# Spatialisation de la diversité et de la structure : un enjeu pour la conservation des forêts tropicales

Philippe Birnbaum

▶ **To cite this version:**

Philippe Birnbaum. Spatialisation de la diversité et de la structure : un enjeu pour la conservation des forêts tropicales. Biodiversité et Ecologie. Université de Montpellier, 2017. tel-01678835

**HAL Id: tel-01678835**
**https://theses.hal.science/tel-01678835**

Submitted on 9 Jan 2018

**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.

# UNIVERSITE DE MONTPELLIER

*Sciences et Techniques du Languedoc*

**Ecole doctorale GAIA (ED-584)**

Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau

**Fililère EERGP**

Ecologie, Evolution, Ressources Génétiques, Paléobiologie

Diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches

## Spatialisation de la diversité et de la structure : un enjeu pour la conservation des forêts tropicales


Présenté par

**Philippe BIRNBAUM**

(**Cirad**)

UMR-AMAP (" botAnique et BioinforMatique de l'Architecture des Plantes)

CIRAD-CNRS-INRA-IRD-Université Montpellier


le 28 novembre 2017 devant le jury :

Raphaël Pélissier, Directeur de recherche IRD, Président du jury
Daniel Barthelemy, Cadre scientifique des EPIC, rapporteur du jury
Bruno Hérault, Cadre scientifique des EPIC, rapporteur du jury
Pete Lowry, Professeur, rapporteur du jury
François Munoz, Professeur des Universités, rapporteur du jury

# Sommaire

## Partie 1 : Résumé de carrière


**A) Curriculum vitae....4**
**1. Adresse professionnelle....4**
**2. Diplômes et grades universitaires....4**
**3. Fonctions occupées....4**
**4. Propriété intellectuelle....5**
**B) Activités scientifiques....5**
**1. Domaine de spécialité....5**
*Sujet principal....5*
*Thématiques....5*
*Objets d'études....5*
*Séjours professionnels au Sud....5*
*Méthodes....6*
**2. Animation scientifique....7**
*Représentation....7*
*Animation....7*
*Collaborations scientifiques....8*
*Révisions....8*
**C) Projets scientifiques....9**
**1. Porteur, co-porteur et coordinateur de projet....9**
**2. Participant au projet....9**
**3. Encadrements & formations....10**
*Encadrements de Post-doctorants....10*
*Encadrements d'étudiants....10*
*Formations académiques et professionnelles....12*
**D) Communication....13**
**1. Ouvrages....13**
**2. Articles publiés dans les revues à facteur d'impact....13**
**3. Articles publiés dans les revues à comité de lecture....15**
**4. Articles publiés dans les revues sans comité de lecture....15**
**5. Colloques internationaux et conférences....16**
**6. Films et photos....19**

## Partie 2 : Stratégie autonome de recherche

**A) Objectifs et contextes de mes recherches :....20**
**1. Miconia, le déclencheur de mes recherches....20**
**2. Le fil conducteur de mes recherches....23**
**3. Une recherche orientée par la conservation....23**
**4. Matériels & Méthodes....24**
**B) La canopée, une interface qui en dit long !....28**
**1. Un filtre atmosphérique....28**
*Un écran solaire....29*
*Un coupe-vent....29*
*Une serre....30*
**2. Espoir et désespoir de la Télédétection....30**
**3. La cartographie, un outil indispensable....32**
*Mon expérience de la photo-interprétation....32*
**4. Ma contribution : le relief de la canopée....33**
*Des groupes d'arbres de même hauteur....33*
*La topographie reflète la diversité....34*
*Les couronnes, témoins de la structure....36*
**C) La diversité, parole de patrons !....41**
**1. Les communautés végétales, hasard ou nécessité....41**
*Quelle est la question ?....42*
*Neutralité et déterminisme....43*
**2. Mesures de la diversité, une histoire de chiffre....45**
*Les règles du jeu....45*
*Les analyses de la diversité....46*
**3. Ma contribution : La diversité et l'environnement....47**
*Les forêts du Mali, témoin de la biogéographie....47*
*Les arbres en savanes, le reflet des pressions....49*
*Hyper-dominance dans les forêts calédoniennes, lacunes ou réalité ?....53*
*L'abondance locale, un tremplin pour la diversité....59*
*La fragmentation, un filtre à la distribution homogène....61*
*La densité, un casse-tête de la diversité....64*
**D) Conclusions et perspectives....68**
**E) Projet de recherche....72**
**1. Les forêts de basse altitude....73**
**2. Les groupes fonctionnels et la phylogénie....74**
**3. S'engager dans l'aide à la décision....76**
**4. Promouvoir un observatoire insulaire....77**
**F) Références :....79**

# Partie 1 : Résumé de carrière

## A) Curriculum vitae

**Philippe Birnbaum**

- Né le 26 juin 1965 à Senlis, Oise (nationalité française)
- Docteur de l'Université Paris VI, Jussieu, spécialité en biologie végétale tropicale depuis le 20 juin 1997
- Cadre-ingénieur auprès du Centre de Coopération Internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad) depuis le 21 août 2001

### 1. Adresse professionnelle

permanente :

Cirad, UMR-Amap - TA A51, Boulevard de la Lironde. 34398 Montpellier cedex 5, France
Courriel : philippe.birnbaum@cirad.fr

actuelle :

Cirad, UMR-Amap / Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC). Centre IRD de Nouméa, B.P. A5 - 98800 - Nouméa, Nouvelle-Calédonie
Tel. : (+687) 26 07 42
Courriel : birnbaum@iac.nc

### 2. Diplômes et grades universitaires

1997 : Doctorat en biologie végétale tropicale pour l'étude des « *Modalités d'occupation de l'espace par les arbres en forêt guyanaise* », Université Paris VI, Jussieu, France
1991 : Diplôme d'Études Approfondies : Écosystèmes Forestiers Tropicaux, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France
1988 : Maîtrise Biologie des organismes et des populations, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France
1986 : DEUG Sciences du vivant, Université de Lille, sciences et technologies, Villeneuve-d'Ascq, France

### 3. Fonctions occupées

2011 - présent : Chercheur en écologie forestière au Cirad (UMR-Amap), Nouméa, Nouvelle-Calédonie
2007 - 2010 : Chercheur en écologie forestière au Cirad (UMR-Amap), Montpellier, France
2001 - 2007 : Chercheur en écologie forestière au Cirad (UR 36), Bamako, Mali
2000 - 2001 : Consultant indépendant, Société en nom propre « *botanique et informatique* », Montpellier, France

1997 - 2000 : Contractuel pour le Cirad et l'IRD (ex ORSTOM) en botanique et écologie végétale, Montpellier, France
1993 - 1997 : Doctorant à l'Université de Paris VI (Jussieu), Laboratoire de botanique tropicale, Paris, France
1991 - 1993 : Consultant indépendant « botanique », Paris, France
1991 : Botaniste auprès de la Mission "Opération Canopée" - Radeau des cimes, Cameroun
1988 - 1990 : Volontaire Aide Technique à l'IRD (ex ORSTOM), Papeete, Tahiti, Polynésie Française

### 4. Propriété intellectuelle

Logiciel Pl@ntNote
Agence pour la Protection des Programmes (APP)
Immatriculation auprès de l'IDDN :
N° IIDN.FR.001.250018.000.R.P.2008.000.30200 (18 juin 2008)

## B) Activités scientifiques

### 1. Domaine de spécialité

*Sujet principal*

Études de l'organisation, du fonctionnement et de la dynamique des forêts tropicales

*Thématiques*

Écologie forestière : structuration des peuplements ; richesses et diversités des peuplements ; organisation de la canopée ; succession forestière et cycle sylvigénétique.
Eco-informatique : gestion et schéma de bases de données ; développement de logiciels (langage Lisp, Visual-basic, Python, Java)

*Objets d'études*

Forêts tropicales continentales (Guyane, Cameroun, Sumatra)
Forêts tropicales insulaires (Nouvelle-Calédonie, Tahiti, Sri-Lanka)
Savanes soudaniennes (Mali)
Agro-forêts (Thaïlande)

*Séjours professionnels au Sud*

**Nouvelle-Calédonie**

Janvier 2011- présent, écologue forestier, chercheur associé à l'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC)

**Vanuatu**

Août 2013, mission d'appui sur l'ile d'Erromango dans le cadre des projets Formaflora et Vanuaflora
Août 2012, mission d'appui pour la mise en place de la base de données du projet Vanuaflora

**Inde**

Août 2010, mission d'appui auprès de l'Institut Français de Pondichery (IFP), Projet Pl@ntNet. Evolution du site Web Pl@ntNote-Web

Octobre 2009, mission d'appui auprès de l'Institut Français de Pondichery (IFP), informatisation de l'herbier

**Mali**

Novembre 2001-juillet 2007, écologue, chercheur associé à l'Institut d'Économie Rurale (IER, Bamako)

**Guyane Française**

Septembre 1993-octobre 1995, doctorant botaniste auprès de l'IRD (ex ORSTOM) de Cayenne

**Cameroun**

Décembre 1991, botaniste auprès de la mission 'Radeau des Cimes', Campo, Kribi

**Indonésie**

mars-juin 1991, mission pour aide à l'identification de la structure forestière des agro-forêts du Kerinci (Sumatra

**USA**

Janvier 1991, botaniste expert pour la CONOCO inc., Ponka City

**Thaïlande**

Janvier-juin 1990, mission pour aide à l'identification de la structure forestière des agro-forêts de la région de Songkla (Université de Songkla)

**Sri Lanka**

Février 1990, mission auprès de l'Université de Peradenya (Kandy), Analyse de l'invasion de l'espèce *Miconia calvescens* dans les forêts secondaires de Kandy

**Nouvelle Zélande**

Mars 1989, mission auprès du Department of Scientific and Industrial Research (DSIR), Christchurch, Wellington et Dunedin

**Polynésie Française**

Septembre 1988-décembre 1989, Volontaire Aide Technique, IRD (ex ORSTOM), centre de Arue, Papeete (Tahiti)

*Méthodes*

Campagne d'acquisition de données sur le terrain : inventaires forestiers selon différentes méthodes depuis le point, les cheminements, les lignes, les cercles jusqu'à la parcelle. Acquisitions de données en 2D et 3D. Spectromètre, laser, télémètre

Campagne aéroportée d'acquisition de données : utilisation de capteurs radiométriques (optique, infra-rouge, multi-spectral) embarqués sur ULM, avion léger, hélicoptère ou dirigeable du radeau des cimes

Informatique et modélisation : développement d'algorithmes et de logiciels intégrés pour

- l'analyse des spectres lumineux (logiciel Spectro)
- la construction 3D des forêts (logiciel Arbre3D)
- l'analyse 2D de la canopée (logiciel Mosaic)
- la photo-composition aérienne de la canopée (logiciel ImageGeo)
- l'acquisition de données botaniques (logiciel Kimboto)
- la gestion d'observations botaniques multi-modules (logiciel Pl@ntNote)

Conception d'outils : Télémètre optique pour la mesure de la hauteur de la canopée

## 2. Animation scientifique

*Représentation*

- Correspondant de l'UMR-AMAP en Nouvelle-Calédonie (2011-2012 ; 2016-présent)
- Membre du Global Forest Biodiversity Initiative (2016-présent)
- Membre du Conseil scientifique de l'association ŒIL (2016-)
- Membre du comité scientifique liste rouge (IUCN), flore de Nouvelle-Calédonie, RLA-NC (2015-présent)
- Membre du Conseil d'administration de l'association endemia (2015-présent)
- Membre du groupe des développeurs informatiques du site www.endemia.nc (2015-présent)
- Membre expert auprès de l'ONG, Noé-Conservation (2014-présent)
- Membre du réseau Carapa, http : //www.carapa.org/ (2007-présent)
- Membre du groupe « Espèces Rares et Menacées » (GERM, PS, 2011-2013)
- Membre du management board du projet Pl@ntNet (2010-2012)
- Membre de la *European Science Fondation* (1996-2000)

*Animation*

Animateur du Projet 4 de l'IAC intitulé « Connaître la biodiversité terrestre » pour répondre à la question de recherche « *Comment se structurent la biodiversité (niveaux paysage, spécifique, et génétique) et la diversité fonctionnelle des milieux naturels terrestres* », programmation de l'IAC (2010-2015)

Initiateur de la Red List Authority de Nouvelle-Calédonie (RLA-NC réunissant experts internationaux, chercheurs locaux, gestionnaires, ONG, Association autour du montage d'un groupe local en charge de la définition des statuts IUCN pour toute la flore néo-Calédonienne (2012)

Consultant par la présidence du CIRAD, au nom du conseil d'analyse des politiques de développement (CAPD-MAE), relativement aux enjeux de développement au Mali et dans la zone sahélienne, à moyen et long terme (2012)

Organisateur de l'atelier « Dynamique forestière » à Koné, Nouvelle-Calédonie, 30 participants, décembre 2011

Animation d'une équipe de développeurs autour de l'application Pl@ntNote (2008-2010)

Animation d'un groupe d'étude sur l'informatisation des collections d'herbiers (2008-2010) réunissant les herbiers de l'ALF (Montpellier, Cirad), CAY (Cayenne, Ird), NOU (Nouméa, Ird), HIFP (Pondichery, Inde), MPU (Montpellier, Univers. II), l'Université de la Réunion, l'Université Sans Marcos (Lima, Pérou)

Co-responsable scientifique du tournage/montage d'un film documentaire (43 minutes), Yiriba, source de vie au Mali, coproduction des services multimédia Cirad-Ird ; https : //vimeo.com/140043459 (2006-2007, Palme de bronze, FRAPNA, Grenoble)

Coordinateur pour le Ministère de l'environnement du Mali du montage du projet FSP "Sud-Expert-Plantes" pour « *émettre une proposition nationale sur la recherche, l'appui institutionnel et la formation dans les disciplines connexes à la biodiversité végétale* »

Co-organisateur des journées mondiales de l'environnement, le 4 juin 2005, en partenariat avec la GTZ, le magazine Géo-Allemagne et le Ministère malien de

l'environnement et de l'assainissement (Im Garten Der Dogon, Geo-Allemagne, 09-2005, pages 60-68)

*Collaborations scientifiques*

- Laboratoire d'écologie alpine, LECA, Grenoble, France
- University of Adelaide, Australie
- Department of forestry, Vanuatu
- Astrium, Toulouse, France
- Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France
- Helvetas, Swiss intercooperation, Suisse
- Université d'ULM, Germany
- Université du Wisconsin, USA
- UMR-CBGP, Montpellier, France
- Institut d'économie rurale, Bamako, Mali
- Direction Nationale de la Conservation de la Nature, Bamako, Mali
- Cesbio, Toulouse, France
- Conoco, Oil compagny, Ponca City, Texas, USA
- Royal Botanical Garden, Peradeniya, Sri-Lanka
- Bishop Museum, Honolulu, Hawaï, USA
- Department of Scientific and Industrial Research, New Zealand
- Service économie rurale, Polynésie Française

*Révisions*

Revues scientifiques

Biotropica ; Journal of tropical ecology ; Forests, Trees and Livelihoods ; Bois et forêts des tropiques ; Sécheresse ; Revue forestière française ; Forest Ecology & Management ; Journal of vegetation science

Projets

Agence Nationale de la Recherche (ANR)

## C) Projets scientifiques

### 1. Porteur, co-porteur et coordinateur de projet

2016-2019, Projet Cogefor, *Connaissances et Outils et pour la GEstion conservatoire des FORêts naturelles en Province Nord*, Cirad, IAC, SIEC (16C180), Nouvelle-Calédonie (1 386 000 euros)

2015-2016, Projet Modélisation, *Partenariat pour la modélisation de la richesse botanique et l'évaluation rapide de l'état des forêts en province Nord*, Cirad, IAC, SIEC (15C534), Nouvelle-Calédonie (38 548 euros)

2014-2015, Projet Ecofor2, *Partenariat IAC-Province Nord en matière d'écologie forestière*, Cirad, IAC, SIEC (14C396), Nouvelle-Calédonie (144 974 euros)

2014, Collaboration de recherche, *Suivi de l'évolution de la réserve de l'Aoupinié par analyse diachronique d'images aériennes décalées d'un pas de temps de 10 ans*. Cirad, IAC, WWF (140214), Nouvelle-Calédonie (13 743 euros)

2013, Collaboration de recherche, *Recette Thématique Utilisateurs (RTU) pour l'acquisition de 20 images Pléiades couvrant environ une surface totale de 2492 km²* Cirad, IAC, CNES, Toulouse (programmation satellitaire et licence d'utilisation des images Pléiades)

2012-2014, Projet Ecofor, *Partenariat IAC-Province Nord en matière d'écologie forestière*, Cirad, IAC, SIEC ( 12C114), Nouvelle-Calédonie (335 200 euros)

2012-2016, Projet Corifor, *Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages fragmentés sur sols ultramafiques* Cirad, IAC, IRD, CNRT (86 628 euros)

2012, Collaboration recherche visant à conserver et à restaurer les écosystèmes de forêts humides, protégées au titre du code de l'environnement. Cirad, IAC, DENV(C.315.12), Nouvelle-Calédonie (20 112 euros)

2008, projet «*production d'huile de Carapa (Kobi) dans les forêts du Sud Mali (Région Sikasso et Mts. Mandingues) : potentialités et savoir-faire locaux*. » Cirad, IER, Université d'Ulm (Germany) & Helvetas (4 500 euros)

2007-2010, Projet « îlot forestiers », *Forêts de failles et forêts galeries au sud du Mali : deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne*, Cirad, IRD, INRA, CNRS, MNHN, Université ULM, Université Wisconsin, Institut für Virologie Marburg, GTZ-DNDN, Ministère environnement du Mali, GIP ECOFOR-MEDD (96 718 euros)

### 2. Participant au projet

2015-2016, Responsable partie « écologie », Projet DYNAMIC, « *Dynamique de la fragmentation des Noyaux de forêt humide sur sols ultramafiques en Calédonie* ». IRD/IAC/Cirad/Association Œil, Nouvelle-Calédonie (64 320 euros)

2013, Partenaire du projet FormaFlora « *formation à la botanique et aux outils de gestion d'un herbier* ». Forest department of Vanuatu, Cirad & Gouvernement de Nouvelle-Calédonie (17 000 euros)

2012-2014, Partenaire du projet Vanuaflora « *Coopération pour la conservation et la diffusion des savoirs botaniques au Vanuatu* ». Forest department of Vanuatu, Cirad , MAE & Centre de Recherche Agronomique et Technique du Vanuatu (CTRAV) (99 700 euros)

2009-2013, Responsable « *WP4-Case studies* » du projet Pl@ntNet, UMR-AMAP, INRIA, Tela Botanica, Montpellier (4 280 978 euros)

2007, Partenaire du projet Sud Expert Plante (361) : « *Les végétaux utiles en milieu rural de l'Afrique de l'Ouest (Bénin, Guinée, Mali et Sénégal) : disponibilité, ethnobotanique et intérêt des collections historiques de l'Herbier de l'IFAN* », 'UCAD-IFAN, Dakar, Sénégal (66 500 euros)

2006-2007, Responsable opération terrain. Projet FSP - « *Mise en place d'un suivi de l'évolution de la biomasse ligneuse par imagerie satellitaire* ». Cirad/IER, Mali (14 500 euros)

2004-2005, Partenaire du projet. « Etude des conséquences des modalités d'utilisation des terres en zone aride sur la dégradation des milieux physiques et biologiques au Mali (Zone de Bamba) ». Projet CSFD N°69, ROSELT/OSS, FSP

2004-2008, co-Responsable analyse écologique dans la zone de Bamba-Gao. Projet Desert Margin program (DMP) « *Une approche expérimentale pour la formulation de politiques environnementales* » DMP/Cirad, Mali (154 091 US$)

2002-2006, Partenaire du projet FSP « Mise au point d'une méthode fiable d'estimation de la productivité » Cirad/IER/IPR/MAE, Mali

1988-1990, co-Responsable mise en place dispositif de terrain, « *Projet Miconia »*, ORSTOM/MAE, Tahiti, Polynésie Française, (75 000 euros)

## 3. Encadrements & formations

*Encadrements de Post-doctorants*

2012-2017, Thomas Ibanez. Analyse des données d'occurrences dans les parcelles du réseau NC-PIPPN de Nouvelle-Calédonie

2015-2017, Robin Pouteau. Modélisation de la distribution des espèces et de la richesse floristique dans les forêts néo-calédoniennes

2016-2017, Laure Barrabé. Eco-évolution des communautés d'arbres des forêts de Nouvelle-Calédonie

*Encadrements d'étudiants*

Doctorants

2016-présent, Grégoire Blanchard. *Contribution des forêts de basse altitude au maintien de la biodiversité des forêts de la Nouvelle-Calédonie*. Sujet de thèse de doctorat, Université de Montpellier. Co-encadrée avec François Munoz

2012-2016, Elodie Blanchard. *Diversité structurale des forêts denses humides de la Province Nord de Nouvelle-Calédonie : de l'arbre au paysage*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier, 297p. Co-encadrée avec Pierre Couteron

Master & écoles d'ingénieurs

2017, Yves Ponçon. Analyse des paramètres micro-climatiques le long d'un gradient topographique en Nouvelle-Calédonie pour comprendre le bilan hydrique du sol. Stage césure ingénieur ENSTA, Paris. Stage co-encadré avec Thomas Ibanez & Christophe Menkes

2017, Thomas Monjoin. Influence de l'hétérogénéité environnementale sur la composition floristique des forêts de base altitude de la Nouvelle-Calédonie. Stage de Master 1. Université de Montpellier. Stage co-encadré avec Grégoire Banchard

2016, Sylvain Schmitt. *Intégration des modèles d'analyse spatiale et des technologies SIG pour la conception de systèmes autonomes d'aide à la décision environnementale et territoriale*. Stage césure, ingénieur AgroParisTech. Stage co-encadré avec Robin Pouteau

2015, Sébastien Utard. *Etude diachronique des fragments forestiers du Grand Sud Calédonien*. Master 1, Institut Supérieur des Sciences Agronomiques, Agroalimentaires, Horticoles et du Paysage. Agro-Campus Ouest, Angers, 26p

2015, Grégoire Blanchard. *Les gradients altitudinaux de richesse spécifique des plantes de Nouvelle-Calédonie*. Biodiversité Végétale Tropicale, Université des Sciences et Techniques Montpellier 2, 29p. Stage co-encadré avec Robin Pouteau

2015, Thomas Boutreux. *Variabilité de traits fonctionnels et plasticité écologique d'arbres communs des forêts de Nouvelle-Calédonie*. Mémoire Master 2, Biodiversité Végétale Tropicale, Université des Sciences et Techniques Montpellier 2, 17p. Stage co-encadré avec Thomas Ibanez

2015, Pierre Lemaistre. *Evolution des paramètres structuraux des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie en lien avec l'altitude, la pluviométrie et la dynamique des peuplements*. Mémoire Master 1, Biodiversité Végétale Tropicale, Université des Sciences et Techniques Montpellier 2, 13p. Stage co-encadré avec Elodie Blanchard.

2014, Thomas Boutreux. *Estimation de la structure diamétrique des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie par la relation allométrique tronc-couronne* - Mémoire Master 1, Biodiversité Végétale Tropicale, Université des Sciences et Techniques Montpellier 2, 16p. Stage co-encadré avec Elodie Blanchard.

2014, Elias Ganivet. *Identification de marqueurs structuraux d'états dynamiques en forêts denses humides néo-Calédoniennes* - Mémoire Master 2, Institut AgroParisTech, 30p. Stage co-encadré avec Thomas Ibanez

2013, Marie Dubreuil. *Hétérogénéité fonctionnelle et spatiale des forêts denses humides de la Nouvelle Calédonie* - Identification des unités de végétation par regroupement écologique. Mémoire de Master 2, Biodiversité Végétale Tropicale, Université des Sciences et Techniques Montpellier 2, 60p. Stage co-encadré avec Thomas Ibanez

2012, Marie Dubreuil. *Etude de la dynamique des formations végétales sur sols volcano-sédimentaires de la Nouvelle Calédonie* - Mémoire de Master 1, Biodiversité Végétale Tropicale, Mention Ecologie Biodiversité, Université des Sciences et Techniques Montpellier 2, 33p

2006, Mahamadou Dembélé. *Evaluation des relations entre la structure des exploitations agricoles et la biodiversité des espèces ligneuses dans les champs cultivés* - Mémoire de DEA, Institut Supérieur de Formation et de Recherche Appliquée (ISFRA) Bamako, Mali. Etudiant décédé le 5 juillet 2006

2006, Adama Korbo. *Distribution spatiale des ligneux dan les formations soudano-sahéliennes anthropisées. Cas du plateau de Sokouna* - Mémoire de DEA, Institut Supérieur de Formation et de Recherche Appliquée (ISFRA) Bamako, Mali, 68p

2006, Moussa Ballo. *Impact du gradient anthropique et du sol sur la structure et la diversité de la végétation ligneuse de la réserve de biosphère du baoulé* - Mémoire de DEA, Institut Supérieur de Formation et de Recherche Appliquée (ISFRA) Bamako, Mali, 69p

2005, Marc Jeanson. *Approche des rôles respectifs des rejets de souche et de la reproduction sexuée dans la structuration des ligneux des brousses tachetées en zone*

*soudanienne (Mali)* - Mémoire de Master2, Institut national agronomique, Paris Grignon Stage co-encadré avec Patrick Blanc

2005, Bourelaye Dembélé. *Relations entre la structure des exploitations agricoles et l'organisation des ligneux dans les parcs agroforestiers de Kaniko, cercle de Koutiala* - Mémoire Institut Polytechnique de Katibougou (IPR), 46 p

2003, Bonnet Pierre. *Evaluation de la productivité du Combretum adenogonium Steud ex. A. Rich à partir d'une approche architecturale* - Mémoire DESS : Gestion des systèmes agro-sylvo-pastoraux en zone tropicale : Université de Paris-Val-de-Marne, 70 p

2002, Haroun Abdoulaye Adam. *Typologie des formations soudaniennes en vue d'une estimation de leur productivité - Cas du plateau de Sokouna*. Stage de fin de cycle, Institut Polytechnique Rural de Katibougou (IPR/IFRA). Stage co-encadré avec Moussa Karembé

2002, Katell Guéguen. *Approche pédologique de la typologie des savanes soudaniennes en vue d'estimer leur productivité - Cas du terroir de Sokouna*. École Supérieure d'Ingénieurs et de Techniciens pour l'Agriculture (ESITPA), 48p. Stage co-encadré avec Nicolas Picard

License & initiation à la recherche

2016, Aurore Martini. Stage License 3, Université de Nouvelle-Calédonie. Révisions taxonomique et mesures de traits fonctionnels. Stage co-encadré avec Laure Barrabé

2015, Nais Rocchietta. Initiation à la botanique et à la gestion d'un herbier. Stage de bénévolat. Stage co-encadré avec Laure Barrabé

2015, Antoine Meugnier. Découverte du rôle et des objectifs d'un chercheur en écologie forestière dans un centre de recherche. Stage obligatoire, 1ère année de l'Ecole polytechnique de l'Université de Tours, 27p

2014, Josepho Bahormal Stage License 3, Université de Nouvelle-Calédonie. Inventaires forestiers et mesures de traits fonctionnels des arbres de la Nouvelle-Calédonie

2013, Juliane Kaoh. Stage License 3, Université de Nouvelle-Calédonie. Compilation bibliographique des principaux traits fonctionnels des arbres de la Nouvelle-Calédonie. Stage co-encadré avec Thomas Ibanez

2013, Gendrilla Warimavute. Stage License 3, Université de Nouvelle-Calédonie. Compilation bibliographique des principaux traits fonctionnels des arbres de la Nouvelle-Calédonie. Stage co-encadré avec Thomas Ibanez

2012, Chrystelle Nigote. La gestion d'une collection d'herbiers. Stage de deuxième année de BTS de Pouembout, Nouvelle-Calédonie

2011, Gisèle Amo. Liste des plantes pionnières, leur distribution spatiale et leur mode de dispersion. Stage de troisième année de Science de la vie et de la Terre à l'Université de Nouvelle-Calédonie (UNC)

2011, Emmanuelle Khac. Liste des espèces invasives de Nouvelle-Calédonie. Stage de deuxième année d'ingénieur en Systèmes Agricole et Agroalimentaire Durable au Sud (SAADs) à l'école de Montpellier Supagro, IRC

*Formations académiques et professionnelles*

2014, Cours magistraux « Biodiversité végétale, de l'espèce à l'écosystème », Séminaires école doctorale Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (UNC, LIVE – EA 4243)

2013-2017, Cours magistraux « *Introduction aux biomes et grands écosystèmes* », License 3, Sciences et environnement, Université de Nouvelle-Calédonie (UNC)

2013-2017, Cours magistraux « *Mosaïque végétale et Biodiversité* », License 3, Sciences et environnement, Université de Nouvelle-Calédonie (UNC)

2013, Formation individuelle, Philemon Ala, assistant du conservateur de l'Herbier de port-Vila (Vanuatu). Gestion et maintenance de la base de données Vanuaflora. Co-encadrée avec Jacqueline Tinel

2013, Formation individuelle, Stéphanie Stephens, assistante du conservateur de l'Herbier de port-Vila (Vanuatu). Gestion d'une collection de spécimens d'herbier depuis la récolte jusqu'à l'intégration dans la base de données Vanuaflora. Co-encadrée avec Jacqueline Tinel

2012, Formation collective sur le standard SQL et le concept d'utilisation des bases de données en écologie (6 participants), Nouméa, Nouvelle-Calédonie

2010, Formation collective à l'utilisation du logiciel Pl@ntNote pour la gestion des données écologiques, Port-Laguerre, Nouvelle-Calédonie (26 participants)

2007, Formation individuelle, Mahamadou Coulibaly, technicien de l'Institut d'Economie Rurale (IER) au montage/collage/catalogage des spécimens d'herbiers

2006, Cours magistraux, « *biodiversité générale* ». Diplôme d'études approfondies auprès de l'Institut Polytechnique Rurale (IPR) de Katibougou, Mali

2006, Cours magistraux, « *biodiversité générale* » Diplôme d'études approfondies auprès de l'Institut supérieur de formation à la recherche appliquée (ISFRA) de Bamako, Mali

2004, Cours collectif, « *biodiversité et Phytogéographie au Mali* » Cycle de conférence de l'Institut Polytechnique Rurale (IPR) de Katibougou, Mali

# D) Communication

## 1. Ouvrages

1. **Birnbaum P.**, Ibanez T., Vandrot H., Blanchard E., Hequet V., Chambrey C., and Pouteau R. 2015. Les forêts humides de la province Nord, Nouvelle-Calédonie. Synthèse des travaux de recherche 2012-2015. Editions IAC, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, ISBN 978-2-919253-05-0, 116p.
2. **Birnbaum P**. 2012. Biodiversité au sahel. Les forêts du Mali, Editions Quae, ISBN 978-2-7592-1811-0, 208p.

## 2. Articles publiés dans les revues à facteur d'impact

*(En souligné les étudiants. $IF_{2015}$ et $IF_5$, facteurs d'impacts respectivement en 2015 et sur 5 ans selon inCites)*

1. Schmitt S., Pouteau R., Justeau D., de Boissieu F. and **Birnbaum P** (accepted) 2017. SSDM : an R package to predict distribution of species richness and composition based on stacked species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution.* ($IF_{2015}$=6,344 ; $IF_5$= 8,121)
2. Ibanez T., Chave J., Barrabé L., Blanchard E., Boutreux T., Trueba S., Vandrot H. and **Birnbaum P**. 2017. Community variation in wood density along a bioclimatic gradient on a hyper-diverse tropical island. *Journal of Vegetation Science*, 28, 19-33. **(**$IF_{2015}$=3,151 ; $IF_5$=3,310)

3. Pouteau R. and **Birnbaum P**. 2016. Island biodiversity hotspots are getting hotter : vulnerability of tree species to climate change in New Caledonia. *Biological Conservation*, 201, 111–119. ($IF_{2015}$=3,985 ; $IF_5$= 4,748)
4. Ibanez, T., Grytnes J.-A., and **Birnbaum P**. 2016. Rarefaction and elevational richness pattern : a case study in a high tropical island (New Caledonia, SW Pacific). *Journal of Vegetation Science* 27 : 441-451. ($IF_{2015}$=3,151 ; $IF_5$=3,310)
5. Blanchard E., **Birnbaum P**, Ibanez T., Boutreux T., Antin C, Ploton P, Vincent G, Pouteau R., Vandrot H., Hequet V., Barbier N, Droissart V, Sonké B, Texier N, Kamdem N.G, Zebaze D, Libalah M and Couteron P 2016. Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. *Trees, Structure and Fonction* 1-16. ($IF_{2015}$=1,706 ; $IF_5$ = 1,931)
6. Pouteau R., Bayle E, Blanchard E., **Birnbaum P**, Cassan J.-J, Hequet V., Ibanez T and Vandrot H 2015 - Accounting for the indirect area effect in stacked species distribution models to map species richness in a montane biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions*, 21 : 1329–1338. ($IF_{2015}$=4,566, $IF_5$=5,6)
7. **Birnbaum P**, Ibanez T., Pouteau R., Vandrot H., Hequet V., Blanchard E and Jaffré T 2015 - Environmental correlates for tree occurrences, species distribution and richness on a high-elevation tropical island. *Annals of botany*, 7 : plv075. ($IF_{2015}$=3,982 ; $IF_5$=4,088)
8. Ibanez T., Munzinger J, Dagostini G, Hequet V., Rigault F, Jaffré T and **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. ($IF_{2015}$=2,308 ; $IF_5$=2,310)
9. Ibanez T and **Birnbaum P** 2014 - Monodominance at the rainforest edge : case study of Codia mackeeana (Cunoniaceae) in New Caledonia. *Australian journal of botany,* 62 : 312-321. ($IF_{2015}$=1,586 ; $IF_5$=1,378)
10. Morat P, Jaffré T, Tronchet F, Munzinger J, Pillon Y, Veillon JM, Chalopin M, **Birnbaum P**, Rigault F, Dagostini G, Tinel J, and Lowry P. 2012. Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, sér. 3, 34 : 179-221. ($IF_{2015}$=0,256 ; $IF_5$=0,505)
11. Weber N., **Birnbaum P**., Forget P.-M., Gueye M. and Kenfack D. 2010 - L'huile de Carapa (Carapa spp., Meliaceae) en Afrique de l'Ouest : utilisations et implications dans la conservation des peuplements naturels. *Fruits*, vol. 65 : 1-12. ($IF_{2015}$=1,013 ; $IF_5$=1,047)
12. Dembélé F., Picard N., Karembé B. and **Birnbaum P**. 2006. Tree vegetation patterns along a gradient of human disturbance in the Sahelian area of Mali. *Journal of arid environments*, 64 : 284-297. ($IF_{2015}$=1,623 ; $IF_5$=2,212)
13. Picard N., Gueguen K., Abdoulaye H.A., Diarisso D., Karembé B., **Birnbaum P**. and Nasi R. 2005. Tree formations in relation with soil and grasses in a dry savanna in Mali, West Africa. *African journal of ecology*, 43 : 201-207. ($IF_{2015}$=0,875 ; $IF_5$=0,882)
14. Picard N., Karembé B. and **Birnbaum P**. 2004. Species-area curve and spatial pattern. *Ecoscience*, 11 : 45-54. ($IF_{2015}$= 0,595 ; $IF_5$=1,255)
15. **Birnbaum P**. 2001. Canopy surface topography in a French Guiana forest and the folded forest theory. *Plant ecology*, 153 : 293-300. ($IF_{2015}$=1,490 ; $IF_5$=1,824)

16. Laumonier Y., Trichon V., Gastellu-Etchegorry J-P., and **Birnbaum P**. 1994. – Reflectance, leaf area index and structural studies of a rain forest canopy using the "Opération Canopée" Association's tree top raft-hot air airship combination. *Geocarto International*. 9 : 17-29. (IF=1,380 ; $IF_5$=1,362)

## 3. Articles publiés dans les revues à comité de lecture

1. Blanchard E., **Birnbaum P.**, Proisy C., Ibanez T., Vandrot H., Chambrey C., Hequet V. and Couteron P. 2015 - Prédire la structure des forêts tropicales humides calédoniennes : analyse texturale de la canopée sur des images Pléiades. *Revue Française de Photogrammétrie et de Télédétection*, 209, p.141-147
2. **Birnbaum P**. and Florence J. 2005. Validation d'*Acridocarpus monodii* Arènes & Jaeger ex Birnbaum & J.Florence, sp.nov. (Malpighiaceae). Notes sur sa biologie = Validation of d'Acridocarpus monodii Arènes & Jaeger ex Birnbaum & J.Florence, sp.nov. (Malpighiaceae). Notes on its biology. *Adansonia*, 27 (2) : 235-241
3. Molino J-F, Sabatier D, **Birnbaum P** and Prévost M-F. 1999. From tree to region : evaluating tree species diversity in tropical rainforests : examples from French Guyana. In Poker J. (ed.), Stein I. (ed.), Werder U. (ed.). Proceedings forum biodiversity - *treasures in the world's forests*. Schneverdingen : NNA, 1999, p. 204-208. (NNA Berichte/Reports ; Special Issue 2). ISSN 0935-1450
4. **Birnbaum P**. 1997 - Modalités d'occupation de l'espace par les arbres en forêt guyanaise. Thèse de doctorat de l'Université Paris VI, Spécialité Biologie végétale tropicale, 244p.
5. **Birnbaum P**. 1994. Histoire de l'invasion d'une plante introduite, *Miconia calvescens*, dans une île polynésienne, Tahiti. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 36è année, bulletin n°2. Propos d'ethnobiologie, pp 283-295
6. **Birnbaum P**. 1993. - Les invasions. Carte et notice. In Atlas de Polynésie française. ORSTOM, Paris (France) : Planches 54-55.
7. **Birnbaum P**. 1991. Comment une plante introduite se transforme-t'-elle en une plante envahissante ? Le cas de *Miconia calvescens* à Tahiti (Polynésie française). Diplôme d'Étude Approfondie : Écosystèmes Forestiers Tropicaux, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 64 p.

## 4. Articles publiés dans les revues sans comité de lecture

1. **Birnbaum P.**, Mangeas M., Maggia L., Ibanez T., Despinoy M., Marmey P., Hequet V., Gomez C., Bideau G., Chambrey C., Vandrot H., and Blanchard E. 2016 - Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages fragmentés sur sols ultramafiques. Projet CoRiFor. Rapport final CNRT "Nickel & son environnement", 85p.
2. **Birnbaum P**. 2016 - Spatialisation de la richesse floristique et développement d'un portail permettant la saisie et la consultation des formulaires d'évaluation rapide des forêts. Rapport d'avancement convention IAC/CIRAD-UMR-Amap/Province Nord
3. Ibanez T. and **Birnbaum P.** 2014 - Analyse paysagère des dynamiques forestières au sein de la réserve du massif de l'Aoupinié. Rapport de convention IAC/CIRAD/WWF/PN, 13 p.

4. **Birnbaum P**, Hequet V., Vandrot H., Ibanez T and Blanchard, E 2013 - Cartographie et caractérisation des faciès forestiers sur sols volcano-sédimentaires en province Nord de Nouvelle-Calédonie. Rapport final de convention IAC/CIRAD/IRD/PN, 49 p.
5. **Birnbaum P**, Hequet V., Vandrot H., Ibanez T., and Blanchard E 2012. Cartographie et caractérisation des faciès forestiers sur sols volcano-sédimentaires en Province Nord de Nouvelle-Calédonie. Rapport intermédiaire de convention AMAP/Province Nord/IAC/IRD/CIRAD, 44p.
6. **Birnbaum P**, Hequet V., Vandrot H., Ibanez T and Blanchard E 2012. Atlas cartographique des forêts de la province Nord. Rapport Cirad-AMAP/IRD/IAC, 64p.
7. Ibanez T and **Birnbaum P** 2012 - Dynamique des habitats forestiers en Nouvelle-Calédonie. Rapport de convention IAC/CIRAD/PS, 16p.
8. Goëau H, Bonnet P, Joly A, Boujemaa N, Barthelemy D, Molino J-F, **Birnbaum P**, Mouysset E and Picard M, 2011. The CLEF 2011 plant images classification task. CLEF 2011 working notes, Amsterdam, The Netherlands, 2011, pp. 1-13
9. **Birnbaum P**. and Granjon L. 2010. Forêts de failles et forêts galeries au sud du Mali. Deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne : programme de recherche "Ecosystèmes tropicaux", rapport final d'activité. [S.l.] : s.n., 109 p.
10. **Birnbaum P**. and Theveny F. 2009. Specifications AMAP-IFP for the web portal Pl@ntNote, 4.
11. Granjon L., **Birnbaum P**., Blanc P., Chevallier M.H., Cosson J.F., Duplantier J.M., Duvall C., Fahr J., Florence J., Forget P.M., Gautier D., Gazull L., Lecompte E., Niagate B. and Trébuchon J.F. 2008. Forêts de failles et forêts galeries au sud du Mali. Deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne : programme de recherche "Ecosystèmes tropicaux", rapport d'activité intermédiaire. [S.l.] : s.n., 66 p.
12. **Birnbaum P**. 2006. Ces arbres qui vivent du désert. Sciences au Sud (36) : 3.
13. **Birnbaum P**., Nouvellet Y. and Picard N. 2002. Rapport de mission à Gao et Bamba du 24 novembre - 1er décembre 2002. [S.l.] : s.n., 5 p.
14. **Birnbaum P**., Sabatier D. and Pétronelli P. 2000. Identifications botaniques pour le dispositif de Paracou, 52p.
15. **Birnbaum P**. 1989. Éxigences et tolérances de *Miconia calvescens* à Tahiti. De la population à l'individu. Centre ORSTOM de Tahiti/Institut de Botanique, Montpellier, 66 p.
16. **Birnbaum P**. 1989. *Miconia calvescens* DC. Une Mélastomataceae perturbatrice de l'écosystème tahitien. I. Rapport préliminaire et perspectives scientifiques d'un contrôle biologique. Centre ORSTOM de Tahiti, 25 p.
17. **Birnbaum P** and Florence J. 1989. Rapport de mission. Évaluation de la situation de *Miconia calvescens* à Raiatea. Centre ORSTOM de Tahiti, 4 pages + 1 carte.

## 5. Colloques internationaux et conférences

1. Pouteau R., Bayle E, Blanchard E., **Birnbaum P**, Cassan J.-J, Hequet V., Ibanez T & Vandrot H. 2015 – Searching for hotspots within a hotspot : Stacked species distribution models provide new opportunities to map species richness un New Caledonia. Communication in « *International Congress for Conservation Biology / European Congress for Conservation Biology* », Montpellier (France), 2-6 août 2015

2. Ibanez T., Blanchard E., Hequet V., Pouteau R., Vandrot H & **Birnbaum P**. 2015 - Drivers of tree species richness in New Caledonian rainforests : Beta- but not alpha-diversity makes them exceptional. Communication in « *ATBC - 2015 Resilience of Island Systems in the Context of Climate Change : Challenges for Biological and Cultural diversity and Conservation* », Convention center, Honolulu, Hawai (USA), 12-16 juillet 2015
3. **Birnbaum P**, Mangeas M, Ibanez T., Hequet V., Gomez C, et Despinoy M. 2014. Structural and functional connectivity in fragmented landscapes : Insights into conservation and restoration of New Caledonian forests. Proceedings of the 2nd Conference of SERA "*From large to small islands*", Noumea (New Caledonia), 17-21 Novembre 2014, p.18
4. **Birnbaum P**, Ibanez T., Pouteau R., Bayle E, Blanchard E., Vandrot H & Hequet V. 2014. Tree diversity patterns in New Caledonian forests. Conference international "*Island Biology 2014*",University of Hawai'i at Mānoa, Honolulu, Hawaï (USA), 7-11 juillet 2014
5. Blanchard E., Ibanez T., Couteron P, et **Birnbaum P**. 2014. Which drivers control the above-ground biomass of rainforests in New Caledonia ? Conference international "*Island Biology 2014*",University of Hawai'i at Mānoa, Honolulu, Hawaï (USA), 7-11 juillet 2014
6. Ibanez T., **Birnbaum P**, Blanchard E., Hequet V., Isnard S, et Vandrot H. 2014. Wood density facing ecological challenges in New Caledonia. Conference international "*Island Biology 2014*",University of Hawai'i at Mānoa, Honolulu, Hawaï (USA), 7-11 juillet 2014
7. **Birnbaum P** & Isnard S. 2013 - Amélioration des connaissances sur les habitats forestiers en Province Nord. Séminaire « *Recherche Scientifique en Province Nord* », Poindimié, (Nouvelle-Calédonie), 19-21 juin 2013
8. **Birnbaum P** 2012 - Base de données écologiques : Application à la flore de la Nouvelle-Calédonie. Communication in Workshop "*Conservation et la diversité floristique en Nouvelle-Calédonie*". Centre IRD de Nouméa (Nouvelle-Calédonie), 25-27 avril 2012
9. Weber, N., Granjon, L., Birnbaum, P. & Fahr, J., 2010. Gallery forests boost bat diversity in southern Mali, West Africa. *15th International Bat Research Conference*, Prague, 23-27 août 2010
10. **Birnbaum P**, Duvall C & Florence J. 2010 - Les points chauds de la diversité floristique des forêts soudaniennes du Mali. *XIXème AETFAT Congress*. Antananarivo (Madagascar), 25-30 avril 2010
11. **Birnbaum P**, Bonnet P, Molino J-F & Barthelemy D. 2010 - Identification interactive des plantes et système d'information collaboratif. *XIXème AETFAT Congress*. Antananarivo (Madagascar), 25-30 avril 2010
12. Véla E, **Birnbaum P**, Mathieu D, Barthélémy D. 2010. Pl@ntMedit : a collaborative network for the Mediterranean flora. 13e Congrès OPTIMA, Antalya (Turquie), 22-26 mars 2010
13. Barthélémy D, Boujemaa N, Mathieu D, Molino J-F, Bonnet P, Le Bourgeois T, Grard P, Prosperi J, **Birnbaum P**, Théveny F, Enficiaud R. 2009. Pl@ntWeeds, a collaborative weeds identification and information platform. Science Forum 2009, Wageningen (The Netherlands), 16-17 juin 2009

14. **Birnbaum P**, Molino J-F, Perez J, Théveny F. 2009. Pl@ntNote : a flexible software for the management and share of data on plants. e-Biosphere 09 International Conference on Biodiversity Informatics, London (United Kingdom), 1-3 juin 2009
15. **Birnbaum P**, Molino J, Perez J, & Théveny F. 2009. Pl@ntNote : a flexible software for the management and share of data on plants. Taxonomic Database Working Group (TDWG), Montpellier (France), 9-13 novembre 2009
16. Weber N, Forget P-M. & **Birnbaum P**. 2009. Production of insecticide oil from the Carapa tree (Kobi) in South Mali : Traditional values and economic potential. Poster Conference ATBC, Marburg (Germany), 27-30 juillet 2009
17. Ph. Birnbaum. 2009. Pl@ntNote : un logiciel libre de gestion locale de données naturalistes centrées sur la plante. Rencontres INRA Salon Agriculture, Paris (France), 21-23 février 2009
18. **Birnbaum P**., 2008. Biological conservation and economic development : the case of Carapa in Malian's forests. Workshop "Organic cotton in West Africa", ULM University (Germany), 21-22 octobre 2008
19. **Birnbaum P**. 2007. Impact des moteurs de recherche multimédia sur le métier de botaniste et d'écologue – Conférence "Avancées des moteurs de recherche Multimédia" : Opticsvalley au diapason du logiciel, INRIA, Rocquencourt (France), 16 octobre 2007.
20. **Birnbaum P** & Granjon L. 2006. Forêts de failles et forêts galeries au sud du Mali : deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne. Colloque de restitution du programme recherche sur les écosystèmes tropicaux. Ecofor/MEDD, Paris, (France) 7-8 novembre 2006
21. Birnbaum, P. 2005. Evaluation des relations entre la structure des exploitations agricoles et la biodiversité des espèces ligneuses dans les champs cultivés. Atelier PCP GESED, Bamako (Mali), 6-7 décembre 2005
22. **Birnbaum P**. 2004 - Biodiversité et phytogéographie : le cas des formations ligneuses du Mali. Conférence à l'Institut Polytechnique Rurale (IPR) de Katibougou (Mali), 18 novembre 2004
23. **Birnbaum P**. 1998 - Interpretations of the canopy surface topography in a French Guiana forest. Final conference of the E.S.F Tropical Canopy Research Group. Oxford (United Kingdom), 12-16 décembre 1998
24. Molino J-F, Sabatier D, **Birnbaum P** & Prevost M-F. 1998 - From Tree to Region : Evaluating Tree Species Diversity in Tropical Rainforests, examples from French Guiana. "Biodiversity, Treasures in the World's Forests", Schneverdingen (Germany), 3-7 juillet 1998
25. **Birnbaum P**. 1998 - Protocols on canopy surface analysis. Workshop of the ESF, Protocols for botanical tropical research. Aarhus University (Denmark), 26 February-1 mars 1998
26. **Birnbaum P**. 1996 - Undulations of the canopy surface in three French Guiana forest types. Scientific programme on Tropical canopy Research. The European Science Foundation (ESF) - St Feliu de Guixols (Spain), 11-15 décembre 1996
27. **Birnbaum P**. 1994 - Mise en évidence et fonction des espaces vides en forêt tropicale. Séminaire Silvolab, Kourou (Guyane française), 25-28 avril 1994
28. **Birnbaum P**. 1993 - Modification de la structure des forêts tahitiennes par une plante introduite : Miconia calvescens DC. (Melastomataceae). Colloque International de Phytogéographie tropicale. Paris 6-8 juillet 1993

## 6. Films et photos

1. Trébuchon J.F., Renaud F., Granjon L., **Birnbaum P**., Fahr J. 2009. Yiriba des sources de vie au Mali. [DVD]. Montpellier : CIRAD, 1 disque optique numérique (DVD) (43 min)

# Partie 2 : Stratégie autonome de recherche

Cette partie est consacrée à la présentation de mon parcours détaillé, sous le regard des questionnements et des apports scientifiques. Il aurait été difficile de décrire toutes les activités menées en parallèle de ces résultats. Elles se décomposent en diverses catégories depuis le montage des projets jusqu'à l'analyse des données et impliquent un nombre important de personnes, en y incluant notamment le personnel technique ou encore les nombreux étudiants qui nous appuient sur le terrain. La présentation de ce parcours utilisera régulièrement le « nous » pour préciser que c'est d'abord une équipe qui participe à ces travaux. Cependant l'exercice individuel présenté ici tente de transcrire ma conception personnelle de la recherche en écologie forestière à la lueur de tous les travaux que nous avons menés.

## A) Objectifs et contextes de mes recherches :

Mes activités de recherche se focalisent sur les forêts tropicales qui occupent 7 % de la surface terrestre et regroupent près de 50 % de toutes les espèces mondiales dans un objectif appliqué de conservation face aux pressions qui s'exercent sur ces forêts à un rythme élevé qui excède celui de tous les autres types d'habitats (Wilson 1988; Laurance 1999; Solé *et al.* 2004; Laurance *et al.* 2009; Sun *et al.* 2015).

Mon approche des forêts repose sur la communauté des arbres, en me situant dans le cadre général que leur présence est la condition *sine qua non* pour que la forêt existe et puisse jouer son rôle de réservoir de la biodiversité. La conservation des forêts représente ainsi une garantie de conserver, au-delà des arbres, tous les organismes vivants (végétaux, animaux, fongiques, bactériens) qui en dépendent ainsi que les nombreux services écosystémiques (e.g. régulation climatique, cycle de l'eau, puits de carbone) qui découlent de leur bon fonctionnement. Ma stratégie de recherche vise ainsi à mieux définir le rôle des forêts dans le cycle général de la biosphère dans lequel l'homme évolue.

### 1. *Miconia*, le déclencheur de mes recherches

Mon expérience a débuté le 8 septembre 1988 lorsque pour la première fois de ma vie, j'ai simultanément voyagé en dehors de l'Europe, franchi l'hémisphère Sud, mis les pieds sur une île, dans l'océan Pacifique, intégré un organisme de recherche et découvert ma première forêt tropicale *in situ*. Cette forêt tropicale, que je ne connaissais qu'au travers des médias, était effectivement bien différente de la forêt domaniale d'Halatte dans laquelle j'allais régulièrement écouter bramer les cerfs. Pourquoi était-elle si différente ? Parce qu'elle est constituée d'un plus grand nombre d'espèces ? D'un plus grand nombre de formes de vie ? Parce que son cycle de vie est différent ?

A Tahiti, j'ai travaillé sur une forêt confrontée à l'introduction d'une espèce exotique, *Miconia calvescens* DC appartenant à la famille des Melastomataceae (Birnbaum 1995). Introduite en 1937 par H. W. Smith, fondateur du jardin botanique de Papeari, cette espèce originaire d'Amérique tropicale, a transformé, en moins de 50 ans, près des trois quarts de la forêt naturelle tahitienne (Figure 1), pourtant en place depuis environ 1 million d'années, âge

de l'émergence de cette petite île volcanique (Neall & Trewick 2008). Cette transformation concerne à la fois une réduction de la richesse floristique native avec notamment plusieurs espèces endémiques disparues ou menacées de disparition et en parallèle, une altération profonde de la structure actuelle des forêts qui comptent aujourd'hui une densité d'individus (plantules, arbres du sous-bois et arbres en canopée), environ 10 fois supérieure à celle des forêts originelles (Birnbaum 1990; 1991; Fraisse 2010). Comment une espèce peut-elle transformer, en un temps si court, tout un écosystème? Les causes de ce succès sont à la fois simples et efficaces (Birnbaum 1990, 1991; Gaubert 1991). On distingue pour les plus efficaces :

- les innombrables petites graines (< 0,5 mm) qui germent immédiatement en sous-bois ou peuvent observer une période de dormance de plus de 10 ans
- les immenses feuilles rouge lie-de-vin du sous-bois qui laissent place à des petites feuilles épaisses lorsque la plante atteint la canopée
- la floraison et la fructification abondantes dans la canopée, quatre fois par an, relayées par une dispersion efficace de cette petite baie grâce à un oiseau exotique, le *Zosterops lateralis*
- la capacité de réitérer végétativement et la plasticité morphologique en cas de stress qui lui confèrent une forme d'immortalité et de résistance face aux perturbations

En d'autres termes, sa capacité à germer et à se développer en sous-bois, à fleurir dans la canopée, sa tolérance à des écarts importants de température et d'humidité et sa plasticité écologique lui confèrent un avantage compétitif vis-à-vis de toute la flore forestière tahitienne dans la tranche altitudinale comprise entre 0 et 1200 m qu'elle domine dorénavant (Pouteau *et al.* 2011).

Dotée d'un tel pouvoir d'invasion, cette espèce devrait constituer une menace pour toutes les forêts tropicales du monde d'autant qu'elle fut largement introduite et multipliée dans de nombreux jardins botaniques tropicaux en raison de son caractère horticole indéniable. Introduite en 1888, au Sri Lanka dans le jardin botanique de Peradeniya, lieu d'origine des plants tahitiens, elle n'a jamais constitué une menace pour la flore sri-lankaise. Tout semble désigner la hauteur moyenne plus élevée de la canopée, comme le verrou principal qui immunise le Sri Lanka vis-à-vis de l'invasion par le *Miconia calvescens*, alors incapable d'atteindre la canopée pour fleurir. Maintenue dans le sous-bois de ces forêts, elle diminue considérablement sa capacité de reproduction sexuée. Comme au sein de ses forêts originelles de l'Amérique tropicale, elle reprend son statut de plante pionnière héliophile de début de succession écologique qui se régénère à la lueur des perturbations. A Tahiti, comme à Hawaï, ce « géant » traverse la structure verticale des forêts natives pour reconstruire une nouvelle canopée dont la hauteur devient cette fois, inaccessible aux espèces indigènes. L'invasion ne serait donc pas la conséquence exclusive d'une espèce à forte compétitivité mais plus exactement de la conjonction entre les propriétés intrinsèques de l'espèce et la permissivité des forêts.

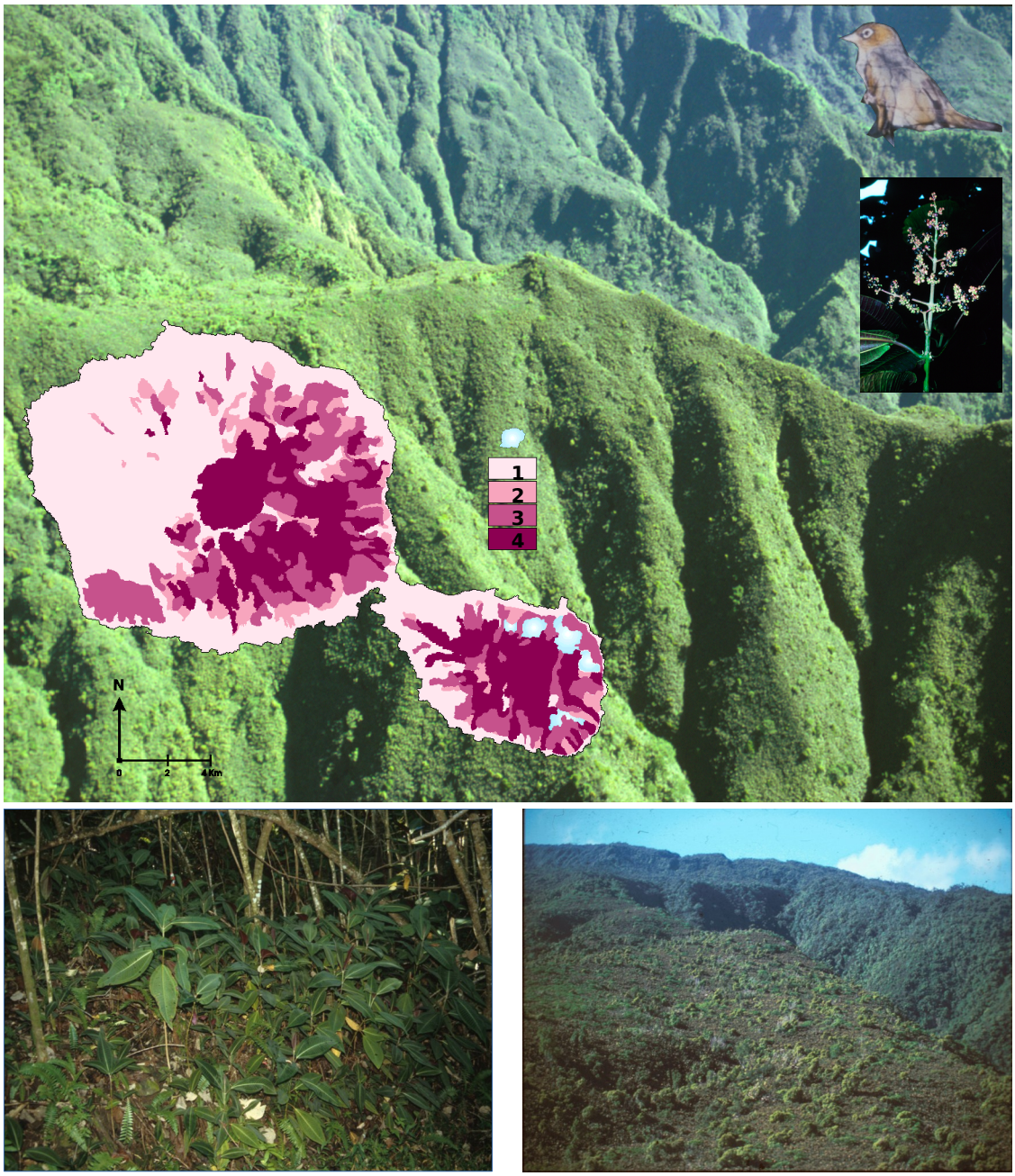


Figure 1 : Carte de répartition du *Miconia calvescens* dans la canopée des forêts de Tahiti. La densité est définie en 4 classes (1 : pas de traces ; 2 : quelques pieds isolés ; 3 : des taches et 4 : une couverture continue) réalisée en 1989 (adaptée d'après Birnbaum 1995). L'apparition de cette espèce dans la canopée, déclenche une floraison/fructification massive dont la dispersion est assurée par un oiseau introduit (*Zosterops lateralis).* L'espèce envahit les forêts natives, colonise autant le sous-bois que la canopée et forme des peuplement mono-dominés, 10 fois plus denses que les forêts tahitiennes originelles

## 2. Le fil conducteur de mes recherches

Cette première expérience centrée sur une seule espèce et son interaction avec les communautés, a fondé l'ossature de toutes mes recherches. Ce modèle d'invasion m'a en effet permis d'aborder les principes fondamentaux de l'écologie forestière tropicale et plus spécifiquement, les liens entre les propriétés des espèces et celles des communautés :

- La structure. La forêt tahitienne originelle présente une structure qui permet à une espèce (exotique) de germer en sous-bois, de traverser le volume forestier pour rejoindre et former une nouvelle canopée
- La richesse. La richesse floristique de la forêt tahitienne, constituée d'une part importante d'espèces endémiques, ne constitue pas un rempart contre l'hyper-dominance d'un seul taxon
- La dynamique. En seulement 50 ans, la forêt tahitienne s'est intégralement transformée. Le volume forestier a augmenté par une élévation de la hauteur de la canopée, la richesse a diminué, la densité a augmenté et la forêt mixte s'est fragmentée.

Armé de cette expérience, j'ai poursuivi mes travaux en gardant toujours cette double approche, espèces et peuplements. Cette démarche constitue le fil conducteur de près de 30 années d'expériences acquises dans la zone intertropicale sur des forêts variées, qu'elles soient continentales (Guyane Française, Cameroun, Mali, Thaïlande) ou insulaires (Sumatra, Tahiti, Sri Lanka, Nouvelle-Calédonie) ; sclérophylles, mésophiles, humides ou de nuages ; continues ou fragmentées ; natives ou introduites ; naturelles, perturbées ou cultivées. Par ailleurs, le sens de mes recherches est resté relativement constant et principalement conditionné par des enjeux appliqués qui relèvent, directement ou indirectement, de questions liées à la conservation.

Dans ce mémoire, je parlerai essentiellement de quatre expériences conduites en expatriation, qui illustrent, au-delà des résultats, le questionnement et les stratégies de recherche mis en œuvre :

- A Tahiti (1988-1990) : il s'agissait de comprendre les causes de l'invasion spectaculaire de *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae) menant à la conversion des forêts natives mixtes en forêts mono-dominées
- En Guyane française (1993-1997), il s'agissait d'étudier en détail la structure de la forêt dans les trois dimensions avec un accent particulier sur la surface de la canopée
- Au Mali (2001-2007), il s'agissait d'étudier l'organisation des formations arborées, dans les savanes et dans des îlots forestiers, en relation avec les enjeux de conservation et la dépendance des populations humaines vis-à-vis du bois
- En Nouvelle-Calédonie (2011-présent), il s'agit de décoder la relation qui lie la structure des forêts, la richesse floristique et les paramètres environnementaux

## 3. Une recherche orientée par la conservation

La conservation est abordée au travers de l'analyse des espaces et de leur dynamique. Cette recherche appliquée s'inscrit parfaitement dans le sixième axe stratégique du Cirad pour la période 2012-2022. Cet axe, nommé "*Sociétés, natures et territoires*", vise, en autres, à "*Identifier les niveaux pertinents d'organisation et de décision pour penser et gérer au niveau d'un territoire*".

Dès lors que la conservation embrasse de larges territoires, il devient impératif que les données acquises s'inscrivent directement ou indirectement dans une dimension spatiale et géographique. Le croisement des occurrences, des emprises géographiques et/ou environnementales et des modèles statistiques permet, par extrapolation, de produire des projections géographiques probabilistes qui reflètent l'état des connaissances. Les enjeux de conservation portent en partie sur l'exploitation de ces projections mais se déclinent en autant d'échelles d'analyses qu'il existe d'acteurs de la conservation. En effet, les enjeux de conservation ne sont pas les mêmes lorsqu'ils sont projetés à l'échelle d'un territoire, à l'échelle d'une commune ou à l'échelle d'un habitat. Si à l'échelle mondiale, la Nouvelle-Calédonie fait partie des points-chauds qu'il convient de conserver en totalité tant l'endémisme et l'impact anthropique sont élevés, à l'échelle locale les priorités de conservation se déclinent en d'autres sous-unités de gestion qu'elles soient par exemple administratives (e.g. les provinces, les communes) ou environnementales (e.g. la forêt sèche, la forêt humide sur substrats ultramafiques, les maquis d'altitude, les massifs orographiques). Les recommandations doivent impérativement tenir compte de l'échelle de référence. Une simple carte présentant les enjeux de conservation à l'échelle d'un territoire n'est pas suffisante, et peut même masquer de nombreux enjeux locaux.

Par ailleurs, le terme de conservation induit un sens impropre à la protection ; car trop figé dans le temps. Il sous-entend que seuls les habitats actuels bénéficient de ces mesures alors que la conservation doit s'inscrire dans une vision expansive. Il ne faut pas seulement conserver l'existant mais bien réparer la forêt précédemment perturbée. Dans cette perspective, les forêts secondaires qui paraissent souvent sans importance aujourd'hui, s'avèrent souvent cruciales pour favoriser demain l'expansion d'un fragment de forêt. La conservation de l'écosystème forestier passe par la préservation de toutes ces fonctions. Dans ce document, j'utiliserai le terme conservation comme incluant systématiquement cette perspective d'expansion des forêts perturbées. Enfin, les recommandations émises par les écologues en matière de conservation restent complexes à mettre en œuvre par les gestionnaires. Par exemple, même si le RLA (*Red List Authority, IUCN*) de la flore de Nouvelle-Calédonie produit des statuts relatifs au danger d'extinction d'une espèce, il reste encore beaucoup de chemin pour formuler des recommandations qui soient à la fois pragmatiques, opérationnelles et efficaces.

## 4. Matériels & Méthodes

Les méthodes utilisées reposent en grande partie sur des inventaires standardisés portant sur des communautés d'arbres. La sélection de ces communautés est définie en fonction de l'organisation du paysage. A l'échelle d'un territoire, on cherchera à distribuer les inventaires selon les grands gradients environnementaux (pluviométrie, température, altitude, substrat, sol). A l'échelle du paysage, la disposition des inventaires pourra s'appuyer sur un protocole statistique visant à estimer la conformation optimale pour à la fois couvrir au mieux l'emprise spatiale et à la fois permettre les analyses inter-communautés. Néanmoins pour rester pragmatique, l'accessibilité reste le critère le plus discriminant et représente la première contrainte au déploiement idéal des dispositifs de terrain. Les communautés sont abordées à partir de parcelles, permanentes ou temporaires, dont la taille dépend de l'objet étudié.

- A Tahiti j'ai installé 8 parcelles d'inventaires (3 x 10 m) réparties dans 4 stations ayant des degrés d'invasion distincts. Tous les individus de *Miconia calvescens*, des

plantules jusqu'aux individus adultes, ont été comptés et mesurés (hauteur & diamètre sauf pour les plantules)

- En Guyane française, mes travaux se sont appuyés sur les dispositifs de la piste St Elie, de la station de Paracou et du camp des Nouragues mis en place respectivement par l'IRD, le Cirad et le CNRS. Tous les arbres de ces parcelles étaient identifiés et leurs diamètre étaient mesurés
- Au Mali, aucun dispositif permanent de recherche n'étant disponible, mon approche s'est basée sur des points d'inventaires et de parcelles temporaires distribués dans tout le pays de manière aléatoire ou spatialement explicite
- En Nouvelle-Calédonie, les parcelles du réseau NC-PIPPN (*New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plots Network*) constituent la structure de base des travaux effectués sur les forêts. Initialement mis en place en 2005 par Jérôme Munzinger (IRD) sous la forme de placettes de 0,04 ha, j'ai eu pour mission d'agrandir et d'analyser ce jeu de données. Aujourd'hui le réseau NC-PIPPN compte près de 70 000 occurrences distribuées dans 231 parcelles de 0,04 ha; 93 points d'inventaires, 29 parcelles de 1 ha, dont 17 au sein desquelles les individus sont identifiés et 12 dans lesquelles ils sont seulement mesurés.

Les données collectées dans ces inventaires sont de différente nature. Elles regroupent des données botaniques (e.g. taxon, phénologie, type biologique), biométriques (e.g. DBH, hauteur, densité de bois, surface foliaire), spatiales (e.g. position X/Y, position dans la strate) ou encore géographiques (e.g. points GPS, polygones, raster).

Les analyses statistiques sont réalisées dans le but d'extraire des tendances générales dont la pertinence dépend, en premier ordre, de la représentativité des données. Elles identifient des corrélations entre les modalités d'assemblage des espèces dans les communautés (e.g. fréquence, densité, richesse, diversité, stratification, hauteur, ondulations de la canopée) et la distribution des facteurs environnementaux (pluviométrie, température, altitude, substrat, sol, vent) afin d'évaluer l'importance du milieu dans l'organisation des forêts. Les patrons de structure et de diversité sont identifiés à l'échelle de ces parcelles, leur extrapolation à des superficies supérieures s'avère souvent périlleuse et peu robuste. En complément, les propriétés biologiques et écologiques des espèces sont analysées au travers des patrons de distribution et des traits fonctionnels. La combinaison entre l'approche communauté et l'approche espèce permet de mieux cerner le poids des filtres environnementaux dans l'assemblage des communautés.

Les outils utilisés dans mes travaux reposent en grande partie sur l'informatique et particulièrement sur les bases de données qui permettent de stocker mais surtout d'extraire des jeux spécifiques et prédéfinis (Figure 2). La donnée, comme un atome de la recherche, exige d'être dynamique et de pouvoir s'inscrire de manière non ambiguë parmi les acquisitions passées et futures. Ma démarche méthodologique vise à mieux harmoniser l'acquisition des données sur le terrain et leur structuration dans un format numérique approprié afin de faciliter leur archivage, leur analyse et leur diffusion. C'est ainsi que le logiciel Pl@ntNote, développé pour mes propres besoins, représente une avancée méthodologique importante dans la structuration évolutive des données relatives aux plantes dans le contexte de la recherche. Son organisation individu-centré et sa modularité

permettent en effet de l'utiliser dans de nombreux contextes de gestion de données botaniques (e.g. inventaires, parcelles, collection de spécimens d'herbiers, de photos, de silicagel, mesures, descriptions). Le développement d'outils universels favorisant l'archivage et le partage de données représente une voie encore trop peu développée dans le domaine de la biodiversité. L'avènement des bases de données relationnelles et des serveurs puissants permet dorénavant de stocker, capitaliser et partager des millions (voire des milliards) de données. Malgré tout, l'accès au langage SQL tout comme aux autres langages de programmation (e.g. Python, Java, C++, R, Lisp, Gdal) reste encore trop marginal dans le monde de la recherche. Ainsi, il est encore stupéfiant de constater le nombre des données acquises sur le terrain qui restent stockées dans les cahiers de terrain ou qui ne sont pas intégrées dans une stratégie de gestion et de capitalisation de données. Quel que soit leur format (e.g. liste, photo, échantillon), ces données deviennent vites inutiles pour la recherche si elles ne sont pas indexées rapidement. Ce constat est particulièrement évident avec l'avènement des appareils photographiques numériques. Combien de téraoctets de photos de plantes sont stockés sur des ordinateurs sans que celles-ci ne soient indexées ? Plus globalement, on peut se demander combien des données collectées sur le terrain sont réellement exploitées ?

L'objectif de mes travaux de recherche se focalise sur la variabilité de l'organisation de ces forêts tropicales, à la fois dans le temps et dans l'espace, en utilisant des dispositifs expérimentaux déployés sur le terrain. Ils reposent sur trois dimensions majeures de l'écologie forestière que sont la structure, la diversité et la dynamique qui sont réunies, dans ce mémoire, en deux grandes approches :

- une approche structurale axée sur le relief de la canopée en posant l'hypothèse que la diversité des espèces induit une diversité des formes, des hauteurs, des durées de vie qui s'impriment dans la structure de cette interface entre la forêt et l'atmosphère
- Une approche diversité basée sur l'assemblage des communautés d'arbres en posant l'hypothèse que cette diversité est un indicateur des conditions environnementales, en y incluant les perturbations quelles que soient leurs origines.

Ces recherches sont confrontées à des limites d'ordre méthodologique qui contraignent considérablement l'acquisition et la représentativité des jeux de données. D'un côté, les acquisitions de terrain sont longues, portent sur des superficies restreintes et demandent une expertise de haut niveau. De l'autre, les acquisitions de données aéroportées sont exécutées en routine et les capteurs sont d'une telle résolution qu'ils enregistrent des volumes considérables de données dont il faut encore davantage décoder le sens. La combinaison entre ces deux ensembles de données revient à construire des modèles spatialisés basés sur l'extrapolation à grande échelle des observations de terrain.

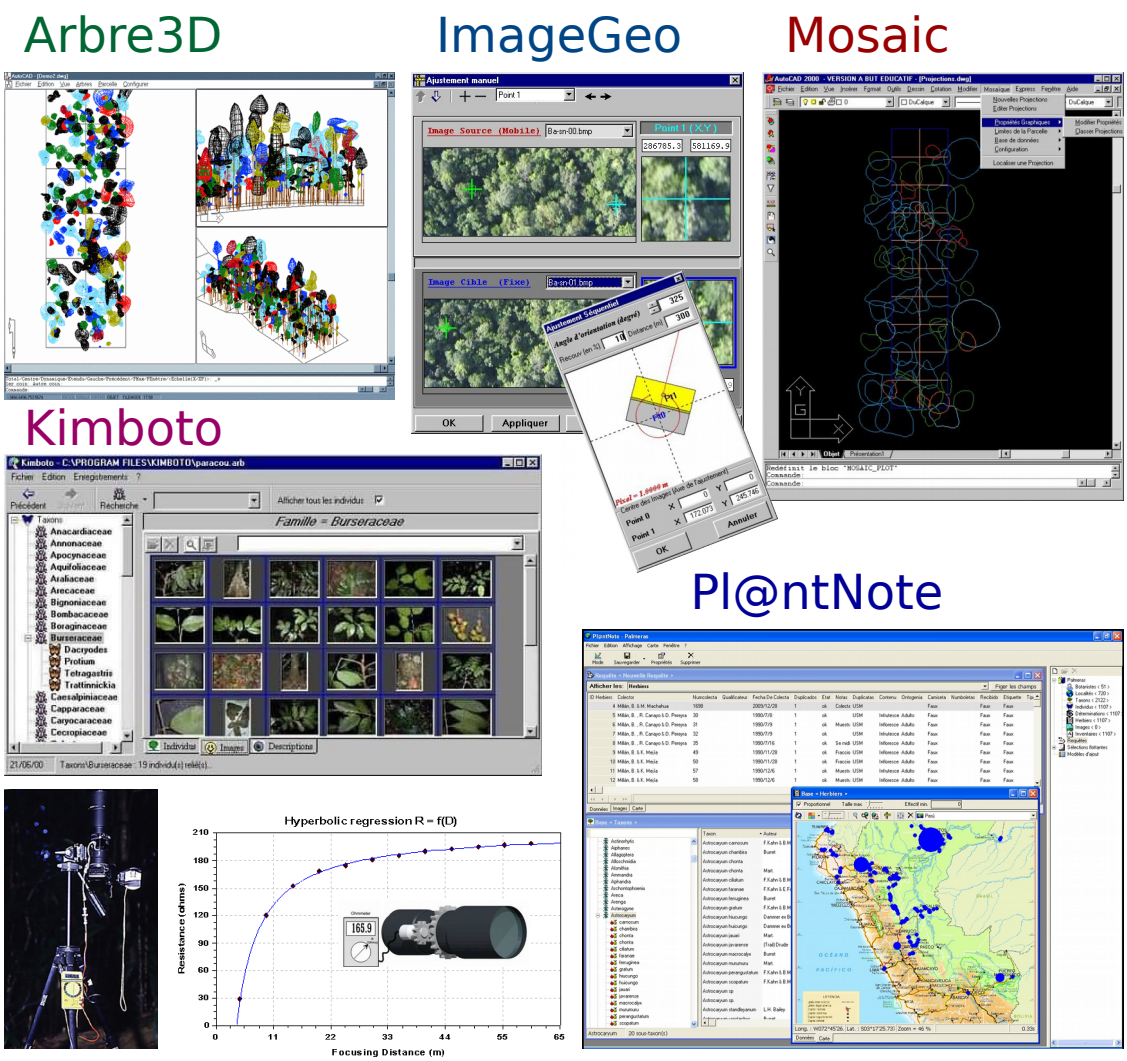


Figure 2 : Outils développés dans le cadre des recherches. Arbre3D, un logiciel qui permet de parcourir un peuplement d'arbres en 3D construit à partir de relevés de terrain. ImageGeo un logiciel qui reconstruit une mosaïque de photos à partir d'une trajectoire et de points d'amers. Mosaic, un logiciel qui permet de construire et de naviguer dans un plan de projections de couronnes à partir de relevé de terrain. Kimboto un logiciel destiné à agrégation de données observation-centrée sur les arbres der la station de Paracou Pl@ntNote un logiciel générique et modulaire de gestion de données individu-centré. Télémètre optique pour mesurer la hauteur de la canopée construit par le couplage d'un potentiomètre et d'un téléobjectif à focale fixe de 400 mm par un système d'engrenage. La mise au point dans l'objectif entraîne une variation de résistance qui se traduit pas une mesure de distance étalonnée dans le plan horizontal

## B) La canopée, une interface qui en dit long !

Une forêt peut être considérée comme un volume délimité dans sa partie supérieure par une couche ondulante, la surface de la canopée, dont les ondulations et la composition reflètent une partie des propriétés de l'écosystème (Birnbaum 2001). En moyenne, la canopée des forêts tempérées de conifères est la plus haute du monde et celle des forêts boréales la plus basse (Lefsky 2010; Simard *et al.* 2011). La canopée des forêts tropicales humides est plus haute que celle des forêts tropicales sèches. Globalement les forêts tropicales humides asiatiques présentent une canopée plus haute que les forêts africaines, elles-mêmes supérieures à la hauteur des forêts amazoniennes. Néanmoins, la hauteur moyenne est très variable au sein et entre les forêts tropicales. C'est dans cette variabilité intra-site que s'inscrit le poids des paramètres environnementaux dans l'organisation de la forêt

L'analyse de la canopée a pris naissance au milieu du XIXe siècle avec l'avènement de la photographie et notamment grâce à G.-F. Tournachon dit "*Nadar*" qui a fait breveter le concept de photographies de la terre depuis un ballon captif. Cette partie sommitale des forêts a depuis toujours attiré l'attention des écologues et des forestiers qui identifient dans ce plan horizontal, une étendue et des méthodes efficaces d'acquisition qui s'opposent au manque évident de recul et au peu de méthodes d'acquisition automatique de données depuis le sous-bois forestier. La canopée représente une interface spéciale par le fait qu'elle délimite deux environnements très différents, l'intérieur et l'extérieur du volume forestier. Elle peut être vue comme une immense surface photosynthétique plus ou moins ondulée qui capte l'énergie lumineuse et plus généralement interagit avec l'atmosphère. L'étude de la canopée s'apparente à l'étude d'un iceberg dont on ne perçoit qu'une partie émergée qui hérite des mécanismes et des processus sous-jacents.

Quelles sont les composantes de la surface de la canopée qui sont corrélées aux composantes du volume forestier ? Cette question résume une grande partie de mes questionnements relatifs à la canopée. Dans mon approche, il ne s'agit pas seulement de définir les paramètres qui peuvent être mesurés dans la canopée mais surtout de sélectionner ceux qui présentent un intérêt en tant que révélateur d'un état écologique de toute la forêt.

### 1. Un filtre atmosphérique

Plus qu'un simple toit, cette surface topographique agit comme un filtre qui exerce une régulation sur la quantité et la qualité des paramètres biotiques (e.g. lumière, vent, pluie, hygrométrie) qui pénètrent dans le volume forestier. En franchissant la canopée, quelques mètres suffisent pour passer d'un milieu ensoleillé et sec à un milieu sombre et humide. Cette transition est très perceptible pour celui qui franchit cette couche de végétation, comme j'ai eu la chance de le constater lors de la mission du radeau des cimes au Cameroun. En plus de filtrer la quantité et la qualité de la lumière, la surface de la canopée constitue un rempart contre l'impact des vents desséchants et maintient un niveau d'humidité relative élevé dans le volume forestier. Cette membrane forestière constitue ainsi un véritable régulateur climatique qui tamponne les extrêmes atmosphériques (e.g. variation des températures, des vents, des radiations solaires, de l'humidité relative).

*Un écran solaire*

Moins de 10 % de la lumière solaire incidente franchit la canopée (Kira & Yoda 1989; Bonan 2002). Cette quantité décroît jusqu'à atteindre seulement 0,3 % au niveau du sol (Yoda 1978). Elle est alors constituée principalement d'une lumière diffuse qui provient d'une réflexion tridimensionnelle du rayonnement primaire sur les objets photo-inertes (e.g. tronc, feuilles mortes), (Evans *et al.* 1960) et du rayonnement secondaire qui correspond à l'interaction entre le rayonnement primaire et la végétation (e.g. lumière réfléchie et transmise). Ce rayonnement secondaire se distingue du rayonnement primaire par ses composantes énergétiques et mathématiques (Marques Filho 1992). En effet, la photosynthèse absorbe une fraction du spectre lumineux, comprise entre 400 et 700 nm (PAR : *Photosynthetic Active Radiation*), le reste étant transmis sans absorption (McCree 1973; Lee 1987; Alados *et al.* 1996; Akitsu *et al.* 2017). Cette sélection se traduit par une modification du spectre transmis et notamment par une diminution du ratio (R : FR) qui représente la quantité de lumière rouge absorbée (655-665 nm) sur la quantité de rouge lointain (725-735 nm) transmise (Holmes 1983; Chazdon 1986; Schmitt & Wulff 1993). La réduction de ce ratio R : FR est ainsi détectée par le phytochrome. Cette chromoprotéine qui représente le principal photorécepteur du monde végétal, contrôle les grandes étapes de la morphogenèse, telles que la germination, la croissance, le développement architectural, la détection de l'orientation, le déclenchement de la sexualité ou encore la synthèse de la molécule de chlorophylle (Hendricks & Borthwick 1967; Holmes & Smith 1975; Franklin & Whitelam 2005). Les arbres de la canopée sont donc exposés à une énergie lumineuse dont la quantité, la qualité et l'orientation diffèrent profondément de celles qu'ils ont rencontrées lorsqu'ils étaient dans le volume forestier.

*Un coupe-vent*

La canopée se comporte comme une surface poreuse non homogène dont la rugosité exerce une force de freinage qui diminue la vitesse d'écoulement de vents d'un facteur deux (Huss 1974; Garratt 1994; Lalic *et al.* 2010; Hardwick *et al.* 2015). En deçà de la canopée, la vitesse du vent décroît graduellement à mesure que l'on se rapproche de la surface du sol du fait de la résistance exercée par les arbres eux-mêmes (McCay 2003). La pression exercée par le vent sur les arbres est considérée comme la principale contrainte mécanique induisant une force de compression et de tension, ainsi qu'une torsion appliquée aux tiges et aux racines (Telewski 1995). Plus le peuplement forestier est dense et hétérogène, plus sa canopée constitue un rempart contre l'impact des vents sur les arbres. Individuellement, les arbres de la canopée sont dans un état mécanique instable qui résulte de la conjugaison entre d'un coté une croissance excessive en hauteur pour rejoindre la lumière et de l'autre, l'absence de vents dans le sous-bois qui leur induit une faible résistance mécanique (Mitchell 2000). Ces peuplements denses peuvent ainsi atteindre une hauteur critique à partir de laquelle tout le support devient instable (Mitchell & Ruel 2015). Leur maintien dans cet état instable résulte exclusivement de leur agencement côte-à-côte dans la canopée. C'est ainsi qu'il suffit d'une seule déchirure dans cette canopée (eg. un arbre qui se déracine ou se casse) pour que les tempêtes s'engouffrent dans le volume forestier et génèrent par "effet domino", une série de chablis. En milieu tropical, ce phénomène s'observe au cours des dépressions et des cyclones qui impriment leur passage dans la forêt sous la forme d'une empreinte d'arbres couchés et déracinés pouvant couvrir plusieurs km² (Garstang *et al.* 1998; Espirito-Santo *et al.* 2010). Différents processus sont impliqués dans les dégâts causés par les tempêtes sur les forêts, mais plusieurs travaux suggèrent que les ruptures

dans le paysage (e.g. clairières, montagnes, rivières, routes) expliquent une grande partie des dommages observés en induisant des régions de hautes turbulences génératrices de rafales de vent intermittentes et particulièrement énergiques (Flesch & Wilson 1999; Dupont & Brunet 2006; Dupont & Brunet 2008). Ces dégâts persistent dans la canopée comme une signature inscrite sur plusieurs décades (Weishampel *et al.* 2007).

*Une serre*

Une partie de la pluie interceptée par la canopée s'évapore dans l'atmosphère. Cette part perdue ne joue alors aucun rôle dans le cycle hydrologique de la forêt. En forêt tropicale, cette quantité interceptée peut représenter entre 10 et 25 % des précipitations totales (Shuttleworth 1988; Dykes 1997; Cuartas *et al.* 2007; Takahashi *et al.* 2011); elle serait plus importante dans les forêts boréales et tempérées où la part interceptée peut représenter jusqu'à 40 % de la pluie incidente (Krämer & Hölscher 2009; Carlyle-Moses & Gash 2011). L'eau disponible dans le sous-bois représente ainsi une quantité inférieure aux précipitations. En revanche, l'humidité relative ou pression de vapeur (la quantité de vapeur d'eau dans l'air), qui résulte à la fois de l'évaporation des pluies et de la transpiration métabolique des plantes, reste 20-25 % supérieure dans la canopée à celle obtenue dans les zones non forestières situées à proximité (Williams-Linera *et al.* 1998) et augmente en forêt à mesure que l'on se rapproche du sol. Cette quantité absolue dépend de la combinaison des pluies, du vent et des températures qui, comme résumé ci-dessus, évoluent du sol à la canopée.

Finalement la composition de l'air, surtout en oxygène et carbone, diffère de part et d'autre de la canopée du fait des activités physiologiques intenses en forêt. La photosynthèse consomme du CO2 et libère de l'O2. La respiration produit du CO2 et consomme de l'O2. Globalement, le ratio entre la consommation et la production de CO2 et d'O2 est équilibré (Schimel *et al.* 2001). Les échanges énergétiques qui s'opèrent au niveau de la canopée influencent profondément les cycles du carbone, des nutriments ainsi que la composition de l'atmosphère (Rollenbeck & Anhuf 2007).

## 2. Espoir et désespoir de la Télédétection

Plus qu'un simple filtre, la canopée des forêts garantit une régulation climatique, notamment vis-à-vis de la température et de l'humidité relative. Cet effet tampon est particulièrement efficace durant les épisodes climatiques extrêmes (Suggitt *et al.* 2011; Ashcroft & Gollan 2012). La température augmente et l'humidité relative décroît en fonction du niveau de perturbation du couvert forestier (Williams-Linera *et al.* 1998; Hardwick *et al.* 2015). Ces effets combinés conduisent à considérer la forêt et notamment sa canopée comme un élément non-neutre vis-à-vis des paramètres physiques de l'atmosphère.

Cette interaction entre environnement physique et état de l'atmosphère se situe au cœur des limites des méthodes utilisées en télédétection spectrale qui s'appuient sur l'hypothèse d'un profil radiométrique stable dans le temps et l'espace pour identifier des entités telle que les espèces, les individus, les communautés ou les écosystèmes. Par exemple si la télédétection permet de cartographier précisément la distribution des espèces dans les écosystèmes peu diversifiés (e.g. forêts boréales, tempérées, mangroves tropicales, plantations), elles se heurtent à l'extrême diversité (floristique, structurale, phénologique et chimique) des forêts tropicales mixtes (Plourde *et al.* 2007; Asner *et al.* 2014). Actuellement,

il n'existe aucune méthode en télédétection qui permette de détecter de manière exhaustive la composition floristique d'une forêt mixte diversifiée. La variabilité de la signature spectrale de chacune des feuilles d'un individu (en particulier leur épaisseur, leur orientation et leur activité photosynthétique), génère une variabilité de la réflectance qui peut se révéler supérieure à celle enregistrée entre des espèces distinctes (Asner 1998; Asner & Martin 2008; Milton *et al.* 2009). Par ailleurs, l'activité photosynthétique des arbres varie selon le climat, notamment les épisodes de précipitations/sécheresses, mais également tout au long de son ontogenèse, de son âge ou encore de son activité phénologique. A ces variabilités s'ajoute le décalage géométrique qui existe entre d'un côté un pixel de taille et de forme définies et de l'autre des entités telles que les couronnes plus ou moins arrondies de taille et de densité variables. La valeur de ces pixels carrés intègre alors soit un signal composite, soit un signal parcellaire, soit la combinaison des deux (Plourde *et al.* 2007; Roth *et al.* 2015b). Enfin, le signal enregistré par les capteurs passifs diffère également en fonction des paramètres atmosphériques (e.g. position du soleil, nébulosité, vapeur d'eau, teneur en aérosol) ou encore des paramètres d'acquisition (e.g. angle de visée). Les travaux qui évaluent la pertinence de la télédétection pour quantifier la distribution et l'abondance des espèces dans les forêts hétérogènes convergent pour définir que ce challenge est encore complexe et inabouti. Il exige de prendre en compte un nombre très important de facteurs relatifs aux propriétés spectrales des plantes, des forêts et de l'atmosphère qui modifient ensemble les propriétés du signal transmis et qui de fait compromettent la cohérence spatiale et temporelle des mesures de la radiométrie.

Néanmoins, il existe une covariance indéniable entre la diversité des pixels d'une image et la diversité géométrique et physiologique de la canopée pour laquelle les capteurs embarqués peuvent se révéler très pertinents (Ollinger 2011; Homolováa *et al.* 2013). Les moyens analytiques récents permettent de réaliser des opérations arithmétiques infinies entre les spectres ce qui conduit à des projections très variées pour une même source. Par exemple, la variabilité spectrale peut être analysée au travers de quelques indices simples mais efficaces comme le NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) qui représente la différence normalisée entre les bandes spectrales du proche infrarouge et celles du rouge. Cet indice reflète l'activité photosynthétique du couvert végétal, il distingue parfaitement bien les espaces non végétalisés dont les valeurs oscillent entre -1 et 0, et les espaces de végétation dont la valeur positive croît avec la densité du couvert. Cet indice permet de construire facilement des cartes de végétation. Néanmoins, en dépit de sa facilité d'utilisation, cet indice distingue difficilement les types de végétation dense (e.g. formations buissonnantes, plantations, fourrés secondaires) et sature rapidement dès lors qu'il est utilisé pour détecter des variations au sein d'une canopée forestière. De plus, le signal radiométrique est instable de telle sorte que le NDVI enregistré au même endroit peut fluctuer jusqu'à 15 % en seulement 10 jours (Meyer *et al.* 1995). Cette instabilité rend complexe l'utilisation de ces indices dans les analyses diachroniques de végétation (Asner 1998).

D'une manière plus générale, la mise en relation de chaque pixel avec une propriété spectrale, qu'elle soit d'origine morphologique, physiologique ou chimique (e.g. capacité photosynthétique, taux de carbone, d'azote, de phosphore, de fibres, de lignines, de celluloses, de tanins, de phénols), indépendamment des entités écologiques (e.g. individus, espèces, communautés, peuplement) produisent des cartes fonctionnelles qui s'avèrent extrêmement pertinentes (Ustin & Gamon 2010; Göttlicher *et al.* 2011; Ollinger 2011; Asner

*et al.* 2012 ; Asner 2015; Roth *et al.* 2015a; Singh *et al.* 2015; Morandeira *et al.* 2016; Verheijen *et al.* 2016).

## 3. La cartographie, un outil indispensable

Étudier la surface de la canopée des forêts c'est tout d'abord le meilleur moyen d'évaluer l'expansion et la fragmentation de l'écosystème forestier dans le paysage. L'utilisation des photographies aériennes pour cartographier, par photo-interprétation, le couvert forestier reste une technique encore très amplement utilisée dans le monde scientifique même si parfois elle est considérée comme une méthode obsolète par rapport à l'étendue des méthodes de détection automatique qui peuvent être appliquées sur des images satellitaires à très haute résolution. La photo-interprétation apporte une dimension experte que la télédétection a encore bien du mal à proposer, même au travers d'une offre multi-capteur à très haute résolution. Elle utilise la pertinence de l'œil qui combine à la fois la couleur, la texture, et l'hétérogénéité pour établir manuellement les limites de l'objet recherché. Elle permet ainsi non seulement de détecter les formations arborées mais également d'évaluer la texture de la canopée pour proposer des classes plus fines de végétation.

La photo-interprétation, qui peut être appliquée sur des images aériennes ou satellitaires, reste une méthode efficace pour définir l'étendue des surfaces forestières ou pour mesurer l'état de la fragmentation. En revanche, les limites sont là aussi difficilement exploitables comme des repères stables permettant des études diachroniques. Ces approches diachroniques, très souvent réclamées par les services de la conservation pour suivre la régression et la progression des forêts, restent ainsi encore complexes à réaliser, quelle que soit la méthode utilisée. Les perturbations de grande superficie sont généralement plus évidentes à détecter du fait de l'apparition du sol nu. En revanche, les progressions forestières sont à la fois complexes à définir et inscrites dans une telle dynamique, lente et progressive, qu'il est très difficile de les déceler sur des pas de temps courts.

*Mon expérience de la photo-interprétation*

A plusieurs reprises, j'ai utilisé la photo-interprétation pour délimiter l'emprise d'un type forestier, évaluer les types de canopée, préparer un échantillonnage de terrain ou pour disposer de métriques géométriques de la fragmentation.

En 1988 à Tahiti, j'ai par exemple produit la cartographie de l'expansion de *Miconia calvescens* dans la canopée en croisant la photo-interprétation et la vérification par des survols en hélicoptère. Cette cartographie a notamment permis de distinguer les niveaux d'invasion en 4 classes par rapport à la densité des *Miconia* dans la canopée qui reflète une évolution de la capacité de régénération et donc de la progression de l'invasion (Figure 1). Cette carte a permis de calculer que le *Miconia* est présent en canopée sur 75 % de la superficie planaire de l'île de Tahiti (Birnbaum 1995).

En 2012 en Nouvelle-Calédonie, nous avons utilisé la photo-interprétation comme support pour délimiter ; à partir d'une couverture aérienne récente, le nombre et la taille des fragments forestiers inclus dans une matrice de maquis dit "miniers". Cette carte a permis de mettre en place un dispositif spatialisé d'inventaires à réaliser sur le terrain (Ibanez *et al.* accepted) et de mesurer la connectivité spatiale entre les noyaux forestiers. Elle a été confrontée aux plans relevés par les géomètres au début du XXe siècle ainsi qu'aux

photographies aériennes acquises par l'armée américaine durant la Seconde Guerre mondiale. L'évolution de ces trois cartes montre très nettement l'évolution de la déforestation dans le Grand Sud calédonien, intervenue durant la période de l'exploitation forestière, à cheval entre la fin du XIXe siècle et le début du XXe (Figure 3). Cette déforestation d'origine anthropique a provoqué une inversion du paysage, depuis de grands ensembles forestiers continus (20-40 km² de superficie) au début du XXe siècle dans lesquels étaient inclus de minuscules fragments de maquis d'origine édaphique à un paysage actuel constitué d'ensembles de maquis continus dans lequel sont inclus de petits îlots forestiers dont la superficie ne dépasse pas 1,2 km² (Utard 2015; Birnbaum *et al.* 2016).

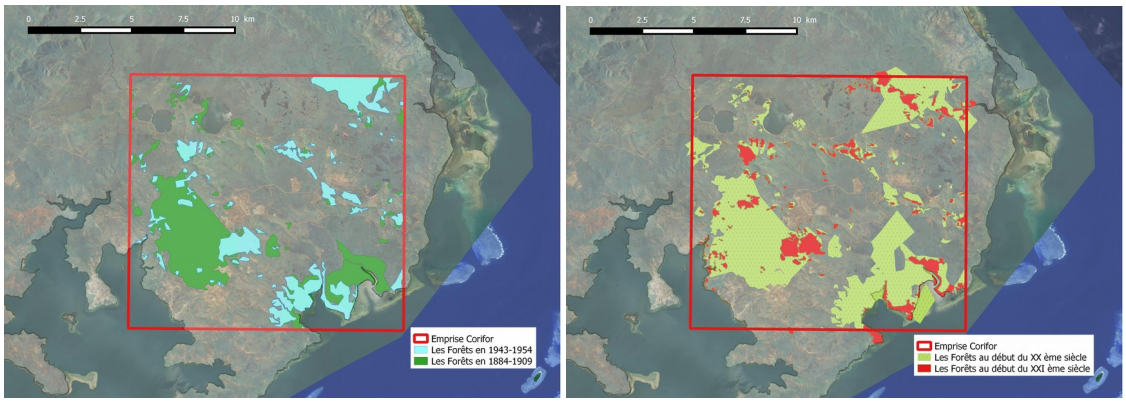


Figure 3 : Evolution du paysage forestier de la zone du Grand Sud Calédonien entre le début du XXe siècle et le début du XXIe siècle (à gauche) et entre le début du XXe siècle et le milieu du XXe siècle (à droite) ; (d'après Utard 2015; Birnbaum *et al.* 2016)

Enfin, depuis 2015, nous avons lancé un travail important de digitalisation par photo-interprétation, de l'intégralité des forêts humides de la province Nord, soit environ 3000 km². Cette photo-interprétation collaborative s'appuie sur des outils informatiques puissants qui permettent de travailler à plusieurs sur un même massif mais également de publier une série de points d'incertitude qui constituent au fur et à mesure de la digitalisation, un catalogue des points à vérifier pour une meilleure pertinence globale. A cette échelle, les analyses de la fragmentation spatiale permettront d'identifier les corridors et les ruptures, notamment dans le paysage anthropique où se trouvent les forêts de basse altitude.

## 4. Ma contribution : le relief de la canopée

Étudier la canopée c'est également évaluer la topographie de cette surface dont les ondulations ne coïncident pas avec celles du sol (Birnbaum 2001). Les trouées et les arbres émergents génèrent des ruptures, respectivement convexes et concaves autour d'un plan moyen dont la hauteur relative à la moyenne témoigne d'un état dynamique (Itaya *et al.* 2004; Weishampel *et al.* 2007).

*Des groupes d'arbres de même hauteur*

Au Cameroun, dans la forêt de Campo, nous avons étudié la variation du relief de la canopée à l'aide d'une série de clichés photographiques acquis lors d'un survol à bord du dirigeable de la mission du radeau des cimes équipé d'appareils divers (photographie N/B, infrarouge, radiomètre Cimel, caméra multi-spectrale). Ces clichés argentiques, développés et montés in situ, ont permis i) de délimiter l'emprise des parcelles (2,4 ha et 15 ha) et ii) de

produire une carte de relief de la canopée selon 4 classes de hauteur (Figure 4 ; Laumonier *et al.* 1994). Ces résultats montrent que les coefficients de réflectance dans les longueurs d'onde mesurées (551, 602, 672, 701, 753 et 801 nm) augmentent avec la hauteur de la canopée. En d'autres termes, la réflectance émise par une forêt tropicale humide est fortement influencée par les variations de hauteur de sa canopée qui, dans la forêt de Campo, s'inscrivent de part et d'autre d'un plan moyen ($H_{max}$ : 2) situé aux alentours de 30 m (i.e, 70 % de la superficie du couvert forestier se situe au-dessus de 30 m et 30 % au-dessus de 40 m). Ces variations de hauteur s'inscrivent dans des emprises spatiales qui dépassent la superficie moyenne des couronnes des arbres. Il ne s'agit donc pas d'une fluctuation qui varie d'arbre en arbre mais bien d'une variation qui implique plusieurs arbres juxtaposés. Ces canopées sont ainsi construites par des groupes d'arbres de même hauteur, supérieure ou inférieure à la moyenne mais ils ne peuvent pas être directement reliés aux éco-unités au sens défini par Oldeman (Oldeman 1983) tant qu'il n'est pas démontré que tous les arbres d'un même groupe présentent le même âge. La circulation du vent dans la canopée pourrait expliquer davantage l'existence de ces groupes de grands arbres. Juxtaposés ils constituent un rempart contre la pression exercée par le vent ce qui les rend moins sensibles que les arbres isolés (cf. plus-haut).

*La topographie reflète la diversité*

En Guyane française, la canopée d'une forêt mixte mesurée sur les 10 ha des parcelles de St Elie présente un plan moyen de l'ordre de 30 m. Les arbres émergents atteignent près de 55 m quand certains, plus petits, dépassent à peine 10 m. Nous avons posé l'hypothèse que le relief de cette canopée reflète une partie de la diversité et de la dynamique de la communauté. Plus la forêt est diversifiée en espèces et en tailles, plus la canopée serait ondulante.

Pour tester cette hypothèse, nous avons mesuré les variations de hauteur de la canopée d'une forêt primaire et d'une forêt secondaire en utilisant un télémètre optique construit dans le cadre de cette étude (Birnbaum 2001). Ce télémètre est basé sur le couplage d'un potentiomètre et d'un téléobjectif à focale fixe de 400mm par un système d'engrenage (Figure 2). La mise au point au travers d'un appareil photographique se traduit par une rotation de l'engrenage et du potentiomètre qui transmet alors une valeur de résistance proportionnelle, comprise entre 0 et 220 ohms. Une série de mesures calibrées dans le plan horizontal par un laser-mètre permet de traduire directement la mise au point en une distance. Ce télémètre optique fonctionne particulièrement bien et s'est révélé encore plus pratique qu'espéré initialement. Il permet facilement de traverser le feuillage du sous-bois grâce à la diffraction et offre une mesure relative sur une surface plutôt que sur un point. Le télémètre est posé sur un trépied réglé à l'horizontale et l'objectif est orienté à la verticale vers la canopée. L'opérateur met au point sur l'infini puis diminue lentement la bague de mise au point jusqu'à ce que l'autofocus intercepte un objet net. La valeur de la résistance est notée puis traduite en distance. Cette opération a été mené sur une parcelle de 1 ha (20 x 500 m) de forêt humide non perturbé du dispositif de St Elie et sur une parcelle de 0,3 ha (20 x 150 m) de forêt secondaire du dispositif Arbocel situé à proximité. Une mesure verticale de la hauteur maximale de la canopée a été réalisée pour chacun des points d'un quadrillage de 2 x 2 m appliqué à ces parcelles (11 x 251 points sur St Elie et 11 x 76 points sur Arbocel).

Nos résultats confirment que la variation de la hauteur s'enregistre sur des superficies supérieures à la taille de la couronne d'un arbre. Le développement de la hauteur des arbres

est donc une affaire de voisinage. Ces variations de hauteur créent des ondulations dans la surface, comme des vagues, qui augmentent considérablement la superficie de la canopée. Dans la forêt de la piste de St Elie, la superficie de la canopée représente le double (2,1 ha) de la superficie planaire (1 ha).

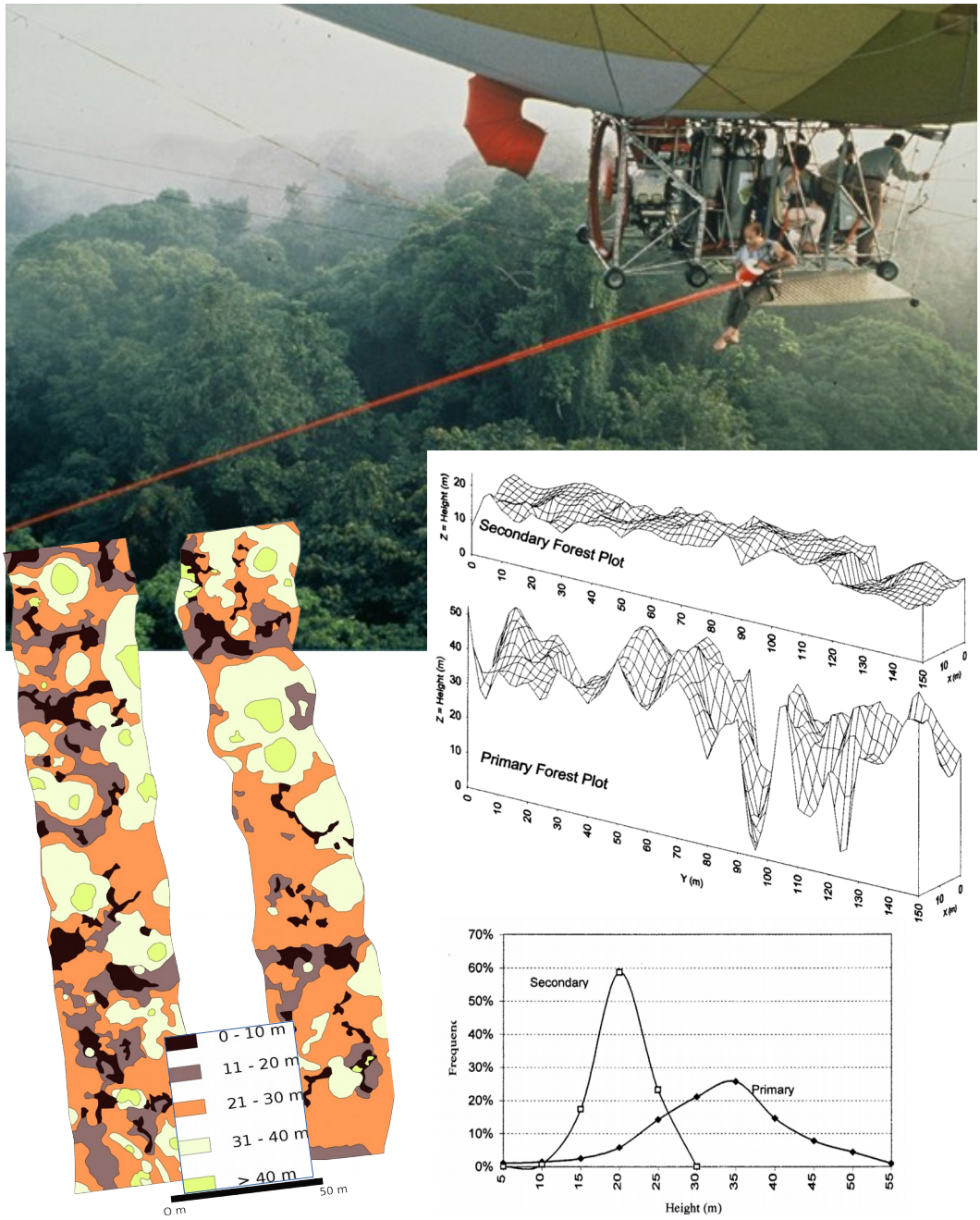


Figure 4 : Étude de la canopée au Cameroun à partir du dirigeable du radeau des cimes (Yves Laumonier en train de dérouler un repère) et carte du relief réalisé par photo-interprétation stéréoscopique (en bas à gauche adaptée de Laumonier *et al.* 1994). Relief de la canopée d'une forêt primaire et d'une forêt secondaire en Guyane Française (à droite, extrait de Birnbaum 2001). Notez l'amplitude des variations de hauteur représentées à la même échelle.

Un ratio comparable (2,5) a été reporté pour une canopée d'une forêt tropicale sèche du Parc Metropolitana au Panama (Parker *et al.* 1992). En revanche, le ratio n'est que de 1,2

dans la forêt secondaire d'Arbocel. Ce faible ratio s'explique par la pauvre diversité de ces forêts secondaires ultra-dominées par quelques espèces, notamment les *Cecropia* (Cecropiaceae) qui de surcroît ont tous le même âge. Ces travaux démontrent qu'il existe une relation entre la diversité floristique, la dynamique d'un peuplement forestier et le relief de la canopée. L'enrichissement floristique participe à l'augmentation des formes, des traits de vie et des dynamiques variées qui se reflètent dans les ondulations de la canopée. Les forêts mixtes présentent des ondulations bien supérieures à celles des forêts mono-dominées et/ou jeunes. Ces résultats offrent une base prometteuse pour mieux définir l'état structural d'une forêt à large échelle d'autant plus à l'aube des Lidar embarqués qui permettent de mesurer finement la hauteur de la canopée.

*Les couronnes, témoins de la structure*

Pour permettre une étude structurale à partir de canopée, il faut d'abord démontrer l'existence d'une relation allométrique stable entre la partie visible émergée (la couronne) et la partie invisible, immergée dans le volume forestier (DBH et hauteur). Nous avons posé l'hypothèse que la superficie des couronnes est directement proportionnelle au diamètre de l'arbre selon le principe de la théorie métabolique qui définit des relations physiques entre les dimensions des organismes (Brown *et al*. 2004).

Pour tester cette hypothèse, nous avons évalué ces variables allométriques sur 804 arbres de deux parcelles de 1 ha en Nouvelle-Calédonie (Forêt Plate et Bouirou), dont 3/4 sont des arbres de la strate canopée et 1/4 des arbres de la strate sous-canopée (Boutreux 2014). L'aire de la couronne des arbres a été estimée en mesurant la distance horizontale du tronc à la projection verticale de la bordure de la couronne. L'aire de couronne est calculée comme la somme des superficies occupées par les 4 quarts d'ellipse (Figure 5). La plus grande aire de couronne atteint 200 m² tandis que les plus abondantes superficies sont comprises entre 5 et 10 m² . Les résultats de cette étude montrent que sur chaque parcelle, la superficie de la couronne est significativement corrélée au DBH de l'arbre (Forêt Plate, $R^2$= 0,62 et Bouirou, $R^2$= 0,63). Par ailleurs, la régression linéaire entre ces deux variables présente une rupture aux alentours d'un DBH de 18,5 cm. Ce DBH représente un diamètre à partir duquel la grande majorité des individus (94%) appartient à la strate de la canopée. Cette rupture dans la relation allométrique marque une augmentation significative de la pente ; c'est-à-dire que l'expansion de la couronne augmente davantage que le DBH de l'arbre. Enfin cette relation allométrique est stable d'un site à l'autre, il n'existe pas de différence significative des pentes entre les deux parcelles.

Afin de replacer ces résultats dans un contexte géographique plus étendu, nous avons confronté les allométries obtenues en Nouvelle-Calédonie avec celles des autres forêts tropicales. Nous avons ainsi compilé 4148 données biométriques d'arbres (surface de la couronne, diamètre et hauteur du tronc) appartenant à 538 espèces de cinq régions biogéographiques distinctes (Guyane, Cameroun/Gabon, Inde, Indonésie et Nouvelle-Calédonie). Ces données sont issues de la littérature ou de jeux de données inédits. Ces résultats montrent que la relation entre le diamètre du tronc et la surface de la couronne est constante. Elle est indépendante de l'habitat ou de l'espèce et ne diffère pas des prédictions de la théorie métabolique (Blanchard *et al.* 2016). En revanche, les relations entre la hauteur et le diamètre ou la surface de la couronne varient significativement d'un site à l'autre (Figure 5). Par ailleurs, ces travaux confirment l'existence d'un changement significatif de la pente qui marque une rupture dans l'allocation des ressources au profit de l'expansion de la couronne lorsque l'arbre atteint la canopée. Ce point d'inversion architectural (Oldeman

1990) correspond également à une réduction de la croissance en hauteur, fortement stimulée par la compétition pour la lumière, lorsque l'arbre est en sous-bois (Mitchell 2000).

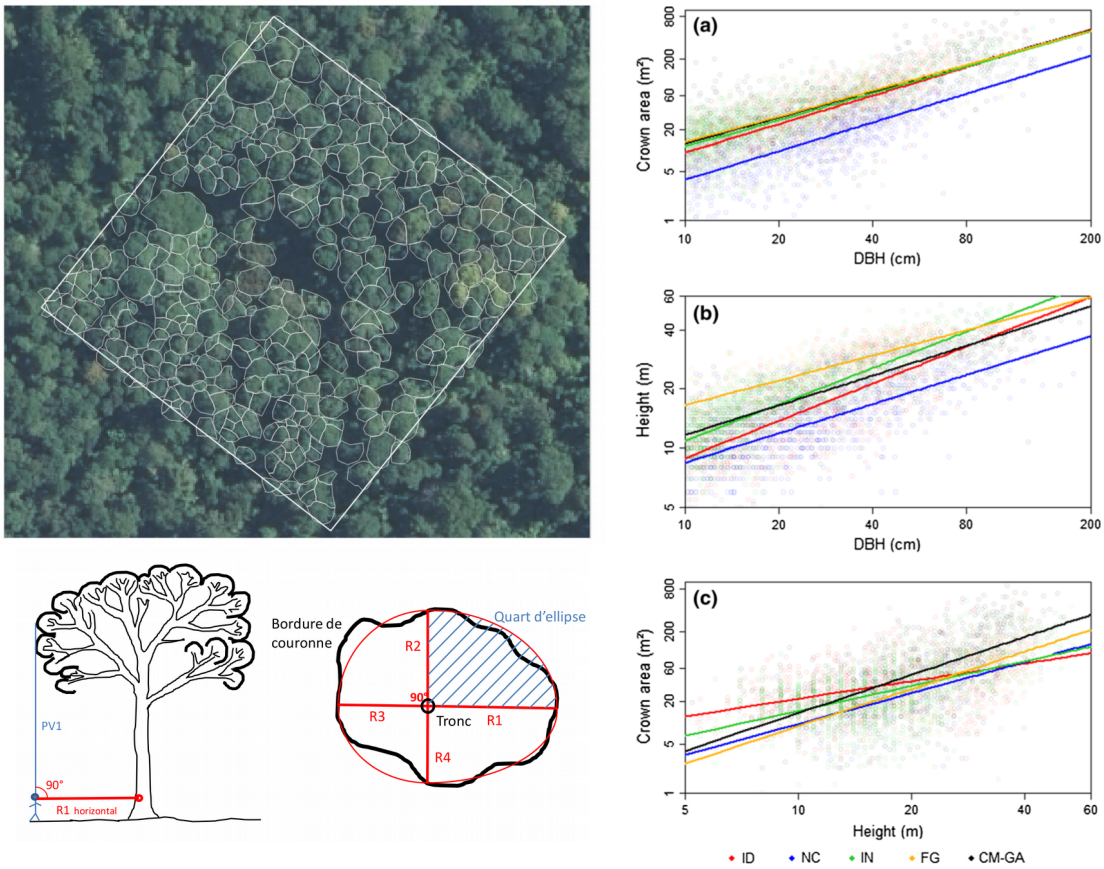


Figure 5 : Allométries entre les tailles de l'arbre (surface de la couronne, diamètre et hauteur). La surface de la couronne, mesurée comme la projection au sol, est corrélée au DBH de l'arbre. Cette allométrie significative en Nouvelle-Calédonie est retrouvée constante dans les forêts de cinq régions biogéographiques tropicales (**ID :** Indonésie ; **NC :** Nouvelle-Calédonie ; **IN :** Inde ; **FG :** Guyane Française et **CM-GA** : Cameroun-Gabon). Au contraire, les allométries liées à la hauteur du tronc (superficie de couronne/hauteur et DBH/hauteur) varient d'un site à l'autre (adapté d'après Boutreux 2014 ; Blanchard *et al.* 2016)

Ces travaux, réalisés dans le cadre de la thèse d'Elodie Blanchard (2016), « *Diversité structurale des forêts denses humides de la province Nord de Nouvelle-Calédonie : de l'arbre au paysage* », apportent un résultat fondamental dans l'étude de la canopée des forêts tropicales en démontrant que la superficie des couronnes est une variable qui dépend du diamètre du tronc. Cette relation inhérente au modèle arbre permet d'envisager des études à grandes échelles de la structure des peuplements basées sur la détection de la taille des couronnes (Figure 6).

Le modèle FOTO (F*Ourier-based Textural Ordination*), développé au sein de l'UMR-AMAP (Couteron 2002) s'appuie sur la transformée de Fourier pour détecter les motifs similaires qui composent une image. Calibré avec des données de terrain, le modèle FOTO prédit la biomasse forestière d'une manière extrêmement robuste (Couteron et al. 2005; Ploton et al. 2012) dans les environnements homogènes. Appliqué sur des images pléiades

acquises en Nouvelle-Calédonie, la corrélation entre les longueurs d'onde produites par le modèle FOTO et la valeur de la biomasse calculée depuis le sol en utilisant une équation allométrique complète basée sur le DBH, la hauteur et la densité de bois (Chave *et al.* 2005) est correcte au sein de la même image. En revanche, elle diverge significativement des mesures observées sur le terrain dès lors que la biomasse est évaluée pour des forêts dont la hauteur de la canopée s'écarte de la valeur utilisée pour la calibration. En l'absence de données précises des hauteurs de canopée telles que celles fournies par les lasers embarqués (e.g. LIDAR), le modèle FOTO permet de détecter en Nouvelle-Calédonie, les forêts qui présentent une densité de gros arbres (DBH ≥ 40 cm) mais prédisent mal les mesures de la biomasse (Blanchard 2016). En effet, plus ces grands arbres sont nombreux, plus la hauteur moyenne de la canopée est élevée, plus la densité totale est faible, plus la gamme de variation des diamètres est élevée, plus l'aire basale et la biomasse sont élevées et plus la stratification est équilibrée (Figure 7). Par ailleurs, ces gros arbres témoignent de la présence d'une frange forestière de la flore. En Nouvelle-Calédonie, le jeu de données du réseau NC-PIPPN contient 246 espèces d'arbres capables d'atteindre un $D_{130}$ supérieur à 40 cm sur les 717 espèces d'arbres au total. En considérant la densité des occurrences, il existe une chance sur quatre que ces grands arbres appartiennent aux deux plus fréquentes familles d'arbres forestiers (Myrtaceae & Sapotaceae). Enfin, la présence de ces grands arbres offre des perspectives intéressantes pour suivre la dynamique des peuplements forestiers en se plaçant dans l'hypothèse que leur abondance témoigne d'un état stable du peuplement. Au contraire, les canopées dominées par les petites couronnes sont plus difficiles à interpréter car elles reflètent soit une forêt récente constituée de jeunes tiges soit des conditions environnementales singulières qui conduisent à une réduction de la taille des arbres (e.g. hautes altitudes et/ou hautes précipitations, sol peu profond).

L'étude de la canopée des peuplements forestiers tropicaux permet d'appréhender, au travers d'une fraction réduite du volume forestier, des paramètres structuraux importants du volume forestier. L'étendue et la compacité (ou fragmentation) des surfaces forestières dans le paysage, la hauteur moyenne et l'amplitude des ondulations de la canopée et la densité des bouquets de gros arbres constituent un catalogue de métriques très informatives qui de plus transparaissent dans certaines données de la télédétection de sorte que leur suivi dans le temps et dans l'espace est envisageable.

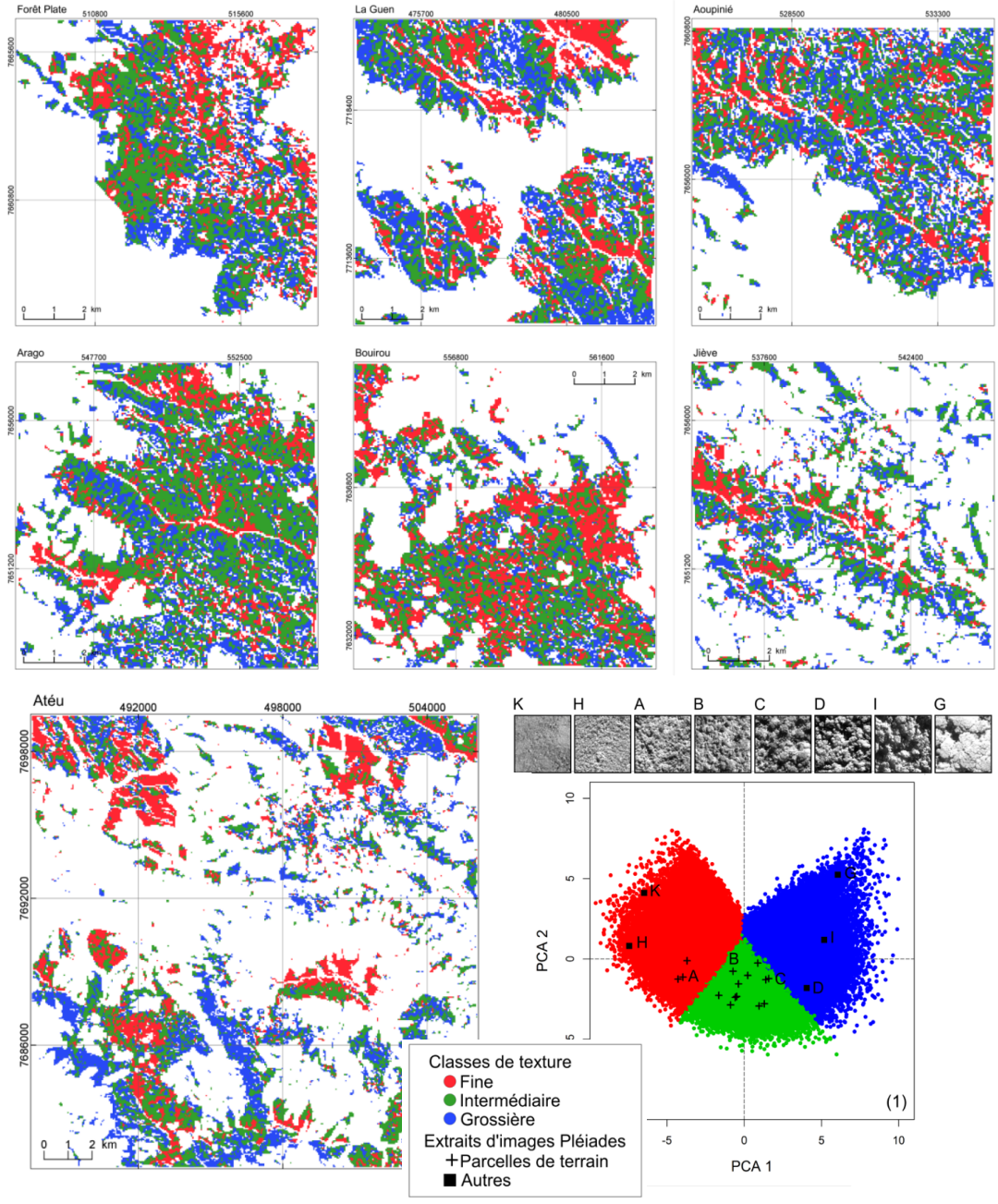


Figure 6 : Projection de la texture de la canopée de la forêt humide sur les images pléiades haute définition. La texture est évaluée en trois classes à une résolution de 50 m à partir du modèle FOTO (*FOurier-based Textural Ordination*) développé au sein de l'Umr-AMAP (Couteron 2002). Les deux premiers axes de l'ACP expliquent la majeure partie de l'inertie du nuage de points (29,4 % et 26, 9 % respectivement). L'axe 1 exprime un gradient croissant de la taille moyenne des motifs, depuis les textures fines (e.g. imagettes K, H) jusqu'aux textures grossières (e.g. imagettes I, G). L'axe 2 exprime un degré d'hétérogénéité décroissant (Blanchard 2016)

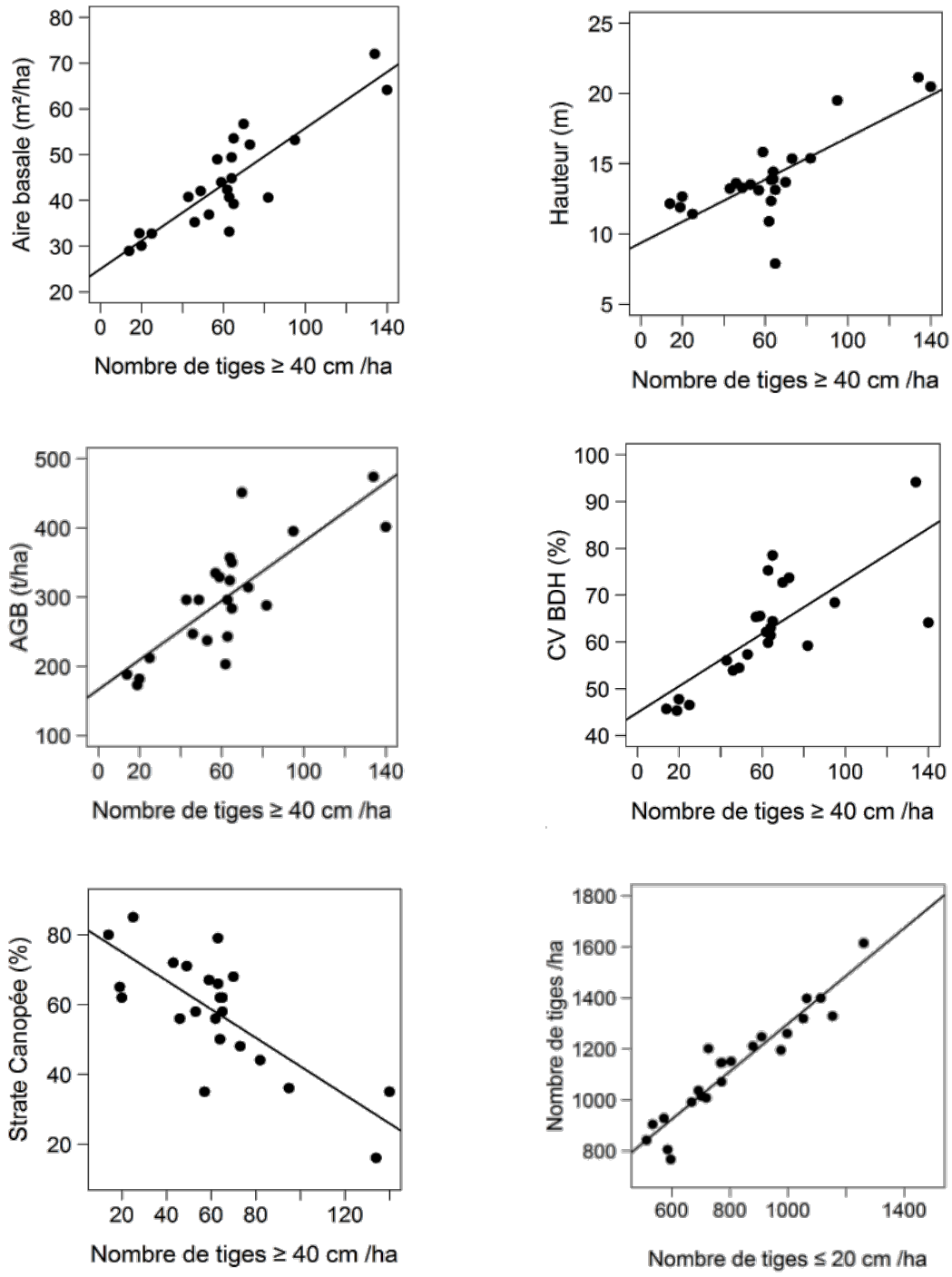


Figure 7 : Le poids des grands arbres (DBH ≥ 40 cm) dans la structure des forêts de Nouvelle-Calédonie. Elodie Blanchard (2016) montre que l'aire basale, la biomasse (AGB), la hauteur et le coefficient de variation des diamètres (CV DHB) augmentent avec la fréquence des grands arbres (DBH ≥40 cm) tandis que la stratification se renforce (i.e. le % des arbres de la canopée diminue au profit des autres strates). En revanche, la densité totale augmente surtout avec celle des petites tiges (DBH ≤ 20 cm)

## C) La diversité, parole de patrons !

L'étude de la diversité s'appuie sur le travail de fourmi réalisé depuis des siècles par les botanistes. Collecter, identifier et gérer les collections mais également intégrer les évolutions de la nomenclature représente un travail colossal qui constitue pourtant l'ossature de toutes les études portant sur l'écologie des communautés. Mon métier d'écologue existerait difficilement sans la capitalisation séculaire de cette connaissance partagée entre les générations. C'est remarquable !

Au Mali, en l'absence de flores et de spécimens de références, il m'a fallu endosser le rôle du botaniste pour identifier les arbres collectés dans des habitats singuliers que sont ces îlots forestiers inclus dans une matrice constituée par la savane soudanaise (Birnbaum 2012). Ce sont plus de 1200 spécimens que j'ai pour la plupart récoltés dans des endroits particulièrement reculés et qui sont dorénavant déposés à l'herbier de Kew, de Paris et de Dakar à défaut d'un herbier national au Mali. Dans cette aventure nous avons publié une révision nomenclaturale pour une des rares espèces endémiques du Mali, une Malpighiaceae, *Acridocarpus monodii* (Arènes & P.Jaeger) ex Birnbaum & J.Florence pour laquelle il convenait de désigner un holotype (Birnbaum & Florence 2005). Cette étude a mis en évidence le recul septentrional de l'aire de distribution de cette espèce collectée en 1958 par Jaegger (Jaeger & Winkoun 1962) dans la falaise Kikara mais jamais trouvée lors de nos prospections au-delà d'une zone restreinte située bien plus au Sud de la falaise de Bandiagara. Ce recul de son aire de distribution pourrait être lié aux longues périodes de sécheresse qui, dans les années 1980, ont parallèlement conduit les habitants à abandonner le village de Kikara en raison du tarissement de la source permanente d'eau qui coulait depuis la falaise de Gandamia. Ce recul sévère de la population (84 % de déclin de l'aire d'occurrence, EOO et de 40 % de l'aire d'occupation, AOO) a conduit à une évaluation EN (« *Endangered* ») de cette espèce au sein de la liste rouge de l'IUCN (Crook 2011).

A Tahiti, en Guyane ou en Nouvelle-Calédonie, je me suis par contre reposé sur la référence floristique produite par les botanistes spécialistes présents sur place, Jacques Florence pour la flore de Polynésie Française; Marie-Françoise Prévost, Daniel Sabatier et Jean-François Molino pour la flore de Guyane Française ou encore Jérôme Munzinger, Hervé Vandrot, Vanessa Hequet & Laure Barrabé pour la flore de la Nouvelle-Calédonie ; je profite de ce document pour les remercier chaleureusement. Les référentiels taxonomiques utilisés sont constitués à partir des herbiers et de leur base de données associée Nadau (Polynésie-Française), Aublet (Guyane-Française) et Virot (Nouvelle-Calédonie).

### 1. Les communautés végétales, hasard ou nécessité

La distribution des espèces sur un territoire reflète un nombre incalculable d'événements qui se sont succédés dans le temps. Ces événements de toute nature affectent directement ou indirectement la survie des individus, des espèces ou encore des milieux et modifient également les interactions entre ces trois niveaux emboîtés. Ces événements peuvent être dirigés par des processus déterministes issus d'une relation trophique ou fonctionnelle qui lie les espèces et leur milieu. Elle résulte également de

processus imprévisibles, ou stochastiques, qui modulent la probabilité de présence et de survie des espèces dans les habitats.

*Quelle est la question ?*

Une question importante en écologie, et qui se situe au centre de mes travaux sur la diversité, est de savoir si la liste des espèces d'une communauté est prévisible ? En d'autres termes est-ce que la présence (ou l'absence) d'une espèce dans un habitat s'explique par par les conditions de l'environnement ou plutôt par la capacité de migration de l'espèce ? Ces deux approches ne sont pas indépendantes. Si la capacité de migration est faible, la probabilité de présence de l'espèce tend bien évidemment vers zéro. De la même manière, la probabilité tend vers zéro si les conditions de l'environnement sont en dehors de la niche de l'espèce, quelle que soit sa capacité de migration. Par exemple, s'il semble évident que le cocotier qui se développe au bord de toutes les plages de l'espace intertropical a une distribution dictée par une préférence environnementale ("une plage au soleil"), sa capacité de dispersion explique davantage sa distribution. En effet, bien que très efficace pour la migration de l'espèce au travers des océans, son gros fruit devient en réalité un véritable boulet dès lors qu'il a atteint les côtes. Seul, il est bien incapable de coloniser les habitats situés au-delà des plages et des arrières plages alors qu'il s'y développe parfaitement si l'homme le plante, y compris à de très hautes altitudes (> 1000 m). Ainsi la répartition du cocotier sur le seul littoral reflète davantage la capacité limitée de dispersion des individus que la véritableniche environnementale de l'espèce. Ces deux aspects, que sont la permissivité de l'habitat et la probabilité de migration, sont au cœur de nombreux travaux et de théories portant sur l'assemblage des communautés et la distribution des espèces.

La définition de la niche trophique ou plus largement la niche écologique considère que la probabilité de présence d'une espèce dans une communauté est dictée par l'intersection entre les ressources disponibles et celles nécessaires pour la survie de l'espèce (Hutchinson 1957; Mac Arthur & Levins 1967; Pocheville 2015). La niche écologique fondamentale d'une espèce peut alors être modélisée comme un hyper volume, dont chaque axe correspond à un gradient de ressources, dans lequel une espèce peut survivre en l'absence de compétiteurs. La niche réalisée est la fraction de la niche fondamentale qui est effectivement occupée par l'espèce lorsqu'elle fait partie d'une communauté. Cette théorie de la niche repose sur une hypothèse forte selon laquelle la niche fondamentale de chaque espèce est différente (i.e. à minima, sur un seul axe de l'hyper volume). Dans une communauté, l'intersection des niches définit alors l'espace dans lequel la compétition interspécifique intervient. La théorie de la niche prédit ainsi que i) la coexistence des espèces dans une communauté est basée sur la similarité des enveloppes environnementales et ii) plus les espèces sont homologues, plus elles entrent en compétition vis-à-vis des ressources disponibles. Dans la théorie, ce paradoxe conduit à la réduction de la richesse au profit de l'espèce la plus compétitive. Dans la pratique, le maintien de la coexistence d'un nombre élevé d'espèces partageant la même enveloppe environnementale, résulterait i) des différences et des compromis entre les traits biologiques des espèces (Chesson 2000; Perry *et al.* 2010), de la rétroaction des espèces sur leur environnement (Chase & Leibold 2003) et iii) de l'hétérogénéité environnementale locale (Chesson & Warner 1981; Bar-Massada 2015; Pocheville 2015). Cette théorie revient à considérer que la distribution actuelle des espèces épouse une enveloppe environnementale construite par la combinaison des facteurs environnementaux et des interactions entre les espèces (Chase & Leibold 2003). Ce concept

de niche environnementale représente le cadre théorique à partir duquel sont construits de nombreux modèles d'habitats en écologie (Guisan & Zimmermann 2000; Guisan & Thuiller 2005).

A l'autre extrémité de cette théorie de la niche écologique, la théorie neutre repose sur des concepts préalablement démontrés et établis en génétique. Dans ce domaine, elle suppose que les mutations peuvent entraîner des changements qui n'exercent aucune influence sur la sélection naturelle et qui sont donc neutres vis-à-vis du sens de l'évolution (Kimura 1968; Kimura 1989). Appliquée à l'écologie, la théorie de la neutralité (Bell 2000; Hubbell 2001) suppose que toutes les espèces d'une même communauté partagent la même autoécologie et les mêmes dynamiques démographiques (taux de naissance, de mortalité, dispersion, spéciation). Tous les individus interagissent entre eux indépendamment des espèces (*neutrality*). Elle suppose également que la variation d'abondance d'une communauté est toujours nulle, ce qui entraîne que la densité est constante et que le milieu est saturé (*Zero-sum dynamics*). Selon ces fondements, les espèces ont toute la même probabilité de se développer dans la communauté, leur abondance relative est le résultat de la dispersion stochastique des individus tandis que la richesse de la communauté reste stable du fait de l'équilibre entre les taux de spéciation et de migration.

*Neutralité et déterminisme*

La théorie neutre a provoqué de nombreux débats au sein de la communauté scientifique qui met en avant notamment la non-équivalence écologique des espèces (Brown 2001; Clark & McLachlan 2003; Levine & HilleRisLambers 2009) ou le rôle des interactions entre les espèces d'une même communauté (Adler 2004; Harpole & Tilman 2006; Wilson & Lundberg 2006; Purves & Turnbull 2010) ou encore que les processus stochastiques cachent des mécanismes biologiques et écologiques complexes encore non détectés (Clark 2009). Alors que la théorie de la niche considère que la coexistence des espèces d'une même communauté est basée sur leurs différences, la théorie neutre considère au contraire que la différence entre les espèces d'une même communauté est négligeable au regard des paramètres démographiques (Hubbell 2006; Perry *et al.* 2010). Cette théorie de la neutralité est en fait une variation de la théorie de la biogéographie des îles (Mac Arthur & Wilson 1967) dans le sens où elle attribue la composition des communautés aux probabilités de migration et de spéciation des individus plutôt qu'à celle des espèces.

Dorénavant, il est courant de ne plus opposer ces théories mais plutôt de les considérer comme complémentaires (Tilman 2004; Gewin 2006; Gravel *et al.* 2006; Leibold & McPeek 2006; Adler *et al.* 2007; Vergnon *et al.* 2009; Matthews & Whittaker 2014) et en interaction à des échelles spatiales distinctes (Liebhold et al. 2004; Holyoak & Loreau 2006; Chase 2014; Munoz & Huneman 2016). Les communautés les plus riches, comme les forêts tropicales, seraient davantage construites par des processus neutres du fait de la fréquence élevée des espèces rares qui accentue d'autant le poids des événements stochastiques (Chave *et al.* 2002; Chave 2004; Chisholm & Pacala 2010). Dans un tel contexte, la distribution géographique des espèces résulte de processus qui agissent i) sur la spéciation et l'extinction des espèces à l'échelle régionale et ii) sur les taux démographiques des individus à l'échelle locale (Hubbell 2006; Munoz & Huneman 2016). L'interaction entre le taux de dispersion et la fréquence régionale de l'espèce entraîne une dérive écologique (*ecological drift*) qui génère une hétérogénéité dans le patron de distribution spatiale de chaque espèce (Bell 2001; Bell *et al.* 2006) qu'il est parfois complexe de distinguer des patrons spatiaux

produits dans le cadre de la théorie déterministe (Chave *et al.* 2002; Hubbell & Borda-de-Agua 2004).

En écologie tropicale, la théorie de la neutralité représente un cadre statistique essentiel qui permet de proposer un modèle nul (ou modèle neutre) pour évaluer le poids du déterminisme environnemental dans l'assemblage des communautés (Harte 2004; Alonso *et al.* 2006; Gotelli & McGill 2006; Smith & Lundholm 2010; Rosindell *et al.* 2012). Ce cadre de base permet de démêler en partie la relation complexe qui lie la distribution des espèces à celle des individus et des occurrences (Chave & Leigh 2002; Condit *et al.* 2002; McGill *et al.* 2006; Zillio & Condit 2007; Beeravolu *et al.* 2009; Rosindell *et al.* 2011).

Alors que les modèles de communautés neutres prédisent une diversité maximale lorsque la perturbation est nulle, les modèles de communautés déterministes présentent une relation diversité-perturbation unimodale qui satisfait l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (dos Santos *et al.* 2011). Les communautés déterministes sont ainsi plus stables vis-à-vis des perturbations, tout en présentant des directions d'évolution plus prévisibles (Purves & Turnbull 2010). A l'inverse, les modèles de communautés neutres prédisent mieux le taux d'extinction des espèces et repoussent davantage les dérives vers la mono-dominance (Gardner & Engelhardt 2008). Enfin dans un système fragmenté, les modèles neutres prédisent justement le taux d'extinction des espèces alors qu'ils sous-estiment systématiquement les changements dans la composition spécifique (Gilbert *et al.* 2006).

Les débats portant sur la prévalence de la théorie de la neutralité dans les forêts tropicales concluent généralement qu'elle reste un cadre théorique dont il est difficile de cerner l'exact contenu mais qui peut être évalué d'une manière relativement simple. Face à la complexité des interactions entre les espèces, les individus et le milieu dont nous ne mesurons qu'une infime partie des propriétés et des interactions, on peut s'appuyer sur les troisième et quatrième principe du Zen de Python, respectivement "*Simple is better than complex"* and "*Complex is better than complicated*" pour considérer que la théorie neutre représente une alternative à la théorie de la niche qui permet de mieux cerner la place de l'aléatoire (ou inconnu) dans l'organisation des assemblages d'arbres.

Mon approche s'inscrit dans cette logique constituée autour de plusieurs théories. Dans cette pluralité, je considère la théorie neutre comme une avancée remarquable qui a profondément changé ma conception de l'écologie des forêts et des espèces d'arbres. Elle m'a apporté une vision nouvelle sur les assemblages de communauté et une alternative convaincante à la phytosociologie qui me semble être peu appropriée à l'étude des forêts tropicales. Pour l'étude des communautés d'arbres, je considère davantage le poids du déterminisme dans la distribution des espèces et celui de la neutralité dans l'assemblage des individus. Par ailleurs, du fait d'une fragmentation croissante des forêts tropicales et de mon implication dans les systèmes insulaires, je considère également les théories de la biogéographie insulaire et celle de la méta-population comme des bases essentielles autant dans l'explication des processus de spéciation/extinction que dans les probabilités de dispersion des individus.

Même si mon approche s'inscrit dans ces débats, mes travaux sont plus appliqués que théoriques. Ils peuvent néanmoins servir de support et illustrent dans leur globalité la complexité et la multitude des interactions qui interagissent sur la probabilité qu'une espèce

d'arbre soit présente dans un peuplement. Ces travaux reposent sur des jeux de données dont la structure est individu-centrée et contenant à minima la localisation et l'identification taxonomique. Les protocoles d'acquisition et la complétude de ce jeu de données constituent deux variables fondamentales et toujours critiques pour évaluer la pertinence des analyses et des conclusions. Dans une approche appliquée, la robustesse de ces conclusions est particulièrement sensible étant donné qu'elles peuvent conduire à des recommandations pour la conservation voire à la modification et/ou à l'établissement de nouvelles législations.

## 2. Mesures de la diversité, une histoire de chiffre

Mesurer la diversité des forêts tropicales constitue un vaste programme qui demeure encore aujourd'hui inaccessible. Pourtant, l'enjeu est de taille ! Cette mesure constitue une métrique fondamentale pour l'évaluation de la richesse des écosystèmes, la comparaison et la classification des milieux, le suivi des impacts mais également pour déployer les mesures de conservation appropriées. Les politiques de conservation mettent un accent particulier sur les territoires qui contiennent le maximum d'espèces, préférentiellement autochtones, dans des habitats les mieux préservés. Ces environnements riches en espèces sont les priorités d'action pour la conservation à toutes les échelles. Les fameux hotspots de biodiversité illustrent parfaitement ce classement de priorité de conservation (Myers 2003). Plus la flore d'un territoire est riche et de surcroît menacée, plus ce territoire est éligible aux subventions internationales dédiées à la conservation (naïvement, nous pourrions penser que ce territoire serait davantage éligible à l'évitement des activités anthropiques destructrices plutôt qu'à leur compensation !). Cette mesure de la richesse représente une valeur qui n'a de sens que vis-à-vis d'une superficie. La flore calédonienne est riche vis-à-vis de la taille restreinte de son territoire, elle compte un endémisme par kilomètre carré unique au monde.

*Les règles du jeu*

La mesure de la diversité est une histoire de chiffre. Les forêts de la Guyane française comptent environ 200-250 espèces d'arbres à l'hectare et le taux d'endémisme est de l'ordre de 3 %. Les forêts de Nouvelle-Calédonie sont bien moins riches avec seulement 100 espèces d'arbres à l'hectare. Les taux d'endémisme sont de 75 % pour l'ensemble de la flore vasculaire (Morat *et al.* 2012) et de 94 % pour les arbres (Birnbaum *et al.* 2015b). Laquelle de ces forêts est la plus riche ? En écologie, la richesse ne se mesure pas comme celle d'un compte en banque. La richesse floristique est une mesure relative, rapportée à une surface (ou un nombre d'individus), qui permet de décrire la variabilité floristique entre les communautés. Elle ne représente généralement qu'une sous-partie de la diversité totale. Dans les forêts tropicales de Colombie, un inventaire de toutes les plantes présentes sur une petite placette de 0,1 ha contient plus de 7 210 individus et 365 espèces de plantes (Gentry & Dodson 1987). Ces résultats montrent que cette forêt tropicale est d'abord une communauté de petites plantes. Les épiphytes comptent pour un tiers des espèces et la moitié des individus. A l'opposé, les grands arbres (DBH ≥ 10 cm) représentent seulement un dixième des espèces et moins d'un centième des individus. Il n'est malheureusement encore pas concevable de réaliser des inventaires exhaustifs de toutes les formes de vie sur des superficies suffisamment étendues pour capturer l'intégralité de la biodiversité, de sorte que la diversité se réfère le plus souvent à une forme de vie et ne peut se prétendre être le reflet total de la biodiversité. Lorsque l'on s'intéresse aux seuls arbres, c'est-à-dire à la fraction

infinitésimale des individus et des espèces, il est recommandé de fixer une double contrainte à l'inventaire :

- la superficie de l'inventaire qui représente l'unité spatiale. Sa taille doit être suffisamment grande pour capturer l'hétérogénéité de la communauté, mais raisonnablement grande pour être couverte d'une manière exhaustive. Pour l'étude des arbres adultes, il est courant d'utiliser la taille unitaire de 1 ha (carré de 100 m x 100 m) qui représente un bon compromis entre la faisabilité et la pertinence statistique des données. J'utilise également des petites parcelles circulaires d'un rayon de 10 m qui sont très rapides à installer et qui permettent de travailler sur des paysages étendus en disséminant un nombre élevé de ces points d'inventaires
- les individus à sélectionner dans la communauté. Pour les arbres, il est fréquent de sélectionner les arbres en fonction du diamètre de leur tronc mesuré à 1,30 m que l'on nomme le DBH (*Diameter Breast Height*). De nombreux auteurs clament qu'il est temps de changer cette appellation en préférant le terme $D_{130}$ pour identifier le diamètre et la hauteur de la mesure. Dans le texte, je continuerai néanmoins d'utiliser le DBH comme le terme le plus courant admis dans la communauté scientifique. La sélection de l'inventaire de la communauté peut alors être fixée comme étant tous les individus ligneux dont le DBH (ou $D_{130}$) est supérieur, inférieur ou égal à une valeur seuil. Il est commun d'utiliser le seuil de 10 cm pour sélectionner la classe des arbres. J'utilise parfois un DBH inférieur pour capturer davantage d'individus et d'espèces, notamment les taxons du sous-bois.

Le choix de ces limites est fondamental pour permettre de comparer des sous-communautés au sein de parcelles différentes (Bormann 1953; Levin 1992; Chave 2013; Bacaro *et al.* 2015; Christianson & Kaufman 2016). Par exemple, il est difficile voire incorrect d'extrapoler la densité des individus à l'hectare à partir d'un inventaire réalisé sur des parcelles de superficie inférieure. Ce genre d'extrapolation est à proscrire ! En Nouvelle-Calédonie, si nous extrapolons à 1 ha le nombre d'individus contenus dans les petites parcelles de 0,04 ha, nous obtenons des valeurs moyennes surestimées (1526 tiges/ha contre 1364 tiges/ha en moyenne sur 8 parcelles de 1 ha, Ibanez *et al.* 2014) et l'intervalle de ces valeurs extrapolées est hors normes [825-2550 tiges/ha contre 550-1600 tiges/ha]. Les analyses de richesse et plus largement de diversité doivent donc impérativement reposer sur des échantillonnages comparables pour limiter les biais statistiques.

*Les analyses de la diversité*

L'analyse de la diversité dans les jeux de données d'inventaires représente encore un enjeu statistique qui dépend en grande partie du protocole d'échantillonnage de la méta-communauté (Garzon-Lopez et *al.* 2014). Le design du protocole d'échantillonnage est une question fondamentale qui constitue une part importante de mes projets de recherches. Selon le questionnement scientifique, il est nécessaire d'évaluer si l'approche expérimentale doit s'appuyer sur un échantillonnage spatialement explicite qui considère la répartition spatiale comme une variable explicative ou spatialement implicite dans le cas inverse.

La mesure de la diversité est plus complexe que la richesse. Elle aboutit à un modèle qui combine des données sur les individus (e.g. densité, tailles), sur les espèces (e.g. patrons d'abondance, tolérance écologique, traits) et sur les habitats (e.g. fragmentation, intégrité, paramètres environnementaux) au travers d'une relation qui évolue avec le temps. Cette mesure s'appuie sur plusieurs concepts écologiques dorénavant approuvés par la communauté scientifique. Trois indices majeurs de diversité (alpha, bêta & gamma) sont

communément utilisés pour décrire respectivement i) le nombre d'espèces d'une communauté ; ii) le taux de remplacement des espèces entre deux communautés et iii) le taux d'accumulation des espèces selon l'échantillonnage du milieu. Tandis que la diversité alpha est indépendante de l'abondance des espèces, les diversité bêta et gamma prennent en considération la probabilité de présence de chaque espèce dans la communauté. L'interprétation de ces diversités n'a de sens que dans le cadre d'une flore régionale (i.e. le réservoir), selon la superficie disponible ou encore selon l'organisation du paysage et notamment l'isolement de la communauté vis-à-vis du réservoir qui constitue un processus stochastique qui influence autant la spéciation que la dispersion des individus. Les diversités bêta et gamma sont plus flexibles car elles permettent de comparer des communautés selon une probabilité d'accumulation de nouvelles espèces avec le nombre d'individus plutôt que d'après la superficie de l'inventaire. Tous ces indices de diversité sont dorénavant intégrés dans une fonction unifiée basée sur le nombre de Hill, ou nombre effectif d'espèces, qui permet de mesurer la diversité d'un échantillon en faisant varier le poids de l'abondance des espèces avec un seul paramètre q :

- Si q=0, correspond à la richesse, c'est-à-dire le nombre total d'espèces indépendamment du nombre d'individu
- Si q=1, évalue la richesse en équilibrant le poids de chaque espèce par leur abondance. Il se réfère ainsi à l'indice de Shannon
- Si q=2 évalue la richesse en augmentant le poids des espèces communes. Il représente ainsi le nombre effectif d'espèces dominantes dans l'assemblage et se réfère à l'indice de Simpson

Enfin, les concepts aboutis en écologie spatiale offrent un cadre intéressant pour générer des scénarios probabilistes basés sur l'extrapolation des jeux de données de terrain. Ces modèles produisent des estimations qui corrigent les lacunes des inventaires souvent ponctuels et peu nombreux. Néanmoins plus la pression d'observation est complète et bien distribuée, plus les prédictions des modèles de diversité seront fiables. Cette acquisition standardisée de données d'occurrences et l'accumulation de ces jeux de données dans des ensembles planétaires (« *big data* ») constituent une voie très prometteuse qui soulève d'ores et déjà de nombreuses questions en écologie jusqu'à présent inaccessibles.

## 3. Ma contribution : La diversité et l'environnement

La diversité d'un territoire est dépendante de celle du réservoir biogéographique dans lequel il s'inscrit. Cette limitation fixe la diversité maximale théorique, ce qui permet d'évaluer les raisons écologiques qui conduisent à ne jamais atteindre cette valeur maximale. Les filtres environnementaux exercent une sélection sur la distribution des espèces mais pas nécessairement sur la richesse et la diversité à densité égale. La notion de filtre environnemental reste relativement floue (Kraft *et al.* 2015) même s'il ne fait aucun doute qu'à toutes les échelles, les paramètres de l'environnement interviennent dans la probabilité de survie des individus. Dans cette sous-partie, je présente différents travaux qui concourent à montrer comment se distribuent les arbres et les forêts en fonction d'un environnement qui agit à toutes les échelles. Par ailleurs, ces recherches mettent en évidence, les interactions entre la structure, la dynamique et la diversité ce qui rend très complexe la comparaison de milieux hétérogènes.

*Les forêts du Mali, témoin de la biogéographie*

La partie botanique du programme de recherche Ecofor (2007-2010) au Mali avait pour objectif d'étudier la flore des forêts de failles et des forêts galeries situées au sud du Mali (Birnbaum *et al.* 2010). Ces îlots forestiers forment des enclaves forestières dans un paysage de savane. Ils sont concentrés aux bords des rivières permanentes ou temporaires ou encore ancrés dans les failles rocheuses précambriennes, notamment dans les Mts Mandingues au Sud-Ouest et dans la falaise du pays Dogon à l'Est. Pour identifier ces plantes, il m'a fallu davantage compter sur les flores guinéennes et congolaises que sur les flores soudaniennes ou sub-sahariennes. En effet, ces îlots forestiers contiennent une flore ayant une forte affinité avec celle des ensembles forestiers guinéens et congolais actuels qui, lors du dernier optimum climatique (env. 8 000 ans BP), formaient un même massif forestier continu dont la limite septentrionale était plus au Nord que l'actuel. En réalité, ces îlots sont les stigmates du recul de la végétation humide en réponse à l'aridification de la zone soudano-guinéenne. Ces communautés forestières se sont maintenues autour de points géographiques où se concentrent les eaux de pluie. Elles partagent en commun une disponibilité hydrique toujours supérieure (en quantité comme en durée) à celle fournie par la seule pluviométrie annuelle. Permanente ou temporaire, l'eau qui s'écoule dans ces secteurs géographiques compense les déficits hydriques qui s'enregistrent au niveau de la pluviométrie. Les failles à écoulement temporaire concentrent les eaux de pluie collectées par toute la superficie planaire de la falaise. Elles ruissellent sur ce socle gréseux imperméable et convergent en direction des points topographiques bas. Quelques kilomètres carrés de végétation profitent alors du ruissellement de l'eau collecté par des centaines de kilomètres carrés. Ce processus est fragile et dépend tout de même de la pluviométrie régionale. Le tarissement de certains écoulements entraîne, au-delà de la disparition de la végétation, du départ des villageois comme ce fut le cas dans la falaise de Kikara au Nord du Mali. La population a quitté le village et l'espèce endémique *Acridocarpus monodii* a disparu de la région (Birnbaum & Florence 2005). Dans les Mts Mandingues, certaines sources résurgentes mettent à disposition de la végétation, tout au long de l'année, une eau collectée parfois jusqu'à plus de 250 km au Sud notamment dans le Mt Fouta Djalon, autrement nommé le château d'eau de l'Afrique de l'Ouest. L'écart entre la disponibilité hydrique disponible autour ou en périphérie de ce complexe est tellement important qu'il se traduit par des végétations distinctes qui se juxtaposent dans l'espace et partagent peu d'espèces. La similarité floristique entre les îlots forestiers et la savane avoisinante est seulement de 30 % alors qu'elle est comprise entre 56-68 % entre les îlots forestiers (calculée via l'indice de Sorensen appliqué à un échantillon de 52 inventaires, contenant un total de 199 espèces) et cela quelle que soit la distance euclidienne qui les sépare (Figure 8, Birnbaum 2012).

En d'autres termes, l'écart de disponibilité hydrique est plus discriminant pour la flore que la distance géographique entre les sites. Cet exemple d'une juxtaposition d'habitats distincts comportant des flores peu miscibles illustre davantage le résultat d'un déterminisme environnemental. Quelles que soient les capacités de dispersion, la disponibilité hydrique locale constitue une barrière écologique qui contraint les peuplements en exerçant un filtre environnemental sur les espèces. La moitié des espèces de la savane sont présentes occasionnellement dans les îlots (e.g. *Anogeissus leiocarpa*, *Combretum micranthum*, *Diospyros mespiliformis, Pterocarpus erinaceus*), alors qu'un quart seulement des espèces

des îlots se retrouve parfois dans la savane (e.g. *Diospyros mespiliformis*, *Sarcocephalus latifolius*, *Ficus cordata* subsp. l*ecardii*).

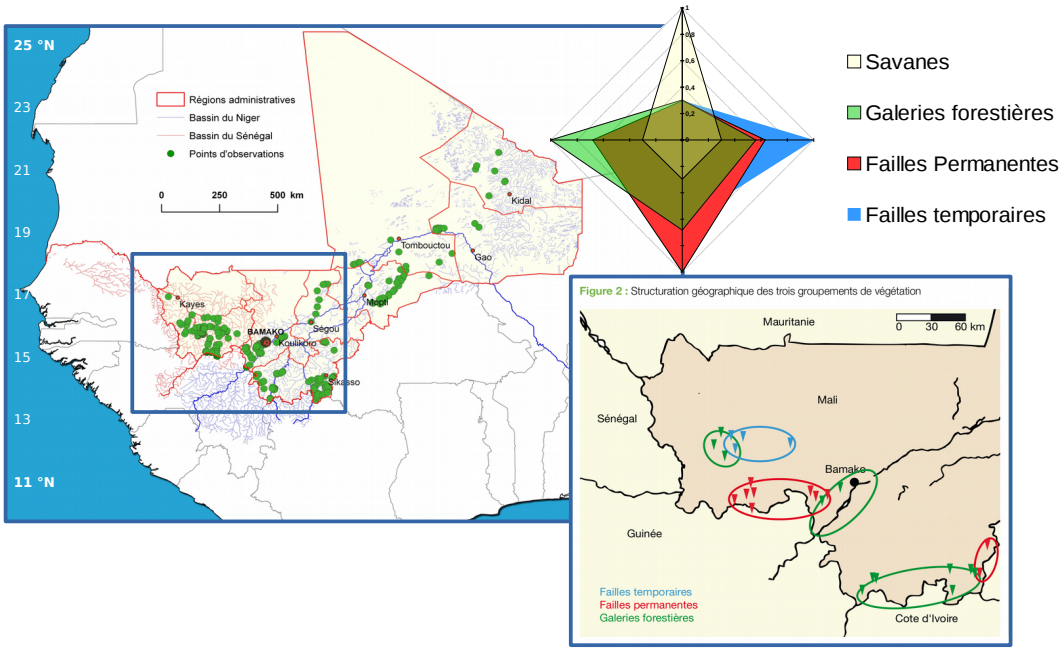


Figure 8 : Les milieux à plus forte disponibilité hydrique, les failles rocheuses et les galeries forestières se distribuent dans le Sud et l'Ouest du Mali. Ils partagent une similarité floristique plus élevée entre-eux, et quelle que soit la distance, qu'avec la savane avoisinante (Birnbaum *et al.* 2010)

*Les arbres en savanes, le reflet des pressions*

Si le complexe savanes/îlots se présente comme une juxtaposition d'habitats distincts, cela ne signifie pas qu'ils sont intrinsèquement homogènes. La redistribution de la disponibilité hydrique est une affaire d'échelle. Elle s'applique à l'échelle du pays en distinguant savanes/îlots mais également au sein de la savane dès lors que la quantité totale d'eau est insuffisante pour permettre un recouvrement total de la végétation. Une étude comparative menée sur un peu plus de 800 parcelles distribuées en Afrique sahélienne montre qu'en deçà de 650 mm de pluviométrie annuelle, la quantité d'eau disponible est insuffisante pour autoriser une couverture complète par la végétation (Sankaran *et al.* 2005). En-deçà de cette limite, le paysage s'organise obligatoirement sous la forme d'une alternance entre bosquets isolés et sols nus, et se superposent aux unités topographiques qui canalisent les eaux de ruissellement (Couteron & Lejeune 2001). Au contraire, au-dessus de cette limite, la disponibilité hydrique est suffisante pour autoriser une végétation continue. Si elle ne l'est pas, cela relève d'un effet local tel qu'un environnement édaphique peu propice (e.g. cuirasse) ou d'une pression externe, d'origine naturelle ou anthropique (Figure 9).

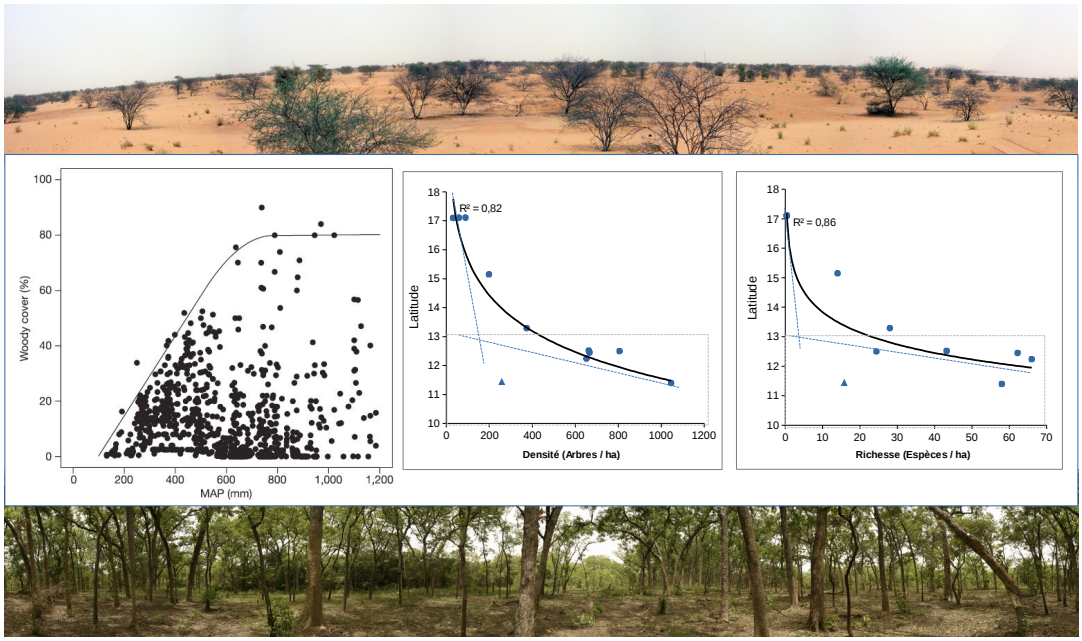


Figure 9 : Dans les milieux arides, le recouvrement par les arbres est dépendant de la pluviométrie totale. En dessous de 650 mm.an-², la couverture de végétation est partielle (Sankaran et al. 2005). Au Mali, la densité et la richesse augmentent effectivement à mesure que l'on s'éloigne du Sahel et que la pluviométrie annuelle augmente (Birnbaum 2012)

Pour démêler le poids de l'environnement local, nous avons étudié au Mali la relation entre les paramètres du sol et la présence des arbres dans une savane sèche (Picard *et al.* 2005). Cette étude a porté sur une savane arborée couvrant une superficie d'environ 65 ha située à 90 km au nord-est de Bamako dans le secteur sud du domaine bioclimatique soudanien (≥ 650 mm). Sur une telle superficie, l'échantillonnage a été réalisé de manière partielle au travers d'une série de 200 points d'inventaires aléatoirement répartis sur une grille homogène dont la maille a été fixée à 57 m afin d'optimiser la distribution dans toutes les dimensions. Ce taux de couverture correspond à environ 2,4 % de la superficie totale et représente un compromis entre pertinence et faisabilité. Pour chaque point d'inventaire, tous les arbres (DBH ≥ 10 cm) inclus dans un rayon de 5 m ont été mesurés et identifiés. Les herbacées ont été mesurées selon i) la méthode du point d'intersection, tous les 10 cm, appliquée pour chaque point d'inventaire, le long d'une ligne de 10 m et ii) selon le poids de matière sèche mesuré sur 1 m² au centre de chaque point d'inventaire. Enfin dix variables de sol (profondeur, texture, horizons) et trois variables topographiques (distance au plateau, pente, dépression) ont été mesurées pour chaque point d'échantillonnage.

Une analyse multivariée a été réalisée pour identifier les relations entre la distribution des arbres, des herbacées et les propriétés des sols. Quatre unités de sols, quatre unités de formations arborées et quatre unités de formations herbeuses ont été identifiées. Ces unités correspondent à des entités physionomiques distinctes dans la savane : terre nue, fourré, savane arbustive et savane arborée. Sans surprises, la présence des arbres était fortement corrélée positivement à la profondeur et à la texture du sol et négativement à la présence des herbacées.

Cette profondeur de sol est en fait à la fois la conséquence et la cause de la présence des arbres dans le milieu de la savane. Lorsque ces arbres sont supprimés (e.g. coupes,

feux), ces sols profonds disparaissent aux premières pluies, et ces unités édaphiques deviennent peu propices au retour de nouveaux arbres. L'organisation spatiale de la savane soudanienne est ainsi fortement contrainte par les impacts directs et indirects de la présence de l'homme.

Nous avons cherché à mesurer l'impact des pressions anthropiques sur la distribution des arbres dans les savanes de la zone sahélienne où la végétation est naturellement parsemée du fait d'une faible disponibilité hydrique. Notre étude a porté sur une savane sahélienne située aux alentours du village de Bamba adjacent à la partie nord du fleuve Niger au Mali, entre Tombouctou et Gao (Dembélé *et al.* 2006). Dans cette savane, l'homme exerce deux pressions majeures sur la végétation, la coupe de bois et le pâturage de ses troupeaux de dromadaires. Cette étude avait pour objectif de définir si la présence de l'homme dans cet environnement exerçait une influence sur la distribution actuelle des arbres, des individus et des espèces. Nous avons posé l'hypothèse que la densité d'arbres croît avec la disponibilité hydrique (i.e. en se rapprochant du fleuve Niger) et décroît avec la pression anthropique (i.e. en se rapprochant des villages et des puits).

Pour tester cette hypothèse, nous avons réalisé 17 ensembles d'inventaires répartis dans un espace carré de 36 km de côté selon une stratification du paysage effectuée a priori en considérant pour chaque inventaire i) la combinaison entre la géomorphologie et la couverture de végétation et ii) la distance au fleuve Niger, au village et au puits les plus proches. Dans chaque ensemble d'inventaire, nous avons installé 4 parcelles de 1 ha (100 x 100 m), espacées entre-elles de 200 m et distribuées le long d'une ligne de 1 km. Toutes les plantes ligneuses ont été comptées. Les grands arbres ayant une circonférence supérieure à 15 cm au niveau du sol ont été identifiés et mesurés. Les petits arbres, incluant la régénération, dont la circonférence est inférieure à 15 cm ont seulement été comptés. Chaque inventaire est décrit en considérant des variables relatives à sa structure (densité, densité de rejets et densité de germination, distribution diamétrique, proportions et âges des traces de coupes de bois) et à son environnement (distance au fleuve Niger, au village et au puits) ainsi qu'une variable qualitative qui identifie la zone bioclimatique).

Une analyse en composante principale a été utilisée pour détecter les relations entre les variables de site. Chaque site a parallèlement été étudié séparément pour analyser la variance. Plusieurs modèles ont été utilisés pour relier les variables de sites à la distance géographique qui sépare le site du fleuve, des puits et des villages.

Ces résultats montrent que la flore des arbres adulte est constituée de seulement trois espèces (*Acacia tortilis*, *Balanites aegyptiaca* et *Maerua crassifolia*) dont l'organisation spatiale est fortement influencée par la distribution spatiale des villages, des puits et du fleuve Niger. Deux gradients majeurs sont identifiés (Figure 10) :

- un gradient Nord-Sud de densité croissante des grands arbres et d'intensification des coupes. Ce gradient peut être expliqué par la proximité croissante avec le fleuve Niger qui explique simultanément la densification des arbres et celle des villages, et par conséquence de l'intensité des coupes. Ce gradient reflète l'impact anthropique direct sur la végétation arborescente
- un gradient radial de distribution des petits arbres autour des puits. La densité de ces petits arbres augmente avec la distance au puits le plus proche. Ce gradient peut être associé au piétinement et au broutage exercé par les troupeaux de dromadaires autour des puits. Il reflète une pression anthropique indirecte sur le potentiel de régénération de la végétation arborescente.

Une distance seuil de 4 km (calculée comme la distance à partir de laquelle chaque variable atteint la valeur de 50 %) est associée au gradient Nord-Sud, alors que celle du gradient radial est de 9 km. Enfin ces deux gradients ne montrent pas une variabilité dans la composition floristique ce qui conforte l'hypothèse initiale que la proximité du fleuve, des villages et des puits agit préférentiellement sur la densité des individus.

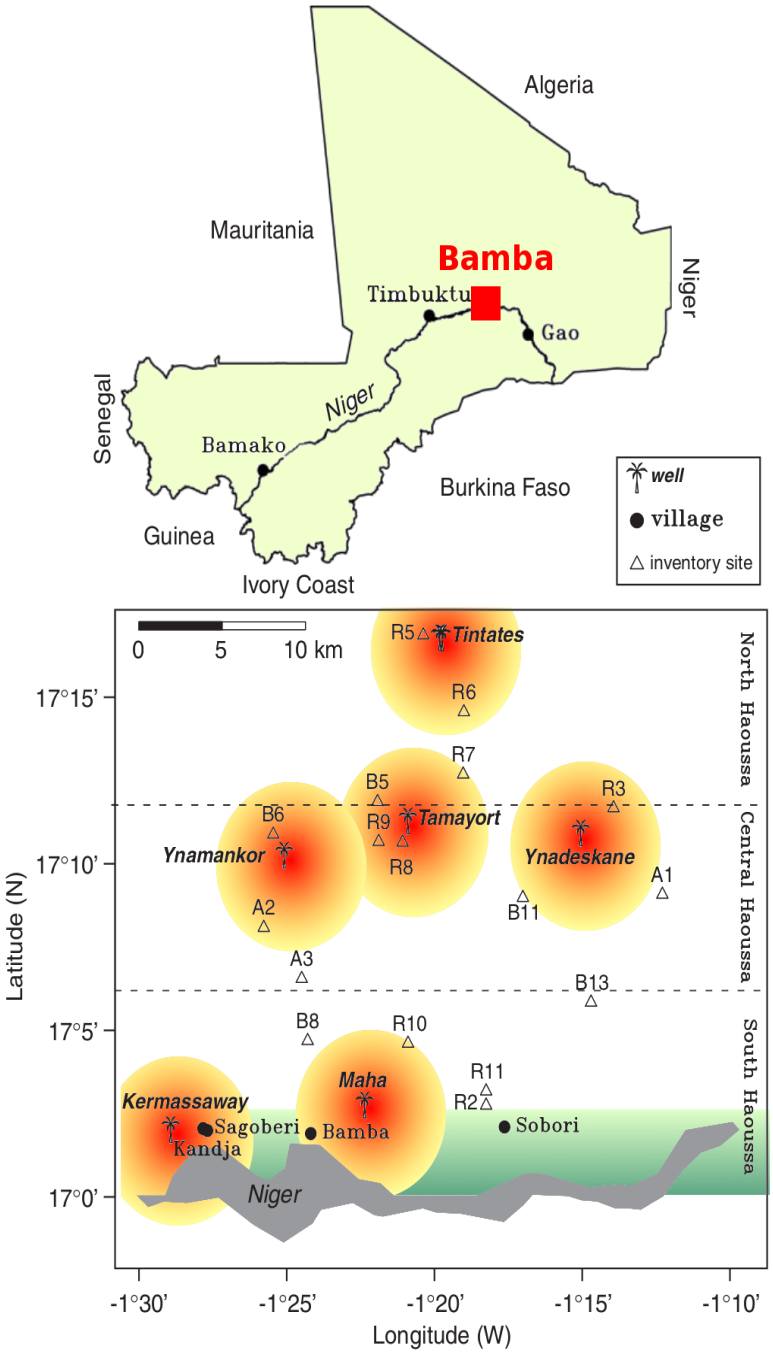


Figure 10 : Dans les savanes du Sahel, l'influence des pressions anthropiques est graduelle (adapté d'après Dembélé *et al.* 2006). Elle évolue selon deux gradients : un gradient Nord-Sud sur 4 km qui signe l'intensification des coupes à proximité des villages et du fleuve Niger (vert). Un gradient radial de pression exercé par le piétinement des troupeaux de dromadaires autour des puits (orange)

La végétation actuelle du Mali reflète une histoire faite d'une succession d'événements qui ont façonné et façonnent encore la distribution actuelle des espèces. Les fluctuations climatiques et l'aridification récente depuis le dernier optimum climatique ont fragmenté les formations arborées. Aujourd'hui, on distingue les formations arborées de la savane soumises aux pressions anthropiques et les formations forestières reliques dépendantes d'une forte disponibilité hydrique locale. La savane constitue une barrière écologique pour les forêts reliques. Alors qu'à l'origine, une certaine frange de la faune était en mesure de disperser les graines d'un îlot à l'autre (e.g. faune volante, grands herbivores, grands singes), l'éradication récente de cette faune sauvage terrestre par l'homme a considérablement renforcé l'isolement de ces fragments forestiers. Dorénavant, les espèces présentant des gros fruits charnus sont confinées dans les fragments forestiers reliques où elles sont par ailleurs souvent très abondantes. Au contraire, les espèces présentant des petits fruits ailés ou des petits fruits contenant de nombreuse petites graines comme les Ficus qui sont consommés par les chauves-souris sont distribuées de manière plus régulière dans la majorité des îlots forestiers (Birnbaum *et al.* 2010).

La présence de l'homme est inscrite dans ces paysages de la même manière que celle des fluctuations climatiques. Il n'est pas le lieu de débattre si la sécheresse radicale qui a eu lieu dans les années 1970-80 a eu un impact plus fort ou moins fort que l'homme n'a pu exercer sur une même période. Ces événements sont autant de processus stochastiques qui viennent modifier la survie des individus et donc indirectement la distribution des espèces. Ces processus stochastiques et déterministes ne s'opposent pas. Leurs fréquences relatives oscillent selon le temps et transforment les patrons de diversité. Les espèces actuellement fréquentes dans les savanes du Mali étaient (ou seront) peut-être peu fréquentes et distribuées dans des populations très fractionnées et des communautés dont l'assemblage n'existe pas actuellement.

*Hyper-dominance dans les forêts calédoniennes, lacunes ou réalité ?*

En Nouvelle-Calédonie, nous avons compilé différentes sources de données d'occurrences (observations, parcelles, inventaires, photos, herbiers) pour 702 espèces d'arbres de forêt dense humide (Figure 11, Birnbaum *et al.* 2015a). Le jeu de données contenant près de 40 000 occurrences, recouvre environ 22 % de la superficie de la forêt dense humide à partir d'un calcul réalisé sur une grille de 1 minute de côté (1,852 × 1,852 km). Dans chacune des cellules de la grille, la richesse observée évolue d'un manière proportionnelle au nombre total d'occurrences sans pour autant atteindre l'asymptote même au-delà du nombre record de 8 000 occurrences par cellule. Par extrapolation, cet état signifie qu'il faudrait dépasser le seuil de 60 millions d'occurrences équitablement réparties dans chaque cellule de forêt pour se rapprocher d'une estimation fiable de la richesse des forêts de la Grande-Terre. Le jeu de données est par ailleurs déséquilibré au profit des substrats ultramafiques qui contiennent les ⅔ des occurrences. Il est déplorable de constater que la connaissance de la flore de Nouvelle-Calédonie s'est accumulée de toute évidence grâce aux nombreuses études d'impact qui ont précédé la disparition des forêts sur substrats ultramafiques. Enfin quel que soit le substrat (UM ou non-UM) et au regard de la superficie disponible, le jeu de donnée est très déficitaire dans les parties basses du domaine environnemental (< 500 m d'altitude et < 0,5 m/an de pluviométrie, Figure 12).

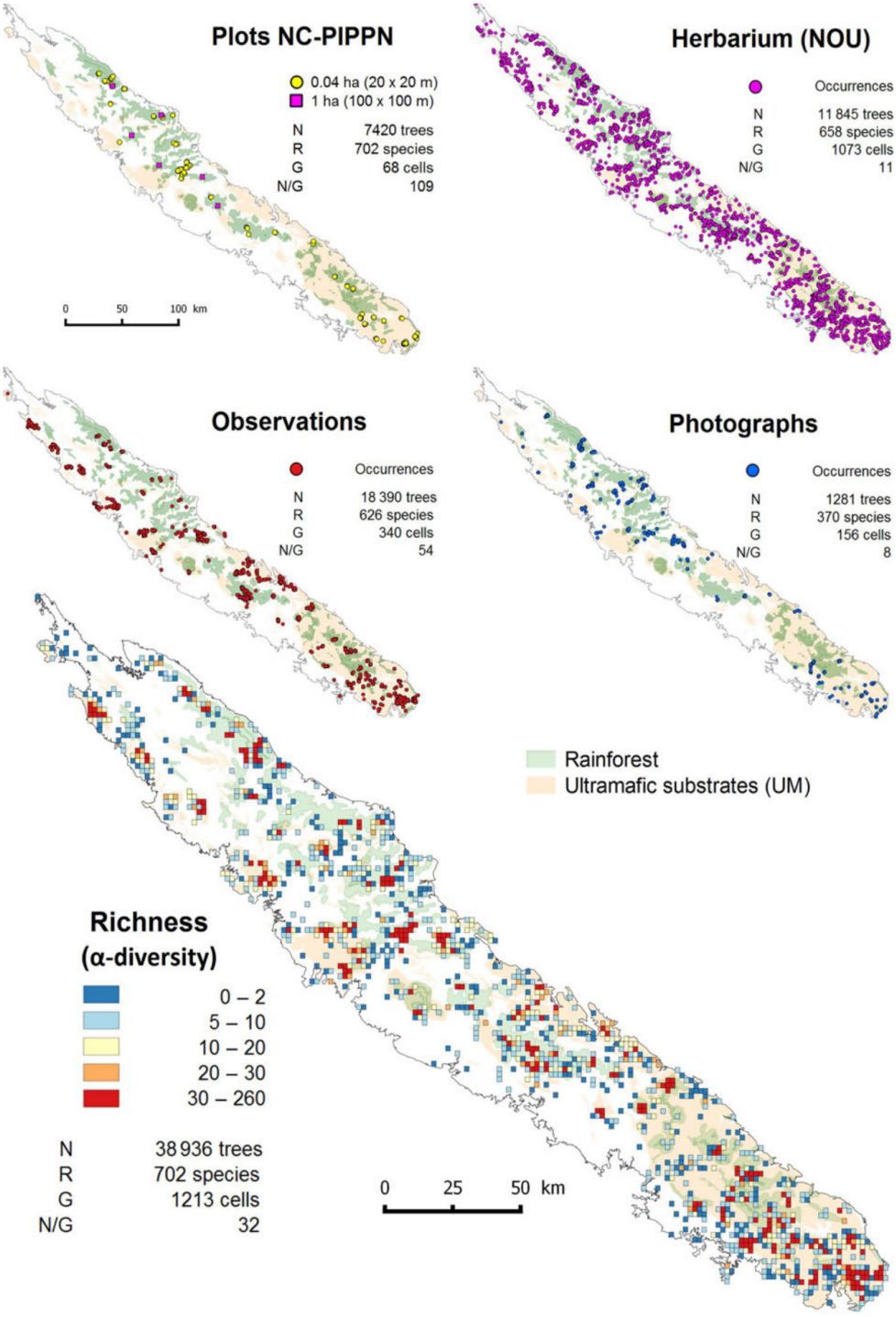


Figure 11 : Distributions des occurrences de 702 espèces d'arbres en Nouvelle-Calédonie par type de jeux de données et richesse compilée sur une grille de 1 minute de côté (1,852 × 1,852 km) (**N** : Nombre d'occurrences, **R** : Richesse ou nombre d'espèces et **G** : nombre de cellules de la grille contenant au moins une occurrence, Birnbaum *et al.* 2015)

Les 702 espèces d'arbres occupent de grands intervalles de précipitations (50 % des espèces sont distribuées dans un intervalle de 2,4 m/an) et d'altitude (50 % des espèces sont distribuées dans un intervalle de 900 m). Elles sont majoritairement ubiquistes vis-à-vis des substrats. Néanmoins, un tiers des espèces ont une fréquence supérieure à 90 % sur les substrats ultramafiques, un autre tiers des espèces présente une fréquence supérieure à 90 % sur les substrats non-ultramafiques et le dernier tiers est statistiquement jugé ubiquiste. En dépit de cette large tolérance aux paramètres de l'environnement, une petite partie seulement des espèces domine le jeu de données (124 espèces couvrent 50 % des occurrences), alors qu'à l'inverse la plupart des espèces sont faiblement représentées (434 espèces contribuent pour moins de 25 % aux occurrences). Curieusement, cette grande tolérance aux paramètres environnementaux ne présage pas d'une répartition géographique étendue des espèces. La majorité des espèces présente un patron de distribution agrégé (90 % des espèces présentent un patron agrégé selon l'indice de Morisita appliqué à leur distribution sur la grille) dont nous avons démontré l'influence sur la mesure de la diversité (Picard *et al.* 2004). Ce contraste entre d'un côté, une forte tolérance environnementale, et de l'autre une distribution agrégative, suggère que la distribution géographique des espèces d'arbres résulte davantage de processus neutres (i.e. stochastiques) dictés par la dispersion plutôt que de processus déterministes.

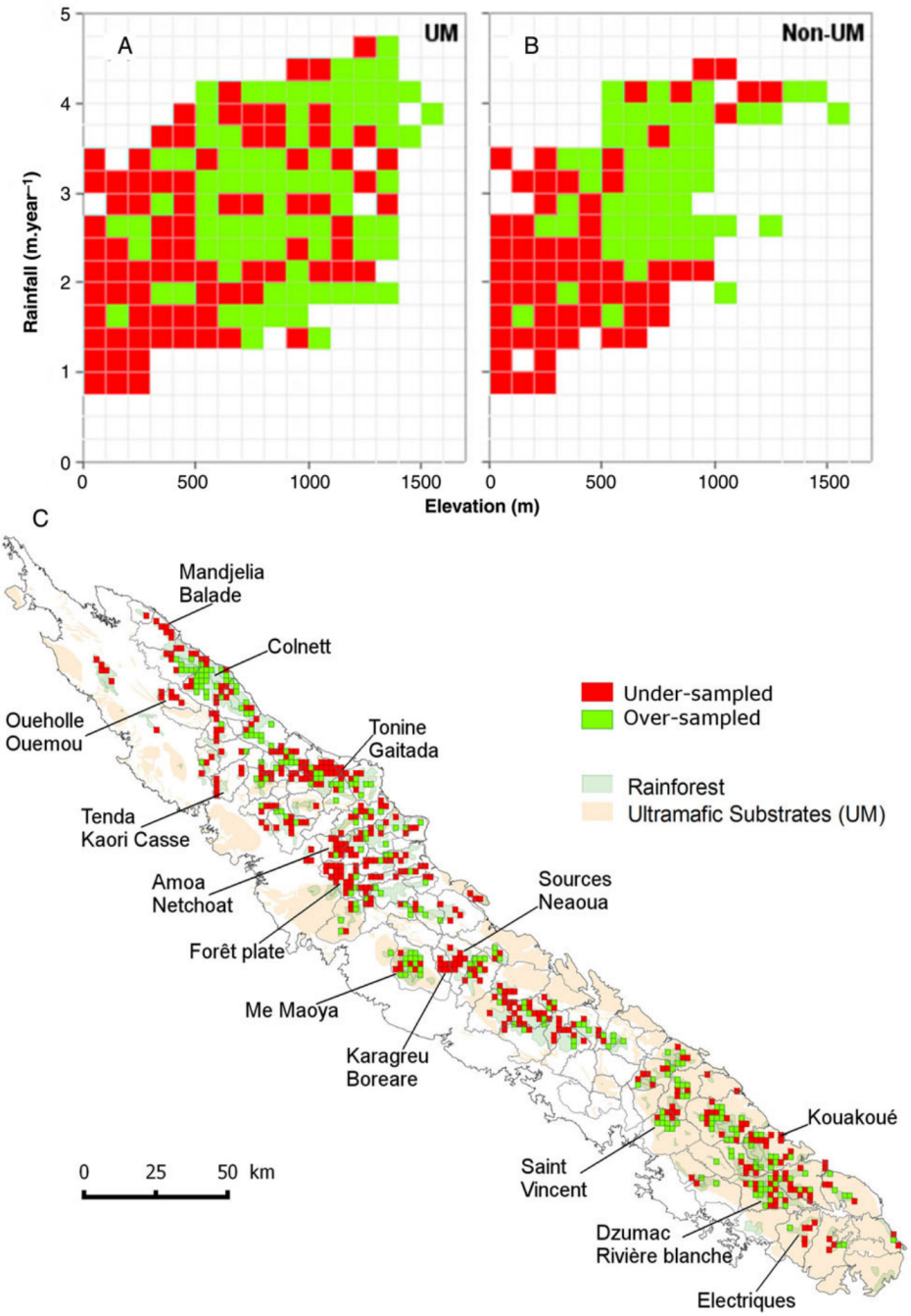


Figure 12 : Déséquilibre de la répartition des occurrences en Nouvelle-Calédonie, par substrat, et selon la surface occupée par les forêts pour chaque combinaison pluviométrie/altitude (A,B). Carte des cellules de 1-degré de coté ne contenant aucune donnée (C). Dans les deux cas, les cellules en rouge représentent les espaces environnementaux déficitaires et celles en vertes les espaces excédentaires dans l'équilibre du jeux de données (Birnbaum *et al.* 2015)

En appliquant un processus de raréfaction sur la distribution de la richesse observée en fonction des gradients environnementaux, ces travaux suggèrent que l'accumulation d'espèces aux hautes altitudes (> 800 m) et fortes pluviométries (> 3,0 m/an) est plus faible que dans tout le reste du domaine forestier. Par ailleurs, nous avons évalué la variabilité de cette diversité à l'échelle géographique en construisant, pour chacune des 562 espèces d'arbres les plus fréquentes dans la base des occurrences, un modèle de distribution d'espèces (SDM, *Species distribution models*) basé sur le principe d'entropie maximale (MAXENT; Phillips *et al.* 2006). Pour chaque espèce, le SDM est construit en considérant plusieurs variables ; i) des variables environnementales (altitude, substrat, pente, insolation potentielle, indice topographique d'humidité et l'effet asymétrique des précipitations du fait de l'effet de foehn), ii) une estimation de la pression anthropique au travers de la distance à la route la plus proche, et iii) un découpage de la géographie de la Grande-Terre en quatre secteurs phytogéographiques (Jaffré & Veillon 1989). La somme de chacun de ces SDM individuels (S-SDM, *Stacked Species distribution models*) a permis d'évaluer la richesse spécifique « potentielle » calculée sur une maille d'un hectare (Pouteau *et al.* 2015). La validation du S-SDM a été réalisée en confrontant la richesse prédite à la richesse observée sur 11 parcelles d'1 ha. Les prévisions du S-SDM varient de 95 à 251 espèces (moyenne = 153) alors que les inventaires sur le terrain présentent une richesse plus faible, comprise entre 39 et 131 espèces (moyenne = 90). Dans l'ensemble, le S-SDM a tendance à surestimer la richesse à mesure que l'altitude augmente. Néanmoins, en tenant compte de l'effet de la réduction de l'aire avec l'altitude sur la diversité gamma et donc la diversité alpha (McCain & Grytnes 2010), nous montrons qu'il existe une corrélation significative entre la richesse modélisée et la richesse observée. La prédiction du S-SDM permet donc de dresser la première carte de distribution potentielle de la richesse alpha à l'échelle de la Grande-Terre (Figure 13).

Un des grands avantages de ces S-SDM est de pouvoir reconstruire les patrons de diversité passés ou prédire le futur. En modifiant les paramètres de l'environnement, la variance entre les sorties des modèles de distribution (SDM) donne un ordre de grandeur à l'impact des changements climatiques prédits sur la distribution des espèces. Nous avons ainsi évalué l'impact des changements climatiques futurs sur la distribution de 469 espèces d'arbres en Nouvelle-Calédonie (Pouteau & Birnbaum 2016) en se référant à 3 scénarios fournis par "*Intergovernmental Panel on Climate Change"* (IPCC) chacun générés par 3 modèles de circulation globale. Les principaux résultats de cette étude indiquent que l'aire de répartition de 87 à 96 % des espèces aura diminué d'ici 2070 par rapport à l'actuel. Entre 52 et 84 % des espèces perdront au moins la moitié de leur aire de répartition actuelle tandis que 0 à 15 % seront éteintes.

Comme tous les modèles, les S-SDM peuvent être contestés. Ils s'appuient sur des hypothèses, des métriques et des échantillons qui bornent l'amplitude de l'interprétation. Ils omettent à la fois les processus stochastiques et l'histoire évolutive des espèces et des habitats qui ont façonné les aires actuelles de distribution des espèces. Dans leur implémentation la plus basique, ils se basent sur des processus déterministes incomplets qui ne prennent pas en compte les interactions spécifiques et les barrières à la dispersion et donc la niche réalisée des espèces. Théoriquement, ces modèles dessinent donc le contour des habitats les plus appropriés en posant l'hypothèse nulle que seuls les processus déterministes interviennent dans la distribution. Il reste donc à confronter ces modèles de

distribution aux distributions réelles pour évaluer la part explicative des processus déterministes et stochastiques.

Je considère les S-SDM comme un tableau de bord des démarches scientifiques extrêmement utile, notamment lorsqu'ils se révèlent inexacts. Ils reflètent l'état des connaissances aussi bien sur la quantité de données accumulées que sur les hypothèses posées. Pour faciliter leur utilisation, nous avons développé un package « R » qui offre une simplification notoire au travers d'une interface utilisateur tout en garantissant une analyse complète basée sur le croisement de neuf modèles de distribution standards (Schmitt *et al.* 2017). Néanmoins, dans le contexte de la Nouvelle-Calédonie, il est encore difficile d'insérer directement ces modèles dans les mesures ou les stratégies de conservation tant leur interprétation reste encore partiellement comprise.

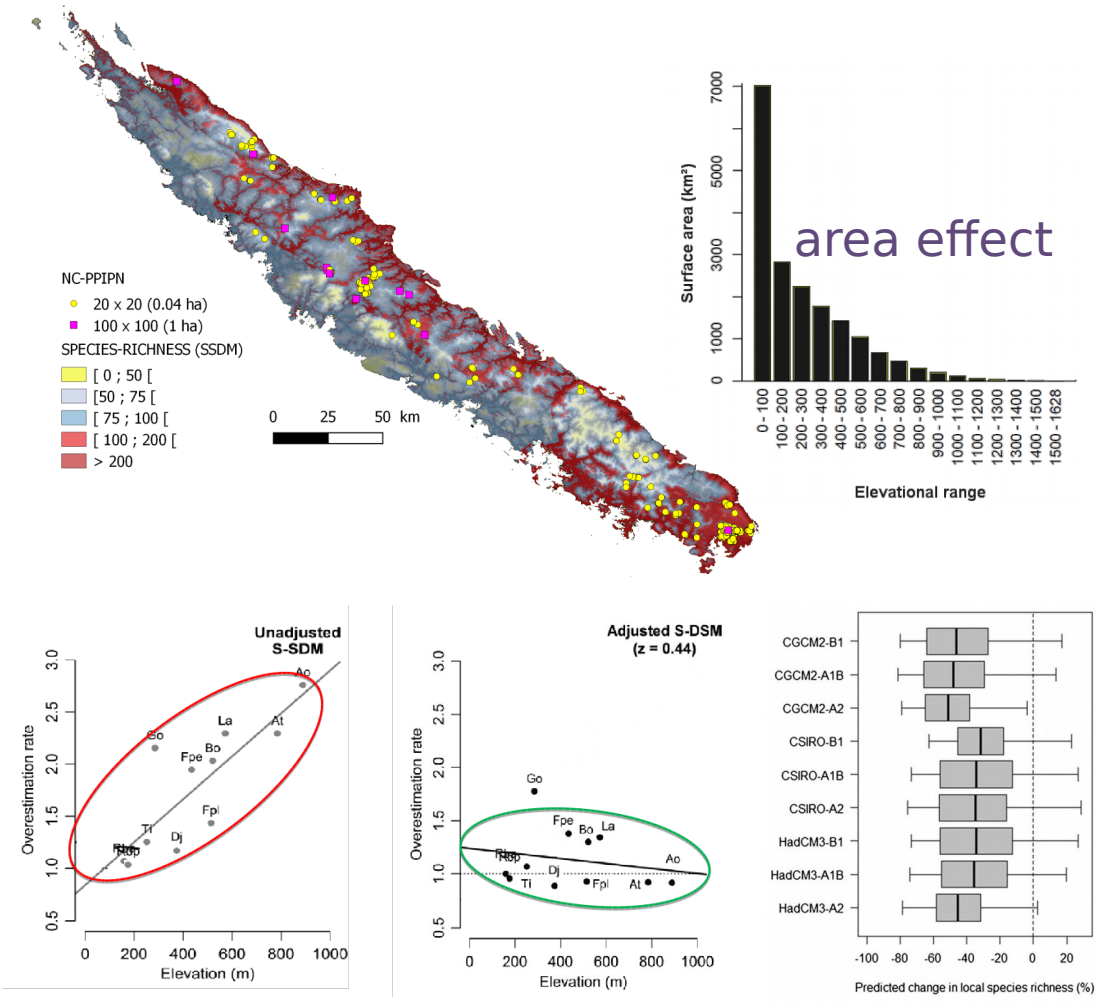


Figure 13 : Carte de la richesse potentielle à l'hectare de 562 espèces d'arbres estimée à partir de la superposition des modèles individuels de distribution (S-SDM, 10 000 occurrences). La prise en compte de la réduction de l'aire avec l'altitude (*area effect*) sur la diversité gamma et donc sur la diversité alpha améliore la corrélation du modèle (*Adjusted S-SDM*) avec la richesse observée sur 11 parcelles du réseau NC-PIPPN (Pouteau *et al.* 2015). La projection des modèles de distribution selon 3 scénarios de changement climatique (IPCC) prédit un recul moyen compris entre 31 % à 44 % de la richesse locale calculée sur une maille de 1 km² et selon 3 modèles de circulation globale (Pouteau et Birnbaum 2016)

*L'abondance locale, un tremplin pour la diversité*

En règle générale, la fréquence d'une espèce dans un territoire prédit son abondance locale (Davidar *et al.* 2008; Arellano *et al.* 2015; Bradley 2016). Néanmoins, de nombreux cas échappent à la règle (Ren *et al.* 2013). Une espèce peu fréquente à l'échelle de la planète (e.g. les espèces endémiques) peut être extrêmement abondante localement. C'est le cas des deux espèces arborescentes endémiques du Mali, *Gilletiodendron glandulosum* (Fabaceae) et *Acridocarpus monodii* (Malpighiaceae) qui présentent des aires de répartition réduites, respectivement les Mts Mandingues et la falaise du pays Dogon, au sein desquelles elles dominent très largement le peuplement. En Nouvelle-Calédonie, toutes les espèces endémiques sont bien évidemment rares à l'échelle de la planète. Mais cette rareté ne prédit pas toujours de leur rareté régionale ni de leur abondance locale. L'espèce *Acropogon aoupiniensis* (Malvaceae) est une espèce micro-endémique confinée au Mt Aoupinié qui représente localement l'espèce la plus abondante de la parcelle de 1 ha. Cette sur-abondance locale est inattendue dans les forêts tropicales définies, au contraire, comme des formations mixtes diversifiées.

Les mécanismes menant à la formation des forêts mono-dominées sont couramment discutés dans le cadre théorique de la succession forestière. L'une des questions centrales pour les gestionnaires est de déterminer si la mono-dominance locale est une étape non persistante dans la succession de la forêt mixte, ou un état de succession tardive qui persiste pendant plusieurs générations. Nous avons évalué cette question au travers d'une espèce endémique de Nouvelle-Calédonie, *Codia mackeeana* Hopkins & Fogliani (Cunoniaceae) qui constitue des inclusions mono-dominées au sein de la forêt mixte, inclusions de surcroît très visibles dans la canopée (Ibanez & Birnbaum 2014). Nous avons posé l'hypothèse que la mono-dominance du *Codia* est une étape précoce et non-persistante dans la succession secondaire conduisant à la régénération de la forêt mixte.

Pour tester cette hypothèse, nous avons réalisé une étude dans le parc des grandes fougères situé aux alentours de Farino sur la côte Ouest de la Grande-Terre (Nouvelle-Calédonie). Cette réserve provinciale couvre environ 4 500 ha. La cartographie de cette zone montre qu'elle se compose majoritairement de forêts tropicales humides (92 %), de formations secondaires à Niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*, 6 %) et de quelques hectares de plantation de pins des caraïbes (*Pinus caribaea*, 2 %). La stratégie d'échantillonnage a été réalisée à partir de la cartographie de la zone sur laquelle apparaissent très nettement les formations de *Codia mackeana* du fait de l'homogénéité du grain. Ces formations apparaissent soit sous la forme de taches incluses dans la forêt mixte soit sous la forme de cordons situés à l'interface entre la forêt et la "savane à Niaoulis". Au regard de ces configurations spatiales, l'objectif de cette étude était de tester i) si les cordons de *Codia* progressaient dans la "savane" avoisinante, ii) si la forêt mixte progressait dans les taches de *Codia*, et iii) si la dominance du *Codia* était persistante. Pour cela, nous avons mesuré et identifié tous les arbres (DBH ≥ 10 cm) et les arbustes (5 cm ≤ DBH < 10 cm) compris dans 37 points d'inventaires distribués aléatoirement sur une grille de 20 m de côté dans les taches de *Codia* et dans 5 transects situés à l'interface entre les cordons de *Codia* et la "savane à niaouli". En parallèle, les plantules (DBH < 5 cm et hauteur ≥ 50cm) sont comptées et identifiés selon trois classes distinctes (*Codia mackeana*, *Melaleuca quinquenervia* ou autres espèces). Dans ces deux échantillons, la dominance du *Codia* (fréquence et aire basale), les paramètres de l'inventaire (densité relative, structures DBH de la population, richesse relative) et le recrutement (quantité de petits arbres et de

germination) ont été analysés. Ces analyses ont été appliquées à chaque point d'inventaire et dans une fenêtre glissante de 5 m qui progresse depuis la savane jusqu'à la forêt mixte, en passant par un cordon de *Codia*.

Nos résultats montrent que ces formations mono-dominées forment une étape précoce mais non-persistante dans la succession secondaire qui mène de la savane à la forêt mixte (Figure 14). Dans les deux échantillons, les espèces qui participent à la régénération sont très majoritairement des espèces forestières (94 % des petits arbres et 99 % des plantules). Au contraire, la régénération du *Codia* est très rare et aucun jeune niaouli n'a pu être observé dans ces sous-bois de *Codia*. A l'inverse, la présence de quelques vieux niaoulis dans ces peuplements mono-dominés confirme la présence d'anciennes savanes en cours de reforestation. Enfin la présence de jeunes *Codia* dans la "savane" tend à démontrer que ces formations mono-dominées gagnent sur ces environnements (Figure 15). Ces résultats soutiennent l'hypothèse que ces peuplements mono-dominants constituent une phase transitoire qui ne dure qu'une seule génération, conduisant à la reconstitution d'une formation mixte sans qu'une nouvelle perturbation soit nécessaire.

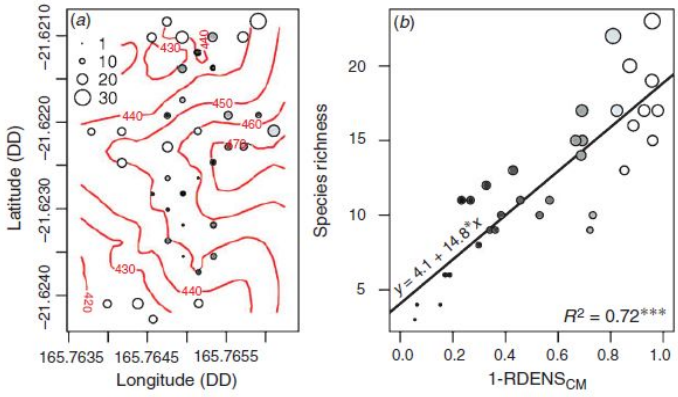


Figure 14 : Distribution spatiale et corrélation de la richesse en fonction de la densité relative d'une espèce mono-dominante, *Codia mackeana* (CM) en Nouvelle-Calédonie (la taille des points est proportionnelle à la richesse, la couleur à la densité relative du *Codia*. ; Ibanez et Birnbaum, 2014)

La progression à courte distance d'une forêt mixte sur une formation secondaire mono-dominée est très efficace. Les germinations s'observent plusieurs mètres au-delà de ce que l'on pourrait appeler la frange forestière. En revanche, mesurer l'efficacité de la dispersion à plus grandes distances est extrêmement plus complexe. La dispersion peut alors être abordée par la distribution géographique des espèces qui représente un patron de la dispersion réalisée. Néanmoins ces schémas restent encore très théoriques. Dès que l'on cherche à élargir l'emprise géographique, la pression d'observation devient un facteur limitant qui peut brouiller considérablement la réalité de la distribution des espèces. Les espèces sont parfois d'abord rares du fait d'un manque d'observation. Dans les jeux de données taxon-centrés (inventaires taxonomiques, collections d'herbiers), les espèces fréquentes sont généralement sous-représentées au profit des espèces rares, ce qui conduit à une mauvaise image de l'assemblage des communautés. La faible pression d'observation reste un frein majeur pour une meilleure compréhension de la distribution des plantes.

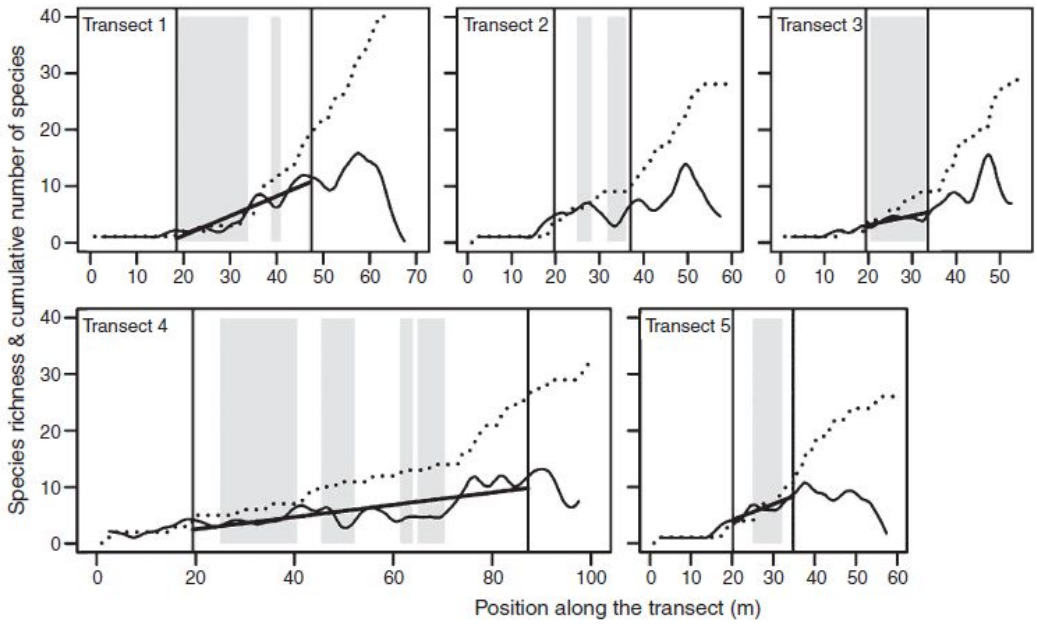


Figure 15 : Evolution de la structure forestière en fonction de la distance à la savane et de l'abondance des *Codia mackeana*. Mesure de la richesse floristique (ligne noire) et de l'accumulation du nombre d'espèces (ligne pointillée) le long de 5 transects depuis la savane à niaoulis jusqu'à la forêt mixte en traversant un cordon mono-dominé par le *Codia* (en gris, une densité relative supérieure à 0,5 ; Ibanez et Birnbaum, 2014)

*La fragmentation, un filtre à la distribution homogène*

La capacité de dispersion représente un des processus stochastiques qui interfère le plus dans la distribution géographique des espèces. Cette efficacité de la dispersion reste extrêmement complexe à mesurer. En Nouvelle-Calédonie, nous avons cherché à savoir si la fragmentation, qui réduit l'efficacité de la dispersion, se reflète dans la répartition actuelle des espèces.

Ce travail s'est concentré dans le “Grand Sud”, un paysage dont l’organisation est d’une certaine manière très comparable à celle de la fragmentation actuelle des forêts du Mali en dehors du fait qu’il s’agit d’une conversion très récente (programme Corifor 2013-2016, Birnbaum *et al.* 2016). En effet, ce paysage est le produit d’une combinaison d’activités anthropiques intensives qui durent depuis moins de 150 ans. Elles débutent par une exploitation massive des forêts à la fin du XIXe siècle. Vient ensuite l’installation progressive des exploitations de minerais tels que le cobalt, le cuivre, le fer, le manganèse et bien entendu, le nickel toujours exploité dans la région. Le paysage originel, constitué de grands ensembles forestiers dans lesquels étaient inclus des îlots de maquis édaphiques, s’est ainsi inversé. Aujourd’hui, il se compose d’îlots forestiers reliques inclus dans une matrice de maquis (cf. Figure 3).

La cartographie réalisée au 1 : 3000 a permis de délimiter tous les îlots forestiers présents dans l’emprise d’une image satellite haute résolution (Pléiade 2012) d’une taille d’environ 18,5 x 18,5 km. Une zone tampon de 10 m a été appliquée autour de chaque îlot pour exclure les interfaces forêts-maquis. Nous avons réalisé un inventaire floristique dans 52 îlots forestiers de tailles différentes (de 0,1 ha à 54,5 ha) en suivant un protocole

standardisé sous la forme de points d'inventaires comptabilisant toutes les plantes (DBH ≥ 10 cm, incluant arbres, palmiers, fougères arborescentes, lianes) incluses dans le cercle de 10 m de rayon (env. 0,03 ha). Ce protocole a été reproduit pour 93 points distribués spatialement dans chacun des 52 îlots forestiers en imposant les contraintes suivantes (Figure 16) :

- chaque îlot contient au minimum un point qui correspond à son centroïde
- le nombre de points est proportionnel à la superficie de l'îlot et varie de 1 à 8 pour les plus grands fragments
- la position des points, autre que le centroïde, est définie selon un tirage aléatoire des nœuds répartis selon une grille de 20 x 20 m

Le type de la dispersion a été défini en trois grandes classes (zoochore, barochore et anémochore) pour chaque espèce à partir d'une compilation de données sur le type de fruits, provenant soit de la littérature (Carpenter *et al.* 2003; Aubréville *et al.* 1967-present) soit de mesures ou acquises à partir des échantillons stockés dans l'herbier de Nouvelle-Calédonie (NOU-IRD). Au final, le jeu de données global comporte 3 681 individus, appartenant à 199 espèces, 117 genres et 58 familles (Birnbaum *et al.* 2016; Ibanez *et al.*, 2017a).

Nos résultats montrent que la densité d'arbres évolue de 15 à 65 individus par points d'inventaires. La majorité des espèces présente un syndrome de dispersion zoochore (69 %) et moins d'un quart est anémochore (23 %), le reste est associé à une dispersion barochore (8 %). En revanche, seulement la moitié des individus (52 %) appartiennent à des espèces zoochores alors que plus d'un tiers (36 %) des individus sont anémochores. Ces résultats montrent que la richesse par point et le ratio de zoochorie augmentent de manière concomitante et significative avec la superficie de l'îlot. En d'autres termes, plus l'îlot est petit, plus la part des espèces d'arbres qui sont dispersés par les animaux est faible. On peut supposer que ces petits fragments ne sont plus perçus par la faune comme des environnements forestiers et/ou que les graines charnues ne trouvent pas un environnement propice à leur germination. Il est encore difficile de démêler dans cette relation, la part induite par une véritable dérive de la dispersion de celle induite par un changement environnemental. En effet, il semble bien que l'effet majeur qui intervient sur les communautés d'arbres soit plus généralement un effet de lisières dont la superficie relative augmente avec la diminution de l'aire de l'îlot. Les petits îlots sont soumis à l'effet intégral des effets de lisières, ce qui explique la diminution de la densité, de la richesse et de la fréquence des individus et des espèces dispersés par les animaux (Ibanez *et al.* 2017a).

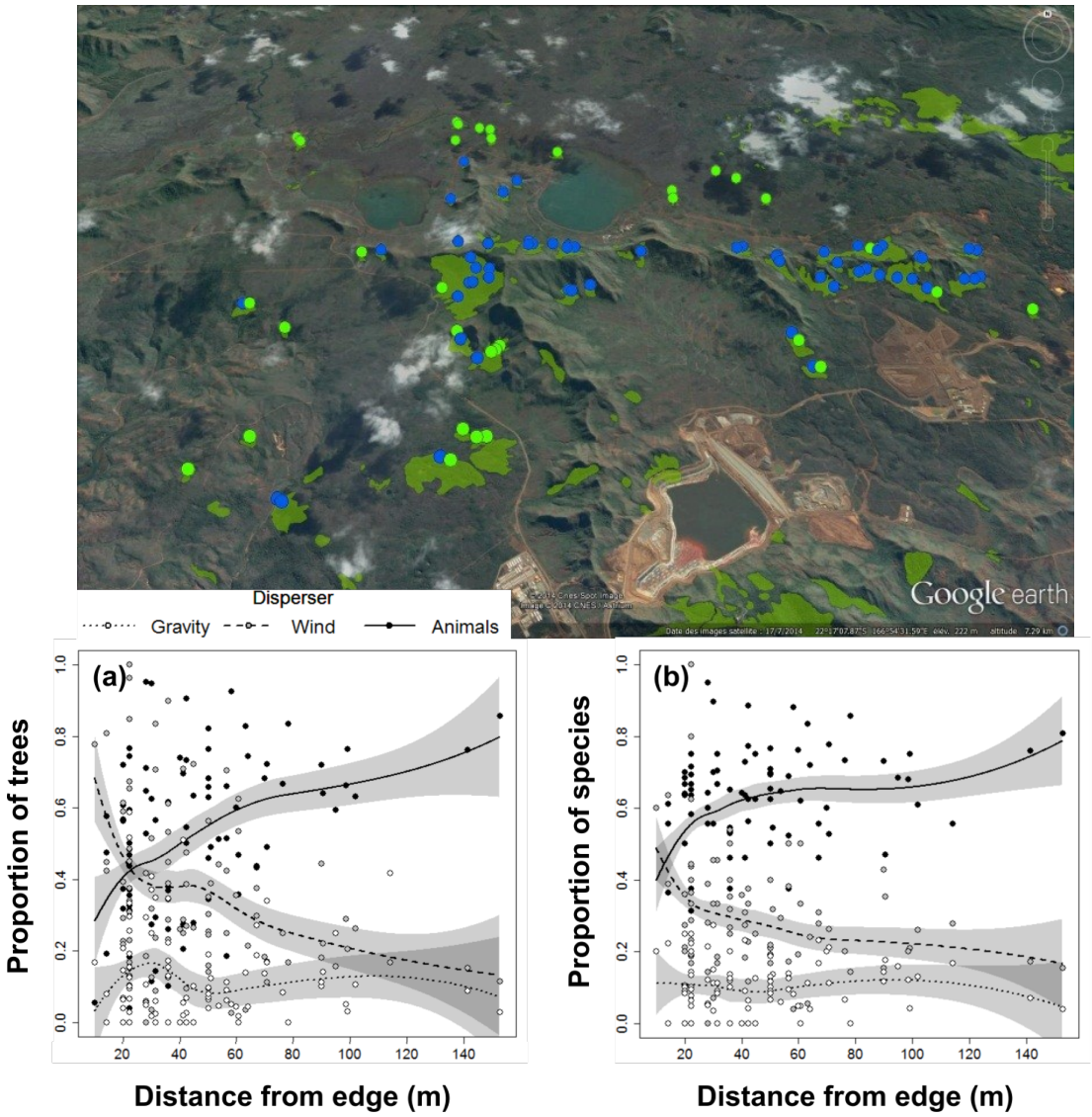


Figure 16 : Distribution des points d'inventaires dans le paysage du « Grand Sud » calédonien (notez l'usine au centre en bas). Effet de la distance à la lisière sur la proportion d'arbres et d'espèces pour trois types de dispersion dans le paysage forestier fragmenté du Grand-Sud calédonien (Ibanez et al. accepted)

Quoi qu'il en soit, la fonction liée à la dispersion (en l'occurrence évaluée seulement au travers du type de fruit) est directement impactée par la fragmentation, ce qui a pour effet d'exclure des groupes d'espèces qui partagent le même trait de dispersion. Du fait du relatif conservatisme du type de fruit dans l'évolution, cette dérive implique des clades entiers (e.g. Sapotaceae) et agit comme un filtre de dispersion dont les causes sont environnementales. Par ailleurs, la dette d'extinction ne s'est pas encore traduite par une modification complète des forêts (Birnbaum *et al.* 2016). Le délai depuis les perturbations (< 150 ans) est trop court pour mesurer totalement l'impact de cette fragmentation de surcroît sur des arbres ayant un DBH ≥ 10 cm. Cette fragmentation massive et rapide réserve encore de nombreuses réactions de la végétation. Certaines espèces rares sont probablement amenées à disparaître de ces paysages forestiers fragmentés du Grand Sud. La distribution des espèces et leur abondance locale sont transformées par le processus de fragmentation.

*La densité, un casse-tête de la diversité*

Plus la distribution des individus d'une espèce est régulière dans le territoire, plus l'espèce a de probabilité de participer à la diversité alpha de chaque communauté et moins, dans ce cas, elle contribuera à la diversité bêta entre les communautés. Une analyse portant sur 201 parcelles de 0,04 ha du réseau NC-PIPPN en Calédonie a été réalisée dans le but de mesurer la structure (densité de tiges et aire basale) ainsi que les diversités alpha et bêta, c'est-à-dire respectivement le nombre d'espèces (ou richesse) par parcelle et la différence de composition floristique (ou dissimilarité floristique) entre les parcelles (Ibanez *et al.* 2014). La variabilité de ces diversités a été évaluée au regard des gradients d'altitude, de pluviométrie ou de pentes, et sur des substrats différents (ultramafique et non-ultramafique). Un total de 28 640 arbres (DBH ≥ 5 cm) appartenant à 749 espèces, 240 genres et 92 familles ont été inclus dans cette analyse.

Ces résultats montrent que les forêts mixtes de Nouvelle-Calédonie sont caractérisées par une forte densité de tige, une superficie basale et une richesse élevée, et une proportion majoritaire de petites tiges (60 % sont des arbres de DBH < 10 cm). Plus d'un tiers des espèces sont peu fréquentes (c'est-à-dire inventoriées dans moins de trois parcelles ou représentées par moins de trois individus) et la dissimilarité floristique, ou diversité bêta, est élevée (indice de Bray-Curtis moyen ≥ 0,70). La présence de substrats ultramafiques (UM) et non-ultramafiques (non-UM) combinée aux gradients d'altitude et de précipitations sont les principaux moteurs de la forte dissimilarité floristique observée (Figure 17). L'effet de la distance géographique entre les parcelles est en revanche étonnamment faible. Entre les substrats UM et non-UM, la dissimilarité floristique est très élevée, pour différents rangs taxonomiques (famille, genre, espèce) tandis que les paramètres structuraux (aire basale et densité) ne diffèrent pas. La densité de tiges augmente significativement le long du gradient d'altitude même si cet effet reste peu explicatif (< 16 %). Néanmoins, plusieurs paramètres auto-corrélés viennent perturber le sens des analyses. Dans chaque placette, la richesse est très fortement corrélée à la densité de tiges tandis que l'aire basale est très fortement corrélée à la taille du plus gros arbre. La superficie des placettes semble trop restreinte pour permettre d'embrasser toute l'hétérogénéité.

Une seconde analyse a tenté de démêler le poids de la densité sur la richesse afin de vérifier i) si la variabilité de la densité affectait le patron de richesse en fonction l'altitude et si oui ii) si les parcelles comportant des grands arbres avaient une plus faible densité d'espèces (Ibanez *et al.* 2016b). La richesse par parcelle évolue selon une courbe en cloche qui montre un pic vers 650 m, c'est-à-dire à une altitude qui se situe au milieu du domaine d'altitude des parcelles (5-1292 m). Environ 40 % de la variabilité de la richesse est expliquée par la variation de la densité des arbres, qui dans ce cas ne présente pas de relation directe avec l'altitude mais avec la taille moyenne des arbres. Les parcelles comportant de grands arbres contiennent effectivement moins d'individus et donc moins d'espèces.

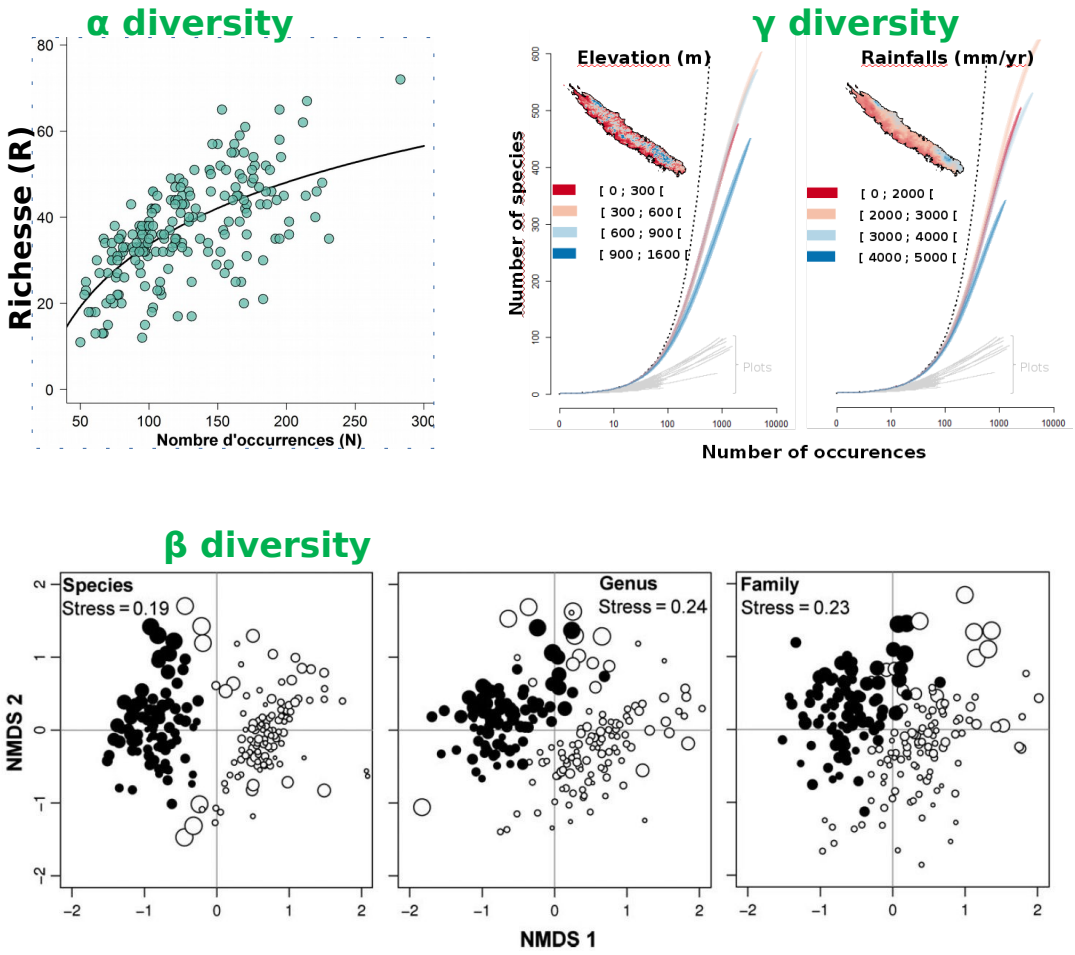


Figure 17 : Les indices de diversités alpha, bêta et gamma calculés sur le jeu des parcelles du dispositif NC-PIPPN (adapté de Ibanez *et al.* 2014 ; Birnbaum et *al. 2015*). La diversité alpha, ou richesse, est très corrélée à la densité (nombre d'occurrence par unité de surface). La diversité gamma présente une réduction de la richesse aux hautes altitudes (> 900 m). La diversité bêta est très élevée, notamment entre les parcelles sur les substrats ultramafiques (blanc) et non-ultramafiques (noir) et cette dissimilarité se retrouve jusqu'au niveau de la famille

Pour éliminer le poids de ces différences de densité d'individus, nous avons cherché à comparer la richesse non plus en utilisant une superficie constante, mais en appliquant une procédure de raréfaction pour chaque parcelle basée sur la taille de l'échantillon (*Sample-size-based rarefaction*) qui évolue de 1 jusqu'au nombre total d'individus ou sur sa complétude (*Coverage-based rarefaction*) qui représente une valeur quantitative de l'exhaustivité taxonomique de chaque échantillon. La complétude reflète la proportion du nombre total d'individus dans l'échantillon qui appartient au pool total des espèces ou, autrement dit la somme des fréquences relatives de chaque espèce. Le calcul de la complétude prend en compte le nombre de singletons (nombre d'espèces représentées par un seul individu) et doubletons (nombre d'espèces représentées par deux individus) qui jouent un rôle considérable dans l'estimation de la diversité asymptotique, et donc dans la construction du modèle. La complétude croît avec l'effort d'échantillonnage (i.e. le nombre d'individus inventorié) et évolue de 0 à 1 lorsque l'échantillon des individus est totalement

représentatif de la diversité des espèces. L'utilisation de la complétude offre une alternative robuste pour s'affranchir du nombre d'individus présents dans l'échantillon.

Ces deux modèles de raréfaction permettent de comparer la richesse entre parcelles pour un nombre identique d'individus ou une complétude égale plutôt que pour une surface égale. Le seuil utilisé pour comparer les richesses entre parcelles est fixé par la taille minimale de l'échantillon, c'est-à-dire le nombre minimal d'individus au sein des parcelles (i.e. 50 individus dans notre cas) ou par la complétude minimale (i.e. 0,65 dans notre cas). Pour ces seuils minimaux, les deux modèles (taille ou complétude) montrent un pic maximal de richesse à une altitude comprise dans l'intervalle 300-500 m (selon la méthode utilisée pour détecter la rupture, polynomiale ou segmentée). Si ces seuils minimaux permettent d'inclure toutes les parcelles, ils offrent cependant une plus faible résolution de la richesse puisqu'elle est estimée au plus loin de la valeur de l'asymptote. A l'inverse, l'augmentation de la valeur de ces seuils dans les modèles de raréfaction exclut de nombreuses parcelles et influence en retour profondément l'altitude à laquelle se trouve le pic de richesse. L'utilisation des valeurs extrapolées permet d'éviter de devoir exclure des parcelles. Elle peut être utilisée de manière robuste sans excéder 2 (voire 3) fois la taille minimale observée (Colwell *et al.* 2012; Chao & Jost 2012). En autorisant une extrapolation double de la taille minimale observée (100 individus), la richesse est la plus élevée et de manière plus stable dans la gamme altitudinale comprise entre 300 et 500 m. Néanmoins, cette extrapolation à 100 individus se situe encore loin de l'asymptote. Cette limite du nombre minimal d'individus représente une contrainte forte et inhérente à l'échantillonnage tandis que l'extrapolation vers son asymptote est statistiquement peu robuste dans les peuplements diversifiés, en particulier pour les petites parcelles (Chao & Jost 2012).

L'utilisation d'indices de diversité tenant compte de l'abondance des espèces, comme le nombre de Hill, offre un pouvoir de résolution bien supérieur en autorisant une extrapolation jusqu'à l'asymptote des courbes de raréfactions (Chao *et al.* 2014). Chao *et al.* (2016) ont évalué la variabilité des trois valeurs du nombre de Hill au travers des processus de raréfaction (taille et complétude) appliqué à notre échantillon d'arbres regroupé en cinq tranches altitudinales (5-200 m, 200-400 m, 400-600 m, 600-800 m et 800-1292 m). Qu'il s'agisse de la diversité gamma (richesse par tranche altitudinale) ou de la diversité alpha (richesse des parcelles par tranche altitudinale), cette analyse confirme que les trois indices de diversités correspondants (Richesse, Shannon et Simpson) sont tous plus élevés à moyenne altitude (400-600 m) et tous plus faibles aux hautes altitudes (800-1292 m) (Figure 18). Les deux modèles (taille et complétude) suivent le même patron et sont même corrélés (Ibanez *et al.* 2016b). Néanmoins Chao & Jost (2012), suggèrent d'utiliser la complétude plutôt que la taille de l'échantillon, car la richesse spécifique attendue, à complétude égale, satisfait un principe de réplication et une propriété de doublement qui ne sont pas respectés dans le cas d'échantillon de taille égale. La taille de l'échantillon doit cependant être suffisamment grande pour obtenir des estimations fiables de la complétude de l'échantillon et des diversités raréfiées et extrapolées, ce qui n'est pas forcément le cas dans les petites parcelles.

Les diversités qu'elles soient estimées à partir des occurrences distribuées à l'échelle de la Calédonie (diversité gamma, Birnbaum et *al.*, 2015) ou depuis les communautés des parcelles (diversité alpha et gamma, Chao & Jost 2012 ; Ibanez *et al.* 2016b) au travers de processus de raréfactions révèlent tous une réduction de la diversité aux plus hautes altitudes.

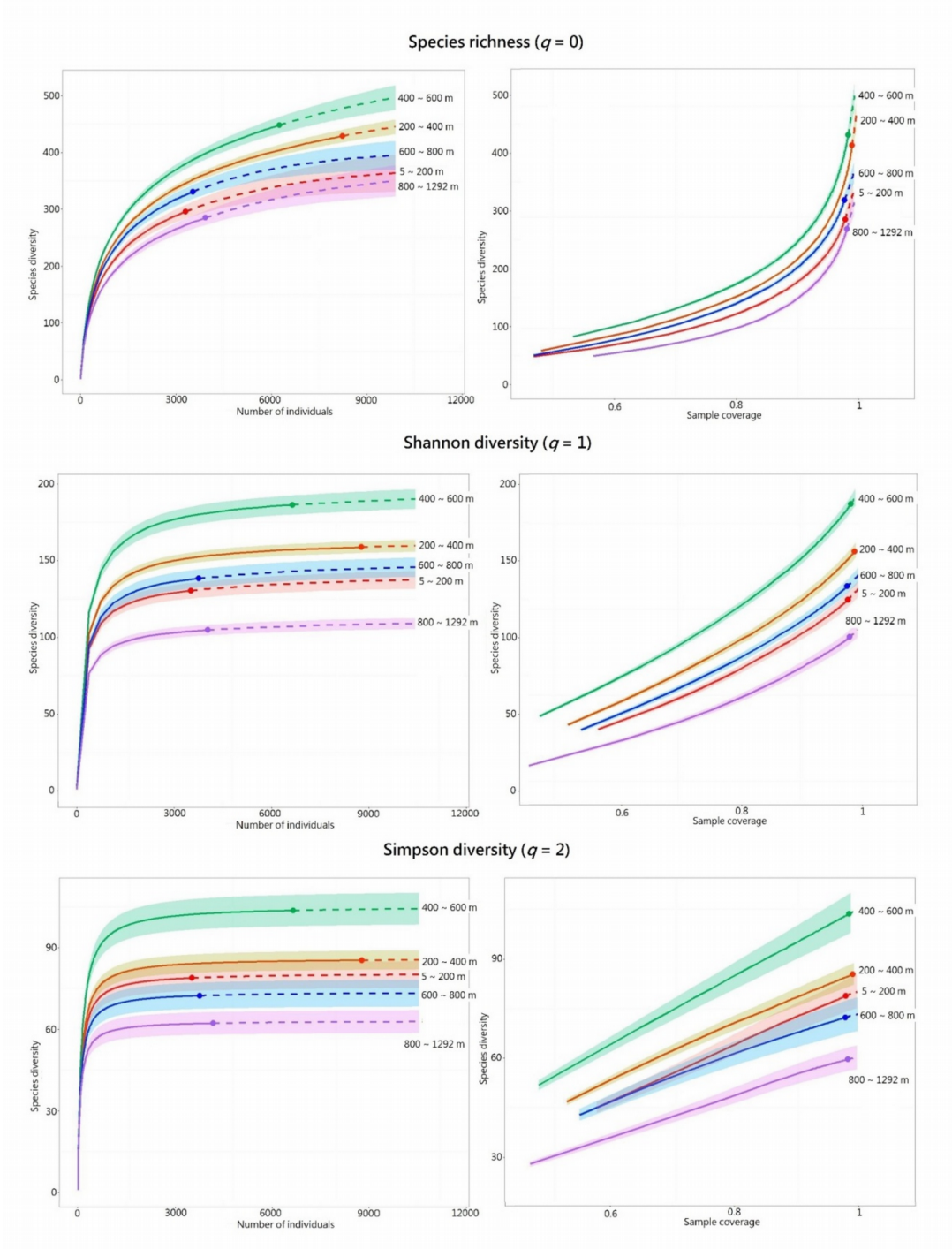


Figure 18 : Courbes de raréfaction et extrapolation des diversités (*Hill number*, diversité alpha, Shannon, Simpson en fonction de la valeur de q) basées soit sur la taille de l'échantillon (à gauche, *sample-size*) soit sur la complétude du jeu de données (à droite, *sample-coverage*) pour 201 parcelles de 0,04 ha du réseau NC-PIPPN regroupées en 5 classes d'altitude (Chao et al. 2016). La partie observée est en ligne continue, la partie extrapolée en pointillés

## D) Conclusions et perspectives

Mes recherches convergent vers un objectif principal, celui de proposer des outils et des métriques permettant aux gestionnaires de mieux prendre en compte la diversité et la dynamique des forêts tropicales dans les mesures de conservation. Je ne suis pas un écologue théoricien. Je m'appuie sur les théories de l'écologie des communautés, comme sur des outils qui me permettent de mieux évaluer les patrons spatiaux de la diversité et leur comparaison en considérant des effets et des interactions complexes.

Au travers de mes travaux, je constate que les données acquises depuis le sol restent encore bien insuffisantes pour appréhender cette diversité malgré le travail séculaire réalisé par les botanistes de terrain. Dans l'état actuel, il semble toujours illusoire d'obtenir une réalité absolue de la distribution des plantes. Dans ce contexte, les extrapolations statistiques/probabilistes restent les méthodes les plus appropriées pour étudier l'organisation des communautés. Cette chaîne acquisition/analyse des données progresse à grands pas, notamment grâce à l'évolution exponentielle de la puissance des calculateurs et la capacité de stockage des serveurs de base de données. Dans cette courbe de progression, la théorie neutre proposée par Hubbell n'est pas neutre ! Elle a sans aucun doute apporté un élan majeur dans le développement méthodologique et analytique mais également dans notre conception théorique de l'organisation des communautés végétales. Au début de mes activités, l'écologie reposait davantage, voire exclusivement, sur une vision déterministe dont le hasard ne reflétait que le niveau de notre méconnaissance. Les plantes étaient présentes en un lieu parce que les conditions de l'environnement étaient propices. Aujourd'hui, les processus stochastiques de survie/migration des individus me semblent très pragmatiques. Ils confortent mes observations de terrain, en y incluant celles réalisées dans mon jardin. Sans pouvoir le démontrer, j'ai la sensation que le déterminisme seul conduirait à une impasse évolutive et au déclin des communautés remplacées par des peuplements mono-dominés par des espèces toujours plus compétitives. Le *Miconia* serait peut-être la seule espèce d'arbre des forêts tropicales et ces espèces que l'on considère comme rares n'auraient aucune chance de survie. Tout cela reste prospectif ! Mais l'introduction des processus stochastiques met certainement de « l'ordre » dans notre perception des communautés.

Pourtant on peut se demander ce qu'apporte l'enrichissement floristique dans le fonctionnement des forêts tropicales ? Une forêt ne semble pas plus fonctionnelle lorsque le nombre des espèces augmente. Les formations mono-dominées par *Codia mackeana*, espèce endémique de la Nouvelle-Calédonie, constituent un stade très dynamique qui non seulement ne s'oppose pas mais surtout favorise l'enrichissement floristique. C'est en quelque sorte une facilitation écologique qui met en jeu deux communautés végétales qui se succèdent. A l'opposé, les forêts de Tahiti envahies par *Miconia calvescens*, une espèce introduite, perdent de leur diversité au cours du temps. Il s'agit là d'une exclusion écologique qui met en jeu plusieurs générations de la même espèce qui se succèdent dans le temps et qui concourent à l'épuisement de la diversité. La clef de cette stratégie tient dans le fait que les plantules du *Miconia* germent dans leur propre sous-bois et que les jeunes arbres s'y développent jusqu'à la canopée sans dépendre des perturbations. La survie des individus est très élevée et ne décroît pas avec le temps. Les forêts de Tahiti s'appauvrissent en espèces et s'enrichissent de nouveaux individus selon un rythme effréné. Elles sont aujourd'hui dix fois plus denses qu'elles ne l'étaient originellement tandis que leur richesse tend vers 1.

La composition d'une communauté résulte d'une combinaison entre le taux de migration des espèces et la survie des individus. Ces deux paramètres s'expriment sous la forme de probabilité. La probabilité qu'une nouvelle espèce s'installe dans une forêt mono-dominée par le *Miconia*, est faible et décroît avec le temps. Dans une forêt mixte, cette diversité devrait croître avec le temps (Loreau 2000). En Nouvelle-Calédonie, nos travaux montrent que les forêts présentent une densité d'arbres plutôt élevée (env. 1200 individus/ha), une diversité bêta élevée (60 % de dissimilarité entre les parcelles de 1 ha) et une diversité alpha plutôt faible (env. 100 espèces/ha) et surtout étonnamment stable (95 ± 9 espèces/ha ou 92 ± 10 espèces/1000 individus). Alors qu'il existe environ 1000 espèces d'arbres dans le pool régional, pour quelles raisons la richesse de ces parcelles sature-t-elle aux environs d'1/10ème du pool régional d'espèces ? Cela signifie-t-il que la probabilité moyenne de migration d'une espèce est 10 fois plus faible que celle de survie dans sa propre communauté ? Cette probabilité moyenne n'existe pas ! Comme pour les occurrences, la distribution des abondances n'est pas équilibrée. Si à l'échelle de la Calédonie, moins de 18 % des espèces couvrent plus de 50 % des occurrences, cette tendance se renforce à l'échelle des communautés avec seulement 7 % des espèces qui couvrent plus de 50 % des individus référencés dans les parcelles de 1 ha. L'hyper-dominance est donc une règle des forêts Calédoniennes, à l'échelle de la distribution géographique comme à celle de la communauté. Les fréquences régionales étant différentes, chacune de ces espèces « rares » présente donc de faible probabilité de migration (*ecological drift*) ce qui concoure à l'augmentation de la diversité bêta .

Par ailleurs, si on pose l'hypothèse que la fréquence des grands arbres dans une communauté est un proxy du temps passé sans perturbations majeures, la diversité devrait être corrélée à la densité des grands arbres. Hors, si la densité des grands arbres (DBH ≥ 40 cm) est positivement corrélée au coefficient de variation des diamètres, à l'aire basale, à la hauteur et à la stratification, elle est en revanche négativement corrélée à la densité totale et à la diversité alpha (Blanchard 2016). La diversité décroît du fait d'une réduction de la densité totale et d'une augmentation concomitante de l'abondance locale. En l'absence de perturbations, la communauté tend ainsi vers une diminution du ratio diversité/densité. Ce ratio augmente avec des perturbations de tailles modérées (i.e., hypothèse de la perturbation intermédiaire) alors qu'il diminue lorsqu'elles sont plus vastes du fait de l'augmentation massif du nombre d'individus pour un nombre réduit d'espèces (i.e., hypothèse de la succession écologique). La densité explique ainsi 40% de la diversité des arbres des forêts de la Nouvelle-Calédonie. La diversité totale, la densité et la fréquence des grands arbres sont donc liées. Lorsque les grands arbres sont abondants, la densité décroît, la diversité diminue mais la probabilité augmente qu'il y ait une perturbation de taille modérée (chablis) qui augmentera ou stabilisera la diversité locale. La présence des grands arbres dans une communauté représente donc une signature pertinente pour identifier les zones à la fois riches et dynamiques.

La coexistence des angiospermes et des gymnospermes dans les forêts du Pacifique et plus particulièrement en Nouvelle-Calédonie révèle un schéma qui illustre ce modèle. Selon Enright *et al.* (1999), le maintien des Araucariacées du Pacifique est très dépendant de la fréquence des cyclones, très courants entre le Vanuatu et la Nouvelle-Calédonie (Menkes *et al.* 2012)[1]. Ces gymnospermes seraient en fait des espèces pionnières à très longue durée de vie (> 2000 ans) dont le cycle s'apparente à celui que nous avons démontré pour le

1 Environ 30 cyclones ont été enregistrés en Nouvelle-Calédonie sur la période 1975-2014 selon Météo France et à l'instant où j'écris ces lignes le cyclone COOK est en train de traverser la Grande-Terre d'Est en Ouest)

*Codia mackeana*. Après le passage d'un cyclone, elles s'installent massivement du fait de leur caractère héliophile. Elles constituent d'abord un peuplement forestier dense, hyper- voir mono-dominé (augmentation du nombre des individus) qui facilite, dans un second temps, l'enrichissement floristique (augmentation du nombre des espèces). A l'instar du *Codia*, et à l'inverse du *Miconia*, cette formation mono-dominée ne dure qu'une seule (longue) génération du fait de la faible tolérance de ces gymnospermes aux conditions du sous-bois. Sans une perturbation régulière (i.e., période maximale de 2000 ans), la coexistence entre les angiospermes et les gymnospermes serait peu probable.

Toutefois et comme le dit Einstein, tout est une question de relativité ! Ce modèle d'enrichissement floristique selon cette dynamique temporelle fonctionne parfaitement bien tant que la dynamique spatiale est nulle. Cependant étant donné que ce modèle repose sur la probabilité de migration, elle-même dépendante de la distance de migration, l'enrichissement floristique est également une question de distance. A courte distance, l'efficacité de cette migration ne fait aucun doute. A partir de seulement quelques pieds plantés dans le jardin botanique de Papéari (Tahiti), il a suffit de 50 ans pour que le *Miconia* migre de proche en proche et transforme les forêts tahitiennes en forêts mono-dominées. Dans le même ordre d'idée, une seule génération est nécessaire pour transformer une formation mono-dominée par le *Codia* en une forêt mixte. Plus généralement, les forêts gagnent sur les savanes à niaoulis, sur les formations à *Gymnostoma* (para-forestier) ou plus généralement sur les formations arborées secondaires dès lors qu'elles se situent à proximité et que les perturbations cessent. La dynamique de migration de proche en proche est un processus qui semble extrêmement rapide et efficace. En revanche, il est bien plus complexe d'évaluer sont efficacité à plus grande distance. Cependant, je constate généralement que ces mêmes formations secondaires restent pauvres en espèces dès lors qu'elles sont dans des environnements fragmentés et éloignées d'une forêt mixte. C'est le cas flagrant en Nouvelle-Calédonie des forêts de Gaïac (*Acacia spirorbis*) parfois plantées dans les espaces miniers très éloignés des réservoirs forestiers et qui semblent ne jamais s'enrichir. L'efficacité de la migration décroît avec la distance d'une manière très certainement non linéaire, et ces formations mono-spécifiques isolées bénéficient d'une probabilité d'enrichissement faible voire nulle.

Aujourd'hui, les multiples ruptures créées dans les continuums forestiers par les pressions d'origine anthropique constituent autant de freins à cette migration. Par ailleurs, la périodicité entre deux perturbations est devenue aujourd'hui plus courte que le temps nécessaire pour qu'une forêt s'installe et accumule des grands arbres. Avec l'intensification et la récurrence des perturbations, notamment anthropiques, les forêts sont maintenues dans un état de début de succession, un état toujours jeune (« *ever young forests* ») défini par une faible diversité, une densité élevée de petits arbres et peu (ou pas) de grands arbres. De plus, le morcellement actuel des ensembles forestiers provoque une augmentation relative de la superficie des lisières dans lesquels les grands arbres sont exclus du fait d'une instabilité mécanique accrue. Laurance *et al.* (2000) montrent que la mortalité des grands arbres est disproportionnellement plus grande à proximité des lisières forestières (< 300 m depuis le bord). Dans le secteur du Grand Sud Calédonien (cf. plus haut projet Corifor), les îlots forestiers sont si petits qu'en appliquant une lisière de 300 m, l'intégralité de nos 52 îlots forestiers se retrouve sous l'influence de ces effets de lisière. A l'échelle de la planète, la fragmentation de la forêt a atteint une proportion telle que 70 % de la superficie forestière se trouve à moins de 1 km de la lisière des forêts (Haddad *et al.*

2015). Récemment, Brinck *et al.* (2017) ont calculé que 19 % de la superficie restante de la forêt tropicale se trouve à moins de 100 m de la bordure et que ces effets de bord représentent 31 % des émissions de carbone annuelles. La fréquence de ces grands arbres diminue donc partout sur la planète (Lindenmayer et al. 2012), et leur rareté est aujourd'hui comparée à celle des plus grands animaux (lions, éléphants, baleines) dont la taille ne préfigure pas d'une meilleure résistance à la récurrence des perturbations. Le déclin de ces géants est déjà bien enclenché en Nouvelle-Calédonie. En 1874, Sebert évoque les forêts du Sud comme une source de bois rentable du fait d'une densité de l'ordre de 15 grands kaoris (*Agathis lanceolata*, Araucariacées) d'un diamètre supérieur à 80 cm de diamètre à l'hectare. Aujourd'hui ce type de forêt est devenu exceptionnel. L'instabilité des milieux forestiers, et notamment les forêts sur substrats ultramafiques intensément impactées par l'exploitation nickélifère, rend la probabilité quasiment nulle qu'un jeune kaori puisse se déployer dans un cœur de forêt éloigné de plus de 300 m d'une lisière pendant 2000 futures années sans connaître une perturbation majeure. Néanmoins, cette hypothèse qui lie le temps à la fréquence des grands arbres repose sur des principes forts qui restent à démontrer. Il est encore difficile actuellement de prouver que les plus grands arbres sont également les plus vieux, même si cette relation ne fait aucun doute au sein d'une seule espèce. Reconstituer la structure des forêts en connaissant l'âge relatif de tous les arbres apporterait sans aucun doute une vision différente de la dynamique réelle de ces volumes forestiers. Cependant dans tous les cas, la fréquence de ces grands arbres est le témoin d'une structuration différente du peuplement qui peut se spatialiser à grande échelle. Cette fréquence des grands arbres rend les méthodes d'analyse de la structure de la canopée très prometteuses, non seulement pour évaluer la biomasse, mais pour estimer indirectement la richesse et la dynamique des forêts. De telles analyses, appliquées à des images de moyenne résolution, telles que les images disponibles sur google-earth, ont un pouvoir de détection, par exemple de la biomasse à partir du modèle FOTO (Ploton *et al.* 2012), très satisfaisant pour un coût très raisonnable. Cette méthode, qui s'applique à des images gratuites d'une faible résolution, devrait se renforcer pour permettre des évaluations à grandes échelles de la distribution diamétrique des arbres de la canopée en se basant sur l'allométrie stable que nous avons démontré, entre la superficie de la couronne et le diamètre d'un arbre.

## E) Projet de recherche

Mes futurs travaux s'inscrivent dans la suite des conclusions de ce mémoire. Cette perspective se réalise dans un contexte d'expatriation qui représente le cadre idéal pour mener des recherches en lien étroit avec les collectivités. La présentation ci-dessous concerne donc les projets à court terme, en cours ou en construction, en Nouvelle-Calédonie. Ce territoire constitue un laboratoire expérimental idéal pour étudier les patrons de diversité des arbres du fait de la conjonction entre isolement, richesse floristique, diversité des habitats et malheureusement intensité des pressions anthropiques. Mon projet de recherche continuera dans cet axe. Les modèles de distribution (e.g. occurrence, richesse, fragmentation, composition taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle, biomasse, pression anthropique) resteront au cœur de mes travaux. Les relations entre ces modèles seront davantage explorées pour mieux orienter la décision des gestionnaires sur la base des connaissances acquises.

Jusqu'à présent, les méthodes disponibles pour mesurer la diversité restent encore contraintes par la taille réduite des jeux de données au regard de l'étendue des territoires et des habitats. Même si l'extrapolation, incluant la modélisation des niches, montre une facette statistiquement robuste de la distribution potentielle des espèces, ces modèles sont directement affectés par le déséquilibre des jeux de données d'occurrences. Les espèces rares sont généralement surreprésentées dans les collections, les inventaires sont davantage centrés sur les substrats ultramafiques, les observations sont agrégées le long des voies d'accessibilité et les récoltes sont polarisées sur les forêts de hautes altitudes (≥ 1000 m) qui sont six fois plus inventoriées que le reste de la Grande-Terre au regard de leur superficie planaire. Pour renforcer la cohérence des modèles de distribution spécifique et ainsi mieux prédire les modèles de diversité, il sera important de rétablir l'équilibre des jeux de données, notamment dans les valeurs extrêmes, minimales et maximales, de chaque gradient environnemental. En théorie, cet équilibre de données devra prendre en compte, pour chaque taxon, sa répartition géographique (occurrences) et sa distribution démographique (populations). Se pose alors la question de la limite de l'échantillonnage et du bon équilibre entre la quantité et la distribution des données pour produire des modèles cohérents et robustes à l'échelle d'un territoire.

Dans cette perspective, si ces parcelles apportent des informations précieuses sur les communautés et les sous-populations, en revanche elles contribuent peu à la délimitation de l'aire de distribution des taxons. Les données d'occurrence et les points d'inventaires viennent en complément de ce données de parcelles pour affiner les aires de répartition des taxons. Ces données d'occurrences sont simples à acquérir; elles se basent sur deux paramètres : le nom du taxon et les coordonnées géographiques. Aujourd'hui de telles données peuvent être collectées très facilement notamment grâce aux GPS mais la taxonomie reste encore un obstacle majeur pour leur acquisition massive par des non érudits. Dans l'attente de systèmes d'identification automatiques robustes, telle que l'application mobile Pl@ntNet qui aide à l'identification des plantes à partir de photos, l'acquisition d'occurrences reste restreint aux amateurs confirmés. Il n'est donc pas envisageable de collecter des données sur toutes les espèces et les milieux tant la distinction demande parfois une expertise tenue. Pour ouvrir la collecte de données scientifiques aux citoyens non-professionnels, il est d'abord indispensable de définir des

schémas non-ambigus d'observation qui garantissent en retour une excellente précision (Schmeller *et al.* 2009). Certaines données peuvent ainsi s'avérer à la fois non ambiguës et très informatives. Par exemple, le tamanou (*Calophyllum caledonicum*) est une espèce très facile à reconnaître du fait notamment de son écorce atypique. Sa présence témoigne de la forêt et plus précisément de l'existence d'une ancienne trouée. Par ailleurs son abondance locale, calculée à l'échelle du réseau des placettes de 0,04 ha, est en partie corrélée à la diversité alpha (Ganivet 2015). Préciser l'aire de répartition des tamanou par une collecte massive de données d'occurrences pourrait permettre d'évaluer ou de mieux calibrer les modèles de prédictions (habitats, dynamique, ou encore richesse). Plusieurs indicateurs non-ambigus peuvent être définis par la communauté scientifique avant d'être inclus dans un schéma de collecte qui nécessite une expertise réduite en botanique ou en écologie. Nous avons tenté d'implémenter ce type d'inventaire rapide au travers d'un questionnaire en ligne disponible sur notre portail internet dont le niveau s'adapte à l'expertise du collecteur. D'un côté les botanistes ou les amateurs confirmés peuvent saisir la liste des espèces observées dans le milieu. De l'autre, les moins érudits peuvent accéder à une description plus sommaire de l'habitat forestier au travers d'un formulaire simplifié dont la robustesse des questions a été évaluée par un groupe d'amateurs (Husson 2015). L'opérateur décrit la forêt selon des critères structuraux simples (e.g. fermeture de la canopée, présence de gros arbres, de petits arbres, traces de perturbations,...) ou la présence de plantes/formes remarquables (e.g. niaoulis, banians, fougères, pandanus, palmiers, Araucaria, tamanous ou autres plantes faciles à reconnaître) qui sont autant d'indicateurs non-ambigus qui décrivent une image grossière mais non ambiguë de la végétation sur une superficie étendue. En moins d'un an, les inventaires collectés sur le site Niamoto représentent 32 inventaires rapides des habitats et 80 inventaires taxonomiques comptant pour 1131 occurrences de 354 espèces d'arbres. Je souhaite davantage développer ces schémas d'inventaires simplifiés en définissant des hypothèses scientifiques qui ne peuvent s'étudier que sur des superficie étendue. Par exemple, je soupçonne que la répartition géographique des fougères arborescentes ou des palmiers de canopée ainsi que leur abondance locale suggèrent un fonctionnement dynamique spécial de la forêt en lien avec la fréquence des grandes perturbations. Une cartographie assez grossière de la présence de ces groupes offrirait une vision différente de la dynamique à grande échelle.

## 1. Les forêts de basse altitude

Alors que les modèles de raréfaction stratifiés par tranches altitudinales prédisent une plus forte richesse dans les secteurs de basse altitude (400-500 m, (Chao *et al.* 2016 ; Ibanez *et al.* 2016b), nos inventaires se sont jusqu'à présent concentrés sur les forêts humides des substrats non-ultramafiques de moyenne altitude (500-1000 m). Le réseau des parcelles de 1 ha devra donc s'étendre pour couvrir ces substrats ultramafiques et d'une manière plus générale s'intensifier dans les forêts de basses altitudes et basses précipitations qui représentent deux espaces sous-échantillonnés de l'environnement (Birnbaum *et al.* 2015). Les forêts de basses altitudes (≤ 500 m) couvrent une superficie importante avec 80 % de la superficie planaire de la Grande-Terre et concentrent une forte urbanisation qui conduit à une intense fragmentation. Cette tranche altitudinale contient ainsi une diversité d'habitats potentiellement élevée et renforcé par un effet de foehn qui génère un gradient d'aridité marqué entre la côte Est plus arrosée et la côte Ouest plus sèche.

A une échelle globale, nous posons l'hypothèse que l'aridité de la côte Ouest génère une plus grande variabilité des conditions microclimatiques locales ce qui produit un panel d'habitats plus diversifié que sur la côte Est. De fait les environnements de la côte Ouest contiennent des formations arborées davantage contrastées qui incluent les forêts sèches, les forêts mésophiles mais également certaines zones de forêts humides logées dans les talwegs. Cette diversité d'habitats pourrait se traduire par une forte diversité gamma.

A une échelle locale, nous posons l'hypothèse qu'aux plus basses altitudes, la différence microclimatique entre le centre et la périphérie des talwegs est maximale. En d'autres termes, nous suggérons que chaque talweg de basse altitude peut potentiellement contenir un gradient de végétation depuis les forêts humides au centre jusqu'aux forêts sèches et/ou mésophiles en périphérie. Cette variabilité locale pourrait se traduire par une diversité bêta plus importante.

La thèse "*Contribution des forêts de basses altitudes à la biodiversité de la Nouvelle-Calédonie"* (Grégoire Blanchard, 2016-2019, Université de Montpellier/Amap, ED-GAIA) vise à évaluer ces hypothèses en modélisant la distribution des arbres et la diversité dans la tranche altitudinale inférieure à 500 m, au travers d'un échantillonnage stratifié selon ces deux échelles. L'objectif majeur de cette thèse est de définir les patrons de distribution des espèces et des diversités le long d'un continuum géographique qui relie la forêt sèche à la forêt humide. Il s'agira de vérifier, d'un point de vue statistique, si ce continuum géographique se traduit i) par un continuum forestier dont la fragmentation spatiale actuelle masque les connections ou ii) par des ruptures nettes entre ces types de forêts. L'approche utilisée repose sur la même méthode que celle utilisée dans le projet Corifor. Elle consiste en une dispersion de points d'inventaires, dont le rayon est de 11,3 m (env. 400 $m^2$) dans lesquels tous les arbres de DBH ≥ 10 cm. En parallèle, elle s'appuie fortement sur la mesure de traits fonctionnels (densité de bois et SLA, *surface leaf area*) qui sont des proxys présentant un bon compromis entre la faisabilité des mesures dans un contexte forestier et la valeur de leur interprétation dans le contexte de gradients environnementaux (e.g. altitude, saisonnalité, pluviométrie, fragmentation).

## 2. Les groupes fonctionnels et la phylogénie

La coexistence des espèces au sein d'une communauté pose la question centrale du rôle des espèces dans le fonctionnement des forêts. En Nouvelle-Calédonie, la forte diversité bêta qui reflète une variabilité de la composition floristique de proche en proche ne se traduit pas par une variabilité de la structure ou de la richesse alpha. L'architecture de la forêt reste semblable, délimitée par un volume dans lequel la coexistence d'une centaine d'espèce d'arbres est permise. C'est ainsi que la parcelle de l'Aoupinié située à 900 m d'altitude est la plus dense avec 1605 arbres. Comme les autres, elle est construite autour d'un nombre réduit d'espèces (8) qui constituent plus de 50% de l'effectif et par une majorité d'espèces rares (82) qui constituent l'autre moitié des individus. L'espèce la plus abondante de cette communauté est cependant une espèce micro-endémique, *Acropogon aoupiniensis* (Mavaceae), ce qui renforce l'idée que la nature taxonomique des espèces exerce peu d'influence sur la structuration de la forêt. Plusieurs espèces peuvent jouent le même rôle et peuvent localement devenir hyper-abondantes. Ce phénomène d'hyper-dominance de quelques taxons (ou oligarchie) a été reporté dans différentes régions et notamment aux Fidji (Keppel *et al.* 2011) ou en Amazonie (ter Steege *et al.* 2013). Cette hyper-dominance reflète une faible hétérogénéité environnementale (Pitman *et al.* 2001) ou une hyper-tolérance aux

gradients environnementaux (Birnbaum *et al.* 2015a). Cependant, elle ne présage pas d'une moindre utilité des nombreuses espèces rares qui constituent un important catalogue de fonctions indispensables pour les écosystèmes (Mouillot *et al.* 2013; Jain *et al.* 2014; Leitão *et al.* 2016). Globalement, la diversité des fonctions semble très explicative de la coexistence d'espèces au sein des communautés et s'avère pertinente pour détecter l'impact des filtres environnementaux sur la diversité.

Nous avons ainsi exploré l'approche fonctionnelle au travers de l'évolution de la densité de bois des arbres et des peuplements le long d'un gradient de pluviométrie qui s'étend de 1084 mm à 2993 mm et qui coupe les forêts dites sclérophylles, mésophiles et humides (Ibanez *et al.* 2016a). La densité de bois a été échantillonnée sur 1580 arbres appartenant à 175 espèces sélectionnées dans 9 sites différents répartis le long d'un gradient de pluviométrie. Nos résultats montrent que les communautés sont composées d'espèces dont la densité de bois moyenne est plus élevée dans les milieux arides. Néanmoins, cette corrélation n'est pas linéaire. Seules les communautés situées dans les extrêmes du gradient d'aridité (< 1500 mm) présentent une densité de bois moyenne plus élevée qui dévie significativement d'un modèle aléatoire. Par ailleurs, la taxonomie explique environ 84 % de la densité de bois et la variance est encore bien conservée au niveau du genre (63%). Appuyée à la phylogénie, cette étude montre que dans la sous-classe des Superrosidae, les Myrtales et les Sapindales contiennent des genres présentant une densité de bois élevée (> 0,7 g.cm$^3$) et une distribution majoritaire dans les environnements arides. A l'inverse, dans la sous-classe des Superasteridae, le clade regroupant les Apiales, les Escalloniales et les Paracryphiales contiennent des genres ayant plutôt des densités de bois faibles (< 0,5 g.cm$^3$) et une distribution minoritaire dans les milieux arides. Cette densité de bois représente un proxy dont les valeurs élevées pourraient refléter les adaptations anatomiques déployées pour augmenter la résistance à la sécheresse (Sperry *et al.* 2002; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Néanmoins, il est difficile de conclure en l'existence d'un véritable filtre environnemental qui agit de manière exclusive sur la densité de bois étant donné que plusieurs taxons à faible densité (< 0,5 g.cm$^3$) se retrouvent également dans ces forêts arides. D'autres processus que la densification du bois interviennent pour contrer l'effet de l'aridité. Le renforcement des recherches sur les traits fonctionnels en lien avec les paramètres de l'environnement constitue un axe de ma stratégie de recherche dans le but de mieux identifier les processus écologiques qui façonnent les forêts.

Cet objectif exige de renforcer le catalogue des traits fonctionnels de chaque espèce d'arbres. Les parcelles fournissent déjà une collection de données, individu-centrée, qui constitue une base unique de traits fonctionnels (e.g. hauteur, DBH, phénologie, densité de bois) exploitable à l'échelle de la communauté, des espèces et des individus (e.g. abondance moyenne, distribution diamétrique, distribution par strate, distribution spatiale, répartition par substrats, intervalles d'altitude et de pluviométrie). En complément de cette approche individu-centré, la complétude du jeu de données sur les traits fonctionnels devra se baser sur une approche espèce-centrée. Elle devra également inclure une phylogénie plus robuste pour évaluer le conservatisme de certains traits.

L'utilisation de ces traits fonctionnels dans les modèles de distribution (SDM et S-SDM) offre en parallèle une voie prometteuse pour projeter dans l'espace géographique de poids de l'environnement sur la distribution des espèces d'arbres.

## 3. S'engager dans l'aide à la décision

Un des objectifs majeurs des prochaines années sera de m'engager davantage dans l'aide à la décision en développant de nouvelles passerelles informatiques entre la science et l'expertise. Des données simples, des analyses complexes et une diffusion publique correspond bien à l'état d'esprit dans lequel j'ai monté le projet Cogefor. Ce projet a pour double vocation i) de mettre à disposition d'un large public, des analyses à grandes échelles basées sur une collection étendue de données et des métriques scientifiques spatialisées et ii) offrir un espace d'aide à la décision basée sur le croisement entre données ponctuelles et géographiques reflétant l'état le plus complet des connaissances (et des lacunes).

Cette stratégie résulte des nombreuses sollicitations émises par les gestionnaires soucieux de bâtir un cadre décisionnel rationnel de la conservation basé sur des métriques scientifiques en y incluant la marge d'erreur. Le challenge scientifique réside dans notre capacité à produire des indicateurs qui soient à la fois fiables et interprétables en matière de décision vis-à-vis de la protection des forêts. Cet engagement dans l'aide à la décision débute avec le démarrage d'une thèse en octobre 2017 intitulée "*Modélisation spatiale des écosystèmes et résolution du problème de sélection de réserve : Une approche globale et flexible*". Ce sujet de thèse déposé à l'université de Montpellier (ED-GAIA) implique l'UMR-AMAP (Montpellier et Nouméa) et le laboratoire numérique de Nantes dans une étude pluridisciplinaire qui associe les mathématiques, l'informatique et l'écologie dans le but de déployer des algorithmes d'aide à la décision dans le cadre mathématique de la sélection de réserve. Elle s'effectuera en étroite relation avec le Service Conservation Impact et Environnement de la province Nord.

Le problème de sélection de réserve est un problème spatial de décision et d'optimisation NP-Complet qui a été formalisé plusieurs fois dans littérature scientifique (e.g. Billionnet 2012, 2016; Bordewich et al. 2008; Jafari & Hearne 2013). Ce problème consiste à sélectionner des zones à haute valeur écologique tout en respectant des contraintes économiques, sociales et spatiales. Le problème de sélection de réserve offre une perspective méthodologique intéressante pour aborder les enjeux scientifiques de la planification stratégique de la conservation. En effet, la plupart des questions de conservation posées par les gestionnaires peuvent se ramener au problème de sélection de réserve. En revanche, la quantité et la diversité de ces questions impliquent de disposer d'un degré important de flexibilité dans l'expression du problème. De plus, la possibilité de déclarer des contraintes non-linéaires est une condition nécessaire pour représenter avec plus de finesse les contraintes telle qu'exprimées par les gestionnaires. Or, les méthodes existantes et notamment celles qui ont été implémentées et distribuées sous une forme logicielle (e.g. ConsNet, Marxan, Zonation) offrent peu de flexibilité dans l'expression du problème et ne permettent pas la déclaration de contraintes additionnelles (linéaire ou non-linéaires).

L'objectif de cette thèse sera de repousser ces limites à travers deux axes d'études complémentaires :

1. Proposer une nouvelle approche pour modéliser le problème de sélection de réserve. Cette approche devra favoriser la flexibilité dans l'expression d'un problème, l'intégration de contraintes non-linéaires et la prise en compte du caractère multidimensionnel du problème de sélection de réserve.
2. Proposer une méthode de résolution efficace et adaptée à l'approche qui sera retenue dans le premier axe.

La théorie des graphes sera la première hypothèse étudiée dans l'axe 1 de l'étude. Si cette hypothèse est validée, la programmation par contrainte sera étudiée comme première hypothèse dans l'axe 2.

Ce projet de thèse a pour ambition d'apporter une expertise nouvelle en matière d'aide à la décision pour la conservation des écosystèmes. Les méthodes développées viendront enrichir le panel d'outils dont dispose la communauté scientifique pour appuyer les collectivités, gouvernements, associations ou entreprises dans la planification des stratégies de conservation de la biodiversité. Elles seront également intégrées dans le portail Niamoto qui prendra alors une véritable dimension de système d'information environnemental et décisionnel.

## 4. Promouvoir un observatoire insulaire

La mise en place de parcelles de 1 ha en Nouvelle-Calédonie a permis de nombreuses avancées sur le plan scientifique en éliminant notamment les effets d'auto-corrélations. Ces parcelles offrent également une avancée fondamentale sur le plan collaboratif en permettant d'inclure nos données dans les réseaux internationaux, régionaux et locaux d'évaluation de la diversité des forêts. C'est ainsi que les forêts de la Nouvelle-Calédonie sont globalement plus basses et plus denses que les forêts continentales alors que la biomasse reste du même ordre (Blanchard 2016). Par ailleurs, si la densité d'espèces (i.e. nombre de Hill) et la densité des taxons "reliques" (i.e. gymnospermes et angiospermes basales) ne diffèrent pas de celles observées dans les parcelles de la sous-région (i.e. Australie, Fidji, îles Salomon et la Papouasie Nouvelle-Guinée), la densité des individus, l'endémisme et la fréquence des fougères arborescentes sont de véritables singularités des forêts calédoniennes (Ibanez *et al.* 2017b). La plus forte densité de tiges résulte en grande partie de cette abondance élevée des fougères arborescentes. De plus, alors que la dissimilarité floristique sur l'ensemble de la région croît avec la distance géographique, cette relation n'est pas soutenue en Nouvelle-Calédonie.

La comparaison insulaire à grande échelle est plus complexe du fait de la rareté des parcelles de 1 ha en milieu insulaire tropical. En préparation, nous évaluons une comparaison effectuée à grande échelle, de la densité d'espèces (= nombre de Hill), dans un ensemble de 113 inventaires, répartis dans 38 îles et 17 archipels distribués depuis l'océan Indien jusqu'à l'océan Pacifique. Les premières analyses mettent en avant une part très importante des paramètres climatiques (température, pluviométrie) et géographiques (aire, distance au continent) propre à chaque île et à chaque archipel dans la prédiction de la diversité. La diversité maximale est ainsi expliquée en premier lieu par l'aire de l'île, ce qui replace la question centrale de la saturation de la diversité floristique observée dans les parcelles de 1 ha dans un contexte géographique borné par une relation aire-diversité.

Parce que les îles représentent un laboratoire exceptionnel au regard des questions qui lient diversité et environnement dans un contexte géographique limité (Kreft *et al.* 2008), je chercherai à étendre les travaux menés en Nouvelle-Calédonie aux autres îles tropicales de la sous-région. L'objectif est de s'appuyer sur le modèle néo-calédonien pour renforcer la collaboration avec les îles voisines (Vanuatu, Fiji et Salomon notamment) afin de converger sur une approche régionale de la diversité. Ces perspectives reposent sur des relations avec le Vanuatu déjà construites au travers des projets Vanuaflora et Formaflora entrepris en collaboration avec le département des forêts du ministère de l'agriculture et des projets en cours (projet Vabida, fond Gbif). Elles associent également G. Keppel (University of South

Australia, Adelaide), coordinateur du réseau PABITRA (Pacific-Asia BIodiversity TRAnsect) avec lequel nous avons déposé un projet pour nous permettre de coordonner deux étudiants sur des analyse de fragmentation

Mon projet de recherche s'inscrit dans la stratégie Européenne de mise en réseau et de recherche pour la conservation de la biodiversité dans les territoires d'outre-mer et l'aide au développement durable (à travers par exemple les initiatives Net-Biome, BEST ou BiodivERsA) mais aussi plus largement dans la dynamique globale de mise en réseau de la recherche autour de l'évolution, l'écologie et la conservation de la biodiversité dans les îles. Dans cette perspective et à une plus large échelle, ce projet a pour vocation de s'intégrer dans la dynamique de mise en réseaux des territoires insulaires et notamment des territoires d'outre-mer français qui comptent pour quatre des huit points chauds tropicaux insulaires :

- la Réunion et Mayotte (point chaud de "Madagascar et îles de l'Océan Indien")
- la Guadeloupe et la Martinique (point chaud de "îles des Caraïbe")
- la Polynésie Française et Wallis et Futuna (point chaud de "Polynésie et Micronésie")
- la Nouvelle-Calédonie qui constitue un point chaud à elle seule

## F) Références :


Adler P.B. (2004) Neutral models fail to reproduce observed species-area and species-time relationships in kansas grasslands. *Ecology*, 85, 1265-1272

Adler P.B., HilleRisLambers J. & Levine J.M. (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10, 95-104

Akitsu T., Nasahara K.N., Hirose Y., Ijima O. & Kume A. (2017) Quantum sensors for accurate and stable long-term photosynthetically active radiation observations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 237, 171-183

Alados I., Foyo-Moreno I. & Alados-Arboledas L. (1996) Photosynthetically active radiation : measurements and modelling. *Agricultural and Forest Meteorology*, 78, 121-131

Alonso D., Etienne R.S. & McKane A.J. (2006) The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 451-457

Arellano G., Loza M.I., Tello J.S.n. & Macia M.J. (2015) Commonness and rarity determinants of woody plants in different types of tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 24, 1073-1087

Ashcroft M.B. & Gollan J.R. (2012) Fine-resolution (25 m) topoclimatic grids of near-surface (5 cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 x 300 km) and diverse region. *International Journal of Climatology*, 32, 2134-2148

Asner G.P. (1998) Biophysical and Biochemical Sources of Variability in Canopy Reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 64, 234-253

Asner G.P. (2015) Organismic Remote Sensing for Tropical Forest Ecology and Conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 100, 127-140

Asner G.P. & Martin R.E. (2008) Spectral and chemical analysis of tropical forests : Scaling from leaf to canopy levels. *Remote Sensing of Environment*, 112, 3958-3970

Asner G.P., Martin R.E. & Suhaili A.B. (2012) Sources of Canopy Chemical and Spectral Diversity in Lowland Bornean Forest. *Ecosystems*, 15, 504-517

Asner G.P., Martin R.E., Carranza-Jiménez L., Sinca F., Tupayachi R., Anderson C.B. & Martinez P. (2014) Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytologist*, 204, 127-139

Aubréville A., Leroy J.-F., MacKee H. & Morat P. (1967-present) *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Bacaro G., Rocchini D., Diekmann M., Gasparini P., Gioria M., Maccherini S., Marcantonio M., Tordoni E., Amici V., Landi S., Torri D., Castello M., Altobelli A. & Chiarucci A. (2015) Shape matters in sampling plant diversity : Evidence from the field. *Ecological Complexity*, 24, 37-45

Bar-Massada A. (2015) Complex relationships between species niches and environmental heterogeneity affect species co-occurrence patterns in modelled and real communities. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 282

Beeravolu C.R., Couteron P., Pélissier R. & Munoz F. (2009) Studying ecological communities from a neutral standpoint : A review of models' structure and parameter estimation. *Ecological Modelling*, 220, 2603-2610

Bell A.D. (2000) The distribution of abundance in neutral communities. *American naturalist*, 155, 606-617

Bell G. (2001) Neutral Macroecology. *Science*, 293, 2413-2418

Bell G., Lechowicz M.J. & Waterway M.J. (2006) The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities. *Ecology*, 87, 1378-1386

Billionnet A. (2012) Designing an optimal connected nature reserve. *Applied Mathematical Modelling*, 36, 2213-2223

Billionnet A. (2016) Designing Connected and Compact Nature Reserves. *Environmental Modeling & Assessment*, 21, 211-219

Birnbaum P. (1990) Exigences et tolérances de *Miconia calvescens* à Tahiti. De la population à l'individu. *Multigrade*, p. 66. ORSTOM, Tahiti (Polynésie française)

Birnbaum P. (1991) Comment une plante introduite se transforme-t-elle en une plante envahissante ? - Le cas de *Miconia calvescens* à Tahiti (Polynésie Française). *D.E.A.*, p. 64, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier (France)

Birnbaum P. (1995) Histoire de l'invasion d'une plante introduite, *Miconia calvescens*, dans une île polynésienne, Tahiti. *J. Agric. Trad. et de Bota. Appl.*, 26, 283-295

Birnbaum P. (2001) Canopy Surface topography in a french Guiana forest and the folded forest theory. *Plant Ecology*, 153, 293-300

Birnbaum P. (2012) *Biodiversité au Sahel. Les forêts du Mali*. Editions Quae edn.

Birnbaum P. & Florence J. (2005) Validation d'*Acridocarpus monodii* Arènes & Jaeger ex Birnbaum & J.Florence, sp. nov. (Malpighiaceae). Notes sur sa biologie. *Adansonia, série 3*, 27, 235-241

Birnbaum P., Granjon L., Blanc P., Chevallier M.-H., Cosson J.-F., Duplantier J.-M., Duvall C., Fahr J., Florence J., Forget P.-M., Gautier D., Gazull L., Trébuchon J.-F., Lecompte E. & Niagaté B. (2010) Forêts de failles et forêts galeries au sud du Mali : deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne. In : *Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux* (eds. Nivet C, Mc Key D & Legris C), pp. 165-177. GIP Ecofor-MEEDDM, Paris

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*, plv075

Birnbaum P., Ibanez T., Pouteau R., Vandrot H., Hequet V., Blanchard E. & Jaffré T. (2015a) Environmental correlates for tree occurrences, species distribution and richness on a high-elevation tropical island. *AoB Plants*, plv075

Birnbaum P., Ibanez T., Vandrot H., Blanchard E., Hequet V., Chambrey C. & Pouteau R. (2015b) *Les forêts humides de la province Nord, Nouvelle-Calédonie. Synthèse des travaux de recherche 2012-2015*. Editions IAC, Nouméa.

Birnbaum P., Mangeas M., Maggia L., Ibanez T., Despinoy M., Marmey P., Hequet V., Gomez C., Bideau G., Chambrey C., Vandrot H. & Blanchard E. (2016) Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages fragmentés sur sols ultramafiques. In,CNRT "Nickel et son environnement", Nouméa, 88 p.

Blanchard E. (2016) Diversité structurale des forêts denses humides de la province Nord de Nouvelle-Calédonie : de l'arbre au paysage. Thèse de Doctorat, *Spécialité : Écologie, Evolution, Ressources, Génétique, Paléobiologie*. Université de Montpellier, Montpellier

Blanchard E., Birnbaum P., Ibanez T., Boutreux T., Antin C., Ploton P., Vincent G., Pouteau R., Vandrot H., Hequet V., Barbier N., Droissart V., Sonké B., Texier N., Kamdem N.G., Zebaze D., Libalah M. & Couteron P. (2016) Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas. *Trees*, 1-16

Bonan G. (2002) *Ecological Climatology*. Cambridge University Press.

Bordewich M., Rodrigo A.G. & Semple C. (2008) Selecting Taxa to Save or Sequence : Desirable Criteria and a Greedy Solution. *Systematic Biology*, 57, 825-834

Bormann F.H. (1953) The Statistical Efficiency of Sample Plot Size and Shape in Forest Ecology. *Ecology*, 34, 474-487

Boutreux T. (2014) *Estimation de la structure diamétrique des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie par la relation allométrique tronc-couronne.* Mémoire Master 1, Biodiversité Végétale Tropicale, Université des Sciences et Techniques Montpellier 2, 16p

Bradley B.A. (2016) Predicting abundance with presence-only models. *Landscape Ecology*, 31, 19-30

Brinck K., Fischer R., Groeneveld J.r., Lehmann S., Dantas De Paula M., Pütz S., Sexton J.O., Song D. & Huth A. (2017) High resolution analysis of tropical forest fragmentation and its impact on the global carbon cycle. Nature Communications, 8, 14855

Brown J.H. (2001) Toward a general theory of biodiversity. *Evolution*, 55, 2137-2138

Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M. & West G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789

Carlyle-Moses D.E. & Gash J.H.C. (2011) Rainfall Interception Loss by Forest Canopies. In : *Forest Hydrology and Biogeochemistry : Synthesis of Past Research and Future Directions* (eds. Levia DF, Carlyle-Moses D & Tanaka T), pp. 407-423. Springer Netherlands, Dordrecht

Carpenter R.J., Read J. & Jaffré T. (2003) Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 351-365

Chao A. & Jost L. (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation : standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533-2547

Chao A., Chiu C.-H. & Jost L. (2016) Statistical challenges of evaluating diversity patterns across environmental gradients in mega-diverse communities. *Journal of Vegetation Science*, 27, 437-438

Chao A., Gotelli N.J., Hsieh T.C., Sander E.L., Ma K.H., Colwell R.K. & Ellison A.M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers : a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45-67

Chase J.M. (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25, 319-322

Chase J.M. & Leibold M.A. (2003) *Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

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

Chave J. (2013) The problem of pattern and scale in ecology : what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, 16, 4-16

Chave J. & Leigh E.G., Jr. (2002) A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theor Popul Biol.*, 62, 153-68.

Chave J., Muller-Landau H.C. & Levin S.A. (2002) Comparing classical community models : Theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, 159, 1-23

Chave J., Andalo C., Brown S., Cairns M.A., Chambers J.Q., Eamus D., Fölster H., Fromard F., Higuchi N., Kira T., Lescure J.-P., Nelson B.W., Ogawa H., Puig H., Riéra B. & Yamakura T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145, 87-99

Chazdon R.L. (1986) Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *J. Ecol.*, 74, 995-1012

Chesson P. (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343-366

Chesson P.L. & Warner R.R. (1981) Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, 117, 923-943

Chisholm R.A. & Pacala S.W. (2010) Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 15821-15825

Christianson D.S. & Kaufman C.G. (2016) Effects of sample design and landscape features on a measure of environmental heterogeneity. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 770-782

Clark J.S. (2009) Beyond neutral science. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 8-15

Clark J.S. & McLachlan J.S. (2003) Stability of forest biodiversity. *Nature*, 423, 635-638

Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J., Lin S.-Y., Mao C.X., Chazdon R.L. & Longino J.T. (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5, 3-21

Condit R., Pitman N., Leigh E.G., Chave J., Terborgh J., Foster R.B., Nunez P., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller-Landau H.C., Losos E. & Hubbell S.P. (2002) Beta-Diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666-669

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

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

Couteron P., Pelissier R., Nicolini E.A. & 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

Crook V. (2011) Acridocarpus monodii. *The IUCN Red List of Threatened Species 2011*, e.T201646A9155347

Cuartas L.A., Tomasella J., Nobre A.D., Hodnett M.G., Waterloo M.J. & Munera J.C. (2007) Interception water-partitioning dynamics for a pristine rainforest in Central Amazonia : Marked differences between normal and dry years. *Agricultural and Forest Meteorology*, 145, 69-83

Davidar P., Rajagopal B., Arjunan M. & Puyravaud J.P. (2008) The Relationship between Local Abundance and Distribution of Rain Forest Trees across Environmental Gradients in India. *Biotropica*, 40, 700-706

Dembélé F., Picard N., Karembé M. & Birnbaum P. (2006) Tree vegetation patterns along a gradient of human disturbance in the Sahelian area of Mali. *Journal of Arid Environments*, 64, 284–297

dos Santos F.A.S., Johst K. & Grimm V. (2011) Neutral communities may lead to decreasing diversity-disturbance relationships : insights from a generic simulation model. *Ecology Letters*, 14, 653-660

Dupont S. & Brunet Y. (2006) Simulation of Turbulent Flow in An Urban Forested Park Damaged by a Windstorm. *Boundary-Layer Meteorology*, 120, 133-161

Dupont S. & Brunet Y. (2008) Impact of forest edge shape on tree stability : a large-eddy simulation study. *Forestry : An International Journal of Forest Research*, 81, 299-315

Dykes A.P. (1997) Rainfall interception from a lowland tropical rainforest in Brunei. *Journal of Hydrology*, 200, 260-279

Enright N.J., Ogden J. & Rigg L. (1999) Dynamics of forests with Araucariaceae in the western Pacific. *Journal of Vegetation Science*, 10, 793-804

Espirito-Santo F.D.B., Keller M., Braswell B., Nelson B.W., Frolking S. & Vicente G. (2010) Storm intensity and old-growth forest disturbances in the Amazon region. *Geophysical Research Letters*, 37, n/a

Evans G.C., Whitmore T.C. & Wong Y.K. (1960) The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical rain forest. *J. Ecol.*, 48, 193-204

Flesch T.K. & Wilson J.D. (1999) Wind and remnant tree sway in forest cutblocks. : I. Measured winds in experimental cutblocks. *Agricultural and Forest Meteorology*, 93, 229-242

Fraisse J. (2010) Analyse de la biodiversité des forêts tropicales de moyenne altitude sur l'île de Moorea (Polynésie française) : du paysage aux communautés. In : *Biologie, Chimie, Environnement". Spécialité professionnelle "Biodiversité et Développement Durable*, p. 24p. Université de Perpignan Via Domitia, Perpignan

Franklin K.A. & Whitelam G.C. (2005) Phytochromes and Shade-avoidance Responses in Plants. *Annals of Botany*, 96, 169-175

Ganivet E. (2015) Identification de marqueurs structuraux d'états dynamiques en forêts denses humides néo-Calédoniennes. Master 2, *Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes*, Institut AgroParisTech, Kourou, 41p.

Gardner R.H. & Engelhardt K.A.M. (2008) Spatial processes that maintain biodiversity in plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 211-228

Garratt J.R. (1994) Review : the atmospheric boundary layer. *Earth-Science Reviews*, 37, 89-134

Garstang M., White S., Shugart H.H. & Halverson J. (1998) Convective cloud downdrafts as the cause of large blowdowns in the Amazon rainforest. *Meteorology and Atmospheric Physics*, 67, 199-212

Garzon-Lopez C.X., Jansen P.A., Bohlman S.A., Ordonez A. & Olff H. (2014) Effects of sampling scale on patterns of habitat association in tropical trees. *Journal of Vegetation Science*, 25, 349-362

Gaubert H. (1991) Les invasions biologiques en milieu insulaire : Le cas de *Miconia calvescens*, à Tahiti. *Rapport de stage*,ORSTOM, Papeete (Polynésie française), 74 p.

Gentry A.H. & Dodson C. (1987) Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, 19, 149-156

Gewin V. (2006) Beyond Neutrality - Ecology Finds Its Niche. *PLOS Biology*, 4, e278

Gilbert B., Laurance W.F., Leigh E.G.J. & Nascimento H.E.M. (2006) Can Neutral Theory Predict the Responses of Amazonian Tree Communities to Forest Fragmentation? *The American Naturalist*, 168, 304-317

Gotelli N.J. & McGill B.J. (2006) Null Versus Neutral Models : What's The Difference? *Ecography*, 29, 793-800

Göttlicher D., Albert J., Nauss T. & Bendix J. (2011) Optical properties of selected plants from a tropical mountain ecosystem -Traits for plant functional types to parametrize a land surface model. *Ecological Modelling*, 222, 493-502

Gravel D., Canham C.D., Beaudet M. & Messier C. (2006) Reconciling niche and neutrality : the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9, 399-409

Guisan A. & Thuiller W. (2005) Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009

Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186

Haddad N.M., Brudvig L.A., Clobert J., Davies K.F., Gonzalez A., Holt R.D., Lovejoy T.E., Sexton J.O., Austin M.P., Collins C.D., Cook W.M., Damschen E.I., Ewers R.M., Foster B.L., Jenkins C.N., King A.J., Laurance W.F., Levey D.J., Margules C.R., Melbourne B.A., Nicholls A.O., Orrock J.L., Song D.-X. & Townshend J.R. (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052

Hardwick S.R., Toumi R., Pfeifer M., Turner E.C., Nilus R. & Ewers R.M. (2015) The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation : Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 201, 187-195

Harpole S.W. & Tilman D. (2006) Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters*, 9, 15-23

Harte J. (2004) The value of null theories in ecology. *Ecology*, 85, 1792-1794

Hendricks S.B. & Borthwick H.A. (1967) The function of phytochrome in regulation of plant growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 58, 2125-2130

Holmes M.G. (1983) Perception of shade. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 303, 503-521

Holmes M.G. & Smith H. (1975) The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. 254, 512-514

Holyoak M. & Loreau M. (2006) Reconciling empirical ecology with neutral community models. *Ecology*, 87, 1370-1377

Homolováa L., Malenovskýc Z., Clevers J.G.P.W., García-Santosa G. & Schaepman M.E. (2013) Review of optical-based remote sensing for plant trait mapping. *Ecological Complexity*, 15, 1-16

Hubbell S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.

Hubbell S.P. (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387-1398

Hubbell S.P. & Borda-de-Agua L. (2004) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography : reply. *Ecology*, 85, 3175-3178

Huss P.O. (1974) Estimation of Distributions and Maximum Values of Horizontal Wind Speeds. *Journal of Applied Meteorology*, 13, 647-653

Husson J. (2015) Mise en place d'un protocole simplifié de description des forêts tropicales humides en Nouvelle Calédonie. Master 2, *Biologie végétale tropicale* . Université des sciences, Montpellier. 65 p.

Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427

Ibanez T. & Birnbaum P. (2014) Monodominance at the rainforest edge : case study of *Codia mackeeana* (Cunoniaceae) in New Caledonia. *Australian Journal of Botany*, 62, 312-321

Ibanez T., Blanchard E., Hequet V., Keppel G. Laidlaw M., Pouteau R., Vandrot H. & Birnbaum P. (2017b) High endemism and stem density distinguish New Caledonian from other high-diversity rainforests in the Southwest Pacific. *Annals of botany*, 00: 1–11, 00

Ibanez T., Chave J., Barrabé L., Elodie B., Boutreux T., Trueba S., Vandrot H. & Birnbaum P. (2016a) Community variation in wood density along a bioclimatic gradient on a hyper-diverse tropical island. *Journal of Vegetation Science*, 27, 441-451

Ibanez T., Grytnes J.-A. & Birnbaum P. (2016b) Rarefaction and elevational richness pattern : a case study in a high tropical island (New Caledonia, SW Pacific). *Journal of Vegetation Science*, 27 : 441-451

Ibanez T., Hequet V., Chambrey C., Jaffré T. & Birnbaum P. (2017a) How does forest fragmentation affects tree communities? A critical case study in the biodiversity hotspot of New Caledonia. *Landscape ecology*

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

Itaya A., Miura M. & Yamamoto S.-I. (2004) Canopy height changes of an old-growth evergreen broad-leaved forest analyzed with digital elevation models. *Forest Ecology and Management*, 194, 403-411

Jaeger P. & Winkoun D. (1962) Premier contact avec la flore et la végétation du plateau de Bandiagara. *Bull. I.F.A.N, série A*, 24, 69-111

Jafari N. & Hearne J. (2013) A new method to solve the fully connected Reserve Network Design Problem. *European Journal of Operational Research*, 231, 202-209

Jaffré T. & Veillon J.-M. (1989) *Morphology, distribution and ecology of palms in New Caledonia.* Fund Palm and Cycad Society of Australia, Milton.

Jain M., Flynn D.F.B., Prager C.M., Hart G.M., DeVan C.M., Ahrestani F.S., Palmer M.I., Bunker D.E., Knops J.M.H., Jouseau C.F. & Naeem S. (2014) The importance of rare species : a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, 4, 104-112

Keppel G., Tuiwawa M.V., Naikatini A. & Rounds I. (2011) Microhabitat specialization of tropical rain-forest canopy trees in the Sovi Basin, Viti Levu, Fiji Islands. *Journal of Tropical Ecology*, 27, 491-501

Kimura M. (1968) Evolutionary Rate at the Molecular Level. *Nature*, 217, 624-626

Kimura M. (1989) The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists. *Genome*, 31, 24-31

Kira T. & Yoda K. (1989) Vertical stratification in microclimate. In : *Ecosystems of the world 14B. Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies*, pp. 55-71, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo

Kraft N.J.B., Adler P.B., Godoy O., James E.C., Fuller S. & Levine J.M. (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592-599

Krämer I. & Hölscher D. (2009) Rainfall partitioning along a tree diversity gradient in a deciduous old-growth forest in Central Germany. *Ecohydrology*, 2, 102-114

Kreft H., Jetz W., Mutke J., Kier G. & Barthlott W. (2008) Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters*, 11, 116-127

Lalic B., Mihailovic D.T., Rajkovic B. & Kapor D.V. (2010) An approach to forest-atmosphere interaction modelling : implications of momentum turbulent transport within the forest. In : *Advances in Environmental Modeling and Measurement* (eds. Mihailovic DT & Lalic B), pp. 67-76. Nova Science Publishers, New York

Laumonier Y., Trichon V., Gastellu-Etchegorry J.-P. & Birnbaum P. (1994) Reflectance, leaf area index and structural studies of a rain forest canopy using the "Opération Canopée" Association's tree top raft-hot air airship combination. *Geocarto International*, 9, 17-29

Laurance W.F. (1999) Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*, 91, 109-117

Laurance W.F., Delamonica P., Laurance S.G., Vasconcelos H.L. & Lovejoy T.E. (2000) Conservation : Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836

Laurance W.F., Goosem M. & Laurance S.G.W. (2009) Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 659-669

Lee D.W. (1987) The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforests. *Biotropica*, 19, 161-166

Lefsky M.A. (2010) A global forest canopy height map from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer and the Geoscience Laser Altimeter System. *Geophysical Research Letters*, 37, L15401

Leibold M.A. & McPeek M.A. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87, 1399-1410

Leitão R.P., Zuanon J., Villéger S., Williams S.E., Baraloto C., Fortunel C., Mendonça F.P. & Mouillot D. (2016) Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences, 283

Levin S.A. (1992) The Problem of Pattern and Scale in Ecology : The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73, 1943-1967

Levine J.M. & HilleRisLambers J. (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461, 254-257

Lindenmayer D.B., Laurance W.F. & Franklin J.F. (2012) Global decline in large old trees. *Science*, 338, 1305-1306

Loreau M. (2000) Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters*, 3, 73-76

Mac Arthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography.* Princeton Univ. Press, New Jersey (USA).

Mac Arthur R. & Levins R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377-385

Marques Filho A.d.O. (1992) Modèles des transferts radiatifs à l'intérieur des couverts végétaux les solutions analytiques. *Acta Amazonica*, 22, 541-565

Matthews T.J. & Whittaker R.J. (2014) Neutral theory and the species abundance distribution : recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecology and Evolution*, 4, 2263-2277

McCain C.M. & Grytnes J.-A. (2010) Elevational Gradients in Species Richness. In : *Encyclopedia of Life Sciences - Ecology* (ed. Jonsson R), p. 10. John Wiley & Sons, Ltd

McCay M.G. (2003) Winds under the Rain Forest Canopy : The Aerodynamic Environment of Gliding Tree Frogs. *Biotropica*, 35, 94-102

McCree K.J. (1973) The measurement of photosynthetically active radiation. *Solar Energy*, 15, 83-87

McGill B.J., Maurer B.A. & Weiser M.D. (2006) Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, 87, 1411-1423

Menkes C.E., Lengaigne M., Marchesiello P., Jourdain N.C., Vincent E.M., Lefèvre J., Chauvin F. & Royer J.-F. (2012) Comparison of tropical cyclogenesis indices on seasonal to interannual timescales. *Climate Dynamics*, 38, 301-321

Meyer D., Verstraete M. & Pinty B. (1995) The effect of surface anisotropy and viewing geometry on the estimation of NDVI from AVHRR. *Remote Sensing Reviews*, 12, 3-27

Milton E.J., Schaepman M.E., Anderson K., Kneubühler M. & Fox N. (2009) Progress in field spectroscopy. *Remote Sensing of Environment.*, 113, S92-S109

Mitchell S.J. (2000) Stem growth responses in Douglas-fir and Sitka spruce following thinning : implications for assessing wind-firmness. *Forest Ecology and Management*, 135, 105-114

Mitchell S.J. & Ruel J.-C. (2015) Modeling Windthrow at Stand and Landscape Scales. In : *Simulation Modeling of Forest Landscape Disturbances* (eds. Perera AH, Sturtevant BR & Buse LJ), pp. 17-43. Springer International Publishing, Cham

Morandeira N., Grings F., Facchinetti C. & Kandus P. (2016) Mapping Plant Functional Types in Floodplain Wetlands : An Analysis of C-Band Polarimetric SAR Data from RADARSAT-2. 8, 174

Morat P., Jaffré T., Tronchet F., Munzinger J., Pillon Y., Veillon J.-M., Chalopin M., Birnbaum P., Rigault F., Dagostini G., Tinel J. & Lowry P.P. (2012) Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 34, 179-221

Mouillot D., Bellwood D.R., Baraloto C., Chave J., Galzin R., Harmelin-Vivien M., Kulbicki M., Lavergne S., Lavorel S., Mouquet N., Paine C.E.T., Renaud J. & Thuiller W. (2013) Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLOS Biology*, 11, e1001569

Munoz F.o. & Huneman P. (2016) From the neutral theory to a comprehensive and multiscale theory of ecological equivalence. *The Quarterly Review of Biology*, 91, 321-342

Myers N. (2003) Biodiversity Hotspots Revisited. *BioScience*, 53, 916-917

Neall V.E. & Trewick S.A. (2008) The age and origin of the Pacific islands : a geological overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 363, 3293-3308

Oldeman R.A.A. (1983) Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. In : *Tropical rain forest : Ecology and management*, pp. 139-150, London

Oldeman R.A.A. (1990) *Forests : Elements of silvology.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

Ollinger S.V. (2011) Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. *New Phytologist*, 189, 375-394

Parker G.G., Smith A.P. & Hogan K.P. (1992) Access to the upper forest canopy with a large tower crane. Sampling the treetops in three dimension. *Bioscience*, 42, 664-670

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E.J., Reich P.B., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., ter Steege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M.V., Conti G., Staver A.C., Aquino S. & Cornelissen J.H.C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234

Perry G.L.W., Groeneveld J. & Miller B.P. (2010) Development, Application and Place of Neutral Theory in Ecology and Biogeography. *Geography Compass*, 4, 904-918

Phillips S.J., Anderson R.P. & Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259

Picard N., Guéguen K., Abdoulaye H.A., Diarisso D., Karembé M., Birnbaum P. & Nasi R. (2005) Tree formations in relation with soil and grasses in a dry savanna in Mali, West Africa. *African Journal of Ecology*, 43, 201-207

Picard N., Karembé M. & Birnbaum P. (2004) Species-area curve and spatial pattern. *Ecoscience*, 11, 45-54

Pitman N.C.A., Terborgh J.W., Silman M.R., Núñez Percy V., Neill D.A., Ceron C.E., Palacios W.A. & Aulestia M. (2001) Dominance and distribution of tree species in upper amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82, 2101-2117

Ploton P., Pélissier R., Proisy C., Flavenot T., Barbier N., Rai S.N. & Couteron P. (2012) Assessing aboveground tropical forest biomass using Google Earth canopy images. *Ecological Applications*, 22, 993-1003

Plourde L.C., Ollinger S.V., Smith M.-L. & Martin M.E. (2007) Estimating Species Abundance in a Northern Temperate Forest Using Spectral Mixture Analysis. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 73, 829-840

Pocheville A. (2015) The Ecological Niche : History and Recent Controversies. In : *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences* (eds. Heams T, Huneman P, Lecointre G & Silberstein M), pp. 547-586. Springer Netherlands, Dordrecht

Pouteau R. & Birnbaum P. (2016) Island biodiversity hotspots are getting hotter : vulnerability of tree species to climate change in New Caledonia. *Biological Conservation*, 201, 111-119

Pouteau R., Bayle E., Blanchard E., Birnbaum P., Cassan J.-J., Hequet V., Ibanez T. & Vandrot H. (2015) Accounting for the indirect area effect in stacked species distribution models to map species richness in a montane biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions*, 21, 1329-1338

Pouteau R., Meyer J.-Y. & Stoll B.t. (2011) A SVM-based model for predicting distribution of the invasive tree *Miconia calvescens* in tropical rainforests. *Ecological Modelling*, 222, 2631-2641

Purves D.W. & Turnbull L.A. (2010) Different but equal : the implausible assumption at the heart of neutral theory. *Journal of Animal Ecology*, 79, 1215-1225

Ren H., Condit R., Chen B., Mi X., Cao M., Ye W., Hao Z. & Ma K. (2013) Geographical Range and Local Abundance of Tree Species in China. *PLOS ONE*, 8, e76374

Rollenbeck R. & Anhuf D. (2007) Characteristics of the water and energy balance in an Amazonian lowland rainforest in Venezuela and the impact of the ENSO-cycle. *Journal of Hydrology*, 337, 377-390

Rosindell J., Hubbell S.P. & Etienne R.S. (2011) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 340-348

Rosindell J., Hubbell S.P., He F., Harmon L.J. & Etienne R.S. (2012) The case for ecological neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 203-208

Roth K.L., Roberts D.A., Dennison P.E., Alonzo M., Peterson S.H. & Beland M. (2015a) Differentiating plant species within and across diverse ecosystems with imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 167, 135-151

Roth K.L., Roberts D.A., Dennison P.E., Peterson S.H. & Alonzo M. (2015b) The impact of spatial resolution on the classification of plant species and functional types within imaging spectrometer data. *Remote Sensing of Environment*, 171, 45-57

Sankaran M., Hanan N.P., Scholes R.J., Ratnam J., Augustine D.J., Cade B.S., Gignoux J., Higgins S.I., Le Roux X., Ludwig F., Ardo J., Banyikwa F., Bronn A., Bucini G., Caylor K.K., Coughenour M.B., Diouf A., Ekaya W., Feral C.J., February E.C., Frost P.G.H., Hiernaux P., Hrabar H., Metzger K.L., Prins H.H.T., Ringrose S., Sea W., Tews J., Worden J. & Zambatis N. (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438, 846-849

Schimel D.S., House J.I., Hibbard K.A., Bousquet P., Ciais P., Peylin P., Braswell B.H., Apps M.J., Baker D., Bondeau A., Canadell J., Churkina G., Cramer W., Denning A.S., Field C.B., Friedlingstein P., Goodale C., Heimann M., Houghton R.A., Melillo J.M., Moore B., Murdiyarso D., Noble I., Pacala S.W., Prentice I.C., Raupach M.R., Rayner P.J., Scholes R.J., Steffen W.L. & Wirth C. (2001) Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*. 414, 169-172

Schmeller D.S., Henry P.-Y., Julliard R., Gruber B., Clobert J., Dziock F., Lengyel S., Nowicki P., Déri E., Budrys E., Kull T., Tali K., Bauch B., Settele J., Van swaay C., Kobler A., Babij V., Papastergiadou E. & Henle K. (2009) Advantages of Volunteer-Based Biodiversity Monitoring in Europe. *Conservation Biology*, 23, 307-316

Schmitt J. & Wulff R.D. (1993) Light spectral quality phytochrome and plant competition. *Tree*, 8, 46-51

Schmitt S., Pouteau R., Justeau D., de Boissieu F. and Birnbaum P (2017). SSDM : an R package to predict distribution of species richness and composition based on stacked species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*

Sebert H. (1874) Notice sur les bois de la Nouvelle-Calédonie suivie de considérations généralees sur les propriétés mécaniques des bois et sur les procédés employés pour les mesurer. Arthur Bertrand edn, Paris.

Shuttleworth W.J. (1988) Evaporation from Amazonian Rainforest. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 233, 321-346

Simard M., Pinto N., Fisher J.B. & Baccini A.C.-G. (2011) Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 116, G04021

Singh A., Serbin S.P., McNeil B.E., Kingdon C.C. & Townsend P.A. (2015) Imaging spectroscopy algorithms for mapping canopy foliar chemical and morphological traits and their uncertainties. *Ecological Applications*, 25, 2180-2197

Smith T.W. & Lundholm J.T. (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33, 648-655

Solé R.V., Alonso D. & Saldana J. (2004) Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities. *Ecological Complexity*, 1, 65-75

Sperry J.S., Hacke U.G., Oren R. & Comstock J.P. (2002) Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell & Environment*, 25, 251-263

Suggitt A.J., Gillingham P.K., Hill J.K., Huntley B., Kunin W.E., Roy D.B. & Thomas C.D. (2011) Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos*, 120, 1-8

Sun J., Southworth J. & Qiu Y. (2015) Mapping multi-scale impacts of deforestation in the Amazonian rainforest from 1986 to 2010. *Journal of Land Use Science*, 10, 174-190

Takahashi M., Giambelluca T.W., Mudd R.G., DeLay J.K., Nullet M.A. & Asner G.P. (2011) Rainfall partitioning and cloud water interception in native forest and invaded forest in Hawai'i Volcanoes National Park. *Hydrological Processes*, 25, 448-464

Telewski F.W. (1995) Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In : *Wind and Trees* (eds. Coutts MP & Grace. J), pp. pp 237--263. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

ter Steege H., Pitman N.C.A., Sabatier D., Baraloto C., Salomão R.P., Guevara J.E., Phillips O.L., Castilho C.V., Magnusson W.E., Molino J.-F., Monteagudo A., Núñez Vargas P., Montero J.C., Feldpausch T.R., Coronado E.N.H., Killeen T.J., Mostacedo B., Vasquez R., Assis R.L., Terborgh J., Wittmann F., Andrade A., Laurance W.F., Laurance S.G.W.,

Marimon B.S., Marimon B.-H., Guimarães Vieira I.C., Amaral I.L., Brienen R., Castellanos H., Cárdenas López D., Duivenvoorden J.F., Mogollón H.F., Matos F.D.d.A., Dávila N., García-Villacorta R., Stevenson Diaz P.R., Costa F., Emilio T., Levis C., Schietti J., Souza P., Alonso A., Dallmeier F., Montoya A.J.D., Fernandez Piedade M.T., Araujo-Murakami A., Arroyo L., Gribel R., Fine P.V.A., Peres C.A., Toledo M., Aymard C. G.A., Baker T.R., Cerón C., Engel J., Henkel T.W., Maas P., Petronelli P., Stropp J., Zartman C.E., Daly D., Neill D., Silveira M., Paredes M.R., Chave J., Lima Filho D.d.A., Jørgensen P.M., Fuentes A., Schöngart J., Cornejo Valverde F., Di Fiore A., Jimenez E.M., Peñuela Mora M.C., Phillips J.F., Rivas G., van Andel T.R., von Hildebrand P., Hoffman B., Zent E.L., Malhi Y., Prieto A., Rudas A., Ruschell A.R., Silva N., Vos V., Zent S., Oliveira A.A., Schutz A.C., Gonzales T., Trindade Nascimento M., Ramirez-Angulo H., Sierra R., Tirado M., Umaña Medina M.N., van der Heijden G., Vela C.I.A., Vilanova Torre E., Vriesendorp C., Wang O., Young K.R., Baider C., Balslev H., Ferreira C., Mesones I., Torres-Lezama A., Urrego Giraldo L.E., Zagt R., Alexiades M.N., Hernandez L., Huamantupa-Chuquimaco I., Milliken W., Palacios Cuenca W., Pauletto D., Valderrama Sandoval E., Valenzuela Gamarra L., Dexter K.G., Feeley K., Lopez-Gonzalez G. & Silman M.R. (2013) Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342

Thompson R. & Townsend C. (2006) A truce with neutral theory : local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75, 476-484

Tilman D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure : A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10854-10861

Ustin S.L. & Gamon J.A. (2010) Remote sensing of plant functional types. *New Phytologist*, 186, 795-816

Utard S. (2015) Etude diachronique des fragments forestiers du Grand Sud Calédonien. Master 1, *Institut supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage.* Angers. 26 p.

Vergnon R., Dulvy N.K. & Freckleton R.P. (2009) Niches versus neutrality : uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. *Ecology Letters*, 12, 1079-1090

Verheijen L.M., Aerts R., Bönisch G., Kattge J. & Van Bodegom P.M. (2016) Variation in trait trade-offs allows differentiation among predefined plant functional types : implications for predictive ecology. *New Phytologist*, 209, 563-575

Weishampel J.F., Drake J.B., Cooper A., Blair J.B. & Hofton M. (2007) Forest canopy recovery from the 1938 hurricane and subsequent salvage damage measured with airborne LiDAR. *Remote Sensing of Environment*, 109, 142-153

Williams-Linera G., Dominguez-Gastelu V. & Garcia-Zurita M.E. (1998) Microenvironment and Floristics of Different Edges in a Fragmented Tropical Rainforest. *Conservation Biology*, 12, 1091-1102

Wilson E.O. (1988) The current state of biological diversity. In : *Biodiversity* (ed. Wilson EO), pp. 3-18. National Academy Press., Washington DC

Wilson W.G. & Lundberg P. (2006) Non-neutral community dynamics : empirical predictions for ecosystem function and diversity from linearized consumer-resource interactions. *Oikos*, 114, 71-83

Yoda K. (1978) Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Malay. Nat.*, 30, 161-177

Zillio T. & Condit R. (2007) The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. *Oikos*, 116, 931-940