



HAL
open science

Diversité structurale des forêts denses humides de la Province Nord de Nouvelle-Calédonie: de l'arbre au paysage

Elodie Blanchard

► **To cite this version:**

Elodie Blanchard. Diversité structurale des forêts denses humides de la Province Nord de Nouvelle-Calédonie: de l'arbre au paysage. Sciences de l'environnement. Ecole Doctorale GAIA, Université de Montpellier, France, 2016. Français. NNT : . tel-01531458v1

HAL Id: tel-01531458

<https://theses.hal.science/tel-01531458v1>

Submitted on 1 Jun 2017 (v1), last revised 23 Nov 2017 (v2)

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

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

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'Université de Montpellier

**Préparée au sein de l'école doctorale GAIA
Et de l'unité de recherche AMAP**

**Spécialité : Écologie, Evolution, Ressources
Génétique, Paléobiologie**

Présentée par Elodie Blanchard

**Diversité structurale des forêts denses
humides de la Province Nord de
Nouvelle-Calédonie: de l'arbre au paysage**

Soutenue le 20 décembre 2016 devant le jury composé de

M. Pierre COUTERON, DR, IRD	Directeur de thèse
M. Philippe BIRNBAUM, Ingénieur, CIRAD	Co-Directeur de thèse
M. Pierre-Louis FRISON, MC, UPEM	Rapporteur
M. Guillaume DECOCQ, Professeur, UPJV	Rapporteur
M. François FROMARD, DR, CNRS	Examineur
M. Bruno FERRY, MC, AgroParisTech Nancy	Examineur
Mme Thérèse LIBOUREL, Professeur émérite, UM	Examineur et Président du jury



Diversité structurale des forêts denses humides de la Province Nord de Nouvelle-Calédonie : de l'arbre au paysage

Elodie Blanchard

Directeur de thèse :

Pierre Couteron

Co-directeur de thèse :

Philippe Birnbaum



Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier mes directeurs de thèse, Philippe Birnbaum et Pierre Couteron de m'avoir donné l'opportunité de mener un projet de thèse passionnant et de m'avoir permis de travailler sur un écosystème exceptionnellement riche, celui des forêts humides de la Nouvelle-Calédonie. Merci à Pierre pour son encadrement, notamment pour la partie télédétection, et pour ses conseils de rédaction. Merci à Philippe pour son encadrement à chaque étape de cette thèse, son soutien, sa disponibilité, son enthousiasme et sa motivation contagieuse.

Je remercie les membres du jury de ma thèse, M. Pierre-Louis Frison, Guillaume Decocq, Thérèse Libourel, François Fromard, Bruno Ferry d'avoir accepté d'évaluer mes travaux de thèse.

Un grand merci à la remarquable équipe d'écologie forestière du laboratoire de botanique, qui m'ont soutenue et sans qui ces travaux de thèse n'auraient pu être réalisés.

Je tiens à remercier particulièrement Thomas Ibanez qui a suivi de près mes travaux et qui a été un grand soutien tout au long de cette thèse. Merci aussi pour son soutien dans la révision de ce manuscrit de thèse. Un énorme merci également à Hervé Vandrot, avec qui j'ai partagé toute mes missions sur le terrain, merci pour les prospections dans les forêts de toute la Province Nord, et pour l'ensemble des inventaires botaniques. Un grand merci à Dimitri Justeau, " Dim' le magicien", pour son inestimable soutien à la fin de ma thèse. Merci à Santiago Trueba-Sanchez d'avoir partagé avec moi la vie de thésard, merci pour tes conseils pertinents et ta bonne humeur. Merci à Robin Pouteau pour nos discussions sur le projet, et pour les relectures de mes écrits en anglais. Merci à Vanessa Hequet et Céline Chambrey pour leur aide précieuse sur le terrain et leur humour très classe. Merci à Laure Barrabé pour son soutien et ses super blagues. Merci à Jérémy Girardi pour son efficacité pour la cartographie des forêts et sa gentillesse. Merci beaucoup les amis!

Un grand merci aux membres du laboratoire de botanique. Merci à Tanguy Jaffré d'avoir partagé avec moi un peu de ses vastes connaissances sur l'écologie des formations végétales néo-calédoniennes. Merci à Jacqueline Fambart-Tinel pour sa bonne humeur quotidienne. Merci à Michèle Magat pour ses remèdes aux plantes. Merci à Williams Nigote et David Bruy pour leur gentillesse de chaque jour, et merci aussi à Sandrine Isnard.

Un grand merci à toutes les personnes qui ont participé à la mise en place des parcelles. Merci à tous les guides et toutes les personnes qui nous ont aidés dans la mise en place des parcelles. Je remercie particulièrement la famille Naouna, François, Odile, Jade, et Romain ainsi que Johnny

Gorouna de la tribu de Ouaté pour leur accueil et leur aide précieuse dans la mise en place des parcelles sur le site de Forêt Plate. Merci également à Marie Dubreuil, Gendrilla Warimavute, Julianne Kaoh, Grégoire Blanchard, Josepho Bahormal, Elias Ganivet, Antoine Meugnier, Jean-Jérôme Cassan.

Je remercie sincèrement les membres de mon comité de thèse Morgan Mangeas, Stéphane Guitet, Raphaël Péliissier, Jean-Claude Gégout, Agnès Bégué et Jean-Jérôme Cassan qui m'ont donné de nombreux conseils et permis d'améliorer mes travaux.

Je tiens également à remercier mon ami Florian Deboissieu pour ses bons conseils de "codage" et nos discussions sur l'aspect technique de l'analyse d'images satellitaires.

Je remercie les membres de l'UMR AMAP et tous les copains de Montpellier pour leur bonne humeur et pour nos échanges lors de mon passage en métropole. Je remercie particulièrement Christophe Proisy de m'avoir fait découvrir le monde de la recherche et de m'avoir soutenu depuis le début. Je remercie également Nicolas Barbier pour ses conseils lors de la programmation des images Pléiades. Enfin, je remercie les agents administratifs Valérie Roinel, Noémie Cauquil, Nora Bakker et Nathalie Hodebert pour avoir grandement facilité mes missions à Montpellier.

Je remercie beaucoup le conseil d'administration de l'Institut Agronomique néo-Calédonien ainsi que son directeur, Laurent L'Huillier, et son directeur adjoint, Bruno Fogliani, de m'avoir permis de prolonger ma thèse. Un grand merci également aux membres de l'administration et du garage de l'IAC pour leur assistance au cours de mes travaux.

Je remercie la Province Nord pour le financement de ma thèse, ainsi que l'IAC pour le complément de ma bourse de thèse et le CIRAD pour la bourse de soutien au doctorant. Je remercie également le CNES qui dans le cadre du programme RTU, nous a permis d'obtenir des images Pléiades (© CNES 2014, distribution AIRBUS DS / Spot Image). Je remercie particulièrement Claire Tinel pour son aide lors de la programmation des images. Je remercie l'IGN et particulièrement Michel Pausader pour l'orthorectification et le géoréférencement des images Pléiades.

Je remercie les membres de l'administration de l'Ecole Doctorale GAIA et de la DRED de l'Université de Montpellier pour m'avoir aidé dans les démarches administratives, parfois complexes du fait de mon éloignement géographique.

Un grand merci aux copains du « Caillou », La Bandes à Nous, et les autres, de m'avoir changé les idées et d'avoir partagé leur bonne humeur. Un chaleureux merci à mes colocos, Marionnette, Juju, Flo, Thib, Etienne, Jény, Sami, Marwa, Lise, Kévin et Pierre (ma petite famille) de m'avoir accompagnée dans les bons moments mais aussi dans les moments plus compliqués,

notamment de la phase de rédaction à la maison, merci d'avoir baisser le son, merci pour votre patience et toutes vos attentions qui m'ont beaucoup touchées. Merci également aux colocs « associés », Jim, Nico, Lulu, Vanessa (merci aussi Vaness pour les relectures), Déb, Rony, Lomig, Manu, Bébert,..., au top ! Merci à Amande pour ses précieux conseils et sa douceur, merci à Aurélien pour son soutien constant, merci à Mu pour les relectures, merci à Estelle pour sa bonne humeur et merci à Céline de m'avoir fait découvrir la sophrologie, tu m'as beaucoup aidée.

Un grand merci aussi à mes amis de France, et particulièrement à Marie, Elsa, Matthieu, François et Sma. Un merci spécial à mon ami Yann d'avoir fait le lien avec l'ED pendant toute ma thèse et de m'avoir accueillie à Montpel pendant mes missions. Un merci particulier à Nicolas qui m'a accompagnée jusqu'à cette aventure.

Un grands merci à mes parents, si je suis arrivée jusqu'ici c'est aussi grâce à vous deux, je vous remercie du fond du cœur pour tout votre amour, votre soutien constant pour tout, jusqu'au bout!

Table des matières

PREAMBULE	1
Présentation du manuscrit	1
Contexte de l'étude.....	2
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE	3
1.1 Contexte global: L'importance des forêts tropicales humides	4
1.2 L'arbre de canopée au cœur du peuplement.....	6
1.3 Contribution de la télédétection pour l'estimation de la structure des forêts	7
1.4 La Nouvelle-Calédonie, le site d'étude.....	10
1.4.1 Géographie	10
1.4.2 Orographie et Géologie	11
1.4.3 Climat	12
1.4.4 Une exceptionnelle biodiversité	13
1.4.5 Les grandes formations végétales.....	14
1.4.6 Les différentes formations forestières et les dynamiques associées	15
1.5 Les perturbations anthropiques sur les écosystèmes végétaux néo-calédoniens	17
1.6 Les forêts denses humides néo-calédoniennes	19
1.6.1 La répartition des forêts denses humides.....	19
1.6.2 Historique des classifications de la végétation.....	22
1.7 Objectifs et démarche scientifique	25
CHAPITRE 2 : LES DONNÉES.....	27
2.1 La zone d'étude.....	28
2.2 Données aéroportées.....	32
2.2.1 Les images satellitaires.....	32
2.2.2 Les photographies aériennes.....	32
2.2.3 La cartographie des contours forestiers	32
2.3 Les sites d'étude : le réseau NC-PIPPN (New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network).....	34
2.3.1 Les parcelles de 0,04 hectares	34
2.3.2 Les parcelles d'1 hectare	34
2.4 Données environnementales.....	43
2.5 Données issues de la littérature	47
CHAPITRE 3 : L'HÉTÉROGÉNÉITÉ STRUCTURALE DES FORÊTS DENSES HUMIDES DE LA PROVINCE NORD.....	49
Résumé :	50
3.1 Introduction	50
3.2 Méthodes	54

3.2.1 Diversité structurale et floristique des parcelles d'1 ha.....	54
3.2.2 Estimation des paramètres structuraux selon la surface d'échantillonnage	58
3.2.3 Les drivers environnementaux de la diversité structurale	59
3.2.4 Comparaison des paramètres structuraux avec d'autres systèmes insulaires et continentaux	60
3.3 Résultats	60
3.3.1 Richesse et composition floristique des parcelles d'1 ha	60
3.3.2 Diversité structurale entre les parcelles d'1 ha.....	63
3.3.3 Estimation des paramètres structuraux selon la surface d'échantillonnage	77
3.3.4 Les drivers environnementaux de la diversité structurale	81
3.3.5 Comparaison des paramètres structuraux avec d'autres systèmes insulaires et continentaux	82
3.4 Discussion	86
3.4.1 Effet de la surface d'échantillonnage sur l'estimation des paramètres structuraux	86
3.4.2 Comparaison avec d'autres forêts denses humides dans le monde	87
3.4.3 La variabilité structurale des forêts denses humides néo-calédoniennes.....	90
3.4.4 La variabilité structurale sur un espace géographique restreint.....	94
3.5 Conclusion.....	95
CHAPITRE 4 : CARTOGRAPHIE DE LA STRUCTURE DES FORÊTS DENSES HUMIDES DE LA PROVINCE NORD PAR ANALYSE DE LA TEXTURE DE LA CANOPÉE.....	96
Résumé	97
4.1 Introduction	97
4.2 Méthodes	101
4.2.1 Analyse de la texture de la canopée	101
4.2.2 Analyse en composante principale sur le tableau des spectres-r et calcul des indices de texture	107
4.2.3 Classification des imagerie selon les indices de texture.....	110
4.2.4 Les modèles texture-structure.....	111
4.3 Résultats	115
4.3.1 Analyse de la texture du grain de la canopée	115
4.3.2 Typologie des Forêts Denses Humides	120
4.3.3 Indices de texture spécifiques des forêts	129
4.3.4 Prédiction des paramètres structuraux à partir des indices de texture de la canopée	136
4.3.5 Cartographie de l'AGB des forêts.....	143
4.4 Discussion	147
4.4.1 Cartographie des forêts.....	147
4.4.2 Prédiction de la structure des forêts denses humides à large échelle	149
4.4.3 Typologie structurale des forêts	152

4.4.4 Les spécificités de l'application de l'analyse de la texture sur les forêts denses humides néo-calédoniennes	153
4.4.5 Amélioration de la typologie des forêts denses humides à large échelle	155
4.4.6 Le défi pour l'estimation de la biomasse aérienne des forêts denses humides à l'échelle régionale	157
4.5 Conclusion.....	159
CHAPITRE 5 : LES DRIVERS DE LA DIVERSITÉ STRUCTURALE DES FORÊTS DENSES HUMIDES A LARGE ÉCHELLE.....	160
Résumé	161
5.1 Introduction	161
5.2 Méthodes	164
5.2.1 Effet de l'environnement et de la topographie sur la structure des forêts denses humides .	164
5.2.2 Contribution des variables environnementales et topographiques sur la variabilité des indices de texture.....	168
5.3 Résultats	172
5.3.1 Exploration des relations entre les gradients environnementaux et topographiques et les gradients de texture de la canopée	172
5.3.2 Prédiction de la texture de la canopée par les variables environnementales et topographiques à l'échelle de la Province Nord	174
5.3.3 Effet local de la topographie sur la texture de la canopée	186
5.4 Discussion	188
5.4.1 Les effets de l'ombrage sur la texture	188
5.4.2 Influence de la topographie sur la texture à l'échelle du massif	189
5.4.3 Influence des variables environnementales sur la texture à l'échelle du massif	190
5.4.4 Influence de la topographie à l'échelle d'un versant	191
5.5 Conclusion.....	194
CHAPITRE 6 : CONCLUSION GÉNÉRALE	195
6.1 La structure des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie	196
6.2 L'analyse de la texture de la canopée.....	197
6.3 La variabilité structurale des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie	199
6.4 Perspectives	200
BIBLIOGRAPHIE	204
LISTE DES TABLEAUX	231
LISTE DES FIGURES.....	232
ANNEXES	234
Annexes du Chapitre 2	234
Annexes du Chapitre 3	247
Annexes du Chapitre 4	255
PUBLICATIONS.....	268

PRÉAMBULE

Présentation du manuscrit

Cette thèse est composée d'une introduction générale, d'une conclusion générale et de quatre chapitres intermédiaires. Le chapitre 2 présente l'intégralité des données. Les chapitres 3, 4 et 5 exposent les résultats. Chaque chapitre de résultats débute par un résumé. Les matériels et méthodes utilisés sont présentés dans chaque chapitre de résultats alors que toutes les références sont rassemblées à la fin de ce manuscrit. Deux articles acceptés sont présentés dans la partie Publications à la fin du manuscrit et leurs résultats sont utilisés dans les chapitres 3, 4 et 5.

Contexte de l'étude

Cette thèse s'intègre dans le projet " Habitats et dynamique des formations forestières de la Province Nord " financé par la Province Nord de la Nouvelle-Calédonie et coordonné par Philippe Birnbaum (Cirad, UMR-Amap). L'enjeu appliqué de ce projet est de réaliser une typologie des formations forestières pour donner un aperçu quantitatif et qualitatif des unités de végétation qui forment la mosaïque forestière. L'objectif de ce travail repose sur une classification dont le premier niveau est l'habitat, et dans lequel s'inscrivent, en second lieu, les espèces, qu'elles soient communes, rares, menacées, endémiques ou introduites. Cette convention de partenariat repose sur les deux objectifs principaux exposés ci-dessous:

- 1) Produire, capitaliser et analyser les données écologiques concernant les forêts humides de la Province Nord et leur répartition spatiale afin de dégager et d'affiner une cartographie typologique des faciès forestiers en Province Nord, notamment en vue d'alimenter une gestion différenciée des faciès.
- 2) Améliorer les connaissances sur les mécanismes de résilience, de réponse aux dégradations et de recolonisation des milieux forestiers de la Province Nord, afin d'alimenter les réflexions et, éventuellement, les opérations de la Province Nord en matière de conservation et de restauration forestière.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Cette thèse traite de la structure des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie, c'est à dire de leur cartographie, de la définition et de la prédiction de leurs caractéristiques structurales à large échelle, et de l'analyse de l'influence de facteurs naturels et/ou anthropiques sur ces caractéristiques. L'objectif de cette introduction générale est d'une part, de replacer cette thèse dans un contexte global afin de mettre en avant les principaux enjeux liés à l'étude de la structure des forêts denses humides, et d'autre part, de fournir un cadre théorique permettant d'aborder au mieux les travaux présentés.

1.1 Contexte global: L'importance des forêts tropicales humides

Les forêts tropicales constituent un élément clé du cycle mondial du carbone. Elles contribuent à 55 % des stocks de carbone terrestre (Pan et al. 2011) et à plus de 30 % de la production primaire nette (Field et al. 1998). Les forêts tropicales sont également un élément clé des cycles hydrologiques mondiaux. L'évapotranspiration des forêts tropicales contribue à la fois aux régimes de précipitations des régions tropicales et des latitudes plus élevées (Avisar et Werth 2005). Par ailleurs, ces forêts tropicales représentent le cœur de la biodiversité mondiale. Elles comptent 50 % de toutes les espèces décrites et représenteraient un pourcentage encore plus grand des espèces encore non décrites (Groombridge et Jenkins 2002). Quelques 1,2 à 1,5 millions de personnes dépendent directement des forêts tropicales pour l'eau potable, le bois de chauffage, les protéines animales, les médicaments et d'autres services écosystémiques (Millennium Ecosystem Assessment 2005 ; Vira et al. 2015).

Pour autant les activités anthropiques menacent toutes les forêts tropicales. Les déterminants modernes du changement des forêts tropicales comprennent i) les activités anthropiques traditionnelles, telles que la chasse, l'agriculture, l'extraction du bois, ii) l'introduction d'espèces invasives – dont l'influence a augmenté jusqu'à des niveaux sans précédent avec les nouvelles technologies et la croissance démographique et iii) les conséquences directes et indirectes des révolutions industrielles, incluant les modifications de la composition de l'atmosphère et du climat mondial (Wright 2010 ; Lewis et al. 2015). Les forêts les plus enclavées qui échappent encore au défrichement direct lié à l'agriculture et à l'extraction de bois de chauffage, sont malgré tout accessibles aux chasseurs, de plus en plus nombreux, à l'extraction commerciale du bois et aux activités minières. De plus, elles subissent les effets des changements atmosphériques et du

réchauffement climatique, incluant la hausse de la concentration du CO₂ atmosphérique, l'augmentation des températures (IPCC, 2014), des épisodes de sécheresse plus fréquents et plus intenses (Burke et al. 2006; Chadwick et al. 2016), et une variation prédite dans la fréquence et l'intensité des événements ENSO (El Niño / Southern Oscillation), qui engendrent les variations annuelles climatiques les plus importantes à l'échelle de la planète, variant entre des conditions anormalement froides (La Niña) et chaudes (El Niño) (Mc Phaden et al. 2006 ; Cai et al. 2015).

Les changements globaux ont des conséquences multiples sur les forêts tropicales, dont la principale est la déforestation qui conduit à une cascade d'effets indirects dont le premier niveau est la perte d'habitats forestiers. Compte-tenu du fait que les forêts tropicales abritent plus des deux tiers de la biodiversité terrestre mondiale (Dirzo et Raven 2003; Gardner et al. 2009) et que la superficie de ces forêts a diminué de moitié depuis le début du XXe siècle, avec un pic de déforestation entre 1980 et 1990 (Wright, 2005), leur disparition, engendre donc une perte massive de biodiversité (Morris 2010). Les changements globaux agissent également à une échelle plus universelle au travers de la modification des patrons mondiaux de biodiversité du fait des phénomènes de migration des espèces et de la modification de leurs aires de répartition (Parmesan, 1996).

Les changements climatiques (d'origine anthropique) influencent également par effet indirect la capacité de stockage du carbone des forêts tropicales apparemment non perturbées directement. Les modèles des impacts des changements climatiques sur la végétation suggèrent que les plantes en général, et les plantes des forêts tropicales en particulier, sont sensibles aux changements environnementaux, tels que l'augmentation de la concentration de CO₂ atmosphérique, des dépôts d'azote, de la température, de la fréquence des sécheresses, et du niveau de radiations solaires (Lloyd et Farquhar 1996 ; Sitch et al. 2003 ; Cox et al. 2004 ; Stephens et al. 2007 ; Wagner et al. 2014). Une telle réactivité pourrait avoir d'importantes conséquences pour l'avenir de l'un des biomes les plus en danger de la Terre (Solomon et al. 2007). Des études de terrain ont fait état de plusieurs tendances de transformation des forêts en réaction aux changements climatiques, qui peuvent renvoyer à des interprétations assez différentes (Lewis et al. 2004): l'augmentation des stocks de biomasse aérienne (Phillips et al. 1998 ; Baker et al. 2004), de la productivité primaire nette aérienne (Lewis et al. 2004 ;

Boisvenue et Running 2006), du rapport entre le recrutement et la mortalité des arbres (Phillips et al. 2004), et de l'abondance relative des espèces à croissance rapide (Körner 2004).

1.2 L'arbre de canopée au cœur du peuplement

Les écosystèmes forestiers sont des arrangements tridimensionnels complexes basés sur une organisation horizontale et verticale de peuplements d'arbres qui, le plus souvent, n'appartiennent ni à la même espèce ni à la même génération. Cette organisation s'étage entre le sol et la surface de la canopée qui représente une fine couche de végétation, ondulante de proche en proche, et qui sépare d'un côté le sous-bois ombragé et tamponné, et de l'autre le milieu extérieur soumis à un fort ensoleillement. Les espèces qui déploient leur couronne dans le sous-bois doivent tolérer le contexte sombre et humide tandis que celles de la canopée doivent tolérer le contexte lumineux et aride. C'est ainsi que pour rejoindre la surface de la canopée, un arbre devra soit profiter d'une trouée soit être en mesure de progresser verticalement dans la structure forestière, en ajustant à la fois sa morphologie et sa tolérance à l'ombrage au cours de son ontogénèse. Ainsi l'ontogénèse des arbres forestiers s'accompagne d'un compromis entre la croissance verticale de la tige, pour atteindre la couche la plus ensoleillée de la végétation, et l'expansion horizontale de la couronne pour maximiser l'interception de la lumière. Les peuplements denses favorisent davantage le développement vertical (Montgomery et Chazdon 2001 ; Osunkoya et al. 2007 ; Bohlman et Pacala 2012), tandis que la disponibilité de lumière et les espaces vides latéraux favorisent l'expansion horizontale de la couronne. À l'inverse, les interactions mécaniques entre les arbres d'un tel peuplement limitent l'expansion latérale de la couronne, notamment via une abrasion mécanique entre les branches en mouvement, ce qui est illustré par les concepts de " volume d'exclusion " (Alexandre, 1982) lorsqu'il s'agit de l'encombrement vertical du sous-bois, ou de " timidité de la couronne ", lorsqu'il s'agit de l'encombrement horizontal de la canopée (Jacobs 1955 ; Putz et al. 1984). Les stratégies des arbres pour l'allocation des ressources disponibles sont donc principalement motivées par la concurrence pour l'espace (Hajek et al. 2015) et la lumière (Banin et al. 2012 ; Lines et al. 2012), processus qui dépendent principalement de la position de la couronne dans la structure 3D du peuplement forestier. Cette expansion de la surface photosynthétique est associée à l'épaississement de la base de la tige nécessaire au support

mécanique, au détriment de la croissance verticale de la tige (Sterck et Bongers 2001 ; King 1996 ; Yamada 2005).

La relation allométrique qui lie l'expansion de la couronne à celle du diamètre de l'arbre permet donc de poser l'hypothèse générale que l'organisation de la canopée, notamment la taille et la fréquence de la couronne des arbres, reflète une partie de la structure et de la productivité du peuplement forestier (Mäkelä et Valentine 2006 ; Coomes et al. 2012 ; Attocchi et Skovgaard 2015 ; Muller-Landau et al. 2006) et de la dynamique des peuplements (Moravie et al. 1999 ; King 2005 ; Muller-Landau et al. 2006). Ces relations allométriques sont donc d'une importance toute particulière pour les études qui visent à évaluer l'organisation des peuplements forestiers à l'échelle du paysage au travers d'observations aériennes ou satellitaires. Pourtant, la plupart des modèles de structure forestière et de dynamique reposent sur les relations allométriques qui lient le diamètre des arbres à hauteur de poitrine (DBH, Diameter at Breast Height) à leur hauteur (e.g. Kohyama et al. 2003 ; Feldpausch et al. 2012) ; les données relatives à l'expansion horizontale des couronnes d'arbres de la canopée ont été plus rarement utilisées, même si leur prise en compte est croissante dans la modélisation de la dynamique de la structure (Harja et al. 2012 ; Bohlman et Pacala 2012 ; Taubert et al. 2015 ; Farrior et al. 2016). Pour la prédiction de la biomasse aérienne des arbres individuels, l'ajout des métriques de la couronne dans ces modèles allométriques améliore grandement la pertinence de la prédiction, particulièrement dans le cas des grands arbres (Goodman et al. 2014 ; Ploton et al. 2016). Les corrélations observées entre les mesures des couronnes d'arbres de la canopée (calculées ou approchées à partir des données de télédétection) et les paramètres structuraux des peuplements (mesurés sur le terrain) confirment l'hypothèse d'une relation allométrique assez stable entre les dimensions de la couronne et celle du tronc (Read et al. 2003 ; Couteron et al. 2005 ; Broadbent et al. 2008). La télédétection par satellites, combinée à des mesures acquises au sol, peut donc s'avérer être un outil clé pour l'estimation de la couverture et de la structure des forêts.

1.3 Contribution de la télédétection pour l'estimation de la structure des forêts

Compte tenu de l'étendue des forêts tropicales, des limitations d'accès (Gibbs et al. 2007), et de la complexité structurale qui les caractérise (Hallé et al. 1978), les méthodes de télédétection sont

depuis longtemps perçues comme des outils essentiels pour évaluer la structure et la biomasse des forêts tropicales et suivre leurs variations dans l'espace et dans le temps (Patenaude et al. 2005, DeFries et al. 2007). Cependant, bien que la déforestation stricto sensu (i.e. la perte de couvert forestier) soit assez facile à mesurer et à cartographier en utilisant une variété de types d'images et de méthodes (Achard et al. 2010), la dégradation des forêts (i.e. le changement du couvert forestier et des stocks de carbone) est beaucoup plus difficile à surveiller car elle est encore entravée par des limites techniques dans les tropiques (DeFries et al. 2007 ; Herold et al. 2011 ; Couteron et al. 2012). Le suivi de la dégradation est plus difficile sur le plan technique que la surveillance de la déforestation. Les différences de réflectance entre les forêts naturelles ou peu affectées et les forêts dégradées sont plus subtiles que celles existant entre les patches de déboisement et de forêt dégradée. Ceci résulte du fait que la déforestation représente une suppression, souvent brutale, de l'essentiel de la biomasse ligneuse, alors que la dégradation est fréquemment une suppression progressive de cette dernière. Compte tenu de la forte biomasse pouvant être atteinte dans les forêts tropicales, la gamme de biomasse subsistant dans les forêts peu ou moyennement dégradées reste au-dessus des seuils de saturation de la plupart des signaux physiques actuellement disponibles au travers de l'observation satellitaire. Cet effet de saturation se manifeste particulièrement sur des images pour lesquelles la résolution spatiale (taille du pixel) peut être qualifiée de haute (par exemple pixels de 5 à 30 m) à moyenne (pixels de 100 à 300 m). Les pixels de cette taille montrent une faible variabilité du signal au-dessus d'un certain niveau de couvert ou de biomasse. Ceci est observé pour la réflectance des images optiques comme pour la rétrodiffusion des images radar. Pour ces dernières, la saturation est toujours présente, même si elle dépend de la " bande " de fréquences utilisées (Woodhouse 2014). Aussi, les méthodes de surveillance de la dégradation par télédétection sont loin d'être aussi bien établies que pour le suivi de la déforestation. La question du suivi et de la cartographie de la dégradation est étroitement liée à celle de la cartographie des variations de structure forestière dans l'espace et dans le temps. Cette question se pose particulièrement dans les paysages tropicaux en mosaïques complexes (Mertz et al. 2012), tels qu'observés en Nouvelle-Calédonie.

La disponibilité accrue d'images optiques de haute à très haute résolution spatiale, fournies par des satellites tels que GeoEye, Ikonos, Orbview, Quickbird, Pléiades (pixels de 1 m ou moins) et

même Spot 6 / 7 ou RapidEye (tailles de pixels effectives de 2 à 5 m), a ouvert de nouvelles voies pour surveiller directement les propriétés importantes de la végétation telles que la biomasse aérienne et le couvert (Asner et al. 2014 ; Barbosa et al. 2014). En effet, une résolution spatiale accrue permet de se détacher d'une classification pixels par pixels pour aller vers des schémas fondés sur l'analyse des propriétés texturales des images au travers d'ensembles de pixels adjacents, correspondant à des échelles faisant sens par rapport aux propriétés et caractéristiques végétales étudiées.

Dans le cas spécifique des territoires forestiers, les images à haute et très haute résolution spatiale (THR, entre 0,5 et 5 m de résolution) ont considérablement amélioré le potentiel d'analyse de la texture des images de la canopée (Wulder et al. 1998 ; Couteron et al. 2005 ; Frazer et al. 2005 ; Malhi et Roman-Cuesta 2008). Cette texture est basée sur le contraste entre les couronnes éclairées et ombragées, qui augmente avec la finesse de la résolution spatiale de l'image. Ceci explique pourquoi, dans les images THR, la forêt tropicale n'apparaît plus comme une couche homogène continue, comme c'est le cas avec les images à résolution haute à moyenne (pixel supérieure à 5 mètres). La THR a ainsi permis de fournir des données quantitatives sur la distribution de taille des couronnes et des espaces inter-couronnes (Couteron et al. 2005 ; Frazer et al. 2005 ; Malhi et Roman-Cuesta 2008 ; Palace et al. 2008).

Ces images THR peuvent également fournir des informations indirectes sur les processus écologiques qui façonnent la dynamique de la végétation, à partir de l'analyse de la texture de la canopée. Le déploiement d'une impressionnante flotte de capteurs satellitaires, la disponibilité et l'accessibilité des images (largement disponibles à des coûts abordables ou même gratuitement dans certaines régions du Monde grâce à Google Earth®) ainsi que le recul temporel et la couverture spatiale permise par ces archives d'images de volume croissant, ouvrent de grandes possibilités pour l'étude des variations spatio-temporelles des couverts forestiers. En outre, l'analyse de la texture des images satellitaires de la canopée peut fournir une interprétation semi-automatique, analogue à l'interprétation visuelle des photographies aériennes, largement pratiquée en foresterie depuis les années 1950 (Barbier et al. 2012 ; Couteron et al. 2012). Il existe ainsi un grand potentiel pour quantifier les changements de structure et de biomasse à travers le temps, en utilisant des séries

historiques de photographies aériennes numérisées, qui se sont révélées utiles dans le passé pour cartographier de vastes étendues de forêts inexplorées (Le Touzey 1968 ; Richards 1996).

1.4 La Nouvelle-Calédonie, le site d'étude

Bien que les changements globaux soient un phénomène planétaire, toutes les régions du monde ne sont pas soumises aux mêmes impacts, et ne présentent pas les mêmes enjeux de conservation. En effet, la biodiversité et l'importance des menaces qui pèsent sur elle ne sont pas également réparties dans le monde. Les régions biogéographiques peuvent montrer une originalité taxonomique et phylogéographique particulièrement fortes, par exemple dans îles océaniques (Harter et al. 2015). Ainsi, certaines zones comme la Nouvelle-Calédonie, qui fait partie des dix premiers points chauds de diversité ou " hotspots " – zones présentant à la fois des concentrations d'espèces, des taux d'endémismes et des degrés de menace exceptionnels – décrits par Myers (1988), comme priorités pour la conservation de la biodiversité terrestre, présentent des enjeux majeurs. Comprendre les facteurs qui régissent la composition, la structure et la dynamique des forêts tropicales de la Nouvelle-Calédonie est essentiel pour la gestion et la conservation des habitats et pour anticiper les conséquences des changements climatiques comme anthropiques.

1.4.1 Géographie

La Nouvelle-Calédonie est un archipel de 18500 km² situé dans le sud-ouest du Pacifique juste au-dessus du tropique du Capricorne (17-23°S, 162-169°E), à 1500 km à l'est de l'Australie et 2000 km au nord de la Nouvelle-Zélande. L'archipel est constitué d'une île principale, la Grande Terre (16500 km²), et de petites Iles (Figure 1.1). La Grande Terre, orientée du nord-ouest au sud-est, mesure environ 50 km de large et 400 km de long. Les Iles Loyautés se composent de trois îles principales, situées à environ 100 km à l'est de la Grande Terre. Du Nord au Sud, les Iles Loyauté s'étendent parallèlement à la Grande Terre depuis Ouvéa (132 km²), Lifou (1207 km²) et Maré (642 km²). Les autres îles, avec des surfaces plus restreintes, sont Belep et l'Île des Pins, situées respectivement au Nord et au Sud de la Grande Terre.

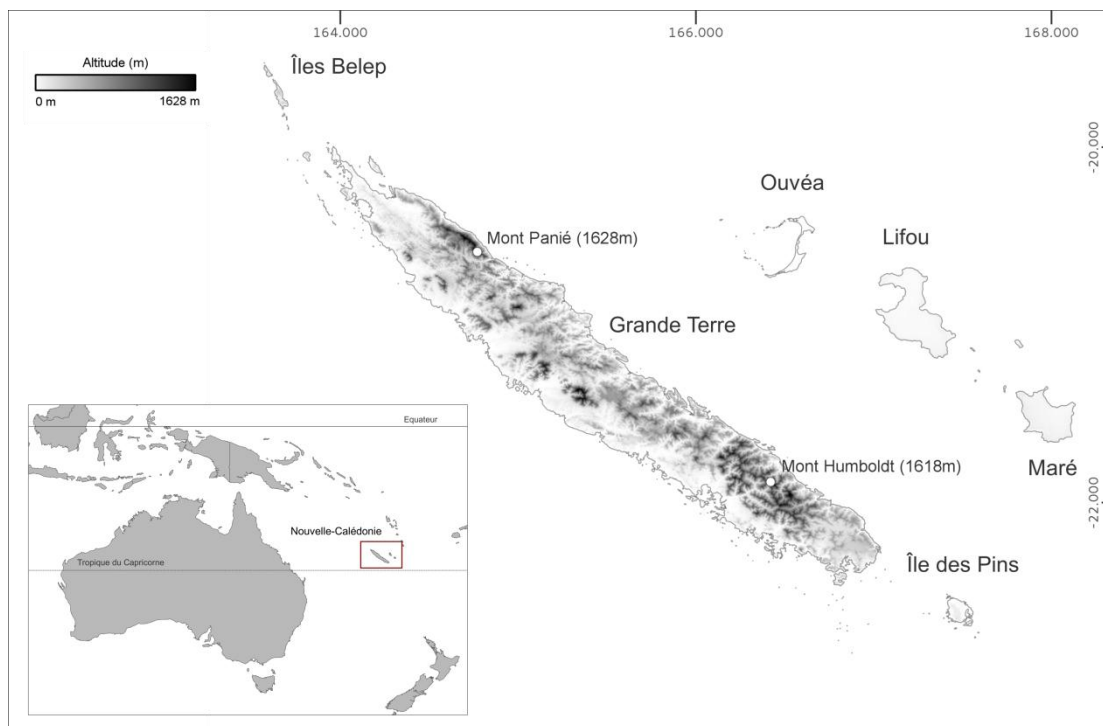


Figure 1.1 : Localisation géographique de la Nouvelle-Calédonie et présentation des îles de l'archipel.

1.4.2 Orographie et Géologie

La Grande Terre est traversée sur toute sa longueur par une chaîne de montagnes, dont les points culminants s'élèvent à 1628 m dans le nord (Mont Panié) et 1618 m dans le sud (Mont Humboldt) (Bonvallet 2012). La chaîne de montagnes est plus proche de la côte est de la Grande Terre, constituant une frontière géographique entre la côte escarpée et montagneuse à l'est, et les grandes plaines côtières de la côte ouest. Certains massifs isolés présentant plusieurs sommets de plus de 800 m sont également situés sur la côte nord-ouest (Bonvallet 2012). Les plus hautes altitudes des autres îles de l'archipel de Nouvelle-Calédonie ne dépassent pas 300 m. Trois principaux types de substrats géologiques existent en Nouvelle-Calédonie (Fritsch 2012): 1) des substrats ultramafiques (UM) couvrant le tiers sud de la Grande Terre et quelques massifs isolés le long de la côte nord-ouest, 2) des substrats dérivés de roches volcano-sédimentaires (non-UM) couvrant les deux tiers de la Grande Terre et situés principalement dans la partie nord de l'île, et 3) des substrats calcaires, qui sont le type le moins représenté, se situent principalement sur les îles Loyauté (Figure 1.2).

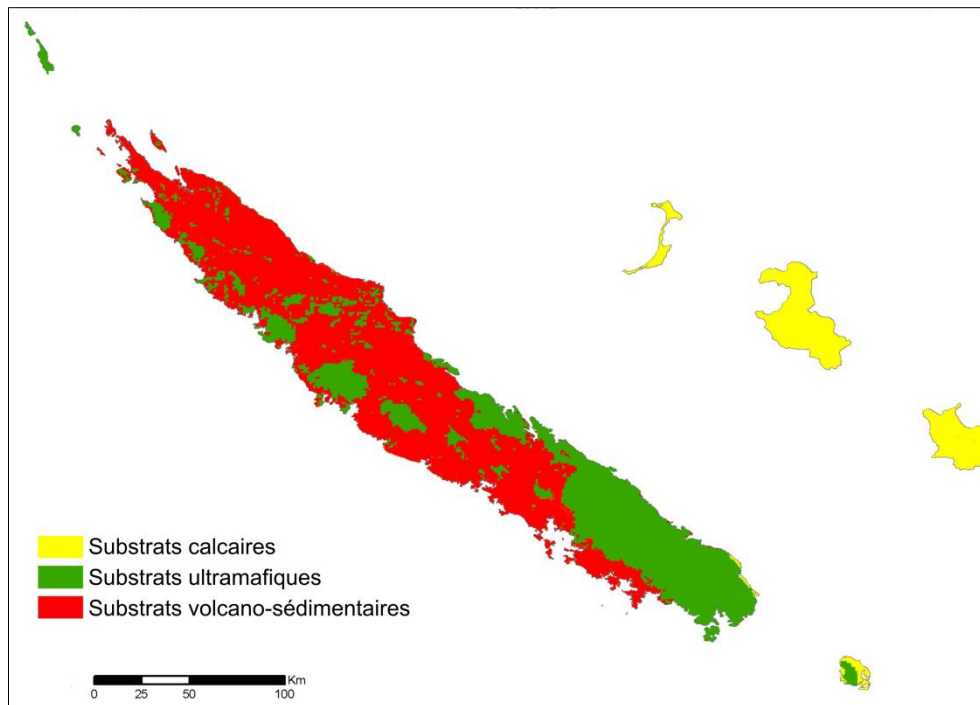


Figure 1.2 : Carte de la répartition des substrats en Nouvelle-Calédonie.

1.4.3 Climat

La Nouvelle-Calédonie est caractérisée par un climat subtropical humide offrant une saison froide et sèche prononcée de Mai à Octobre et une saison chaude et pluvieuse de Novembre à Avril (Maitrepierre 2012). L'alizé est le régime de vent dominant toute l'année en Nouvelle-Calédonie. Son orientation est comprise entre les secteurs 80° (Est-Nord-Est) et 140° (Sud-Est) (Maitrepierre, 2012). La conjugaison d'une topographie complexe et de l'orientation privilégiée des vents engendre, sur la Grande Terre, des précipitations annuelles moyennes qui varient de 800 mm le long des plaines côtières de la côte ouest à 4500 mm sur les pentes orientales de la chaîne de montagnes (Météo-France 2007). La température annuelle moyenne dans les basses terres se situe entre 27 et 30 ° C ; elle est également influencée par la topographie avec une diminution d'environ 0,6 ° C tous les 100 m d'altitude (Maitrepierre 2012). Enfin, le territoire est fréquemment soumis à des cyclones et des tempêtes tropicales : 30 cyclones ont été enregistrés en Nouvelle-Calédonie entre 1975 et 2014 (Météo France).

1.4.4 Une exceptionnelle biodiversité

La Nouvelle-Calédonie est particulièrement reconnue pour la richesse de sa flore qui comprend à ce jour 3371 espèces de plantes vasculaires inventoriées, dont 91% d'angiospermes avec 3100 espèces (Morat et al. 2012). Les familles d'Angiospermes les plus diversifiées sont les Myrtaceae et les Rubiaceae ; les trois genres les plus riches en espèces sont *Phyllanthus* L. (116 sp.), *Psychotria* L. (81 sp.), et *Syzygium* Gaertn. (70 sp.). Les gymnospermes sont également représentés par une grande richesse spécifique avec 46 espèces endémiques (Jaffré et al. 1994). La flore de Nouvelle-Calédonie est aussi très originale de par ses taux d'endémisme exceptionnels : 74,4 % pour l'ensemble de la flore (3ème rang mondial) et 77,8 % pour les angiospermes (Morat et al. 2012). Les taux d'endémisme atteignent même 87,4 % et 92,1 % pour la flore des angiospermes des forêts denses humides et des maquis et jusqu'à 94% pour les arbres forestiers (Birnbaum et al. 2015).

L'originalité de la flore néo-calédonienne ne se limite pas à son fort taux d'endémisme. En effet, elle comprend notamment de nombreuses plantes primitives telles que *Amborella trichopoda*, unique représentant actuel des Amborellaceae, famille endémique de la Nouvelle-Calédonie. Il s'agit du taxon le plus basal de l'arbre phylogénétique des angiospermes (Jansen et al. 2007 ; Soltis et al. 2000). La Nouvelle-Calédonie abrite aussi une grande variété de conifères (Jaffré et al. 2010) tels que les Araucaria (dont l'emblématique pin colonnaire, *A. columnaris*) et les *Agathis* ou "kaoris" de la famille des Araucariaceae, ou encore la seule espèce de gymnosperme parasite connue au monde, *Parasitaxus usta* (Podocarpaceae). Ainsi de par l'exceptionnelle diversité de la flore néo-calédonienne, et du taux élevé de perte des habitats, la Nouvelle-Calédonie est considérée comme l'un des principaux " hotspots " mondiaux pour la conservation de la biodiversité (Myers et al. 2000).

La particularité et la richesse de sa flore ajoutée à l'histoire géologique complexe de la Nouvelle-Calédonie, font de cet territoire un véritable " laboratoire " pour les taxonomistes et les évolutionnistes (Murienne 2009). La Nouvelle-Calédonie a une histoire géologique particulière puisque d'après Cluzel et al. (2001; 2012) et Pelletier (2006), le bassin de la Nouvelle-Calédonie, originellement accolé à l'Australie, s'est séparé du Gondwana et a dérivé durant le Crétacé (entre 120 et 80 Ma), puis il a été submergé par la croûte océanique, probablement entièrement, durant le

Paléocène et le début de l'Eocène (entre 62 et 50 Ma). Lors de ce passage sous la croûte terrestre, l'ajout de terranes ultramafiques s'est produit. Enfin il a ré-émergé entre l'Eocène Moyen et Supérieur (entre 50 et 34 Ma), sous l'action des forces orogéniques qui ont poussé la masse continentale de Nouvelle-Calédonie. Les terranes ultramafiques accrétés précédemment sur le bassin de la Nouvelle-Calédonie ont émergé avec celui-ci, ce qui explique l'origine du substrat ultramafique observé aujourd'hui sur la Grande Terre. Ainsi différentes hypothèses ont été émises pour expliquer les origines, la diversification et l'évolution de la flore néo-calédonienne (Grandcolas et al. 2008 ; Pillon 2008 ; Espeland et Murienne 2011 ; Pelletier 2006).

1.4.5 Les grandes formations végétales

Cette exceptionnelle biodiversité est portée par une mosaïque d'écosystèmes déterminée par la combinaison des différents types de substrats, des gradients de précipitations, de la topographie et des perturbations des différentes activités humaines (Jaffré 1993; Jaffré et al. 2009; Jaffré et Veillon 1994). Les types de végétations ont été définis par Jaffré (2012) : (1) les formations palustres ou marécageuses, (2) les forêts denses humides de basse et moyenne altitudes sur roches ultramafiques, (3) les forêts denses humides de basse et moyenne altitudes sur roches volcano-sédimentaires, (4) les forêts denses humides et maquis d'altitudes, (5) les forêts denses humides sur roches calcaires, (6) les forêts sèches ou sclérophylles, (7) les maquis de basse et moyenne altitudes sur roches siliceuses, (8) les maquis sur roches ultramafiques (ou " maquis miniers ") de basse et moyenne altitudes, (9) les savanes et fourrés secondaires (anthropiques), et (10) les mangroves et les végétations basses des zones salées (Figure 1.3).

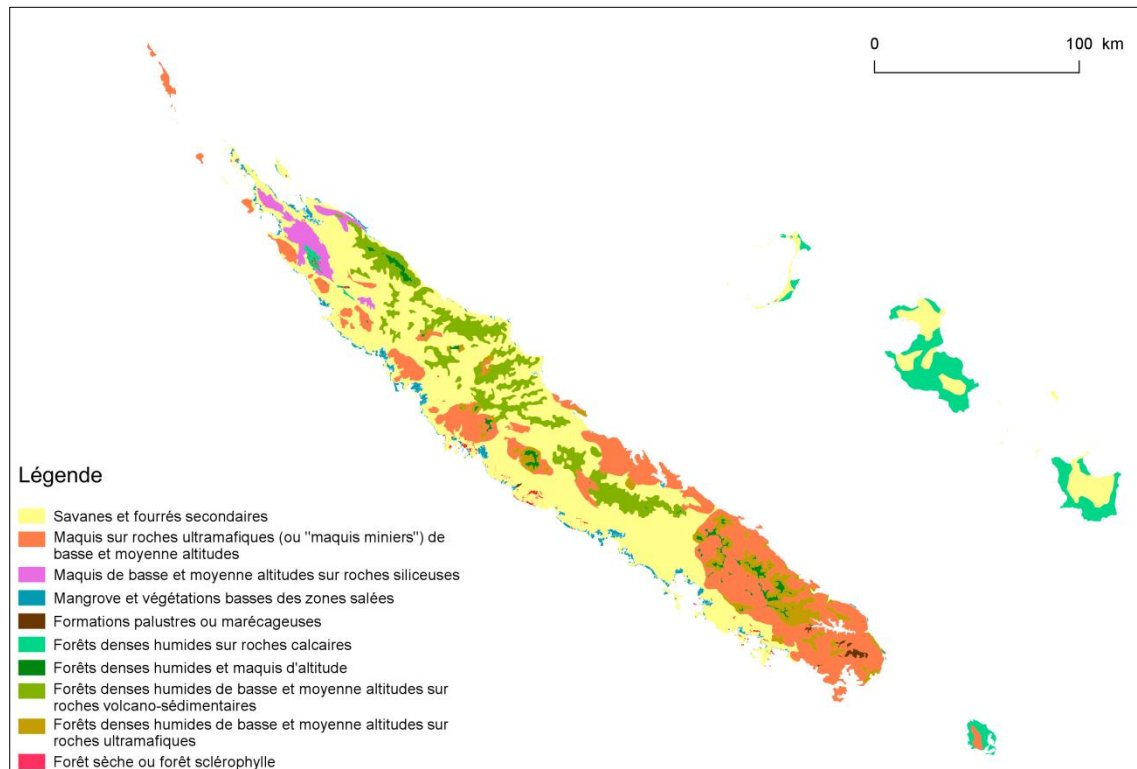


Figure 1.3 : Carte de la végétation de la Nouvelle-Calédonie (modifiée de l'Atlas de Nouvelle-Calédonie (2012)).

1.4.6 Les différentes formations forestières et les dynamiques associées

Comme nous l'avons évoqué précédemment, différents types de formations forestières sont distingués en Nouvelle-Calédonie en fonction de la quantité de précipitation et du substrat sur lequel elles poussent. Ainsi on distingue : (i) les forêts sèches ou forêts sclérophylles (50 km²), situées en dessous de 300 m d'altitude sur substrats volcano-sédimentaires dans les zones recevant moins de 1000 mm de précipitations par an, (ii) les forêts denses humides sur substrats volcano-sédimentaires (1800 km²), (iii) les forêts denses humides sur substrats ultramafiques (1100 km²) et (iv) les forêts denses humides sur substrats calcaires (900 km²).

La forêt dense humide est la formation végétale la plus riche avec plus de 2000 espèces de plantes vasculaires indigènes, et couvre 3800 km² du territoire. Une étude récente analysant la distribution de 702 espèces d'arbres des forêts denses humides a montré que la répartition spatiale des espèces était fortement agrégée et que la plupart des espèces d'arbres de la forêt tropicale sont

susceptibles d'avoir une tolérance environnementale élevée (Birnbaum et al. 2015). En effet, 56% des espèces d'arbres sont ubiquistes à l'égard des substrats géologiques et sont distribuées sur de larges gammes d'altitude (en moyenne 891 ± 332 m) et de précipitations (en moyenne $2,2 \pm 0,8$ m/an). Toutefois, si la majorité des espèces semblent peu sensibles au type de substrat, certaines espèces végétales sont endémiques d'un seul substrat. En ce sens, les espèces d'arbres de Nouvelle-Calédonie peuvent être classées en trois groupes édaphiques correspondant à : spécialistes UM, spécialistes non-UM, et non spécialistes du substrat (Ibanez et al. 2014). De plus, il a été montré que les forêts denses humides néo-calédoniennes étaient caractérisées par une densité de tiges et une aire basale élevées (Ibanez et al. 2014).

Sur l'île principale de la Nouvelle-Calédonie (la Grande Terre), les formations secondaires (anthropiques) associées aux forêts sèches et aux forêts denses humides sur substrats volcano-sédimentaires sont principalement les savanes et les fourrés secondaires qui recouvrent plus de 35 % du territoire (6000 km^2). De la même façon, les formations secondaires associées aux forêts denses humides sur substrats ultramafiques sont les formations " para-forestières " (e.g. formations à *Gymnostoma deplancheanum*) et les maquis (4600 km^2).

De par leurs originalités, les maquis et les forêts denses humides sur substrats ultramafiques ainsi que leurs dynamiques liées aux incendies sont de loin les formations les plus étudiées en Nouvelle-Calédonie (Enright et al. 1999, 2001; McCoy et al. 1999 ; Perry et Enright 2002a ; b ; Perry et al. 2001 ; Rigg et al. 2002). Les forêts sèches, formations les plus menacées à l'échelle mondiale (Wright et Muller-Landau 2006a) et à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie (Gillespie et Jaffré 2003), ont aussi fait l'objet de quelques études notamment à travers le développement du programme d'étude des forêts sèches (<http://www.cen.nc/foret-seche/presentation>). Cependant peu de publications existent à notre connaissance sur leurs dynamiques (Bocquet et al. 2007).

Les forêts denses humides sur substrats volcano-sédimentaires sont fragmentées par les savanes. Les dynamiques entre les savanes et les forêts denses humides en Nouvelle-Calédonie ont été étudiées par T. Ibanez (2012). L'étude de la dynamique spatio-temporelle des frontières entre savane et forêt a montré que différentes phases peuvent alterner dans cette dynamique, y compris les phases stables où la frontière ne bouge pas, et des phases instables décrites par des dynamiques de

progression ou de régression entre forêts denses humides et savanes (Ibanez et al. 2013b). Les variations du régime des incendies, résultat des interactions entre le climat, l'utilisation du feu par l'homme et la végétation dirigent ces dynamiques.

1.5 Les perturbations anthropiques sur les écosystèmes végétaux néo-calédoniens

Les paysages actuels sont en partie le résultat d'une anthropisation relativement récente. Afin de mieux comprendre la répartition et la dynamique des écosystèmes actuels, il est important de connaître leurs histoires et celle des perturbations anthropiques qui ont causé leurs évolutions. Les enregistrements paléo-écologiques (Hope et Pask 1998 ; Stevenson 2004) et l'étude de la biogéographie des formations naturelles (Jaffré et al. 1998) montrent que la végétation néo-calédonienne a considérablement été modifiée depuis l'installation de l'Homme sur l'archipel il y a environ 3500 ans. Selon Jaffré et al. (1998), plus de la moitié de la surface des formations naturelles néo-calédoniennes a disparu. Toutefois, cette dernière estimation devrait certainement être revue à la hausse aujourd'hui.

Même si les enregistrements paléo-écologiques montrent que les incendies naturels (déclenchés par la foudre) semblent avoir existé bien avant l'arrivée de l'Homme, leur fréquence a considérablement augmenté à partir de l'établissement des Mélanésiens sur l'île (Hope et Pask 1998 ; Stevenson 2004 ; Wirrmann et al. 2006). Avec l'arrivée des premiers Européens (découverte de l'île par James Cook en 1774) et surtout depuis la colonisation française de l'île (1850), la modification du paysage s'est fortement accélérée, d'une part à cause de l'augmentation de la fréquence des incendies, vraisemblablement utilisés pour ouvrir le milieu, et d'autre part à cause de l'exploitation des ressources naturelles, et l'introduction d'espèces invasives.

L'exploitation des forêts a été développée par l'administration pénitentiaire avec l'arrivée des premiers bagnards (Sebert 1874). Elle a été extrêmement destructive dans la partie sud du territoire entre 1867-1911. Par la suite, la Société Forestière Calédonienne a exporté du bois vers l'Australie et la Nouvelle Zélande jusqu'en 1939. Cependant, cette exploitation difficile et peu rentable restera faible par la suite (Sarlin 1954). En outre, l'augmentation de la population liée à la colonisation a aussi été à l'origine d'une grande ouverture du milieu. Elle est certainement responsable de la destruction des

forêts sèches, remplacées par des prairies ou des pâturages pour l'élevage extensif de bovins (aujourd'hui encore très répandu) et des savanes (Sarlin 1954; Virot 1956). Ces formations couvrent aujourd'hui la majeure partie de la côte ouest de la Nouvelle-Calédonie alors que les forêts sèches n'occupent que 1 % de leur surface originelle (Gillespie et Jaffré 2003).

La découverte du nickel dans les sous-sols calédoniens, par Jules Garnier en 1864, et son exploitation a profondément modifié les paysages sur les sols métallifères. La prospection, l'exploitation à ciel ouvert et l'utilisation des incendies pour ouvrir le milieu sont certainement en grande partie à l'origine de la réduction et de la fragmentation des forêts denses humides et des maquis sur substrats ultramafiques. La Nouvelle-Calédonie détient entre 20 et 30 % des réserves mondiales en nickel et l'industrie minière est la première ressource économique du pays. Malgré la crise internationale du nickel qui a ralenti l'exploitation du minerai sur le territoire depuis quelques années, une reprise de l'exploitation est attendue.

Enfin, l'introduction d'espèces invasives végétales et animales, souvent nuisibles, constitue également une grande perturbation d'origine anthropique. Les îles tropicales sont particulièrement vulnérables à ces introductions (Denslow 2003 ; Taylor et Kumar 2016). En Nouvelle-Calédonie, l'introduction d'espèces invasives a débuté dès l'arrivée des Mélanésiens mais s'est surtout accélérée lors de la colonisation européenne, notamment depuis les années 1950 (Gargominy et al. 1996). Un récent rapport porte au nombre de 200 le nombre de taxons végétaux, invasifs (e.g. *Leucaena leucocephala*, *Lantana camara*, *Melinis minutiflora* ou *Pinus caribaea* var. *hondurensis*) ou qui le sont potentiellement (Hequet et al. 2009). Parmi les espèces animales les plus répandues et les plus nuisibles, on trouve les rats (*Rattus spp.*), le cochon (*Sus scrofa*) et le cerf rusa (*Cervus timorensis russa*) (De Garine-Wichatitsky et al. 2005 ; Beauvais et al. 2006 ; Duron et al. 2014). L'impact des espèces invasives est multiple, à la fois direct par la compétition avec les communautés d'espèces autochtones et la prédation (e.g. De Garine-Wichatitsky et al. 2005 ; Denslow et al. 2006 ; Sax et Gaines 2008), et indirect avec, par exemple, la modification des régimes d'incendies (e.g. Hoffmann et al. 2004 ; Silverio et al. 2013). Néanmoins, bien que la présence d'espèces exotiques ait été relevée (Hequet 2009), le sous bois des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie semble relativement

épargné par rapport aux forêts d'autres îles tropicales tels que Hawaï, Tahiti et la Réunion (Pattison et al. 1998 ; Baret et al. 2006 ; Pouteau et al. 2011a).

1.6 Les forêts denses humides néo-calédoniennes

1.6.1 La répartition des forêts denses humides

Trois cartographies des forêts denses humides existent. La cartographie de la végétation de la Nouvelle-Calédonie au 1/ 1 600 000ème a été réalisée par l'Institut de Recherche et de Développement (IRD) dans le cadre de la réalisation de l'atlas de la Nouvelle-Calédonie (Jaffré et al. 2012). Cette cartographie a été produite par interprétation visuelle des photographies aériennes et des observations acquises depuis le sol. Les forêts denses humides ont été cartographiées sur l'ensemble du territoire, selon quatre modalités qui combinent le substrat et l'altitude : les forêts denses humides de basse et moyenne altitudes sur roches ultramafiques, les forêts denses humides de basse et moyenne altitudes sur roches volcano-sédimentaires, les forêts denses humides d'altitudes et les forêts denses humides sur roches calcaires. La répartition des forêts denses humides issue de cette cartographie est représentée sur la figure 1.4. Cette cartographie a évalué l'étendue des forêts denses humides (toutes classes confondues) comme étant de près de 4500 km². Si la cartographie des forêts humides réalisée au 1/ 1 600 000ème offre une vision relativement réaliste des grands ensembles forestiers, elle omet néanmoins nombre de petits fragments forestiers logés dans les talwegs de basse et moyenne altitude.



Figure 1.4 : En haut: cartographie des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie (1/ 1 600 000ème), en bas: cartographie des forêts denses humides de la Province Nord (1/ 30 000ème)

La cartographie des forêts denses humides au 1/ 30 000ème délimite les forêts sur substrat volcano-sédimentaires de la Province Nord (Figure 1.4). Elle a été réalisée par l'équipe AMAP/IAC dans le cadre du partenariat pluri-annuel établi avec la Province Nord. Cette cartographie a été produite par interprétation visuelle de photographies aériennes et par des phases de validation réalisées grâce à des observations acquises depuis le sol ou lors de survols rapprochés. Les forêts ont été

définies selon trois classes: " la forêt dense humide ", la " forêt en mutation naturelle " et la " forêt en mutation envahissante ". Ces trois classes ont été définies selon le grain de la canopée comme expliqué ci-après. Les forêts denses humides présentent un grain de canopée irrégulier, en opposition au grain plus lisse et homogène des formations secondaires arbustives, telles que les maquis et les savanes. La forêt en mutation naturelle et la forêt en mutation envahissante sont des sous-ensembles inscrits dans un processus dynamique qui rassemblent les forêts les plus perturbées, dans lesquelles le grain de la canopée est marqué par une homogénéité plus élevée souvent liée à la dominance d'une seule espèce. Ces forêts se localisent principalement aux basses et moyennes altitudes, à l'interface entre la forêt humide et les formations secondaires telles que les savanes, les maquis ou les fourrés. Elles constituent des formations temporaires faisant suite à des perturbations plus ou moins récentes. Cependant, le sens de cette dynamique (progression ou régression) est difficilement perceptible par l'interprétation d'une seule image, sans information multi-temporelle. Les deux types de forêt en mutation ont été identifiés en fonction de l'espèce qui domine dans la canopée : les forêts en mutation naturelle sont dominées par des espèces indigènes telles que le niaouli (*Melaleuca quinquenervia*) ou le Gaiac (*Acacia spirorbis*) ; les forêts en mutation envahissante sont dominées par des espèces introduites présentant un caractère envahissant telles que le pin des Caraïbes (*Pinus caribaea*) ou le falcataire des Moluques (*Falcataria moluccana*).

La cartographie des forêts denses humides au 1/ 30 000ème a évalué l'étendue du couvert forestier de la Province Nord comme étant de près de 2890 km², soit plus de 30% de la surface totale de la Province. A titre de comparaison, cette valeur représente 830 km² de plus que la précédente carte des forêts réalisée au 1/ 1 600 000ème. Les forêts en mutation représentent un peu plus de 20% de la surface des forêts cartographiées au 1/ 30 000ème, dont 430 km² de forêts en mutation naturelle et 160 km² de forêts en mutation envahissante.

La cartographie des forêts denses humides de la Province Nord au 1/ 3000ème est actuellement en cours de réalisation par l'équipe AMAP/IAC dans le cadre du partenariat pluri-annuel établi avec la Province Nord. Cette cartographie est produite par interprétation visuelle des photographies aériennes. Elle traite les forêts denses humides, formées d'un couvert arboré plus ou moins continu et composé d'un assemblage de couronnes d'arbres contigües. Du fait de la diversité des

espèces et de la taille des arbres de canopée, ces forêts présentent un grain de canopée irrégulier. L'objectif de cette cartographie à très haute résolution est de mieux prendre en compte l'importance des forêts de talweg, compte tenu de leur rôle dans la connectivité spatiale des fragments forestiers.

1.6.2 Historique des classifications de la végétation

L'étude de la flore néo-calédonienne par les européens a commencé dès la découverte de l'île par James Cook en 1774, quand les premiers spécimens de plantes ont été collectés par J. R. Forster et J. G. A. Forster (Morat 1993). Dès lors, la connaissance de la flore néo-calédonienne n'a cessé de progresser grâce aux travaux des nombreux botanistes qui se sont succédés sur le territoire. Ensemble, X. Montrouzier, E. Vieillard, E. Deplanche, J. A. I. Pancher, H. Sebert et B. Balansa constituent à la fin du XIXème siècle, le socle d'une collection importante qui ne cessera de grandir. Ces travaux préliminaires de taxonomie ont donné naissance à des essais de typologies des milieux axées sur les différences de composition floristique expliquées en partie par l'influence de la pluviométrie, de l'altitude, des sols ou encore de la phytogéographie. A l'échelle de la Grande Terre, plusieurs typologies ont été dressées parmi lesquelles nous pouvons citer :

- **Bernard (1895)** distingue six régions végétales : la flore littorale océanienne, les formations serpentineuses, les formations à Niaouli, la forêt tropicale inférieure, la forêt tropicale moyenne comprise entre 900 et 1000m d'altitude et la forêt tropicale supérieure à 1000m d'altitude.
- **Virot (1951)** retient six classes : une zone littorale à mangrove, une zone située avant les contreforts montagneux occupée par des bois littoraux ou des savanes à Niaouli, les galeries forestières inférieures, la forêt moyenne comprise entre 800 et 900 m, la forêt supérieure comprise entre 900 et 1500 m et le maquis des sommets situé au-delà de 1500m.
- **Virot (1956)** propose une classification hiérarchique dans laquelle il distingue premièrement les formations halophiles des formations non halophiles et dans cette dernière il distingue ensuite les formations herbacées, arbustives et forestières. Enfin, il définit six classes au sein des formations forestières: les forêts hygrophiles ripicoles, les forêts photophiles paludicoles,

les forêts vallicoles-mésophiles, les forêts ombrophiles, les forêts oro-néphéliques et les forêts photo-xérophiles.

- **Schmid (1979)** effectue une classification générale des écosystèmes forestiers Mélanésiens et distingue parmi les principaux types de groupements forestiers : les formations sur terrain ultrabasique (qu'il divise en forêts claires et autres forêts), les forêts sur terrain métamorphique ou sédimentaire (non calcaire), les forêts sur terrain calcaire et les formations littorales.
- **Morat et al. (1981)** définissent 4 grandes catégories de végétation autochtone : les mangroves, la végétation palustre ou marécageuse, les maquis et les forêts. Puis ils distinguent quatre classes de forêts: la forêt dense humide sempervirente de basse et moyenne altitude, la forêt dense humide sempervirente d'altitude, la forêt sempervirente sur calcaire et la forêt sclérophylle.
- **Hoff (1983)** s'appuie sur une étude phytosociologique et dégage 20 groupements végétaux dont 16 groupes appartenant au domaine forestier : la forêt sur calcaire des îles Loyautés et du sud de la Nouvelle-Calédonie, les forêts sur calcaire de la Grande-Terre, les forêts sclérophylles, les groupements ripicoles, les groupements ripicoles sur substrat ultrabasique, les forêts à *Syzygium* de basse altitude sur roche ultrabasique, les groupements à chêne gomme, le groupement à *Agathis ovata*, les groupements à *Dacrydium aruacarioides* ou à *Casuarina deplancheana*, la forêt à *Agathis lanceolata* et *Montrouziera cauliflora*, la forêt de basse et moyenne altitude sur roche non ultrabasique, les groupements à *Araucaria* sur substrat ultrabasique, les groupements à *Nothofagus*, les forêts d'altitude à *Araucaria*, la forêt d'altitude à lichens et Hymenophyllacées et la forêt d'altitude sur substrat non ultrabasique.
- **Jaffré (2012)** définit dix types de végétations (voir figure 1.3). Il s'agit de la dernière typologie proposée des formations végétales néo-calédoniennes.

Ces typologies, pourtant très diversifiées, convergent néanmoins sur de nombreuses définitions communes. Elles reposent sur des critères structuraux (forêt dense, forêt claire), floristiques (distribution des espèces dominantes, phytogéographie, phytosociologie), édaphiques (substrat ultramafique, calcaire, volcano-sédimentaire), hygrométriques (sec, humide, ripicole), et

topographiques (littorale, basse, moyenne ou haute altitude) sans qu'il n'y ait de distinctions nettes et consensuelles sur la hiérarchie de ces éléments.

Si ces classifications sont précises et pertinentes, elles restent néanmoins difficilement généralisables et reproductibles, ce qui pose un problème pour le suivi diachronique. Les caractères distinctifs employés restent trop souvent juxtaposés et leurs modalités peu ou pas assez décrites, ce qui rend leur utilisation et leur évaluation difficiles.

1.7 Objectifs et démarche scientifique

Les forêts denses humides de la Nouvelle-Calédonie ont, jusqu'ici, principalement été étudiées en fonction de leur composition floristique, en raison de la richesse et de l'originalité taxonomique qui les caractérisent. Bien que cette connaissance taxonomique soit indispensable pour la compréhension du fonctionnement de ces forêts, peu de travaux, en comparaison, se sont intéressés à la structure de ces forêts denses humides à l'échelle du territoire. Or la richesse des forêts est reliée à leur structure, notamment au travers de leur productivité (Liang et al. 2016), ce qui permet d'envisager une évaluation globale de l'évolution du fonctionnement de cet écosystème grâce à l'étude des paramètres structuraux. Par ailleurs, la structure d'une forêt s'exprime sous la forme de variables quantitatives standardisées au niveau mondial, qui ont des interprétations simples. Elles sont plus facilement exploitables que la diversité taxonomique pour évaluer l'état et l'évolution des ressources forestières néo-calédoniennes à l'échelle du territoire, mais également pour réaliser des comparaisons avec les autres forêts tropicales humides, continentales ou insulaires.

Les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie constituent de plus un modèle d'étude idéal pour comprendre les déterminants principaux de la structure des forêts denses humides. En effet, les forêts denses humides néo-calédoniennes, réparties le long d'une chaîne de montagne, sont ainsi soumises, sur de faibles distances, à de forts gradients environnementaux auxquels se superposent différents gradients de perturbations naturelles ou anthropiques. La compréhension de l'effet de ces différents gradients sur la structure des forêts néo-calédoniennes peut permettre de mieux appréhender, à l'échelle globale, l'importance des facteurs abiotiques sur le fonctionnement des écosystèmes.

Les objectifs de cette thèse sont (i) de définir les caractéristiques structurales des forêts denses humides néo-calédoniennes ainsi que leurs modalités de variation dans l'espace, (ii) de cartographier et prédire leur structure à large échelle en se basant prioritairement sur les images satellitaires à très haute résolution spatiale, et (iii) de quantifier l'influence de l'environnement et des dynamiques forestières sur la structure de ces forêts denses humides.

Pour répondre à ces objectifs, 23 parcelles d'inventaire forestier de 100 m x 100 m ont été mises en place en Province Nord, entre 250 et 900 m d'altitude et 1500 et 3000 mm de précipitations

annuelles. En plus de caractériser localement la structure des forêts denses humides, ces parcelles ont permis de calibrer un modèle prédictif basé sur l'analyse de la texture de la canopée, à l'aide de la méthode FOTO (FOurier Transform Textural Ordination, Proisy et al. 2007), qui a été appliquée à huit images satellitaires à très haute résolution Pléiades (couvrant 1295 km²). Les indices de texture produits par cette analyse ont ensuite été utilisés, comme " proxy " de la structure pour étudier les liens de cette dernière avec les principales variables environnementales, sur l'ensemble des forêts denses humides étudiées.

Les travaux de cette thèse se concentrent uniquement sur la Province Nord de la Nouvelle-Calédonie. Ils sont une contribution à une meilleure estimation des ressources forestières disponibles et à la définition d'une typologie structurale des forêts denses humides à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. Ainsi, cette thèse participe à l'amélioration des connaissances acquises sur les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie, à travers l'étude détaillée de leur structure, et des facteurs qui expliquent ses variations. Cette contribution doit participer à une compréhension approfondie des logiques sous-tendant les distributions géographiques des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie, afin de fournir les connaissances et les outils nécessaires aux gestionnaires pour la conservation de cet écosystème.

CHAPITRE 2

LES DONNÉES

2.1 La zone d'étude

La zone d'étude se concentre sur la Province Nord de la Nouvelle-Calédonie (21.5-23 ° S 164-166 ° E) (Figure 2.1). Les forêts denses humides de la Province Nord couvrent environ 2890 km², soit plus de 30 % de la surface totale de la Province. Elles sont réparties en quatre grands ensembles orographiques plus ou moins continus : l'ensemble du Panié, du Tonine, de l'Aoupinié et de Dogny-Canala. Une petite partie de ces forêts (<10 %) est distribuée hors de ces quatre grands ensembles sous la forme de fragments forestiers isolés, notamment au sein des massifs orographiques repartis le long de la côte ouest.

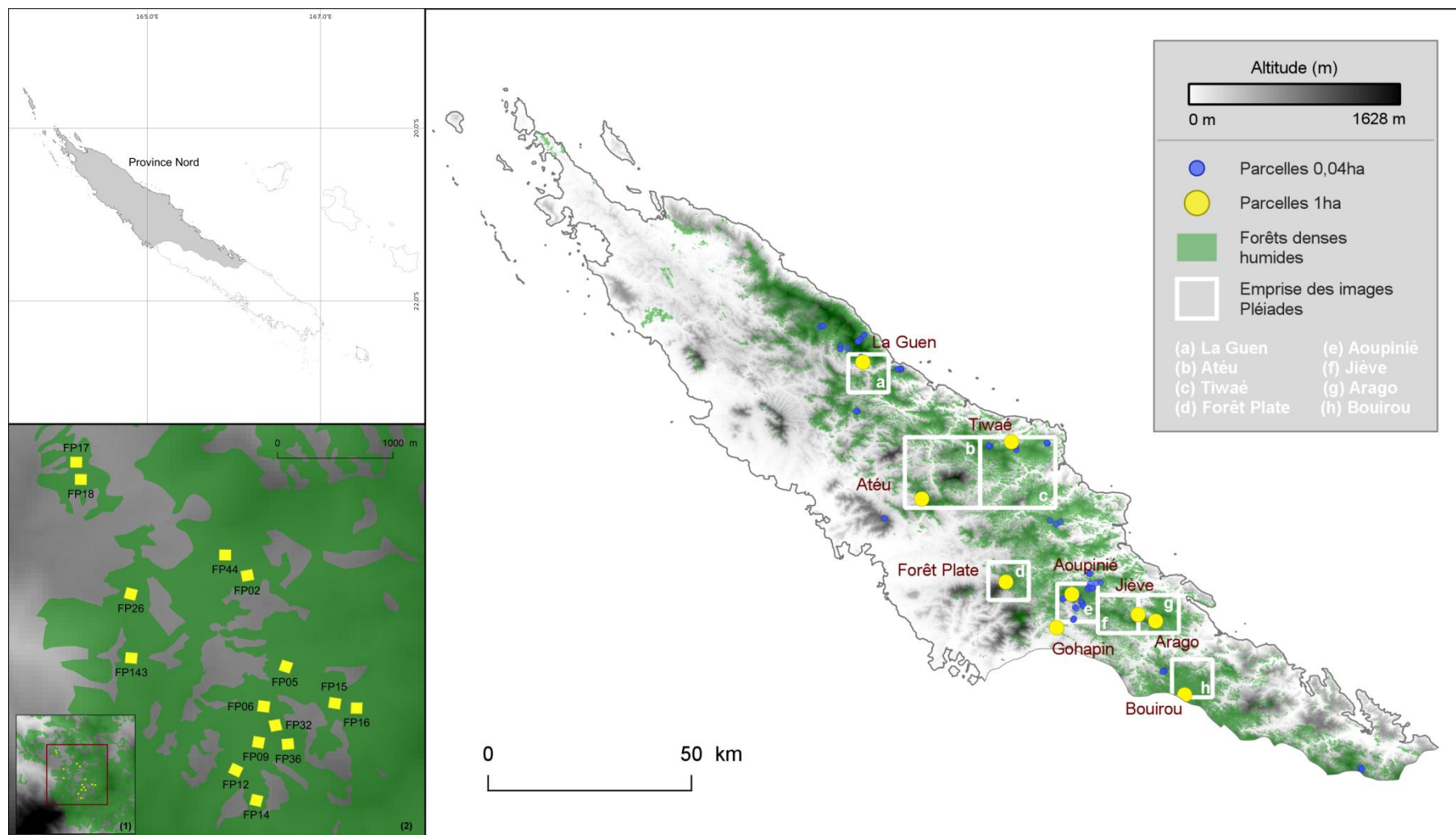


Figure 2.1 : En haut à gauche : localisation de la Province Nord en Nouvelle-Calédonie. A droite : localisation des parcelles de 0,04 ha et d'1 ha du réseau NC-PIPPN (New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network), et des emprises des images satellitaires Pléiades dans la Province Nord. En bas à gauche : 1) Site de Forêt Plate et 2) Zoom sur les 15 parcelles d'1 ha (carrés jaunes).

En Province Nord, les forêts denses humides se répartissent sur l'intégralité du gradient d'altitude (0-1628 m) et sur une partie étendue du gradient de précipitations (750-4900 mm par an). Cependant la majeure partie de la surface de ces forêts est concentrée entre 200 m et 700 m d'altitude et entre 1500 mm et 3000 mm de précipitations annuelles (Figure 2.2). Par ailleurs même si les précipitations tendent à augmenter avec l'altitude, ces deux variables environnementales ne sont pas parfaitement corrélées. En effet les alizés, des vents réguliers soufflant d'est en ouest, engendrent avec l'effet de Foehn (Brinkmann, 1971) une asymétrie de la répartition des précipitations qui deviennent plus importantes sur la côte est, soumise aux vents (35 à 481 mm/mois), que sur la côte ouest, protégée des vents dominants (8,6 à 268 mm/mois, METEO-France, 2007).

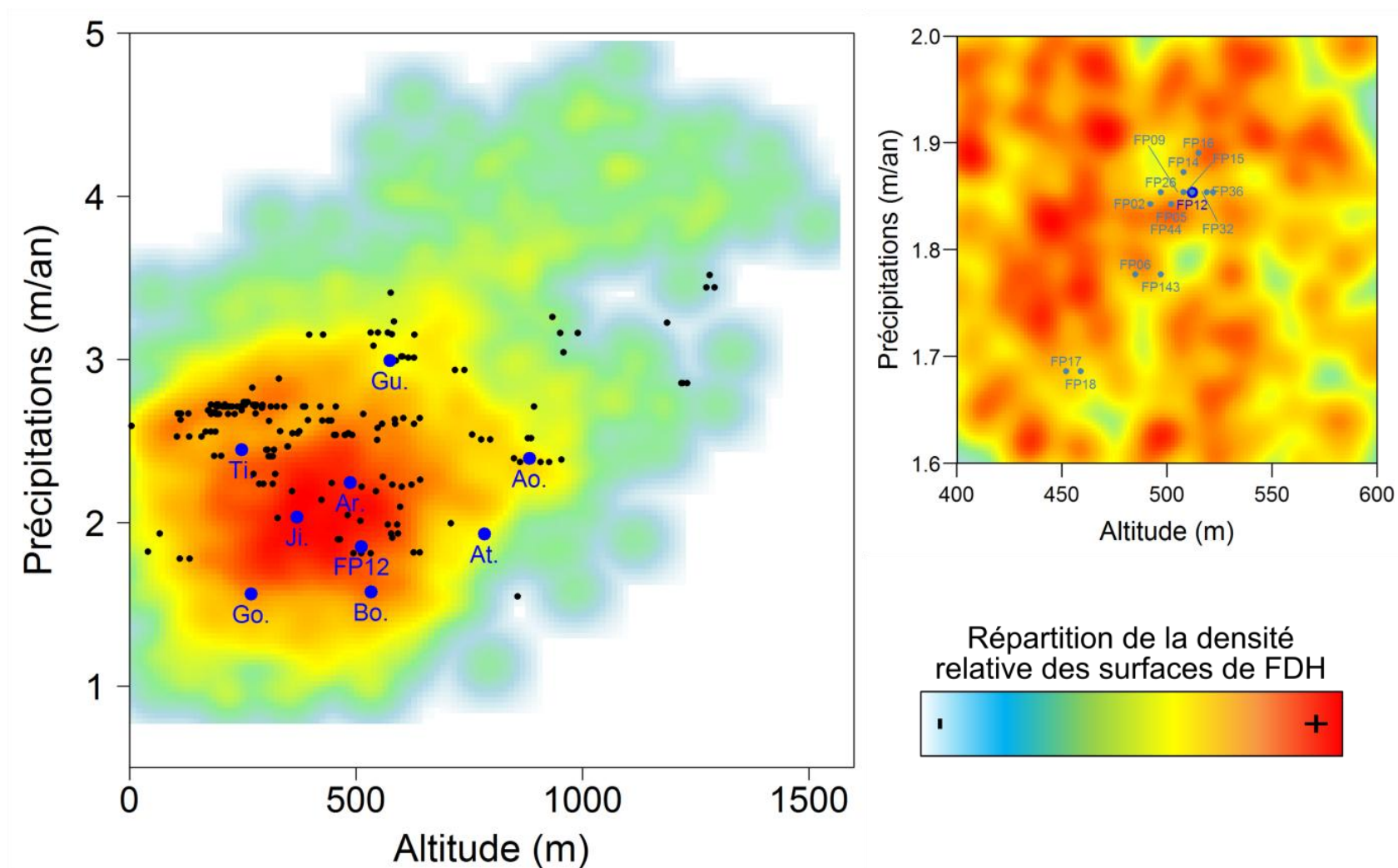


Figure 2.2 : Distribution des parcelles du réseau NC-PIPPN constitué de 201 parcelles de 0,04 ha (en noir) et de 23 parcelles d'1 ha (en bleu) sur la répartition des forêts denses humides en Nouvelle-Calédonie le long des gradients de précipitations et d'altitude. Les 15 parcelles de Forêt Plate sont représentées sur un zoom dans la figure de droite.

2.2 Données aéroportées

2.2.1 Les images satellitaires

Huit images panchromatiques acquises au cours des mois de mai et de juin 2013 par les satellites Pléiades représentent l'emprise globale de notre zone d'étude. Ces images, acquises par le CNES (Centre National d'Etudes Spatiales) spécialement dans le cadre de cette étude, couvrent une superficie totale de 2492 km², et se répartissent sur 8 sites nommés : Aoupinié, Arago, Atéu, Bouirou, Forêt Plate, Jiève, La Guen et Tiwaé (Figure 2.1), caractérisant chacun un massif orographique : l'Aoupinié, l'Arago, Forêt plate, l'Inedete, le Me Ixaburu, le Panié, le Me Kanin/Sphinx et le Tchingou. Les images ont une résolution spatiale rééchantillonnée à 0,5 m (résolution native 0,7 m) et la longueur d'onde de la bande spectrale utilisée est comprise entre 0,48 et 0,83 µm. Les images ont été livrées dans un format JPEG2000 codé sur 16 bits. Chaque image a été orthorectifiée et géoréférencée selon une projection *RGNC 1991-93 Lambert New Caledonia* par l'Institut Géographique National (IGN). Le détail des angles d'acquisition des images est décrit dans le tableau 2.1 et des extraits des images Pléiades sont illustrés dans l'annexe 2.1.

2.2.2 Les photographies aériennes

Notre site d'étude est couvert par un jeu de photographies aériennes acquises entre 2008 et 2012 par la Direction des Technologies et des Services de l'Information (DTSI) du Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie. Ces photographies aériennes à haute résolution spatiale (0,5 m) sont mises à disposition au format Geotiff, orthorectifiées et géoréférencées, selon une projection *RGNC 1991-93 Lambert New Caledonia*, par le Service de la Géomatique et de la Télédétection de la DTSI.

2.2.3 La cartographie des contours forestiers

La cartographie des forêts denses humides de la Province Nord a été produite par photo-interprétation des photographies aériennes mises à disposition par la DTSI (cf. plus haut). Elle a été réalisée au 1/3000ème par l'équipe AMAP/IAC dans le cadre du partenariat pluri-annuel établi avec la Province Nord.

Tableau 2.1 : Descriptif des paramètres d'acquisition des images satellitaires Pléiades.

Site	Date et heure locale (GMT+11)	Superficie (km ²)	Azimut du capteur (°)	Angle d'incidence du capteur (°)			Angle de vue du capteur (°)			Soleil		Azimut Sun-view
				Global	Accross the track	Along the track	Global	Accross the track	Along the track	Sun azimuth (°)	Sun elevation (°)	
Aoupinié	05/05/2013 10:27	102,1	180,1	27,63	-26,25	9,93	24,75	22,26	-11,99	31,7	46,6	148,4
Arago	05/05/2013 10:27	99,82	179,75	26,18	-26,11	2,07	23,46	22,98	-5,31	31,47	46,66	148,28
Forêt Plate	27/05/2013 10:09	100,83	180,01	19,28	18,91	4,06	40,05	-17,3	-0,78	33,42	40,05	146,59
Tiwaé	27/05/2013 10:09	347,39	180,05	21,16	20,89	-3,72	18,95	-18	6,33	33,52	40,27	146,53
Bouirou	19/05/2013 10:20	100,49	180,02	11,31	-9,9	-5,59	10,12	9,5	3,55	30,8	42,78	149,21
La Guen	05/05/2013 10:26	99,44	179,87	22,7	-15,61	-17,29	20,22	15,82	13,25	32,88	46,69	146,98
Jiève	05/05/2013 10:27	97,32	180,11	27,75	-26,39	9,93	24,78	22,31	-11,96	31,57	46,62	148,54
Atéu	27/05/2013 10:09	348,13	180,03	21,27	21,18	2,13	19,07	-19,03	1,3	33,7	40,18	146,33

2.3 Les sites d'étude : le réseau New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network (NC-PIPPN)

Le réseau NC-PIPPN se compose à ce jour de 201 parcelles de 0,04 ha et de 23 parcelles d'1 ha dans lesquelles des inventaires floristiques et structuraux ont été réalisés pour toutes les plantes dressées (arbres, fougères arborescentes, palmiers, lianes et figuiers épiphytes étrangleurs) à partir de 5 ou 10 cm de DBH (i.e. *Diameter at breast height* ou Diamètre à 1,3 m). Ces parcelles sont établies dans la forêt tropicale de la " Grande Terre ", principalement le long de la chaîne centrale ou au sein de massifs orographiques isolés (Figure 2.1).

2.3.1 Les parcelles de 0,04 hectares

Les 201 parcelles de 0,04 ha (20 m sur 20 m) mises en place par l'IRD entre 2005 et 2011 se composent de 24401 ligneux, 2603 palmiers et 1158 fougères arborescentes. Les individus dont le DBH est supérieur ou égal à 5 cm ont été étiquetés d'un identifiant unique, mesurés et identifiés en respectant le référentiel Florical (Morat et al. 2012). Ces parcelles se répartissent équitablement sur les deux grands types de substrats : 108 sur substrats ultramafiques (UM) et 93 sur substrats non-ultramafiques (principalement volcano-sédimentaires, non-UM). Réparties sur toute la Grande Terre, elles couvrent 85 % du gradient d'altitude (entre 5 et 1292 m) et 53 % du gradient de précipitation (entre 1547 et 3515 mm/an) occupé par les forêts de la Nouvelle-Calédonie (Figure. 2.2).

2.3.2 Les parcelles d'1 hectare

Les 23 parcelles d'une superficie d'un hectare (100 m sur 100 m), taille standard internationale (Phillips et al. 2010), ont été mises en place par l'Umr-AMAP et l'IAC à partir de mars 2013. Vingt deux parcelles se situent au sein de chacun des huit sites couverts par une image satellitaire et une à l'extérieure (Tableau 2.2). Elles se composent de 24157 ligneux, 1479 palmiers et 330 fougères arborescentes.

Ces parcelles ont été positionnées dans des forêts considérées comme homogènes, sur faible pente (< 5 %) et exclusivement sur un substrat volcano-sédimentaire. Ce jeu de 23 parcelles s'étage sur 42 % du gradient d'altitude (entre 250 et 900 m) et sur 46 % du gradient de pluviométrie (entre 1450

et 3150 mm/an) couverts par la forêt dense humide en Nouvelle-Calédonie (Figure 2.2). Ces parcelles sont distribuées dans les huit sites selon cette répartition :

1) Quinze parcelles ont été mises en place sur le seul site de Forêt Plate dans le but de minimiser la variabilité des conditions environnementales (460-520 m d'altitude et 1700-1900 mm/an) et de maximiser l'étendue du gradient de texture de la canopée. Ces 15 parcelles ont été sélectionnées à partir d'une classification visuelle de la texture de la canopée définie en trois classes (fine, intermédiaire et grossière) réalisée par 5 observateurs indépendants (Blanchard et al. 2015 (voir Publication 1)). Ces parcelles sont numérotées et réparties en trois classes selon la texture de leur canopée (Figure 2.3) :

- Texture 1, les parcelles de **texture fine** : FP02, FP05, FP17, FP18, FP143
- Texture 2, les parcelles de **texture intermédiaire** : FP06, FP15, FP16, FP26, FP32
- Texture 3, les parcelles de **texture grossière** : FP09, FP12, FP14, FP36, FP44

2) Sept parcelles ont été installées sur les sept autres sites et une à l'extérieure (Figure 2.1) dans le but de couvrir l'étendue géographique et environnementale de cette étude (Figure 2.2). Ces parcelles, sélectionnées dans des forêts homogènes, matures et sans traces évidentes de perturbations, sont nommées selon la toponymie du site : Aoupinié (Ao.), Arago (Ar.), Atéu (At.), Bouirou (Bo.), Gohapin (Go.), Jiève (Je.), La Guen (Gu.) et Tiwaé (Ti.). Notons que les images satellitaires et les parcelles d'1 ha localisées au sein de ces images portent le même nom, hormis la parcelle de Gohapin qui ne se situe pas dans l'emprise d'une image satellitaire.

Tableau 2.2 : Définition et contenu des inventaires réalisés dans les 23 parcelles d'1 ha. Dans ce tableau, la densité de bois est notée WD, l'aire de la couronne des arbres est notée CA et la hauteur est notée H. Les valeurs numériques indiquées dans les colonnes WD, CA et H indiquent le nombre de mesures.

Site	Code	Précipitations	Altitude	DBH	Statut	Mode de croissance	Inventaire	Texture	Position	Indice	WD	CA	H
							floristique	canopée	X,Y	Dawkins			
Aoupinié	Ao	884	2394	x	x	x	x			x	201		x
Gohapin	Go	269	1562	x	x	x	x			x	83		x
Arago	Ar	488	2245	x	x	x	x		x	x	126		x
Atéu	At	784	1930	x	x	x	x		x	x	196		x
Bouïrou	Bo	534	1575	x	x	x	x		x	x	197	526	x
Jiève	Je	370	2035	x	x	x	x		x	x	200		x
La Guen	Gu	575	2993	x	x	x	x		x	x	139		x
Tiwaé	Ti	248	2447	x	x	x	x		x	x	261		x
Forêt plate	FP02	492	1843	x	x	x		1		x			
	FP05	502	1843	x	x	x		1		x			
	FP06	497	1854	x	x	x		2		x			
	FP09	508	1854	x	x	x	x	3	x	x			x
	FP12	512	1854	x	x	x	x	3	x	x	214	420	x
	FP14	508	1872	x	x	x		3		x			
	FP15	512	1854	x	x	x		2		x			
	FP16	515	1891	x	x	x		2		x			
	FP17	452	1686	x	x	x	x	1		x			x
	FP18	459	1686	x	x	x		1		x			
	FP26	485	1777	x	x	x	x	2		x			x
	FP32	519	1854	x	x	x		2		x			
	FP36	522	1854	x	x	x		3		x			
	FP44	502	1843	x	x	x		3		x			
FP143	497	1777	x	x	x		1		x				

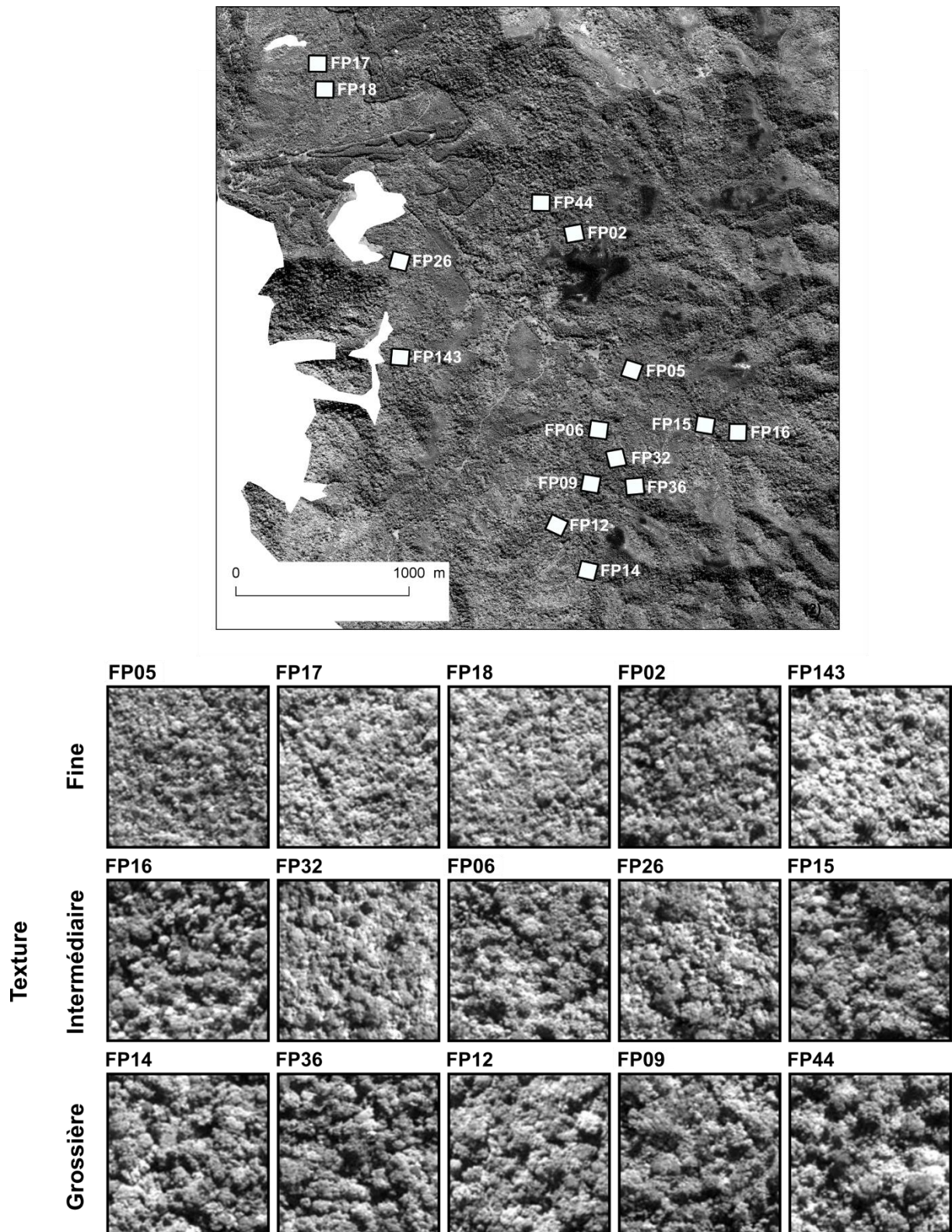


Figure 2.3 : Texture de la canopée des parcelles du site de Forêt Plate (extrait de l'image Pléiades panchromatique de Forêt Plate).

2.3.2.1 Inventaires floristiques

L'inventaire floristique exhaustif a été réalisé sur 12 des 23 parcelles dans le but de couvrir les huit sites et les trois classes de texture (Tableau 2.2). Les plantes étiquetées d'une numérotation unique ont été identifiées majoritairement au niveau de l'espèce sur le terrain. Néanmoins lorsqu'il subsistait un doute sur l'identification, des échantillons ont été prélevés et identifiés par comparaison avec la collection de spécimens hébergés dans l'herbier de Nouméa (NOU) et/ou en utilisant la flore des plantes locales (Aubréville et al. 1967-présent). Le nom des plantes est défini en suivant la nomenclature établie dans le référentiel Florical (Morat et al. 2012). Sur l'ensemble des parcelles, le taux d'identification au rang spécifique est supérieur à 90 %.

Un inventaire floristique allégé a été appliqué sur les 11 autres parcelles en utilisant une classification établie selon la forme de croissance : arbre, palmier, fougère, liane ou héli-épiphyte (figuier étrangleur ou banian). Notons que les individus appartenant au genre *Pandanus*, un genre de monocotylédones avec des feuilles ressemblant à celles des palmiers, ont été rangés dans la classe des palmiers.

2.3.2.2 Inventaires structuraux

L'inventaire des paramètres structuraux a été réalisé d'une manière distincte sur les 23 parcelles (Tableau 2.2). Les variables prises en compte dans cette étude sont :

- 1) **Le statut (vivant ou mort)**, de chaque individu sur pied à la date de l'inventaire dont le tronc mesure au minimum 1,30 m de hauteur. Les individus morts sont, par défaut, non-identifiés.
- 2) **Le diamètre à hauteur de poitrine (DBH, en cm)** calculé à partir de la circonférence mesurée à 1,30 m du sol a été mesuré pour la totalité des 25966 individus des 23 parcelles.
- 3) **La position verticale (Strate)** de tous les individus a été observée visuellement en fonction de l'exposition de la couronne à lumière selon quatre strates rapportées à celles de Dawkins (1963) :
 - Strate 1, les arbres **du sous-bois** lorsque le houppier ne reçoit jamais d'ensoleillement direct (= classe N°1 de Dawkins),

- Strate 2, les arbres **de sous-canopée** lorsque le houppier est partiellement exposé (= classe N°2 et 3 de Dawkins),
- Strate 3, les arbres **de canopée** lorsque le sommet du houppier est entièrement exposé (= classe N°4 de Dawkins),
- Strate 4, les arbres **émergents**, lorsque le houppier domine la canopée et bénéficie d'un ensoleillement total (= classe N°5 de Dawkins).

Notons que dans la parcelle Gu (La Guen), seulement trois strates sont enregistrées ; les arbres appartenant à la strate 2 (" sous-canopée ") sont fusionnés dans la strate 3 (" canopée ").

- 4) **La position horizontale (X, Y en m par rapport à l'origine de la parcelle)** de tous les individus a été relevée par trigonométrie, selon un référentiel orthonormé XY, carré et métrique, dont l'origine se situe en (0 m, 0 m) et le max en (100 m, 100 m), sur huit parcelles (Ar, At, Bo, Je, Gu, Ti, FP12, FP09, Tableau 2.2) en utilisant un LaserTech TruPulse 360R (Figure 2.4).

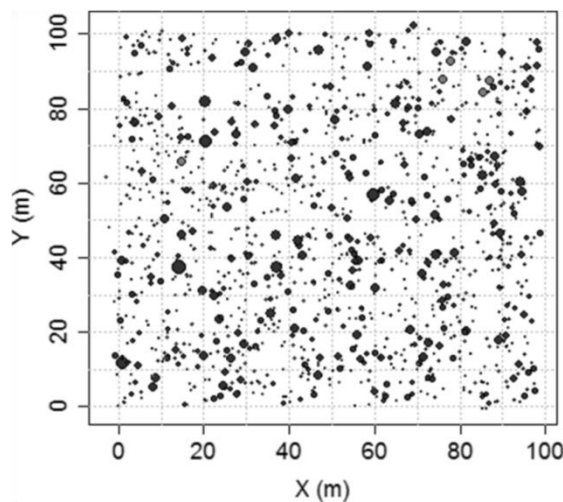


Figure 2. 4 : Exemple de cartographie des arbres sur une parcelle d'1 ha. La taille des points est proportionnelle au DBH des arbres.

- 5) **La densité de bois (WD en g.cm⁻³)** a été estimée en prélevant une carotte de bois sur 5 individus identifiés de la même espèce dans neuf parcelles ayant bénéficié d'un inventaire floristique (Ao, Go, Ar, At, Bo, Je, Gu, Ti, FP12, Tableau 2.2) en utilisant une tarière de Pressler (Haglöf Sweden®). Au total, 1617 carottes de bois ont été collectées, appartenant à 57 familles, 107 genres et 179 espèces (Tableau 2.3). Les espèces d'arbres échantillonnées représentaient de 90,7 % à 99,6 % du nombre total d'arbres dans les 12 parcelles d'1 ha (de 97.8 % à 100 % au niveau du genre). La densité du bois a été estimée en suivant la méthode

standardisée proposée par Perez-Harguindeguy et al. (2013). Le volume frais (V en cm^3) des carottes de bois a été estimé en considérant la carotte comme un cylindre parfait, avec la méthode suivante : $[V = (0,5 \times D)^2 \times \pi \times L]$. Le diamètre (D) est déterminé par celui de la tarière ($D = 0,515$ cm). La longueur (L) des carottes de bois a été mesurée avec un pied à coulisse électronique après avoir retiré l'écorce. La longueur (L) varie en fonction du DBH des arbres échantillonnés, de 5 à 15 cm. Le poids sec des carottes de bois (en g) a été mesuré après séchage à l'étuve à 60°C durant 72 heures. La densité de bois représente le rapport du poids sec sur le volume frais de la carotte de bois.

Tableau 2.3 : Caractérisation du jeu de données des densités de bois. Les valeurs en gras correspondent à la représentation de l'échantillonnage à chaque niveau taxonomique pour les estimations de la densité du bois.

Site	Arbres (total vs. échantillonnés)							
	# Arbres	# Famille	# Genre	# Espèce	# Genre	# Famille	# Arbres	# Espèce
Aoupinié	1432	202	40	29	58	36	86	45
Arago	1165	131	41	20	69	25	108	31
Atéu	674	199	39	25	59	30	84	40
Bouirou	916	197	39	22	66	32	98	43
FP12	865	217	38	24	65	36	97	45
Gohapin	802	83	25	13	34	16	38	18
Jiève	1013	200	39	29	66	35	94	44
La Guen	869	139	35	20	48	23	74	30
Tiwaé	1266	261	37	27	56	35	95	52
Total	9002	1629	69	57	148	107	312	179

6) **La hauteur des arbres (H en m)** a été mesurée à l'aide d'un télémètre LaserTech TruPulse 360R selon deux protocoles :

- sur l'ensemble des arbres de canopée (i.e. Strate 3) et sur un tiers des arbres de sous-canopée (i.e. Strate 2) et de sous-bois (i.e. Strate 1), tirés au sort, des parcelles FP12 et Bo
- sur au moins 100 arbres de canopée des parcelles de Ao, Go, Ar, At, Je, Gu, Ti, FP09, FP26, FP17, tirés au sort dans les 100 carreaux de 10 m x 10 m qui composent ces parcelles d'1 ha.

Au total ont été mesurées 1515 hauteurs relatives à 186 espèces d'arbres de la canopée et 117 espèces de sous-canopée et de sous-bois.

7) **L'aire de la couronne (CA en m²)** a été mesurée pour tous les arbres des parcelles FP12 et Bouirou (Bo) appartenant à la strate 3 (canopée) et pour 1/4 des arbres (tirage aléatoire) appartenant aux strates inférieures (strate 1 : sous-bois et strate 2 : sous-canopée). L'aire de la couronne est calculée comme la somme des superficies occupées par les 4 quarts d'ellipse, formés à partir de quatre rayons orthogonaux définis par la distance horizontale du tronc à la projection verticale de la bordure de la couronne :

$$Karea = \sum_{i=1}^4 \frac{\pi \cdot R_i \cdot R_{i+1}}{4}$$

La procédure de terrain consiste à i) mesurer à la boussole l'orientation géographique du premier rayon (R1) choisi comme la direction de la plus longue expansion de la couronne (Poorter et al. 2006), ii) définir au clinomètre la projection verticale (PV1) au sol de la bordure de la couronne, et iii) mesurer au télémètre la distance horizontale du rayon R1 défini entre PV1 et le tronc. Cette procédure est répétée pour les trois autres rayons (R2, R3, R4) séparés entre eux d'un angle de 90° (Figure 2.5). Lorsque le tronc n'est pas au centre de la couronne, le point de référence est fixé arbitrairement sous la couronne et le plus au centre possible (Bohlman et O'Brien, 2006). Cette transformation permet de corriger un biais de sous-estimation de la superficie lorsque le tronc est penché ou lorsque l'asymétrie de la couronne est prononcée (Figure 2.5). Enfin, sont exclus de ces mesures de couronnes, les palmiers, les fougères arborescentes, les lianes, les figuiers étrangleurs et les individus dont le tronc est

cassé, la couronne présente des signes évidents de dommages (liés à la profusion de lianes ou à la chute récente d'un arbre) ou des morphologies qui sortent du cadre de l'approximation par quarts d'ellipses (e.g. couronne en forme de U).

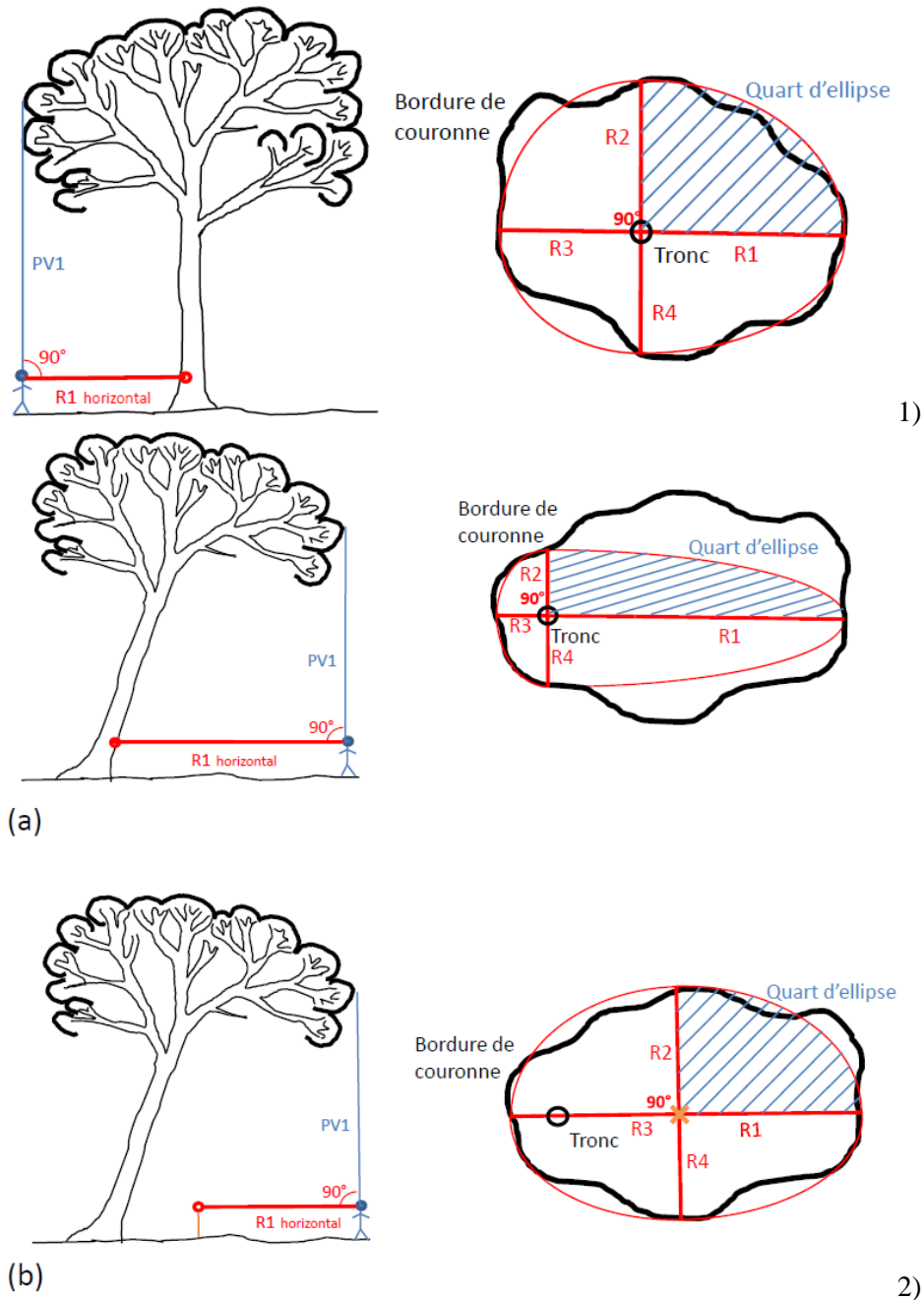


Figure 2.5 : 1) Procédure de mesure de l'aire de la couronne. 2) Amélioration de la procédure de mesure de l'aire de couronne. (a) Cas illustratif d'aire de couronne sous-estimée sur un arbre penché avec la méthodologie précédemment définie et employée à Forêt-Plate. (b) Méthodologie employée à Bouirou : placement d'un point de référence centré sous la couronne quel que soit l'arbre afin d'améliorer l'estimation de l'aire de couronne.

2.4 Données environnementales

L'influence de l'environnement et de la topographie sur la structure des forêts denses humides néo-calédoniennes a été explorée à l'échelle du paysage. Neuf variables environnementales et topographiques, comprenant huit variables continues et une variable discrète, ont été choisies pour expliquer la variabilité structurale : l'altitude, l'inclinaison de la pente, un indice topographique d'humidité, les précipitations, l'insolation potentielle, la température, le type de substrat, l'exposition aux alizées et la distance aux routes. Les cinq premières variables citées précédemment sont également utilisées pour expliquer la variabilité structurale des forêts denses humides au sein des 8 sites (Figure 2.6). Les variables continues sont corrélées avec un $R^2 < 0,80$ (Test de Pearson). En raison de l'auto-corrélation entre l'altitude et la température moyenne annuelle ($R^2 = -0,91$), nous avons retenu uniquement l'altitude car d'une part la température moyenne annuelle extraite du modèle WORLDCLIM est considérée comme une donnée peu fiable sur les îles ayant peu de stations météorologiques (Hijmans et al. 2005) et d'autre part car le gradient d'altitude intègre déjà les variations de température (la température diminue d'environ $0,6^\circ\text{C}$ tous les 100m d'altitude, Terborgh 1971 ; Bush et al. 2004). En outre, plus généralement, l'altitude est corrélée à tous les paramètres physiquement liés au nombre de mètres au-dessus de la mer, tels que la pression atmosphérique et la nébulosité, ou ceux qui ne sont généralement pas spécifiques de la latitude, tel que l'humidité, l'ensoleillement, le vent et même l'activité anthropique (Körner 2007). Finalement huit variables discrètes et continues sont retenues pour évaluer l'impact des paramètres environnementaux (Tableau 2.4) :

- 1) **L'altitude (en m)** est extraite d'un Modèle Numérique de Terrain de résolution 50 m ($\text{MNT}_{50\text{m}}$). Le $\text{MNT}_{50\text{m}}$ est issu d'un sous échantillonnage du MNT de résolution 10 mètres, réalisé par la Direction des Technologies et des Services de l'Information du Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie, à partir des données topographiques de la base de données au 1/10000ème (BDTOPO) éditée par la La Direction des Infrastructures, de la Topographie et des Transports Terrestres (DITTT) et couvrant l'intégralité du territoire.

- 2) **L'inclinaison de la pente (en °)** est calculée à partir du MNT_{50m} . Il représente un indicateur de la vitesse d'écoulement et du drainage de l'eau (Wilson et Gallant, 2000).
- 3) **L'insolation potentielle (en kWk/m^2)** ou moyenne du rayonnement solaire entrant annuel équivaut à la quantité d'énergie radiative reçue sur le sol (Fu et Rich 2002). Elle est dérivée du MNT_{50m} . Elle a été calculée à l'aide de l'extension Spatial Analyst du logiciel Arcgis, à partir du MNT_{50m} et des données nécessaires pour calculer la course réelle du soleil, c'est-à-dire, la latitude moyenne du site et la période calendaire sur laquelle le calcul a pu être lancé (l'année 2015). Ainsi les calculs de rayonnement solaire prennent en compte les effets atmosphériques, la latitude, l'altitude, la pente et son exposition par rapport aux points cardinaux, ainsi que les décalages de jour et de saison de l'angle du soleil et les effets des ombres créés par la topographie environnante.
- 4) **L'indice topographique d'humidité (noté CTI, pour " compound topographic index " et sans dimensions)** est dérivé du MNT_{50m} et calculé à l'aide de l'extension Spatial Analyst du logiciel ArcGis. Il dépend de la pente et de la surface drainée en amont et de la pente :

$$CTI = \frac{\text{surface drainée en amont}}{\tan(\text{pente})}$$

C'est un indicateur des propriétés du sol (par exemple la profondeur et la teneur en eau du sol) (Gessler et al. 1995), du drainage des fluides (incluant les masses d'eau et l'air) et de la forme du terrain (avec de faibles valeurs dans les terrains convexes comme des crêtes et des valeurs élevées dans les terrains concaves comme les thalwegs) (Moore et al., 1991 ; Pouteau et al, 2011b).

- 5) **Les précipitations annuelles moyennes (mm/an)** sont extraites d'un modèle d'interpolation sur une grille de 1 km de résolution en utilisant les précipitations moyennes annuelles enregistrées entre 1990 et 2010 (modèle AURHELIE, Météo-France 2007).
- 6) **L'exposition aux Alizés (distance à la côte est, en km)** est dérivée du MNT_{50m} . Elle exprime le gradient de précipitations asymétrique (Météo-France 2007), entre la côte est exposée aux vents dominants (Les Alizés) et la côte ouest sous le vent, engendré par l'effet de Foehn (Brinkmann, 1971).

- 7) **La distance à la route la plus proche (km)** est utilisée comme un " proxy " du degré de perturbation anthropique (intégrant urbanisation, feux, défrichements,...). L'emprise spatiale des routes est issue de la base de données OpenStreetMap (<http://www.openstreetmap.org>).
- 8) **Le substrat géologique** est une variable discrète en 12 classes : formations d'altération, formations fluviales et littorales, nappe des péridotites, unité de la Boghen, unité de Poya, unité sédimentaire crétacé supérieur, unité sédimentaire crétacé paléocène, unités métamorphiques haute-pression basse-température, unités mésozoïques de la chaîne centrale, unités ophiolitiques de type Koh, unités sédimentaires miocène de Népoui, unités sédimentaires paléogènes. Elle est extraite de la carte géologique de la Nouvelle-Calédonie au 1/50 000ème, établie par le BRGM pour l'Atlas de la Nouvelle-Calédonie (DIMENC/SGNC-BRGM, 2013).

Tableau 2.4 : Les variables environnementales utilisées pour expliquer la variabilité structurale au sein des parcelles d'1 ha de l'ensemble " hétérogène ".

Variabiles	Type	Unité	Min	Max
Altitude	Continue	m	250	890
Pente	Continue	°	5,2	19,6
Insolation potentielle	Continue	kWh/m ²	866,63	2603,39
Indice topographique d'humidité (CTI)	Continue	sans dimensions	6,2	12,4
Précipitations moyenne annuelle	Continue	mm/an	1560	2990
Exposition aux Alizés	Continue	km	7	31
Distance aux routes	Continue	km	0,1	4,1
Substrat géologique	Discrète (6)	(Unité de la Boghen, Grès volcanoclastiques, Unités sédimentaires paléogènes,...)		

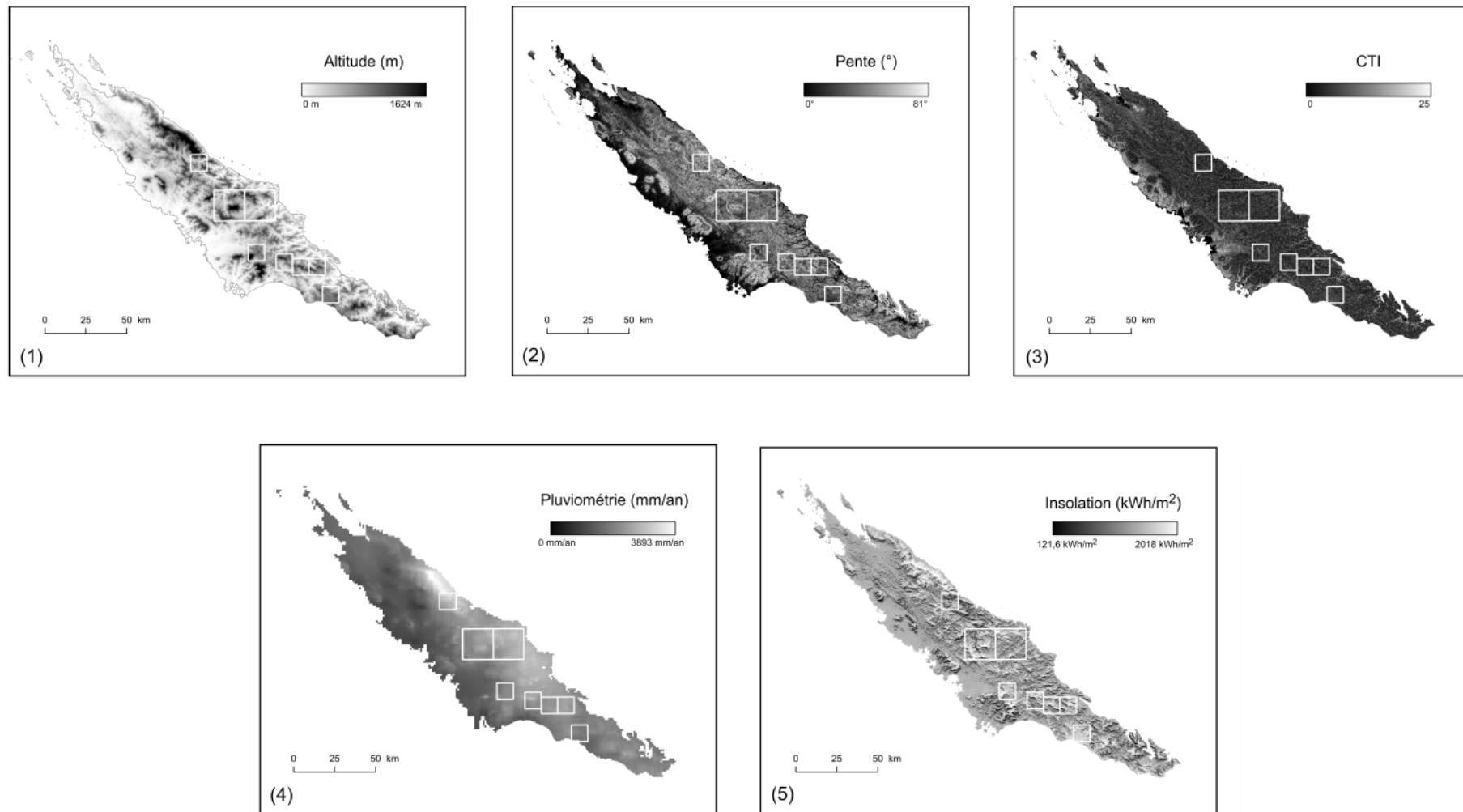


Figure 2.6 : Illustration des gammes de variations des variables environnementales et topographiques au sein de la Province Nord et au niveau des huit images satellitaires étudiées, représentées par des carrés blancs.

2.5 Données issues de la littérature

Cinq ensembles de données ont été compilés à partir de la littérature dans le but de comparer les caractéristiques structurales des forêts néo-calédoniennes avec d'autres forêts tropicales humides des grandes régions intertropicales, en milieu insulaire et continental. Elles contiennent des :

- 1) **Inventaires structuraux des forêts tropicales humides insulaires** obtenus à partir de la compilation de 31 références bibliographiques relatives à 67 parcelles installées sur 28 îles d'Océanie et d'Asie et réparties dans 13 pays : le Vanuatu, Fidji, les Samoa, les Samoa américaines, les Salomon, la Papouasie-Nouvelle-Guinée, l'Indonésie, le Brunei Darussalam, la Malaisie, les Philippines, Taïwan, l'Inde et le Sri Lanka, et la Nouvelle-Calédonie (Annexe 2.2). La taille des parcelles varie entre 0,24 et 52 ha, le seuil minimum des DBH des arbres inventoriés est toujours de 10 cm. Les données disponibles concernent la densité et l'aire basale à l'hectare, la hauteur moyenne de la canopée ainsi que l'altitude et les précipitations moyennes annuelles).
- 2) **Inventaires structuraux des forêts tropicales humides continentales** obtenus à partir de l'article de Feldpausch et al. (2011) pour des forêts tropicales de 22 pays appartenant à 8 grandes régions tropicales : l'Afrique Centrale, l'Afrique de l'Est, l'Afrique de l'Ouest, le Sud de l'Amazonie, le Centre-Est de l'Amazonie, le Plateau des Guyanes, l'Ouest de l'Amazonie et l'Australie (Annexe 2.3). Ces données, compilées à partir de mesures publiées et non publiées, sont issues de 283 parcelles mises en place dans des forêts primaires et quelques forêts secondaires, dont la taille varie de 0,22 à 50 ha. Tous les arbres et les palmiers avec un DBH \geq 10 cm ont été inventoriés. Les données disponibles concernent la moyenne et l'écart-type des densités de tiges et de l'aire basale à l'hectare, l'altitude et les précipitations moyennes annuelles. Les variables environnementales ont été obtenues à partir de la couverture mondiale WorldClim, à une résolution de 2,5 min, provenant des données de stations météorologiques mises en place entre 1950 et 2000 (Hijmans et al. 2005).

- 3) **Paramètres allométriques** de prédiction des hauteurs des arbres à partir du DBH. Les modèles allométriques (Pente et ordonnées à l'origine) sont issus de l'article de Feldpausch et al. (2011) (Annexe 2.4). L'équation allométrique était de la forme :

$$\log(H) = b + a \log(DBH)$$

- 4) **Mesures de la biomasse aérienne** des forêts tropicales extraites de l'article de Saatchi et al. (2011) portant sur 6 pays tropicaux : l'Ouganda (19 parcelles), le Gabon (19), le Libéria (22), le Brésil (143), le Pérou (155) et la Malaisie (120) (Annexe 2.5). La biomasse aérienne des arbres avec un DBH ≥ 10 cm a été estimée en utilisant l'équation allométrique pantropicale de Chave et al. (2005), spécifique des forêts tropicales humides :

$$AGB_{arbre} = 0,0509 \times (WD \times DBH^2 \times H)$$

où AGB, WD (Wood Density), DBH et H représentent respectivement la biomasse aérienne, la densité de bois, le diamètre du tronc à hauteur de poitrine et la hauteur de l'arbre.

CHAPITRE 3

L'HÉTÉROGÉNÉITÉ STRUCTURALE DES FORÊTS DENSES HUMIDES DE LA PROVINCE NORD

Résumé :

Les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie, un point chaud de biodiversité localisé dans le Pacifique Sud-ouest, sont un modèle d'étude idéal pour comprendre les déterminants de la structure des forêts denses humides. En effet, les forêts denses humides néo-calédoniennes sont réparties le long d'une chaîne de montagne et sont ainsi soumises à de forts gradients environnementaux auxquels se superposent différents gradients de perturbations naturelles ou anthropiques. Les objectifs de ce chapitre sont (i) de définir les caractéristiques structurales des forêts denses humides néo-calédoniennes et (ii) de quantifier l'influence de l'environnement et des dynamiques forestières sur la structure des forêts denses humides. Pour cela, 23 parcelles d'inventaire forestier de 100 m x 100 m ont été mises en place en Province Nord, entre 250 et 900 m d'altitude et 1500 et 3000 mm de précipitations annuelles. Nos résultats ont montré que les forêts denses humides néo-calédoniennes sont denses (1182 ± 233 tiges/ha), ont une aire basale élevée (44 ± 11 m²/ha), une canopée relativement basse (14 ± 3 m) et une biomasse aérienne caractéristique des forêts tropicales (299 ± 83 t/ha). Elles se distinguent également par une importante variabilité structurale. Cette variabilité est influencée par l'environnement et principalement par les précipitations. Le nombre de petites tiges (DBH ≤ 20 cm) augmente et le DBH quadratique moyen, la hauteur moyenne de la canopée et la biomasse aérienne diminuent avec l'augmentation des précipitations annuelles moyennes. D'autre part, la variabilité structurale est influencée par la dynamique forestière, issue des dynamiques de progression et de régression entre forêts denses humides et savanes à Niaoulis, écosystèmes créés et entretenus par les feux d'origine anthropique.

3.1 Introduction

Les forêts tropicales sont d'énormes réservoirs de carbone terrestre, elles contribuent à 55 % des stocks de carbone terrestre (Pan et al. 2011). La compréhension de la structure de ces forêts s'avère essentielle pour estimer avec précision la biomasse forestière (Shugart et al. 2010 ; Asner et al. 2013 ; Wright 2013 ; Berenguer et al. 2014).

Les forêts tropicales sont des écosystèmes complexes caractérisés par une diversité importante des assemblages d'espèces, des structures de couronnes et des distributions de classes de taille (Clark et al. 2001 ; Asner et al. 2002 ; Rubin et al. 2006 ; Broadbent et al. 2008 ; Palace et al. 2015 ; Farrior et al. 2016). Les forêts tropicales ont été considérées comme les forêts les plus structurées (Whitmore 1990 ; Richards 1996). Les composantes structurelles de la forêt comprennent la géométrie de la

canopée et l'architecture des arbres, la répartition des tailles des arbres et la diversité des espèces (Spies, 1998). Ces propriétés structurales des forêts sont étroitement liées au fonctionnement de l'écosystème (Spies 1998 ; Clark et al. 2001 ; Frohking et al. 2009). Les processus dynamiques de croissance et de perturbation se reflètent dans les composantes structurelles des forêts, telles que les distributions de tailles de diamètre des troncs d'arbres et les profils de canopée, définis comme la répartition verticale du feuillage (Tansley, 1935 ; Shugart et al. 1980 ; Rice et al. 2004 ; Unger et al. 2013). La complexité structurelle des forêts rend difficile la surveillance, la compréhension et la prévision de la dynamique du carbone (Frohking et al. 2009).

À l'échelle mondiale, les forêts tropicales montrent des différences biogéographiques prononcées dans leur structure, leur fonction et leur dynamique. Des études comparatives ont suggéré que ces différences sont principalement liées aux températures, aux régimes de précipitations et à la fertilité des sols. Par exemple, aux échelles pantropicales et régionales le coefficient de variation annuel des précipitations, la durée de la saison sèche et la température moyenne annuelle de l'air sont les principaux facteurs qui expliquent la variation de la hauteur des arbres (Feldpausch et al. 2011). La longueur de la saison sèche et les différences dans la fertilité des sols ont souvent constitué la base des systèmes de classification des types de forêts tropicales (Holdridge 1971 ; Blasco et al. 2000). En plus de ces facteurs explicatifs " classiques ", les régimes de vents influencent également à large échelle la structure et la dynamique des forêts tropicales, par exemple la densité de tiges et la hauteur des arbres de la canopée (de Gouvenain et Silander 2003 ; Thomas et al. 2015). Or les régions tropicales sont soumises à des vitesses de vent annuelles moyennes différentes, notamment entre les régions continentales et insulaires (Yin 2000 ; New et al. 2002). De plus, les effets d'évènements climatiques extrêmes tels que les cyclones tropicaux ont une forte influence sur la structure des forêts (Boose et al. 2001 ; Lugo 2008 ; Yao et al. 2015), pouvant aller de la défoliation partielle des couronnes des arbres à l'arrachage des arbres (e.g. Elmqvist et al. 1994 ; Franklin et al. 2004).

A l'échelle du paysage, la structure et la dynamique des forêts tropicales varie avec les propriétés du sol (Laurance et al. 1999 ; de Castilho et al. 2006), le climat (Saatchi et al. 2007 ; Clark et al. 2015), la topographie (Bellingham et Tanner 2000 ; Budke et al. 2007), les régimes de perturbation (Chazdon et al. 2007 ; Lugo et al. 2008), les stades de développement et la succession des

forêts (Saldarriaga et al. 1988 ; Frelich 2016) ou encore les impacts anthropiques (Laurance et al. 1997 ; Wright 2005). L'évaluation de l'influence des variables environnementales sur la dynamique et la structure des forêts tropicales est complexe car elle peut être occultée ou complexifiée par les successions forestières faisant suite aux perturbations passées (Lawrence 2005 ; Chave et al. 2008). Une jeune forêt tropicale humide de plaine (e.g. Richards 1996), aura par exemple les mêmes caractéristiques structurales, c'est-à-dire une forte densité de petites tiges et une canopée basse, qu'une forêt tropicale humide de très haute altitude (e.g. Clark et al. 2015), pourtant les conditions environnementales (notamment les régimes de précipitation et de température) qui les caractérisent sont différentes. C'est la définition du stade de succession, c'est-à-dire la composition floristique (des espèces de début de succession aux espèces de fin de succession) qui permet de définir si le modèle structural observé est lié au stade de développement du peuplement ou aux conditions environnementales (Frelich 2016).

Jusqu'à présent, il y a eu nettement moins d'études écologiques quantitatives des forêts tropicales insulaires que des forêts continentales. Pourtant ces forêts regroupent plusieurs " hotspots " de la biodiversité et de nombreuses espèces endémiques, notamment dans la région tropicale du Pacifique Sud, et sont des sites clefs pour l'étude de l'impact des changements climatiques (Myers et al. 2000, Taylor et Kumar 2016). Des divergences sont attendues dans les modèles de richesse spécifique et de structure des forêts tropicales entre les îles océaniques et les régions continentales (Carlquist 1974 ; Shimizu et Tabata 1991 ; Strasberg 1996). Dans la région tropicale du Pacifique Sud, la plupart des études sur les forêts se sont concentrées sur la flore, tandis qu'en comparaison peu d'entre elles se sont intéressées à la structure (voir Webb et al. 2006 ; Keppel et al. 2010 ; Ibanez et al. 2014). La structure des forêts tropicales est généralement étudiée à partir de réseaux de parcelles permanentes, qui constituent incontestablement la façon la plus efficace pour évaluer les attributs structuraux (par exemple la densité des tiges, l'aire basale, la hauteur de la canopée). Ces réseaux de parcelles ont fait l'objet d'un intérêt croissant à travers les tropiques : en Amérique du Sud (Malhi et al. 2002 ; Guitet et al. 2015), en Afrique (Picard et al. 2010 ; Bastin et al. 2015), en Inde (Davidar et al. 2008), ou en Indonésie (Aiba et Kitayama 1999 ; Potts et al. 2002 ; Hadi et al. 2009). Ils offrent de nouvelles possibilités d'étudier l'influence des variables environnementales sur la diversité structurale

et la dynamique spatio-temporelle des forêts tropicales (Bakker et al. 1996) et fournissent des données essentielles pour évaluer et comparer les patrons structuraux à grande échelle (e.g. Peacock et al. 2007 ; Saatchi et al. 2011 ; Banin et al. 2012 ; Slik et al. 2013). Cependant peu de réseaux de parcelles permanentes ont été mis en place dans la région du Pacifique Sud (Webb et al. 2006 ; Keppel et al. 2010 ; Ibanez et al. 2014).

Les forêts denses humides de la Nouvelle-Calédonie ont principalement été étudiées par le biais de leur composition floristique, en raison de la singularité qui les caractérise (Morat *et al.* 2012 ; Kier *et al.* 2009). Ainsi la plupart des travaux menés sur la diversité de ces forêts se basent sur la conjugaison des paramètres floristiques et des variables environnementales (Virot 1951 ; 1956 ; Schmid 1979 ; Hoff 1983 ; Jaffré 1993). Or des travaux de synthèses plus récents suggèrent cependant que le caractère exceptionnel de la richesse floristique des forêts néo-calédoniennes est lié à la diversité inter-sites des espèces (diversité β) (Ibanez et al. 2014 ; Birnbaum et al. 2015). La richesse floristique de ces forêts serait davantage inscrite dans l'hétérogénéité à l'échelle de l'île que dans la diversité locale (diversité α). De plus, ces travaux ont également montrés que la composition et la richesse des forêts denses humides semblent moins dictées par les conditions environnementales qu'attendu. Ainsi il est difficile d'effectuer des regroupements typologiques des forêts denses humides néo-calédoniennes reposant uniquement sur les relations entre la composition floristique et l'environnement.

Peu de travaux se sont intéressés à la structure des forêts denses humides en Nouvelle-Calédonie, pourtant ils sont plus stables et fréquemment employés pour la description et l'étude de la dynamique des peuplements des forêts tropicales (e.g. Montgomery et Chazdon 2001 ; West 2009). Une définition de ces forêts basée sur des paramètres structuraux et floristiques a été proposée par Jaffré et Veillon (1991 et 1995). Cependant leurs résultats s'appuyaient sur des zones d'étude spatialement restreintes et souffraient d'un manque de données quantitatives et standardisées.

Le réseau de parcelles permanentes (NC-PIPPN) permet d'investiguer la relation entre les paramètres structuraux et les variables environnementales. Une synthèse à grande échelle de la diversité structurale et floristique a été publiée récemment à partir des 201 parcelles de 0,04 ha (Ibanez et al. 2014). Si la densité de tiges croît légèrement avec l'altitude et la pluviométrie, la petite taille de

ces parcelles (20 m x 20 m) constitue le verrou majeur pour identifier des relations robustes entre la structure de ces forêts et l'environnement (voir Grytnes et Felde 2014, Ibanez et al. 2016a). Pour pallier cette faille, nous présentons ici une nouvelle analyse basée cette fois sur les 23 parcelles d'1 ha récemment mises en place dans le cadre du réseau NC-PIPPN (Tableau 2.3). Les objectifs sont premièrement de définir les caractéristiques structurales des forêts denses humides de la Nouvelle-Calédonie, deuxièmement de comprendre les facteurs explicatifs de leur diversité structurale et troisièmement de positionner les forêts denses humides néo-calédoniennes dans un contexte mondial sur la base de leurs caractéristiques structurales. Ce travail permettra d'améliorer la définition des sous-unités structurales au sein des massifs forestiers de la Province Nord et participera à l'élaboration d'une nouvelle typologie des grands habitats forestiers calédoniens.

3.2 Méthodes

3.2.1 Diversité structurale et floristique des parcelles d'1 ha

3.2.1.1 Richesse et composition floristique des parcelles d'1 ha

Pour chaque parcelle, la densité par hectare de palmiers, de fougères arborescentes, de lianes et de figuiers étrangleurs a été calculée.

Pour chaque parcelle sur lesquelles un inventaire floristique a été réalisé, nous avons calculé le nombre d'espèces (R), de genres et de familles ainsi que le taux d'identification spécifique. Nous avons également calculé l'indice de Shannon (H') afin de quantifier la diversité spécifique au sein des parcelles, selon la formule suivante :

$$H' = \sum_{i=1}^s p_i \times \log(p_i)$$

où i représente une espèce et p_i la proportion de cette espèce. L'indice de Shannon a été calculé avec la fonction de *diversity* du package *vegan* de R (Oksanen et al. 2016). Un indice d'équitabilité (E) a également été calculé, il mesure la distribution des abondances des espèces en utilisant le rapport entre H' et H'max ($E = H' / H'max$), H'max étant l'indice de diversité de Shannon maximum théorique,

correspondant à une répartition égale des espèces dans la parcelle ($H'_{\max} = \log(R)$). E varie entre 0 et 1 (toutes les espèces ont la même abondance dans la parcelle).

Afin d'analyser les corrélations entre les paramètres structuraux et les paramètres floristiques un test de corrélation non paramétrique de Spearman a été effectué sur les 12 parcelles sur lesquelles un inventaire floristique a été réalisé. La significativité des différents tests est exprimée avec la p-value (P), selon trois seuils de significativité : pour $P < 0,001$ (***), pour $P < 0,01$ (**) et pour $P < 0,05$ (*).

3.2.1.2 Diversité structurale entre les parcelles d'1 ha

La variabilité structurale entre les 23 parcelles d'1 ha a été évaluée à partir de la distribution diamétrique des tiges, du nombre de tiges par hectare (D), de l'aire basale (AB en m^2/ha), de la biomasse aérienne (AGB , Above-Ground Biomass, en tonne de matière sèche par hectare (t/ha)), de la hauteur moyenne de la canopée ($H_{\text{canopée}}$ en m) et de la répartition des individus dans la strate verticale (Strate 1 : sous-bois ; Strate 2 : sous-canopée ; Strate 3 : canopée et Strate 4 : Emergent). Les individus " morts " ont été exclus du calcul de ces attributs structuraux.

La distribution diamétrique des tiges dans chaque parcelle a été évaluée par classe de DBH de 10 cm. Le nombre de tiges par classe ainsi que la moyenne des DBH, le 1er quartile (25 % des DBH en dessous de ce seuil), la médiane et le 3ème quartile (25 % des DBH au-dessus de ce seuil) ont été calculés. Pour comparer les distributions diamétriques entre les parcelles nous avons calculé l'indice de Shannon (H_{dbh}), à l'aide de la fonction *diversity* du package *vegan* de R, qui prend en compte le nombre de classes et l'abondance des individus au sein de chaque classe. Nous avons également calculé un indice d'équitabilité (E_{dbh}) de la répartition des individus au sein des classes de DBH en utilisant le rapport entre H_{dbh} et $H_{\text{dbh}}'_{\max}$ ($E = H_{\text{dbh}} / H_{\text{dbh}}'_{\max}$), H'_{\max} étant l'indice de diversité de Shannon maximum théorique correspondant à une équitabilité des individus dans chaque classe de DBH ($H'_{\max} = \log(R)$).

Le nombre de tiges (par hectare) et l'aire basale (m^2/ha) ont été calculés pour chaque parcelle d'1 ha en retenant toutes les formes de croissance (arbres, palmiers, fougères, lianes et figuiers étrangleurs) à la fois pour un $DBH \geq 10$ cm et pour un $DBH \geq 40$ cm ($D40$ et $AB40$). Les arbres hôtes

des figuiers é strangleurs ont été retirés des calculs d'aire basale. L'aire basale a également été calculée en retirant les figuiers é strangleurs du jeu de données, tout en conservant les arbres hôtes.

La proportion d'arbres morts par classes de DBH de 10 cm, entre 10 cm et 110 cm, a été calculée afin de déterminer quelles étaient les classes de DBH les plus touchées par la mortalité.

La biomasse aérienne, exprimée en tonne de matière sèche par hectare (t/ha) a été calculée pour chaque arbre (en excluant les palmiers, fougères, lianes et figuiers é strangleurs), pour un DBH \geq 10 cm (AGB10) et pour un DBH \geq 40 cm (AGB40), à partir de l'équation allométrique pantropicale de Chave et al. (2005), spécifique des forêts tropicales humides :

$$AGB_{arbre} = 0,0509 \times (WD \times DBH^2 \times H) \quad (3)$$

où WD, DBH et H représentent respectivement la densité de bois, le diamètre du tronc à 1,30 m et la hauteur de l'arbre. La biomasse aérienne des parcelles a ensuite été calculée selon l'équation suivante :

$$AGB_{parcelle} = \sum AGB_{arbre} \quad (4)$$

Afin d'estimer la biomasse aérienne des parcelles, une valeur de densité de bois a été attribuée à tous les arbres des parcelles d'1 ha en appliquant une valeur moyenne. En effet sur la base de plusieurs études phylogénétiques qui ont montré que la taxonomie explique environ 80 % de la variabilité de la densité du bois (cf. Chave et al. 2006 ; Swenson et Enquist 2007 ; Zhang et al. 2011 ; Ibanez et al. 2016b), une valeur moyenne de densité de bois a ainsi été calculée pour chaque famille, genre et espèce de nos 12 inventaires floristiques. Ces valeurs moyennes ont ensuite été appliquées à tous les arbres de nos parcelles en respectant le niveau taxonomique de leur identification. Pour les espèces non identifiées, qui représentent moins de 2 % des inventaires, une valeur moyenne de densité de bois calculée à partir de toutes les espèces présentes sur la parcelle a été appliquée. La valeur moyenne de densité de bois calculée sur les quatre parcelles identifiées du site de Forêt Plate (FP09, FP12, FP17 et FP26) a été appliquée aux 11 autres parcelles non-identifiées du site. Enfin, pour attribuer une valeur de hauteur à tous les arbres inventoriés, une relation allométrique entre le DBH et la hauteur (DBH-H) a été construite à partir de l'ensemble des mesures de hauteur des arbres. Une loi puissance fondée sur une régression linéaire simple de type " moindres carrés " a été utilisée pour construire cette relation allométrique et appliquée à des données log-transformées (Annexe 3.1) :

$$H = b \times DBH^a \Leftrightarrow \log(H) = \log b + a \times \log DBH \quad (5)$$

où a est le coefficient de pente et b est l'ordonnée à l'origine. A partir des coefficients de l'équation (5) les hauteurs des arbres ont été prédites selon l'équation suivante :

$$H_{prédite} = e^b \times DBH^a \times e^{\left(\frac{MSE}{2}\right)} \quad (6)$$

Un facteur de correction, où MSE, qui est l'erreur quadratique moyenne du modèle linéaire (Baskerville 1972), a été appliqué pour retransformer les valeurs prédites afin d'éliminer l'erreur due à la transformation logarithmique des données (Chave et al. 2005, Mascaro et al. 2014). Nous avons choisi d'appliquer une loi puissance même si cela a été récemment remis en question dans la littérature (Picard et al. 2015). Dans le cadre d'une relation allométrique, les relations entre les variables sont en théorie bidirectionnelles et les deux variables sont considérées comme codépendantes, ce qui nécessiterait l'utilisation d'une régression linéaire de type " axe majeur réduit " (RMA) (voir Sokal et Rohlf 2012). Néanmoins, en supposant que l'incertitude estimée sur le DBH (typiquement ≤ 1 cm) était beaucoup plus faible que sur la hauteur, nous avons choisi d'utiliser une régression linéaire simple de type " moindres carrés " (OLS) (Henry et Aarssen 1999). Ainsi le DBH est considéré comme une variable indépendante car son erreur de mesure est minimale, et la variable H comme dépendante. La validité du modèle linéaire a été testée en vérifiant la normalité des résidus et leur homoscedasticité à l'aide des tests de Kolmogorov-Smirnov test et Breusch-Pagan respectivement. La significativité du coefficient de pente et de l'ordonnée à l'origine a été vérifiée par un test de Student (Sokal et Rohlf 1981). Une procédure standard de décomposition de la variance (de type ANOVA I, somme des carrés) a été utilisée pour déterminer la contribution relative de la variable indépendante (DBH) sur la variance de la variable dépendante (H).

La hauteur moyenne de la canopée ($H_{canopée}$ en m) a été calculée à partir des hauteurs des arbres appartenant strictement à la strate canopée. Pour les 11 parcelles du site de Forêt Plate sur lesquelles aucune mesure de hauteur n'a été effectuée, la hauteur moyenne de la canopée a été calculée à partir des hauteurs des arbres prédites par le modèle (Equation 6).

La structuration verticale des parcelles est évaluée au travers de la fréquence relative de chaque strate dans le peuplement. Une comparaison visuelle est appliquée pour distinguer des groupes

de parcelles selon l'importance relative d'une strate par rapport à une autre. Par ailleurs une corrélation linéaire est appliquée entre la hauteur de la canopée et la stratification verticale.

Afin d'analyser les corrélations entre les paramètres structuraux, un test de corrélation non paramétrique de Spearman a été effectué sur les 23 parcelles. La significativité des différents tests est exprimée avec la p-value (P), selon trois seuils de significativité : pour $P < 0,001$ (***), pour $P < 0,01$ (**) et pour $P < 0,05$ (*). Les couples de variables considérées comme auto-corrélées par le test de Spearman n'ont pas été prises en considération (le coefficient de corrélation de Spearman (ρ) $> 0,8$). Un modèle linéaire a été testé sur les couples de variables qui présentaient un $\rho > 0,5$ et une p-value $< 0,05$. Des régressions linéaires (méthode des moindres carrés) de type $y = a \times x + b$ ont été utilisées pour décrire les relations existantes entre ces couples de variables. Pour tous les modèles linéaires, les conditions de normalité et d'homoscédasticité des résidus ont été respectivement contrôlées avec un test de Kolmogorov-Smirnov et un test de Breusch-Pagan. La signification des pentes et des ordonnées à l'origine a été vérifiée à l'aide du test de Student (Sokal et Rohlf 1981). La contribution relative des variables indépendantes à la variance des variables dépendantes a été déterminée en utilisant une ANOVA de type I (somme des carrés).

3.2.2 Estimation des paramètres structuraux selon la surface d'échantillonnage

Le réseau des 201 parcelles de 0,04 ha recouvre une grande partie du gradient environnemental. Dans un premier temps, nous avons mesuré la diversité structurale enregistrée au sein des parcelles de 0,04 ha, au travers de la distribution des aires basales (AB) et du nombre de tiges (D). Puis nous avons testé sa pertinence pour capturer une signature structurale significative. Pour cela, nous avons testé l'auto-corrélation des paramètres de structure au sein de ces parcelles en évaluant la relation entre l'aire basale et le DBH du plus gros arbre de ces parcelles à l'aide d'une régression linéaire (méthode des moindres carrés) de type $y = a \times x + b$.

Par ailleurs, la diversité structurale a été évaluée au sein des sept parcelles d'1 ha dans lesquelles la position des arbres est cartographiée (Ar, At, Bo, Je, Gu, Ti et FP12, tableau 2.3) : L'évolution de la variance de la densité de tiges et de l'aire basale en fonction de la taille de l'inventaire, a été évaluée en générant aléatoirement des sous-parcelles carrées d'une superficie

croissante égale à 0,01 ; 0,0156 ; 0,04 ; 0,0625 ; 0,1024 ; 0,16 et 0,25 ha sans qu'il y ait de superpositions entre-elles. Ces analyses sont emboîtées, ce qui signifie que les données utilisées pour les analyses des plus petites sous-parcelles sont incluses dans les analyses des sous-parcelles plus grandes. L'évolution du coefficient de variation en fonction de la taille des sous-parcelles permet de suivre le décalage entre les paramètres structuraux prédits à l'échelle de ces petites parcelles avec la valeur calculée à l'hectare.

3.2.3 Les drivers environnementaux de la diversité structurale

Le poids des paramètres environnementaux sur la structuration des forêts de la Nouvelle-Calédonie est étudié en distinguant deux ensembles de données :

- Un ensemble "**homogène**" comportant 15 parcelles (FP02, FP05, FP06, FP09, FP12, FP14, FP15, FP16, FP17, FP18, FP26, FP32, FP36, FP44 et FP143) distribuées dans un espace géographique restreint de 9 km² sur le seul site de 'Forêt Plate' considéré comme homogène d'un point de vue environnemental
- Un ensemble "**hétérogène**" comportant 9 parcelles (Ao, Ar, At, Bo, FP12, Go, Ji, Gu et Ti) distribuées dans les 8 sites de cette étude et recouvrant un gradient environnemental important

D'un côté les paramètres structuraux des parcelles distribuées le long des gradients environnementaux seront comparés à ceux des parcelles réparties dans un espace restreint non soumis à ces mêmes gradients environnementaux. De l'autre côté, le jeu de données dit "hétérogène" a été utilisé pour explorer les relations entre variabilité environnementale et variabilité structurale des forêts au moyen de régressions linéaires (méthode des moindres carrés) de type $y = a \times x + b$. Pour tous les modèles linéaires, les conditions de normalité et d'homoscédasticité des résidus ont été contrôlées avec respectivement un test de Kolmogorov-Smirnov et un test de Breusch-Pagan. La signification des pentes et des ordonnées à l'origine a été vérifiée à l'aide du test de Student (Sokal et Rohlf 1981). La contribution relative des variables indépendantes à la variance des variables dépendantes a été déterminée en utilisant une ANOVA de type I (somme des carrés).

Les corrélations ont été testées avec le test de corrélation R de Pearson dans le cas de modèles paramétriques et avec le coefficient de corrélation ρ de Spearman dans le cas des modèles non

paramétriques. La significativité des différents tests est exprimée avec la p-value (P), selon trois seuils de signification : pour $P < 0,001$ (***), pour $P < 0,01$ (**) et pour $P < 0,05$ (*).

3.2.4 Comparaison des paramètres structuraux avec d'autres systèmes insulaires et continentaux

Les paramètres structuraux acquis sur les 23 parcelles d'1 ha sont ici confrontés aux autres forêts tropicales en distinguant d'un côté les forêts insulaires et de l'autre les forêts continentales.

Le nombre de tiges par hectare (D), l'aire basale (AB) et la hauteur (H) de la canopée ont été comparés à d'autres forêts insulaires situées sur 28 îles d'Océanie et d'Asie (67 sites), réparties dans 13 pays (annexe 2.2). Les valeurs moyennes des paramètres structuraux ont été calculées par île.

D'autre part, le nombre de tiges par hectare (D) et l'aire basale (AB) ont été comparés à ceux des forêts denses humides de huit grandes régions tropicales du monde (annexe 2.3). De plus l'allométrie DBH-H des arbres de Nouvelle-Calédonie a été comparée à celle de quatre grandes régions tropicales : l'Asie, l'Afrique, l'Australie et l'Amérique de Sud. Les hauteurs des arbres ont été prédites à partir de l'équation suivante : $H = e^a \times DBH^b$ selon les paramètres de pente et d'ordonnées à l'origine issus de Feldpausch et al. (2011) pour des DBH compris entre 10 et 200 cm (annexe 2.4).

En outre, la biomasse aérienne (AGB) moyenne a été comparée à celles de six pays répartis en Asie, en Afrique et en Amérique du Sud (annexe 2.5). Ces données sont issues de Saatchi et al. (2011).

Enfin, les relations allométriques entre le DBH, l'aire de la couronne et la hauteur des arbres ont été comparées entre cinq zones biogéographiques (le sud-ouest du Pacifique, le sud-est de l'Asie, le sud de l'Asie, l'est de l'Amazonie et l'Afrique équatoriale). Ce travail a été publié (voir Publication 2)

3.3 Résultats

3.3.1 Richesse et composition floristique des parcelles d'1 ha

Un total de 329 espèces d'arbres a été échantillonné appartenant à 153 genres et 72 familles (Tableau 3.1). Les familles les plus abondantes étaient dans un ordre décroissant, les Sapindaceae (1700 arbres), Meliaceae (736 arbres), Rutaceae (733), Salicaceae (644), Myrtaceae (564 arbres) et

Lauraceae (562 arbres). Les familles comportant le plus d'espèces étaient dans un ordre décroissant, les Myrtaceae (32 espèces), Sapindaceae (25 espèces), Lauraceae (15 espèces), Araliaceae (15 espèces) et Moraceae (13 espèces). En dépit de leur abondance, les palmiers, les fougères et les lianes restent peu diversifiés et ne comptent que 17 espèces (6 espèces de palmiers, 5 espèces de fougères et 6 espèces de lianes). Dans les parcelles d'1 ha, la densité moyenne des espèces d'arbres est de 92 ± 15 espèces/ha, elle varie très peu entre les parcelles hormis sur la parcelle de Gohapin où seulement 37 espèces/ha ont été comptabilisées. En outre, d'après le test de Spearman les paramètres structuraux et les paramètres floristiques ne sont pas corrélés.

Tableau 3.1 : Le nombre de familles, de genres et d'espèces d'arbres, ainsi que l'indice de diversité de Shannon (H') et l'indice d'équitabilité (E) de la distribution des abondances des espèces dans les neuf parcelles d'1 ha. Les valeurs indiquées entre parenthèse incluent les autres formes de croissance (palmiers, fougère, liane).

Site	# Famille	# Genre	# Espèce (S)	H'	E
Aoupinié	39 (42)	57 (60)	85 (89)	3,6	0,8
Arago	40 (42)	68 (72)	107 (111)	4,1	0,9
Atéu	39 (43)	59 (63)	84 (88)	3,0	0,7
Boirou	40 (44)	67 (73)	97 (104)	3,8	0,8
Gohapin	24 (24)	33 (34)	37 (38)	2,3	0,6
Jiève	41 (44)	68 (72)	94 (98)	3,7	0,8
La Guen	35 (40)	48 (56)	74 (83)	3,3	0,8
Tiwaé	37 (40)	55 (58)	94 (97)	4,0	0,9
FP12	39 (41)	65 (69)	96 (100)	4,0	0,9
FP09	35 (39)	58 (62)	87 (91)	3,9	0,9
FP26	31 (33)	48 (50)	61 (63)	3,5	0,8
FP17	30 (33)	48 (52)	63 (66)	2,9	0,7
Total	72 (80)	153 (168)	329 (347)		

L'abondance des palmiers, fougères et lianes représentent ensemble près de 7 % du total des individus inventoriés. Les palmiers et les fougères sont particulièrement abondants dans certaines parcelles. Les lianes sont relativement rares et ne représentent jamais plus d'environ 4 % des individus inventoriés (Tableau 3.2). Cette large gamme de variation est en partie à l'origine de la variation importante de la densité totale des tiges. En effet, les palmiers représentent parfois plus d'un tiers du nombre total d'individus recensés comme sur les parcelles d'Atéu et de La Guen, alors qu'ils sont absents de la parcelle de Gohapin et de FP12 (Tableau 3.2).

Tableau 3.2 : Densité de tiges par forme de croissance dans les 23 parcelles d'1 ha. Les pourcentages sont indiqués entre parenthèse.

Site	Arbres	Palmiers	Fougères	Lianes	Figuier étrangleur	Total
Aoupinié	1432 (89)	119 (7)	63 (4)	0	0	1614
Arago	1165 (83)	202 (14)	30 (2)	0	0	1397
Atéu	674 (56)	477 (39)	44 (4)	8 (1)	7 (1)	1210
Bouirou	916 (76)	161 (13)	115 (10)	3 (0,3)	5 (0)	1200
Gohapin	805 (100)	0	0	1 (0,1)	1 (0)	804
Jiève	1013 (98)	3 (0,4)	4 (0,4)	9 (1)	7 (1)	1036
La Guen	869 (62)	458 (33)	68 (5)	2 (0,1)	1 (0)	1398
Tiwaé	1266 (96)	47 (4)	4 (0,3)	2 (0,2)	0	1319
FP12	865 (96)	0 (0)	0 (0)	37 (4)	2 (0)	904
FP02	1150 (100)	0	0	0	0	1150
FP05	1322 (100)	0	0	6 (0,5)	0	1328
FP06	996 (98)	0	0	18 (1,4)	0	1014
FP09	1057 (99)	5 (0,5)	2 (0,2)	5 (0,5)	1 (0,1)	1070
FP14	819 (97)	1 (0)	0	18 (1,4)	3 (0,4)	841
FP143	1239 (99)	0	0	8 (0,6)	0	1247
FP15	1126 (98)	0	0	15 (1,14)	3 (0,3)	1144
FP16	969 (98)	9 (0,7)	2 (0,2)	8 (0,6)	2 (0,2)	990
FP17	1248 (99)	5 (0,4)	0	3 (0,2)	4 (0,3)	1260
FP18	1189 (100)	0	0	1 (0,1)	4 (0,3)	1194
FP26	998 (99)	0	0	5 (0,5)	4 (0,4)	1007
FP32	1137 (99)	0	0	7 (0,5)	2 (0,2)	1146
FP36	922 (99)	2 (0,2)	0	0	3 (0,3)	927
FP44	751 (98)	0	0	3 (0,2)	12 (1,6)	766
Total	23928	1489	332	159	61	25966
Mean	1040	65	14	7	3	1129
SD	197	139	30	8	3	210

3.3.2 Diversité structurale entre les parcelles d'1 ha

La totalité des 27 177 plantes (incluant 23 934 arbres) ayant un DBH ≥ 10 cm est utilisée pour évaluer la diversité structurale entre les différentes parcelles d'1 ha.

Les distributions diamétriques des arbres dans les classes de DBH montrent un modèle classique en forme de " L " (Figure 3.1) avec près de 72 % des individus ayant un DBH ≤ 20 cm et moins de 8 % ayant un DBH ≥ 40 cm (Tableau 3.3). Les parcelles de Boirou et FP12 sont caractérisées par les plus grandes proportions de gros DBH (médianes égales à 16,39 cm et 17,19 cm et 3èmes quartiles égaux à 28,65 cm et 27,37 cm respectivement). A l'inverse celles d'Atéu et de La Guen sont caractérisées par les plus faibles proportions de petits DBH (médianes égales à 13,05 cm pour les deux sites et 3èmes quartiles égaux à 21,96 cm et 18,46 cm respectivement) (Figure 3.1). Les parcelles de Boirou et FP12 présentent les diamètres moyens les plus grands (≥ 22 cm) alors que les parcelles FP05, FP17, FP18 et Tiwaé présentent les diamètres moyens les plus petits (≤ 16 cm) (Tableau 3.4). Le diamètre quadratique moyen est maximal sur les parcelles FP12, Atéu et Boirou (26-28 cm) et minimal sur les parcelles FP05, FP17, FP18 et Tiwaé (17-18 cm).

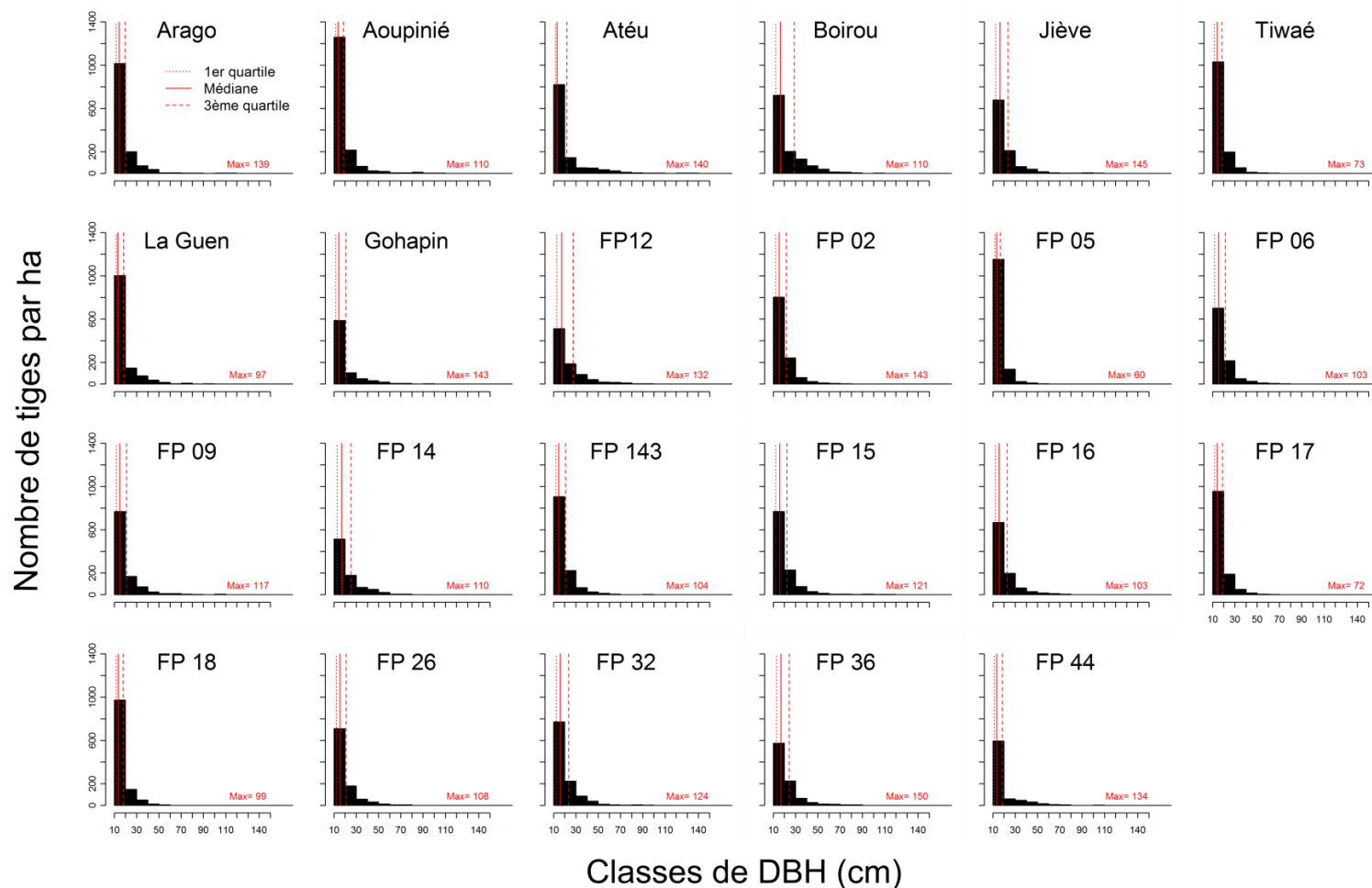


Figure 3.1 : Distribution diamétrique de la végétation (arbres, palmiers, fougères, lianes) présentée par classe de DBH de 10 cm, pour les 23 parcelles d'1 ha. Notez que la distribution des DBH a été tronquée à 150 cm. Les lignes rouges pointillées, continues et tiretées affichent respectivement le 1er quartile (25 % des DBH en dessous ce seuil), la médiane et le 3è quartile (25 % des DBH au-dessus ce seuil).

Tableau 3.3 : Densité de tiges par hectare : total, total des tiges mortes et vivantes, dont le DBH \leq 20 cm et dont le DBH \geq 40 cm, pour les 23 parcelles d'1 ha.

Site	Total (/ha)	Morts (/ha)	Vivants (/ha)		
			Total	DBH \leq 20	DBH \geq 40
Aoupinié	1666	52	1614	1261	65
Arago	1484	87	1397	1065	57
Atéu	1243	33	1210	880	134
Boirou	1242	42	1200	726	140
Gohapin	828	24	804	586	65
Jiève	1073	37	1036	692	73
La Guen	1495	97	1398	1113	62
Tiwaé	1368	49	1319	1053	19
FP12	933	29	904	534	95
FP02	1211	61	1150	805	43
FP05	1532	204	1328	1154	14
FP06	1055	41	1014	702	46
FP09	1119	49	1070	771	59
FP14	876	35	841	513	82
FP143	1274	27	1247	909	49
FP15	1165	21	1144	769	70
FP16	1024	34	990	668	63
FP17	1342	82	1260	997	25
FP18	1247	53	1194	976	20
FP26	1073	66	1007	719	53
FP32	1192	46	1146	772	64
FP36	958	31	927	573	64
FP44	777	11	766	597	63
Total	27177	1211	25966	18835	1425

Tableau 3.4 : Données des DBH moyens (arithmétiques et quadratiques), maximum et de leur coefficient de variation (CV) des 23 parcelles d'1 ha.

Sites	DBH moyen (cm)		DBH max (cm)	CV DBH (cm)
	Arithmétique	Quadratique		
Aoupinié	17	21	110	64
Arago	18	21	139	65
Atéu	21	28	250	94
Boirou	22	26	110	64
Gohapin	20	25	219	78
Jiève	20	25	210	74
La Guen	17	20	97	62
Tiwaé	16	18	73	45
FP12	23	27	132	68
FP02	19	21	143	56
FP05	15	17	170	46
FP06	19	21	103	54
FP09	19	23	117	66
FP14	21	25	110	59
FP143	18	21	104	54
FP15	20	25	155	73
FP16	20	23	103	60
FP17	16	18	72	47
FP18	16	18	99	48
FP26	19	22	108	57
FP32	20	23	124	61
FP36	21	25	150	63
FP44	19	23	134	75

Sur l'ensemble des parcelles d'1 ha, le coefficient de variation des DBH est significativement et positivement corrélé au nombre de grosses tiges (DBH \geq 40 cm) ($P < 0,001$, $R^2 = 0,56$ respectivement) (Figure 3.2, Tableau 3.5). Enfin, les coefficients de variation des DBH mettent en évidence une gamme de distribution des DBH intra-parcelle maximale sur la parcelle de Atéu (83 %) et minimale sur la parcelle de Tiwaé (45 %).

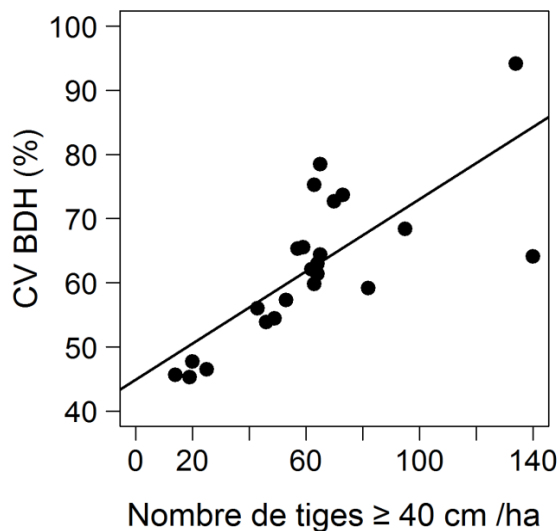


Figure 3.2 : Régression linéaire entre le coefficient de variation des DBH et le nombre de tiges avec DBH \geq 40 cm, pour les 23 parcelles d'1 ha ($P < 0,001$).

Tableau 3.5 : Statistiques d'évaluation des modèles linéaires de corrélation entre les paramètres structuraux. x et y sont respectivement les variables explicatives et expliquées, P la valeur-p, R^2 le coefficient de la régression, RSE l'écart-type résiduel, dl le degré de liberté et Statistique F la statistique du test de Fisher.

y	x	P	R^2	RSE	Statistique F
Aire basale	Nb tiges \geq 40 cm	< 0,001	0,7597	5,485	66,38
Biomasse aérienne	Nb tiges \geq 40 cm	< 0,001	0,6395	50,9	37,25
Nb tiges en canopée	Nb tiges \geq 40 cm	< 0,001	0,5874	10,89	29,9
CV DBH	Nb tiges \geq 40 cm	< 0,001	0,5596	7,911	26,71
Hauteur de la canopée	Nb tiges \geq 40 cm	< 0,001	0,5933	1,967	60,64
Nb tiges mortes	Nb tiges \leq 20 cm	< 0,01	0,3839	31,59	13,09
Densité totale	Nb tiges \leq 20 cm	< 0,001	0,8936	70,26	176,4
Nb tiges en sous-bois	Hauteur	< 0,001	0,416	10,32	14,96

Le nombre total de tiges est en moyenne de 1128 ± 210 tiges et varie de 766 tiges sur la parcelle FP44 à 1614 tiges sur la parcelle de l'Aoupinié (Tableau 3.3). Le nombre de tiges mortes représente en moyenne 4 % du nombre total de tiges par hectare et leur abondance est

significativement et positivement corrélée au nombre de petites tiges ($DBH \leq 20$ cm) ($R^2 = 0,38$, $P < 0,005$) (Figure 3.3, Tableau 3.5). En outre, la mortalité des tiges touche majoritairement les grosses tiges : le pourcentage d'arbres morts est plus élevé dans les classes de DBH élevé (Tableau 3.6).

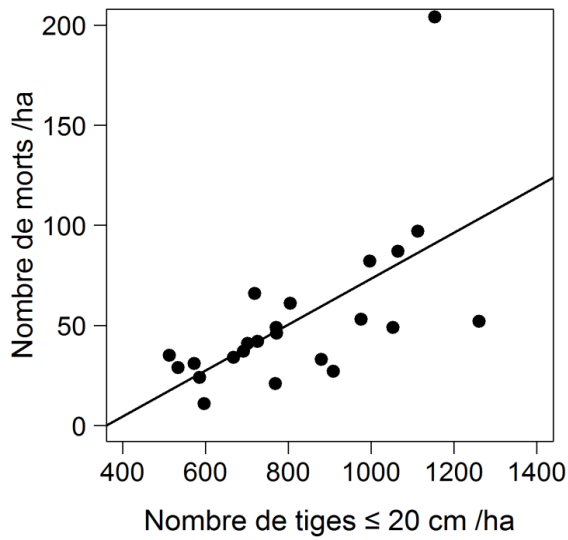


Figure 3.3 : Régression linéaire entre le nombre de tiges mortes et le nombre de tiges avec $DBH \leq 20$ cm, pour les 23 parcelles d'1 ha ($P < 0,005$).

Tableau 3.6 : Le rapport, exprimé en pourcentage entre le nombre de tiges mortes et le nombre de tiges vivantes pour des classes de DBH comprises entre 10 et 110 cm.

Sites	Classes de DBH (cm)								
	[10-20]	[20-30]	[30-40]	[40-50]	[50-60]	[60-70]	[80-90]	[90-100]	[100-110]
Aoupinié	2,14	5,56	7,81	13,04	0	20	0	0	0
Arago	5,51	7,46	8,7	5,41	40	75	0	50	0
Atéu	2,44	2,07	1,96	10,42	2,94	0	10	0	33,33
Boirou	2,21	5,45	5,3	5,63	2,5	0	0	0	0
Gohapin	3,41	0,97	2	3,23	0	0	0	0	0
Jiève	2,95	4,29	11,48	2,63	0	0	0	0	0
La Guen	7,78	3,38	4	2,86	26,67	0	0	0	0
Tiwaé	3,88	2,55	3,92	0	0	33,33	0	0	0
FP12	2,94	2,69	2,25	4,88	10,53	0	0	0	0
FP02	4,86	5,79	5	8,33	20	0	0	0	100
FP05	15,51	16,06	8,7	0	0	0	0	0	0
FP06	3,56	4,63	6	3,7	10	0	0	0	0
FP09	4,16	4,17	5,56	14,81	18,18	0	0	0	0
FP14	5,07	3,35	4,48	0	0	0	0	0	0
FP143	2,32	1,35	0	7,69	0	20	0	0	0
FP15	1,17	2,18	7,89	3,45	0	0	0	0	0
FP16	2,55	2,53	11,48	10,71	0	9,09	0	0	0
FP17	6,06	8,42	6,25	13,33	0	33,33	0	0	0
FP18	4,11	6,76	4	7,69	0	0	0	0	0
FP26	6,35	6,74	3,51	6,67	33,33	0	25	0	0
FP32	4,41	1,34	4,65	10,53	11,11	0	0	0	0
FP36	2,27	5,78	3,08	7,41	0	0	0	25	0
FP44	0,5	5	4,35	3,23	13,33	0	0	0	0

En prenant en compte l'ensemble des formes de croissance, la moyenne de l'aire basale est de 44 m²/ha et varie de 29 m²/ha sur la parcelle FP05 jusqu'à 72 m²/ha à Atéu (Figure 3.4, Tableau 3.7). Enfin la diversité intra-parcelle des classes d'aire basale est très variable, l'indice d'équitabilité variant de 0,70 à 0,94 entre la parcelle FP05 et celle d'Atéu (Figure 3.5). En revanche, en excluant les figuiers étrangleurs, la moyenne de l'aire basale est de 42,8 m²/ha et la parcelle de Boirou présente cette fois l'aire basale maximum avec 64 m²/ha. En effet, même si les figuiers étrangleurs représentent un petit nombre d'individus par parcelle (entre 0 et 12), leurs DBH sont en moyenne très élevés (75 ± 50 cm). Ils contribuent ainsi fortement à la valeur de l'aire basale et ce jusqu'à 14 % sur la parcelle de Jiève (Figure 3.6).

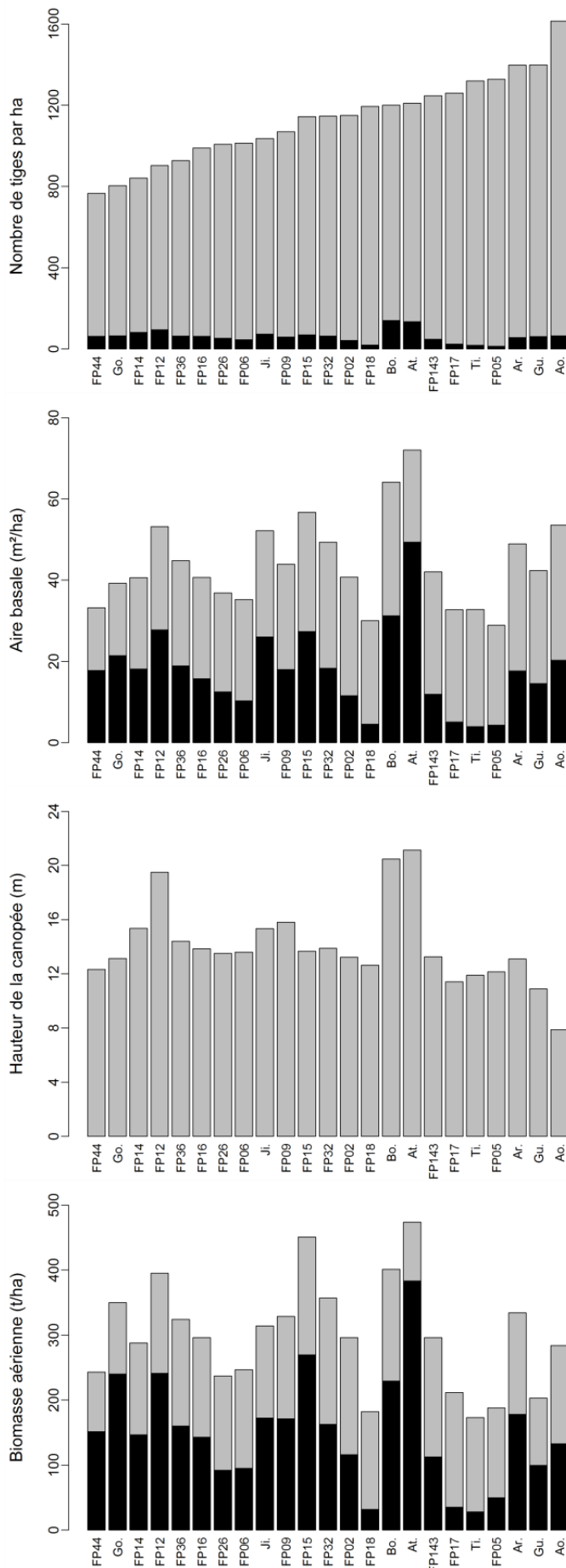


Figure 3.4 : Le nombre de tiges, l'aire basale, la hauteur moyenne de la canopée et la biomasse aérienne des 23 parcelles d'1 ha. En gris les valeurs des paramètres structuraux pour l'ensemble des tiges et en noir pour les tiges ayant un DBH \geq 40 cm. Notez que pour la biomasse seuls les arbres ont été pris en compte. Les parcelles ont été classées par ordre croissant de densité de tiges par hectare.

Tableau 3.7 : Données des aires basales et des biomasses aériennes totales pour l'ensemble des arbres (≥ 10 cm) et pour les gros arbres (≥ 40 cm), et hauteur moyenne de la canopée. Les aires basales calculées sans les figuiers épiphytes étrangleurs sont indiquées entre parenthèse.

Sites	Aire basale (m ² /ha)		Hauteur de canopée (m)	Biomasse aérienne (t/ha)	
	≥ 10 cm	≥ 40 cm (%)		≥ 10 cm	≥ 40 cm (%)
Aoupinié	54	37	8	284	47
Arago	49	37	13	334	53
Atéu	72 (63)	70 (65)	21	474	81
Boirou	64	50	20	401	57
Gohapin	39	54	13	350	69
Jiève	52 (45)	50 (42)	15	314	55
La Guen	42	35	11	203	49
Tiwaé	33	12	12	173	16
FP12	53 (51)	53 (51)	20	395	61
FP02	41	29	13	296	39
FP05	29	14	12	188	27
FP06	35	29	14	247	38
FP09	44	41	16	329	52
FP14	40 (39)	44 (41)	15	288	51
FP143	42	29	13	296	38
FP15	57 (54)	47 (46)	14	451	60
FP16	41 (40)	39 (38)	14	296	48
FP17	33	15	11	212	17
FP18	30 (29)	17 (14)	13	182	17
FP26	37	35	14	237	39
FP32	49 (48)	37 (35)	14	357	46
FP36	45 (43)	42 (40)	14	324	49
FP44	33 (30)	55 (50)	12	243	62

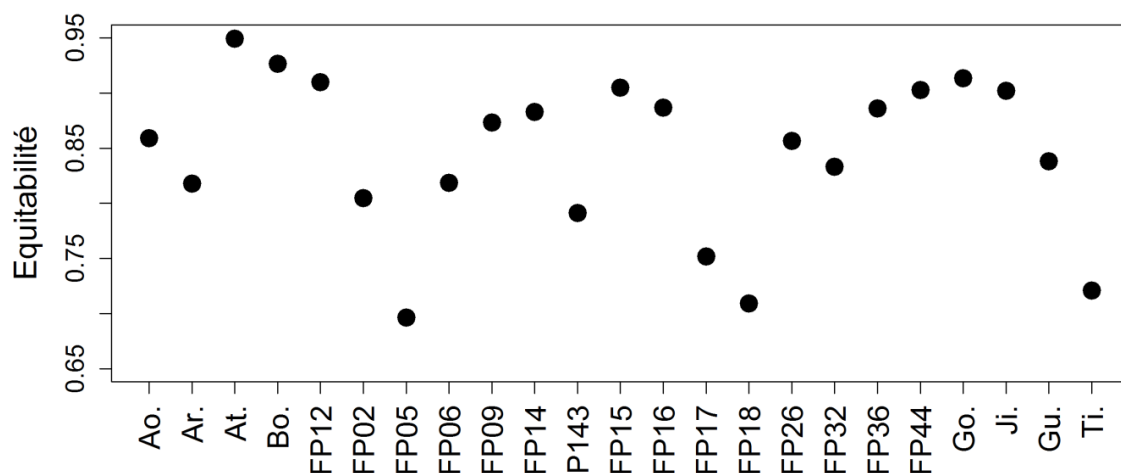


Figure 3.5 : Indices d'équitabilité calculés sur les classes d'aire basale présentes dans les parcelles d'1 ha.

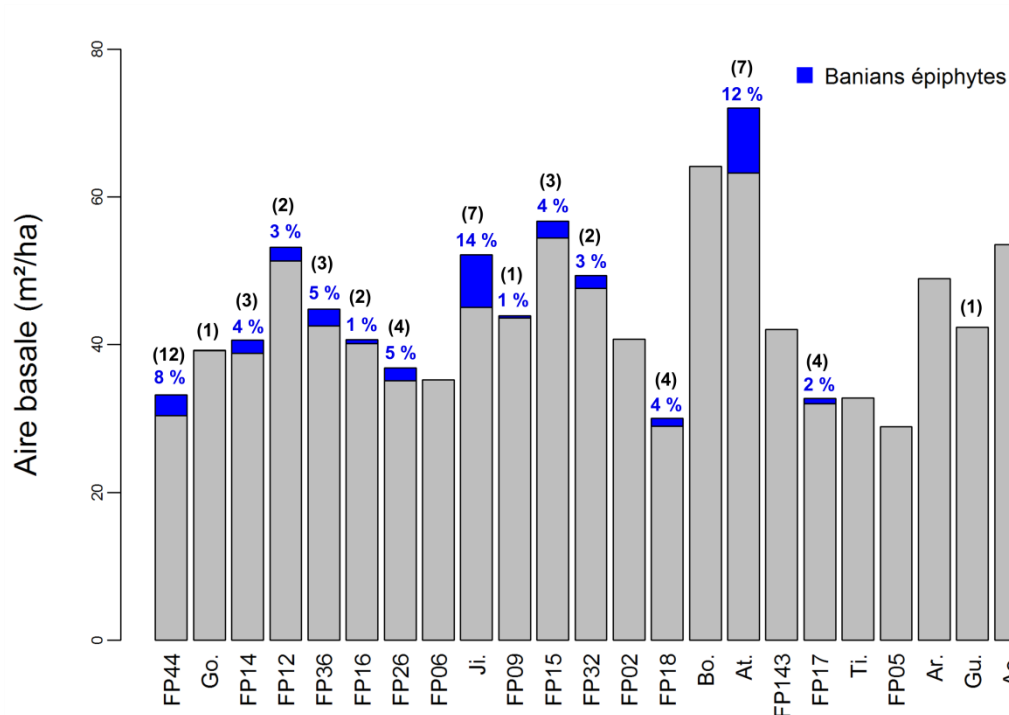


Figure 3.6 : Le pourcentage d'aire basale représenté par les figuiers épiphytes étrangleurs sur chacune des parcelles sur lesquelles ils sont présents. Le nombre d'individus est indiqué entre parenthèse.

Les gros arbres ($DBH \geq 40$ cm) contribuent en moyenne à plus du tiers (38 %) de l'aire basale des parcelles alors qu'ils ne représentent en moyenne que 6 % du nombre de tiges. En outre, plus l'aire basale d'une parcelle est élevée plus la contribution des gros arbres est élevée. Cette contribution varie en effet de 12 % à Tiwaé ($AB = 33$ m²/ha) à 70 % à Atéu ($AB = 72$ m²/ha) (Tableau 3.7). Ainsi, l'aire basale des parcelles d'1 ha est significativement et positivement corrélée ($P < 0,001$; $R^2 = 0,76$) au nombre de gros arbres ($P < 0,001$; $R^2 = 0,76$) (Figure 3.7, Tableau 3.5).

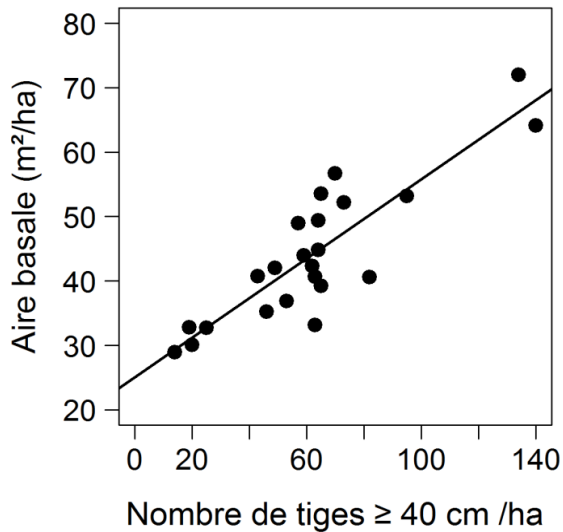


Figure 3.7 : Régression linéaire entre l'aire basale et le nombre de tiges avec $DBH \geq 40$ cm, pour les 23 parcelles d'1 ha ($P < 0,001$).

La biomasse aérienne varie de 173 t/ha (Tiwaé) à 474 t/ha (Atéu). Les gros arbres contribuent en moyenne à près de la moitié (47 %) de la biomasse aérienne totale des parcelles (Tableau 3.7). Leur abondance est significativement et positivement corrélée avec la biomasse aérienne des parcelles ($P < 0,001$; $R^2 = 0,64$) (Figure 3.8, Tableau 3.5).

La hauteur moyenne de la canopée ($HT_{\text{canopée}}$) des peuplements est de 14 ± 3 m et varie de 8 m (Aoupinié) à 21 m (Atéu) (Figure 3.4). Sur les parcelles avec les canopée les plus hautes (e.g. Atéu, Boirou, FP12 et Jiève), la hauteur des arbres émergents dépassait parfois 30 m. Par ailleurs, la hauteur moyenne de la canopée est significativement et positivement corrélée au nombre de gros arbres ($R^2 = 0,59$; $P < 0,001$) (Figure 3.9, Tableau 3.5).

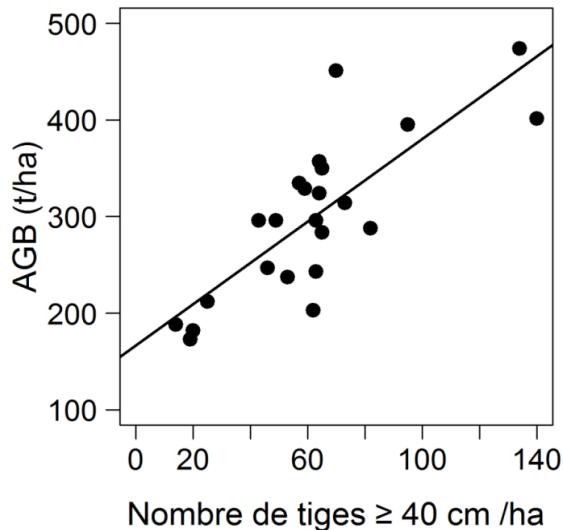


Figure 3.8 : Régression linéaire entre la biomasse aérienne et le nombre de tiges avec DBH \geq 40 cm, pour les 23 parcelles d'1 ha ($P < 0,001$).

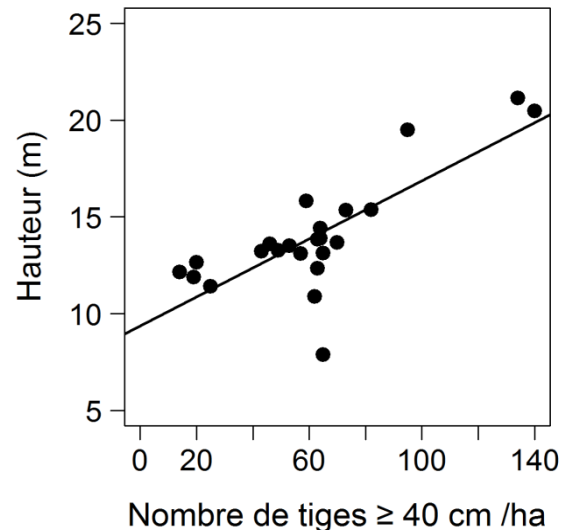


Figure 3.9 : Régression linéaire entre la hauteur moyenne de la canopée et le nombre de tiges avec un DBH \geq 40cm, pour les 23 parcelles d'1 ha ($P < 0,001$).

La structuration verticale des 22 parcelles d'1 ha (hors La Guen où la strate de sous-canopée n'a pas été prise en compte lors de l'inventaire) peut être classifiée en trois catégories (Figure 3.10). La parcelle d'Atéu est nettement dominée par la strate du sous-bois (56 %) et présente une strate de canopée peu dense (16 %). A l'opposé les parcelles de l'Aoupinié, FP32, FP18, Tiwaé, FP09, FP16, FP15, FP143, FP02, FP44, FP05 et FP17 sont dominées par la strate de canopée (respectivement de 61 à 84 %) et présentent une strate du sous-bois peu dense (e.g. 3 % à Tiwaé). Enfin, les parcelles Arago, Boirou FP12 et FP14 présentent une stratification plus équilibrée. Dans l'ensemble, les émergents sont peu fréquents, ils concentrent généralement moins de 3 % des individus en dehors des parcelles de l'Aoupinié et FP44 (≈ 6 %) et les parcelles de Gohapin et de La Guen (≈ 12 %). Plus généralement, le pourcentage de tiges de la strate de sous-bois est significativement ($P < 0,001$) et positivement corrélé à la hauteur moyenne de la canopée ($R^2 = 0,41$), de telle manière que plus la canopée est haute plus la stratification verticale est hétérogène (Figure 3.11, Tableau 3.5). Par ailleurs, le pourcentage de tiges appartenant à la strate de canopée est significativement ($P < 0,001$) et négativement corrélé au nombre de gros arbres ($R^2 = 0,59$) (Figure 3.12, Tableau 3.5).

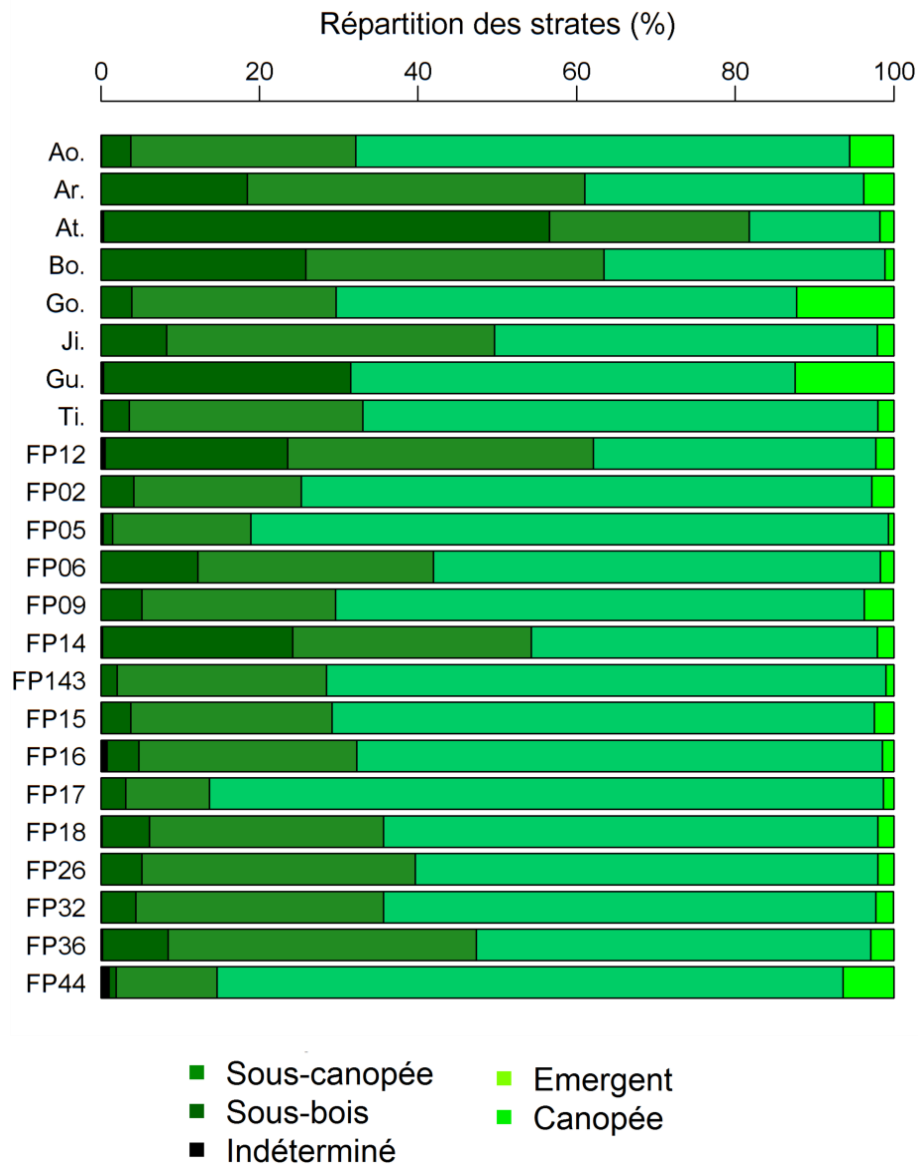


Figure 3.10 : Stratification verticale des parcelles d'1 ha Pour la parcelle de La Guen (Gu.), les arbres appartenant aux strates de canopée et de sous-canopée ont été classés ensemble.

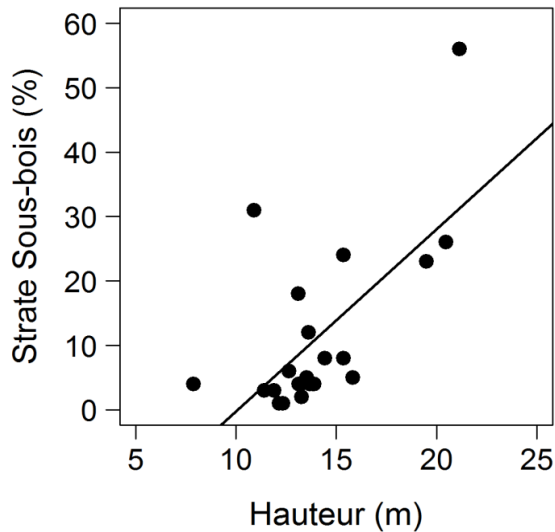


Figure 3.11 : Régression linéaire entre le pourcentage de tiges appartenant à la strate du sous-bois et la hauteur moyenne de la canopée, pour les 23 parcelles d'1 ha ($P < 0,001$).

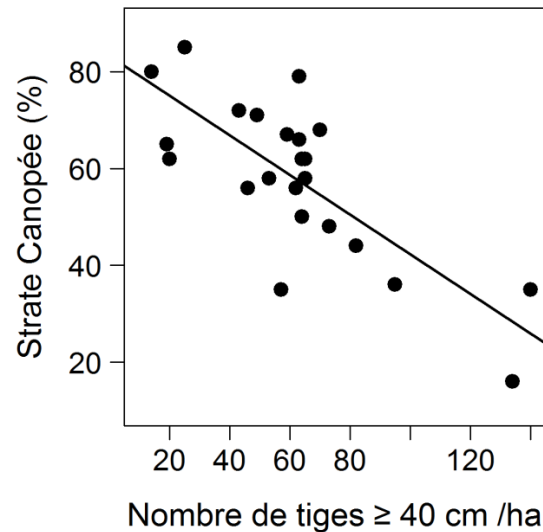


Figure 3.12 : Régression linéaire entre le pourcentage de tiges appartenant à la strate de la canopée et le nombre de tiges avec DBH ≥ 40 cm, pour les 23 parcelles d'1 ha ($P < 0,001$).

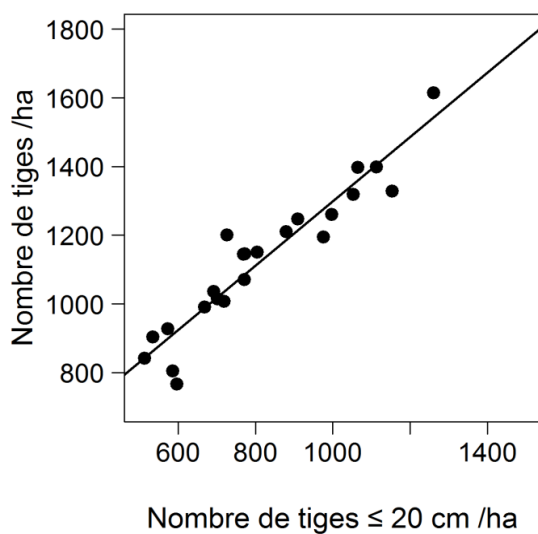


Figure 3.13 : Régression linéaire entre le nombre de tiges et le nombre de tiges avec DBH ≤ 20 cm, pour les 23 parcelles d'1 ha ($P < 0,001$).

Les parcelles d'1 ha sont caractérisées par une grande variabilité structurale. Le nombre de tiges par hectare, l'aire basale, la biomasse aérienne et la hauteur de la canopée varient du simple au double. Plusieurs tendances de co-variations émergent entre les paramètres structuraux (Tableau 3.5). Le nombre de gros arbres est fortement corrélé à l'aire basale, au nombre de tiges dans la canopée et au coefficient de variation du DBH. À l'inverse, le nombre de petites tiges (DBH ≤ 20 cm) est fortement corrélé à la densité totale de tiges (Figure 3.13) et au nombre d'individus morts.

Les organisations des strates verticales et horizontales sont liées. La présence de gros arbres au sein des parcelles est un élément déterminant dans l'organisation structurale des peuplements. Les parcelles caractérisées par une faible abondance de gros arbres ($\leq 4\%$) présentent une forte densité de tiges (> 1350 tiges/ha), une gamme restreinte de distribution des DBH ($CV < 65\%$), une aire basale et une biomasse aérienne faibles (< 50 m²/ha et < 300 t/ha), une stratification verticale peu équilibrée avec une prédominance de la strate de canopée et une hauteur de canopée faible (≤ 12 m) (Tiwaé, La Guen, FP05, FP17). A l'inverse, les parcelles dans lesquelles ces gros arbres sont fréquents ($> 10\%$) présentent une densité plus faible de tiges (1050-1350 tiges/ha), une large gamme de distribution des DBH ($CV > 65\%$), une aire basale et une biomasse aérienne élevées (> 50 m²/ha et > 300 t/ha), une stratification verticale équilibrée avec notamment une strate de sous-bois développée et enfin une canopée haute (≥ 20 m) (Atéu, Boirou, FP12).

3.3.3 Estimation des paramètres structuraux selon la surface d'échantillonnage

L'aire basale et la densité de tiges sont des variables indépendantes (test de Student, $P = 0,39$). La densité de tiges sur les parcelles de 0,04 ha est comprise entre 56 et 325 et l'aire basale est comprise entre 0,96 et 8,90 m². La distribution des densités et des aires basales dans les quartiles reflète la forte diversité structurale capturée au sein des 201 parcelles de 0,04 ha (Figure 3.14).

L'aire basale des parcelles de 0,04 ha est fortement corrélée au DBH du plus gros arbre de la parcelle ($R^2=0,521$, $P < 0,001$), ce qui n'est pas le cas dans les parcelles d'1 ha ($R^2 = 0,042$, $P = 0,54$) (Figure 3.15). Cette corrélation entre l'aire basale et le DBH maximum engendre des sur- ou une sous-estimation (en fonction de la présence ou de l'absence d'un gros arbre) de l'aire basale dans les parcelles de 0,04 ha lorsque la valeur est extrapolée à l'hectare. L'auto-corrélation entre l'aire basale et le DBH du plus gros arbre rend complexe l'utilisation de ce groupe de parcelles de 0,04 ha pour étudier la structure des forêts.

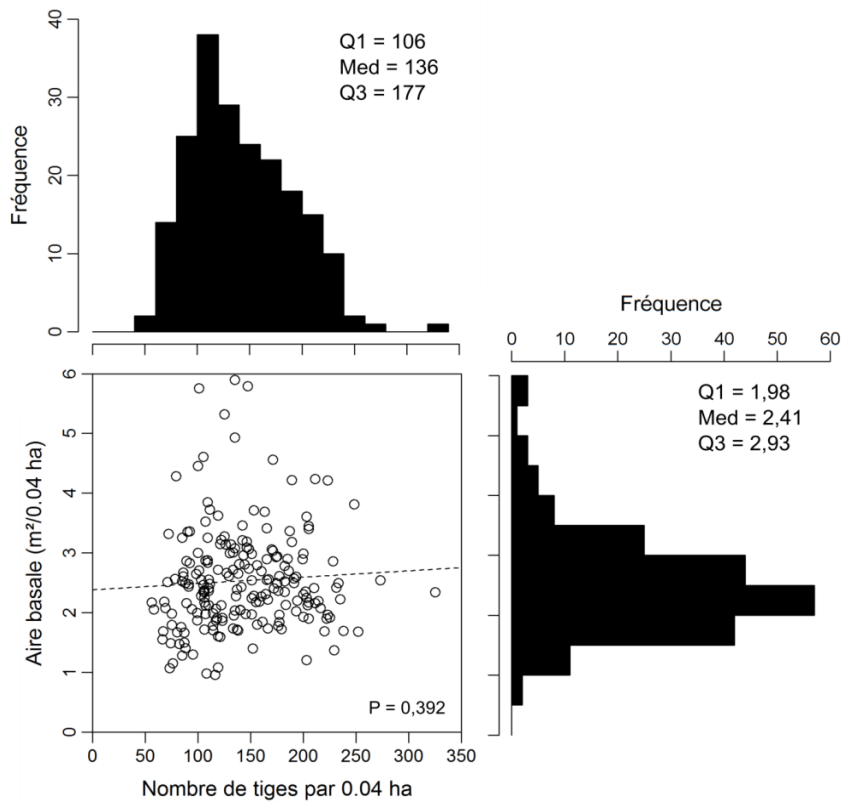


Figure 3.14 : Densité de tiges et aire basale des parcelles de 0.04 ha.

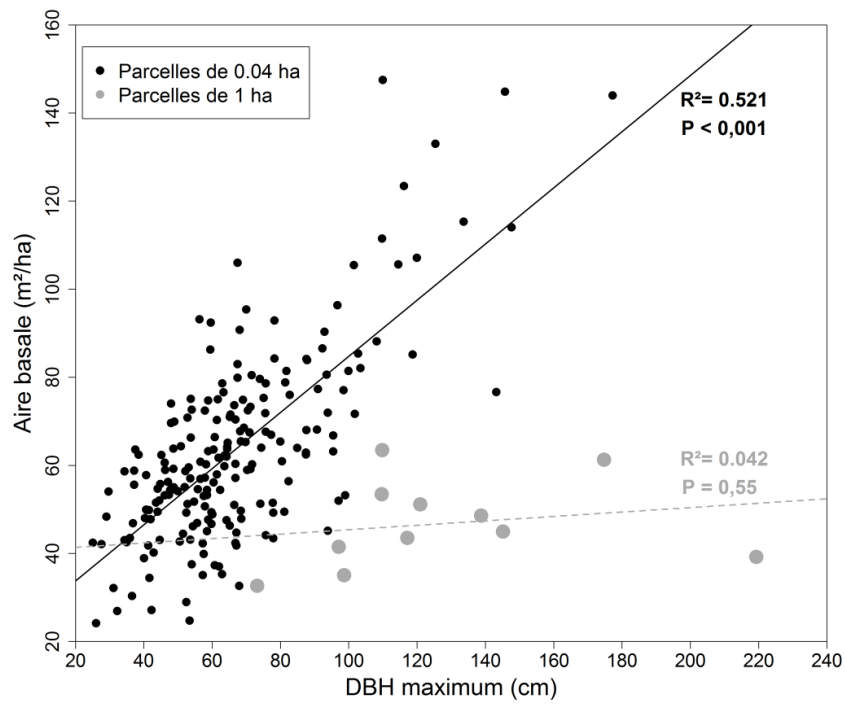


Figure 3.15 : Corrélation entre l'aire basale et le DBH du plus gros arbre des parcelles de 0.04 et d'1 ha.

Les coefficients de variation de la densité de tiges (D) et de l'aire basale (AB) diminuent nettement et de manière constante avec l'augmentation de la taille des sous-parcelles sans jamais atteindre un plateau, jusqu'à une taille de parcelle de 0,25 ha (Figure 3.16). Une certaine variabilité de cette évolution du coefficient de variation est observée entre les sept parcelles d'1 ha où les individus ont été cartographiés. En dehors d'un léger écart (Boirou et Tiwaé), l'évolution du coefficient de variation reste relativement homogène et comparable entre les sept parcelles d'1 ha ce qui suggère que l'hétérogénéité enregistrée au sein d'une parcelle est plus une propriété générale des forêts calédoniennes qu'une particularité locale.

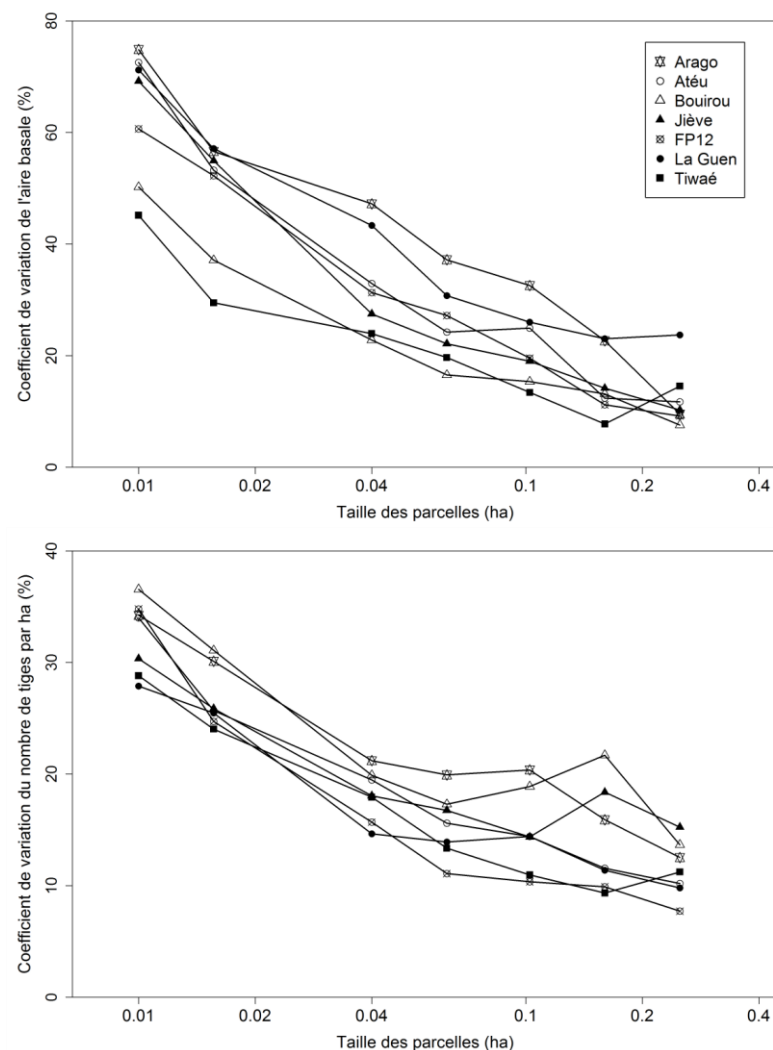


Figure 3.16: Variation du coefficient de variation du nombre de tiges et de l'aire basale par hectare en fonction de la taille des parcelles. Les analyses sont emboîtées, ce qui signifie par exemple que les données utilisées pour les analyses des parcelles de 0.01 ha sont incluses dans toutes les analyses des parcelles plus grandes.

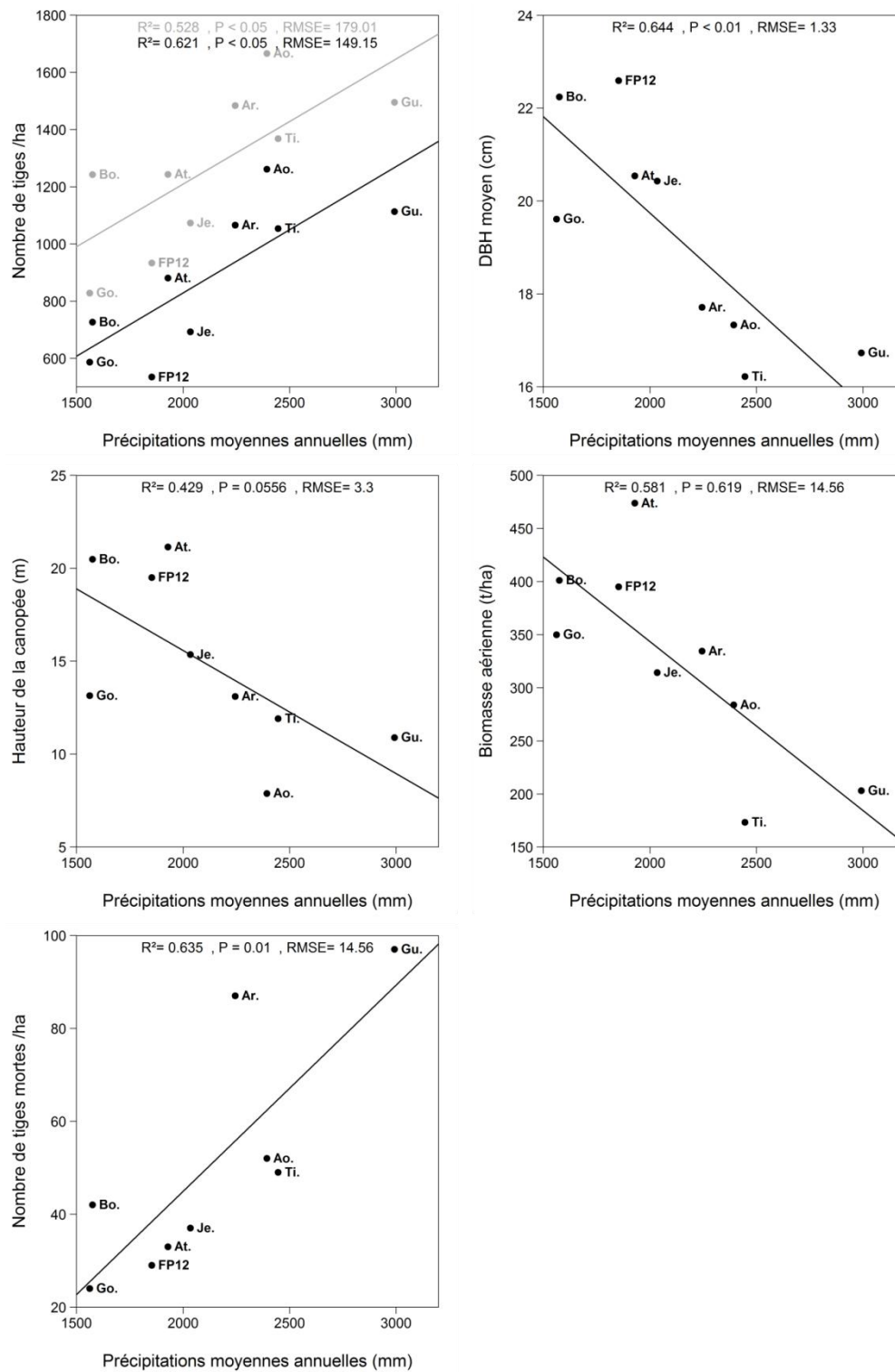


Figure 3.17 : Influence des précipitations moyennes annuelles sur le nombre de tiges et de petites tiges (DBH ≤ 20 cm) par hectare, le DBH moyen, la hauteur moyenne de la canopée, la biomasse aérienne et le nombre de tiges mortes, pour les neuf parcelles de l'ensemble " hétérogène " (Aoupinié, Arago, Atéu, Bouirou, FP12, Gohapin, Jiève, La Guen et Tiwaé).

3.3.4 Les drivers environnementaux de la diversité structurale

La confrontation des paramètres structuraux moyens compilés pour les parcelles du site de Forêt Plate, homogènes d'un point de vue environnemental, et le jeu des neuf parcelles distribuées sur les huit sites de l'étude, hétérogène d'un point de vue environnemental, permet de dégager des tendances de la variabilité environnementale et géographique sur la variabilité des paramètres structuraux :

- Le nombre moyen de tiges par hectare (D) est respectivement de 1066 ± 163 tiges/ha [766-1328] pour les 15 parcelles de l'ensemble homogène contre 1209 ± 258 tiges/ha [804-1614] pour les 9 parcelles de l'ensemble hétérogène.
- L'aire basale (AB) moyenne par hectare est de $41 \pm 8 \text{ m}^2$ [29-57] dans l'ensemble homogène et de $51 \pm 12 \text{ m}^2$ [33-72] dans l'ensemble hétérogène en prenant en compte toutes les formes de croissance.
- La biomasse aérienne (AGB) calculée uniquement à partir des arbres est en moyenne de 286 ± 75 t/ha [182-451] dans l'ensemble homogène et de 325 ± 96 t/ha [173-474] dans l'ensemble hétérogène.
- La hauteur moyenne de canopée ($HT_{\text{canopée}}$) des peuplements est de 14 ± 2 m [11-20] dans l'ensemble homogène et de 15 ± 5 m [8-21] dans l'ensemble hétérogène.
- La stratification verticale des parcelles de l'ensemble homogène est plus homogène que chez les neuf parcelles de l'ensemble hétérogène.

La variabilité structurale est très élevée quel que soit le jeu de données. Les valeurs moyennes et les coefficients de variation de la densité, de l'aire basale, de la biomasse aérienne et de la hauteur sont caractérisés par des gammes de valeurs similaires dans l'environnement homogène et dans l'environnement hétérogène.

Les variables de l'ensemble des 9 parcelles hétérogènes d'un point de vue environnemental sont utilisées pour explorer l'éventuel impact de l'environnement sur la structure des forêts. Suite aux tests de corrélation de Spearman, deux variables environnementales - les précipitations moyennes annuelles (mm/an) et l'altitude (en m) - ainsi que quatre paramètres structuraux - le nombre de tiges

par hectare (D), le DBH moyen, l'aire basale (AB) et la hauteur (H) - ont été retenus pour expliquer la variabilité structurale au sein des parcelles (Figure 3.17 et 3.18).

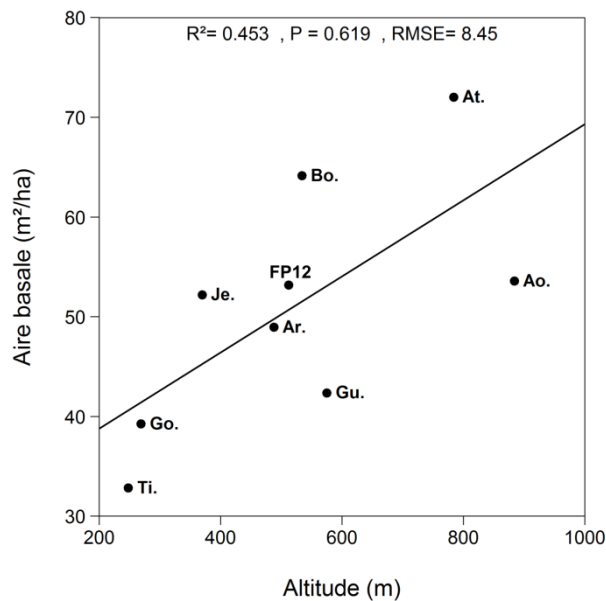


Figure 3.18 : Influence de l'altitude sur l'aire basale, pour les neuf parcelles de l'ensemble " hétérogène " (Aoupinié, Arago, Atéu, Bouirou, FP12, Gohapin, Jiève, La Guen et Tiwaé).

Le nombre de tiges par hectare augmente significativement ($P < 0,05$) avec les précipitations annuelles moyennes qui expliquent 53 % de la variance observée. Plus précisément, c'est le nombre de petites tiges ($DBH \leq 20$ cm) qui augmente ($R^2 = 0,62$, $P < 0,05$) alors que le nombre de grosses tiges ($DBH \geq 40$ cm) n'est pas corrélé avec les précipitations ($P = 0,11$). Ainsi, le DBH moyen diminue significativement ($P < 0,01$) avec les précipitations annuelles moyennes, qui expliquent 64 % de la variance du DBH moyen. De même, la hauteur moyenne de la canopée et la biomasse aérienne tendent aussi à diminuer le long du gradient de précipitations ($P = 0,056$ et $P < 0,05$, 43 % et 58 % de la variance est expliquée). En outre, le nombre de tiges mortes augmente le long du gradient de précipitations ($R^2 = 0,64$, $P = 0,01$). Enfin l'aire basale augmente significativement le long du gradient altitudinal ($P < 0,05$), avec une variance expliquée de 45 %.

3.3.5 Comparaison des paramètres structuraux avec d'autres systèmes insulaires et continentaux

La densité (D) des forêts humides de la Nouvelle-Calédonie est très élevée (1209 ± 258 tiges/ha) en comparaison avec les autres îles d'Océanie et d'Asie, caractérisée par une gamme comprise entre 409 (Tetepare, Salomon) et 1054 (Taïwan) tiges par hectare (Figure 3.19). La hauteur moyenne

de la canopée ($H_{\text{canopée}}$) des forêts de la Nouvelle-Calédonie est en revanche relativement basse (15 m) au regard des hauteurs moyennes dans le contexte insulaire des Îles d'Océanie qui varient de 21 m (Indonésie) à 35 m (Brunei Darussalam) (Figure 3.20). L'aire basale (AB) des forêts denses humides de la Nouvelle-Calédonie $44 \pm 8 \text{ m}^2/\text{ha}$ se situe quant à elle dans la gamme des aires basales enregistrées dans les autres îles d'Océanie et d'Asie, entre $23 \text{ m}^2/\text{ha}$ (Taïwan) et $58 \text{ m}^2/\text{ha}$ (Negros, Philippines), et dans les valeurs supérieures avec une aire basale de $44 \text{ m}^2/\text{ha}$ (Figure 3.19).

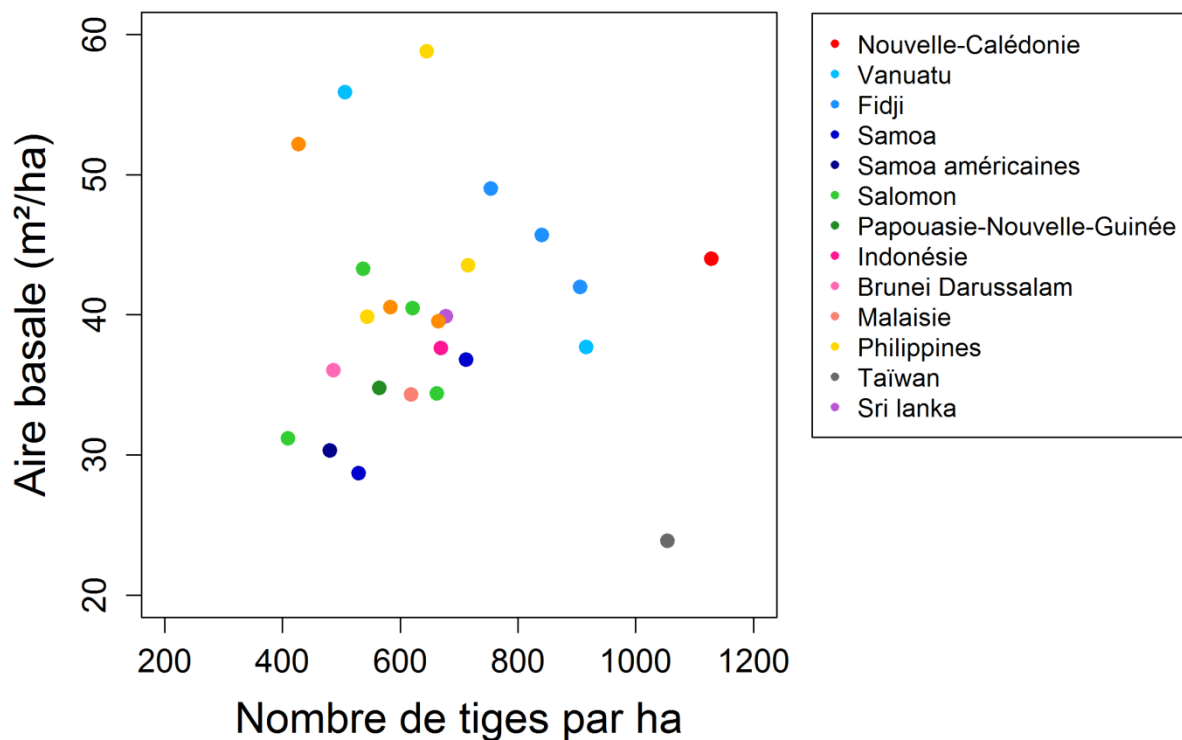


Figure 3.19 : Relations entre l'aire basale et le nombre de tiges par hectare pour 13 îles localisées en Océanie et en Asie. A l'exception de la Nouvelle-Calédonie, les données sont issues de la bibliographie (Annexe 2.2).

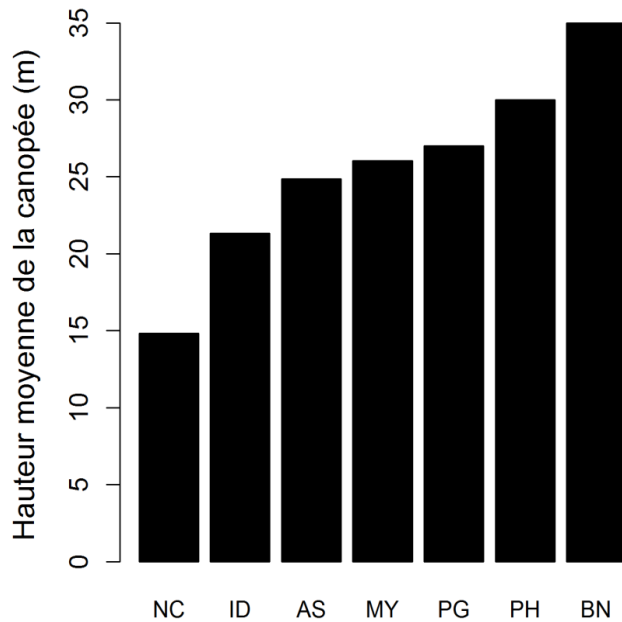


Figure 3.20 : Hauteur moyenne de la canopée pour sept îles d'Océanie et d'Asie : la Nouvelle-Calédonie (NC), l'Indonésie (ID), les Samoa Américaines (AS), la Malaisie (MY), la Papouasie-Nouvelle-Guinée (PG), les Philippines (PH) et le Brunei Darussalam (BN). A l'exception de la Nouvelle-Calédonie, les données sont issues de la bibliographie (Annexe 2.2).

Comparées aux forêts continentales, les forêts de la Nouvelle-Calédonie sont caractérisées par un nombre de tiges par hectare et une aire basale très élevés, à l'exception des forêts d'Australie qui sont caractérisées par une aire basale équivalente (50 m^2) (Figure 3.21). Par ailleurs, la comparaison de la relation allométrique DBH-H en Nouvelle-Calédonie avec celle des régions continentales met en évidence que pour un DBH donné les arbres des forêts denses humides calédoniennes sont beaucoup plus bas (Figure 3.22). Enfin la biomasse enregistrée dans les forêts de Nouvelle-Calédonie se situe dans la gamme intermédiaire des forêts tropicales continentales (Figure 3.23)

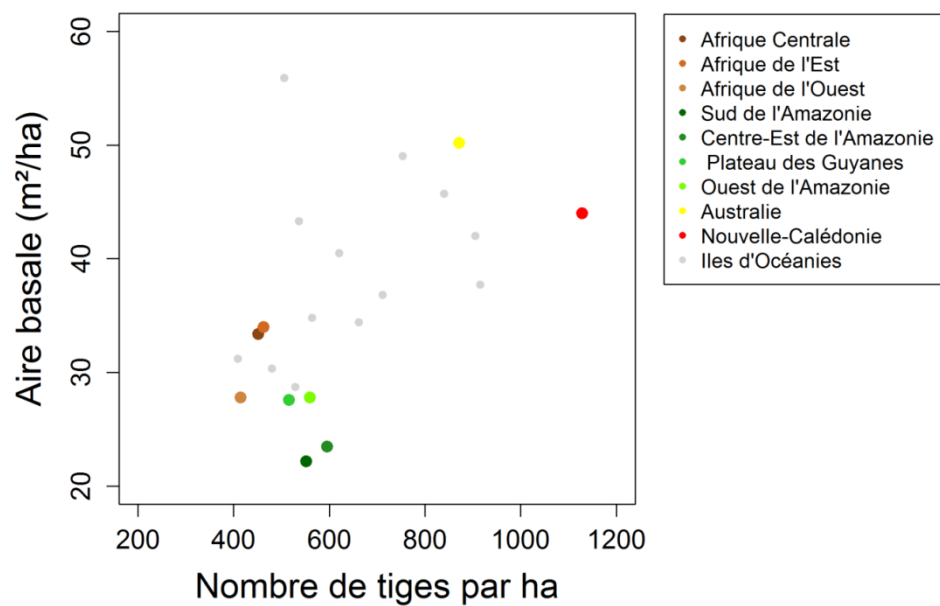


Figure 3.21 : Relations entre l'aire basale et le nombre de tiges par hectare pour huit grandes régions continentales et des îles d'Océanie, dont la Nouvelle-Calédonie. Les données sont respectivement issues de Feldpaush et al. (2011), de la base de données bibliographique des continents (pour l'Asie et Asie Sud-Est) et des îles d'Océanie (Annexes 2.1 et 2.2). Les données de la Nouvelle-Calédonie sont issues des données mesurées sur les 23 parcelles d'1 ha.

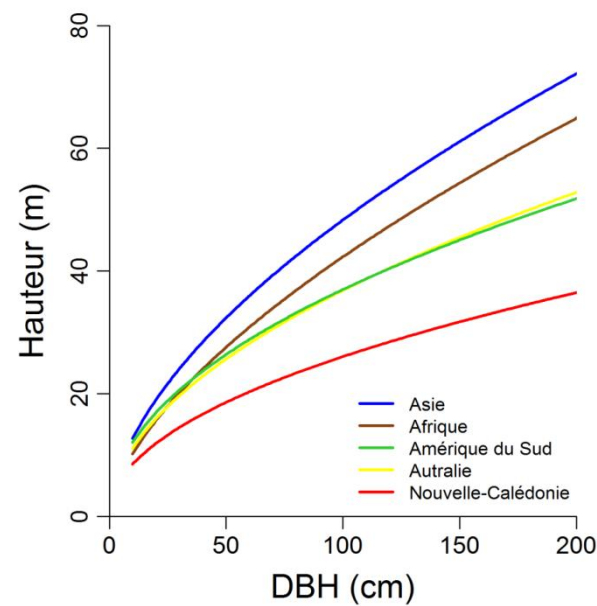


Figure 3.22 : Relation allométrique DBH-H d'après le modèle de prédiction et les paramètres du modèle (pente et ordonnée à l'origine) de Feldpaush et al. (2011) pour l'Asie, l'Afrique l'Amérique du Sud et l'Australie (Annexe 2.4). Le modèle de la Nouvelle-Calédonie a été paramétré à partir des données mesurées sur les 23 parcelles d'1 ha.

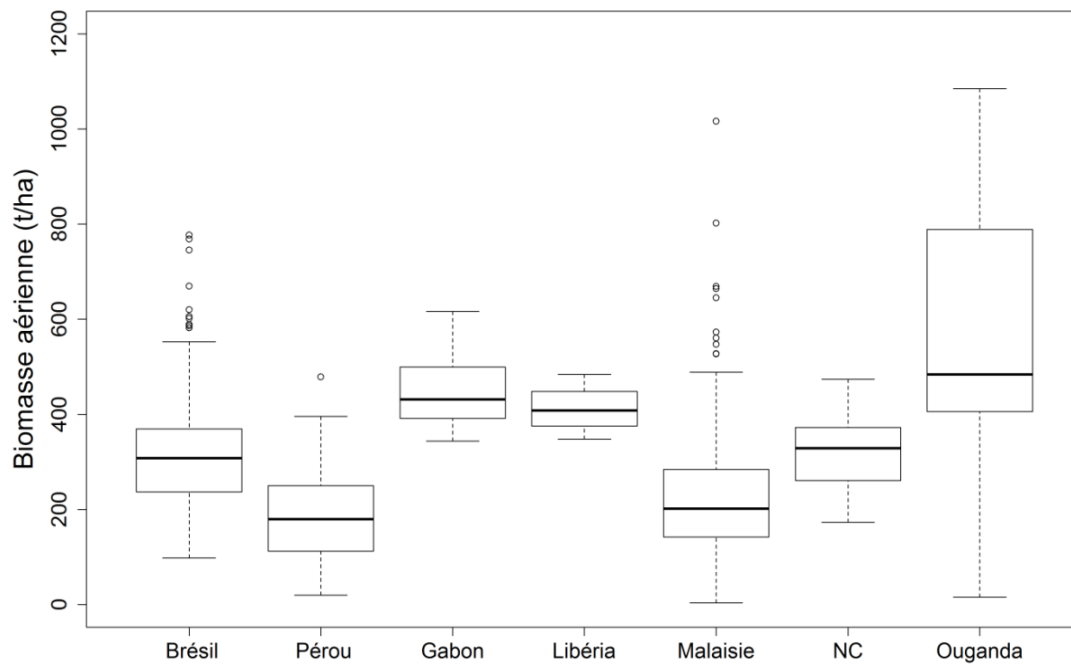


Figure 3.23 : Biomasse aérienne des forêts tropicales humides de sept pays. A l'exception de la Nouvelle-Calédonie (NC), les données sont issues de Saatchi et al. 2011 (Annexe 2.5).

3.4 Discussion

3.4.1 Effet de la surface d'échantillonnage sur l'estimation des paramètres structuraux

A l'échelle du peuplement, la petite taille des parcelles de 0,04 ha ne permet pas de capturer l'hétérogénéité structurale car elle ne prend pas en compte l'hétérogénéité structurale liée à la dynamique des forêts denses humides (régime de perturbation des trouées, Richards 1996).

Une parcelle de 0,04 ha qui englobe une trouée ou une partie d'une trouée présentera des paramètres structuraux moyens localement sous-estimés. La corrélation entre les paramètres structuraux et la taille des parcelles à cette échelle est grandement liée à la taille des trouées (Busing et White 1993 ; Clark et Clark 2000). En effet les trouées, conséquence des chutes d'arbres et de la repousse subséquente de la végétation, créent des patches au sein d'une même parcelle d'1 ha avec des structures très variées. La distribution des tailles et des fréquences des trouées est un facteur induisant une variance élevée dans l'estimation des paramètres structuraux des parcelles de petite taille. En Nouvelle-Calédonie, la taille d'une trouée moyenne en forêt peut-être estimée entre 0,01 et 0,04 ha

(observation personnelle) ; or la superficie minimale d'une parcelle forestière destinée à caractériser la structure d'une forêt soumise à ce régime de perturbation est d'environ 1 ha (Shugart 1984).

La présence de grands arbres au sein des petites parcelles peut également induire une surestimation locale des paramètres structuraux moyens (Brown et Lugo 1992, Brown 1997 ; Réjou-Méchain et al. 2014). Cela explique la variance élevée intra-parcelle au sein des parcelles d'1 ha et inter-parcelles entre les parcelles de 0,04 ha du réseau NC-PIPPN en raison de la faible densité des grands arbres et de leur répartition spatiale irrégulière (Brown et al. 1995). En effet, si une parcelle de 0,04 ha englobe un individu avec un gros DBH, les paramètres structuraux seront localement surestimés. Nos résultats montrent effectivement que l'aire basale (AB) mesurée à partir des parcelles de 0,04 ha est significativement corrélée au DBH du plus gros arbre, ce qui n'a pas été observé dans les parcelles d'1 ha.

L'effet de la surface d'échantillonnage diminue avec l'augmentation de la taille des parcelles (Clark et Clark 2000 ; Grussu et al. 2016), les résultats ont montré que la variance des paramètres structuraux moyens diminuait jusqu'à une superficie de 0,25 ha, taille à partir de laquelle la variance commençait à se stabiliser pour certaines parcelles. Cette taille de parcelle a déjà été considérée comme la taille minimale, notamment pour l'échantillonnage de la biomasse aérienne des forêts tropicales (cf. Laurance et al. 1999 ; Clark et Clark 2000 ; Keller et al. 2001 ; Chave et al. 2004 ; Laumonier et al. 2010). Cependant d'après nos résultats, cette taille de parcelle ne paraît pas suffisante pour intégrer la variabilité spatiale et estimer les paramètres structuraux des forêts humides néo-calédoniennes.

3.4.2 Comparaison avec d'autres forêts denses humides dans le monde

Les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie sont d'une part caractérisées par une exceptionnelle densité de tiges en comparaison aux autres forêts tropicales humides, que celles-ci soient en contexte continental ou insulaire. La densité de tiges ≥ 10 cm par hectare est comprise entre 766 et 1614 tiges/ha avec une moyenne de 1128 tiges/ha, ce qui est similaire aux valeurs trouvées par Jaffré et Veillon (1995) et Ibanez et al. (2014), comprises entre 1256 et 1318 tiges/ha. Cette densité de tiges élevée est inhabituelle pour les forêts denses humides de la région sud-ouest du Pacifique bien

qu'une densité de 1194 tiges ait été enregistrée sur le site de Eungella en Australie (Laidlaw et al. 2007), des densités deux fois inférieures ont été enregistrées en Papouasie-Nouvelle Guinée (entre 453 et 693 tiges/ha) et aux Iles Salomon (entre 409 et 662 tiges/ha). D'autre part, les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie sont également caractérisées par une hauteur moyenne de canopée basse (14 m) par comparaison aux autres forêts denses humides des îles d'Océanie et d'Asie du Sud Est (≥ 20 m). De plus pour un DBH donné, la hauteur des arbres et l'aire de leur couronne est beaucoup plus faible que celle des arbres des forêts denses humides des grands ensembles continentaux (Blanchard et al. 2016).

L'aire basale des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie est élevée. Avec une moyenne de 44 m²/ha, elle est proche des valeurs hautes des aires basales des forêts denses humides des îles d'Océanie et d'Asie (41 m²/ha en moyenne) et de l'aire basales des forêts denses humides australiennes (50 m²/ha) et nettement supérieure à celles des forêts denses humides des autres grands ensembles continentaux (compris entre 22 m²/ha pour le Sud de l'Amazonie et 34 m²/ha pour l'Afrique de l'Est), bien que ponctuellement des valeurs d'aire basale supérieures à 40 m²/an aient été relevées dans les forêts denses humides (e.g. Slick et al. 2010 ; Antin et al. 2013).

La particularité de la structure des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie peut être expliquée par la fréquence élevée des cyclones et des tempêtes tropicales (30 cyclones ont été enregistrés en Nouvelle-Calédonie entre 1975 et 2014 (Météo France) qui touchent le territoire (voir Read et al. 2011). Les cyclones ont une forte influence sur la structure des forêts qui persiste pendant des décennies ou plus (Boose et al. 2001 ; Lugo 2008 ; Yao et al. 2015). Les effets des cyclones tropicaux sont multiples, allant de la défoliation partielle ou complète, aux branches cassées jusqu'au déracinement ou à l'arrachage des arbres (Elmqvist et al. 1994 ; Franklin et al. 2004 ; Turton et Siegenthaler 2004). Des cyclones sévères peuvent aussi entraîner des taux de mortalité très élevés (Franklin et al. 2004 ; Pascarella et al. 2004). Pourtant, la capacité de résilience des forêts leur permet de se remettre généralement rapidement de telles perturbations (Kerr 2000 ; Pascarella et al. 2004). Les dommages et la mortalité causés par les cyclones sont généralement non aléatoires. Les grands arbres sont plus vulnérables (Walker 1991 ; Basnet et al. 1992 ; Herbert et al. 1999). De plus, bien que la défoliation ne fasse pas diminuer directement la hauteur des arbres, elle peut affecter négativement

la productivité primaire si la reprise de la croissance est longue et si les épisodes de défoliation sont fréquents, et par conséquent la croissance des arbres et l'accumulation de la biomasse (Wang et Hall 2004 ; Ito 2010). Ainsi les cyclones tropicaux fréquents peuvent modifier la structure des forêts, comme cela a été montré pour les forêts tropicales des Caraïbes et du Pacifique : les forêts sont caractérisées par des peuplements très denses et des hauteurs de canopée nettement plus basses par comparaison aux forêts qui ne sont pas soumises à ces perturbations (e.g. Basnet et al. 1992 ; de Gouvenain et Silander 2003 ; Lugo 2008 ; McEwan et al. 2011 ; Chi et al. 2015).

La diversité structurale observée entre les forêts denses humides insulaires et continentales peut également s'expliquer par les régimes de vents moyens. Les régions tropicales montrent entre elles de fortes différences de vitesses des vents moyennes. Les régions tropicales continentales sont en général caractérisées par des vitesses de vent annuelles moyennes plus faibles (comprises entre 1 et 3 m/s) par comparaison à certaines régions tropicales, notamment le nord de l'Australie, la Mélanésie et les Caraïbes orientales, qui sont soumises à des vitesses de vent annuelles nettement plus élevées, pouvant dépasser 6 m/s (Yin 2000 ; New et al. 2002). Il a également été montré que la vitesse des vents était plus élevée sur les côtes (Yin 2000 ; New et al. 2002), ce qui accroîtrait l'exposition des forêts denses humides aux vents sur les îles de petites tailles. Enfin la spécificité de la structure des forêts denses humides situées sur des îles montagneuses, comme la Nouvelle-Calédonie, pourrait être expliquée par un effet indirect de l'altitude via la variabilité de l'intensité des vents en fonction de la topographie. Il a en effet été montré que la vitesse du vent augmenterait avec l'altitude (Lawton 1982 ; Friend et Woodward 1990 ; Arya 1998), bien que les données climatologiques ne confirmeraient pas le modèle d'augmentation de la vitesse du vent avec l'altitude (Körner 2007).

Les conditions de vent moyen, la fréquence et l'intensité des cyclones ont des impacts sur la structure et la dynamique des forêts (Thomas et al. 2015) en influençant l'évolution des caractéristiques physiologiques et morphologiques des arbres tropicaux. Les perturbations biomécaniques induites par l'action des vents entraînent une diminution de l'extension en hauteur des arbres (Telewski 1995 ; Meng et al. 2006), la formation de bois de flexion (Telewski 1995), la réduction de la conductivité hydraulique des tiges (Liu et al. 2003) voire la modification de la morphologie des feuilles (Niklas 1996). Des vitesses de vent élevées, au-dessus de la canopée, ont

également un impact important sur les relations allométriques diamètre-hauteur (DBH-H), avec un ralentissement, voire un arrêt de la croissance en hauteur des grands arbres (Thomas 1996, Thomas et al. 2015 ; Poorter et al. 2006). De plus, la diminution de la hauteur des arbres et de l'aire de leur couronne entraîne une augmentation de la pénétration de la lumière sous la canopée, favorisant la productivité primaire des arbres de sous-canopée et réduisant la compétition " size-asymmetric " (sensu Weiner 1990, les plus grands arbres exploitent de façon disproportionnée de plus grandes quantités de ressources au dépend des individus plus petits), ce qui expliquerait la densité de tiges élevée observée dans les forêts denses humides insulaires.

3.4.3 La variabilité structurale des forêts denses humides néo-calédoniennes

Une importante diversité structurale caractérise les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie à l'échelle de la Province Nord. Nos résultats montrent que la pluviométrie et l'altitude, influencent la variabilité structurale de ces forêts. Contrairement au gradient de température, il n'existe pas de règles générales sur les tendances altitudinales des précipitations, les gradients pluviométriques pouvant aller dans toutes les directions (Körner 2007). Dans certaines régions, les précipitations augmentent ou diminuent le long du gradient altitudinal, tandis que dans d'autres le pic des précipitations est atteint à moyenne altitude (e.g. Luo et al. 2005 ; Clark et al. 2015). Cependant la plupart des études qui s'intéressent à la variabilité structurale des forêts le long d'un gradient altitudinal sont réalisées sur un versant d'un massif montagneux et postulent que la pluviométrie est corrélée à l'altitude (e.g. Lieberman et al. 1996 ; Luo et al. 2004). Les peuplements forestiers étudiés ici sont répartis sur plusieurs massifs, distribués de chaque côté de la chaîne centrale ; ainsi, deux gradients pluviométriques se superposent. Les précipitations augmentent globalement avec l'altitude mais aussi d'est en ouest : de la côte est (au vent) exposée aux Alizés, vers la côte ouest (sous le vent). La chaîne centrale induit en effet un important effet de Foehn (Brinkmann 1971) qui engendre des précipitations plus élevées sur la côte est que sur la côte ouest (METEO-France 2007). Des phénomènes similaires ont été décrits à Mauna Loa (Hawaï) où les précipitations sont influencées par le vent dominant du nord-est et ne sont pas corrélées linéairement avec l'altitude (Vitousek et al. 1990 ; Raich et al. 1997).

3.4.3.1 Influence des précipitations sur la variabilité structurale

Les précipitations influencent clairement la structure des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. Le DBH quadratique moyen, la hauteur moyenne de la canopée et la biomasse aérienne tendent à diminuer avec l'augmentation des précipitations annuelles moyennes. De telles relations ont déjà été décrites dans les forêts d'Afrique Centrale les plus humides, où une diminution de la hauteur des arbres, des diamètres et de la biomasse a été enregistrée avec l'augmentation des précipitations (Longman et Jenik 1987 ; Richards 1996), ainsi qu'en Amazonie, où les forêts de la région nord-ouest (la plus humide) présentaient distinctement une plus faible proportion de gros arbres (Saatchi et al. 2009). Des tendances inverses ont également été observées ; il a été montré que la densité, l'aire basale et la biomasse aérienne des forêts étaient positivement corrélées aux précipitations à Bornéo (Slik et al. 2010) et dans la région néotropicale (Poorter et al. 2016). L'hypothèse la plus probable pour expliquer la diminution des hauteurs d'arbres avec l'augmentation de la pluviométrie en Nouvelle-Calédonie serait liée à la diminution de la fertilité des sols. Le taux de minéralisation et la présence de certains nutriments (PO₄-P, Ca, Mg, et K) diminueraient avec les précipitations car elles engendreraient une augmentation du lessivage des sols (Austin et Vitousek 1998 ; Schuur et Matson 2001 ; Brenes-Arguedas et al. 2008), accentuée par le paysage montagneux néo-calédonien. En effet la baisse de fertilité des sols, résultat du lessivage, aurait pour conséquence une diminution de la biomasse aérienne des arbres au profit d'un investissement dans le développement des parties souterraines, afin d'optimiser la prospection et le captage des nutriments (Leuschner et al. 2007 ; Girardin et al. 2014).

La densité de tiges et plus particulièrement la densité des petites tiges (DBH \leq 20 cm) augmente le long du gradient de pluviométrie, comme montré dans la littérature (e.g. Givnish 1999 ; ter Steege et al. 2003 ; Slik et al. 2010). Cette augmentation est probablement liée à un effet indirect de la diminution de la hauteur de la canopée, observée le long du gradient de pluviométrie. Nous avons montré que la stratification verticale des peuplements était plus homogène (moins étagée, majorité des tiges présentes dans la strate de canopée) dans les peuplements caractérisés par les hauteurs de canopée les plus basses. Cette relation peut être en partie expliquée par le seuil de DBH choisi (\geq 10

cm), qui ne permet pas de prendre en compte la totalité des tiges présentes dans la strate de sous-bois dont la plupart ont des DBH < 10 cm. D'après la relation allométrique établie entre le DBH, l'aire de la couronne et la hauteur d'un arbre (Antin et al. 2013 ; Blanchard et al. 2016), un peuplement caractérisé par une canopée basse devrait également être caractérisé par des arbres avec de petits DBH et des aires de couronnes peu étendues. Dans cette configuration, la disponibilité de la lumière augmente dans le sous-bois grâce à une pénétration de la lumière diffuse globale à travers de nombreuses petites ouvertures réparties uniformément dans la canopée (Clark et Clark 1996, Kabakoff et Chazdon 1996 ; Montgomery et Chazdon 2001). Cela se traduit dans la sous-canopée par une densification des petites tiges (Nicotra et al. 1999).

De plus, le nombre de tiges mortes, corrélé à la densité des petites tiges, est également corrélé à la pluviométrie. Ainsi un autre facteur explicatif de l'augmentation de la densité de tiges le long du gradient de pluviométrie pourrait être l'augmentation du nombre de trouées, créées par la chute des arbres de canopée ou des émergents (Brokaw 1982, Connell et al. 1997), la mortalité touchant majoritairement les grosses tiges dans les parcelles d'1 ha. En effet, l'augmentation des précipitations annuelles peut diminuer la résistance mécanique des sols du fait de l'augmentation de leur érosion et de la diminution de la profondeur de la zone d'enracinement (Schliemann et Bockheim 2011). Ces grandes ouvertures dans la canopée, qui induisent une augmentation de l'intensité lumineuse dans le plan vertical et dans le plan horizontal, sur de grandes distances (Clark et Clark 1996, Nicotra et al. 1999), pourraient également être à l'origine de l'augmentation de la densité de petites tiges (Denslow 1995 ; Hubbell et al. 1999).

3.4.3.2 Influence de l'altitude sur la variabilité structurale

L'altitude a très peu d'influence sur la variabilité structurale des forêts denses humides néo-calédoniennes. La hauteur moyenne de la canopée n'est pas influencée par l'altitude, contrairement à la diminution de la hauteur des arbres habituellement observée lorsque l'altitude augmente (Aiba et Kitayama 1999 ; Lovett et al. 2006 ; Culmsee et al. 2010 ; Girardin et al. 2014 ; Clark et al. 2015). De plus, la variabilité inter-parcelles de la densité de tiges par hectare est très peu expliquée par l'altitude, contrairement à l'augmentation de la densité de tiges généralement observée le long d'un gradient

altitudinal (Givnish 1999 ; Takyu et al. 2005 ; Lovett et al. 2006, Slik et al. 2010). En effet, bien que la densité maximale de tiges ait été observée sur la parcelle la plus haute (l'Aoupinié, 890 m), elle varie entre 804 tiges/ha (Gohapin) et 1319 tiges/ha (Tiwaé) à faible altitude (250-270 m), et entre 904 tiges/ha (Forêt Plate) et 1398 tiges/ha (La Guen) à moyenne altitude (512-575 m). A la différence des études précédemment citées, réalisées sur de grandes gammes d'altitudes, le gradient altitudinal étudié ici n'est pas aussi étendu (250-890 m), ce qui pourrait expliquer l'absence de corrélation entre l'altitude et la hauteur de la canopée, et la faible corrélation avec la densité de tiges. Il est tout de même intéressant de souligner que la faible hauteur de canopée et la densité de tiges très élevée qui caractérisent la parcelle de l'Aoupinié, pourraient être la conséquence de l'influence de températures plus basses à 890 m.

En revanche, l'aire basale augmente le long du gradient d'altitude en Nouvelle-Calédonie. Cependant, la relation entre l'aire basale et l'altitude est variable selon les sites étudiés dans le monde. Elle augmente sur le volcan Barva au Costa Rica (Clark et al. 2015 ; Lieberman et al. 1996 ; Kitayama 1992), diminue sur les Andes équatoriales (Unger et al. 2012), ou encore ne présente aucune tendance sur d'autres versants des Andes (Girardin et al. 2014). Dans notre site d'étude, l'augmentation de l'aire basale observée le long du gradient altitudinal serait alors davantage liée au gradient de précipitations est-ouest qu'à l'altitude. En effet, l'aire basale, qui est corrélée au nombre de grosses tiges, est plus élevée sur les parcelles caractérisées par une forte proportion de gros arbres, qui sont localisées sur la côte ouest (moins pluvieuse) et elle est plus faible sur les parcelles caractérisées par une faible proportion de gros arbres et qui sont localisées sur la côte est (plus pluvieuse). Néanmoins, deux parcelles ne suivent pas ce schéma : la parcelle de Gohapin qui est caractérisée par une densité importante de grosses tiges et une aire basale faible et la parcelle de l'Aoupinié qui est caractérisée par une densité faible de grosse tiges et une aire basale élevée. La densité de tiges pourrait expliquer ces deux exceptions. La parcelle de forêt de Gohapin présentant la plus faible densité de tiges (804 tiges), et la parcelle de l'Aoupinié la plus forte (1614 tiges). La parcelle de l'Aoupinié présente les caractéristiques structurales d'une forêt d'altitude, avec une canopée basse, une aire basale élevée et une densité de tiges très élevée.

3.4.4 La variabilité structurale sur un espace géographique restreint

La variabilité structurale observée sur le site de Forêt Plate montre que les forêts denses humides néo-calédoniennes sont aussi caractérisées par une variabilité structurale élevée, y compris entre sites proches. Ces variations ne sont liées ni à la topographie, ni aux gradients environnementaux puisque la zone étudiée est restreinte et présente très peu de relief. Nous posons ainsi l'hypothèse que les processus majeurs à l'origine de cette variabilité spatiale sont issus des dynamiques de progression et régression entre forêts denses humides et savanes à Niaoulis qui sont des écosystèmes créés et entretenus par les feux d'origine anthropique (Ibanez et al. 2013a). Cette hypothèse est appuyée par l'analyse à dire d'expert (H. Vandrot, botaniste) du statut dynamique des espèces présentes sur les quatre parcelles inventoriées de Forêt Plate. Ce statut définit à quel stade de la succession forestière une espèce est rattachée (Annexe 3.2).

La fragmentation issue de l'exploitation forestière et des incendies, et les dynamiques de recolonisation forestière ont induit une mosaïque de stades dynamiques, allant des jeunes stades de forêt aux forêts matures. Ainsi la variabilité structurale observée au sein des patches forestiers peut être expliquée par l'extension des contours des fragments forestiers, qui crée un gradient spatial de stades dynamiques, correspondant à des stades de succession secondaire plus ou moins avancés (Hallé et al. 1978 ; Cutler et al. 2008). La succession est progressive et conduit à une complexification de la composition floristique et de la structure avec l'âge des forêts (Hallé et al. 1978 ; Whitmore 1989 ; Riera et al. 1990 ; Cutler et al. 2008). Les structures, généralement régulières et uniformes des premiers stades de la succession végétale, deviennent irrégulières lors des stades ultérieurs, la gamme de variation des DBH s'élargit (plus de gros arbres), la canopée s'élève, la stratification verticale s'étage et la biomasse aérienne s'accroît. Sur le site de Forêt Plate, ce gradient va de peuplements forestiers caractérisés par une hauteur de canopée basse et une densité élevée de petites tiges (jeunes forêts - parcelles FP05 et FP18) à des peuplements caractérisés par une hauteur de canopée plus élevée et une faible densité de tiges, plus grosses, associée à des forêts plus matures (parcelles FP12 et FP14) (Ibanez et al. 2013b ; Blanchard et al. 2015). Ainsi la variation de la densité de tiges sous l'influence de la dynamique forestière sur le site de Forêt Plate (de 766 à 1328 tiges/ha sur les 15 parcelles) est du

même ordre que celle observée le long du gradient de pluviométrie en Province Nord (de 804 à 1614 tiges/ha sur les 9 parcelles).

3.5 Conclusion

Les forêts denses humides néo-calédoniennes sont denses (1182 ± 233 tiges/ha), ont une aire basale élevée (44 ± 11 m²/ha), une canopée relativement basse (14 ± 3 m) et une biomasse aérienne caractéristique des forêts tropicales (299 ± 83 t/ha). Elles se distinguent également par une importante variabilité structurale, que ce soit à l'échelle de la Province Nord ou à une l'échelle beaucoup plus restreinte avec le site de Forêt Plate dans lequel les parcelles sont réparties sur une superficie d'environ 9 km². Ainsi le réseau de parcelles d'1ha a permis de mettre en évidence l'influence de la pluviométrie, de l'altitude et de la dynamique forestière sur la variabilité structurale des forêts denses humides néo-calédoniennes.

CHAPITRE 4

CARTOGRAPHIE DE LA STRUCTURE DES FORÊTS DENSES HUMIDES DE LA PROVINCE NORD PAR ANALYSE DE LA TEXTURE DE LA CANOPÉE

Résumé

Cartographier et classer les forêts denses humides selon une typologie structurale objective est un enjeu majeur pour leur conservation et leur gestion. Les principales contraintes dans l'étude des forêts denses humides sont dues à leur forte hétérogénéité et à leur faible accessibilité. Les méthodes de télédétection sont depuis longtemps considérées comme des outils essentiels et complémentaires aux inventaires de terrain, pour l'étude à large échelle de l'organisation structurale de ces forêts. Des résultats prometteurs ont été obtenus à partir d'analyses de la texture de la canopée, pour la prédiction des paramètres structuraux des forêts tropicales. Dans ce chapitre nous avons évalué le potentiel des indices de texture issus de la méthode FOTO ("FOurier-based Textural Ordination") appliquée à l'analyse d'images optiques à très haute résolution spatiale de la canopée pour: (i) différencier les forêts denses humides des autres types de végétation, (ii) estimer les paramètres structuraux des peuplements forestiers à partir de leur signature dans la canopée, (iii) définir et cartographier des types structuraux dans les forêts denses humides et (iv) prédire la biomasse aérienne des forêts denses humides à l'échelle de la Province Nord. Pour cela, 15 parcelles d'1 ha ont été utilisées pour calibrer les modèles prédictifs de la structure des forêts denses humides fondés sur l'analyse de la texture de la canopée. Cette méthode a permis d'isoler la forêt denses humide des autres formations végétales et de prédire et de spatialiser des paramètres structuraux clefs (tels que la densité de tiges et la biomasse aérienne des forêts denses humides) à partir de corrélations robustes avec les indices de texture de la canopée ($R^2 \geq 0,6$; $RMSE \leq 20\%$).

4.1 Introduction

La déforestation des forêts tropicales est une des principales sources d'émission de carbone d'origine anthropique (Pan et al. 2011 ; Harris et al. 2012). La surveillance des émissions de carbone des forêts tropicales est donc devenue un enjeu majeur au cours des dernières décennies (Van der Werf et al. 2009 ; IPCC 2013). Parmi les cinq principaux réservoirs de carbone identifiés (IPCC 2013), la biomasse épigée des forêts tropicales humides de terre ferme est reconnue comme étant le principal. Evaluer correctement l'état actuel des stocks de carbone à grande échelle dans ces forêts tropicales, en particulier la fraction stockée dans la biomasse aérienne (Houghton et al. 2009), et son évolution dans le temps (DeFries et al. 2007 ; Maniatis et Mollicone 2010) constitue donc un enjeu essentiel.

Compte tenu de l'étendue des forêts tropicales, des limitations d'accès (Gibbs et al. 2007), et des variations de leur structure dans l'espace (e.g. Guitet et al. 2015), les méthodes de télédétection

sont depuis longtemps considérées comme des outils essentiels et complémentaires aux inventaires de terrain, pour évaluer la biomasse des forêts tropicales et suivre ses variations dans l'espace et dans le temps (Patenaude et al. 2005 ; DeFries et al. 2007). Cependant l'utilisation de la télédétection satellitaire a longtemps été contrainte par les phénomènes de saturation des principaux signaux (optique, radar en bande L), lorsque le couvert forestier est fermé, pour des niveaux intermédiaires de biomasse (Proisy et al. 2007). L'imagerie satellitaire à très haute résolution spatiale a ouvert de nouvelles perspectives dans la compréhension de la complexité structurale de ces forêts à large échelle spatiale (Asner et al. 2014 ; Barbosa et al. 2014). Des analyses de la structure des forêts tropicales à partir des informations radiométriques (Thenkabail et al. 2004), ou de la délimitation manuelle (Asner et al. 2002 ; Read et al. 2003) ou automatique (Zhou et al. 2010 ; Broadbent et al. 2008) des couronnes des arbres, ont montré que l'exploitation des propriétés géométriques des images, optiques mais aussi radars (bande X peu pénétrante, De Grandi et al. 2016) à très haute résolution (THR) de la canopée, représente une voie de recherche prometteuse pour la caractérisation structurale des forêts (Song et al. 2002 ; Frazer et al. 2005).

Des résultats prometteurs ont été obtenus à partir de l'analyse de la texture de la canopée, pour la prédiction des paramètres structuraux des forêts tropicales (Wulder et al. 1998 ; Couteron et al. 2005 ; Frazer et al. 2005 ; Malhi et Roman-Cuesta 2008). Cette texture résulte de l'abondance relative des différentes tailles de houppiers (petits, moyens et grands) et de leur distribution spatiale. De plus, il a été récemment montré que la relation allométrique entre le DBH et l'aire de la couronne des arbres de canopée était stable à l'échelle pantropicale (Blanchard et al. 2016). Il a aussi été modélisé que cette allométrie pouvait être centrale dans la compréhension de la structure des peuplements et de leurs dynamiques (Farrior et al. 2016). Ainsi, il existe une relation directe entre la texture de la canopée et la structure du peuplement forestier qui la sous-tend, et ce de façon relativement indépendante de la composition en espèces.

La pertinence de l'analyse de la texture de la canopée pour prédire les paramètres structuraux des forêts repose sur le rôle crucial des grands arbres, dont les couronnes sont visibles dans la canopée. La signature acquise depuis la densité, la distribution et l'organisation de ces grands arbres qui émergent dans la canopée peut-elle traduire la structure tridimensionnelle du peuplement forestier ? La

densité des grands arbres constitue le principal déterminant du stock de biomasse aérienne dans une forêt (Lindenmayer et al. 2012 ; Slik et al. 2013 ; Fauset et al. 2015 ; Bastin et al. 2015). Par ailleurs, les grands arbres exercent une forte influence sur la structure forestière en contrôlant la stratification des sous-étages de végétation (Wirth et al. 2001) et également sur la dynamique forestière en régissant la fréquence et la taille des trouées (Clark et Clark 1996). La surface de la canopée peut ainsi être considérée comme un " proxy " pertinent de la structure et de la dynamique forestière (Birnbaum, 2001)

Depuis une dizaine d'années, une méthode originale permettant d'inférer la structure des peuplements forestiers à partir de l'analyse de la texture du grain de la canopée a été développée (Couteron et al. 2005 ; Proisy et al. 2007 ; Barbier et al. 2012). Cette méthode, appelée FOTO (pour " FOurier transform Textural Ordination ", Proisy et al. 2007) a été introduite par Couteron en 2002. Elle produit, à partir d'images THR, des indices de texture relatifs à la répétition de motifs périodiques dans la canopée. Ces indices se déduisent de l'importance relative des petites, moyennes et grandes fréquences spatiales dans les spectres de Fourier, et reflètent l'abondance relative des différentes tailles de houppier (petit, moyen et grand), mais aussi la distribution de la taille de trouées.

Un des avantages évidents de la méthode FOTO sur le traitement pixel par pixel de données optiques ou radar est que les indices de texture calculés à partir d'images de résolution spatiale haute à très haute (pixels de 0,5 à 5 m) semblent exempts des effets de saturation du signal jusqu'à des valeurs de biomasse aérienne d'au moins 500 t/ha, et probablement plus (Proisy et al. 2007 ; Ploton et al. 2012 ; Bastin et al. 2014 ; Singh et al. 2014). Ces avantages sont sans doute partagés, dans une certaine mesure, par d'autres méthodes utilisant la texture à partir d'images à très haute résolution spatiale. Ces méthodes n'ont cependant fait l'objet que de peu de tests dans le contexte des forêts denses humides tropicales. Alors que la méthode FOTO, qui est peu sensible aux perturbations atmosphériques, a été confrontée à des données de terrain dans différents contextes à travers les tropiques et a fourni régulièrement des résultats prometteurs dans la distinction des types forestiers, correspondant parfois à l'âge des peuplements (Proisy et al. 2007), à des variations de substrat (Couteron et al. 2005), ou à des gradients de dégradation (Ploton et al. 2012 ; Singh et al. 2014). La méthode FOTO a aussi révélé de solides relations entre la texture de la canopée et les paramètres structuraux estimés des peuplements

forestiers, et ce à partir d'images aériennes et satellitaires, issues de capteurs très différents (Couteron et al. 2005 ; Barbier et al. 2010 ; Ploton et al. 2012 ; Bastin et al. 2014), d'images simulées à partir de maquettes 3D de peuplements (Barbier et al. 2010, 2012 ; Barbier et Couteron 2015), ou de donnée Lidar " ombrées " ("*hill-shaded*", Barbier et al. 2011).

Les caractéristiques texturales sont sensibles aux paramètres d'acquisition des images optiques qui décrivent les conditions d'illumination de la scène par le soleil et de perception par le capteur de la lumière réfléchi par la canopée. Ces conditions sont notamment définies par l'angle mesurant la hauteur du soleil et par celui définissant l'angle de visée du capteur par rapport à la source de lumière solaire. Les variations de ces paramètres induisent des variations de la fonction bidirectionnelle de texture ("*Bidirectional texture fonction*", BTF, Barbier et al. 2011) qui peuvent biaiser l'interprétation. Des approches statistiques et empiriques ont été utilisées pour mesurer ou corriger l'effet de la BTF, telles que les régressions multivariées entre les caractéristiques de texture et les angles d'acquisition (Barbier et al. 2010), la normalisation partitionnée des spectres de Fourier (Barbier et al. 2011), ou la correction des spectres d'une image par rapport à une autre (Bastin et al. 2014 ; Barbier et Couteron 2015). L'application de l'analyse de la texture à large échelle ou sur des données multi-temporelles, rendue difficile à cause des variations de BTF, a été résolue par des approches empiriques. Le biais induit par les différences de la BTF est presque négligeable dans des configurations angulaires "*forward*" (visée avant, lorsque la canopée imagée est entre le soleil et le capteur). De plus, quand il est possible d'avoir un certain chevauchement entre les images, le biais peut être corrigé et les gammes d'images exploitables peuvent être étendues jusqu'à des configurations en visée arrière, sauf lorsque l'on se rapproche trop de la configuration dite de "*hotspot*" (Barbier et Couteron 2015). Il est désormais possible d'appliquer des analyses de texture sur des images caractérisées par un large panel de configurations d'acquisition, sans devoir appliquer des corrections atmosphériques exigeantes, contrairement aux indices radiométriques classiques, comme les indices de végétation. Ceci est très avantageux en termes de coût et de possibilités de couverture spatiale, par exemple en utilisant des capteurs à large fauchée, tels que SPOT 6 et 7, qui fournissent des images THR avec des configurations stables à des échelles régionales (jusqu'à 60×600 km par image).

L'objectif de ce chapitre est d'identifier et de cartographier les structures des forêts denses humides à large échelle, dans les paysages forestiers montagneux et fragmentés de la Nouvelle-Calédonie. Le potentiel des indices de texture issus de la méthode FOTO appliquée à l'analyse d'images optiques THR de canopée, a ici été évalué pour: (i) différencier les forêts denses humides des autres types de végétation, (ii) estimer les paramètres structuraux des peuplements forestiers à partir de leur signature dans la canopée, (iii) définir et cartographier des types structuraux dans les forêts denses humides, et (iv) prédire la biomasse aérienne des forêts denses humides à l'échelle de la Province Nord. Pour cela, les 15 parcelles d'1 ha du site de Forêt Plate ont été utilisées pour calibrer les modèles prédictifs de la structure des forêts denses humides basés sur l'analyse de la texture de la canopée. Ces modèles ont ensuite été appliqués à huit images satellitaires Pléiades à très haute résolution (couvrant un ensemble de 1295 km²).

4.2 Méthodes

4.2.1 Analyse de la texture de la canopée

La méthode FOTO a été utilisée pour l'analyse de la texture du grain de la canopée. L'analyse des spectres dérivés du périodogramme de Fourier a initialement été proposée pour étudier la géomorphologie (Muggleston et Renshaw 1998). Ces spectres ont été ensuite utilisés pour l'étude du couvert végétal par Couteron (2002) qui, de plus, a eu recours à une analyse en composante principale (ACP) pour comparer et ordonner systématiquement un grand nombre de spectres et faire ressortir les principaux gradients de texture. D'où le nom de FOTO ("FOurier-based Textural Ordination") donné par Proisy et al. (2007). Cette méthode a été adaptée pour étudier les caractéristiques du paysage et de la végétation des zones arides (Couteron 2002 ; Barbier et al. 2006 ; Couteron et al. 2006 ; Deblauwe et al. 2011), ainsi que la structure de la canopée des forêts denses humides (Couteron et al. 2005), à partir de photographies aériennes et d'images satellitaires à haute et très haute résolution spatiale (THR). FOTO associe une transformée de Fourier rapide bidimensionnelle (2D-FFT) suivie d'une ACP pour produire des indices de texture. La présentation détaillée de la 2D-FFT et son application à des images numériques sont disponibles dans la littérature (Ripley 1981 ; Renshaw et Ford, 1984 ; Couteron 2002), seules les principales caractéristiques sont développées ci-après. Nous avons appliqué

cette méthode sur les images THR Pléiades en suivant la procédure présentée dans Proisy *et al.* (2007) et en utilisant un algorithme, nommé FOTOPAD, programmé par N. Barbier (version juin 2015) avec le logiciel MatLab® (The Mathworks, Natick, Massachusetts, USA). La méthode FOTO a ici été appliquée sur les huit images Pléiades : Aoupinié, Arago, Forêt Plate, Tiwaé, La Guen, Jiève, Atéu et Bouirou.

La méthode FOTO a été appliquée sur les images panchromatiques. Le canal panchromatique a été utilisé pour : (i) sa résolution spatiale (0,5 m) supérieure à celle des canaux multispectraux (2 m), et donc plus à même de capturer les variations de textures liées à des petits objets et (ii) sa capacité à résumer les informations radiométriques multi-spectrales (Proisy *et al.* 2007). La méthode FOTO donne des indices de texture dont l'interprétation est dépendante de la végétation étudiée, et nous l'avons d'abord appliquée sur des surfaces de végétation dont la canopée est suffisamment fermée pour que le grain de la canopée puisse traduire des gradients de taille de couronne et de stature des arbres (Couteron *et al.* 2005 ; Proisy *et al.* 2007), et une partie des images satellitaire a donc été masquée (Figure 4.1 étape 2). Afin de définir les zones à masquer, une cartographie au 1/3000 ème des forêts denses humides¹ de la zone d'étude, digitalisée visuellement à partir des images aériennes (résolution = 0,5 m), a été utilisée. La savane à Niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*), le maquis et les plantations monospécifiques de *Pinus caribaea* (espèce invasive) ont également été cartographiés visuellement sur l'image de Forêt Plate. Enfin les zones non végétalisées, à exclure de l'analyse de la texture, ont été délimitées : les nuages, leurs ombres, les cours d'eau, les routes, les sols nus et les zones anthropisées. Afin d'optimiser la superficie étudiée, l'analyse de la texture a été réalisée sur les patches de forêts denses humides et toutes les autres formations végétales incluses dans ces patches (par exemple les savanes à Niaoulis, les maquis et les plantations de *Pinus caribaea*). Ces formations n'ont pas été masquées afin de limiter la fragmentation des zones d'étude qui restreint la surface sur laquelle le modèle FOTO peut travailler. L'analyse de la texture se faisant à partir d'une fenêtre glissante de taille définie (Figure 4.1, étape 3), qui exclut une partie des surfaces sur la bordure des patches (Figure 4.2),

¹ La cartographie au 1/3000 ème des forêts denses humides a été réalisée par l'équipe AMAP/IAC dans le cadre du projet Province Nord

car les imgettes qui ne sont pas exclusivement composées de végétation (donc non-masquées) ne sont pas traitées par la méthode FOTO.

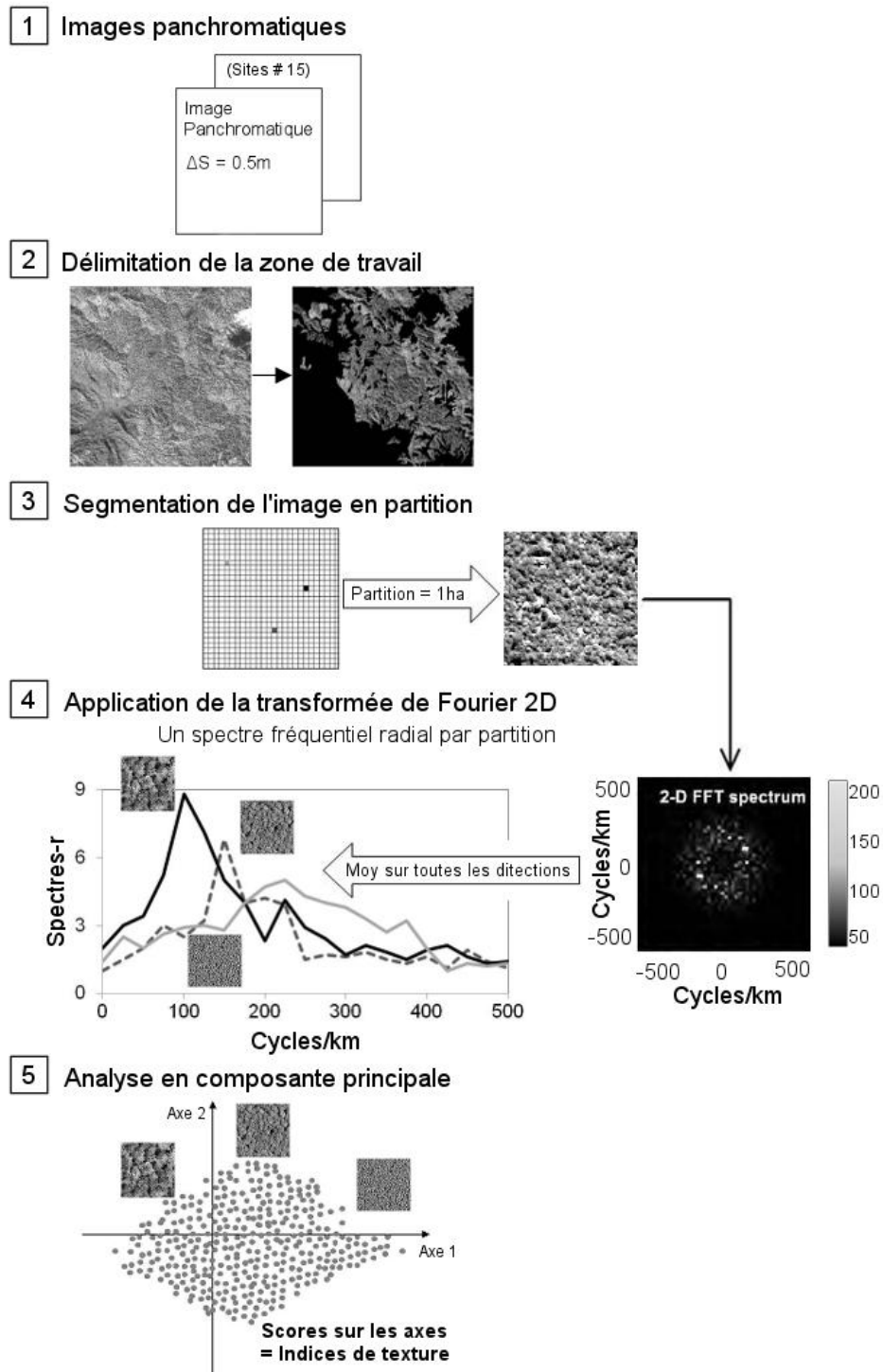


Figure 4.1 : Flux des opérations de l'application de la méthode FOTO sur les images Pléiades THR. Etapes 3 à 5: description de l'algorithme du programme Matlab FOTOPAD (Barbier 2015), implémentant une variante récente de la méthode FOTO, et menant de l'image satellitaire THR étudiée aux indices de texture.

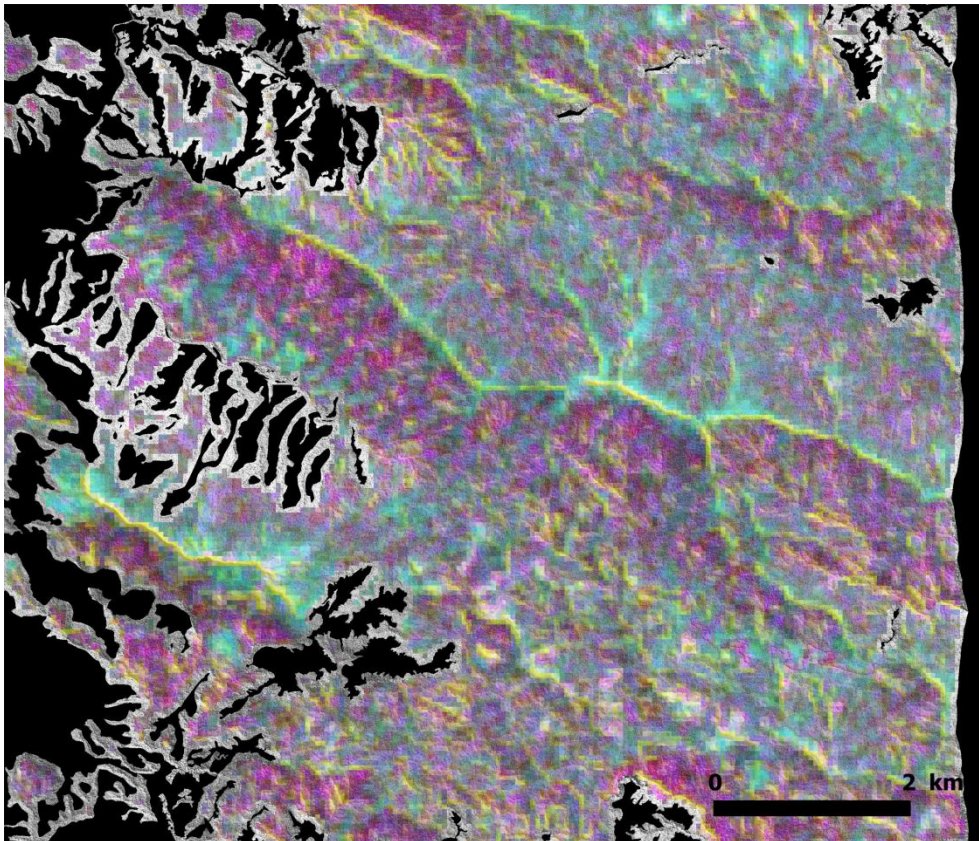


Figure 4.2 : Illustration des effets de bord résultants de l'application de la méthode FOTO. Extrait du résultat de l'analyse de la texture sur l'image satellitaire d'Arago. Au 1er plan en couleur le composé RGB (" Red-Green-Blue ") et en arrière-plan l'image panchromatique Pléiades. Les zones qui apparaissent en niveaux de gris, en bordure du masque, illustrent les effets de bords : les imagerie incluant des pixels du masque n'étant pas traitées.

Les images masquées ainsi produites ont été utilisées pour l'analyse de texture, sans aucune transformation radiométrique ou géométrique. Elles ont été segmentées en imagerie d'1 hectare (Figure 4.1 étape 3). Plusieurs tailles d'imagerie ont été testées (de 0,5 à 4 ha), et l'hectare a été retenu car il était suffisamment grand pour inclure plusieurs répétitions des plus grands motifs, c'est-à-dire les grandes couronnes des arbres de forêt mature, dont le diamètre a été estimé à 16 m (au moins six répétitions). L'hectare était de plus suffisamment petit pour limiter les variations de texture liées au relief (voir Coueron et al. 2005) et également compatible avec la taille des parcelles mises en place dans les forêts. Pour améliorer la résolution spatiale de l'analyse de texture, les imagerie consécutives en X et Y se chevauchent tous les 50 m (par une logique de fenêtre glissante), ainsi la (pseudo-) résolution finale est de 50 m. Chaque imagerie est une matrice carrée représentant la disposition

spatiale de la radiance panchromatique des pixels (en niveau de gris). Un spectre radial de Fourier (ou spectre-r) est calculé à partir du périodogramme 2D de chaque imagerie, en faisant la moyenne des valeurs du périodogramme pour chaque nombre d'onde, sur l'ensemble des azimuts, donc en ignorant l'information liée aux différentes orientations. Le spectre-r transpose la radiance panchromatique exprimée dans le domaine spatial cartésien (XY) vers le domaine fréquentiel, correspondant au nombre de fois où un motif sinusoïdal de fréquence de référence (nombre d'onde) se répète à l'intérieur d'une imagerie, en fonction des particularités du grain de canopée (Figure 4.1, étape 4, à droite). En d'autres termes, la variance de chaque imagerie est partitionnée selon des classes de fréquences spatiales (Figure 4.1, étape 4, à gauche). Les fréquences spatiales, peuvent être exprimées par des nombres d'ondes (r), nombre de fois où le motif se répète dans l'imagerie ou en cycles par kilomètre, tel que $f = 1000 \times r \times N^{-1} \times \Delta S^{-1}$ (avec ΔS la taille des pixels en mètre et N la taille des images en pixels) donnant le nombre de fois où un motif périodique se répète sur une distance d'un kilomètre. L'ensemble discret des fréquences spatiales f utilisées peut également être transformé pour exprimer la taille des motifs (longueurs d'ondes) en mètres, tel que $\lambda = 1000/f$; λ représentant typiquement le diamètre médian apparent de l'ensemble des couronnes des arbres visibles en canopée sur les images satellitaires (Barbier et al. 2010). Pour résumer, le spectre-r constitue un descripteur simple représentant la structure spatiale des images en fonction de la partition de leurs variances selon un ensemble limité de fréquences spatiales. Les images avec une texture grossière sont généralement associées à des spectres asymétriques dans les basses fréquences, tandis que celles avec une texture fine sont généralement associées à des spectres plus équilibrés. Initialement, l'échantillonnage des fréquences était uniquement basé sur l'ensemble des fréquences harmoniques de Fourier. L'algorithme FOTOPAD permet une interpolation du spectre en référence à un ensemble choisi de fréquences (généralement exprimées par leurs longueurs d'onde). Il utilise aussi le " zero-padding " (Percival et Walden 1993 ; Kunttu et al. 2005) pour interpoler les grandes longueurs d'onde se rapprochant de la taille des images. Le principal effet est que l'échantillonnage est mieux équilibré entre les petites et grandes longueurs d'onde spatiales, ce qui rend l'analyse plus robuste aux variations instrumentales dans les textures fines qui peuvent être induites par exemple par des modifications de la fonction de transfert de modulation (qualité du capteur optique) (Barbier et Coueron 2015).

4.2.2 Analyse en composante principale sur le tableau des spectres-r et calcul des indices de texture

Les spectres-r de toutes les images ont ensuite été compilés dans une matrice dans laquelle chaque ligne correspond à une imagerie donnée et chaque colonne correspond aux fréquences spatiales de Fourier (spectre-r). Puis les huit matrices ont été compilées dans une seule matrice (Figure 4.3, étape 2). Cette compilation se justifie car les paramètres d'acquisition des images sont cohérents, si ce n'était pas le cas les différences de la fonction bidirectionnelle de texture (" Bidirectional texture fonction ", BTF) occasionneraient des incohérences dans les résultats (voir Barbier et Couteron 2015). En effet les angles azimutaux soleil-capteur, soit le paramètre d'acquisition le plus influent sur la BTF, des huit images étudiées sont dans une configuration angulaire " forward "(angle > 140°) qui permet de négliger les variations induites par de la BTF sur la texture. Ils sont, de plus, compris dans un faible intervalle, entre 146,33° et 149,21° (tableau 2.1, Chapitre 2). Le tableau des spectres a été soumis à une ACP, où chaque imagerie est considérée comme une observation caractérisée par la manière dont la variance des niveaux de gris se décompose entre les fréquences spatiales successives. Les valeurs de cette décomposition (portions de la variance) sont considérées comme des variables quantitatives caractérisant les images. Les scores des images sur les premiers axes de l'ACP qui, par construction, présentent les plus fortes parts de l'inertie générale du tableau des spectres, sont utilisés comme indices de texture (appelés indices FOTO) (Figure 4.1, étape 5 et Figure 4.3, étape 3). Les fréquences spatiales se positionnent généralement dans un ordre naturel le long des premiers axe de l'ACP, visibles notamment sur le cercle des corrélations (i.e., une distribution dans le sens horaire ou antihoraire des fréquences les plus basses au plus hautes ; e.g. Couteron et al. 2005 et Ploton et al. 2012). L'orientation de ces axes est arbitraire en ACP. Le nuage de points peut donc être interprété directement en termes de variation du grain de canopée au travers des changements dans la contribution relative des fréquences spatiales aux spectres-r.

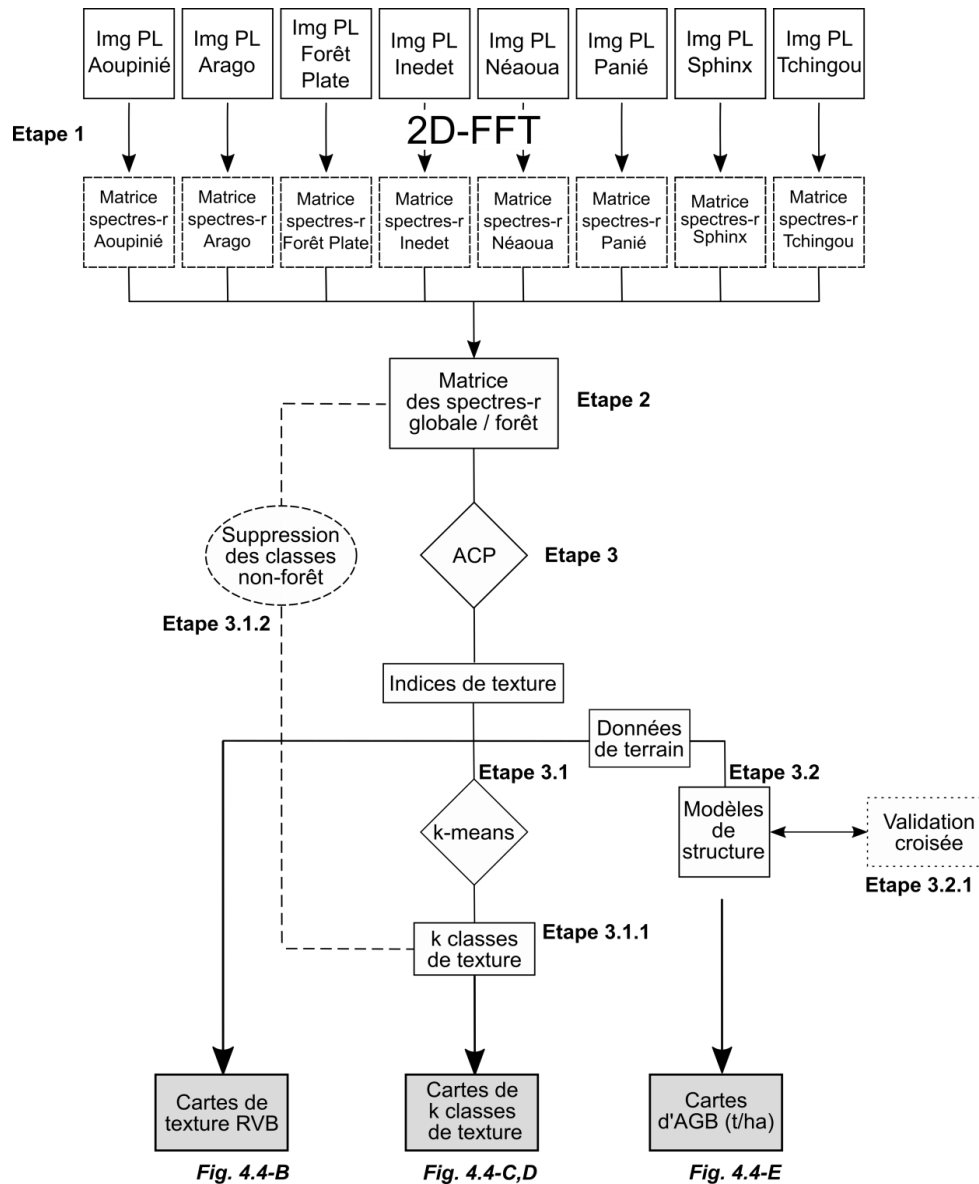


Figure 4.3 : Description du flux d'opérations de l'analyse de la texture des huit images Pléiades (PL). Etape 1 : application de la transformée de Fourier rapide bidimensionnelle (2D-FFT) sur les images panchromatiques brutes. Etape 2 : compilations des huit matrices de spectres-r dans une matrice. Etape 3: Ordination des r-spectres par une analyse en composantes principales (ACP) et obtention des indices de texture. Etape 3.1 : classification des imagerie selon les indices de texture avec la méthode du k-means (où k est le nombre de classes). Etape 3.1.1 : définition des classes de texture de forêt et de non-forêt. Etape 3.1.2 : suppression des imagerie de non-forêt de la matrice des r-spectres. Etape 3.2 : développement des modèles de prédiction des paramètres structuraux à partir des indices de texture. Les 15 parcelles du site de Forêt Plate ont été utilisées pour paramétrer les modèles. Etape 3.2.1 : estimation de la fiabilité des modèles à l'aide de validation croisée avec la technique de "leave-one-out cross-validation". A la suite des étapes 3 des cartes de résolution spatiale égale à la distance de glissement des imagerie (50 m de côté) ont été produites. Des extraits de ces cartes sont illustrés dans la figure 4.4.

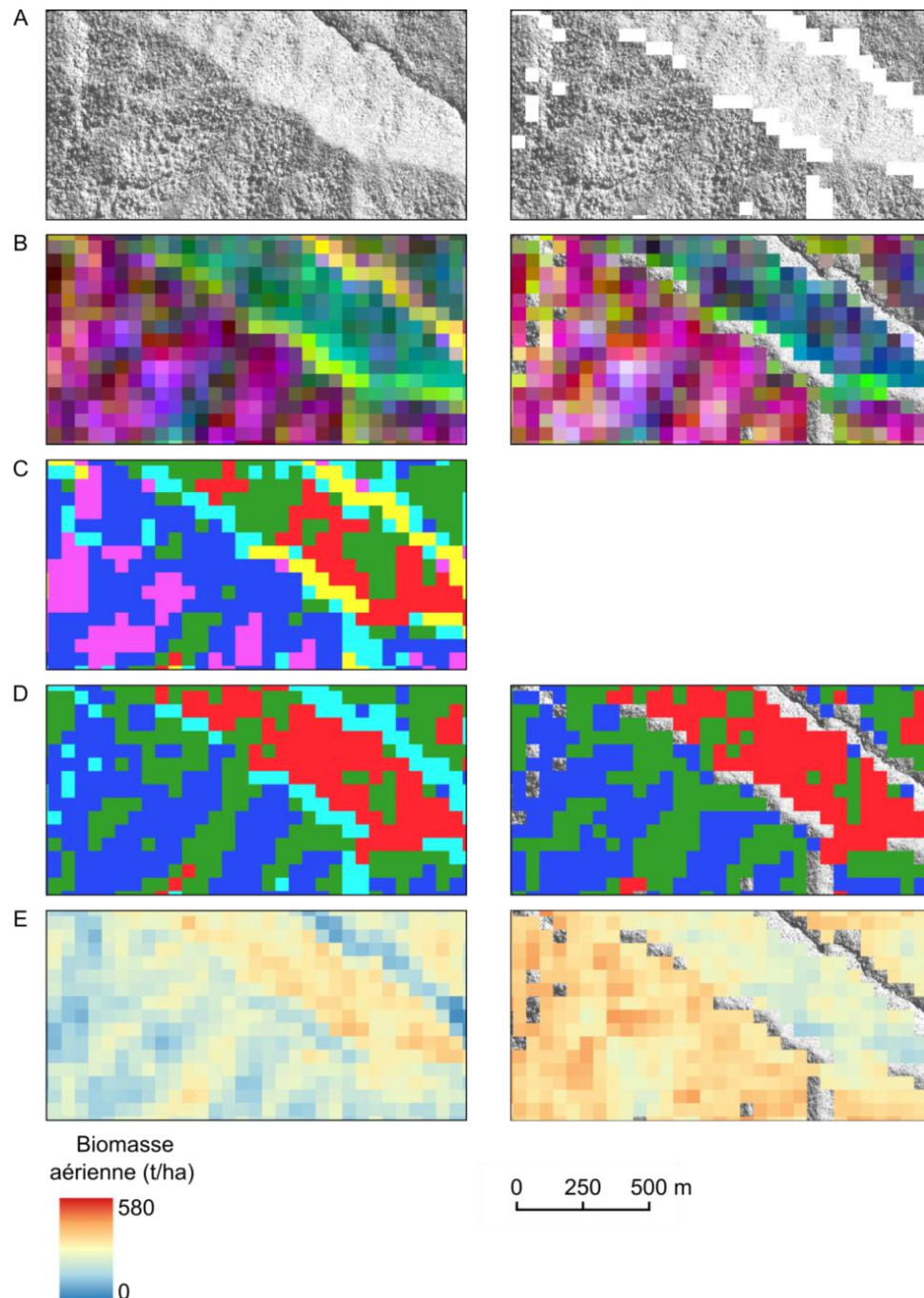


Figure 4.4 : Zoom (150 x 750 m) sur l'image Pléiades nommée La Guen, illustrant les résultats cartographiques des différentes étapes de traitement ; la colonne de gauche concerne le traitement de l'ensemble des imagerie et la colonne de droite concerne le traitement des imagerie de forêts uniquement. (A) image panchromatique Pléiades (0,5 m de résolution spatiale); (B) carte composée rouge-vert-bleu illustrant les scores des imagerie le long des trois premiers axes de l'analyse en composantes principales (ACP) de la matrice des spectres-r ; (C) carte de la classification de l'ensemble des imagerie en 6 classes de texture ; (D) cartes de la classification en 4 classes de texture (à gauche) et en 3 classes de texture (à droite); (E) cartes de biomasse aérienne (en t/ha). La résolution spatiale des cartes B à E est égale à la taille des imagerie, soit 50 m.

Pour afficher les résultats de l'analyse de la texture de la canopée et pour illustrer son potentiel pour cartographier les types de forêts denses humides, nous avons codé les scores des imagerie sur les trois premiers axes de l'ACP et réalisé leur représentation sous la forme d'images à 3 canaux rouge-vert-bleu (les couleurs rouge, vert et bleu expriment respectivement les scores des imagerie sur le premier, le deuxième et le troisième axe). Ces cartes de texture ont une résolution spatiale égale au décalage pris entre les positions du centre des imagerie pour appliquer la logique de fenêtre glissante, c'est-à-dire 50 m de côté pour cette étude, les imagerie ayant 100 m de côté (Figure 4.4 B).

4.2.3 Classification des imagerie selon les indices de texture

Afin de définir une typologie des forêts denses humides, nous avons dans un premier temps classé l'ensemble des imagerie en fonction de leurs indices de texture en utilisant une approche de classification non hiérarchique et non supervisée (k-means ; MacQueen 1967) (Figure 4.3, étape 6). Afin de choisir le nombre de classes le plus pertinent, nous avons testé la sensibilité des résultats en fonction du nombre de classes, comprises entre 1 et 10 classes, car il était difficile de définir a priori combien et quelles classes de texture il serait nécessaire de distinguer. Nous avons utilisé la largeur moyenne de la silhouette de chaque classe (Kaufman et Rousseeuw, 1990). Cette méthode se base sur la cohérence de l'assignation d'une observation à un groupe donné en mettant deux éléments en parallèle : la distance moyenne pondérée d'une observation aux autres membres de son groupe et la distance moyenne pondérée au groupe le plus proche. D'après Kaufman et Rousseeuw (1990) une valeur de largeur moyenne de la silhouette supérieure à 0,71 signifie que la structure des classes est forte, une valeur comprise entre 0,51 et 0,70 signifie qu'elle est raisonnable, une valeur comprise entre 0,26 et 0,5 signifie qu'elle est faible et pourrait être artificielle et enfin une valeur inférieure à 0,26 signifie qu'il n'y a pas de structure. Une valeur de silhouette a été calculée pour chaque observation, puis la silhouette moyenne a été calculée par classes, à l'aide de la fonction " silhouette " du package Raster du logiciel R (3.1.2, R Development Core Team 2014). La mesure de la largeur moyenne de la silhouette est comprise entre 0 et 1. Si celle-ci est faible, cela signifie que les groupes ne sont pas clairement séparés les uns des autres ou que l'homogénéité des groupes est faible. Afin de choisir le

nombre de classes, nous avons recherché les " ruptures " dans le graphique présentant la silhouette moyenne en fonction du nombre de classes.

Il a été montré à partir d'images simulées que le 1er axe de l'ACP pouvait être étroitement corrélé à la taille moyenne de la couronne des arbres de la canopée (Barbier et al. 2010). Ceci suppose néanmoins que le couvert forestier soit fermé. Les principaux axes de l'ACP ont déjà montré de bonnes corrélations avec l'AGB, par exemple dans les forêts de mangroves monospécifiques en Guyane française (Proisy et al. 2007) et dans les forêts sempervirentes des Ghats occidentaux d'Inde (Ploton et al. 2012) du fait des propriétés allométriques entre le DBH, la hauteur et l'aire de la couronne d'un arbre (Enquist et al. 2009, Blanchard et al. 2016). En Nouvelle-Calédonie, du fait de la fragmentation du paysage l'analyse de la texture a été appliquée à diverses formations végétales (par exemple, les forêts denses humides, les savanes à Niaoulis, les maquis, les peuplements monospécifiques) qui sont caractérisées par des structures de canopée très différentes. Nous avons donc cherché à isoler et supprimer les imagerie appartenant à des classes de végétation de non-forêt à partir de l'analyse de texture, puis nous avons soumis la nouvelle matrice de spectres-r, composée uniquement d'imagerie de forêt, à une ACP (Figure 4.3, étape 7). Une classification (k-means) a de nouveau été appliquée aux nouveaux indices de texture calculés sur les seules imagerie de forêt (Figure 4.3, étape 6) et les différents nombres de classes ont été testés. Pour chaque classification, les classes déterminées ont été décrites selon la texture de la canopée et leurs spectres-r moyens ont été calculés. Pour afficher la typologie des forêts denses humides les résultats des classifications ont été cartographiés pour les huit sites avec une couleur par classe de texture. Ces cartes ont une résolution spatiale égale à la taille des imagerie, c'est-à-dire 50 m de côté (Figure 4.4 C et D).

4.2.4 Les modèles texture-structure

Des modèles linéaires ont été développés afin de tester le pouvoir explicatif des indices de texture de la canopée pour prédire des paramètres structuraux mesurés sur le terrain à travers les 15 parcelles du site de Forêt Plate. Les paramètres structuraux retenus pour cette analyse sont : i) le coefficient de variation des DBH (CV, en %) qui traduit diversité des tailles de diamètre des arbres présents sur une parcelle, ii) le diamètre quadratique moyen (Dquad, en cm) qui traduit le diamètre de

l'arbre d'aire basale moyenne, iii) la densité de tiges (D, en tiges/ha), iv) l'aire basale (AB, en m²/ha) et v) la biomasse aérienne (AGB, en t/ha). Pour chacun de ces paramètres, deux modèles de prédiction ont été testés. Le premier modèle utilise les indices de texture issus de l'ACP construite sur l'ensemble des imagerie comme prédicteurs et le second utilise les indices de texture issus de l'ACP construite uniquement sur les imagerie de forêt. Celles-ci ont été au préalable sélectionnées selon les résultats de la première classification des imagerie. Les paramètres des modèles ont été estimés à partir des 15 parcelles du site de Forêt Plate. Chaque modèle a été construit à partir de régressions linéaires multiples basées sur les 3 indices de texture (PCA1 à PCA3, Proisy et al. 2007), comme variables indépendantes, et les données de terrain comme variables dépendantes, à l'aide d'un modèle linéaire de la forme :

$$X = a_0 \sum_{i=1}^3 a_i \times PC_i$$

où X est le paramètre structural considéré, a_0 et a_i sont les coefficients de régression multiple de l'équation qui lie le paramètre structural aux indices FOTO (PC_i) obtenus à partir des trois premiers axes de l'APC. Les indices PC_i ont été calculés pour chaque parcelle en moyennant les valeurs des indices FOTO de toutes les imagerie qui chevauchent la zone délimitée par la parcelle, cette moyenne a été pondérée par les surfaces occupées respectivement par chaque imagerie au sein de la parcelle.

Une méthode de sélection de variable pas à pas ("stepwise"), basée sur le Critère d'Information d'Akaike (AIC) a été utilisée pour identifier les modèles de prédiction des paramètres structuraux les plus performants, à l'aide de la fonction `stepAIC` du package MASS du logiciel R (3.1.2, R Development Core Team 2014). La fiabilité des modèles de prédiction a été testée à l'aide d'une méthode de validation croisée (du type "leave one out") à laquelle une méthode de sélection de variable pas à pas a également été intégrée. Toutes les parcelles sauf une sont utilisées comme ensemble d'apprentissage, puis la capacité de prédiction du modèle est testée sur la parcelle non utilisée. Enfin, la qualité des modèles linéaires a été optimisée en supprimant les points (parcelles) aberrants, opération délicate du fait du faible nombre de points utilisés pour paramétrer les modèles texture-structure. Ainsi les points aberrants ont été repérés sur la base des distances de Cook anormalement élevées, c'est à dire supérieures à $4/N$ avec N le nombre de parcelles (=15). La distance

de Cook mesure l'effet de la suppression d'un point sur la qualité d'une régression, les points ayant une distance de Cook importante sont considérés comme méritant un examen plus approfondi dans l'analyse. Ainsi les parcelles correspondant à ces points aberrants ont été examinées afin de comprendre la raison de leur caractère aberrant (Fox 1991).

L'application des modèles de prédiction a été testée sur les autres images Pléiades, en dehors du site de Forêt Plate (FP). Les paramètres structuraux des 6 parcelles d'1 ha présentes sur des images Pléiades, c'est-à-dire, Aoupinié, Arago, Atéu, Boirou, La Guen et Tiwaé, ont été prédits à partir des modèles paramétrés sur les parcelles du site de Forêt Plate.

Pour caractériser la qualité des modèles de régression qui prédisent les paramètres structuraux des forêts à partir des indices de texture, les indices suivants ont été utilisés :

1. le coefficient de détermination (R^2), fournit une évaluation de la qualité de l'ajustement du modèle en quantifiant la proportion de la variance expliquée par les variables explicatives, plus il est proche de 1 plus le modèle est performant. Le R^2 est calculé de la façon suivante :

$$R^2 = \frac{\sum_i^n (\hat{y}_i - \bar{y})^2}{\sum_i^n (y_i - \bar{y})^2}$$

avec n le nombre de données, y_i les valeurs des mesures, \hat{y}_i les valeurs prédites et \bar{y} la moyenne des mesures.

2. le critère d'information de Akaike (AIC), compromis entre la qualité de l'ajustement d'un modèle et le nombre de paramètres qu'il implique. Sa valeur n'a pas de sens par elle-même, c'est un outil utilisé pour la sélection du modèle : le modèle offrant le meilleur compromis obtient la valeur d'AIC la plus basse. Le AIC est calculé de la façon suivante :

$AIC = 2p - 2\ln(L)$ où p est le nombre de paramètres à estimer du modèle et L est le maximum de la fonction de vraisemblance du modèle.

3. l'erreur relative (s), est calculée comme l'erreur absolue (la valeur de la différence entre la valeur exacte et la valeur prédite par le modèle) divisée par la moyenne des valeurs exactes. L'erreur relative est donnée en pourcentage (i.e. pourcentage d'erreur). L'erreur absolue est calculée de la façon suivante :

$s = (A/B) \times 100$ avec A : somme des valeurs absolues des résidus du modèle et B : somme des valeurs absolues des données exactes.

4. l'erreur quadratique moyenne (RMSE) et l'erreur quadratique moyenne normalisée (RMSEn), sont des mesures courantes pour quantifier la différence entre les valeurs prédites par le modèle et les valeurs réelles, afin de caractériser comment le modèle est ajusté aux données. La RMSE est exprimée dans les mêmes unités que les valeurs prédites. La RMSEn qui est normalisée par la différence entre les valeurs minimale et maximale observées, est exprimée en %. La RMSE et la RMSEn sont calculées de la façon suivante :

$$RMSE = \sqrt{1/n \sum_i^n (\hat{y}_i - y_i)^2}$$

$$RMSEn = RMSE / (y_{max} - y_{min})$$

5. L'erreur absolue moyenne (MAE pour " Mean Absolute Error "), moyenne arithmétique des valeurs absolues des écarts. La MAE est calculée de la façon suivante :

$$MAE = 1/n \sum_i^n |\hat{y}_i - y_i|$$

Enfin, la biomasse a été prédite sur toutes les imagettes des images en utilisant les coefficients de régression multiple calculés à partir du modèle linéaire paramétré sur les 15 parcelles du site de Forêt Plate et en utilisant les indices de texture calculés à partir des imagettes comme variables prédictives. La biomasse aérienne a ensuite été cartographiée sur les huit images Pléiades. La résolution spatiale de ces cartes est égale au décalage choisi lorsque l'on positionne les imagettes de 100 m de côté selon la logique de fenêtre glissante, c'est-à-dire 50 m de côté (Figure 4.4 E)

4.3 Résultats

4.3.1 Analyse de la texture du grain de la canopée

La segmentation en imagettes de 200 pixels (avec 1 pixel = 0,5 m de côté et une imagette extraite tous les 50 m) et le calcul subséquent des spectres-r ont été effectués sur 8 images Pléiades nommées : Aoupinié, Arago, Forêt Plate, Tiwaé, Bouirou, La Guen, Jiève et Atéu. Ces images ont ainsi été respectivement segmentées en 74 133, 81 111, 63033, 229 45, 63459, 688 000, 44 733 et 152 742 imagettes.

Une ACP a été ensuite appliquée sur la matrice de spectres concaténés des 8 images, les imagettes étant considérées comme les observations et les fréquences spatiales de Fourier comme les variables explicatives. Les trois premiers axes de l'ACP représentent plus de 63 % de la variabilité totale observée entre les spectres (Figure 4.5-4). Le premier et le deuxième axe expliquent la majeure partie de l'inertie du nuage de point (29,4 % et 26,9 % respectivement) ; cependant le troisième axe présente également une contribution non négligeable à l'inertie du nuage de point (6,8 %) et donc est retenu. Ainsi les scores des imagettes sur les trois premiers axes de l'ACP sont retenus comme indices de texture. Les cercles de corrélation entre les trois premiers axes de l'ACP et les fréquences de Fourier (Figure 4.5-3 et 4.5-5) montrent que l'axe 1 exprime un gradient des faibles longueurs d'ondes ou des petits motifs ($\lambda = 6$ m) sur le côté négatif de l'axe, aux longueurs d'ondes élevées ou larges motifs ($\lambda = 202$ m) sur le côté positif de l'axe. L'axe 2 exprime un gradient partant de la coexistence des longueurs d'ondes faibles et élevées pour converger progressivement vers des longueurs d'ondes intermédiaires relativement basses (20 m). Enfin l'axe 3 commence dans le domaine des longueurs d'ondes intermédiaires basses et prend fin dans les longueurs d'ondes intermédiaires hautes (40m), en passant par une contribution mêlant plusieurs gammes de longueurs d'ondes.

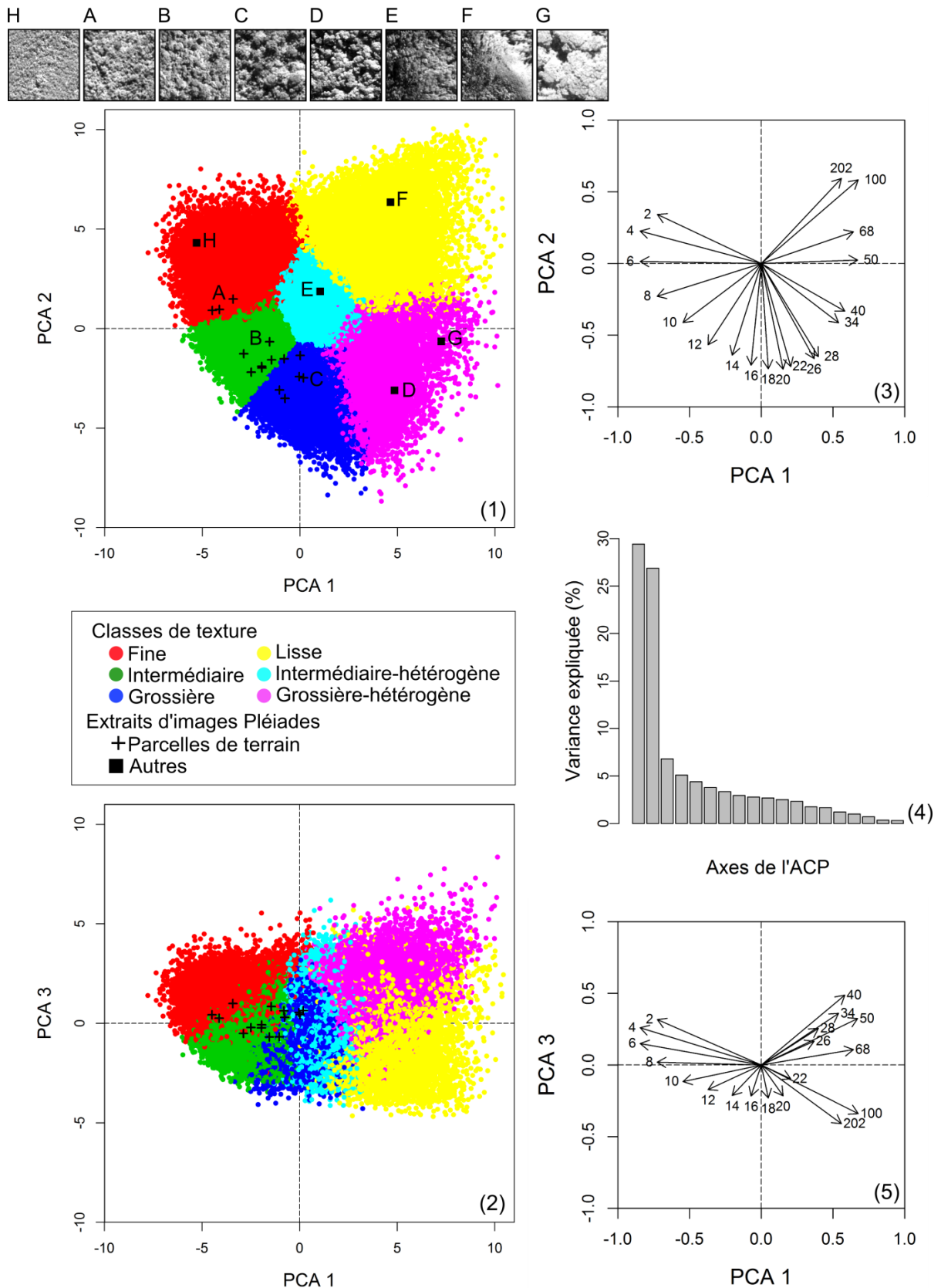


Figure 4.5 : Résultats synoptiques de l'ACP sur les spectres-r de Fourier des 259112 imagerie de canopée de forêt et de savane, analysées sur les 8 images Pléiades (1 et 2). Les imagerie sur les deux premiers plans factoriels sont représentées par des points, leur couleur indiquant les classes (k-means,

six classes) de texture auxquelles elles appartiennent. Les croix noires correspondent aux scores des imagerie de canopée des parcelles de terrain. Les lettres indiquées sur certaines croix font référence aux extraits des parcelles sur l'image Pléiades de Forêt Plate, tandis que celles présentes à côté des carrés noirs renvoient à l'illustration de la texture des classes non représentées par des parcelles de terrain ; ces imagerie ont été prélevées aléatoirement sur les images Pléiades étudiées. L'histogramme des valeurs propres donne le pourcentage de la variance expliquée par chaque axe de l'ACP (4). Les cercles de corrélation montrent les relations entre les fréquences spatiales (longueurs d'onde associées en m ; valeurs aux extrémités des flèches) et les axes de l'ACP (3 et 5).

Les deux premiers axes sont utilisés pour expliquer l'organisation des imagerie en fonction de leurs propriétés texturales, comme l'illustrent les positions des parcelles de forêt denses humides du site de Forêt Plate dans le premier et le deuxième plan de l'ACP (Figure 4.5-1). L'axe 3 n'est pas interprétable en termes de variation de la texture de la canopée sur la base des parcelles. Ces parcelles s'organisent sur une faible gamme de coordonnées des axes 1 et 2 de l'ACP en comparaison à la gamme de valeurs occupée par l'ensemble du nuage de points. Cependant, l'étude détaillée de la répartition des imagerie le long des axes de l'ACP permet d'expliquer les axes. Les parcelles caractérisées visuellement par un grain de canopée fin (Imagerie H et A, Figure 4.5-1) présentent de faibles longueurs d'ondes alors que celles caractérisées par un grain de canopée plus grossier (Imagerie C et D, Figure 4.5-1) présentent des longueurs d'ondes plus élevées. La répartition en diagonale des parcelles du site de Forêt Plate dans le plan s'explique à partir de l'axe 2 qui décrit un gradient de texture des scores positifs (texture fine) aux scores négatifs (texture grossière), et de l'axe 1 qui décrit un gradient d'hétérogénéité, allant des scores négatifs (texture homogène) aux scores positifs (texture hétérogène). Les deux principaux facteurs identifiés pour décrire ce gradient d'hétérogénéité sont d'une part le grain de la canopée : les imagerie caractérisées par des grains grossiers (imagerie C, Figure 4.5-1) présentent une hétérogénéité plus élevée que celles présentant des grains fins (imagerie A, Figure 4.5-1). D'autre part, les variations topographiques abruptes, dues aux reliefs et aux cours d'eau, induisant des changements à courte distance dans la texture de la canopée au sein d'une imagerie (Figure 4.6). De plus une partie des imagerie marquées par une texture fine (score positif sur l'axes 2) et hétérogène (score positif sur l'axes 1) sont regroupées sur le plan factoriel de l'ACP indépendamment de leur grain de canopée (imagerie F, Figure 4.5-1). Leur variance est

essentiellement décomposée par des longueurs d'ondes élevées (Figure 4.5-3), conséquence d'images caractérisées par une texture lisse ou par une texture marquée par une macro-hétérogénéité élevée (présence de très larges motifs) (image F et G, Figure 4.5-1). Ces textures atypiques sont traduites par la transformée de Fourier en un unique motif alors que les longueurs d'ondes plus faibles qui pourraient décrire la texture de ces images n'expliquaient que peu la variance de l'image (Figure 4.6). Ainsi ces images sont définies par leur macro-hétérogénéité ou leur absence d'hétérogénéité, plutôt que par leur grain de canopée.

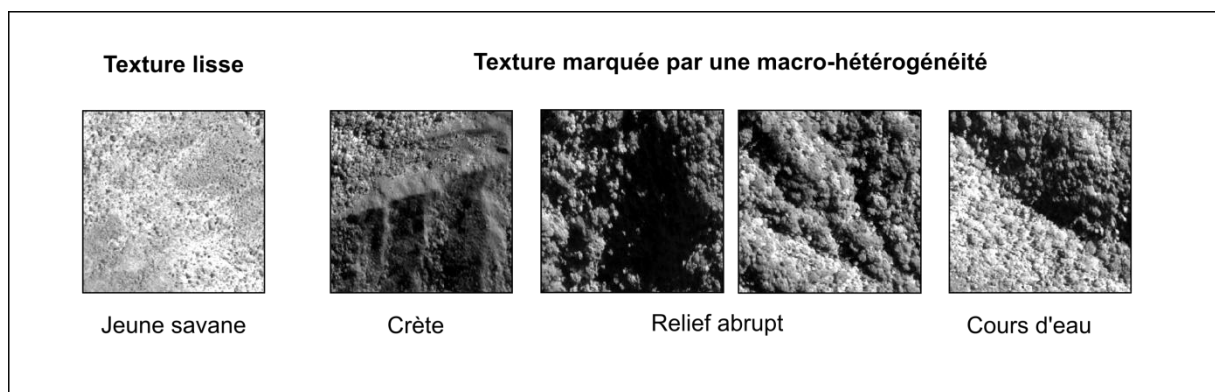


Figure 4.6 : Illustration d'images caractérisées par une texture lisse ou marquée par une macro-hétérogénéité.

La représentation des trois premiers axes de l'ACP par une carte composée rouge-vert-bleu (axe 1 en R, axe 2 en V et axe 3 en B) permet de mettre en avant des patrons spatiaux contrastés et cohérents dans l'espace, fournissant des informations visuelles utiles sur les variations de la texture de la canopée et de la structure des paysages (voir figure 4.4 B). Les pixels rose-rouge correspondent à une structure de la canopée fermée et composée de couronnes de taille moyenne à large, les pixels bleu-vert foncé à une structure de la canopée ouverte et composée de petites couronnes, tandis que les pixels jaune-vert clair marquent à la fois l'aspect " lisse " de la texture des zones de non-végétation et des maquis miniers et l'aspect " perforé " de la texture des jeunes savanes. La cartographie de la texture de la végétation selon les trois indices de texture est illustrée pour les huit sites étudiés dans la figure 4.7.

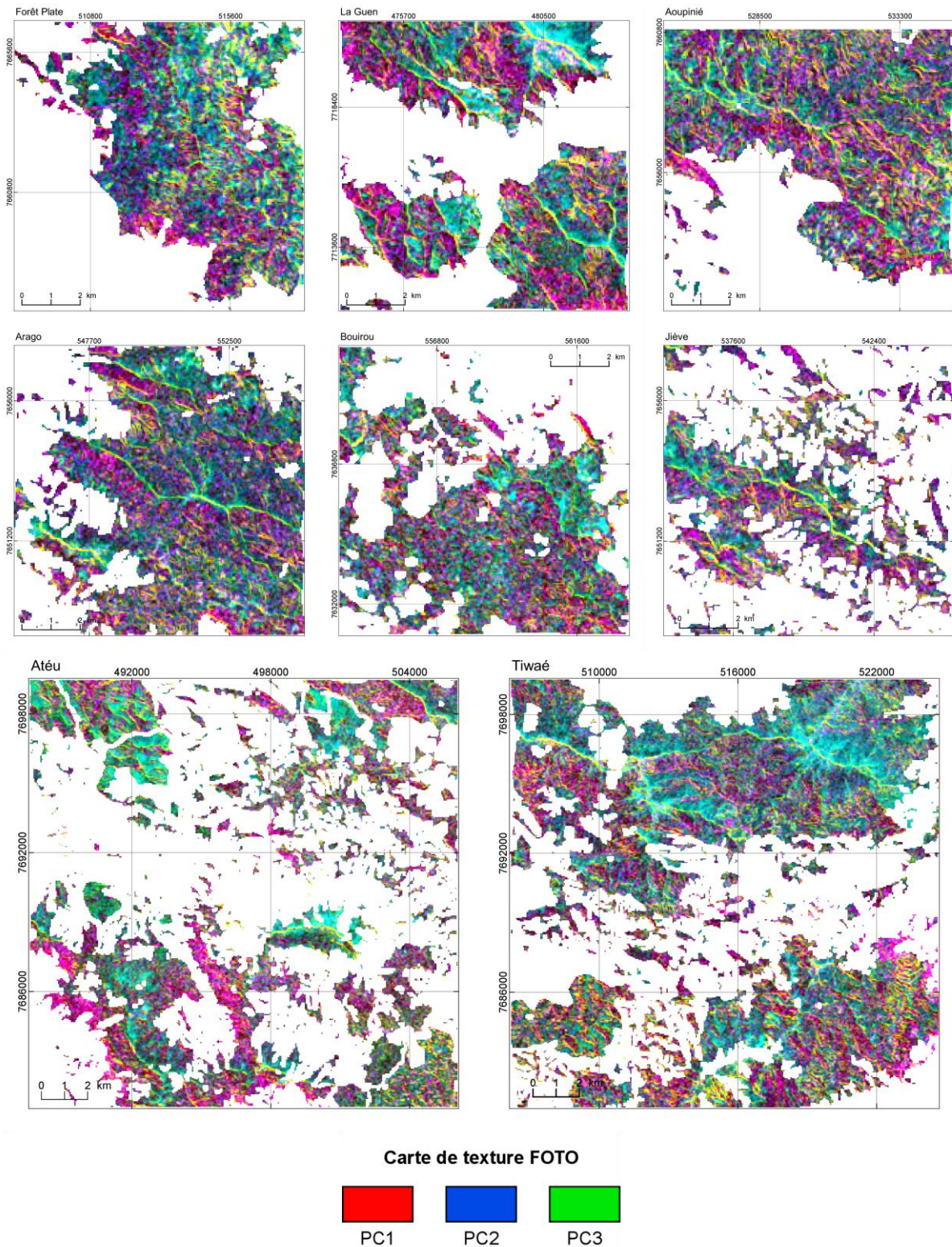


Figure 4.7 : Cartes de la texture de la canopée des huit sites étudiés, obtenues par codage des scores des imagerie sur les trois premiers axes de l'ACP (= Indices de texture) sous la forme d'images trois canaux rouge-vert-bleu. La résolution spatiale est de 50m.

4.3.2 Typologie des Forêts Denses Humides

Afin de définir une typologie des forêts denses humides, une classification (k-means) a été réalisée sur les indices de texture des imagerie. En considérant les valeurs moyennes de silhouette des classes supérieures à 0,26 (Kaufman et Rousseeuw 1990) et la présence de "coudes" dans le graphique, les classifications en six et quatre classes ont été retenues (Figure 4.8).

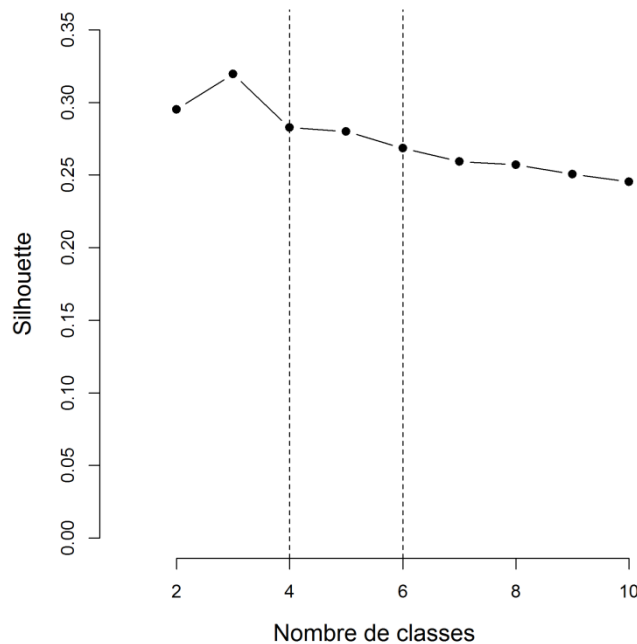


Figure 4.8 : Sélection du nombre de classes à partir de la largeur moyenne de la silhouette (comprise entre 0 et 1) pour chaque nombre de classes. Cette classification concerne l'analyse de l'ensemble des imagerie (forêts denses humides et savane). Les lignes pointillées indiquent la présence d'une rupture importante de la pente.

Le choix d'un seuil égal à 0,26 pour déterminer le nombre de classes peut paraître heuristique et arbitraire, cependant la texture de la canopée des forêts est relativement homogène et le passage d'une texture fine à une texture grossière est continu, on ne pouvait donc pas s'attendre à trouver des groupes clairement séparés les uns des autres. Dans un premier temps, la classification en six classes a permis d'améliorer la description des deux premiers axes de l'ACP. D'après l'observation des imagerie relevant de chaque classe, il a été montré que la classe 1 (rouge) caractérise les forêts présentant une texture fine et homogène, la classe 2 (vert) les forêts présentant une texture intermédiaire homogène, la classe 3 (bleue) les forêts présentant une texture grossière homogène, les classes 4 (cyan) et 5 (rose) les forêts présentant des textures hétérogènes avec des grains intermédiaires et grossiers respectivement, et enfin la classes 6 (jaune) caractérise à la fois les jeunes savanes présentant une texture "lisse", les zone de non-forêt telles que les crêtes, les lits de rivière, les pistes et les surfaces

très ombragées du fait d'une pente très abrupte (Figure 4.9). Ainsi ces deux gradients de texture sont clairement en accord avec la classification visuelle des imagerie de la canopée (Figure 4.9) et offrent une classification quantitative et objective de ces imagerie. Les six classes définissant des types texturaux des forêts sont chacune caractérisée par une gamme de longueurs d'ondes particulières comme le montre les spectres-r moyens de ces six classes de texture (Figure 4.10-A). En effet, des textures fines aux textures grossières, les longueurs d'ondes dominantes augmentent, depuis des motifs de petite taille ($2\text{ m} < \lambda < 8\text{ m}$) aux motifs de grande taille ($26\text{ m} < \lambda < 68\text{ m}$), et depuis des spectres asymétriques vers des spectres plus équilibrés. La classe caractérisant les zones de non-forêt est associée aux longueurs d'ondes maximales, marquant de très larges motifs ($68\text{ m} < \lambda < 202\text{ m}$) (Figure 4.10-A). Ceux-ci sont associés à la texture " lisse " de la végétation des jeunes savanes et des crêtes (caractérisée par les hautes fréquences spatiales) ou à la prééminence des larges motifs induits par un contraste résultant du passage d'une piste, d'une rivière ou de la présence d'ombre.

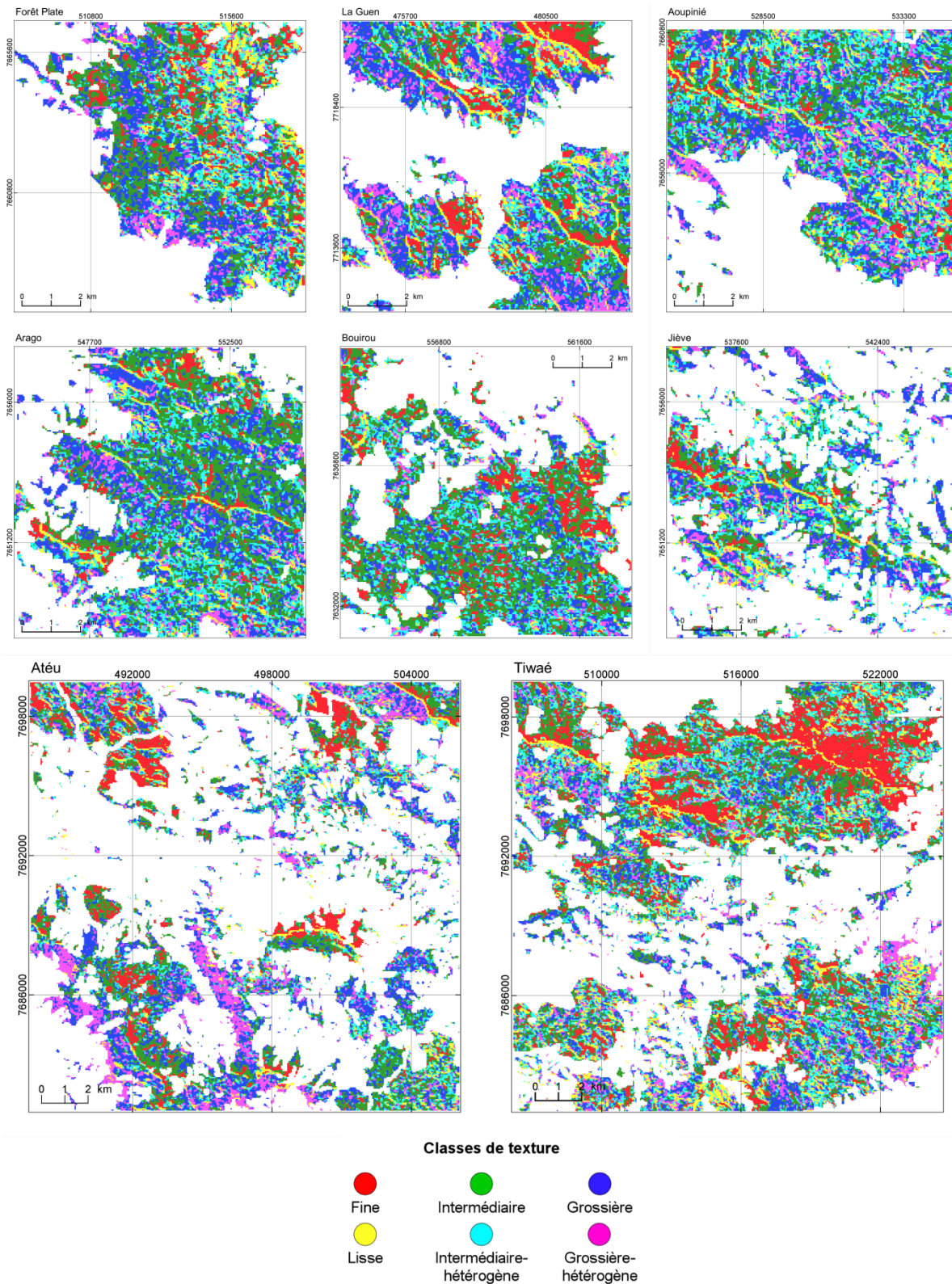


Figure 4.9 : Cartes de la classification des formations végétales selon six classes, d'après la texture de leur canopée observée sur des images Pléiades pour les huit sites étudiés. La résolution spatiale en sortie est de 50m.

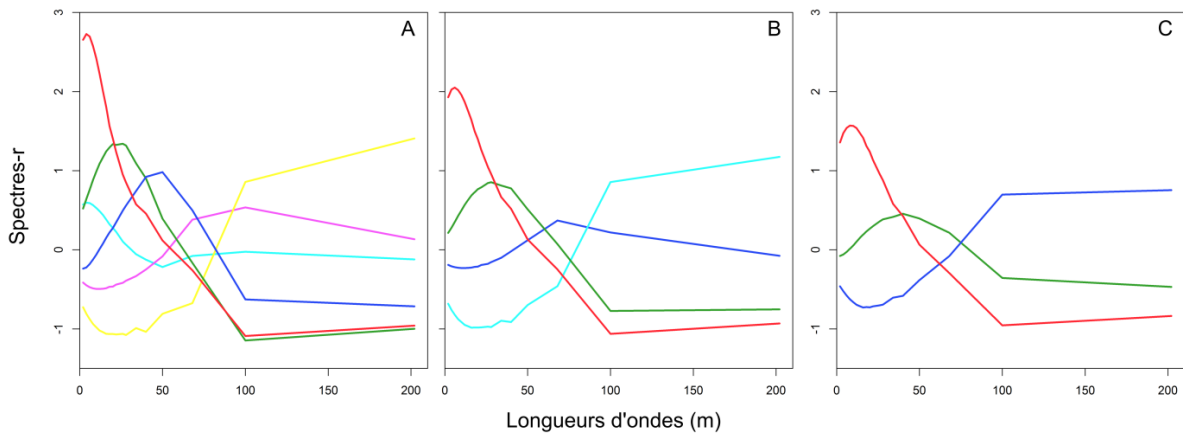


Figure 4.10 : Spectres-r moyens des classes de texture, issus de la classification des spectres des 259112 imageries de canopée de forêt et de savane, en 6 et 4 classes (A et B), respectivement, et les spectres-r moyens centrés-réduits des classes de texture, issus de la classification des spectres des 212047 imageries de canopée de forêt, en 3 classes (C). Les couleurs indiquent les classes de texture définies auparavant: rouge pour la texture fine, vert pour la texture intermédiaire, bleu pour la texture grossière, jaune pour la texture lisse, cyan pour la texture intermédiaires hétérogène et magenta pour la texture grossière hétérogène.

La classification des imageries en quatre classes a tout d'abord permis de bien isoler la classe de non-forêt (en cyan, Figure 4.11), qui est localisée dans le quadrant du plan de l'ACP où l'axe 1 et l'axe 2 sont positifs (Figure 4.11), et qui est caractérisée par les quatre longueurs d'ondes les plus élevées (Figure 4.5-3). Les pixels de forêts et de non-forêt sont bien différenciés sur la cartographie de la texture de la canopée des huit sites étudiés (Figure 4.11). L'observation des imageries relevant de la classe de non-forêt apparentée à une texture lisse montre qu'elle incluait 1) divers types de végétations, comportant des petits ligneux, tels que les jeunes savanes à Niaoulis, les maquis, les végétations arbustives des crêtes, 2) des zones de non-végétation, telles que les rivières et les sols nus, et 3) des zones sur pentes très abruptes où la texture n'est pas définissable à cause de l'ombre (Figure 4.6). Cette dernière catégorie dépend ainsi de la configuration géomorphologique des massifs étudiés.

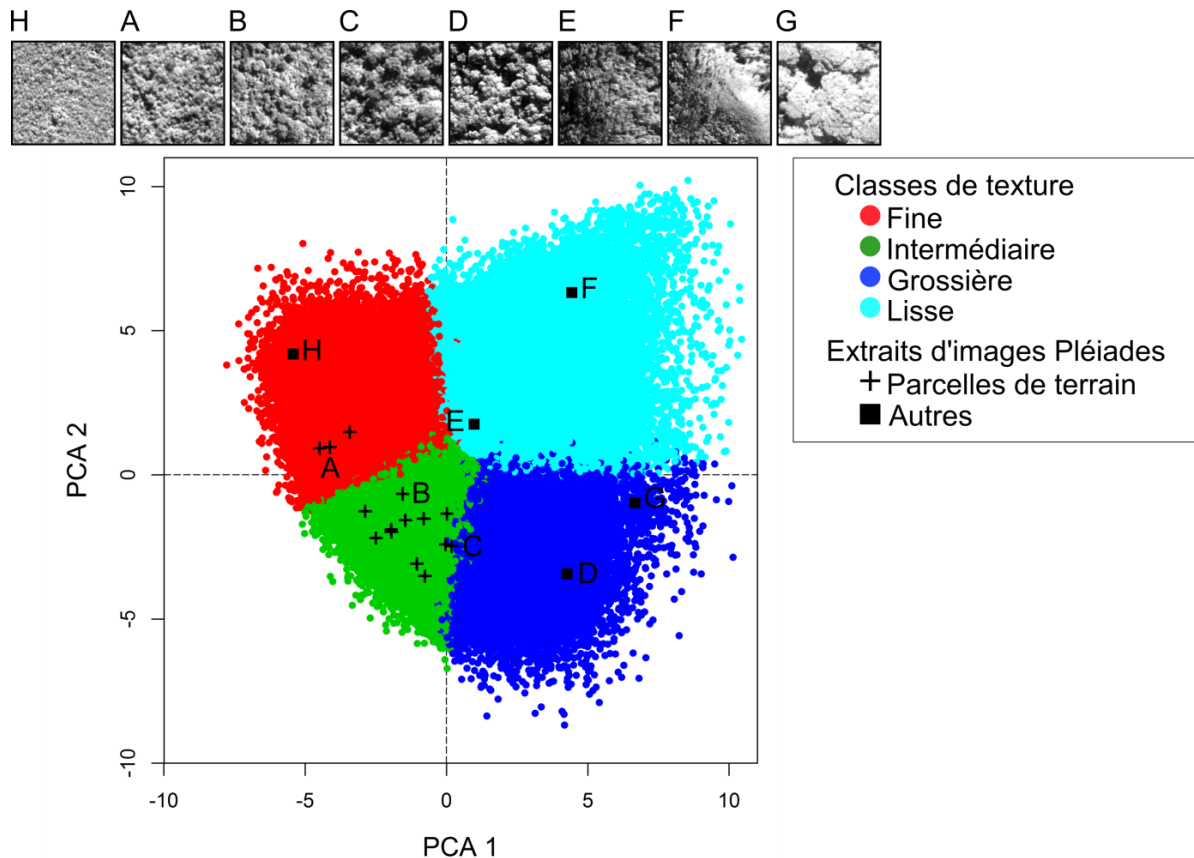


Figure 4.11 : Résultats synoptiques de l'ACP sur les spectres-r de Fourier des 259112 imageries de canopée de forêt et de savane, analysées sur les 8 images Pléiades. Les deux premiers plans factoriels sont représentés par des points, leur couleur indiquant les classes (k-means, quatre classes) de texture auxquels ils appartiennent. Les croix noires correspondent aux scores des imageries de canopée des parcelles de terrain. Les lettres indiquées sur certaines croix font référence aux extraits des parcelles sur l'image Pléiades de Forêt Plate, tandis que celles situées à côté des carrés noirs renvoient à l'illustration de la texture des classes non représentées par des parcelles de terrain ; ces imageries ont été prélevées aléatoirement sur les images Pléiades étudiées.

Par la suite la classification des imageries de forêt a ensuite permis de définir une typologie texturale des forêts en trois classes (Figure 4.11) : textures fines (rouge, axe 1 négatif et axe 2 positif), intermédiaires (vert, axes 1 et 2 négatifs) et grossières (bleu, axes 1 et 2 positifs). Les parcelles du site de Forêt Plate se répartissent sur les trois classes de texture bien que les forêts, caractérisées par une texture très grossière n'ont pas été échantillonnées dans ce site (Figure 4.11). Contrairement à la classe de non-forêt, ces trois classes décrivent des formations végétales formées d'un couvert arboré continu et composées d'un assemblage de couronnes d'arbres contiguës. Les classes de texture fine, intermédiaire et grossière caractérisent majoritairement les forêts denses humides, présentant une

canopée irrégulière constituée d'un assemblage de couronnes de tailles et de formes différentes, ainsi que d'autres types de forêts. En effet, la classe de texture grossière englobe également les peuplements monodominants de *Falcataria moluccana*, espèce invasive, dont la canopée est caractérisée par un assemblage homogène de très larges couronnes continues (Figure 4.11, imagerie G). La classe de texture intermédiaire inclut également les peuplements monospécifiques équiens d'*Acacia spirorbis* (espèce autochtone), ou les peuplements monodominants d'espèces autochtones (tel que *Metrosideros laurifolia* et les genres *Codia* et *Nothofagus*), caractérisés par un couvert arboré continu composé d'un assemblage très homogène de couronnes de petite et moyenne tailles. La classe de texture fine englobe également les savanes à Niaoulis et les plantations de *Pinus caribaea* (espèces invasives), peuplements équiens monospécifiques, qui présentent un couvert forestier arboré discontinu composé de très petites couronnes réparties régulièrement dans l'espace (Figure 4.6). Les spectres moyens des classes de texture, selon la classification en quatre classes (Figure 4.10-B) et les spectres de neuf des 15 parcelles du site de Forêt Plate (Figure 4.12) illustrent également l'association des textures fines avec des longueurs d'onde faibles (petites couronnes) et des textures grossières avec des longueurs d'ondes élevées (grandes couronnes).

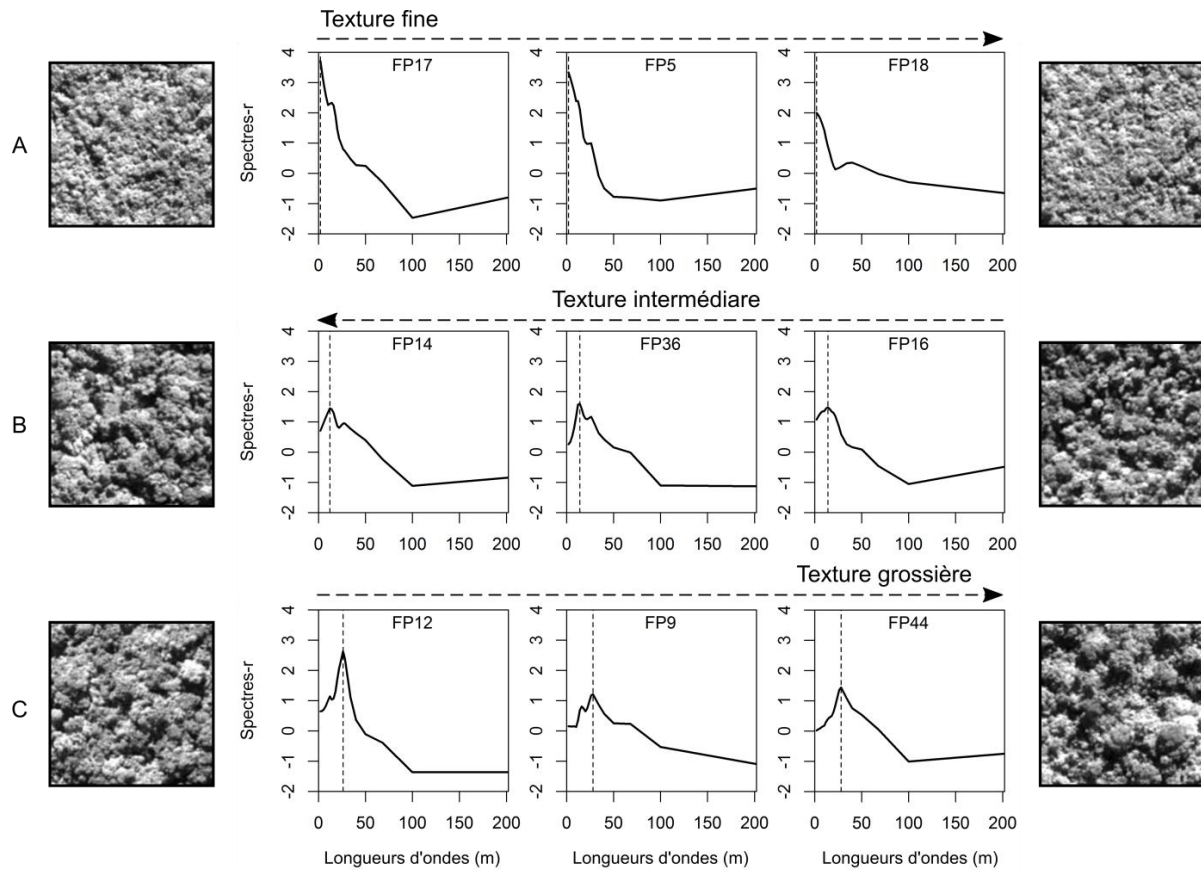


Figure 4.12 : Illustration - à partir de neuf parcelles du site de Forêt Plate - de la variation des spectres-r de Fourier (centrés-réduits) et de la texture de la canopée le long du gradient principal de texture, allant des textures fines (A), puis intermédiaires (B), jusqu'aux aux textures grossières (C).

Les superficies de forêts des huit sites étudiés sont répertoriées dans le tableau 4.1. Sur chaque site, une partie des imagerie n'a pas été prise en compte dans l'analyse de texture, car les imagerie dont une partie était masquée n'étaient pas traitées par la méthode FOTO. En effet, la taille des imagerie de travail étant de 100 m de côté et le facteur de glissement étant de 2 (une imagerie prise tous les 50 m), la périphérie des patches analysés ainsi que certains patches étroits étaient de fait exclus de l'analyse de la texture (Figure 4.2) et du calcul des superficies. La cartographie de la texture de la canopée en 4 classes, pour les huit sites étudiés, est illustrée à la figure 4.13.

Tableau 4.1 : Superficies des zones d'études de chaque site, délimitées par l'emprise de l'image satellitaire. La superficie analysée correspond à la zone sur laquelle a été appliquée le modèle FOTO. Les superficies de forêt et de non-forêts ont été calculées d'après la classification des imagerie en quatre classes. Les superficies non analysées correspondent aux zones exclues de l'analyse de texture, du fait des effets de bord.

Sites	Superficie de l'image (km ²)	Superficie analysée (km ²)	Superficie de forêt (km ²)	Superficie de non-forêt (km ²)	Superficie non analysée (km ²)
Aoupinié	102,10	68,92	48,69	13,09	7,14
Arago	99,82	81,49	57,80	9,80	13,90
Forêt Plate	100,83	59,62	42,52	10,01	7,09
Tiwaé	347,39	244,18	148,85	42,19	53,15
Bouirou	99,48	65,34	47,34	5,55	12,46
La Guen	99,44	65,72	46,75	10,65	8,32
Jiève	97,32	63,33	29,63	7,65	26,06
Atéu	348,13	203,97	108,55	18,73	76,68
Total	1294,51	852,58	530,12	117,66	204,80

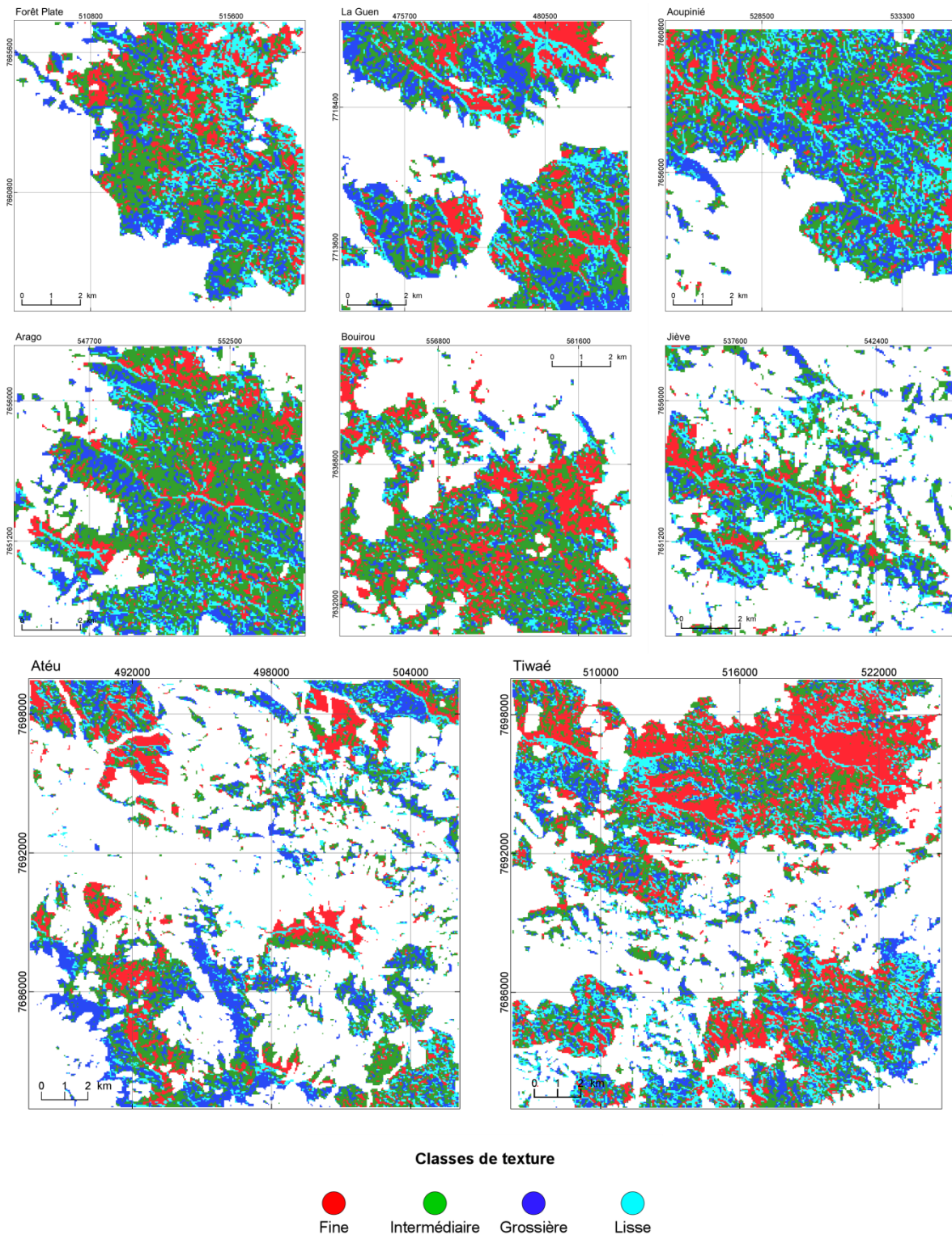


Figure 4.13 : Cartes de la classification des formations végétales selon quatre classes, d'après la texture de leur canopée observée sur des images Pléiades pour les huit sites étudiés. La résolution spatiale en sortie est de 50m.

4.3.3 Indices de texture spécifiques des forêts

Afin de calculer les indices de texture spécifiques des forêts, les imagerie de non-forêt ont été supprimées de la matrice des spectres-r et une ACP a été effectuée sur les seules imagerie de forêt (Figure 4.14). Les images de l'Aoupinié, Arago, Atéu, Bouirou, Forêt Plate, Jiève, La Guen et Tiwaé sont respectivement composées de 19477, 23119, 17006, 59538, 18935, 18700, 11851 et 43421 imagerie. Les trois premiers axes représentent plus de 57 % de la variabilité totale observée dans l'ACP (Figure 4.14-4). Le premier axe explique la majeure partie de l'inertie du nuage de points (33,3 %), cependant le deuxième et le troisième axe présentent également des contributions non négligeables (16,8 % et 7,3 %) et sont donc retenus. Le cercle de corrélation entre les principaux axes de l'ACP et les fréquences spatiales (Figure 4.14-3 et 4.14-5) montre que l'axe 1 exprime un gradient allant des longueurs d'ondes faibles ou des très petits motifs ($\lambda = 2$ m) sur le côté négatif de l'axe, aux longueurs d'ondes intermédiaires hautes ou motifs moyens-larges ($\lambda = 40$ m) sur le côté positif de l'axe. L'axe 2 exprime un gradient des longueurs d'ondes élevées ou larges motifs ($\lambda = 202$ m) vers des longueurs d'ondes intermédiaires basses ou motifs moyens-petits ($\lambda = 12$ m). Enfin l'axe 3 commence dans le domaine des longueurs d'ondes élevées et prend fin dans les longueurs d'ondes intermédiaires hautes, en passant par une co-contribution de plusieurs gammes de fréquences.

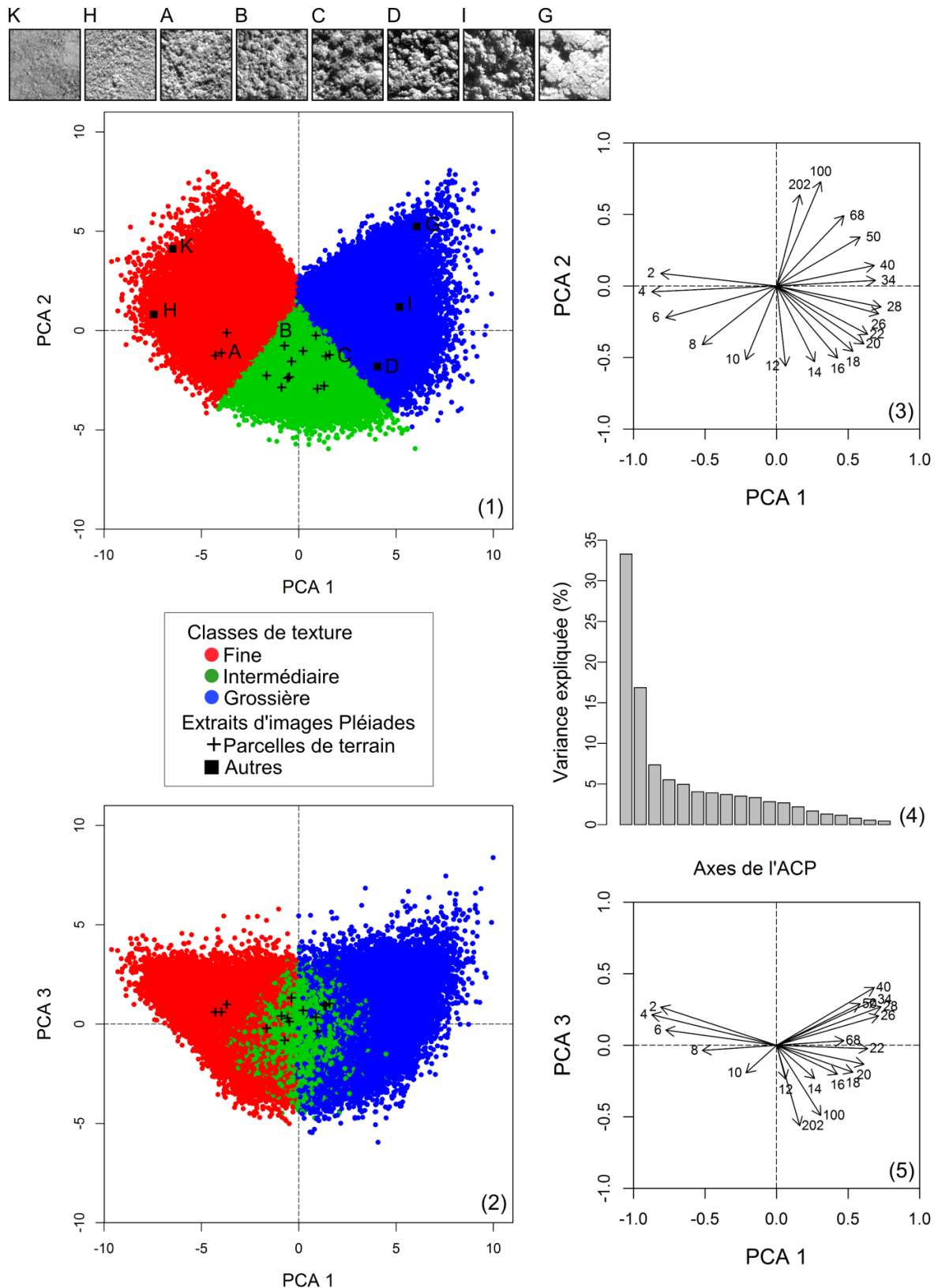


Figure 4.14 : Résultats synoptiques de l'ACP sur les spectres-r de Fourier des 212047 imageries de canopée de forêt analysées (1 et 2) sur les 8 images Pléiades. Les deux premiers plans factoriels sont représentés par des points, leur couleur indiquant les trois classes (k-means) de texture auxquels ils appartiennent. Les croix noires correspondent aux scores des imageries de canopée des parcelles de

terrain. Les lettres indiquées sur certaines croix font référence aux extraits des parcelles sur l'image Pléiades de Forêt Plate, tandis que celles situées à côté des carrés noirs renvoient à l'illustration de la texture des classes non représentées par des parcelles de terrain, ces imagettes ont été prélevées aléatoirement sur les images Pléiades étudiées. L'histogramme des valeurs propres donne le pourcentage de la variance expliquée par chaque axe de l'ACP (4). Les cercles de corrélation entre les fréquences spatiales (en m ; valeurs aux extrémités des flèches) et les axes de l'ACP (3 et 5).

Les nuages de points n'ont pas la même forme entre les ACP construites sur l'ensemble des imagettes (Figure 4.5) et celles construites sur les imagettes de forêt uniquement (Figure 4.14). Ainsi entre les deux ACP les valeurs des indices de texture des parcelles du site de Forêt Plate sont différentes (Tableau 4.2). Dans cette nouvelle ACP, la répartition des imagettes en fonction de leurs propriétés de texture s'organise principalement le long de l'axe 1 comme l'illustrent les positions des parcelles de forêts denses humides du site de Forêt Plate dans le plan de l'ACP (imagettes A, B et C, Figure 4.14-1). Les parcelles s'organisent sur environ les deux tiers de la gamme des coordonnées du nuage de points sur l'axe 1, allant des textures fines (indice de texture PC1 minimum) aux textures grossières (indice de texture PC 1 maximal) (Tableau 4.2). L'analyse détaillée de la classification des imagettes le long des axes de l'ACP confirme ce résultat et met en évidence que l'axe 2 exprime un gradient d'hétérogénéité de la texture, des scores positifs (texture homogène, imagettes K et H, Figure 4.14-1) aux scores négatifs (texture hétérogène, avec de fortes contributions simultanées des textures fines et grossières, imagettes C et D, Figure 4.14-1). Ce gradient d'hétérogénéité est moins marqué que dans l'ACP construite sur l'ensemble des imagettes. Les indices d'hétérogénéité des deux ACP sont corrélés, cependant le coefficient de corrélation est peu élevé ($R^2 = 0,41$) (Figure 4.15). Cette absence de corrélation s'explique du fait de la suppression des imagettes de non-forêt dans la 2ème ACP, en moyenne très hétérogène (cette classe se situait entièrement du côté positif de l'axe 1). La répartition des 15 parcelles sur les deux ACP le met également en évidence ; elles se répartissaient sur une diagonale dans la première ACP (Figure 4.5-1), le long de l'axe 2 (gradient de texture) et de l'axe 1 (gradient d'hétérogénéité) alors qu'elles se répartissent essentiellement le long de l'axe 1 (gradient de texture) dans la deuxième ACP (Figure 4.14-1). Le gradient d'hétérogénéité observé sur la deuxième ACP est maintenant basé essentiellement sur l'hétérogénéité des forêts ; les textures intermédiaires et

grossières ont tendance à être plus hétérogènes que les textures fines, car caractérisées par une plus grande diversité dans la taille et la forme des couronnes. Les 15 parcelles du site de Forêt Plate présentent une texture de canopée peu hétérogène (Figure 2.3, Chapitre 2). Ainsi la suppression des imageries de non-forêt a augmenté l'importance du gradient de texture (la gamme des valeurs de PC1 est plus étendue, Figure 4.14) et diminué celle du gradient d'hétérogénéité (la gamme des valeurs de PC2 est plus restreinte, Figure 4.14). Par ailleurs la variance expliquée par l'axe 1 augmente de 29,4 % à 33,3 % et celle expliquée par l'axe 2 diminue de 26,9 % à 16,8 %. L'axe 3 n'est pas interprétable en termes de variation de la texture de la canopée. Enfin, les spectres moyens des classes de texture des forêts selon la classification en trois classes (Figure 4.10-C) confirme le résultat des classifications précédentes : les textures fines sont caractérisées par un spectre asymétrique associé aux longueurs d'ondes faibles (petites couronnes), les textures intermédiaires par un spectre symétriques associé aux longueurs d'ondes intermédiaires (couronnes de tailles intermédiaires) et les textures grossières par un spectre asymétrique associé aux longueurs d'ondes élevées (grandes couronnes).

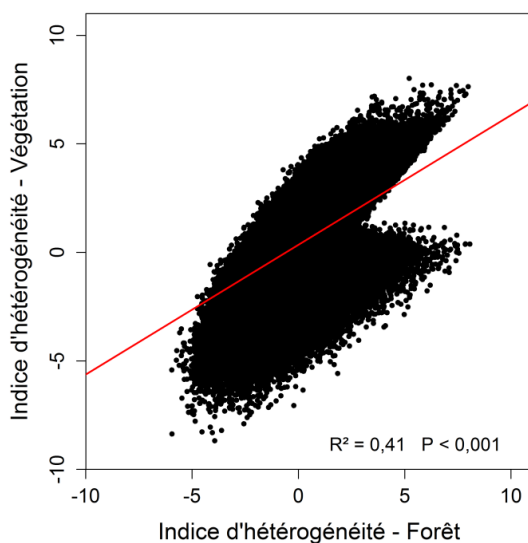


Figure 4.15 : Comparaison entre les valeurs des indices d'hétérogénéité (PC2) des deux ACP, l'une réalisée sur l'ensemble des imageries (présentée sur l'axe y - végétation) et l'autre sur les imageries de forêt uniquement (présentée sur l'axe x - forêt). La p-valeur (P) et le coefficient de régression (R^2) sont indiqués sur le graphique.

Tableau 4.2 : Les caractéristiques des 23 parcelles inventoriées: leur biomasse aérienne (AGB), les indices de texture (PC1, PC2 et PC3) des imagerie de la canopée correspondant à ces parcelles, et la classe de texture à laquelle elles appartiennent, selon la classification par k-means en 3/4 et 6 classes. Les parcelles sont classées par ordre croissant de biomasse aérienne. Les textures de la canopée des 23 parcelles d'1 ha (extrait des images Pléiades panchromatiques) sont illustrées dans la figure 2.3 pour le site de Forêt Plate et dans l'annexe 2.1 pour les autres sites.

Site	AGB (t/ha)	Forêts-Savanes			Forêts			Classe de texture	
		PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3	3 et 4 classes	6 classes
FP18	182	-3,42	1,48	0,99	-3,70	-0,11	0,98	Fine	Fine
FP05	188	-4,49	0,92	0,43	-4,29	-1,25	0,59	Fine	Fine
FP17	212	-4,13	0,96	0,26	-3,97	-1,13	0,61	Fine	Fine
FP26	237	-2,50	-2,19	-0,22	-0,89	-2,86	0,41	Intermédiaire	Intermédiaire
FP44	243	0,18	-2,47	0,64	1,58	-1,22	1,03	Grossière	Grossière
FP06	247	0,01	-1,35	0,43	0,87	-0,26	0,34	Grossière	Grossière
FP14	288	-1,95	-1,97	-0,08	-0,48	-2,34	0,12	Intermédiaire	Intermédiaire
FP02	296	-1,45	-1,57	0,84	-0,37	-1,55	1,32	Intermédiaire	Intermédiaire
FP16	296	-2,88	-1,26	-0,51	-1,64	-2,27	-0,22	Intermédiaire	Intermédiaire
FP143	296	-1,96	-1,90	-0,23	-0,58	-2,39	0,29	Intermédiaire	Intermédiaire
FP36	324	-1,05	-3,09	-0,68	0,96	-2,93	-0,36	Intermédiaire	Grossière
FP09	329	-0,03	-2,41	0,54	1,39	-1,29	0,92	Grossière	Grossière
FP32	357	-1,56	-0,66	-0,69	-0,73	-0,77	-0,83	Intermédiaire	Intermédiaire
FP12	395	-0,76	-3,51	0,30	1,30	-2,79	0,96	Intermédiaire	Grossière
FP15	451	-0,80	-1,52	0,63	0,23	-1,02	0,68	Intermédiaire	Grossière
Aoupinié	283	1,08	0,49	0,38	0,58	0,32	-0,09	Intermédiaire	Intermédiaire
Arago	332	-0,95	-1,62	-0,30	0,19	-1,44	0,06	Intermédiaire	Intermédiaire
Atéu	559	-0,01	-3,51	-0,52	2,03	-2,46	-0,19	Grossière	Grossière
Boirou	399	-1,64	-0,92	-0,53	-0,73	-1,17	-0,36	Intermédiaire	Intermédiaire
La guen	202	-2,06	0,39	0,26	-1,94	-0,32	0,20	Fine	Fine
Tiwaé	173	-3,03	-1,87	-1,58	-1,45	-3,25	-1,08	Intermédiaire	Intermédiaire

La classification (k-means) des imagerie de forêts denses humides selon leurs indices de texture a été faite selon trois classes d'après les résultats de l'analyse de la largeur moyenne des silhouettes (Figure 4.16). Cette classification n'apporte pas de réel changement par rapport à la

classification précédente en ce qui concerne la carte des types de forêts. Elle a permis par ailleurs de différencier les forêts présentant une texture fine (classe 1, rouge), les forêts présentant une texture intermédiaire (classe 2, vert), et les forêts présentant une texture grossière (classe 3, bleu). De plus, les classes présentaient des spectres-r moyens situés dans les mêmes gammes de longueurs d'ondes et les parcelles du site de Forêt Plate appartenait aux mêmes classes de texture que celles définies avec la classification en quatre classes de l'ensemble des imagerie (Tableau 4.2). La cartographie de la texture de la canopée en trois classes, pour les huit sites étudiés, est illustrée par la figure 4.17.

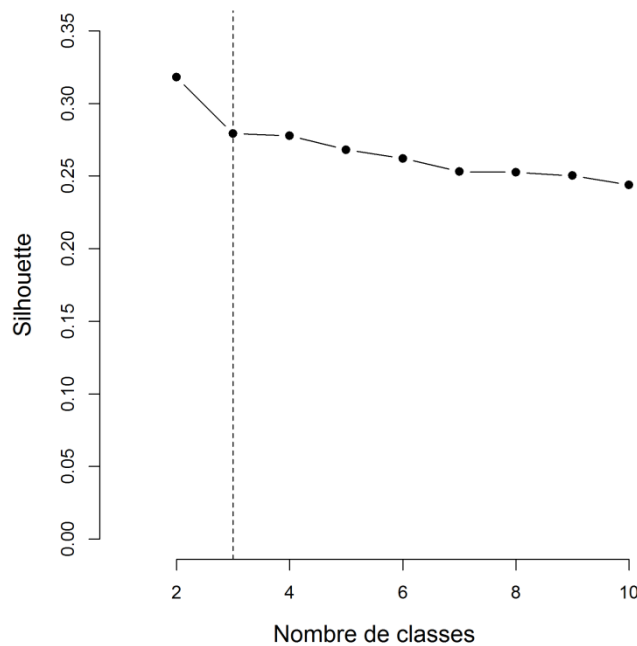


Figure 4.16 : La largeur moyenne de la silhouette (comprise entre 0 et 1) pour chaque nombre de classes. Cette classification concerne l'analyse de l'ensemble des imagerie de forêts denses humides (celles des autres types de végétation sont exclues). La ligne pointillée indique la présence d'une rupture importante de la pente.

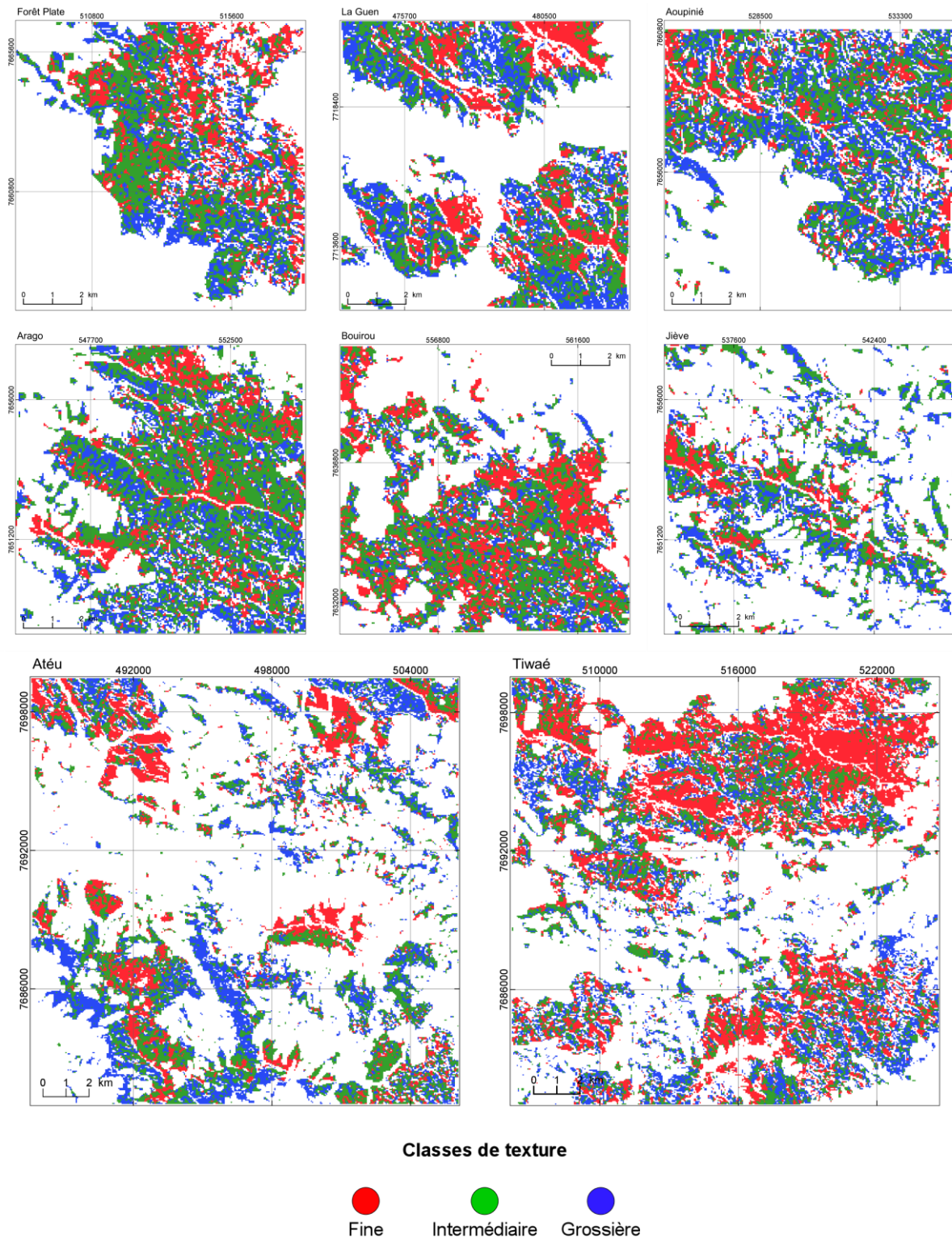


Figure 4.17 : Cartes de la classification des formations végétales selon trois classes, d'après la texture de leur canopée observée sur des images Pléiades pour les huit sites étudiés. La résolution spatiale en sortie est de 50m.

4.3.4 Prédiction des paramètres structuraux à partir des indices de texture de la canopée

Les modèles de prédictions des paramètres structuraux les plus performants sont obtenus à partir de régressions linéaires multiples intégrant deux indices de texture, PC1 et PC2 (Tableau 4.3). Ces modèles ont été paramétrés dans un premier temps avec les indices de texture extraits des ACP basées sur l'ensemble des imagerie puis sur les imagerie de forêt uniquement. La fiabilité des modèles a été testée à l'aide d'une méthode de validation croisée ("leave one out"). Les résultats montrent que les modèles paramétrés avec les indices de texture extraits de l'ACP basée sur les imagerie de forêt uniquement sont plus fiables. En effet le nombre et le choix des variables indépendantes étaient plus stables, les paramètres des modèles présentaient des écart-type plus faibles, et une erreur quadratique moyenne plus faible (Annexe 4.1).

Tableau 4.3: Paramètres des modèles de prédiction des paramètres structuraux: le coefficient de variation des DBH (CV), le diamètre quadratique (Dquad), la densité de tiges avec un DBH ≥ 40 cm (D40), la densité de tiges (D), l'aire basale (AB) et la biomasse aérienne (AGB). Pour chaque paramètre structural, les modèles 1 et 2 ont été respectivement construits à partir des indices de texture calculés sur l'ensemble des imagettes (F-S) et à partir des imagettes de forêt uniquement (F). Le modèle 3 est le résultat du modèle 2 optimisé par la suppression des valeurs aberrantes, sur la base des distances de Cooks. ddl, P et R² indiquent le nombre de degrés de liberté, la p-valeur et le coefficient de régression. s, RMSE, RMSEn et AIC indiquent respectivement l'erreur relative, l'erreur quadratique moyenne, la RMSE normalisée et le critère d'information de Akaike.

Paramètres structuraux	Modèle linéaire	ACP	ddl	P	R ²	s (%)	RMSE	RMSEn (%)	AIC
CV	CV1 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1}$	F-S	13	0,000	0,820	6,07	3,59	12,30	82,76
	CV2 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1}$	F	13	0,000	0,676	5,93	4,93	22,20	96,40
	CV3 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1} + \beta_2 \times \text{PC2}$	F	11	0,000	0,832	4,81	3,62	13,50	83,75
Dquad	Dquad1 = $\alpha + \beta_2 \times \text{PC2}$	F-S	13	0,000	0,708	6,01	1,55	18,40	61,67
	Dquad2 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1} + \beta_2 \times \text{PC2}$	F	12	0,000	0,720	6,09	1,51	19,20	63,00
D40	D401 = $\alpha + \beta_2 \times \text{PC2}$	F-S	13	0,000	0,690	19,7	11,95	19,10	122,98
	D402 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1} + \beta_2 \times \text{PC2}$	F	12	0,001	0,690	19,76	11,96	20,00	125,03
D	D1 = $\alpha + \beta_2 \times \text{PC2}$	F-S	13	0,002	0,522	7,85	109,11	27,40	189,34
	D2 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1}$	F	13	0,004	0,488	8,99	112,82	32,90	190,34
	D3 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1} + \beta_2 \times \text{PC2}$	F	10	0,003	0,688	5,19	77,33	20,20	157,94
AGB	AGB1 = $\alpha + \beta_2 \times \text{PC2}$	F-S	13	0,018	0,359	14,03	58,20	20,11	170,48
	AGB2 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1}$	F	13	0,014	0,383	13,86	57,09	40,80	169,91
	AGB3 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1} + \beta_2 \times \text{PC2}$	F	11	0,007	0,593	10,39	43,76	25,40	153,53
AB	BA1 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1} + \beta_3 \times \text{PC3}$	F-S	12	0,070	0,359	10,45	40,70	15,55	105,86
	BA2 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1}$	F	13	0,025	0,332	11,28	6,45	45,60	104,47
	BA3 = $\alpha + \beta_1 \times \text{PC1}$	F	12	0,004	0,514	9,46	5,51	31,70	93,50

Les indices de texture se sont avérés être de bons prédicteurs du coefficient de variation des DBH (modèle 4), du diamètre quadratique (modèle 5), de la densité de tiges avec un DBH ≥ 40 cm (modèle 6), de la densité de tiges (modèle 7), de la biomasse aérienne (modèle 8) et de l'aire basale (modèle 9) (Tableau 4.5). La qualité de ces six modèles linéaires est améliorée en supprimant les points aberrants. Ces points ont été repérés sur la base des distances de Cooks anormalement élevées ; puis, pour déterminer leur influence, les modèles ont été comparés avec et sans ces points (Tableau 4.3). Ainsi, après avoir examiné les points aberrants sortant, le modèle 4 (CV DBH) est paramétré sans la parcelle FP6, dont la texture est marquée par une hétérogénéité élevée (PC2= -0,26), visuellement la texture de cette parcelle est effectivement marquée par la présence d'un cours d'eau (Figure 2.3, Chapitre 2). Ainsi la surestimation du CV DBH prédit serait liée à l'hétérogénéité associée à la présence d'un large motif sans lien avec les arbres, alors que cette parcelle est caractérisée par une faible densité de grosses tiges et un faible CV DBH (54%) (Tableaux 3.3 et 3.4 du Chapitre 3). Le modèle 6 (D) est paramétré sans les parcelles FP44 et FP143, en effet la particularité de FP44 est sa faible densité de tiges (766 tiges, Tableau 3.3 du Chapitre 3), due à un très faible nombre de tiges occupant les strates de sous-canopée et de sous-bois (Figure 3.10 du Chapitre 3). La sous-estimation de la densité de tiges prédite pour la FP143 est liée au fait que cette parcelle est définie par une texture intermédiaire (Tableau 4.2) or elle est caractérisée par une densité de tiges très élevée caractéristique des parcelles présentant une texture fine. Le modèle 7 (AGB) est paramétré sans la parcelle FP15 qui présentait une AGB prédite particulièrement faible. En effet, la FP15 présente l'AGB mesurée maximale ; cependant, bien qu'elle soit caractérisée par une texture grossière, son indice de granulosité PC1 n'est pas maximal (Tableau 4.2). Enfin, le modèle 8 (AB) est paramétré sans la parcelle FP44, caractérisée par une texture grossière (indice PC1 max, Tableau 4.2) alors qu'elle présente une AB très faible (avec 33m²/ha), du fait de la faible densité de tiges déjà mentionnée. Les modèles ainsi paramétrés sont les plus performants, ils présentent un AIC, une p-valeur et une RMSE plus faibles et une nette augmentation du R² (Tableau 4.3). Enfin, notons que la suppression de ces points aberrants a limité l'intervalle couvert par les parcelles utilisées pour paramétrer les modèles de prédiction de la densité de tiges et de l'AGB. En effet, la FP44 était la parcelle avec la plus faible densité de tiges et la FP15 celles avec l'AGB la plus élevée. Cependant, les différences entre les valeurs prédites par les

modèles et les valeurs réelles sont inférieures lorsque les modèles sont paramétrés sans les points aberrants, excepté pour l'AGB ou la MAE et la RMSE est légèrement inférieure (Tableau 4.4). Nous avons donc considéré que les modèles paramétrés sans ces points ne perdent pas leur pouvoir de prédiction sur de nouveaux échantillons, dès lors qu'ils restent dans la logique générale de la structure forestière observée sur la majorité des parcelles.

Tableau 4.4 : Comparaison des valeurs des paramètres structuraux prédits des 6 parcelles des sites dans les emprises des images Pléiades, par les modèles 2 et 3. Les coefficients de variation (CV) sont exprimés en %, les densités de tiges (D) en tiges/ha, les biomasses aériennes (AGB) en t/ha et les aires basales (AB) en m²/ha. RMSE et RMSEn indiquent l'erreur quadratique moyenne (dans l'unité du paramètre structural concerné) et la RMSE normalisée (en %).

	Sites	Aoupinié	Arago	Atéu	Boirou	La Guen	Tiwaé	RMSE	RMSEn
Modèles de prédiction	CV2	63,92	62,43	69,39	58,95	54,38	56,23	11,74	78,2
	CV3	72,62	65,62	71,82	61,83	58,28	52,30	10,60	60,3
	D2	991,58	1014,58	906,83	1068,56	1139,35	1110,69	354,29	152,4
	D3	1148,30	1042,55	899,14	1098,07	1204,85	983,38	316,09	103,4
	AGB2	339,50	328,50	380,01	302,69	268,85	282,56	100,64	90,5
	AGB3	273,7	306,9	371,0	280,4	234,0	314,0	108,6	79,2
	AB2	43,66	42,72	47,16	40,49	37,57	38,75	15,12	157,7
	AB3	45,52	44,32	49,97	41,49	37,78	39,28	13,83	113,4

Note: pas de points retirés dans le modèle de prédiction de Dquad et D40

Tableau 4.5 : Les paramètres des modèles sélectionnés pour la prédiction des paramètres structuraux. Les abréviations sont α pour l'ordonnée à l'origine, β_1 pour le coefficient PC1, β_2 pour le coefficient PC2, β_3 pour le coefficient PC3, SE pour l'erreur standard, t pour la statistique de Student, P pour la p-valeur, s pour l'erreur relative, RMSE pour l'erreur quadratique moyenne, RMSEn pour l'erreur quadratique moyenne normalisée et R^2 pour le coefficient de régression.

Paramètres	Estimateurs	SE	t	P	s (%)	RMSE	RMSEn (%)	R^2
<i>Modèle 4: Coefficient de variation des DBH (14 parcelles)</i>								
α	66,94	2,88	23,23	0,000				
β_1	4,55	0,63	7,23	0,000				
β_2	2,23	1,42	1,58	0,143				
Modèle				0,000	4,81119	3,62	13,50	0,832
<i>Modèle 5: Diamètre quadratique (15 parcelles)</i>								
α	21,48	0,98	21,84	0,000				
β_1	1,11	0,24	4,59	0,001				
β_2	-0,88	0,51	-1,73	0,109				
Modèle				0,000	6,09	1,51	19,20	0,720
<i>Modèle 6: Densité de tiges avec un DBH \geq 40 cm (15 parcelles)</i>								
α	46,37	7,77	5,97	0,000				
β_1	7,66	1,91	4,02	0,002				
β_2	-8,00	4,02	-1,99	0,070				
Modèle				0,001	19,76	11,96	20,00	0,690
<i>Modèle 7: Densité de tiges (13 parcelles)</i>								
α	1139,00	67,35	16,91	0,000				
β_1	-41,07	16,59	-2,48	0,031				
β_2	52,81	33,32	1,59	0,141				
Modèle				0,003	5,19	77,33	20,20	0,688
<i>Modèle 8: Biomasse aérienne (14 parcelles)</i>								
α	268,575	30,346	8,85	0,00				
β_1	21,690	7,169	3,03	0,01				
β_2	-23,727	15,220	-1,56	0,15				
Modèle				0,007	11,32	43,76	25,4	0,593
<i>Modèle 9: Aire basale (14 parcelles)</i>								
α	43,73	1,75	24,99	0,000				
β_1	3,06	0,86	3,56	0,004				
Modèle				0,004	9,46	5,51	31,70	0,510

Les modèles linéaires impliquent les indices de texture PC1 et PC2 comme variables prédictives des paramètres structuraux, excepté le modèle d'aire basale qui n'implique que PC1. Le coefficient de variation des DBH est le paramètre le mieux corrélé aux indices de texture (PC1 et PC2) avec un $R^2 = 0,83$ ($P < 0,001$) et une erreur relative faible (4,81%) (Tableau 4.5). Celui-ci augmente des parcelles caractérisées par des textures fines aux parcelles caractérisées par des textures grossières

(Figure 4.18). Le diamètre quadratique (Dquad), la densité de grosses tiges (D40) et la densité de tiges (D) sont également bien prédits par les indices de texture PC1 et PC2 avec des $R^2 \geq 0,7$ et des erreurs relatives respectivement égales à 6,09 % et 5,19% (Tableau 4.5). Cependant, le Dquad et la D40 augmentent des parcelles caractérisées par des textures fines aux parcelles caractérisées par des textures grossières alors que la densité de tiges est plus élevée pour les parcelles caractérisées par des textures fines mais n'était pas différente entre les parcelles caractérisées par des textures intermédiaires ou grossières (Figure 4.18). La biomasse aérienne est corrélée aux indices de texture PC1 et PC3 avec un $R^2 = 0,6$ et une erreur relative assez élevée par rapport aux autres modèles (11,32 %) (Tableau 4.5). Enfin l'aire basale est corrélée à l'indice de granulosité PC1 avec un $R^2 = 0,5$ et une erreur relative proche de celle de l'AGB (9,46 %). L'AGB et l'AB augmentent depuis les parcelles caractérisées par des textures fines jusqu'aux parcelles caractérisées par des textures grossières (Figure 4.18). Les forêts appartenant à la classe de texture fine sont ainsi caractérisées par une forte proportion de petites tiges (CV et Dquad faibles), une AB et une AGB faibles. Sur le site de Forêt Plate, elles constituent la classe des forêts jeunes, au stade précoce de la succession forestière avec beaucoup de jeunes arbres (voir Chapitre 3). Les forêts appartenant à la classe de texture grossière sont caractérisées par des valeurs de CV, Dquad, AGB et AB élevées et des valeurs de D variables. Sur le site de Forêt Plate, elles constituent la classe des forêts matures constituées à la fois de gros arbres et de jeunes tiges issues du cycle sylvigénétique plus intense (voir Chapitre 3). Les forêts appartenant à la classe de texture intermédiaire sont caractérisées par des valeurs intermédiaires de CV et de Dquad et des valeurs de D, AGB et AB intermédiaires ou dans les mêmes gammes que celles des forêts caractérisées par des textures grossières. En effet les parcelles caractérisées par une texture grossière ont soit des AGB faibles (avec 243 t/ha, FP44 occupe le 5ème rang dans le classement croissant des parcelles selon leur AGB) soit des AGB élevées (avec 395 t/ha, FP12 occupe le 14ème rang dans le classement croissant des parcelles selon leur AGB) (Tableau 4.2).

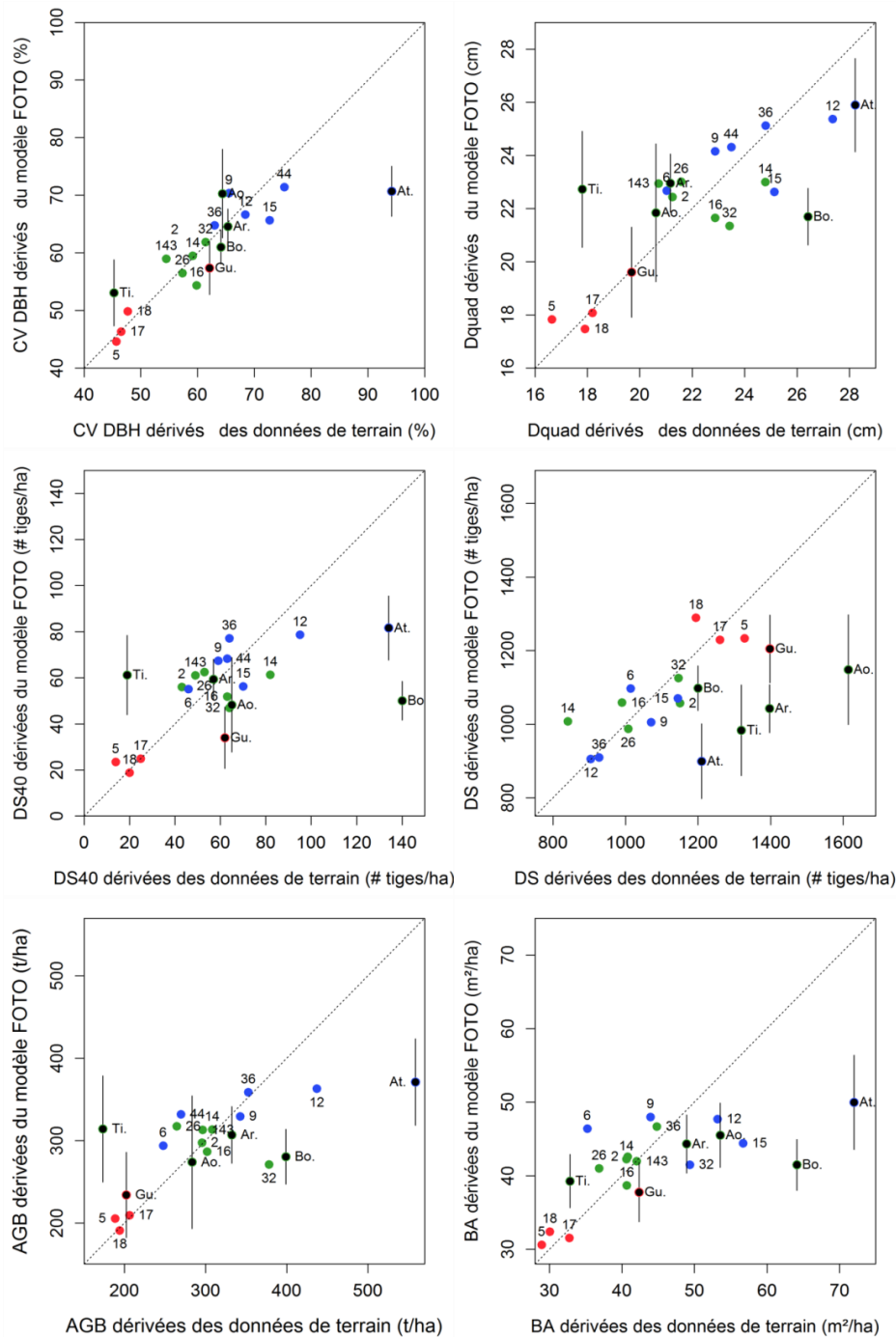


Figure 4.18: Comparaison entre les valeurs des paramètres structuraux prédites et observées pour le coefficient de variation des DBH (CV), le diamètre quadratique (Dquad), la densité de tiges (D), l'aire basale (AB) et la biomasse aérienne (AGB). La couleur des points indique les classes de texture des parcelles du site de Forêt Plate, rouge, vert et bleu pour les textures fines, intermédiaires et grossières. Les points noirs correspondent aux parcelles de: Tiwaé (Ti.), La Guen (Gu.), Aoupinié (Ao.), Arago (Ar.), Boirou (Bo.) et Atéu (At.), Les valeurs de leurs paramètres structuraux ont été prédites à partir des modèles paramétrés sur le site de Forêt Plate. Les barres noires indiquent les intervalles de confiance. Les parcelles de Forêt Plate sont ici nommées uniquement par leur numéro dans un souci de lisibilité.

Les paramètres structuraux des parcelles des autres sites ne sont pas bien prédits par les modèles linéaires paramétrés sur le site de Forêt Plate, en effet les erreurs quadratiques moyennes des prédictions sont deux à quatre fois supérieures (Tableau 4.6) à celles des modèles de prédiction 4 à 8 (Tableau 4.5). De plus l'erreur quadratique est beaucoup plus élevée sur les parcelles qui sont hors de la gamme de valeurs d'apprentissage du modèle, telles que la prédiction du CV DBH ou de l'AB d'Atéou (Figure 16), ce qui n'est pas étonnant.

4.3.5 Cartographie de l'AGB des forêts

La biomasse aérienne est cartographiée sur les 8 sites (Figure 4.19). Sur l'ensemble des sites, tous types de forêts confondues l'AGB est en moyenne de 310,6 t/ha, soit 252,66 t/ha pour la classe de texture fine, 314,94 t/ha pour la classe de texture intermédiaire et 357,36 t/ha pour la classe de texture grossière (Tableau 4.7). De plus, sur l'ensemble des images l'AGB varie entre 52,12 et 578,69 t/ha.

Tableau 4.6: Prédiction des paramètres structuraux des parcelles d'1 ha situées sur des images Pléiades à partir des modèles calibrés sur les parcelles du site de Forêt Plate. RSE indique l'erreur quadratique des modèles sur chaque parcelle, RMSE et RMSEn indiquent l'erreur quadratique moyenne et la RMSE normalisée (en %) des modèles sur l'ensemble des parcelles.

Sites	CV (%)			Dquad (cm)			D40 (Nb tiges \geq 40cm)			D (Nb tiges)			AGB (t/ha)			AB (m ² /ha)		
	Mes	Pred	RSE	Mes	Pred	RSE	Mes	Pred	RSE	Mes	Pred	RSE	Mes	Pred	RSE	Mes	Pred	RSE
Aoupinié	64,4	70,3	5,9	20,6	21,84	1,2	65	48	17	1614	1148	465,7	283,8	273,7	10,1	53,6	45,5	8,0
Arago	65,3	64,6	0,7	21,2	22,96	1,8	57	59	2	1397	1043	354,5	334,4	306,9	27,5	48,9	44,3	4,6
Atéu	94,1	70,7	23,4	28,2	25,89	2,3	134	81	53	1210	899,1	310,9	473,7	371,0	102,6	72,0	50,0	22,0
Boirou	64,1	61,0	3,1	26,4	21,7	4,7	140	50	90	1200	1098	101,9	401,1	280,4	120,7	64,1	41,5	22,6
La Guen	62,1	57,4	4,7	19,7	19,61	0,1	62	34	28	1398	1205	193,1	203,0	234,0	31,0	42,3	37,8	4,6
Tiwaé	45,3	53,1	7,8	17,8	22,73	4,9	19	61	42	1319	983,4	335,6	173,1	314,0	140,9	32,8	39,3	6,5
RMSE			10,6			3,1			47,7			316,1			108,6			13,8
RMSEn (%)			60,3			48,9			100,3			103,4			79,2			113,4

Tableau 4.7 : Bilan des valeurs de biomasse aérienne par site et par classe de texture. Mt pour mégatonnes.

Site	Texture fine			Texture intermédiaire			Texture grossière			Total		
	AGB Mt	Superficie ha	AGB moy (t/ha)	AGB Mt	Superficie ha	AGB moy (t/ha)	AGB Mt	Superficie ha	AGB moy (t/ha)	AGB Mt	Superficie ha	AGB moy (t/ha)
Aoupinié	0.26	957	270	0.64	2016	316	0.67	1896	355	1.57	4869	322
Arago	0.31	1144	267	0.95	3041	312	0.56	1595	353	1.82	5780	314
Forêt Plate	0.31	1220	253	0.56	1810	312	0.44	1221	359	1.31	4252	309
Tiwaé	1.56	6555	237	1.4	4476	313	1.37	3854	356	4.33	14885	291
Bouirou	0.41	1631	253	0.65	2150	304	0.33	953	344	1.39	4734	294
La Guen	0.3	1264	239	0.57	1749	325	0.61	1662	367	1.48	4675	317
Jiève	0.15	558	263	0.42	1312	317	0.39	1093	354	0.95	2963	320
Atéu	0.68	2836	240	1.32	4106	322	1.45	3913	371	3.45	10855	318
AGB moy (t/ha)			253	315			357			311		

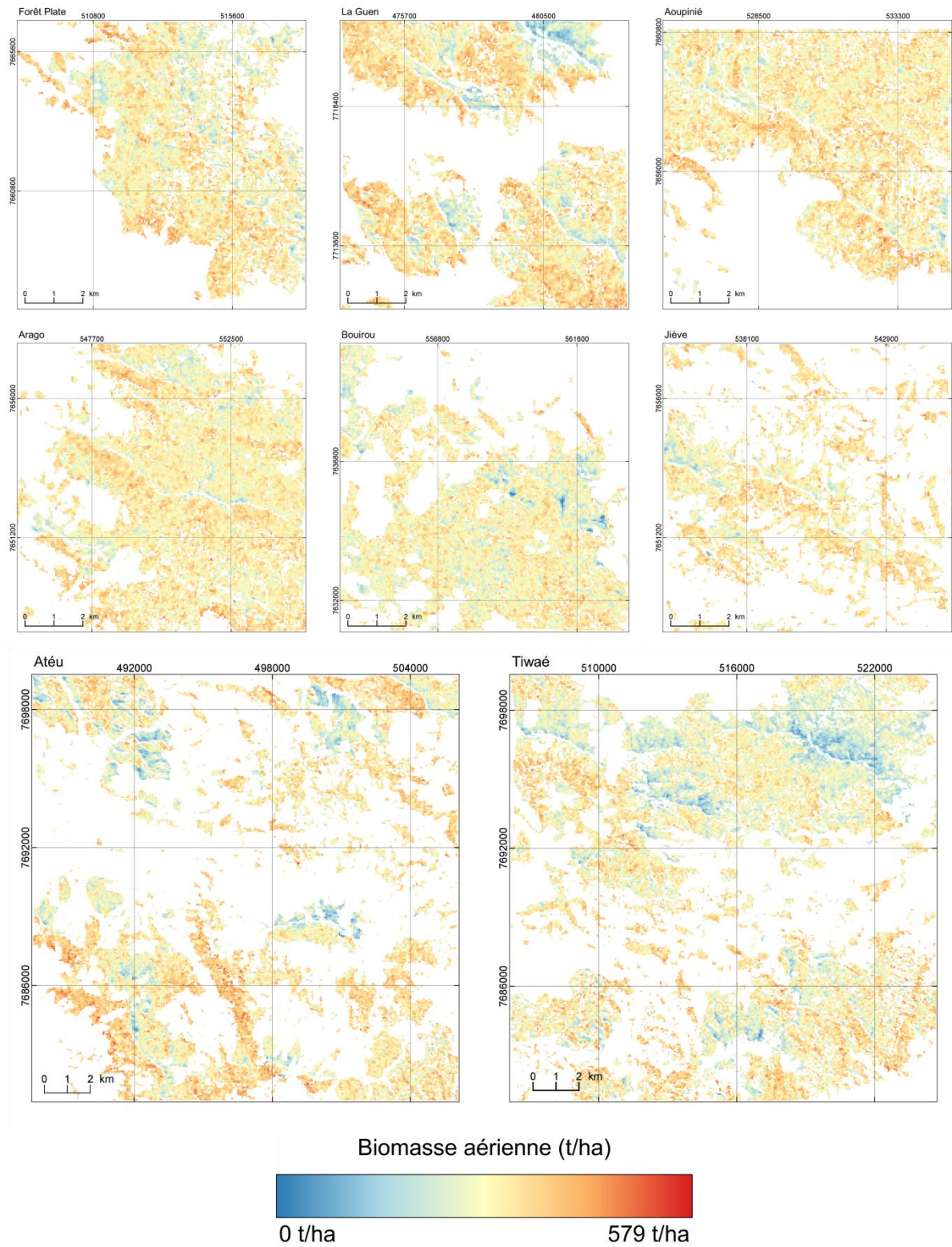


Figure 4.19 : Carte de la biomasse aérienne des forêts des huit sites étudiés, estimée à partir du modèle 8 du tableau 6.

4.4 Discussion

La canopée des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie montre des motifs pseudo-périodiques permettant de caractériser et de différencier les types de forêts à partir de leur grain de canopée, à l'instar des mangroves de Guyane française (Proisy et al. 2007), des forêts denses humides de terre ferme d'Amazonie (Couteron et al. 2005 ; Barbier et al. 2010) des Ghâts occidentaux en Inde (Ploton et al. 2012) ou encore de République Démocratique du Congo (Bastin et al. 2014). L'analyse de la texture de la canopée par transformée de Fourier bidimensionnelle a révélé de solides relations entre la texture de la canopée et les paramètres structuraux estimés des peuplements forestiers, et ce à partir d'images aéroportées à très hautes résolution spatiale, issues de capteurs très différents. En effet les travaux précédemment cités se sont basés sur des photographies aériennes et des images satellitaires natives ou extraites de l'interface Google Earth Pro®, issues des capteurs IKONOS, GeoEye et QuickBird. Ainsi la méthode FOTO a permis de fournir une cartographie fiable des forêts denses humides néo-calédonienne, de définir une typologie structurale de ces forêts à large échelle et de construire la première carte de prédiction des biomasses aériennes des forêts denses humides néo-calédoniennes à partir d'images satellitaires THR Pléiades.

4.4.1 Cartographie des forêts

L'analyse texturale du couvert végétal a permis de différencier les forêts, caractérisées par un assemblage de couronnes d'arbres plus ou moins continu, des autres types de végétation, tels que les jeunes savanes à Niaoulis ou les maquis. La classe " forêt " englobe d'une part des peuplements mixtes de forêts denses humides caractérisés par un grain de canopée irrégulier reflétant à la fois l'hétérogénéité du mélange d'arbres (arbres de tailles et d'espèces différentes) et la présence de trouées, marqueurs de la dynamique des forêts denses humides. D'autre part, la classe " forêt " englobe des peuplements monospécifiques ou mono-dominés caractérisés par des assemblages plus homogènes tels que : 1) les savanes à Niaoulis denses ; à partir du moment où leur canopée se ferme, ces peuplements monospécifiques équiens sont caractérisés par un assemblage homogène de petites couronnes (texture de canopée fine), et plus tard dans la succession forestière ces savanes se diversifient avec des espèces

forestières et la structure de leur canopée se complexifie jusqu'à atteindre le stade de forêts denses humides (Ibanez et al. 2013a et 2013b), 2) les peuplement monospécifiques d'*Acacia spirorbis* (espèce autochtone) ou les plantation de *Pinus caribaea* (espèce introduite à tendance invasive), caractérisés par des assemblages homogènes de petites couronnes (texture de canopée fine), et 3) les peuplements forestiers monodominants d'espèces autochtones (telle que *Metrosideros laurifolia*) ou d'espèces invasives (telle que *Falcataria moluccana*), caractérisés respectivement par des assemblages homogènes de petites couronnes (texture de canopée fine) et de très larges couronnes (texture de canopée grossière). Ainsi la classification des indices de texture permet de délimiter les forêts mais pas les forêts denses humides qui présentent pourtant à tous les stades de croissance une organisation structurale plus anarchique (Zhou et al. 2013), et donc une texture moins homogène que les autres formations forestières citées précédemment. Afin de délimiter exclusivement les forêts denses humides, il est nécessaire d'utiliser la cartographie manuelle des forêts denses humides au 1/3000ème.

La classe de non-forêt caractérisée par des textures homogènes très fines, voire " lisses ", englobe au-delà des zones sans végétation, trois formations végétales majeures : 1) les jeunes savanes à Niaoulis, dont l'organisation spatiale est définie soit par une strate de graminées continue parsemée de Niaoulis arborescents, soit par des peuplements équiens de petits arbres, leur conférant un aspect textural très fin, 2) les maquis, caractérisés par une végétation arbustive basse (McCoy et al. 1999), non stratifiée, qui leurs confère une organisation horizontale et verticale très homogène, définie par une texture très fine, voir " lisse ", et 3) la végétation arbustive des crêtes qui présente la même texture que le maquis. En outre la classe de non-forêt englobait également des zones de forêt dont la texture de la canopée n'était pas définissable à cause de l'ombrage induit par des pentes très abruptes sur des échelles restreintes (essentiellement les forêts des ravines). Ainsi cette classe de non-forêt est caractérisée par des textures homogènes très fines ou alors " lisses ", généralement bien différenciables de la texture des forêts.

La construction de la typologie des forêts a été établie à partir des surfaces de forêts uniquement. En effet, bien que la modification des valeurs des indices de texture n'entraîne pas ou peu de changement dans la classification structurale des forêts, puisque les différences relatives entre les classes de texture sont conservées, elle a cependant un effet sur la prédiction des valeurs des

paramètres structuraux. Effectivement, les modèles de prédiction des paramètres structuraux utilisant les indices de texture issus de l'ACP effectuée sur l'ensemble des imagerie sont moins performants (Tableau 4.3), et le gradient de texture caractérisant les forêts est plus limité. De plus, les valeurs prédites des paramètres structuraux à large échelle sont parfois incohérentes. En effet, le modèle étant paramétré à partir de parcelles de forêt, il est logique qu'il soit dans l'incapacité de prédire correctement les paramètres structuraux des autres types de végétation, qui ne sont pas caractérisés par une canopée fermée. Ainsi, l'application des modèles de prédiction de paramètres structuraux à des types de végétation non représentés dans la calibration des modèles peut engendrer des erreurs sur une large échelle. Les prédictions d'AGB issues du modèle 1 (Annexe 4.1), réalisées sur l'ensemble de la végétation et sur les forêts uniquement, ne sont que faiblement corrélées, les textures grossières sont en partie caractérisées par une AGB faible et les textures fines par une AGB élevée (Annexe 4.2). Il est donc primordial de supprimer les zones de non-forêts, avant d'utiliser l'information de texture pour définir une typologie structurale des forêts néo-calédoniennes optimale.

4.4.2 Prédiction de la structure des forêts denses humides à large échelle

L'analyse de la texture a été appliquée sur 8 sites (soit 1291 km² dont 852,58 km² analysés par FOTO), recouvrant 8 massifs forestiers. Elle a permis de délimiter 530,12 km² de forêt. Nous considérons ainsi que l'ensemble du gradient de texture qui caractérise les forêts néo-calédoniennes a été pris en compte dans cette étude. Les indices de texture issus des trois premiers axes de l'ACP des spectres de Fourier (expliquant 57 % de la variance observée dans les spectres-r) ont permis de classer les forêts selon trois classes de texture : fine, intermédiaire et grossière. Ces trois classes étaient cohérentes avec la classification visuelle qui a pu être faite à partir des images THR de la canopée. Les indices de texture ont ainsi confirmé leur capacité à capturer l'ensemble du gradient de texture de la canopée des forêts néo-calédoniennes.

Les trois classes de texture ont pu être mises en relation avec des paramètres structuraux, car, comme il a déjà été montré dans la littérature (e.g. Couteron et al. 2005 ; Ploton et al. 2012 ; Bastin et al. 2014) les indices de texture permettent de prédire certains paramètres structuraux des forêts (e.g. la densité de tiges, l'aire basale ou encore la biomasse aérienne). En effet, dans notre étude les indices de

texture PC1 et PC2 étaient corrélés au coefficient de variation des DBH (CV DBH), au diamètre quadratique (Dquad), à la densité de tiges totale (D) et à la densité de tiges avec un DBH supérieur ou égal à 40 cm (D40), à l'aire basale (AB) et à la biomasse aérienne (AGB). CV DBH, Dquad et D sont particulièrement bien corrélés avec les indices de texture ($R^2 \geq 0,7$). Ils semblent donc être de bons candidats pour relier les variables mesurées à partir du sol et de l'espace en établissant une relation texture - structure. Ce lien obtenu à l'échelle du peuplement s'explique par des relations fortes entre les différentes parties des arbres. Ainsi, plusieurs études ont mis en évidence une relation allométrique forte et stable entre le DBH du tronc d'un arbre et les dimensions de sa couronne dans les forêts tropicales humides (Muller-Landau et al. 2006 ; Poorter et al. 2006 ; Antin et al. 2013) De plus les résultats du Chapitre 3 (Blanchard et al. 2016) ont confirmé que le DBH et l'aire de la couronne des arbres des forêts denses humides néo-calédoniennes était significativement corrélés ($R^2 = 0,59$ et $P < 0,001$). Or le DBH est directement lié au calcul du CV DBH et du Dquad, il fait directement partie du calcul de l'AB et il est la principale variable des équations de prédiction de l'AGB au niveau des arbres individuels (e.g. Chave et al. 2005 ; 2014). Il est donc facilement concevable que les indices de texture, qui sont généralement corrélés à la taille moyenne de la couronne des arbres de la canopée (Barbier et al. 2010), puissent prédire ces paramètres structuraux. En outre, les indices de texture des parcelles du site de Forêt Plate permettent aussi de prédire des caractéristiques structurales calculées sur l'ensemble des arbres avec un DBH ≥ 10 cm et pas uniquement à partir des seuls arbres dont la couronne est visible en canopée. En effet, dans les peuplements non équiens, bien que les gros arbres ne représentent qu'une petite fraction de la population d'un peuplement, leur densité joue un rôle important dans l'organisation structurale et la dynamique spatio-temporelle de ce peuplement (Lindenmayer et al. 2012 ; Bastin et al. 2015 ; Farrior et al. 2016). Nos résultats montrent dans le Chapitre 3 que la densité des gros arbres (DBH ≥ 40 cm), qui représentait une faible proportion du nombre d'arbre en canopée (8,5 %) et du nombre total d'arbres (DBH ≥ 10 cm) (5 %), était significativement corrélée au coefficient de variation des DBH ($R^2 = 0,56$, $P < 0,001$), au diamètre quadratique ($R^2 = 0,77$, $P < 0,001$), à l'aire basale ($R^2 = 0,76$, $P < 0,001$), à la biomasse aérienne ($R^2 = 0,64$, $P < 0,001$) et à la stratification verticale des peuplements (nombre de tiges présentes en canopée) ($R^2 = 0,59$, $P < 0,001$). En effet, il a été montré que les grands arbres étaient des composants clés des

écosystèmes forestiers, et ce pour deux raisons principales. D'une part, dans les forêts tropicales, les ouvertures créées par la chute des grands arbres sont considérées comme le principal mécanisme de perturbation, à l'origine de la régénération des forêts denses humides (dynamique de trouée) (Vitousek et Denslow 1986 ; Clark et Clark 1996 ; Sist et al. 2014 ; Espírito-Santo et al. 2014). D'autre part les grands arbres créent des ségrégations spatiales en relation avec leur influence sur les régimes hydrologiques locaux (Lindenmayer et al. 2012) et sur la répartition de la lumière dans le sous-bois, à l'origine de la stratification verticale d'un peuplement. Or ces ségrégations spatiales contribuent à l'organisation spatiale des communautés forestières par filtrage de l'environnement ou par différenciation de niche écologiques (Sabatier et al. 1997, John 2007, Kraft et al. 2008, Vincent et al. 2011). De plus, la longévité des individus de grande taille augmente également leur potentiel pour générer une hétérogénéité à petite échelle dans le microclimat ou le sol (Rhoades et al. 1995 ; Lindenmayer et al. 2012). Enfin, les grands arbres concentrent une grande partie des stocks de carbone en raison de leurs volumes de bois élevés (e.g. Chave et al. 2001 ; Paoli et al, 2008 ; Slik et al, 2013 ; Bastin et al. 2015). Ainsi, l'allométrie entre le DBH et l'aire de la couronne et les corrélations entre la densité de gros arbres et les paramètres structuraux tels que le CV DBH, la AB ou encore l'AGB, permettent d'utiliser les produits de télédétection optique THR visant à prédire la structure des forêts en se concentrant sur des objets directement observables à partir de l'espace, à savoir les couronnes des plus grands arbres.

Les paramètres structuraux directement liés au DBH (CV, Dquad) sont logiquement les paramètres les mieux prédits par les indices de texture puisqu'ils sont directement corrélés à la taille des couronnes (Muller-Landau et al. 2006 ; Poorter et al. 2006 ; Antin et al. 2013). L'aire basale est un paramètre structural plus difficile à prédire car il dépend à la fois du nombre d'arbres et de la distribution diamétrique de ceux-ci. Un nombre infini de distributions de DBH peut partager le même moment du deuxième ordre (la variance) et donc la même aire basale pour un nombre donné d'arbres par hectare. Aussi, la corrélation entre les indices de texture et la densité de tiges totale des parcelles (précédemment observée par Coutron et al. 2005) que nous avons mise en évidence peut paraître surprenante puisque ce paramètre structural n'est pas corrélé à la densité des gros arbres (D40). D'autres études, dans d'autres sites tropicaux, n'ont pas trouvé une telle corrélation (Ploton et al. 2013

; Bastin et al. 2014). Enfin, la biomasse aérienne est également un paramètre plus complexe à prédire puisque son calcul, au niveau de l'arbre individuel, est fondé sur un modèle allométrique de type puissance utilisant trois variables (DBH, hauteur et densité de bois), ainsi toute erreur sur la mesure de ces trois paramètres va se propager au niveau de l'arbre, puis au niveau de l'estimation de la biomasse à l'échelle de la parcelle (Garber et al. 2009 ; Fortin et DeBlois 2010). De plus, dans l'estimation de la biomasse, le calcul des hauteurs est lui-même basé sur l'existence présupposée d'un modèle allométrique stable de type puissance, qui ne prend pas en compte la variation de l'allométrie DBH-hauteur entre les arbres de canopée et les arbres de sous-canopée (Temesgen et al. 2015 ; Blanchard et al. 2016). L'utilisation de ce type de modèle puissance est par ailleurs actuellement remise en question, au profit de modèles allométriques complexes curvilignes (voir Picard et al. 2015).

La structure des peuplements forestiers néo-calédoniens peut être prédite sur de vastes zones à partir des arbres les plus gros, dans des conditions environnementales et des stades dynamiques contrastés, comme le montrent nos résultats. Cependant les erreurs sur cette prédiction sont plus ou moins fortes selon les variables considérées.

4.4.3 Typologie structurale des forêts

Nous proposons donc ici la première typologie structurale des forêts néo-calédoniennes, basée sur une zone d'étude vaste, des données quantitatives et standardisées permettant un suivi multi-temporel et une application à l'ensemble des forêts du territoire néo-calédonien. Les forêts appartenant à la classe de texture fine sont denses, caractérisées par une gamme de distribution des DBH restreinte, centrée vers les petits DBH (Dquad faible, et D40 faible); elles présentent des aires basales et des biomasses aériennes peu élevées. Les forêts appartenant à la classe de texture grossière sont caractérisées par une organisation structurale plus complexe avec une large gamme de distribution des DBH, des diamètres quadratiques moyens et des densités de grosses tiges élevées. Enfin, les forêts appartenant à la classe de texture intermédiaire sont caractérisées par des paramètres structuraux, liés au DBH, dans une gamme moyenne. Les valeurs de D, AB et d'AGB des classes de texture intermédiaire et grossière se confondent et sont plus élevées que celles de la classe de texture fine. Ainsi un gradient de complexification de l'organisation structurale des forêts, caractérisé par le passage

d'une texture de la canopée fine vers une texture de la canopée grossière, a été observé. En effet, l'augmentation du Dquad, de la densité de grosses tiges, de la gamme de distribution des DBH, et la diminution de la densité de tiges totale indiquent une stratification horizontale plus hétérogène, marquée par la présence de gros arbres. Celle-ci explique l'augmentation des AB et des AGB et induit également une stratification verticale rendant la canopée plus complexe (Richards 1996). Différents processus écologiques peuvent être à l'origine de ce gradient de complexification. En effet, le vieillissement des peuplements et l'action de gradients environnementaux sont reflétés dans les éléments de structure des forêts (e.g. Clark et Clark 1996 ; Pan et al. 2013), tels que les distributions de la taille des diamètres des troncs d'arbre (Rubin et al. 2006), les biomasses aériennes (Rice et al. 2004) et les profils de la canopée, définis par la distribution verticale des couronnes (e.g. Montgomery et Chazdon 2001 ; Stark et al. 2012). Cependant, s'il est impossible de définir le ou les processus écologiques expliquant la structure des peuplements caractérisés par une texture fine ou intermédiaire (voir Chapitre 3, 3.4.4), il est possible de définir les peuplements caractérisés par des textures de canopée grossière comme des peuplements de forêt mature. En effet la présence des grands arbres et l'hétérogénéité spatiale définissent les caractéristiques des forêts de fin de succession. La structure hétérogène des forêts de fin de succession comprend la variation de la densité des arbres et de leur taille dans le paysage, ainsi que la variation de la structure verticale de la canopée et de l'architecture des couronnes des arbres (Montgomery et Chazdon 2001 ; Guariguata et Ostertag 2001).

4.4.4 Les spécificités de l'application de l'analyse de la texture sur les forêts denses humides néo-calédoniennes

Etant donné la complexité des variations structurales des forêts denses humides dans la zone d'étude, du fait de l'influence des gradients environnementaux et des différents stades dynamique présents, pour partie résultats de la fragmentation des forêts denses humides, les relations entre la texture de la canopée et les paramètres structuraux se sont avérées plus subtiles que dans les études précédentes utilisant la même méthodologie (par exemple Ploton et al. 2012 ; Bastin et al. 2014 ; Singh et al. 2015). En effet, comme mis en évidence par Bastin et al. (2014), des niveaux de D, d'AB et d'AGB à la fois haut et bas ont été observés pour des parcelles caractérisées par une texture

grossière ou intermédiaire. La parcelle FP44 est par exemple caractérisée par une texture de canopée grossière liée à la présence de nombreux figuiers épiphytes étrangleurs émergents (12 individus, 8% de l'aire basale, voir Chapitre 3) caractérisés par de très larges couronnes (*observations de terrain*), et présente une AGB relativement faible (243 t/ha), certainement à cause de la très faible densité de tiges (766 tiges/ha) et de la faible hauteur de la canopée (env. 12 m) qui caractérisent cette parcelle. Inversement, la parcelle FP15, qui présente l'AGB la plus élevée (451 t/ha) du site de Forêt Plate, est quant à elle caractérisée par une texture intermédiaire. En effet, la plupart des arbres de canopée de cette parcelle appartiennent à l'espèce *Agathis moorei* (observation de terrain). Le modèle architectural de leurs couronnes s'apparenterait au modèle de Massart (Hallé et al. 1978 ; Veillon 1980), dont la ramification du méristème terminal de l'axe porteur est de type cyme unipare. Ceci aurait pour conséquence de minimiser la superficie de leurs couronnes lorsqu'elles sont vues du dessus, expliquant de ce fait que la texture de la canopée de cette parcelle ait été classée dans la classe intermédiaire plutôt que dans la classe grossière. Ces deux exemples montrent que des types architecturaux très particuliers peuvent créer des situations aberrantes par rapport à la tendance générale. Ceci n'a pas permis d'utiliser toutes les parcelles de terrain de FP pour la mise en place du modèle texture-structure dérivé de FOTO.

Notre site d'étude est situé sur une chaîne de montagne, aussi les variations topographiques locales induisent de la macro-hétérogénéité au sein des images de texture. En effet, une première et évidente influence des variations de la topographie sur les spectres-r des imagerie a été identifiée dans les premières étapes de l'analyse de texture, en comparant la position des imagerie sur les plans de l'ACP à l'évaluation visuelle de la texture de la canopée qui les caractérisait. Les variations topographiques locales peuvent créer de très grandes variations d'éclairage qui induisent des variations de texture à l'échelle d'une imagerie sans rapport avec les variations des propriétés texturales de la canopée. Nous avons par exemple montré que les imagerie localisées au niveau d'une opposition de pente, sur les deux côtés d'une ligne de crête ou d'un talweg profond, pouvaient englober deux types distincts de texture de canopée à cause des variations marquées d'éclairage selon l'orientation des pentes. Ces imagerie affichent donc un patron d'illumination particulier et sont par conséquent caractérisées par une macro-hétérogénéité marquée. Elles ont ainsi été d'abord placées dans le gradient

textural en fonction de cette macro-hétérogénéité (le long de l'axe 2, Figure 4.5) puis de leur grain de canopée. Ces résultats confirment les observations de Coutron et al. (2005) qui avaient expliqué l'organisation des imagerie sur un des axes de l'ACP défini par cette macro-hétérogénéité induite par le relief. Cette macro-hétérogénéité, due aux variations topographiques ne permet pas d'identifier correctement la texture de certaines imagerie du fait des ombrages créés et donc peut fausser les prédictions de structure de ces imagerie. Notons que la plupart de ces imagerie ont été classées dans la classe de non-forêt et ont donc été supprimées de l'analyse ultérieure.

4.4.5 Amélioration de la typologie des forêts denses humides à large échelle

Dans le cadre de prédiction de paramètres de structure forestière à l'échelle du paysage, les importantes incertitudes sont généralement liées au manque de représentativité des données de terrain, qui sont souvent insuffisantes (en termes de nombre de parcelles) et pas assez dispersées, étant donné la grande variabilité de la structure des forêts denses humides à l'échelle locale et à l'échelle du paysage (Marvin et al. 2014, Guitet et al. 2015). Par exemple, la structure spatiale de la biomasse aérienne à différentes échelles imbriquées est une information clef pour la conception d'un échantillonnage efficace pour assurer la robustesse du paramétrage du modèle de prédiction de l'AGB. Cette question a été largement étudiée au niveau local (Chave et al. 2004 ; Réjou-Méchain et al. 2014), mais des études à l'échelle des paysages font défaut (Marvin et al. 2014), car elles nécessitent la collecte de nombreuses données, ce qui est coûteux. Il est par exemple probable dans notre étude que des types forestiers ne soient pas représentés dans notre échantillonnage de terrain sur le site de Forêt Plate, comme les forêts mono-dominantes d'espèces autochtones (les vieilles savanes à Niaoulis par exemple). Ainsi pour améliorer la cartographie globale des forêts néo-calédoniennes, il serait nécessaire de pouvoir donner une interprétation écologique et d'échantillonner toutes les classes de texture typiques.

Notre approche typologique de la structure des forêts denses humides repose sur une méthode de classification non supervisée et non hiérarchique (k-means) qui était justifiée à ce stade exploratoire, étant donné que l'existence même des classes de texture devait être testée. Une approche différente pour la classification des forêts denses humides pourrait être de viser des classes de texture

plus homogènes grâce à des méthodes d'apprentissage supervisé, telles que l'arbre de régression ou la régression des moindres carrés partiels (Hastie et al. 2009). Cependant, en dépit des améliorations des modèles attendus, les méthodes d'apprentissage supervisé sont fortement corrélées aux spécificités des jeux de données utilisés pour paramétrer le modèle et peuvent conduire à une perte de compréhension du modèle et une baisse des possibilités d'interprétation en fonction des processus écologiques. En effet la vraie difficulté est de mettre en relation des catégories faisant écologiquement sens sur le terrain et des propriétés tirées de la structure spatiale du signal sur les images utilisées. De plus, si un tel type de méthode aurait été pertinent pour différencier quelques classes très particulières, comme les plantations et les forêts mono-dominantes des forêts denses humides, on peut se questionner sur sa pertinence face à une logique de variation de l'aspect de la canopée (comme des variables structurales sur le terrain) qui est continue. C'est la possibilité même de définition a priori de classes thématiques qui est ici problématique.

Les prédictions des paramètres structuraux ont fait l'objet d'une validation croisée et les paramètres des modèles résultant de la validation croisée étaient relativement stables (Tableau 3). Cependant, les parcelles qui présentaient les erreurs de prédiction les plus élevées étaient systématiquement associées à des textures grossières. De plus, l'erreur de prédiction des paramètres structuraux augmentait pour les parcelles dont les valeurs des paramètres structuraux mesurés se situaient à l'extrémité maximale et au-delà de la gamme de valeur utilisée pour paramétrer les modèles. Les valeurs de ces paramètres structuraux étaient systématiquement sous-estimées, les modèles semblent donc saturer au-delà des valeurs maximales mesurées sur le site de Forêt Plate. Par exemple, l'AGB maximum utilisée pour paramétrer le modèle d'AGB était de 395 t/ha, or l'AGB de la parcelle d'Atéou était par exemple de 473,7 t/ha et a été prédite à seulement 371 t/ha. Ce phénomène est fréquemment observé dans les études de télédétection visant à prédire la biomasse épigée. Il peut être expliqué, pour partie, par une réponse trop bruitée du signal analysé à l'augmentation de la biomasse (R^2 pas très élevé) et, aussi, par l'erreur commise, mais non prise en compte, sur les estimations des biomasses de référence au niveau des parcelles de terrain (Chave et al. 2004 ; Réjou-Méchain et al. 2014). Aussi afin d'améliorer la typologie des forêts denses humides et la prédiction des paramètres structuraux, il conviendrait de mettre en place plus de parcelles d'1 ha dans des peuplements

caractérisés par des textures de canopée grossières. La prospection pour la mise en place de ces nouvelles parcelles pourrait s'effectuer à partir de la cartographie de la texture de la canopée, dans les grains les plus grossiers (indice de granulométrie PC1 supérieur à la valeur maximale observée sur le site de Forêt Plate).

Enfin, le calcul des indices de texture a été réalisé à partir d'une ACP basée sur toutes les images disponibles, car nous avons considéré que les angles soleil-scène-capteur étaient très proches, et n'induisaient pas de changements de texture mesurables (voir Barbier et al. 2010, 2011). Cependant on ne peut pas exclure le fait que d'autres paramètres d'acquisition aient un impact sur la texture, comme les différences de hauteur du soleil, les images ayant été prises à trois dates différentes, la hauteur du soleil variait entre $40,05^\circ$ et $46,69^\circ$.

4.4.6 Le défi pour l'estimation de la biomasse aérienne des forêts denses humides à l'échelle régionale

La précision et l'exactitude de nos prédictions de biomasse aérienne répond aux critères d'admissibilité de l'IPCC pour une méthode de suivi, notification et vérification, à savoir, ne pas dépasser 20 % d'erreur relative (50 t/ha d'erreur absolue) pour des forêts avec des AGB supérieures ou égales à 250 t/ha (Houghton et al, 2009). Nos prédictions d'AGB à l'échelle régionale présentent une erreur relative de 11%, ce qui est assez similaire à celles des prédictions issues de données Lidar, généralement déclarées d'environ 20% (Goetz et Dubayah 2011 ; Zolkos et al. 2013). Cela a donc confirmé, malgré des limites, le potentiel des données optiques THR pour cartographier l'AGB des forêts denses humides. De plus, notre modèle présente une RMSE égale à 40,5 t/ha, alors que la plupart des études reportent des RMSE supérieures (voir Guitet et al. 2015). En outre, contrairement à notre cas, la majorité des études qui présentent une RMSE inférieure à 75 t/ha, comprennent différents types de végétation très contrastés comme les savanes, les forêts ouvertes ou les jeunes plantations, réduisant ainsi mécaniquement la RMSE absolue (e.g. Clark et al. 2011 ; Mitchard et al. 2011), ou prédisent l'AGB à partir de relations allométriques basées uniquement sur le DBH. De fait la non prise en compte des variations de la densité du bois et de la hauteur des arbres diminue artificiellement la variance réelle (e.g. Sales et al. 2007 ; Baccini et al. 2008 ; Clark et al. 2011).

Cependant, la proportion de la variance expliquée par les indices de texture était plus faible que dans certaines études qui ont prédit l'AGB à partir de la méthode FOTO. (Proisy et al. 2007 ; Ploton et al. 2012 ; Bastin et al. 2014 ; Singh et al. 2014, 2015). Ceci peut s'expliquer par le fait que notre étude a été réalisée en zone montagneuse (topographie très variable) sur des forêts denses humides présentant une diversité structurale élevée, localisées sur de vastes étendues, et fragmentées par d'autres types de végétations qui ont dû être pris en compte dans l'analyse de la texture pour des raisons techniques expliquées précédemment (page 102). Ainsi le modèle d'AGB a été appliqué sur cette gamme de texture très hétérogène, et non par classes de texture, ce qui serait une perspective comme montré par les résultats de Bastin et al. (2014). Pour notre étude, le nombre de parcelles par classes de texture (3 à 6 parcelles) aurait été trop limitant. Ainsi notre zone d'étude concentre toutes les contraintes rencontrées par les études citées précédemment. De plus, en comparaison des forêts denses humides d'Amazonie, d'Afrique Equatoriale, d'Asie du Sud ou du Sud-est, les arbres des forêts denses humides néo-calédoniennes présentent, pour un DBH donné, des hauteurs d'arbres plus petites et des aires de couronnes plus faibles (Blanchard et al. 2016), et elles sont caractérisées par une densité de tiges très élevée (voir Chapitre 3 et Ibanez et al. 2016a). L'AGB des grands arbres ($DBH \geq 40$ cm) représente entre 16 et 81 % de l'AGB totale des parcelles d'1 ha de forêts denses humides matures (55% en moyenne). Aussi même si les gros arbres représentent une part importante de l'AGB totale, elle est tout de même moindre que celle observée dans la plupart des études, généralement supérieure à 70 % (e.g. Chave et al. 2001 ; Paoli et al, 2008 ; Slik et al, 2013 ; Bastin et al. 2015). Ces différences architecturales et la probable erreur résultant de la contribution de la biomasse des arbres de petites tailles (non visibles en canopée) pourraient donc également expliquer le plus faible R^2 observé dans le modèle de prédiction des AGB des forêts denses humides néo-calédoniennes, en comparaison aux études citées ci-dessus.

Au-delà des contraintes citées précédemment nous avons tenté de quantifier les principales sources d'erreur associées aux différentes étapes pour prédire à grande échelle l'AGB des forêts denses humides néo-calédoniennes afin d'améliorer notre modèle. Les erreurs de mesure des variables prédictives (DBH, hauteur, densité de bois) du modèle de biomasse aérienne ne sont a priori pas corrélées avec les indices de texture FOTO (i.e. les axes des ACP), par conséquent elles se cumulent

avec l'erreur du modèle de prédiction de l'AGB à partir des indices de texture. Deux principales sources d'incertitude doivent être envisagées. D'une part, à l'échelle de l'arbre, l'erreur associée au modèle de prédiction de la hauteur (H) des arbres à partir du DBH, notamment vis-à-vis des arbres appartenant aux strates de sous-bois et de sous-canopée qui présentent une allométrie DBH-H différente de celle des arbres de canopée (Blanchard et al. 2016), or un seul modèle a été utilisé pour prédire les hauteurs et il a principalement été paramétré à partir d'arbres de canopée. De plus, la plupart des forêts denses humides se situent sur la chaîne centrale, or des études antérieures ont démontré que l'allométrie DBH-Hauteur variait avec la topographie, avec pour un diamètre donné des arbres plus courts sur des pentes raides que sur des pentes douces, à l'instar des résultats, en Inde, de (Robert et Moravie 2003). Ces différences dans l'architecture des arbres (i.e. allométrie DBH-H) ont une influence sur les estimations des biomasses aériennes. D'autre part, à l'échelle du paysage, une deuxième source d'erreur tient à l'utilisation du modèle de prédiction de l'AGB à large échelle, au-delà de son domaine de validité. L'AGB maximum utilisée pour paramétrer ce modèle était de 395 t/ha, or l'AGB de la parcelle d'Atéou était par exemple de 474 t/ha et on peut supposer qu'une partie des forêts denses humides néo-calédonienne est une AGB supérieure à 395 t/ha.

4.5 Conclusion

Les résultats de ce chapitre montrent que des caractéristiques texturales, extraites des images optiques THR Pléiades permettent (1) de fournir une cartographie fiable de l'emprise spatiale des forêts denses humides par rapport à d'autres formes de couvert végétal, (2) de capturer la diversité structurale des forêts denses humides, (3) de prédire les biomasses aériennes des Forêts denses humides dans la gamme de valeurs décrites par les parcelles de terrain dont nous disposons et (4) d'offrir des perspectives pour le premier bilan des stocks de carbone des forêts denses humides calédoniennes

CHAPITRE 5

LES DRIVERS DE LA DIVERSITÉ STRUCTURALE DES FORÊTS DENSES HUMIDES À LARGE ECHELLE

Résumé

La compréhension des mécanismes déterminant la variabilité structurale de la forêt dense humide est un enjeu majeur pour prédire et anticiper l'impact des changements globaux. En milieu montagneux, les interactions entre les variables topographiques, édaphiques et climatiques et la variabilité de leurs interactions selon les échelles considérées compliquent la recherche de relations entre ces variables et la structure des forêts denses humides. Dans ce chapitre nous avons testé simultanément les effets de l'altitude, de l'inclinaison de la pente, d'un indice topographique d'humidité, de l'insolation, et de la pluviométrie sur la variabilité structurale des forêts denses humides de la Nouvelle-Calédonie. L'objectif est d'identifier quels sont les principaux facteurs abiotiques qui génèrent la diversité structurale des peuplements forestiers à l'échelle du paysage, du massif orographique et d'un versant de montagne. Pour cela, l'influence des paramètres environnementaux et topographiques sur la texture de la canopée et donc indirectement sur la structure des forêts denses humides a été explorée, par l'analyse des variations des indices de texture au sein de 812 km² de forêts denses humides.

5.1 Introduction

La compréhension des mécanismes déterminant la variabilité structurale de la forêt dense humide est un enjeu majeur pour prédire et anticiper l'impact des changements globaux sur cet écosystème, dans un contexte où les menaces des activités anthropiques et du réchauffement climatique sur ces forêts tropicales ne cessent de s'accroître (Wright 2005, 2010 ; Lewis et al. 2015). La structure des forêts tropicales primaires, stricto sensu " forêt naturellement régénérée d'espèces indigènes où aucune trace d'activité humaine n'est clairement visible et où les processus écologiques ne sont pas sensiblement perturbés " (FAO 2012), est influencée par les facteurs biotiques et abiotiques et notamment par les processus de la dynamique forestière naturelle (succession écologique) (Richards 1996).

Les forêts tropicales de montagne sont des écosystèmes caractérisés par une grande diversité (Henderson et al. 1991 ; Kier et al. 2005) et par une hétérogénéité élevée des habitats le long des gradients altitudinaux et topographiques (Beck et al. 2008). L'altitude est une variable intégratrice de nombreuses variables environnementales et topographiques (Benner et al. 2010 ; Bruijnzeel et al. 2010), qui est de fait souvent utilisée pour décrire la variabilité des écosystèmes forestiers en milieu montagneux (e.g. Kitayama et Aiba 2002 ; Malhi et al. 2010 ; Clark et al. 2015). Les gradients

altitudinaux sont par exemple caractérisés par une diminution de la température (Bendix et al. 2008 ; Gerold et al. 2008), et de la disponibilité des éléments nutritifs du sol (Tanner et al. 1998 ; Soethe et al. 2008). Par conséquent, la productivité des forêts, la hauteur des arbres et la richesse spécifique diminuent généralement avec l'altitude (Gentry 1988 ; Kitayama et Aiba 2002 ; Homeier et al. 2010).

Les précipitations influencent la structure des forêts denses humides (e.g. Saatchi et al. 2009 ; Slik et al. 2010 ; Poorter et al. 2016). Cependant, la disponibilité en eau est l'une des variables environnementales les moins constantes le long du gradient altitudinal. Contrairement au gradient de température, il n'existe pas de règles générales sur les tendances altitudinales des précipitations, les gradients pouvant être extrêmement variables (Körner 2007).

La topographie a également une forte influence sur les conditions physiques et écologiques (par exemple, le rayonnement solaire, l'humidité du sol, la vitesse des vents) qui influencent la répartition, la structure et la composition des forêts tropicales dans les milieux montagneux (Webb et al. 1999 ; Homeier 2008 ; Lippok et al. 2014). Les variations de la topographie (inclinaison de la pente, orientation ou position dans la pente) créent des micro-habitats au sein des étages altitudinaux. Plus l'inclinaison de la pente est faible et/ou plus un point se situe vers le bas d'une pente, plus la profondeur du sol, la disponibilité de l'eau (Wilcke et al. 2011 ; Wolf et al. 2011) et la concentration en nutriments augmentent (Daws et al. 2002 ; Luizao et al. 2004 ; Markesteijn et al. 2010). La topographie joue également un rôle sur l'exposition au vent, les crêtes sont par exemple plus soumises aux vents que les talwegs (Lawton 1982 ; Bellingham 1991). La topographie affecte également la dynamique des forêts, par une augmentation de la fréquence des trouées, due aux phénomènes d'érosions plus importants sur les fortes pentes (Bellingham et Tanner 2000). La mortalité des arbres sur pied est aussi plus élevée sur les crêtes et la partie supérieure des pentes du fait des difficultés d'ancrage des systèmes racinaires des arbres, de la sécheresse des sols et de la plus forte exposition aux événements climatiques extrêmes (voir Gale et Barfod 1999).

Le gradient topographique est un gradient environnemental complexe intégrant de nombreux facteurs. Il a une forte influence sur les conditions d'ensoleillement, puisque le rayonnement solaire incident dans une zone donnée est largement déterminé par l'orientation de la pente. En effet, les pentes orientées en direction de l'équateur reçoivent de plus grandes quantités de rayonnement solaire

incident que celles exposées dans d'autres directions (Dubayah 1994 ; Aguilar et al. 2010). Or la quantité de rayonnement solaire incident peut altérer la température et l'humidité de l'air et du sol (van de Berg et Santos 2003 ; Aguilar et al. 2010 ; Gao et al. 2011). Ceci influence la composition ionique de la solution du sol en affectant les taux de libération des éléments nutritifs de la litière et du sol (García et al. 2006). Le rayonnement solaire incident provoque également des variations dans le métabolisme des micro-organismes qui contrôlent le cycle des nutriments en imposant des taux variables de décomposition et de minéralisation de la litière (Austin et Vivanco 2006).

En conséquence de ces différentes conditions édaphiques et climatiques, la productivité et la hauteur de la canopée sont plus élevées dans la partie inférieures des pentes (à savoir dans les talwegs) et sur les pentes faiblement inclinées que dans la partie supérieure des pentes (à savoir sur les crêtes) ou sur les pentes plus fortement inclinées (Webb et al. 1999 ; Oesker et al. 2008). Cette répartition inégale des ressources environnementales à différentes échelles (pente, bassin versant, massif de la chaîne de montagne), qui interagit avec la dynamique propre de la forêt, conduit souvent à la complexité de la structure et de la composition des forêts en milieu montagneux.

En outre, l'influence du relief sur le couvert forestier peut aussi être indirecte, puisque la dynamique de l'utilisation des terres est conditionnée par la topographie. Les zones à forte pente ou caractérisées par des sols pauvres augmentent la fragilité du système et diminuent les possibilités d'exploitation par l'Homme (Ranta et al. 1998). Compte tenu de ces restrictions, la majeure partie des forêts tropicales denses (Turner et Corlett 1996) est située dans les zones dont le relief ne favorise pas l'occupation anthropique, à savoir là où la topographie entrave l'accès.

La déforestation et la fragmentation des forêts tropicales de montagne par les activités anthropiques ont également une importante influence sur la variabilité structurale de ces forêts (FAO 2011). Les petits fragments forestiers sont exposés à des effets de bord avec des conditions abiotiques modifiés (Saunders et al. 1991 ; Williams-Linera et al. 1998). A cause des vitesses de vent plus élevées en lisière de forêt, la hauteur de la canopée est réduite et le nombre d'ouvertures dans la canopée augmente (Saunders et al. 1991 ; Oosterhoorn et Kappelle 2000), conduisant à une irradiation plus élevée (Kapos 1989 ; Williams-Linera et al. 1998). Ainsi, les lisières des forêts présentent des conditions environnementales modifiées pour l'établissement des plantes, ce qui peut favoriser les

espèces héliophiles et peut conduire à une perte d'espèces à l'intérieur des forêts (Santos et al. 2008) ainsi qu'à un changement dans la structure de la forêt.

Les interactions entre les variables topographiques, édaphiques et climatiques en milieu montagneux et la variabilité de leurs interactions selon les échelles considérées compliquent la recherche de relations entre ces variables et la structure des forêts denses humides. Ces variables sont souvent étudiées de façon isolée pour permettre une meilleure compréhension de leurs effets sur la structure des forêts denses humides. Cependant il est intéressant de ne pas les séparer car leurs interactions peuvent accentuer ou diminuer leurs influences sur la structure des forêts denses humides. De plus les corrélations entre variables peuvent biaiser les interprétations. Dans cette étude, nous avons testé simultanément les effets de l'altitude, de l'inclinaison de la pente, d'un indice topographique d'humidité, de l'insolation, et de la pluviométrie sur la structure des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. Celles-ci sont essentiellement réparties sur la chaîne de montagne qui traverse la Grande Terre du nord-ouest au sud-est. Nous avons donc cherché à comprendre quelles étaient les principales variables abiotiques qui généraient la diversité structurale de ces peuplements forestiers à l'échelle d'une chaîne de montagne. La variabilité de la structure des forêts denses humides a été abordée à partir d'indices de texture obtenus par analyse de texture du grain de la canopée, réalisée avec des images satellitaires Pléiades à très haute résolution spatiale sur une zone d'étude de 812 km² (voir Chapitre 2).

5.2 Méthodes

5.2.1 Effet de l'environnement et de la topographie sur la structure des forêts denses humides

L'influence de l'environnement et de la topographie sur la texture de la canopée et donc indirectement sur la structure des forêts denses humides a été explorée, au travers de l'analyse des variations des indices de texture au sein des 812 km² de forêts denses humides couvertes par les images Pléiades disponibles. Dans une première étape exploratoire, afin de mettre en évidence les relations potentielles entre les indices de texture PC1 et PC2 et les variables environnementales et topographiques retenues, la valeur de ces variables a été extraite pour chacune des imagerie (50 m de

côté) des huit images satellitaires étudiées. Pour rappel, l'indice de granulosité PC1 décrit le gradient du grain de la canopée depuis les textures fines (valeurs négatives de PC1) vers les textures grossières (valeurs positives de PC1). L'indice d'hétérogénéité PC2 traduit un gradient du grain de la canopée depuis les textures homogènes et de grain intermédiaire (valeurs négatives de PC2) jusqu'aux textures hétérogènes (valeurs positives de PC2).

Les variables environnementales retenues comprenaient les précipitations (en mm), l'insolation potentielle annuelle moyenne (en kWh.m⁻²) et l'altitude (en m) (Tableau 5.1, Figure 5.1). L'altitude a d'une part été utilisée comme " proxy " de la température de l'air (une diminution d'environ 0,6°C tous les 100m d'altitude est attendue, voir Terborgh 1971 ; Bush et al. 2004). Celle-ci est l'un des facteurs les plus importants qui commandent les processus écologiques clés dans les écosystèmes montagneux, tels que l'évapotranspiration, la fixation et la décomposition du carbone, la productivité et la mortalité des plantes (Chen et al. 1999). D'autre part l'altitude a également été utilisée comme " proxy " de la puissance des vents, la vitesse des vents augmentant avec l'altitude (Lawton 1982 ; Friend et Woodward 1990 ; Arya 1998). En effet, les données de température et de vents ne sont pas disponibles sur notre site d'étude (trop peu de stations météorologiques sur la chaîne de montagnes qui traverse la Grande Terre), et les produits mondiaux tels que ceux fournis par WorldClim sont peu fiables sur les îles océaniques isolées avec des stations météorologiques éparses (Hijmans et al. 2005). Les variables topographiques retenues comprenaient l'inclinaison de la pente (en °) et l'indice topographique d'humidité (CTI, pour *compound topographic index*, sans dimensions).

Tableau 5.1 : Description des gammes de valeurs des 6 variables environnementales et topographiques utilisées pour expliquer la variabilité des indices de texture sur les 8 images satellitaires étudiées.

Variables prédictives	Altitude (m)		Pente (°)		CTI		Insolation (kWh/m ²)		Précipitations (mm)	
	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
Tous les sites	3	1373	0,3	61	4	15	530	1987	1361	3309
Aoupinié	136	983	1	61	5	12	530	1877	1767	2576
Arago	41	947	0,5	47	5	13	908	1855	1758	2300
Forêt Plate	166	777	0,6	44	5	14	1137	1811	1507	1960
Tiwaé	3	1015	0,7	49	5	15	881	1935	1883	2696
Bouirou	86	737	0,3	42	5	15	1134	1820	1416	1979
La Guen	99	1104	1	51	4	13	1036	1987	1880	3309
Jiève	80	945	2	48	5	12	973	1854	1781	2230
Atéu	8	1373	0,8	54	5	15	777	1954	1361	2609



Figure 5.1 : Distribution des six variables environnementales et topographiques à partir des pixels (50 m de résolution) de forêts des huit images satellitaires étudiées.

L'extraction d'une valeur de chaque variable environnementale et topographique a été réalisée par croisement des coordonnées du centre des imagerie des rasters d'indices de texture avec les rasters des six variables environnementales et topographiques, à l'aide du package 'raster' du logiciel R (3.1.2, R Development Core Team 2014), version 3.2.5. Notons qu'avant cette étape, les emprises des rasters de texture ont été limitées à l'emprise du raster des forêts denses humides (digitalisé par photo interprétation visuelle à une résolution au 1/ 3000^{ème}). Les imagerie ont ensuite été classées pour chaque variable environnementale et topographique, selon des intervalles de classes choisis arbitrairement tout en visant une certaine régularité des bornes (Tableau 5.2). Enfin les classes ont été superposées aux ACP des spectres-r de Fourier des imagerie de canopée, en attribuant une couleur

spécifique à chaque classe, le rôle de cette représentation graphique étant de voir si un gradient environnemental ou topographique se superposait aux gradients de texture.

Tableau 5.2 : Bornes des classes utilisées pour l'affichage de chaque variable environnementale ou topographique sur l'ACP des spectres de Fourier.

Variables	Bornes des classes									
Altitude (m)	<200	400	600	800	1000	1200	1400	≥1400		
Précipitations (mm/an)	<1600	1800	2000	2200	2400	2600	2800	3000	3200	≥3200
Insolation (kWh/m ²)	<1000	1150	1300	1450	1600	1750	1900	≥1900		
Orientation des pentes Nord/Sud (°)	>270	>90								
Pente (°)	<10	20	30	40	50	≥50				
CTI	<5	6	7	8	9	10	11	12	13	≥14

Rappelons que les angles azimutaux soleil-capteur des huit images étudiées sont dans une configuration angulaire " forward ", visée avant, (angle > 140°) qui permet de négliger les variations induites par la " Bidirectional texture fonction (BTF) " sur la texture (voir Barbier et Coueron 2015), et sont de plus compris dans un faible intervalle, entre 146,33° et 149,21° (Tableau 2.1 du chapitre 2), nous permettant d'une part de travailler sur l'ensemble des images et d'autre part de les comparer.

5.2.2 Contribution des variables environnementales et topographiques sur la variabilité des indices de texture

Dans une deuxième étape, afin de comprendre comment les indices de texture PC1 et PC2 varient le long des gradients environnementaux et topographiques par rapport à 188668 pixels de résolution 50 m, nous avons utilisé des " boosted regression trees " (BRT). Les BRT combinent les points forts des modèles d'arbres de régression, qui relient la variable prédite aux variables prédictives par divisions binaires récursives, à ceux des modèles de type " boosting ", qui optimisent par

apprentissage la performance prédictive du modèle (Elith et al. 2008). Ce type de modèle a été préféré à un modèle de régression multiple classique au vue de la grande taille de notre jeu de données, des relations potentiellement non-linéaires entre les variables prédites et prédictives, de la présence d'interactions entre les variables prédictives, et de la présence de nombreux " outliers " parmi le très grand nombre de pixels considérés.

Les BRT ont été appliqués sur les indices de texture PC1 et PC2 avec en variables explicatives l'altitude, l'insolation potentielle annuelle moyenne, la précipitation annuelle moyenne, l'inclinaison de la pente et le CTI. L'orientation de la pente a été retirée des modèles BRT car c'était l'unique variable discrète et redondante avec l'insolation. Cette analyse a été réalisée sur les surfaces de forêts denses humides des huit sites étudiés, correspondant aux emprises des images satellitaires Pléiades, sur l'ensemble des sites, ainsi que sur chaque site pris individuellement. En effet, les huit sites étudiés ne sont pas caractérisés par les mêmes gammes de valeurs des cinq variables explicatives étudiées (Figure 5.1). Par exemple le site de Forêt Plate est caractérisé par des gammes restreintes d'altitude (entre 166 et 777 m), d'insolation (entre 1137 et 1811 kWh/m²) et de précipitations (entre 1507 et 1960 mm/an). A l'inverse, le site d'Atéu est caractérisé par une large gamme d'altitude (entre 8 et 1373 m), le site de l'Aoupinié par une large gamme d'insolation (entre 530 et 1977 kWh/m²) et le site de La Guen par une large gamme de précipitations (entre 1880 et 3309 mm/an). Les modèles BRT ont ainsi été appliqués, après calibration globale, sur chaque site individuellement afin de vérifier que l'influence de certaines variables prédictives n'a pas été omise du fait de la globalisation des gradients environnementaux et topographiques. Enfin, sur la base de notre expérience du terrain, nous avons posé l'hypothèse selon laquelle la texture de la canopée serait plus grossière dans les talwegs que sur les crêtes. Un BRT a ainsi été calibré à une échelle spatiale plus restreinte : le versant. La zone d'étude correspondante a été pré-sélectionnée en fonction de la topographie, en choisissant une zone contenant une succession de talwegs et de crêtes. Elle a été choisie sur un flanc du massif du Panié (Site de la Guen) orienté sud-ouest (Figure 5.2). Son emprise couvre une superficie de 2,85 km² et les variables environnementales et topographiques qui la caractérisent sont décrites dans le tableau 5.3.

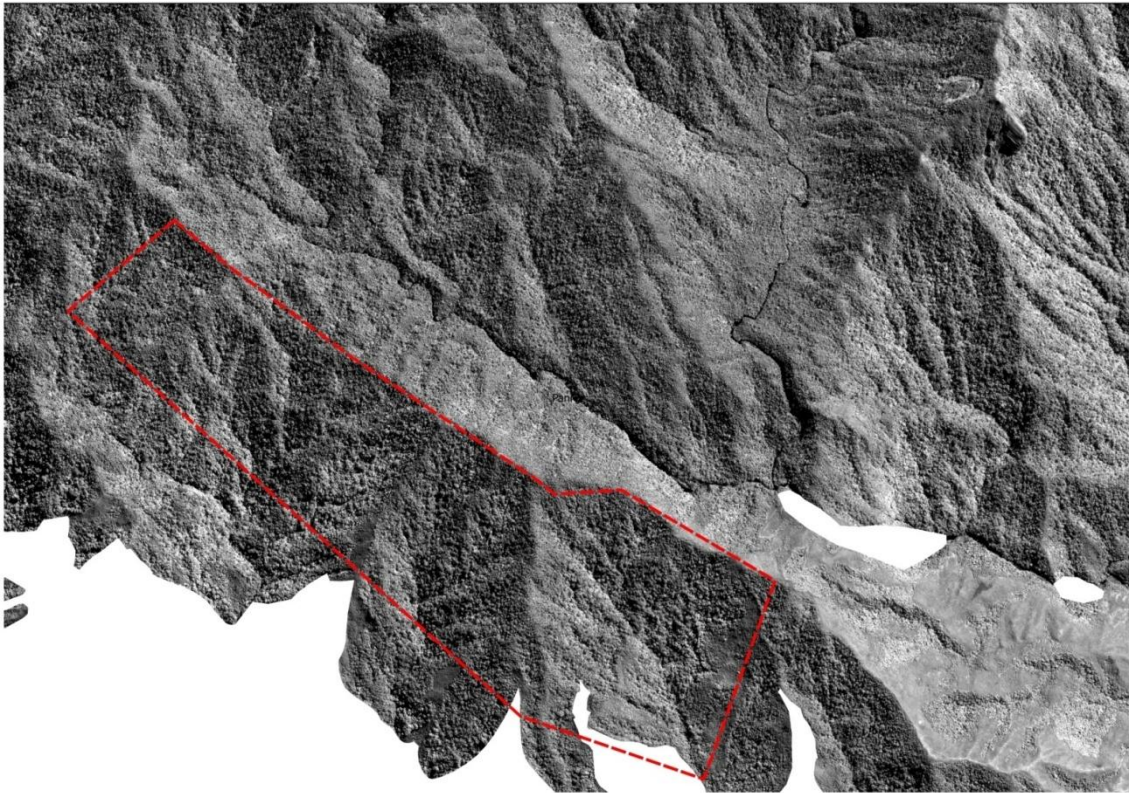


Figure 5.2 : Extrait de l'image THR Pléiades, seul le canal panchromatique est présenté. La zone indiquée par les pointillés rouges correspond à la zone d'étude utilisée pour tester l'effet du CTI et de la pente sur les gradients de textures PC1 et PC2.

Tableau 5.3 : Descriptions des variables environnementales et topographiques qui caractérisent la zone d'étude utilisée pour tester l'effet du CTI et de la pente sur les gradients de textures PC1 et PC2.

	Altitude (m)	Pente (°)	CTI	Insolation (kWh/m ²)	Précipitations (mm/an)
Min	311	3	5	1181	2687
Max	866	38	12	1803	3101

Tous les modèles ont été ajustés avec le logiciel R (3.1.2, R Development Core Team 2014), version 3.2.5, à l'aide du package "dismo" (Hijmans et al. 2016). La stochasticité du BRT est contrôlée par un "bag fraction" qui indique la proportion de données à sélectionner à chaque étape. Un "bag fraction" de 0,75 a été utilisé, ce qui signifie que, à chaque itération de la procédure de boosting, 75% des données ont été tirées au sort sans remplacement dans l'ensemble du jeu de données d'apprentissage. Le "learning rate" (lr) utilisé pour réduire la contribution de chaque arbre lorsqu'il est ajouté au modèle, a été fixé à 0,01. Le nombre d'arbres (nt) maximal pour la prédiction optimale a été limité à 2000. Enfin, le "tree complexity" (tc) qui se réfère au nombre maximal de nœuds dans un arbre individuel et qui contrôle le niveau maximal d'interaction qui peut être quantifié, a été fixé à 10. Les valeurs de ces paramètres ont été déterminées afin de trouver la combinaison de paramètres qui minimisait l'erreur de prédiction (erreur minimum pour les prédictions des échantillons indépendants, c'est-à-dire non impliqués dans la calibration du BRT).

Les contributions des variables prédictives sont basées sur le nombre de fois qu'une variable est sélectionnée pour une division, pondérée par l'amélioration du modèle au carré résultant de cette division, moyennée sur tous les arbres (Friedman et Meulman 2003). L'influence relative (ou contribution) de chaque variable prédictive est normalisée de sorte que la somme des contributions soit égale à 100.

La visualisation des modèles ajustés dans un modèle BRT est facilement obtenue en utilisant des fonctions de dépendance partielle qui montrent l'effet d'une variable explicative sur une variable expliquée après avoir pris en compte les effets moyens de toutes les autres variables explicatives utilisées dans le modèle BRT. Bien que ces graphiques ne représentent pas parfaitement l'effet de chaque variable explicative (en particulier si ces variables sont fortement corrélées) (Friedman 2001 ; Friedman et Meulman 2003), ils vont ici faciliter l'interprétation des patrons de distribution des indices de texture le long des gradients environnementaux et topographiques.

5.3 Résultats

5.3.1 Exploration des relations entre les gradients environnementaux et topographiques et les gradients de texture de la canopée

La superposition des gradients environnementaux et topographiques, et des indices de texture PC1 et PC2 sur les ACP a mis en évidence la présence de modèle de distribution de l'indice de granulométrie PC1 le long de certains gradients environnementaux et topographiques (Figure 5.3).

La texture de la canopée tend à devenir plus fine quand l'altitude et l'insolation augmentent alors qu'elle tend à devenir plus grossière quand la pente augmente. Par ailleurs, les textures grossières semblent être plus fréquentes sur les versants orientés au Nord et les textures fines plus fréquentes sur les versants orientés au Sud. La relation entre les précipitations et la texture de la canopée n'est pas linéaire. Le long de PC1, les précipitations élevées tendent à favoriser des textures fines ou très grossières, alors qu'une pluviométrie relativement faible peut être associée à toutes les classes de texture. En revanche, aucune relation n'est observée entre le CTI et l'indice de granulométrie PC1 sur l'ACP. Enfin, seules les précipitations semblent influencer l'indice d'hétérogénéité PC2. Les textures homogènes (qui incluent les textures intermédiaires à tendance périodiques) sont majoritairement associées aux faibles précipitations et les textures hétérogènes aux fortes précipitations.

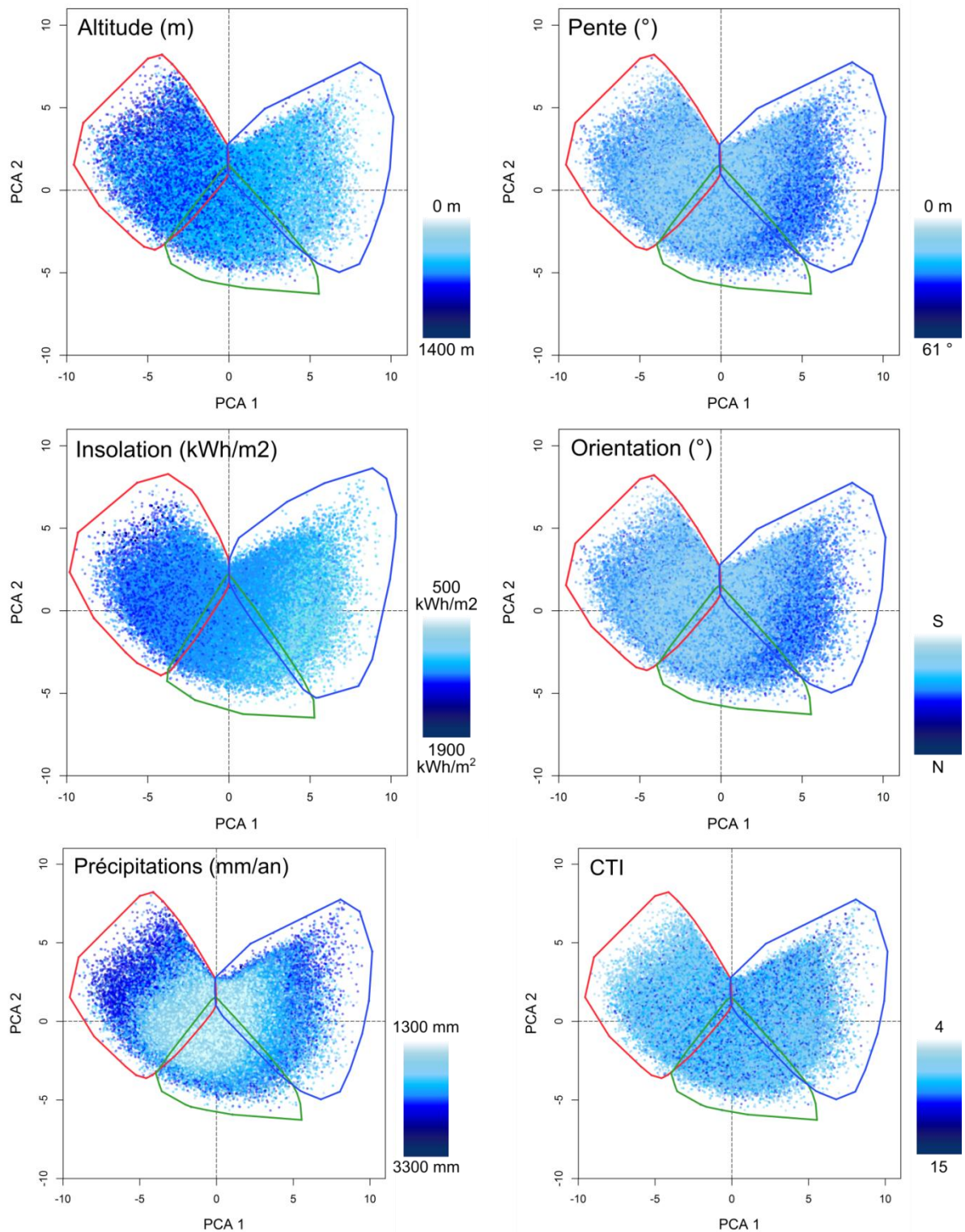


Figure 5.3 : Superposition des gradients environnementaux et topographiques sur les Analyses en Composantes Principales (ACP) des spectres-r de Fourier des 188668 imagerie de canopée de forêt (après superposition avec la cartographie au 3000ème) sur les 8 images Pléiades. Les polygones indiquent les classes de texture définies dans le Chapitre 4 (Figure 4.13), rouge pour les textures fines, vert pour les textures intermédiaires et bleu pour les textures grossières.

5.3.2 Prédiction de la texture de la canopée par les variables environnementales et topographiques à l'échelle de la Province Nord

5.3.2.1 Influence de l'environnement et de la topographie sur la texture de la canopée

En considérant l'ensemble des sites, les réponses partielles de l'indice de granulosité PC1 pour les cinq variables les plus influentes (Figure 5.4-1 A haut) indiquent qu'il est principalement influencé par l'insolation (58,7 %), particulièrement au-delà de 1200 kWh/m² : plus l'insolation augmente plus la texture est fine. Les mêmes tendances sont observées sur chacun des sites pris séparément. Cependant la variabilité de l'indice de granulosité expliquée par cette variable oscille entre 34,7 % et 53,2 % selon les sites (Figure 5.4-2 à 3-5 A).

Les précipitations constituent la 2^{ème} variable qui influence le plus la texture sur l'ensemble des sites (23,2 %, Figure 5.4-1 A haut) et sur les sites de La Guen, Aoupinié, Forêt Plate, Jiève, Tiwaé et Atéu (entre 21, 4 et 29, 9 %, Figures 3-2 à 3-5 A). Sur l'ensemble des sites, l'amplitude des variations de PC1 est faible (entre 0,1 et -0,01), et la tendance varie énormément le long du gradient de précipitations entre les valeurs de PC1 négatives et positives, ce qui ne permet pas de relier ce gradient de texture aux précipitations. En revanche, à l'échelle des sites, malgré les importantes fluctuations de l'indice de granulosité en fonction des précipitations, la texture de la canopée a tendance à être plus grossière lorsque les précipitations augmentent. Cette tendance est particulièrement observable sur les sites d'Atéu, Aoupinié, Forêt Plate et Jiève (influence de 29,9 %, 26,7 %, 23,8 %, 21,5% respectivement).

L'altitude influence le gradient de texture sur l'ensemble des sites (11,9 %) et sur tous les sites individuellement (entre 13,7 et 25,3 %), excepté sur le site de Forêt Plate. A partir d'environ 600 m la texture est de plus en plus fine jusqu'au maximum d'altitude observé. Entre 0 et 600 m les tendances varient. Elles varient peu pour les sites qui présentent des gammes de variation de l'altitude moyennes à faibles (Site de l'Aoupinié, Figure 5.4-3 bas). Sur les sites qui présentent de larges gammes d'altitude, la texture évolue des grains fins vers des grains grossiers entre 0 et 600 m d'altitude (site d'Atéu, Figure 5.4-5 bas). Sur le site de Forêt Plate, cette tendance n'est pas observée car la gamme de variation des altitudes y est très faible (entre 136 m et 777 m, Figure 5.1). En outre, les figures (Figure

5.4-B) permettent de mettre en évidence les effets d'interaction entre des paires de variables. Ainsi l'interaction de niveaux élevés d'altitude et de précipitations a tendance à engendrer des textures plus grossières (Figure 5.4-1 à 3-5 B), et inversement l'interaction de faibles niveaux d'altitude et de précipitations a tendance à engendrer des textures plus fines.

Enfin, sur l'ensemble des sites comme sur les sites pris individuellement, l'inclinaison de la pente et le CTI influencent moins le gradient de texture (entre 3,6 et 11 % et entre 2,6 et 10,4 % respectivement) que l'insolation, l'altitude ou les précipitations. Cependant, sur la moitié des sites (Forêt Plate, Bouirou, La Guen, et Atéu pour la pente et Tiwaé, Jiève, La Guen et Atéu pour le CTI) nous avons observé des textures plus fines sur les inclinaisons de pente élevées et sur les terrains de forme convexe (type crête) et au contraire des textures plus grossières sur les inclinaisons de pentes faibles et sur les terrains de forme concave (type talweg). En outre, des interactions entre l'inclinaison de la pente et l'insolation ont été observées sur certains sites (Atéu, Tiwaé, Aoupinié et Jiève, Figure 5.4-2 et 5.4-4 B), caractérisés par de larges gammes d'altitudes, de pentes et d'insolation (Figure 5.1). L'interaction entre ces deux variables, pour un même niveau d'insolation, engendre des textures plus grossières lorsque les pentes sont inférieures à environ 40° puis des textures plus fines au-delà.

5.3.2.2 Influence de l'environnement et de la topographie sur l'hétérogénéité de la canopée

L'hétérogénéité de la texture (indice PC2) est principalement influencée par l'altitude et les précipitations. Ces variables expliquent respectivement en moyenne 28,5 % et 25,3% de la variabilité de PC2 sur les huit sites et 43,9 % et 21,7 % sur l'ensemble des sites. En dessous de 600 m d'altitude, selon les sites, l'hétérogénéité de la texture diminue, reste stable ou augmente légèrement entre 0 et 600 m d'altitude, alors qu'elle augmente fortement au-delà de ce seuil. L'influence des précipitations est moins claire. L'hétérogénéité de la texture augmente avec les précipitations sur seulement quatre sites : Forêt Plate, La Guen, Jiève et Atéu. De plus, sur tous les sites, il semble que l'interaction entre l'altitude et les précipitations a moins d'effet sur l'hétérogénéité de la texture (PC2) que sur la texture (PC1) de la canopée elle-même (Figure 5.4-6 à 5.4-9 B bas).

L'insolation influence également l'hétérogénéité de la texture (entre 13,4 et 22,3 %) sauf sur le site de La Guen (Figure 5.4-6 A, haut). Lorsque l'insolation augmente, jusqu'à environ 1700 kWh/m²,

la texture a tendance à devenir plus homogène, au-delà de ce seuil elle tend à être plus hétérogène. Cependant la gamme de variation de PC2 le long du gradient d'insolation reste faible ($\leq 0,2$) hormis sur le site d'Atéu (Figure 5.4-6 A bas).

L'influence de l'inclinaison de la pente et du CTI a plus d'impact sur l'hétérogénéité de la texture (PC2) que sur la texture (PC1). En effet, ces variables influencent l'hétérogénéité de la texture entre 9,6 et 22,9 % pour l'inclinaison de la pente (8,4 % pour l'ensemble des sites) et entre 9,3 et 18,2 % pour le CTI (5,2 % pour l'ensemble des sites). Sur la moitié des sites (Aoupinié, Forêt Plate, La Guen et Jiève) l'hétérogénéité de la texture semble diminuer entre 0 et environ 30° d'inclinaison de pente puis augmenter au-delà de 30°. Sur les trois autres sites, la gamme de variation de PC2 reste inférieure à 0,2 le long du gradient d'inclinaison de la pente. En outre, l'interaction entre l'insolation et la pente a une influence sur l'hétérogénéité de la texture, elle augmente pour les pentes comprises entre 0° et environ 30° (Figures 5.4-6 à 5.4-9 B bas). Enfin, l'hétérogénéité de la texture varie beaucoup le long du gradient de CTI sur des gammes de PC2 restreintes ($\leq 0,2$). Ainsi aucune tendance n'est observée entre cette variable et l'hétérogénéité de la texture.

Figures 5.4 - 1 à 16 (ci-dessous) : A) Relations entre l'indice de texture (PC1 ou PC2) et les cinq variables prédictives les plus influentes. Les indices de texture (axe Y) ont été centrés (moyenne de la distribution = 0) et réduits entre -1 et 1. Les chiffres entre parenthèses indiquent la contribution de chaque variable explicative à la variabilité de la variable expliquée. B) Représentation en 3-Dimensions des interactions entre les indices de texture PC1 et PC2 (axe Z) et les variables environnementales et topographiques (axe X et Y) ajustées avec des arbres de régression (BRT). Les variables environnementales et topographiques sont mises à l'échelle en fonction de leur gamme sur chaque site étudié. Les indices de texture (axe Y) ont été centrés (moyenne de la distribution = 0) et réduits entre -1 et 1.

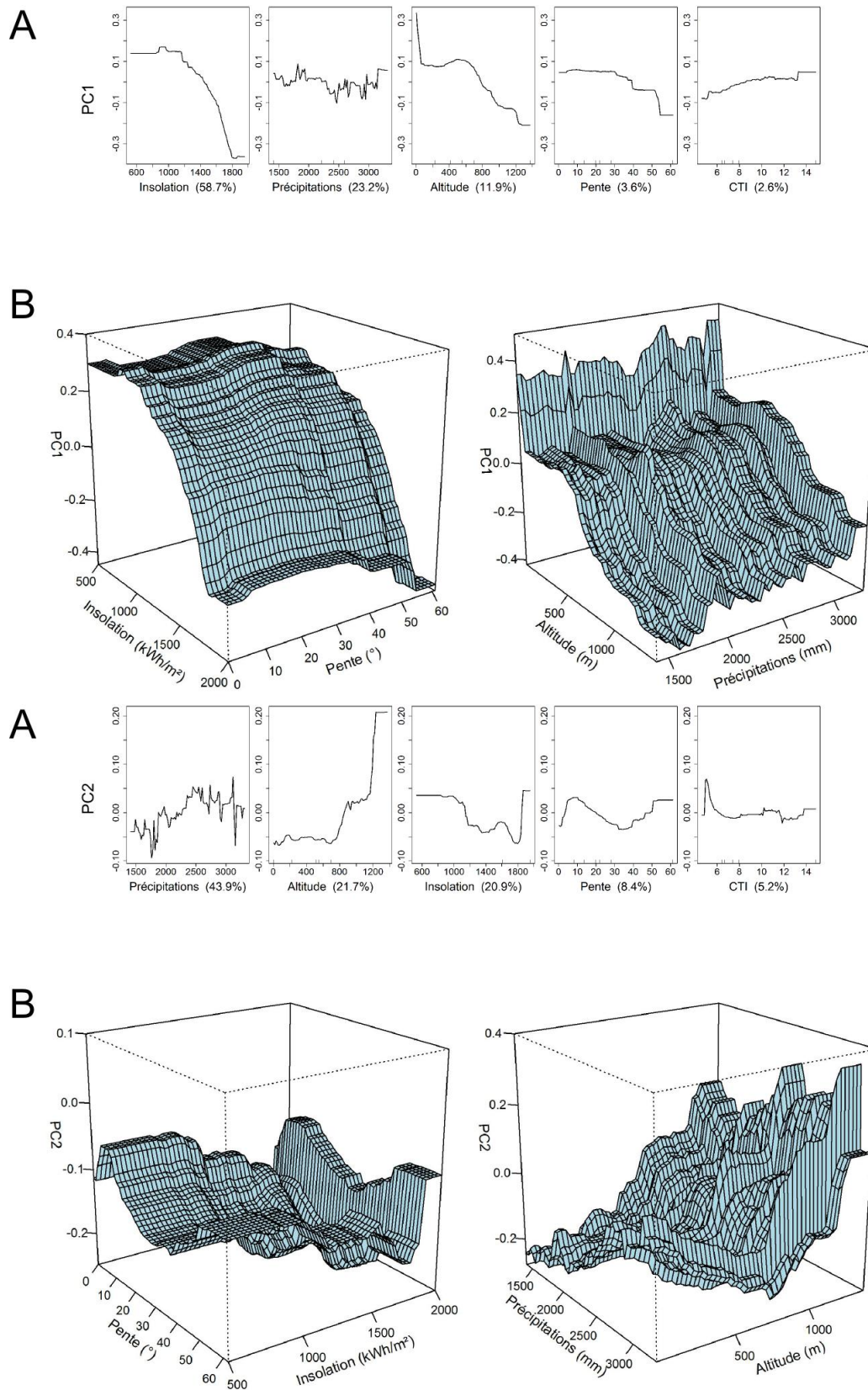


Figure 5.4 – 1 : Tous les sites, influence des variables environnementales et topographiques sur les indices de texture PC1 (en haut) et PC2 (en bas).

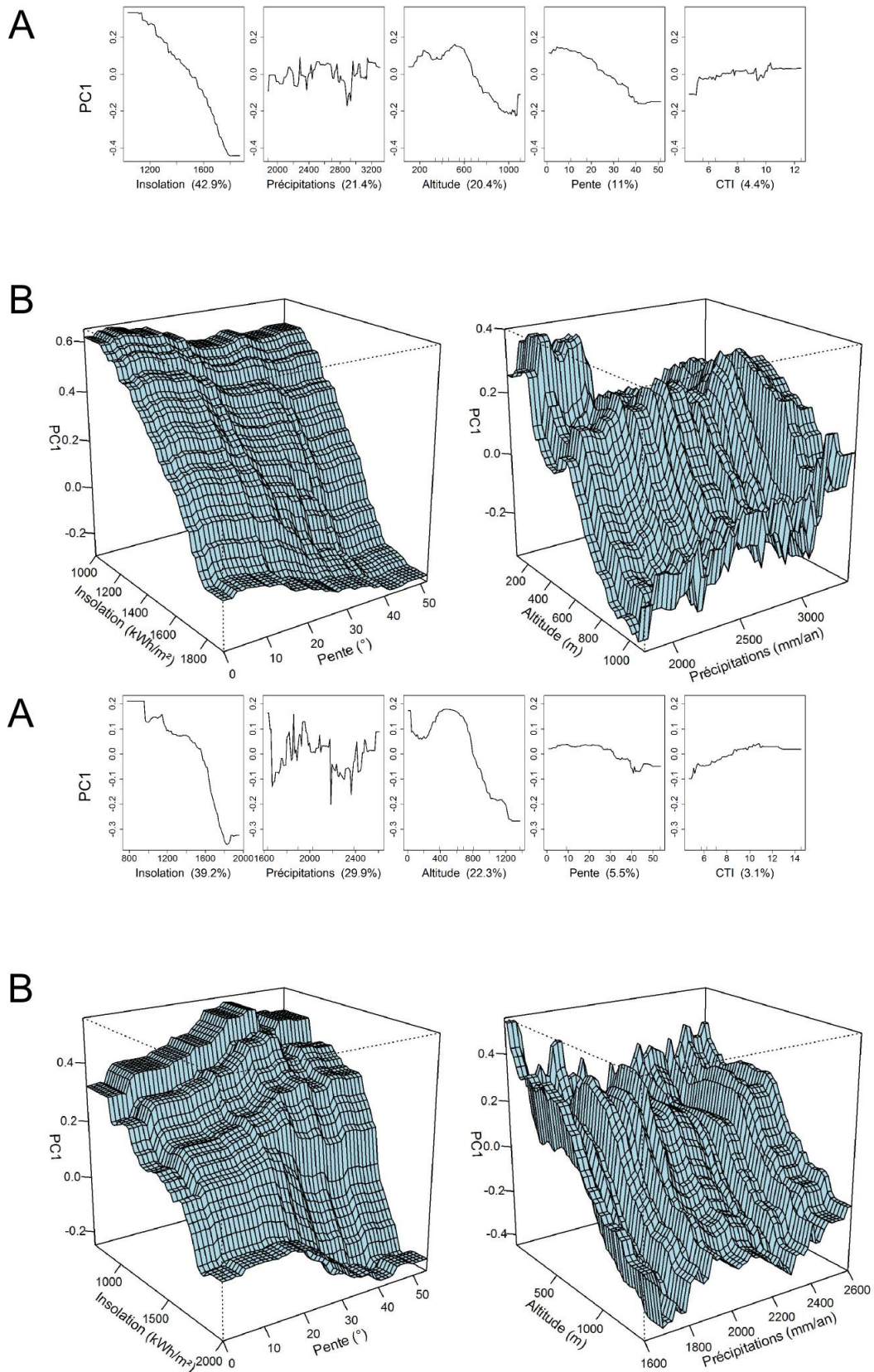


Figure 5.4 – 2 : Site de La Guen (en haut) et d'Atéu (en bas), influence des variables environnementales et topographiques sur l'indice de granulosité PC1.

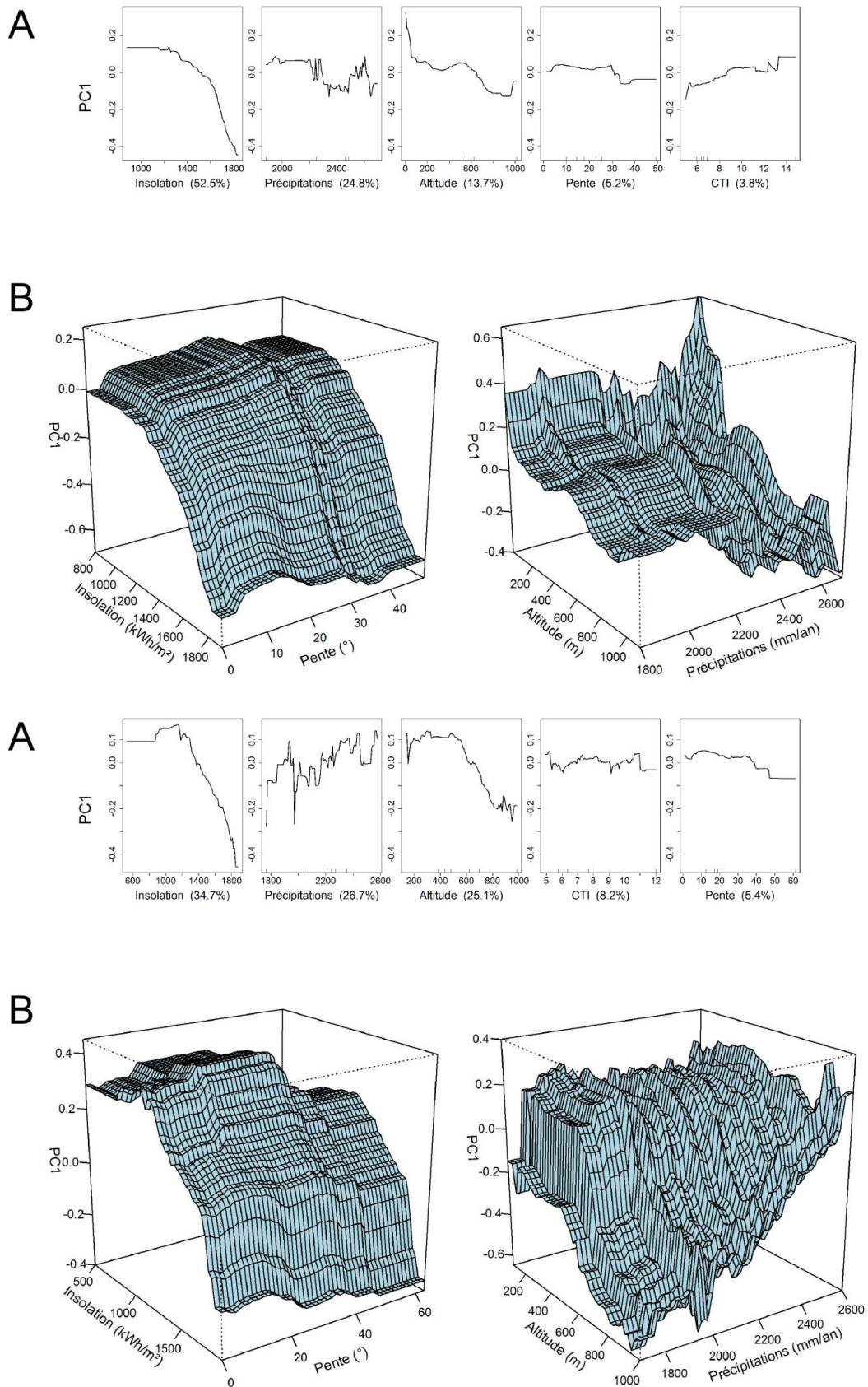


Figure 5.4 – 3 : Site de Tiwaé (en haut) et de l'Aoupinié (en bas), influence des variables environnementales et topographiques sur l'indice de granulosité PC1.

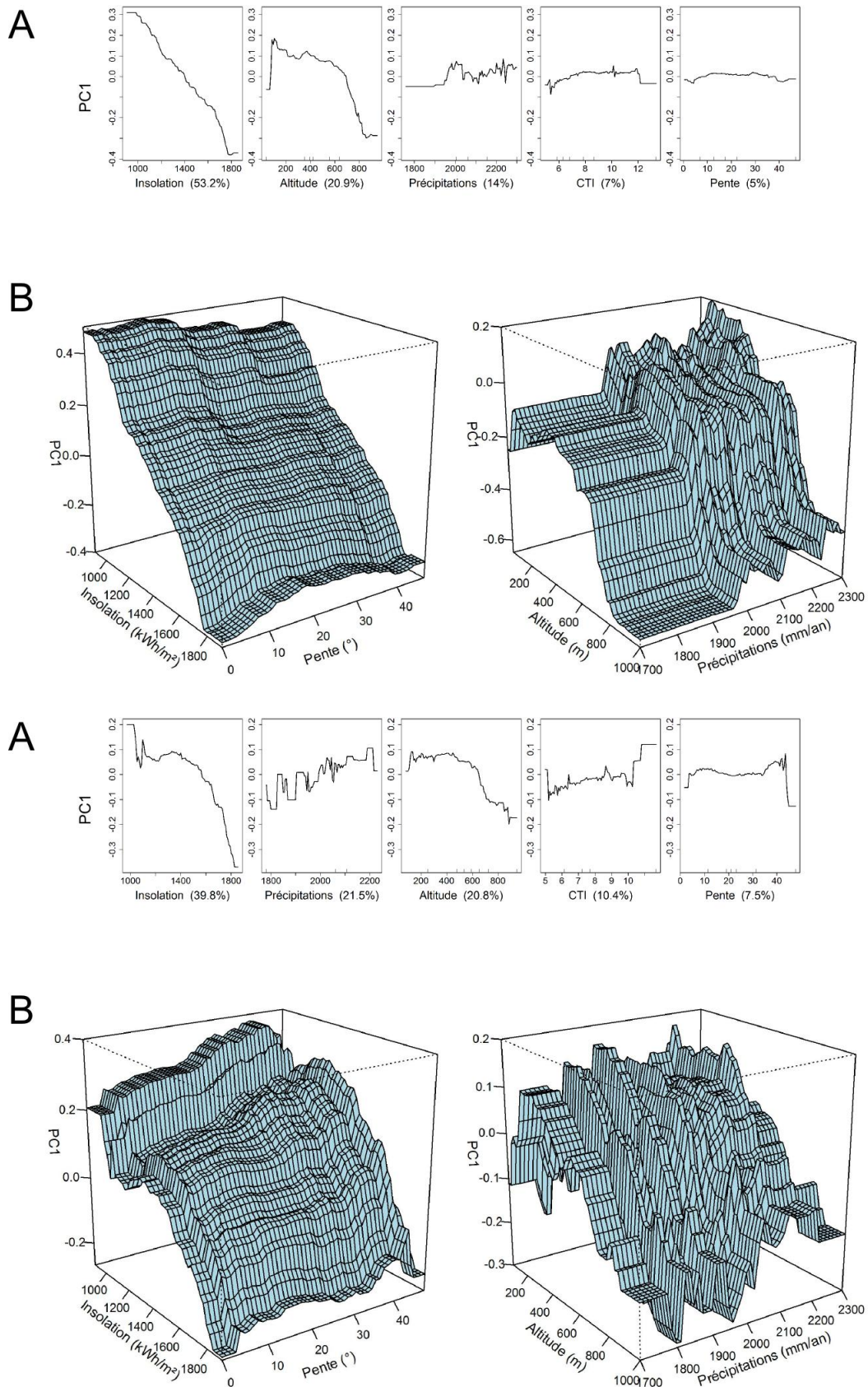


Figure 5.4 – 4 : Site d'Arago (en haut) et du Jivè (en bas), influence des variables environnementales et topographiques sur l'indice de granulosité PC1.

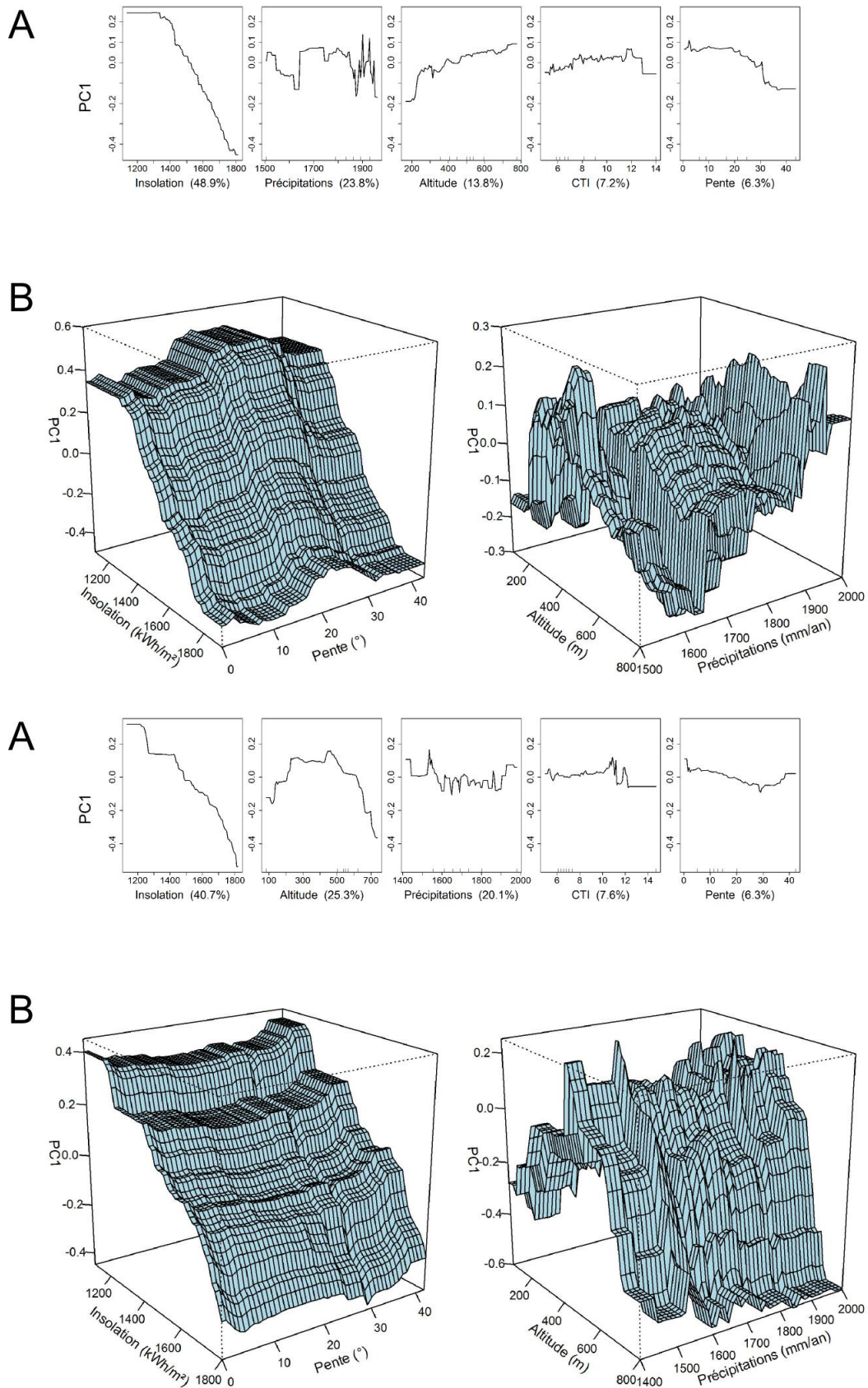


Figure 5.4 – 5 : Site de Forêt Plate (en haut) et Bouirou (en bas), influence des variables environnementales et topographiques sur l'indice de granulosité PC1.

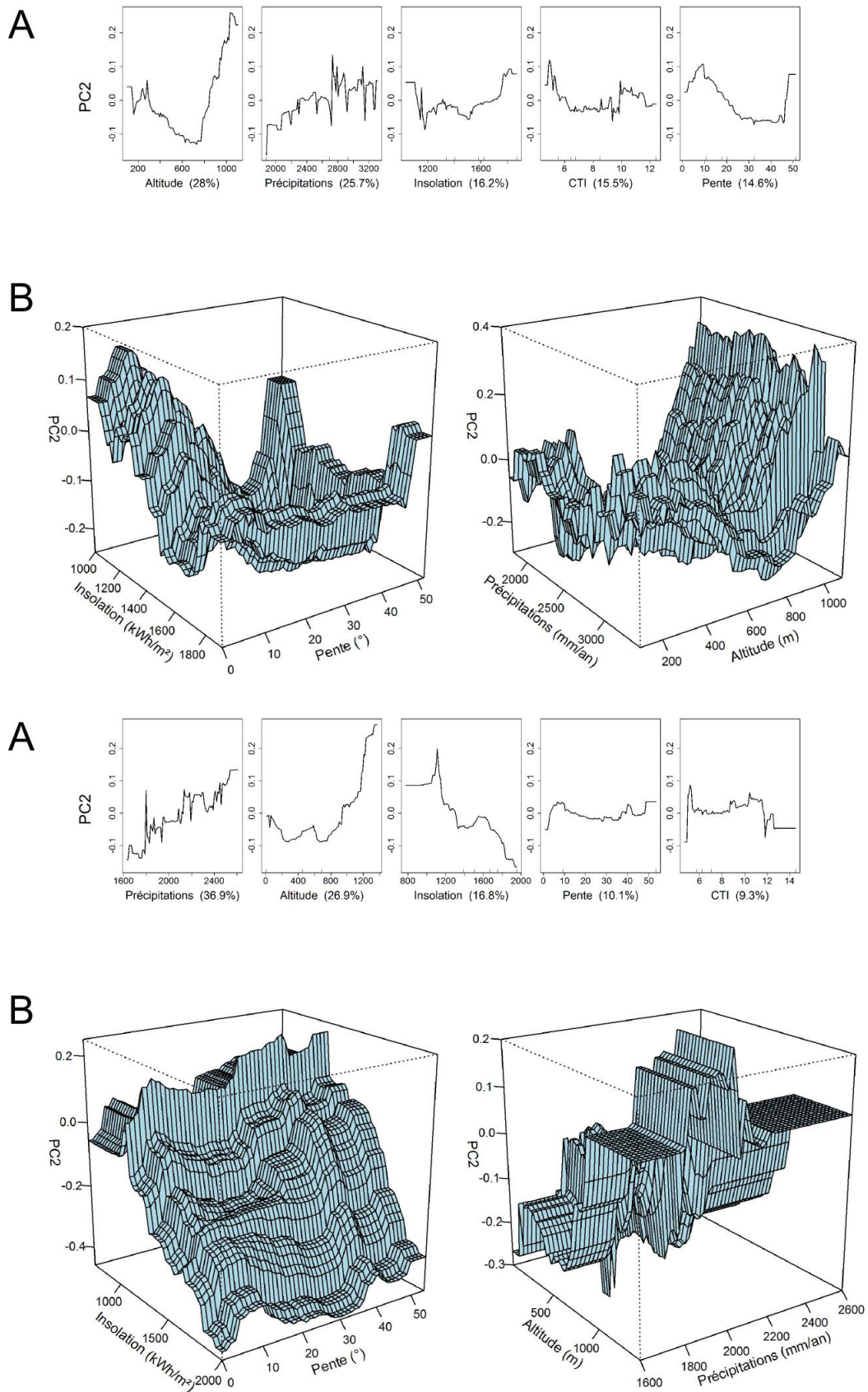


Figure 5.4 – 6 : Site de La Guen(en haut) et d’Atéu (en bas), influence des variables environnementales et topographiques sur l’indice d’hétérogénéité PC2.

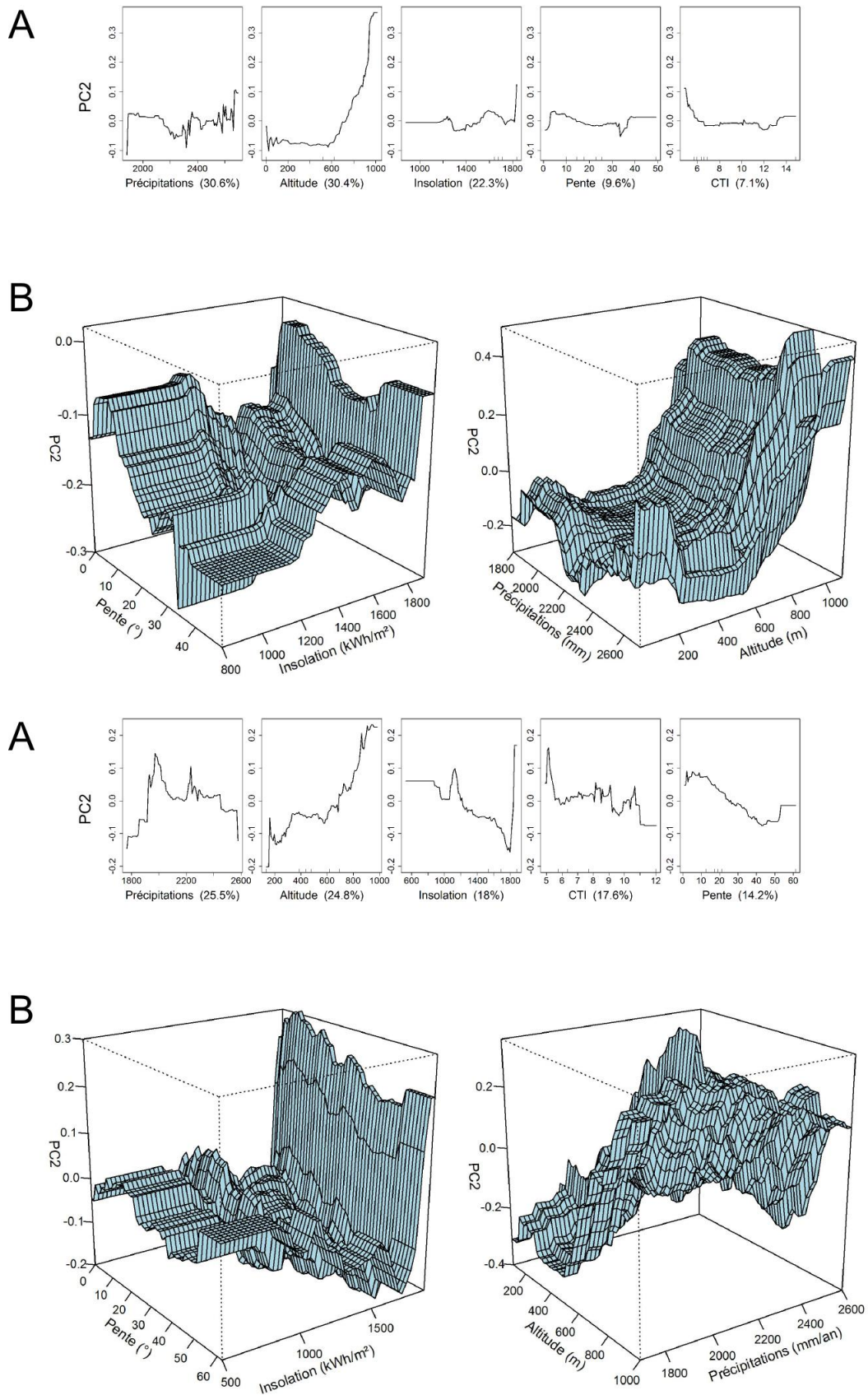


Figure 5.4 – 7 : Site de Tiwaé (en haut) et de l'Aoupinié (en bas), influence des variables environnementales et topographiques sur l'indice d'hétérogénéité PC2.

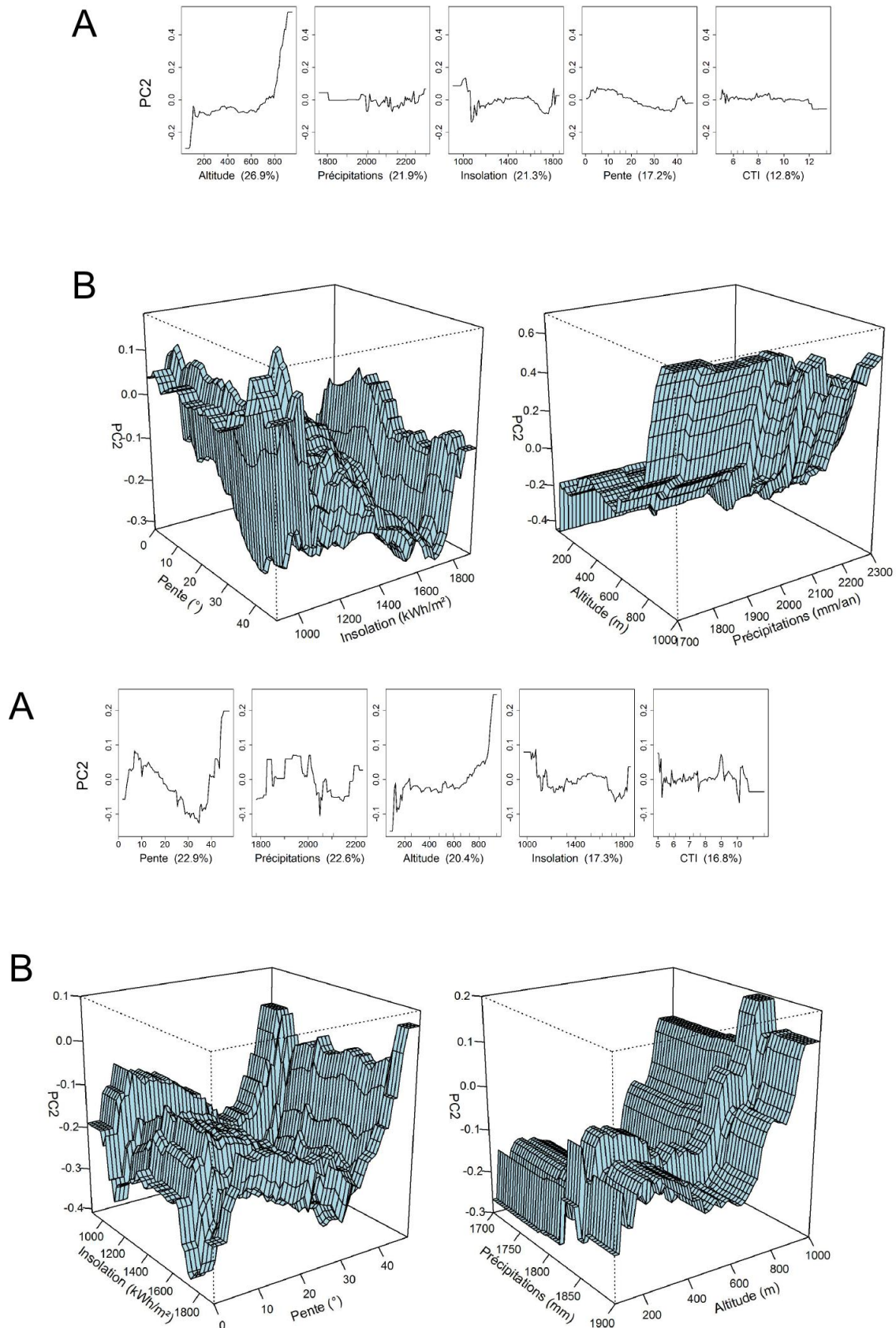


Figure 5.4 – 8 : Site d'Arago (en haut) et de Jiève (en bas), influence des variables environnementales et topographiques sur l'indice d'hétérogénéité PC2.

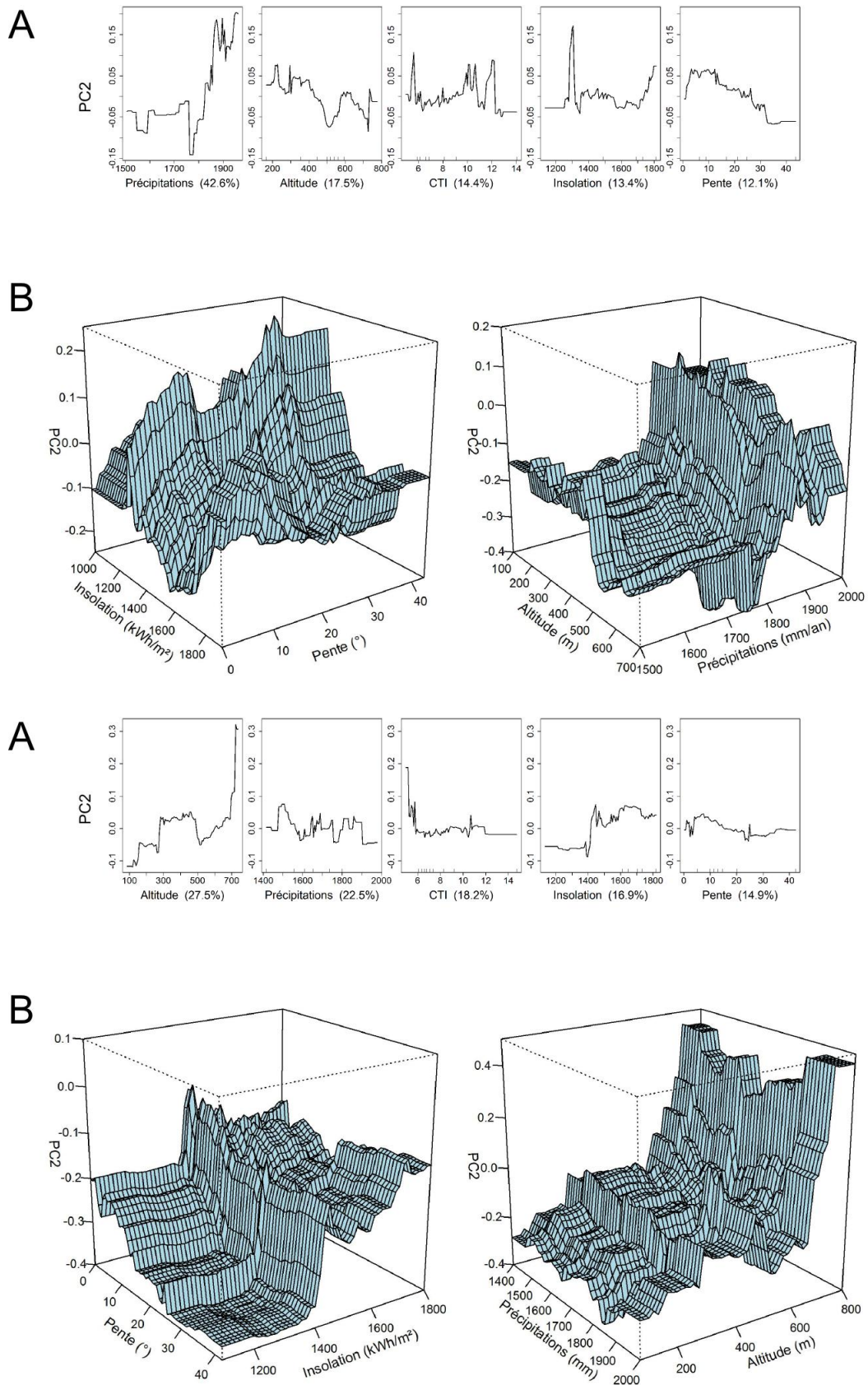


Figure 5.4 – 9 : Site de Forêt Plate (en haut) et de Bouirou (en bas), influence des variables environnementales et topographiques sur l'indice d'hétérogénéité PC2.

5.3.3 Effet local de la topographie sur la texture de la canopée

Dans les parties précédentes nous avons travaillé à l'échelle du paysage et du massif orographique, ce qui pourrait expliquer l'absence de relation entre la texture de la canopée et le CTI ou la pente. Dans cette partie, nous testons l'effet de la pente et du CTI sur les indices de texture à une échelle spatiale plus restreinte, le versant.

L'insolation contribue majoritairement à la granularité de la texture de la canopée (PC1) (43,7 %), et l'altitude contribue majoritairement à l'hétérogénéité (PC2) de la texture de la canopée (26,6 %), comme dans les analyses précédentes (Figure 5.5 A). L'influence des précipitations ne peut pas être évaluée car la gamme des valeurs est trop faible (Figure 5.1). L'influence du CTI et de l'inclinaison de la pente est plus importante comparée aux analyses réalisées à plus large échelle. Il convient de noter que les tendances décrites précédemment sont néanmoins respectées ici :

- 1) Des textures plus fines sur les inclinaisons de pente élevées et sur les terrains de forme convexe (type crête).
- 2) Des textures plus grossières sur les inclinaisons de pente faibles et sur les terrains de forme concave (type talweg).
- 3) Une hétérogénéité de la texture qui diminue avec la pente entre 0 et environ 30°.
- 4) L'influence du CTI sur l'hétérogénéité de la texture n'est pas linéaire, des textures hétérogènes sont associées à des terrains de forme concave comme très convexe ($CTI > 9$) et des textures plus homogènes sont associées à des terrains de forme plate et convexe (Figure 5.5). Notons qu'il existe très peu de secteurs plats dans l'emprise de notre étude.
- 5) L'effet de l'interaction CTI-pente n'est pas discuté ici car le CTI est grandement calculé à partir de l'inclinaison des pentes.

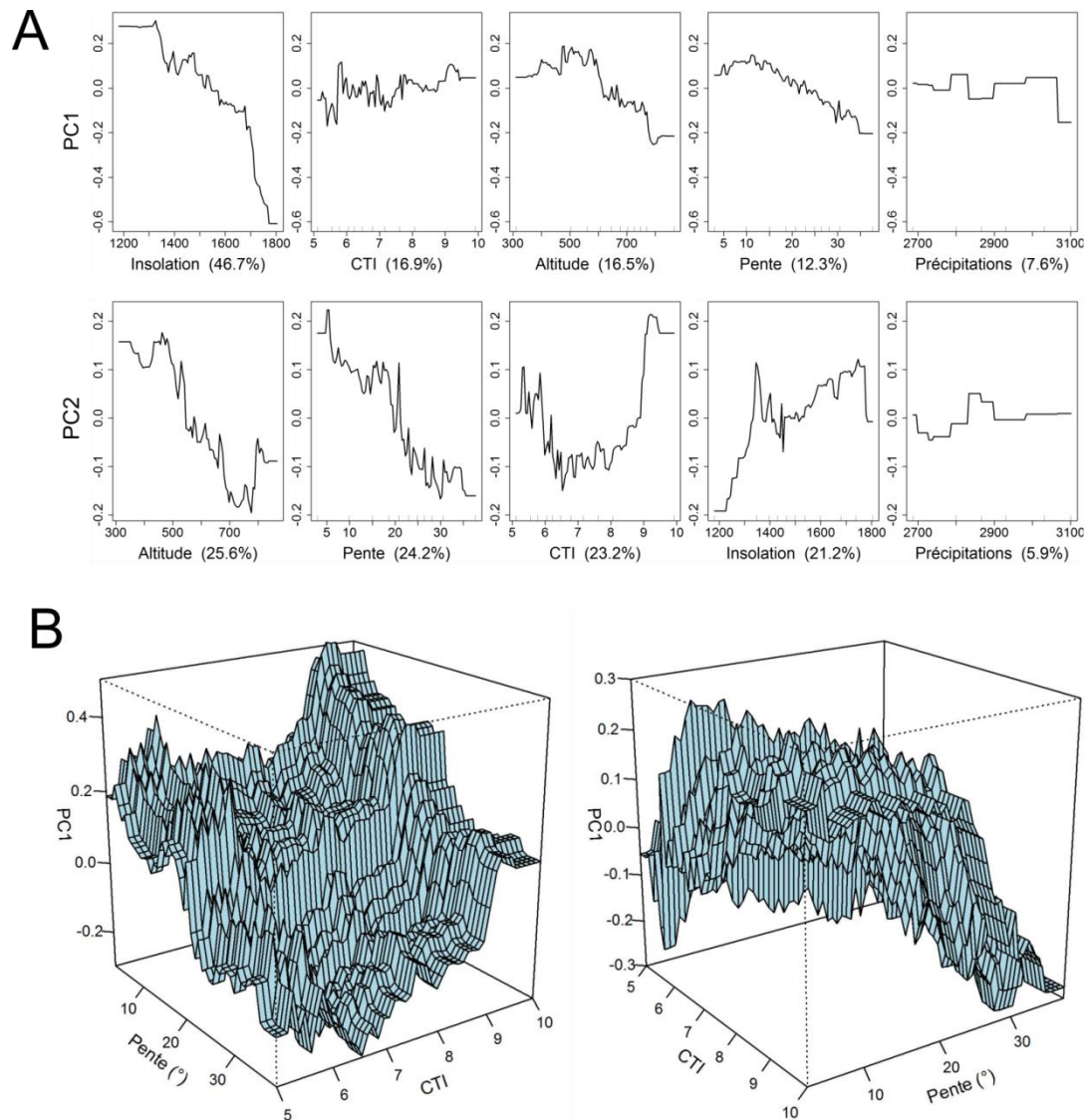


Figure 5.5 : A) Relations entre l'indice de texture (PC1 ou PC2) et les cinq variables prédictives les plus influentes, pour la zone présentée dans la figure 5.3. Les indices de texture (axe Y) ont été centrés (moyenne de la distribution = 0) et réduits entre -1 et 1. Les chiffres entre parenthèse indiquent la contribution de chaque variable explicative dans la variabilité de la variable expliquée. B) Représentation en 3-Dimensions des interactions entre les indices de texture PC1 et PC2 (axe Z) et le CTI et l'inclinaison de la pente (axe X et Y), ajustées avec des arbres de régression boostés (BRT). Les variables environnementales et topographiques sont mises à l'échelle en fonction de leur gamme sur chaque site étudié. Les indices de texture (axe Y) ont été centrés (moyenne de la distribution = 0) et réduits entre -1 et 1.

5.4 Discussion

En milieu montagneux, la structure des forêts varie avec la topographie dans les forêts tropicales et tempérées (Kitagawa et al. 2014 ; Lippok et al. 2014). Cependant, les mécanismes induisant ces changements ne sont pas encore bien compris, car le gradient topographique a des effets environnementaux complexes et interagit avec les gradients climatiques, pédologiques, hydrologiques et atmosphériques.

5.4.1 Les effets de l'ombrage sur la texture

L'insolation, variable environnementale en partie calculée à partir de variables topographiques (inclinaison et orientation de la pente), est la variable qui explique le plus le pourcentage de variabilité de la texture. Les imagerie caractérisées par une insolation élevée correspondent à une texture fine, ce patron étant plus prononcé à partir d'environ 1200 kWh/m². D'une part, cette tendance confirme l'hypothèse selon laquelle le couvert forestier apparaît plus lumineux sur le versant d'une montagne exposé au soleil. D'autre part, elle met en évidence l'influence de l'insolation, en tant que variable climatique, sur la structure des forêts.

La couronne des arbres projette une ombre plus petite sur le versant éclairé que sur le versant ombragé d'une montagne (Gu et Gillespie 1998 ; Kane et al. 2008). L'orientation des pentes joue ainsi sur l'illumination de la canopée et donc sur sa texture, puisque la texture de la canopée se définit en partie en fonction de la projection des ombres des couronnes des arbres. En effet, on peut imaginer qu'un arbre situé sur une pente non exposée directement au soleil aura une ombre plus grande que si la pente est directement touchée par le rayonnement solaire.

Cependant, les variations de la texture de la canopée en fonction de l'insolation ne sont pas uniquement expliquées par un effet dû à l'ombrage. En effet, lorsque l'influence des variables environnementales et topographiques a été testée à une échelle plus restreinte, c'est à dire sur un même versant de montagne, donc orienté dans la même direction, l'insolation influençait toujours majoritairement les variations de l'indice de granulosité PC1 et les variables topographiques (CTI,

altitude et inclinaison de la pente) expliquaient encore 45,7 % de la variabilité de cet indice de granulométrie.

En effet, au-delà de son influence sur la texture liée à l'ombrage des couronnes, l'insolation, en tant que variable climatique, influence également la structure de la forêt. Les pentes orientées face à l'équateur reçoivent une plus grande quantité de rayonnements solaires que celles orientées dans la direction opposée (Dubayah 1994 ; Aguilar et al. 2010). La quantité de rayonnement solaire incident influence la croissance des arbres via un impact sur les propriétés du sol et le microclimat (à l'échelle d'un versant). L'augmentation de l'insolation diminue la température et l'humidité de l'air et du sol, la respiration du sol et l'évapotranspiration (Aguilar et al. 2010 ; Gao et al. 2011). Cette augmentation diminue également le taux de décomposition de la litière dans les zones à topographie hétérogène (Seibert et al. 2007 ; Alvarez-Clare et Mack 2011, Nettesheim et al. 2015), notamment en influençant le métabolisme des micro-organismes qui contrôlent le cycle des nutriments en imposant différents taux de décomposition et de minéralisation de la litière (Austin et Vivanco 2006). Dans le cas de la présente étude, l'observation d'une texture plus fine nous suggère des arbres de plus petite stature en présence d'un fort niveau d'insolation.

5.4.2 Influence de la topographie sur la texture à l'échelle du massif

La texture de la canopée est plus fine sur les fortes pentes. L'inclinaison de la pente joue un rôle prépondérant sur les propriétés du sol (humidité, profondeur, transpiration,...) (Tromp-van Meerveld et McDonnell 2006). Les sols sur la partie haute d'une pente sont moins profonds que les sols en milieu de pente, eux-mêmes moins profonds que les sols dans la partie basse de la pente (Heimsath et al. 1999 ; Tromp-van Meerveld et McDonnell 2006). De plus, l'humidité du sol diminue avec la distance à la crête (Crave et Gascuel-Odoux 1997 ; Western et al. 1999 ; Ridolfi et al. 2003) et est plus faible dans les sols peu profonds (Tromp-van Meerveld et McDonnell 2006). Les gradients topographiques contrôlent la vitesse à laquelle l'eau du sol se déplace dans la pente, ce qui détermine si les eaux pluviales sont évacuées dans le réseau hydrique ou retenues dans le sol (Price 2011). La diminution de la pente réduit le taux de transmission de l'eau souterraine, en supposant que la topographie de surface se rapproche du gradient hydraulique des eaux souterraines peu profondes

(Buttle et al. 2001). En outre, des variations dans la granulométrie du sol se produisent généralement avec la diminution de l'inclinaison de la pente et la diminution en conséquence de la vitesse de déplacement de l'eau (Schaetzl et Anderson 2005). Ainsi, la combinaison d'une granulométrie plus fine, de sols plus épais, et d'inclinaisons de pente faibles favorise la rétention d'eau et des nutriments dans le sol. A l'inverse, les pentes plus raides sont potentiellement caractérisées par des sols moins structurés et plus minces avec une granulométrie plus grossière, qui au final retiennent moins l'eau et les nutriments. Or la disponibilité en eau et en nutriments dans le sol est un facteur primordial pour expliquer la productivité des forêts (Laurance et al. 1999 ; Rodriguez-Iturbe 2000 ; Baker et al. 2003 ; de Castilho et al. 2006). Ces patrons expliqueraient nos résultats, qui ont mis en évidence des textures plus fines sur les fortes pentes, associées à des peuplements caractérisés par une forte proportion de petites tiges, et une aire basale et une biomasse aérienne faibles (cf. Chapitre 4). Cette relation a déjà été montrée, à travers la diminution de la taille maximale des arbres, de la biomasse aérienne et de la productivité primaire aérienne, et à travers l'augmentation de la densité des tiges depuis les faibles pentes jusqu'aux crêtes (Tanner 1980a, 1980b ; Takyu et al. 2002).

5.4.3 Influence des variables environnementales sur la texture à l'échelle du massif

Le gradient altitudinal influence la texture de la canopée au-delà d'une altitude d'environ 600m, en effet plus l'altitude augmente plus la texture est fine. L'altitude intègre de nombreuses variables environnementales et topographiques (Benner et al. 2010 ; Bruijnzeel et al. 2010). Dans le contexte de notre étude, elle a été utilisée comme " proxy " de la température et de la puissance des vents. Ainsi la diminution des températures le long du gradient altitudinal, connue pour diminuer la fertilité des sols (Leuschner et al. 2007 ; Salinas et al. 2011), aurait un impact négatif sur la croissance et la productivité des peuplements (Laurance et al. 1999 ; Rodriguez-Iturbe 2000 ; Baker et al. 2003 ; de Castilho et al. 2006) ainsi que sur les densités de tiges. Nous avons suggéré l'influence de la température sur la structure des peuplements lors de l'analyse du réseau de parcelles d'1 ha à partir des paramètres structuraux de la parcelle de l'Aoupinié à 890 m d'altitude (faible hauteur de canopée et densité de tiges très élevée). Il est intéressant de souligner que cette influence s'observe ici à l'échelle du paysage, sur une gamme d'altitude beaucoup plus vaste.

De plus, malgré les réserves émises par Körner (2007) sur le fait qu'il n'existe pas de tendance générale entre les variations de la vitesse du vent et l'altitude, nous considérons dans notre étude que la vitesse du vent augmente potentiellement le long du gradient altitudinal, ce patron ayant déjà été démontré auparavant (e.g. Lawton 1982 ; Friend et Woodward 1990 ; Arya 1998). Or nos résultats ont montré que des textures plus fines (petites couronnes) étaient observées en altitude. Comme nous l'avons expliqué dans le chapitre 3, la puissance des vents a une influence sur les caractéristiques physiologiques et morphologiques des arbres. Les perturbations biomécaniques induites par l'action des vents induisent une réduction de la hauteur des arbres (Telewski 1995 ; Meng et al. 2006), la formation de bois de flexion (Telewski 1995), la réduction de la conductivité hydraulique des tiges (Liu et al. 2003) ou encore la modification de la morphologie des feuilles (Niklas 1996). En outre, les vents rapides qui circulent au-dessus de la canopée ont également un impact important sur les relations allométriques diamètre-hauteur (DBH-H), avec une diminution de la croissance en hauteur des plus grands arbres (Thomas 1996 et 2015 ; Poorter et al. 2006). Ainsi l'augmentation de la vitesse du vent le long du gradient altitudinal pourrait en partie expliquer la diminution de la texture de la canopée associée à des peuplements forestiers denses caractérisés par des petites tiges.

Enfin, l'altitude influence l'hétérogénéité de la texture (indice PC2). Il semblerait que cet effet soit en fait le reflet de la diminution des distances qui séparent les talwegs lorsque l'on se rapproche du sommet des montagnes, ce qui se traduit par une plus grande fréquence des variations topographiques dues aux talwegs. En effet, comme il a été observé dans le chapitre 4, les variations topographiques abruptes, dues aux reliefs et aux cours d'eau, induisent des changements soudains dans la texture de la canopée au sein d'une imagerie.

5.4.4 Influence de la topographie à l'échelle d'un versant

A l'échelle du versant, nos résultats montrent que des textures plus fines sont observées sur des terrains de forme convexe (type crête), caractérisés par un CTI faible tandis que les textures plus grossières sont davantage localisées sur les terrains de forme concave (type talweg) caractérisés par un CTI élevé. Dans la littérature, le CTI a été corrélé avec des caractéristiques du sol, tel que l'épaisseur de l'horizon A, la teneur en matière organique, l'humidité et la granulométrie du sol (e.g. Western et al.

1999 ; Heimsath et al. 1999 ; Minor et Ermilov 2015). Ainsi l'épaisseur du sol, la teneur en eau et en matière organique augmentent avec la diminution de la convexité du sol, ce qui induit les mêmes variabilités structurales que celles observées le long des pentes : l'augmentation de la taille maximale des arbres, de la biomasse aérienne et de la productivité primaire aérienne (Tanner 1980a, 1980b ; Takyu et al. 2002). Le CTI permet de plus de différencier la végétation des crêtes, qui présente une texture très fine, et celle des talwegs caractérisée par une texture très grossière. Les crêtes souffrent en effet de nombreuses conditions microclimatiques sévères telles que des vents forts limitant la croissance des arbres (Lawton 1982 ; Bellingham 1991 ; Liu et al. 2003), et l'exposition élevée aux rayonnements solaires, pouvant induire une sécheresse de la litière diminuant son taux de décomposition (Fogel et Cromack 1977, Nettesheim 2015), et donc réduisant sa composition en nutriments. Dans le Chapitre 4, l'analyse de la texture de la canopée à partir des imagerie de l'ensemble de la végétation a identifié très clairement la végétation des crêtes (Figure 4.6, Chapitre 4). A l'inverse, dans les talwegs, les conditions d'humidité du sol et de l'air sont optimales puisque qu'il s'agit d'une ligne de collecte des eaux, et que leur forme convexe associée à la présence d'une végétation forestière favorise des conditions hygrométriques élevées. Leur position enclavée confère également aux talwegs l'avantage de disposer de sols plus profonds et d'être mieux protégés des vents. Les conditions environnementales et topographiques qui caractérisent les talwegs semblent donc favoriser la croissance des arbres, induisant ainsi une texture plus grossière, en comparaison aux pentes ou aux crêtes. L'association entre les arbres ayant les plus grandes couronnes (texture grossière) et les talwegs, par opposition aux pentes ou aux crêtes, a été rapportée dans les forêts tropicales humides dominées par les *Dipterocarpaceae* au Sri Lanka, à partir de données mesurées sur le terrain (Ediriweera et al. 2008), ou dans les forêts subtropicales humides au nord-est du New South Wales en Australie, à partir de données obtenues par télédétection (Ediriweera et al. 2016). Enfin, les talwegs, de par leur configuration enclavée et leur condition d'humidité, représentent également des zones naturellement protégées des activités anthropiques destructrices de la forêt, telles que les incendies en Nouvelle-Calédonie. La savane, écosystème entretenu par les feux, ne se développe pas dans les talwegs (Figure 5.6).



Figure 5.6 : Paysages de forêt dense humide fragmentés par la savane à Niaoulis, sur le massif d'Arago (le 10/06/2016).

5.5 Conclusion

A l'échelle du paysage, l'indice de texture est principalement influencé par l'insolation (58,7 %) et la pluviométrie (23,2%). Plus l'insolation augmente plus la texture est fine et particulièrement au-delà de 1 200 kWh/m² tandis que la pluviométrie agit principalement sur l'hétérogénéité texturale. Les textures homogènes sont majoritairement associées aux faibles précipitations tandis que les textures sont hétérogènes et fines lorsque les précipitations sont élevées. L'influence de l'inclinaison de la pente et du CTI a plus d'impact sur l'hétérogénéité (PC2) que sur la texture (PC1). L'hétérogénéité de la texture diminue entre 0 et environ 30° d'inclinaison de pente puis augmente lorsque les pentes dépassent le seuil de 30°. Enfin, les textures tendent à devenir plus fines lorsque l'altitude et l'inclinaison de la pente augmentent. A l'échelle d'un seul versant, l'insolation reste le facteur le plus explicatif de la texture tandis que l'altitude contribue majoritairement à l'hétérogénéité de la canopée. La topographie locale influence de manière importante la texture de la canopée. Alors que les textures sont fines sur les fortes pentes et les crêtes, elles sont majoritairement grossières sur les faibles pentes et dans les talwegs.

Les résultats de ce chapitre aident à quantifier les sources de variations à large échelle de la structure des forêts denses humides néo-calédoniennes. Cependant, la spatialisation de cette variabilité structurale à partir de ces facteurs biotiques et abiotiques reste complexe et se trouve confrontée aux multiples interactions entre les variables environnementales. Ceci peut expliquer les relations non-univoques que nous observons entre les classes de texture et les variables environnementales.

CHAPITRE 6

CONCLUSION GÉNÉRALE

6.1 La structure des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie

Les forêts denses humides néo-calédoniennes présentent une structure relativement singulière comparées aux autres forêts tropicales, qu'elles soient insulaires ou continentales.

Le dispositif des 23 parcelles d'1 ha, mis en place dans le cadre de cette étude, a permis de définir les caractéristiques structurales des forêts denses humides néo-calédoniennes. Le nombre d'arbres dont le DBH ≥ 10 cm marque une densité exceptionnelle (≈ 1200 tiges/ha) tandis que l'aire basale (≈ 44 m²/ha) et la biomasse aérienne (≈ 300 t/ha) se situent dans une gamme plus standard. Cet écart découle d'une forte dysharmonie dans la structure des peuplements qui présente une hyper-abondance de petites tiges (73 % des tiges ont un DBH ≤ 20 cm) en en opposition à une relative rareté des gros arbres (6 % des tiges ont un DBH ≥ 40 cm). Cette structure se complète par une hauteur de canopée plutôt basse (≈ 14 m) conférant aux forêts tropicales humides de Nouvelle-Calédonie une structure dense et comprimée. Ces forêts stockent dans leur biomasse aérienne les mêmes quantités de carbone que les autres forêts tropicales du monde mais ce stockage s'appuie davantage sur l'augmentation du nombre de petits individus que sur celle de leurs dimensions.

Cependant, la structure des forêts néo-calédoniennes est extrêmement variable sur des distances très faibles ce qui génère une mosaïque d'états structurels dont une partie seulement s'explique par les paramètres de l'environnement. Lorsque les précipitations annuelles augmentent, la densité de petites tiges croit tandis que la hauteur de la canopée, le DBH_{moyen} et la biomasse aérienne décroissent. Cependant, une augmentation de la densité de tiges est également observée au sein des parcelles de Forêt Plate, sans que cette variation soit liée aux précipitations ou à l'altitude. En effet, la variation de la densité de tiges sur ce site est liée à des stades dynamiques différents: les parcelles denses associées à des peuplements jeunes et en opposition, les parcelles peu denses associées à des peuplements matures. Il n'existe donc pas un seul modèle standard qui permette de décrire la variabilité structurale des forêts néo-calédoniennes, mais un faisceau de paramètres structuraux et dynamiques qui interagissent entre eux en fonction des facteurs biotiques et abiotiques. C'est ainsi que le nombre de gros arbres est fortement corrélé à l'aire basale, au coefficient de variation du DBH, à la hauteur moyenne de la canopée, à la stratification verticale et à la biomasse aérienne. La présence de

gros arbres au sein des parcelles est donc un élément déterminant dans l'organisation structurale des peuplements de forêts denses humides néo-calédoniens. A l'inverse, le nombre de petites tiges (DBH ≤ 20 cm) est fortement corrélé à la densité totale de tiges et au nombre d'individus morts, ce qui suggère que leur abondance est bien liée à l'activité du cycle de la dynamique forestière.

6.2 L'analyse de la texture de la canopée

La canopée représente une surface topographique dont la hauteur évolue en fonction de celle des arbres et des trouées. Cette structure reflète en partie la structure de tout le peuplement, notamment si l'on prend en compte la fréquence et la taille des grands arbres. En effet, ces grands arbres qui constituent la composante principale de la canopée se développent selon une allométrie qui relie la superficie de leur couronne (CA) à leur diamètre (DBH). En d'autres termes, plus la superficie de la couronne est importante plus le DBH de l'arbre est élevé. Cette allométrie, stable dans différentes régions de la zone intertropicale, permet d'utiliser les distributions de taille des couronnes comme un " proxy " direct de la structure des peuplements forestiers. Fondée sur la détection de la superficie des couronnes et de son pendant, les espaces inter-couronnes, l'application de la méthode FOTO sur des images satellitaires à très haute résolution spatiale (Pléiades) s'avère ainsi pertinente pour détecter et analyser la texture de la canopée au regard des paramètres de l'environnement et de la dynamique forestière.

Les 15 parcelles du site de Forêt Plate, partie du dispositif des 23 parcelles d'1 ha, ont ainsi permis de calibrer le modèle FOTO afin d'évaluer les corrélations entre la texture de la canopée et les paramètres structuraux des peuplements forestiers à l'échelle du paysage. Les trois premiers axes de l'ACP représentent plus de 63% de la variabilité totale observée. Ils s'interprètent respectivement comme un indice de granulosité (PC1=29,4%) et un indice d'hétérogénéité (PC2=26,9%) tandis que le dernier axe (PC3=6,8%) n'est pas interprétable. La calibration du modèle FOTO montre une bonne corrélation entre d'une part la texture de la canopée, définie par la fréquence et l'hétérogénéité des classes de taille des couronnes, et d'autre part, la typologie des formations végétales. Les formations non-forestières sont caractérisées par une faible hétérogénéité qui donne à leur canopée un aspect lisse facilement différenciable de celui des forêts. Elles rassemblent divers types de végétations, marquées

par des petits ligneux et des espaces inter-couronnes quasi-inexistants, tels que les jeunes savanes à Niaoulis, les maquis ou les végétations arbustives des crêtes. A l'opposé, la classe forêt est détectée par la combinaison entre de plus grandes couronnes et une forte hétérogénéité qui résulte de l'assemblage de couronnes provenant d'arbres d'âges et d'espèces différentes. Nous identifions trois classes dans la texture de la canopée des forêts denses humides nommées " fine ", " intermédiaire " et " grossière ". Au sein de cette classe forêt, la caractérisation de la canopée selon trois classes de texture reflète fidèlement la structure du peuplement. Sur les 15 parcelles du seul site de Forêt Plate, les modèles de prédiction basés sur les indices de texture PC1 et PC2 permettent de prédire avec précision le coefficient de variation du DBH, le diamètre quadratique, la densité totale, la densité des gros arbres ($DBH \geq 40\text{cm}$), l'aire basale et la biomasse.

L'extrapolation du modèle FOTO, calibré sur le site de Forêt Plate, aux huit autres parcelles distribuées dans une gamme environnementale étendue reste globalement pertinente. Néanmoins, les prédictions s'écartent sensiblement de la réalité, notamment pour celles de l'aire basale et de la biomasse totale au sein des parcelles de texture " grossière ". Cependant la distribution des trois classes de texture à grande échelle, permet de mettre en avant des patrons spatiaux contrastés et cohérents dans l'espace, fournissant des informations visuelles utiles pour évaluer les variations de la texture de la canopée et par conséquent de la structure des peuplements, au regard des grandes variables environnementales.

Ainsi, l'application des méthodes présentées dans cette thèse permettrait d'une part de fournir une cartographie fiable des forêts denses humides et d'autre part de prédire et de spatialiser des paramètres structuraux clefs (tels que la densité de tiges et la biomasse aérienne) à partir de corrélations avec les indices de texture de la canopée. Une typologie structurale des forêts denses humides néo-calédoniennes, applicable à l'ensemble des forêts denses humides du territoire, a ainsi été définie. En outre la paramétrisation du modèle de prédiction des biomasses aériennes permettra d'effectuer les premiers bilans de biomasse aérienne des forêts denses humides de la Nouvelle-Calédonie. Ces nouvelles connaissances sur la structure des forêts denses humides et la compréhension des déterminismes de la structure des forêts tropicales sont essentiels pour la conservation et la gestion durable de ces écosystèmes et ces ressources forestières.

6.3 La variabilité structurale des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie

A l'échelle du paysage, l'indice de texture est principalement influencé par l'insolation (58,7 %) et la pluviométrie (23,2%). Plus l'insolation augmente plus la texture est fine et particulièrement au-delà de 1 200 kWh/m², tandis que la pluviométrie agit principalement sur l'hétérogénéité texturale. Les textures homogènes sont majoritairement associées aux faibles précipitations tandis que les textures hétérogènes et fines le sont aux précipitations élevées. Par ailleurs, les versants orientés au Nord présentent des textures plus grossières que ceux orientés au Sud. L'inclinaison de la pente et du CTI a plus d'impact sur l'hétérogénéité (PC2) que sur la texture (PC1). L'hétérogénéité de la texture diminue entre 0 et environ 30° d'inclinaison de pente puis augmente lorsque les pentes dépassent le seuil de 30°. Enfin, les textures tendent à devenir plus fines lorsque l'altitude et l'inclinaison de la pente augmentent. À partir d'environ 600 m d'altitude, la texture est de plus en plus fine jusqu'au maximum d'altitude observé. A l'échelle d'un même versant, l'insolation reste le facteur le plus explicatif de la texture tandis que l'altitude contribue majoritairement à l'hétérogénéité de la canopée. La topographie locale influence de manière importante la texture de la canopée. Alors que les textures sont fines sur les fortes pentes et les crêtes, elles sont majoritairement grossières sur les faibles pentes et dans les talwegs, ceci est cohérent avec une augmentation de la taille des couronnes des arbres de canopée.

Les forêts denses humides néo-calédoniennes se distinguent par une importante variabilité structurale, à l'échelle locale comme à l'échelle régionale. La densité, la stratification, la hauteur ou la biomasse évoluent de proche en proche sans que cette variabilité puisse être clairement expliquée par les seuls paramètres de l'environnement. Le réseau de parcelles d'1ha NC-PIPPN et la cartographie des types structuraux à large échelle ont permis de mettre en évidence que cette variabilité structurale s'explique par la conjonction des influences de l'environnement (notamment la topographie) et de la dynamique forestière (succession écologique). Cependant, la spatialisation de cette variabilité structurale à partir de ces facteurs biotiques et abiotiques reste complexe et est confrontée aux multiples interactions entre les variables environnementales et la dynamique de ces forêts. Ceci peut expliquer les relations non-univoques que nous observons entre les classes de texture et les variables environnementales. Par exemple, des classes de texture fines, caractérisées par une forte densité de

petites tiges, peuvent correspondre, aussi bien à des jeunes forêts de basse altitude qu'à des forêts de haute altitude contraintes par des faibles températures et / ou des fortes pentes. La complexité topographique de la Nouvelle-Calédonie engendre ainsi une mosaïque de combinaisons de facteurs qui influencent la structure des peuplements forestiers, soit en exerçant une contrainte environnementale soit en stimulant le cycle de la dynamique forestière.

6.4 Perspectives

Les implications des couronnes des arbres pour l'étude des peuplements forestiers.

La prise en compte des dimensions de la couronne a des implications prometteuses pour la compréhension de la distribution spatiale des arbres, de la dynamique des peuplements forestiers et de l'estimation des stocks de biomasse aérienne des forêts tropicales à l'échelle mondiale (Harja et al. 2012; Antin et al. 2013; Goodman et al. 2014 ; Fariior et al. 2016 ; Ploton et al. 2016).

Notre étude (Blanchard et al. 2016) portant sur les relations entre le DBH, l'aire de la couronne (CA) et la hauteur (H) des arbres est à notre connaissance la première tentative de comparaison des relations allométriques entre des sites situés dans différentes régions de la zone intertropicale. Contrairement à l'allométrie DBH-H, la variabilité inter-sites du coefficient de pente de l'allométrie DBH-CA s'est avérée très faible en comparaison à la variabilité intra-site. Cette stabilité inter-sites suggère que, malgré la diversité des espèces et des architectures de couronnes, des contraintes universelles seraient suffisamment puissantes pour définir la gamme possible des rapports entre l'aire de la couronne et le diamètre de la tige d'un arbre. Ces contraintes semblent déterminer la relation allométrique DBH-CA à l'échelle du peuplement, indépendamment du contexte biogéographique, même si cette relation est modifiée localement par des différences inter-espèces et par la plasticité morphologique des arbres. L'allométrie DBH-CA représente ainsi le lien fondamental qui permet de corréler les données acquises depuis le sol à celles relevant de la seule strate de la canopée. De plus, la stabilité de cette allométrie suggère que la calibration des modèles de prédiction de la structure des peuplements, incluant la biomasse, puisse être réalisée sans devoir acquérir d'énormes jeux de données depuis le terrain.

La recherche de règles universelles qui dirigent l'architecture des arbres est restée jusqu'à présent difficile et les connexions entre les principales caractéristiques de la morphologie des arbres ne sont pas encore suffisamment comprises. Malgré son intérêt indéniable, la théorie métabolique de l'écologie (MTE, West et al. 1999 ; Brown et al. 2004) - qui repose sur l'hypothèse qu'une part constante du métabolisme est allouée au développement morphologique des différentes dimensions d'un arbre - a montré des limites. Des études empiriques ont démontré que la variabilité intra-spécifique (Poorter et al. 2003 ; Bohlman et O'Brien 2006) et inter-sites (Coomes et al. 2003 ; Muller-Landau et al. 2006) dans le développement architectural des arbres conduit à des déviations importantes par rapport aux prédictions théoriques. De même, des variations dans les allométries sont attendues en réponse à la disponibilité des ressources et à l'encombrement spatial local (Iwasa et al. 1985 ; King et Maindonald 1999 ; Poorter et al. 2003 ; Kitajima et al. 2005). Ainsi, des efforts dans la théorie et la collecte des données sont nécessaires pour élucider les mécanismes qui pourraient expliquer une telle stabilité dans l'allométrie DBH-CA dans les forêts tropicales du monde entier. Le développement des technologies LiDAR terrestre (T-Lidar) devrait grandement améliorer la qualité de la caractérisation des couronnes et de leur mesure (Calders et al. 2015; Olagoke et al. 2016). En outre, bien que des efforts considérables soient déployés pour recueillir des données sur les dimensions des arbres (e.g. Falster et al. 2015) en vue d'améliorer les prévisions de la biomasse aérienne à partir du DBH, de la hauteur et de la densité du bois, il est grand temps d'intégrer des données sur la forme et les dimensions des couronnes. En effet le poids des couronnes explique une part importante de la variance des biomasses aériennes prédites (Nogueira et al. 2008, Goodman et al. 2014), et des mesures simples de couronnes peuvent aider à diminuer les biais dans le calcul de la biomasse des grands arbres (Ploton et al. 2016).

La structure des forêts comme indicateur potentiel du changement climatique en Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie est un des points chauds de biodiversité, d'une importance majeure en raison de sa flore native exceptionnellement riche et diversifiée (Morat et al. 2012) et du niveau élevé de menaces sur sa biodiversité (Myers et al. 2000). En effet, les activités minières (Jaffré et al. 1998 ;

Pascal et al, 2008 ; Jaffré et al. 2010), les feux de forêt (Ibanez et al. 2013c ; Gomez et al. 2015 ; Curt et al. 2015) et les espèces invasives introduites (Beauvais et al. 2006 ; Soubeyran et al. 2015) ont un impact majeur sur la biodiversité. Étonnamment, bien que les changements climatiques soient présentés comme représentant la plus importante des menaces sur la biodiversité mondiale (Malcolm et al. 2006), à ce jour, aucune étude n'a évalué leur impact potentiel sur la végétation de la Nouvelle-Calédonie.

Les changements climatiques en cours ont un impact sur la biodiversité mondiale (IPCC. 2013). La température mondiale augmente (IPCC, 2014) et, bien que les changements prévus dans les précipitations demeurent incertains, les modèles climatiques prédisent des sécheresses plus fréquentes et plus graves dans un avenir proche (Burke et al. 2006 ; Chadwick et al. 2016). L'analyse des tendances climatiques de la région du Pacifique Occidental a montré une augmentation significative de la température moyenne annuelle (MAT) au cours des 50 dernières années (Whan et al. 2014). En outre, il a été montré que la MAT, parallèlement aux températures minimales et maximales, a augmenté en Nouvelle-Calédonie de 0,25 °C par décennie au cours des 39 dernières années (Cavarero et al. 2012). Selon les modèles analysant les changements climatiques probables dans l'archipel, les températures minimales et maximales devraient augmenter de +1,5 à + 2,7 °C d'ici la fin du 21ème siècle (Cavarero et al. 2012). De plus, l'augmentation du niveau de la mer, conséquence indéniable du changement climatique (Nicholls et al. 2010), menace intensément la biodiversité des îles océaniques (Bellard et al. 2014 ; Nurse et al. 2014 ; Taylor et Kumar 2016). Les îles sont considérées comme particulièrement vulnérables aux changements climatiques en raison des caractéristiques écologiques inhérentes aux systèmes insulaires telles que la faible disponibilité des habitats et les petites tailles des populations (Harter et al. 2015). Ainsi ces prédictions incitent à considérer le changement climatique comme une menace potentielle pour les forêts de Nouvelle-Calédonie.

Les méthodes présentées dans cette thèse permettent de suivre les changements structuraux des forêts à large échelle et ce, de façon cohérente dans le temps. Ces résultats pourraient ainsi contribuer à une meilleure compréhension des réponses possibles des forêts denses humides au réchauffement climatique en Nouvelle-Calédonie. En effet, l'évaluation des superficies des forêts et les mesures des caractéristiques structurales de la végétation, telles que la biomasse aérienne, pourraient

être utilisées comme un indicateur clé dans le suivi des changements de la végétation à long terme, face à l'augmentation des températures prévue,

La typologie des forêts au travers de la structure de sa canopée

La texture de la canopée permet de distinguer les grands types de végétations et notamment la ségrégation entre d'une part les végétations basses de type maquis caractérisées par des petites couronnes jointives sans espace inter-couronnes et d'autre part les végétations hautes de type forêt, caractérisées par la juxtaposition d'arbres. Dans cette classe forêt, la diversité de la taille des couronnes, qui reflète la diversité des formes de vie, s'inscrit dans l'indice d'hétérogénéité qui permet alors de distinguer les forêts mono-dominantes, telles que les plantations ou les anciennes savanes à Niaoulis, des forêts mixtes. Au-delà d'établir une classification des formations végétales et des peuplements forestiers en trois classes de texture, la combinaison entre la taille des couronnes et l'hétérogénéité pourrait alors permettre d'aborder la diversité des peuplements forestiers en se basant sur l'hypothèse que plus la canopée est constituée de couronnes de tailles variées plus la probabilité qu'elle contienne des espèces distinctes augmente. Par ailleurs, le modèle développé montre que la texture reflète en partie la structure du peuplement sous-jacent et notamment la présence des gros arbres qui contribuent fortement à la biomasse aérienne. La détection de ces gros arbres permet d'inférer à ces canopées un cortège floristique relativement restreint du fait qu'en Nouvelle-Calédonie les espèces capables d'atteindre un fort diamètre ($DBH \geq 40\text{cm}$) sont peu fréquentes ; par ailleurs elles appartiennent toutes à des familles très forestières (Myrtaceae, Sapotaceae, Cunoniaceae, Araucariaceae, Moraceae, Araliaceae, Meliaceae ou encore Fabaceae en ordre inverse du nombre d'occurrences des arbres de $DBH \geq 40\text{cm}$ dans le réseau NC-PIPPN qui compte actuellement plus de 68 000 arbres mesurés). Cette relation offre des perspectives intéressantes pour le suivi de la dynamique des peuplements forestiers en se basant sur l'hypothèse que l'abondance de ces gros arbres forestiers structurants témoigne d'une stabilité de la dynamique forestière tandis qu'à l'inverse la dominance des petites couronnes reflète un " turn-over " fréquent dès lors que les conditions environnementales ne sont pas extrêmes (hautes altitudes, pluviométries, insolation).

BIBLIOGRAPHIE

- Achard F, Stibig HJ, Eva HD, Lindquist EJ, Bouvet A, Arino O, Mayaux P (2010) Estimating tropical deforestation from Earth observation data. *Carbon Management* 1:271-287. doi:10.4155/cmt.10.30
- Aguilar C, Herrero J, Polo MJ (2010) Topographic effects on solar radiation distribution in mountainous watersheds and their influence on reference evapotranspiration estimates at watershed scale. *Hydrology and Earth System Sciences* 14:2479-2494. doi:10.5194/hess-14-2479-2010
- Aiba SI, Kitayama K (1999) Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140:139-157
- Aiba S-I, Sawada Y, Takyu M, Seino T, Kitayama K, Repin R (2015) Structure, floristics and diversity of tropical montane rain forests over ultramafic soils on Mount Kinabalu (Borneo) compared with those on non-ultramafic soils. *Australian Journal of Botany* 63:191-203. doi:http://dx.doi.org/10.1071/BT14238
- Alexandre DY (1982) Strata in tropical rain forest at Taï (Ivory Coast). In: *Tropical rain forest*, vol Special Publication of the Leeds Philosophical and Literary Society Ltd. The Leeds Symposium. Leeds (UK), Chadwick, A. C. & S. L. Sutton (Eds.), pp 15-24
- Alvarez-Clare S, Mack MC (2011) Influence of precipitation on soil and foliar nutrients across nine Costa Rican forests. *Biotropica* 43:433-441. doi:10.1111/j.1744-7429.2010.00732.x
- Antin C, Pélissier R, Vincent G, Couteron P (2013) Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. *Trees* 27:1485-1495. doi:10.1007/s00468-013-0896-7
- Arya SP (1998) *Introduction to micrometeorology*. Academic Press, New York
- Asner GP et al. (2013) High-fidelity national carbon mapping for resource management and REDD+. *Carbon balance and management* 8:7. doi:10.1186/1750-0680-8-7
- Asner GP, Anderson CB, Martin RE, Knapp DE, Tupayachi R, Sinca F, Malhi Y (2014) Landscape-scale changes in forest structure and functional traits along an Andes-to-Amazon elevation gradient. *Biogeosciences* 11:843-856. doi:10.5194/bg-11-843-2014
- Asner GP, Keller M, Pereira R, Zweede JC (2002) Remote sensing of selective logging in Amazonia - Assessing limitations based on detailed field observations, Landsat ETM+, and textural analysis. *Remote Sensing of Environment* 80:483-496. doi:10.1016/s0034-4257(01)00326-1
- Asner GP, Palace M, Keller M, Pereira R, Silva JNM, Zweede JC (2002) Estimating canopy structure in an Amazon Forest from laser range finder and IKONOS satellite observations. *Biotropica* 34:483-492. doi:10.1111/j.1744-7429.2002.tb00568.x
- Attocchi G, Skovsgaard JP (2015) Crown radius of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) depending on stem size, stand density and site productivity. *Scandinavian Journal of Forest Research* 30:289-303. doi:10.1080/02827581.2014.1001782
- Aubréville A, Leroy J-F, MacKee HS, Morat P (1967-present) *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
- Austin AT, Vitousek PM (1998) Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i. *Oecologia* 113:519-529 doi:10.1007/s004420050405
- Austin AT, Vivanco L (2006) Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442:555-558. doi:10.1038/nature05038

- Avissar R, Werth D (2005) Global hydroclimatological teleconnections resulting from tropical deforestation. *Journal of Hydrometeorology* 6:134-145. doi:10.1175/jhm406.1
- Avissar R, Werth D (2005) Global hydroclimatological teleconnections resulting from tropical deforestation. *Journal of Hydrometeorology* 6:134-145. doi:10.1175/jhm406.1
- Baccini A, Laporte N, Goetz SJ, Sun M, Dong H (2008) A first map of tropical Africa's above-ground biomass derived from satellite imagery. *Environmental Research Letters* 3. doi:10.1088/1748-9326/3/4/045011
- Baker TR et al. (2004) Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359:353-365. doi:10.1098/rstb.2003.1422
- Baker TR, Burslem D, Swaine MD (2003) Associations between tree growth, soil fertility and water availability at and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 19:109-125
- Bakker JP, Olf H, Willems JH, Zobel M (1996) Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* 7:147-156
- Banin L et al. (2012) What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Global Ecology and Biogeography* 21:1179-1190. doi:10.1111/j.1466-8238.2012.00778.x
- Barbier N, Couteron P (2015) Attenuating the bidirectional texture variation of satellite images of tropical forest canopies. *Remote Sensing of Environment* 171:245-260. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2015.10.007
- Barbier N, Couteron P, Gastelly-Etchegorry JP, Proisy C (2012) Linking canopy images to forest structural parameters: potential of a modeling framework. *Annals of Forest Science* 69:305-311. doi:10.1007/s13595-011-0116-9
- Barbier N, Couteron P, Lejoly J, Deblauwe V, Lejeune O (2006) Self-organized vegetation patterning as a fingerprint of climate and human impact on semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology* 94:537-547. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01126.x
- Barbier N, Couteron P, Proisy C, Malhi Y, Gastellu-Etchegorry JP (2010) The variation of apparent crown size and canopy heterogeneity across lowland Amazonian forests. *Global Ecology and Biogeography* 19:72-84. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00493.x
- Barbier N, Proisy C, Vega C, Sabatier D, Couteron P (2011) Bidirectional texture function of high resolution optical images of tropical forest: An approach using LiDAR hillshade simulations. *Remote Sensing of Environment* 115:167-179. doi:10.1016/j.rse.2010.08.015
- Barbosa JM, Melendez-Pastor I, Navarro-Pedreño J, Bitencourt MD (2014) Remotely sensed biomass over steep slopes: An evaluation among successional stands of the Atlantic Forest, Brazil. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 88:91-100. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2013.11.019
- Baret S, Rouget M, Richardson DM, Lavergne C, Egoh B, Dupont J, Strasberg D (2006) Current distribution and potential extent of the most invasive alien plant species on La Reunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecology* 31:747-758. doi:10.1111/j.1442-9993.2006.01636.x
- Baskerville GL (1972) Use of Logarithmic Regression in the Estimation of Plant Biomass. *Canadian Journal of Forest Research* 2:49-53. doi:doi:10.1139/x72-009
- Basnet K, Likens GE, Scatena FN, Lugo AE (1992) Hurricane Hugo - Damage to a tropical rain-forest in Puerto-Rico. *Journal of Tropical Ecology* 8:47-55
- Bastin JF et al. (2015) Seeing Central African forests through their largest trees. *Scientific Reports* 5:13156. doi:10.1038/srep13156

- Bastin JF, Barbier N, Couteron P, Adams B, Shapiro A, Bogaert J, De Canniere C (2014) Aboveground biomass mapping of African forest mosaics using canopy texture analysis: toward a regional approach. *Ecological Applications* 24:1984-2001. doi:10.1890/13-1574.1
- Beauvais ML, Coléno A, Jourdan H, (2006) Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien. IRD Edition, Montpellier.
- Beck E, Bendix J, Kottke I, Makeschin F, Mosandl R (2008) Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Springer, Berlin
- Bellard C., Leclerc C., Courchamp F. (2014) Impact of sea level rise on the 10 insular biodiversity hotspots. *Global Ecology and Biogeography* 23:203-212
- Bellingham PJ (1991) Landforms influence patterns of hurricane damage - evidence from Jamaican montane forests. *Biotropica* 23:427-433. doi:10.2307/2388262
- Bellingham PJ, Tanner EVJ (2000) The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest. *Biotropica* 32:378-384. doi:10.1111/j.1744-7429.2000.tb00484.x
- Benner J, Vitousek PM, Ostertag R (2010) Nutrient cycling and nutrient limitation in tropical montane cloud forest. In: *Tropical montane cloud forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge
- Berenguer E et al. (2014) A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology* 20:3713-3726. doi:10.1111/gcb.12627
- Bernard A (1895) L'Archipel de la Nouvelle-Calédonie. Hachette, 458 pages (<http://www.archive.org/stream/larchipeldelano00berngoog#page/n230/mode/2up>)
- Birnbaum P (2001) Canopy surface topography in a French Guiana forest and the folded forest theory. *Plant Ecology* 153:293-300. doi:10.1023/a:1017563809252
- Birnbaum P, Ibanez T, Pouteau R, Vandrot H, Hequet V, Blanchard E, Jaffré T (2015) Environmental correlates for tree occurrences, species distribution and richness on a high-elevation tropical island. *AoB Plants* 7:plv075
- Blanchard E et al. (2016) Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. *Trees* 1-16. doi:10.1007/s00468-016-1424-3
- Blanchard E, Birnbaum P, Proisy C, Ibanez T, Vandrot H, Chambrey C, Hequet V, Couteron P (2015) Prédire la structure des forêts tropicales humides de calédoniennes: analyse de texture de la canopée sur des images Pléiades. *Revue Française de Photogrammétrie et de Télédétection* 209:141-147
- Blasco F, Whitmore TC, Gers C (2000) A framework for the worldwide comparison of tropical woody vegetation types. *Biological Conservation* 95:175-189. doi:10.1016/s0006-3207(00)00032-x
- Bocquet A, Chambrey C, Derroire G, Tassin J (2007) Modalities of colonization of woody savannah by dry forest plants in New Caledonia. *Revue D'Ecologie-La Terre Et La Vie* 62:87-91
- Bohlman S, O'Brien S (2006) Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island. *Panama Journal of Tropical Ecology* 22:123-136
- Bohlman S, Pacala S (2012) A forest structure model that determines crown layers and partitions growth and mortality rates for landscape-scale applications of tropical forests. *Journal of Ecology* 100:508-518. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01935.x
- Boisvenue C, Running SW (2006) Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12:862-882. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x
- Bonvallet J (2012) L'orohydrographie. Atlas de la Nouvelle-Calédonie. Ed. Bonvallet J, Gay JC, Habert E. IRD Congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille. 25-28

- Boose ER, Chamberlin KE, Foster DR (2001) Landscape and regional impacts of hurricanes in New England. *Ecol Monogr* 71:27-48. doi:10.1890/0012-9615(2001)071[0027:larioh]2.0.co;2
- Brenes-Arguedas T, Rios M, Rivas-Torres G, Blundo C, Coley PD, Kursar TA (2008) The effect of soil on the growth performance of tropical species with contrasting distributions. *Oikos* 117:1453-1460. doi:10.1111/j.2008.0030-1299.16903.x
- Brinkmann WAR (1971) What is a Foehn? *Weather* 26, 230–239
- Broadbent EN, Asner GP, Pena-Claros M, Palace M, Soriano M (2008) Spatial partitioning of biomass and diversity in a lowland Bolivian forest: Linking field and remote sensing measurements. *Forest Ecology and Management* 255:2602-2616. doi:10.1016/j.foreco.2008.01.044
- Broadbent EN, Asner GP, Pena-Claros M, Palace M, Soriano M (2008) Spatial partitioning of biomass and diversity in a lowland Bolivian forest: Linking field and remote sensing measurements. *Forest Ecology and Management* 255:2602-2616. doi:10.1016/j.foreco.2008.01.044
- Brokaw NVL (1982) The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14:158-160. doi:10.2307/2387750
- Brown IF, Martinelli LA, Thomas WW, Moreira MZ, Ferreira CAC, Victoria RA (1995) Uncertainty in the biomass of Amazonian forests - an example from Rondonia. *Brazil Forest Ecology and Management* 75:175-189 doi:10.1016/0378-1127(94)03512-u
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771-1789
- Brown S (1997) Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. forestry paper 134, FAO, Rome
- Brown S, Lugo AE (1992) Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. *Interciencia* 17:8-18
- Bruijnzeel LA, Kappelle M, Mulligan M, Scatena FN (2010) Tropical montane cloud forests: state of the knowledge and sustainability perspectives in a changing world. In: *Tropical montane cloud forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge
- Budke JC, Jarenkow JA, De Oliveira-Filho AT (2007) Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucarai, Southern Brazil. *Plant Ecology* 189:187-200. doi:10.1007/s11258-006-9174-8
- Burke EJ, Brown SJ, Christidis N (2006) Modeling the recent evolution of global drought and projections for the twenty-first century with the hadley centre climate model. *Journal of Hydrometeorology* 7:1113-1125. doi:10.1175/jhm544.1
- Bush MB, Silman MR, Urrego DH (2004) 48,000 years of climate and forest change in a biodiversity hot spot. *Science* 303:827–829. PMID: 14764876
- Busing RT, White PS (1993) Effects of area on old-growth forest attributes - implications for the equilibrium landscape concept. *Landscape Ecology* 8:119-126 doi:10.1007/bf00141591
- Buttle JM, Hazlett PW, Murray CD, Creed IF, Jeffries DS, Semkin R (2001) Prediction of groundwater characteristics in forested and harvested basins during spring snowmelt using a topographic index. *Hydrological Processes* 15:3389-3407. doi:10.1002/hyp.1033
- Cai WJ et al. (2015) ENSO and greenhouse warming. *Nature Climate Change* 5:849-859. doi:10.1038/nclimate2743
- Calders K et al. (2015) Nondestructive estimates of above-ground biomass using terrestrial laser scanning. *Methods in Ecology and Evolution* 6:198-208. doi:10.1111/2041-210X.12301
- Carlquist S (1974) *Island biology*. Columbia University Press, New York
- Cavarero V et al. (2012) Les évolutions passées et futures du climat de la Nouvelle-Calédonie. *La Météorologie* 77

- Chadwick R, Good P, Martin G, Rowell DP (2016) Large rainfall changes consistently projected over substantial areas of tropical land. *Nature Climate Change* 6:177-+. doi:10.1038/nclimate2805
- Chave J et al. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145:87-99. doi:10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave J et al. (2008) Assessing evidence for a pervasive alteration in tropical tree communities. *Plos Biology* 6:455-462. doi:10.1371/journal.pbio.0060045
- Chave J et al. (2014) Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20:3177-3190. doi:10.1111/gcb.12629
- Chave J, Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Lao S, Perez R (2004) Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359:409-420. doi:10.1098/rstb.2003.1425
- Chave J, Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Lao S, Perez R (2004) Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359:409-420. doi:10.1098/rstb.2003.1425
- Chave J, Muller-Landau HC, Baker TR, Easdale TA, Steege HT, Webb CO (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications* 16:2356-2367
- Chave J, Riera B, Dubois MA (2001) Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology* 17:79-96. doi:10.1017/s0266467401001055
- Chazdon RL, Letcher SG, van Breugel M, Martinez-Ramos M, Bongers F, Finegan B (2007) Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 362:273-289. doi:10.1098/rstb.2006.1990
- Chen JQ et al. (1999) Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology - Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *Bioscience* 49:288-297. doi:10.2307/1313612
- Chi CH, McEwan RW, Chang CT, Zheng CY, Yang ZJ, Chiang JM, Lin TC (2015) Typhoon Disturbance Mediates Elevational Patterns of Forest Structure, but not Species Diversity, in Humid Monsoon Asia. *Ecosystems* 18:1410-1423 doi:10.1007/s10021-015-9908-3
- Clark DA, Brown S, Kicklighter DW, Chambers JQ, Thomlinson JR, Ni J (2001) Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods. *Ecological Applications* 11:356-370
- Clark DB, Clark DA (1996) Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 80:235-244. doi:10.1016/0378-1127(95)03607-5
- Clark DB, Clark DA (2000) Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137:185-198. doi:10.1016/s0378-1127(99)00327-8
- Clark DB, Hurtado J, Saatchi SS (2015) Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PloS one* 10:e0122905. doi:10.1371/journal.pone.0122905
- Clark ML, Roberts DA, Ewel JJ, Clark DB (2011) Estimation of tropical rain forest aboveground biomass with small-footprint lidar and hyperspectral sensors. *Remote Sensing of Environment* 115:2931-2942. doi:10.1016/j.rse.2010.08.029
- Cluzel D, Aitchison JC, Picard C (2001) Tectonic accretion and underplating of mafic terranes in the Late Eocene intraoceanic fore-arc of New Caledonia (Southwest Pacific): geodynamic implications. *Tectonophysics* 340: 23-59

- Cluzell D, Maurizot P, Collot J, Sevin B (2012) An outline of the Geology of New Caledonia; from Permian-Mesozoic Southeast Gondwanaland active margin to Cenozoic obduction and supergene evolution. *Episodes* 35:72-86
- Connell JH, Lowman MD, Noble IR (1997) Subcanopy gaps in temperate and tropical forests. *Australian Journal of Ecology* 22:163-168. doi:10.1111/j.1442-9993.1997.tb00655.x
- Coomes DA, Duncan RP, Allen RB, Truscott J (2003) Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecology Letters* 6:980-989. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00520.x
- Coomes DA, Holdaway RJ, Kobe RK, Lines ER, Allen RB (2012) A general integrative framework for modelling woody biomass production and carbon sequestration rates in forests. *Journal of Ecology* 100:42-64. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01920.x
- Couteron P (2002) Quantifying change in patterned semi-arid vegetation by Fourier analysis of digitized aerial photographs. *International Journal of Remote Sensing* 23:3407-3425. doi:10.1080/01431160110107699
- Couteron P, Barbier N, Gautier D (2006) Textural ordination based on fourier spectral decomposition: A method to analyze and compare landscape patterns. *Landsc Ecol* 21:555-567. doi:10.1007/s10980-005-2166-6
- Couteron P, Barbier N, Proisy C, Péliissier R, Vincent G (2012) Linking Remote-Sensing Information to Tropical Forest Structure: The Crucial Role of Modelling. *Earthzine* 4
- Couteron P, Pelissier R, Nicolini EA, Paget D (2005) Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *Journal of Applied Ecology* 42:1121-1128. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01097.x
- Cox PM, Betts RA, Collins M, Harris PP, Huntingford C, Jones CD (2004) Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. *Theoretical and Applied Climatology* 78:137-156. doi:10.1007/s00704-004-0049-4
- Crave A, Gascuel-Oudou C (1997) The influence of topography on time and space distribution of soil surface water content. *Hydrological Processes* 11:203-210. doi:10.1002/(sici)1099-1085(199702)11:2<203::aid-hyp432>3.3.co;2-b
- Culmsee H, Leuschner C, Moser G, Pitopang R (2010) Forest aboveground biomass along an elevational transect in Sulawesi, Indonesia, and the role of Fagaceae in tropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* 37:960-974. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02269.x
- Culmsee H, Pitopang R (2009) Tree diversity in sub-montane and lower montane primary rain forests in Central Sulawesi. *Blumea* 54:119-123. doi:10.3767/000651909x475473
- Culmsee H, Pitopang R, Mangopo H, Sabir S (2011) Tree diversity and phytogeographical patterns of tropical high mountain rain forests in Central Sulawesi, Indonesia. *Biodiversity and Conservation* 20:1103-1123. doi:10.1007/s10531-011-0019-y
- Curt T, Borgniet L, Ibanez T, Moron V, Hely C (2015) Understanding fire patterns and fire drivers for setting a sustainable management policy of the New-Caledonian biodiversity hotspot. *Forest Ecology and Management* 337:48-60. doi:10.1016/j.foreco.2014.10.032
- Cutler NA, Belyea LR, Dugmore AJ (2008) The spatiotemporal dynamics of a primary succession. *Journal of Ecology* 96:231-246. doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01344.x
- Davidar P, Rajagopal B, Arjunan M, Puyravaud JP (2008) The relationship between local abundance and distribution of rain forest trees across environmental gradients in India. *Biotropica* 40:700-706. doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00437.x
- Dawkins HC (1963) The productivity of tropical high forest trees and their reaction to controllable environment. University of Oxford

- Daws MI, Mullins CE, Burslem D, Paton SR, Dalling JW (2002) Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. *Plant and Soil* 238:79-90. doi:10.1023/a:1014289930621
- De Castilho CV, Magnusson WE, de Araujo RNO, Luizao RCC, Lima AP, Higuchi N (2006) Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234:85-96. doi:10.1016/j.foreco.2006.06.024
- De Garine-Wichatitsky M, Soubeyran Y, Maillard D, Duncan P (2005) The diets of introduced rusa deer (*Cervus timorensis russa*) in a native sclerophyll forest and a native rainforest of New Caledonia. *New Zealand Journal of Zoology* 32:117-126
- De Gouvenain RC, Silander JA (2003) Do tropical storm regimes influence the structure of tropical lowland rain forests? *Biotropica* 35:166-180. doi:10.1646/02136
- De Grandi EC, Mitchard E, Hoekman D (2016) Wavelet Based Analysis of TanDEM-X and LiDAR DEMs across a Tropical Vegetation Heterogeneity Gradient Driven by Fire Disturbance in Indonesia. *Remote Sensing* 8. doi:10.3390/rs8080641
- De Grandi EC, Mitchard E, Hoekman D (2016) Wavelet Based Analysis of TanDEM-X and LiDAR DEMs across a Tropical Vegetation Heterogeneity Gradient Driven by Fire Disturbance in Indonesia. *Remote Sensing* 8. doi:10.3390/rs8080641
- Deblauwe V, Coueron P, Lejeune O, Bogaert J, Barbier N (2011) Environmental modulation of self-organized periodic vegetation patterns in Sudan. *Ecography* 34:990-1001. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06694.x
- DeFries R, Achard F, Brown S, Herold M, Murdiyarto D, Schlamadinger B, de Souza C (2007) Earth observations for estimating greenhouse gas emissions from deforestation in developing countries. *Environmental Science & Policy* 10:385-394. doi:10.1016/j.envsci.2007.01.010
- DefriesHubbell SP et al. (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554-557. doi:10.1126/science.283.5401.554
- Denslow JS (1995) Disturbance and diversity in tropical rain-forests - the density effect. *Ecological Applications* 5:962-968. doi:10.2307/2269347
- Denslow JS (2003) Weeds in paradise: Thoughts on the invasibility of tropical islands. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90:119-127. doi:10.2307/3298531
- Denslow JS, Uowolo AL, Hughes RF (2006) Limitations to seedling establishment in a mesic Hawaiian forest. *Oecologia* 148:118-28
- Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28:137-167. doi:10.1146/annurev.energy.28.050302.105532
- DTSI (2012) Modèle Numérique de Terrain au pas de 50m - Service de la Géomatique et de la Télédétection-Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie. http://carto.gouv.nc/arcgis/rest/services/fond_relief/MapServer
- Dubayah RC (1994) Modeling a solar-radiation topoclimatology for the Rio-Grande river basin. *Journal of Vegetation Science* 5:627-640. doi:10.2307/3235879
- Duron Q. et al. (2014) Rat Control in New Caledonian " Mainland Island " Rainforests: Will the Game be Worth the Candle? In: R. M. Timm and J. M. O'Brien E (ed) Conference: 26th Vertebrate Pest Conference, At Waikoloa, Hawaii, 2014. pp 83-90
- Ediriweera S, Danaher T, Pathirana S (2016) The influence of topographic variation on forest structure in two woody plant communities: A Remote Sensing approach. *Forest Systems* 25. doi:10.5424/fs/2016251-07123
- Ediriweera S, Singhakumara BMP, Ashton MS (2008) Variation in canopy structure, light and soil nutrition across elevation of a Sri Lankan tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 256:1339-1349. doi:10.1016/j.foreco.2008.06.035

- Elith J, Leathwick JR, Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77:802-813. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x
- Elmqvist T, Rainey WE, Pierson ED, Cox PA (1994) Effects of tropical cyclones Ofa and Val on the structure of a Samoan lowland rain-forest. *Biotropica* 26:384-391. doi:10.2307/2389232
- Enquist BJ, West GB, Brown JH (2009) Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:7046-7051. doi:10.1073/pnas.0812303106
- Enright N. J., Rigg L. & Jaffre T. (2001) Environmental controls on species composition along a (maquis) shrubland to forest gradient on ultramafics at Mont Do, New Caledonia. *South African Journal of Science* 97:573-80
- Enright NJ, Ogden J, Rigg LS (1999) Dynamics of forests with Araucariaceae in the western Pacific. *Journal of Vegetation Science* 10:793-804
- Espeland M, Muriene J (2011) Diversity dynamics in New Caledonia: towards the end of the museum model? *Bmc Evolutionary Biology* 11. doi:10.1186/1471-2148-11-254
- Espirito-Santo FDB et al. (2014) Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nature Communications* 5. doi:10.1038/ncomms4434
- Falster DS et al. (2015) BAAD: a Biomass And Allometry Database for woody plants. *Ecology* 96:1445-1445. doi:10.1890/14-1889.1
- FAO (2011) State of the World's forests 2011. FAO, Rome
- FAO (2012) FRA2015 Terms and Definitions, Forest Resources Assessment Working Paper 180. Rome
- Farrior CE, Bohlman SA, Hubbell S, Pacala SW (2016) Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests. *Science* 351:155-157. doi:10.1126/science.aad0592
- Farrior CE, Bohlman SA, Hubbell S, Pacala SW (2016) Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests. *Science* 351:155-157. doi:10.1126/science.aad0592
- Fauset S et al. (2015) Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications* 6. doi:10.1038/ncomms7857
- Feldpausch TR et al. (2011) Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8:1081-1106. doi:10.5194/bg-8-1081-2011
- Feldpausch TR et al. (2012) Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences* 9:3381-3403. doi:10.5194/bg-9-3381-2012
- Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P (1998) Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281:237-240. doi:10.1126/science.281.5374.237
- Fogel R, Cromack K (1977) Effect of habitat and substrate quality on douglas-fir litter decomposition in Western Oregon. *Canadian Journal of Botany* 55:1632-1640
- Fortin M, DeBlois J (2010) A statistical estimator to propagate height prediction errors into a general volume model. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 40:1930-1939. doi:10.1139/x10-107
- Fox, John. (1991). *Regression Diagnostics: An Introduction*. Sage Publications.
- Franklin J, Drake DR, McConkey KR, Tonga F, Smith LB (2004) The effects of Cyclone Waka on the structure of lowland tropical rain forest in Vava'u, Tonga. *Journal of Tropical Ecology* 20:409-420. doi:10.1017/s0266467404001543
- Frazer GW, Wulder MA, Niemann KO (2005) Simulation and quantification of the fine-scale spatial pattern and heterogeneity of forest canopy structure: A lacunarity-based method designed for analysis of continuous canopy heights. *Forest Ecology and Management* 214:65-90. doi:10.1016/j.foreco.2005.03.056

- Frelich L (2016) Forest dynamics. *F1000Research* 5:183. doi:10.12688/f1000research.7412.1
- Friedman JH (2001) Greedy function approximation: A gradient boosting machine. *Annals of Statistics* 29:1189-1232. doi:10.1214/aos/1013203451
- Friedman JH, Meulman JJ (2003) Multiple additive regression trees with application in epidemiology. *Statistics in Medicine* 22:1365-1381. doi:10.1002/sim.1501
- Friend AD, Woodward FI (1990) Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. In: *Advances in Ecological Research*, Volume 20. Academic Press. doi:http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60053-7
- Fritsch E (2012) Les sols. Atlas de la Nouvelle-Calédonie. Ed. Bonvallet J, Gay JC, Habert E. IRD Congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille. 73-76
- Frolking S, Palace MW, Clark DB, Chambers JQ, Shugart HH, Hurtt GC (2009) Forest disturbance and recovery: A general review in the context of spaceborne remote sensing of impacts on aboveground biomass and canopy structure. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 114. doi:10.1029/2008jg000911
- Fu PD, Rich PM (2002) A geometric solar radiation model with applications in agriculture and forestry. *Computers and Electronics in Agriculture* 37:25-35. doi:10.1016/s0168-1699(02)00115-1
- Gale N, Barfod AS (1999) Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15:415-436. doi:10.1017/s0266467499000929
- Gao ZQ, Liu CS, Gao W, Chang NB (2011) A coupled remote sensing and the Surface Energy Balance with Topography Algorithm (SEBTA) to estimate actual evapotranspiration over heterogeneous terrain. *Hydrology and Earth System Sciences* 15:119-139. doi:10.5194/hess-15-119-2011
- Garber SM, Temesgen H, Monleon VJ, Hann DW (2009) Effects of height imputation strategies on stand volume estimation. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 39:681-690. doi:10.1139/x08-188
- García LV, Maltez-Mouro S, Pérez-Ramos IM, Freitas H, Marañón T (2006) Counteracting gradients of light and soil nutrients in the understorey of Mediterranean oak forests. *Web Ecology* 6:67-74. doi:10.5194/we-6-67-2006
- Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA, Peres CA, Sodhi NS (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* 12:561-582. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x
- Gargominy O, Bouchet P, Pascal M, Jaffré T, Tourneur JC (1996) Consequences for biodiversity of plant and animal species introductions in New Caledonia. *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie* 51:375-402
- Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34. doi:10.2307/2399464
- Gerold G, Schawe M, Bach K (2008) Hydrometeorologic, Pedologic and Vegetation Patterns along an Elevational Transect in the Montane Forest of the Bolivian Yungas. *Erde* 139:141-168
- Gessler PE, Moore ID, McKenzie NJ, Ryan PJ (1995) Soil-landscape modeling and spatial prediction of soil attributes. *International Journal of Geographical Information Systems* 9:421-432. doi:10.1080/02693799508902047
- Gibbs HK, Brown S, Niles JO, Foley JA (2007) Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters* 2. doi:10.1088/1748-9326/2/4/045023
- Gillespie TW, Jaffré T (2003) Tropical dry forests in New Caledonia. *Biodiversity and Conservation* 12:1687-97.

- Girardin CAJ et al. (2014) Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity* 7:161-171. doi:10.1080/17550874.2013.820806
- Givnish TJ (1999) On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87:193-210. doi:10.1046/j.1365-2745.1999.00333.x
- Goetz S, Dubayah R (2011) Advances in remote sensing technology and implications for measuring and monitoring forest carbon stocks and change. *Carbon Management* 2:231-244. doi:10.4155/cmt.11.18
- Gomez C et al. (2015) Wildfire risk for main vegetation units in a biodiversity hotspot: modeling approach in New Caledonia, South Pacific. *Ecology and Evolution* 5:377-390. doi:10.1002/ece3.1317
- Goodman RC, Phillips OL, Baker TR (2014) The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications* 24:680-698
- Grandcolas P, Murienne J, Robillard T, Desutter-Grandcolas L, Jourdan H, Guilbert E, Deharveng L (2008) New Caledonia: a very old Darwinian island? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 3309-3317
- Groombridge B, Jenkins M (2002) *World Atlas of Biodiversity: earth's living resources in the 21st century vol 2002*. UNEP-WCMC
- Grussu G, Testolin R, Saulei S, Farcomeni A, Yosi CK, De Sanctis M, Attorre F (2016) Optimum plot and sample sizes for carbon stock and biodiversity estimation in the lowland tropical forests of Papua New Guinea. *Forestry* 89:150-158. doi:10.1093/forestry/cpv047
- Grytnes J-A, Felde VA (2014) Diversity patterns in a diversity hotspot. *Applied Vegetation Science* 17:381-383. doi:10.1111/avsc.12109
- Gu D, Gillespie A (1998) Topographic normalization of landsat TM images of forest based on subpixel Sun-canopy-sensor geometry. *Remote Sensing of Environment* 64:166-175. doi:10.1016/s0034-4257(97)00177-6
- Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206. doi:10.1016/s0378-1127(00)00535-1
- Guitet S, Hérault B, Molto Q, Brunaux O, Coutron P (2015) Spatial structure of above-ground biomass limits accuracy of carbon mapping in rainforest but large scale forest Inventories can help to overcome. *PLoS ONE* 10:e0138456. doi:10.1371/journal.pone.0138456
- Gunatilleke CVS, Gunatilleke I, Ashton PS, Ethugala AUK, Weerasekera NS, Esufali S (2004) Sinharaja forest dynamics plot, Sri Lanka. *Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale Plot Network*:599-608.
- Hadi S, Ziegler T, Waltert M, Hodges JK (2009) Tree diversity and forest structure in northern Siberut, Mentawai islands, Indonesia. *Tropical Ecology* 50:315-327
- Hajek P, Seidel D, Leuschner C (2015) Mechanical abrasion, and not competition for light, is the dominant canopy interaction in a temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management* 348:108-116. doi:10.1016/j.foreco.2015.03.019
- Hallé F, Oldeman R, Tomlinson P (1978) *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York
- Hamann A, Barbon EB, Curio E, Madulid DA (1999) A botanical inventory of a submontane tropical rainforest on Negros Island, Philippines. *Biodiversity and Conservation* 8:1017-1031. doi:10.1023/a:1008847704539
- Harja D, Vincent G, Mulia R, van Noordwijk M (2012) Tree shape plasticity in relation to crown exposure. *Trees* 26:1275-1285

- Harris NL et al. (2012) Baseline Map of Carbon Emissions from Deforestation in Tropical Regions. *Science* 336:1573-1576. doi:10.1126/science.1217962
- Harter DEV et al. (2015) Impacts of global climate change on the floras of oceanic islands - Projections, implications and current knowledge. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 17:160-183. doi:10.1016/j.ppees.2015.01.003
- Hastie T, Tibshirani, and J. Friedman (2009) *The elements of statistical learning: data mining, inference, and prediction*. Springer, New York, USA
- Heimsath AM, Dietrich WE, Nishiizumi K, Finkel RC (1999) Cosmogenic nuclides, topography, and the spatial variation of soil depth. *Geomorphology* 27:151-172. doi:10.1016/s0169-555x(98)00095-6
- Henderson SJ, Fishlock K, Horn MEC, Oni L, Bellingham AJ (1991) Neonatal screening for hemoglobin-variants using filter paper-dried blood specimens. *Clinical and Laboratory Haematology* 13:327-334
- Henry H, Aarssen L (1999) The interpretation of stem diameter–height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* 2:89-97
- Hequet V, Le Corre M, Rigault F, Blanfort V (2009) Les espèces exotiques végétales envahissantes de Nouvelle-Calédonie. IRD, Nouméa
- Herbert DA, Fownes JH, Vitousek PM (1999) Hurricane damage to a Hawaiian forest: Nutrient supply rate affects resistance and resilience. *Ecology* 80:908-920. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[0908:hdtahf]2.0.co;2
- Herold M et al. (2011) Options for monitoring and estimating historical carbon emissions from forest degradation in the context of REDD+. *Carbon balance and management* 6:13. doi:10.1186/1750-0680-6-13
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978. doi:10.1002/joc.1276
- Hijmans RJ, Phillips S, Leathwick J, Elith J (2016). *dismo* package for R. Available online at: <https://cran.r-project.org/package=dismo>
- Hoff M (1983) Quelques aspects des forêts de Nouvelle Calédonie et de leurs structures. *Bulletin de Liaison-SEPANRIT*:113-118
- Hoffmann WA et al. (2004) Impact of the invasive alien grass *Melinis minutiflora* at the savanna-forest ecotone in the Brazilian Cerrado. *Diversity and Distributions* 10:99-103. doi:10.1111/j.1366-9516.2004.00063.x
- Holdridge LR (1971) *Forest environments in tropical life zones: A pilot study*. Pergamon Press, Oxford
- Homeier J (2008) The influence of topography on forest structure and regeneration in an Ecuadorian mountain forest. In: *The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot*. Biodiversity and Ecology Series. Universitätsverlag Göttingen, Göttingen
- Homeier J, Breckle S-W, Günter S, Rollenbeck RT, Leuschner C (2010) Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica* 42:140-148. doi:10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x
- Hope G, Pask J (1998) Tropical vegetational change in the late Pleistocene of New Caledonia. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 142:1-21
- Houghton RA, Hall F, Goetz SJ (2009) Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 114. doi:10.1029/2009jg000935
- Ibanez T (2012) *Rainforest and savanna dynamics in response to fires in New Caledonia*. Université Aix-Marseille

- Ibanez T et al. (2016b) Wood density, species distribution and community assemblage in tropical forests along an environmental gradient. *Oecologia*
- Ibanez T, Borgniet L, Mangeas M, Gaucherel C, Geraux H, Hely C (2013a) Rainforest and savanna landscape dynamics in New Caledonia: Towards a mosaic of stable rainforest and savanna states? *Austral Ecology* 38:33-45. doi:10.1111/j.1442-9993.2012.02369.x
- Ibanez T, Curt T, Hely C (2013c) Low tolerance of New Caledonian secondary forest species to savanna fires. *Journal of Vegetation Science* 24:177-188. doi:10.1111/j.1654-1103.2012.01448.x
- Ibanez T, Grytnes J-A, Birnbaum P (2016) Rarefaction and elevational richness pattern: a case study in a high tropical island (New Caledonia, SW Pacific). *Journal of Vegetation Science*:n/a-n/a. doi:10.1111/jvs.12396
- Ibanez T, Grytnes J-A, Birnbaum P (2016a) Rarefaction and elevational richness pattern: a case study in a high tropical island (New Caledonia, SW Pacific). *Journal of Vegetation Science*:n/a-n/a. doi:10.1111/jvs.12396
- Ibanez T, Munzinger J, Dagostini G, Hequet V, Rigault F, Jaffré T, Birnbaum P (2014) Structural and floristic diversity of mixed tropical rain forest in New Caledonia: new data from the New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network (NC-PIPPN). *Applied Vegetation Science* 17:386-397. doi:10.1111/avsc.12070
- Ibanez T, Munzinger J, Gaucherel C, Curt T, Hely C (2013b) Inferring savannah-rainforest boundary dynamics from vegetation structure and composition: a case study in New Caledonia. *Australian Journal of Botany* 61:128-138. doi:10.1071/bt12255
- IPCC (2013) Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (2014) *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC. 151. Geneva, Switzerland.
- Ito A (2010) Evaluation of the impacts of defoliation by tropical cyclones on a Japanese forest's carbon budget using flux data and a process-based model. *J Geophys Res-Biogeosci* 115. doi:10.1029/2010jg001314
- Iwasa Y, Cohen D, Leon JA (1985) Tree height and crown shape, as results of competitive games. *Journal of Theoretical Biology* 112:279-297. doi:10.1016/s0022-5193(85)80288-5
- Jacobs MR (1955) *Growth habits of the eucalyptus*. Forestry and timber Bureau edn. Canberra
- Jaffré & Veillon (1990) Etude floristique et structurale de deux forêts dense humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 3:243-273.
- Jaffré T (1993) Relation between ecological diversity and floristic diversity in New Caledonia. *Biodiversity Letters*, 1:82-91
- Jaffré T et Veillon JM (1991) Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 12:243-273
- Jaffré T et Veillon JM (1995) Structural and floristic characteristics of a rain forest on schist in New Caledonia : a comparaison with an ultramafic rain forest. *Adansonia* 4:201-226
- Jaffré T, Morat P, Veillon J-M (1994) La flore de Nouvelle-Calédonie: caractéristiques et composition floristique des principales formations végétales: Dossier Nouvelle Calédonie. *Bois et forêts des tropiques*: 7-30.
- Jaffré T, Munzinger J, Lowry PP (2010) Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. *Biodiversity and Conservation* 19: 1485-1502.
- Jaffré T, Rigault F, Dagostini G (1998) Impact des feux de brousse sur les maquis ligno-herbacés des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 3:173-189

- Jaffré T, Rigault F, Dagostini G, Tinel-Fambart J, Wulff A, Munzinger J (2009) Input of the different vegetation units to the richness and endemism of the New Caledonian flora. In: Pacific Science Intercongress, Tahiti, France
- Jaffré T, Rigault F, Munzinger J (2012) La végétation. Atlas de la Nouvelle-Calédonie. Ed. Bonvallot J, Gay JC, Habert E. IRD Congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille. 77-80
- Jansen RK et al. (2007) Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome-scale evolutionary patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:19369-19374. doi:10.1073/pnas.0709121104
- John R et al. (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:864-869. doi:10.1073/pnas.0604666104
- Kabakoff RP, Chazdon RL (1996) Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12:779-788
- Kane VR, Gillespie AR, McGaughey R, Lutz JA, Ceder K, Franklin JF (2008) Interpretation and topographic compensation of conifer canopy self-shadowing. *Remote Sensing of Environment* 112:3820-3832. doi:10.1016/j.rse.2008.06.001
- Kapos V (1989) Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185
- Kartawinata K, Partomihardjo PT, Yusuf R, Abdulhadi R, Riswan S (2008) Floristics and structure of a lowland Dipterocarp forest at Wanariset Samboja, East Kalimantan, Indonesia. *Reinwardtia* 12:301-323
- Kartawinata K, Samsudin I, Heriyanto M, Afriastini JJ (2004) A tree species inventory in a one-hectare plot at the Batang Gadis national park, North Sumatra, Indonesia. *Reinwardtia* 12:145-147.
- Kaufman L, Rousseeuw PJ (1990) An introduction to cluster analysis - Finding groups in data. John Wiley & Sons, Inc., New York. doi:10.2307/2532178
- Keller M, Palace M, Hurtt G (2001) Biomass estimation in the Tapajos National Forest, Brazil - Examination of sampling and allometric uncertainties. *Forest Ecology and Management* 154:371-382. doi:10.1016/s0378-1127(01)00509-6
- Keppel G, Buckley YM, Possingham HP (2010) Drivers of lowland rain forest community assembly, species diversity and forest structure on islands in the tropical South Pacific. *Journal of Ecology* 98:87-95. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01595.x
- Kerr AM (2000) Defoliation of an island (Guam, Mariana Archipelago, Western Pacific Ocean) following a saltspray-laden 'dry' typhoon. *Journal of Tropical Ecology* 16:895-901. doi:10.1017/s0266467400001796
- Kier G et al. (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:9322-9327
- Kier G, Mutke J, Dinerstein E, Ricketts TH, Kuper W, Kreft H, Barthlott W (2005) Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* 32:1107-1116. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01272.x
- King DA (1996) Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12:25-44
- King DA (2005) Linking tree form, allocation and growth with an allometrically explicit model. *Ecological Modelling* 185:77-91. doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.11.017
- King DA, Maindonald JH (1999) Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. *Journal of Ecology* 87:1012-1024. doi:10.1046/j.1365-2745.1999.00417.x

- Kitagawa R, Kondo H, Sakai A (2014) Spatial pattern of forest structure mediated by topography in a steep mountain basin in West Tanzawa, Japan. *Journal of Forest Research* 19:205-214. doi:10.1007/s10310-013-0406-1
- Kitajima K, Mulkey SS, Wright SJ (2005) Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. *Annals of Botany* 95:535-547. doi:10.1093/aob/mci051
- Kitayama K (1992) An altitudinal transect study of the vegetation on mount kinabalu, borneo. *Vegetatio* 102:149-171. doi:10.1007/bf00044731
- Kitayama K, Aiba SI (2002) Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology* 90:37-51. doi:10.1046/j.0022-0477.2001.00634.x
- Kohira M, Ninomiya I, Ibrahim AZ, Latiff A (2001) Diversity, diameter structure and spatial pattern of trees in a semi-evergreen rain forest on Langkawi island, Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 13:460-476
- Kohyama T, Suzuki E, Partomihardjo T, Yamada T, Kubo T (2003) Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 91:797-806. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00810.x
- Körner C (2004) Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359:493-498. doi:10.1098/rstb.2003.1429
- Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research *Trends. Ecology Evolution* 22:569-574. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science* 322:580-582. doi:10.1126/science.1160662
- Kunttu I, Lepistö L, Visa A (2005) Enhanced Fourier shape descriptor using zero-padding. In: *Image Analysis, Proceedings*, vol 3540. *Lecture Notes in Computer Science*
- Laidlaw M, Kitching R, Goodall K, Small A, Stork N (2007) Temporal and spatial variation in an Australian tropical rainforest. *Austral Ecology* 32:10-20. doi:10.1111/j.1442-9993.2007.01739.x
- Laumonier Y, Edin A, Kanninen M, Munandar AW (2010) Landscape-scale variation in the structure and biomass of the hill dipterocarp forest of Sumatra: Implications for carbon stock assessments. *Forest Ecology and Management* 259:505-513. doi:10.1016/j.foreco.2009.11.007
- Laurance WF et al. (1999) Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 118:127-138. doi:10.1016/s0378-1127(98)00494-0
- Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Rankin de Merona JM, Gascon C, Lovejoy TE (1997) Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278:1117-1118. doi:10.1126/science.278.5340.1117
- Lawrence D (2005) Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of southern Mexico. *Biotropica* 37:561-570
- Lawton RO (1982) Wind stress and elfin stature in a montane rain-forest tree - an adaptive explanation. *American Journal of Botany* 69:1224-1230. doi:10.2307/2442746
- Lee HS et al. (2004) Lambir Forest Dynamics Plot, Sarawak, Malaysia. In: Losos E. C., Leigh L., Giles E. (eds), *Tropical forest diversity and dynamism: Findings from a large-scale plot network*. Chicago University Press, Chicago, pp. 585-598
- Lefsky MA et al. (2005) Estimates of forest canopy height and aboveground biomass using ICESat. *Geophys Res Lett* 32. doi:10.1029/2005gl023971
- Letouzey R (1968, *Etude phytogéographique du Cameroun*. Lechevalier Eds., Paris.
- Leuschner C, Moser G, Bertsch C, Roederstein M, Hertel D (2007) Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. *Basic and Applied Ecology* 8:219-230. doi:10.1016/j.baae.2006.02.004

- Lewis SL et al. (2004) Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359:421-436. doi:10.1098/rstb.2003.1431
- Lewis SL et al. (2009) Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature* 457:1003-1003. doi:10.1038/nature07771
- Lewis SL, Edwards DP, Galbraith D (2015) Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349:827-832. doi:10.1126/science.aaa9932
- Liang J et al. (2016) Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354. doi:10.1126/science.aaf8957
- Lieberman D, Lieberman M, Peralta R, Hartshorn GS (1996) Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137-152. doi:10.2307/2261350
- Lindenmayer DB, Laurance WF, Franklin JF (2012) Global Decline in Large Old Trees. *Science* 338:1305-1306. doi:10.1126/science.1231070
- Lines ER, Zavala MA, Purves DW, Coomes DA (2012) Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography* 21:1017-1028. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00746.x
- Lippok D, Beck SG, Renison D, Hensen I, Apaza AE, Schleuning M (2014) Topography and edge effects are more important than elevation as drivers of vegetation patterns in a neotropical montane forest. *Journal of Vegetation Science* 25:724-733. doi:10.1111/jvs.12132
- Liu XD, Silins U, Lieffers VJ, Man RZ (2003) Stem hydraulic properties and growth in lodgepole pine stands following thinning and sway treatment. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 33:1295-1303. doi:10.1139/x03-061
- Lloyd J, Farquhar GD (1996) The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentrations and their interaction with soil nutrient status .1. General principles and forest ecosystems. *Functional Ecology* 10:4-32. doi:10.2307/2390258
- Longman KA, Jenik J (1987) *Tropical forest and its environment*. Second Edition. Longman Scientific and Technical, Harlow
- Lovett JC, Marshall AR, Carr J (2006) Changes in tropical forest vegetation along an altitudinal gradient in the Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 44:478-490. doi:10.1111/j.1365-2028.2006.00660.x
- Lugo AE (2008) Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: an international review. *Austral Ecology* 33:368-398. doi:10.1111/j.1442-9993.2008.01894.x
- Luizao RCC, Luizao FJ, Paiva RQ, Monteiro TF, Sousa LS, Kruijt B (2004) Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10:592-600. doi:10.1111/j.1529-8817.2003.00757.x
- Luo TX, Luo J, Pan Y (2005) Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia* 142:261-273. doi:10.1007/s00442-004-1729-6
- Luo TX, Pan YD, Ouyang H, Shi PL, Luo J, Yu ZL, Lu Q (2004) Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography* 13:345-358. doi:10.1111/j.1466-822X.2004.00094.x
- MacQueen JB (1967) Some Methods for classification and Analysis of Multivariate Observations [archive]. In *Proceedings of 5th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*. 1: 281-297.
- Maitrepierre L (2012) Les types de temps et les cyclones, les éléments du climat. *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*. Marseille, IRD - Congrès de la Nouvelle-Calédonie: 53-60.

- Makela A, Valentine HT (2006) Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology* 87:2967-2972. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2967:criasi]2.0.co;2
- Malcolm JR, Liu CR, Neilson RP, Hansen L, Hannah L (2006) Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 20:538-548. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x
- Malhi Y et al. (2002) An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science* 13:439-450. doi:10.1111/j.1654-1103.2002.tb02068.x
- Malhi Y, Roman-Cuesta RM (2008) Analysis of lacunarity and scales of spatial homogeneity in IKONOS images of Amazonian tropical forest canopies. *Remote Sensing of Environment* 112:2074-2087. doi:10.1016/j.rse.2008.01.009
- Malhi Y, Silman M, Salinas N, Bush M, Meir P, Saatchi S (2010) Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16:3171-3175. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x
- Maniatis D, Mollicone D (2010) Options for sampling and stratification for national forest inventories to implement REDD+ under the UNFCCC. *Carbon balance and management* 5:9-9. doi:10.1186/1750-0680-5-9
- Markesteyn L, Iraipi J, Bongers F, Poorter L (2010) Seasonal variation in soil and plant water potentials in a Bolivian tropical moist and dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 26:497-508. doi:10.1017/s0266467410000271
- Marvin DC, Asner GP, Knapp DE, Anderson CB, Martin RE, Sinca F, Tupayachi R (2014) Amazonian landscapes and the bias in field studies of forest structure and biomass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:E5224-E5232. doi:10.1073/pnas.1412999111
- Mascaro J et al. (2014) A Tale of Two "Forests": Random Forest Machine Learning Aids Tropical Forest Carbon Mapping. *PLoS ONE* 9. doi:10.1371/journal.pone.0085993
- McCoy S, Jaffre T, Rigault F, Ash JE (1999) Fire and succession in the ultramafic maquis of New Caledonia. *Journal of Biogeography* 26:579-594. doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00309.x
- McEwan RW et al. (2011) Topographic and biotic regulation of aboveground carbon storage in subtropical broad-leaved forests of Taiwan. *Forest Ecology and Management* 262:1817-1825. doi:10.1016/j.foreco.2011.07.028
- McPhaden MJ, Zebiak SE, Glantz MH (2006) ENSO as an integrating concept in Earth science. *Science* 314:1740-1745. doi:10.1126/science.1132588
- Meng SX, Lieffers VJ, Reid DEB, Rudnicki M, Silins U, Jin M (2006) Reducing stem bending increases the height growth of tall pines. *Journal of Experimental Botany* 57:3175-3182. doi:10.1093/jxb/erl079
- Mertz O et al. (2012) The forgotten D: challenges of addressing forest degradation in complex mosaic landscapes under REDD. *Geografisk Tidsskrift-Danish Journal of Geography* 112:63-76. doi:10.1080/00167223.2012.709678
- Météo-France, 2007. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie METEO-France en Nouvelle-Calédonie. METEO-FRANCE, Nouméa, NC
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Millennium Ecosystem Assessment Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. (2005). Washington, DC
- Minor MA, Ermilov SG (2015) Effects of topography on soil and litter mites (Acari: Oribatida, Mesostigmata) in a tropical monsoon forest in Southern Vietnam. *Experimental and Applied Acarology* 67:357-372. doi:10.1007/s10493-015-9955-7

- Mitchard E, Saatchi S S, Meir P, Woodhouse I H, Nangendo G, Ribeiro N S, Williams M, Ryan C, Feldpausch TR (2009). A universal relationship found between ALOS PALSAR L-band SAR and above-ground woody biomass in four African forest/woodland/savanna landscapes, *Geophysical Research Letters* 36, L23401, doi:10.1029/2009GL040692
- Mitchard ETA et al. (2011) Measuring biomass changes due to woody encroachment and deforestation/degradation in a forest-savanna boundary region of central Africa using multi-temporal L-band radar backscatter. *Remote Sensing of Environment* 115:2861-2873. doi:10.1016/j.rse.2010.02.022
- Montgomery RA, Chazdon RL (2001) Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82:2707-2718
- Moore ID, Grayson RB, Ladson AR (1991) Digital terrain modeling - a review of hydrological, geomorphological, and biological applications. *Hydrological Processes* 5:3-30. doi:10.1002/hyp.3360050103
- Morat P (1993) Our knowledge of the flora of New Caledonia: endemism and diversity in relation to vegetation types and substrates. *Biodiversity Letters* 1:72-81
- Morat P, Jaffré T, Tronchet F, Munzinger J, Pillon Y, Veillon JM, Chalopin M, Birnbaum P, Rigault F, Dagostini G, Tinel J, Lowry P (2012) The taxonomic reference base florical and characteristics of the native vascular flora of New Caledonia. *Adansonia* 34:179-221
- Morat P, Jaffré T, Veillon JM., MacKee HS (1981) *Végétation : carte et notice (planche 15). Atlas de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*. Paris, ORSTOM
- Moravie MA, Durand M, Houllier F (1999) Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management* 117:221-240. doi:10.1016/s0378-1127(98)00480-0
- Morel, A. (2008) Provided data from 1.0 ha line transects in Sabah, Malaysia, collected in 2008 (contact: Alexandra Morel: alexandra.morel@gmail.com).
- Morris RJ (2010) Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365:3709-3718. doi:10.1098/rstb.2010.0273
- Mugglestone MA, Renshaw E (1998) Detection of geological lineations on aerial photographs using two-dimensional spectral analysis. *Computers & Geosciences* 24:771-784. doi:10.1016/s0098-3004(98)00065-x
- Muller-Landau HC et al. (2006) Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* 9:575-588. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00904.x
- Murienne J (2009) Testing biodiversity hypotheses in New Caledonia using phylogenetics. *Journal of Biogeography* 36:1433-1434. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02143.x
- Myers N (1988) Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *Environmentalist* 8:187-208
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Nettesheim FC, de Conto T, Pereira MG, Machado DL (2015) Contribution of topography and incident solar radiation to variation of soil and plant litter at an area with heterogeneous terrain. *Revista Brasileira De Ciencia Do Solo* 39:750-762. doi:10.1590/01000683rbc20140459
- New M, Lister D, Hulme M, Makin I (2002) A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research* 21:1-25. doi:10.3354/cr021001
- Newbery DM, Campbell EJF, Lee YF, Ridsdale CE, Still MJ (1992) Primary lowland dipterocarp forest at danum valley, Sabah, Malaysia - structure, relative abundance and family composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 335:341-356. doi:10.1098/rstb.1992.0026

- Nicholls RJ, Cazenave A (2010) Sea-Level Rise and Its Impact on Coastal Zones. *Science* 328:1517-1520. doi:10.1126/science.1185782
- Nicotra AB, Chazdon RL, Iriarte SVB (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908-1926
- Niklas KJ (1996) Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites. *Annals of Botany* 78:61-66. doi:10.1006/anbo.1996.0096
- Nogueira EM, Fearnside PM, Nelson BW, Barbosa RI, Hermanus Keizer EW (2008) Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management* 256:1853-1867. doi:10.1016/j.foreco.2008.07.022
- Nurse L.A. MRF, Agard J., Briguglio L.P., Duvat-Magnan V., Pelesikoti N., Tompkins E., Webb A. (2014) Small islands. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge pp 1613-1654
- Oesker M, Dalitz, H, Günter S, Homeier J, Matezki S (2008) Spatial heterogeneity patterns - a comparison between gorges and ridges in the upper part of an evergreen lower montane forest. In: *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*. Springer, Berlin
- Olagoke A et al. (2016) Extended biomass allometric equations for large mangrove trees from terrestrial LiDAR data. *Trees-Structure and Function* 30:935-947. doi:10.1007/s00468-015-1334-9
- Oosterhoorn M, Kappelle M (2000) Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126:291-307. doi:10.1016/s0378-1127(99)00101-2
- Osunkoya OO, Omar-Ali K, Amit N, Dayan J, Daud DS, Sheng TK (2007) Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany* 94:1951-1962. doi:10.3732/ajb.94.12.1951
- Palace M, Keller M, Asner GP, Hagen S, Braswell B (2008) Amazon forest structure from IKONOS satellite data and the automated characterization of forest canopy properties. *Biotropica* 40:141-150. doi:10.1111/J.1744-7429.2007.00353.x
- Palace MW, Sullivan FB, Ducey MJ, Treuhaft RN, Herrick C, Shimbo JZ, Mota-E-Silva J (2015) Estimating forest structure in a tropical forest using field measurements, a synthetic model and discrete return lidar data. *Remote Sensing of Environment* 161:1-11. doi:10.1016/j.rse.2015.01.020
- Pan Y et al. (2011) A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333:988-993. doi:10.1126/science.1201609
- Pan Y, Birdsey RA, Phillips OL, Jackson RB (2013) The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. In: Futuyama DJ (ed) *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 44, vol 44. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. pp 593. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914
- Paoli GD, Curran LM, Slik JWF (2008) Soil nutrients affect spatial patterns of aboveground biomass and emergent tree density in southwestern Borneo. *Oecologia* 155:287-299. doi:10.1007/s00442-007-0906-9
- Parmesan C (1996) Climate and species' range. *Nature* 382:765-766. doi:10.1038/382765a0
- Pascal M, De Forges BR, Le Guyader H, Simberloff D (2008) Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. *Conservation Biology* 22:498-499. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.00889.x

- Pascarella JB, Aide TM, Zimmerman JK (2004) Short-term response of secondary forests to hurricane disturbance in Puerto Rico, USA. *Forest Ecology and Management* 199:379-393. doi:10.1016/j.foreco.2004.05.041
- Patenaude G, Milne R, Dawson TP (2005) Synthesis of remote sensing approaches for forest carbon estimation: reporting to the Kyoto Protocol *Environmental Science & Policy* 8:161-178 doi:10.1016/j.envsci.2004.12.010
- Pattison RR, Goldstein G, Ares A (1998) Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia* 117:449-459. doi:10.1007/s004420050680
- Peacock J, Baker TR, Lewis SL, Lopez-Gonzalez G, Phillips OL (2007) The RAINFOR database: monitoring forest biomass and dynamics. *Journal of Vegetation Science* 18:535-542. doi:10.1111/j.1654-1103.2007.tb02568.x
- Pelletier B. (2006) *Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New*
- Percival DB, Walden AT (1993) *Spectral Analysis for Physical Applications*. Cambridge University Press
- Perez-Harguindeguy N et al. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. doi:10.1071/bt12225
- Perry GLW, Enright NJ (2002a) Humans, fire and landscape pattern: understanding a maquis-forest complex, Mont Do, New Caledonia, using a spatial 'state-and-transition' model. *Journal of Biogeography* 29:1143-58
- Perry GLW, Enright NJ (2002b) Spatial modelling of landscape composition and pattern in a maquis-forest complex, Mont Do, New Caledonia. *Ecological Modelling* 152:279-302.
- Perry GLW, Enright NJ, Jaffre T (2001) Spatial modelling of landscape-scale vegetation dynamics, Mont Do, New Caledonia. *South African Journal of Science* 97:501-509
- Phillips OL et al. (1998) Changes in the carbon balance of tropical forests: Evidence from long-term plots. *Science* 282:439-442. doi:10.1126/science.282.5388.439
- Phillips OL et al. (2004) Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359:381-407. doi:10.1098/rstb.2003.1438
- Phillips OL, Baker TR, Brienen R, Feldpausch TR (2010) T. RAINFOR field manual for plot establishment and remeasurement. t. <http://www.rainfor.org/upload/>
- Picard N, Magnussen S, Banak LN, Namkossere S, Yalibanda Y (2010) Permanent sample plots for natural tropical forests: A rationale with special emphasis on Central Africa. *Environmental Monitoring and Assessment* 164:279-295. doi:10.1007/s10661-009-0892-y
- Picard N, Rutishauser E, Ploton P, Ngomanda A, Henry M (2015) Should tree biomass allometry be restricted to power models? *Forest Ecology and Management* 353:156-163. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.035
- Pillon Y (2008) "Biodiversité, origine et évolution des Cunoniaceae: implications pour la conservation de la flore de Nouvelle-Calédonie". Thèse. Université de la Nouvelle-Calédonie
- Ploton P et al. (2016) Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences* 13:1571-1585. doi:10.5194/bg-13-1571-2016
- Ploton P, Péliissier R, Proisy C, Flavenot T, Barbier N, Rai S, Coueron P (2012) Assessing aboveground tropical forest biomass using Google Earth canopy images. *Ecological Applications* 22:993-1003
- Poorter L et al. (2016) Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature advance online publication*. doi:10.1038/nature16512

- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Woll H (2003) Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84:602-608. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0602:aorfts]2.0.co;2
- Poorter L, Bongers L, Bongers F (2006) Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups *Ecology* 87:1289-1301. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1289:aomtst]2.0.co;2
- Potts MD, Ashton PS, Kaufman LS, Plotkin JB (2002) Habitat patterns in tropical rain forests: A comparison of 105 plots in Northwest Borneo. *Ecology* 83:2782-2797. doi:10.2307/3072015
- Poulsen AD (1996) Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rainforest in north-west Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 12:177-190
- Pouteau R, Meyer JY, Stoll B (2011a) A SVM-based model for predicting distribution of the invasive tree *Miconia calvescens* in tropical rainforests. *Ecological Modelling* 222:2631-2641. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.04.030
- Pouteau R, Rambal S, Ratte JP, Goge F, Joffre R, Winkel T (2011b) Downscaling MODIS-derived maps using GIS and boosted regression trees: The case of frost occurrence over the arid Andean highlands of Bolivia. *Remote Sensing of Environment* 115:117-129. doi:10.1016/j.rse.2010.08.011
- Price K (2011) Effects of watershed topography, soils, land use, and climate on baseflow hydrology in humid regions: A review. *Progress in Physical Geography* 35:465-492. doi:10.1177/0309133311402714
- Proctor J, Anderson JM, Chai P, Vallack HW (1983) Ecological-studies in 4 contrasting lowland rain forests in Gunung-Mulu-National-Park, Sarawak. Forest environment, structure and floristics. *Journal of Ecology* 71:237-260
- Proisy C, Coueron P, Fromard F (2007) Predicting and mapping mangrove biomass from canopy grain analysis using Fourier-based textural ordination of IKONOS images. *Remote Sensing of Environment* 109:379-392. doi:10.1016/j.rse.2007.01.009
- Putz FE, Parker GG, Archibald RM (1984) Mechanical abrasion and intercrown spacing. *American Midland Naturalist* 112:24-28. doi:10.2307/2425452
- Quantum GIS Development Team (2014). Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Raich JW, Russell AE, Vitousek PM (1997) Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawai'i. *Ecology* 78:707-721
- Rajkumar M, Parthasarathy N (2008) Tree Diversity and Structure of Andaman Giant Evergreen Forests, India *Taiwania* 53:356-368
- Ranta P, Blom T, Niemela J, Joensuu E, Siitonen M (1998) The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7:385-403. doi:10.1023/a:1008885813543
- Rasingam L, Parthasarathy N (2009) Tree species diversity and population structure across major forest formations and disturbance categories in Little Andaman Island, India. *Tropical Ecology* 50:89-102
- Read J, Evans R, Sanson GD, Kerr S, Jaffre T (2011) Wood properties and trunk allometry of co-occurring rainforest canopy trees in a cyclone-prone environment. *American Journal of Botany* 98:1762-1772. doi:10.3732/ajb.1100080
- Read JM, Clark DB, Venticinque EM, Moreira MP (2003) Application of merged 1-m and 4-m resolution satellite data to research and management in tropical forests. *Journal of Applied Ecology* 40:592-600. doi:10.1046/j.1365-2664.2003.00814.x

- Rejou-Mechain M et al. (2014) Local spatial structure of forest biomass and its consequences for remote sensing of carbon stocks. *Biogeosciences* 11:6827-6840. doi:10.5194/bg-11-6827-2014
- Renshaw E, Ford ED (1984) The description of spatial pattern using two-dimensional spectral-analysis. *Vegetatio* 56:75-85
- Rhoades C (1995) Seasonal pattern of nitrogen mineralization and soil-moisture beneath *Faidherbia-albida* (syn *Acacia-albida*) in central Malawi. *Agroforestry Systems* 29:133-145. doi:10.1007/bf00704882
- Rice AH et al. (2004) Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. *Ecological Applications* 14:S55-S71. doi:10.1890/02-6006
- Rice AH et al. (2004) Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. *Ecological Applications* 14:S55-S71. doi:10.1890/02-6006
- Richards PW (1996) *The tropical rain forest*. Second Edition edn. Cambridge University Press, Cambridge
- Richards PW (1996) *The tropical rain forest*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge
- Ridolfi L, D'Odorico P, Porporato A, Rodriguez-Iturbe I (2003) Stochastic soil moisture dynamics along a hillslope. *Journal of Hydrology* 272:264-275. doi:10.1016/s0022-1694(02)00270-6
- Riera B, Puig H, Lescure J-P (1990). *La dynamique de la forêt naturelle*. Bois et forêts des tropiques 219:69-78
- Rigg LS, Enright NJ, Perry GLW, Miller BP (2002) The role of cloud combing and shading by isolated trees in the succession from maquis to rain forest in New Caledonia. *Biotropica* 34:199-210
- Ripley BD (1981) *Spatial statistics*. John Wiley, Hoboken, New Jersey, USA
- Robert A, Moravie MA (2003) Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. *Journal of Tropical Ecology* 19:697-707. doi:10.1017/s0266467403006096
- Rodriguez-Iturbe I (2000) Ecohydrology: A hydrologic perspective of climate-soil-vegetation dynamics. *Water Resources Research* 36:3-9. doi:10.1029/1999wr900210
- Rubin BD, Manion PD, Faber-Langendoen D (2006) Diameter distributions and structural sustainability in forests. *Forest Ecology and Management* 222:427-438. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.049
- Rubin BD, Manion PD, Faber-Langendoen D (2006) Diameter distributions and structural sustainability in forests. *Forest Ecology and Management* 222:427-438. doi:10.1016/j.foreco.2005.10.049
- Saatchi S, Malhi Y, Zutta BR et al. (2009) Mapping landscape scale variations of forest structure, biomass, and productivity in Amazonia. *Biogeosciences Discussions*, 6:5461-5505.
- Saatchi SS et al. (2011) Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:9899-9904. doi:10.1073/pnas.1019576108
- Saatchi SS, Houghton RA, Alvala RCDS, Soares JV, Yu Y (2007) Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* 13:816-837. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01323.x
- Sabatier D, Grimaldi M, Prevost MF, 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. doi:10.1023/a:1009775025850
- Saldarriaga JG, West DC, Tharp ML, Uhl C (1988) Long-term chronosequence of forest succession in the upper rio negro of colombia and venezuela. *Journal of Ecology* 76:938-958. doi:10.2307/2260625

- Sales MH, Souza CM, Kyriakidis PC, Roberts DA, Vidal E (2007) Improving spatial distribution estimation of forest biomass with geostatistics: A case study for Rondonia, Brazil. *Ecological Modelling* 205:221-230. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.02.033
- Salinas N et al. (2011) The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytologist* 189:967-977. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03521.x
- Santos BA, Peres CA, Oliveira MA, Grillo A, Alves-Costa CP, Tabarelli M (2008) Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141:249-260. doi:10.1016/j.biocon.2007.09.018
- Sarlin P (1954) Bois et forêts de la Nouvelle-Calédonie. (ed C. t. f. tropical). Centre technique forestier tropical, Nogent-sur-Marne
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation - a review. *Conservation Biology* 5:18-32. doi:10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x
- Sax DF, Gaines SD (2008) Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:11490-11497. doi:10.1073/pnas.0802290105
- Schaetzl RJ, Anderson S (2005) *Soils: Genesis and Geomorphology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Schliemann SA, Bockheim JG (2011) Methods for studying treefall gaps: A review. *Forest Ecology and Management* 261:1143-1151. doi:10.1016/j.foreco.2011.01.011
- Schmid M (1979) Les écosystèmes forestiers mélanésiens (Nouvelle Calédonie, Nouvelles-Hébrides, Fidji et îles Salomon). Dans: *Ecosystèmes forestiers tropicaux*. UNESCO, Paris
- Schuur EAG, Matson PA (2001) Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128:431-442. doi:10.1007/s004420100671
- Sebert H (1874) Notice sur les bois de la Nouvelle-Calédonie, suivi de considérations générales sur les propriétés mécaniques des bois et sur les procédés employés pour les mesurer. Arthus Bertrand, Paris
- Seibert J, Stendahl J, Sorensen R (2007) Topographical influences on soil properties in boreal forests. *Geoderma* 141:139-148. doi:10.1016/j.geoderma.2007.05.013
- Sheil D, Kartawinata K, Samsudin I, Priyadi H, Afriastini JJ (2010) The lowland forest tree community in Malinau, Kalimantan (Indonesian Borneo): results from a one-hectare plot. *Plant Ecology & Diversity* 3:59-66. doi:10.1080/17550874.2010.484840
- Shimizu Y, Tabata H (1991) Forest structure, composition, and distribution on a Pacific Island, with reference to ecological release and speciation. *Pacific Science* 45:28-49
- Shugart HH (1984) *A theory of Forest Dynamics*. Springer-Verlag, New York
- Shugart HH, Hopkins, M.S., Burgess, I.P., & Mortlock, A.T. (1980) Development of a succession model for subtropical rain forest and its application to assess the effects of timber harvest at Wiangaree State Forest, New South Wales. *Journal of Environmental Management* 11:243-265
- Shugart HH, Saatchi S, Hall FG (2010) Importance of structure and its measurement in quantifying function of forest ecosystems. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 115. doi:10.1029/2009jg000993
- Silman M. R (2001) Provided biomass plot data over lowland terra firme and floodplain forests of Peru, Colombia, and Ecuador in 2001. <http://www.wfu.edu/academics/biology/faculty/silman.htm>
- Silverio DV, Brando PM, Balch JK, Putz FE, Nepstad DC, Oliveira-Santos C, Bustamante MMC (2013) Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of a neotropical

- forest by native cerrado and exotic pasture grasses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 368. doi:10.1098/rstb.2012.0427
- Singh M, Evans D, Friess DA, Tan BS, Nin CS (2015) Mapping Above-Ground Biomass in a Tropical Forest in Cambodia Using Canopy Textures Derived from Google Earth. *Remote Sensing* 7:5057-5076. doi:10.3390/rs70505057
- Singh M, Malhi Y, Bhagwat S (2014) Biomass estimation of mixed forest landscape using a Fourier transform texture-based approach on very-high-resolution optical satellite imagery. *International Journal of Remote Sensing* 35:3331-3349. doi:10.1080/01431161.2014.903441
- Sist P, Mazzei L, Blanc L, Rutishauser E (2014) Large trees as key elements of carbon storage and dynamics after selective logging in the Eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 318:103-109. doi:10.1016/j.foreco.2014.01.005
- Sist P, Saridan A (1999) Stand structure and floristic composition of a primary lowland dipterocarp forest in East Kalimantan. *Journal of Tropical Forest Science* 11:704-722
- Sitch S et al. (2003) Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology* 9:161-185. doi:10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x
- Slik JWF et al. (2010) Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 19:50-60. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00489.x
- Slik JWF et al. (2013) Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography* 22:1261-1271. doi:10.1111/geb.12092
- Small A, Martin TG, Kitching RL, Wong KM (2004) Contribution of tree species to the biodiversity of a 1 ha Old World rainforest in Brunei, Borneo. *Biodiversity and Conservation* 13:2067-2088. doi:10.1023/B:BIOC.0000040001.72686.e8
- Soethe N, Lehmann J, Engels C (2008) Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 24:397-406. doi:10.1017/s026646740800504x
- Sokal RR, Rohlf FJ (1981) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 2nd ed. W. H. Freeman. San Francisco, California, USA
- Sokal RR, Rohlf FJ (2012) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Co, New York
- Solomon D et al. (2007) Long-term impacts of anthropogenic perturbations on dynamics and speciation of organic carbon in tropical forest and subtropical grassland ecosystems. *Global Change Biology* 13:511-530. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01304.x
- Soltis DE et al. (2000) Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133:381-461. doi:10.1006/bojl.2000.0380
- Song CH, Woodcock CE, Li XW (2002) The spectral/temporal manifestation of forest succession in optical imagery - The potential of multitemporal imagery. *Remote Sensing of Environment* 82:285-302. doi:10.1016/s0034-4257(02)00046-9
- Soubeyran Y, Meyer JY, Lebouvier M, De Thoisy B, Lavergne C, Urtizberea F, Kirchner F (2015) Dealing with invasive alien species in the French overseas territories: results and benefits of a 7-year Initiative. *Biological Invasions* 17:545-554. doi:10.1007/s10530-014-0766-2
- Spies TA (1998) Forest structure: A key to the ecosystem. *Northwest Science* 72:34-39
- Stark SC et al. (2012) Amazon forest carbon dynamics predicted by profiles of canopy leaf area and light environment. *Ecology Letters* 15:1406-1414. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01864.x
- Stephens BB et al. (2007) Weak northern and strong tropical land carbon uptake from vertical profiles of atmospheric CO₂. *Science* 316:1732-1735. doi:10.1126/science.1137004

- Sterck FJ, Bongers F (2001) Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* 89:1-13
- Stevenson J (2004) A late-Holocene record of human impact from the southwest coast of New Caledonia. *Holocene* 14:888-98
- Strasberg D (1996) Diversity, size composition and spatial aggregation among trees on a 1-ha rain forest plot at La Reunion. *Biodiversity and Conservation* 5:825-840. doi:10.1007/bf00054737
- Sukardjo S, Hagihara A, Yamakura T, Ogawa H (1990) Floristic composition of a tropical rain forest in Indonesian Borneo. *Bull Nagoya University For* 10:1-44
- Sun I-F, Hsieh C-F (2004) Nanjenshan Forest Dynamics Plot, Taiwan. In: Losos E. C., Leigh L., Giles E. (eds), *Tropical forest diversity and dynamism: Findings from a large-scale plot network*. Chicago University Press, Chicago, pp. 585-598
- Swenson NG, Enquist BJ (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94:451-459. doi:10.3732/ajb.94.3.451
- Synthesis. (ed I. Press), Washington, DC
- Takyu M, Aiba SI, Kitayama K (2002) Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 159:35-49. doi:10.1023/a:1015512400074
- Takyu M, Kubota Y, Aiba S, Seino T, Nishimura T (2005) Pattern of changes in species diversity, structure and dynamics of forest ecosystems along latitudinal gradients in East Asia. *Ecological Research* 20:287-296. doi:10.1007/s11284-005-0044-y
- Tanner EVJ (1980a) Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forests in Jamaica. *Journal of Ecology* 68:573-588. doi:10.2307/2259423
- Tanner EVJ (1980b) Litterfall in montane rain forests of Jamaica and its relation to climate. *Journal of Ecology* 68:833-848. doi:10.2307/2259459
- Tanner EVJ, Vitousek PM, Cuevas E (1998) Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79:10-22
- Tansley AG (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307. doi:10.2307/1930070
- Taubert F, Jahn MW, Dobner H-J, Wiegand T, Huth A (2015) The structure of tropical forests and sphere packings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:15125-15129
- Taylor S, Kumar L (2016) Global climate change impacts on Pacific islands terrestrial biodiversity: a review. *Tropical Conservation Science* 9:203-223
- Telewski FW (1995) Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In: *Wind and Trees*. Cambridge University Press, Cambridge
- Temesgen Ter Steege H et al. (2003) A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12:2255-2277. doi:10.1023/a:1024593414624
- Terborgh J (1971) Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabama, Peru. *Ecology* 52: 23-40
- Thenkabail PS, Enclona EA, Ashton MS, Van der Meer B (2004) Accuracy assessments of hyperspectral waveband performance for vegetation analysis applications. *Remote Sensing of Environment* 91:354-376. doi:10.1016/j.rse.2004.03.013
- Thomas SC (1996) Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83:1570-1570

- Thomas SC, Martin AR, Mycroft EE (2015) Tropical trees in a wind-exposed island ecosystem: height-diameter allometry and size at onset of maturity. *Journal of Ecology* 103:594-605. doi:10.1111/1365-2745.12378
- Tromp-van Meerveld HJ, McDonnell JJ (2006) On the interrelations between topography, soil depth, soil moisture, transpiration rates and species distribution at the hillslope scale. *Advances in Water Resources* 29:293-310. doi:10.1016/j.advwatres.2005.02.016
- Turner IM, Corlett RT (1996) The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution* 11:330-333. doi:10.1016/0169-5347(96)10046-x
- Turton SM, Siegenthaler DT (2004) Immediate impacts of a severe tropical cyclone on the microclimate of a rain-forest canopy in north-east Australia. *Journal of Tropical Ecology* 20:583-586. doi:10.1017/s0266467404001622
- Unger M, Homeier J, Leuschner C (2012) Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. *Oecologia* 170:263-274. doi:10.1007/s00442-012-2295-y
- Unger M, Homeier J, Leuschner C (2013) Relationships among leaf area index, below-canopy light availability and tree diversity along a transect from tropical lowland to montane forests in NE Ecuador. *Tropical Ecology* 54:33-45
- Van der Werf GR et al. (2009) CO₂ emissions from forest loss *Nature Geoscience* 2:737-738 doi:10.1038/ngeo671
- Veillon J-M (1980) Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre *Araucaria*. *Candollea* 35:609-640.
- Vincent G, Molino JF, Marescot L, Barkaoui K, Sabatier D, Freycon V, Roelens JB (2011) The relative importance of dispersal limitation and habitat preference in shaping spatial distribution of saplings in a tropical moist forest: a case study along a combination of hydromorphic and canopy disturbance gradients. *Annals of Forest Science* 68:357-370. doi:10.1007/s13595-011-0024-z
- Vira B, Wildburger C, Mansourian S (2015) *Forests, Trees and Landscapes for Food Security and Nutrition: A Global Assessment Report*. International Union of Forest Research Organizations (IUFRO), Vienna
- Virot R (1951) Associations végétales de la Nouvelle-Calédonie et leur protection. *Journal de la Société des océanistes* 7:263-269
- Virot R (1956) La végétation canaque. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Botanique* 7: 1-400
- Vitousek PM, Denslow JS (1986) Nitrogen and Phosphorus Availability in Treefall Gaps of a Lowland Tropical Rainforest *Journal of Ecology* 74:1167-1178
- Vitousek PM, Field CB, Matson PA (1990) Variation in foliar delta-c-13 in Hawaiian metrosideros-polymorpha - a case of internal resistance. *Oecologia* 84:362-370
- Wagner F et al. (2014) Pan-Tropical Analysis of Climate Effects on Seasonal Tree Growth. *PLoS ONE* 9. doi:10.1371/journal.pone.0092337
- Walker LR (1991) Tree damage and recovery from hurricane Hugo in Luquillo experimental forest, Puerto-Rico. *Biotropica* 23:379-385. doi:10.2307/2388255
- Wang H, Hall CAS (2004) Modeling the effects of Hurricane Hugo on spatial and temporal variation in primary productivity and soil carbon and nitrogen in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Plant and Soil* 263:69-84. doi:10.1023/B:PLSO.0000047719.44971.dd
- Webb EL, Fa'aumu S (1999) Diversity and structure of tropical rain forest of Tutuila, American Samoa: effects of site age and substrate. *Plant Ecology* 144:257-274

- Webb EL, Stanfield BJ, Jensen ML (1999) Effects of topography on rainforest tree community structure and diversity in American Samoa, and implications for frugivore and nectarivore populations. *Journal of Biogeography* 26:887-897. doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00326.x
- Webb EL, Van de Bult M, Chutipong W, Kabir ME (2006) Composition and structure of lowland rain-forest tree communities on Ta'u, American Samoa. *Pacific Science* 60:333-354. doi:10.1353/psc.2006.0019
- Weiblen GD (1998) Composition and structure of a one hectare forest plot in the Crater Mountain Wildlife Management area, Papua New Guinea. *Science in New Guinea* 24:23-32
- Weiner J (1990) Asymmetric competition in plant-populations. *Trends in Ecology & Evolution* 5:360-364. doi:10.1016/0169-5347(90)90095-u
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400:664-667
- West GB, Enquist BJ, Brown JH (2009) A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:7040-7045. doi:10.1073/pnas.0812294106
- Western AW, Grayson RB, Bloschl G, Willgoose GR, McMahon TA (1999) Observed spatial organization of soil moisture and its relation to terrain indices. *Water Resources Research* 35:797-810. doi:10.1029/1998wr900065
- Whan K et al. (2014) Trends and variability of temperature extremes in the tropical Western Pacific. *International Journal of Climatology* 34:2585-2603. doi:10.1002/joc.3861
- White L (2005) Provided plot data in Gabon along three 50 m x 5000 m transect in Lope National Park in Central Gabon collected in 2005 (Contact: Lee White: lwhite@uuplus.net).
- Whitmore TC (1989) Canopy gaps and the 2 major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538. doi:10.2307/1940195
- Whitmore TC (1990) *An introduction to tropical rainforests*. Clarendon, UK: Oxford University Press, Oxford
- Whitmore TC (1990) *An introduction to tropical rainforests*. Clarendon, UK: Oxford University Press, Oxford
- Wilcke W, Oelmann Y, Schmitt A, Valarezo C, Zech W, Horneier J (2008) Soil properties and tree growth along an altitudinal transect in Ecuadorian tropical montane forest. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* 171:220-230. doi:10.1002/jpln.200625210
- Williams-Linera G, Dominguez-Gastelu V, Garcia-Zurita ME (1998) Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12:1091-1102. doi:10.1046/j.1523-1739.1998.97262.x
- Wilson JP, Gallant JC (2000) *Terrain analysis: principles and applications*. John Wiley & Sons, New York
- Wirmann D, Semah AM, Chacornac-Rault M (2006) Late Holocene paleoenvironment in northern New Caledonia, southwestern Pacific, from a multiproxy analysis of lake sediments. *Quaternary Research* 66:213
- Wirth, R., B. Weber, and R. J. Ryel. 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 22:235-244.
- Wolf K, Veldkamp E, Homeier J, Martinson GO (2011) Nitrogen availability links forest productivity, soil nitrous oxide and nitric oxide fluxes of a tropical montane forest in southern Ecuador. *Global Biogeochemical Cycles* 25. doi:10.1029/2010gb003876
- Woodhouse IH, Mitchard ETA, Brolly M, Maniatis D, Ryan CM (2012) Radar backscatter is not a 'direct measure' of forest biomass. *Nature Clim Change* 2:556-557

- Wright DD, Jessen JH, Burke P, de Silva Garza HG (1997) Tree and Liana Enumeration and Diversity on a One-Hectare Plot in Papua New Guinea. *Biotropica* 29:250-260
- Wright SJ (2005) Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20:553-560. doi:10.1016/j.tree.2005.07.009
- Wright SJ (2010) The future of tropical forests. In: Ostfeld RS, Schlesinger WH (eds) *Year in Ecology and Conservation Biology 2010*, vol 1195. *Annals of the New York Academy of Sciences*. doi:10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x
- Wright SJ (2013) The carbon sink in intact tropical forests. *Global Change Biology* 19:337-339. doi:10.1111/gcb.12052
- Wright SJ, Muller-Landau HC (2006) The future of tropical forest species. *Biotropica* 38:287-301.
- Wulder MA, LeDrew EF, Franklin SE, Lavigne MB (1998) Aerial image texture information in the estimation of northern deciduous and mixed wood forest leaf area index (LAI). *Remote Sensing of Environment* 64:64-76. doi:10.1016/s0034-4257(97)00169-7
- Yamada I (1975) *Forest Ecological Studies of the Montane Forest of Mt. Pangrango, West Java*. *South East Asian Studies* 13:402-426
- Yamada T, Ngakan OP, Suzuki E (2005) Differences in growth trajectory and strategy of two sympatric congeneric species in an Indonesian floodplain forest. *American Journal of Botany* 92:45-52. doi:10.3732/ajb.92.1.45
- Yao AW, Chiang JM, McEwan R, Lin TC (2015) The effect of typhoon-related defoliation on the ecology of gap dynamics in a subtropical rain forest of Taiwan. *Journal of Vegetation Science* 26:145-154. doi:10.1111/jvs.12217
- Yin XW (2000) Surface wind speed over land: A global view. *Journal of Applied Meteorology* 39:1861-1865. doi:10.1175/1520-0450(2000)039<1861:swsola>2.0.co;2
- Zhang S-B, Slik JWF, Zhang J-L, Cao K-F (2011) Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography* 20:241-250. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00582.x
- Zhou J et al. (2010) Tree crown detection in high resolution optical and LiDAR images of tropical forest. *Remote Sensing for Agriculture, Ecosystems, and Hydrology* Xii 7824. doi:10.1117/12.865068
- Zhou J et al. (2013) Mapping local density of young Eucalyptus plantations by individual tree detection in high spatial resolution satellite images. *Forest Ecology and Management* 301:129-141. doi:10.1016/j.foreco.2012.10.007
- Zolkos SG, Goetz SJ, Dubayah R (2013) A meta-analysis of terrestrial aboveground biomass estimation using lidar remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 128:289-298. doi:10.1016/j.rse.2012.10.017

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 : Descriptif des paramètres d'acquisition des images satellitaires Pléiades	33
Tableau 2.2 : Définition et contenu des inventaires réalisés dans les 23 parcelles d'1 ha	36
Tableau 2.3 : Caractérisation du jeu de données des densités de bois	40
Tableau 2.4 : Variables environnementales utilisées pour expliquer la variabilité structurale au sein des parcelles d'1 ha de l'ensemble " hétérogène "	45
Tableau 3.1 : Le nombre de familles, de genres et d'espèces d'arbres, ainsi que l'indice de diversité de Shannon et l'indice d'équitabilité de la distribution des abondances des espèces dans les neuf parcelles d'1 ha	61
Tableau 3.2 : Densité de tiges par forme de croissance dans les 23 parcelles d'1 ha	62
Tableau 3.3 : Densité de tiges par hectare : total, total des tiges mortes et vivantes, dont le DBH ≤ 20 cm et dont le DBH ≥ 40 cm, pour les 23 parcelles d'1 ha	65
Tableau 3.4 : Données des DBH moyens, maximum et de leur coefficient de variation dans les 23 parcelles d'1 ha	66
Tableau 3.5 : Statistiques d'évaluation des modèles linéaires de corrélation entre les paramètres structuraux	67
Tableau 3.6 : Rapport entre le nombre de tiges mortes et le nombre de tiges vivantes pour des classes de DBH comprises entre 10 et 110 cm	69
Tableau 3.7 : Données des aires basales et des biomasses aériennes totales pour l'ensemble des arbres (≥ 10 cm) et pour les gros arbres (≥ 40 cm), et hauteur moyenne de la canopée	71
Tableau 4.1 : Superficies des zones d'études de chaque site, délimitées par l'emprise de l'image satellitaire	127
Tableau 4.2 : Caractéristiques des 23 parcelles inventoriées: biomasse aérienne, les indices de texture des imagerie de la canopée correspondant à ces parcelles, et la classe de texture à laquelle elles appartiennent	133
Tableau 4.3 : Paramètres des modèles de prédiction des paramètres structuraux	137
Tableau 4.4 : Comparaison des valeurs des paramètres structuraux prédits des 6 parcelles des sites dans les emprises des images Pléiades, par les modèles 2 et 3	139
Tableau 4.5 : Paramètres des modèles sélectionnés pour la prédiction des paramètres structuraux	140
Tableau 4.6 : Prédiction des paramètres structuraux des parcelles d'1 ha situées sur des images Pléiades à partir des modèles calibrés sur les parcelles du site de Forêt Plate	144
Tableau 4.7 : Bilan des valeurs de biomasse aérienne par site et par classe de texture	145
Tableau 5.1 : Description des gammes de valeurs des 6 variables environnementales et topographiques utilisées pour expliquer la variabilité des indices de texture sur les 8 images satellitaires étudiées	166
Tableau 5.2 : Bornes des classes utilisées pour l'affichage de chaque variable environnementale ou topographique sur l'ACP des spectres de Fourier	168
Tableau 5.3 : Descriptions des variables environnementales et topographiques qui caractérisent la zone d'étude utilisée pour tester l'effet du CTI et de la pente sur les gradients de texture PC1 et PC2	170

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 : Localisation géographique de la Nouvelle-Calédonie et présentation de l'archipel	11
Figure 1.2 : Carte de la répartition des substrats en Nouvelle-Calédonie	12
Figure 1.3 : Carte de la végétation de la Nouvelle-Calédonie	15
Figure 1.4 : Cartographie des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie et cartographie des forêts denses humides de la Province Nord	20
Figure 2.1 : Localisation des sites d'étude	29
Figure 2.2 : Distribution des parcelles du réseau NC-PIPPN	31
Figure 2.3 : Texture de la canopée des parcelles du site de Forêt Plate	37
Figure 2.4 : Exemple de cartographie des arbres sur une parcelle d'1 ha	39
Figure 2.5 : Procédure de mesure de l'aire d'une couronne	42
Figure 2.6 : Gammes de variation des variables environnementales	46
Figure 3.1 : Distribution diamétrique de la végétation dans les parcelles d'1 ha	64
Figure 3.2 : Relation entre le coefficient de variation des DBH et le nombre de tiges avec DBH ≥ 40 cm	67
Figure 3.3 : Relation entre le nombre de tiges mortes et le nombre de tiges avec DBH ≤ 20 cm	68
Figure 3.4 : Nombre de tiges, aire basale, hauteur moyenne de canopée et biomasse aérienne des parcelles d'1 ha	70
Figure 3.5 : Indices d'équitabilité sur les classes d'aire basale dans les parcelles d'1 ha	71
Figure 3.6 : Pourcentage d'aire basale représenté par les figuiers étrangleurs épiphytes dans les parcelles d'1 ha	72
Figure 3.7 : Relation entre l'aire basale et le nombre de tiges avec DBH ≥ 40 cm	73
Figure 3.8 : Relation entre la biomasse aérienne et le nombre de tiges avec DBH ≥ 40 cm	74
Figure 3.9 : Relation entre la hauteur moyenne de canopée et le nombre tiges avec DBH ≥ 40 cm	74
Figure 3.10 : Stratification verticale des parcelles d'1 ha	75
Figure 3.11 : Relation entre le pourcentage de tiges de sous-bois et la hauteur de canopée	76
Figure 3.12 : Relation entre le pourcentage de tiges de canopée et le nombre de tiges avec DBH ≥ 40 cm	76
Figure 3.13 : Relation entre le nombre de tiges et le nombre de tiges avec DBH ≤ 20 cm	76
Figure 3.14 : Densité de tiges et aire basale des parcelles de 0.04 ha	78
Figure 3.15 : Corrélation entre l'aire basale et le DBH du plus gros arbre des parcelles	78
Figure 3.16 : Variation du coefficient de variation du nombre de tiges et de l'aire basale par hectare en fonction de la taille des parcelles	79
Figure 3.17 : Influence des précipitations moyennes annuelles sur le nombre de tiges et de petites tiges par hectare, le DBH moyen et la hauteur moyenne de la canopée, la biomasse aérienne et le nombre de tiges mortes pour neuf parcelles d'1 ha	80
Figure 3.18 : Influence de l'altitude sur l'aire basale des parcelles	82
Figure 3.19 : Relation entre l'aire basale et le nombre de tiges par hectare pour 13 îles d'Océanie et d'Asie	83
Figure 3.20 : Hauteur moyenne de la canopée pour sept îles d'Océanie et d'Asie	84
Figure 3.21 : Relation entre l'aire basale et le nombre de tiges par hectare pour huit grandes régions continentales et des îles d'Océanie	85
Figure 3.22 : Relation allométrique DBH-H	85

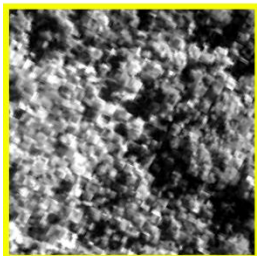
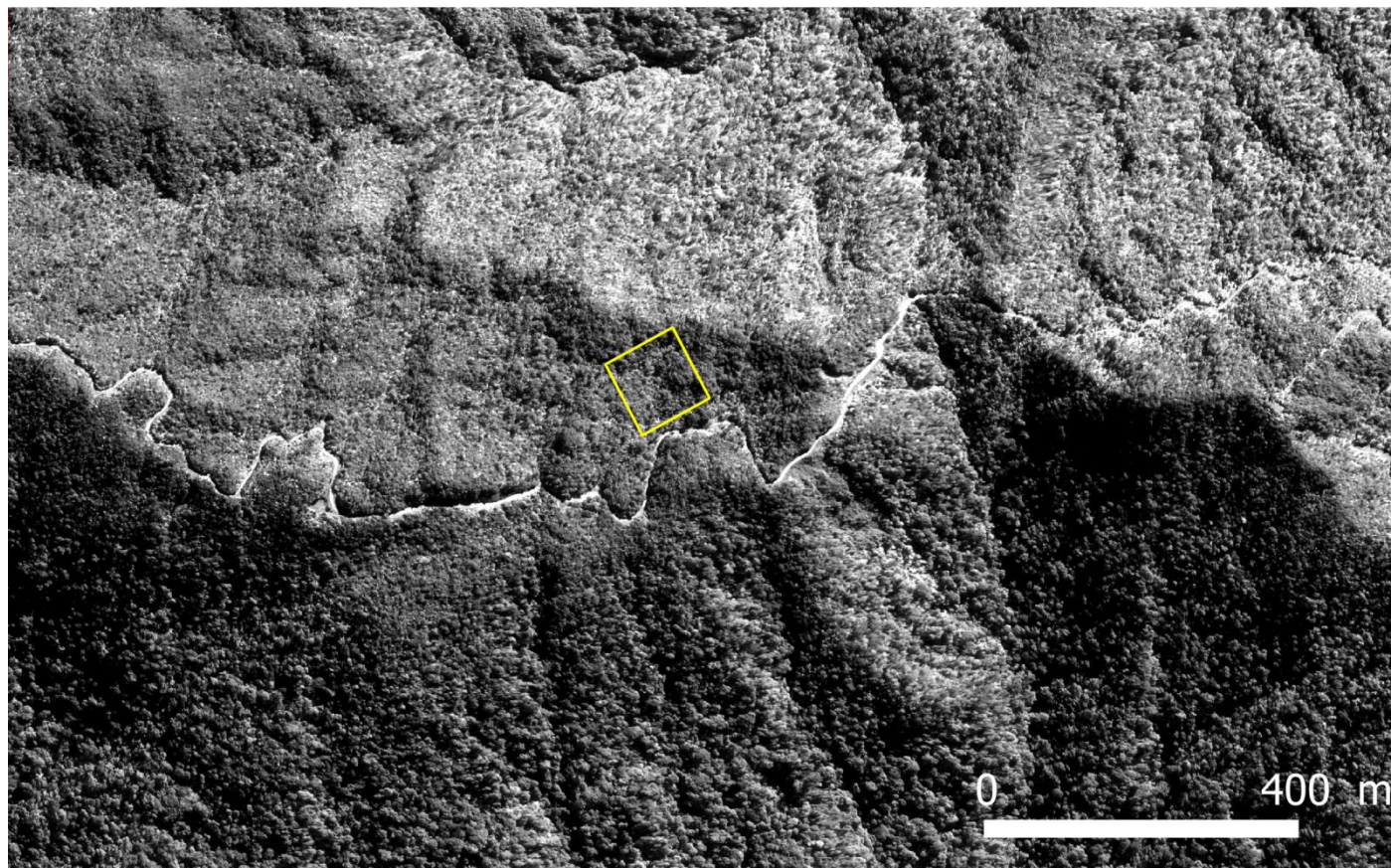
Figure 3.23 : Biomasse aérienne des forêts tropicales humides de sept pays	86
Figure 4.1 : Flux des opérations de l'application de la méthode FOTO sur les images Pléiades THR	104
Figure 4.2 : Illustration des effets de bord résultants de l'application de la méthode FOTO	105
Figure 4.3 : Description du flux d'opérations de l'analyse de la texture des huit images Pléiades	108
Figure 4.4 : Zoom sur l'image Pléiades nommée La Guen, illustrant les résultats cartographiques des différentes étapes de traitement	109
Figure 4.5 : Résultats synoptiques de l'ACP sur les spectres-r de Fourier pour la classification en six classes de texture	116
Figure 4.6 Illustration d'images caractérisées par une texture lisse ou marquée par une macro-hétérogénéité	118
Figure 4.7 : Cartes de la texture de la canopée obtenues par codage des scores des images sur les trois premiers axes de l'ACP	119
Figure 4.8 : Sélection du nombre de classes à partir de la largeur moyenne de la silhouette pour chaque nombre de classes	120
Figure 4.9 : Cartes de la classification des formations végétales selon six classes	122
Figure 4.10 : Spectres-r moyens des classes de texture	123
Figure 4.11 : Résultats synoptiques de l'ACP sur les spectres-r de Fourier pour la classification en quatre classes de texture	124
Figure 4.12 : Illustration de la variation des spectres-r de Fourier et de la texture de la canopée	126
Figure 4.13 : Cartes de la classification des formations végétales selon quatre classes	128
Figure 4.14 : Résultats synoptiques de l'ACP sur les spectres-r de Fourier pour la classification en trois classes de texture	130
Figure 4.15 : Comparaison entre les valeurs des indices d'hétérogénéité (PC2) de l'ACP réalisée sur l'ensemble des images et de celle réalisée sur les images de forêt uniquement	132
Figure 4.16 : Largeur moyenne de la silhouette (comprise entre 0 et 1) pour chaque nombre de classes	134
Figure 4.17 : Cartes de la classification des formations végétales selon trois classes	135
Figure 4.18 : Comparaison entre les valeurs des paramètres structuraux prédites et observées pour le coefficient de variation des DBH, le diamètre quadratique, la densité de tiges, l'aire basale et la biomasse aérienne	142
Figure 4.19 : Carte de la biomasse aérienne des forêts des huit sites étudiés	146
Figure 5.1 : Distribution des six variables environnementales et topographiques à partir des pixels de forêts des huit images satellitaires étudiées	167
Figure 5.2 : Extrait de l'image THR Pléiades et zone d'étude utilisée pour tester l'effet du CTI et de la pente sur les gradients de texture PC1 et PC2	170
Figure 5.3 : Superposition des gradients environnementaux et topographiques sur les Analyses en Composantes Principales des spectres-r de Fourier	173
Figure 5.4 – 1 à 16 : Relations entre l'indice de texture (PC1 ou PC2) et les cinq variables prédictives les plus influentes. Représentation en 3-Dimensions des interactions entre les indices de texture PC1 et PC2 et les variables environnementales et topographiques ajustées avec des arbres de régression	176
Figure 5.5 : Relations entre l'indice de texture (PC1 ou PC2) et les cinq variables prédictives les plus influentes pour la zone présentée dans la figure 5.3	187
Figure 5.6 : Paysages de forêt dense humide fragmentés par la savane à Niaoulis	193

ANNEXES

Annexes du Chapitre 2

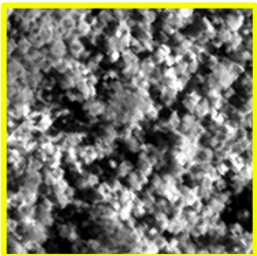
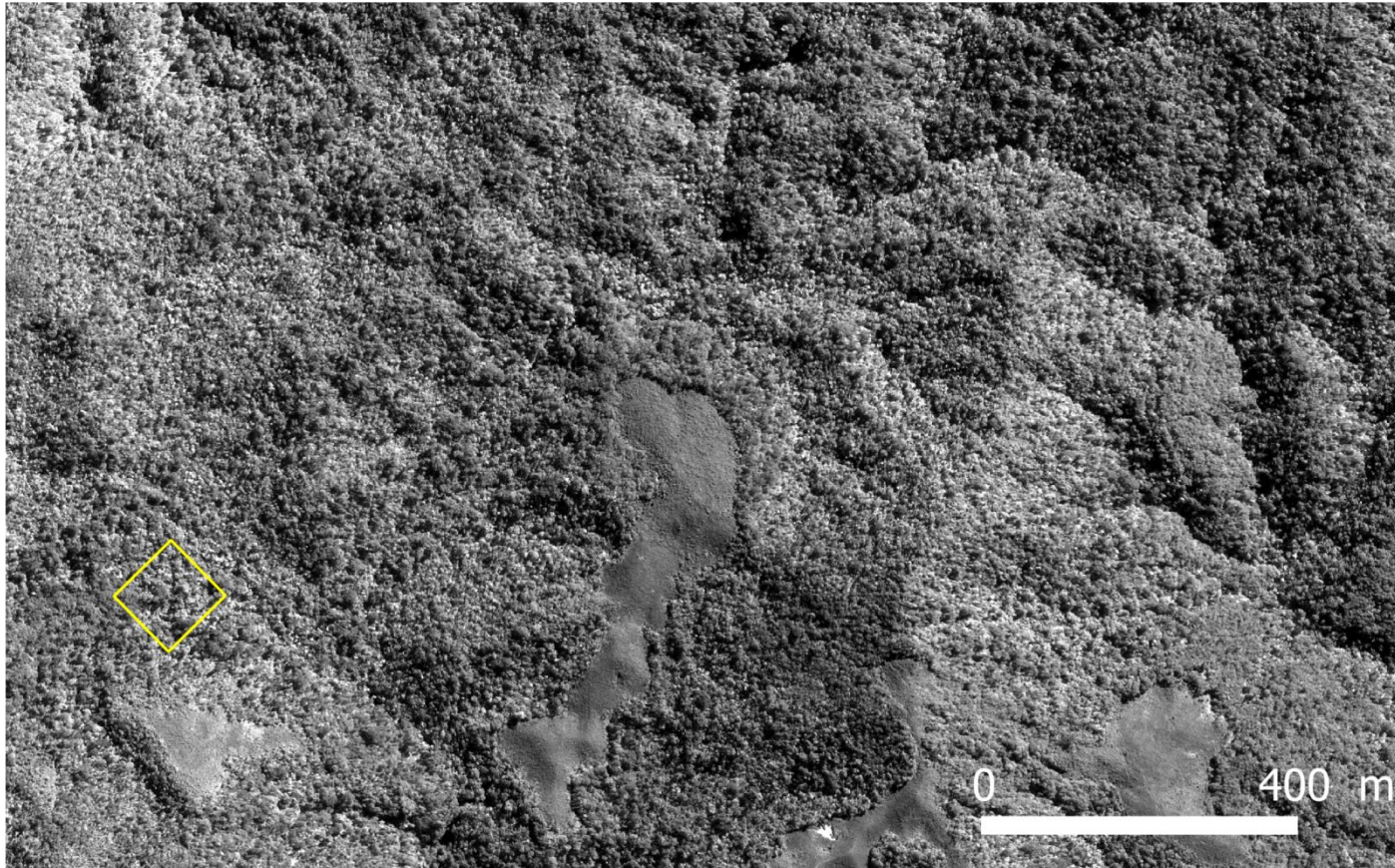
Annexe 2.1 : Extraits des images panchromatiques Pléiades de six sites: Aoupinié, Arago, Atéu, Bouirou, La Guen et Tiwaé. Un zoom sur les parcelles d'1 ha présentes dans chacun de ces sites est également illustré avec leur position géographique.

Aoupinié



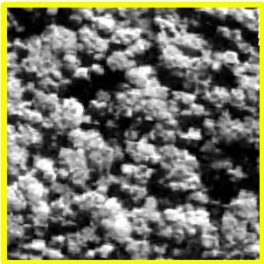
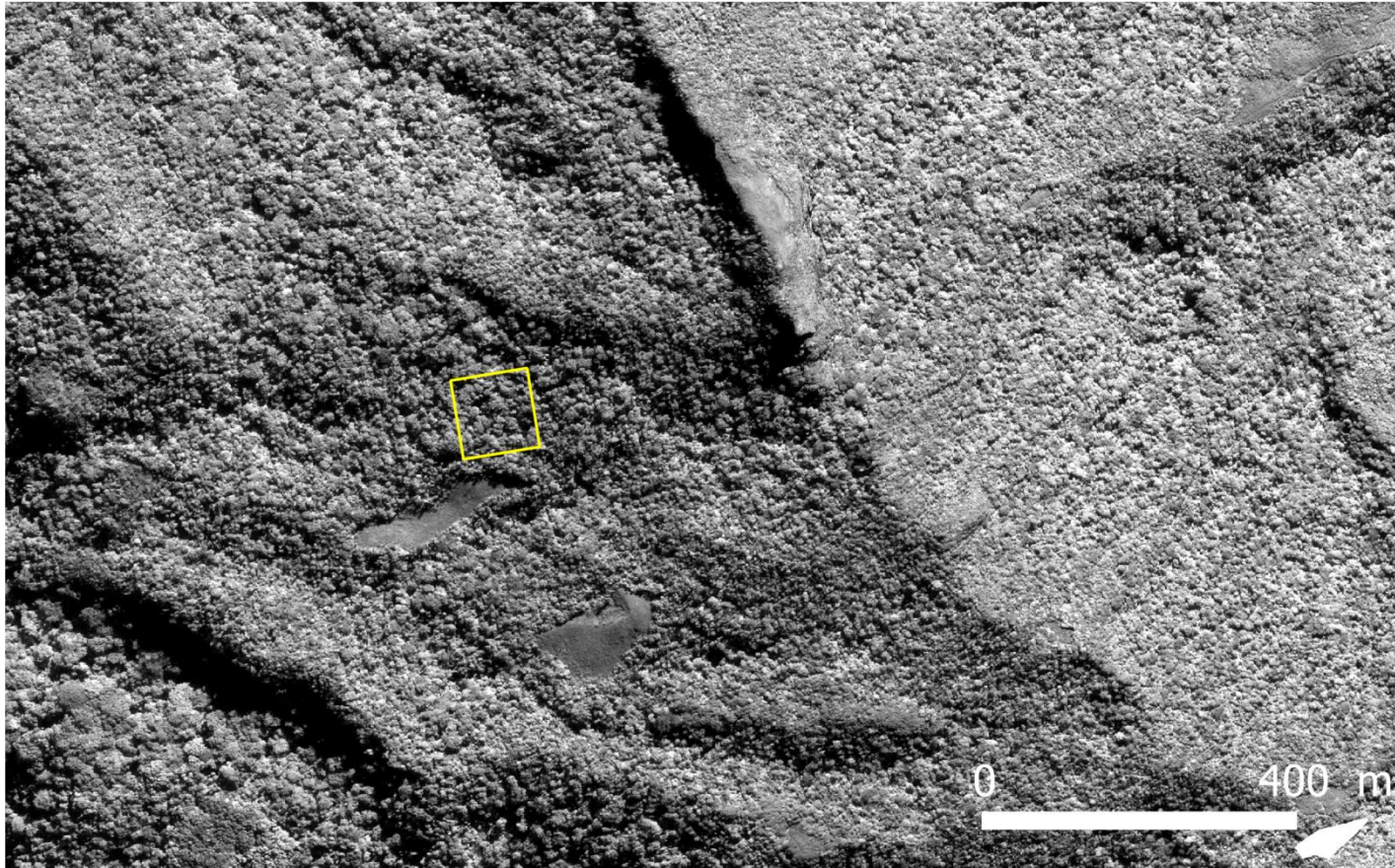
Position géographique:
-21,18°S ; 165,28° E

Arago



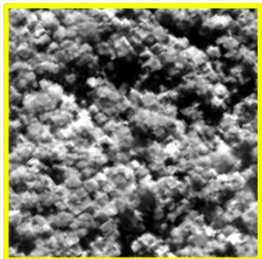
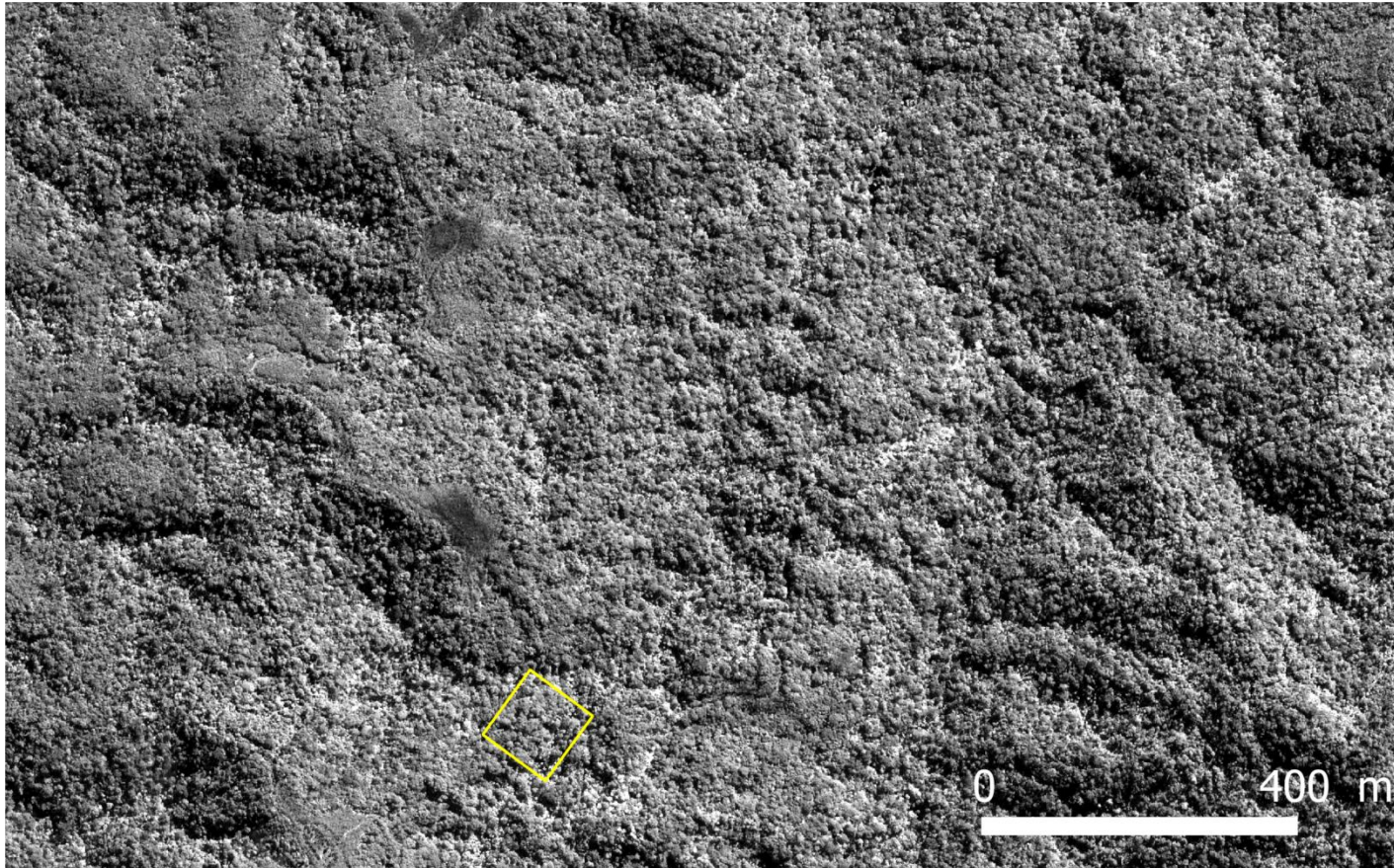
Position géographique:
-21,24°S ; 165,47° E

Atéu



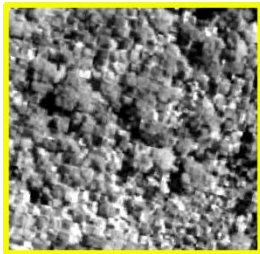
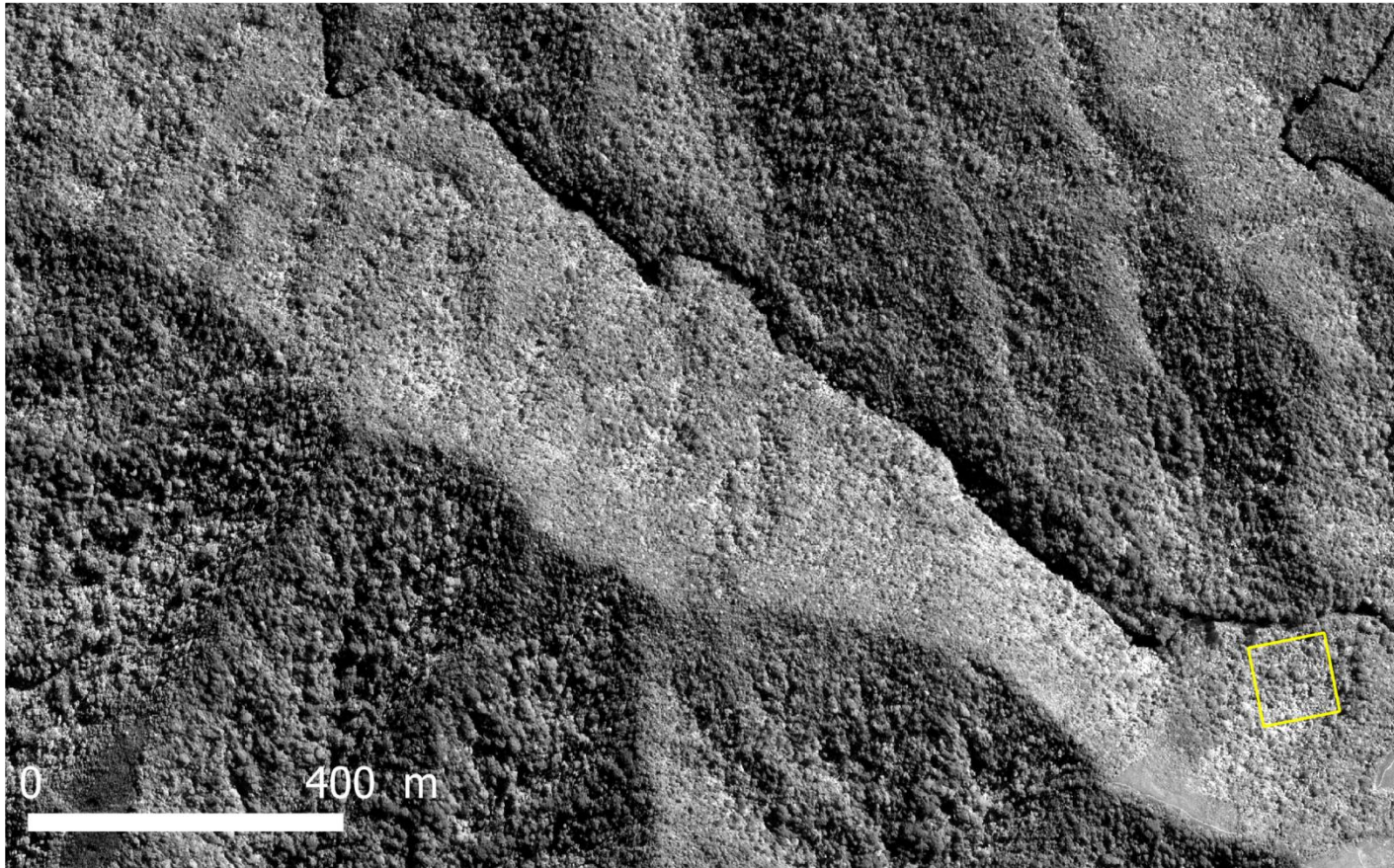
Position géographique:
-20,95°S ; 164,92° E

Bouirou



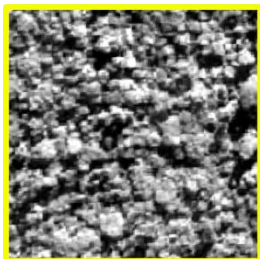
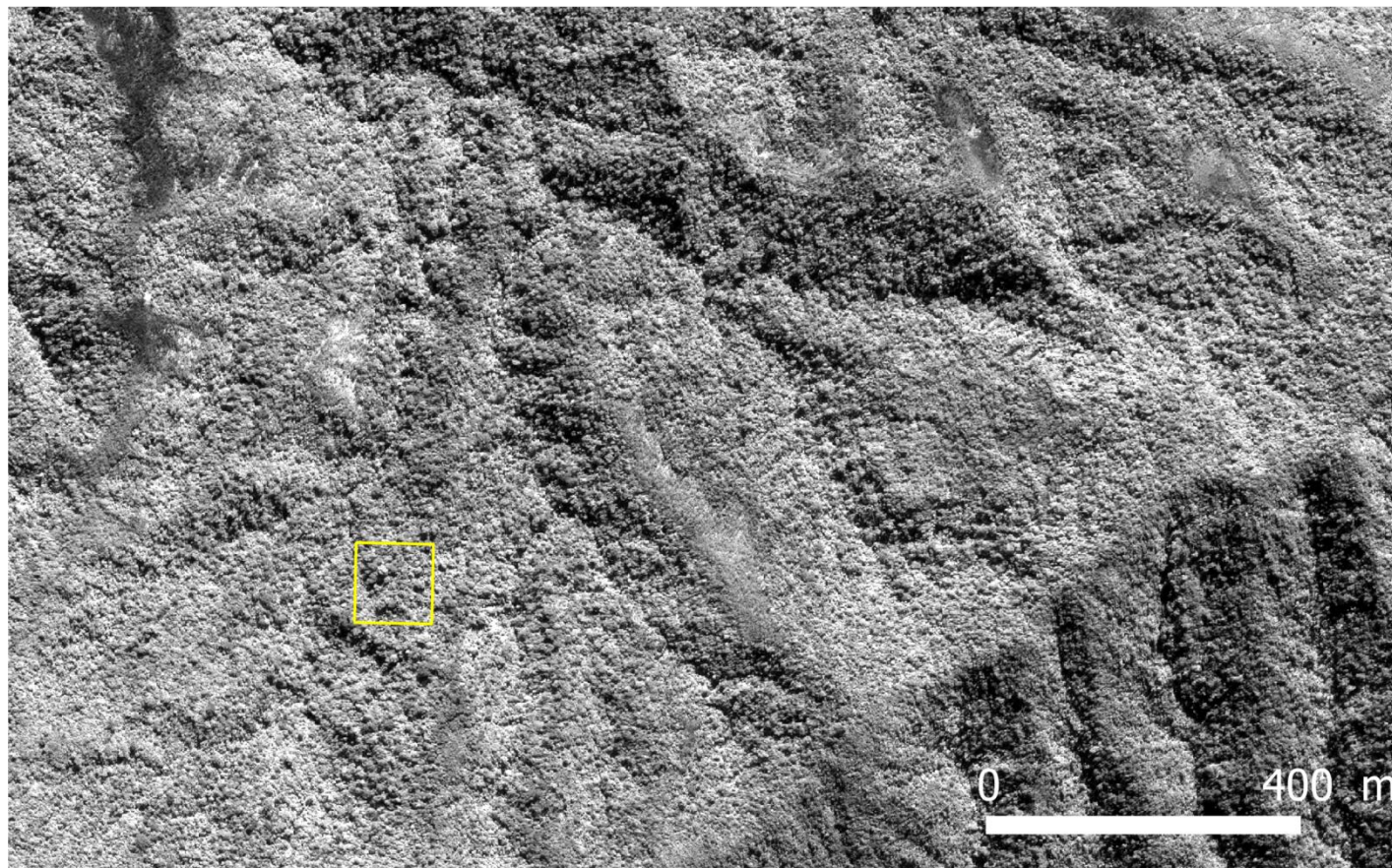
Position géographique:
-21,42°S ; 165,55° E

La Guen



Position géographique:
-20,63°S ; 164,78° E

Tiwaé



Position géographique:
-20,63°S ; 164,78° E

Annexe 2.2 : Les variables environnementales et structurales (S = surface de la parcelle, Nb parcelles = nombre de parcelles, Alt = altitudes, PMA = précipitations moyennes annuelles, D = nombre de tiges à l'hectare, AB= aire basale et Hcanopée = hauteur moyenne de la canopée) de 67 parcelles de forêts tropicales humides réparties dans 14 pays (AS = Samoa Américaines, BN = Brunei Darussalam, FJ = Fidji, ID = Indonésie, IN = Inde, LK = Sri Lanka, MY = Malaisie, NC = Nouvelle-Calédonie, PG = Papouasie Nouvelle-Guinée, PH = Philippines, SB = Salomon, TW = Taïwan, CU = Vanuatu et WS = Samoa). Ces données sont issues de la compilation de 31 références bibliographiques.

Code Pays	Ile	Sites	S (ha)	Nb parcelles	Alt (m)	PMA (mm.an ⁻¹)	D (ha ⁻¹)	AB (m ² .ha ⁻¹)	H _{canopée} (m)	Références
AS	Ta'ū	Parc National des Samoa américaines	1	1	0	3022	327	31,4	29,4	Webb et al. (2006)
AS	Ta'ū	Parc National des Samoa américaines	2	1	220-250	3022	634	29,3	20,3	Webb et al. (2006)
BN	Bornéo	Parc National de Batu Apoi	1	1	55-80	4000	422	31,3		Small et al. (2004)
BN	Bornéo	Park National de Ulu Temburong	1	1	250	4000	550	40,8	35	Poulsen et al. (1996)
MY	Bornéo	Mont Kinabalu	1	1	650	2509	483	31,8		Aiba et Kitayama (1999)
MY	Bornéo	Mont Kinabalu	1	1	700	2509	528	40,2		Aiba et Kitayama (1999)
MY	Bornéo	Mont Kinabalu	0,5	1	1560	2714	778	36,4		Aiba et Kitayama (1999)
MY	Bornéo	Mont Kinabalu	1	1	1860		859	45,5		Aiba et al. (2015)
MY	Bornéo	Mont Kinabalu	1	1	1620		813	37,5		Aiba et al. (2015)
MY	Bornéo	Mont Kinabalu	0,25	1	2590	2085	984	49,1		Aiba et Kitayama (1999)
ID	Bornéo	Berau	4	3		1870	521	30,6		Sist et Saridan (1999)
ID	Bornéo	Sebulu	1	1	70	2228	592	33,7		Sukardjo et al. (1990)
ID	Bornéo	Samboja	10,5	1	3-50	2425	557	33,3		Kartawinata et al. (2008)
ID	Bornéo	Malinau	1	1	200	3730	738	34,5		Sheil et al. (2010)
ID	Java	Mt Pangrango	1	1	1400	3380	427	52,2		Yamada (1975)
ID	Célèbes	Forêt Bairi	0,72	1	1400		592	37,1		Culmsee et Pitopang (2009)
ID	Célèbes	Vallée Pono	1,44	1	1050		250	35,4		Culmsee et Pitopang (2009)
ID	Célèbes	Mont Nokilalaki	0,24	1	1850		804	38,6	22,4	Culmsee et al. (2011)
ID	Célèbes	Mont Nokilalaki	0,24	1	1800		583	33,3	22,2	Culmsee et al. (2011)

ID	Célèbes	Mont Rorekautimbu	0,24	1	2350	1025	50,8	18,3	Culmsee et al. (2011)
ID	Célèbes	Mont Rorekautimbu	0,24	1	2380	733	42,1	22,4	Culmsee et al. (2011)
ID	Sumatra	Parc national de Batang Gadis	1	1	660	583	40,6		Kartawinata et al. (2004)
IN	Iles Andaman	Petite Andaman	1	1	3250	519	57,5		Rasingam et Parathasarathy (2009)
IN	Iles Andaman	Petite Andaman	1	1	3250	488	47,7		Rasingam et Parathasarathy (2009)
IN	Iles Andaman	Petite Andaman	1	1	3250	655	59,7		Rasingam et Parathasarathy (2009)
IN	Iles Andaman	Petite Andaman	1	1	3250	935	55,3		Rasingam et Parathasarathy (2009)
IN	Iles Andaman	Andaman central	1	1	3200	579	45,3		Rajkumar et Parthasarathy (2008)
IN	Iles Andaman	Andaman central	1	1	3200	732	47,5		Rajkumar et Parthasarathy (2008)
LK	Sri lanka	Réserve forestière de Sinharaja	25	1	424-575	5016	677	39,9	Gunatilleke et al. (2004)
MY	Bornéo	Aire de conservation de la vallée de Danum	4	2	208-220	2742	470	26,6	Newbery et al. (1992)
MY	Bornéo	Mont Mulu	1	1	170	708	43,0	21,8	Protcor et al. (1983)
MY	Bornéo	Mont Mulu	1	1	50	615	28,0	17,8	Protcor et al. (1983)
MY	Bornéo	Mont Mulu	1	1	225	778	57,0	21,8	Protcor et al. (1983)
MY	Bornéo	Mont Mulu	1	1	300	644	37,0	18,8	Protcor et al. (1983)
MY	Bornéo	Parc national Lambir Hills	52	1	104-244	2725	637	37,8	50 Lee et al. (2004)
MY	Langkawi	Réserve forestière de Machinchang	2,4	1	174-220	2360	618	34,3	Kohira (2001)
NC	Grande Terre	Col d'Amieu	1	1	400-500	1800	1256	55,5	Jaffré et Veillon (1995)
NC	Grande Terre	Parc provincial de la Rivière bleue	1,25	1	160	3181	1183	47,0	Jaffré et Veillon (1990)
NC	Grande Terre	Parc provincial de la Rivière bleue	1,25	1	160-250	3181	1533	49,5	Jaffré et Veillon (1990)
PG	Papouasie	Baitabag	1	1	100	453	26,4		Laidlaw et al. (2007)

	Nouvelle-Guinée										
	Papouasie										
PG	Nouvelle-Guinée	Crater mountain	1	1	900		693	37,1	19	Wright et al. (1997)	
	Papouasie										
PG	Nouvelle-Guinée	Crater mountain	1	1	550	6700	615	31,5	35	Weiblen (1998)	
	Papouasie										
PG	Nouvelle-Guinée	Halowia	0,25	4			529	40,1		Keppel et al. (2010)	
	Papouasie										
PG	Nouvelle-Guinée	Oomsis	1	1	65		484	27,5		Laidlaw et al. (2007)	
	Papouasie										
PG	Nouvelle-Guinée	Sewa	0,25	4			612	46,3		Keppel et al. (2010)	
PH	Leyte	Silago	2	1			715	43,5	30	Yap et Ong (unpublished)	
PH	Luzon	Palanan	16	1			544	39,9	30	Yap et Ong (unpublished)	
PH	Negros	Mont Mandalagan	1	1	1000	4650	645	58,8	30	Hamann et al. (1999)	
SB	Choiseul	Lauru	0,25	4			662	34,4		Keppel et al. (2010)	
SB	Kolombangara	Kolombangara	0,25	4			537	43,3		Keppel et al. (2010)	
SB	San Cristobal	Makira	0,25	4	180-250		621	40,5		Données non publiées	
SB	Tetepare	Tetepare	0,25	4			409	31,2		Keppel et al. (2010)	
TW	Taiwan	Fushan	3	1	300-340	3582	1054	23,9		Sun et Hsieh (2004)	
VU	Erromango	Erromango	0,25	4			916	37,7		Keppel et al. (2010)	
VU	Malekula	Meditar	0,25	4	200-400		506	55,9		Données non publiées	
WS	Tutuila	Alava	1,2	1			601	19,1		Webb et Fa'aumu (1999)	
WS	Tutuila	Amalau	1,2	1			407	37,0		Webb et Fa'aumu (1999)	
WS	Tutuila	Vatia	1,2	1			580	30,0		Webb et Fa'aumu (1999)	
WS	Upolu	Tiavea	0,25	4			712	36,8		Keppel et al. (2010)	

Annexe 2.3 : Les valeurs moyennes et les écart-types (ET) des variables environnementales et structurales (Alt = altitudes, PMA = précipitations moyennes annuelles, D = nombre de tiges et AB= aire basale) des forêts tropicales humides dans huit grandes régions tropicales. Ces données sont issues de Feldpausch et al. (2011).

Régions	Alt (m)	ET (m)	PMA (mm.an⁻¹)	ET (mm.an⁻¹)	D (ha)	ET (ha)	AB (m².ha⁻¹)	ET (m².ha⁻¹)
Afrique Centrale	529	195	1700	720	451	98	33,4	7,5
Afrique de l'Est	1094	260	1430	150	462	105	34	8,6
Afrique de l'Ouest	187	52	2200	220	414	75	27,8	2,5
Amazonie (Sud)	338	72	1670	270	551	110	22,2	5,3
Amazonie (centre-Est)	100	80	2160	290	595	173	23,5	10,2
Plateau des Guyanes	143	95	2730	490	515	99	27,6	5,4
Amazonie (Ouest)	197	77	2230	640	559	74	27,8	2,9
Australie	669	346	1780	450	871	181	50,2	12,2

Annexe 2.4 : Les valeurs des paramètres du modèle de prédiction des hauteurs des arbres de forêt tropicale humide à partir du DBH pour quatre grandes régions tropicales. Ces données sont issues de Feldpausch et al. (2011).

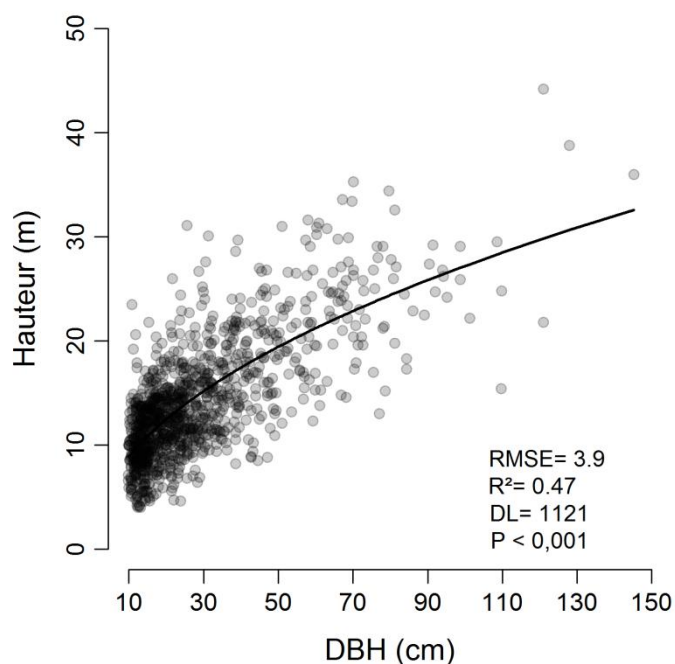
	Coefficient de la pente <i>a</i>	Ordonnées à l'origine <i>b</i>
Asie	0,5767	1,2194
Afrique	0,617	0,9043
Australie	0,5202	1,2113
Amérique du Sud	0,4854	1,376

Annexe 2.5 : Les valeurs de biomasse aérienne pour 487 parcelles de forêts tropicales humides réparties dans trois continents. Ces données sont issues de Saatchi et al. (2011).

Continent	Pays	Type Forestier	Surface parcelles (ha)	Nb Parcelles	Biomasse aérienne (t/ha)			Référence
					min	max	moy	
Afrique	Gabon	Forêt tropicale humide	0,5	15	343,8	553,9	426,7	White (2005)
Afrique	Gabon	Forêts tropicales mature	1	4	482,6	616,5	542,0	Lewis et al.(2009)
Afrique	Libéria	Forêts tropicales mature	1	22	348,1	484,2	412,0	Lewis et al.(2009)
Afrique	Ouganda	Forêt tropicale humide	0,2-0,5	19	15,3	1085,0	516,0	Mitchard et al. (2009)
Amerique	Brésil	Forêts tropicales mature	0,25	143	98,0	370,3	233,7	Lefsky et al. (2005)
Amerique	Brésil	Forêt de terre ferme	0,5	96	166,6	776,9	373,4	Saatchi et al. (2007)
Amerique	Pérou	Forêt de terre ferme	0,25-1	155	19,9	478,3	184,6	Silman (2001)
Asie	Malaisie	Forêts tropicales mature	0,25-0,5	120	3,5	1016,3	238,7	Morel (2008)

Annexes du Chapitre 3

Annexe 3.1 : Relation allométrique DBH-H, modélisée par une loi puissance, construite à partir des arbres du réseau de parcelle d'1ha avec un DBH ≥ 10 cm et dont la hauteur a été mesurée. RMSE, R^2 , DL et P indiquent respectivement des valeurs de l'erreur quadratique moyenne, du coefficient de la régression, du degré de liberté et de la valeur-p.



Annexe 3.2 : Description des parcelles de Forêt Plate selon leur stade dynamique

La flore des quatre parcelles inventoriées du site de Forêt Plate (FP12, FP09, FP26 et FP17) a été décrite selon le stade de la succession forestière auquel les espèces sont rattachées (statut dynamique). Ainsi le statut dynamique de ces parcelles a été défini, à dire d'expert (H. Vandrot), selon les statuts dynamiques des espèces clés qui composaient ces quatre parcelles. Deux statuts dynamiques d'espèces ont été caractérisés : les espèces caractéristiques des milieux fermés et humides, attachées communément à la forêt dense humide, dites espèces structurantes (S), et les espèces caractéristiques des milieux ouverts et secs, attachées généralement à la forêt sèche ou mésophile, nommées dans cette études les espèces pionnières (P) (Tableau 1).

Cette expertise a permis d'associer la flore des quatre parcelles FP12, FP09, FP26 et FP17 à des stades dynamiques d'après une liste d'espèces types caractéristiques des différents stades dynamiques des peuplements forestiers en Nouvelle-Calédonie. Ainsi les parcelles FP12 et FP09 sont marquées par

la présence d'espèces inféodées aux milieux fermés et humides, présentant des diamètres moyens élevés, associées à des stades de forêt mature en tant qu'espèces " structurantes ". La parcelle FP17 est marquée par la présence d'espèces inféodées aux milieux secs et secs, certaines caractéristiques des forêts sèches (Morat et al. 2012). Elles sont donc associées à la phase de recolonisation de la forêt en tant que espèces " post-pionnières ". Enfin la parcelle FP26 est marquée par un mélange d'espèces " post-pionnières " présentant des diamètres moyens élevés en comparaison à celles présentes sur FP17, ceci étant interprété comme un signe de vieillissement du peuplement, et d'espèces " structurantes " de DBH moyen variables. A partir de cette description et des caractéristiques structurales de ces parcelles, nous posons l'hypothèse que les parcelles qui présentent la même classe de texture correspondent à des stades dynamiques différents, qui s'apparenteraient respectivement à des jeunes forêts, des forêts adultes, et des forêts matures.

Liste des espèces inventoriées sur les quatre parcelles étiquetées du site de Forêt Plate. L'effectif de chaque espèce est indiqué, ainsi que son stade dynamique lorsqu'il a été défini (S pour Structurante et P pour Pionnière) et son DBH moyen (en cm).

Site		FP12		FP9		FP26		FP17	
Espèces	Stade dynamique	Effectif	DBH moyen	Effectif	DBH moyen	Effectif	DBH moyen	Effectif	DBH moyen
<i>Calophyllum caledonicum</i>	S	35	23,8	80	24,4				
<i>Citronella macrocarpa</i>	S	3	16,6	12	17,3	14	21,1		
<i>Crossostylis grandiflora</i>	S	9	17,9	29	21,6	2	27,4		
<i>Cryptocarya aristata</i>	S			1	21,7				
<i>Cryptocarya elliptica</i>	S			4	14,1	13	25,9	24	22,5
<i>Cryptocarya longifolia</i>	S	17	15,3	5	13,2	35	16,8		
<i>Diospyros macrocarpa</i>	S	14	20,3	1	10,8				
<i>Dysoxylum kouiriense</i>	S			6	11,8				
<i>Dysoxylum rufescens</i>	S	2	42,2	14	14,1				
<i>Elaeocarpus angustifolius</i>	S	8	27,2						
<i>Ficus racemigera</i>	S	12	16,3	4	14,1				
<i>Hedycarya engleriana</i>	S	2	11,1	3	12,6				
<i>Hernandia cordigera</i>	S	2	24,7	8	30,3	11	35,4	9	23,3
<i>Kermadecia rotundifolia</i>	S	15	28,8	6	29,5	9	25		
<i>Kermadecia sinuata</i>	S	1	51	18	21,9				
<i>Montrouziera cauliflora</i>	S			1	49,7				
<i>Myrsine citrifolia</i>	S	85	20,1	29	15,1	52	20,3	14	20,4
<i>Neuburgia novocaledonica</i>	S	4	36,2						
<i>Pisonia gigantocarpa</i>	S	4	15,4	19	18,8	1	12,7		
<i>Plerandra gabriellae</i>	S	9	40,1	5	33,9	8	37,1	3	26,7
<i>Sparattosyce balansae</i>	S	28	24,3	10	24,9	11	17,2		
<i>Sparattosyce dioica</i>	S	6	23,6						
<i>Symplocos arborea</i>	S	3	25,2	16	23,6	10	21,8	1	29,3

<i>Xylopi</i>	S	32	16	43	17,1				
<i>Acronychia laevis</i>	P					16	12,8	27	12,2
<i>Casearia deplanchei</i>	P							2	11,9
<i>Celtis conferta</i>	P					3	13,9	3	11,1
<i>Cupaniopsis globosa</i>	P							35	22,8
<i>Drypetes deplanchei</i>	P							2	15,8
<i>Elattostachys apetala</i>	P	11	16,4	11	13,5	21	18,7	17	23,9
<i>Euroschinus obtusifolius</i>	P					7	17,7	19	20,5
<i>Glochidion billardi</i>	P			7	16			3	14,1
<i>Homalium deplanchei</i>	P							2	24,5
<i>Hubera nitidissima</i>	P					23	12,6		
<i>Maytenus fournieri</i>	P			8	22,8			2	17,4
<i>Olea paniculata</i>	P	2	13,7			10	23,4	1	45,5
<i>Oxera sulfurea</i>	P					2	10,8	14	19,9
<i>Phyllanthus deplanchei</i>	P							1	10,5
<i>Polyscias bracteata</i>	P					2	13,4		
<i>Sarcomelicope follicularis</i>	P					106	17,7	38	15,3
<i>Semecarpus atra</i>	P	22	31,8	2	37,9	19	25,6	26	26,9
<i>Tabernaemontana cerifera</i>	P	18	16,6	30	15	83	15,9	26	14,2
<i>Arytera arcuata</i>	P			18	21,3	18	23,9	48	19
<i>Cupaniopsis petiolulata</i>		43	16,8	42	15,9	35	19,5	8	14
<i>Cupaniopsis sylvatica</i>		13	14,5	36	16,4	44	18	10	25,1
<i>Agatea rufotomentosa</i>		6	13,7	1	11,1	1	10,2	1	11,8
<i>Agathis moorei</i>		16	36,3	26	38	5	27,5	1	58,3
<i>Alangium villosum</i>		2	20,9						
<i>Alstonia costata</i>		1	29,6						
<i>Anthocarapa nitidula</i>		1	43	1	14				
<i>Antirhea wagapensis</i>				4	14,9				
<i>Archidendropsis fournieri</i>						4	14,2	1	29,3
<i>Archidendropsis granulosa</i>				5	29,4				

<i>Arthroclianthus balansae</i>							1	10,2
<i>Arytera chartacea</i>	10	43,7						
<i>Baloghia inophylla</i>	1	11,1	4	13,9	35	12	15	11,8
<i>Bischofia javanica</i>	1	64,6						
<i>Carium trifoliolatum</i>	8	40,6						
<i>Celtis paniculata</i>	1	10,5						
<i>Chambeyronia macrocarpa</i>			1	12,1				
<i>Chionthus brachystachys</i>	30	22,6					1	10,8
<i>Chionthus pedunculatus</i>			37	17,8	14	18,3		
<i>Codiaeum peltatum</i>	6	11	2	11,5	4	10,8	11	11
<i>Comptonella drupacea</i>	4	12,6					2	10,4
<i>Corynocarpus dissimilis</i>	2	36,3						
<i>Cryptocarya</i> (<i>aff, aristata_Munzinger5874</i>)	8	18,1	7	14,7	3	11,1		
<i>Cryptocarya</i> (<i>aff, pluricostata_Barrabé280</i>)			1	16,2				
<i>Cryptocarya macrodesme</i>	6	13,8	1	11,1				
<i>Cryptocarya pluricostata</i>	4	17,9	2	10,7	1	24,5	2	18,3
<i>Cupaniopsis apiocarpa</i>	1	10,2						
<i>Cupaniopsis chytradenia</i>			16	12,9	9	16,9		
<i>Cupaniopsis macrocarpa</i>	15	22	74	14,8			16	16,3
<i>Delarbrea harmsii</i>			2	16,2				
<i>Dicarpellum pancheri</i>	3	9,8						
<i>Dicksonia thyrsopteroides</i>			2	12,3				
<i>Diospyros fasciculosa</i>	26	28,1	7	21,1	73	14	73	16,5
<i>Diospyros olen</i>	32	23,5	43	16,5	2	13,9	9	14,4
<i>Diospyros tireliae</i>			16	13,3	5	13,4	2	15
<i>Diospyros trisulca</i>	1	11,5						0
<i>Dysoxylum bijugum</i>	5	15,7	1	16,2	2	13,4	1	11,1

<i>Dysoxylum macranthum</i>	3	14	4	17,1	1	26,1		
<i>Dysoxylum macrostachyum</i>			2	11,6	2	25,6		
<i>Dysoxylum pachypodium</i>	1	11,5						
<i>Dysoxylum roseum</i>	7	16,5	10	13,4			7	11,7
<i>Elaeocarpus dognyensis</i>			1	12,4				
<i>Elaeocarpus hortensis</i>	1	62,1						
<i>Endiandra polyneura</i>	2	9,9	2	13,9				
<i>Eugenia brongniartia</i>					1	13,4		
<i>Ficus habrophylla</i>	2	12,4			1	12,1	3	14,7
<i>Ficus leiocarpa</i>	2	11,9						
<i>Ficus obliqua</i>	3	94,3	1	62,4	4	69,6	4	44,6
<i>Garcinia densiflora</i>	37	18,9	15	14,6	51	15,4	56	18,3
<i>Garcinia neglecta</i>			13	21,2	9	23,7	6	20,6
<i>Garcinia puat</i>	5	36,8	34	22,3	13	24,1	5	26,2
<i>Garcinia virgata</i>			1	36,6				
<i>Gardenia oudiepe</i>	1	10,5	16	13,6	2	14,2	5	13,6
<i>Geijera balansae</i>	10	14,5	8	16,7	1	13,7	411	15,2
<i>Geissois racemosa</i>	1	26,1						
<i>Glochidion caledonicum</i>	1	30,3						
<i>Gongrodiscus sufferrugineus</i>	4	26,4	6	15,7				
<i>Guioa glauca</i>			7	12,3			4	13,5
<i>Guioa ovalis</i>	2	9,9			1	15	1	10,2
<i>Guioa villosa</i>			1	11,8	1	12,1		
<i>Harpullia austrocaledonica</i>			1	10,8	3	16,2	6	13,2
<i>Hedycarya cupulata</i>	3	11,8	2	12,1	1	25,5		
<i>Hedycarya parvifolia</i>		0			1	13,7		
<i>Hugonia jenkinsii</i>	16	11,2	4	11	2	9,2	2	11,5
<i>Kermadecia elliptica</i>							1	40,8
<i>Macaranga corymbosa</i>	1	17,5						
<i>Mammea neurophylla</i>	14	17,1						

<i>Margaritopsis colli</i>			4	11					
<i>Meiogyne baillonii</i>	2	11,5							
<i>Meryta balansae</i>	2	10,7							
<i>Myrsine modesta</i>	2	11,8							
<i>Ochrosia grandiflora</i>	11	15,1	6	14,5	12	14,3			
<i>Oxera robusta</i>	1	11,5							
<i>Picrella glandulosa</i>	1	8,9	1	13,4					
<i>Piliocalyx bullatus</i>	1	11,8	3	24,1					
<i>Piliocalyx laurifolius</i>			3	13,4	9	12,2	1	16,9	
<i>Piliocalyx wagapensis</i>	17	16,5							
<i>Planchonella endlicheri</i>	13	37,4					1	41,7	
<i>Planchonella sphaerocarpa</i>			5	47,8	1	50	1	10,5	
<i>Planchonella wakere</i>	1	36	14	43,5	20	46,3	9	22,1	
<i>Pleioluma rubicunda</i>			1	16,9					
<i>Plerandra leptophylla</i>					6	13,6	2	10,7	
<i>Plerandra moratia</i>	1	10,8							
<i>Plerandra pancheri</i>			2	11,3					
<i>Plerandra plerandroides</i>			2	12,3					
<i>Podonephelium concolor</i>	2	17,8			7	17,8			
<i>Podonephelium pachycaule</i>	5	12,9	3	10,6					
<i>Podonephelium subaequilaterum</i>							11	11,8	
<i>Polyscias cissodendron</i>			3	20,8			3	10,8	
<i>Polyscias lecardii</i>	1	20,7							
<i>Psychotria calensis</i>	2	10,2							
<i>Sarcomelicope leiocarpa</i>	1	31,2							
<i>Serianthes sachetae</i>					11	30,3			
<i>Sloanea lepida</i>	6	56,8	1	30,6					
<i>Sloanea ramiflora</i>			1	14					
<i>Solanum mauritianum</i>			1	11,8					

<i>Storthocalyx</i> (<i>spA_Munzinger6077</i>)	2	20,5	19	17,3				
<i>Symplocos monta</i>	2	19,7	1	11,5				
<i>Syzygium amieuense</i>	1	42,7						
<i>Syzygium aoupinianum</i>	1	63,7	4	15,4				
<i>Syzygium baladense</i>	2	21,3						
<i>Syzygium balansae</i>							1	35,7
<i>Syzygium densiflorum</i>			13	40	3	25,2	4	20,9
<i>Syzygium macranthum</i>	28	37,8	12	34,8	9	22,9	1	11,1
<i>Syzygium wagapense</i>	1	97	2	11,6				
<i>Tapeinosperma wagapense</i>	10	10,5						
<i>Tetracera billardierei</i>	5	13,6						
<i>Trophis scandens</i>	1	10,5			1	12,1		
<i>Viotia leptophylla</i>	44	25	21	15,5	44	20,1	1	13,1
<i>Vitex colli</i>	1	10,8						
<i>Xylosma vincentii</i>	25	16,3	17	13,5	53	13,5	131	12,6
<i>Zanthoxylum neocaledonicum</i>	1	13,4						

Annexes du Chapitre 4

Annexe 4.1 : Les tableaux suivants décrivent les paramètres des modèles de prédiction des paramètres structuraux résultant de la méthode de validation croisée. Chaque ligne du tableau correspond à un modèle paramétré sur 14 des 15 parcelles du dispositif FP, α désigne l'ordonnée à l'origine, β_1 , β_2 et β_3 désignent respectivement les paramètres associés aux variables PC1, PC2 et PC3. P et R2 indiquent la p-valeur et le coefficient de régression. Les paramètres structuraux mesurés et prédits désignent les paramètres structuraux calculés à partir des données de terrain et prédits par le modèle FOTO. RSE indique l'erreur quadratique des modèles de prédiction des paramètres structuraux. Moy et ET indiquent respectivement la moyenne et l'écart-types des paramètres des variables mesurées et prédites, RMSE et RMSEn indiquent l'erreur quadratique moyenne, la RMSE normalisée de l'ensemble des modèles. Pour chaque paramètre structuraux, le tableau A concerne les modèles paramétrés avec les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir de l'ensemble des imagettes et le tableau B concerne les modèles paramétrés avec les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir des imagettes de forêt.

Annexe 4.1.1-A : La biomasse aérienne (AGB), en t/ha. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir de l'ensemble des imageries.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R ²	AGB mesurée	AGB prédite	RSE AGB
FP02	341,34	28,98			0,036	0,318	296,00	299,21	3,21
FP05	254,62		-27,40		0,055	0,274	188,00	229,52	41,52
FP06	360,89	35,78			0,010	0,441	247,00	361,38	114,38
FP09	247,42		-30,23		0,027	0,346	328,66	320,33	8,33
FP12	330,29	26,07			0,046	0,293	395,04	310,41	84,63
FP14	248,44		-30,94		0,022	0,364	288,00	309,53	21,53
FP15	237,46		-29,71		0,003	0,525	451,00	282,49	168,51
FP16	246,83		-30,55		0,023	0,360	296,00	285,39	10,61
FP17	249,04		-29,86		0,042	0,303	211,83	220,32	8,50
FP18	338,91	25,08			0,065	0,256	182,00	253,12	71,12
FP26	250,12		-32,78		0,012	0,420	237,27	321,85	84,58
FP32	238,01		-32,77		0,010	0,433	357,00	259,72	97,28
FP36	339,46	28,59			0,039	0,310	324,00	309,47	14,53
FP44	364,58	37,32			0,007	0,470	243,00	371,31	128,31
FP143	248,03		-30,69		0,023	0,360	296,00	306,22	10,22
Moy	286,36	30,31	-30,55				289,39	296,02	
ET	51,15	5,08	1,63				75,22	42,67	
RMSE									77,26
RMSEn (%)									51,20

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 58,20 t/ha et 38,2 %.

Annexe 4.1.1-B : La biomasse aérienne (AGB), en t/ha. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir des imagerie de forêt.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R ²	AGB mesurée	AGB prédite	RSE AGB
FP02	305,83	23,85			0,018	0,382	296,00	297,04	1,04
FP05	306,22	22,32			0,048	0,288	188,00	210,56	22,56
FP06	313,54	26,46			0,008	0,460	247,00	336,65	89,65
FP09	306,89	24,31			0,021	0,371	328,66	340,77	12,11
FP12	299,51	21,31			0,031	0,332	395,04	327,25	67,79
FP14	306,22	23,87			0,018	0,383	288,00	294,68	6,68
FP15	307,49	21,27		-31,01	0,012	0,551	451,00	291,21	159,79
FP16	304,01	24,42			0,016	0,394	296,00	263,89	32,11
FP17	305,74	23,90			0,032	0,328	211,83	210,88	0,95
FP18	307,06	21,21			0,045	0,293	182,00	228,57	46,57
FP26	309,02	23,65			0,017	0,391	237,27	288,07	50,79
FP32	300,90	23,90			0,014	0,410	357,00	283,49	73,51
FP36	306,23	24,01			0,020	0,373	324,00	329,34	5,34
FP44	317,28	28,96			0,004	0,521	243,00	363,15	120,15
FP143	305,47	23,83			0,018	0,383	296,00	291,70	4,30
Moy	306,76	23,82					289,39	290,48	
ET	4,32	2,00					75,22	46,43	
RMSE									65,59
RMSEn (%)									43,00

Note : Les valeurs de RMSE et RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 57,09 t/ha et 40,8 %.

Annexe 4.1.2-A : Le coefficient de variation (CV), en %. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir de l'ensemble des imageries.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R2	CV mesurée	CV prédite	RSE AGB
FP02	56,03	58,37	-40,71		0,002	0,693	56,02	60,98	4,96
FP05	56,41	56,89	-41,29		0,006	0,608	45,68	45,70	0,02
FP06	26,41	103,38			0,000	0,816	53,90	70,60	16,70
FP09	55,57	59,07	-40,68		0,002	0,664	65,53	67,19	1,66
FP12	31,75	82,67			0,001	0,602	68,41	63,57	4,84
FP14	56,98	56,29	-42,11		0,002	0,676	59,15	60,04	0,89
FP15	63,81	43,34	-50,99		0,001	0,733	72,68	61,06	11,62
FP16	29,40	89,54			0,001	0,648	59,79	53,47	6,32
FP17	56,43	56,81	-41,24		0,005	0,617	46,54	46,64	0,10
FP18	32,80	81,37			0,002	0,579	47,69	52,26	4,57
FP26	59,30	53,18	-45,34		0,002	0,676	57,34	59,08	1,74
FP32	67,89		-104,05	82,05	0,002	0,684	61,38	48,87	12,51
FP36	58,71	55,26	-45,40		0,002	0,676	62,99	65,67	2,68
FP44	62,25	42,64	-45,99		0,003	0,653	75,26	65,77	9,49
FP143	60,13	52,76	-46,43		0,001	0,696	54,45	60,30	5,85
Moy	51,59	63,68	-49,48				59,12	58,75	
ET	13,88	18,13	18,38				8,96	7,70	
RMSE									7,38
RMSEn (%)									29,60

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 4,93 % et 22,4 %.

Annexe 4.1.2-B : Le coefficient de variation (CV), en %. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir des imagettes de forêt.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R2	CV mesurée	CV prédite	RSE AGB
FP02	34,45		-31,76		0,000	0,699	21,24	22,51	1,27
FP05	33,27		-28,54		0,001	0,616	16,65	18,77	2,12
FP06	26,31	13,03	-21,45		0,001	0,740	21,03	23,56	2,53
FP09	34,65		-32,29		0,000	0,696	22,87	23,93	1,06
FP12	23,95	24,22		-27,00	0,002	0,693	27,36	22,96	4,40
FP14	33,94		-30,96		0,000	0,696	24,79	22,95	1,84
FP15	34,03		-31,41		0,000	0,737	25,13	22,12	3,01
FP16	34,28		-31,71		0,000	0,696	22,87	21,83	1,04
FP17	34,14		-31,08		0,001	0,642	18,19	18,59	0,40
FP18	34,90		-33,28		0,001	0,637	17,91	16,99	0,92
FP26	35,15		-33,33		0,000	0,737	21,58	24,17	2,59
FP32	34,63		-32,90		0,000	0,742	23,42	20,66	2,76
FP36	34,40		-31,81		0,000	0,669	24,80	24,98	0,18
FP44	34,48		-31,95		0,000	0,686	23,49	23,98	0,49
FP143	34,80		-32,43		0,000	0,731	20,72	23,20	2,48
Moy	33,16	18,63	-31,07				22,14	22,08	
ET	3,32	7,92	3,01				2,96	2,33	
RMSE									6,16
RMSEn (%)									24,80

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 4,93 % et 22,2 %.

Annexe 4.1.3-A : Le diamètre quadratique (Dquad), en cm. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir de l'ensemble des imageries.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R2	Dquad mesurée	Dquad prédite	RSE Dquad
FP02	34,45		-31,76		0,000	0,699	21,24	22,51	1,27
FP05	33,27		-28,54		0,001	0,616	16,65	18,77	2,12
FP06	26,31	13,03	-21,45		0,001	0,740	21,03	23,56	2,53
FP09	34,65		-32,29		0,000	0,696	22,87	23,93	1,06
FP12	23,95	24,22		-27,00	0,002	0,693	27,36	22,96	4,40
FP14	33,94		-30,96		0,000	0,696	24,79	22,95	1,84
FP15	34,03		-31,41		0,000	0,737	25,13	22,12	3,01
FP16	34,28		-31,71		0,000	0,696	22,87	21,83	1,04
FP17	34,14		-31,08		0,001	0,642	18,19	18,59	0,40
FP18	34,90		-33,28		0,001	0,637	17,91	16,99	0,92
FP26	35,15		-33,33		0,000	0,737	21,58	24,17	2,59
FP32	34,63		-32,90		0,000	0,742	23,42	20,66	2,76
FP36	34,40		-31,81		0,000	0,669	24,80	24,98	0,18
FP44	34,48		-31,95		0,000	0,686	23,49	23,98	0,49
FP143	34,80		-32,43		0,000	0,731	20,72	23,20	2,48
Moy	33,16	18,63	-31,07				22,14	22,08	
ET	3,32	7,92	3,01				2,96	2,33	
RMSE									2,13
RMSEn (%)									26,70

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 1,60 cm et 19,1 %.

Annexe 4.1.3-B : Le diamètre quadratique (Dquad), en cm. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir des imagerie de forêt.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R2	Dquad mesurée	Dquad prédite	RSE Dquad
FP02	21,59	1,12	-0,87		0,001	0,731	21,24	22,53	1,29
FP05	21,48	0,99	-0,90		0,003	0,643	16,65	18,37	1,72
FP06	23,81	1,33		-1,14	0,000	0,783	21,03	24,58	3,55
FP09	21,77	1,18	-0,80		0,001	0,735	22,87	24,44	1,57
FP12	23,28	1,08		-1,47	0,001	0,743	27,36	23,27	4,09
FP14	21,55	1,12	-0,75		0,001	0,733	24,79	22,77	2,02
FP15	20,94	1,03	-1,06		0,000	0,760	25,13	22,26	2,87
FP16	21,57	1,15	-0,78		0,001	0,733	22,87	21,46	1,41
FP17	21,47	1,12	-0,88		0,002	0,676	18,19	18,04	0,15
FP18	21,35	1,14	-0,95		0,002	0,671	17,91	17,25	0,66
FP26	21,24	1,07	-1,09		0,001	0,741	21,58	23,41	1,83
FP32	21,01	1,08	-1,06		0,000	0,757	23,42	21,04	2,38
FP36	21,44	1,11	-0,92		0,001	0,703	24,80	25,21	0,41
FP44	21,69	1,16	-0,82		0,001	0,723	23,49	24,52	1,03
FP143	21,35	1,09	-1,06		0,000	0,762	20,72	23,25	2,53
Moy	21,70	1,12	-0,92	-1,31			22,14	22,16	
ET	0,79	0,08	0,12	0,23			2,96	2,50	
RMSE									2,13
RMSEn (%)									26,70

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 1,51 cm et 19,2 %.

Annexe 4.1.4-A : La densité de tiges (DS), en nombre de tiges/ha. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir de l'ensemble des imageries.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R2	DS mesurée	DS prédite	RSE DS
FP02	473,71		1519,08		0,003	0,534	1150,00	1045,04	104,96
FP05	535,21		1359,94		0,012	0,423	1328,00	1226,06	101,94
FP06	488,33		1509,62		0,004	0,521	1014,00	1073,77	59,77
FP09	455,92		1567,15		0,003	0,537	1070,00	975,90	94,10
FP12	480,37		1518,54		0,006	0,477	904,00	895,84	8,16
FP14	524,79		1438,26		0,003	0,543	841,00	1035,23	194,23
FP15	476,27		1514,42		0,003	0,529	1144,00	1050,54	93,46
FP16	488,14		1515,94		0,003	0,530	990,00	1083,29	93,29
FP17	497,17		1471,75		0,008	0,459	1260,00	1233,49	26,51
FP18	387,33		1788,41		0,003	0,537	1194,00	1349,49	155,49
FP26	476,02		1526,38		0,004	0,513	1007,00	978,81	28,19
FP32	487,62		1497,15		0,004	0,508	1146,00	1123,01	22,99
FP36	487,59		1502,13		0,005	0,488	927,00	932,37	5,37
FP44	562,86		1347,24		0,003	0,533	766,00	1005,29	239,29
FP143	438,57		1586,72		0,001	0,625	1247,00	1005,83	241,17
Moy	483,99		1510,85				1065,87	1067,60	
ET	40,69		101,06				163,26	122,20	
RMSE									124,02
RMSEn (%)									27,30

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 109,75 tiges/ha et 27,5 %.

Annexe 4.1.4-B : La densité de tiges (DS), en cm. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir des imagettes de forêt.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R2	DS mesurée	DS prédite	RSE DS
FP02	1017,93	-59,10			0,004	0,509	1150,00	1039,73	110,27
FP05	1024,20	-53,38			0,020	0,376	1328,00	1252,99	75,01
FP06	1021,89	-59,74			0,005	0,489	1014,00	969,71	44,29
FP09	1011,95	-64,19			0,003	0,538	1070,00	922,48	147,52
FP12	1030,63	-56,46			0,008	0,454	904,00	957,15	53,15
FP14	1041,55	-57,57			0,002	0,554	841,00	1069,41	228,41
FP15	1014,49	-60,89			0,003	0,531	1144,00	1000,70	143,30
FP16	1033,55	-61,02			0,003	0,531	990,00	1133,84	143,84
FP17	1025,65	-58,25			0,011	0,426	1260,00	1256,84	3,16
FP18	1027,48	-62,00			0,007	0,472	1194,00	1256,91	62,91
FP26	1030,58	-58,72			0,005	0,498	1007,00	1082,59	75,59
FP32	1020,22	-58,38			0,005	0,496	1146,00	1062,75	83,25
FP36	1029,96	-56,95			0,007	0,464	927,00	975,13	48,13
FP44	1139,00	-41,07	52,81		0,015	0,537	766,00	1009,32	243,32
FP143	1102,17	-51,68	54,72		0,004	0,639	1247,00	1000,99	246,01
Moy	1038,08	-57,29	53,76				1065,87	1066,04	
ET	35,04	5,48	1,35				163,26	111,84	
RMSE									135,74
RMSEn (%)									40,60

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 112,82 tiges/ha et 32,9 %.

Annexe 4.1.5-A : L'aire basale (BA), m²/ha. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir de l'ensemble des imagettes.

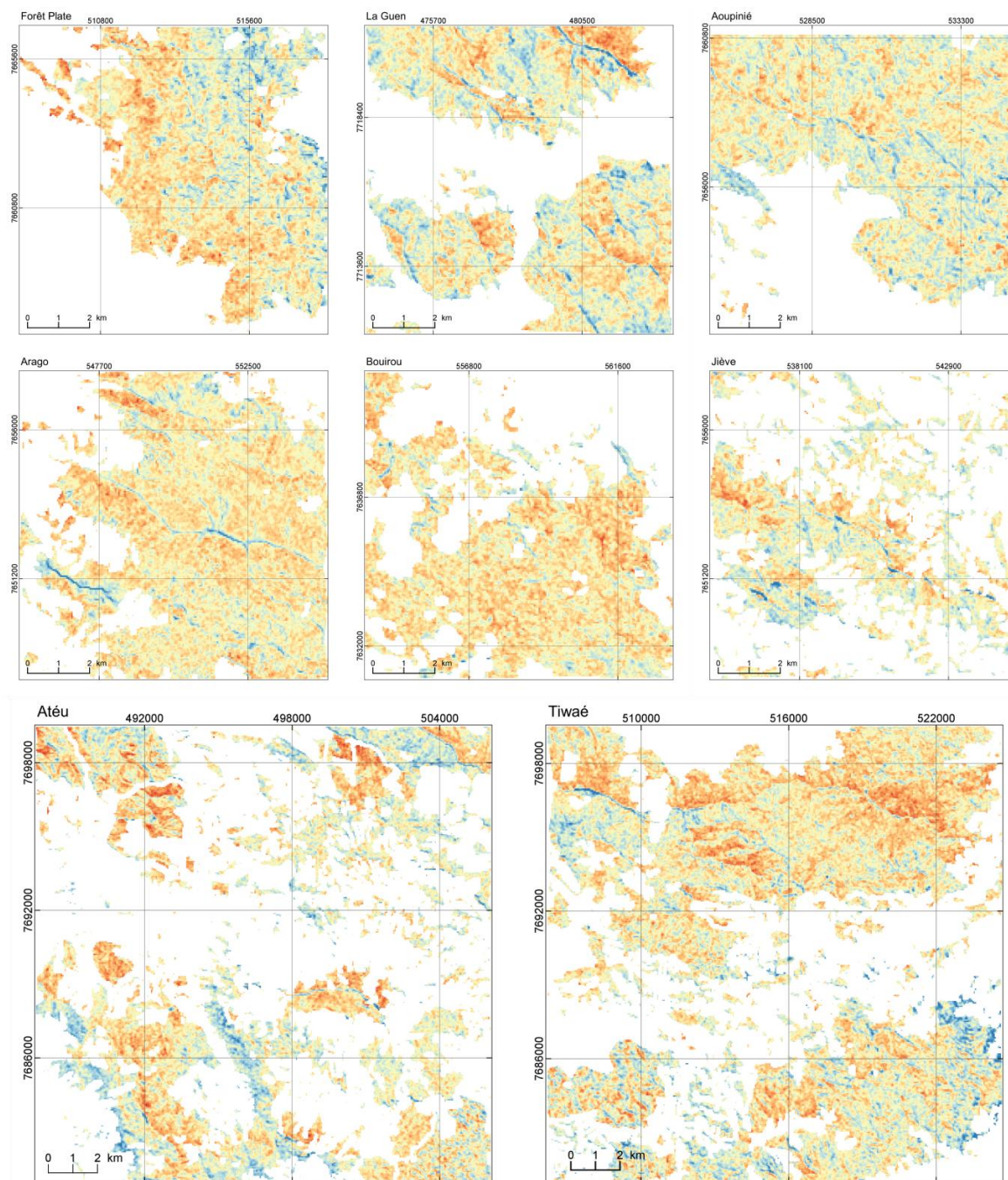
Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R2	AB mesurée	AB prédite	RSE BA
FP02	47,34	54,24		-66,41	0,082	0,365	40,77	38,02	2,74
FP05	27,47	41,36			0,164	0,155	28,91	34,93	6,02
FP06	20,45	64,18			0,019	0,382	35,22	47,88	12,66
FP09	23,47	52,75			0,066	0,254	43,94	45,90	1,96
FP12	47,97	47,80		-63,95	0,082	0,365	53,16	41,93	11,23
FP14	45,62	54,44		-61,33	0,086	0,359	40,61	41,37	0,77
FP15	76,96		-51,14	-48,23	0,017	0,525	56,72	37,92	18,81
FP16	23,10	52,80			0,056	0,271	40,66	37,29	3,37
FP17	24,71	48,84			0,104	0,205	32,73	34,04	1,30
FP18	26,66	44,07			0,104	0,205	30,07	37,19	7,12
FP26	66,27		-65,25		0,019	0,377	36,85	44,77	7,93
FP32	65,08		-65,65		0,012	0,421	49,36	37,22	12,14
FP36	47,76	56,16		-68,22	0,092	0,352	44,80	47,55	2,76
FP44	18,97	69,38			0,009	0,449	33,19	49,27	16,08
FP143	23,80	50,93			0,061	0,263	42,04	39,98	2,06
Moy	39,04	53,08	-60,68	-61,63			40,60	41,02	
ET	19,08	7,81	8,27	7,93			8,16	4,97	
RMSE									9,07
RMSEn (%)									59,50

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 6,45 m²/ha et 45,6%.

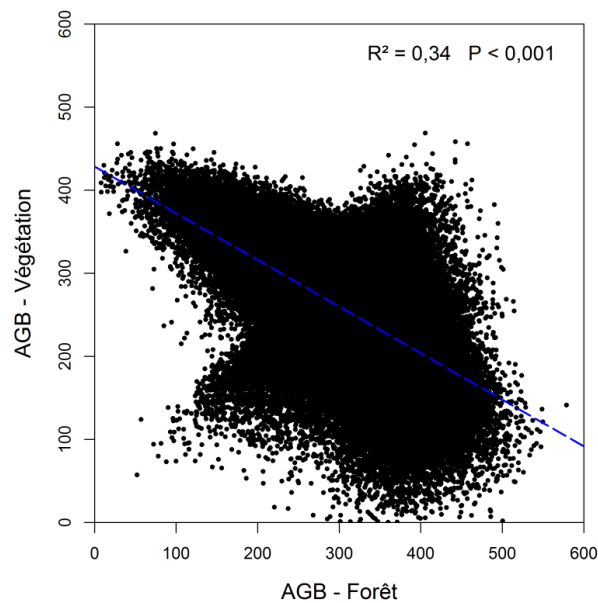
Annexe 4.1.5-B : L'aire basale (BA), m²/ha. Les modèles sont basés sur les indices de texture PC1 PC2 et PC3 calculés à partir des imagerie de forêt.

Parcelle supprimée	α	β_1	β_2	β_3	P	R2	AB mesurée	AB prédite	RSE BA
FP02	42,30	2,41			0,031	0,332	40,77	41,41	0,65
FP05	42,35	2,11			0,087	0,224	28,91	33,29	4,37
FP06	43,15	2,71			0,013	0,413	35,22	45,52	10,29
FP09	42,44	2,49			0,033	0,327	43,94	45,90	1,97
FP12	43,23	2,00		-4,45	0,064	0,394	53,16	41,57	11,59
FP14	42,29	2,41			0,031	0,332	40,61	41,13	0,52
FP15	42,83	2,15		-4,00	0,026	0,487	56,72	40,60	16,12
FP16	42,12	2,46			0,029	0,338	40,66	38,08	2,58
FP17	42,26	2,41			0,051	0,281	32,73	32,68	0,05
FP18	42,38	2,17			0,068	0,252	30,07	34,36	4,29
FP26	42,48	2,40			0,031	0,333	36,85	40,36	3,51
FP32	41,63	2,42			0,022	0,366	49,36	39,87	9,49
FP36	42,23	2,40			0,036	0,318	44,80	44,55	0,25
FP44	43,73	3,06			0,004	0,514	33,19	48,59	15,40
FP143	42,17	2,41			0,031	0,332	42,04	40,78	1,26
Moy	42,51	2,40		-4,22			40,60	40,58	
ET	0,52	0,25		0,32			8,16	4,60	
RMSE									7,70
RMSEn (%)									48,40

Note : Les valeurs de RMSE, RMSEn du modèle global, paramétrées sur les 15 parcelles du dispositif FP sont respectivement égales à 6,31 m²/ha et 40,8%.



Annexe 4.2 : Carte de la biomasse aérienne des forêts des huit sites étudiés, estimée à partir du modèle AGB2 du tableau 4.3.



Annexe 4.3 : Comparaison entre les valeurs de biomasse aérienne (AGB) prédites à partir des indices de texture issus des ACP réalisées sur l'ensemble des imagerie (présenté sur l'axe y - végétation) et sur les imagerie de forêt uniquement (présenté sur l'axe x - forêt). Les AGB des imagerie issues des deux ACP sont significativement corrélées, la p-valeur (P) et le coefficient de régression (R^2) de la régression linéaire sont indiqués sur le graphique.

PUBLICATIONS

Publication 1:

Blanchard E et al. (2015) Prédire la structure des forêts tropicales humides calédoniennes: analyse de texture de la canopée sur des images Pléiades. *Revue Française de Photogrammétrie et de Télédétection* 209:141-147

Publication 2:

Blanchard E et al. (2016) Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. *Trees*:1-16.

PREDIRE LA STRUCTURE DES FORETS TROPICALES HUMIDES CALÉDONIENNES : ANALYSE TEXTURALE DE LA CANOPEE SUR DES IMAGES PLÉIADES

Elodie Blanchard^{1,4}, Philippe Birnbaum², Christophe Proisy³, Thomas Ibanez¹,
Hervé Vandrot¹, Céline Chambrey¹, Vanessa Hequet⁴, Pierre Couteron³

1 : Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC) - Diversité biologique et fonctionnelle des écosystèmes terrestres, Nouméa, Nouvelle-Calédonie. blanchard@iac.nc

2 : Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD)-IAC-UMR AMAP, biologique et fonctionnelle des écosystèmes terrestres, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

3 : Institut de Recherche pour le Développement (IRD)-UMR AMAP, Montpellier, France.

4 : Institut de Recherche pour le Développement (IRD)-UMR AMAP, Laboratoire de botanique et d'écologie végétale appliquées, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Résumé

Cartographier et classer les forêts denses humides (FDH) selon une typologie structurale objective est un enjeu majeur pour leur conservation et leur gestion. Les principales contraintes dans l'étude des FDH sont dues à leur forte hétérogénéité et à leur faible accessibilité. Les images satellitaires Pléiades offrent de nouvelles opportunités pour l'étude, à large échelle, de l'organisation structurale de ces forêts. Dans cet article nous avons évalué à travers une étude de cas en Nouvelle-Calédonie leur potentiel pour construire une typologie des FDH à partir d'une analyse de texture de la canopée. La méthode FOTO (FOurier-based Textural Ordination) a été appliquée à des images à très haute résolution spatiale pour produire des indices de texture du grain de la canopée, qui associent la distribution des tailles des couronnes des arbres et leur répartition spatiale. Les résultats ont montré que cette méthode permettait, d'une part d'isoler la FDH des autres formations végétales, et d'autre part de mettre en évidence leur diversité structurale à large échelle. Enfin, cette étude de cas a montré que l'utilisation d'images Pléiades est prometteuse pour prédire la structure des forêts denses humides.

Mots-clés : Structure de la canopée, analyse de texture, forêt dense humide, Nouvelle-Calédonie, télédétection, image à très haute résolution

Abstract

Large-scale characterization of tropical rainforest is a challenge for their conservation and management. Very high spatial resolution images as provided by the Pléiades satellites offer new opportunities to study the structural organization of heterogeneous rainforests with limited accessibility. In this study, we have evaluated the potential of Pléiades images to map structural parameters of New Caledonian rainforests by analyzing texture of forest canopies. We have applied the Fourier transform textural ordination (FOTO) method to very high spatial resolution images to compute texture indices of canopy grain (i.e. a combination of size distribution and spatial pattern of tree crowns). The results have showed that this method was promising to isolate the rainforest from other types of vegetation, and to highlight their structural diversity on a large scale. Finally, this case study showed that the use of Pléiades images is promising to predict the structure of rainforests.

Keywords : Canopy structure, textural analysis, rainforest, New Caledonia, remote sensing, very high resolution imagery

1. Introduction

La Nouvelle-Calédonie est un archipel reconnu pour sa flore native exceptionnelle, riche et diversifiée (Morat *et al.*, 2012). Cette flore est cependant soumise à un niveau de menace élevé, aujourd'hui essentiellement engendré par l'activité minière, les incendies et le développement d'espèce exotiques invasives (Jaffré *et al.*, 1998, 2010). La conjugaison de cette richesse et de ces menaces font de la Nouvelle-Calédonie un « hotspot » majeur pour la conservation de la biodiversité mondiale (Myers *et al.*, 2000 ; Mittermeier *et al.*, 2004).

La forêt dense humide (FDH) constitue la formation végétale la plus diversifiée avec 2106 espèces recensées. Plusieurs typologies de la FDH ont été proposées sur la base des différences de composition floristique et/ou de facteurs abiotiques, hydrométriques, altitudinaux, édaphiques ou topographiques (Virost, 1951 ; 1956 ; Schmid, 1979 ; Hoff, 1983 ; Jaffré, 1993). Cependant de récents résultats basés sur un important réseau d'inventaire forestier, ont montré que les FDH sont caractérisées par une dissimilarité floristique très

élevée, faiblement expliquée par ces facteurs abiotiques (Ibanez *et al.*, 2014). Pour être généralisable à l'ensemble du territoire, la typologie des FDH ne peut donc pas se baser exclusivement sur des paramètres floristiques et environnementaux.

Au contraire, très peu d'études se sont intéressées à la diversité structurale des FDH de Nouvelle-Calédonie. Pourtant ces paramètres sont plus stables et fréquemment employés pour la description et l'étude de la dynamique des peuplements forestiers hétérogènes (par exemple Montgomery *et al.*, 2001 ; West 2009). Jaffré et Veillon (1991 et 1995) ont caractérisé les FDH à partir de paramètres floristiques et structuraux, mais leurs résultats sont basés sur des zones d'étude spatialement restreintes et souffrent d'un manque de données quantitatives et standardisées. Plus récemment Ibanez *et al.* (2014) ont mis en évidence, à partir du réseau de parcelles « New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network » (NC-PIPPN, 201 parcelles de 0.04 hectares), une diversité structurale importante au sein des forêts humides mixtes sur l'île principale. Néanmoins, ces

auteurs ont conclu que la taille des parcelles étudiées limitait l'interprétation des résultats structuraux et ont préconisé d'intégrer des parcelles d'un hectare dans le réseau NC-PIPPN afin d'améliorer les connaissances sur la diversité structurale des forêts humides mixtes néo-calédoniennes.

L'imagerie satellitaire à très haute résolution spatiale a ouvert de nouvelles perspectives dans la compréhension de la complexité structurale des FTH à large échelle spatiale (Asner *et al.*, 2014 ; Barbosa *et al.*, 2014). Des analyses de la structure des FTH basées sur les informations radiométriques (Thenkabail *et al.*, 2004), ou sur la délimitation manuelle (Asner *et al.*, 2002 ; Read *et al.*, 2003) ou automatiques (Zhou *et al.*, 2010 ; Broadbent *et al.* 2008) des houppiers des arbres, ont montré que l'exploitation des propriétés géométriques des images à très haute résolution (THR) de la canopée représente une voie de recherche prometteuse pour la caractérisation structurale des forêts (Song *et al.*, 2002 ; Frazer *et al.*, 2005).

Des résultats encourageants ont été obtenus à partir d'analyse de texture de la canopée, pour la prédiction des paramètres structuraux des FDH (Wulder *et al.*, 1998 ; Ploton *et al.*, 2012 ;). Cette texture résulte de l'abondance relative des différentes tailles des houppiers (petits, moyens et grands) et leur distribution spatiale. Ainsi il existe une relation directe entre la texture de la canopée et la structure du peuplement forestier qui la compose, et ceux indépendamment des espèces. Néanmoins, la diversité texturale de la canopée au sein d'une FDH, c'est-à-dire la diversité des tailles de houppiers, dépend de la conjonction 1) des paramètres environnementaux et 2) de la dynamique forestière. En effet le diamètre des houppiers va par exemple augmenter avec la l'âge d'une forêt (Proisy *et al.* 2007).

Depuis une dizaine d'année, une méthode originale permettant d'inférer la structure des peuplements forestier à partir de l'analyse de texture du grain de la canopée a été développée (Couteron *et al.* 2005 ; Proisy *et al.* 2007 ; Barbier *et al.*, 2012 ; Ploton *et al.*, 2012). Cette méthode, appelée FOTO (pour FOurier transform Textural Ordination) et développée par Couteron en 2002, produit à partir d'images THR, des

indices de texture relatifs à la répétition de motifs dans la canopée. Ces indices traduisent l'importance relative des petites, moyennes et grandes fréquences spatiales dans les spectres de Fourier, et reflètent l'abondance relative des différentes tailles de houppier (petit, moyen et grand).

Dans cet articles nous présentons comment la méthode FOTO appliquée à des images THR Pléiades permettrait de prédire la structure des FDH de Nouvelle-Calédonie et d'améliorer leurs typologie. Il s'agit donc de démontrer que la méthode FOTO appliquée aux images Pléiades peut être un outil performant pour (1) fournir une cartographie fiable de les forêts denses humides et, (2) capturer leur diversité structurale.

2. Matériels et méthodes

Site d'étude

La Nouvelle-Calédonie est un archipel du Pacifique Sud, situé juste au-dessus du tropique du Capricorne (20-23 ° S 164-, 167 ° E), environ 1500 km à l'est de l'Australie et 2000 km au nord de la Nouvelle-Zélande. L'île principale (environ 400 km de long et 40 km de large), appelée la Grande Terre, est traversée sur toute sa longueur par une chaîne de montagnes, dont le point culminant s'élève à 1628 m dans le nord (Mont Panié) et 1618 m dans le sud (Mont Humboldt). Les forêts denses humides (FDH) se répartissent sur les massifs montagneux, sur les substrats volcano-sédimentaire et ultramafique, le long d'un gradient altitudinal du niveau de la mer jusqu'à plus de 1500 m d'altitude et dans une gamme de précipitation annuelle moyenne de 800 à 4500 mm (METEO-FRANCE 2007).

Notre zone d'étude s'étend sur la Province Nord (Fig. 1). Pour cet article nous présentons une première étude de cas effectuée sur les FDH situées à "Forêt Plate" (Fig. 1), afin de nous affranchir des effets des gradients environnementaux et d'aborder exclusivement les effets de la dynamique forestière sur la diversité structurale des FDH, en considérant que les faibles variations d'altitude (460-520 m) et de précipitations (1700-1900mm/an) sont négligeables et sans impact sur cette diversité.

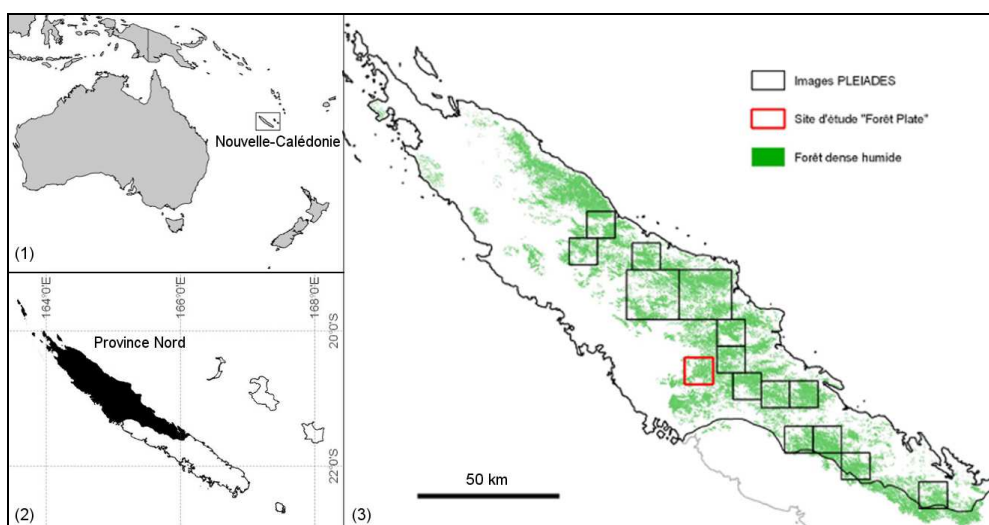


Figure 1 : Localisation des Images Pléiades et du site d'étude "Forêt Plate" dans la Province Nord de la Nouvelle-Calédonie.

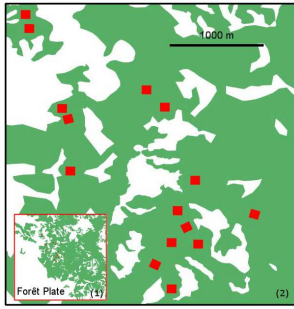


Figure 2 : Localisation des parcelles d'1 hectare (carrés rouges) sur le site de Forêt Plate.

Images satellitaires Pléiades

Quinze images des satellites Pléiades ont été acquises sur la zone d'étude entre les mois de mai et de juin 2014. Elles couvrent une superficie totale de 2492 km², répartie sur 15 sites (Fig. 1.3). Les longueurs d'onde des bandes spectrales utilisées sont comprises entre 0,48 et 0,83µm (panchromatique), 0,430 et 0,55µm (bleu), 0,49 et 0,61µm (vert), 0,60 et 0,72µm (rouge), et 0,75 et 0,95µm (proche infrarouge). Les images panchromatiques et multispectrales ont respectivement une résolution spatiale rééchantillonnée à 0,5m (résolution native 0,7 m) et à 2m (résolution native 2,80m). Les images ont été livrées dans un format JPEG2000 codées sur 16 bits. Chaque image a été orthorectifiée et géoréférencée selon une projection *RGNC 1991-93 Lambert New Caledonia*. Dans cet article nous présenterons les résultats obtenus sur l'image Pléiades de "Forêt Plate" (fig. 2.2).

Analyse de texture du grain de la canopée

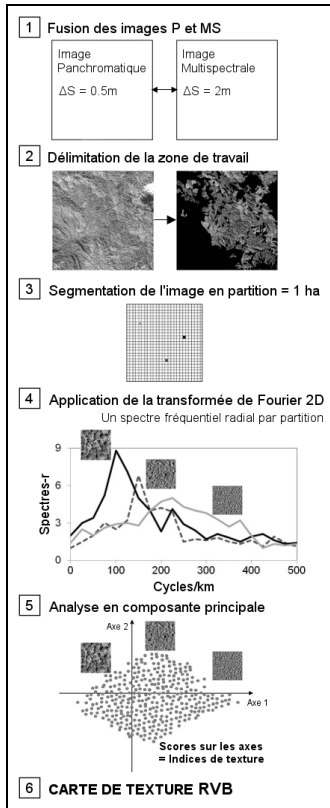


Figure 3 : Algorithme du programme Matlab 'TEXTUREMOD' de la méthode FOTO, de l'image satellitaire THR étudiée à la carte de texture codée en Rouge/Vert/Bleu.

La méthode FOTO (FOurier-based textural Ordination) est utilisée pour la classification structurale de peuplements végétaux à partir de l'analyse de texture d'images à très haute résolution spatiale (THR). FOTO associe une transformée de Fourier bidimensionnelle suivie d'une analyse en composante principale (ACP) pour produire des indices de texture. Nous avons appliqué cette méthode sur une image THR Pléiades en suivant la procédure présentée dans Proisy *et al.* (2007) et en utilisant des routines développées pour le logiciel MatLab (MathWorks 2002).

Les quatre canaux de l'image multispectrale (MS) ont été fusionnés avec le canal panchromatique (P) et moyennés dans une couche en niveau de gris à une résolution spatiale de 0,5 m à l'aide du logiciel ER Mapper 7.0 (Earth Resource Mapping Ltd.) (Fig. 3 étape 1). Le canal panchromatique est utilisé pour sa résolution spatiale supérieure à celle des canaux multispectraux (Proisy *et al.* 2007), qui est ainsi en mesure de capturer l'ensemble du gradient de texture observé dans l'image. La méthode FOTO s'applique uniquement sur des surfaces de végétation dont la canopée est suffisamment fermée (Proisy *et al.*, 2007). Une cartographie visuelle au 1/3000^{ème} des FDH de la zone d'étude a été digitalisée visuellement à partir des images Pléiades panchromatique et multispectrale. Nous avons également cartographié les autres formations végétales : la savane à Niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*), le maquis, les plantations de Pin des Caraïbes (*Pinus caribaea*), et les zones à exclusion de l'analyse de texture : les nuages, leurs ombres, les cours d'eau, les routes, les sols nus et les zones anthropisées. (Fig. 3 étape 2). Les analyses ont été réalisées en incluant les quatre formations végétales et en ne sélectionnant que la FDH.

Les images masquées ainsi produites ont été utilisées pour l'analyse de texture, sans aucune transformation radiométrique ou géométrique. Elles ont ensuite été segmentées en imagerie de 1 hectare auxquelles une transformée de Fourier à deux dimensions a été appliquée (Fig. 3 étape 3). La radiance spectrale exprimée dans le domaine spatial est transposée dans le domaine fréquentiel. Un spectre fréquentiel radial (spectre de Fourier, en cycles/km) est ensuite obtenu pour chaque imagerie. En d'autres termes, l'image est discrétisée en classe de fréquence spatiale (Fig. 3 étape 4). Les imageries avec une texture grossière sont généralement associées à des spectres asymétriques dans les basses fréquences, tandis que celles avec une texture fine sont généralement associées à des spectres plus équilibrés (voir Fig.3 étape 4).

La mesure de la dispersion entre les spectres radiaux (spectres-r) est ensuite analysée par ACP. Elle permet d'ordonner dans 3 nouveaux axes les spectres de Fourier obtenus pour chaque imagerie et moyennés dans toutes les directions. Les composantes principales de l'ACP, qui présentent les scores maximums du pourcentage de la variance expliquée, sont utilisées en tant qu'indices de texture (Fig. 3 étape 5). L'axe 1 de l'ACP oppose les textures grossières (scores négatifs) aux textures fines (scores positifs) du grain de canopée. L'axe 2 de l'ACP semble exprimer un gradient d'ouverture du milieu, d'une canopée fermée (scores négatifs) à une canopée ouverte (scores positifs) (Couteron *et al.*, 2005 ; Ploton *et al.*, 2012). Finalement une carte de texture est construite à partir des scores des imageries sur les trois premiers axes de l'ACP, rassemblés respectivement dans une image sous la

forme des canaux Rouge, Vert, Bleu (RVB) (Fig. 3 étape 6).

Les données de terrain

Dans l'objectif de valider les résultats de l'analyse de textures avec des données de structures issues d'inventaires forestiers, un dispositif comprenant 15 parcelles de 1 hectare (100 x 100m) a été mis en place sur le site de « Forêt Plate » (Fig. 2). Le choix de ces parcelles repose sur une sélection visuelle préalable de l'image Pléiades, afin de capturer la plus grande gamme de texture du grain de la canopée, des plus fines au plus grossières. Ces parcelles sont repérées et délimitées au sol. Sur chaque parcelle d'1 ha, toutes les plantes (incluant les arbres, palmiers, fougère arborescentes et lianes) dont le diamètre du tronc à

hauteur de poitrine (DHP) était supérieur ou égal à 10 cm ont été inventoriées. Pour chacune de ces plantes, le DHP a été mesuré et la position dans la strate verticale a été évaluée selon 4 modalités définies d'après l'éclairement reçu par leur houppier : (1) sous-bois lorsque le houppier ne reçoit jamais d'ensoleillement direct, (2) sous-canopée lorsque le houppier est partiellement exposé, (3) canopée lorsque le sommet du houppier est entièrement exposé et (4) émergent, les arbres dont le houppier surcime la canopée et bénéficie d'un ensoleillement total.

3. Résultats/Discussion

Cartographie des formations végétales

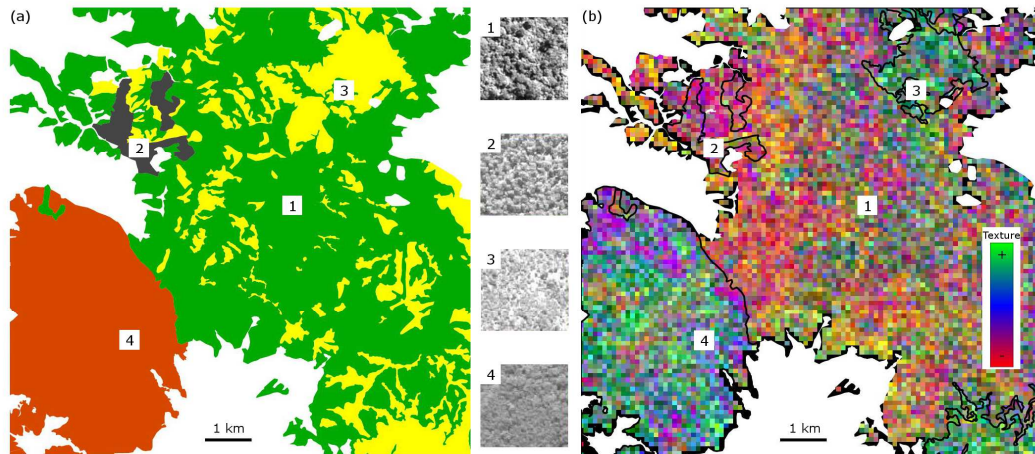


Figure 4 : (a) Cartographie des formations végétales sur l'emprise de l'image Pléiades "Forêt Plate". En vert la FDH, en rouge le maquis, en jaune les savanes à Niaoulis, en gris les plantations de pins et en blanc les zones masquée pour l'analyse de texture. (b) Carte de texture de la végétation, obtenue par codage RVB sur les scores des trois principaux axes de l'ACP (rouge = PC1, vert = PC2, bleu = PC3), qui expliquent 74 % de la variance observée dans les spectres-r. L'emprise de la carte est identique au (a). Les formations végétales sont délimitées en noire, représentées par un extrait de l'image Pléiades panchromatique, et numérotées, 1 pour le maquis, 2 pour la savane, 3 pour les plantations de pins et 4 pour la FDH.

L'analyse texturale du couvert végétal a permis de différencier la forêt dense humide des autres formations végétales. Les plantations de pins sont représentées spécifiquement sur la carte de texture par un gradient de rose (Fig. 4b). La spécificité de la texture des plantations de pins est liée à la répétition de petits houppiers (dû au port en cône des Pins des Caraïbes) répartis régulièrement dans l'espace (Fig. 4, extrait de l'image Pléiades panchromatique), ce qui leur confère une texture très homogène, facilement différenciable des FDH qui présentent naturellement, à tous les stades de croissance une organisation plus anarchique (Zhou *et al.* 2013), et donc une texture plus hétérogène. Le maquis et la savane à Niaoulis sont représentés sur la carte de texture (Fig. 4b) par un gradient de vert. Les études de texture de la canopée des forêts tropicales à partir de la méthode FOTO ont montré que la couleur verte était généralement associée à une texture grossière, correspondant à des stades matures de la forêt tropicale humide (Couteron *et al.*, 2005) ou à des stades sénescents, dans le cas des mangroves de Guyane française (Proisy *et al.*, 2007). Or l'organisation structurale de la savane à Niaoulis et du maquis ne correspond pas aux descriptions de ces formations forestières. Ce résultat est donc vraisemblablement lié à l'aspect "lisse" de la texture des maquis et à l'aspect "perforée" de la texture des savanes (Fig. 4, extrait de

l'image Pléiades panchromatique), plutôt qu'à la répétition de larges houppiers absents dans ces formations. En effet l'organisation spatiale des savanes à Niaoulis définie par une strate de graminées continue parsemée de Niaoulis arborescents leur confère cet aspect textural "perforé". L'aspect "lisse" de la texture du maquis vient vraisemblablement du fait qu'il est caractérisé par une végétation arbustive basse (McCoy *et al.*, 1999), non stratifiée, qui lui confère une organisation horizontale et verticale très homogène. Précisément, comme Ploton *et al.* (2012) l'ont montré, le spectre-r des imagerie affichant un degré élevé d'hétérogénéité spatiale sont orientées vers les basses fréquences en raison de la contribution des motifs de plus grande taille (cas des savanes). De la même manière les spectre-r des imagerie qui affichent un degré d'homogénéité très élevé dus à l'absence de houppiers (cas des maquis), sont également caractérisées par des fréquences basses. De cette manière ces imagerie peuvent être faussement interprétées comme contenant des arbres à larges houppiers.

Ainsi cette analyse globale de texture semble intéressante pour extraire spatialement les plantations, les maquis et les savanes des forêts denses humides même si la méthode FOTO a été développée initialement pour travailler sur un seul type de

végétation plutôt que sur une mosaïque de formation

végétale (forestière et non forestière).

Cartographie des FDH

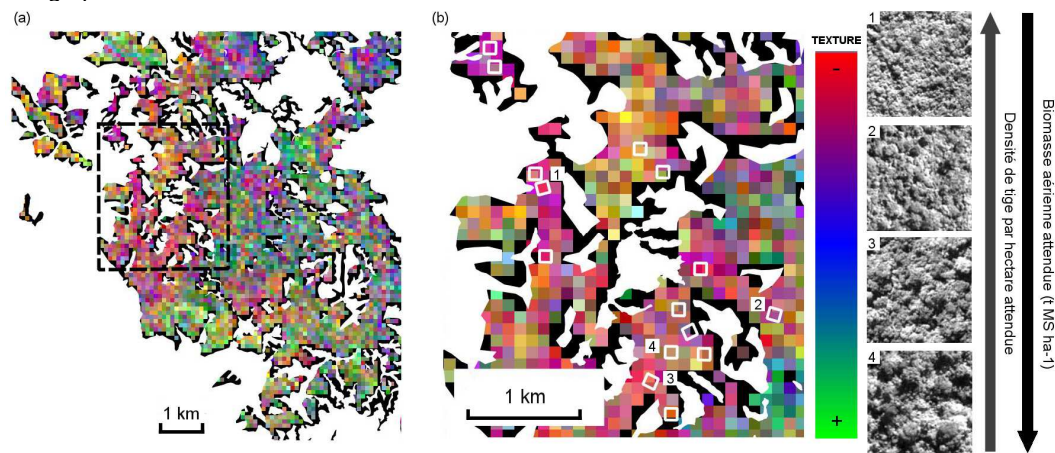


Figure 5 : (a) Carte de texture de la canopée de la FDH sur l'emprise de l'image Pléiades "Forêt Plate", obtenue par codage RVB sur les scores des trois principaux axes de l'ACP (rouge = PC1, vert = PC2, bleu = PC3). En blanc les surfaces masquées. (b) Zoom sur la zone de mise en place de 15 parcelles de validation du modèle FOTO, représentée par des carrés blancs. Les emprises de l'image Pléiades des parcelles numérotées de 1 à 4 sont affichées sur la droite avec les gradients de densité de tige et de biomasse aérienne à l'hectare qui leur sont associés.

Le gradient de texture obtenu était en accord avec la classification visuelle qui a pu être faite à partir des images THR de la canopée. La carte de texture a révélé un fort contraste de couleur (Fig.5a). Les indices de texture issus des trois principaux axes de l'ACP des spectres de Fourier (expliquant 70 % de la variance observée dans les spectres-r) ont confirmé leur capacité à capturer l'ensemble du gradient du grain de canopée. Les imagerie de quatre parcelles (Fig. 5b), extraites de l'image Pléiades panchromatique, illustrent le gradient de texture de la zone d'étude, des plus fines au plus grossières. Ces imagerie sont caractérisées sur la carte de texture par les couleurs rouge, violet et marron, expression des indices de texture issus de la moyenne des scores de chaque fenêtre sur les 3 premiers axes de l'ACP. Le rouge caractérise les textures fines (répétition de petits et de moyens houppiers), le marron à l'inverse marque les textures grossières (répétition de larges houppiers).

Les indices de texture fournissent ainsi une classification quantitative des différents types structuraux composant la FDH. Ils sont associés à des gradients de structure, tel que la densité de tige par hectare, très élevée pour les textures fines et plus faible pour les textures grossières (des densités de 1580 et 870 tiges/ha ont été mesurées respectivement sur les parcelles 1 et 4, Fig.5). D'après les relations allométriques entre le diamètre du tronc, la hauteur et la taille du houppier d'un arbre (Chave *et al.*, 2005, 204 ; Muller-Landau *et al.*, 2006 ; Antain *et al.*, 2013), l'étude de la structure des FDH par analyse de texture repose sur le principe que le nombre et la taille des houppiers des arbres visibles du dessus de la canopée permet de prédire des paramètres structuraux forestiers. Le raisonnement, lorsque l'on considère, par exemple, la biomasse aérienne d'un peuplement, est basé sur le principe que les gros arbres, qui atteignent généralement la canopée (cf. allométrie DHP-Hauteur Feldpausch *et al.*, 2011), contribuent majoritairement à la biomasse totale du peuplement dans les forêts tropicales humides (Clark *et al.*, 2001 ; Rutishauser *et al.*, 2010 ; Slik *et al.*, 2013). La biomasse aérienne est ainsi logiquement plus élevée dans les peuplements

caractérisés par une texture grossière que par une texture fine (Fig. 5b), ceci a été montré à plusieurs reprises dans la littérature (Proisy *et al.*, 2007 ; Ploton *et al.*, 2012).

Compte tenu de l'homogénéité des conditions environnementales à « Forêt Plate », la variabilité spatiale de la texture observée (Fig. 5b) résulte des différences d'états dynamiques. La cartographie des formations végétales (Fig. 4a) a montré que la FDH était fragmentée avec la présence de savanes à Niaoulis incluses dans la matrice forestière. Ces savanes sont le résultat d'incendies répétés qui peuvent avoir un impact sur la dynamique des FDH avoisinantes (dynamiques de savanisation et de recolonisation, voir par exemple Ibanez *et al.*, 2013). Ainsi, la présence de patches forestiers issus de recolonisations plus ou moins avancées pourrait expliquer la variabilité structurale observée. De ce fait nous observons un gradient allant des peuplements forestiers caractérisés par une densité élevée de petite tige que nous pouvons associer à des jeunes stades de recolonisation, aux peuplements caractérisés par une faible densité de grosse tige, que nous pouvons associer à des stades plus matures.

4. Conclusion

Cette étude de cas nous a permis de montrer que la méthode FOTO appliquée à une image THR Pléiades permettait d'une part d'isoler la FDH des autres formations végétales et d'autre part de mettre en évidence la diversité structurale des FDH à large échelle. De plus, l'utilisation d'images Pléiades semble prometteuse pour prédire la structure des FDH car la très haute résolution du canal panchromatique permet de capturer l'ensemble du gradient de texture observé dans l'image.

L'application prévue de la méthodologie sur les quatorze autres images Pléiades devrait fournir une première classification structurale des FDH néo-calédoniennes. Cependant, la multiplication des sites d'études nécessitera la prise en compte de l'influence de la topographie sur la texture de la canopée. Mais aussi de la diversité des paramètres d'acquisition des

images, tel que les angles d'incidence des capteurs. La généralisation de la typologie des FDH à large échelle permettra d'étudier les relations entre la diversité structurale des FDH et les gradients environnementaux.

Remerciements

Nous remercions la Province Nord pour le financement du projet dans lequel s'intègre ce travail. L'étude a été supportée par le CNES dans le cadre du programme RTU, qui nous a permis d'obtenir des images Pléiades (© CNES 2014, distribution AIRBUS DS / Spot Image). Nous remercions particulièrement Claire Tinel pour son aide lors de la programmation des images. Nous remercions l'IGN et particulièrement Michel Pausader pour l'orthorectification et le géoréférencement des images Pléiades. Enfin un grand merci aux personnes qui nous ont aidé à collecter les données sur le terrain.

Bibliographie

- Antin C., Pelissier R., Vincent G., Couteron P., 2013. *Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest*. *Trees-Structure and Function*, 27(5) : 1485-1495.
- Asner G. P., Anderson C. B., Martin R. E., Knapp D. E., Tupayachi R., Sinca F., Malhi Y., 2014. *Landscape-scale changes in forest structure and functional traits along an Andes-to-Amazon elevation gradient*. *Biogeosciences*, 11(3) : 843-856.
- Asner G. P., Palace M., Keller M., Pereira R., Silva J. N. M., Zweede J. C., 2002. *Estimating canopy structure in an Amazon Forest from laser range finder and IKONOS satellite observations*. *Biotropica*, 34(4) : 483-492.
- Barbier N., Couteron P., Gastelly-Etchegorry J. P., Proisy C., 2012. *Linking canopy images to forest structural parameters : potential of a modeling framework*. *Annals of Forest Science*, 69(2) : 305-311.
- Barbosa J. M., Melendez-Pastor I., Navarro-Pedreño J., Bitencourt M. D., 2014. *Remotely sensed biomass over steep slopes : An evaluation among successional stands of the Atlantic Forest, Brazil*. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 88(0) : 91-100.
- Broadbent E. N., Asner G. P., Pena-Claros M., Palace M., Soriano M., 2008. *Spatial partitioning of biomass and diversity in a lowland Bolivian forest : Linking field and remote sensing measurements*. *Forest Ecology and Management*, 255(7) : 2602-2616.
- Chave J., Andalo C., Brown S., Cairns M. A., Chambers J. Q., Eamus D., Folster H., Fromard F., Higuchi N., Kira T., Lescure J. P., Nelson B. W., Ogawa H., Puig H., Riera B., Yamakura T., 2005. *Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests*. *Oecologia*, 145(1) : 87-99.
- Chave J., Rejou-Mechain M., Burquez A., Chidumayo E., Colgan M. S., Delitti W. B., Duque A., Eid T., Fearnside P. M., Goodman R. C., Henry M., Martinez-Yrizar A., Mugasha W. A., Muller-Landau H. C., Mencuccini M., Nelson B. W., Ngomanda A., Nogueira E. M., Ortiz-Malavassi E., Pelissier R., Ploton P., Ryan C. M., Saldarriaga J. G., Vieilledent G., 2014. *Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees*. *Global Change Biology*, 20(10) : 3177-3190.
- Clark D. A., Brown S., Kicklighter D. W., Chambers J. Q., Thomlinson J. R., Ni J., 2001. *Measuring net primary production in forests : Concepts and field methods*. *Ecological Applications*, 11(2) : 356-370.
- Couteron P., 2002. *Quantifying change in patterned semi-arid vegetation by Fourier analysis of digitised aerial photographs*. *International Journal of Remote Sensing*, 23 : 3407-3425.
- Couteron P., Pelissier R., Nicolini E. A., Dominique P., 2005. *Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images*. *Journal of Applied Ecology*, 42(6) : 1121-1128.
- Feldpausch T. R., Banin L., Phillips O. L., Baker T. R., Lewis S. L., Quesada C. A., Affum-Baffoe K., Arets E., Berry N. J., Bird M., Brondizio E. S., De Camargo P., Chave J., Djangbletey G., Domingues T. F., Drescher M., Fearnside P. M., Franca M. B., Fyllas N. M., Lopez-Gonzalez G., Hladik A., Higuchi N., Hunter M. O., Iida Y., Salim K. A., Kassim A. R., Keller M., Kemp J., King D. A., Lovett J. C., Marimon B. S., Marimon B. H., Lenza E., Marshall A. R., Metcalfe D. J., Mitchard E. T. A., Moran E. F., Nelson B. W., Nilus R., Nogueira E. M., Palace M., Patino S., Peh K. S. H., Raventos M. T., Reitsma J. M., Saiz G., Schrod F., Sonke B., Taedoumg H. E., Tan S., White L., Woll H., Lloyd J., 2011. *Height-diameter allometry of tropical forest trees*. *Biogeosciences*, 8(5) : 1081-1106.
- Frazer G. W., Wulder M. A., Niemann K. O., 2005. *Simulation and quantification of the fine-scale spatial pattern and heterogeneity of forest canopy structure : A lacunarity-based method designed for analysis of continuous canopy heights*. *Forest Ecology and Management*, 214(1-3) : 65-90.
- Hoff, M., 1983. *Quelques aspects des forêts de Nouvelle-Calédonie et de leurs structures*. *Bulletin de Liaison-SEPANRIT*, 12 : 113-118.
- Ibanez T., Munzinger J., Dagostini G., Hequet V., Rigault F., Jaffré T., Birnbaum P., 2014. *Structural and floristic diversity of mixed tropical rain forest in New Caledonia : new data from the New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network (NC-PIPPN)*. *Applied Vegetation Science*, 17(3) : 386-397.
- Ibanez T., Munzinger J., Gauchere C., Curt T., Hely C., 2013. *Inferring savannah-rainforest boundary dynamics from vegetation structure and composition : a case study in New Caledonia*. *Australian Journal of Botany*, 61(2) : 128-138.
- Jaffré T., 1993. *Relation between ecological diversity and floristic diversity in New Caledonia*. *Biodiversity Letters*, 1 : 82-91.
- Jaffré T. et Veillon J.M., 1991. *Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie*. *Adansonia*, 12 : 243-273.
- Jaffré T. et Veillon J.M., 1995. *Structural and floristic characteristics of a rain forest on schist in New Caledonia : a comparaison with an ultramafic rain forest*. *Adansonia*, 4 (17) : 201-226.
- Jaffré T., Bouchet P. & Veillon J.M., 1998. *Threatened plants of New Caledonia : is the system of protected areas adequate?* *Biodiversity and Conservation*, 7 : 109-135.
- Jaffré T., Munzinger J., Lowry, P.P., 2010. *Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed*

- measures to improve their protection. *Biodiversity and Conservation*, 19 : 1485-1502.
- Mccoys S., Jaffre T., Rigault F., Ash J. E., 1999. *Fire and succession in the ultramafic maquis of New Caledonia*. *Journal of Biogeography*, 26(3) : 579-594.
- METEO-FRANCE, 2007. *Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie METEO-France en Nouvelle-Calédonie*. METEO-FRANCE, Nouméa, NC.
- Mittermeier R.A., Robles Gil.P., Hoffmann M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C.G., Lamoureux J., Da Fonseca G.A.B., 2004. *Hotspots revisited*. Chicago University Press, Chicago, IL, US.
- Montgomery R. A., Chazdon R. L., 2001. *Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests*. *Ecology*, 82(10) : 2707-2718.
- Morat P., Jaffre T., Tronchet F., Munzinger J., Pillon Y., Veillon J.M. & Chalopin M., 2012. *The taxonomic reference base "Floral" and characteristics of the native vascular flora of New Caledonia*. *Adansonia*, 34 : 179-221.
- Muller-Landau H. C., Condit R. S., Chave J., Thomas S. C., Bohlman S. A., Bunyavejchewin S., Davies S., Foster R., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Harms K. E., Hart T., Hubbell S. P., Itoh A., Kassim A. R., Lafrankie J. V., Lee H. S., Losos E., Makana, Jr., Ohkubo T., Sukumar R., Sun I. F., Supardi N. M. N., Tan S., Thompson J., Valencia R., Munoz G. V., Wills C., Yamakura T., Chuyong G., Dattaraja H. S., Esufali S., Hall P., Hernandez C., Kenfack D., Kiratiprayoon S., Suresh H. S., Thomas D., Vallejo M. I., Ashton P., 2006. *Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests*. *Ecology Letters*, 9(5) : 575-588.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A.B., Kent J., 2000. *Biodiversity hotspots for conservation priorities*. *Nature*, 403 : 853-858.
- Ploton P., Péliissier R., Proisy C., Flavenot T., Barbier N., Rai S., Couteron P., 2012. *Assessing aboveground tropical forest biomass using Google Earth canopy images*. *Ecological Applications*, 22(3) : 993-1003.
- Proisy C., Couteron P., Fromard F., 2007. *Predicting and mapping mangrove biomass from canopy grain analysis using Fourier-based textural ordination of IKONOS images*. *Remote Sensing of Environment*, 109 : 379-392.
- Read J. M., Clark D. B., Venticinque E. M., Moreira M. P., 2003. *Application of merged 1-m and 4-m resolution satellite data to research and management in tropical forests*. *Journal of Applied Ecology*, 40(3) : 592-600.
- Rutishauser E., Wagner F., Herault B., Nicolini E.-A., Blanc L., 2010. *Contrasting above-ground biomass balance in a Neotropical rain forest*. *Journal of Vegetation Science*, 21(4) : 672-682.
- Schmid M., 1979. *Les écosystèmes forestiers mélanésiens (Nouvelle-Calédonie, Nouvelles Hébrides, Fidji et Iles Salomon)*. *Les écosystèmes forestiers tropicaux - Un rapport sur l'état des connaissances*, UNESCO : 709-740.
- Slik J. W. F., Paoli G., Mcguire K., Amaral I., Barroso J., Bastian M., Blanc L., Bongers F., Boundja P., Clark C., Collins M., Dauby G., Ding Y., Doucet J. L., Eler E., Ferreira L., Forshed O., Fredriksson G., Gillet J. F., Harris D., Leal M., Laumonier Y., Malhi Y., Mansor A., Martin E., Miyamoto K., Araujo-Murakami A., Nagamasu H., Nilus R., Nurtjahya E., Oliveira A., Onrizal O., Parada-Gutierrez A., Permana A., Pooter L., Poulsen J., Ramirez-Angulo H., Reitsma J., Rovero F., Rozak A., Sheil D., Silva-Espejo J., Silveira M., Spironelo W., Ter Steege H., Stevart T., Navarro-Aguilar G. E., Sunderland T., Suzuki E., Tang J. W., Theilade I., Van Der Heijden G., Van Valkenburg J., Van Do T., Vilanova E., Vos V., Wich S., Woll H., Yoneda T., Zang R. G., Zhang M. G., Zweifel N., 2013. *Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics*. *Global Ecology and Biogeography*, 22(12) : 1261-1271.
- Song C. H., Woodcock C. E., Li X. W., 2002. *The spectral/temporal manifestation of forest succession in optical imagery - The potential of multitemporal imagery*. *Remote Sensing of Environment*, 82(2-3) : 285-302.
- Thenkabail P. S., Enclona E. A., Ashton M. S., Legg C., De Dieu M. J., 2004. *Hyperion, IKONOS, ALI, and ETM plus sensors in the study of African rainforests*. *Remote Sensing of Environment*, 90(1) : 23-43.
- Viot R., 1951. *Associations végétales de la nouvelle-calédonie et leur protection*. *Journal de la Société des océanistes*, 7(7) : 263-269.
- Viot, R., 1956. *La végétation canaque*. Volume 7. Editions du Muséum.
- West G. B., Enquist B. J., Brown J. H., 2009. *A general quantitative theory of forest structure and dynamics*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(17) : 7040-7045.
- Wulder M. A., Ledrew E. F., Franklin S. E., Lavigne M. B., 1998. *Aerial image texture information in the estimation of northern deciduous and mixed wood forest leaf area index (LAI)*. *Remote Sensing of Environment*, 64(1) : 64-76.
- Zhou J., Proisy C., Descombes X., Le Maire G., Nouvellon Y., Stape J. L., Viennois G., Zerubia J., Couteron P., 2013. *Mapping local density of young Eucalyptus plantations by individual tree detection in high spatial resolution satellite images*. *Forest Ecology and Management*, 30 : 129-141.

Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas

Elodie Blanchard¹ · Philippe Birnbaum^{1,2} · Thomas Ibanez¹ · Thomas Boutreux¹ · Cécile Antin³ · Pierre Ploton³ · Grégoire Vincent³ · Robin Pouteau¹ · Hervé Vandrot¹ · Vanessa Hequet⁴ · Nicolas Barbier³ · Vincent Droissart^{3,5} · Bonaventure Sonké⁵ · Nicolas Texier^{3,5} · Narcisse Guy Kamdem⁵ · Donatien Zebaze⁵ · Moses Libalah⁵ · Pierre Couteron³

Received: 9 September 2015 / Accepted: 3 June 2016
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2016

Abstract

Key message Across five biogeographic areas, DBH-CA allometry was characterized by inter-site homogeneity and intra-site heterogeneity, whereas the reverse was observed for DBH-H allometry.

Abstract Tree crowns play a central role in stand dynamics. Remotely sensed canopy images have been shown to allow inferring stand structure and biomass which suggests that allometric scaling between stems and crowns may be tight, although insufficiently investigated to date. Here, we report the first broad-scale assessment of stem vs. crown scaling exponents using measurements of bole diameter (DBH), total height (H), and crown area (CA) made on 4148 trees belonging to 538 species in five biogeographic

areas across the wet tropics. Allometries were fitted with power functions using ordinary least-squares regressions on log-transformed data. The inter-site variability and intra-site (sub-canopy vs. canopy trees) variability of the allometries were evaluated by comparing the scaling exponents. Our results indicated that, in contrast to both DBH- H and H -CA allometries, DBH-CA allometry shows no significant inter-site variation. This fairly invariant scaling calls for increased effort in documenting crown sizes as part of tree morphology. Stability in DBH-CA allometry, indeed, suggests that some universal constraints are sufficiently pervasive to restrict the exponent variation to a narrow range. In addition, our results point to inverse changes in the scaling exponent of the DBH-CA vs. DBH- H allometries when shifting from sub-canopy to canopy trees, suggesting a change in carbon allocation when a tree reaches direct light. These results pave the way for further advances in our understanding of niche partitioning in tree species, tropical forest dynamics, and to estimate AGB in tropical forests from remotely sensed images.

Communicated by E. Beck.

✉ Elodie Blanchard
blanchard@iac.nc

¹ Institut Agronomique Néo-Calédonien (IAC), Diversité Biologique et Fonctionnelle des Écosystèmes terrestres, Laboratoire de Botanique et d'Écologie Végétale Appliquées, BP A5, 98848 Noumea, New Caledonia

² Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique Pour le Développement (CIRAD), UMR 51-AMAP, Boulevard de la Lironde, TA A-51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, France

³ Institut de Recherche Pour le Développement (IRD), UMR AMAP, Boulevard de la Lironde, TA A-51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, France

⁴ Institut de Recherche Pour le Développement (IRD), BP A5, 98848 Nouméa, New Caledonia

⁵ Laboratoire de Botanique Systématique et d'Ecologie, Département des Sciences Biologiques, Ecole Normale Supérieure, Université de Yaoundé I, BP 047, Yaoundé, Cameroon

Keywords Allometry · Tree architecture · Stem size · Ontogeny · Crown light exposure · Rainforest

Introduction

Forest ecosystems are complex three-dimensional arrangements of individual trees. Most models of forest structure and dynamic still rely on diameters at breast height (DBH) as an easy-to-measure proxy for 3D tree dimensions, such as tree height and crown sizes. In fact, data on tree height (H) and crown dimensions are more difficult to acquire than DBH, especially from very large tropical trees that predominantly contribute to forest

structure (Lindenmayer et al. 2012; Lutz et al. 2013) and to carbon and biomass storage (AGB, Slik et al. 2013; Fauset et al. 2015; Bastin et al. 2015). Data on H are increasingly integrated in forest models (e.g., Kohyama et al. 2003; Feldpausch et al. 2012), notably with the recent use of airborne LiDAR (light detection and ranging) to measure forest height (e.g., Clark et al. 2004; Kennel et al. 2013). In comparison, crown size, shape, and position are seldom used (but see Harja et al. 2012; Bohlman and Pacala 2012; Taubert et al. 2015; Farrior et al. 2016), while it has been shown that they are appropriate variables to predict tree growth and mortality (Moravie et al. 1999; King 2005; Muller-Landau et al. 2006). To improve models in spite of difficulties in data acquisition, authors used tree allometries to estimate tree H and crown dimensions from DBH (e.g., Harja et al. 2012; Bohlman and O'Brien 2006; Antin et al. 2013).

In recent decades, the variability of allometries between tree DBH and H , and its consequences for understanding stand dynamics and forest AGB estimation have raised increasing interest (e.g., Aiba and Kohyama 1996; Thomas 1996; Feldpausch et al. 2011; Banin et al. 2012; Lines et al. 2012; Harja et al. 2012; Thomas et al. 2015). In comparison, the allometries between crown dimensions and either DBH or H have received a very little interest. Most studies focused on the trade-off between investments in H versus crown expansion during ontogeny by comparing species adult stature (King 1996; Henry and Aarssen 1999; Kohyama et al. 2003; Poorter et al. 2003, 2006; Osunkoya et al. 2007; King and Clark 2011). Nevertheless, recent publications highlighted the importance of crown allometries in understanding the structural organization of forest stands and their productivity (Mäkelä and Valentine 2006; Coomes et al. 2012; Attocchi and Skovsgaard 2015; Muller-Landau et al. 2006), the diversification of tree architecture (Olson et al. 2009), niche partitioning in trees within a forest stand (Lines et al. 2012; Antin et al. 2013), and the variations in canopy structure (Bohlman and O'Brien 2006; Bohlman and Pacala 2012; Palace et al. 2015; Farrior et al. 2016). It was also recently demonstrated that including information on crown widths in classical AGB allometric models (i.e., based on DBH, H and wood density, Chave et al. 2005, 2014) greatly improved model fit, particularly in the case of large trees (Goodman et al. 2014; Ploton et al. 2016).

Allometries are of increasing importance in the development of remote sensing surveys of forests to estimate forest AGB at landscape and regional scales. Both tree H and crown sizes have been shown to be good predictors of AGB, and may be measured by remotely sensed information. For instance, AGB was modelled from canopy height data derived from airborne LiDAR (Asner 2009; Saatchi et al. 2011; Baccini et al. 2012; Zolkos et al. 2013;

Bouvier et al. 2015) or from assessments of crown size distribution of canopy trees derived from textural analysis of very high spatial resolution (VHR) optical images (Proisy et al. 2007; Barbier et al. 2010; Ploton et al. 2013; Bastin et al. 2014; Singh et al. 2015). However, neither LiDAR nor VHR optical data provide direct data on tree DBH, which is the traditional biomass predictor and the main stand structure variable measured in the field. To be comparable with DBH-based data, remote sensing information needs to be complemented by allometric relationships, which is the missing link to infer DBH-based stand variables from canopy metrics.

Patterns of tree allometries partly reflect the fundamental concepts in plant architecture defined by the balance between plant form and functions (Hallé et al. 1978; Barthélémy and Caraglio 2007). During tree ontogeny, tree growth results from a trade-off between vertical growth of the stem to reach the sunniest layer of the vegetation and horizontal expansion of the crown to maximize light interception. Hence, dense stands promote vertical growth (Montgomery and Chazdon 2001; Osunkoya et al. 2007; Bohlman and Pacala 2012), while increasing light availability and lateral empty space promote horizontal crown expansion. In turn, this expansion is associated with the thickening of the stem base required for mechanical support at the expense of vertical growth (Sterck and Bongers 2001; King 1996; Yamada et al. 2005). Mechanical interactions between trees limit lateral crown extension through branch abrasion of moving canopies, which is illustrated by the so-called "crown shyness gap" in the canopy layer (Jacobs 1955; Putz et al. 1984). Tree strategies for resource allocation and their influence on allometries are, thus, mainly driven by competition for space (Hajek et al. 2015) and light (Banin et al. 2012; Lines et al. 2012), which mainly depend on the position of the crown within the 3D structure of the forest stand.

In parallel, several studies have shown that allocation patterns between tree dimensions can differ among species, according to different species-specific traits, such as the adult stature (Aiba and Kohyama 1996; Kohyama et al. 2003; Bohlman and O'Brien 2006; Iida et al. 2011), wood density (Anten and Schieving 2010; Iida et al. 2012; Thomas et al. 2015), or responses to resource availability (Poorter et al. 2003; Kitajima et al. 2005; Quesada et al. 2012). In allometric equations, the scaling exponent of the power function can also be shaped by the environmental conditions of the stand (e.g., Sterck and Bongers 2001; Osada et al. 2004; Nogueira et al. 2008; Lang et al. 2010; Heineman et al. 2011), the local environment of an individual tree, and by the diversity of tree communities (e.g., Iwasa et al. 1985; King and Maindonald 1999; Poorter et al. 2003; Kitajima et al. 2005).

In reverse to all these sources of variation, some general mechanical growth constraints promote stability in the allometric relationship between DBH and crown size. Indeed, the mechanical constraints exerted by leaves on stems supporting them and the hydraulic constraints suffered by stems that have to supply water to leaves may drive the size and total area of leaves deployed by the stems (Niklas 1992; Westoby et al. 2002; Westoby and Wright 2003). The metabolic theory of ecology (MTE, West et al. 1999; Brown et al. 2004) has generated specific allometric predictions by some of these constraints. The MTE theory is based on the assumption that the metabolic scaling is invariably reflected into the morphological scaling. However, several studies suggest that the MTE fails to predict the observed scaling exponent of the H-DBH allometry (Poorter et al. 2003; Coomes et al. 2003; Bohlman and O'Brien 2006; Muller-Landau et al. 2006), whereas the MTE may better predict the scaling exponent of the crown allometries [i.e., DBH-crown area (CA) allometry] (Antin et al. 2013). Furthermore, the correlation between canopy metrics (computed from remotely sensed data) and stand parameters (measured in the field) supports the hypothesis of a fairly stable allometric relationship between the dimensions of the crown and of the stem (Read et al. 2003; Couteron et al. 2005; Broadbent et al. 2008).

While it has been shown that DBH-H allometry is largely site-dependent in tropical forests (Feldpausch et al. 2011; Banin et al. 2012; Vincent et al. 2012), the variability of DBH-CA allometry across biogeographic areas has, to our knowledge, never been addressed. Is the scaling exponent of the DBH-CA allometry as variable as the scaling exponent of the DBH-H allometry? Does scaling vary between biogeographic contexts or does it depend on the position of the trees in the local stand arrangement? To address these questions, data from five tropical forests located in different biogeographic areas with different climates and disturbance levels were gathered. First, inter-site variability and intra-site variability of DBH-CA, DBH-H, and H-CA allometries were compared. A stable scaling exponent between DBH and CA across tropical forests would allow the use of simple crown area parameters to improve AGB allometric models and to predict stand

structure variables at large scale from airborne and space borne sensors. Second, allometries of species able to reach the canopy at maturity were analyzed to determine to what extent intra-site variability can be consistently interpreted as a consequence of the “liberation” effect (Cusset 1980), i.e., the full extension of crown when a tree reaches the upper canopy layer. This “liberation” effect should result in a higher allocation of biomass to crown expansion when a tree reaches the canopy layer. Thanks to our multi-site analysis of some sources of variability of the allometries implying the three fundamental dimensions of a tree, we are able to provide guidelines for the future research now needed to better link and model crown and stem dynamics at individual and stand levels.

Materials and methods

Study data sets

We compiled data sets with diameter at breast height (DBH), height (H), and crown area (CA) of trees with a DBH ≥ 10 cm in five contrasted tropical forests: in the South-West Pacific (New Caledonia, NC), South-East Asia (Indonesia, ID), South Asia (India, IN), eastern Amazonia (French Guiana, FG), and equatorial Africa (Cameroon and Gabon, CM-GA) (Fig. 1). The compiled data sets combine measurements from 4148 trees belonging to 538 species originating from published data sets (Indonesia from Harja et al. 2012, India from Antin et al. 2013 and French Guiana from both Birnbaum 2001 and Sabatier et al. 1997), and from original unpublished data sets (from New Caledonia and equatorial Africa). The tree sampling method differed among the five data sets, and was either based on sampling of (1) selected tree species, (2) species adult stature (notably to distinguish canopy species from sub-canopy species) (Gourlet-Fleury et al. 2005), (3) the position of the tree crown in the vertical canopy layer at the time of sampling according to a crown light exposure index (Dawkins 1963) (notably distinguishing canopy trees from sub-canopy trees, corresponding to the Dawkins's indices 4/5 and 1/2/3,



Fig. 1 Location of the five study sites. The Indonesia site includes the islands of Sumatra and Kalimantan islands. The rainforests are in green on the map; the GIS layer was downloaded from The Nature Conservation website (<http://maps.tnc.org/index.html>) (color figure online)

respectively), (4) DBH classes, and (5) trees according to slope classes (Table 1). It should be noted that, except for India, the majority of the sampled trees belonged to species that reach the canopy when mature.

Tree measurements

In all data sets, three dimensions (DBH, H , and CA) were measured in the field. In IN and NC, the crown area was computed from the cumulated projected area of four quarters of an ellipse, which were approximated from four orthogonal radii defined from the distance from the trunk to the vertical projection of the crown edge. In ID, FG, and CM-GA, crown area was computed as the area of a circle with a radius estimated as the arithmetical average of two diameters of the crown projection in two perpendicular directions, including the largest diameter. When the crown was considered to be symmetrical, the radius was estimated in only one direction measurement (in CM-GA). Tree crown areas were measured using a standard measuring tape (in ID, IN, and FG) or a laser rangefinder device (in NC and CM-GA). Tree heights were measured at all sites as the vertical distance from the ground to the highest point of the tree crown using a graduated pole for small trees (in IN), a clinometer and a standard measuring tape (in ID, IN, and FG), or a laser rangefinder (in NC and CM-GA). Differences in the methods used to measure the crown area could lead to over-estimation of crown area in ID, FG, and CM-GA, but have no effect on the allometric scaling exponent, apart from preventing a comparison of the intercept of the allometries.

Tree DBH, height, and crown area distribution in the data sets

The distribution of DBH reflected the combination of both the particular forest structure and the sampling strategy at each study site. In fact, the IN data set was a quasi-random sample of the forest and its DBH distribution reflected a majority of small trees (median = 17 cm). The distribution of DBH was less skewed towards small trees in the four other data sets (26 cm < median < 31 cm). Conversely, the data sets from CM-GA and FG contained a high proportion of large trees (third quartiles of 53 and 47 cm, respectively, see Fig. 2 and Table 2). As a consequence, H distribution was characterized by a higher proportion of tall trees in these two data sets (medians of 21 and 27 m and third quartiles of 30 and 33 m, respectively, see Fig. 2 and Table 2). Logically, the distribution of CA was also heterogeneous among sites, and was characterized by a higher proportion of small-crown trees in the NC data set (median of 15 m²) and a higher proportion of large crowns

Table 1 Five tropical forest areas studied and their site characteristics

Biogeographic region	Country	Anthropogenic impact	Forest types	Sampling area	Sampling strategy	Elevation (m)	Mean rainfall (mm year ⁻¹)	Dry season (months)
South-West Pacific	New Caledonia (NC)	Undisturbed	Montane evergreen forest	Plot	Crown light exposure species adult stature	200–850	1700	4
South-East Asia	Indonesia (ID)	Disturbed	Mixed agroforests	Plot	Crown light exposure tree species	0–100	2000	3
	Sumatra	Disturbed	Mono-cultural stands	Stand	Crown light exposure tree species	100–300	3400	3
South-Central Asia	India (IN)	Undisturbed	Wet montane evergreen monsoon forests	Plot	Crown light exposure species adult stature slope classes	300–600	5000	5
Amazonia	French Guiana (FG)	Undisturbed	Dense lowland evergreen tropical rainforest	Plot	Crown light exposure	10–50	4000	2
Equatorial Africa	Cameroon–Gabon (CM–GA)	Undisturbed	Lowland evergreen and semi-evergreen moist forests	Plot	DBH classes	100–700	1800	4

The dry season is the number of calendar months with average rainfall <100 mm

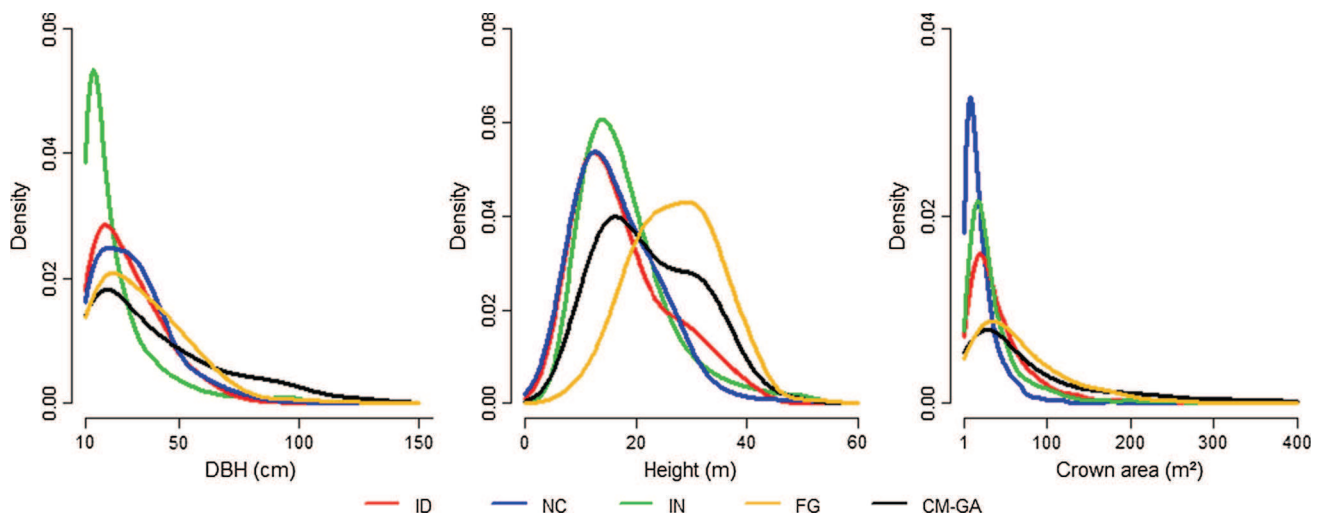


Fig. 2 DBH, tree height, and crown area distributions of all trees with DBH ≥ 10 cm at the five study sites: Indonesia (ID), New Caledonia (NC), India (IN), Cameroon–Gabon (CM–GA), and French Guiana (FG)

Table 2 Distribution of the diameter at breast height (DBH), height, and crown area at each site

	DBH			Height			Crown area		
	Q1	Median	Q3	Q1	Median	Q3	Q1	Median	Q3
New Caledonia	17	28	39	11	15	21	8	15	28
Indonesia	17	26	38	11	16	23	17	31	58
India	13	17	28	13	17	22	15	25	48
French Guiana	19	31	47	21	27	33	26	52	96
Cameroon–Gabon	17	30	54	15	21	30	20	50	113

Q1 first quartile, Q3 the third quartile. See Table 1 for a list of abbreviations used for the sites

in the CM–GA and FG data sets (median of 50 and 52 m², respectively). The IN and ID data sets contained a higher proportion of intermediate crowns (median of 25 and 31 m², respectively, see Fig. 2 and Table 2).

Sub-sampling of canopy and sub-canopy trees

At each site, we sub-sampled the data set according to the position of the trees in the canopy layer: (1) canopy trees (i.e., trees whose crown was entirely exposed to light at the time of sampling); and (2) sub-canopy trees (i.e., trees whose crown was partially or poorly exposed to light at the time of sampling) (Table 3). These two sub-samples were selected using a site-specific threshold related to canopy height. When the exposure of the crown to light (sensus Dawkins 1963) was known (NC, ID, IN, and FG), the mean height of the recorded canopy trees was computed, otherwise the canopy height was extracted from some of our unpublished data for CM–GA. Thus, a tree was considered to be a canopy tree when its height was greater than or equal to 16 m in NC, 17 m in ID, 24 m in IN, 25 m in CM–GA, and 28 m in FG.

Fitting allometries

Allometries were fitted based on: (1) all the trees taken together; and (2) representative sub-samples of trees from the canopy and the sub-canopy layer. Because of missing data, DBH–H, DBH–CA, and H–CA relationships were fitted on slightly different data sets (i.e., 4148 individuals of 538 species, 4097 of 492 species, and 3431 individuals of 446 species, respectively). Allometric relationships were fitted to power functions using ordinary least-squares regression on log-transformed data: $y = b \times x^a \Leftrightarrow \log(y) = \log b + a \times \log x$ where y was alternatively H or CA , and x was alternatively DBH or H . In the allometry, a is the scaling exponent and b is the intercept. In this study, we checked that power functions acceptably rendered the allometries and compared their variability through the comparison of scaling exponents and intercepts of the log–log–linear regression, even though this has been questioned, especially with respect to DBH–H allometry (Picard et al. 2015). As the relationship between allometric variables is theoretically bidirectional, with errors on all the variables, this could require fitting allometries using a

Table 3 Description of the data sets in the five geographical sites

	Indonesia (ID)	New Caledonia (NC)	India (IN)	Cameroon–Gabon (CM–GA)	French Guiana (FG)
All trees	664 (11)	830 (105)	1600 (71)	661 (156)	342 (148)
Canopy trees	290 (11)	546 (89)	315 (35)	252 (77)	319 (137)
Sub-canopy trees	374 (11)	284 (71)	1285 (70)	409 (119)	23 (22)

Only trees with a DBH ≥ 10 cm were considered. At each site, we distinguished trees whose crown was entirely exposed to light at the time of sampling (canopy trees) and trees whose crown was partially or poorly exposed to light at the time of sampling (sub-canopy trees). Numbers in brackets indicate the corresponding number of species in each data set

linear regression model of the reduced major axis (RMA) type, (see Sokal and Rohlf 2012). However, assuming that the estimated uncertainty on the DBH (typically ≤ 1 cm) was far lower than on the H and CA, and that the uncertainty on H was lower than on the CA, we chose to use an ordinary least-squares (OLS) regression (Henry and Aarsen 1999).

For all the fitted allometric relationships, the conditions of normality and homoscedasticity of residuals were checked with a Kolmogorov–Smirnov test and Breusch–Pagan test, respectively. The significance of the scaling exponents and intercepts was checked with Student’s t tests (Sokal and Rohlf 1981). A standard variance decomposition procedure (ANOVA type I sum of squares) was used to determine the relative contribution of independent variables (DBH and H) to the variance of the dependent variables (CA and H).

As our study only concerned the allometries of trees with DBH ≥ 10 cm and $H \geq 4$ m, we calculated the predicted intercept of the dependent variables (H and CA) for DBH = 10 cm (Int10) and $H = 4$ m (Int4), which was the lower limit of the independent variable. A correction factor $e^{\left(\frac{\text{MSE}}{2}\right)}$, where MSE is the mean square error of the fitted linear model (Baskerville 1972), was applied to back-transformed predicted values, so as to remove the bias from predictions made on log-transformed data (Chave et al. 2005; Mascaro et al. 2014).

Testing for inter-site variability and intra-site variability of allometries

Using the whole data set (i.e., all the trees), we tested whether the scaling exponent of allometries varied among the five study sites. We also tested the significance of the interaction sites-DBH and sites- H (i.e., covariance analysis) using an F test to evaluate the additional amount of variance explained by the interaction term. When the interaction term was significant for either scaling exponents or intercepts, we applied inter-site pairwise comparisons (Student’s test with a Bonferroni correction for the P value adjustment in the case of multiple testing). To facilitate the comparison of intra-site variability among

allometries and between CA and H , coefficients of variation were calculated for: (1) each allometry with the root-mean-square error expressed as a percentage of the mean of the explained variable, and (2) CA and H with the standard deviations expressed as a percentage of the mean. Within each site, we used a t test to compare the observed scaling exponents of the DBH-CA and DBH- H allometries in the whole data set with the scaling exponent predicted by the MTE (West et al. 1999; Brown et al. 2004). Finally, we tested variations in the three allometries within each site according to the position of the tree crowns (i.e., canopy vs. sub-canopy trees) through a t test applied to the scaling exponents.

We also assessed how the observed scaling exponent varies during tree ontogeny using DBH as a proxy, and using a two-step breakpoint procedure applied to the allometric regression of all the trees in the five biogeographic areas. The first step used a Davies’ test (Davies 1987) with adjusted P values for multiple comparisons to identify significant variations in the scaling exponent of each log-linear relationship for 1000 regularly spaced DBH values. The second step used the DBH value of the most significant breakpoint as an initial value of a segmented regression (Muggeo 2003). All statistical analyses were conducted with the R software (3.1.2, R Development Core Team 2014) and the “segmented” add-on package (Muggeo 2008) for the two-step breakpoint procedure.

Results

Site-wise allometric relationships

All allometric relationships between DBH, H , and CA (Fig. 3) followed a log-linear model (F tests, $P < 0.001$), all scaling exponents, and intercepts being highly significant (t tests, $P < 0.001$). For all the fitted allometric relationships, the conditions of normality and homoscedasticity of residuals were fulfilled, respectively, with $P < 0.050$ (Kolmogorov–Smirnov test) and $P > 0.050$ (Breusch–Pagan test). The fit of the log-linear model was better for DBH-CA and DBH- H allometries ($0.51 < R^2 < 0.68$) than

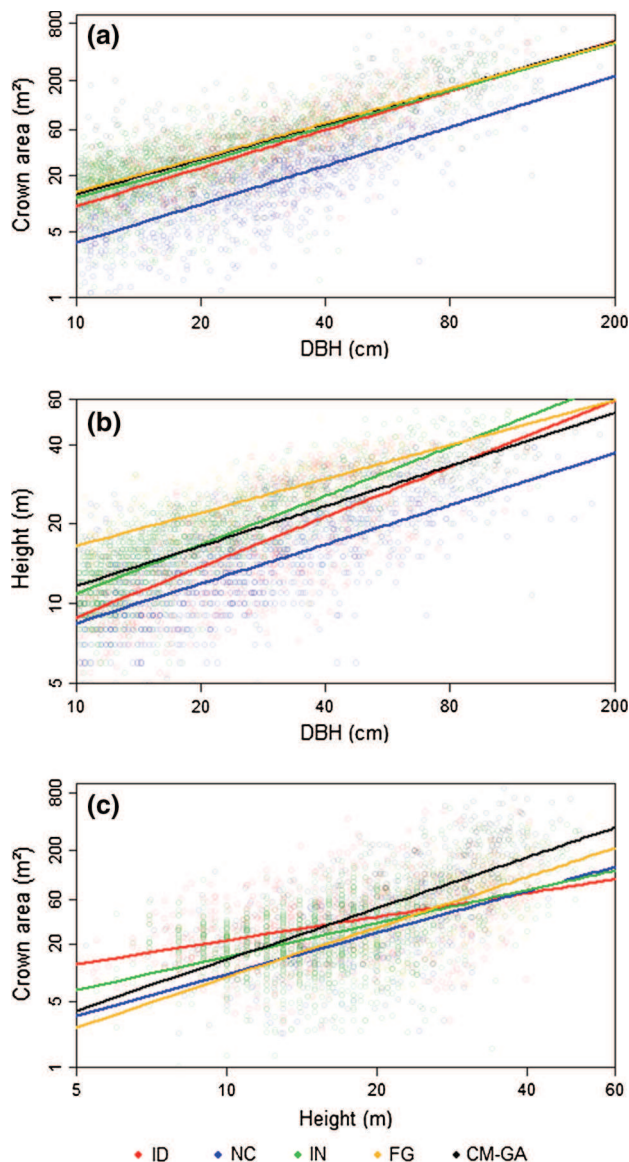


Fig. 3 Log-linear allometric relationships for all trees with a DBH ≥ 10 cm at the five study sites, between **a** stem diameter at breast height (DBH) and crown area, **b** DBH and tree height, and **c** tree height and crown area

for H -CA allometry ($0.18 < R^2 < 0.44$). Except for the DBH-CA allometry in NC and ID, the site-wise scaling exponents of the DBH-CA and DBH- H allometries were significantly lower than predicted by the MTE (scaling exponent = $4/3$; t test, $P < 0.050$, Table 3).

According to the general allometric models (including all trees at all sites), DBH explained 52 % of H variability and 49 % of CA variability, while H only explained 32 % of the variation in CA. The proportion of variance explained by DBH in the DBH-CA and DBH- H allometries was also more uniform among sites (56–59 and 50–68 %, respectively) compared to the variability of the variance portion explained by H in the H -CA allometry (18–44 %,

Table 3). The scaling exponents varied far less across sites for the DBH-CA allometry (1.212–1.354) than the DBH- H (0.374–0.631) and H -CA allometries (0.828–1.795). At each site, the comparison between the coefficients of variation of the three allometries showed that the dispersion of points was higher for the DBH-CA and H -CA allometries than for the DBH- H allometry (Table 4). For a given range of DBH, the coefficient of variation of CA was three-to-five times higher than the coefficient of variation of H , depending on the sites, for both canopy trees and sub-canopy trees (Table 5).

When computed at each site separately, Davies' test revealed significant breakpoints for all the allometric relationships ($P < 0.050$) except for the DBH-CA and H -CA allometries in the NC and ID data sets. Compared to the DBH-CA and DBH- H allometries, all the significant breakpoints of the H -CA allometries occurred within a narrow range of H across sites (12.8–14.5 m). Moreover, in the IN site, there was consistency between the breakpoints of the DBH-CA and DBH- H allometries (DBH = 15.5 and 17.6 cm, respectively), which was not the case in the other data sets.

Inter-site variations in allometric relationships

The scaling exponent of the DBH-CA allometry revealed no significant variations (F test, $P = 0.091$) across the five study sites. The scaling exponent of the mean DBH-CA allometry (across all sites) was 1.237 (with a confidence interval ranging from 1.198 to 1.275), i.e., significantly lower than the MTE prediction of $4/3$. However, the scaling exponents of the DBH- H and H -CA allometries showed highly significant inter-site variations (F test, $P < 0.001$; Table 3). According to the post-hoc pairwise comparison tests, the majority of pairs of sites showed significantly different scaling exponents (t test, $P < 0.050$), except the pairs ID/IN and NC/CM-GA for the DBH- H allometry and the pair FG/CM-GA for the H -CA allometry. On the other hand, inter-site homogeneity was also observed in DBH-CA scaling exponents when the comparison was limited to the sub-samples of canopy trees. However, inter-site heterogeneity was observed for the sub-canopy trees, since only four pairs out of ten displayed no significant differences (ID/NC, ID/IN, NC/IN, and NC/CM-GA).

Pairwise comparison between site intercepts distinguished three groups of DBH-CA allometric relationships (Table 4): CM-GA, FG, and IN displayed the highest intercepts, ID had an intermediate intercept value, and NC had the lowest intercept. There was no congruence between these differences and the variation in the method of crown measurement which differentiated IN and NC from the rest. For the DBH- H allometry, besides the NC/IN pair, pairwise intercepts differed significantly (F test, $P < 0.05$). Finally,

Table 4 Results of regression analyses with the log-linear model, including all trees at each of the five reference sites

	DBH-CA allometry								DBH-H allometry							
	RSE	R^2	CV	Intercept	Int10	Slope	BreakP	RSE	R^2	CV	Intercept	Int10	Slope	BreakP		
NC	0.60	0.59	12.81	0.169 (0.131–0.219)	4.57	1.354 ^j (1.277–1.431)	18.470	0.28	0.51	7.40	2.689 ⁱ (2.419–2.988)	8.76	0.496 ^{i***} (0.464–0.528)	80.340		
ID	0.58	0.59	8.15	0.427 ⁱ (0.324–0.564)	11.09	1.341 ^{jk} (1.256–1.426)	33.150	0.33	0.50	7.79	2.066 (1.766–2.417)	9.35	0.632 ^{j***} (0.585–0.680)	39.18**		
IN	0.63	0.56	9.44	0.6315 ^{ijb} (0.540–0.739)	13.73	1.256 ^{ij**} (1.203–1.308)	15.50**	0.25	0.67	5.78	2.562 ⁱ (2.406–2.727)	11.20	0.6243 ^{j***} (0.604–0.645)	17.55***		
FG	0.59	0.57	7.02	0.811 ^k (0.554–1.186)	15.73	1.212 ^{i*} (1.101–1.323)	79.32*	0.20	0.59	3.86	6.187 (5.436–7.045)	16.82	0.4254 ^{***} (0.388–0.463)	13.94*		
CM GA	0.76	0.57	7.74	0.718 ^{jk} (0.540–0.958)	16.63	1.24 ^{ik*} (1.158–1.322)	27.21*	0.25	0.68	5.21	3.617 (3.293–3.973)	11.96	0.5069 ^{i***} (0.480–0.533)	36.48***		
<i>H</i> -CA allometry																
	RSE	R^2	CV	Intercept	Int10	Slope	BreakP									
NC	0.76	0.22	12.50	0.333 ^{ij} (0.098–1.150)	3.36	1.462 (1.049–1.876)	12.12									
ID	0.89	0.18	11.58	3.294 (2.254–4.814)	14.59	0.828 (0.693–0.963)	36.32									
IN	0.80	0.29	12.05	0.957 ^j (0.748–1.224)	1.45	1.182 (1.094–1.269)	14.50***									
FG	0.72	0.37	8.54	0.157 ⁱ (0.071–0.349)	2.33	1.76 ⁱ (1.516–2.003)	14.12*									
CM GA	0.86	0.44	8.75	0.223 ⁱ (0.141–0.353)	3.87	1.795 ⁱ (1.645–1.946)	12.83***									

Residual standard error (RSE), squared coefficient of regression (R^2), coefficient of variation ($CV = RMSE/\bar{y}$, in %), intercepts, and scaling exponent (or scaling exponents) with their confidence interval in brackets are given for the five sites: New Caledonia (NC), India (IN), Indonesia (ID), Central Africa (CM–GA), and French Guiana (FG). Int10 and Int4 are the predicted height (H) and crown area (CA) for $DBH = 10$ cm and $H = 4$ m, respectively. *BreakP* stem diameter at the breakpoint given by Davies' test, P value (P): $P < 0.100$, $*P < 0.050$, $**P < 0.010$, $***P < 0.001$. Results of the t tests on the slope parameter versus expectations based on the metabolic theory of ecology ($MTE = 1.333$ for DBH-CA and 0.666 for DBH- H) are indicated as follows: $*P < 0.05$, $**P < 0.01$, $***P < 0.001$. The letters (i, j, k) indicate the results of the pairwise post-hoc test between the slopes and the intercepts (t test)

Table 5 Coefficient of variation (%) of tree crown area and height, calculated for each of the five study sites, for all trees and each individual tree sub-sampled

	Crown area			Height		
	All	Canopy	Sub-canopy	All	Canopy	Sub-canopy
New Caledonia	102	85	81	42	23	24
Indonesia	124	112	87	47	26	25
India	126	89	84	46	23	29
French Guiana	94	–	–	29	–	–
Cameroon–Gabon	125	87	111	41	15	29

Table 6 Differences in the scaling exponent of the allometric relationships found for canopy trees and sub-canopy trees

	DBH-CA allometry					DBH-H allometry					H-CA allometry				
	NC	IN	ID	CM GA	FG	NC	IN	ID	CM GA	FG	NC	IN	ID	CM GA	FG
Canopy trees	1.495	1.581	1.716	1.446	1.156	0.212	0.318	0.273	0.21	0.403	1.367	2.014	0.547	3.089	1.635
Sub-canopy trees	1.240	1.223	1.351	1.007	–	0.287	0.511	0.287	0.367	–	0.729	0.611	0.718	1.314	–
	***	***	***	***		***	***	NS	***		**	***	NS	***	
Delta (%)	17	23	21	30	–	35	61	5	75	–	47	70	31	57	–

Delta = [(canopy trees – sub-canopy trees)/canopy trees] × 100. The significance of differences was tested with an *F* test: *NS* non-significant, ** *P* < 0.010, and *** *P* < 0.001

three groups were separated from the intercepts of the *H*-*CA* allometry: *CM–GA/FG/NC*, *IN/NC*, and *ID* (*NC* was assigned to two groups due to the large confidence interval around the estimated intercept).

For a reference *DBH* of 10 cm (*Int*₁₀, i.e., census threshold), the estimated mean crown size was ranked in ascending order from *NC*, *ID*, *IN*, and *FG* to *CM–GA*, and increased from 4.57 to 16.63 m². Ranking was almost the same for mean tree height at *DBH* = 10 cm, and mean *H* values ranged from 8.76 to 16.82 m. For a height threshold of 4 m (*Int*₄), the estimated mean *CA* was in ascending order from *FG*, *NC*, and *CM–GA*, to *IN* and *ID*, and ranged from 2.33 to 14.59 m² (Table 4).

Variability between allometries of canopy and sub-canopy trees

When the analysis was limited to either canopy trees or sub-canopy trees, all allometries between *DBH*, *H*, and *CA* fitted the log-linear model well (*F* tests, *P* < 0.001). The scaling exponents and intercepts were highly significant (*t* tests, *P* < 0.001) except for the *FG* sub-canopy trees, because too few were sampled (23 trees, Fig. 3).

The scaling exponent differed significantly (*t* test, *P* < 0.010) between canopy trees and sub-canopy trees for the allometries in *NC*, *IN*, *CM–GA*, and *FG*, while the scaling exponent of canopy and sub-canopy trees differed only for the *DBH-CA* allometry in the *ID* data set. The scaling exponent of the *DBH-CA* and *H-CA* allometries increased systematically from the sub-canopy trees to the

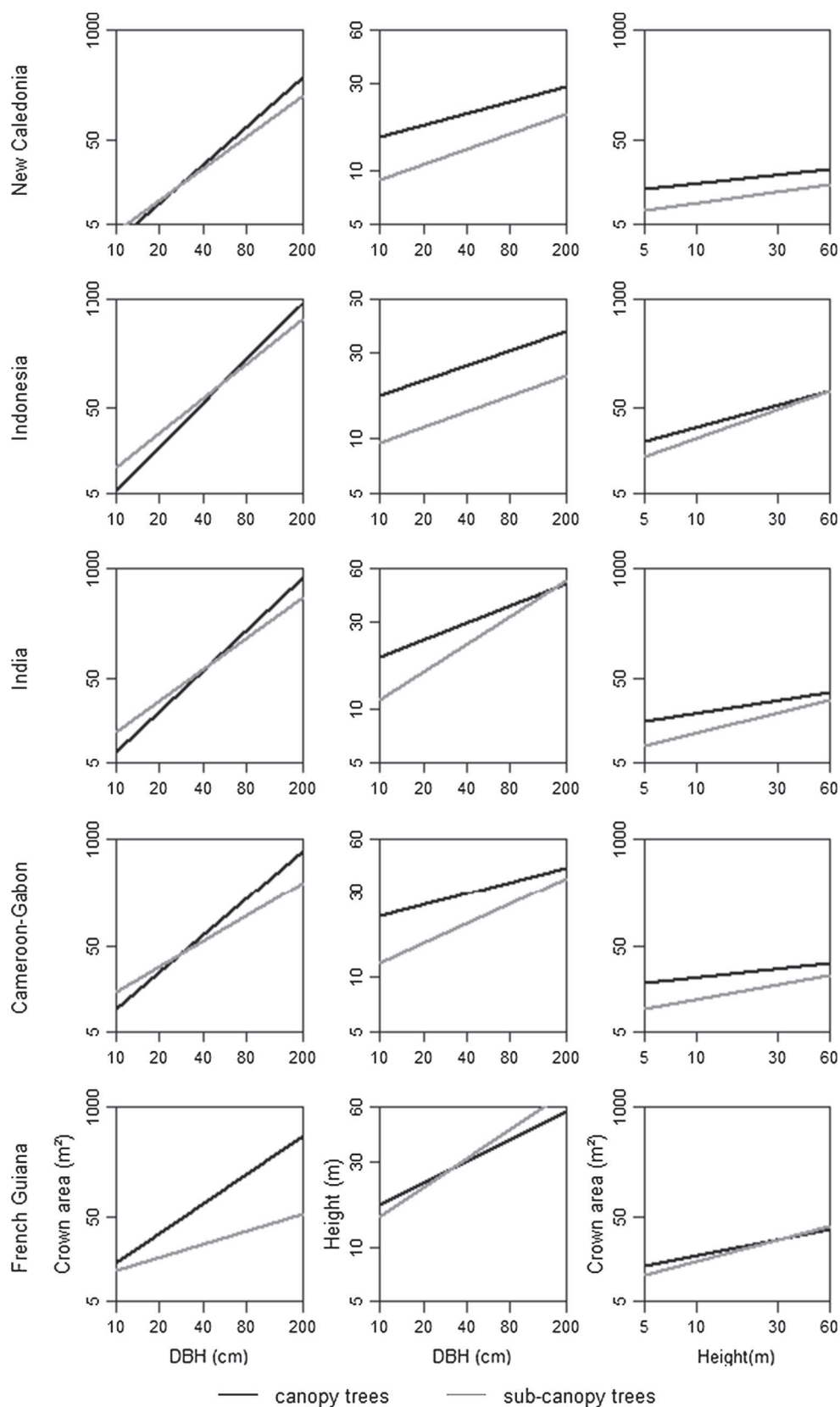
canopy trees, while the scaling exponent of the *DBH-H* allometry systematically decreased (Table 6; Fig. 4). A higher contrast in scaling exponents between canopy tree and sub-canopy tree sub-samples was observed for the *DBH-H* and *H-CA* allometries compared to the *DBH-CA* allometry (Table 6; Fig. 4).

Discussion

Towards a better understanding of the 3D structure of trees and stands

The three-dimensional forest structure and its dynamics are usually approximated by considering the *DBH* as a proxy for both the vertical expansion and the horizontal expansion of trees. However, if the *DBH* increases continuously with the age of the tree due to xylem expansion, a few quantitative data are available to infer height and crown dimensions from the *DBH* parameter alone and, hence, to understand which changes in resource allocation may co-vary with the *DBH* increment. If the collection of *DBH-H* measurements from all over the world has significantly increased in the last decade, incorporating crown dimensions in a large-scale study of tree allometry remained challenging as crown area is one among the most complicated parameters to acquire in the field. Nevertheless, the recent interest in tree allometries between crown and stem dimensions shows that the crown is a key parameter in assessing and monitoring tropical

Fig. 4 Allometric relationships (log-log-linear regressions) of stem diameter at breast height (DBH) with crown area (*first column*), height (*second column*), and height with crown area (*third column*) at the five sites investigated. At each site, relationships were computed and plotted for canopy trees and sub-canopy trees, separately



forest structure and dynamics (e.g., Muller-Landau et al. 2006; Bohlman and Pacala 2012; Goodman et al. 2014). In fact, to our knowledge, the present paper is the first attempt to provide a worldwide picture of crown allometries of tropical trees using data collected in five different biogeographic areas.

Our data set was compiled from tree inventories in five parts of the world, with different climates, topographical conditions, disturbance levels, types of tropical forests, pools of species, and DBH size distributions. Such heterogeneity is favorable to test the stability of tree allometries at inter- and intra-site scales. However, the different sampling designs used in these inventories prevented us from exploring all aspects of inter- and intra-site variations in the allometries. For instance, the imbalance between canopy and sub-canopy trees in the data sets did not allow analyzing the influence of species adult stature on the scaling exponent and intercept values of allometries, as evidenced in former studies (e.g., King 1990, 1996; Kohyama et al. 2003; Yamada et al. 2005; Bohlman and O'Brien 2006; Antin et al. 2013). The inter-site difference in sampling may also have influenced results relating to intercept values or breaking points, which failed to reveal any easily interpretable pattern.

Inter-site stability of DBH-CA allometry

The scaling exponent of the DBH-CA allometry remained strikingly stable across the five biogeographic areas for both the whole data set and the sub-set of canopy trees. We acknowledge that a relatively low P value of the F test (0.091) was found and that the failure to reject the null hypothesis may result from a lack of power (may be due to strong intra-site variability). However, the small range of variation observed for the scaling exponents of DBH-CA allometries (1.212–1.354) includes the mean value (1.311) found in Kalimantan (Borneo, Indonesia) by Kohyama et al. (2003) as well as the value of 1.28 reported by Farrior et al. (2016) for Barro Colorado (Panama). It is also close to the value reported by Muller-Landau et al. (2006) (1.36) for the same site. Moreover, this inter-site stability is somewhat puzzling, as it was observed across a set of different forest environments featuring several strong causes for variations in stand structure. In addition, the inter-site variability of the average crown area computed for trees with a DBH of 10 cm (i.e., the intercept of the scaling relationship) highlights the heterogeneity of the types of forest in our data set. Finally, our results on DBH-CA allometry did not clearly reject the prediction of the metabolic theory of ecology (MTE), since the inter-site range of variation in scaling exponents included the value of $4/3$ and two sites yielded values that did not differ significantly from the MTE predictions.

The convergence towards a universal scaling exponent of the DBH-CA allometry in tropical trees has been observed notwithstanding the impressive variability of tree shapes and sizes observed across species and environments (e.g., Barthélémy and Caraglio 2007; Clark et al. 2015) and which call for interpretations that are still largely lacking (or, at best, incomplete) in the literature. Scaling between stem diameter and total leaf area has been proposed to be one consequence of the mechanical constraints exerted by the leaves on the stems that support them (Niklas 1992; Westoby et al. 2002). This scaling relationship has also been interpreted by hydraulic constraints (expressed by the pipe-model theory, see Shinozaki et al. 1964), as the result of the hydraulic supply through stems, which may determine the size of the leaves deployed by the stems (Westoby et al. 2002; Westoby and Wright 2003). Another possible explanation for this allometric scaling is metabolic constraints. Based on the assumption that similar amounts of photosynthates are produced per unit crown area (Olson et al. 2009), the scaling between DBH and CA would be expected to result from the metabolic demand of living cells in the stem for a given quantity of leaves as photosynthetic sources (Niklas 1994; Enquist 2002). All these, by no means mutually exclusive explanations, contribute to the MTE, which predicted fixed allometries for an idealised individual tree (West et al. 2009; Smith et al. 2013; Bentley et al. 2013). However, the stability of tree allometric scaling relations predicted by these theoretical predictions has often been invalidated by empirical studies, suggesting that intra-specific (Poorter et al. 2003; Bohlman and O'Brien 2006) and inter-site variability (Coomes et al. 2003; Muller-Landau et al. 2006) in tree architectural development lead to substantial deviations from theoretical predictions. Likewise, variations in allometries are expected to reflect the magnitude of the actual responses of trees to the availability of resources as well as to local spatial crowding (Iwasa et al. 1985; King and Maindonald 1999; Poorter et al. 2003; Kitajima et al. 2005).

Moreover, the overall inter-site stability of scaling exponents of DBH-CA allometries contrasted significantly with the high inter-site variability found for scaling exponents of the two other allometries studied (DBH- H and H -CA). These inter-site differences are in agreement with the results of several previous studies showing that DBH- H allometry is subject to strong inter-site variability. This variability may be due to environmental conditions (Nogueira et al. 2008; Feldpausch et al. 2011; Vincent et al. 2012), forest structure, such as the proportion of trees with a small or large DBH (Molto et al. 2014), as well as the floristic composition, because some biogeographic areas may be dominated by families with particularly tall tree species (Banin et al. 2012). The average height reached at a given ontogenetic stage by the subpopulation of 'dominant'

(i.e., the most vigorous) trees is known to be a proxy for site productivity and, to some extent, to be independent of stand density (Vanclay 1992; Skovsgaard and Vanclay 2008). In contrast to the intrinsic interdependency of DBH and age, the height of a tree is an adjustable parameter which, in a given species, depends to a great extent on the abiotic environment. In line with the previous empirical studies (Muller-Landau et al. 2006; Coomes and Allen 2009; Pretzsch and Dieler 2012), our results concerning DBH-H allometries once again clearly reject the prediction of a universal scaling exponent, such as that made by the MTE.

Change in CA and H allometries as evidence of tree “liberation”

Our results support the hypothesis that the transition of a tree from the sub-canopy to the canopy layer leads to an increase in the DBH-CA scaling exponent and to a bigger decrease in the DBH-H scaling exponent. These concomitant variations could be linked to the fundamental architectural concept of metamorphosis (Hallé and Ng 1981), defined as the inner reprogramming of an expanding tree crown, in which the early branching pattern is repeated in each of the sub-crowns, thereby contributing to the development of the whole crown (Oldeman 1990). The height at which the architectural metamorphosis occurs is named the “liberation point” (Oldeman 1974, 1990; Cusset 1980; Hallé et al. 1978). This point marks a shift in resource allocation towards less investment in vertical stem growth to the benefit of thickening of the bole base to support the horizontal expansion of the crown, to maximize light interception (Richards 1996; Henry and Aarssen 1999; Montgomery and Chazdon 2001; King et al. 2005). The resulting asymptotic growth in height has been reported in the other studies (Thomas 1996; Yamada et al. 2005; Bohlman and Pacala 2012). The increase in the DBH-CA scaling exponent evidenced here has long been suggested to be another likely consequence of the liberation point connected with the decrease in the scaling exponent of the DBH-H allometry (Oldeman 1974; Richards 1996). However, among the few case studies on the topic, only a small number supported an increase in crown area when trees reach the canopy (Wyckoff and Clark 2005; Russo et al. 2007; Antin et al. 2013), while Muller-Landau et al. (2006) concluded the reverse.

Some authors have suggested that wood density explains the trade-off between effective vertical stem expansion and horizontal crown expansion (Anten and Schieving 2010). Species with high wood density were found to have more slender (and shorter) stems, but larger crowns than similarly sized trees of species having lower wood density (e.g., Kohyama and Hotta 1990; Kohyama et al. 2003; King et al.

2005; Poorter et al. 2008; Iida et al. 2012). However, it has been shown that this pattern weakens in tall trees (>17–18 m) (King et al. 2006; Iida et al. 2012), suggesting that it rather reflects inter-species trade-offs in resource allocation than a direct, overall effect of liberation.

Evidence of crown plasticity

The high intra-site variability of the scaling exponent of the DBH-CA allometry compared to the relative stability of the scaling exponent of the DBH-H allometry suggests a high level of plasticity in the crown development for a given DBH. This variability in the lateral crown expansion could be explained by the combined ontogeny, asymmetrical competition for light, canopy shyness, and inter-specific differences in architectural patterns. First, for a given type of crown architecture, canopy trees are characterized by complex lateral branching processes, due to the multiple processes of architectural adjustment and compensation that crowns initiate when and after the trees reached the canopy layer (Oldeman 1990; Barthélémy and Caraglio 2007). These processes often result in a large fragmented crown whose fragmentation tends to increase with senescence (Hallé et al. 1978; Rutishauser et al. 2011). Second, the crown architecture of sub-canopy trees varies among species depending on their adult stature, and sub-canopy species have been shown to invest more in the width and depth expansion of their crown, unlike canopy species, which invest more in the height (e.g., Poorter et al. 2006; Bohlman and O’Brien 2006; Osunkoya et al. 2007; Iida et al. 2011). Third, in a closed canopy forest, competition for light and space is strongly asymmetrical depending on the irregular structure of the vegetation surrounding a given tree (Umeki 1995; Purves et al. 2007; Strigul et al. 2008), leading to locally highly variable lateral crown expansion. Finally, measuring crown dimensions becomes more difficult as tree size increases, since large crowns tend to be irregular and fragmented.

Conclusion

To our knowledge, the present study is the first to evaluate and compare the main tree dimensions (DBH, *H*, and CA) across the tropics. In contrast to DBH-H allometry, inter-site variability of the scaling exponent of DBH-CA allometry was strikingly low compared to intra-site variability. This inter-site stability suggests that, despite great diversity in tree crown architecture, some universal constraints would be sufficiently strong to shape the range of possible scalings between crown area and stem diameter. Such constraints seem to determine stand-level DBH-CA allometry patterns, irrespective of the biogeographic

context, even though they are known—and confirmed here—to be locally modified by inter-species differences and by the morphological plasticity of individual trees. Our results also showed that the scaling exponent of DBH-CA and DBH-*H* allometries changed in opposite directions when computed for canopy or sub-canopy trees. This switch supports the hypothesis of enhanced biomass allocation for crown expansion once a tree reaches direct light. Finally, our findings suggest that the relative importance of errors linked to the prediction of crown dimensions from DBH, which is substantial for individual trees, may decrease at regional scales. Our results also suggest that calibration over a small number of reference sites seems to be sufficient to predict stand structure variables (e.g., mean quadratic DBH) and AGB using crown dimensions extracted from remotely sensed data. DBH-CA allometry is indeed a fundamental link in combining field and zenithal information to better understand, model, and map the spatio-temporal variability of stand structure and AGB in complex tropical forests.

Author contribution statement EB conceived the study, collected data from New Caledonia, compiled the data sets, analyzed the data, and led the writing of the manuscript. PC conceived the study and actively contributed to the writing. PB conceived the study, actively contributed to the writing, and was involved in the New Caledonian field work. TI revised the manuscript and was involved in the field work in New Caledonia. PP commented on the manuscript and was involved in the field work in Cameroon and Gabon. CA, GV, and RP commented on the manuscript. HV, TB, and VH were involved in the field work in New Caledonia. NB, VD, BS, NT, NGK, DZ, and ML performed the field work in Cameroon and Gabon.

Acknowledgments This study was funded by the Direction for Economic and Environmental Development (DDEE) of the North Province of New Caledonia. Data acquisition for IRD plots (data from Africa) was supported by Eramet, IRD-PPR FTH-AC, the World Bank, WWF, EIT-Climate KIC, the African Development Bank, and COMIFAC. We thank the Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC) for co-funding E. Blanchard's Ph.D. We are grateful to the many field workers, technicians, engineers, and researchers who contributed to the long-term monitoring of the plots used in the analyses. We also thank Santiago Trueba-Sanchez (IRD) and two anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Aiba SI, Kohyama T (1996) Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *J Ecol* 84:207–218. doi:10.2307/2261356
- Anten NPR, Schieving F (2010) The role of wood mass density and mechanical constraints in the economy of tree architecture. *Am Nat* 175:250–260. doi:10.1086/649581
- Antin C, Péliissier R, Vincent G, Couteron P (2013) Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. *Trees Struct Funct* 27:1485–1495
- Asner GP (2009) Tropical forest carbon assessment: integrating satellite and airborne mapping approaches. *Environ Res Lett*. doi:10.1088/1748-9326/4/3/034009
- Atocchi G, Skovsgaard JP (2015) Crown radius of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) depending on stem size, stand density and site productivity. *Scand J For Res* 30:289–303. doi:10.1080/02827581.2014.1001782
- Baccini A et al (2012) Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nat Clim Change* 2:182–185. doi:10.1038/nclimate1354
- Banin L et al (2012) What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Glob Ecol Biogeogr* 21:1179–1190. doi:10.1111/j.1466-8238.2012.00778.x
- Barbier N, Couteron P, Proisy C, Malhi Y, Gastellu-Etcheberry JP (2010) The variation of apparent crown size and canopy heterogeneity across lowland Amazonian forests. *Glob Ecol Biogeogr* 19:72–84
- Barthélémy D, Caraglio Y (2007) Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann Bot Lond* 99:375–407. doi:10.1093/aob/mcl260
- Baskerville GL (1972) Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Can J For Res* 2:49–53. doi:10.1139/x72-009
- Bastin JF, Barbier N, Couteron P, Adams B, Shapiro A, Bogaert J, De Canniere C (2014) Aboveground biomass mapping of African forest mosaics using canopy texture analysis: toward a regional approach. *Ecol Appl* 24:1984–2001. doi:10.1890/13-1574.1
- Bastin JF et al (2015) Seeing Central African forests through their largest trees. *Sci Rep* 5:13156. doi:10.1038/srep13156
- Bentley LP et al (2013) An empirical assessment of tree branching networks and implications for plant allometric scaling models. *Ecol Lett* 16:1069–1078. doi:10.1111/ele.12127
- Birnbaum P (2001) Canopy surface topography in a French Guiana forest and the folded forest theory. *Plant Ecol* 153:293–300. doi:10.1023/a:101756380925
- Bohlman S, O'Brien S (2006) Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *J Trop Ecol* 22:123–136
- Bohlman S, Pacala S (2012) A forest structure model that determines crown layers and partitions growth and mortality rates for landscape-scale applications of tropical forests. *J Ecol* 100:508–518. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01935.x
- Bouvier M, Durrieu S, Fournier RA, Renaud J-P (2015) Generalizing predictive models of forest inventory attributes using an area-based approach with airborne LiDAR data. *Remote Sens Environ* 156:322–334. doi:10.1016/j.rse.2014.10.004
- Broadbent EN, Asner GP, Pena-Claros M, Palace M, Soriano M (2008) Spatial partitioning of biomass and diversity in a lowland Bolivian forest: linking field and remote sensing measurements. *For Ecol Manag* 255:2602–2616. doi:10.1016/j.foreco.2008.01.044
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789
- Chave J et al (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145:87–99. doi:10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave J et al (2014) Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob Change Biol* 20:3177–3190. doi:10.1111/gcb.12629
- Clark ML, Clark DB, Roberts DA (2004) Small-footprint lidar estimation of sub-canopy elevation and tree height in a tropical rain forest landscape. *Remote Sens Environ* 91:68–89. doi:10.1016/j.rse.2004.02.008

- Clark DB, Hurtado J, Saatchi SS (2015) Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PLoS One* 10:e0122905. doi:10.1371/journal.pone.0122905
- Coomes DA, Allen RB (2009) Testing the metabolic scaling theory of tree growth. *J Ecol* 97:1369–1373. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01571.x
- Coomes DA, Duncan RP, Allen RB, Truscott J (2003) Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecol Lett* 6:980–989. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00520.x
- Coomes DA, Holdaway RJ, Kobe RK, Lines ER, Allen RB (2012) A general integrative framework for modelling woody biomass production and carbon sequestration rates in forests. *J Ecol* 100:42–64. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01920.x
- Couteron P, Pélissier R, Nicolini EA, Dominique P (2005) Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *J Appl Ecol* 42:1121–1128. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01097.x
- Cusset G (1980) Les paramètres intervenant dans la croissance des arbres: la relation hauteur-diamètre de l'axe primaire aérien. *Candollea* 35:231–255
- Davies RB (1987) Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative—linear model case. *Biometrika* 74:33–43
- Dawkins HC (1963) The productivity of tropical highforest trees and their reaction to controllable environment. Commonwealth Forestry Institute, Oxford
- Enquist BJ (2002) Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiol* 22:1045–1064
- Farrier CE, Bohlman SA, Hubbell S, Pacala SW (2016) Dominance of the suppressed: power-law size structure in tropical forests. *Science* 351:155–157. doi:10.1126/science.aad0592
- Fauset S et al (2015) Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nat Commun*. doi:10.1038/ncomms7857
- Feldpausch TR et al (2011) Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8:1081–1106. doi:10.5194/bg-8-1081-2011
- Feldpausch TR et al (2012) Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences* 9:3381–3403. doi:10.5194/bg-9-3381-2012
- Goodman RC, Phillips OL, Baker TR (2014) The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecol Appl* 24:680–698
- Gourlet-Fleury S, Blanc L, Picard N, Sist P, Dick J, Nasi R, Swaine MD, Forni E (2005) Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Ann For Sci* 62:785–796. doi:10.1051/forest:2005084
- Hajek P, Seidel D, Leuschner C (2015) Mechanical abrasion, and not competition for light, is the dominant canopy interaction in a temperate mixed forest. *For Ecol Manag* 348:108–116. doi:10.1016/j.foreco.2015.03.019
- Hallé F, Ng FSP (1981) Crown construction in mature Dipterocarp trees. *Malays For* 44:222–223
- Hallé F, Oldeman R, Tomlinson P (1978) Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer, Berlin
- Harja D, Vincent G, Mulia R, van Noordwijk M (2012) Tree shape plasticity in relation to crown exposure. *Trees Struct Funct* 26:1275–1285
- Heineman KD, Jensen E, Shapland A, Bogenrief B, Tan S, Rebarber R, Russo SE (2011) The effects of belowground resources on aboveground allometric growth in Bornean tree species. *For Ecol Manag* 261:1820–1832. doi:10.1016/j.foreco.2011.02.005
- Henry H, Aarssen L (1999) The interpretation of stem diameter–height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecol Lett* 2:89–97
- Iida Y, Kohyama TS, Kubo T, Kassim AR, Poorter L, Sterck F, Potts MD (2011) Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Funct Ecol* 25:1260–1268. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01884.x
- Iida Y, Poorter L, Sterck FJ, Kassim AR, Kubo T, Potts MD, Kohyama TS (2012) Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species. *Funct Ecol* 26:274–282. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01921.x
- Iwasa Y, Cohen D, Leon JA (1985) Tree height and crown shape, as results of competitive games. *J Theor Biol* 112:279–297. doi:10.1016/s0022-5193(85)80288-5
- Jacobs MR (1955) Growth habits of the eucalyptus. Forestry and timber Bureau, Canberra
- Kennel P, Tramon M, Barbier N, Vincent G (2013) Canopy height model characteristics derived from airborne laser scanning and its effectiveness in discriminating various tropical moist forest types. *Int J Remote Sens* 34:8917–8935. doi:10.1080/01431161.2013.858846
- King DA (1990) Allometry of samplings and understorey trees of Panamanian forest. *Funct Ecol* 4:27–32. doi:10.2307/2389648
- King DA (1996) Allometry and life history of tropical trees. *J Trop Ecol* 12:25–44
- King DA (2005) Linking tree form, allocation and growth with an allometrically explicit model. *Ecol Model* 185:77–91. doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.11.017
- King DA, Clark DA (2011) Allometry of emergent tree species from saplings to above-canopy adults in a Costa Rican rain forest. *J Trop Ecol* 27:573–579. doi:10.1017/s0266467411000319
- King DA, Maindonald JH (1999) Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. *J Ecol* 87:1012–1024. doi:10.1046/j.1365-2745.1999.00417.x
- King D, Davies S, Supardi MN, Tan S (2005) Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Funct Ecol* 19:445–453
- King DA, Davies SJ, Tan S, Noor NSM (2006) The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *J Ecol* 94:670–680. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x
- Kitajima K, Mulkey SS, Wright SJ (2005) Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. *Ann Bot Lond* 95:535–547. doi:10.1093/aob/mci051
- Kohyama T, Hotta M (1990) Significance of allometry in tropical saplings. *Funct Ecol* 4:515–521. doi:10.2307/2389319
- Kohyama T, Suzuki E, Partomihardjo T, Yamada T, Kubo T (2003) Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *J Ecol* 91:797–806. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00810.x
- Lang AC et al (2010) Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. *For Ecol Manag* 260:1708–1715
- Lindenmayer DB et al (2012) Interacting factors driving a major loss of large trees with cavities in a forest ecosystem. *PLoS One* 7:e41864. doi:10.1371/journal.pone.0041864
- Lines ER, Zavala MA, Purves DW, Coomes DA (2012) Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Glob Ecol Biogeogr* 21:1017–1028. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00746.x
- Lutz JA, Larson AJ, Freund JA, Swanson ME, Bible KJ (2013) The importance of large-diameter trees to forest structural heterogeneity. *PLoS One* 8:e82784. doi:10.1371/journal.pone.0082784
- Mäkelä A, Valentine HT (2006) Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology* 87:2967–2972. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2967:criasi]2.0.co;2
- Mascaro J, Litton CM, Hughes RF, Uowolo A, Schnitzer SA (2014) Is logarithmic transformation necessary in allometry? Ten, one-hundred, one-thousand-times yes. *Biol J Linn Soc* 111:230–233. doi:10.1111/bij.12177

- Molto Q, Hérault B, Boreux JJ, Daullet M, Rousteau A, Rossi V (2014) Predicting tree heights for biomass estimates in tropical forests—a test from French Guiana. *Biogeosciences* 11:3121–3130. doi:10.5194/bg-11-3121-2014
- Montgomery RA, Chazdon RL (2001) Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82:2707–2718
- Moravie MA, Durand M, Houllier F (1999) Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *For Ecol Manag* 117:221–240. doi:10.1016/s0378-1127(98)00480-0
- Muggeo VM (2003) Estimating regression models with unknown break-points. *Stat Med* 22:3055–3071
- Muggeo VM (2008) Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R news* 8:20–25
- Muller-Landau HC et al (2006) Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecol Lett* 9:575–588. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00904.x
- Niklas KJ (1992) Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function. University of Chicago Press, Chicago
- Niklas KJ (1994) Plant allometry: the scaling of form and process. University of Chicago Press, Chicago
- Nogueira EM, Fearnside PM, Nelson BW, Barbosa RI, Hermanus Keizer EW (2008) Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: new allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *For Ecol Manag* 256:1853–1867. doi:10.1016/j.foreco.2008.07.022
- Oldeman RAA (1974) L'architecture de la forêt guyanaise. ORSTOM, Paris
- Oldeman RAA (1990) Forests: elements of silvology. Springer, Berlin
- Olson ME, Aguirre-Hernández R, Rosell JA (2009) Universal foliage-stem scaling across environments and species in dicot trees: plasticity, biomechanics and Corner's rules. *Ecol Lett* 12:210–219
- Osada N, Tateno R, Hyodo F, Takeda H (2004) Changes in crown architecture with tree height in two deciduous tree species: developmental constraints or plastic response to the competition for light? *For Ecol Manag* 188:337–347. doi:10.1016/j.foreco.2003.08.003
- Osunkoya OO, Omar-Ali K, Amit N, Dayan J, Daud DS, Sheng TK (2007) Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. *Am J Bot* 94:1951–1962. doi:10.3732/ajb.94.12.1951
- Palace MW, Sullivan FB, Ducey MJ, Treuhaft RN, Herrick C, Shimbo JZ, Mota-E-Silva J (2015) Estimating forest structure in a tropical forest using field measurements, a synthetic model and discrete return lidar data. *Remote Sens Environ* 161:1–11. doi:10.1016/j.rse.2015.01.020
- Picard N, Rutishauser E, Ploton P, Ngomanda A, Henry M (2015) Should tree biomass allometry be restricted to power models? *For Ecol Manag* 353:156–163. doi:10.1016/j.foreco.2015.05.035
- Ploton P, Pélissier R, Proisy C, Flavenot T, Barbier N, Rai S, Coutron P (2013) Assessing aboveground tropical forest biomass using Google Earth canopy images. *Ecol Appl* 22:993–1003
- Ploton P et al (2016) Closing a gap in tropical forest biomass estimation: talking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences* 13:1571–1585. doi:10.5194/bg-13-1571-2016
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Woll H (2003) Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84:602–608. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0602:aorfts]2.0.co;2
- Poorter L, Bongers L, Bongers F (2006) Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87:1289–1301. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1289:aomtst]2.0.co;2
- Poorter L et al (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920. doi:10.1890/07-0207.1
- Pretzsch H, Dieler J (2012) Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia* 169:637–649
- Proisy C, Coutron P, Fromard F (2007) Predicting and mapping mangrove biomass from canopy grain analysis using Fourier-based textural ordination of IKONOS images. *Remote Sens Environ* 109:379–392. doi:10.1016/j.rse.2007.01.009
- Purves DW, Lichstein JW, Pacala SW (2007) Crown plasticity and competition for canopy space: a new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. *PLoS One* 2:e870. doi:10.1371/journal.pone.0000870
- Putz FE, Parker GG, Archibald RM (1984) Mechanical abrasion and inter-crown spacing. *Am Midl Nat* 112:24–28. doi:10.2307/2425452
- Quesada CA et al (2012) Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9:2203–2246. doi:10.5194/bg-9-2203-2012
- R Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. Accessed 17 June 2016
- Read JM, Clark DB, Venticinque EM, Moreira MP (2003) Application of merged 1-m and 4-m resolution satellite data to research and management in tropical forests. *J Appl Ecol* 40:592–600. doi:10.1046/j.1365-2664.2003.00814.x
- Richards PW (1996) The tropical rain forest, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge
- Russo SE, Wisser SK, Coomes DA (2007) Growth-size scaling relationships of woody plant species differ from predictions of the metabolic ecology model. *Ecol Lett* 10:889–901. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01079.x
- Rutishauser E, Barthelemy D, Blanc L, Nicolini E-A (2011) Crown fragmentation assessment in tropical trees: method, insights and perspectives. *For Ecol Manag* 261:400–407. doi:10.1016/j.foreco.2010.10.025
- Saatchi SS et al (2011) Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:9899–9904. doi:10.1073/pnas.1019576108
- Sabatier D, Grimaldi M, Prevost MF, 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 Ecol* 131:81–108. doi:10.1023/a:1009775025850
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964) A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory: I. basic analyses. *Jpn J Ecol* 14:97–105
- Singh M, Evans D, Friess DA, Tan BS, Nin CS (2015) Mapping above-ground biomass in a tropical forest in Cambodia using canopy textures derived from Google Earth. *Remote Sens* 7:5057–5076. doi:10.3390/rs70505057
- Skovsgaard JP, Vanclay JK (2008) Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* 81:13–31. doi:10.1093/forestry/cpm041
- Slik JWF et al (2013) Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Glob Ecol Biogeogr* 22:1261–1271. doi:10.1111/geb.12092
- Smith AR, Lukac M, Hood R, Healey JR, Miglietta F, Godbold DL (2013) Elevated CO₂ enrichment induces a differential biomass response in a mixed species temperate forest plantation. *New Phytol* 198:156–168. doi:10.1111/nph.12136
- Sokal RR, Rohlf FJ (1981) Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 2nd edn. W. H. Freeman, San Francisco

Résumé

Dans le contexte des changements globaux, il est primordial de mettre au point des pratiques de gestion durable des forêts tropicales assurant le maintien de services environnementaux clés (e.g., biodiversité, stockage de carbone) et la production de biens essentiels aux communautés locales. La mesure, la spatialisation et la compréhension des déterminants de la structure des forêts tropicales représentent un challenge majeur pour optimiser la gestion durable des ressources forestières. Les forêts denses humides (FDH) de la Nouvelle-Calédonie, un point chaud de biodiversité localisé dans le Pacifique Sud-Ouest, sont un modèle d'étude idéal pour comprendre les déterminants de la structure des FDH. En effet, les FDH néo-calédoniennes sont réparties le long d'une chaîne de montagne et sont ainsi soumises à de forts gradients environnementaux auxquels se superposent différents gradients de perturbations naturelles ou anthropiques. Les objectifs de cette thèse sont (i) de définir les caractéristiques structurales des FDH néo-calédoniennes, (ii) de cartographier les FDH et prédire leur structure à large échelle, et (iii) de quantifier l'influence de l'environnement et des dynamiques forestières sur la structure des FDH. Pour cela, 23 parcelles d'inventaire forestier de 100 m x 100 m ont été mises en place en Province Nord, entre 250 et 900 m d'altitude et entre 1500 et 3000 mm de précipitations annuelles. En plus de quantifier localement l'organisation structurale des FDH, ces parcelles ont permis de calibrer un modèle prédictif basé sur l'analyse de la texture de la canopée, à l'aide de la méthode FOTO (FOurier transform Textural Ordination), qui a été appliquée à huit images satellitaires Pléiades à très haute résolution (couvrant 1295 km²). Un tel modèle capable de lier texture et structure repose sur le postulat que la relation allométrique entre le DBH (Diameter at Breast Height) et l'aire de la couronne des arbres de canopée est stable. Nous avons ainsi testé cette relation à l'échelle pantropicale. Nos résultats ont montré que les FDH néo-calédoniennes sont denses (1182 ± 233 tiges/ha), ont une aire basale élevée (44 ± 11 m²/ha), une canopée relativement basse (14 ± 3 m) et une biomasse aérienne caractéristique des forêts tropicales (299 ± 83 t/ha). Elles se distinguent également par une importante variabilité structurale. Cette variabilité est du même ordre tant le long de gradients environnementaux que de gradients de succession forestière. La méthode FOTO appliquée aux images Pléiades a permis de prédire et de spatialiser des paramètres structuraux clés (tels que la densité de tiges et la biomasse aérienne des FDH) à partir de corrélations robustes avec les indices de texture de la canopée ($R^2 \geq 0,6$; RMSE $\leq 20\%$). A l'échelle des massifs montagneux, la structure des FDH est principalement influencée par l'insolation potentielle et l'altitude. A l'échelle du versant elle est contrainte par la pente et un indicateur topographique d'humidité. Ces travaux permettront d'estimer les ressources forestières à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie et de définir une nouvelle typologie des FDH fondée sur une classification structurale standardisée sur l'ensemble du territoire.

Mots clés : analyse de texture, canopée, structure, forêt tropicale humide, gradients environnementaux, image à très haute résolution spatiale, Nouvelle-Calédonie

Abstract

In the course of the global change, new practices of sustainable management in tropical rainforests that maintain key environmental services (e.g., biodiversity, carbon sequestration) and produce goods on which local communities rely are needed. The measurement, spatialization and understanding of the drivers of rainforest structure at a large scale is challenging for managing sustainably forest resources. Rainforests of New Caledonia, a biodiversity hotspot located in the South-West Pacific, are a well-suited study model to explore the drivers of rainforest structure. Indeed, New Caledonian rainforests are distributed along a mountain chain, which creates strong environmental gradients overlaid by a range of natural and anthropogenic disturbance gradients. The aims of this thesis are (i) to define some structural features of New Caledonian rainforests, (ii) to map rainforests and to predict their structure at a large scale, and (iii) to quantify the influence of the environment and the forest dynamics on rainforest structure. To this end, 23 one hectare forest inventories were set up in the North Province of New Caledonia. In these plots, elevation ranged between 250 and 900 m and annual rainfall between 1500 and 3000 mm. In addition to characterize locally rainforest structure, these plots were used to calibrate a predictive model based on a textural analysis of the canopy, using the FOTO (FOurier transform Textural Ordination) method, which was applied to eight very high resolution images from a Pléiades satellite (covering 1295 km²). Such a model able to relate texture and structure is based on the hypothesis that the allometric relationship between the DBH (Diameter at Breast Height) and the crown size of canopy trees is stable. Then, we tested this hypothesis tropics-wide. Our results show that New Caledonian rainforests are dense (1182 ± 233 tree/ha), with a high basal area (44 ± 11 m²/ha), a relatively low canopy (14 ± 3 m) and an above-ground biomass typical of tropical rainforests (299 ± 83 t/ha). These forests are also characterized by a high structural variability. This variability has the same range when influenced by environmental gradients as when influenced by forest succession gradients. The FOTO method applied to Pléiades images allowed to predict and spatialize key structural parameters (like the stem density or the above-ground biomass of rainforests) from robust correlations with the textural indices of the canopy ($R^2 \geq 0,6$; RMSE $\leq 20\%$). The structure of New Caledonian rainforest is mainly driven by the potential insolation and the elevation at the scale of mountain massifs, and by the slope and the topographic wetness at the scale of a mountainside. These findings will enable to estimate rainforest resources across the territory and to define a new typology of New Caledonian rainforests based on standardized structural classification over the whole territory.

Keywords: textural analysis, canopy, structure, tropical rainforest, environmental gradients, very high spatial resolution image, New Caledonia