



Programme Ecosystèmes Tropicaux

Appel à proposition de recherche 2001

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

Convention de recherche : CV02000074

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,

Diversité Multi-Echelles (DIME)

COORDINATEUR : Daniel Sabatier IRD, UMR AMAP Boulevard de la Lironde, TA 40/ PS2, 34398 Montpellier Cedex 5 Daniel.Sabatier@ird.fr

AUTEURS : Daniel SABATIER et (par ordre alphabétique) Lilian BLANC (ECOFOG), Damien BONAL (ECOFOG), Pierre COUTERON (AMAP), Anne-Marie DOMENACH (ECOFOG), Vincent FREYCON (ECOFOG), Valéry GOND (ECOFOG), Jean-Marc GUEHL (EEF), Alexandre LAFITTE-OLANO (LADYBIO), Jérôme LE FOL (ECOFOG), Jean-François MOLINO (AMAP), Eric NICOLINI (AMAP), Sébastien OLLIER (UNIV. LYON 1), Raphaël PÉLISSIER (AMAP), Marie-Françoise PRÉVOST (AMAP), Christophe PROISY (AMAP), Jean-Christophe ROGGY (ECOFOG), Hervé THÉVENIAUT (BRGM), Valérie TRICHON (LADYBIO)



PARTICIPANTS AU PROGRAMME

1. UMR AMAP, « botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes » (Montpellier - Cayenne) :

P. Couteron (DR IRD), G. Elfort (TCN IRD), J. Engel (VCAT IRD), F. Lokonadinpoullé (VCAT IRD), C. Madelaine (Elève Ing. Agro-M), J.-F. Molino (CR IRD), E. Nicolini (Ch.-Ing. Cirad-Forêt), M.-F. Prévost (CR IRD), R. Pélissier (CR IRD), C. Proisy (CR IRD), D. Sabatier (CR IRD), J.-L. Smock (AGT IRD), M. Tarcy (TER IRD).

2. UMR Ecofog, « Ecosystèmes forestiers de Guyane » (Kourou) :

E. Abner (Tech. Cirad-Forêt), M. Baisie (Tech. Cirad-Forêt), L. Blanc (Ch.-Ing. Cirad-Forêt), (D. Bonal (CR INRA), A.-M. Domenach, (IR CNRS), V. Freycon, V. Gond (Ch.-Ing. Cirad-Forêt), J.-Y. Goret (TR INRA), F. Kago (Tech. Cirad-Forêt), M. Koese (Tech. Cirad-Forêt), F. Kwasie (Tech. Cirad-Forêt), J. Le Fol (Doctorant), E. Lentillus (AJT INRA), O. Ngwete (Tech. Cirad-Forêt), J.-C. Roggy (CR INRA), R. Santé (Tech. Cirad-Forêt), J. Weigel (IR Engref)

3. UMR LADYBIO, « Laboratoire Dynamique de la biodiversité » (Toulouse) :

V. Trichon (MCF UPS), A. Lafitte-Olano (Etudiant Maîtrise UPS)

COLLABORATIONS

J.-M. Guehl (DR INRA, UMR « Ecologie et Ecophysiologie Forestières »), Sébastien Ollier (UMR Biométrie et Biologie Evolutive, Univ. Lyon 1) H. Théveniaut (Géologue, BRGM)

MOTS-CLEFS

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

2.3.2.
2.3.3.

2.3.4.

2.3.5.

3.

3.1. 3.2.

3.3.

TABLE DES MATIÈRES

CONTEXTE I	ET OBJECTIFS	1
	CHAPITRE I. LE MILIEU PHYSIQUE ET LE CONTEXTE FLORISTIQUE	
1. Vue d'er	nsemble des dispositifs de terrain	3
2. Stratifica	tion hiérarchique sur les facteurs du milieu physique	9
2.1. Seg	mentation géomorphologique	9
2.2. Ca	ractérisation pédologique	10
2.2.1.	Analyse de toposéquences	10
2.2.2.	Profils d'humidité	11
2.3. Rés	sultats et discussion	13
2.3.1.	Géologie	13

Relation entre géomorphologie et organisation des sols......13

Identification de nouveaux systèmes d'organisation de sols17

Caractérisation des comportements hydrodynamiques.....17

Originalité de la flore du site de Crique Plomb - Montagne Plomb (CMP)......23 CHAPITRE II. LES RELATIONS SUBSTRAT-PEUPLEMENT

Floristique : une contribution à la connaissance de la Flore de la Guyane......21

1. Analyse	multi-échelle de la diversité spécifique	
1.1. Pro	position d'un cadre analytique unifié de décomposition de la diversité	
1.1.1.	La table des occurrences spécifiques : définition et propriétés	31
1.1.2.	Décomposition de la diversité en fonction des types d'habitats	
1.1.3.	Décomposition de la diversité en fonction de la distance spatiale	
1.1.4.	Mesure de diversité et ordination des tableaux floristiques	35
1.1.5.	Application : Relations sol-végétation à l'échelle locale	
1.1.6.	Application : Détection de motifs spatiaux à l'échelle du paysage	
1.1.7.	Application : Décomposition hiérarchique de la diversité	40
1.2. Co	nclusion et perspectives	45
2. Diversite	é fonctionnelle	
2.1. Ac	quisition de l'azote dans le fonctionnement de l'écosystème	
2.1.1.	Caractérisation de la fertilité des sols	
2.1.2.	Entrées d'azote dans les différents écosystèmes	49
2.1.3.	Partage des ressources	51
2.1.4.	Conclusions et perspectives	55
2.2. δ ¹³	C et efficience d'utilisation de l'eau	56
2.2.1.	Aspects méthodologiques	56
2.3. Div	versité fonctionnelle des arbres de la forêt guyanaise	57
2.3.1.	Variabilité spatiale du fonctionnement du couvert	

CHAPITRE III. DYNAMIQUE SYLVIGÉNÉTIQUE, STRUCTURE 3D DE LA CANOPÉE, ET SPATIALISATION

1. A	nalvse a	rchitecturale et hétérogénéité forestière en milieu tropical	62
1.1.	Mét	hode de diagnostic architectural appliqué au site CMP	62
1	.1.1.	Matériel et méthode	
1	.1.2.	Résultats	65

1.1.3.	Perspectives	66
1.2. Eval	uation de la croissance par le diagnostic architectural	68
1.2.1.	Matériel et méthode	68
1.2.2.	Résultats	70
1.2.3.	Perspectives	71
2. Approche	e quantitative fine de la structure forestière par altimétrie laser	75
2.1. Con	texte et objectifs	75
2.2. Арр	roche de la volumétrie forestière par altimétrie laser	76
2.2.1.	Signification de l'enregistrement du « dernier retour » :	79
2.2.2.	Estimation d'un modèle numérique de terrain (MNT) :	79
2.2.3.	Agrégation des données et statistiques :	
2.2.4.	Caractérisation de la « surface » de la canopée :	
2.3. Cara	ctérisation physique du couvert et habitat des arbres du sous-bois	85
2.3.1.	Densité et porosité du couvert forestier	
2.3.2.	Accroissement en diamètre des arbres des strates inférieures :	85
2.3.3.	Diversité du peuplement des strates inférieures :	
2.4. Disc	cussion et perspectives	
3. Analyse to	exturale 2D de la canopée et prédiction de la structure forestière	90
3.1. Mate	ériel et méthodes	91
3.1.1.	Choix d'une approche texturale	91
3.1.2.	Schéma d'ordination/classification texturale	91
3.1.3.	Analyses globale et locale	
3.1.4.	Données de télédétection et de terrain pour la validation:	
3.1.5.	Mesures des paramètres forestiers sur le terrain	94
3.2. Résu	ıltats	95
3.2.1.	Interprétation des ordinations texturales	95
3.2.2.	Influence de la taille de l'imagette sur les résultats de l'ordination	95
3.2.3.	Corrélations avec les variables de structure forestière	99
3.2.4.	Texture de canopée et détection des perturbations expérimentales	
3.2.5.	Typologie et cartographie automatique	
3.2.6.	Analyses globales et locales	
Références	BIBLIOGRAPHIQUES	
RÉSUMÉ		
VALORISATIO	N	
1. Articles s	cientifiques et chapitres d'ouvrages	
1.1. Publ	iés	
1.2. Sous	presse	
1.3. En r	préparation	
2. Participat	ion à des colloques	
3. Mémoires	s de fin d'étude.	
4. Commun	ications	117
CONCLUSION	ET PERSPECTIVES	118

RAPPEL DU CONTEXTE ET DES OBJECTIFS DU PROJET

L'une des caractéristiques majeure du patrimoine floristique des forêts tropicales humides de basse altitude, en comparaison de celui des milieux tempérés ou tropicaux secs, est le manque de documentation de la répartition dans l'espace des espèces ou des biotopes auxquels elles pourraient être associées. Cela tient bien entendu au rapport entre effort de documentation et nombre d'espèces, mais aussi très largement à la nature même des peuplements. La dynamique et l'organisation dans l'espace des populations comme les processus écologiques qui déterminent les patrons spatiaux et le mélange des espèces sont encore très mal connus pour ces écosystèmes. Les communautés d'espèces y prennent une apparence instable, dans l'espace et dans le temps, qui, à certaines échelles, concorde assez bien avec une conception stochastique des processus d'assemblage (théorie neutraliste) et suggère une forte redondance écologique des espèces. Leur coexistence ne serait pas complètement liée à un partitionnement des ressources en niches écologiques occupées par le meilleur compétiteur, mais par un assemblage flou où les parts respectives du stochastique et de l'adaptatif sont difficiles à démêler.

En complément d'une approche autoécologique, fondée sur l'étude d'espèces pressenties comme représentatives de divers types de comportements, menée dans d'autres programmes, nous avons proposé une approche synécologique de la diversité. Nous avons cherché à décrire, analyser et comprendre, à l'échelle d'une région naturelle (en l'absence de gradient climatique), l'influence de deux causes importantes de variation de la diversité des espèces et de la diversité fonctionnelle du peuplement forestier arborescent : le substrat géologique et pédologique, et l'intensité du régime de perturbations naturelles. Ces deux facteurs ont de plus une influence marquée sur l'architecture et la stature des peuplements, ce qui a permis d'étudier divers moyens de spatialisation via le diagnostic architectural rapide ou la télédétection.

Chapitre I

LE MILIEU PHYSIQUE ET LE CONTEXTE FLORISTIQUE

1. Vue d'ensemble des dispositifs de terrain *(J.-F. Molino, D. Sabatier)*

Le dispositif d'étude du programme DIME comporte quatre sites du bas-Sinnamary en Guyane française (Fig. 1). Sur trois d'entre eux (Piste de St Elie, Paracou et Counami), l'existence de jeux de données acquis dans le cadre de programmes de recherche antérieurs ou parallèles a permis (et permettra) de tester certains protocoles et méthodes et de réaliser des analyses complémentaires. Ces sites, bien documentés par ailleurs (http://arlequin.cirad.fr/arlequin/rub_dispo/index.php), ne seront pas décrits ici.

Celui de Crique et Montagne Plomb (**CMP**), à l'ouest de la retenue de Petit Saut, est le site principal du projet, c'est à dire celui sur lequel ont été mis en place des dispositifs d'étude nouveaux (et pour certains, basés sur des protocoles originaux), et où s'est déroulé l'essentiel du travail de collecte de données de terrain. Il est beaucoup plus étendu que les trois autres (environ 60 km²), et accessible soit par le nord, par une piste forestière, soit par l'est, par le lac de barrage de Petit Saut. Le cœur du dispositif n'est accessible qu'à pied, ce qui a nécessité l'ouverture de sentiers forestiers (layons). Les travaux de repérage et de layonnage (plus de 30 km) ont mobilisé une part importante de nos moyens en personnel technique. Les missions de collecte de données pédologiques et botaniques au cœur du dispositif ont nécessité des portages pour le matériel et les vivres ainsi que l'installation de bivouacs.

Ce site principal a été choisi car il présente, de part et d'autre de la crique Plomb, de forts contrastes. Cet affluent du Sinnamary est en effet une frontière naturelle entre deux compartiments Nord et Sud qui diffèrent nettement par les substrats géologiques (Fig. 1), les modelés topographiques et les structures forestières apparentes sur photos aériennes (Paget 1999) (Fig. 2 et section I-2.1 ci-après). De plus, les relevés effectués par Paget (1999) dans la partie Nord (6 toposéquences et 34 placettes de 0,12 ha) pour son étude des relations sols-végétation constituait une base intéressante pour la création de plusieurs des dispositifs de DIME.

De 2003 à 2005, cinq dispositifs ont donc été mis en place pour la collecte de données pédologiques et botaniques indispensables à la réalisation des objectifs du programme (Fig. 3) :

- 10 toposéquences (**T1 à T4, T6 à T12**, Fig. 3 & Tab. 1). Les 5 premières (T1 à T4; T6) ont été reprises du dispositif Paget (1999) et complétées. Les 5 autres ont été ouvertes de manière à compléter l'échantillonnage sur les trois unités de modelé (cf. 2 .1) identifiées sur le compartiment Nord, et à élargir l'étude à 2 des 3 unités du compartiment Sud. Ces 10 toposéquences ont permis d'affiner au mieux l'interprétation géomorphologique, et de réaliser un diagnostic pédologique détaillé (cf. I-2.2).
- 18 relevés floristiques linéaires, selon un protocole d'inventaire nouveau, dit en « Points-Grappes », mis au point pour la décomposition hiérarchique de la diversité spécifique. Ces relevés (**PG1 à PG18**) suivent les toposéquences (Fig. 3 & Tab. 1). Ils forment un ensemble de plus de 8 500 m de relevés des arbres de $D_{130} \ge 10$ cm1, dont l'équivalent surfacique serait de 10 ha d'inventaire en plein. Bien que destinées avant tout à l'analyse multi-échelles de la diversité spécifique (cf. II-1), les données obtenues ont également servi aux analyses plus générales sur la floristique (cf. I-3)et sont utilisés pour les analyses en cours des relations sol-végétation.

¹ D_{130} : diamètre du tronc à 1,3 m du sol, aussi appelé dhp (diamètre à hauteur de poitrine) ou dbh (diameter at breast height)

- 8 parcelles de 1 ha d'inventaire botanique, comprenant étiquetage, positionnement, mesure du D₁₃₀ et identification à l'espèce de tous les arbres de D₁₃₀ ≥ 10 cm (MPB1 à MPB8). Deux sont représentatives des forêts très denses sur sols amincis du compartiment Nord (Schistes), deux autres des forêts sur cuirasse démantelée sur schistes, tandis que les 4 autres représentent les forêts hautes sur sols profond (sur cuirasse démantelée) du compartiment Sud. Elles permettront des analyses détaillées de la diversité spécifique locale, et ont été utilisées pour toutes les études sur l'écophysiologie des arbres (cf. II-2).
- 8 parcelles de 1200 m² du dispositif Paget (DP1 à DP8), dont 4 sur sols profonds et 4 sur sol amincis. Tous les arbres de D₁₃₀ ≥ 10 cm avaient été positionnés, étiquetés et mesurés (D₁₃₀) par Paget (1999), mais son protocole ne prévoyait d'identification botanque que pour les arbres de la partie centrale (600 m²). L'inventaire botanique a été étendu à toute la surface, de manière à former un ensemble cohérent sur trois sites. En effet, dans le cadre du 12^e CPER-Guyane ce même dispositif de 8 placettes sur schistes (dont 4 sur sols profonds et 4 sur sol amincis) à été dupliqué à Counami et sur la Piste de St Elie. Cet ensemble permettra d'aborder les relations sols-végétation à l'échelle régionale.
- 12 parcelles de 1 ha de relevé structural et architectural (**MPDIAM1 à MPDIAM12**²) positionnées de manière à échantillonner 4 faciès forestiers différents. Le jeu de données résultant comprend le diamètre de tous les arbres de $D_{130} \ge 10$ cm, la hauteur et un diagnostic architectural de 25 arbres dominants. Il a permis d'une part de valider le lien entre propriétés structurales de la canopée et structure du peuplement sous-jacent (III-3), et d'autre part de comparer les différents faciès forestiers du point de vue de l'état sylvigénétique (cf. III-1).

Ces dispositifs, ainsi que ceux utilisés dans les autres sites, sont géoréférencés et intégrés dans un SIG (sous ArcGisTM), où sont progressivement rajoutées, au fur à mesure de leur disponibilité, des couches correspondant aux diverses données de type image (cartes topographiques et géologiques, photographies aériennes, imagerie satellitale).

² Les parcelles MPDIAM11 et MPDIAM 12 sont aussi les parcelles botaniques MPB1 et MPB2, respectivement.

Unité Géomorphologique	Unité topographique	Toposéquence	Point- Grappe	Longueur (m)	Effectif $(D_{130} \ge 10 \text{ cm})$
		77	PG3	360	212
		1 /	PG4	220	140
	Т	Тл	PG5	160	108
	1	14	PG6	300	148
		ΤQ	PG15	320	204
		17	PG16	120	72
	II	Τ2	PG9	440	276
Schistes Orapu			PG10	220	132
		Т3	PG7	140	88
			PG8	360	216
		Т8	PG13	260	164
			PG14	120	72
		Τ1	PG1	980	600
		11	PG2	440	240
		T6	PG11	500	312
Volcano-	V	T10	PG17	2160	1308
Paramaca	edimentaire Paramaca VI		PG18	1720	1044

Tableau 1 : Positionnement des Toposéquences et des Points-Grappes dans la stratification géomorphopédologique.



Figure 1: Localisation des sites du programme DIME et grands compartiments géologiques. CMP = Crique & Montagne Plomb ; PSE = Piste de St Elie ; PAR = Paracou ; COU = Counami (extrait de la carte géologique de la Guyane au 1/500 000, BRGM).



Figure 2 : Contrastes des modelés et des formations forestières de part et d'autre de la crique Plomb (Photographie IGN 1990). Détails du faciès à petites couronnes (forêts basses et denses), à gauche, et du faciès à grandes couronnes (forêts hautes), à droite.



Figure 3. Unités géomorphologiques (I à VI) identifiées sur le site CMP (Crique et Montagne Plomb), voies d'accès et localisation des dispositifs de terrain (extrait de la carte au 1/50 000, IGN).

2. Stratification hiérarchique sur les facteurs du milieu physique (V. Freycon J. Le Fol, D. Sabatier, H. Théveniaut)

Un préalable essentiel à l'échantillonnage raisonné des données pédologiques et botaniques sur le terrain, et qui était aussi un des attendus du projet, était la réalisation d'une stratification hiérarchique de la zone d'étude de Crique et Montagne Plomb (CMP) sur la base de facteurs physiques du milieu. Des travaux antérieurs (Paget 1999, Le Fol 2002) ont été complétés pour aboutir à une segmentation à trois niveaux hiérarchiques. Les deux plus élevés sont d'ordre géomorphologique, le dernier prend en compte les différents stades d'évolution des couvertures pédologiques.

2.1. Segmentation géomorphologique

A l'échelle régionale, l'interprétation visuelle d'images satellitaires (LANDSAT TM et radar ERS1) et de cartes géologiques et topographiques, avait conduit Paget (1999) à identifier plusieurs **unités géomorphologiques** (Fig. 1). Deux d'entre elles, B1c et B2b, sont au contact au niveau de la zone d'étude, et séparés par la Crique Plomb (Fig. 2 & 3).

- au Nord (compartiment B1c), les schistes pélitiques (Orapu) forment un relief collinaire assez bas (80 à 215 m d'altitude), mais souvent assez escarpé et très disséqué, sur lequel dominent des forêts basses et denses, identifiables sur photos aériennes par des couronnes nombreuses et de petite taille.
- au Sud (compartiment B2b), le relief plus massif et plus élevé (sommets à 250 350 m) des Montagnes Plomb, sur substrat volcano-sédimentaire (Paramaca), est couvert de forêts hautes, de densité moyenne à faible.

La segmentation, dans la zone d'étude, de ces 2 compartiments en unités topographiques avait déjà été amorcée sur les schistes pélitiques (Paget 1999, Le Fol 2002). Elle s'est poursuivie en se focalisant cette fois sur le volcano-sédimentaire (Paramaca). Elle a été réalisée en plusieurs temps :

- Photo-interprétation de photos aériennes au 1/30000
- > Segmentation du secteur d'étude en différentes unités topographiques
- Réalisation de courbes-enveloppes
- Interprétation géomorphologique
- Intégration de la segmentation sur ArcGis

Sur chacun des compartiments, 3 unités topographiques homogènes ont ainsi été identifiées (Fig. 3). Elles se distinguent à la fois par l'altitude de leurs sommets et par leur modelé (Tab. 2). Cette distinction est certainement liée à différents niveaux de cuirassement. Notons que ces unités présentent toutes une dissymétrie de versants. Sur le compartiment Sud (Montagne Plomb), les versants nord sont notamment caractérisés par une forte densité de badlands, à relier avec la présence de quartzites et de conglomérats, plus sensibles à l'érosion que les roches volcano-sédimentaires. Les versants sud présentent un réseau hydrographique arborescent caractéristique des bassins versants en entonnoir.

Compartiment géologique	Schistes Orapu			Volcano-sédimentaire Paramaca		
Unité topographique	Ι	II	III	IV	V	VI
Altitude des sommets (m)	80 - 100	100 - 140	140-215	260 - 280	280 - 320	320 - 340
Modelé	Matrice de collines basses	Collines allongées et lignes de crêtes à sommets tabulaires	Grandes collines plus ou moins allongées formant des chaînons	Collines amiboïdes rattachées à l'unité VI par des cols	Lignes de crêtes	Petits plateaux tabulaires

Tableau 2: Segmentation géomorphologique du site CMP (Crique et Montagne Plomb), et principales caractéristiques des unités topographiques.

2.2. Caractérisation pédologique

2.2.1. Analyse de toposéquences

Sur les schistes pélitiques, l'organisation des sols avait été étudiée par Paget (1999, 2001) sur six toposéquences (T1 à T6). Nous avons complété cette étude sur trois nouvelles toposéquences (T7 à T9). Sur le volcano-sédimentaire, nous avons étudié les sols sur deux nouvelles toposéquences (T10 et T11). Pour chaque nouvelle toposéquence, nous avons caractérisé son profil topographique et l'organisation des sols. 103 sondages tarière à 1,20 m de profondeur ont ainsi été réalisés en suivant un échantillonnage séquentiel. De plus, nous avons ouvert 25 fosses pédologiques jusqu'à 1,50 m de profondeur sur les toposéquences du volcano-sédimentaire. Ces fosses ont permis de décrire leur profil pédologique avec la méthode « géosystémique » (Chatelin & Martin 1972) et avec la norme STIPA, respectivement pour 25 et 17 d'entre eux.

Chaque sondage et chaque profil ont été rattachés à la classification adoptée par Paget (1999). Pour 12 profils de référence du volcano-sédimentaire, nous avons fait réaliser des analyses physico-chimiques sur 65 échantillons de sols, en vue de rattacher ces profils de référence au système international de classification des sols (ISRIC-FAO-ISSS 1998).

Sur les toposéquences du volcano-sédimentaire, nous avons aussi recueilli 22 échantillons de cuirasse. Pour 12 de ces échantillons, nous avons fait réaliser des analyses de composition isotopique de l'oxygène (δ^{18} O) pour permettre de regrouper différents niveaux cuirassés (Girard *et al.* 2002).

Le jeu de données pédologiques acquis dans cette étude comprend donc :

- Pour chaque toposéquence (et donc chaque Point-Grappe), affectation à chaque point de relevé botanique (intervalle : 20 m) du type de sol associé, suivant la classification adoptée par Paget (1999).
- Pour les 12 profils de référence, analyses physico-chimiques de 65 échantillons de sols : granulométrie en 5 classes, pH_{eau}, pH_{KCL}, C, N, P_{Olsen}, Al_{KC}l, Complexe d'échange pH7 Metson, Fe_{CBD}, Fe_{oxalate}, Fe_{pyrophosphate}, Al_{CBD}, Al_{oxalate}, Al_{pyrophosphate} éléments totaux.

2.2.2. Profils d'humidité

Nous nous sommes intéressés à l'une des propriétés qui marquent le plus la relation solplante en forêt Guyanaise : la dynamique de l'eau dans la couverture pédologique.

La méthode choisie est celle des mesures TDR (Time Domain Reflectometry) qui présente l'avantage d'une grande facilité d'utilisation en comparaison des moyens précédemment mis en œuvre en Guyane (mesures sur échantillons de sol, sonde à neutrons, tensiomètres à mercure). A l'aide d'une sonde TDR Trime T3 (Fig. 4) circulant dans un tube de tecanat de 4,7 cm de diamètre et 3 m de long enfoncé dans le sol à l'aide d'une tarière, on réalise des mesures fortement corrélées à l'humidité relative de la tranche de sol explorée. Deux mesures sont réalisées tous les 20 cm le long des profils. Une vingtaine de tubes ont été mis en place. La principale difficulté réside dans la réalisation du forage, qui doit être régulier afin d'obtenir le meilleur contact possible avec le sol (absence de cavités latérales), et au diamètre exact du tube. L'enfoncement du tube se fait manuellement, à deux personnes. Il faut souvent réaliser plusieurs forages avant de réussir la mise en place d'un tube, qu'il est parfois impossible de faire pénétrer jusqu'à 3m de profondeur. Il peut persister des imperfections de forages dues principalement aux blocs de cuirasse latéritique ou à des cavités. Celles-ci génèrent des irrégularités dans la mesure du profil d'humidité (saut brutal de valeurs), mais ne remettent pas en cause le diagnostic sur le comportement global du profil si elles sont peu nombreuses. De même, il n'a pas été procédé à un calibrage précis de la sonde, horizon par horizon, qui permettrait d'exprimer les résultats en % d'humidité volumique et non en « valeur sonde », cela ne remet pas en cause non plus le diagnostic qualitatif sur le comportement hydrodynamique des profils.



Figure 4. Ci-dessus: Dispositif TDR (boîtier Trime, câble et sonde T3). *A droite :* Sonde T3 engagée dans le tube d'insertion.



Les principaux profils des toposéquences T1 et T3 (Fig. 5) du site Crique Plomb sur shistes Orapu et de la toposéquence T11 du secteur Montagne Plomb (respectivement relevés PG1-PG2; PG7-PG8; PG17, voir Tab. 1) on été équipés de tubes disposés par paires. Ces stations sont représentatives des stades d'évolution de la couverture pédologique (amincissement ; démantèlement du cuirassement). Deux stations de références du site Piste de St Elie sur schistes Bonidoro, où ont eu lieu jusqu'ici les travaux de caractérisation de la dynamique de l'eau dans les couvertures ferrallitiques (voir Sabatier *et al.* 1997 par ex.), sols profonds à drainage vertical libre (DVL) et sols amincis à drainage latéral et superficiel (DLS), ont été équipées de la même manière.

La comparaison des relevés successifs d'un même profil au cours d'épisodes pluvieux donne une indication sur la dynamique d'engorgement et de ressuyage. Les comparaisons entre profils moyens au cours d'une saison des pluies permettent d'étayer une typologie des types de drainage.

Nous avons également réalisé des mesures en grande saison sèche qui en comparaison de celles effectuées en pleine saison des pluies perme ttent d'évaluer l'amplitude des variations annuelles d'humectation des profils. Mais nous n'avons pas cherché à évaluer la réserve utile.

Les évènements rares, et donc difficiles à documenter, sont d'une grande importance pour la dynamique des populations. Ainsi, lors de la grande saison sèche 2003, nous avons pu observer une mortalité importante des plantules d'*Eperua grandiflora* (arbre de canopée) dans plusieurs secteurs sur sol amincis. L'évènement ne c'est pas reproduit lors des années de mesure 2004 et 2005.



Figure 5. Représentation schématique de la toposéquence T3 (relevés botaniques PG7 et PG8) et des dispositifs d'étude. L'interprétation pédologique est due à Paget (1999).

2.3. Résultats et discussion

2.3.1. Géologie

Sur le versant Nord de la Montagne Plomb, l'observation de lithoreliques de différents types (grès, granite, gabbro, schiste Orapu) à la surface topographique ou bien dans les fosses du bas de versant, nous ont permis de préciser la carte géologique à 1:100000 sur laquelle (i) la limite entre « Paramaca » et « schistes de l'Orapu » se situait sur la CMP (ii) la limite entre « Paramaca » et conglomérat se trouvait plus en aval de la toposéquence T10.

2.3.2. Relation entre géomorphologie et organisation des sols

Sur les schistes pélitiques, Paget (1999, 2001) avait mis en évidence une très bonne correspondance entre la stratification géomorphologique et l'organisation des sols. En complétant cette étude sur l'unité géomorphologique III, nous avons mis en évidence une très bonne correspondance entre la position topographique et les caractéristiques des sols. Une toposéquence typique de cette unité III présente alors :

- o un sommet occupé par des sols sur cuirasse démantelée
- o un versant aux pentes fortes (30 à 60%) occupé principalement par des sols sur saprolites superficielles ; en amont de ce versant, les sols sur saprolite profonde font la transition avec les sols sur cuirasses démantelés du sommet
- 0 un versant aux pentes faibles à modérées (5 à 25%) occupé principalement par des sols sur cuirasse démantelées.

La dissymétrie des versants pourrait s'expliquer par la distance de chacun des versants avec la tête de thalweg la plus proche, un résultat déjà observé en Amazonie (Chauvel *et al.* 1987).

Les mesures d'humidité ont permis de mettre en évidence que les sols les plus profonds sur schistes pélitiques (sols sur cuirasses démantelées, sols profonds de versant) avaient en saison des pluies une nappe perchée vers 1 m de profondeur. Cette nappe perchée est certainement liée à une moindre fissuration de la cuirasse démantelée à partir d'1 m de profondeur et/ou à une faible pente, deux causes qui ralentissent ou bloquent l'infiltration de l'eau dans le sol. Ces profils d'humidité sont donc différents de ceux des sols à drainage vertical libre de la Piste de St Elie et se rapprochent de ceux des sols de systèmes hydromorphes amont ou des sols à drainage latéral superficiel.

Sur le volcano-sédimentaire, dès que l'altitude est supérieure à 100 m, l'organisation des sols est remarquablement structurée par l'intensité du cuirassement, puisqu'on ne retrouve plus que des sols sur cuirasse affleurante ou des sols sur cuirasses démantelées. Le long d'une toposéquence, ces deux types de sol alternent en fonction de la distance et de la situation topographique (amont/aval) par rapport à un niveau cuirassé (Fig. 6). Nous avons détecté sur les deux toposéquences T10 et T11, respectivement 7 et 9 niveaux cuirassés. L'altitude permet de relier la plupart de ces niveaux cuirassés (Tab. 3 et Fig. 7). Le nombre de niveaux cuirassés détectés est élevé, puisque pour des altitudes variant entre 80 m et environ 200 m, Paget (1999) sur les schistes pélitiques et Egal *et al.* (1994) dans la région de Cayenne n'avaient distingué que 2 niveaux cuirassés ou à des différences de substrats géologiques. Malheureusement, des teneurs trop faibles d'hématite dans les échantillons de cuirasse ne nous ont pas permis de réaliser les mesures de δ^{18} O et de vérifier ces hypothèses. Par contre, nous avons identifié au moins un troisième niveau cuirassé en Guyane qui se situe à une altitude de 280-290 m (Fig. 6). Des analyses complémentaires devraient permettre de caractériser (géochimie, âge, ...) ce niveau cuirassé.





Figure 7 : Comparaison des profils topographiques et des niveaux cuirassés des toposéquences T10 et T11 (Montagne Plomb, volcano-sédimentaire). A, B et C représentent les trois niveaux cuirassés majeurs.

	T1	.0			T11			Altitude	Correspondance proposée avec la
Niveau	Туре	Dénivelé	Altitude	Niveau	Туре	Dénivelé	Altitude	moyenne	bibliographie
				1 ^{er} niveau	Sommitale		340 m	340 m	Nouveau niveau cuirassé?
				2 ^{ème} niveau	Ressaut	1 m	338 m		
1 ^{er} niveau	Corniche	3 m	280 m	4 ^{ème} niveau	Corniche	5 m	289 m	280-290 m	Nouveau niveau cuirassé
(EC11b)				(EC4, EC5)					
2 ^{ème} niveau	Ressaut	1,20 m	247 m	6 ^{ème} niveau	Ressaut	1,50 m	240 m	220-250 m	Nouveau niveau cuirassé?
(EC12)									ou
3 ^{ème} niveau	Ressaut	1,50 m	232 m	7 ^{ème} niveau	Ressaut	1,20 m	225 m		Ondulations du 2 ^{ème} ordre ?
(EC13)									
4 ^{ème} niveau	Corniche	4 et 3 m	175 m	8 ^{ème} niveau	Ressaut	1,50 m	178 m	170-180 m	Paget (1999): cuirasse entre 160 et
(EC14)				(EC9)					215 m d'altitude
									Egal et al. (1994) : système 1A (200
									m d'altitude)
7 ^{ème} niveau	Dernier	< 1 m	100 m	9 ^{ème} niveau	Dernier	< 1 m	95 m	100 m	Paget (1999): cuirasse à 100 m
	niveau				niveau				d'altitude
	cuirassé				cuirassé				Egal et al. (1994) : système 1B
									(80 m d'altitude)

Tableau 3 : Correspondance des principaux niveaux cuirassés des toposéquences T10 et T11 (Montagne Plomb).

Egal *et al.* (1994) : étude proche de Cayenne Paget (1999) : étude sur le secteur « Orapu » de CMP

2.3.3. Identification de nouveaux systèmes d'organisation de sols

En Guyane, les travaux des pédologues de l'Orstom dans les années 1970-1990 ont permis d'identifier différents systèmes sols sur le socle précambrien du plateau des Guyanes. Ces sytèmes sols ont été considérés comme différents stades de transformation de la couverture pédologique ferrallitique initiale. Par exemple, sur les plateaux de granite ou de migmatite, la couverture ferrallitique disparaît progressivement à partir du centre du plateau par un processus de podzolisation (Boulet *et al.* 1982, Veillon 1984). Ou bien sur les collines de schistes Bonidoro, les sols ferrallitiques à drainage vertical libre laissent la place à des sols marqués de plus en plus par l'hydromorphie, d'abord à drainage latéral superficiel puis de système hydromorphe amont (Boulet 1978, Fritsch *et al.* 1986, Boulet 1990).

Les travaux de Paget (1999, 2001), réalisés sur des schistes pélitiques et sur une plus grande gamme d'altitude (80 à 200 m), ont permis d'identifier trois nouveaux systèmes sols, chacun étant associé à une unité géomorphologique particulière (I, II, III). Ces trois systèmes peuvent être considérés comme différents stades de démantèlement d'une couverture pédologique initiale principalement cuirassée.

Nos travaux dans cette étude, réalisés sur le volcano-sédimentaire et sur une plus grande gamme d'altitude (80 à 300 m), ont permis (i) de confirmer la présence de systèmes sols très structurés par le cuirassement dès que l'altitude est supérieure à 100 m, aussi bien sur schistes pélitiques que sur volcano-sédimentaires (ii) d'identifier au moins un nouveau niveau cuirassé en Guyane (iii) de confirmer que les sols sur saprolites superficielles ne se rencontrent que sur schistes pélitiques.

2.3.4. Caractérisation des comportements hydrodynamiques

PROFILS D'HUMIDITÉ DES SOLS AMINCIS SUR SCHISTES

On observe une grande dispersion des valeurs moyennes au cours d'une saison des pluies. Cependant, tous les profils manifestent un comportement typique des sols dont l'horizon poreux peu épais repose sur une allotérite, à savoir une tendance à une diminution continue de l'humectation avec la profondeur au delà du premier mètre (ou de 1,5 m) comme le montrent les stations de référence du site Piste de St Elie sur sols à drainage latéral et superficiel (DLS). Dans les situations à saprolite (isaltérite) profonde, on observe que les valeurs marquent un maximum aux environs d'un mètre de profondeur. Celui-ci correspond aux nappes perchées, plus ou moins fugaces, décrites par les pédologues. Au dessus du premier mètre, comme le montrent des comparaisons diachroniques, les comportements varient très certainement en fonction du drainage externe : ressuyage des sols sur les haut de versant pentus (Fig. 8a), maintien de l'engorgement par les eaux de ruissellement des sols situés sur des replats ou en bas de versant et près des talwegs. Ce dernier comportement est fortement accentué dans les situations à saprolite (Fig. 8b).

PROFILS D'HUMIDITÉ DES SOLS SUR CUIRASSES DÉMANTELÉES

Les profils d'humidité sur cuirasse démantelée montrent une diversité de comportements qui n'avait pas été soupçonnée lors des premières études pédologiques qui attribuaient à cette situation une parenté assez forte avec les sols profonds (Paget 1999). En fait les situations où les profils d'humidité sont comparables à ceux obtenus sur le site de référence sur sol à drainage profond sont rares et limitées à la toposéquence étudiée sur la Montagne Plomb (PG17). Dans ce cas les valeurs d'humidité sont faibles en surface en toute saison (après un bref ressuyage en cas



Figure 8. Suivi diachronique des profils d'humidité : *A. T12, sol DLS (drainage latéral superficiel) du site PSE ; B. T1, sol SS (saprolite superficielle) du site CMP.*



Figure 9. Profils d'humidités sur sols profonds (DVL = drainage vertical libre ; PV = sol profond de versant ; CD = cuirasse démantelée).

<u>Evaluation de l'impact des propriétés hydrodynamiques sur les profils</u> <u>D'enracinement</u>:

Le long de la toposéquence 3 (relevé PG 7), trois fosses de 2x1m de superficie et 1m de profondeur ont été creusées afin de mesurer la répartition verticale des racines (Fig. 5). Le protocole ne sera pas détaillé ici, et seul le résultat global sera évoqué. Il confirme la relation décrite par Humbel (1978) entre répartition verticale des racines et mode de drainage en l'étendant vers les sols les plus amincis (Saprolite Superficielle). Ces derniers montrent un profil de répartition des masses racinaires très déséquilibré en faveur des couches les plus superficielles, typique des situations à drainage superficiel décrites par Humbel. Les sols sur saprolite profonde et sur cuirasse démantelée ont un profil plus équilibré, assez proche des situations à drainage vertical profond décrites par Humbel (Fig. 10).



Figure 10. Comparaison des profils d'enracinement des trois fosses réalisées sur la Toposéquence T3.

CONCLUSION

L'étude des profils d'humidité montre que globalement les sols de Crique Plomb sur schistes, y compris ceux identifiés d'après les études pédologiques comme étant les plus profonds, sont nettement engorgés en saison des pluies, et ce durant de longues périodes (24 mois d'observations). Un petit nombre de situations aux profils comparables à ceux sur sol profond à drainage vertical libre ont été rencontrés sur les versants du substrat volcanosédimentaire, où entre deux niveaux de cuirasse, des sols profonds se développent. En terme de gradient écologique, le dispositif que nous observons à Crique Plomb comporte des situations couvrant une très large gamme de comportements hydrodynamiques. Les sols profonds ne sont toutefois pas très étendus ni très épais comme cela peut exister dans d'autres sites. A l'autre extrémité du gradient, les sols amincis apparaissent assez diversifiés en terme de comportement hydrodynamique, en liaison avec leur situation topographique et le drainage externe ainsi qu'avec le degré d'amincissement. Les autres sols de cuirasse démantelée et les sols profonds de versant sur schistes se comportent du point de vue hydrodynamique comme des systèmes hydromorphes amont avec l'apparition de nappes perchées (Sabatier et al. 1997). D'après les profils d'enracinement, les conditions d'anoxie y sont moindres que dans les sols amincis.

2.3.5. Perspectives

VERS UN MODÈLE DE PRÉDICTION DES SOLS ?

Les travaux antérieurs et ceux réalisés dans cette étude nous apportent aujourd'hui une bonne compréhension de l'organisation des sols guyanais sur quelques roches-mères et une gamme d'altitude entre 40 et 300 m. L'approche géomorphologique nous permet d'extrapoler les résultats observés à partir d'une échelle locale à l'échelle intermédiaire (1 à 100 km2), voire à l'échelle du massif forestier (100 à 1000 km2) ou régionale. Des travaux complémentaires sont nécessaires pour répondre à certaines questions. Par exemple, des unités géomorphologiques identiques mais situées dans des gammes de pluviométrie différentes (3000 mm vs 4000 mm) ont-elles une organisation des sols similaire ? Une fois ces travaux complétés, nous aurons les éléments pour construire un modèle de prédiction des sols à partir de données disponibles (cartes géologiques, cartes topographiques) ou de données relativement faciles à construire (stratification géomorphologique, modèle numérique de terrain). Ce modèle permettra d'avoir une carte de l'organisation des sols à différents échelles, donc de prédire la ressource forestière et d'orienter les efforts de prospection lors d'un aménagement forestier.

UN CLASSEMENT DES SOLS GUYANAIS

Nos travaux ont montré que les sols de CMP sont différents de ceux étudiés sur la Piste de St Elie. Les sols sur drainage vertical libre y sont absents. Certains sols sont originaux (sols sur saprolites superficielles) ou très marqués par la cuirasse (sols sur cuirasse affleurante, sols sur cuirasse démantelée). Si l'on veut comparer les études sol-végétation entre plusieurs sites, il est donc nécessaire de classer les sols en construisant un indice de « distance » entre sols.

Il semble pertinent que cette distance prenne en compte les principales contraintes du sol sur la végétation, à savoir :

- o profondeur du sol
- o réserve utile en eau
- o hydromorphie
- o fertilité chimique.

Un travail est en cours pour mesurer les paramètres du sol qui traduisent ces contraintes :

- o profondeur du sol
- o granulométrie
- o pF
- o profils d'humidité, index d'hydromorphie construits à partir de la couleur des sols
- o P, C, N, Al.

La prochaine étape sera de construire une distance entre sols à partir de ces différents paramètres.

3. Floristique : une contribution à la connaissance de la Flore de la Guyane (J.-F. Molino, D. Sabatier, M.-F. Prévost)

3.1. Une flore encore mal connue

Dans la plupart des forêts tropicales humides, l'évaluation de la diversité spécifique des plantes est une tâche difficile, non seulement parce que ces milieux sont hyperdiversifiés, mais aussi et surtout en raison du caractère encore incomplet de l'inventaire botanique. En Amérique tropicale, cet inventaire floristique progresse pour l'essentiel à travers des monographies familiales dans le cadre du projet Flora Neotropica (http://www.nybg.org/bsci/ofn/ofn.html). Au rythme actuel, en raison du trop faible nombre de systématiciens au niveau mondial, et malgré l'apport des nouveaux outils de la biologie moléculaire, ce projet ne sera pas achevé avant 2 siècles ! La situation est à peine meilleure pour le sous-domaine biogéographique du Bouclier Guyanais, formé des 3 Guyanes (Guyana, Surinam et Guyane Française) et de la partie adjacente du Vénézuela, auquel est consacré le projet Flora of the Guianas (http://www.bio.uu.nl/~herba/Guyana/Flora_of_the_Guianas/).

Au sein de ce sous-domaine, contrairement à ce que pourrait laisser espérer sa situation de département d'un pays riche et de vieille tradition botanique, la Guyane Française n'est malheureusement pas mieux placée que ses voisins : la Flore de Guyane la plus récente est obsolète (Lemée, 1952-56), et la seule flore locale récente (publiée en anglais par le New York Botanical Garden) ne concerne qu'une zone de 1400 km² autour de Saül (Mori *et al.* 1997, 2002). De fait, alors que la France héberge à la fois la plus grande diversité d'espèces végétales et 3 des dix plus grands et plus riches herbiers du monde3, la recherche française prend du retard sur ses principaux partenaires (notamment européens et américains) dans l'inventaire floristique mondial. Quelles qu'en soient les causes, cette méconnaissance de la flore française pose des problèmes scientifiques et méthodologiques considérables.

Dans le cas des inventaires botaniques d'arbres, un obstacle supplémentaire s'ajoute à ces lacunes de la connaissance : les résultats publiés sont issus pour l'essentiel de l'approche systématique « classique », c'est-à-dire de la description morpho-anatomique des éléments fertiles (fleurs ou fruits) d'échantillons d'herbiers. Les espèces rares ou peu collectées ne sont décrites qu'à partir de quelques échantillons (parfois même un échantillon unique), ce qui ne permet pas d'estimer la variabilité de caractères essentiels à l'identification, quand cela ne remet pas en cause la définition même de l'espèce et sa séparation d'avec les espèces voisines. Mais surtout, alors que les arbres sont le plus souvent stériles au moment de l'inventaire, les clefs d'identification, quand elles existent, donnent une place prépondérante aux caractères sexuels, ce qui les rend en pratique inutilisables dans de nombreux cas. Les caractères végétatifs pris en compte dans les descriptions publiées sont ceux observables sur échantillons d'herbier (rameaux et feuilles séchés), et rarement ceux visibles sur le terrain (par ex. aspect du tronc et des écorces, texture et couleur des feuilles). Bien que la tendance actuelle chez les spécialistes soit d'utiliser ces observations de matériel vivant dans leurs analyses, une telle démarche reste difficile à mettre en pratique sur les espèces peu fréquentes de forêt tropicale humide. Il s'ensuit un manque général de pertinence des descriptions et des clefs d'identification disponibles dans la littérature botanique (Flores, monographies) pour identifier les espèces déjà connues.

³ Les Herbiers du Mnhn, Paris (N°1), et des Universités de Montpellier et Lyon.

3.2. L'apport des inventaires phytoécologiques

Les phytoécologues de terrain parviennent cependant, l'expérience aidant, à s'affranchir en grande partie des contraintes évoquées ci-dessus. L'accumulation d'observations morphologiques et écologiques sur de nombreux individus vivants, l'étude fine des caractères végétatifs sur échantillons d'herbiers, combinées avec les données déjà publiées et de fréquents échanges avec les spécialistes de la flore néotropicale, leur permettent d'identifier un grand nombre d'espèces sur le terrain et/ou en herbier, même en l'absence d'éléments fertiles. Cette expertise leur permet en outre d'appréhender la variabilité des caractères distinctifs des espèces, ce qui les autorise à classer, avec un maximum de vraisemblance en l'état des connaissances floristiques, les individus non identifiés en entités parataxinomiques appelées morphoespèces. Au fil des ans, au gré de l'avancement des travaux des systématiciens, certaines d'entre elles deviendront de nouvelles espèces, tandis que les autres seront finalement rattachées à une espèce déjà décrite mais absente, rare ou mal connue en Guyane. Ce travail de longue haleine profite directement aux systématiciens par l'apport de descriptions, illustrations et données écologiques.

Ainsi, chaque effort de collecte intensive dans une zone peu ou pas explorée livre son lot d'arbres inclassables parmi les 1300 à 1500 (selon la définition retenue) espèces ou morphoespèces d'arbres identifiées en Guyane. C'est particulièrement vrai pour le site de CMP, en raison d'une part de l'important effort d'inventaire réalisé dans le cadre du présent projet (Tab. 4), et d'autre part d'une incontestable originalité floristique.

	Espèces atteignant $D_{130} \ge 10$ cm				
		N	S (<i>ME</i>)		
	$D_{130} \ge 10 \text{ cm}$	D ₁₃₀ < 10 cm			
CMP – (Crique & Montagne Plomb, 2003-2005)	12 000 ^a		641 (98)		
PSE (Piste de St Elie, 1986-2003)	18 500	2 700	671 (80)		
PAR (Paracou, 1997-2005)	5 700	15 000	540 (49)		
COU (Counami, 2000)	1 760		315 (29)		
NOU (Nouragues, 1987-1994)	4 200		569 (57)		
Total Guyane (1986-2005)	46 000	17 500	1197 (194)		

^a: 2000 arbres avaient été inventoriés auparavant par D. Paget (Thèse ENGREF, 1999).

Tableau 4 : Effectifs (N) et richesse spécifique (S, incluant les morphoespèces – ME, limitée aux taxa atteignant un $D_{130} \ge 10$ cm) des inventaires et collectes botaniques de l'IRD en Guyane depuis 1986. En gras, les inventaires botaniques réalisés dans le cadre du projet, qui placent le site de Crique Plomb - Montagne Plomb au 2^e rang de la Guyane (y compris pour les inventaires non-IRD). Ces chiffres incluent des arbres collectés pour herbiers hors des parcelles et transects d'inventaire.

3.3. Originalité de la flore du site de Crique Plomb - Montagne Plomb (CMP)

Les travaux de Paget (1999) sur le seul secteur Nord de CMP avaient déjà mis en évidence une composition floristique originale, marquée par l'abondance de quelques espèces rares en Guyane (par ex. *Monopteryx inpae* W. A. Rodrigues, *Taralea* sp. 1 [*Leguminosae-Papilionoideae*], ou *Eschweilera alata* A.C.Sm. [*Lecythidaceae*]) et la présence de plusieurs espèces rares, voire nouvelles. Les données acquises dans le cadre du projet DiME confirment et amplifient notablement ces résultats.

Cette originalité floristique ressort clairement de la comparaison avec d'autres sites guyanais présentant, comme CMP, des niveaux élevés d'inventaire **botanique** des arbres (appartenant à des espèces atteignant un $D_{130} \ge 10$ cm), en termes de surfaces et d'effectifs : au moins 8 ha, plusieurs milliers d'individus (Tab. 4). Dans la sous-région centre du bassin de la Counamama et du bas-Kourou, trois sites sont dans ce cas : CMP, Piste de St Elie (PSE) et Paracou (PAR). D'après les données de la base des inventaires de l'IRD en Guyane (InvBota), ils totalisent à eux trois 900 espèces4 (soit 60 à 70 % des espèces d'arbres de $D_{130} \ge 10$ cm de Guyane), dont 40 % (360 spp.) sont communes (Fig. 11). Le poids de ces espèces communes (le « fonds floristique commun ») dans chaque flore locale est très important pour PAR (67 %, contre 56% pour CMP et 54 % pour PSE, cf. Fig. 11), ce qui reflète probablement avant tout un plus faible niveau d'inventaire que dans les deux autres sites. Plus significatif, CMP et PAR ne comptent que 28 spp. communes et absentes de PSE, tandis que chacun possède une centaine d'espèces présentes à PSE et absentes de l'autre site (Fig. 11), alors même qu'ils sont plus proches l'un de l'autre (15 km) qu'ils ne le sont de PSE (30-35 km).

De plus, avec 152 espèces (24 % de sa flore) absentes des deux autres sites (contre 107 [19 %] pour PSE et 49 [9 %] pour PAR), CMP se singularise nettement (Fig. 11). Ce résultat est d'autant plus remarquable que l'inventaire y est beaucoup moins poussé qu'à PSE. En effet, après plus de 25 ans de fréquentation régulière par des botanistes français et étrangers, plus de 21 ha de peuplement arborescent identifiés à l'espèce, une des plus fortes densités de collecte d'herbiers du département, PSE est le seul site de Guyane (à taille comparable) dont on peut considérer l'inventaire floristique des espèces d'arbres de D₁₃₀ \geq 10 cm comme quasiment exhaustif, avec un total de 671 espèces. Les espèces « rares » y sont beaucoup mieux recensées (parfois sur la base d'un herbier seulement) qu'à CMP, où les collectes hors inventaires sont encore relativement peu nombreuses.

Si l'on étend cette comparaison au site des Nouragues (NOU), qui bénéficie du même niveau d'inventaire que Paracou, on constate que CMP, tout en restant plus proche que NOU du couple PAR-PSE (100 spp communes à CMP-PAR-PSE, contre 38 à NOU-PAR-PSE), conserve un niveau de « pseudo-endémisme »5 presque aussi élevé que NOU (94 spp [15 %] contre 104 [18 %]) (Fig. 12). Pourtant, NOU se trouve hors de la sous-région, à plus de 100 km et presque 1° de latitude au Sud des trois autres, c'est-à-dire dans un contexte climatique et biogéographique assez différent.

⁴ Ci-après, ce terme inclut les morphoespèces.

⁵ Espèces présentes dans un seul des 4 sites. Il s'agit bien sûr d'un endémisme tout relatif, limité au cadre de cette analyse. Pour être véritablement endémique, une espèce ne devrait être présente nulle part ailleurs au monde...

Figure 11. Affinités floristiques entre les sites de Crique & Plomb Montagne (CMP), Paracou (PAR) et Piste de St Elie (PSE), sur la base des seuls inventaires botaniques d'arbres de $D_{130} \ge 10$ cm. Pour chaque site, espèces les sont réparties entre celles absentes des autres site (« Site seul »), celles partagées avec un seul des 2 autres sites, et celles communes aux 3 sites.





Figure 12. Affinités floristiques entre 4 sites guyanais où l'inventaire botanique des espèces d'arbres atteignant un $D_{130} \ge 10$ cm est le plus avancé. Les espèces de chaque site sont réparties entre celles particulières à ce site (« pseudo-endémiques »), celles qui sont présentes dans un seul des autres sites, celles qui sont présentes dans 2 des autres sites, et enfin celles communes aux 4 sites.

Deux facteurs contribuent à l'originalité floristique du site de CMP :

Le nombre élevé d'espèces rares (Tab. 5). Nous avons en effet recensé 9 espèces qui n'étaient jusque-là sont connues que par quelques échantillons d'herbiers, et 34 morphoespèces jamais rencontrées ailleurs. Les premières sont non seulement très rares en Guyane, mais aussi absente ou très rares ailleurs, à l'instar d'Aionea opaca van der Werff ou Licaria rufotomentosa van der Werff, connues jusque-là d'une seule localité guyanaise. Parmi les secondes, au moins une (Eschweilera sp. 1) est très probablement une espèce nouvelle, d'après S. Mori, le spécialiste de la famille. Les autres, même si elles s'avérent avoir déjà été décrites et être connues ailleurs, sont vaisemblablement nouvelles pour la Guyane.

A ce groupe s'ajoute une trentaine d'espèces rares en Guyane (très peu d'échantillons connus à l'Herbier de Cayenne ou dans d'autres herbiers), mais présentant une aire de répartition qui dépasse la région, comme *Cupania diphylla* Vahl ou *Poecilanthe effusa* (Huber) Ducke.

La présence de sols à forte contrainte, notamment hydrique, auxquels sont liées des formations forestières très typées, aussi bien par leur structure que par leur composition : les forêts basses sur schistes amincis, et les forêts claires sur cuirasses latéritiques. Plusieurs espèces sont caractéristiques de ces formations (Tab. 6). La plupart semblent y être inféodées, et font partie du groupe des espèces inconnues ou rares ci-dessus, tandis que d'autres, bien que présentes ailleurs, sont particulièrement fréquentes sur ces substrats. Les plus marquantes des forêts basses sur schistes sont sans doute *Eschweilera alata* A.C.Sm. et *Monopteryx inpae* W.A.Rodrigues parmi les arbres de canopée, et *Pausandra fordii* Secco et *Elvasia macrostipularis* Sastre & Lescure en sous-bois. Les cuirasses sont caractérisées notamment par *Micrandra elata* (Didr.)Müll.Arg., *Myrcianthes prodigiosa* McVaugh et *Esenbeckia cowanii* Kaastra.

	Don	nées Herbier de Guyane (CAY)			
FAMILLE / espèce		(hors CMP)	Remarques		
	Echant.	Localité/région			
Annonaceae					
<i>Trigynaea</i> sp.	0		Genre nouveau pour la Guyane		
Apocynaceae					
Aspidosperma sp. 2					
Malouetia sp. 1	0				
Aquifolaceae					
Ilex sp. 4	0				
BIGNONIACEAE					
<i>Tabebuia</i> sp. 1	0		Espèce nouvelle ?		
BOMBACACEAE					
<i>Eriotheca</i> sp. 1	0				
Pachira sp. 1	0		Espèce nouvelle ?		
LEG-CAESALPINIOIDEAE			-		
Heterostemon sp.	0		Genre nouveau pour la Guyane		
LEG-PAPILIONOIDEAE					
Ormosia sp. 1	0				
<i>Taralea</i> sp. 1	0		Espèce nouvelle ?		
CELASTRACEAE					
Maytenus sp. 3	0				
CHRYSOBALANACEAE					
Licania octandra	4	Saül			
Elaeocarpaceae					
<i>Sloanea</i> sp. 20	0				
LAURACEAE					
Aiouea opaca	2	Saül	Connue seulement de Guyane		
Licaria rufotomentosa	2	Nancibo	Connue seulement de Guyane		
Ocotea cujumary	7	Ht Sinnamary, Saül, Ht Oyapock			
Ocotea sp. 11	0				
Persea sp. 1	0				
LECYTHIDACEAE					
Couratari sp. 1	0				
Gustavia sp. 1	0		Espèce nouvelle ?		
Eschweilera sp. 2	0		Espèce nouvelle		
MELASTOMATACEAE					
Henriettea sp. 1	0				
Miconia phaeophylla	2	Mt Kaw, Mana			
Mouriri oligantha	8	Haut Ovapock, Ht Maroni,			
0		Ht Approuague			
Myrsinaceae					
Cybianthus sp. 2	0				
MYRTACEAE					
sp. 13	0				
sp. 14	0				
sp. 15	0				
sp. 16	0				
sp. 17	0				
sp. 18	õ				
sp. 19	0				
sp. 12	0				
əp. 21	0				

Tableau 5. Espèces rares rencontrées à Crique Plomb – Montagne Plomb (CMP).

Tableau 5. (fin)

FAMILLE / espèce	Donn	ées Herbier de Guyane (CAY) (hors CMP)	Remarques		
1	Echant.	Localité/région	-		
NYCTAGINACEAE					
Guapira sp. 1	0				
Guapira sp. 2	0				
sp. 6	0				
PROTEACEAE					
Panopsis rubescens	1	Saül			
QUIINACEAE					
<i>Lacunaria</i> sp. 1	0				
RUBIACEAE					
<i>Faramea</i> sp. 4	0				
RUTACEAE					
Esenbeckia cowanii	6	Saül, Nouragues, Mt Kaw			
Pilocarpus racemosus	3	Mt Kaw			
SAPOTACEAE					
<i>Elaeoluma</i> sp. 1	0				
Pouteria sp. 27	0				

FAMILLE / espèce	FORMATION
BIGNONIACEAE	
<i>Tabebuia</i> sp. 1	FSchi
BOMBACACEAE	
Pachira sp.1	FSchi
Clusiaceae	
Tovomita sp. 10	FSchi
Euphorbiaceae	
Micrandra elata	FCuir
Pausandra fordii	FSchi
LEG-CAESALPINIOIDEAE	
Calliandra hymenaeodes	FCuir
LEG-PAPILIONOIDEAE	
Monopteryx inpae	FSchi
<i>Ormosia</i> sp. 1	FSchi
<i>Taralea</i> sp. 1	FSchi
Lecythidaceae	
<i>Gustavia</i> sp. 1	FSchi
Eschweilera alata	FSchi
<i>Eschweilera</i> sp. 2	FSchi
Myrtaceae	
Myrcianthes prodigiosa	FCuir
SP. 13	FCuir
Ochnaceae	
Elvasia macrostipularis	FSchi
QUIINACEAE	
Quiina oiapocensis	FSchi
RUTACEAE	
Conchocarpus	FCuir
Esenbeckia cowanii	FCuir
Pilocarpus racemosus	FCuir
Raputia	FCuir

Tableau 6. Espèces caractéristiques d'une formation associée à un substrat pédologique. FCuir : Forêt claire et enlianée sur cuirasse latéritique compacte. FSchi : forêt basse et dense sur schistes très amincis.

Chapitre II

LES RELATIONS SUBSTRAT-PEUPLEMENT

1. Analyse multi-échelle de la diversité spécifique : proposition d'un cadre analytique unifié de décomposition de la diversité et applications (R. Pélissier, P. Couteron, S. Ollier, D. Sabatier, J.-F. Molino)

L'idée d'utiliser un indice pour caractériser la diversité à l'intérieur des assemblages d'espèces a été introduite par Fisher et al. (1943). Elle avait 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 2004) — parmi lesquels les célèbres indices de Shannon et Simpson in Legendre & Legendre (1998) — dont les propriétés statistiques d'estimation sont assez bien connues (e.g. Colwell & Codington 1994, Gimaret-Carpentier et al. 1998a). Les indices de similarité/dissimilarité pour caractériser les ressemblances/différences entre assemblages d'espèces apparaissent encore plus tôt, avec notamment les coefficients de Jaccard et Sorensen in Legendre & Legendre (1998). Mais il faut attendre les travaux de Whittaker (1960, 1972) pour que ces deux notions soient mises en relation à travers les concepts de diversité alpha (intra-habitat) et diversité béta (inter-habitats), cette dernière cherchant à exprimer la manière dont la diversité alpha varie le long de gradients environnementaux.

Le concept de diversité béta de Whittaker a rapidement trouvé un écho méthodologique dans les méthodes d'ordination et de classification multivariées des relevés de végétation (e.g. Gauch 1973, Noy-Neir & Whittaker 1977). Ces techniques d'analyse ont connu depuis lors un développement très important (voir par exemple Legendre & Legendre 1998), mais de manière frappante, et à de rares exceptions près, sans lien reconnu avec les indices précédents, si bien qu'il n'est pas rare de voir aujourd'hui les mêmes auteurs évaluer les diversités alpha et béta en se basant sur des techniques quantitatives indépendantes, et donc dans des unités de mesure différentes.

Nous avons donc œuvré au cours de ce projet à la définition d'un cadre analytique unifiant l'étude des assemblages d'espèces et de leur diversité. Celui-ci intègre la partition additive de la diversité (Lande 1996) mesurée par la richesse spécifique, la diversité de Shannon ou la diversité de Simpson, dans le cadre général des modèles linéaires multivariés (Pélissier & Couteron 2007) et des méthodes standard de décomposition de la variance qui lui sont associées : l'analyse multivariée des tableaux floristiques (Pélissier et al. 2003) ; l'analyse de variance multivariée (Couteron et Pélissier 2004) ; la variographie multivariée (Couteron et Pélissier 2004 ; Couteron et Ollier 2005). Au-delà de la simple recherche d'une cohérence mathématique, notre objectif a été de rendre accessible aux analyses de diversité des tests d'hypothèses bien établis en statistique, afin de pouvoir non seulement confronter des données d'origines diverses (provenant de sites d'étude échantillonnés selon des protocoles variés), mais également d'être capable de comparer les effets des différents déterminants de l'organisation spatiale de la diversité spécifique en forêt tropicale. Le cadre d'analyse présenté ici est donc un résultat méthodologique direct du projet et nous nous sommes attaché à le valoriser de manière concrète sous la forme d'outils d'analyse librement accessibles à travers la librairie diversity pour le logiciel libre de statistique, R (Pélissier 2003-2006; http://pelissier.free.fr/Diversity.html).

Les analyses mises au point l'ont été sur la base des jeux de données guyanais de la sousrégion centre du bassin de la Counamama et du bas Kourou qui préexistaient au projet, en particulier les données de 20 ha d'inventaire botanique sur le site de la Piste de St Elie (Sabatier *et al.* 1997) et les données de 411 placettes de 0,3 ha d'un inventaire forestier couvrant 120 000 ha en forêt de Counami (Couteron *et al.* 2003). Au cours du projet, nous avons mis en place sur notre site d'étude principal (CMP) un système d'échantillonnage stratifié sur les principaux facteurs environnementaux, qui permet aujourd'hui d'envisager des décompositions multiéchelles de la diversité spécifique.

1.1. Proposition d'un cadre analytique unifié de décomposition de la diversité

Sur le plan mathématique, le cadre analytique que nous proposons prend racine dans des idées diffusées auprès des thématiciens par l'école d'analyse multivariée des données écologiques de D. Chessel à Lyon (voir Chessel 1992 et http://pbil.univ-lyon1.fr/R/enseignement.htm). Il se base sur une vision des indices de diversité usuels (richesse spécifique, information de Shannon, et indice de Simpson) comme des expressions particulières de la variance d'un ensemble de variables (les indicatrices des espèces) ; et considère pour cela, les tableaux « échantillons x espèces », couramment utilisés pour l'analyse des assemblages d'espèces, comme dérivant d'une liste d'occurrences spécifiques (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998b). Ceci permet plusieurs unifications dont nous proposons ci-dessous un résumé tiré de Pélissier et Couteron (2007).

1.1.1. La table des occurrences spécifiques : définition et propriétés

La plupart des relevés taxonomiques peuvent être considérés comme des listes de n observations d'individus (des arbres dans notre cas) présents dans un ou plusieurs échantillons à un moment donné. La liste, qui contient s espèces différentes, peut être codée sous la forme d'une matrice à n lignes et s colonnes qui contient la valeur 1 lorsqu'un individu i (parmi les n observations) appartient à l'espèce j (parmi les s espèces de la liste). Cette matrice, que l'on appellera la *table des occurrences spécifiques* (Gimaret-Carpentier *et al.* 1998b) peut provenir de la compilation de données d'herbier pour une région forestière, de l'inventaire exhaustif des arbres d'une parcelle permanente (bloc forestier de 1 ha par exemple) ou d'un réseau de placettes dispersées, de type inventaire forestier (Fig. 14).

A partir de cette table on peut donner une définition très générale de la diversité totale du relevé sous la forme d'une somme (pondérée) des variances de chacune des espèces *j* présentes (les colonnes de la table d'occurrences), ce qui s'écrit :

$$D_T = \sum_{j=1}^{s} w_j VAR_j$$
 Eq. 1

où VAR_j est la variance de l'espèce j qui vaut simplement $p_j(1-p_j)$ avec p_j la fréquence relative de cette espèce dans le relevé.

En choisissant $w_j = 1$ pour toutes les espèces, $w_j = \log(1/p_j)/(1-p_j)$ ou $w_j = 1/p_j$, la diversité totale du relevé est alors exprimée respectivement par l'indice de Simpson, l'indice de Shannon ou par la richesse spécifique (moins 1, ce qui est bien un indice de diversité puisqu'un relevé contenant 1 seule espèce aura une diversité nulle). Un des intérêts de cette formulation est qu'elle fait apparaître explicitement dans la mesure de la diversité, les poids relatifs que l'observateur souhaite attribuer aux espèces pour réaliser une caractérisation synthétique d'un ensemble multispécifique (donc multivarié). Ces poids sont ici pris comme fonction de la fréquence relative des espèces sur l'ensemble des relevés (Fig. 15), mais rien n'interdit de définir un vecteur de pondération des espèces traduisant leur intérêt patrimonial, conservatoire ou économique (*cf.* Yoccoz *et al.* 2001), bien que dans ce cas la relation avec les mesures usuelles de diversité ne soit pas garantie.



Figure 14. (a) d'une liste de n = 7 observations de s = 3 espèces à une table d'occurrences spécifiques à 7 lignes et 3 colonnes ; (b) d'une table d'abondance de s = 3 espèces dans p = 3 sites totalisant n = 7 observations à une table d'occurrences spécifiques à 7 lignes et 3 colonnes, partitionnée en p = 3 sites (D'après Pélissier et Couteron 2007).

Ainsi, mesurer la diversité par la richesse spécifique donne un poids prépondérant aux espèces rares, alors que l'indice de Simpson privilégie les espèces relativement abondantes (en fait, le poids d'une espèce est maximum dans la mesure de Simpson lorsque sa fréquence vaut 0,5, valeur qui est pratiquement très improbable dans les relevés en forêt tropicale humide), l'indice de Shannon représentant une situation intermédiaire (Pélissier *et al.* 2003).

1.1.2. Décomposition de la diversité en fonction des types d'habitats

Exprimer la diversité d'un relevé comme une variance permet de replacer la décomposition additive (*additive partitioning*; Lande 1996) des indices de la diversité dans le cadre riche et très bien maîtrisé des analyses de variance ou de covariance (Couteron et Pélissier 2004). Ainsi, les formules générales de l'analyse de variance multivariée (MANOVA au sens d'Anderson 2001) permettent de décomposer la diversité totale en une part expliquée par les variables de milieu et une part résiduelle, non expliquée par les variables de milieu. Lorsque ces variables définissent des types d'habitats (par exemple des types de sols), on obtient une décomposition en diversité béta, inter-habitats, et diversité alpha, intra-habitat :

$$D_{T} = D_{\beta} + D_{\alpha} = \sum_{j=1}^{s} w_{j} VARinter_{j} + \sum_{j=1}^{s} w_{j} VARintra_{j}$$


Figure 15. Contribution relative des espèces à la diversité (variance) totale du relevé en fonction de leur fréquence (D'après Pélissier et al. 2003).

Eq. 2

La part de diversité expliquée par les types d'habitats, i.e. D_{β}/D_{T} , s'exprime de manière robuste sous la forme d'une statistique *F*, que l'on teste contre l'hypothèse nulle d'une absence d'effet du type d'habitat par des procédures adaptées de randomisations (Mc Ardle et Anderson 2001). Ainsi, lorsque le type d'habitat est décrit par une variable qualitative simple (p.e. des classes de sols), son effet sur la diversité se teste par randomisation totale des *n* observations (les lignes de la table d'occurrences) entre les classes de sols, i.e. en attribuant aléatoirement chaque observation à une classe de sols. La proportion des randomisations qui expliquent une part de diversité supérieure ou égale à celle observée, fournit la probabilité de rejet de l'hypothèse nulle d'une absence d'effet du type d'habitat.

Le cadre plus général du modèle linéaire permet d'étendre cette décomposition à tout type de variables (par exemple à des variables continues décrivant des gradients écologiques), de réaliser des analyses partielles (élimination des effets indésirables de certaines covariables) et de prendre en compte des plans d'échantillonnage de natures variées, emboîtés ou croisés. Ainsi, avons-nous proposé (Couteron et Pélissier 2004) des formules explicites de décomposition dans le cas d'un plan d'échantillonnage hiérarchique. Dans le cas simple à deux niveaux (par exemple de placettes d'observation distribuées sur différents types de sols), la décomposition s'écrit :

$$D_T = D_{\beta 1} + D_{\beta 2} + D_{\alpha}$$
 Eq. 3

où $D_{\beta 1}$ est la diversité béta du premier niveau hiérarchique (entre classes de sols), $D_{\beta 2}$ celle du deuxième niveau hiérarchique (entre placettes d'un même type de sol) et D_{α} est la diversité résiduelle, intra-placettes.

Dans un plan hiérarchique, la difficulté réside dans la mise au point de procédures de randomisations permettant de tester les effets emboîtés (Mc Ardle et Anderson 2001). Dans le cas simple, à deux niveaux, évoqué ci-dessus, l'effet sol est testé par randomisation des placettes (les unités « échangeables » du premier niveau ; Anderson et Ter Braak 2003) entre les classes de sols, alors que l'effet placette est testé par randomisations des observations (les unités « échangeables » du deuxième niveau) entre les placettes d'une même classe de sols. Ce schéma de décomposition peut être facilement étendu à des plans d'expériences hiérarchiques à plusieurs niveaux (p.e. du locale au paysage et à la région ; *cf.* Crist *et al.* 2003), replaçant ce type d'analyse dans un cadre méthodologique et statistique bien établi.

1.1.3. Décomposition de la diversité en fonction de la distance spatiale

Dans la foulée de la théorie neutraliste de la biodiversité proposée par Hubbell (2001), des enjeux nouveaux sont apparus ces dernières années en matière de décomposition spatialement explicite de la diversité. En effet, l'hypothèse de limitation de la dispersion qui sous-tend la théorie neutraliste prédit l'apparition d'une variation spatiale de l'abondance des espèces, donc de la diversité, pouvant être indépendante de l'hétérogénéité du milieu (Condit *et al.* 2002 ; Chave et Leigh 2002). Nous avons donc étendu notre cadre de décomposition additive de la diversité à une forme bien connue de décomposition de la variance en fonction de classes de distances spatiales, qui sous-tend le semi-variogramme classique. Nous avons en effet montré (Couteron et Pélissier 2004) que le D_{β} mesurant la diversité entre placettes d'un réseau d'échantillonnage dispersé dans l'espace, pouvait être décomposé en fonction de la distance entre les placettes, en utilisant, comme précédemment, des pondérations des espèces cohérentes avec les indices de diversité usuels.

Ainsi, la diversité béta entre les placettes peut également s'exprimer comme une somme de distances floristiques entre placettes prises deux à deux (Legendre et Anderson 1999), ce qui s'écrit :

$$D_{\beta} = \sum_{j=1}^{s} w_{j} VARinter_{j} = \frac{1}{2} \sum_{k=1}^{q} \sum_{k'=1}^{q} p_{k} p_{k'} D_{(k,k')}$$
Eq. 4

où (k,k') est un couple de placettes de fréquences relatives p_k et $p_{k'}$, dont la dissimilarité est mesurée de façon cohérente avec les indices richesse, Shannon ou Simpson par $D_{(k,k')} = \sum_{j=1}^{s} w_j (p_{kj} - p_{k'j})^2$, p_{kj} et $p_{k'j}$ étant respectivement les fréquences relatives de l'espèce j

dans les placettes k et k'.

En s'inspirant de la formule générale du semi-variogramme classique (Cressie 1993), on peut construire un variogramme de dissimilarité donnant D(h), la dissimilarité moyenne entre placettes, en fonction de h, la distance géographique entre les placettes. Un intervalle de confiance pour l'hypothèse nulle d'une absence de structure spatiale est obtenu en réaffectant aléatoirement les vecteurs de composition floristique sur les localisations géographiques des placettes et en recalculant le variogramme de dissimilarité pour chaque réaffectation (Couteron & Pélissier 2004). Ainsi, la Fig. 16 présente l'exemple d'un variogramme de dissimilarité basé sur la richesse spécifique : la droite en tirets indique la dissimilarité moyenne entre deux placettes (i.e. dans le cas de la richesse, le nombre moyen d'espèces qui ne sont pas partagées par deux placettes) ; la courbe en gras indique la dissimilarité observée entre placettes distantes de h; les courbes en traits fins sont les limites d'un intervalle de confiance à 90% obtenues à partir de 300 réaffectations aléatoires. Cet exemple montre que les placettes distantes de moins de 3 km se ressemblent plus qu'attendu en l'absence de structure spatiale (i.e. si les placettes étaient réparties au hasard), alors qu'au-delà de 7 km, les placettes se ressemblent de moins en moins (apparition d'une macro-structure).



Figure 16 Exemple de variogramme de dissimilarité basé sur la richesse. Voir commentaires dans le texte (D'après Couteron et Pélissier 2004).

De tels variogrammes peuvent tenir compte de l'hétérogénéité des types d'habitats, par exemple en étant construit pour un sous-ensemble de placettes appartenant à un même type de sols.

1.1.4. Mesure de diversité et ordination des tableaux floristiques

A partir de l'expression générale de la diversité sous la forme d'une somme des variances des colonnes de la table des occurrences spécifiques (Eq. 1), on peut mettre en relation les indices usuels de diversité avec certaines méthodes d'ordination des tableaux florsitiques (Pélissier *et al.* 2003). Ainsi, l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) apparaît reliée à une mesure de diversité par la richesse spécifique et privilégie les espèces rares dans la définition des axes d'ordination, une caractéristique bien connue par ailleurs de ce type d'analyse (Legendre & Legendre 1998). Comme alternative apparaît le lien entre l'indice de Simpson et l'Analyse Non-Symétrique des Correspondances (ANSC, Gimaret-Carpentier *et al.* 1998b). En donnant plus de poids aux espèces abondantes dans la définition des axes d'ordination, l'ANSC est plus robuste dans le contexte des forêts tropicales humides où l'étude des assemblages d'espèces est fréquemment bruitée par les apparitions erratiques de nombreuses espèces rares (Couteron *et al.* 2003). Notons qu'une méthode d'ordination reliée à l'indice de Shannon et ayant des propriétés intermédiaires entre l'AFC et l'ANSC est également envisageable (Pélissier *et al.* 2003).

On montre par ailleurs que l'ordination « classique » d'une table d'abondance "échantillons x espèces" est en réalité une analyse sous contrainte d'échantillonnage (i.e. en référence à une variable indicatrice définissant l'appartenance aux unités d'échantillonnage) d'une table d'occurrences spécifiques, ce qui permet de replacer ces analyses dans le cadre additif de décomposition de la diversité, évoqué plus haut. Ainsi les méthodes d'ordination des tableaux floristiques, qui sont une forme de décomposition de la variance (inertie), donc de la diversité, d'un relevé floristique, peuvent-elles être combinées avec des décompositions en fonction de la distance spatiale entre les unités d'échantillonnage à travers une forme de généralisation multivariée du variogramme (Couteron et Ollier 2005). C'est une vision possible, et jusque-là absente de la littérature écologique, du concept plus large d'ordination multi-échelle (multiscale ordination, MSO), introduite par Noy-Meir et Anderson (1971) et par Ver-Hoef et Glenn-Lewin (1989) dont l'objectif initial est la décomposition spatialement explicite des axes factoriels de l'analyse multivariée d'un tableau relevés x espèces. Il faut toutefois noter que ces premiers auteurs ayant introduit la MSO ne l'on fait que par rapport à une seule méthode d'ordination (ACP), pas forcément toujours adaptée à l'analyse des tableaux floristiques, ce qui a sans doute été une des causes de la faible diffusion de la méthode. Le cadre que nous proposons (Couteron et Ollier 2005) rend possible d'appliquer la MSO à toute méthode d'ordination dérivée du schéma de dualité (Escoufier 1987), et donc en particulier aux méthodes cohérentes avec les indices de diversité (AFC, ANSC, etc.), dans l'objectif d'une analyse spatialement explicite des gradients floristiques identifiés par l'ordination. Ceci peut aussi se concevoir après prise en compte de variables codant des facteurs du milieu au travers d'une ordination « sous contrainte de variables instrumentales » (Sabatier et al. 1989). Dans ce cas, c'est l'ordination du tableau résiduel (encore appelée analyse partielle par Legendre et Legendre 1998) qui fait l'objet de la MSO, ce qui permet de caractériser une éventuelle structure spatiale dans les variations floristiques non « expliquées » par les variables mésologiques prises en compte (Couteron et Ollier 2005). De telles variations peuvent être l'expression de processus endogènes à la végétation, comme la dispersion limitée des diaspores, ou révéler l'influence d'un facteur environnemental non pris en compte dans l'analyse sous contrainte initiale.

1.1.5. Application : Relations sol-végétation à l'échelle locale

L'intérêt pour l'étude des relations entre la végétation et les caractéristiques hydrologiques des sols n'est pas nouveau en Guyane (Lescure et Boulet 1985, Sabatier *et al.* 1997, Pélissier *et al.* 2002). Il se dégage de ces travaux, que celles-ci sont principalement dominées par une opposition entre les sols hydromorphes de bas-fonds et les autres types de sols (qu'on appellera de *terre ferme*), bien qu'apparaisse sur ces derniers un gradient floristique complémentaire lié à la séquence d'altération par érosion des sols ferralitiques profonds initiaux.

Cependant, lorsqu'on compare les résultats obtenus par AFC et ANSC à Piste de St Elie (Pélissier *et al.* 2003), on constate que la part de diversité expliquée par les types de sols, bien que faible dans les deux cas, est très significative en ANSC, et deux fois supérieure à la part expliquée en AFC (Tab. 7).

Total species diversity I(Tc)	Diversity explained by soil <i>I</i> (Tc _s)	Diversity unex- plained by soil <i>l</i> (Tc _p)	$\frac{l(\mathrm{Tc}_{S})}{l(\mathrm{Tc})}$
112	2.33 NS	109.67	2.08%
	Total species diversity <i>I</i> (Tc) 112 0 9331	Total Diversity species explained diversity by soil <i>I</i> (Tc) <i>I</i> (Tc _s) 112 2.33 NS 0.9331 0.0376 ***	Total speciesDiversity explainedDiversity unex- plaineddiversity l(Tc)by soilby soill(Tc)l(Tcs)l(Tcs)1122.33 NS109.670.93310.0376 ***0.896

Tableau 7. Décomposition additive de la diversité totale d'une parcelle de 10 ha en fonction des classes de sols, sur la station de la Piste de St Elie en Guyane (D'après Pélissier et al. 2003).

Note: The last column gives the proportion of the total species diversity explained by the soil variables.

*** P < 0.001; NS = not significant. Row permutation tests (Manly 1991).

Ainsi les deux premiers axes de l'ANSC rendent compte d'environ 71% de la diversité béta des types de sols contre 45% pour les deux premiers axes de l'AFC. De plus, l'ANSC inverse

la hiérarchie des gradients floristiques décrit par l'AFC (Fig. 17). Cette dernière met l'accent sur l'originalité des sols hydromorphes de bas-fonds (SH) qui apparaissent isolés sur l'axe 1 (26% de la diversité béta des types de sols) sur la base de la présence de nombreuses espèces rares, alors que l'axe 2 (18% de la diversité béta des types de sols) isole les sols ferralitiques profonds (DVD) des autres sols de terre ferme. L'ANSC montre au contraire un premier axe largement prédominant (60% de la diversité béta des types de sols) et décrivant bien la séquence d'altération des sols de terre ferme (DVD->Alt->SLD->DhS->UhS) sur la base des variations d'abondance des espèces les plus communes. L'originalité des bas-fonds apparaît secondaire dans cette analyse, ce qui n'est pas incongru compte tenu de leur faible représentation spatiale dans les paysages forestiers considérés.





Figure 17. Ordination de la table des occurrences spécifiques sous contrainte des classes de sols. (a) en AFC; (b) en ANSC. Alt : altérites ; DVD : sols profonds à drainage vertical ; SLD : sols amincis à drainage latéral ; UhS +DC; sols de systèmr amont ; DhS+ DC : sols de système aval ; SH : sols hydromorphes de fond de thalweg (D'après Pélissier et al. 2003).

La métrique Simpson⁶ de l'ANSC, en privilégiant les variations d'abondance des espèces les plus communes le long de la séquence d'altération des sols de terre ferme, permet de caractériser les relations sol-végétation d'une manière plus robuste que la métrique richesse de l'AFC.

1.1.6. Application : Détection de motifs spatiaux à l'échelle du paysage

Les inventaires forestiers représentent, en zone tropicale, une importante source d'information sur la structure et la composition des peuplements forestiers à méso-échelle (1 à 100 km2, Clark *et al.* 1998, 1999), dont la valorisation « écologique », souvent très insuffisante, constitue un enjeu pour passer des études locales détaillées (comme celles menées sur la Piste de St Elie) aux synthèses régionales (e.g. ter Steege *et al.* 2006). Bien que l'information floristique disponible soit souvent imprécise (noms vernaculaires, appellations commerciales) et la caractérisation du milieu (topographie, substrat) peu détaillée, nous avons montré que l'analyse rigoureuse de ce type de données, en utilisant les techniques combinées de l'AFC et de l'ANSC, pouvait apporter des résultats pertinents sur l'organisation spatiale de la diversité à l'échelle du paysage (Couteron *et al.* 2003, Couteron et Pélissier 2004, Couteron et Ollier 2005).

L'analyse des données de l'inventaire pilote de la forêt de Counami, a été menée en comparant systématiquement les résultats obtenus sur la base du traitement d'un tableau floristique réduit aux 59 taxons correspondant à des espèces botaniques identifiées de façon fiable par l'équipe de terrain et ceux provenant d'un tableau floristique « complet » regroupant les 284 dénominations vernaculaires utilisées lors de l'inventaire (Couteron et al. 2003). Ainsi, les traitements en AFC (métrique richesse mettant l'accent sur les espèces rares) et ANSC (métrique Simpson privilégiant les espèces communes) de ces deux tableaux ont révélé deux gradients floristiques robustes et cohérents à l'échelle du paysage (Fig. 18). Un premier gradient, qui apparaît sur l'axe 2 en AFC et en ANSC (l'axe 1 ne faisant apparaître en AFC que quelques espèces rares et erratiques), marque la présence d'espèces typiques des bas-fonds, comme Euterpe oleracea ou Sympohnia globulifera (axe 2 de l'ANSC du tableau réduit), en mélange avec des espèces moins fréquentes comme Jessenia bataua, Eperua grandiflora et Macrolobium bifolium (axes 1 et 2 des deux AFC) et des taxons vernaculaires composites, comme Mutusi marécage, Tosso passa marécage et Yayamadou marécage (ANSC du tableau complet). Ces situations sont au contraire pauvres en espèces et taxons vernaculaires relativement abondants par ailleurs, comme Vouacapoua americana, Dicorynia guianensis, Oxandra asbeckii (ANSC du tableau réduit), Koko et Licania (ANSC du tableau complet). Un second gradient, qui apparaît sur l'axe 1 en ANSC et l'axe 3 en AFC, montre une dominance d'Eperua falcata, l'espèce botanique la plus commune, dans certaines placettes du tiers sud-ouest du dispositif, en mélange avec un taxon vernaculaire très abondant, le Maho rouge (ANSC du tableau complet). Par opposition, la relative pauvreté en E. falcata de certaines placettes semble localement compensée par la présence en tâches du Maho noir, un taxon vernaculaire abondant (ANSC du tableau complet).

L'ordination multi-échelle (MSO) permet d'aller plus loin dans la détection de motifs spatiaux à l'échelle du paysage, en prenant explicitement en compte les distances entre placettes dans l'analyse des gradients floristiques détectés par l'AFC et l'ANSC (Couteron et Ollier 2005). On montre ainsi que le gradient floristique liée à la présence d'espèces de bas-fonds (axes 2 de l'AFC et l'ANSC) ne montre pas de structure spatiale significative à l'échelle du paysage : les variogrammes restent à l'intérieur des enveloppes de confiance obtenues en réaffectant aléatoirement les vecteurs de composition floristique sur les localisations des placettes (Fig. 19a et b).

⁶ Par mesure de commodité, on utilise ici comme dans la suite du rapport, le terme de « métrique » pour évoquer les relations entre certaines analyses et les indices de diversité auxquelles elles se rapportent.



Figure 18. Ordination du tableau floristique réduit aux 59 espèces identifiées de façon fiable, en AFC (en haut) et en ANSC (en bas). Les cartes représentent la projection des coordonnées des placettes sur les axes factoriels des deux analyses (cercles noirs = valeurs positives ; carrés blancs = valeurs négatives) (D'après Couteron et al. 2003).



Figure 19. Variogrammes des structures spatiales révélées par les principaux axes d'ordination. Axes 2 (a) et 3 (c) de l'AFC et axes 2 (b) et 1 (d) de l'ANSC du tableau réduit (voir commentaires dans le texte) (D'après Ollier 2004).

L'autre gradient, qui apparaît sur l'axe 3 de l'AFC et 1'axe 1 de l'ANSC, montre par contre une tendance non-stationnaire illustrant la partition nord-sud de la forêt étudiée, liée pour partie à un gradient de variation d'abondance d'*Eperua falcata* (Fig. 19c et d).

Si l'originalité floristique des types d'habitats hydromorphes apparaît assez nettement sur le terrain, notamment dans la partie alluvionnaire de la plaine de la Counamama sur la frange sudest du dispositif, ce n'est pas le cas de la zonation nord-sud qui n'a pu être révélée qu'en menant conjointement plusieurs types d'analyses complémentaires. Celle-ci ne s'explique d'ailleurs pas simplement par les variables écologiques prises en compte (Couteron et Ollier 2005), mais paraît plutôt liée à des unités géomorphologiques (Ollier *et al.* 2003) dont l'étagement altitudinal reflèterait la chronologie des différents épisodes de cuirassement depuis le Crétacé (Hutter 2001).

1.1.7. Application : Décomposition hiérarchique de la diversité

La détection de formes de structuration spatiale du peuplement forestier à différentes échelles, pose la question du déterminisme de cette organisation. Le débat actuel renvoie souvent à une discussion sur l'importance relative dans ce déterminisme, des facteurs environnementaux stables par rapports à la dérive écologique prédite par la théorie neutraliste de la biodiversité (e.g. Chave 2004, Maurer and McGill 2004, Gaston and Chown 2005, Leibold and McPeek 2006), importance relative qu'il devient donc crucial de pouvoir quantifier. La décomposition additive de la diversité (Lande 1996, Couteron et Pélissier 2004) permet d'aborder cette question dans un cadre méthodologique totalement cohérent avec les techniques d'ordination précédentes (AFC, ANSC et MSO ; Couteron et Pélissier 2007).

SITE DE COUNAMI :

A Counami, les 411 placettes se répartissent en 12 classes écologiques sur la base d'une variable synthétique qui rend compte à la fois de la position topographique et du régime hydrique des sols (voir Couteron *et al.* 2003). On peut alors décomposer la diversité de façon homologue à un plan d'expérience à deux niveaux emboîtés (Tab. 8).

Tableau 8. Décomposition de la diversité selon deux niveaux emboîtés : les placettes dans les classes de sols. *** : $P \leq 0,001$ basé sur 10 000 randomisations (D'après Couteron et Pélissier 2004).

Diversity index	Total diversity	Beta diversity		Alpha diversity	Pseudo-F ratio		
	(12)	Among ecological classes (D _{ac})	$\begin{array}{llllllllllllllllllllllllllllllllllll$		$\frac{D_{ac}/(nJ-1)}{P/(nQ-nJ)}$	$\frac{P/(nQ-nJ)}{R/(N-nQ)}$	
Richness-1 Shannon Simpson-Gini	58 3.1058 0.8897	0.3632 *** 0.0354 *** 0.0129 ***	5.2059 *** 0.3264 *** 0.1037 ***	52.4309 2.744 0.7731	2.53 3.93 4.51	1.68 2.02 2.27	

 1 nJ, nQ and N are the number of ecological classes (12), the number of plots (411) and the total number of individuals (7189), respectively.

La décomposition additive permet directement de comparer les différentes composantes de la diversité puisque celles-ci sont exprimées dans une même unité. Ainsi, quel que soit l'indice de diversité utilisé, la diversité béta des classes écologiques apparaît de 10 à 20 fois inférieure à la diversité béta entre les placettes d'une même classe écologique, la composante la plus importante demeurant la diversité alpha résiduelle des placettes. On montre cependant que dans toutes les métriques de diversité, la variable écologique, testée par randomisations des placettes entre les classes écologiques, explique une part très significative de la diversité spécifique (D_{ac} ; $P \le 0,001$). De même, la diversité béta entre placettes à l'intérieur des classes écologiques, testée par randomisations des individus entre placettes d'une même classe écologique, apparaît aussi très significative (P ; $P \le 0,001$). Les valeurs de la statistique F montrent par ailleurs que, dans les deux cas, l'indice de Simpson (qui privilégie les espèces communes) est plus sensible que l'indice de Shannon, qui est lui-même plus sensible que la richesse (qui privilégie les espèces rares), ce qui rejoint les résultats obtenus sur la Piste de St Elie.

La diversité étant ici exprimée comme une somme des variances par espèce, on peut également examiner le comportement individuel de chacune d'entre elles (Fig. 20). Ainsi, 23 espèces montrent une préférence d'habitats significative ($P \le 0,01$) vis-à-vis de la variable écologique en 12 classes, dont parmi les plus abondantes *Eperua falcata*, *Dicorynia guianensis*, *Vouacapoua americana* ou *Symphonia globulifera*. Par ailleurs, 28 espèces montrent une distribution significativement hétérogène ($P \le 0,01$) entre les placettes d'un même type de sol, parmi lesquelles on retrouve les espèces abondantes précédentes.

20.

de

nulle

classe

des



Cinq espèces, dont Chrysophyllum sanguinolentum et Crudia aromatica, ne montrent pas de préférence significative vis-à-vis des classes écologiques (P > 0.05), mais des distributions significativement hétérogène (surdispersion) entre les placettes d'une même classe écologique $(P \le 0,01)$, ce qui suggère des répartitions spatiales en tâches indépendantes du type d'habitat. Au contraire, 4 espèces, dont Virola michelii et Pradosia cocchlearia, montrent des préférences d'habitats très significatives (P $\leq 0,01$), sans structure spatiale résiduelle à l'intérieur des classes écologiques (P > 0,05), ce qui pourrait suggérer que les contraintes dans la dispersion des diaspores ne sont pas assez fortes pour faire émerger, à elles seules, des structures spatiales stables.

SITE DE CRIQUE PLOMB – MONTAGNE PLOMB (CMP) :

Un des objectifs affichés du projet (opération 2) était de mettre en place un plan d'échantillonnage stratifié sur les facteurs environnementaux afin de détecter les échelles spatiales et les causes de variation de la diversité spécifique à l'intérieur de la zone d'étude du site CMP (environ 60 km²). Le principe de la stratification *a priori* de l'échantillonnage floristique définie à partir de l'analyse géomorpho-pédologique (cf. section 2.) est illustré Fig. 21. Les niveaux 1 et 2 de la stratification produisent une segmentation surfacique de l'espace étudié (Le Fol 2002). Les niveaux 3 et 4 sont basés sur une caractérisation des sols le long de toposéquences situées sur des unités de modelés représentatives. Compte tenu de l'étendue de la zone d'étude, il n'a pas été envisageable d'extrapoler ces descriptions caténaires à une cartographie surfacique des types de sols et l'idée d'échantillonner la floristique le long des toposéquences pédologiques s'est rapidement imposée. Après avoir testé les performances, en termes d'estimation de la diversité expliquée par les facteurs du milieu, de différents protocoles d'échantillonnage sur les données préexistantes du site d'étude de la Piste de St Elie (Pélissier 2003), nous avons adopté un système d'échantillonnage de type "points-grappes" (PG). Un PG se compose de 3 lignes parallèles espacées de 20 m et disposées en suivant les toposéquences pédologiques, le long desquelles des points d'échantillonnage sont établis tous les 20 m (Fig. 21). A chaque point d'échantillonnage, les 4 arbres de plus de 10 cm de diamètre les plus proches constituent une grappe, chaque alignement de 3 grappes perpendiculaire à l'axe de la toposéquence constituant un segment disposé sur une courbe de niveau et relativement homogène du point de vue édaphique. Le

principal avantage de ce système est un allègement considérable du travail de mise en place, d'où un gain d'efficacité de près de 40% par rapport au système plus classique des parcelles d'inventaire (Pélissier 2004a).



Figure 21. (a) Principe de la stratification géo-morpho-pédologique en 3 niveaux hiérarchiques. **(b)** Principe de l'échantillonnage floristique par points-grappes (PG) le long des toposéquences pédologiques (D'après Pélissier 2003, 2004b).

Les travaux de caractérisation pédologique le long des PG ont révélé que, contrairement à notre hypothèse de travail initiale, le compartiment B2c n'était pas homogène sur le plan géologique (*cf.* 2.3.1). Le schéma de décomposition hiérarchique de la diversité a donc été modifié afin d'intégrer cette hétérogénéité dans le plan d'expérience (Fig. 22). Ainsi, les « unités géologiques » sont définies à l'intérieur des PG, comme des sous-ensembles d'« unités de sols » regroupant elles-mêmes plusieurs segments d'un même PG. Les diversités correspondantes ne caractérisent donc pas la composition des et les variations entre types de sols ou substrats géologiques en tant que tels (ce qui pourrait fait l'objet d'analyses particulières), mais celles d'unités spatiales homogènes en termes de sol ou de substrat, le long des toposéquences échantillonnées,



Figure 22. Schéma de décomposition hiérarchique de la diversité pour le site CMP.

Le modèle de décomposition complet correspondant à la Figure 22 s'écrit :

$$\gamma_{total} = \beta_{comp} + \beta_{g\acute{o}om\ dans\ comp} + \beta_{pg\ dans\ g\acute{o}om} + \beta_{g\acute{o}ol\ dans\ pg} + \beta_{sol\ dans\ g\acute{o}ol} + \beta_{seg\ dans\ sol} + \beta_{gr\ dans\ seg} + \alpha_{gr}$$

Tous les termes du modèle sont testés par randomisations : le test au niveau n est basé sur 1000 randomisations des unités échangeables (les classes du niveau n-1) entre les unités du niveau *n* appartenant à une même classe de niveau n+1 (par exemple, l'effet sol est testé par randomisations des segments entre les classes de sols d'une même unité géologique ; l'effet géol, par randomisations des sols entre les classes géologiques d'un même PG ; etc.). Le modèle complet est ensuite simplifié en éliminant pas à pas les niveaux les moins significatifs, jusqu'à obtention d'un modèle minimal dont tous les termes ont une probabilité de rejet inférieure à 5% $(P \le 0.05)$. Les résultats dans les trois métriques de diversité sont présentés dans le Tableau 9.

Tableau 9. Modèle minimal de décomposition à CMP: de la diversité $\gamma_{\text{total}} = \beta_{\text{comp}} + \beta_{\text{sol dans comp}} + \beta_{\text{seg dans sol}} + \beta_{\text{gr dans seg}} + \alpha_{\text{gr}}$. *** $P \leq 0,001$ basé sur 1000 randomisations.

		Rich	nesse	Shar	nnon	Simpson		
	ddl	Diversité	Pseudo-F	Diversité	Pseudo-F	Diversité	Pseudo-F	
total		529		5,2		0,986		
comb	1	0,423	3,58***	0,0125	6,93***	0,00291	7,59***	
sol dans comp	65	7,67	1,11***	0,117	1,67***	0,0249	1,86***	
seg dans sol	382	40,5	1,05***	0,413	1,09***	0,0786	1,1***	
or dans seo	879	88,3	1,02***	0,869	1,04***	0,165	1,04***	
gr	3968	392		3,79		0,715		

Dans les trois métriques de diversité (richesse, Shannon et Simpson) les niveaux unités géomorphologiques, points-grappes et unités géologiques sont non significatifs (P > 0.05) et le modèle minimal retenu après simplification est identique (notons cependant que le « modèle Shannon » est obtenu par une voie de simplification différente des deux autres). Quel que soit l'indice utilisé, la diversité résiduelle intra-grappes est très importante représentant plus de 70% de la diversité totale. Malgré cela, quatre niveaux expliquent une part très significative de la diversité spécifique, par ordre d'importance croissante : la diversité inter-compartiments (< 1%); la diversité inter-sols dans les compartiments (1,5 à 2,5%) ; la diversité inter-segments dans les unités de sols (> 7%) ; la diversité inter-grappes dans les segments (> 16%).

1.2. Conclusion et perspectives

L'approche que nous proposons permet de tirer profit de méthodes statistiques, robustes et bien maîtrisées, dérivées de la décomposition de la variance, pour mesurer, analyser puis tester les effets de différents facteurs sur la richesse spécifique, la diversité de Shannon et la diversité de Simpson. En fournissant un cadre méthodologique cohérent, elle étend très largement le principe général du partitionnement additif de Lande (1996), de l'analyse hiérarchique de Crist et al. (2003), et de la décomposition spatialement explicite de Wagner (2003). Elle permet également d'établir un lien entre mesures usuelles de diversité, analyses phytoécologiques traditionnelles (par ordination des tableaux « sites x espèces »; Pélissier et al. 2003), et techniques d'inférence couramment utilisées en agronomie (type analyse de variance; Couteron et Pélissier 2004). Le lien avec la géostatistique, en particulier avec la variographie, ouvre en outre des perspectives nouvelles dans le domaine de l'ordination multi-échelles des tableaux floristiques (Couteron et Ollier 2005). Sur le plan pratique, l'intégration méthodologique permet de mener différents types d'analyses dans une même métrique de diversité, et en particulier de mesurer les diversités alpha et béta dans la même unité. Il devient donc possible de quantifier l'importance relative et les interactions potentielles entre différents types de facteurs, biologiques, environnementaux ou anthropiques, agissant sur la diversité spécifique, ou de comparer les effets à différentes échelles, du paysage à la région, entre régions ou entre écosystèmes.

Le cadre des listes d'occurrences spécifiques permet également de confronter des données d'origines diverses. En considérant comme unités statistiques d'observation les individus plutôt que les unités d'échantillonnage, il est possible de mélanger dans une même analyse des données provenant de sites d'études échantillonnés selon des protocoles variés, par exemple des relevés ponctuels provenant de prospections botaniques, éventuellement faites par plusieurs générations de botanistes (cf. Gimaret-Carpentier 1999), avec des données d'inventaires exhaustifs de parcelles de référence. Il en est de même pour les variables explicatives, qui peuvent être échantillonnées avec différentes résolution spatiales, dès lors qu'il est possible d'affecter une combinaison de valeurs à chaque individu d'observation. Les listes d'occurrences spécifiques permettent ainsi de s'affranchir, dans une certaine mesure, des contraintes d'harmonisation des plans d'échantillonnages pour mener des analyses régionales. Mais ce type d'analyse requiert néanmoins le respect d'une certaine cohérence dans le codage des facteurs du milieu, ce qui n'est pas le cas pour l'instant dans nos différents sites d'étude guyanais (mais des travaux sont en cours). De ce point de vue, l'utilisation de documents de télédétection, telles les photos aériennes géomorphologique modèles pour l'analyse (Le Fol 2002), ou de spatialisés d'interpolation/prédiction des facteurs du milieu à partir d'un SIG (voir p.e. Svenning et al. 2006) peuvent apporter certaines réponses.

De plus, l'expression générale d'un indice de diversité comme une somme pondérée des variances des espèces (Eq. 1) permet de jouer avec l'importance relative que l'on souhaite donner aux différentes espèces dans les analyses. Ainsi la pondération par l'inverse de la fréquence relative (métrique richesse) donne plus de poids aux espèces rares, ce qui présente un intérêt si l'on cherche une caractérisation sur la base d'espèces indicatrices de conditions de milieu particulières ou si le protocole d'échantillonnage ne garantit pas que les espèces les plus abondantes dans le relevé soient effectivement les plus abondantes dans la zone d'étude considérée (utilisation d'échantillons d'herbier par exemple). Comme alternative, la pondération uniforme des espèces (métrique Simpson) est souvent plus robuste pour la détection des gradients floristiques en forêts tropicales humides où l'apparition erratique de nombreuses espèces rares bruite considérablement les données. Rappelons enfin qu'il est tout à fait possible de concevoir une batterie d'analyses cohérentes sur la base d'une mesure de diversité quelconque

obtenue en pondérant les espèces en fonction de leur valeur taxonomique (*p.e.* espèces endémiques *vs.* introduites), pour la conservation de la biodiversité (*p.e.* espèces menacées *vs.* invasives) ou économique (*p.e.* espèces commerciales *vs.* non-commerciales).

Les premiers résultats obtenus à partir des données de la Piste de St Elie, Counami et CMP, confirment l'importance des facteurs édaphiques comme déterminants des variations de diversité, de l'échelle locale (10 ha) à celle du paysage (± 100 000 ha). Au-delà de l'opposition presque triviale entre forêt de bas-fonds et forêt de terre ferme, l'ANSC révèle l'importance de la séquence d'altération des sols ferralitiques initiaux sur les variations d'abondance des espèces les plus communes. Bien qu'il nous paraisse peu probable d'aboutir à une véritable typologie des peuplements de terre ferme en fonction des types de sols (au sens de la définition de catégories de peuplements sur la base d'une composition caractéristique ; Métro 1975), il ne fait plus guère de doute qu'en Guyane, le gradient d'altération des sols et la floristique co-varient de l'amont vers l'aval des reliefs. C'est comme si, toutes choses étant égales par ailleurs, un observateur posté en un lieu donné voyait la composition de la forêt se modifier avec l'érosion mécanique et chimique de la couverture pédologique. Cependant, aux échelles de temps et d'espace considérées, d'autres facteurs de variations viennent se superposer. A Counami par exemple, une macro-structure apparaît à l'échelle du paysage en relation avec le découpage en unités géomorphologiques qui reflète l'altitude, et donc l'âge et éventuellement la composition chimique, bauxitique vs. ferrugineuse, des différents niveaux de cuirassement à partir desquels ont été façonnés les reliefs et l'organisation des systèmes pédologiques (Hutter 2001). De manière un peu étonnante au premier abord, la strate géomorphologique apparaît non significative à CMP. Cependant, lorsque celle-ci est éliminée du modèle de décomposition hiérarchique de la diversité, la strate immédiatement inférieure des compartiments nord et sud délimités par la Crique Plomb, devient très significative. Plus qu'à des substrats géologiques différents selon notre hypothèse initiale, ces deux compartiments correspondent en fait à des unités paysagères au relief caractéristique : ensemble de petites collines basses d'altitude moyenne voisine de 140 m au nord, massif de la Montagne Plomb culminant à 320 m au sud, qui pourrait correspondre à un niveau de cuirassement plus ancien et moins érodé (Le Fol 2002).

A PSE, COU ou CMP, la diversité locale « résiduelle » du niveau le plus fin de la stratification (celle qui n'est pas expliquée par les facteurs du milieu) reste la plus importante. Cette constatation suggère au moins deux hypothèses. Premièrement, il existe des niveaux d'hétérogénéité environnementale (lumière, nutriments), plus fin que les types de sols, qui définissent des micro-habitats auxquels les espèces s'ajusteraient en fonction de leurs exigences physiologiques, notamment dans les jeunes stades de leur cycle de développement (Nicotra *et al.* 1999 ; Baraloto 2001). Deuxièmement, des mécanismes biotiques, comme la dérive écologique liée à la dispersion limitée des diaspores (Nathan et Müller-Landau 2000 ; Dalling *et al.* 2002) ou la mise à distance du recrutement par rapport aux adultes de même espèce (hypothèse dite de Janzen-Connell ; *ef.* Condit *et al.* 1992), pourraient contribuer au maintient d'une très forte diversité locale. Quantifier l'importance relative de ces mécanismes par rapport aux effets de l'environnement nécessite d'être capable d'intégrer les attendus de ces hypothèses dans notre modèle de décomposition de la diversité. Certaines pistes récentes de modélisation en laisse entrevoir la possibilité (Chave 2004 ; Chave et Leigh 2002).

De fait, le débat théorique entre la vision d'assemblages d'espèces déterminés par l'environnement et celle les voyant comme résultat d'une forme de dérive neutraliste, n'est pas sans conséquences pratiques. En particulier, il fait écho à la controverse « *Single Large Or Several Small* (SLOSS) » (Simberloff et Abele 1982), concernant la configuration des aires protégées. En effet, si l'organisation spatiale de la diversité est, avant tout, déterminée par les conditions environnementales, une politique de conservation s'appuyant sur de petites unités représentatives des différents types d'habitats paraît pertinente. Si, au contraire, les facteurs historiques liés à la dispersion des espèces sont prépondérants, la diversité variera d'abord avec la distance

géographique, deux échantillons d'un même type d'habitat auront des compositions taxonomiques d'autant plus similaires qu'ils seront spatialement proches, et les populations de petites réserves isolées seront probablement vouées à disparaître à long terme. Dans ce cas, une politique de conservation basée sur la préservation de grandes aires protégées, ou sur un maillage régulier de l'espace par des réserves inter-connectées, paraîtrait la mieux adaptée. Cet exemple, tiré de la problématique de conservation, n'est qu'une illustration parmi d'autres, de l'incidence que peut - ou devrait - avoir la compréhension des déterminants de l'organisation spatiale de la biodiversité sur les prises de décision concernant la gestion des ressources naturelles.

2. Diversité fonctionnelle

2.1. Rôle de la diversité fonctionnelle liée à l'acquisition de l'azote dans le fonctionnement de l'écosystème (A.-M. Domenach, J.-C. Roggy)

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. 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 et al. 1997). De plus, une caractéristique des forêts tropicales humides réside en leur productivité primaire brute généralement très élevée même dans les situations de sols peu fertiles (Vitousek et al. 1986, Medina et al. 1994). Les mécanismes à l'origine de ces valeurs élevées d'efficience d'utilisation des ressources minérales restent largement à élucider et pourraient être associés (1) à la diversité spécifique et fonctionnelle très importante des espèces arborescentes, et (2) à l'existence de symbioses racinaires bactériennes spécifiques. Des travaux antérieurs (Roggy et al. 1999a, Roggy et al. 1999b, Roggy & Prévost 1999) basés notamment sur les approches isotopiques ¹⁵N ont permis de montrer la diversité interspécifique des caractéristiques d'acquisition du N des arbres en forêt guyanaise (fixation d'azote, assimilation de l'azote du sol) et de définir des critères permettant le regroupement d'espèces (une centaine d'espèces étudiée). Ces deux caractéristiques impliquent une diversification et une spécialisation importante dans les stratégies d'acquisition des différentes ressources aboutissant à une efficience globale très élevée. En effet, on peut supposer que les systèmes s'adaptent suivant les ressources dont ils disposent en modulant par exemple, (i) les entrées d'azote via la présence plus ou moins importante de légumineuses, (ii) en favorisant le partage des ressources (nitrate /ammonium) entre les arbres ou (iii) en limitant les pertes en azote.

2.1.1. Caractérisation de la fertilité des sols

Dans ce cas d'étude, la fertilité du sol, à priori liée au substrat et au drainage, est abordée par les mesures de %N, C/N, concentration en nitrate, et par son activité biologique microbienne de nitrification (transformation de NH4+ en NO3-) et de dénitrification (transformation de NO3- en N2) d'après les méthodes de Lensi *et al.* (1986).

Les sols des différentes stations présentent une grande variabilité de fertilité (concentration en azote allant du simple au double (Tabl. 10), en particulier, les sites sur schistes ont des sols nettement plus pauvres en azote que les autres. Cette particularité semble avoir une incidence directe sur le nombre et la croissance des individus : les sols pauvres se caractérisent par une densité de peuplement plus élevée mais par des phytomasses totales moins importantes.

Aussi, on a cherché à savoir si, en conditions de faible fertilité azotée, on observe une variation de la proportion des différents types fonctionnels d'arbre, et en particulier si on observe une augmentation de la fréquence des espèces fixatrices de N atmosphérique ou/et des taux de fixation; et si les deux sources nitrate/ammonium sont présentes quelque soit le niveau de fertilité (un système en équilibre fait-il l'économie de la nitrification, exigeante en énergie ?).

Parcelle	substrat géologique	Sol	%N	%C	C/N
MPB1	Volcano-sédimentaire Gabbros	cuirasse démantelée	0,79 (0,19)	12,55 (3,60)	16 (1)
MPB6	Volcano-sédimentaire (Paramaca)	cuirasse démantelée	0,74 (0,14)	11,52 (2,57)	15,6 (1)
MPB7	Volcano-sédimentaire (Paramaca)	cuirasse démantelée	0,95 (0,24)	16,45 (5,08)	17,2 (1,2)
MPB2	Schistes Orapu	saprolite profonde	0,51 (0,08)	8,13 (1,06)	15,8 (0,6)
MPB3	Schistes orapu	saprolite profonde et superficielle	0,41 (0,09)	7,06 (1,77)	16,9 (1,2)
MPB4	Schistes Orapu	cuirasse démantelée	0,67 (0,14)	11,30 (2,94)	16,8 (1)

Tableau 10 : Caractérisation du sol des différentes parcelles du site focal (CMP)

2.1.2. Entrées d'azote dans les différents écosystèmes

Méthode

Les mesures de composition isotopique en azote ($\delta^{15}N$) sur les feuilles de la canopée couplées à celles de la concentration en azote ont été utilisées comme moyen d'identification des arbres fixateurs d'azote et comme moyen de quantification de cette fixation, qui combinées à des estimations de biomasse, permettent d'évaluer les entrées d'azote dans un système (Roggy *et al.* 1999a). Suite à la première étude réalisée il y a quelques années essentiellement sur le site de la piste de Saint Elie, l'objectif de ce travail était d'évaluer ces entrées d'azote à l'échelle d'une région sub-cotière de Guyane (bas bassin du fleuve Sinnamary), pour comprendre l'influence des substrats géologiques (différant par les couvertures pédologiques qu'ils portent et leur niveau de fertilité azotée : volcano-sédimentaire de la série Paramaca et schistes des séries Orapu et Bonidoro) et de la diversité spécifique et fonctionnelle du peuplement forestier sur les causes des variations de ces entrées d'azote. La comparaison des différents écosystèmes devait permettre de savoir s'il existe une relation entre la richesse du sol et la fixation en terme de fréquence des espèces fixatrices et/ou en terme de taux de fixation (Koponen *et al.* 2003).

RÉSULTATS PRINCIPAUX

Les résultats montrent que le pourcentage de légumineuses en terme d'individus (variant entre 17 et 28%) comme en terme d'espèces (entre 16 et 22%) ne semble pas dépendre de la richesse du sol, pas plus que le pourcentage de légumineuses fixatrices (environ 6% du peuplement et 7% des espèces). Par contre, les espèces fixatrices ont une plus forte contribution aux biomasses totales (13% contre 6,5%) et foliaires (10% contre 6%) sur substrat à fertilité moindre (Tableau 11). L'analyse des mesures de δ^{15} N révèle également que le pourcentage d'azote dérivé de la fixation (%Ndfa) sur l'ensemble des espèces fixatrices est nettement supérieur sur schistes Orapu que sur volcano-sédimentaire (environ 60% contre 40%). Les entrées d'azote sont de l'ordre de 3,5 Kg N/ha sur substrat volcano-sédimentaire contre 6,5kg N/ha sur schistes et il existe une forte corrélation négative entre les quantités d'azote fixées et les concentrations en azote du sol (Fig. 23).

Tableau	11	: Importance	des	fixateurs	d'azote	dans	les	différentes	parcelles	étudiées	(site	CMP)
		1		<i>J</i>				<i>"</i>	1		(- /

Parcelle	Substrat géologique	Espèces totales (n)	Espèces fixatrices (n)	Densité arbres	Densité individus fixateurs	Surface terrière Totale (m²/ha)	Biomasse Totale (T/ha)	% Biomasse totale Fixateurs	Bimasse foliaire Totale (T/ha)	% Biom. Fol. Fix.
MPB1	Volcano-sédimentaire (Gabbros)	160	11	479	23	35,2	434	5,7	6,6	6,2
MPB6	Volcano-sédimentaire (Paramaca)	185	12	528	43	32	379	8,8	6	9,5
MPB7	Volcano-sédimentaire (Paramaca)	147	7	497	21	25	271	5	4,7	4,6
Moyenne		164	10	501	30,6	28,5	361,3	6,4	6,0	6,7
MPB2	Schistes Orapu	164	12	866	30	33	284	6,8	5,8	6,1
MPB3	Schistes orapu	130	12	1068	78	32	253	19,5	5,5	15,9
MPB4	Schistes Orapu	103	6	563	34	32	374	9,8	5,8	8,5
Moyenne		132	10	832	50	32,3	303,7	12	5.7	10



Figure 23. Relation entre quantité d'azote fixée par les légumineuses fixatrices et concentration en azote du sol sur les 6 parcelles de 1 ha du site focal.

CONCLUSIONS SUR L'IMPORTANCE DES FIXATRICES DANS LE PEUPLEMENT

L'ensemble de ces résultats qui sera soumis à publication dans *New Phytologist* d'ici la fin de l'année 2006, démontre clairement que les ajustements aux variations du milieu de l'importance relative du groupe des fixateurs dans les peuplements s'effectueraient plutôt en terme de contribution aux biomasses totales et foliaires ainsi qu'en terme de taux de fixation plutôt qu'en terme de diversité spécifique. Les taux de fixation observés sur schiste Orapu sont comparables à ceux mesurés sur schistes Bonidoro (Roggy *et al.* 1999 ; Domenach *et al.* 2004) ainsi qu'a ceux mesurés par Perreijn (2002) au Guyana et compenseraient les pertes d'azote du système par dénitrification.

2.1.3. Partage des ressources

CONTEXTE ET MÉTHODE

Les mesures ont permis de différencier en forêt deux groupes d'arbres non fixateurs présentant une signature isotopique très différente, un groupe d'espèces (majoritairement pionnières, plus quelques espèces de légumineuses de succession) présentant un faible $\delta^{15}N$ ainsi qu'une faible concentration en azote s'opposant à un groupe d'autres espèces (légumineuses de succession) avec des fortes valeurs de $\delta^{15}N$ et de fortes concentrations en azote (Roggy *et al.* 1999). L'hypothèse étant qu'un groupe assimilerait plutôt le NH₄⁺ (fort $\delta^{15}N$) et l'autre, plutôt le NO₃⁻ (faible $\delta^{15}N$), l'objectif a donc été de répondre en priorité aux questions suivantes :

- les différences de signatures isotopiques foliaires observées chez les non fixateurs reflètent-elles des stratégies particulières d'assimilation de l'azote ?

- dans l'affirmative, ces stratégies passent-elles par un contrôle de la disponibilité relative du NH_4^+ et du NO_3^- dans le sol ? (*i.e.* certaines fonctions microbiennes du sol sont-elles sous le contrôle des types fonctionnels d'arbres déterminés suivant le critère « acquisition de l'azote » ?)

- s'agit-il de traits fonctionnels stables, caractéristiques des espèces (forte base génétique) ou de traits plus plastiques liés à la compétition interspécifique inhérente aux conditions de milieu ? - dans ce cas, les contraintes du milieu peuvent-elles fixer des limites aux gammes de variation de la diversité des niches nutritionnelles azotées du sol ?

Deux espèces modèles appartenant aux deux groupes d'espèces non fixatrices ont été choisies (Dicorynia guianensis et Eperua falcata). Pour répondre aux deux premières questions nous avons mesuré, en forêt naturelle à Paracou, (i) les concentrations en nitrate dans le sol et dans les racines des deux espèces, (ii) le δ^{15} N du nitrate, extrait directement à partir des racines, et de l'ammonium, récupéré à partir du sol (pas d'accumulation dans la plante), (iii) le $\delta^{15}N$ de l'azote organique du sol en surface, à moins de 10cm de profondeur en excluant la litière, (iv) le δ^{15} N des litières au pied des arbres des deux espèces considérées et leur $\delta^{15}N$ foliaire, et (v) les potentiels de nitrification et de dénitrification du sol et des litières pris sous les deux espèces étudiées. Les biomasses de racines fines des deux espèces dans le compartiment litière ont également été mesurées en conditions de plantation monospécifique à Paracou (collaboration S. Hattenchwiller CEFE Montpellier, Projet PNBC 2004-2007). La comparaison des paramètres: δ^{15} N, quantité de nitrate et niveau d'expression de la nitrate réductase dans les feuilles (première étape de la métabolisation du nitrate), des deux espèces poussant sans aucune compétition sur sol de forêt en serre devait valider la possibilité de définir des traits spécifiques robustes selon l'affinité des espèces vis-à-vis des formes azotées assimilables (réponse à la troisième question). En effet, une activité nitrate réductase forte et une grande capacité de stockage du nitrate dans les feuilles seraient les indices d'une nitrophilie marquée (Aidar et al., 2003).

Enfin, la comparaison systématique des valeurs isotopiques des deux espèces modèles sur des substrats géologiques différant par leur niveau de fertilité azotée (volcano-sédimentaire Paramaca et schistes Orapu) devait nous renseigner sur la capacité des sols à offrir deux niches nutritionnelles (NO₃⁻, NH₄⁺) à l'ensemble de la végétation (réponse à la quatrième question). Nous avons donc essayé d'établir (i) la présence conjointe ou non des deux sources d'azote (nitrate et ammonium) par la mesure isotopique des deux espèces modèles, (ii) les variations des capacités de nitrification et de dénitrification des litières et des sols sous ces deux espèces et (iii) une possible relation entre le δ^{15} N des plantes avec la richesse en azote et l'activité microbienne des différents types de sols, dans le but d'établir des indicateurs simples à mesurer de la fertilité et du fonctionnement des sols.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

Les résultats démontrent que les deux espèces ont des stratégies distinctes d'acquisition de l'azote avec une utilisation préférentielle du NH_4^+ par *D. guianensis* et du NO_3^- par *E. falcata*. Ces différences inter spécifiques ne sont expliquées ni par des différences de disponibilité en nitrate du sol, ni par des différences d'activités microbiennes (Tab. 12), contrairement à nos hypothèses de départ. Par contre, une spatialisation très nette des processus microbiens est observée quelle que soit l'espèces, la dénitrification se déroulant plutôt dans les sols et la nitrification dans les litières. Cette spatialisation des processus de transformation de l'azote, couplée à un fort pouvoir de colonisation racinaire des litières par *E. falcata*, pourrait être un des déterminants de l'utilisation de sources d'azote différentes par les deux espèces. Ces travaux ont fait l'objet d'une publication (Schimann *et al.* 2006).

Les résultats obtenus en conditions contrôlées semblent montrer qu'en absence de compétition inter spécifique les deux espèces soient capables d'utiliser indifféremment les deux sources d'azote du sol. En effet, (i) les valeurs de $\delta^{15}N$ des deux espèces ne sont pas statistiquement différentes et se situent globalement à la moyenne des valeurs de $\delta^{15}N$ mesurées chez ces mêmes espèces en forêt, (ii) les forts écarts types des $\delta^{15}N$ observés chez les deux espèces et qui traduisent la capacité à assimiler l'une ou l'autre des sources d'azote indiquent une forte plasticité de ce trait fonctionnel chez *D. guianensis* et *E. falcata*, et (iii) la nitrate reductase

présente des niveaux d'activité potentielle supérieurs chez D guianensis, contrairement à ce que l'on pouvait attendre. Enfin lorsque l'on compare D. guianensis et E. falcata dans les différentes situations de fertilité azotée des sols, on remarque que, quel que soit le substrat géologique, (i) les activités microbiennes sont identiques entre les deux espèces, (ii) elles restent spatialisées entre les compartiments sols et litières, et (iii) que les deux espèces présentent toujours une valeur isotopique très différente l'une de l'autre (Fig. 24). Leur comportement particulier vis-à-vis de l'azote semble donc se confirmer. Ceci laisse supposer également que les deux sources d'azote, ammonium et nitrate sont présentes dans chacun des cas étudiés : des situations de faible fertilité azotée sembleraient donc ne pas altérer la capacité des sols à fournir ces deux niches nutritionnelles à l'ensemble de la végétation. Cette conclusion est consolidée par une absence d'effet du substrat géologique sur la présence de nitrate dans le sol ainsi que sur les activités de nitrification et de dénitrification. Par contre, les résultats montrent une forte corrélation positive entre le δ^{15} N foliaire et la concentration en N du sol chez les deux espèces (Fig. 25), conformément au modèle de fractionnement isotopique du N proposé par Shearer et al. (1974): en conditions limitantes d'azote dans le sol, l'ammonium serait plus et plus rapidement immobilisé que nitrifié, conduisant ainsi à son appauvrissement en ¹⁵N, et donc à une valeur de δ^{15} N inférieure à celle mesurée en l'absence de phénomènes d'immobilisation. Il semble donc que le δ^{15} N foliaire soit un bon indicateur de la fertilité azotée des sols. Un article sur ces derniers travaux est en cours de rédaction et sera soumis d'ici la fin de l'année 2006 à Oecologia.

Activité	n	Mean	Minimum	Maximum	Standard error
denit sol ng/g/h	29	261,9	15,25	899,97	39,60
denit lit ng/g/h	29	47,31	2,97	201,94	8,22
nit lit microg/g/h	28	0,03	0,00	0,24	0,01
N03 ⁻ μg/g	23	3,47	0,00	9,71	0,55
denit sol ng/g/h	29	244,9	46,28	985,67	42,98
denit lit ng/g/h	29	18,67	0,00	45,17	2,54
nit lit microg/g/h	28	0,03	0,00	0,34	0,01
N03 ⁻ µg/g	27	2,16	0,014	7,64	0,42
	Activité denit sol ng/g/h denit lit ng/g/h nit lit microg/g/h N03 ⁻ µg/g denit sol ng/g/h denit lit ng/g/h nit lit microg/g/h N03 ⁻ µg/g	Activiténdenit sol ng/g/h29denit lit ng/g/h29nit lit microg/g/h28 $N0_3^- \mu g/g$ 23denit sol ng/g/h29denit lit ng/g/h29nit lit microg/g/h29nit lit microg/g/h29nit lit microg/g/h28 $N0_3^- \mu g/g$ 27	ActiviténMeandenit sol ng/g/h29261,9denit lit ng/g/h2947,31nit lit microg/g/h280,03 $N0_3^- \mu g/g$ 233,47denit sol ng/g/h29244,9denit lit ng/g/h2918,67nit lit microg/g/h280,03 $N0_3^- \mu g/g$ 272,16	ActiviténMeanMinimumdenit sol ng/g/h29261,915,25denit lit ng/g/h2947,312,97nit lit microg/g/h280,030,00 $N0_3^- \mu g/g$ 233,470,00denit sol ng/g/h29244,9denit lit ng/g/h2918,670,00nit lit microg/g/h280,030,00nit lit microg/g/h29244,946,28denit lit ng/g/h2918,670,00nit lit microg/g/h280,030,00N03 ⁻ µg/g272,160,014	ActiviténMeanMinimumMaximumdenit sol ng/g/h29261,915,25899,97denit lit ng/g/h2947,312,97201,94nit lit microg/g/h280,030,000,24 $N0_3^- \mu g/g$ 233,470,009,71denit sol ng/g/h29244,946,28985,67denit lit ng/g/h2918,670,0045,17nit lit microg/g/h280,030,000,34 $N0_3^- \mu g/g$ 272,160,0147,64

Tableau 12. Teneurs en NO_3^- du sol et activités microbiennes dans les litières et le sol sous D. guyanensis et E. falcata (les activités en gras sont significativement différentes (p < 0.01).



Figure 24. Effet du substrat géologique sur le $\delta^{5}N$ foliaire chez D. guianensis et E. falcata. : volcanosédimentaire de la série Paramaca (forte fertilité azotée du sol); schistes de la série Orapu (faible fertilité azotée du sol).



Figure 25. Relation entre le δ^{5} N foliaire et la concentration en azote du sol chez D. guianensis ($\mathbb{R}^{2} = 0.60$, P < 0.001).

2.1.4. Conclusions et perspectives

L'ensemble des résultats a corroboré l'hypothèse que les 2 espèces prises pour modèles, Eperua falcata et Dicorynia guianensis, avaient des stratégies différentes d'acquisition de l'azote, la première assimilant préférentiellement le NO3⁻ prélevé dans les litières, la seconde préférentiellement le NH₄⁺ prélevé dans le sol. Ces différentes stratégies ne semblent pas s'expliquer par un contrôle des activités microbiennes du sol, et notamment de la nitrification, mais plutôt par des différences dans la répartition spatiale des systèmes racinaires fins entre les deux espèces combinées à une spatialisation des processus de transformation de l'azote entre les compartiments sol et litière. Il semblerait donc que les traits fonctionnels liés à l'acquisition de l'azote ne soient pas à forte base génétique mais plus plastiques, liés à une compétition interspécifique inhérente au milieu et amenant à un partage des différentes sources d'azote. Néanmoins, si les conditions de milieu révèlent des différences de comportement entre les deux espèces, ces différences se maintiennent dans des situations très contrastées de fertilité azotée du sol comme le montrent nos résultats. Ceci laisse penser que ces différences de comportement resteraient quand même plus ou moins directement liées à la plante via des différences spécifique de répartition spatiale des systèmes racinaires d'exploitation des ressources du sol ou via des contrôles spécifiques de l'ammonification ou de la nitrification dans la rhizosphère (Lata et al. 1999).

2.2. Composition isotopique du carbone (δ^{13} C) et efficience d'utilisation de l'eau des arbres forestiers (D. Bonal, J.-M. Guehl)

2.2.1. Aspects méthodologiques

Nous avions proposé dans le projet DIME de tester une nouvelle méthode permettant de caractériser la discrimination isotopique du carbone de l'écosystème (Δ_E) basée sur la mesure de la composition isotopique du carbone de la litière fraîche ($\delta^{13}C$). La litière fraîche au sol intégrant l'ensemble des feuilles du peuplement, l'estimation du $\delta^{13}C$ de la litière fraîche au sol pourrait être considérée comme une bonne estimation du $\delta^{13}C$ de l'ensemble du peuplement, à la différence avec le $\delta^{13}C$ des feuilles de la canopée qui ne permet de caractériser que le fonctionnement des feuilles exposées à la lumière. Nous avons testé cette hypothèse dans le cadre des échantillonnages effectués dans le projet DIME et d'autres projets de recherche en cours dans l'équipe (ACI Ecologie Quantitative). Nous disposons à ce jour de données comparatives pour 5 parcelles de 1 ha en Guyane (MPB1, Bafog IV, Montagne Tortue F10 et Témoin, Saül) (Fig. 26).



Figure 26. Discrimination isotopique du couvert forestier mesurée par l'échantillonnage de feuilles en canopée et par la collecte de litière.

Conformément à l'hypothèse de valeurs de δ^{13} C de la litière plus négatives que celles des feuilles de la canopée, nous observons des valeurs de Δ_A plus positives pour la litière que pour la canopée7. Cependant, la dispersion importante des points sur ce graphique suggère qu'il n'est pas envisageable de proposer un modèle simple liant ces 2 paramètres, et que des études complémentaires sont nécessaires pour comprendre les processus à l'origine de ces différences (intégration spatiale et temporelle, fractionnement isotopique entre feuilles vivantes et feuilles sénescentes, signature isotopique des différents compartiments foliaires dans le couvert, ...). L'approfondissement de la mise au point de cette méthodologie dans le cadre de ce projet n'a pas été poursuivi.

7
$$\Delta A_{feuille/litiere} = \frac{\delta^{13}C_{trop} - \delta^{13}C_{feuille/litière}}{1 + 0.001^* \delta^{13}C_{feuille/litière}}$$

2.3. Diversité fonctionnelle des arbres de la forêt tropicale humide guyanaise

Des travaux antérieurs à ce projet ont montré une très grande variabilité interspécifique de la composition isotopique du carbone (δ^{13} C) des arbres de la FTH guyanaise, qui est une estimation intégrée dans le temps de l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque, WUE) (ex. Bonal *et al.* 2000). Dans le cadre de ce projet, nous avons poursuivi la description de cette variabilité dans les nouveaux sites mis en place. Nous avons échantillonné dans le cadre du projet DIME des feuilles de pleine lumière de plus de 500 arbres répartis sur des placettes de 0.12 à 1.00 ha. Les valeurs de δ^{13} C de ces feuilles ont été mesurées au spectromètre de masse dans le laboratoire d'écophysiologie de l'INRA de Nancy.

			δ ¹³ C				
Site	Sol	Nb espèces échantillonnées	Moyenne	Min	Max		
CMP	DVR	32	-29.40	-31.77	-27.31		
Schistes Orapu	DLS	39	-29.37	-31.99	-26.86		
CMP Volcano-sédim.	DVP	45	-29.39	-31.83	-26.32		
	DVP	49	-30.12	-33.09	-27.13		
	DVP	51	-30.29	-32.90	-27.63		
Coupami	DVP	55	-30.21	-33.25	-27.81		
	DLS	34	-29.53	-32.97	-26.39		
Piste de St Elie	DVP	45	-30.53	-34.85	-28.25		
Tiste de St Elle	DLS	50	-30.26	-32.67	-27.49		

Tableau 13. Bilan des mesures effectuées dans la région du bas Sinnamary sur des surfaces de 1 ha. DVP = Drainage Vertical Profond ; DVR = Drainage Vertical Ralenti ; DLS = Drainage Latéral Superficiel.

Le tableau 13 synthétise le nombre d'espèces échantillonnées dans chaque site et les valeurs minimums, maximums et moyennes de δ^{13} C des feuilles de pleine lumière des arbres échantillonnés. Les sols sont ici classés en trois grandes catégories en fonction du type de drainage ayant été diagnostiqué : DVP, sols présentant des horizons superficiels filtrants épais (> 1,2m) ; DVR, sols présentant en profondeur (1 – 1,5m) un horizon ou un substrat (cuirasse) faisant obstacle au drainage surmonté d'horizons poreux; DVS, sols présentant à faible profondeur (<1m) une altérite compacte faisant obstacle au drainage. Au sein d'une parcelle, considérée homogène du point de vue des conditions environnementales, ces différences de δ^{13} C se traduisent par des différences de WUE du simple au triple entre espèces.

Bien que l'interprétation écophysiologique de ces différences de WUE et δ^{13} C entre espèces ne fasse pas partie directement des objectifs de ce projet, nous donnons ici quelques résultats issus de travaux en cours, dans le cadre d'autres projets (Bonal *et al.* 2007). A l'aide d'expérimentations en conditions semi-contrôlées, nous avons pu mettre en évidence que les différences de δ^{13} C entre espèces traduisaient des différences très importantes d'échanges gazeux foliaires (du simple au triple pour l'assimilation nette de CO₂ foliaire ; du simple au quintuple pour la conductance stomatique pour la vapeur d'eau ; du simple au triple pour WUE) ou de morphologie foliaire (ex. masse surfacique). Cependant, de façon inattendue, les différences de δ^{13} C entre espèces ne sont pas simplement liées à des différences de l'un ou l'autre des flux (CO₂ ou H₂O). Elles traduisent uniquement le compromis pour la feuille entre le gain de carbone et la perte d'eau, c'est à dire WUE (Bonal *et al.* 2007).

L'échantillonnage d'espèces dans ces différentes parcelles a permis de souligner également que la variabilité de δ^{13} C pourrait être associée à la position taxonomique des espèces au niveau de la famille. Le classement des δ^{13} C des familles taxonomiques dans les différents sites étudiés reste très conservé (Guehl *et al.* 2004 ; Fig. 27). De plus, certaines familles modernes d'un point de vue évolutif (ex. *Caesalpiniaceae*) sont composées d'espèces ayant des δ^{13} C très variables, alors que d'autres familles plus archaïques (ex. *Myristicaceae*) sont composées d'espèces ayant des valeurs de δ^{13} C stables et souvent très négatives (faible WUE). Sur ces aspects, l'analyse des données accumulées sur les sites du présent projet et d'autres sites en Guyane reste encore à approfondir, mais il semble intéressant de reconsidérer la diversité interspécifique de δ^{13} C sous l'angle taxonomique et sous l'angle des contraintes phylogénétiques.



Figure 27. Discrimination isotopique de quelques familles d'arbres bien représentées dans l'échantillonnage total; comparaison d'un site du nord ouest de la Guyane (Bafog) et d'un site du centre (Saül) aux régimes pluviométriques contrastés.

d13C moyen des familles à Bafog

2.3.1. Variabilité spatiale du fonctionnement du couvert

Le fonctionnement écophysiologique de l'écosystème (nous nous intéressons ici au compromis entre l'assimilation de CO₂ et la transpiration à l'interface couvert / atmosphère) a été approché à l'aide des méthodes isotopiques selon le modèle proposé par Bonal *et al.* (2000). La discrimination isotopique du couvert (Δ_A), obtenue à l'aide de mesures de composition isotopique du carbone (δ^{13} C) des espèces du couvert, permet en effet d'estimer l'efficience d'utilisation de l'eau intégrée du couvert.

Face au grand nombre d'espèces et à leur grande diversité fonctionnelle au sein d'un même site, il était important de déterminer quelle est l'aire minimale devant être prise en compte pour évaluer de façon fiable le Δ_A . Nos travaux suggèrent qu'en raison de la similitude fonctionnelle entre espèces d'arbres, cette aire minimale soit comprise entre 0.5 et 1.0 ha, en conditions de sol homogène (Bonal *et al.* 2007b). De plus, nous avons mis en évidence qu'il n'existe pas de structure spatiale de la discrimination isotopique du carbone des arbres dans un peuplement en relation avec les variations spatiales du niveau de perturbation dans ce peuplement (Bonal *et al.* 2007b). Ce résultat suggère que l'assemblage des espèces vis à vis de l'acquisition des ressources en CO_2 et H_2O dans un environnement donné est aléatoire et non associé à d'éventuelles niches écologiques locales liées à la sylvigenèse.

En appliquant le modèle Δ_A aux différents sites étudiés, nous avons mis en évidence une variabilité importante de Δ_A à l'échelle de la région (1.5 ‰). Comparées aux précédentes valeurs publiées pour la forêt tropicale humide (18.4 ‰, Lloyd *et al.* 1996) obtenues à l'aide d'autres approches basées sur l'échantillonnage de quelques espèces seulement, les valeurs de Δ_A sont nettement plus fortes, suggérant une faible efficience d'utilisation globale du couvert forestier en Guyane. Cette faible efficience est probablement à associer aux conditions climatiques favorables dans cette région (forte pluviométrie, faible déficit de saturation de l'air moyen).

L'une des questions abordées dans le cadre de ce projet consistait à mettre en évidence quels facteurs ou processus pourraient engendrer de telles différences de Δ_A . Le substrat géologique ne semble pas engendrer de différences marquées entre les sites (non représenté ici). Les différences de pluviométrie annuelle entre les sites, qui sont faibles, ne permettent pas non plus d'expliquer ces différences de Δ_A . Cependant, d'éventuelles différences de longueur et d'intensité de la saison sèche, qu'il n'a pas été possible d'évaluer ici, en relation avec le type de drainage, pourraient éventuellement jouer un rôle. En effet, une tendance apparaît quant à l'influence du type de drainage sur Δ_A (Fig. 28). Sur un site donné, même si les différences ne sont pas nécessairement significatives, les parcelles avec un drainage déficient (ralenti ou latéral) présentent des valeurs plus faibles de Δ_A , c'est à dire une efficience d'utilisation de l'eau du couvert plus forte. Cette tendance reste globalement valable à l'échelle de la région étudiée, où seule une parcelle sur sol à drainage déficient du site Piste de St Elie (SE DLS) montre un Δ_A élevé. Ce résultat suggère un effet de la contrainte hydrique du sol sur le fonctionnement de l'écosystème à l'échelle de la région étudiée.



Figure 28. Discrimination isotopique du carbone de la canopée (\square_A) des différents sites étudiés. CO = Counami, CMP = Crique et Montagne Plomb, PSE = Piste de Saint-Elie, DVP = drainage vertical profond ; DVR = drainage vertical ralenti ; DLS = drainage latéral et superficiel.

Par ailleurs, le

fonctionnement de l'écosystème résulte de l'intégration du fonctionnement des espèces qui le composent. Il est donc intéressant d'étudier le comportement des espèces en conditions contrastées de drainage dans le sol, et l'influence de la composition floristique sur ce fonctionnement, en particulier la répartition des espèces dans différents groupes successionnels. Pour un site donné, aucune tendance particulière n'a pu être mise en évidence pour les espèces présentes dans des parcelles présentant un drainage contrasté. Certaines espèces présentent des valeurs de δ^{13} C plus fortes en DVP que DLS, d'autres un comportement inverse, et d'autres ne semblent pas montrer de différence de leur fonctionnement en relation avec le type de drainage (Fig. 29).

Discrimination

Figure

29.

isotopique de quelques espèces en

fonction du type de drainage.



 δ^{13} C parcelles DLS

Cependant, importe il de souligner qu'à travers des études menées en complément de ce projet, sur d'autres sites guyanais, nous avons montré que le Δ_A d'une parcelle dépend de la proportion relative en surface terrière des espèces dans les groupes successionnels, et donc de sa dynamique sylvigénétique. Quand une parcelle est composée d'une proportion importante d'espèces héliophiles, qui ont en moyenne des valeurs très négatives de δ^{13} C, le Δ_A de la parcelle est fort. Inversement, une proportion forte d'espèces semi-tolérantes à l'ombre (δ^{13} C peu négatif) engendre des valeurs faibles de Δ_A , c'est à dire une forte efficience du couvert. Ce résultat suggère que les caractéristiques dynamiques à l'échelle de la communauté (par exemple : perturbation modifiant la proportion relative des espèces dans les types de tolérance à l'ombrage) affectent également Δ_A à l'échelle de la communauté. Le fonctionnement de l'écosystème, en termes d'échanges gazeux, semble donc modulé par les espèces qui le composent et les caractéristiques fonctionnelles de ces différentes espèces.

En conclusion, ce projet a permis de mettre en évidence qu'à l'échelle d'une petite région, le fonctionnement du couvert végétal, en terme d'efficience d'utilisation de l'eau, est très variable, et dépend en partie des conditions hydriques dans le sol et à la composition floristique de ces peuplements, qui sont elles-mêmes en partie corrélées.

Chapitre III

DYNAMIQUE SYLVIGÉNÉTIQUE, STRUCTURE 3D DE LA CANOPÉE, ET SPATIALISATION

1. L'analyse architecturale pour aborder l'hétérogénéité des forêts en milieu tropical (E. Nicolini, R. Pélissier, L. Blanc)

Depuis quelques années, plusieurs études architecturales ont été initiées en Guyane française au sein du dispositif forestier de Paracou, avec pour objectif de décrire le développement d'espèces emblématiques (*Dicorynia guianensis, Tachigali melinonii, Cecropia, Humiria,* ...) et de mettre en évidence des indicateurs de l'état de développement des arbres du sous-bois ou bien de la canopée. Partant d'un savoir acquis sur des espèces forestières tempérées, l'étude de ces quelques espèces guyanaises a permis d'élargir les connaissances sur les modalités et les stratégies de leur développement. Ces travaux ont aussi permis de poser les premières bases de différentes méthodes de diagnostic architectural de l'état de croissance des arbres basées sur l'analyse de leur système ramifié. Ces méthodes de description simplifiées de la structure des arbres ouvrent de nouvelles perspectives dans le domaine de la typologie forestière et de l'écologie.

1.1. Méthode de diagnostic architectural appliqué aux parcelles MPDIAM du site CMP

Nous avons testé le diagnostic architectural sur le site CMP, afin de contribuer à la caractérisation et à la compréhension du fort gradient de grain de canopée observé sur les photos aériennes. Deux hypothèses pourraient expliquer ce gradient entre les deux extrêmes que sont le faciès à grain fin (houppiers et trouées de petites tailles) sur schistes Orapu amincis du secteur Nord et celui à grain grossier (gros houppiers +/- espacés) sur Paramaca de la Montagne Plomb :

- une influence prépondérante du substrat pédologique sur le potentiel de croissance (hauteur et taille de houppier maximales) des arbres de canopée, toutes espèces confondues ; sur schistes amincis, de fortes contraintes (notamment hydriques) limiteraient ce potentiel ; sur les autres types de sols, la libération plus ou moins prononcée de cette contrainte permettrait aux arbres dominants d'atteindre des statures plus importantes, ce qui conférerait au peuplement un grain de canopée plus ou moins grossier ;
- une différence d'intensité de la dynamique sylvigénétique (cf. Hallé *et al.* 1978, Oldeman 1990), lié ou non au gradient pédologique ; les peuplements à grain fin seraient formés d'arbres plus jeunes que les peuplements à gros grain.

Le diagnostic architectural d'un échantillon adéquat d'individus permet dans un premier temps de qualifier l'état sylvigénétique du peuplement. La comparaison de l'état sylvigénétique des différents faciès peut ensuite fournir des indications précieuses pour estimer le poids relatif de ces deux hypothèses.

1.1.1. Matériel et méthode

LE CHOIX DES ARBRES

Les descriptions architecturales ont été réalisées sur les 12 parcelles MPDIAM, lesquelles ont été positionnées en fonction de la taille du grain observé sur les images aériennes :

- ◆ 3 parcelles « petit grain sur schiste » : MPDIAM12 MPDIAM5 et MPDIAM7,
- ◆ 3 parcelles « grain moyen sur schiste » : MPDIAM10, MPDIAM4 et MPDIAM6,
- ◆ 3 parcelles « grain moyen sur Paramaca » : MPDIAM11MPDIAM1 et MPDIAM3,

◆ 3 parcelles « gros grain sur Paramaca » : MPDIAM2, MPDIAM8 et MPDIAM9.

Dans chacune de ces parcelles, 49 arbres ont été décrits, répartis aléatoirement. Le choix des arbres a été réalisé selon le protocole suivant (Fig. 30A) :

- Réalisation de 7 transects parallèles de 90 m de long et distant de 15m,
- Matérialisation de 7 noeuds successifs distants de 15 m sur chaque transect,
- Description à chaque noeud de l'arbre le plus proche et dont le houppier serait totalement visible depuis le ciel (pas de recouvrement par le houppier d'un arbre voisin).

LA DESCRIPTION DES ARBRES

Bien qu'il s'exprime selon des modalités propres à chaque espèce, le développement architectural se traduit généralement par une succession de phases morphogénétiques qui permettent d'établir un schéma général de développement de la couronne des arbres forestiers. Hallé *et al.* (1978) distinguent ainsi trois stades principaux dans le développement d'un arbre (Fig. 30B) :

(1) **l'arbre du futur ou arbre d'avenir** correspond à l'arbre jeune, le plus souvent en sous-bois. Son développement forestier est incomplet et son architecture est conforme au modèle architectural initial ou peu réitéré. Il exprime pas à pas son unité architecturale. Il a une forme pyramidale et une architecture entièrement hiérarchisée autour d'un tronc unique.

(2) **l'arbre du présent** a lui une cime beaucoup plus développée, arrondie et composée d'un grand nombre de branches maîtresses issues des premières étapes de la réitération séquentielle. Sa couronne est entièrement réitérée et résulte d'une mise en place de vagues successives de complexes réitérés d'autant plus petits et nombreux qu'ils sont plus périphériques. Son développement forestier est complet. L'arbre, à ce stade, a quasiment atteint sa hauteur maximale. Il est généralement dominant dans la canopée.

(3) l'arbre du passé. La plupart des arbres présentent une troisième phase ontogénique qui correspond à la dégénérescence partielle de la couronne et à sa graduelle dislocation. Dans la couronne, plusieurs parties peuvent mourir, se dessécher et s'élaguer tandis qu'elles sont remplacées par de petits complexes réitérés d'origine différée. Les vieux axes sont couverts de végétaux épiphytes. L'arbre du passé peut provenir aussi bien de l'ensemble du présent (déroulement normal du développement) que de l'ensemble d'avenir (arbre précocement dominé).

A partir de ces informations, quelques critères sont renseignés :

- le stade sylvigénétique de l'arbre (arbre d'avenir, du présent ou bien du passé) selon la nature des branches (branches séquentielles ou complexes réitérés), la présence ou non de gros traumatismes dans la couronne des arbres, la présence d'épiphytes dans la couronne.
- La hauteur totale de l'arbre mesurée à l'aide d'un zoom Canon 300 étalonné, permettant de mesurer des arbres allant de 5 à 50 m de haut,
- le diamètre du tronc ou la circonférence, mesurés à 1,30 m (D_{130}) ou plus haut lorsque la base de l'arbre présente des contreforts,



Figure 30. A. Protocole d'échantillonnage des arbres dans les parcelles MPDLAM. B. Principaux stades de développement d'un arbre. C. Relation Hauteur-Diamètre et stade de développement. D. Relation Hauteur-Diamètre et type forestier : MPDLAM7 = forêt à petit grain sur schistes ; MPDLAM10 : forêt à grain moyen sur schistes.

• la hauteur d'insertion des premières branches vivantes ou des premières charpentières constituant la couronne des arbres adultes.

1.1.2. Résultats

ARCHITECTURE ET CROISSANCE

Comme le montrait Oldeman (1974), il existe une relation remarquable entre l'organisation générale de l'arbre, son architecture, et sa croissance examinée au travers de l'accroissement simultané de sa hauteur et de l'épaisseur de la base de son tronc (Fig 30C). Chez les arbres d'avenir, arbres non réitérés en phase de formation de leur tronc, la croissance en hauteur est intense, environ 110 fois plus importante que la croissance en épaisseur. Chez les arbres du présent arbres réitérés en phase de formation de leur couronne, la croissance en hauteur devient plus faible, tandis que la croissance en épaisseur s'intensifie : la valeur du rapport « hauteur sur diamètre » n'est plus que de 60. Chez les arbres du passé qui sont des arbres sénescents, croissance en hauteur et en épaisseur s'amenuisent, puis s'arrêtent, figeant le rapport « hauteur /diamètre » sur des valeurs similaires aux valeurs observés chez les arbres du présent. De fait, arbres du présent et arbres du passé ne peuvent être différenciés par le seul rapport « hauteur / diamètre ». Ils le sont en revanche par l'architecture qui permet de supposer des dynamiques très différentes.

La classification utilisée par Oldeman (1974) reste pertinente du fait qu'elle traduit différents états sylvigénétiques au travers de la structure, mais aussi au travers des modalités de croissance en hauteur et en épaisseur : la seule distinction de l'organisation permet de séparer des groupes d'arbres ayant des dynamiques de croissance très différentes.

RELATION « DIAMÈTRE - HAUTEUR » ET PARCELLES

Comme le montre la Figure 30D, la relation « diamètre - hauteur » peut-être significativement et quantitativement différente d'une parcelle à l'autre. Cette relation, qui est un reflet de la dynamique de croissance des arbres sur chaque parcelle, constitue ainsi un élément supplémentaire de comparaison des 12 parcelles analysées.

HAUTEUR DOMINANTE SUR CHAQUE PARCELLE

Aucun des peuplements observés n'est constitué d'une majorité d'arbres d'avenir, c'est-àdire n'ayant pas terminé leur séquence de développement et n'ayant pas atteint leur hauteur maximale. Les peuplements observés sur l'ensemble des 12 parcelles sont des peuplements matures, adultes du fait qu'ils sont tous en majorité constitués d'arbres du présent et du passé (Fig. 31A) approchant ou ayant atteint leur hauteur maximale de développement. L'ensemble des hauteurs relevées sur les arbres du présent et du passé renseigne sur la hauteur dominante du couvert de chaque parcelle.

La hauteur dominante est le reflet d'un cortège spécifique, mais aussi des conditions biotiques offertes par le substrat de la parcelle. Dès lors, les hauteurs dominantes observées sur l'ensemble des parcelles peuvent être comparées (Fig. 31B). Un premier examen visuel montre que les parcelles sur schistes ont des arbres adultes (arbres du présent et du passé) plus petits que ceux des parcelles sur Paramaca.

VERS UNE CARACTÉRISATION SYLVIGÉNÉTIQUE DES PARCELLES

Le peuplement d'une parcelle peut-être considéré au travers de la proportion des différentes classes d'arbres énumérées (Fig. 31A). Certaines parcelles ont des combinaisons très différentes, voire opposées.

La parcelle MPDIAM3 présente un grand nombre d'arbres du passé (28%) et un grand nombre d'arbres d'avenir (30%). Les arbres du présent restent majoritaires mais ne dépassent pas 50% du peuplement. Le peuplement adulte constituant la canopée de la parcelle MPDIAM3 peut être considéré comme un couvert vieillissant au sein duquel, les arbresadultes en mourant laissent la place au peuplement d'avenir très représenté. Cette parcelle est en pleine phase de remplacement de sa canopée.

A l'opposé, la parcelle MPDIAM11 présente une très large majorité d'arbres du présent (68%), tandis que les arbres d'avenir et du passé sont sous représentés (respectivement 14% et 18%). Le peuplement adulte constituant la canopée de la parcelle MPDIAM11 peut être considéré comme un couvert mature non vieillissant au sein duquel, les arbres adultes occupent la place et barrent l'accès de la canopée aux représentants du peuplement d'avenir peu représenté. Cette parcelle est à un stade sylvigénétique différent de celui de la précédente. Si les 2 parcelles sont à 2 stades différents d'un même cycle sylvigénétique, le stade de la parcelle MPDIAM11 précèderait celui de la parcelle MPDIAM3. Ce classement des parcelles, qui devrait faire intervenir d'autres critères tels que le cortège spécifique ou bien les relevés de diamètre, reste à réaliser.

1.1.3. Perspectives

Ce premier travail sera à mettre en relation avec des expérimentations actuellement en cours sur le même schéma, mais dans des peuplements dont la croissance des arbres est suivie depuis maintenant plus d'une vingtaine d'année (dispositif de Paracou). La description de la structure de la canopée et sa composition (arbres d'avenir, du présent et du passé) est en cours de réalisation sur des parcelles dans lesquelles des stockage de biomasse très différents ont été enregistrés (en collaboration avec Lilian Blanc, Cirad forêt). Chaque parcelle est divisée en quadrats (12,5m x 12,5m) sur lesquels un arbre dominant a été qualifié. Chaque quadrat, sur lequel le bilan de carbone est calculé, se verra attribuer un statut selon la caractéristique de l'arbre dominant : quadrat d'avenir, quadrat du présent ou bien quadrat du passé. La structure de l'arbre dominant conditionne-t-elle le stockage de biomasse dans le quadrat ? C'est ce qu'il faudra vérifier. La structure de la parcelle sera aussi considérée au travers de la disposition des différents quadrats. L'objectif ici est de reconstituer la mosaïque forestière et de voir dans quelle mesure, chaque « patch » traduit la dynamique du stockage de biomasse. On peut imaginer, si des relations significatives sont mises en évidence, les possibilités auxquelles cette méthode donnera accès.



Figure 31. Comparaison des 4 faciès forestiers : **A**. Proportions d'arbres du futur, du présent et du passé. **B**. Hauteur dominante du peuplement (échantillon systématique de 25 arbres dominants).

1.2. Evaluation de la croissance en épaisseur des arbres de canopée par une méthode de diagnostic architectural de la structure de la couronne

En forêt naturelle, les éléments dont on dispose pour définir un arbre et apprécier son état de développement en dehors de tout suivi de croissance sont (1) son appartenance spécifique, (2) son diamètre et sa hauteur, (3) une classification architecturale établie sur la diagnose de Hallé *et al.* (1978). Ici, la nouveauté est l'utilisation de cette diagnose architecturale. Outil d'expert basé sur la formalisation des grandes phases de développement des arbres forestiers à partir de quelques caractères architecturaux simples : croissance conforme au modèle architectural (construction du tronc) et phase de réitération du modèle (développement de la couronne), elle propose 3 classes : arbres d'avenir, du présent ou du passé.

Mais cette diagnose architecturale élaborée pour la qualification de l'état de développement d'un arbre dans son milieu et pour l'ensemble des arbres avec pour objectif d'appréhender la dynamique forestière (Oldeman 1974, Hallé *et al.* 1978, Barthélémy *et al.* 1991) ne fournit aucun renseignement sur la dynamique de croissance des arbres, puisqu'à notre connaissance aucune étude n'a encore jamais été menée dans ce sens. Au terme de l'exercice conduit sur les parcelles forestières de CMP, une réflexion sur la réalité de la notion d'arbre du passé à été menée et quelques questions ont été posées :

- Quels critères considérer pour codifier l'architecture de la couronne d'un arbre ?
- Peut-on approcher la croissance des arbres d'une forêt naturelle au travers de l'utilisation de cet outil ? Et quelle est sa précision ?
- Cet outil de diagnostic est-il transmissible ? Les critères utilisés seront-ils perçus de la même manière par différents utilisateurs ?

Trois objectifs principaux ont été fixés :

i) Appliquer l'outil expert proposé par Hallé *et al.* (1978) sur des arbres dont on connaît la dynamique de croissance. Premier essai sur l'angélique de Guyane (*Dicorynia guianensis*).

ii) Codifier l'architecture des arbres au travers d'un certain nombre de critères simples à décrire, mais pouvant être plus ou moins efficaces quant à leur relation avec la croissance en épaisseur. Cette étape devra aboutir à l'élaboration d'une « note architecturale » pour chaque arbre. Cette note sera ensuite confrontée à la dynamique de croissance de l'arbre. La distribution des notes architecturales dans les 3 stades (avenir, présent, passé) sera aussi considérée.

iii) Tester la transmissibilité de l'outil de diagnostic architectural

1.2.1. Matériel et méthode

SITE D'ÉTUDE

Nous avons choisi le dispositif de Paracou (PAR) qui offre l'avantage de fournir un suivi annuel de croissance en circonférence de l'ensemble des individus répertoriés et cartographiés sur le dispositif ($D_{130} \ge 10$ cm).

LE CHOIX DES ARBRES

Notre objectif étant de préciser les notions d'arbres du présent et d'arbres du passé, il a été convenu de travailler sur (1) une espèce donnée (*Dicorynia guianensis, Caesalpiniaceae*), mais aussi (2) sur plusieurs espèces sans distinction afin de tester la robustesse de l'outil.

LA DESCRIPTION DES ARBRES
Codification de l'architecture de la couronne. Un arbre forestier se développe en formant un tronc, puis des charpentières constituant sa couronne (Fig. 32A). Puis celles-ci finissent par mourir graduellement, minant l'édifice construit auparavant. Le développement de l'organisme est ici vu comme une occupation optimale d'un espace disponible tant que la plante en a la capacité. Puis vient un moment où ses capacités faiblissent (croissance primaire et secondaire) de telle sorte que des espaces vides, inoccupés apparaissent dans la structure. Incapacité des structures à se subdiviser lors de leur ploiement (1) ou bien mort pure et simple (2), ces ouvertures dans la couronne de l'arbre peuvent être considérées comme les premiers signes de faiblesse qui iront en s'accentuant avec le vieillissement de l'organisme. Le développement en canopée est ici considéré comme le résultat d'une avancée inexorable vers la mort où chaque structure perdue ne sera pas remplacée par l'organisme adulte. C'est effectivement le cas de nombreux arbres de canopée en Guyane (Drénou 1994). Les retours en arrière par la reconstitution d'un nouveau houppier (Fig. 32B) à partir de rejets sont assez rares chez la majorité des espèces forestières. La quantification de l'état de vigueur ou bien de l'état de faiblesse d'un arbre revient donc à quantifier la transparence de l'espace normalement dédié à la matière photosynthétique de l'organisme en croissance. Les critères retenus lors de la description de la couronne des arbres de canopée sont les suivants :

- Statut par rapport à la canopée : émergent (0), dans la canopée (1) et sous la canopée (2)

- statut architectural. Non réitéré (A), en train de réitéré (B), arbre entièrement réitéré (C).

- <u>Rectitude du tronc</u> : droit (0), penché légèrement 5° (1), 10° à 30° (2), 40° (3), couché (4).

- <u>Mortalité tronc</u> : aucune mortalité (0), anciennement décapité, mais évènement résorbé (1), anciennement décapité, mais évènement partiellement résorbé (2), plus récents ou évènement résorbé très partiellement résorbé (3), récents ou pas du tout résorbé (4). (Ce critère est en fait le rapport entre diamètre axe sous traumatisme et diamètre rejet au dessus du traumatisme).

- <u>Mortalité charpentière</u> (branches constituant l'ultra structure de la couronne) : aucune (0), une charpentière morte ou disparue mais évènement anecdotique (1), plus d'une charpentière morte (2), la moitié des charpentières est morte (3), toutes sont mortes (4).

- <u>Mortalité branche</u> (structures découlant des charpentières). Aucune (0), une branche mais évènement anecdotique (1), plus d'une branche (2), la moitié des branches (3), toutes (4).

- <u>Mortalité rameau</u> (la périphérie de la couronne). Aucun (0), un rameau mais évènement anecdotique (1), plus d'un rameau (2), la moitié des rameaux (3), tous (4).

- Symétrie houppier : symétrique (0), houppier en drapeau (déporté) (1).

- <u>Echancrure</u>. Limite régulière de la couronne (0), limite irrégulière de la couronne (1), renfoncements plus prononcés dans la couronne (2), ouverture jusqu'au centre de la couronne (3), il n'y a plus que des ouvertures (4).

- <u>Fenêtre</u>. Aucune (0), une fenêtre mais évènement anecdotique (1), plus d'une fenêtre (2), la moitié de la couronne correspond à des fenêtres (3), il n'y a plus de feuilles (4).

- Transparence cimette. Pareille que pour fenêtre, mais appliqué à l'intérieur des cimettes.

- <u>Transparence globale</u> (C'est une appréciation d'ensemble de la transparence de l'arbre). De 0 à 4.

- Traumatisme sur tronc (champignon, trou, blessure chablis, etc). Aucun (0), présence (1).

- <u>Liane</u>. Aucune (0), une liane mais évènement anecdotique (1), liane plus importante (2), la moitié de la couronne est envahi par des lianes (3), l'arbre n'est plus qu'une liane (4).

- <u>Diagnostic expert (les classes de Oldeman)</u>. C'est une appréciation d'ensemble du statut de l'arbre. Arbre d'avenir (0), transition (1), arbre du présent (2), arbre du passé (3).

Elaboration de la note architecturale. Cette diagnose détaillée de la couronne peut donner lieu à un premier essai d'élaboration de la note architecturale. Cet aspect n'a pas encore été approfondi. En l'heure actuelle, elle consiste en une somme des principaux critères analysés : plus l'arbre cumule des défauts et plus la valeur obtenue est importante.

Test de transmissibilité. Ce protocole de description a été mis en application par 3 groupes de 2 personnes sur 50 angéliques de canopée. Les arbres sous canopée, peu visibles ou défeuillés sont écartés des mesures et des analyses.

1.2.2. RÉSULTATS (sur Dicorynia guianensis)

DIAGNOSE DE HALLÉ ET AL. VS. DYNAMIQUE DE CROISSANCE

Une première hypothèse formulée est que l'architecture de la plante ne rend compte que de l'histoire relativement récente de la croissance de l'arbre. Pour cette raison, nous ne considérons dans un premier temps que la croissance des 6 dernières années (1997-2003). Ne voulant pas tester l'effet « année », la croissance de cette période est considérée sous sa forme cumulée. Un premier test de montre que la diagnose de Hallé *et al.* (1978) rend compte de manière significative de l'état de croissance des arbres (Fig. 32C). Les arbres du passé (3) ont une croissance faible, significativement différente de celle des arbres du présent (1 et 2) et des arbres d'avenir (0). Une forte variabilité existe au sein des arbres du présent : des arbres du présent tout récents (1) dont la croissance est significativement plus importante que celle d'arbres du présent plus avancés dans leur développement (2) et peu être en passe de devenir des arbres du passé. Il n'y a pas de différence entre les arbres d'avenir (0) et les arbres du présent tout récents (1).

La classification de Oldeman ne comprend que 3 classes. Nous avons subdivisé la classe des arbres du présent en 2 classes pour disposer de plus de précision. Est-ce judicieux ? Il ressort en tout cas qu'une des classes, la classe 1 ne joue pas pleinement son rôle. Faudrait-il grouper les classes 1 et 2 ?

Il ressort de toute manière que la diagnose de Hallé *et al.* reste une bonne méthode pour discriminer les arbres ayant toujours un potentiel de croissance, c'est-à-dire les arbres constituant durablement la canopée, de ceux en fin de croissance et en train de disparaître du peuplement. L'exercice démontre aussi que parmi les critères servant à définir les arbres du passé, la très faible croissance en épaisseur constitue aussi une caractéristique de cette classe.

DIAGNOSE DE HALLÉ ET AL. VS. NOTE ARCHITECTURALE

La diagnose architecturale de Hallé rend aussi bien compte de la note architecturale du houppier (Fig. 33A). La note architecturale traduit les différents degrés de déstructuration de la couronne chez l'ensemble des arbres du passé. Il s'agira maintenant de voir quels critères contribuent le plus à la caractérisation de cet ensemble.

NOTE ARCHITECTURALE VS. DYNAMIQUE DE CROISSANCE

Cette notation architecturale des arbres a été réalisée avec un décalage par rapport à l'inventaire de la croissance des arbres. Le dernier inventaire étant trop ancien, il a été jugé préférable d'attendre que les résultats du suivant soient disponibles. Les résultats sont donc encore préliminaires.

TRANSMISSIBILITÉ DE L'OUTIL D'ANALYSE ARCHITECTURALE

La comparaison des 3 groupes d'observateurs peut-être établie sur la base de la note architecturale par arbre qui découle de l'observation de la couronne. La figure 34A illustre la similitude remarquable des notes architecturales établies par les 3 groupes d'observateurs. La figure 34B présente la distribution de la valeur des écarts entre groupes. Les groupes 1 et 2 ont établies des notations très similaires. Les écarts importants (>20%) sont rares (environ 5% des arbres). Les écarts faibles (<16%) sont très fréquents (environ 82% des arbres). Le groupe 3 se démarque significativement des 2 autres groupes, mais les écarts restent tout de même très acceptables. Les écarts importants (>20%) restent rares (environ 5% des arbres). Les écarts faibles (<16%) sont toujours très fréquents (environ 70% des arbres). Un test de Friedman a montré que le groupe 1 avait significativement tendance à sous-estimer les arbres et que le groupe 3 avait tendance à surestimer les arbres. Les estimations du groupe 2 sont intermédiaires (Fig. 34C & D).

Contre toute attente, la méthode de description architecturale des couronnes s'avère tout à fait reproductible. Elle s'avère aussi bien transmissible à des personnes novices en la matière puisque les observateurs des groupes 1 et 3 n'avaient jamais suivi de formation en architecture avant cet exercice. Les observateurs du groupe 2 sont des architectes.

1.2.3. Perspectives

Les réflexions et questions émises dans le cadre du projet Dime vont se prolonger par :

- un article présentant l'application du « diagnostic expert » sur angélique (avenir, présent et passé), l'élaboration de la noté architecturale et son pouvoir de prédiction de la croissance en épaisseur ;
- un test de la méthode sur d'autres espèces (*Eperua falcata* et/ou *Qualea rosea*), préalable à une généralisation à toutes les espèces ;
- la poursuite de l'étude de l'application de la diagnose de Hallé *et al.* (1978) au peuplement (mosaïque forestière) et lien avec le stockage de biomasse. Les résultats obtenus pourront permettre de faire le lien avec l'exercice réalisé sur le site CMP et d'émettre de hypothèses sur la structure et la dynamique des 12 parcelles décrites.
- un article général sur la méthode.



Figure 32. A. Principaux stades de développement d'un arbre, selon la diagnose de Hallé et al. (1978). B. Stade de développement et croissance moyenne des arbres (test de Kruskall-Wallis, p < 0.001). C. Reconstitution d'un nouveau houppier à partir de rejets.



Figure 33. A. Correspondence entre diagnostic global (diagnose de Hallé et al) et note architecturale (test de Kruskall-Wallis, p < 0.001). *B.* Relation entre note architecturale et taux de croissance en diamètre des arbres.

D





Observateurs 1 et 3

Groupes

d'observateurs

p value

Friedman

1-2-3

< 0,001

Observateurs 2 et 3 Wilcoxon

1-3

0,15

2-3

0,32

1-2

< 0,01

2. Approche quantitative fine de la structure forestière par altimétrie laser : Premiers tests d'une relation diversité – niche phototrophique

2.1. Contexte et objectifs (D. Sabatier, J.-F. Molino, V. Gond)

De longue date la volumétrie des végétations et particulièrement l'organisation 3D des couverts forestiers (architecture forestière) sont perçues comme résultant des processus dynamiques d'aggradation et de dégradation du couvert forestier, que l'on désigne par « cycle sylvigénétique » (Oldeman 1974, 1990) et qui sont intimement liés à la mortalité et au recrutement des arbres constituant le peuplement. Les ondulations de la limite, aux propriétés fractales, de la surface de la canopée sont perçues comme caractéristiques des stades d'organisation du couvert végétal (Birnbaum 1997, 2001). Dans le cadre de la théorie de la niche écologique, on conçoit que la diversité des êtres vivants puisse croître avec la complexification de l'organisation tridimensionnelle des végétations (MacArthur & MacArthur 1961). Du point de vue de l'architecture végétale, les stades remarquables du cycle sylvigénétique diffèreraient notamment par les habitats qu'ils engendrent. Les niches écologiques associées seraient essentiellement définies par une ressource lumineuse qui varie en qualité, intensité et durée, mais aussi par des paramètres microclimatiques tels que température, hygrométrie (Oldeman 1990). Les tentatives visant à mesurer l'adéquation entre l'existence de ces niches et la diversité des espèces arborescentes en FTH n'ont pas permis d'établir un lien formel. L'une d'elles (Hubbell et al. 1999) est, en grande partie, à l'origine de l'acceptation de la théorie neutraliste qui propose, au contraire, que la diversité ne soit pas liée significativement à l'existence de niches.

L'une des difficultés majeures dans l'approche de ces questions demeure la caractérisation du couvert forestier en termes de paramètres environnementaux : les dimensions caractéristiques des niches qu'engendrent les changements, dans l'espace et dans le temps, du couvert végétal luimême. La méthode architecturale, trop difficilement paramétrable, n'a pas été mise en œuvre pour construire des jeux de données qui permettraient de tester l'effet de niche ; la mesure directe de paramètres physiques, tels que l'environnement lumineux résultant du couvert mesuré par le « *leaf area index* » (LAI), ou de paramètres biotiques tels que la répartition des masses foliaires, s'est avérée laborieuse et peu efficace pour de grands jeux de données (MacArthur & Horn 1969 ; Birnbaum 2001). A l'opposé, une caractérisation basée sur la mesure d'un seul paramètre simple par unité d'échantillonnage (e.g. une hauteur de canopée par placette élémentaire, conduisant à un partitionnement simpliste en 2 classes : « chablis » et « non- chablis ») a conduit à considérer comme négligeable l'effet de niche (Hubbell *et al.* 1999).

Nos travaux sur cette question (Molino & Sabatier 2001, Arim *et al.* 2002) montraient clairement qu'il n'est pas acceptable de négliger dans l'état actuel des connaissances l'effet de niche écologique, celui-ci demeurant l'une des hypothèses fortes pouvant expliquer l'effet dit de « perturbation intermédiaire » que nous mettions en évidence dans le système forestier artificiellement perturbé du site de Paracou. La mise en œuvre de la présente étude vise à apporter des éléments nous permettant de tester l'hypothèse d'un rôle, non négligeable, des niches écologiques résultant du cycle sylvigénétique dans l'établissement et/ou la survie des jeunes arbres (niches liées à la lumière ou phototrophiques). La variabilité spatio-temporelle de la diversité des peuplements d'arbres pourrait en dépendre. Deux échelles ont été abordées dans le cadre du projet DIME : celle locale, associée à des temps courts, de notre dispositif du site de Paracou et celle du paysage, certainement associée à des temps très longs, du site focal CMP.

Dans un premier temps, nous montrerons comment les données d'altimétrie laser peuvent être utilisées pour la caractérisation tridimensionnelle de la topographie des sites et du couvert forestier lui-même. Dans un deuxième temps, les données de dynamique de peuplement des arbres de la strate inférieure (limitées ici aux seuls accroissements en diamètre des troncs), au site de Paracou, seront confrontées aux descripteurs de la structure forestière vue par le laser afin de d'établir si ces descripteurs permettent de déceler un effet environnemental du couvert sur la croissance en sous-bois. Enfin, nous aborderons les premières tentatives d'un test des relations entre diversité environnementale et diversité du peuplement. Les résultats présentés ici sont à la fois préliminaires et non exhaustifs, ils sont destinés à rendre compte de l'intérêt de la démarche suivie et de ses potentialités ; de nombreuses autres analyses sont en cours de finalisation.

Nous utiliserons les données botaniques du ré-inventaire des transects botaniques de Paracou étudiés par Molino & Sabatier (2001) et d'autre part les données d'altimétrie laser acquises lors de la campagne d'octobre 2004 sur nos sites d'étude (Chap. I, Fig. 3). Les opérations de manipulation des données, les statistiques et la représentation cartographique sont réalisées à l'aide des logiciels ADE 4, ArcGis 8.3, CIRCE Antilles-Guyane, Surfer 8, XLSTAT 7.5 et Visual Basic (écriture d'un utilitaire de manipulation des fichiers de données brutes).

2.2. Mise en œuvre d'une approche de la volumétrie forestière par altimétrie laser.

Une technique encore peu employée pour la caractérisation des couverts forestiers tropicaux, l'altimétrie laser, nous a semblé pouvoir apporter une contribution intéressante pour tester l'hypothèse d'un effet de niche sur les variations de diversité alpha des arbres de nos sites d'étude.

Les altimètres lasers ou LIDAR pour «Light detecting and ranging» diffèrent notablement des systèmes de télédétection dits conventionnels (Lefsky *et al.* 2002) :

i) ils enregistrent des informations sur les propriétés tridimensionnelles des objets étudiés, ce que ne font pas les capteurs passifs d'imagerie (photographie aérienne, capteurs Landsat, Spot, Ikonos etc.) et que font indirectement, et avec d'importantes difficultés techniques, les capteurs actifs radar ;

ii) la qualité des estimations de paramètres tels que biomasse ou LAI (leaf area index) ne se dégrade pas rapidement avec l'augmentation de biomasse des végétations étudiées.

Le principe de base d'un capteur LIDAR est la mesure de la distance entre le capteur et la surface d'un objet cible, obtenue en déterminant le temps écoulé entre l'émission par le capteur d'une brève impulsion laser et l'enregistrement au niveau du capteur d'un signal réfléchi par l'objet. La distance correspond à la moitié du trajet donné par le temps et la vitesse de la lumière. Le couplage du système laser à un dispositif précis de positionnement (GPS différentiel, centrales inertielles), permet de replacer la surface qui a réfléchi l'impulsion laser dans un espace tridimensionnel tel que le système UTM, où x,y correspondent aux coordonnées planes projetées Est et Nord, et z à l'altitude. Il existe différents types de capteurs LIDAR (Lesky *et al.* 2002), en fonction notamment des caractéristiques de l'impulsion (longueur d'onde, puissance, durée, taille du faisceau et angle de divergence) mais aussi de la fréquence des émissions, de l'utilisation ou non d'un système de scannage et des informations enregistrées au niveau du capteur pour chaque impulsion.

Le système que nous avons mis en œuvre (voir Altoa: http//www/Altoa.fr/) est un dispositif identique à celui utilisé indépendamment pour l'une des rares études par LIDAR de la topographie et de la hauteur de canopée en forêt tropicale humide (La Selva, Costa Rica; Clark *et al.* 2004). Il est du type scanneur à petite empreinte (Small Footprint LIDAR) : un miroir rotatif permet l'émission des impulsions en direction du sol suivant un angle qui varie de -30° à +30° par rapport à l'axe du système; une seule valeur est enregistrée à chaque impulsion, correspondant au dernier pic mesurable (dernier retour) du train d'ondes constituant l'écho qui

fait suite à une impulsion et aux diverses surfaces réfléchissantes qu'elle rencontre sur son trajet (Fig. 35). L'appareillage est héliporté et est couplé à un dispositif de positionnement GPS au sol situé dans un rayon de 10 km (Fig. 35). En mode opérationnel l'altitude de vol est d'environ 150 m, ce qui autorise, pour obtenir des données surfaciques sans lacunes, un espacement des lignes d'acquisition à 80 m. La densité des échos est variable, autour de 4/m² (Fig. 36) et l'empreinte a un diamètre d'environ 30 cm. Une caractéristique importante du système que nous utilisons est donc une certaine finesse de la définition des valeurs x,y,z, qui est vue comme une propriété intéressante pour l'étude de structures complexes (Flood & Gutelis 1997). Les systèmes à enregistrement continu du retour se caractérisent au contraire par une empreinte pluri-décamétrique. Un autre avantage des systèmes à définition fine, souligné par Lefsky *et al.* (2002), est la possibilité d'agrégation des informations autorisant une description statistique adaptée à l'objet étudié.

Paramètre	Description	Valeur		
L	Longueur d'onde d'émission	m		
FIMP	Fréquence d'impulsions	30 kHz		
EIMP	Energie des impulsions	1.028 μJ		
TIMP	Temps des impulsions	10 ns		
DIVR	Divergence du rayon	3 mrad		

Tableau	<i>12</i> .	Caractéristiques	du	capteur	lidar	de	la	société	Altoa	utilisé	dans	la
présente étu	de.											

Géométrie et géoréférencement : les coordonnées ont été fournies en WGS 84 UTM 22 N et on été intégrées aux données SIG du dispositif de Paracou (Cirad-Forêt) par changement de géoréférencement (CSG 67) des coordonnées planes. La précision altimétrique intrinsèque du système n'est pas fournie. Notons qu'elle est donnée comme pouvant être décimétrique le plus souvent (0,2 m) (Baltsavias 1999; Hofton *et al.* 2002 ; Huising & Gomes Pereira 1998 ; Kraus & Pfeifer 1998).

Paramètre	Description	Unité		
Nl	N° de la ligne de vol			
Ι	Intensité du signal retour	2.56 * % retour		
X	Longitude de l'écho	mètres		
Y	Latitude de l'écho	mètres		
Z	Altitude de l'écho	mètres		
X0	Longitude de la tête du laser	mètres		
Y0	Latitude de la tête du laser	mètres		
ZO	Altitude de la tête du laser	mètres		
D	Distance capteur/point	mètres		

Tableau 13. Paramètres enregistrés et/ou calculés.



Figure 35. A. Représentation schématique du système Altoa et de l'acquisition des données d'altimétrie laser en forêt (élément d'un poster destiné à présenter le projet DIME au grand public ; Fêtes de la Science 2005 & 2006, Cayenne). Noter, à l'arrière de l'hélicoptère, le semis de points (échos) montrant l'aspect réaliste de l'enregistrement. En orange sont identifiés les points « sol », en vert les échos laser. B. Représentation schématique de l'impulsion laser (a), des échos qu'elle génère (b) et du dernier retour (c) qui représente l'information enregistrée.



Figure 36. Visualisation de l'hétérogé-néité de la densité du semis de points laser à Paracou, (bloc Nord-Est).

2.2.1. Signification de l'enregistrement du « dernier retour » :

L'impulsion laser génère un écho généralement complexe formé d'un train d'ondes correspondant aux obstacles rencontrés par le faisceau au cours de son trajet (Fig. 35B). Il existe actuellement des dispositifs enregistrant le retour en continu (wave form recording systems), d'autres identifiant et enregistrant les pics majeurs (discrete return systems), les dispositifs plus anciens n'enregistrent qu'une seule valeur, qui est en général soit le premier écho détectable appelé premier retour (PR), soit l'ultime, appelé dernier retour (DR). Le système Altoa est configuré en mode DR. S'agissant de l'objet forêt, cela correspond en définitive à la profondeur maximale à laquelle le système est capable de détecter la pénétration de l'impulsion laser dans la couverture végétale. Le choix de ce type d'enregistrement est guidé par l'utilisation principale qui est faite du système par la société Altoa, à savoir des levés topographiques. Le dernier retour correspond en effet plus fréquemment au sol dont on cherche à connaître l'altitude. Le premier retour signale le premier objet rencontré.

Concernant notre étude de l'organisation tridimensionnelle du système forestier, il va de soi que la détection du niveau « sol » est également très importante puisqu'elle permettra ultérieurement d'exprimer les valeurs obtenues pour la végétation suivant une échelle de hauteurs relatives au sol et non plus seulement une échelle d'altitude. En ramenant les valeurs de z dans un système de hauteurs, il devient possible de comparer, d'un lieu à l'autre, la pénétration du faisceau laser dans la masse végétale et donc d'avoir une estimation objective de la porosité du couvert végétal à la lumière incidente verticale. La comparaison de ces mesures avec l'appréciation de la compacité d'un substrat à l'aide d'un pénétromètre rend assez bien compte du système : dans les deux cas, l'énergie fournie au dispositif de pénétration est constante pour chaque impulsion et la profondeur atteinte dépend de l'énergie dispersée le long du trajet de pénétration, sans que l'on sache où exactement. Pour le dispositif laser, l'enregistrement de l'énergie retournée pourrait permettre d'affiner les propriétés de la pénétration grâce à une estimation de la quantité d'énergie dissipée à la profondeur maximale. Une autre façon de représenter les données enregistrées est tout simplement la répartition dans l'espace des surfaces ayant réfléchi l'écho, qui donne une certaine idée de la volumétrie des masses végétales.

Il convient donc d'avoir présent à l'esprit que le système utilisé, bien que détectant des hauteurs, n'est pas configuré pour mesurer la hauteur maximale du couvert forestier ; pour cela, l'option PR aurait dû être sélectionnée, avec le risque de ne plus détecter suffisamment fréquemment le niveau du sol. Cependant, il ne fait aucun doute qu'un certain nombre (indéterminé) de points hauts correspond à la hauteur maximale de la végétation. Un test pour apprécier les différences de perception de la hauteur maximale de la canopée en fonction des options PR/DR, mené hors du programme DIME, est en cours de dépouillement. Il porte sur des surfaces forestières identiques survolées le même jour par le dispositif Altoa réglé successivement en mode PR et DR.

2.2.2. Estimation d'un modèle numérique de terrain (MNT) :

L'une des premières utilisations des systèmes Lidar aéroportés est la constitution de modèles numériques de terrain. Un exemple d'une telle utilisation en forêt tropicale humide est donné par l'étude de Clark *et al.* (2004). Typiquement, le semis de points laser peut être représenté comme une couche dont la partie inférieure suit le relief topographique et la partie supérieure suit le relief de la canopée. Les points bas sont donc considérés comme ayant atteint le sol. Le problème majeur ici est de déterminer ce qu'est un point bas « vrai ». En effet, la végétation peut être à l'origine d'un écho dans les strates basses du couvert qui, en fonction du relief environnant, peut apparaître comme un point bas plausible.

Afin de sélectionner les points bas qui ont le plus de probabilité d'être des échos « sol », nous avons adopté une procédure assez comparable à celle décrite par Clark et al. (2004),

comportant quatre étapes : i) filtrage par agrégation/détermination des points bas (minimum z) avec rayon de recherche de 10 puis 15 m ; ii) réalisation d'un premier modèle numérique de terrain (MNT1) par krigeage standard ; iii) nouveau filtrage des points dont le résidu de z par rapport au MNT1 est < +0.5 m ; iv) nouveau krigeage donnant le MNT approché (MNTa).

Au site de Paracou, l'existence d'un levé topographique au théodolite réalisé par un géomètre (données fournies par Cirad-Forêt) nous a permis de vérifier l'acceptabilité du MNTa. L'écart moyen entre l'altitude donnée par le levé topographique et l'altitude donnée par le MNTa est de + 1,4 m avec une variance de 0,54 m (Fig. 37) ; 95% des valeurs se trouvent donc dans l'intervalle +/- 1 m. L'écart systématique entre les deux estimations altimétriques relève du géoréférencement (non correction de l'altitude lors du changement de référenciel), la variance refléte quant à elle la résultante de l'imprécision de chacun des procédés d'évaluation, avec certainement une part prépondérante attribuable au MNTa; les deux approches du modelé montrent un excellent parallélisme (Fig. 38). Cette imprécision sur l'altitude topographique nous semble parfaitement acceptable dans le cadre de notre étude.



Figure 37. Distribution des écarts d'altitude (Δz) entre les mesures effectuées par un géomètre à l'aide d'un théodolite et l'altitude donnée par le MNTa estimé par la sélection des points bas du nuage d'échos laser. Site de Paracou, N = 912; moyenne (rouge) = 1,4 m; médiane (noir) = 1,36 m; variance = 0,54 m. Le décalage moyen est trivial puisque lié à la non transformation des valeurs altitudinales lors du changement de géoréfé-rencement.

Afin de tester la validité du MNTa nous avons calculé l'erreur quadratique (voir aussi RMSE ou root mean square error) entre modèle numérique de terrain et valeurs mesurées. Nous comparons le résultat obtenu à Paracou aux valeurs de ce paramètre statistique obtenues à La Selva par Clark et al. (2004).

Valeurs obtenues à La Selva en fonction des options de calcul du MNT : Meilleur score : 2,29 Moins bon sore : 5,09

Valeur obtenue à Paracou (seul a été calculé le résultat pour le MNTa présentant les plus faibles résidus) : Meilleur score : 1,56

La meilleure performance obtenue avec les données Altoa est très certainement imputable à la configuration du dispositif laser en mode dernier retour (premier retour pour l'étude de Clark *et al.* 2004). Cependant, ces auteurs montrent également une variabilité significative de l'indice en fonction des caractéristiques du terrain (densité et type de végétation ; type de topographie ; déclivité), non étudiée ici. Les meilleurs scores sont obtenus dans les secteurs de moindre déclivité et les végétations les moins denses (forêts matures) alors que les terrains accidentés et les recrûs forestiers denses accroissent fortement l'indice.



Figure 38. La comparaison des valeurs altimétriques données par le levé topographique (Z-théodolite) et par le modèle numérique de terrain approché (MNTa) montre un bon parallélisme. Exemple d'un secteur du levé de Paracou.

Le MNT estimé par la méthode d'altimétrie laser est également une source d'information pour caractériser l'organisation géomorphologique de nos zones d'étude (Fig. 39). Cependant, le coût relativement élevé de cette méthode ne nous a pas permis de réaliser des acquisitions exhaustives sur l'ensemble des aires étudiées.



Figure 39. Exemple de rendu du modèle numérique de terrain approché (MNTa) pour le secteur A des acquisitions d'altimétrie laser réalisées au site de CMP (axes x,y,z orthonormés). Noter la trace en relief de la piste d'accès et le sommet où a été relevée la toposéquence 1.

2.2.3. Agrégation des données et statistiques :

Le principe de l'agrégation de données est simple (Fig. 40) : il revient à considérer, pour une unité surfacique élémentaire (USE) définie en fonction des objectifs de l'étude et des propriétés connues de l'objet étudié, les valeurs de l'ensemble des enregistrements se trouvant à la verticale de l'aire considérée.

Lefsky *et al.* (2002) soulignent une certaine équivalence entre la fréquence de distribution verticale des données agrégées et la distribution verticale de l'intensité du retour lorsque celui-ci est enregistré en continu sur une empreinte pluri-décamétrique ; voir par exemple le systèmes SLICER (Scanning Lidar Imager of Canopies by Echo Recovery ; Harding *et al.* 1994). Pour notre part, nous utilisons ici, pour décrire les profondeurs de pénétration des impulsions, la distribution des hauteurs (H) des échos (appelés ci-après points) dans l'espace couvert par une surface élémentaire ; où H = Zpoint - Zsol.



Figure 40. Illustration de l'agrégation des données d'écho laser dans une unité surfacique élémentaire (USE) et des statistiques utilisées (en rouge, de haut en bas : Hm, Qs, Me, Qi). Le cercle représente l'empreinte de l'USE. Exemple d'un secteur test au site de CMP où le semis de points a été densifié (lignes de vol croisées et à 20 m d'intervalle) en vue d'étudier la probabilité d'interception des parties sommitales des houppiers. Remarquer le faible nombre de points bas (orange) malgré le mode DR et la densité élevée du semis (N = 1960; s = 100 m²). Les valeurs statistiques élémentaires suivantes sont calculées et utilisées comme variables descriptives de l'environnement physique constitué par le couvert végétal: hauteur maximale (Hm) ; médiane (Me) ; quartile supérieur (Qs) ; quartile inférieur (Qi) ; interquartile (Iq) ; d'autres moments statistiques tels que la variance seront testés ultérieurement. Notre objectif étant de caractériser les variations de l'environnement pour les arbres se trouvant en sous-bois, nous avons considéré en premier lieu les caractéristiques locales du nuage de points et défini des USE de 100 m² (5,64 m de diamètre) pour une première évaluation. A chaque USE correspond un nuage de 375 points en moyenne (quartiles : 310 - 448) en configuration d'acquisition standard (lignes à 80 m d'espacement). Les hauteurs maximales ont également été calculées sur des empreintes plus petites (rayon de 1,5 m) afin d'approcher la volumétrie fine de la surface de la canopée et d'en déduire un modèle numérique de surface approché (MNSa).

2.2.4. Caractérisation de la « surface » de la canopée :

Dans leur évaluation de la hauteur des conifères forestiers, Næsset et Økland (2002) concluaient à la nécessaire densification du semis de points laser pour réduire la sous-estimation des hauteurs ; celle-ci augmente la probabilité d'interception du sommet (étroit) des houppiers de conifères. Nous pensons qu'il en va de même pour l'évaluation de la hauteur des arbres feuillus qui tous, loin s'en faut, n'ont pas un houppier dense et régulier !

La configuration « dernier retour » adoptée pour notre étude n'est pas, nous l'avons vu, optimale pour la mesure des parties les plus élevées des arbres. Toutefois, dans l'analyse de la distribution des hauteurs d'une USE, la valeur Hm représente une approximation de cette hauteur maximale de la canopée.

Nous avons cherché à savoir si l'estimation des variables est fonction de la densité du semis de points (l'impact de l'option dernier/premier retour fait l'objet d'un test en cours de dépouillement). Pour cela, nous avons réalisé des acquisitions à haute densité sur deux secteurs du site de Montagne-Plomb (voir Fig. 3 Chapitre I). Les variations d'estimation des paramètres sont étudiées pour des USE non chevauchantes et pour des densités décroissantes du semis laser : de la densité maximale (moyenne d'environ $40/m^2$) à la densité en mode opérationnel (moyenne d'environ $4/m^2$). Nous donnons ici l'exemple du paramètre hauteur maximale (Hm).

Il ressort de ces investigations qu'il y a une sous estimation non négligeable de la hauteur Hm en configuration opérationnelle (basse densité) du système Altoa (Fig. 40A). Cependant, on remarque que pour les USE de faible dimension (< 25 m²) la valeur maximale de l'écart entre les estimations à haute et faible densité (Δ maxHm) ne se dégrade de manière importante (Δ maxHm > 2m) que pour 10% des USE (Fig. 40B). Pour des USE de 100 m², la moyenne des Δ maxHm est de 0,65 m et pour 95% d'entre elles on a : Δ maxHm < 3m. Il conviendrait de confronter ces valeurs à celles obtenues avec les moyens traditionnels (clinomètre par ex.) probablement plus incertaines encore. Pour des aires forestières importantes, l'estimation de la hauteur moyenne maximale de la canopée (MHm) n'est probablement entachée que d'une erreur minime (Fig. 40A ; droite de régression).



Figure 40. Densité du semis et perception de Hm (m) à Montagne Plomb ; secteur forestier de 16ha. **A.** Relation entre Hm perçu à basse densité (lignes de vol à 80 m) et Hm à haute densité (lignes de vols croisées à 20 m) pour des USE de 1,5 m². **B.** Variations de l'écart \max Hm entre basse et haute densités, en fonction de la superficie de l'USE pour 3 fractions croissantes du jeu de données.

Parmi les paramètres proposés pour caractériser une canopée forestière, Birnbaum (2001) suggère un indice de plissement (rapport entre la surface perçue comme étant la limite supérieure de la végétation et la surface au sol). Nous envisageons, dans la même veine, une analyse spectrale par transformée de fourrier. Compte tenu de l'aspect fractal de l'enveloppe externe de la végétation, cette approche est relative à une échelle d'observation. La figure 41 montre comment cette limite supérieure est perçue par le calcul du paramètre Hm. L'utilisation d'indices de plissement fait partie des perspectives intéressantes pour la suite de nos analyses de l'envelopment physique engendré par la végétation, de même que la classification en classes de hauteur.



Figure 41. Perception du modelé de la canopée par le calcul de Hm sur des USE de 1,5 m² (échelles : UTM en x,y; relative au sol en z). Secteur à haute densité, Montagne Plomb.

2.3. Relation entre caractérisation physique du couvert végétal et habitat des arbres du sous-bois

2.3.1. Densité et porosité du couvert forestier : perception de la diversité des environnements :

Un ensemble de statistiques par agrégation a été réalisé au site de Paracou afin de caractériser l'environnement forestier du « point de vue » des plantes se trouvant dans les strates inférieures de la végétation. Les variables ont été calculées sur toute la superficie du levé laser dans des USE de 100 m² (r = 5,64 m) chevauchantes, suivant une grille à la maille de 1 m, et stockées dans des rasters (Ru_Xx). Pour chaque USE on détermine les valeurs statistiques élémentaires du nuage de points et on génère les rasters correspondants : Hm (Ru_Hm), Me (Ru_Me) etc. Les rasters sont intégrés dans un SIG (Fig. 42 et 43).

Finalement, l'intersection entre notre dispositif de relevé de végétation (transects ; voir Molino et Sabatier 2001) et la grille des USE a permis de constituer une matrice (Mu) des USE (lignes) et des valeurs statistiques (colonnes) décrivant l'ensemble des transects d'inventaire.

Une ACP normée du tableau Mu (53000 lignes; 5 colonnes) permet d'explorer les relations entre ces variables dans notre échantillonnage. Les deux premiers axes se distinguent et rendent compte de 93,8% de l'inertie (respectivement 65,3 et 27,5 %). Les variables de distribution des hauteurs (Hm, Me, Qs, Qe) apparaissent fortement corrélées entre elles et s'expriment sur l'axe 1; seule la variable de dispersion (Iq) s'exprime sur l'axe 2. Les scores des lignes (USE) sur les axes 1 et 2 de l'ACP sont utilisés comme variables synthétiques (respectivement a_1 et a_2).

Les transcriptions cartographiques (rasters) des variables initiales ou synthétiques font apparaître une forte hétérogénéité spatiale (Fig. 42 et 43). La source de cette variabilité semble, en première lecture, provenir des traitements sylvicoles appliqués aux parcelles (voir Gourlet-Fleury *et. al* 2004) et d'autre part aux variations naturelles du couvert forestier pour les secteurs les plus bas correspondant à des chablis récents. Une composition colorée de deux variables rendant compte d'une part de la hauteur du couvert et d'autre part de la variabilité de la répartition verticale de la pénétration du signal laser, montre ce que peut être la répartition des habitats phototrophiques pour les arbres du sous-bois.

2.3.2. Accroissement en diamètre des arbres des strates inférieures :

Nous disposons au site de Paracou d'un ensemble de relevés de peuplement (5 ha) avec mesure des accroissements en diamètre des tiges de 2 à 10 cm de D_{130} (12 104 tiges), sur 10 transects (250 x 20 m) dans des parcelles ayant subi des exploitations forestières et des traitements sylvicoles d'intensité croissante il y a une vingtaine d'années (voir Molino & Sabatier 2001). L'ensemble du dispositif est géoréférencé grâce au positionnement des parcelles et voies d'accès lors du levé topographique au sol mentionné plus haut. La période de mesure correspond à un relevé en 1995-98 et un autre en 2002, soit environ 4 à 7 ans. Pour chaque individu, nous calculons un accroissement moyen annuel (Δ Da) du D_{130} . Les informations sur les statistiques du levé laser et sur les arbres des transects sont regroupées dans un SIG qui permet d'établir, notamment, quel est l'environnement dans lequel se trouve chaque individu.



Figure 42. Rendu cartographique des variations de Hm. Eléments du dispositif d'étude (aires en ordre décroissant) : parcelles $(250 \times 250 \text{ m})$; transects $(250 \times 20 \text{ m})$; placeaux $(20 \times 20 \text{ m})$.



Figure 43. Rendu cartographique de l'analyse des variations spatiales de l'environnement forestier du site de Paracou ; composition colorée réalisée à partir des valeurs Me et Iq des USE chevauchantes de 100 m² ; maille 1 m. Eléments du dispositif d'étude (aires en ordre décroissant) : parcelles (250 \times 250 m) ; transects (250 \times 20 m) ; placeaux (20 \times 20 m).

Nous avons confronté les données de croissance en diamètre avec les paramètres de cet environnement vu par les données laser de l'USE centrée sur chaque individu.

Pour chacune des variables décrivant l'environnement créé par le couvert forestier, le nuage de points des Δ Da présente un optimum. A titre d'exemple nous présentons ici (Fig. 44A) les résultats pour la variable a_1 (score des USE sur l'axe 1 de l'ACP). Les accroissements annuels sont faibles et, quelle que soit la valeur de la variable, il y a toujours de nombreux individus qui ne

croissent pas. La frange supérieure du nuage de points peut être interprétée comme une estimation des valeurs maximales que peuvent atteindre les accroissements, c'est à dire le potentiel de croissance. En discrétisant la variable explicative (ici classes de 2 points sur l'axe a1, sauf 1^{ère} classe de -10 à -4, soit 6 classes) on peut étudier les variations de ce potentiel. Les premières classes (pôle négatif correspondent aux canopées les plus basses (C1, C2), les dernières (pôle positif de a_1) aux canopées les plus hautes (C4, C5, C6) ; en position intermédiaire C3 représente les canopées de hauteur moyenne. En sélectionnant pour chaque classe une fraction supérieure constante de la distribution (10% par exemple) on obtient une description de la variation de ce potentiel de croissance en fonction de la variable discrétisée (Fig. 44B). Celui-ci apparaît faible en C1 (trouées très récentes ; effet de sidération des arbres en place ?), optimal en C2 (canopées basses ; trouées plus anciennes ?), puis décroît régulièrement au fur et à mesure de l'aggradation du couvert forestier ; sauf pour quelques arbres en C3. Ces variations sont toujours significatives quel que soit le descripteur (ANOVA 0,01< P < 0,0001) sauf pour les variables liées à l'axe 2 de l'ACP (Iq et a_2).



Figure 44. Relation entre l'accroissement annuel moyen (ΔDa) des arbres de 2 à 10cm de D_{130} (N = 12 104) et la structure de la canopée forestière décrite par la variable synthétique a_1 (coordonnée de l'USE à laquelle appartient l'arbre sur l'axe 1 de l'ACP normée du tableau Mu des descripteurs statistiques des USE) et A) Valeurs de a_1 en abscisses ; ΔDa (mm) en ordonnées. **B**) Distribution des valeurs pour les 10% supérieurs de ΔDa par classes de 2 unités de la variable a_1 (première classe : -10 à -4).

2.3.3. Diversité du peuplement des strates inférieures :

A l'examen des rendus cartographiques (Fig. 43), des variations, plus ou moins rapides de l'environnement forestier apparaissent à courte distance. Une aire donnée peut être caractérisée par la moyenne et la dispersion des valeurs que prennent les descripteurs dans les USE qu'elle intercepte. Sur la base des unités élémentaires des relevés de l'inventaire botanique réalisé à Paracou (placeaux dans les transects) ou des demi-transects, nous réalisons des AFC du tableau Mu (USE en lignes, variables en colonne, voir ci-dessus) afin de classer les unités d'échantillonnage sur la base de leur structure 3D vue par le laser. L'AFC intra-classe du tableau Mu décompose l'inertie en la somme des inerties pour chaque unité d'échantillonnage (Cazes *et al.* 1988) qui est une mesure la diversité mésologique (Hill *et al.* 1997). D'autres méthodes de caractérisation de la diversité des habitats sont en cours d'évaluation.

La confrontation entre mesures de diversité des espèces chez les petits arbres $(2 \le D_{130} \le 10 \text{ cm})$ recensés dans les unités de relevé (on utilise l'indice de Hurlbert E(S₄₀) et les bas-fonds sont exclus ; Molino et Sabatier 2001) et pourcentages d'inertie relatifs à chaque unité de relevé dans l'AFCintra de Mu ne donne aucune relation significative (non représenté). L'ordination des placeaux sur les premiers axes de l'AFC ou de l'ACP ne classe pas leurs valeurs de diversité de manière significative non plus. Par contre, plusieurs corrélations significatives sont établies si l'on considère pour chaque unité de relevé la proportion des types de canopée définis ci-dessus en relation avec les accroissements (Fig. 45). La fréquence plus élevée des canopées basses (C2) fait augmenter la diversité (P < 0,02); aucune variation n'est observée lorsque la proportion de canopée moyenne (C3) change ; la diversité diminue lorsque la proportion de canopées hautes (C4 à C6) augmente (P < 0,05). Ces relations significatives sont comparables et légèrement plus marquées quand la taille de l'unité augmente. Ainsi, pour les demi-transects (2500 m²), les R² varient entre 0,1 et 0,16 (non représenté).



Figure 45. Relation entre proportion de trois grands types de canopée (voir classes de a_1) et diversité alpha $[E(S_{40})]$ dans les placeaux d'inventaire. De gauche à droite : i) canopées basses en proportion croissante (C1 + C2); ii) canopées moyennes (C3) ; iii) canopées hautes (C4 + C5 + C6).

2.4. Discussion et perspectives

Il ressort de notre analyse préliminaire que la description, à l'aide d'un dispositif LIDAR, de l'environnement créé par les masses végétales à la verticale des arbres de la strate inférieure, et dans un rayon proche (5,64 m), rend compte des variations du potentiel d'accroissement de ces arbres, et ce, malgré le décalage temporel entre les mesures d'accroissement et le levé laser (deux ans après la dernière mesure des accroissements ; 6-10 ans après le premier relevé). L'altimétrie laser nous permet donc d'approcher des propriétés physiques de l'environnement forestier auxquelles les plantes sont sensibles. La première de ces proprités est certainement la pénétration du flux lumineux vers les strates basses.

Nous chercherons à établir si la structure forestière ainsi décrite rend compte des variations de mortalité.

En revanche la diversité locale des arbres de petit diamètre ne semble pas être directement corrélée aux paramètres étudiés. Tout se passe comme si la diversité des habitats à un instant donné, et donc la diversité potentielle des niches écologiques, n'étaient pas déterminantes pour la diversité des espèces. Toutefois, en réalisant une typologie des canopées sur la base i) des variables qui rendent compte de la pénétration de l'impulsion laser dans la végétation et ii) de la

réponse des arbres du sous-bois en terme de potentiel de croissance, il apparaît une corrélation faible, mais significative, entre diversité locale et fréquence de certains types de canopée. Notamment, la diversité locale s'accroît lorsque la proportion de canopée basse augmente ; ce qui va dans le sens de la relation diversité – proportion d'espèces héliophiles que nous avons étudiée sur les petites tiges (Molino et Sabatier 2001), et qui semble globalement confirmée pour les grands arbres ($D_{130} \ge 10$ cm) de CMP (analyses en cours). De fait, nous avons pu vérifier à Paracou que les canopées basses et les héliophiles sont très significativement plus fréquentes dans les secteurs perturbés par les traitements sylvicoles.

On pourrait s'attendre à ce que la diversité des environnements rencontrés dans une surface échantillon, décrite par la dispersion des valeurs des différentes USE de cet échantillon, soit corrélée à la diversité des espèces qui en composent le peuplement. Il n'en est rien à ce stade de la description des variations de l'environnement créé par le couvert végétal. En cela, nos résultats sont conformes à ceux obtenus à Barro Colorado par Hubbell *et al.* (1999) avec une classification bimodale (« gap/non-gap ») de placeaux de 20 m x 20 m sur la seule base d'une mesure de hauteur de la canopée au point central.

Toutefois, il serait prématuré de conclure à l'inexistence d'un effet de niche sans avoir exploré les effets des variations temporelles de la structure forestière. De plus, la relation significative entre diversité et fréquence des types de canopée montre qu'il existe probablement un processus qui pourrait être relié à nos observations antérieures sur la relation diversitéfréquence des héliophiles. Les diversités ont tendance à être plus élevées (en réalité les valeurs basses plus rares) lorsque les canopées basses sont plus fréquentes dans l'échantillon et au contraire plus faibles lorsque les canopées hautes sont plus fréquentes. Ceci suggère que la hauteur de canopée soit associée à des conditions micro-environnementales déterminantes pour la diversité mais qu'elle en soit un écho lointain ; probablement est-elle un descripteur indirect et insuffisant de l'histoire de la sylvigenèse. Les canopées basses garderaient la mémoire des phases plus jeunes et, tout comme la proportion de pionnières et d'héliophiles, seraient un écho des phases d'installation des jeunes arbres. La persistance, dans le relevé de 2002 (environ 6 ans après le premier relevé botanique et 16 ans après la perturbation causée par l'exploitation et les traitements sylvicoles), de la relation diversité- fréquence des héliophiles (Molino et Sabatier 2001) à un niveau à peine estompé ($R^2 = 0.47$ au lieu de 0.54 pour le relevé de 1995-97; non détaillé ici), suggère que l'écho des perturbations s'atténuerait plus rapidement lorsqu'il s'agit de la structure physique de la végétation que lorsqu'il s'agit de la composition en espèces. En effet, de nombreux individus semblent survivre durablement sans croissance notable (Fig. 44). L'étude en cours de la relation mortalité-structure de la canopée devrait étayer ce point de vue.

3. Analyse et prédiction de la structure forestière à travers l'analyse semi-automatique de la texture de la canopée

(P. Couteron, V. Trichon, A. Lafitte-Olano, R. Pélissier, C. Proisy)

La structure forestière, c'est à dire l'agencement de la biomasse ligneuse dans l'espace tridimensionnel, est généralement approchée par des variables de peuplements, dont la mesure sur le terrain en forêt tropicale peut être simple, dans le cas du diamètre des arbres, ou plus délicate, en ce qui concerne la hauteur totale ou le diamètre des houppiers. Les variables de structure forestière sont généralement fonctions du climat, des conditions de substrat et des différents stades du cycle sylvigénétique, si bien que leur connaissance est une donnée de base pour analyser la dynamique forestière, les relations entre structure et composition floristique ou encore l'influence des facteurs abiotiques sur cette dernière. Cependant, les données de structure forestière ont longtemps reposé sur des inventaires de terrain, fortement demandeurs en temps de travail ; et, ce faisant, les caractérisations de la structure forestière sont souvent restées peu étendues dans l'espace et rarement répétées dans le temps.

La disponibilité croissante d'images numériques de canopée à très haute résolution spatiale (THR), soit des pixels « métriques » compris entre 0,5 et 4-5 m, semble offrir des perspectives nouvelles d'utilisation de la télédétection, satellitale ou aérienne, pour obtenir des caractérisations à grande échelle de la structure des biomes forestiers. Ceci appelle cependant la définition et la mise en œuvre de techniques, objectives et automatiques ou semi-automatiques, d'analyse de l'aspect des canopées forestières. En effet, la photo-interprétation visuelle n'a jamais démontré sa capacité à assurer des cartographies cohérentes et à grande échelle des variations de la canopée des forêts tropicales humides. De fait, alors que les photographies aériennes sont disponibles depuis plus de cinquante ans, leurs applications à la caractérisation des forêts amazoniennes sont restées très limitées (voir le récapitulatif de Polidori *et al.*, 2003), et généralement restreintes à la discrimination de types étendus et fortement contrastés entre eux (e.g., forêt décidue vs. sempervirentes). L'étude et la cartographie de gradations progressives et/ou d'imbrications des principaux types de canopée impose le recours à des techniques numériques d'analyse d'image, par le biais d'indices de texture susceptibles d'être corrélés aux variables de structure forestière les plus facilement accessibles sur le terrain.

Nous nous sommes donc intéressés aux perspectives offertes par l'application de certaines techniques d'analyse d'image à des données THR panchromatiques, d'origine satellitale (IKONOS) comme aérienne (photographies argentiques numérisées), d'une résolution spatiale (pixel) d'un mètre au sol. Plus précisément, nous avons adapté au cas des forêts tropicales humides (Couteron *et al.* 2005) une approche d'ordination/classification texturale, basée sur la décomposition spectrale de Fourier, qui avait déjà fait ses preuves dans le cas des végétations tropicales semi-arides (Couteron 2002 ; Barbier *et al.* 2006 ; Couteron *et al.* 2006). Cette approche ordonne les images de canopée en fonction d'indices de texture qui, ensuite, peuvent être mis en relation avec des variables de structure forestière mesurées au sol. Son potentiel a été évalué en fonction de deux grandes sources de variations de la structure forestière, les différences de substrat telles qu'observables sur le site de CMP, et les perturbations occasionnées par plusieurs modalités d'exploitation forestières, telles qu'expérimentées sur le dispositif de Paracou. Nous avons aussi brièvement explorée la possible complémentarité entre indices de texture, relativement « globaux » (à l'échelle d'une petite image de canopée) et des indices « locaux » décrivant les contrastes entre pixels adjacents.

3.1. Matériel et méthodes

3.1.1. Choix d'une approche texturale

De nombreuses méthodes, visant à l'analyse numérique d'images digitales ont été proposées. Haralick (1979) distingue deux grandes approches. La première, dénommée « *structurale* » exige la délimitation de régions homogènes à l'intérieur de l'image, comme préliminaire à tout traitement ultérieure. La seconde approche, analyse directement la variation spatiale de la fonction d'intensité («niveaux de gris ») des pixels, en particulier au travers de la fonction d'autocorrélation (ou de fonctions en en sont déduites). Cette seconde approche, bien que dénommée « *statistique* » par Haralick (1979) sera appelée « *texturale* »dans la suite de ce texte, par opposition à l'approche « structurale ».

Baser l'analyse d'image sur des entités élémentaires, dont on pourrait, par la suite, quantifier certaines caractéristiques est assez naturel. Ainsi, face à un couvert forestier, on pourrait être tenté de délimiter les couronnes des arbres ou les trouées qui ponctuent la canopée. Dans un deuxième temps, il deviendrait alors possible, entre autres, de caractériser la distribution de taille des couronnes ou la distribution spatiale des trouées. Une telle approche, quoique assez intuitive, pose des problèmes redoutables lorsqu'elle doit être appliquée à des documents de télédétection à haute résolution. La délimitation manuelle des couronnes ou des trouées est, vite prohibitive pour des domaines d'étude à l'échelle des enjeux forestiers et ne garantit en rien d'accéder à une mesure non biaisée de la taille des couronnes. La délimitation automatique de ces dernières, ne s'est avérée fiable, à grande échelle, que dans des situations très simples (plantations équiennes sur terrain plat, arbres de pré-bois isolés), au prix d'algorithmes nécessitant des temps de calcul très importants (Gougeon 1995).

Aussi, le recours à une approche « texturale », certes moins intuitive mais n'imposant pas la délimitation d'objets élémentaires, est une nécessité et s'est avérée plus fructueuse. L'analyse d'une image numérique est souvent réalisée en référence à un système de fonctions mathématiques (*templates*) au travers duquel une modélisation complète de l'image est recherchée (Burrus *et al.* 1998). Le système le plus ancien, bien que insuffisamment exploré pour l'étude de la végétation et des paysages, est celui des fonctions trigonométriques (sinus et cosinus) qui soustendent l'analyse « spectrale » par transformée de Fourier (Ripley 1981 ; Renshaw et Ford 1984). Celle-ci réalise une décomposition de la variance de l'image en référence à un spectre de fréquences spatiales, d'où la dénomination « d'analyse spectrale ». La méthode est implémentée de façon courante au travers de la *Fast Fourier Transform* (FFT) bidimensionnelle.

3.1.2. Schéma d'ordination/classification texturale

La chaîne de traitement est schématisée à la Fig.46 (issue de Couteron, 2006), sous une forme assez générique. En effet, l'approche par transformée de Fourier que nous présentons ici n'est qu'une possibilité parmi d'autres de mise en œuvre d'un concept plus général d'ordination/classification texturale. En préalable, les images à très haute résolution spatiale (THR) doivent généralement être découpées en « fenêtres » (« imagettes ») dont la taille, choisie *a priori,* fixe l'échelle de l'analyse8 (cf. ci-après). Le point central est la décomposition du signal sur une base de fonctions spatialement explicites (ici les fonctions harmoniques de Fourier) de façon à obtenir un « spectre » pour chaque fenêtre, puis d'appliquer une analyse multi-dimensionnelle (Lebart *et al.* 1995), de type ordination (e.g., ici l'Analyse en Composantes Principales, ACP, centrée réduite) ou classification (e.g. K-moyennes, etc.), à l'ensemble des spectres. L'idée de comparer un très grand nombre d'images en fonction de leurs structures spatiales « internes » est

⁸ Plus précisément l'échelle de la transformée texturale résultante

très rare dans la littérature (voir Ollier, 2004, pour une discussion approfondie). La formulation explicite de ce schéma d'analyse, bien que très simple, peut donc être vue comme relativement novatrice dans les domaines de la télédétection appliqué à l'étude de la végétation.



Figure 46 : Chaîne de traitement pour l'ordination / classification texturale

Pour la présente étude, l'information fournie par la FFT a été simplifiée au travers du calcul du périodogramme bidimensionnel, ce qui sous-entend d'ignorer l'information de phase, dont l'intérêt pour la classification texturale reste controversée (Tang et Stewart 2000). Une autre simplification consiste à extraire du périodogramme la seule information du « r-spectre » (Mugglestone et Renshaw 1996), encore appelé spectre « radial » (Couteron 2002), qui néglige l'effet des orientations dominantes (anisotropie), pas forcément prioritaires dans l'étude des canopées. Le r-spectre exprime la décomposition de la variance d'une image (ou d'une imagette) en fonction des seules fréquences spatiales et permet une comparaison systématique sur la base du grain (*coarseness*). Pour une explicitation du détail des différents stades du calcul du r-spectre, à partir des résultats de la FFT, voir (Mugglestone et Renshaw 1996 ; Couteron 2001 ; Couteron 2002). L'implémentation de la méthode a été réalisée sous Matlab® à l'aide de fonctions existantes (FFT2 notamment) et de fonctions spécifiquement programmées.

Les fréquences spatiales (*r*), peuvent être exprimées en « nombre d'ondes » (sans dimension, nombre de fois où une structure périodique particulière se reproduit en moyenne dans l'imagette d'analyse) où de façon équivalente en « cycles par km » (r'=1000*r/t, où t est le côté de l'imagette carrée) pour permettre des comparaisons de spectres estimés dans des imagettes de taille différente. La longueur d'onde (en m) est $\lambda = t/r$.

3.1.3. Analyses globale et locale

L'analyse de texture par les r-spectres de Fourier peut être qualifiée de « globale », puisque le spectre caractérise les relations de dépendance spatiale (autocorrélation) sur l'ensemble de l'imagette analysée. D'autres approches de caractérisation de la texture sont fondées sur des caractéristiques locales, exprimant sous différentes formes le contraste entre pixels voisins. Bien que calculées au niveau de chaque pixel, ces caractéristiques peuvent faire l'objet peuvent être cumulée pour exprimer une forme de signature texturale à l'échelle des imagettes. Cependant, cette signature ne prend en compte que les dépendances spatiales à courte distance, d'où la qualification de « locale ». Parmi ces approches locales de la texture peuvent être mentionnés la plupart des indices dérivés des matrices de co-occurrence d'Haralick (1979) ainsi que la méthode dite du « spectre de texture » (Wang et He 1990) qui a été appliquée dans le cadre de cette étude.

3.1.4. Données de télédétection et de terrain pour la validation:

Sur CMP nous disposons seulement d'une couverture photo-aériennes (contacts en noir et blanc), les essais d'acquisition dans le cadre de ce projet d'une image IKONOS ayant échoué du fait de la couverture nuageuse excessive. Les contacts au 1/25.000ème (numéros 379–383, 397–401 et 456–460) proviennent de la mission IGN 1992-GUF-91/250 (1992). Chaque image a été digitalisé en 256 niveaux de gris avec un scanner Nikon® Scantouch 210 flatbed (Nikon Corp., Tokyo, Japon), en utilisant une résolution de 600 points par pouce (*dpi*) de façon à obtenir des pixels de 1 m de côté. Pour chaque contact, seule la partie centrale, i.e. un bloc de 4 fois 4,8 km (1920 ha), a été utilisée pour l'analyse texturale, ce qui garantit que les déformations géométriques convexes induites par l'objectif ne peuvent avoir qu'un impact réduit sur les résultats (Avery & Berlin 1992).

Pour les prospections de terrain, les images digitales ont été assemblées, géo-référencées et superposées à la carte topographique (1/50.000ème) numérisée (feuilles Kourou S-O NB-22-VIII-1a et Haut Kourou NO NB-22-II-3c; IGN) using ArcGIS (ArcGIS[™] Version 8.3; ESRI Inc., Redlands, CA).

Données utilisées à Paracou :

- o Photos IGN N&B du site complet au 1 : 25 000 (09/2001).
- o BD ortho IGN couleur, résolution 0,5 cm (09/2001), ramenée à 1m pour les besoins de la comparaison avec l'image IKONOS.
- Image IKONOS du site presque complet (quelques nuages) (10/2003), résolution spatiale 1m en panchromatique.

Sur toutes les images panchromatiques utilisées, les couronnes ensoleillées des arbres émergents apparaissent blanches ou gris-clair alors que les trouées à l'intérieur de la canopée ressortent gris-sombre ou noir. Une relation monotone entre l'échelle des niveaux de gris et la hauteur de la canopée peut donc être raisonnablement postulée pour tous les pixels qui ne sont pas concernés par des effets d'ombrage dus au relief. C'est cette relation qui donne un sens thématique à l'analyse de texture, et il convient qu'elle ne soit pas trop perturbée par les effets du relief pour que ce sens soit conservé. Lorsque le relief est marqué, comme c'est le cas à CMP, ceci impose en pratique de limiter la taille de l'imagette d'analyse (cf. ci-après). Quelle que soit la nature des images utilisées (photographies ou IKONOS), toutes les analyses ont été réalisées sur le signal brut, sans pré-traitement. L'intégration d'images caractérisées par des caractéristiques techniques différentes dans une ordination texturale unique demande cependant une forme d'harmonisation préalable.

3.1.5. Mesures des paramètres forestiers sur le terrain

A CMP (voir aussi Couteron *et al.* 2006, pour plus détails sur les travaux de terrain), la mesure des paramètres forestiers a déterminé un plan d'échantillonnage spécifique sous la forme de 12 parcelles de 1 ha chacune (2 parcelles sont communes avec l'inventaire botanique). Les parcelles ont été localisées et délimitées aussi précisément que possible sur les images et l'imagette correspondante à chacune d'entre elle a été extraite et analysée. Tous les arbres ayant un D₁₃₀ (ou un diamètre au-dessus des contreforts) ≥ 10 cm ont été recensés (calcul de la densité, D) et mesurés, ce qui a permis d'établir la distribution d'abondance des arbres dans des classes de D₁₃₀ (distributions diamétriques9), le calcul de la surface terrière (*G*), du diamètre de l'arbre de surface terrière moyenne (*Dg*), ainsi qu'un indice de synthétique de distribution diamètrique (*CA1*, ce dernier est la coordonnée sur le premier axe factoriel de l'AFC du tableau parcelles x classes de D₁₃₀, voir Couteron *et al.* 2005). Chaque parcelle a fait l'objet de la mesure des hauteurs (au télémètre, Birnbaum 2001) de 49 arbres « de canopée » (indice de Dawkins (1958) atteignant 4 ou 5 ; Couteron *et al.* 2005). La moyenne (*Hm*) et l'écart-type de ces mesures (*R*) ont été analysés comme décrivant la hauteur moyenne et la variabilité de la canopée dans les différences parcelles. Le récapitulatif par parcelle des mesures effectuées sur le site CMP est donné Tableau 14.

Table 1. Stand structure parameters measured for 12 1-ha ground-truth plots in the study area of the DIME project near the Petit-Saut reservoir dam, French Guiana. *Dg*, the diameter of the tree of mean basal area; *R*, standard deviation of *Hm*; *CA1*, plot scores along axis 1 of the correspondence analysis carried out on diameter distributions (see text)

Plots	Density D (trees ha ⁻¹)	Basal area $G(m^2 ha^{-1})$	Mean tree Dg diameter (cm)	Mean canopy <i>Hm</i> tree height (m)	Canopy R roughness	Diametric CA1 structure
1	455	37.45	32.3	30.4	8.28	0.236
2	458	28.41	28.1	27.5	7.45	0.020
3	481	38.57	31.9	26.0	7.37	0.134
4	746	37.08	25.2	26.8	6.36	-0.098
5	802	39.44	25.0	26.3	5.02	-0.102
6	548	39.26	30.2	28.1	6.48	0.156
7	989	32.96	20.6	21.1	5.28	-0.584
8	461	42.38	34.2	29.9	8.44	0.337
9	461	36.55	31.8	27.5	9.25	0.184
10	547	37.16	33.2	29.0	5.57	0.058
11	476	35.14	30.6	29.5	6.66	0.168
12	861	33.03	22.1	24.4	4.56	-0.508

Tableau 14. Mesure effectuées sur les 12 parcelles de 1 h& du site CMP (reproduit de Couteron et al. 2005)

A Paracou, les paramètres forestiers ont été obtenus à partir de la base de données regroupant les inventaires successifs du dispositif. Cette base couvre l'ensemble des parcelles du dispositif qui ont toutes été utilisées pour cette étude. Seules les distributions diamétriques ont pu être calculées (en six classes) et synthétisées par les variables Dg et CA1.

⁹ Classes de 10 cm d'amplitude (10-20 cm, 20-30, ...). Les arbres de $D_{130} > 90$ cm étant regroupés dans une dernière et unique classe.

3.2. Résultats

3.2.1. Interprétation des ordinations texturales

L'analyse effectuée à CMP sur des imagettes carrées de 1 ha donne une bonne illustration (Fig. 47) du principe d'ordination texturale et de l'interprétation des résultats. Une première ACP sur le tableau des r-spectres (3.800 imagettes de 1 ha) a d'abord permis d'identifier automatiquement et d'exclure 7,5% des imagettes qui étaient trop marquées par des macrostructures (routes, talwegs marqués, etc.). La deuxième ACP (3545 imagettes, Fig. 47) donne un premier plan factoriel qui décrit une transition progressive allant de spectres dominés par le premier nombre d'onde (donc correspondant à des structures de longueur d'onde > 50 m, partie positive de l'axe 2), à des spectres caractérisés successivement par des nombres d'onde (r) relativement faibles de 2-3 ($\lambda = 30-50$ m, partie négative de l'axe 1), moyens (r = 4-8, $\lambda = 12-25$ m, partie négative de l'axe 2), et les grands nombres d'onde (r > 8, $\lambda < 12$ m, partie positive de l'axe 1). Conformément à cela, les imagettes présentant un grain de canopée particulièrement grossier (Fig. 47b) se positionnent à l'extrémité négative de l'axe alors que les imagettes à grain fin se situent à l'extrémité positive (Fig. 47f). Les imagettes avec une texture intermédiaire s'observent autour de l'origine des axes, même si les meilleures illustrations de ces types de texture (Fig. 47c,d) sont situées autour de l'extrémité négative de l'axe 2. Toutes les imagettes présentant de fortes coordonnées positives le long de l'axe 2 sont caractérisées par une macrohétérogénéité résultante de contrastes d'illumination liés au relief (cf. Fig. 47a-g). La plupart de ces imagettes intègrent une structure de relief prononcée (crête ou vallée profonde), alors que certaines ont une canopée à grain grossier (e.g. Fig. 47a) et d'autres à grain fin (Fig. 47g). Dans ce deuxième cas, caractéristique des forêts sur schistes pélitiques à pentes fortes (saprolite superficielle), le r-spectre est marqué par l'importance conjointe des petits (1-2) et grands nombres d'onde (> 8).

Dans l'ensemble, l'ordination texturale réalise un classement automatique d'un grand nombre de d'imagettes, conforme à l'impression visuelle, mais avec une fiabilité et une objectivité bien supérieure. Qui plus est, l'ordination peut être multidimensionnelle (ici bidimensionnelle), avec un certain découplage entre texture de canopée (axe 1) et effets induits par le relief (axe 2). Il faut aussi noter que les propriétés texturales de la canopée résultent pour une large part de la granulométrie et de la distribution spatiale de trouées et d'agrégats de couronnes, plutôt que de la distribution de taille des couronnes individuelles. Ceci est particulièrement net en ce qui concerne les types texturaux à grain grossier (Fig. 47b), et illustre la difficulté qu'il y aurait à fonder une analyse sur l'identification de couronnes individuelles.

3.2.2. Influence de la taille de l'imagette sur les résultats de l'ordination

Cet aspect a été plus particulièrement étudié sur le site de Paracou, pour profiter de la quasi-absence de contrainte liée au relief, et de la disponibilité de données de terrain sur l'ensemble du dispositif. L'extrait de l'image IKONOS couvrant l'ensemble du site (et non pas le seul dispositif, cf. fig. 48), a été successivement découpée en imagettes carrées de 50, 75, 100, 150 et 200 m de côté. Le calcul des r-spectres et l'ACP du tableau résultant ont été effectués indépendamment pour chaque taille d'imagette. Compte tenu de la taille fixe du site d'étude, l'augmentation de la taille de l'imagette diminue inexorablement le nombre de ces dernières.



Results of the multidimensional comparison of spectral profiles for 3545 forest canopy windows of 1 ha in the study area of the DIME project near the Petit-Saut reservoir dam, French Guiana. The five textural classes (T1–T5) identified by *k*-means clustering (see text) are plotted against the two main axes yielded by the PCA of the spectra table. The envelopes of classes delineate twice the standard deviation of PCA scores of the constituting windows. Windows (a) to (g) have been automatically selected as the most illustrative (largest distance from axes origin) with regards to successive angular directions in the PCA plane and, thus, to the relative importance of the corresponding ranges of wavenumbers. Top-left inset, distribution of relative eigenvalues. Top-right inset, correlations of wavenumbers (some of the wavenumbers above 10 are omitted for legibility) with PCA axes 1 and 2; each radial direction in the PCA plane corresponds to the relative importance in the spectrum of particular ranges of wavenumbers.

Figure 47. (reproduite de Couteron et al. 2005)



Figure 48. Parcelles du dispositif de Paracou, avec mention des traitements et positionnement sur l'image IKONOS

L'importance relative du premier axe de l'ACP décroît régulièrement avec la taille de l'imagette (33% pour 50 m, 21% pour 100 m, 16% pour 200 m), alors que la part de l'axe 2 reste stable à 6-7%. La signification de l'axe 1 reste par contre très cohérente quelle que soit la taille de l'imagette, tout au moins jusqu'à 150 m de côté. Les fréquences spatiales ont des corrélations avec cet axe qui restent stables (Fig. 49) et, dans son ensemble, l'interprétation peut rester la même quelle que soit la taille de l'imagette, à savoir un gradient de fréquences spatiales allant de 10-20 cycles/km (textures grossières, corrélations négatives) jusqu'à 200-400 cycles/km (corrélations positives, le changement de signe s'opérant aux alentours de 60 à 80 cycles/km).



Figure 49. Corrélations des fréquences spatiales avec le 1^{er} axe fourni par l'ACP du tableau des spectres.



(a) : 51x 51m : 1964 imagettes 1^{er} axe : 33% ; 2^{ème} axe : 7%



(b) : 75 x 75m : 885 imagettes 1^{er} axe : 26% ; 2^{ème} axe : 6%



(c) : 99 x 99m : 459 imagettes 1^{er} axe : 21% ; 2^{eme} axe : 6%



(d)149 x149m : 206 imagettes 1^{er} axe : 17% ; 2^{ème} axe : 6%

Figure 50. Extraits de deux imagettes extrêmes sur l'axe 1 de l'ACP des spectres de Fourier, encadrant une imagette centrale (proche de 0 sur les axes 1 et 2) pour une taille d'imagettes de 199 \times 199 m.

Les corrélations avec l'axe 2 (non présentées) sont plus variables et la logique d'interprétation n'est à peu près stable que pour des tailles d'imagette entre 50 et 100 m, soit la discrimination (partie positive) d'une classe de texture centrée autour de 100 cycles/km. Lorsqu'une imagette de 200 m est utilisée, les résultats paraissent particulièrement instables et peu interprétables sur cet axe.

Pour obtenir une représentation plus visuelle de ces résultats, nous avons extrait trois imagettes pour chaque taille considérée: les deux imagettes les plus extrêmes sur l'axe 1 (parties négatives et positives) et celle située le plus près de l'origine (Fig. 50).

Le gradient de texture n'apparaît clairement à l'œil que pour des tailles comprises entre 75 à 150 m. Il faut cependant noter que les images IKONOS sont beaucoup moins parlantes à l'œil que les photographies aériennes du fait de prises de vue avec un angle zénithal plus fort et d'effets d'ombrage plus limités. Ceci n'empêche pas l'ordination texturale d'en faire un classement cohérent et peu dépendant de la taille de l'imagette d'analyse.

3.2.3. Corrélations avec les variables de structure forestière

Les coordonnées des imagettes sur le premier axe de l'ACP sont prises comme indice de texture décrivant le gradient de granulosité de la canopée. La pertinence de cet indice pour la prédiction des variables forestières a été testée par régression linéaire simple. Sur le site de CMP, l'indice de texture s'est révélé être un bon prédicteur de la densité (*N*) d'arbres par parcelle ($D_{130} > 10 \text{ cm}$; $R^2 = 0,80$, P < 0,0001), ainsi que pour le diamètre de l'arbre de surface terrière moyenne ($R^2 = 0,71$, P < 0,001) et relativement bon pour l'indice synthétique de distribution diamétrique (*CA1*, $R^2 = 0,64$, P < 0,01). Les relations avec la hauteur moyenne de la canopée (*Hm*) et avec sa variabilité (*R*, rugosité) sont encore significatives (P < 0,01), quoique plus faibles, avec, respectivement $R^2 = 0,57$, et $R^2 = 0,55$. A noter qu'aucune relation avec la surface terrière n'est apparue ($R^2 = 0,007$), ce qui n'est ni étonnant, ni gênant puisque la surface terrière ne donne qu'une information équivoque sur la structure : on peut trouver les mêmes valeurs pour un peuplement avec un nombre limité de gros arbres, ou avec une forte densité de petits arbres.

Le site de Paracou offrait la possibilité d'étudier l'évolution de la corrélation entre l'indice de texture et deux variables forestières (N et CA1), en fonction de la taille de l'imagette. Cette première analyse est faite en référence à l'ensemble des parcelles du dispositif, ce qui impose d'utiliser les photographies de la couverture IGN et non l'image IKONOS, pour laquelle une partie du dispositif est masqué par des nuages. Qualitativement, les résultats de la régression linéaire par rapport à l'indice de texture sont les mêmes pour les deux variables considérées (Fig. 51). La régression est toujours très significative, le coefficient de détermination est faible pour la plus petite taille (50 m) puis dépasse toujours 0,65 (avec des valeurs maximales pouvant aller jusqu'à 0,8) quelle que soit la taille d'imagette entre 75 et 200 m. Comme le nombre d'imagettes disponible chute très vite avec la taille, le rapport de Fisher (F), qui prend en compte celui-ci (degrés de liberté) est plus informatif quand à la force de la relation, et montre une forme d'optimum pour des tailles de d'imagette entre 75 et 100 m.



Taille (m)

Taille (m)

Figure 51. Relation entre l'indice de texture de la canopée et les paramètres de structure forestière. Evolution du coefficient de détermination (\mathbb{R}^2) et du rapport de Fisher (F) en fonction de la taille de l'imagette d'analyse pour la densité d'arbres ($D_{130} > 10$ cm, en pointillés) et l'indice de distribution diamétrique (CA1, voir texte, trait plein). Site de Paracou, analyse de texture sur l'ensemble des parcelles du dispositif à partir de la couverture IGN.

Dans leurs grandes lignes, ces résultats ne changent pas lorsque l'analyse est menée à partir de l'image IKONOS, sur la partie du dispositif non couverte par les nuages, ou lorsqu'elle est menée sur photos aériennes pour la surface homologue. Les valeurs obtenues sont légèrement plus faibles (R^2 entre 0,6 et 0,75) et moins significatives du fait d'un nombre plus limité d'imagettes.

3.2.4. Texture de canopée et détection des perturbations expérimentales

Une partie importante des variations de la structure forestière observées sur le dispositif de Paracou proviennent des interventions expérimentales (traitements) réalisées sous la forme de suppression d'une part plus ou moins grande des individus. Quinze ans après ces interventions, des différences significatives (Tab. 15) concernant la densité d'arbres (N) et l'indice de distribution diamétrique (CA1) ne s'observent plus qu'entre les parcelles témoins et éclaircies sélectivement (T0 et T1, « traitement faible, FA »), d'une part, et les parcelles ayant subi éclaircie sélective plus empoisonnements (T2 et T3, « traitement fort, FO »), d'autre part. Ces dernières se caractérisent par une densité plus forte et un diamètre moyen plus faible.

	Densité (N)	Structure diamétrique (CA1)
TO vs. T1	0,2713	0,2693
T2 vs. T3	0,7294	0,0379
T0+T1 (FA) vs. T2+T3 (FO)	0,0021	8,873 10-7

Tableau 15. Probabilités associées au test T de Student (comparaisons de moyennes) sur les différences de structure forestière entre traitements.

Une classification supervisée des imagettes extraite de l'image IKONOS été réalisée par rapport aux deux classes FA et FO sur la base de l'information des r-spectres de Fourier, de façon à mesurer la détectabilité des deux classes de structures forestières identifiables sur le terrain. La zone d'entraînement est constituée de 4 parcelles T0,1 et de 2 parcelles T2,3, les 4 parcelles T0,1 et les 2 parcelles T2,3 restantes servant de validation. Les indices d'évaluation des classifications sont la « précision totale » (proportion des pixels correctement classés) et le coefficient « Kappa ».

Trois tailles d'imagettes (75, 100 et 125 m) ont été comparées et les meilleures résultats (soit une précision de 77% et un kappa de 0,54) ont été trouvés pour la valeur intermédiaire (100 m). C'est cette taille qui sera utilisée pour les cartographies présentées au point suivant concernant Paracou.

3.2.5. Typologie et cartographie automatique

Sur le site de CMP, cinq classes de texture des imagettes de canopée ont été obtenues en appliquant directement un algorithme de classification automatique (K-moyennes, distance euclidienne, Lebart *et al.* 1995) aux r-spectres après réduction par l'écart-type de chaque fréquence spatiale (donc de façon indépendante, mais très cohérente avec l'ACP). Les enveloppes de ces classes sont représentées sur la fig. 47 Les classes C2, C3 et C4 s'échelonnent le long de l'axe 1,

alors que la classe C1 est marquée par les effets du relief et que la classe C5 intègre toutes les canopées à grain très fin, quel que soit l'effet du relief. L'application des modèles de régression linéaires donnent des prédictions raisonnables des valeurs moyennes des paramètres de structure forestières pour ces classes, avec des erreurs standard modérées (voir Tab.2 dans Couteron *et al.* 2005).

La cartographie automatique de ces classes (par imagettes de 1 ha) est illustrée à la fig. 52. Celle-ci révèle la partition de la zone cartographié selon le substrat géologique, puisque les classes de canopée grossières (C2-3, carrés rouges et verts) sont principalement observées sur les roches volcano-sédimentaires de la Montagne Plomb, alors que les classes à texture fine (C4-5, carrés jaunes et bleus-clairs) sont principalement observés sur les formations pélitiques dans la partie nord de l'image traitée. C'et aussi dans cette partie qu'apparaissent la plupart des imagettes affectées à la classe C1 du fait d'éléments marqués du relief (crête, talweg profond). Ceux-ci sont relativement bien détectés par l'analyse, et s'avèrent donc rares sur substrat volcano-sédimentaire.



(a) Central part of contact image number 399 (coverage 1992-GUF-91/250; IGN, France) in the study area of the DIME project, near the Petit-Saut reservoir dam, French Guiana. (b) The same area with coloured squares corresponding to 1-ha forest canopy windows coded in five classes of canopy texture (see Fig. 1, Table 2 and text): dark-blue, T1 (coarse-grained texture for windows marked by relief-induced illumination discrepancy); red, T2 (coarse-grained canopy texture); green, T3 (coarse- to intermediate-grained canopy texture); yellow, T4 (intermediate- to fine-grained canopy texture).



Sur le site de Paracou, la cartographie automatique a été mise en œuvre sous la forme d'une classification supervisée en trois classes de l'indice de texture de canopée (1^{er} axe de l'ACP), sur la base d'imagettes de 1 ha. Les résultats pour les deux types de données (IGN et IKONOS) sont présentés à la fig. 53, avec mention des parcelles expérimentales et des traitements appliqués.



Figure 53. Résultats d'une classification supervisée en 3 classes de l'indice de texture pour les 2 types de données THR disponibles sur le site de Paracou.

Les résultats de la classification automatique ont été comparés (Fig. 54) avec une photointerprétation traditionnelle, effectuée par stéréoscopie du couple IGN 2001 et réalisée de façon indépendante par trois photo-interprètes n'ayant accès ni à la localisation des parcelles expérimentales, ni aux résultats de la classification automatique. D'abord effectuée en 5 classes, ces interprétations ont été simplifiées en 3 classes.



Figure 54. Comparaison de la classification supervisée IGN (à gauche) et de la photointerprétation traditionnelle du même support (à droite).

Dans ses grandes lignes, le résultat produit une partition du site d'étude assez similaire à celui de l'analyse de texture, en isolant une zone de texture grossière dans le coin inférieure gauche (parcelle P16). Les parcelles ayant subi les traitements à forte intensité (T2 + T3) sont plutôt caractérisées par des textures fines. Il faut toutefois noter que le résultat de la classification automatique donne un niveau de détail plus important dans le rendu cartographique. (La résolution de la carte texturale de sortie pourrait d'ailleurs être augmentée en travaillant avec des imagettes mobiles (se superposant), plutôt qu'avec des imagettes réalisant une partition complète

de l'image initiale ; voir Delenne *et al.*, en révision). Ceci peut expliquer, en partie, le fait que des imagettes dispersées dans le haut de l'image aient été identifiées comme étant à texture fine par la classification automatique mais pas par l'interprétation visuelle.

3.2.6. Analyses globales et locales

Jusque-là nous n'avons considéré que l'approche « globale » (à l'échelle d'une imagette) basée sur les r-spectres de Fourier. Le potentiel et l'éventuel complémentarité d'une analyse plus locale (basée sur les contrastes entre pixels adjacents), le spectre de texture de Weng et He (1990), est brièvement considérée ci-après. La méthode a été spécifiquement implémentée dans GRASS pour les besoins de cette étude.

Selon cette méthode, qui est hautement intensive en termes de calculs, il n'y a pas recours à un découpage en imagettes. Chaque pixel de l'image est caractérisé en fonction de la configuration des niveaux de gris de ses voisins par un vecteur (« spectre ») de 3^8 valeurs. A l'instar des r-spectres de Fourier, les spectres de texture peuvent servir de base à des classifications (supervisées ou non) basées sur la distance euclidienne entre spectres (Lafitte-Olano *et al.* 2005).

La méthode a donc été appliquée sur les mêmes bases qu'au 3.2.4, en vue de réaliser une classification texturale supervisée qui utilisent les parcelles de Paracou pour l'entraînement et la validation. Les statistiques calculées sur les parcelles de validation (pour le meilleur paramétrage de la méthode) sont de 64% pour la précision et 0,3 pour le coefficient Kappa, soit sensiblement moins bien que pour l'approche par les r-spectres de Fourier (77% et 0,54 respectivement) mais un peu mieux qu'avec une méthode locale plus classique (GCLM d'Haralick, résultats non présentés).

La cartographie des deux types texturaux (Fig. 55b) donne néanmoins une vision intéressante des variations de canopée sur le site d'étude. Les résultats sont relativement cohérents avec la carte produite à partir des r-spectres, en particulier en ce qui concerne l'identification des canopées à texture fine, telles que définies à partir des parcelles ayant subi un traitement fort. Celles-ci sont au demeurant correctement identifiées par les deux méthodes. Le résultat des spectres de texture, du fait de la plus forte résolution spatiale (qui n'est pas inhérente à la méthode, cf. légende), illustre ici la logique de l'apparition du type à texture fine en dehors des parcelles traitées. Ce dernier est très lié aux talwegs qui vraisemblablement hébergent des types de forêt à canopée plus fine. Des données de terrain hors dispositif manquent néanmoins pour valider cette interprétation.



Figure 55. Résultats des classifications supervisées de l'image IKONOS sur le site de Paracou avec la méthode des r-spectres de Fourier (a) et du Spectre de texture (b). Les parcelles du dispositif sont représentées selon leur groupe de traitements sylvicoles (T0 + T1 ou T2 + T3). La zone nuageuse et la piste sont en blanc. A noter que l'on pourrait avoir une plus grande résolution spatiale en sortie de la méthode de Fourier en prenant une fenêtre (imagette) mobile.

Une première approche quantitative de la complémentarité entre les deux méthodes d'analyse et de cartographie texturale a été recherchée en effectuant la classification sur la « fusion » (concaténation) des deux indices (voir Clausi & Deng 2003) pour une présentation approfondie du concept de fusion, sur la base d'autres indices de texture).

Nous n'entrerons pas dans les détails de ce travail, encore très exploratoire, en nous bordant de souligner un résultat plutôt prometteur pour l'avenir : pour le paramètre de pondération optimal entre les deux indices, la précision de la classification sur fusion grimpe à 88% et le coefficient Kappa atteint 0,63, contre 77% et 0,54 avec les r-spectres seuls.

La complémentarité entre l'approche « globale » dérivée de la transformée de Fourier et des approches "locales" de la texture semble réelle et devrait dans le futur permettre une amélioration notable des performances des analyses de texture de canopée pour la prédiction et la cartographie des variations spatiales de structure forestière.
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aidar M. P. M., 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant, Cell and Environment* 26: 389-399.
- Anderson M. J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson M. J. & Ter Braak C. J. F., 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 73: 85-113.
- Arim M., Barbosa O., Molino J.-F. & Sabatier D., 2002. Humped pattern of diversity: fact or artifact ? *Science* 297: 1763-1764.
- Avery T. E. & Berlin G. L., 1992. Fundamentals of Remote Sensing and Airphoto Interpretation. Prentice Hall Upper Saddle River, NJ.
- Baltsavias E. P., 1999. Airborne laser scanning: Existing systems and firms and other resources. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing 54: 164–198.
- Barbier N., Couteron P., Deblauwe V., Lejoly J. & Lejeune O., 2006. Self-organized vegetation patterning as a fingerprint of climate and human impact on semiarid ecosystems. *Journal of Ecology* 94: 537-547.
- Baraloto C., 2001. Tradeoffs between neotropical tree seedling traits and performance in constraining environments. Ph. D. Thesis, University of Michigan.
- Barthélémy D., Edelin C., Hallé F., 1991. Canopy architecture. In: A.S. Raghavendra (Ed.), *Physiology of trees*, John Wiley and Sons Inc., pp. 1-20.
- Birnbaum P., 1997. *Modalités d'occupation de l'espace par les arbres en forêt guyanaise*. Thèse de Doctorat, Univ. Pierre et Marie Curie (Paris VI). 221 p.
- Birnbaum P., 2001. Canopy surface topography in a French Guiana forest and the folded forest theory. *Plant Ecology* 153(1–2): 293–300.
- Bonal D., Born C., Bréchet C., Coste S., Marcon E., Roggy J.-C. & Guehl. J.-M., 2007a. The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits. *Annals of Forest Science*, sous presse.
- Bonal D., Bosc A., Couteron P., Franc A., Marcon E., Molino J.-F., Sabatier D., Guehl J.-M., 2007b. Spatial distribution of tree and canopy 13C in tropical rainforests under contrasted perturbation. Soumis à *Ecology Letters*
- Bonal D., Sabatier D., Montpied P., Tremeaux D. & Guehl. J.-M., 2000. Interspecific variability of δ^{13} C among canopy trees in rainforests of French Guiana: Functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124: 454-468
- Boulet R., 1990. Organisation des couvertures pédologiques des bassins versants ECEREX. Hypothèses sur leur dynamique. In: J.M. Sarrailh (Ed.), *Mise en valeur de l'écosystème forestier* guyanais. Opération ECEREX. INRA, CTFT, Paris, Nogent-sur-Marne, pp. 15-45.
- Boulet R., Brugiere J.-M. & Humbel F.-X., 1978. Relations entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale : Conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Science du Sol* 1: 3-18.
- Burrus C. S., Gopinath R. A. & Guo H., 1998. Introduction to wavelets and wavelet transforms. A primer. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Cazes P., Chessel D. & Dolédec S., 1988. L'analyse des correspondances internes d'un tableau partitionné : son usage en hydrobiologie. Revue de Statistique Appliquée 36: 39-54.

- Chatelin Y. & Martin D., 1972. Recherche d'une terminologie typologique applicable aux sols ferrallitiques. *Cahiers ORSTOM, série Pédologie* 10(1): 25-43.
- Chauvel A., Lucas Y. & Boulet R., 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43: 234-241.
- Chave J., 2004. Neutral theory and community ecology. Ecology Letters 7: 241-253.
- Chave J. and Leigh E. G. J., 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* 62: 153-158.
- Chessel D., 1992. Echanges interdisciplinaires en analyse des données écologiques. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université Claude Bernard, Lyon.
- 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 M. L., Clark D. B. & Roberts D. A., 2004. Small-footprint lidar estimation of sub-canopy elevation and tree height in a tropical rain forest landscape. *Remote Sensing of Environment* 91: 68–89.
- 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.
- Clausi, D. A. & Deng H., 2003. Design-based texture feature fusion using Gabor filters and cooccurrence probabilities. *IEEE transactions on image processing* 14: 925-936.
- 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. & Foster R. B., 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a Neotropical forest. *The American Naturalist* 140: 261-286.
- Condit R., Pitman N. C. A., Leigh E. G. J., Chave J., Terborgh J., Foster R. B., Núñez P. V., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller-Landau H., Losos E. & Hubbell S. P., 2002. Betadiversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Couteron P., 2002. Quantifying change in patterned semi-arid vegetation by Fourier analysis of digitized photographs. *International Journal of Remote Sensing* 23(17): 3407–3425.
- Couteron P., 2006. Statistiques spatiales appliquées à l'étude de la végétation : un lien entre structures et processus dynamiques. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches. Université Montpellier 2. 69 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. & Ollier S., 2005. A generalized, variogram-based framework for multiscale ordination. *Ecology* 86: 828-834.
- Couteron P. & Pélissier R., 2004. Additive partitionning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos* 107: 215-221.
- Couteron P., Pélissier R., Mapaga D., Molino J.-F. & Tellier L., 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 172: 89-108.
- Couteron P., Pélissier R., Nicolini E.A. & Paget D., 2005. Predicting tropical stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *Journal of Applied Ecology* 42(6): 1121-1129.
- Cressie N. A. C., 1993. Statistics for spatial data. John Wiley & Sons, Inc., New York.

- Crist T. O., Veech J. A., Gering J. C. & Summerville K. S., 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchiccal analysis of alpha-, beta-, and gammadiversity. *The American Naturalist* 162: 734-743.
- Dalling J. W., Muller-Landau H., Wright H. C. & Hubbell S. P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714-727.
- Dawkins H.C., 1958. The management of natural tropical high-forests with special reference to Uganda. *Imperial Forestry Institute Paper* 34: 1–155.
- Domenach A.-M., Roggy J.-C., Molino J.-F., Marechal J, Sabatier D., Prévost M.-F. 2004. Diversity of the Leguminous tree-Rhizobium associations in French Guiana and role of N₂- fixation in rainforest stability. In: S. Gourlet-Fleury, J.-M. Guehl & O. Laroussinie (Eds.), *Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Amsterdam, pp. 110-133.
- Drenou C., 1994. Approche architecturale de la sénescence des arbres: le cas des Angiospermes tempérées et tropicales. Thèse de doctorat, Université Montpellier 2.
- Egal E., Milési J.-P., Ledru P., Cautru J.-P., Freyssinet P., Thiéblemont D. & Vernhet Y., 1994. Ressources minérales et évolution lithostructurale de la Guyane. Carte thématique minière à 1/100 000. Feuille Cayenne. Rapport R 38 019, BRGM, Orléans.
- Escoufier Y., 1987. The duality diagram: a means for better practical applications. In: P. Legendre & L. Legendre, *Development in numerical ecology*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 139-156.
- 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.
- Flood M. & Gutelis B., 1997. Commercial implications of topographic terra in mapping using scanning airborne laser radar. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 63: 327–366.
- 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 Pédol*ogie 22(4): 361-395.
- Gaston K. J. & Chown S. L., 2005. Neutrality and niche. Functional Ecology 19: 1-6.
- Gauch H. G. Jr., 1973. The relationship between sample similarity and ecological distance. *Ecology* 54: 618-622.
- 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.
- Gimaret-Carpentier C., Chessel D. & Pascal J.-P. 1998b. Non-symetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* 138: 97-112.
- Gimaret-Carpentier C., Pélissier R., Pascal J.-P. & Houllier F. 1998a. Sampling strategies for the assessement of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science* 9: 161-172.
- Girard J.-P., Freyssinet P. & Morillon A.-C., 2002. Oxygen isotope study of Cayenne duricrust paleosurfaces: implications for past climate and laterization processes over French Guiana. *Chemical Geology* 191(4): 329-343.
- Gougeon F. A., 1995. A crown-following approach to the automatic delineation of individual tree crowns in high spatial resolution aerial images. *Canadian Journal of Remote Sensing* 21: 274–284.

- Gourlet-Fleury S., Ferry B., Molino J.-F., Petronelli P. & Schmitt L., 2004. Experimental plots: key features. In: S. Gourlet-Fleury, J.-M. Guehl & O. Laroussinie (Eds.). *Ecology and* management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, Amsterdam. pp. 3-52.
- 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., Bonal D., Ferhi A., Barigah T.S., Farquhar G. D. & Granier A., 2004. Community-level diversity of carbon-water relations in rainforest trees. In: S. Gourlet-Fleury, J.-M. Guehl & O. Laroussinie (Eds.). *Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Amsterdam. pp. 65-84
- 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.
- Harding D. J., Blair J. B., Garvin J. B. & Lawrence W.T., 1994. Laser altimetry waveform measurement of vegetation canopy structure. *Proceedings of the International Remote Sensing Symposium 1994.* California Institute of Technology, Pasadena (CA). pp. 1251–1253
- Hill L., Statzner B., Olivier J. M. & Chessel D., 1997. Inertie intra-classes et mesures de diversité. ADE-4 / Fiche thématique 3.8, 20 p.
- Hofton M.A., Rocchio L.E., Blair J.B. & Dubayah R., 2002. Validation of vegetation canopy lidar sub-canopy topography measurements for a dense tropical forest. *Journal of geodynamics* 34: 491–502.
- Hubbell S. P., Foster R. B., O'Brien S. T., Harms K. E., Condit R., Wechsler B., Wright S. J. & Loo de Lao S., 1999. Light-Gap Disturbances, Recruitment Limitation, and Tree Diversity in a Neotropical Forest. *Science* 283: 554-557.
- Hubbell S. P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Huising E. J. & Gomes Pereira L. M., 1998. Errors and accuracy estimates of laser data acquired by various laser scanning systems for topographic applications. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 53: 245–261.
- 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'Association Française pour l'Étude du Sol 2: 83-93.
- Hutter S., 2001. *Stratification géomorpholgique du massif de Counami*. Mémoire de Maîtrise de Géographie, spécialité Environnement. Université Paul Valéry, Montpellier.
- ISSS Working Group RB., 1998. World Reference Base for Soil Resources. ISRIC-FAO-ISSS-Acco, Leuven.
- Koponen P., Nygren P., Domenach A.-M., Le Roux C., Saur E. and Roggy J.-C., 2003. Nodulation and dinitrogen fixation of legume trees in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 19: 655-666.
- Kraus K. and Pfeifer N., 1998. Determination of terrain models in wooded areas with airborne laser scanner data. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 53: 193–203.
- Lafitte-Olano A., Auda Y., Trichon V., Majerowics J., Simon L. & Tamru B., 2005. Une classification dirigée fondée sur les spectres de texture: Application à l'étude des paysages de la montagne de Lure (Alpes, France), *Télédétection* 4(4): 373 380.

- Lande R., 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity amoung multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Lata J.C., Durand J., Lensi R. & Abbadie L., 1999. Stable coexistence of contrasted nitrification statues in wet tropical savanna ecosystem. *Functional Ecology* 13: 762-768
- Lebart L., Morineau A. & Piron M., 1995. Statistique exploratoire multidimensionnelle. Dunod, Paris.
- Le Fol J., 2002. *Etude géomorphologique des sites de Paracon, Piste de Saint Elie et Crique Plomb en Guyane française*. DEA Géographie, Environnement et Paysage. Université de Toulouse le Mirail, Toulouse. 123 pp.
- Lefsky M. A., Cohen W. B., Parker G. G. & Harding D. J., 2002. Lidar remote sensing for ecosystem studies. *BioScience* 52(1): 19-30.
- Legendre P. & Anderson M. J., 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* 69: 1-24.
- Legendre P. & Legendre L., 1998. Numerical Ecology, 2nd Edition. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold M. A. & McPeek M. A., 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87:1399-1410.
- Lemée A. M. V., 1952-56. Flore de la Guyane Française. Lechevallier, Paris. 4 vol.
- Lensi R., Chalamet A. & Corman A., 1986. Utilisation d'un système à atmosphère circulante pour contrôler l'oxygène dans l'étude de la dénitrification dans un sol. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 23: 155-165.
- Lescure J. P. & Boulet R.,1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17: 55-164.
- Lloyd J., Kruijt B., Holinger D. Y. *et al.*, 1996. Vegetation effects on the isotopic composition of atmospheric CO₂ at local and regional scales : Theoretical aspects and a comparison between rain forest in Amazonia and a Boreal Forest in Siberia. *Australian Journal of Plant Physiology* 23: 371-399.
- MacArthur R. H. & Horn H. S., 1969. Foliage profile by vertical measurements. *Ecology* 50: 802–804.
- MacArthur R.H. & MacArthur J.W., 1961. On bird species diversity. Ecology 50: 594-598.
- MacArthur R.H., 1972. Geographical ecology: patterns of distribution of species. Harper & Row, New York.
- Magurran A. E., 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science Ltd., Malden.
- Maurer, B. A. & McGill, B. J. 2004. Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology*, 5, 413-422.
- McArdle, B. H. & Anderson, M. J. 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82, 290-297.
- Medina E. & Cuevas E., 1994. Mineral nutrition : humid tropical forest. In: *Progress in botany*. Springer-verlag, Berlin & Heidelberg, pp. 115–129.
- Métro A., 1975. Dictionnaire forestier multilingue. Conseil International de la Langue Française, Paris.
- Molino J.-F. & Sabatier D., 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294(5547): 1702-1704.
- Mori S. A., Cremers G., Gracie C., Granville J.-J. de, Hoff M. & Mitchell J. D., 1997. Guide to the vascular plants of central French Guiana. Part 1. Pteridophytes, gymnosperms, and monocotyledons. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 76(1): 1-422.
- Mori S. A., Cremers G., Gracie C., Granville J.-J. de, Hoff M. & Mitchell J. D., 2002. Guide to the vascular plants of central French Guiana. Part 2. Dicotyledons. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 76(2): 1-776.

- Mugglestone M.A. & Renshaw E., 1998. Detection of geological lineations on aerial photographs using two-dimensional spectral analysis. *Computers and Geosciences* 24: 771–784.
- Næsset E. & Økland T., 2002. Estimating tree height and tree crown properties using airborne scanning laser in a boreal nature reserve. Remote Sensing of Environment 79(1): 105–115.
- Nathan R. & Muller-Landau H., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Nicotra A. B., Chazdon R. L. & Iriarte S. V. B., 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Noy-Meir I. & Whittaker R. H., 1977. Continuous multivariate methods in community analysis: some problems and developments. *Vegetatio* 33: 79-98.
- Oldeman R.A.A., 1974. Architecture de la forêt guyanaise. Mémoires Orstom nº 73, 204 p.
- Oldeman R.A.A., 1990. Forests: elements of sylvology. Springer-verlag, Berlin.
- Ollier S., 2004. Des outils pour l'intégration des contraintes spatiales, temporelles et évolutives en analyse des données écologiques. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon.
- Ollier S., Chessel D., Couteron P., Pélissier R. & Thioulouse J., 2003. Comparing and classifying one-dimensional spatial patterns: an application to laser altimeter profiles. *Remote Sensing of Environment* 85: 453-462.
- Paget D., 1999. Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais: réflexion méthodologique et application. Thèse de Doctorat. ENGREF, Nancy.
- Paget D., 2001. Etude morphopédologique du site de la Piste de Crique Plomb (Guyane française), CIRAD, Kourou, 13 pp.
- Pélissier R., 2003. *Changement d'échelle à Montagne Plomb*. Lettre d'information n°2b du programme DIME. (http://mplomb.free.fr).
- Pélissier R., 2004a. *Changement d'échelle à Montagne Plomb*. Lettre d'information n°3 du programme DIME. (http://mplomb.free.fr).
- Pélissier R., 2004b. Mise en place d'un plan d'échantillonnage stratifié de la diversité spécifique à Crique Plomb et mode d'analyse des composantes de la diversité. In D. Sabatier, Rapport intermédiaire du projet d'évaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise. Programme Ecosystèmes Tropicaux 2003-2006. (http://mplomb.free.fr), pp. 16-18
- Pélissier R. & Couteron P., 2007. An operational, analytical framework for studying species diversity. *Journal of Ecology*, en révision.
- Pélissier R., Couteron P., Dray S. & Sabatier D., 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84: 242-251.
- Pélissier R., Dray S. & Sabatier D., 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology* 162: 143-156.
- Perreijn K., 2002. Symbiotic nitrogen fixation by leguminous trees in tropical rain forest in Guyana. Tropenbos-Guyana Series 11, Georgetown Guyana. pp 155.
- Polidori L., Couteron P., Gond V., Proisy C. & Trichon V., 2004. Télédétection et caractérisation des paysages amazoniens. Revue Forestière Française 15: 101–117.
- Renshaw E., & Ford E. D., 1984. The description of spatial pattern using two-dimensional spectral analysis. *Vegetatio* 56: 75-85.
- Ripley B.D., 1981. Spatial Statistics. Wiley, New York, NY.

- Roggy J.-C., Prévost M.-F., Garbaye J. & Domenach A.-M., 1999a. Nitrogen cycling in the tropical rainforest of French Guiana : comparison of two sites with contrasting soil types using δ¹⁵N. *Journal of Tropical Ecology* 15: 1-22.
- Roggy J.-C., Prévost M.-F., Gourbiere F., Casabianca H., Garbaye J. & Domenach A.-M., 1999b. Leaf Natural ¹⁵N 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., 1999. Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rain forest in French Guiana : a taxonomic and ecological approach. *The New Phytologist* 144(2): 283-294.
- 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. Rapport intermédiaire du projet d'évaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise. Programme Ecosystèmes Tropicaux 2003-2006. (http://mplomb.free.fr).
- Sabatier R., Lebreton J.-D. & Chessel D. 1989. Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modeling composition data. In: R. Coppi & S. Bolasco, *Multiway data analysis*. Elsevier Sciense Publishers, North-Holland. pp. 341-352.
- Schimann H., Ponton S., Hättenschwiler S., Ferry B., Lensi R., Domenach A.-M. & Roggy J.-C., 2006. Nitrogen use strategies of two tropical rainforest tree species in French Guiana: evidence from ¹⁵N natural abundance and microbial activities. *Soil Biology and Biochemistry*. In press.
- Shearer G., Duffy J., Kohl D. H. & Commoner B., 1974. A steady state model of isotopic fractionation accompanying nitrogen transformations in soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38: 315-322.
- Simberloff D. & Abele L. G., 1982. Refuge design and island biogeography theory: effects of fragmentation. *The American Naturalist* 120: 215-229.
- Svenning J.-C., Engelbrecht B. M. J., Kinner D. A., Kursar T. A., Stallard R. F. & Wright S. J., 2006. The relative roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22: 575-586.
- Tang X. & Stewart W. K., 2000. Optical and sonar image classification: Wavelet packet transform vs Fourier transform. *Computer Vision and Image Understanding* 79: 25-46.
- ter Steege H., Pitman N. C. A., Phillips O. L., Chave J., Sabatier D., Duque A., Molino J.-F., Prévost M.-F., Spichiger R., Castellanos H., Von Hildebrand P. & Vasquez R., 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia *Nature* 443: 444-447.
- 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.
- Veillon L., 1984. Etude tridimensionnelle d'un système de transformation de la couverture ferrallitique sur Série Détritique de Base en podzol dans la région d'Organabo. ORSTOM, Cayenne, 123 pp.
- Ver Hoef J. M. & Glenn-Lewin D. C., 1989. Multiscale ordination: A method for detecting pattern at several scales. *Vegetatio* 82: 59-67.
- Vitousek P. M. & Sanford R. L., 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- Wagner H. H., 2003. Spatial covariance in plant communities: integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology*, 84, 1045-1057.

- Wang L. & D-C. He, 1990 A new statistical approach for texture analysis. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 56: 61-66.
- 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.

Yoccoz N., Nichols J. D. & Boulinier T., 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 446-453.

Résumé

Nous avons cherché à décrire, analyser et comprendre, à l'échelle d'une petite région naturelle de forêt tropicale humide de Guyane, l'influence de deux causes importantes de variation de la diversité des espèces et de la diversité fonctionnelle du peuplement forestier arborescent : le substrat géologique et pédologique, et l'intensité du régime de perturbations naturelles. L'objectif était de contribuer à l'élaboration de modèles, méthodes et outils qui permettraient aux gestionnaires forestiers de mieux raisonner leurs actions à des échelles compatibles avec des objectifs d'exploitation/conservation durable des ressources naturelles.

Un dispositif d'échantillonnage spécifique (points-grappes) a été réalisé pour l'analyse de la diversité des espèces au site focal de Crique-Montagne Plomb (CMP) et complété par un ensemble de parcelles pour les approches structurale, architecturale et fonctionnelle des peuplements. Ces deux échantillonnages interceptent les principaux ensembles géomorphologiques et substrats pédologiques. Au total, le jeu de données comprend 66 600 arbres mesurés (D₁₃₀), identifiés (919 espèces, 313 genres et 74 familles) et localisés dans un SIG, 150 sondages et 35 fosses pédologiques. Nous avons parallèlement développé un cadre analytique de décomposition de la diversité en fractions additives, diversité bêta (expliquée) et diversité alpha (résiduelle), en fonction des facteurs environnementaux.

Au-delà de la classification naturaliste des sols observés, les approches géomorphologiques et pédologiques ont permis de compléter les modèles de couvertures pédologiques et de mieux prendre en compte les dissimilarités de fonctionnement hydrodynamique en relation avec le gradient d'hydromorphie (principal gradient écologique mis en évidence).

Il est maintenant admis qu'un premier niveau de typologie des forêts de Guyane consiste à distinguer les peuplements des bas-fonds hydromorphes, qui abritent des espèces spécialisées, des peuplements de « terre ferme ». Pour ces derniers, l'influence du degré d'hydromorphie lié à l'amincissement du profil pédologique est confirmée dans un nouveau contexte géologique. La stabilité de cette relation est validée par la comparaison entre sites et l'ordination des situations pédologiques en fonction du peuplement qu'elles portent.

La diversité fonctionnelle a été abordée par la prise en compte, à l'aide des méthodes isotopiques, de deux aspects importants de l'écophysiologie des arbres : le compromis au niveau foliaire entre les flux de carbone et d'eau (efficience d'utilisation de l'eau) et l'acquisition de l'azote. L'efficience de l'utilisation de l'eau d'un peuplement dépend des substrats et, dans une moindre mesure, des peuplements. L'acquisition de l'azote dépend d'une part de la fertilité des sols pour les légumineuses fixatrices, et d'autre part de comportements spécifiques vis-à-vis des formes chimiques de l'azote dans le sol. La fréquence et/ou la diversité des espèces fixatrices n'est pas fonction de la fertilité azotée des sols.

Afin de lier structure, dynamique et diversité dans une perspective d'inférence des résultats, trois voies ont été explorées : i) une méthode d'analyse spatiale 2D du grain de la canopée (analyse texturale par transformée de Fourier d'images THR) a été mise au point et appliquée, ii) un levé par altimétrie laser (LIDAR aéroporté) a été effectué pour approcher la structure 3D de la canopée et iii) une méthode de diagnostic architectural a été élaborée. Au site CMP, le grain de canopée rend compte des variations structurales (distribution des diamètres) du couvert forestier en fonction des sols ; l'analyse texturale apparaît très prometteuse pour la cartographie des types forestiers. Au site de Paracou, la volumétrie de la canopée vue par le laser rend compte de la croissance en diamètre des arbres du sous bois. Seule une typologie des hauteurs de canopée est faiblement, mais significativement, corrélée à la diversité locale des espèces.

SUMMARY

The DIME research project intended to analyze and to understand, within a few km² area of rain forest in French Guiana, the influence of the substrate and of natural disturbance regime on both specific and functional tree community diversity. Since most exploitation/conservation decisions are taken at such intermediate scales, our intention, through the establishment of such scientific grounds, was to pave the way to the development of new methods and tools for a better management of forest resources.

In order to allow the analysis of tree species diversity at Crique-Montagne Plomb (CP), our main study site, we designed and used a specific tree sampling protocol, called "*Point-Grappes*" (Point-Clusters). Trees were also censused on several sample plots for the study of tree community structure, architecture and functional diversity.

Both sets of tree inventories were positioned in order to sample the main geological, topographical and soil classes. As a whole, 66 600 trees were measured (D_{130} trunk diameter at 1.3 m above ground), identified to species (919 species, 313 genera et 74 families. Moreover, 150 core soil sample and 35 pit were dug for soil analyses. All these data were handled in a GIS. Meanwhile, we developed an analytical framework for additive apportioning of species diversity according to environmental variables.

Beyond the descriptive classification of soil types, our geomorphological and pedological approaches led to a better assessment and understanding of soil cover models, particularly as regards water availability, a major soil feature for plants.

It is now well aknowledged that most French Guianan rain forests fall into two major categories : lowland permanently (or seasonnally) flooded forests on hydromorphic soils, and « terra firme » forests. As for the latter, we were able to confirm, in a distinct geological context, the influence of soil hydromorphy (linked to thinning of the soil profile) on the tree community. The stability of this relationship was validated through between-site analyses: a classification of soil types using the characteristics of their respective tree community led to similar results in the different sites.

The tree community functional diversity was analysed, using C and N isotopic composition, through two major ecophysiological traits : i) the trade-off between C and water fluxes in leaves (Water Use Efficiency), and ii) the modalities of N acquisition by plants. The community-level WUE appeared linked to the substrate, and at a lesser degree to the community composition. N acquisition was linked to soil fertility for N-fixing legumes, and to species-specific behavior as regards the various forms of N in soil. Meanwhile, abundance and diversity of N-fixing species did not depend on soil fertility.

In search for a way to spatialize our results, through a link bewteen forest structure, dynamics and species diversity, we tested three different methods : i) a 2D Fourier analysis of high resolution aerial and satellital images, that allow a quantitative characterization of canopy texture, ii) a 3D canopy structure measurement technique using a scanning airborn LIDAR and iii) a tree-architecture-based method of evaluation of the sylvigenesis stage. At the CMP site, these methods emphasized the link between forest structure (diameter classes distribution) and soils; texture analysis seems very promising for the mapping of forest types. At the Paracou site, the mean stem diameter growth of the understory trees appeared linked to the canopy 3D structure as seen through LIDAR; however, species diversity was only slightly, albeit significantly, linked to canopy height classes.

VALORISATION

1. Articles scientifiques et chapitres d'ouvrages

1.1. Publiés

- Blanc L., Florès O., **Molino J.-F.**, Gourlet-Fleury S. & **Sabatier D.**, **2003.** Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise. *Revue Forestière Française*, n° spécial « Connaissance et gestion de la forêt guyanaise »: 131-146.
- Couteron P. & Pélissier R., 2004. Additive partitionning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos* 107: 215-221.
- Couteron P., Pélissier R., Mapaga D., Molino J.-F. & Tellier L., 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 172: 89-108
- Couteron R., Pélissier E.A., Nicolini & Paget D. 2005. Predicting tropical stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *Journal of applied ecology* 42(6): 1121-1129.
- Domenach A.-M., Roggy J.-C., Molino J.-F., Maréchal J., Sabatier D. & Prévost M.-F., 2004. Chapter 5. Diversity of the leguminous tree - Rhizobium associations and role of the nitrogen fixation on the stability of the rainforest in French Guiana. In: S. Gourlet-Fleury, J.-M. Guehl & O. Laroussinie (Eds.), *Ecology and management of a neotropical rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Amsterdam. pp. 110-133.
- Freycon V., Sabatier D., Paget D. & Ferry B. 2003. Influence du sol sur la végétation arborescente en forêt guyanaise : état des connaissances. *Revue Forestière Française*, n° spécial « Connaissance et gestion de la forêt guyanaise » : 60-73.
- Gourlet-Fleury S., Ferry B., Molino J.-F., Petronelli P. & Schmitt L. 2004. Experimental plots: key features. In: S. Gourlet-Fleury, J.-M. Guehl & O. Laroussinie (Eds), *Ecology and management* of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, Amsterdam. pp. 3-52.
- Koponen P., Nygren P., **Sabatier D.,** Rousteau A. & Saur E., **2004.** Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology* 173: 17-32.
- Pélissier R., Couteron P., Dray S. & Sabatier D., 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84(1): 242-251

1.2. Sous presse

• Lafitte Olano A., Trichon V., Auda Y. & Couteron P., Relevance of textural analyses of IKONOS data for the detection of canopy disturbances in tropical rain forest *Soumis à IEEE Transaction on Geoscience and Remote sensing Letters*.

• Pélissier R. & Couteron, P. An operational, analytical framework for studying species diversity. *Journal of Ecology*.

1.3. En préparation

- Bonal D., Bosc A., Couteron P., Franc A., Marcon E., Molino J.-F., Sabatier D. & Guehl J.-M. Spatial distribution of tree and canopy 13C in tropical rainforests under contrasted perturbation. En vue d'une soumission à *Ecology Letters*.
- **Roggy J.-C., Domenach A.-M.** *et al.* Mesure du δ¹⁵N foliaire comme indicateur de la fertilité azotée des sols. En vue d'une soumission à *Oecologia*.
- **Sabatier** *et al.*. Diversity, dynamics, disturbance history and the canopy structure of a tropical forest assessed by air borne LIDAR. En vue d'une soumission à *Journal of Tropical Ecology*.
- Sabatier *et al.* Fuzzy but stable, between sites, soil-species matching question neutral component of a tropical forest tree community diversity. En vue d'une soumission à *Journal of Vegetation Science*.

2. Participation à des colloques

- Freycon V., Paget D. Le Fol J., 2004. Les sols de terre ferme de Guyane : relations avec la géomorphologie et la végétation forestière. 8èmes Journées Nationales de l'Étude des Sols. Bordeaux, 26-28 octobre 2004. Association Française pour l'Étude des Sols. 105-106.
- Trichon V., Lafitte Olano A., Gatelier S., Couteron P. & Blanc L., 2005. Investigating the relationships between canopy texture and the structure and dynamics of a tropical rain forest A high resolution remote sensing approach with aerial photographs and IKONOS data (Poster). 10-17 juillet 2005 : 4th international Canopy Conference, Leipzig, Germany.

3. Mémoires de fin d'étude

- Avezac de Castéra H. d', Gotanègre A., Ollivier M. & Pumareda L., 2003. Caractérisation de types forestiers à l'échelle du paysage sur le site de Crique Plomb. Encadrants : P. Couteron (ENGREF), R. Pélissier et D. Sabatier (IRD). Mémoire du module « Forêt Tropicale Humide » de l'ENGREF, Kourou, 20 p.
- Favrat C., 2004. Etude comparative de la dynamique de l'eau dans les sols sur schistes Orapu et schistes Bonidoro sous couvert forestier. Encadrement D. Sabatier. Mémoire de Licence Professionnelle Protection de l'Environnement, option Gestion des ressources naturelles. Université Antilles-Guyane, IESG Cayenne & IRD-Cayenne, 52p.
- Grillet L., 2004. Apport de données de télédétection à très haute résolution spatiale (IKONOS) pour l'étude de différents degrés de perturbation en forêt tropicale humide. Encadrement V. Trichon. Rapport de stage d'IUT Génie Biologique, Université Paul Sabatier, Auch-Toulouse, 21p.
- Jouanolle J.-J., 2004. Etude comparative de la répartition de la masse racinaire dans les sols profonds et amincis de la piste de Crique Plomb. Encadrement D. Sabatier. Mémoire de Licence Professionnelle Protection de l'Environnement, option Gestion des ressources naturelles. Université Antilles-Guyane, IESG Cayenne & IRD-Cayenne, 47p.

• Lafitte Olano A., 2004. Analyses de texture d'images à très haute résolution spatiale de la forêt tropicale humide : Implémentation de méthodes dans un SIG (GRASS). Encadrement V. Trichon. Rapport de stage de DESS Géomatique, Université d'Orléans, 65p.

4. Communications

- Freycon V. & Sabatier D., 2006. Relations entre les sols, la flore et la végétation forestière en Guyane. Conférence « Les mardis de Monnerville », association Environnement et Patrimoine, Kourou, mars 2006.
- Pélissier R., 2003. *Changement d'échelle à Montagne Plomb*. Lettre d'information n°2b du programme DIME. (http://mplomb.free.fr).
- Pélissier R., 2004a. Changement d'échelle à Montagne Plomb. Lettre d'information n°3 du programme DIME. (http://mplomb.free.fr).
- Pélissier R., 2004b. Mise en place d'un plan d'échantillonnage stratifié de la diversité spécifique à Crique Plomb et mode d'analyse des composantes de la diversité. Pp. 16-18 in Sabatier, D. Rapport intermédiaire du projet d'évaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise. Programme Ecosystèmes Tropicaux 2003-2006. (http://mplomb.free.fr).
- Sabatier D. 2005 & 2006. Connaître la forêt, c'est notamment connaître sa diversité. Poster dans le cadre des journées « Fêtes de la Science », Cayenne.
- Sabatier D. 2005 & 2006. Connaître la forêt, c'est connaître son organisation dans l'espace. Poster dans le cadre des journées « Fêtes de la Science », Cayenne.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

On conçoit assez aisément qu'au sein de peuplements aussi diversifiés que ceux des forêts que nous avons étudiées, les espèces, comme le prédit la théorie de la niche, se partagent un certain nombre de ressources du milieu grâce à des particularités fonctionnelles et adaptatives. On conçoit également qu'il y ait au sein de ce pool d'espèces un certain nombre de redondances quant à l'occupation des niches écologiques. Nous avons abordé le problème en testant deux familles d'adaptation : l'adaptation aux ressources édaphiques et l'adaptation la lumière.

Parmi les aspects adaptatifs que nous avons approchés, la relation au sol, et plus précisément à ses propriétés hydrodynamiques (qui conditionnent une part importante de sa fertilité), s'avère être une constante pour l'écosystème forestier de Guyane qui mériterait d'être prise en compte plus souvent dans d'autres forêts tropicales humides. Pour autant, la structuration des peuplements qui en résulte est faible. Il serait bon de confronter cette caractéristique aux attendus de l'hypothèse de limitation du recrutement dans le contexte d'un habitat fractionné et non exclusif.

Notre étude de l'acquisition de l'azote a amené des résultats contredisant apparemment l'hypothèse d'une relation entre diversité fonctionnelle et diversité spécifique :

- D'une part les espèces fixatrices ne sont pas plus fréquentes, ni plus diversifiées lorsque le sol est un moindre pourvoyeur d'azote. Par contre, l'activité fixatrice ellemême et la biomasse formée par les fixatrices sont fortement promues par ces conditions de moindres ressources et témoignent d'un véritable succès adaptatif.
- D'autre part, chez les espèces non fixatrices, conformément aux deux espèces que nous avons prises pour modèles, il semble y avoir un partage de la ressource azotée sur la base des différentes formes d'azote (ammonium, nitrate) et de leur localisation dans le sol, quel que soit le niveau de fertilité en azote du sol.

L'avantage démographique attendu du meilleur compétiteur n'a pu être démontré.

Dans la relation diversité-dynamique (forestière) les aspects adaptatifs sont évidents concernant les espèces héliophiles, mais n'ont pu être mis en évidence sur l'ensemble du peuplement par la caractérisation des habitats qui déterminent la croissance et la survie (ce point reste à confirmer). Les résultats sont plutôt en faveur d'un effet des conditions d'installation. S'agit-il d'un effet niche d'installation ou d'une probabilité de présence au bon endroit et au bon moment lorsqu'un volume forestier se libère ?

Utiliser les informations de télédétection pour prédire les variables de structure des forêts tropicales humides est un enjeu important, susceptible de déboucher sur de nombreuses applications parmi lesquelles l'estimation de la biomasse et du carbone stocké ou la cartographie de types structuraux de forêts, comme base à l'aménagement ou comme point de départ pour l'étude des relations entre structure forestière et composition floristique. Deux méthodes ont été testées avec succès. L'analyse texturale d'images à très haute résolution pourrait faire l'objet d'un transfert relativement rapide vers les gestionnaires de grands espaces forestiers.