amené une certaine confusion, car les échelles de variations du spectre des ressources disponibles diffèrent selon le type d'organisme auquel on s'adresse. Les composantes alpha, bêta et gamma de la diversité n'en restent pas moins étroitement liées aux échelles de perception locale, intermédiaire (paysage) et régionale (Whittaker *et al.* 2001).

Les concepts de Whittaker ont rapidement trouvé un écho méthodologique dans les méthodes d'ordination multivariées des relevés de végétation (e.g. Gauch 1973, Noy-Neir & Whittaker 1977). Cependant, et malgré quelques tentatives intéressantes (ter Braak 1983, Thioulouse & Chessel 1992), les potentialités de l'analyse multivariée pour l'évaluation de la biodiversité ont longtemps été négligées. Cette constatation et les développements récents de nouvelles méthodes d'analyse multivariées (Chessel & Gimaret-Carpentier 1998, Gimaret-Carpentier *et al.* 1998b, Gimaret-Carpentier 1999), nous ont conduit a proposer un cadre général d'analyse des relations espèces-environnement qui unifie ordination des relevés floristiques et mesure de diversité (Pélissier *et al.* 2001b). Notre approche se base sur la notion de table d'occurrences spécifiques, qui est une formulation générale pour des données d'origines diverses, dès lors qu'une dénomination taxonomique (nom d'espèce ou de groupe d'espèces), peut être affectée à un individu particulier, ce qui est généralement le cas en foresterie (l'individu statistique élémentaire est l'arbre et non pas un relevé comme dans le cas de données en présence-absence). Cette formulation inhabituelle permet : (i) de lier formellement l'inertie de la table d'occurrence spécifique avec différentes mesures de diversité, notamment la richesse (nombre d'espèces) et l'indice de Simpson ; (ii) de décomposer ces mesures en une part expliquée (bêta-diversité) et une part non expliquée (alpha-diversité) par les variables environnementales dans le cadre général de l'ordination sous contrainte (ACP et AFC sur Variables Instrumentales ; Rao 1964,

Sabatier *et al.* 1989) ; (iii) de définir des stratégies d'analyse complémentaires qui mettent plutôt l'accent sur les espèces rares ou les espèces communes (Couteron *et al.* 2001) ; (iv) de compiler dans une même analyse des données d'origines diverses, issues d'herbiers, de relevés exhaustifs dans des parcelles de référence ou d'inventaires basés sur des échantillons (par exemple des quadrats) indépendants, cette dernière possibilité présentant un intérêt tout particulier pour étudier les changements d'échelle.

Parallèlement, les différents plans d'échantillonnage de la diversité qui ont été testés sur les jeux de données des sites expérimentaux, notamment en Inde et en Malaisie (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998) montrent qu'un échantillonnage par "clusters", (i.e. par petits groupes d'individus de taille constante et spatialement indépendants), permet une estimation plus précise de la diversité globale que des parcelles de grande dimension, pour un effort d'échantillonnage réduit.

2.4. Les outils de la spatialisation

Pour des raisons essentiellement liées aux difficultés d'échantillonnage en FTH, l'étude des structures spatiales de la biodiversité dans ce type de milieu a jusqu'à présent privilégié les échelles locales (parcelles, transects) et phytogéographiques, notamment à partir de la compilation de données d'herbier (e.g. Gimaret-Carpentier 1999) ou d'inventaires locaux qui ne leur étaient pas dédiés à l'origine (Gentry 1982, 1988, 1992, ter Steege *et al.* 2000). L'exploration des échelles intermédiaires, comme les relations entre les différents niveaux d'observation nécessitent de développer des approches spatialisées (Nelson *et al.* 1990, Molino *et al.* 1998), c'est-à-dire des méthodes de caractérisation et d'analyse multi-échelles permettant d'appréhender l'écosystème sur de grandes surfaces. Dans ce contexte, un couplage entre une analyse phyto-écologique et par télédétection est tout à fait souhaitable, et l'idée de les coordonner est soutenue par de grands programmes internationaux (GCOS 1996, GOSSP 1997). Deux possibilités sont alors envisageables :

a) Le développement récent des outils de la télédétection haute résolution, comme le radar, le laser ou les photographies aériennes, fournit une palette d'outils qui permettent d'aborder l'étude des canopées forestières avec une très forte intensité d'échantillonnage (Weishampel *et al.* 1996). En faisant ce choix, on fait l'hypothèse implicite que la canopée apporte des informations pertinentes sur le peuplement sous-jacent et ses déterminants. On distingue alors : (i) L'analyse spectrale des informations liées aux propriétés physiques de la végétation. Très efficace pour discriminer les espèces (Thomasson *et al.* 1994) ou estimer la biomasse (Proisy 1999) des forêts tempérées, elle est en revanche limitée en FTH par la complexité floristique et le désynchronisme phénologique (Gillison 1992), par les variations climatiques susceptibles de modifier l'état physiologique des arbres (Laumonier *et al.* 1994) et par la forte densité des couverts (Wu & Stralher 1994). (ii) L'analyse structurale basée sur les propriétés géométriques (diamètre, forme, densité) des couronnes des arbres qui forment la canopée. Ainsi, les photographies aériennes ont depuis longtemps été utilisées pour estimer la distribution des diamètres ou la biomasse des FTH (Swellengrebel 1959, 1965, Francis 1966, Versteegh 1974), ou plus récemment, pour l'identification d'espèces émergentes de la canopée (Clément & Guellec 1974, Myers 1982, Trichon 2001). L'analyse numérique d'images digitales (Haralick 1979) fournit également de nouvelles méthodes de caractérisation de la texture des canopées forestières à partir de documents de télédétection haute résolution. Ces méthodes ont pour but de modéliser le signal sous forme de fonctions mathématiques décrivant l'organisation spatiale des canopées (taille des couronnes et des trouées ainsi que la distribution dans l'espace de ces deux éléments). Très pertinentes pour l'analyse des végétations tropicales sèches (e.g. Couteron *et al.* 2000, Couteron 2001, Couteron & Lejeune 2001), ces méthodes offrent des potentialités intéressantes pour les FTH (Couteron 2001b, Mouren 2001, Ollier 2001).

b) L'écologie des paysages (e.g. Lefeuvre & Barnaud 1988, Zonnerveld & Forman 1989, Godron 1994) repose sur une segmentation hiérarchique et multi-échelle du territoire sur des critères à la fois déterminants pour la couverture végétale et aisément spatialisables. Ces facteurs correspondent généralement à des variables du milieu physique, telles que la pluviométrie, le substrat géologique ou la topographie. L'approche est devenue assez courante ces dernières années, par exemple dans l'étude des grands massifs forestiers canadiens (Gerardin & Ducruc 1990, Robitaille & Saucier 1996), mais reste assez peu utilisée pour les FTH. En ce sens, le travail de Paget (1999) en Guyane est exemplaire. Cet auteur distingue 5 niveaux de perception du territoire guyanais d'extension spatiale décroissante : (i) les ensembles géologiques ; (ii) les régions et sous-régions naturelles définies par croisement des informations géologiques, climatiques et biogéographiques ; (iii) les unités géomorphologiques déterminées par l'analyse des formes du relief ; (iv) les unités de modelé définies par les différentes situations topographiques en liaison avec les types de sols ; (v) enfin les stations correspondants aux sites faisant l'objet de relevés de terrain. La segmentation se fait à partir de documents cartographiques (climat, substrat géologique, topographie) et de l'interprétation de documents de télédétection optique, radar ou laser à différentes résolutions.

   Les nombreux travaux de pédologie menés sur les schistes du site expérimental de St Elie (e.g. Humbel 1978, Guelh 1984, Fritsch *et al.* 1986, Grimaldi & Boulet 1990, Grimaldi *et al.* 1994), ont permis de mettre en évidence une dynamique de transformation des couvertures ferrallitiques par érosion mécanique et chimique. Ainsi, différents stades d'évolution hydrologique, structurale et géochimique des horizons superficiels des sols ont pu être caractérisés le long d'une toposéquence, puis cartographiés afin d'être corrélés à la structure dendrométrique et floristique du peuplement (Lescure & Boulet 1995, Sabatier *et al.* 1997, Pélissier *et al.* 2001). Les travaux de Paget (1999) et Freycon (2001) confirment ces résultats sur les schistes des sites de Crique Plomb et Counami.

   En effet, des travaux initiés en collaboration avec des géologues du BRGM sur le site de Crique Plomb (Truffert 1999, 2000) ont montré que le signal radiométrique du Potassium, croisé avec la topographie, pouvait être un élément de caractérisation des profils d'altération des cuirasses ferrallitiques (Freycon & Paget 2000) et donc de cartographie des formations pédologiques superficielles (Thèveniaut & Truffert 2001).

D'autre part, la confrontation des données phyto-écologiques (bases de données de terrain) et des données de télédétection nécessite une réflexion sur les méthodes d'analyse des structures spatiales. L'intérêt de l'analyse des structures spatiales a été ressenti très tôt en écologie (Hill 1973) et a conduit à la mise au point de nombreuses méthodes (voir Dale *et al.* 2001 pour une revue). Pourtant, beaucoup d'entre elles n'ont fait l'objet d'applications courantes que par rapport à des unités primaires d'échantillonnage (parcelles de terrain, transects de terrain ou aéroportés, images numériques de télédétection), à l'intérieur desquelles sont enregistrées des variables physiques (e.g. rayonnements réfléchis) ou biologiques (e.g. densité d'individus, abondance des espèces). L'idée de construire une typologie d'unités primaires à partir de leurs structures spatiales internes n'a pratiquement jamais été envisagée (voir néanmoins Couteron 2001 ou Ollier 2001). De plus, les relations entre les différentes méthodes restent obscures et leur utilisation empirique, sans référence à un cadre théorique général. Pourtant, le concept d'ordination multi-métrique intègre les principales méthodes quantitatives de caractérisation des structures spatiales (Chessel 2001), chacune étant vue comme une famille particulière de métriques permettant l'analyse du tableau échantillons x variables à une échelle donnée. Cette approche autorise la construction de typologies alternatives en termes d'unités primaires, de variables et d'échelle (métriques). Elle constitue une perspective de développements méthodologiques, auxquels participe notre équipe (S. Ollier thèse en cours), tout à fait novatrice pour l'étude des changements d'échelle de structure de la végétation.

3. Articulation avec les programmes régionaux, nationaux et européens

3.1. Projets récents achevés

• Programme SOFT : Structure spatiale des écosystèmes forestiers guyanais : Les mailles de la diversité et la gestion de l'espace (GIP ECOFOR 1996-1999). Evaluation de l'impact de l'exploitation forestière et des traitements sylvicoles sur l'évolution de la diversité spécifique des arbres en forêt guyanaise.

• XIème CPER Guyane : Projet d'analyse multi-échelles du couvert forestier Guyanais (D. Sabatier et V. Freycon, GIS Silvolab Guyane 1999-2000). A contribué à l'analyse des couvertures pédologiques et de la végétation du site de Counami.

• Projet BRGM : Démonstration de l'utilisation d'un levé géophysique aéroporté à la détermination des relations sol-végétation. Application en Guyane (Convention IRD-BRGM 2000).

3.2. Projets en cours

• ACI Ecologie Quantitative **:** Approches structurale et fonctionnelle de la Variabilité spatiale de la Couverture forestière tropicale humide en Guyane française **(J.-M.Guehl).**
Ne prend pas en compte les variations du subtrat géologique comme facteur de variation de la diversité des peuplements. Il ne s'agit pas d'une approche multi-échelle.

• XIIème CPER Guyane : Contrat CPER Ecophysiologie 1 : Responsable : Damien BONAL. "Caractérisation de la biodiversité fonctionnelle des espèces de la forêt tropicale guyanaise et de leur évolution à long terme, à l'aide des outils isotopiques".

• Caractérisation de l'écosystème forestier par approche géomorphologique et pédologique (Cirad-forêt, programme Forêt Naturelle). Il s'agit de la mise en œuvre sur le site de Counami d'une segmentation géomorpho – pédologique dans le cadre d'une approche multi-échelles.

• Réseau Diversité Guyano-Amazonien : animé par H. ter Steege (Georgetown, Guyana). Echange de données et collaboration pour l'analyse de la diversité des forêts amazoniennes (voir ter Steege *et al.* 2000)

• Projet BRGM : Méthode géophysique au service de la cartographie numérique 3D. Cartographie des formations superficielles (BRGM 2000-2003).

3.3. Projets en cours de montage

• XIIème CPER Guyane : Caractérisation des formations forestières. Analyse multi-échelles des couverts forestiers guyanais deuxième phase (GIS Silvolab Guyane). Prise en compte de l'effet d'un gradient climatique.

Plan de recherche détaillé

1. Objectifs, aspects innovants et résultats attendus

1.1. Objectifs

Cette proposition s'inscrit dans l'un de nos axes principaux de recherche, qui vise à définir une méthode d'évaluation multi-échelles de la biodiversité végétale des FTH.

Nous proposons, dans le cadre du présent projet, de tester au voisinage de la limite entre deux régions géologiques de la Guyane française et au sein de l'une de ces régions, l'hypothèse suivante :

Il est possible d'isoler et d'estimer séparément l'influence de deux causes de variation de la diversité spécifique et fonctionnelle du peuplement arborescent : le substrat (géologique et pédologique) et le régime sylvigénétique.

Concrètement, il s'agit :

(i) de mesurer l'effet du substrat sur la composition spécifique et la diversité fonctionnelle des arbres en comparant des situations géologiques et pédologiques plus ou moins contrastées au sein d'une même localité (élimination des effets biogéographiques) ;

(ii) d'évaluer la stabilité des relations substrat-peuplement observées entre localités différentes (intégration de possibles effets biogéographiques) ;

(iii) de confirmer (ou d'infirmer) aux échelles locales et du paysage le lien entre perturbations et diversité spécifique récemment validé à l'échelle locale sur le site de Paracou ;

(iv) de mesurer l'impact de la fragmentation des compartiments écologiques sur la relation milieu-diversité (spécifique et fonctionnelle). En d'autres termes, nous voulons estimer dans quelle mesure la composition floristique d'une unité géologique (ou pédologique, ou sylvigénétique) est influencée par le potentiel de régénération issu d'unité(s) voisine(s) ;

(v) d'établir un lien entre diversité spécifique et propriétés de la canopée décelables par télédétection (rugosité, texture, patrons structuraux), à partir des relations entre composition floristique et caractéristiques physionomiques et dendrométriques des peuplements.

La généralisation de ces résultats, à différents types de substrat et à différentes échelles de perception du milieu, permettrait : (i) de décomposer la diversité en une part organisée en fonction de la diversité des milieux et une part qui, sans pour autant être forcément aléatoire, relève d'autres déterminants (e.g. conditions historiques) ; (ii) d'utiliser les variables de milieu et de peuplement aisément spatialisables (à partir de documents cartographiques ou de données de télédétection) pour prédire, avec une certaine précision, la distribution spatiale de cette part organisée de la diversité sur des surfaces plus larges que ne le permettent les relevés de terrain.

1.2. Aspects innovants

Les aspects innovants de notre approche résident dans :

(i) la mesure de la relation substrat-végétation dans un contexte spatial peu fragmenté permettant d'isoler les effets de niche écologique et de dérive ;

(ii) la confrontation multi-sites de l'analyse de cette relation ;

(iii) la mise en place d'un système d'échantillonnage stratifié sur les variables de milieu les plus déterminantes (en se basant sur les résultats de nos études antérieures ou en cours sur les sites expérimentaux guyanais) sur un dispositif étendu ($\geq$ 2 000 ha);

(iv) la mise en œuvre de méthodes d'analyses numériques novatrices et adaptées pour estimer la part de la diversité qui peut être expliquée par les facteurs du milieu et en analyser l'organisation spatiale multi-échelle ;

(v) la combinaison d'une analyse phyto-écologique des données acquises au sol avec une analyse par télédétection, pour spatialiser efficacement les résultats et pouvoir prédire les variations spatiales de la diversité sur de grandes surfaces.

1.3. Résultats attendus

La réalisation de nos objectifs devrait nous permettre de proposer une méthodologie pour évaluer et cartographier, à l'échelle d'une région écologique de Guyane française, la part de la diversité qui est organisée car imputable à la diversité des milieux et structurée en groupes floristiques. Pour une échelle donnée, c'est en effet à partir des proportions relatives entre la diversité organisée (donc prédictible) et la diversité non organisée que les gestionnaires se doivent de raisonner leur action en matière de gestion des ressources forestières ou de définition des habitats de la faune. Néanmoins, l'approche proposée présente un intérêt méthodologique plus large, puisqu'elle pourrait être déclinée *mutatis mutandis* à une échelle plus vaste en considérant les variations biogéographiques de la diversité. En particulier, quelle que soit l'échelle, l'analyse pourrait être basée sur les mêmes techniques d'analyse numérique des données floristiques/écologiques et, plus précisément, sur les développements auxquels l'équipe a récemment contribué.

2. Sites et cas retenus

Une analyse géomorphologique et climatologique de la Guyane (Paget 1999) a permis d'identifier 5 ensembles géologiques majeurs et une trentaine de régions et sous-régions naturelles de 1 000 à 10 000 km^2. Notre projet propose :

a) d'établir un site d'étude principal dans un secteur écologique contrasté du point de vue des conditions de milieu et de structure dendrométrique du peuplement, situé de part et d'autre d'une limite géologique (schistes de la série Armina / volcano sédimentaire du Paramaca) dans le secteur de Crique Plomb (Fig. 2) ;

b) de mener une analyse régionale en s'appuyant sur le réseau des sites permanents de la région sub-côtière (Fig. 1).

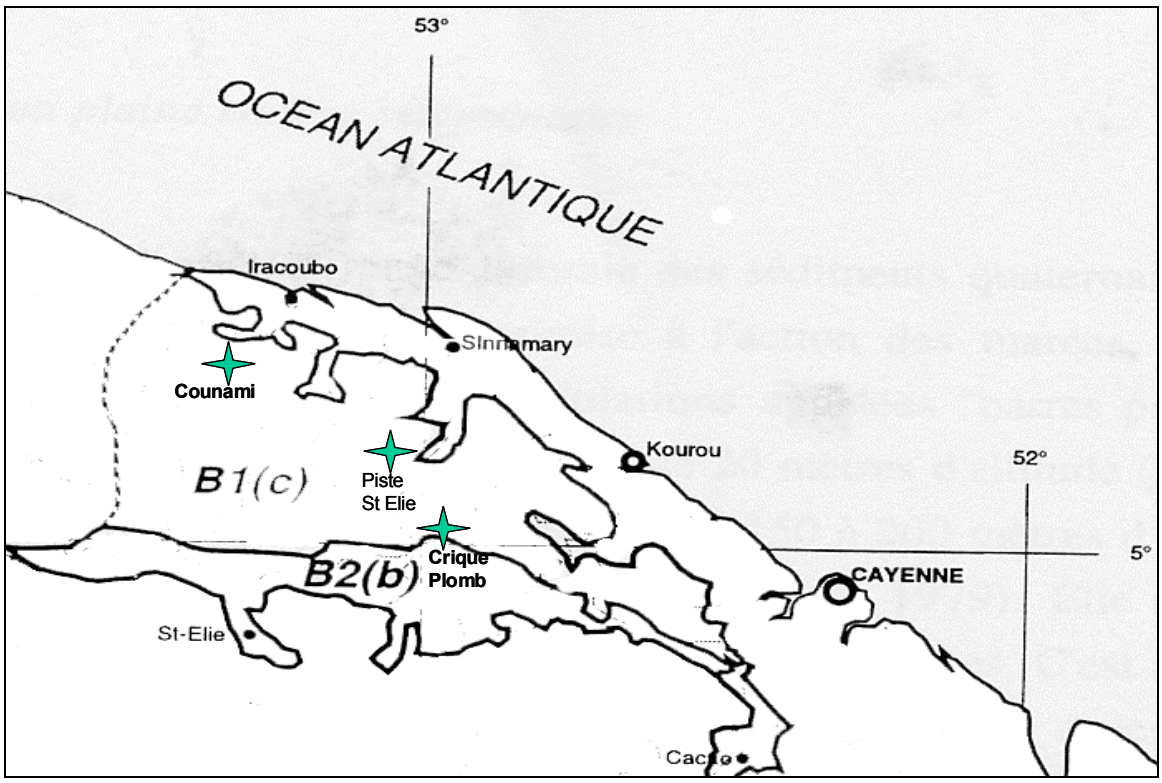

Figure 1. *Découpage du nord de la Guyane en sous-régions naturelles.* **B1c** *: Région de la série Armina, sous-région centre du bassin de la Counamama et du bas Kourou.* ***B2b*** *: Région de l'ensemble détritique et du Paramaca, sous-région dentre de St. Elie et de la Montagne Plomb (d'après Paget 1999).*

2.1. Le site de la Crique Plomb

Notre site d'étude principal se situe dans le bassin moyen du fleuve Sinnamary, de part et d'autre de la Crique Plomb qui marque la limite entre deux sous-régions naturelles : celle des schistes de la série Armina au nord (compartiment B1c) et celle du volcano-sédimentaire ancien de la série Paramaca au sud (compartiment B2b). La zone de contact entre ces deux compartiments montre une transition forestière assez nette sur les photos aériennes (Fig. 2). Le compartiment nord sur schistes Armina a été étudié par Paget (1999), alors que le compartiment sud sur volcano-sédimentaire Paramaca représente un contexte géologique qui n'a jamais été étudié en Guyane du point de vue des relations sol-végétation. En effet, celles-ci ne l'ont été que dans le cadre d'études menées sur les couvertures pédologiques sur schistes (Lescure & Boulet 1985, Sabatier *et al.* 1997, Couteron *et al.* 2001, Paget & Prévost 2001, Pélissier *et al.* 2001).

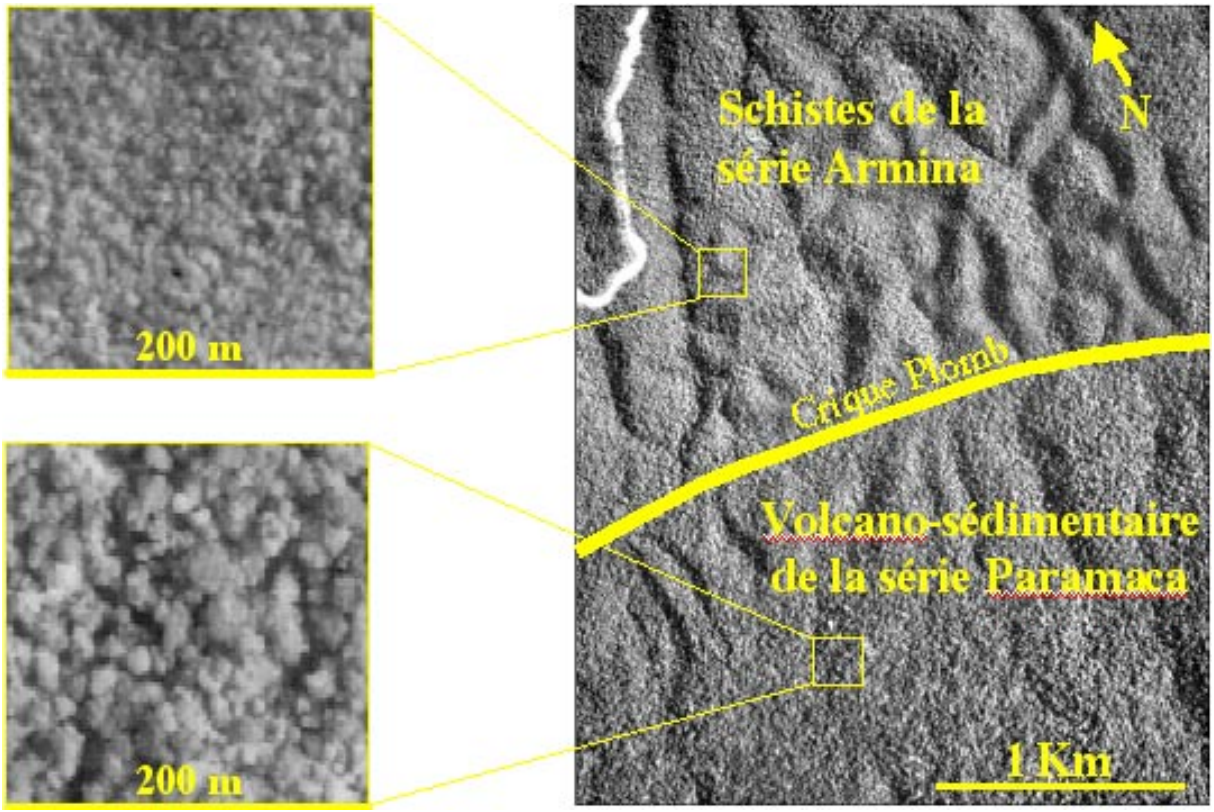

Figure 2. Zone de contact entre les compartiments B1c (au nord) et B2b (au sud). Extraits de photos aériennes IGN au 1:25 000. Les imagettes à gauche montrent le contraste du 'grain' entre la canopée d'un secteur de sol aminci sur schistes (haut) et un secteur de sol profond sur volcano-sédimentaire (bas). Un contraste, moins marqué existe également entre les sols profonds des deux compartiments.

2.2. La sous-région centre du bassin de la Counamama et du bas Kourou (compartiment B1c)

D'une superficie de 350 000 ha et relativement homogène du point de vue climatique, elle englobe la plupart des sites sur lesquels ont porté nos études antérieures sur les relations sol-végétation (cf. Fig. 1). Cette sous-région se présente comme un vaste plateau, incliné vers le nord et principalement constitué de terrains sédimentaires d'origine détritiques (schistes de la série Armina). Dans la partie occidentale, ces formations érodées laissent affleurer des inclusions granitoïdes (plutonisme Caraïbe), au voisinage desquels les terrains sédimentaires sont fortement métamorphisés. Il en résulte une variabilité géomorphologique qui se traduit par une diversité de

faciès physiographiques (forme, taille et agencement des unités de modelé ; configuration du réseau hydrographique), néanmoins cartographiables à partir d'images satellitaires (Fig. 3).

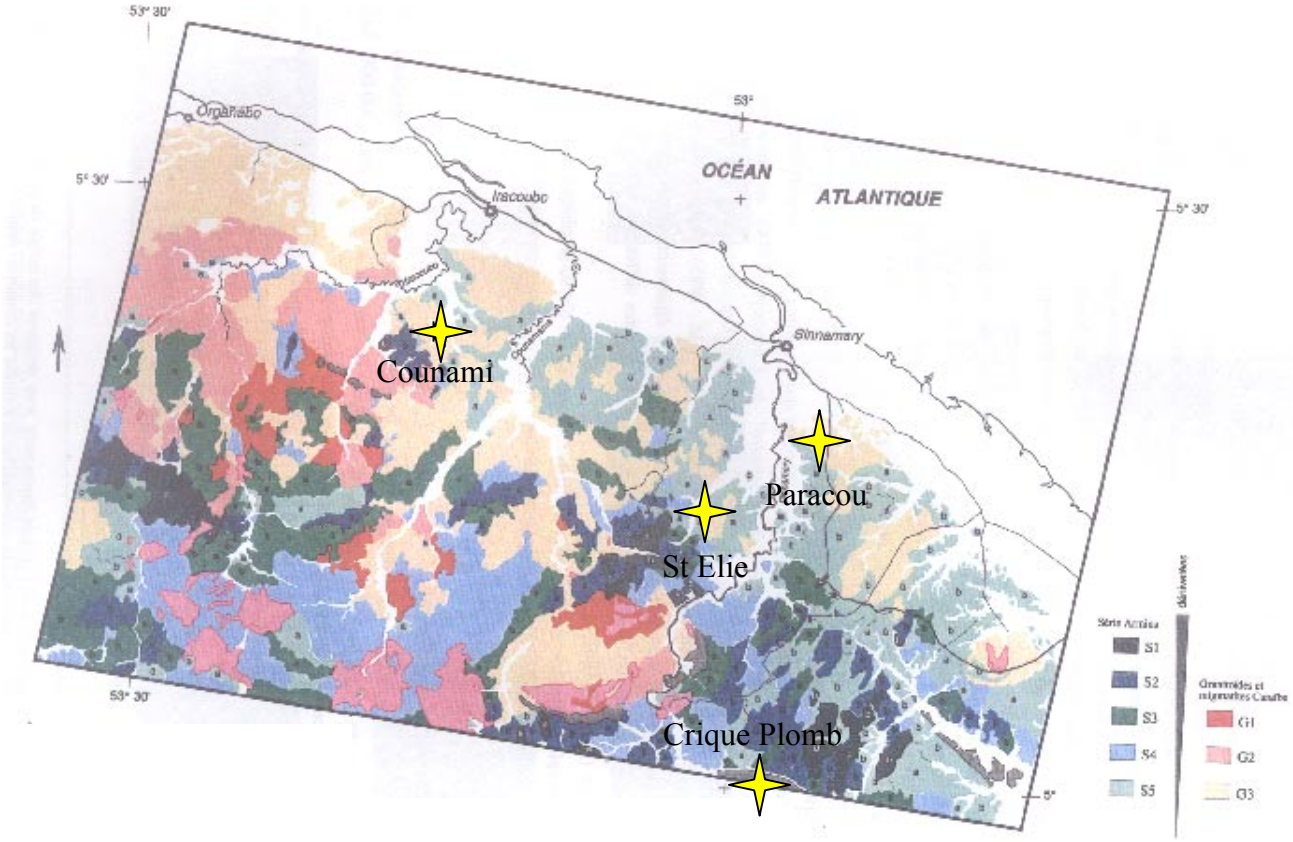

Figure 3. Carte géomorphologique de la sous-région naturelle **B1c** *(d'après Paget 1999).*

De fait, les sites d'études pour lesquels nous disposons de données importantes sont hétérogènes : (i) le compartiment B1c du site de Crique Plomb (Paget 1999), sur schistes de la série Armina, où l'on dispose de 35 placettes d'inventaire botanique de 20 x 30 m (soit 2,1 ha) et d'une bonne connaissance des couvertures pédologiques ; (ii) le site de Paracou, avec 160 ha d'inventaire forestier (Gourlet-Fleury *et al.* 2001) et 5 ha d'inventaire botanique (Molino & Sabatier 2001) et une étude des sols (Barthès 1991) ; le site de la Piste de St Elie sur une variante des schistes de la série Armina, où l'on dispose de 20 ha d'inventaire botanique (Lescure & Boulet 1985, Sabatier *et al.* 1997) et d'une bonne connaissance des couvertures pédologiques (e.g. Guelh 1984, Boulet 1990, Grimaldi & Boulet 1990, Grimaldi *et al.* 1994) ; le site de Counami sur schistes de la série Armina (et de sa variante de la Piste St Elie) et granites, avec un inventaire forestier de 411 placettes de 0,3 ha (soit environ 124 ha ; Couteron *et al.* 2001), une analyse physiographique (Freycon 1999a, b, Hutter 2001), une étude pédologique (Freycon 2001) et une analyse des relations sol-végétation, tout deux en cours d'achèvement..

Il s'agira dans le présent projet de tirer partie des connaissances acquises sur ces différents sites, notamment ceux de St Elie et Counami pour lesquels il existe des données pédologiques détaillées..

3. Programme de travail

Opération n°1 : Stratification hiérarchique sur les facteurs du milieu physique à Crique Plomb

Cette opération a pour objectif de segmenter hiérarchiquement la zone d'étude du site de Crique Plomb au travers des facteurs physiques du milieu, afin de raisonner *a priori* l'échantillonnage de terrain. Il s'agira de réaliser une stratification en 3 niveaux :

a) le premier niveau correspondra à la stratification géomorphologique réalisée par Paget (1999 ; cf. Fig. 3) par l'interprétation visuelle conjointe d'images satellitaires (LANDSAT TM et radar ERS1) et de documents cartographiques (cartes géologiques et topographiques) ;

b) le second niveau consistera en une segmentation des unités géomorphologiques en unités de modelé homogènes par une analyse physiographique sur photos aériennes. Ce travail, déjà réalisé pour le compartiment B1c (Paget 1999), sera étendu au compartiment B2c;

c) le niveau le plus fin de stratification vise à prendre en compte les différents stades d'évolution des couvertures pédologiques. Ce travail réalisé sur le compartiment B1c (Paget 1999), sera étendu au compartiment B2b.

Tâche 1.1 : Segmentation du compartiment B2b de Crique Plomb en unités de modelé

Les unités géomorphologiques les plus représentatives seront sélectionnées à partir d'une extension de l'esquisse de la figure 3 au compartiment B2b de Crique Plomb. La segmentation en unités de modelé sera réalisée selon la méthode utilisée par Freycon (1999a, b) et Hutter (2001) à Counami et basée sur l'analyse de la taille et de la forme des interfluves sur photos aériennes. On pourra, à cette échelle, compléter la caractérisation des unités de modelé en utilisant les données de la campagne de levé géophysique du BRGM (Delor *et al.* 1998).. Ce travail nécessitera l'utilisation d'un Système d'Information Géographique ainsi que des missions légères de validation-terrain.

Tâche 1.2 : Caractérisation pédologique des toposéquences à Crique Plomb, compartiment B2b

Quatre toposéquences, sélectionnées sur la base des résultats de l'opération 1.1 seront étudiées par sondages à la tarière, ouverture de fosses et analyses physico-chimiques en laboratoire.

Tâche 1.3 : Etude comparative des couvertures pédologiques de Crique Plomb, St Elie et Counami

L'étude menée par V. Freycon à Counami, nous permettra de mieux comprendre l'organisation des sols en fonction du substrat géologique (schiste *vs.* granite) et de critères topographiques facilement accessibles (altitude, distance à la tête de crique, etc.). Il est raisonnable de penser que des stades d'évolution homologues à ceux des séquences sur schistes existent également sur substrat volcano-sédimentaire (Crique Plomb, compartiment B2b). On cherchera a confirmer cette hypothèse par une approche pédologique basée sur une caractérisation des sols le long de toposéquences au sein de quelques unités de modelé, et par une comparaison des résultats avec ceux obtenus sur les sites de la région schisteuse sub-côtière (St Elie, Counami).

Ce travail permettra de raisonner le positionnement des placettes à échantillonner pour l'évaluation de la biodiversité végétale sur la totalité du site de Crique Plomb (compartiments B1c et B2b).

Calendrier :

• Année 1 : Segmentation en unités de modelé du compartiment B2b de Crique Plomb ; Caractérisation pédologique du compartiment B2b de Crique Plomb ; Etude pédologique comparative avec Counami et St Elie.

Opération n°2 : Evaluation de la biodiversité végétale

Il s'agit d'acquérir et d'analyser les données sur la végétation forestière, du point de vue de sa composition floristique et de son organisation fonctionnelle, structurale et spatiale. Nous prévoyons pour cela de mettre en place, à l'échelle du paysage sur les sites de Crique Plomb (compartiments B1c et B2b), un plan d'échantillonnage de la diversité spécifique, stratifié sur les facteurs du milieu en s'appuyant sur les résultats de l'opération n°1. La diversité fonctionnelle sera caractérisée a posteriori dans le cadre d'échantillonnage ainsi défini. Des données seront également recueillies afin : (i) de diagnostiquer l'état dynamique des parcelles-échantillon (analyse architecturale) ; (ii) d'évaluer leur fertilité chimique.

Tâche 2.1 :Mise en place d'un plan d'échantillonnage stratifié de la diversité spécifique à Crique Plomb

Mise en place sur le substrat Paramaca (compartiment B2b du site principal de Crique Plomb) d'un plan d'échantillonnage défini de manière à prendre en compte au mieux la variabilité spatiale de la diversité spécifique dans les strates définies dans l'opération n°1. Un plan d'échantillonnage optimum (taille, nombre et positionnement des placettes-échantillon) sera recherché en testant différentes possibilités au travers des données déjà acquises sur les sites expérimentaux de la région sub-côtière. L'échantillonnage dans le compartiment B1c à Crique Plomb (dispositif Paget 1999) sera adapté et complété pour qu'il soit compatible avec le plan défini ci-dessus et de manière à disposer d'informations homogènes le long d'un transect régional Crique Plomb - St Elie - Counami. On se limitera au système sols profonds – sols amincis. Le choix définitif des toposéquences représentatives et le positionnement des parcelles et placettes-échantillon le long de ces toposéquences se fera conjointement avec l'équipe travaillant à la caractérisation des sols (Tâche 1.2). On utilisera pour cela des méthodes de caractérisation rapide des sols.

En première approche on prévoit trois niveaux d'échantillonnage : (i) par parcelles de un ha (2 à 4) permettant dans des secteurs homogènes, situés de part et d'autre du contact schistes – paramaca, une caractérisation du peuplement cohérente au plan fonctionnel (conservation de la notion de proximité des individus) ; cohérence avec le projet mené dans le cadre de l'ACI Ecologie Quantitative ; (ii) par placettes (probablement de 30x40m) permettant d'échantillonner les différents compartiments de la segmentation morpho-pédologique, une répétitivité minimum de 3 placettes par combinaison de modalités sera recherchée ; (iii) par clusters (du type point-quadrat) pour un échantillonnage visant à décrire la diversité globale des grands compartiments du niveau 1 de la segmentation.

Tâche 2.2 :Réalisation de l'inventaire botanique

Dans les parcelles et placettes ainsi définies sera réalisé un inventaire botanique et dendrométrique des arbres de dbh ≥ 10 cm. Cette étape fournira les informations de base sur les occurrences spécifiques réparties dans les différentes modalités de la stratification environnementale. Celles-ci permettront la mise en œuvre des stratégies alternatives d'analyse multivariée présentées plus haut (cf. Pélissier *et al.* 2001b) afin d'évaluer la part de diversité expliquée par les différentes modalités environnementales.

Tâche 2.3 :Evaluation de l'importance des espèces héliophiles à vie longue et des stades jeunes de la sylvigenèse.

L'analyse stéréoscopique de photos aériennes au 1:3000 sur le site de Paracou (projet AME) a montré qu'il est possible d'identifier un certain nombre d'espèces d'arbres par l'architecture de leur couronne (Trichon 2001). Notamment plusieurs espèces dont le cycle de vie est lié aux phases ouvertes du cycle sylvigénétique. Il s'agira ici de réaliser, en tenant compte du dispositif mis en place pour l'étude des relations substrat végétation, une acquisition de photographies à grande échelle de la canopée (plateforme photographique héliportée) permettant d'identifier, sur des superficies plus importantes que celles de l'échantillonnage botanique, certaines espèces reconnaissables par photo-interprétation et certains stades sylvigénétiques. On recherchera particulièrement à définir dans le peuplement visible en canopée la présence et la fréquence des espèces pionnières a vie longue et des stades jeunes de la sylvigenèse. L'information acquise permettra une caractérisation globale de la dynamique sylvigénétique des grands compartiments de la segmentation.

Tâche 2.4 : Diagnostic architectural de l'état dynamique des placettes-échantillon

L'état sylvigénétique du peuplement est un facteur endogène déterminant pour la composition floristique (e.g. Hallé *et al.* 1978, Oldeman 1990), mais très difficile à prendre en compte *a priori* dans une stratégie d'échantillonnage, en dehors d'une distinction simpliste entre zones de chablis et zones hors chablis. Néanmoins, des résultats obtenus lors du projet AME (Sabatier & Freycon 2001), ont montré que des descripteurs architecturaux, d'acquisition relativement simple et rapide (orientation de l'axe principal, présence de cicatrices traumatiques, de réitération, de rejets, etc.) pouvaient statistiquement rendre compte de manière cohérente de l'état dynamique d'une parcelle (Nicolini *et al.* 2001). Nous proposons donc : (i) de valider la méthode par des tests préliminaires sur les parcelles du dispositif permanent de Paracou où l'on dispose d'un suivi de l'histoire des peuplements sur plus de 15 ans ; (ii) d'établir *a posteriori*, pour l'ensemble des placettes-échantillon de Crique Plomb, un diagnostic architectural de l'état dynamique du peuplement. Ce facteur pourra alors être considéré comme une variable explicative de la diversité, dont l'importance pourra être évaluée au même titre que celle des différentes modalités environnementales.

Tâche 2.5 : Diversité fonctionnelle et caractérisation du fonctionnement des peuplements

Diversité interspécifique de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$.

Il s'agit ici de caractériser la diversité fonctionnelle des arbres pour l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) et pour l'acquisition de l'azote (notamment fixation symbiotique de l'azote atmosphérique). Nous nous baserons sur une méthodologie déjà validée et utilisée sur divers sites en Guyane (et dont nous envisageons une utilisation plus générale en Amazonie), basée sur l'échantillonnage de l'ensemble des arbres co-dominants et dominants de parcelles de un ha. Deux sites de 1 ha seront ainsi étudiés dans la zone sur substrat volcanique, à une distance suffisante de la limite géologique pour éviter les « effets de bord » en matière de composition floristique. Il s'agit ainsi de compléter, pour une zone non encore étudiée à ce jour, la caractérisation fonctionnelle des espèces entreprise à l'échelle de la Guyane et confirmer la convergence entre le classement des espèces suivant $\delta^{13}C$ et les caractéristiques de dynamique de croissance et adaptation à l'éclairement. Un travail identique a déjà été réalisé dans la zone sur schistes Armina (données en cours d'exploitation) qui nous servira de terme de comparaison. L'analyse de la distribution des fréquences de $\delta^{13}C$ permettra de déterminer si l'assemblage des différents groupes fonctionnels d'espèces (et non des espèces dans le détail, redondance fonctionnelle des espèces) est semblable sur les différents sites ou si cet assemblage diffère, notamment en relation avec des différences de dynamique

sylvigénétique (importance des perturbations). A partir de la distribution de fréquence des valeurs de $\delta^{13}C$ et de surface terrière des arbres on calulera également la discrimination isotopique du carbone à l'échelle du couvert (Δ_A), caractérisant le couplage entre flux d'acquisition photosynthétique de CO_2 et transpiration.

Caractérisation fonctionnelle des peuplements et des écosystèmes

Il s'agit ici de mettre en œuvre des mesures plus globales des caractéristiques fonctionnelles des peuplements et des écosystèmes en se basant également largement sur les outils isotopiques stables. La caractérisation des sites sera complétée par des analyses classiques physico-chimiques des sols. Cette approche, moins fastidieuse en termes de mesures et d'échantillonnages, sera mise en œuvre sur l'ensemble des sites étudiés par les botanistes aux différentes échelles d'investigation. On s'attachera ainsi à déterminer Δ_A à partir de mesures de $\delta^{13}C$ faites sur la litière fraiche, selon un échantillonnage déjà validé de maille 10 m x 10 m (récolte de $1m^2$ de litière au sol). Cette approche à l'échelle du peuplement sera complétée par des mesures de $\delta^{13}C$ faites sur des carottes de bois (mesures isotopiques sur la fraction cellulose afin d'éliminer les possibles effets liés aux différences de composition biochimique du bois) d'un certain nombre « d'espèces relais » (*Eperua falcata*, *Dicorynia guianensis*, *Virola michelii* et autres à sélectionner en fonction de leur abondance sur les différents sites). La comparaison de l'approche litière-Δ_A et de l'approche sur les espèces relais permettra d'évaluer les rôles respectifs de la plasticité fonctionnelle des espèces, et de la modulation de la composition floristique dans la réponse fonctionnelle des peuplements aux modifications de substrat et en fonction de la distance à la séparation géologique. Ces résultats seront reliés aux variations de structure forestière (distribution des diamètres…) et de degré de perturbation. Cette étude s'intègre dans l'étude générale de variabilité de Δ_A à l'échelle du massif guyanais.

De façon similaire à l'approche que nous venons de décrire pour l'efficience d'utilisation de l'eau (à travers $\delta^{13}C$ et Δ_A), et en se basant sur des échantillonnages de litière et de sol communs, nous proposons de caractériser la variabilité du fonctionnement des peuplements et des écosystèmes étudiés pour le fonctionnement azoté. Dans un premier temps, à partir de l'analyse litière/sol nous nous proposons ici de tester l'hypothèse variation $\delta^{15}N$/ dénitrification (voir analyse biblio) pour pouvoir, dans un deuxième temps, utiliser ces variations comme indicatrices de perte d'azote dans les différents milieux étudiés. Par ailleurs, la comparaison systématique, aux différents sites, des valeurs isotopiques de ces deux espèces modèles relais (*Eperua falcata*, *Dicorynia guianensis*) permettra de caractériser la capacité des sols à offrir deux niches nutritionnelles (NH_4^+, NO_3^-)à l'ensemble de la végétation.

Nous nous proposons donc d'établir :

- la relation entre le $\delta^{15}N$ du sol et le type de sol considéré ;

- un indicateur de perte d'azote par comparaison $\delta^{15}N$ litière/$\delta^{15}N$ sol ;

- la présence conjointe ou non des deux sources nitrate, ammonium par la mesure isotopique des deux plantes modèles.

Calendrier

• Année 1 :. Mise en place du plan d'échantillonnage de la diversité sur les sites de Crique Plomb (compartiments B1c et B2b) ; acquisition d'images à grande échelle et haute résolution ; Réalisation des inventaires et mesures de terrain.

• Année 2 : Réalisation des inventaires et mesures de terrain ; Constitution d'une base de données ; Début des analyses statistiques.

• Année 3 : Poursuite des analyses statistiques et exploitation-valorisation des données.

Opération n° 3 : Caractérisation des propriétés géométriques de la canopée

La canopée est le point de rencontre privilégié entre une caractérisation des peuplements à partir de mesures au sol et une approche par analyse de documents de télédétection haute résolution (altimétrie laser et photos aériennes). En effet, la canopée forestière : (i) contient généralement une assez forte proportion de la diversité totale du peuplement (Barker & Pinard 2001) ; (ii) présente une architecture qui dépend de la composition et de l'état sylvigénétique du peuplement (e.g. Hallé *et al.* 1978, Riéra 1983, Birnbaum 1997) ; (iii) détermine *via* la qualité et la quantité d'énergie lumineuse (climat radiatif) disponible en sous-bois, l'installation et la croissance des espèces arborescentes (Jennings *et al.* 1999). Par ailleurs, des travaux préliminaires réalisés sur les sites de Paracou, Counami et Crique Plomb montrent qu'il est possible de mettre en relation le type de sol, la structure dendrométrique et la texture de la canopée (Paget 1999, Couteron 2001b, Couteron *et al.* 2001, Mouren 2001). La mise en relation directe des mesures réalisées au sol avec l'analyse de la canopée à partir de documents de télédétection nécessite cependant de mettre en place une stratégie d'échantillonnage différente de celle envisagée pour l'évaluation de la diversité spécifique. Nous proposons donc :

a) d'utiliser les données existantes (ou à compléter) sur les sites expérimentaux de la région sub-côtière pour établir des relations fiables entre les paramètres mesurés au sol et les structures repérables en canopée ;

b) de superposer au plan d'échantillonnage de la diversité spécifique à Crique Plomb et Counami, un plan d'échantillonnage spécialement dédié à la caractérisation de ces structures ;

c) de réaliser, sur ces bases, une segmentation du peuplement en unités homogènes du point de vue des propriétés géométriques de la canopée.

Tâche 3.1 : Analyse de la texture de la canopée et segmentation en unités homogènes

L'analyse de la texture de la canopée à partir de documents de télédétection haute résolution (photos aériennes ou vues aériennes simulées, altimétries laser et radar), se basera principalement sur l'analyse spectrale par transformée de Fourier (Niblack 1986). L'analyse spectrale cherche à modéliser le signal par des fonctions mathématiques décrivant l'organisation spatiale des houppiers (taille des couronnes et des trouées et distribution dans l'espace de ces deux éléments). La technique, basée sur un découpage *a priori* et systématique du signal en secteurs de petite dimension (fenêtre glissante) s'est avérée assez prometteuse pour caractériser la texture de la canopée en FTH (Couteron 2001b, Ollier 2001). Cependant, l'analyse spectrale sera associée à une technique voisine, relevant du cadre des analyses en ondelettes et basée sur la transformée en cosinus discrets (Burrus *et al.* 1998). Celle-ci autorise le découpage du signal en secteurs de taille variable en fonction de l'homogénéité du contenu des secteurs. Mise en œuvre sur les photos aériennes du site de Crique Plomb (Mouren 2001), l'analyse en ondelettes a permis de segmenter les photos aériennes en unités homogènes du point de vue de la texture de la canopée. Nous proposons de mettre en œuvre ces deux techniques d'analyse sur les photos aériennes et les données laser et radar (convention IRD-BRGM signée en 2000 pour l'utilisation des données de la campagne aéroportée 1996) des sites de Crique Plomb et Counami : (i) de réaliser une typologie des textures de canopée sur la base des variables quantitatives (fréquences

spectrales) issues des analyses précédentes (voir Couteron 2001, Ollier 2201) ; (ii) d'analyser la distribution spatiale des types de canopée à l'échelle du paysage.

Tâche 3.2 : Relations entre diversité, structure dendrométrique et texture de la canopée

Bien que certains travaux aient montré qu'il est possible d'obtenir des typologies homologues à partir de l'analyse de la structure dendrométrique du peuplement et de la texture de la canopée (Paget 1999, Mouren 2001, Ollier 2001), une mise en relation directe des deux approches reste nécessaire. Elle doit s'appuyer sur l'établissement de relations statistiques fiables entre les paramètres dendrométriques facilement mesurables sur le terrain, notamment la distribution des diamètres à 1,30 m, et les éléments pris en compte dans l'analyse de la texture, comme la taille des houppiers des arbres émergents. Des travaux récents (e.g. King 1996, Collinet 1997, Henry & Aarssen 1999, Moravie 1999, Mouren 2001) montrent en effet qu'il est possible d'obtenir, par des techniques de mesure et de régression adaptées, de bonnes corrélations entre le diamètre des troncs, la hauteur des individus et la taille des couronnes en FTH. Ainsi, nous proposons d'utiliser et compléter les données déjà disponibles (notamment sur certaines parcelles du dispositif permanent de Paracou) pour établir ces relations allométriques sur les principales espèces (ou groupes d'espèces) donnant des arbres émergents. On complètera les mesures dendrométriques obtenues sur les parcelles d'échantillonnage de la diversité de Crique Plomb par des mesures fiables de hauteur et de taille de couronnes des arbres visibles en canopée. Les données de voisinage et de diagnostic architectural, qui peuvent jouer un rôle important dans la forme des relations allométriques, seront fournies par la tâche 2.4. Pour le site de Counami, nous nous appuierons essentiellement sur les mesures dendrométriques fournies par le réseau des placettes de l'inventaire forestier. Sur la base de ces données nous proposons : (i) d'utiliser les relations allométriques précédentes pour prédire la hauteur et la taille des couronnes des émergents (on pourra ponctuellement valider ces prédictions par des vérifications de terrain) ; (ii) à partir de ces valeurs, de simuler à l'aide d'un programme informatique mis au point par Nouguier (1999) au sein de l'UMR Amap, des représentations 3D des peuplements (y compris des images vues selon des visées homologues à celles des données de télédétection) permettant la comparaison entre texture des images simulées et observées ; (iii) d'introduire les paramètres dendrométriques comme modalités de l'analyse multivariable de la diversité.

Calendrier

• Année 1 : Acquisitions d'images haute résolution ; Relevés de terrain pour l'établissement des allométries diamètre-hauteur-taille des houppiers ; Appropriation de l'outil de simulation des représentations 3D ; Perfectionnement des routines d'analyse de texture.

• Année 2 : Simulations 3D des peuplements ; Analyse de la texture des photos aériennes, des vues aériennes simulées et des signaux laser et radar.

• Année 3 : Typologie des textures de canopée et analyse de leur distribution spatiale ; Analyse des relations entre mesures dendrométriques, textures et diversité.

Opération n°4 : Spatialisation et analyse multi-échelle de la diversité du peuplement

Il s'agit de l'étape finale, essentiellement analytique, de notre projet. Elle aura pour but : (i) de définir des règles d'organisation spatiale de la diversité des peuplements, à l'échelle du paysage (Crique Plomb et Counami) et régionale (ensemble des sites de la région sub-côtière) en mettant à profit les apports de l'ordination multi-métrique (Chessel 2001, Ollier 2001 et thèse en cours) ; (ii) d'évaluer les apports respectifs des différentes modalités

environnementales et des différents types de canopée pour extrapoler la part de diversité prédictible, aux différentes échelles, en fonction de ces facteurs. Les résultats de cette opération pourraient aboutir à la finalisation de cartes d'évaluation de la diversité organisée en fonction des facteurs du milieu et de la structure du peuplement à destination des gestionnaires forestiers sur les sites de Crique Plomb et Counami.

Calendrier : Année 3.

Composition et responsabilité de chaque équipe

1. UMR Amap, « botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes », Montpellier et Cayenne

1.1. Equipe "Structure, diversité et dynamique des paysages et des peuplements"

Chercheurs, technicien et étudiant impliqués : D. Sabatier (CR1, 40%), J.-F. Molino (CR1, 40%), M.-F. Prévost (CR1, 40%), R. Pélissier (CR2, 40%), C. Proisy (CR2, 10%), P. Couteron (Ens-Ch., 30%), G. Elfort (TCN, 30%), S. Ollier (Thésard, UCB Lyon 1).

Responsabilités : Tâches 2.1, 2.2, et Opérations 3 et 4.

1.2. Equipe "Architecture et développement des plantes"

Chercheurs impliqués : Y. Caraglio (Ch.-Ing., 15%), E. Nicolini (Ch.-Ing., 15%),

Responsabilité : Tâche 2.4.

2. UMR Ecofog, « Ecosystèmes forestiers de Guyane », Montpellier et Kourou

2.1. Equipe "Caractérisation des formations végétales"

Chercheurs impliqués : V. Freycon (Ch.-Ing., 30%), V. Gond (Ch.-Ing., 20%), D. Paget (Docteur, CDD)

2.2. Equipe "Etude et modélisation de la dynamique forestière"

Chercheur et étudiant impliqués : S. Gourlet-Fleury (Ch.Ing., 10%), M. Delcamp (DEA Biologie de l'Evolution et Ecologie, USTL, Montpellier 2)

Responsabilité : Opération 1.

2.3. Equipe "Fonctionnement"

Chercheurs impliqués : D. Bonal (CR2, 20%), J.-C Roggy (CR2, 20%). *Collaboration avec* A-M. Domenach, IR Laboratoire d'Ecologie Microbienne du Sol (UMR CNRS-Université Lyon I), 10%. *Collaboration avec* A. Franc (INRA département Forêts et Milieux Naturels).

Co-Responsabilité : Tâche 2.5.

3. UMR « Ecologie et Ecophysiologie Forestière », Nancy

Chercheurs impliqués : J.-M. Guehl (DR2, 10%) ; C. Brechet (AI, 15%)

Co-Responsabilité : Tâche 2.5.

4. UMR « LET », Toulouse

Chercheur impliqué : V. Trichon (MdC, 50%)

Responsabilité : Tâche 2.3.

Expérience des équipes dans le domaine considéré

1. UMR « Amap », Montpellier, Cayenne.

Prévost M-F. & Sabatier D. 1996. Variations spatiales de la richesse et de la diversité du peuplement arboré en forêt guyanaise. Pp. 264–275, in : Guillaumet J.L., Belin M., Puig H. (eds), *Phytogéographie tropicale, réalités et perspectives*. ORSTOM, Colloques et séminaires, Paris, 386 p.

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

Gimaret-Carpentier, C., **Pélissier, R.**, Pascal, J.-P. & Houllier, F. 1998. Sampling strategies for the assessment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science*, 9(2): 161-172.

Molino J.-F., **Sabatier D.**, Birnbaum P, **Prévost M.-F.** 1999. From Tree to Region : Evaluating Tree Species Diversity in Tropical Rainforests, examples from French Guiana. *NNA-Reports* **12**, Special Issue 2 : 108-112.

Roggy, J.-C. & **Prévost, M.-F.** 1999. Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rain forest of French Guiana: a taxonomic and ecological approach. *New Phytologist*, 144: 283-294.

Ter Steege, H., **Sabatier, D.**, Castellanos, H., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., Adalardo de Oliveira, A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P. & Mori, S. (2000) An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 801-828.

Molino, J.-F. & **Sabatier, D.** (2001) Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, 294 :1702-1704.

Ollier, S. (2001) *Etude de faisabilité d'une typologie des couverts forestiers guyanais à partir d'un signal laser aéroporté : réflexion méthodologique et estimation de la qualité des données*. Rapport technique, DEA Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques, Université Claude Bernard, Lyon. 33 pp.

Pélissier, R., Dray, S. & **Sabatier, D.** (200x) Relationships between tree species occurrences and soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology*, à paraître.

Proisy, C., Mougin, E., Fromard, F., Trichon, V., Karam, M. A., accepté. On the influence of canopy structure on the polarimetric radar response from mangrove forest. *International Journal of Remote Sensing*.

Baraloto, C. & **Couteron, P.** (2001) Spatial environmental heterogeneity and the definition of tropical forest microhabitats. *Journal of Ecology*, soumis.

Couteron, P., **Pélissier, R**., Mapaga, D., Tellier, L. & **Molino, J.-F.** (200x) Valorisation of a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, à paraître.

Pélissier, R., **Couteron, P.**, Dray, S. & **Sabatier, D.** (200x) Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two alternative strategies for occurrence data. *Ecology*, à paraître.

Nicolini, E., Caraglio, Y., Molino, J.-F., Sabatier, D. & Birnbaum, P. (2001) Ability of some morphological and architectural traits in the study of the structural heterogeneity in a Guianan rain forest: first application of a new method of architectural diagnostic. En préparation.

2. UMR « Ecofog », Kourou

Bonal D., Atger C., Barigah T.S., Ferhi A., Guehl J.-M., Ferry B. 2000. Water acquisition patterns of two wet tropical canopy trees of French Guiana as inferred from $H_2{}^{18}O$ extraction profiles. *Annals of Forest Science* **57**:717-724.

Bonal D., Barigah T.S., Granier A., Guehl. J.-M. 2000. Late stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}C$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant, Cell and Environment* **23**:445-459.

Bonal D., Sabatier D., Montpied P., Trémeaux D., Guehl J.-M. 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}C$ among canopy trees in rainforests of French Guiana: Functional groups and canopy integration. *Oecologia* **124**:454-468.

Freycon, V. (1999) Forêt de Counami. Esquisse physiographique. Méthode et note explicative. Document de travail, Cirad-Forêt, Kourou. 15 pp.

Freycon, V. (2001) Etude et comparaison de systèmes sols sur deux unités de paysage du massif de Counami (Guyane française). Note Cirad-Forêt, Kourou, 32 pp.

Gond, V. and Pain-Orcet, M., (2001) Development of tropical forestry inventories using multi-resolution analysis, Proceedings of the 18th bienial worshop on color photography & videography in ressources assessment, Amherst (MA), USA. A paraître.

Gond, V., de Pury, D., Eerens, H., Veroustraete, F.and Ceulemans, R., (2000) The Brasschaat pixel: interpretation of multitemporal NOAA-AVHRR reflectances of a multi-layer mixed forest. Pp. 221-234 In Forest Ecosystem Modelling, upscaling and remote sensing, SPB Academic publishing, The Hague, The Netherlands.

Gourlet-Fleury, S. & Houllier, F. (2000). Modelling diameter increment in a lowland evergreen forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 131: 269-289.

Paget, D. & **Prévost, M. F**. (2001) Relationships between tree species composition and edaphic factors in *terra firme* rain forests: a spatial meso-scale approach in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, soumis.

Paget, D. (1999) Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais : réflexion méthodologique et application. Thèse ENGREF, Nancy, 154 pp.

Roggy J.-C., Prévost M.-F. 1999. Nitrogen fixing legumes and silvigenesis in a rainforest in French Guiana : a taxonomic and ecological approach. *New Phytol* **144**: 283-294.

Roggy J.-C., Prévost M.-F., Garbaye J., Domenach A.-M. 1999. Nitrogen cycling in the tropical rain forest of french Guiana : Comparison of two sites with contrasting soil types using ^{15}N. *J. Trop. Ecology* **15**: 1-22.

Roggy J.-C., Prévost M.-F., Gourbière F., Casabianca H., Garbaye J., **Domenach A.-M.** 1999. Leaf natural ^{15}N abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia* **120** : 171-182.

3. UMR « Ecologie et Ecophysiologie Forestière », Nancy

Buchmann N., **Guehl J.-M.**, Barigah T.S., Ehleringer J.-R. 1997. Interseasonal comparison of CO_2 concentrations, isotopic composition, and carbon dynamics in an Amazonian rainforest (French Guiana). *Oecologia* **110**:120-131.

Guehl J.-M., Domenach A.-M., Bereau M., Barigah T.S., Casabianca H., Ferhi A., Garbaye J. 1998. Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana : a dual isotope approach ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$). *Oecologia* **116**: 316-330

Guehl J.-M., Bonal D., Barigah T.S., Farquhar G.D., Huc R., Ferhi A., Granier A. 2000. Distinct patterns of water use among species within rainforests of French Guiana. In (eds) Gourlet Fleury S, Guehl JM, Laroussinie O, Paracou: 15 years of inter-disciplinary research on the dynamics of a tropical rainforest in French Guiana. Elsevier. (sous presse).

Nguyen-Queyrens A., Ferhi A., Loustau D., **Guehl J.-M.** 1998. Within-ring $\delta^{13}C$ spatial variability and inter-annual variations in wood cellulose of two contrasting provenances of *Pinus pinaster*. *Can. J. For. Res.* **28**, 766-773.

4. UMR « LET », Toulouse

Trichon, V. (1997) Hétérogénéité spatiale d'une forêt tropicale humide de Sumatra: effet de la topographie sur la structure floristique. *Annales de Sciences Forestières*, 54: 431-446.

Gastellu-Etchegorry, J. P. & **Trichon, V.** (1998) A modeling approach of PAR environment in a tropical rain forest in Sumatra: application to remote sensing. *Ecological Modelling*, 108: 237-264.

Trichon, V. (2001) Crown typology and the identification of rain forest trees on large-scale aerial photographs. *Plant Ecology*, 153: 301-312.

Insertion du projet

1. Position par rapport aux termes de l'appel à propositions

Le présent projet s'inscrit à plusieurs égards dans les termes de l'appel à proposition de recherches 2001 du Programme Ecosystèmes Tropicaux :

a) Conformément au champ d'application du Programme Ecosystème Tropicaux, notre projet s'intéresse à l'un des écosystèmes tropicaux terrestres les plus importants en termes d'enjeux environnementaux, la forêt tropicale humide, dans un DOM, la Guyane, dont elle couvre près de 90% de la superficie ;

b) Notre projet répond aux spécifications du thème 2 de l'appel à propositions : "*Les critères d'évaluation de la biodiversité : à quelles échelles ?*". En effet, au travers de la démarche

proposée, il s'agit bien de rechercher des critères d'évaluation de la biodiversité des FTH à différentes échelles, puisque nous proposons : (i) de cerner la part de la diversité des espèces arborescentes qui peut être expliquée par les facteurs du milieu et la structure du peuplement (critères d'évaluation) ; (ii) d'utiliser ces variables pour prédire, et si possible cartographier, la distribution spatiale de cette part organisée de la diversité aux échelles de la station, du paysage et de la région écologique (analyse multi-échelle), ceci dans le but explicite de fournir à terme des outils pour l'utilisation et la gestion/préservation des ressources forestières et de la diversité ;

c) Notre approche méthodologique originale se base sur un couplage étroit entre les inventaires au sol (dispositifs existants et protocole spécifique léger à mettre en place) et les outils de la télédétection pour dégager les échelles pertinentes ;
d) Les composantes spécifiques aussi bien que fonctionnelles de la diversité des arbres, ainsi que leurs relations sont prises en compte.

2. Autres projets ou collaborations conduits par les partenaires sur le même sujet

Projet « Approches structurale et fonctionnelle de la variabilité spatiale de la couverture forestière tropicale humide en Guyane française », accepté dans le cadre de l'ACI Ecologie Quantitative du MNRT. Responsable : J.-M. Guehl, INRA-Nancy ; contribution de plusieurs des partenaires de la présente proposition : D. Bonal, A.-M. Domenach, V. Freycon, V. Gond, S. Gourlet-Fleury, J.-F. Molino, J.-C. Roggy, D. Sabatier.

3. Contribution du projet à l'amélioration des connaissances

Ce projet apportera des connaissances nouvelles sur :

- les relations sols-végétation en FTH, notamment la généralisation des résultats ponctuels obtenus sur substrat schisteux, ainsi que les modalités de leur expression sur un substrat peu étudié mais important en Guyane, le volcano-sédimentaire Paramaca ;
- les relations perturbation-diversité à l'échelle de la région naturelle ;
- les variations spatiales de la structure des peuplements, et ses liens avec la diversité spécifique et fonctionnelle des arbres en fonction du substrat et du régime sylvigénétique.

D'une manière plus générale, notre projet contribuera au développement d'une vision macroécologique (Brown & Maurer 1989) de l'organisation et de la dynamique des communautés végétales en FTH, en essayant d'expliquer la diversité des peuplements à une échelle donnée en tenant compte d'influences et de processus qui se manifestent à des échelles différentes.

4. Contribution du projet à l'amélioration de la gestion de l'environnement

L'un de nos objectifs est de proposer des méthodes et des outils de cartographie de la diversité spécifique des arbres. Le développement de ces méthodes et outils permettra à terme la production de cartes d'un grand intérêt pour la gestion des ressources forestières (ligneuses et non ligneuses, y compris faunistiques), et la délimitation de zones de protection ou d'intérêt écologique.

Valorisation envisagée

Résultats attendus pour la gestion

A terme, le programme d'analyse multi-échelle de l'écosystème forestier guyanais dans lequel s'inscrit la présente proposition devrait déboucher sur la production d'outils de cartographie du couvert forestier guyanais directement utilisables par le gestionnaire (ONF) pour élaborer son plan de gestion de la forêt (délimitation de séries d'exploitation et de protection).

Précisions suite aux questions du Conseil Scientifique :

1. Précisions sur l'acquisition et l'analyse des données de télédétection.

1.a Les données de télédétection

Les opérations 1 (Stratification sur les facteurs environnementaux) et 3 (Analyse texturale de la canopée) s'appuieront sur des analyses de documents de télédétection disponibles, d'acquisition programmée dans le cadre de projets d'ores et déjà financés ou d'acquisition prévue dans le cadre de projets faisant actuellement l'objet d'une demande de financement.

Type de mesure	Date d'acquisition	Résolution spatiale	Opération	Disponibilité	Source
ALOS, satellite **RSO bande L**	2003	10, 30 et 100 m	1	Acquisition programmée	Projet NASDA[1] C. Proisy, LRT[2]/IRD
ERS-1/2, satellite *RSO[3] bande C*	1992	30 m	1	Disponible	Thèse D. Paget
SIR-C/XSAR, navette spatiale **RSO, bandes L, C, X**	1994 avril + octobre	25 m	1	Disponible	C. Proisy LRT, IRD
AIRSAR, aéroporté *RSO bandes P, L, C*	1993	8 m	1	Disponible	C. Proisy LRT, IRD
BRGM, aéroporté Altimètre radar	1996	Une mesure tous les 70 m	1	Disponible	Convention IRD-BRGM R. Pélissier, AMAP
BRGM, aéroporté **Spectrométre potassium**	1996	Une mesure tous les 7 m	1	Disponible	BRGM
ALOS, satellite **Panchromatique stéréoscopique**	2003	2.5 m	1	Acquisition programmée	Projet NASDA C. Proisy, LRT/IRD
BRGM, aéroporté **Laser**	1996	Une mesure tous les 7 m	3	Disponible	Convention IRD-BRGM R. Pélissier, AMAP
IKONOS, satellite *Panchromatique et Multispectral 4 bandes*	2002-2003	1 et 4 m	3	Acquisition à programmer	XIIème CPER-Guyane

ALTOA, héliporté *Laser*	2002-2003	< 1 m	3	Acquisition à programmer	XIIème CPER-Guyane
IGN, aéroporté *Photos aériennes 25000e*	1992	< 1 m	3	Disponible	IRD R. Pélissier, AMAP
Photos aériennes haute définition	2002-2003	< 1 m	3	Acquisition à programmer	Projet Ecosystèmes Tropicaux

1 : NASDA : Agence Spatiale Japonais. Les données ALOS seront acquises (gratuitement) dès que le satellite sera opérationnel.
2 : LRT : Laboratoire Régional de Télédétection de l'IRD à Cayenne.
3 : RSO : radar à synthèse d'ouverture ou radar imageur par opposition a altimètre/profilomètre.

L'ensemble des données de télédétection disponibles pour le site principal de Crique Plomb seront intégrées dans un SIG dès le premier semestre 2002 (stage de fin d'étude de J. Lincy, IUP Génie Informatique et Statistique de Vannes). Le SIG sera conçu de manière à pouvoir également gérer des informations cartographiques (réseau hydrographique, géologie, etc.) et les relevés de terrain.

1.b. Méthodes d'analyse des données de télédétection

• La segmentation en unités de modelé réalisée par Paget (1999) pour le compartiment B1c de Crique Plomb sera étendue au compartiment B2b (Opération n°1). La méthodologie initiale (analyse visuelle de la taille et de la forme des interfluves à partir de l'image SAR de 1992) pourra être enrichie par les possibilités offertes par le SIG de croiser différents plans d'information (p.e. SAR et radar aéroporté) et d'utiliser des méthodes numériques d'aide à la segmentation (kriging, surface modeling, etc.).

• Pour l'analyse de la canopée, Couteron (2001b), Ollier (2001) et Mouren (2001) ont montré qu'il était possible de distinguer différents types texturaux en forêt guyanaise, que ce soit à partir des photos aériennes 1/25 000ème de l'IGN ou des données laser aéroportées du BRGM (cf. § 2.4 de l'étude bibliographique). Les méthodes utilisées relèvent du même cadre d'analyse, celui de l'analyse spectrale par transformée de Fourier, appliqué à un signal continu uni-dimensionnel dans le cas des transects d'altimétrie laser ou un signal bi-dimensionnel en niveaux de gris pour les photos aériennes (cf. Tâche 3.1). Un avantage des données laser par rapport aux photos aériennes est qu'elles permettent une extraction de la part de variabilité du signal attribuable à la topographie : le signal décrivant les ondulations de la canopée est alors pris comme le résidu du profil aéroporté brut moins les ondulations liées à la topographie (Ollier 2001). Les données laser sont donc préférables aux photos aériennes pour analyser les variations texturales de la canopée sur de grandes surfaces, présentant de fait une grande variabilité topographique.

La campagne aéroportée du BRGM en 1996 était avant tout destinée à fournir des informations géophysiques. Les données recueillies couvrent les 4/5èmes de la Guyane. Cependant, ces données présentent l'inconvénient pour une étude fine de la canopée forestière, d'avoir été collectées le long de lignes de vol espacées de 250 à 1 000 m selon la zone considérée, et avec un pas d'acquisition de 7 m pour les données laser. Ollier (2001) a en effet souligné le caractère limitant de la résolution spatiale, pour la description de certains types texturaux. Pour la zone Crique Plomb, les données laser du BRGM ont permis d'assez bien discriminer les textures de canopée sur schistes de la série Armina (compartiment B1c) de celles sur volcano-sédimentaire de la série Paramaca (compartiment B2b). Il a par contre été plus difficile de mettre en évidence différents types texturaux à l'intérieur du compartiment B1c, alors

que les travaux de Paget (1999) ont montré que de telles différences existaient en fonction des stades d'évolution de la couverture pédologique sur schistes.

Un système laser aéroporté plus performant que celui du BRGM est actuellement en service en Guyane (cf. Altoa dans le tableau précédent). Nous avons prévu de coupler l'opération héliportée programmée sur la zone Crique Plomb dans le présent projet, d'une part avec les acquisitions qui seront menées dans le cadre d'un projet de cartographie du relief en forêt guyanaise financé par le Ministère de la Recherche *(AO Réseau Terre et Espace : « Cartographie du relief en forêt équatoriale, application à la Guyane Française », piloté par L. Polidori, LRT/IRD-Cayenne, auquel contribue C. Proisy de notre équipe)* et, d'autre part, avec un projet d'acquisition de données de télédétection sur l'ensemble des sites que nous étudions, proposé à financement dans le cadre du XIIème CPER-Guyane *(Action 1.1 : « Etude de la forêt guyanaise à partir d'observations aériennes et spatiales », sous la responsabilité de C. Proisy)*. Ceci, nous permettra de disposer sur notre site d'étude principal, puis sur l'ensemble des sites, de données laser aéroportées de résolution décimétrique en altimétrie et planimétrie. Nous attendons de ces données qu'elles permettent de discriminer des textures de canopée avec une finesse compatible avec celle des variations des facteurs environnementaux (pédologiques, sylvigénétiques, etc.) qui agissent sur la composition et la diversité de la forêt.

2. Démarche de changement d'échelle

Notre vision du changement d'échelle n'est pas seulement instrumentale en ce sens qu'elle ne se limite pas à la substitution d'un outils d'investigation (les relevés de terrain) par un autre (télédétection). En effet, l'ambition de notre projet est bien d'allier les deux approches dans une démarche qui permettra : 1) d'étudier les relations entre facteurs environnementaux et diversité à différentes échelles spatiales (du local au régional), et 2) d'analyser la manière dont évoluent ces relations lorsqu'on passe d'une échelle à une autre (changement d'échelle). Nous avons pour cela choisi d'inscrire notre projet dans le cadre d'une vision hiérarchique de l'hétérogénéité des écosystèmes ("patch hierarchy theory" ; O'Neill et al. 1986), assez répandue en écologie des paysages (Pickett & Cadenasso 1995), mais peu utilisée en milieu forestier tropical où on lui préfère généralement une approche plus traditionnelle des relations espèces-milieu par les gradients écologiques. L'étude des gradients écologiques a certes apporté des connaissances fondamentales sur les relations espèces-milieu à l'échelle locale, notamment en Guyane (changements floristiques en fonction des propriétés hydrologiques des sols ou de l'intensité des perturbations naturelles ; cf. étude bibliographique). La stratification sur les facteurs environnementaux (Opération n°1) permettra cependant d'intégrer ces résultats dans une démarche prenant en compte l'espace de manière explicite et hiérarchisée. Les variations de taille et de position des compartiments dans la stratification environnementale peut être prédite à partir de l'analyse de documents de télédétection haute résolution (cf. Paget 1999). Notre projet aura donc pour objectif principal de mettre cette hiérarchie en relation avec la manière dont varie la part de diversité expliquée par les facteurs environnementaux, à la fois dans les différents niveaux de la stratification et lorsqu'on passe d'un niveau à un autre.

3. Valorisation des résultats

L'Office National des Forêts, gestionnaire de la quasi totalité du territoire forestier en Guyane a entrepris à la fin des années 90 une démarche d'adaptation de ses protocoles d'aménagement en prenant en compte différents aspects qui jusqu'ici n'intervenaient que très peu dans la conception des plans d'aménagement. Compte tenu du rôle multifonctionnel de la forêt dans l'aménagement du territoire, les aspects économiques, socio-économiques (notamment

les usages traditionnels) et écologiques (notamment gestion de la biodiversité) doivent être pris en compte simultanément afin de définir un découpage du territoire qui optimise ces diverses fonctions. L'application de ce nouveau protocole conduit notamment à la définition de portions de territoire destinées à une fonction particulière (« séries d'usage » pour les usages traditionnels tels que la collecte de produits forestiers non ligneux ; « séries d'intérêt écologique » pour la conservation du patrimoine naturel).

Concernant la biodiversité, il est rapidement apparu *(atelier du 20 oct. 1999 sur la prise en compte de la biodiversité dans l'aménagement et la gestion des forêts de production en Guyane »)* que la définition des séries d'intérêt écologique posait des problèmes techniques de mise en œuvre, puisqu'il s'agit essentiellement dans cette démarche de s'appuyer sur les données de terrain récoltées par les équipes de prospection. Une proposition retenue *(D. Sabatier & O. Poncy)* a été de mettre en place un groupe de travail permanent, regroupant les acteurs de la recherche et de la gestion, permettant de prendre en considération les développements en matière de caractérisation des paysages forestiers, et particulièrement de la relation entre habitats et biodiversité. Cette démarche trouve sa place au sein du GIS Silvolab qui regroupe l'ensemble des organismes intervenant dans la recherche sur les milieux forestiers en Guyane. La « Section Technique Tropicale » (STIR) de l'ONF-Guyane est le service le plus à même de coordonner ce groupe puisque son rôle est d'une part d'être l'interface entre l'ONF et les équipes de recherche et d'autre part de transmettre de façon pratique aux autres services toute connaissance pouvant être valorisée. La STIR de l'ONF-Guyane est l'un des partenaires du projet global d'analyse multi-échelles du couvert forestier guyanais dans le quel s'inscrit le présent projet.

En plus de ce contact 'permanent', nous envisageons, dans ce cadre et sous l'égide de Silvolab, la tenue d'ateliers en Guyane, en fin de projet (2005), qui permettront de faire le point sur les avancées dans ce domaine.

La valorisation des connaissances acquises au cours de ce projet se fera également au travers de notre participation à des groupes de travail ayant pour objet la gestion de la biodiversité. Localement, il s'agit de l'action du CSRPN (définition des Znieff) et de la mission Parc Naturel de Guyane. A l'échelle régionale-internationale (bouclier des Guyanes) nous contribuons aux réflexions et aux actions de diffusion des connaissances menées sous l'égide de différents organismes (Conservation International, UICN …) visant à promouvoir une meilleure gestion du patrimoine naturel ("The Guayana Shield Conservation Priority Setting Workshop", Paramaribo, avril 2002).

Références citées

Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, 9: 95-99.

Ashton, P. S. (1964) Ecological studies in the mixed dipterocarp forest of Brunei State. *Oxford Forestry Memoirs*, 25: 74 pp.

Aubréville, A. (1938) La forêt coloniale : les forêts d'Afrique Occidentale Française. *Annales de l'Académie des Sciences Coloniales*, 9: 1-245.

Barker, M. G. & Pinard, M. A. (2001) Forest canopy research: sampling problems, and some solutions. *Plant Ecology*, 1/2: 23-38.

Barthès, B. (1991) *Caractérisation pédologique de parcelles du dispositif " Forêt Naturelle " du CTFT à Paracou (Sinamary, Guyane). Parcelles 1, 6 et 11*. Document de travail, ORSTOM, Cayenne. 9 pp.

Birnbaum, P. (1997) *Modalités d'occupation de l'espace par les arbres en foret guyanaise*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris. 221 pp.

Bonal D, Barigah TS, Granier A, Guehl JM. (2000a). Late stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}C$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant, Cell and Environment* **23**:445-459.

Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D. & Guehl, J. M. (2000b) Interspecific variability of delta-C13 among canopy trees in rainforests of French Guiana: functional groups and relationship with leaf water potential. *Œcologia*, 124: 454-468.

Boulet, R. (1990) Organisation des couvertures pédologiques des bassins versants ECEREX : hypothèse sur leur dynamique. Pp. 15-45 In Sarrailh, J. M. Ed., *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais : opération ECEREX*. INRA, CTFT, Paris.

Brown, J.H. & Maurer, B.A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.

Brünig, E. F. (1991) Pattern and structure along gradients in natural forests in Borneo and in Amazonia - Their significance for the interpretation of stand dynamics and functioning. *Rain Forest Regeneration and Management*, 6: 235-243.

Burrus, C. S., Gopinath, R. S. & Guo, H. (1998) *Introduction to walvelets and wavelet transforms. A primer*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New-Jersey.

Charles-Dominique, P., Blanc, P., Larpin, D., Ledru, M.-P., Riéra, B., Sarthou, C., Servant, M. & Tardy, C. Forest pertubations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. *Acta Oecologica*, 19: 295-302.

Chessel, D. (2001) Ordination multi-métrique. Document à diffusion limitée. 36 pp.

Chessel, D. & Gimaret-Carpentier, C. (1998) *ADE-4, Fiche Thématique 4.9: Analyse canonique et liste d'occurrences d'espèces*. http://biomserv.univ-lyon1.fr/ADE-4.html, 37 pp.

Clark, D.B. & Clark, D.A. (2000) Lanscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137: 185-198.

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.

Clark, D.B., Palmer, M.W. & Clark, D.A. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80: 2662-2675.

Clément, J. & Guellec, J. (1974) Utilisation des photographies aériennes au 1:5 000 en couleur pour la détection de l'Okoumé dans la forêt dense du Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 153:

Clinebell II, R. R., Phillips, O. L., Gentry, A. H., Stark, N. & Zuuring, H. (1995) Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*, 4: 56-90.

CNUED (1989) Notre avenir à tous. Editions du Fleuve, Québec. 432 pp.

Collinet, F. (1997) *Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou, Guyane)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon. 313 pp.

Colwell, R. K. & Coddington, J. A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 345: 101-118.

Condit, R., Hubbell, S. P., LaFrankie, J. V., Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, R. B. & Ashton, P. S. (1996) Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, 84: 549-562.

Connell, J. H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine mammals and rain forest trees. Pp. 298-312 In Den Boer, P. J. & Gradwell, G. R. Ed., *Dynamics and populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.

Connell, G. H. (1978) Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.

Couteron, P. (2001) Quantifying change in patterned semi-arid vegetation by Fourier analysis of digitised aerial photographs. *International Journal of Remote Sensing*, sous presse.

Couteron, P. (2001b) *Potentiel de l'analyse spectrale par transformée de Fourier pour l'étude de la texture de la canopée des forêts tropicales humides*. Rapport AME, GIS Silvolab Guyane, 22 pp.

Couteron, P. & Lejeune, O. (2001) Periodic spotted patterns in semiarid vegetation explained by a propagation-inhibition model. *Journal of Ecology*, 89: 616-628.

Couteron, P., Mahamane, A., Ouedraogo, P. & Seghieri, J. (2000) Differences between banded thickets (tiger bush) at two sites in West Africa. *Journal of Vegetation Science*, 11: 321-328.

Couteron, P., Pélissier, R., Mapaga, D., Molino, J.-F. & Tellier, L. (200x) Ecological valorisation of a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, accepté.

Daget, P. & Godron, M. (1982) *Analyse de l'écolgie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris. 163 pp.

Dale, M. R. T., Dixon, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Myers, D. E. & Rosenberg, M. S. (2001) Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography*, soumis.

Delor, C., Perrin, J., Truffert, C., Asfirane, F. & Rossi, P. (1998) Images géophysiques dans le socle guyanais. *Géochronique*, 67: 7-12.

Favrichon V.(1994). Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 49 : 379-403.

Favrichon, V. (1995) *Modèle matriciel déterministe en temps discret: application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon. 252 pp.

Fisher, R. A., Corbet, A. S. & Williams, C. B. (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12: 42-58.

Forget, P.-M. (1990) Seed-dispersal of Vouacapoua americana (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 459-468.

Forget, P.-M. & Sabatier, D. (1997) Dynamics of the seedling shadow of a frugivorus-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 767-773.

Forget, P.-M., Mercier, F. & Collinet, F. (1999) Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees Carapa procera (Meliaceae) and Vouacapoua americana (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 301-313.

Francis, E. C. (1966) Crowns, boles and timber volumes from aerial photographs and field surveys. *Commonwealth Forestry Review*, 45: 32-66.

Freycon, V. (1999a) *Forêt de Counami. Esquisse physiographique. Méthode et note explicative.* Document de travail, Cirad-Forêt, Kourou. 15 pp.

Freycon, V. (1999b) *Forêt de Counami. Validation-terrain de l'esquisse physiographique*. Document de travail, Cirad-Forêt, Kourou. 9 pp.

Freycon, V. & Paget, D. (2000) *Etude comparative en éléments totaux des cuirasses et des sols de Crique Plomb, St Elie et Counami (Guyane française)*. Note, Cirad-Forêt, Kourou. 7 pp.

Freycon, V. (2001) *Etude comparative des systèmes sols sur deux unités de paysage du massif de Counami (Guyane française)*. Note, Cirad-Forêt, Kourou. 32 pp.

Fritsch, E., Bocquier, G., Boulet, R., Dosso, M. & Humbel, F. X. (1986) Les systèmes transformants d'une couverture ferrallitique de Guyane française. Analyse structurale d'une formation supergène et mode de représentation. *Cahiers ORSTOM, série Pédologie*, 22: 361-395.

Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

Gauch, H. G. (1973) The relationship between sample similarity and ecological distance. *Ecology*, 54: 618-622.

GCOS (1996) *In situ observations for the Global Climate Observing Systems*. Technical report GCOS-28, WMO/TD n° 793, WMO, UNEP, UNESCO, FAO, ICSU.

Gentry, A. H. (1982) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15: 1-84.

Gentry, A. H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.

Gentry, A. H. (1992) Tropical forest biodiversity - Distributional patterns and their conservational significance. *Oïkos*, 63: 19-28.

Gerardin, V. & Ducruc, J. P. (1990) The ecological reference framework for Québec: a useful tool for forest sites evaluation. *Vegetatio*, 87: 19-27.

Gillison, A. N. (1992) Photosynthetic activities in foliar and non-foliar organs: changes in photosynthetical active radiation from canopy to ground level. Primary results. Pp. 193-198 In Hallé, F. & Pascal, O. Ed., *Biologie d'une canopée forestière, vol. II*. Fondation ELF,

Gimaret-Carpentier, C. (1999) *Analyse de la biodiversité à partir d'une liste d'occurrences d'espèces : nouvelles méthodes d'ordination appliquées à l'étude de l'endémisme dans les Ghats occidentaux*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon. 242 pp.

Gimaret-Carpentier, C., Pélissier, R., Pascal, J.-P. & Houllier, F. (1998) Sampling strategies for the assessement of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science*, 9: 161-172.

Gimaret-Carpentier, C., Chessel, D. & Pascal, J.-P. (1998b) Non-symetric correspondence analysis: an alternative species occurrences data. *Plant Ecology*, 138: 97-112.

Gourlet-Fleury, S., Ferry, B., Molino, J.-F., Petronelli, P. & Schmitt, L. (2001) Chapter 2: Paracou experimental plots: key features. In Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.-M. & Laroussinie, O. Ed., *Paracou: 15 years of inter-disciplinary research on the dynamics of tropical rainforest in French Guiana*. Elsevier, Amsterdam.

Gleason, H. A. (1922) On the relation between species and area. *Ecology*, 3: 158-162.

Godron, M. (1994) The natural hierarchy of ecological systems. Pp. 69-83 In Klijn, F. Ed., *Ecosystem classification for environmental management*. Kluwer Academic Publishing.

GOSSP (1997) *Report of the Global Observing Systems Space Panel*. Technical report GOOS-10, GTOS-9, WMO/TD n° 845, WMO, UNEP, UNESCO, FAO, ICSU, pp.

Grimaldi, M. & Boulet, R. (1990) Relation entre l'espace poral et le fonctionnement hydrodynamique d'une couverture pédologique sur socle de Guyane française. *Cahiers ORSTOM, série Pédologie*, 25: 263-275.

Grimaldi, C., Grimaldi, M. & Vauclin, M. (1994) The effect of the chemical composition of a ferrallitic soil on neutron probe calibration. *Soil Technology*, 7: 233-247.

Grubb, P. J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52: 107-145.

Guehl, J. M. (1984) Dynamique de l'eau dans le sol en forêt tropicale humide guyanaise - Influence de la couverture pédologique. *Annales de Sciences Forestières*, 41: 195-236.

Guehl, J.-M. (2001) ACI Ecologie Quantitative : Approche structurale et fonctionnelle de la varaibilité spatiale de la couverture forestière tropicale humide en Guyane française. Document de réponse à l'appel d'aoffres 2001 "Biosphère continentale". 30 pp.

Guehl, J. M., Domenach, A. M., Bereau, M., Barigah, T. S., Casabianca, H., Ferhi, A. & Garbaye, J. (1998) Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guiana: a dual isotope approach (delta-15N and delta-13C). *Œcologia*, 116: 316-330.

Guinochet, M. (1973) *Phytosociologie*. Masson, Paris. 227 pp.

Hallé, F., Oldeman, R. A. A. & Tomlinson, P. B. (1978) *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin. 441 pp.

Haralick, R. M. (1979) Statistical and structural approach to texture. *Proceedings of the IEEE*, 67: 786-804.

Hart, T. B., Hart, J. A. & Murphy, P. G. (1989) Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist*, 133: 613-633.

He, F., Legendre, P. & LaFrankie, J. V. (1997) Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 8: 105-114.

Henry, H. A. L. & Aarssen, L. W. (1999) The interpretation of stem diameter-height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters*, 2: 89-97.

Hill, M. O. (1973) The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology*, 61: 225-235.

Hubbel, S. P. & Foster, R. B. (1986) Biology, change, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Pp. 314-329 In Diamond, J. & Case, T. J. Ed., *Community ecology*. Harper & Row, New York.

Humbel, F. X. (1978) Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, des sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. *Bulletin de l'A.F.E.S.*, 2: 83-93.

Huston, M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113: 81-101.

Huston, M. A. (1994) *Biological diversity: the coexistence of species in changing landscapes*. Cambridge University Press, 682 pp.

Hutter, S. (2001) *Stratification géomorpholgique du massif de Counami (Guyane française)*. Mémoire de Maîtrise, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 67 pp.

Janzen, D. H. (1970) Herbivores and number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104: 501-528.

Jennings, S. B., Brown, N. D. & Sheil, D. (1999) Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72: 59-73.

Julien, M. (2000) *Identification d'essences forestières guyanaises par photographies aériennes*. Mémoire de DESU, Université Paul Sabatier, Toulouse.

King, D. A. (1996) Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 25-44.

Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity amoung multiple communities. *Oïkos*, 76: 5-13.

Laumonier, Y., Trichon, V., Gastelly-Etchegorry, J.-P. & Birnbaum, P. (1994) Reflectance, leaf area index and structural studies of a rain forest canopy using the "opération Canopée" association's tree top raft-hot air airship combination. *Geocarto International*, 9: 17-59.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam. 853 pp.

Lefeuvre, J. C. & Barnau, G. (1988) Ecologie du paysage : mythe ou réalité ? *Bulletin d'Ecologie*, 19: 493-522.

Lescure, J. P. & Boulet, R. (1985) Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, 17: 155-164.

MacArthur, R. H. (1972) *Geographical ecology: patterns of distribution of species*. Harper & Row, New York.

Magurran, A. E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Ltd, London, UK.

Molino, J.-F. & Sabatier, D. (2001) Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, 294 :1702-1704.

Molino, J.-F., Sabatier, D., Birnbaum, P. & Prévost, M.-F. (1998) From tree to region: evaluating tree species diversity in tropical rainforests, examples from French Guiana. In: *the forum biodiversity, treasures in the world's forests*, 3-7 July 1998, Schneverdingen, Germanay. Alfred Toepfer Akademie fur naturschutz.

Moravie, M.-A. (1999) *Un modèle d'arbre dépendant des distances pour l'étude des relations entre la dynamique et la structure spatiale d'une foret dense sempervirente*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon. 225 pp.

Mouren, S. (2001) *Essais de typologie de forêts guyanaises par analyse de la texture de leur canopée*. Rapport de stage d'option scientifique, Ecole Polytechnique, Paris. 28 pp.

Myers, B. J. (1982) Guide to the identification of some tropical rain forest species from large-scale colour aerial photographs. *Australian Forester*, 45: 28-41.

Nelson, B. W., Ferriera, C. A. C., Da Silva, M. F. & Kawasaki, M. L. (1990) Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazon. *Nature*, 345: 714-716.

Niblack, W. (1986) *An introduction to digital image processing*. Prentice Hall International, Englewood Cliffs. 215 pp.

Nicolini, E., Caraglio, Y., Molino, J.-F., Sabatier, D. & Birnbaum, P. (2001) Ability of some morphological and architectural traits in the study of the structural heterogeneity in a Guianan rain forest: first application of a new method of architectural diagnostic. En préparation.

Nouguier, C. (1999) Modélisation des transferts radiatifs au sein de couverts hétérogènes. http://amap.cirad.fr/themes.html.

Noy-Meir, I. & Whittaker, R. H. (1977) Continuous multivariate methods in community analysis: some problems and developments. *Vegetatio*, 33: 79-98.

O'Neil, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B. & Allen, T.F.H. 1986. *A hirarchical concept of ecosystem*s. Princeton University Press. Princeton, NJ.

Oldeman, R. A. A. (1983) Tropical rain forest: architecture, sylvigenesis, diversity. Pp. 139-150 In Sutton, S. L., Whitmore, T. C. & Chadwick, A. C. Ed., *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, London.

Oldeman, R. A. A. (1990) *Forests: elements of silvology*. Springer Verlag, Berlin. 624 pp.

Olivier, J.-M. (2000) *Structure de la canopée et structure forestière sous-jacente à Paracou, Guyane française*. Mémoire de DESU, Université Paul Sabatier, Toulouse. pp.

Ollier, S. (2001) *Etude de faisabilité d'une typologie des couverts forestiers guyanais à partir d'un signal laser aéroporté : réflexion méthodologique et estimation de la qualité des données*. Rapport technique, DEA Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques, Université Claude Bernard, Lyon. 33 pp.

ONU (1992) Déclaration de Rio sur l'environnement et le développement. Principes de gestion des forêts. Pp. In Ed., *Sommet Planète Terre, Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement*, 3-14 juin 1992, Rio de Janeiro, Brésil.

Paget, D. (1999) *Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais : réflexion méthodologique et application*. Thèse de Doctorat, ENGREF, Paris. 154 pp.

Paget, D. & Prévost, M.-F. (2001) Relationships between tree species composition and edaphic factors in terra firme rain forests: a spatial meso-scale approach in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, soumis.

Pascal, J.-P. (1995) Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 50: 237-249.

Pélissier, R. (1998) Tree spatial patterns in three contrasting plots in a South Indian moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 1-16.

Pélissier, R., Dray, S. & Sabatier, D. (200xa) Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology*, sous presse.

Pélissier, R., Couteron, P., Dray, S. & Sabatier, D. (200xb) Consitency between ordination techniques and diversity measurements: two alternative strategies for species occurrence data. *Ecology*, accepté.

Pickett, S.T.A. & Cadenasso, M.L. 1995. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, 269: 331-334.

Plotkin, J. B., Potts, M. D., Yu, D. W., Bunyavejchewin, S., Condit, R., Foster, R. B., Hubbel, S. P., La Frankie, J. V., Manokaran, N., Lee, H. S., Sukumar, R., Nowak, M. A. & Ashton, P. S. (2000) Predicting species diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 97: 10850-10854.

Prance, G. T. (1982) Forest refuges: evidence from woody angiosperms. Pp. 137-138 In Prance, G. T. Ed., *Biological diversity in the tropics*. Columbia University Press, New York.

Preston, F. W. (1962) The canonical distribution of commoness and rarity. *Ecology*, 43: 195-215.

Proisy, C. (1999) *Apport des données radar à synthèse d'ouverture pour l'étude de la dynamique des écosystèmes forestiers*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse. 103 pp.

Rao, C. R. (1964) The use and interpretation of principal component analysis in applied reserach. *Sankhya: The Indian Journal of Statistics, series A*, 26: 329-357.

Richards, P. W. (1996) *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge. 575 pp.

Riéra, B. (1983) *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise*. Thèse de 3ème Cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse. 191 pp.

Riéra, B. & Sabatier, D. (1986) Distribution spatiale et stratégie de dissémination de quelques espèces arborées en forêt guyanaise. In: *Actes du colloque du CNRS "Biologie des Populations"*, 4-6 sept. 1986, Lyon.

Robitaille, A. & Saucier, J. P. (1996) Land districts, ecophysiographic units and area: the landscape mapping of the ministère des ressources naturelles du Québec. *Environmental Monitoring and Assesment*, 39: 127-148.

Roggy J.-C., Prévost M.-F., Garbaye J., Domenach A.-M. (1999a). Nitrogen cycling in the tropical rain forest of french Guiana : Comparison of two sites with contrasting soil types using ^{15}N. *J. Trop. Ecology* **15**: 1-22.

Roggy J.-C., Prévost M.-F., Gourbière F., Casabianca H., Garbaye J., Domenach A.-M. (1999b). Leaf natural ^{15}N abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia* **120** : 171-182.

Roggy, J.-C. & Prévost, M.-F. (1999c) Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rain forest of French Guiana: a taxonomic and ecological approach. *New Phytologist*, 144: 283-294.

Sabatier, D. & Prévost, M. F. (1990) Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 219: 31-55.

Sabatier, D. & Birnbaum, P. (1999) Caractérisation des variations spatiales du peuplement forestier. In Hyunh, F. Ed., *Rapport de consultance IRD-APAVE - Etat initial de l'environnement des zones de Yaou et Dorlin : caractérisation des milieux naturels et humains*. Centre IRD, Cayenne.

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

Sabatier, D., Freycon, V. & collaborateurs (2001) *Rapport final du projet AME : Analyse multi-échelles du couvert forestier guyanais*. Silvolab-Guyane, Kourou. 48 pp.

Sabatier, R., Lebreton, J.-D. & Chessel, D. (1989) Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modeling composition data. Pp. 341-352 In Coppi, R. & Bolasco, S. Ed., *Multiway data analysis*. Elsevier Sciense Publishers, North-Holland.

Shannon, C. E. (1948) A mathematical theory of communications. *The Bell System Technical Journal*, 27: 379-423.

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

Swellengrebel, E. J. G. (1959) On the value of large aerial photographs in British Guiana forestry. *Empire Forest Review*, 38: 54-64.

Swellengrebel, E. J. G. (1965) Reconnaissance of tropical forests with aerial photographs. *Commonwealth Forestry Review*, 44: 142-150.

Terborgh, J. & Andresen, E. (1998) The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 645-664.

Ter Braak, C. J. F. (1983) Principal components biplots and alpha and beta diversity. *Ecology*, 64: 454-462.

Ter Steege, H. (1993) *Patterns in tropical rain forest in Guyana*. Tropenbos series 3, Wageningen, The Netherlands. 159 pp.

Ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., Adalardo de Oliveira, A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P. & Mori, S. (2000) An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 801-828.

Thèveniaut, H. & Truffert, C. (2001) On the use of radiometric data for geological mapping of superficial weathered formations: example from the Crique Plomb area in French Guiana (South America). VII Simposio de Geologia da Amazonia, Belém, Brésil, 5-9 novembre 2001.

Thioulouse, J. & Chessel, D. (1992) A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology*, 73: 670-680.

Thomasson, J. A., Bennett, C. W., Jackson, B. D. & Mailander, M. P. (1994) Differentiating bottomland tree species with multispectral videography. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 60: 55-59.

Tilman, D. (1982) *Ressource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.

Torquebiau, E. (1986) Masaic patterns in Dipterocarp rain forest in Indonesia, and their applications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 301-325.

Trichon, V. (1997) Hétérogénéité spatiale d'une forêt tropicale humide de Sumatra: effet de la topographie sur la structure floristique. *Annales de Sciences Forestières*, 54: 431-446. .

Trichon, V. (2001) Crown typology and the identification of rain forest trees on large-scale aerial photographs. *Plant Ecology*, 153: 301-312.

Truffert, C. (1999) Projet PRR : Démonstration de l'utilisation d'un levé géophysique aéroporté à la détermination des relations sol-végétation. Application en Guyane. Document BRGM, Orléans.

Truffert, C. (2000) Projet de méthode géophysiques au service de la cartographie numérique 3D. Cartographie des formations superficielles. Document BRGM, Orléans.

Van Rompaey, R. S. A. R. (1993) *Forest gradients in West Africa*. PhD. Thesis, Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 142 pp.

Van Steenis, C. G. G. J. (1956) Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation typus - The biological nomad theory. Pp. 212-215 In Ed., *Symposium on Humid Tropics Vegetation*, Kandy, Ceylon. UNESCO, Paris.

Versteegh, P. J. D. (1974) Assessment of volume characteristics of tropical rain forests on large scale aerial photographs. *ITC Journal*, 3: 330-341.

Weishampel, J. F., Ranson, K. J. & Harding, D. J. (1996) Remote sensing of forest canopies. *Selbyana*, 17: 6-14.
Whittaker, R. H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.
Whittaker, R. H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
Whittaker, R. J., Willis, K. J. & Field, R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hirarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
Wright, D. H. (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41: 496-506.
Wu, Y. & Strahler, A. H. (1994) Remote estimation of crown size, stand density and biomass on the Oregon transect. *Ecological Applications*, 4: 299-312.
Zonneveld, I. S. & Forman, R. T. T. (1989) *Changing landscapes: an ecological perspective*. Springer-Verlag, New York. 286 pp.