



# MÉMOIRE DE MASTER 1

## BIODIVERSITÉ VÉGÉTALE TROPICALE

---

Estimation de la structure diamétrique des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie par la relation allométrique tronc-couronne.

---

**Thomas BOUTREUX**

Sous l'encadrement de

**Elodie BLANCHARD & Philippe BIRNBAUM**

**18 Mars - 20 Juin 2014**

---

Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées  
Institut de Recherche pour le Développement  
BP A5  
98848 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

UMR botAnique et bioinforMatique  
de l'Architecture des Plantes  
Bld de la Lironde – TA A51/PS2  
34398 Montpellier cedex 5, France



## Remerciements

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à Philippe Birnbaum pour m'avoir permis de réaliser ce stage au sein de son équipe à l'Institut Agronomique Néo-Calédonien, pour m'avoir initié à la structure des forêts tropicales dans des écosystèmes exceptionnels et avoir suscité ma curiosité dans la réalisation d'un sujet au cœur de mes intérêts. Sa disponibilité, ses conseils avisés, son enthousiasme et sa confiance furent déterminants, sans oublier la qualité de son accueil ou la diversité des discussions que nous avons pu avoir.

J'adresse mes sincères remerciements à Elodie Blanchard pour m'avoir co-encadrée, pour son expérience, son aide, ses critiques et pour avoir su m'orienter et me conseiller tout au long de ce stage.

Je remercie ceux sans qui il n'aurait pas été possible d'effectuer toutes les mesures de couronnes "Qualité Canopée" en Chaîne centrale : Elodie Blanchard, Hervé Vandrot, Elias Ganivet, Philippe Birnbaum, Thomas Ibanez et Jade de la tribu Ouaté. Ces deux semaines d'"art du terrain" dans les majestueuses forêts Calédoniennes resteront des moments inoubliables.

Je remercie également Thomas Ibanez pour avoir accepté de relire le présent rapport, dont les critiques générales et les conseils d'ordre statistique me furent d'une grande aide. Je remercie aussi les autres membres du laboratoire de botanique pour la bonne ambiance à laquelle chacun d'eux contribue : Vanessa Hequet, Jacqueline Tinel-Fambart, Michèle Magat, Tanguy Jaffré, Sandrine Isnard, William Nigot, Robin Pouteau et Santiago Trueba-Sanchez.

Je remercie Cécile Antin pour avoir pris le temps de me rencontrer à Montpellier et avoir partagé son expérience de mesures de couronne dans les Western Ghats. Ses conseils pratiques furent primordiaux pour la mise en place de la méthodologie.

Enfin, j'adresse une pensée aux personnes que j'aurais eu l'occasion de rencontrer en Nouvelle-Calédonie. Votre gentillesse, votre sens du partage et vos valeurs m'auront profondément touché et auront également fait de ces trois mois une expérience humaine enrichissante.

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Matériel et méthodes</b>	<b>5</b>
2.1	Site d'étude . . . . .	5
2.2	Mesures de l'aire de couronne des arbres . . . . .	5
2.2.1	Par télédétection sur images aéroportées . . . . .	5
2.2.2	En forêt . . . . .	6
2.3	Échantillonnage des individus . . . . .	7
2.4	Relation allométrique aire de couronne - diamètre de tronc $K_{area}/D$ . . . . .	7
2.4.1	Modèle log-linéaire . . . . .	7
2.4.2	Approche fonctionnelle : densité de bois et allométrie . . . . .	8
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>9</b>
3.1	Répartition des diamètres et aires de couronnes selon la strate verticale . . . . .	9
3.2	Allométrie Aire de couronne/diamètre de tronc $K_{area}/D$ . . . . .	9
3.3	Variabilité de l'allométrie en fonction de la densité de bois . . . . .	10
3.4	Corrélation des mesures d'aires de couronnes (Forêt/Images aéroportées) . . . . .	11
<b>4</b>	<b>Discussion</b>	<b>12</b>
4.1	Variabilité de la relation allométrique . . . . .	12
4.1.1	Au cours du développement des arbres de canopée . . . . .	12
4.1.2	En fonction de la densité du bois . . . . .	13
4.2	L'allométrie des forêts denses humides calédoniennes . . . . .	14
4.2.1	Lien avec la théorie métabolique. . . . .	14
4.2.2	Comparaison avec d'autres données à l'échelle pantropicale. . . . .	14
4.3	La télédétection par images aériennes . . . . .	14
<b>5</b>	<b>Conclusion</b>	<b>16</b>
<b>Annexe A Espèces de stature adulte canopée et abondances respectives dans les deux parcelles de 1ha.</b>		<b>20</b>



# 1 Introduction

La Nouvelle-Calédonie est un archipel du Pacifique Sud localisé au dessus du Tropique du Capricorne (20-23°S), au climat tropical à la saisonnalité marquée et constitué d'une flore native exceptionnellement riche et diversifiée avec 3371 espèces (Morat et al., 2012). Au delà de sa grande richesse floristique, la singularité de la Flore Calédonienne est illustrée par (1) la présence d'espèces panchroniques (i.e. appartenant aux lignées anciennes) d'Angiospermes comme les Amborellaceae, Annonaceae, Atherospermataceae, Chloranthaceae, Monimiaceae, Trimeniaceae et Winteraceae (2) une forte diversification au sein des familles représentatives de la Flore de l'Eocène (Casuarinaceae, Cunoniaceae, Dilleniaceae, Elaeocarpaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Proteaceae, Paracryphiaceae et Phellinaceae) (3) une spéciation élevée dans divers genres tels que les *Phyllanthus*, les *Psychotria*, les *Syzygium*, les *Eugenia* ou les *Pycnandra*.

La flore Calédonienne est caractérisée par un taux d'endémisme spécifique de 77,8% comprenant 96 genres et 3 familles endémiques. La Nouvelle-Calédonie est aussi le territoire où le nombre d'espèces endémiques ramené à la surface du territoire (19 000 km<sup>2</sup>) est le plus élevé au monde (Kier et al., 2009). Cette diversité, cette faible superficie et cet isolement font de la Nouvelle-Calédonie un des « hotspots » majeurs de la biodiversité mondiale (Myers et al., 2000; Myers, 1988).

Les forêts denses humides (FDH) de la chaîne centrale abritent 2106 espèces avec un endémisme spécifique de 87,7% pour la flore phanérogame (Morat et al., 2012). La description botanique de la flore calédonienne, débutée par Forster lors de la découverte de l'île par Cook et poursuivie jusqu'à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle a permis d'établir une importante collection alimentant les études taxonomiques. Ces travaux préliminaires ont conduit à plusieurs essais de typologie des milieux, sur la base de différences de composition floristique et de facteurs abiotiques (hydrométriques, altitudinaux, édaphiques, topographiques) (Virot, 1951, 1956; Schmid, 1979; Hoff, 1983). Ces classifications sont néanmoins difficilement reproductibles du fait du manque de description des modalités d'acquisition des paramètres, de données quantitatives et de standardisation. De plus, dans l'état actuel des connaissances les variables environnementales semblent peu expliquer (<5%) la diversité structurale des FDH de Nouvelle-Calédonie, à l'exception de l'altitude sur la densité de tiges (15%) (Ibanez et al., 2013). Dans l'optique de définir de façon plus fine les habitats forestiers des FDH de Nouvelle-Calédonie, une étude en cours en partenariat avec la Province Nord propose une approche de l'écosystème forestier basée sur la structure de la végétation (structure verticale quantifiable par sa hauteur et ses



strates, structure horizontale quantifiable par sa surface terrière, sa densité de tige ou encore la juxtaposition des couronnes). La variabilité de la structure de la végétation selon des facteurs abiotiques (hydrométriques, altitudinaux, édaphiques, topographiques) sera également étudiée et permettra finalement d'expliquer la diversité des groupements végétaux.

La description de la structure des FDH de Nouvelle-Calédonie nécessite le développement d'outils permettant l'estimation de paramètres structuraux sur de grandes surfaces. Le développement récent d'images satellites très haute résolution (taille du pixel <math>1m^2</math> e.g. Pléiades) représente une opportunité encore peu étudiée (Ploton et al., 2012) d'établir un lien entre les paramètres structuraux de la surface de la canopée avec ceux obtenus au travers d'équations allométriques (Greenberg et al., 2005).

Les équations allométriques établissent une relation quantitative entre deux dimensions caractéristiques d'un organisme au cours de son développement. Parmi les relations allométriques décrites pour les arbres, l'allométrie hauteur/diamètre ( $H/D$ ) et ses variations en fonction des gradients abiotiques et biogéographiques a été très bien décrite (Oldeman, 1974; Feldpausch et al., 2010) car dans un objectif de production de bois cette allométrie permet de modéliser le volume de la bille et de fournir des estimations de biomasse. Néanmoins l'allométrie  $H/D$  est sensible aux facteurs abiotiques (e.g. altitude, température, substrat (Aiba and Kitayama, 1999; Lines et al., 2012)) et biotiques (e.g. densité d'individus (Lang et al., 2010)) et de ce fait elle peut être soumise à une forte variabilité inter-sites (Feldpausch et al., 2010).

Duchaufour remarque en 1903 qu'une allométrie tronc-couronne semble pertinente. L'allométrie aire de couronne/hauteur de tronc ( $K_{area}/H$ ) a historiquement focalisé l'attention de plusieurs études (King, 1996; Sterck et al., 2001; Alves and Santos, 2002; Poorter et al., 2006; Osunkoya et al., 2007) dans une optique d'optimisation de la production de bois dans les peuplements monospécifiques de conifères en climat tempéré (Philip et al., 1994).

Afin d'établir le lien entre un paramètre structural de la canopée et un paramètre structural du sous-bois, l'allométrie tronc-couronne de type aire de couronne/diamètre de tronc ( $K_{area}/D$ ) permet de relier une dimension mesurable depuis des images aéroportées avec un des paramètres structuraux clé : le diamètre du tronc. De plus, dans le cadre d'une approche par télédétection cette allométrie permet des estimations d'aire basale et de biomasse étant donné que les arbres de la strate canopée (i.e. canopée et émergents) contribuent le plus à la biomasse totale du peuplement (Slik et al., 2013). Même si les publications documentant l'allométrie  $K_{area}/D$  sont rares, elles ont néanmoins mis en évidence que cette allométrie (1) serait moins sensible



que l'allométrie de tronc  $H/D$  aux conditions abiotiques (Antin et al., 2013; Olson et al., 2009) et serait ainsi moins site-dépendante (2) serait peu sensible à l'effet compétitif lié à la densité d'individus (Hummel, 2000). (3) serait particulièrement constante pour les arbres de canopée (Antin et al., 2013) et serait ainsi plus adaptée pour des estimations de paramètres structuraux et de biomasse à large échelle au moyen d'outils de télédétection (Proisy et al., 2011; Ploton et al., 2012) que l'allométrie de tronc  $H/D$  et la télédétection LiDAR (Vincent et al., 2012).

La proportionnalité de cette relation s'explique notamment par des propriétés biomécaniques, du fait qu'une large couronne nécessite un large tronc pour la supporter et éviter de casser sous son chargement statique (simple poids) ou dynamique (force des vents) (Niklas, 1992). D'un point de vue hydraulique, la proportionnalité de la relation peut aussi s'expliquer par la relation entre la surface des éléments de xylème conduisant l'eau (Enquist et al., 1998) et la surface des feuilles procédant à l'évapotranspiration de cette eau (Harja et al., 2012). Ce lien étroit expliqué par la *pipe theory* (Shinozaki et al., 1964) est un des fondements de la théorie métabolique de l'écologie (MTE) appliquée aux plantes. Elle fournit une synthèse du fonctionnement et de la structure des plantes depuis l'organe jusqu'à l'écosystème (Enquist et al., 1998; West et al., 2009), d'où découle des prédictions sur les valeurs théoriques de la pente de la droite allométrique. La MTE est construite d'après les hypothèses sur le métabolisme individuel, qui prédit la croissance, la morphologie des arbres et la structure des parcelles (Enquist et al., 2009). La MTE et l'allométrie plus généralement suggèrent aussi que le lien entre les deux dimensions de l'organisme est de type loi puissance (West et al., 1997).

La pente d'une relation allométrique entre deux dimensions d'un organisme représente également l'investissement énergétique relatif de l'individu dans chacune de ces deux dimensions. De ce fait, on peut supposer que pour une espèce donnée l'investissement énergétique relatif est variable au cours du développement (Harja et al., 2012), en particulier pour les arbres atteignant la canopée dont les couronnes sont soumises à des environnements variés. L'investissement relatif est également variable selon les espèces et tout particulièrement en fonction de la stratégie de croissance. En effet, plusieurs catégories fonctionnelles d'espèces identifiées dans les FDH (tolérantes/intolérantes à l'ombre ou petite/grande stature adulte) (Gitay et al., 1999; Gourlet-Fleury et al., 2005) pourraient avoir des stratégies opposées (compromis architectural) : des espèces de sous-bois petites, à large couronne et forte densité de bois en opposition aux espèces de canopée à petites couronnes et faible densité de bois (Banin et al., 2012). Dans ce cas l'allométrie peut être reliée à la catégorie fonctionnelle des espèces et indirectement au stade de



succession de la forêt (Iida et al., 2012).

L'objectif de cette étude est donc de définir la relation allométrique  $K_{area}/D$  en FDH de Calédonie dans le but de permettre les estimations de paramètres structuraux de sous-bois (eg distribution de dbh, surface terrière, biomasse) à partir d'images aéroportées. L'allométrie  $K_{area}/D$  des arbres de stature adulte de canopée sera définie dans un premier temps d'après les mesures de terrain acquises depuis le sol sur deux parcelles de 1Ha. Puis la variabilité de l'allométrie en fonction du stade de développement des individus, de la position dans la structure verticale de la canopée mais aussi des stratégies de croissance à l'aide d'un trait fonctionnel (densité de bois) sera également explorée. Enfin la corrélation des mesures effectuées au sol avec celles effectuées en télédétection sur images aériennes sera vérifiée.



## 2 Matériel et méthodes

### 2.1 Site d'étude

Toutes les données de l'étude proviennent d'inventaires réalisés sur deux parcelles de 1 ha, "Forêt Plate" et "Bouirou", du réseau NC-PIPPN (*New Caledonian Plant Inventories and Permanent Plot Network*) comprenant 6 parcelles de 1 ha (100 x 100m) et plus de 200 parcelles de 0,04ha (20 x 20m) (Figure 1 et tableau 1). Ces parcelles sont situées dans des zones homogènes de FDH sur un substrat volcano-sédimentaire sans traces de perturbations récentes, ayant une topographie plane (<5%). Au sein de ces parcelles tous les arbres dont le diamètre à hauteur de poitrine (i.e. à 1,3m. Diameter at breast height : *dbh* (Alder and Synnott, 1992)) est supérieur à 10cm ont été marqués avec un numéro permanent. Puis ils ont été identifiés selon le référentiel Florical (Morat et al., 2012) soit directement sur le terrain ou lorsque nécessaire par comparaison d'un échantillon avec la collection de l'herbier de Nouméa (NOU). Les arbres ont été géoréférencés et la densité de bois des espèces dont l'effectif était supérieur à 5 sur la parcelle a été mesurée après prélèvement à la tarière de Pressler sur chaque individu. La position de l'arbre dans la stratification verticale a également été évaluée en 4 classes définies selon l'éclairement de la couronne : (1) en sous-bois les arbres dont la couronne ne reçoit pas d'ensoleillement direct, (2) en sous-canopée les arbres dont la couronne est partiellement exposée, (3) en canopée les arbres dont le sommet de la couronne est entièrement exposé et (4) en émergents les arbres dont la couronne domine la canopée et bénéficie également d'un ensoleillement latéral. Dans le cadre de cette étude, nous distinguons deux classes qui recouvrent des classes précédentes :

- une classe infra-canopée (sous-bois et sous-canopée réunis)
- une classe canopée (canopée et émergent réunis).

### 2.2 Mesures de l'aire de couronne des arbres

#### 2.2.1 Par télédétection sur images aéroportées

La procédure de détournage des couronnes consiste à délimiter les bordures de couronnes des arbres sur des photographies aériennes, en s'aidant d'images satellitales Pléiades. Ce travail a été réalisé à l'aide d'un logiciel de Système d'Information Géographique (QGIS Development Team, 2009). La résolution spatiale des images utilisées est de 40 cm pour les photographies aériennes couleurs et de 50 cm pour les images panchromatiques Pléiade. Les couronnes indivi-

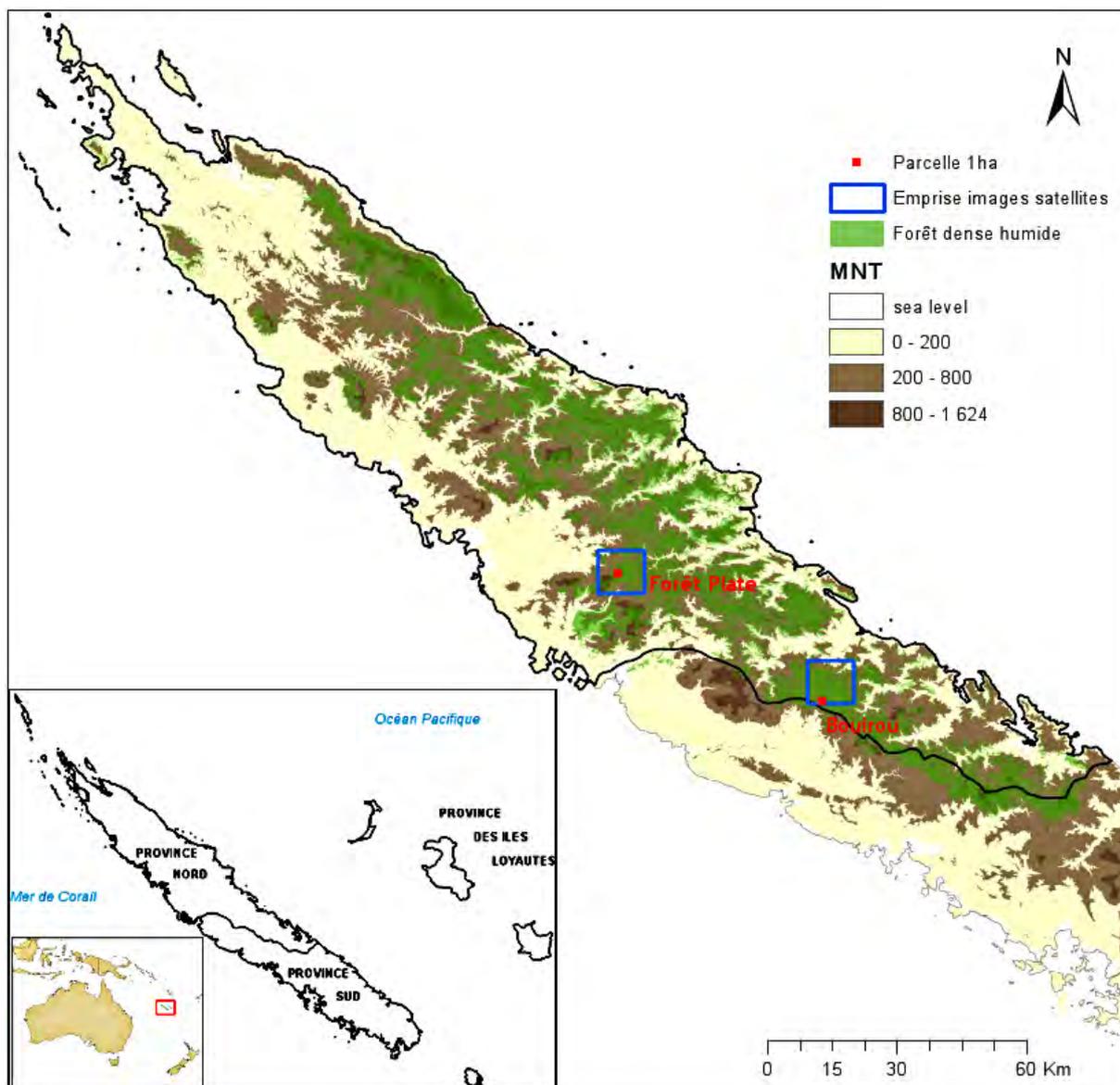


FIGURE 1 – Sites d'étude : 2 parcelles de 1 ha, Forêt Plate et Bouirou. Province Nord, Nouvelle-Calédonie.

	Forêt Plate	Bouirou
Altitude ( <i>m</i> )	510	530
Précipitations ( <i>mm/an</i> )	2500-3000	2000-2500
Densité de tiges (dbh>10cm) ( <i>ha<sup>-1</sup></i> )	882	1189
Surface terrière ( <i>m<sup>2</sup>/ha</i> )	53	65
Nb espèces (dbh>10cm)	106	107

TABLE 1 – Caractéristiques des deux parcelles

duelles se délimitent en suivant des “vallées d’ombre” et des changements de teinte du feuillage en travaillant aux échelles 1 :1000 et 1 :500, tandis que la délimitation des couronnes s’effectue à 1 :250 (Figure 2 et 3). Enfin, deux variables de sortie sont générées : le nombre de couronnes détournées et l’aire de chaque couronne.

### 2.2.2 En forêt

L’aire de la couronne est considérée comme un assemblage de fragments d’ellipses. D’après plusieurs études publiées comparant des aires de couronne calculées à partir de 2 à 20 rayons, l’utilisation de 4 directions ressort comme le meilleur compromis pour permettre une approximation raisonnable de l’aire de la couronne (Lehtpere, 1960; Ayhan, 1974). L’aire de la couronne est 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 :

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

La procédure de terrain consiste à (1) Définir à la boussole Suunto, la direction du premier rayon ( $R_1$ ) (2) Définir au clinomètre Sunnto la position au sol de la projection verticale ( $PV_1$ ) de la bordure de la couronne (3) mesurer la distance horizontale du rayon  $R_1$  à l’aide du télémètre LaserTech TruPulse 360R. Cette procédure est répétée pour les trois autres rayons ( $R_2, R_3, R_4$ ) séparés entre eux d’un angle de  $90^\circ$ . Cette méthode est illustrée sur la figure 4.

Cette procédure de mesure a subi une amélioration entre les deux séries d’acquisition : alors que sur la première parcelle (Forêt Plate) le point de référence de la couronne est rattaché à la position du tronc et la direction du premier rayon est déterminée de manière aléatoire, dans la deuxième parcelle (Bouirou) le point de référence est fixé arbitrairement sous la couronne et le plus au centre possible (Bohlman and O’Brien, 2006) tandis que la première direction est calée sur la plus grande expansion de la couronne (Poorter et al., 2006). Cette transformation permet de corriger un biais de sous-estimation de la superficie lorsque le tronc est penché ou lorsque l’assymétrie de la couronne est prononcée (cf Figure 5). Enfin, face à la réalité du terrain, quelques arbres ont également été exclus car leurs couronnes présentaient des morphologies qui sortaient du cadre de cette approximation par quarts d’ellipses (e.g. couronne en forme de U).



FIGURE 2 – Délimitation de couronne sur la parcelle de Forêt Plate.



FIGURE 3 – Délimitation de couronne sur la parcelle de Bouirou.

## 2.3 Échantillonnage des individus

Les fougères arborescentes, palmiers, lianes et banians ont été exclus de cette analyse. Il en est de même des arbres dont le tronc était cassé ou la couronne présentait des signes évidents de dommages liés à la profusion de lianes ou à la chute récente d'un arbre, observé sur le terrain. L'échantillonnage est également restreint aux seules espèces pour lesquelles au moins une observation en statut "canopée" a pu être enregistrée dans l'ensemble des 6 parcelles de 1 ha.

Cette liste d'espèces de "canopée" a été affinée avec l'expertise de botanistes en éliminant celles qui ont été observées localement en canopée à la faveur d'une structure plus basse de la forêt mais qui appartiennent pour autant à la classe "infra-canopée". La liste des espèces de "stature adulte en canopée" retenues dans cette l'étude est présentées en annexe A tandis que leur fréquence d'observation dans la classe canopée est présentée sur la figure 6.

Seul les individus appartenant à cette liste d'espèces sont pris en compte dans cette étude. Néanmoins le plan échantillonnage a du être davantage restreint pour des raisons de faisabilité. Si tous les individus observés dans la strate canopée ont été échantillonnés, seulement 1/4 de ceux localisés sous la canopée ont été retenus par un tirage aléatoire

Ce plan d'échantillonnage s'accorde avec les contraintes de temps et la réalité de terrain sachant que le rythme d'acquisition des projections est de l'ordre de 10 couronnes d'arbres par heure par binôme. Le tableau 2 résume la constitution du jeu de données utilisé dans cette analyse de projections de couronnes, composé de 349 arbres à Forêt Plate et 455 à Bouirou.

## 2.4 Relation allométrique aire de couronne - diamètre de tronc $K_{area}/D$

### 2.4.1 Modèle log-linéaire

**Construction du modèle.** La relation allométrique tronc-couronne de chaque parcelle est déterminée à partir d'un modèle log-linéaire. On suppose la relation entre l'aire de la couronne ( $K_{area}$ ) et le diamètre  $D$  ( $dbh$ ) suivant une loi puissance d'après la MTE (Brown et al., 2004) :

$$K_{area} = a \cdot D^b \iff \log(K_{area}) = \log(a) + b \cdot \log(D)$$

Dans le cadre d'une relation allométrique, les relations entre les variables sont en théorie bidirectionnelles et les 2 variables considérées comme codépendantes, nécessitant une régression linéaire de type axe majeur réduit (RMA). Néanmoins, au vu de la précision élevée de la mesure de la variable  $dbh$  ( $< 1cm$ ) en comparaison avec la variable  $K_{area}$  (Henry and Aarssen,

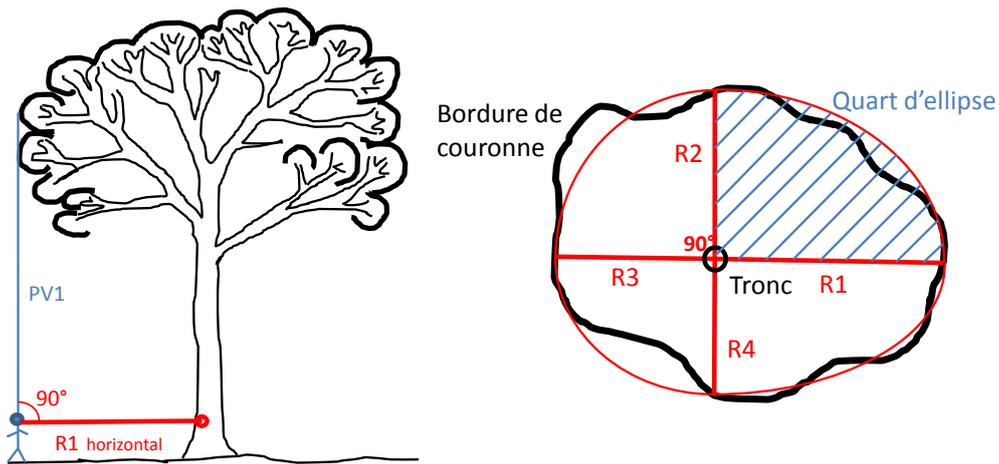


FIGURE 4 – Procédure de mesure de l’aire de couronne.

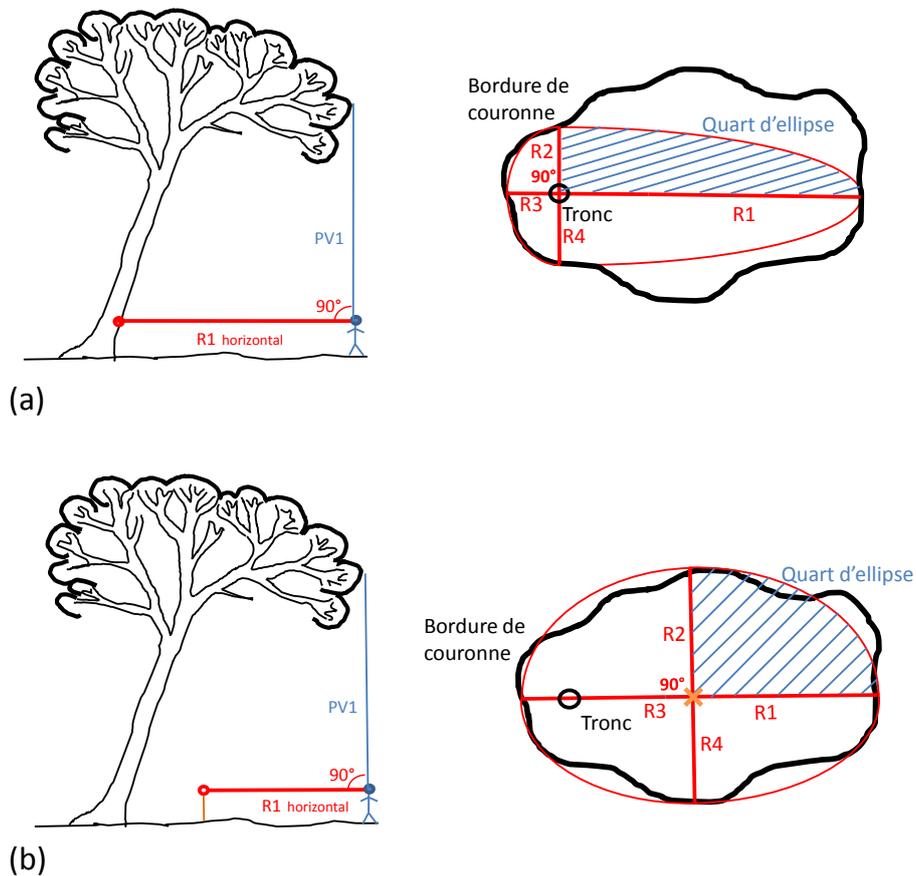


FIGURE 5 – Amélioration de la procédure de mesure de l’aire de couronne. (a) Cas illustratif d’aire de couronne sous-estimée sur un arbre penché avec la méthodologie précédemment définie et employée à Forêt-Plate. (b) Méthodologie employée à Bouirou : placement d’un point de référence centré sous la couronne quel que soit l’arbre afin d’améliorer l’estimation de l’aire de couronne.

1999; Antin et al., 2013; Bohlman and O'Brien, 2006), nous choisissons d'utiliser une régression linéaire simple de type "moindres carrés". Ainsi le *dbh* est considérée comme une variable indépendante car son erreur de mesure est minimale, et la variable  $K_{area}$  comme dépendante. La validité du modèle linéaire construit sur les jeux de données a été testée en vérifiant la normalité des résidus, leur homoscedasticité et leur indépendance à l'aide des tests de Kolmogorov-Smirnov, Breusch-Pagan et Durbin-Watson respectivement. L'intégralité du traitement statistique est réalisé avec le logiciel R (R Core Team, 2012) et le package R 'lmtest' (Zeileis and Hothorn, 2002) pour les deux derniers tests cités.

**Test de la constance de la pente en fonction du dbh.** Nous réalisons un test de Davies (Davies, 1987; Muggeo, 2003) afin de détecter un changement significatif de pente dans la régression linéaire. Le test est configuré en mode unilatéral lorsque le sens de la rupture de pente est suspecté graphiquement. Des valeurs de *dbh* régulièrement espacées sont générées et les pentes des régressions sont comparées de part et d'autre de ces points avec génération de p-values. En cas de changement significatif, le *dbh* correspondant au point de rupture significatif sera utilisé pour diviser les données selon deux intervalles et réaliser ainsi une régression linéaire en deux segments. Le package R 'segmented' est utilisé (Muggeo, 2008).

## 2.4.2 Approche fonctionnelle : densité de bois et allométrie

**Densité de bois et phylogénie.** A l'échelle des FDH, la variation de la densité du bois au rang spécifique est expliquée à 74% par l'appartenance taxinomique de rang supérieur, c'est à dire le genre (Chave et al. (2006)). La densité du bois des individus n'ayant pas été carottés peut donc être approximée par la moyenne des mesures établie au niveau du genre.

**Corrélations entre densité de bois et propriétés allométriques.** Le lien entre densité de bois et (1) l'aire moyenne de couronne des arbres de petits dbh (i.e. <18,5cm) (2) la pente allométrique des arbres de grands dbh (i.e. >18,5cm) est évalué avec une régression linéaire. Dans le premier cas seuls les individus possédant une densité de bois directement mesurée sont représentés tandis que dans le second cas une moyenne de densité de bois est calculée au niveau du genre et la pente allométrique est calculée seulement pour les genres contenant au moins 5 individus. Un test de pente est réalisé pour tester la significativité de l'effet de la densité de bois.

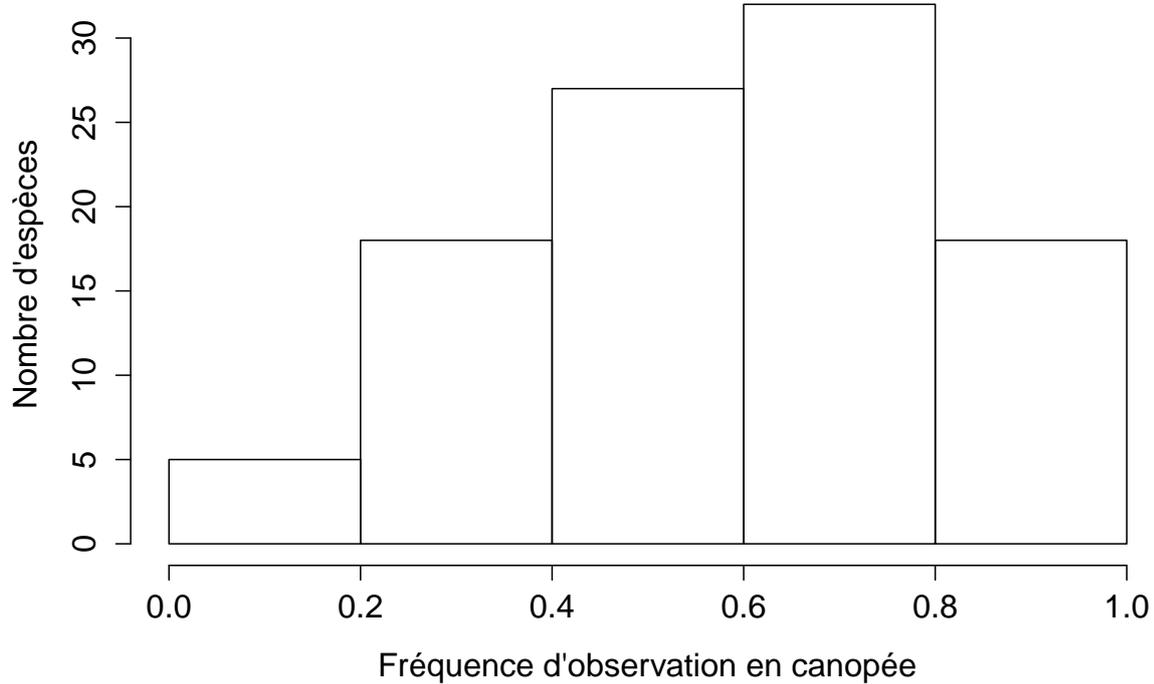


FIGURE 6 – Fréquence d’observation en canopée des espèces de stature adulte en canopée

	Parcelle		échantillonnage	
	Forêt Plate	Bouirou	Forêt Plate	Bouirou
Total individus dbh>10cm	955	1242		
Appartenant à Gymnospermes ou Angiospermes, hors lianes	845	927		
Appartenant à espèces de stature adulte de canopée	780	907		
Dont canopée	300	399	300 (100%)	399 (100%)
Dont infra-canopée	480	508	120 (25%)	127 (25%)
Total plan d’échantillonnage			420	526
Exclus sur le terrain			62	51
Mesurés			358	475
Exclus de l’analyse pour non-conformité			9	20
Intégrés analyse statistique			<b>349</b>	<b>455</b>
Dont infra-canopée			<b>72</b>	<b>108</b>
Dont canopée			<b>277</b>	<b>347</b>

TABLE 2 – Composition des parcelles et du plan d’échantillonnage (nombre d’arbres)

## 3 Résultats

### 3.1 Répartition des diamètres et aires de couronnes selon la strate verticale

**Distribution des dbh selon la strate verticale.** En figure 7 est présentée pour chaque parcelle la densité d'individus en fonction du dbh selon 2 classes de stratification verticale de la forêt : infra-canopée et canopée.

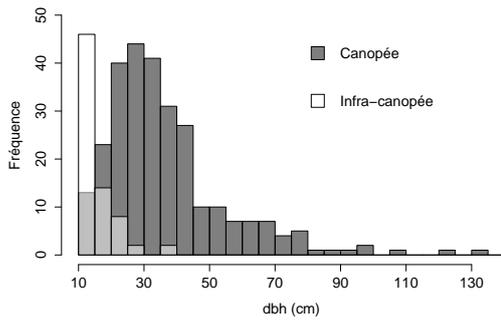
Nous constatons qu'il existe pour les 2 parcelles un grand recouvrement des *dbh* entre les 2 ensembles de strates infra-canopée et canopée. Néanmoins les histogrammes se croisent pour une valeur de *dbh* comprise entre 15 et 20cm, pour les deux parcelles : les probabilités que dans notre jeu de données un arbre de  $dbh < 15\text{cm}$  soit en infra-canopée et qu'un arbre de  $dbh > 20\text{cm}$  soit en canopée sont supérieures à 0,5.

**Distribution des aires de couronne en canopée.** Sur l'ensemble des deux parcelles (cf figure 8), l'aire de couronne la plus grande mesurée est de  $200\text{m}^2$ . Les couronnes d'aire comprises entre 5 et  $10\text{m}^2$  sont les plus fréquemment observées. La distribution des couronnes suit une loi exponentielle et le test de normalité de Shapiro indique une p-value de 0,38 (distribution significativement non différente de la loi normale) lorsque les données sont log-transformées.

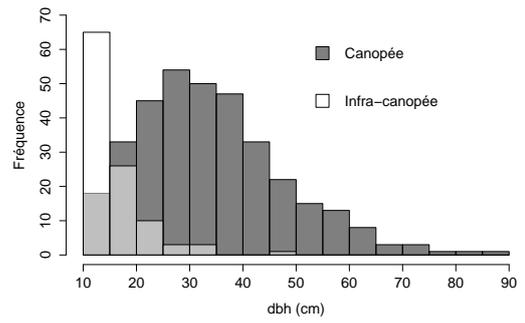
### 3.2 Allométrie Aire de couronne/diamètre de tronc $K_{area}/D$

**Allométrie non linéaire.** La courbe de régression par quantile non linéaire est ajustée sur le jeu de données brutes, en spécifiant une loi puissance comme prédit par la MTE (cf figure 9). L'ajustement de la régression semble cohérent avec les données et les paramètres de pente estimés sont de 1,55 pour Forêt Plate et 1,29 pour Bouirou. La dispersion des données autour du modèle augmente avec le dbh.

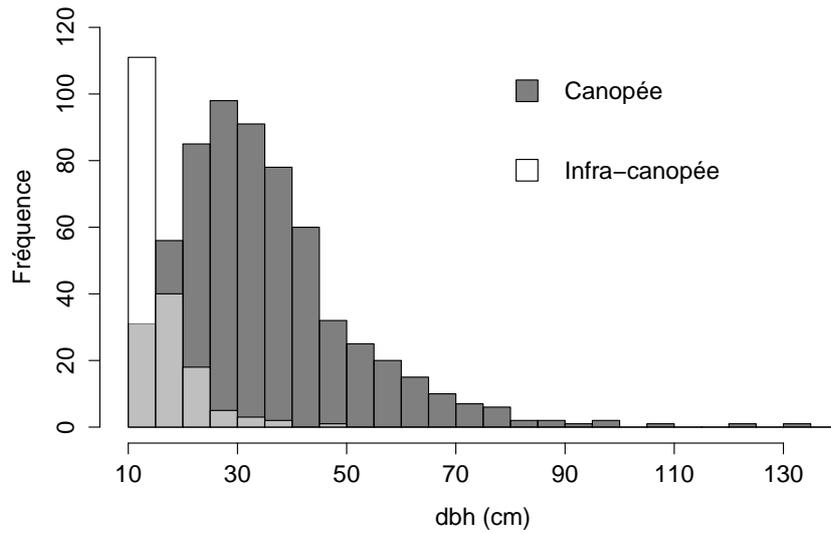
**Transformation log-log et modèle linéaire.** Après transformation log-log du jeu de données, un modèle linéaire est désormais ajustable (cf figure 10). Les valeurs estimées de la pente sont de 1,44 (IC95% [1,32 ; 1,55]) à Forêt Plate et 1,23 (IC95% [1,14 ; 1,31]) à Bouirou, et sont donc significativement différentes. Les coefficients de détermination sont de 0,62 à Forêt Plate et 0,63 à Bouirou. La normalité et l'homoscédasticité des résidus est respectée (p-values > 0,05),



(a) Forêt Plate



(b) Bouirou



(c) Forêt Plate et Bouirou réunies

FIGURE 7 – Histogramme des dbh selon les 2 classes de strates.

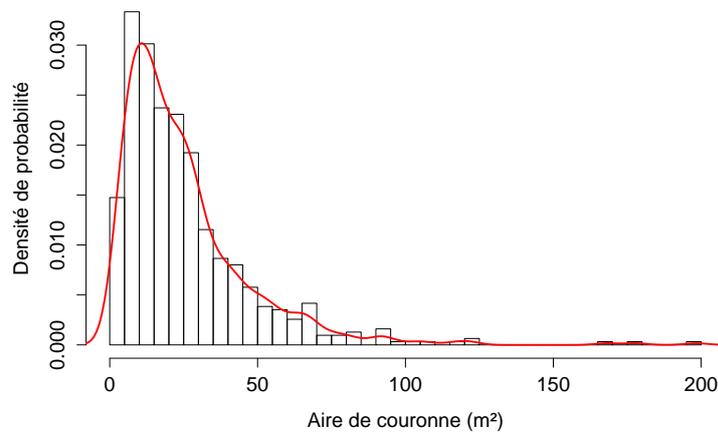


FIGURE 8 – Histogramme des aires de couronne des arbres en canopée.

néanmoins les résidus ne sont pas indépendants (p-value du test de Durbin-Watson  $<0,05$ ) (cf table 3).

**Segmentation de la relation allométrique.** Pour Forêt Plate une rupture de pente peu significative (p-value=0,13) est détectée pour un dbh de 18,83cm. A Bouirou une rupture de pente significative (p-value=0,03) est détectée pour un dbh similaire de 18,29cm. Les modèles linéaires segmentés des 2 parcelles sont présentés en figure 11. La normalité des résidus est respectée (p-value test de Shapiro  $>0,05$ ), néanmoins les résidus ne sont pas homoscédastiques et indépendants pour les seconds segments correspondants aux grands dbh. Les coefficients de détermination sont élevés pour les grands dbh (0,52 et 0,48 respectivement pour Forêt Plate et Bouirou) et faibles pour les petits dbh (0,03 et 0,11 respectivement pour Forêt Plate et Bouirou) (cf table 4). La table 5 présente la composition du jeu de données selon les deux segments et la position dans la stratification verticale. La probabilité dans notre échantillonnage sur les deux parcelles qu'un arbre de dbh  $< 18,5\text{cm}$  soit positionné en infra-canopée est de 0,67 et qu'un arbre de dbh  $> 18,5\text{cm}$  soit positionné en canopée est de 0,94.

### 3.3 Variabilité de l'allométrie en fonction de la densité de bois

**Aire de couronne des individus de petits dbh (10-18,5cm)** Les pentes des régressions linéaires sont positives mais les tests de pente sont non significatifs (p-value de 0,15 à Forêt Plate et 0,12 à Bouirou, cf figure 12). La prédiction à Forêt Plate est de  $6\text{m}^2$  pour une densité de bois de  $0,6\text{g}/\text{cm}^3$  et de  $9\text{m}^2$  pour une densité de bois de  $0,8\text{g}/\text{cm}^3$  tandis qu'à Bouirou la prédiction est de  $8,5\text{m}^2$  pour une densité de bois de  $0,6\text{g}/\text{cm}^3$  et de  $14\text{m}^2$  pour une densité de bois de  $0,8\text{g}/\text{cm}^3$ .

Lorsque les données des deux parcelles sont réunies la pente de la régression linéaire est positive et le test de pente presque significatif (p-value de 0,07). La prédiction à Forêt Plate est de  $7\text{m}^2$  pour une densité de bois de  $0,6\text{g}/\text{cm}^3$  et de  $11\text{m}^2$  pour une densité de bois de  $0,8\text{g}/\text{cm}^3$ . Au vu de la p-value (comprise entre 0,05 et 0,1) la présomption contre l'hypothèse nulle (pente nulle) est faible mais bien présente (Wasserman, 2004). L'effet de la densité de bois est donc légèrement significatif sur la taille moyenne des couronnes pour des dbh $<18,5\text{cm}$  et l'aire des couronnes des dbh compris entre 10 et 18,5cm est d'autant plus grande que la densité de bois est élevée.

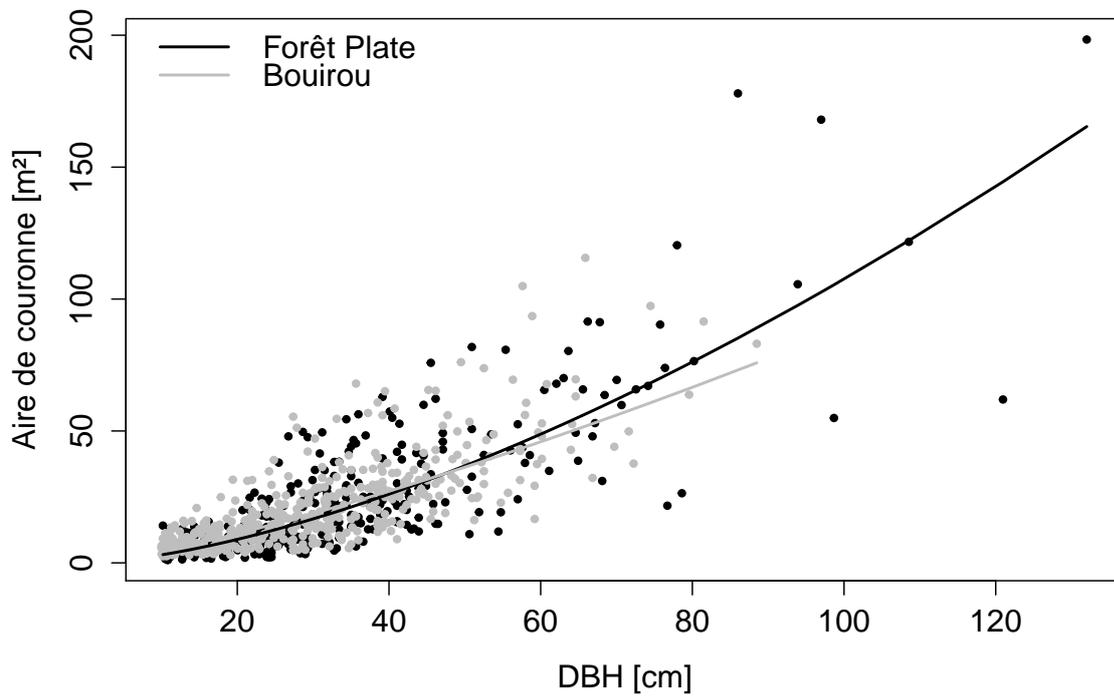


FIGURE 9 – Régression quantile non linéaire : allométrie  $K_{area} = a.D^b$

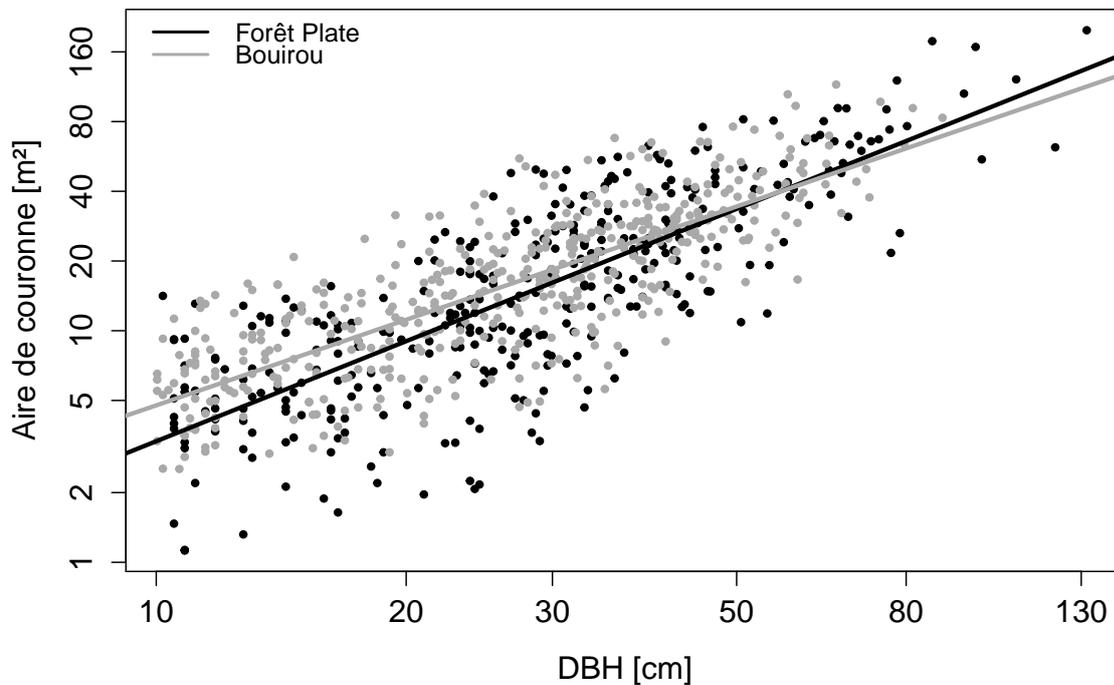


FIGURE 10 – Régression linéaire : allométrie  $\log(K_{area}) = \log(a) + b.\log(D)$

**Pente de l'allométrie par genre, pour les dbh>18.5cm.** La pente de la régression linéaire est non significative à Forêt Plate (p-value=0,71). A Bouirou celle ci est légèrement significative (p-value=0,08) et la pente est négative (-2,89), cf figure 13. La prédiction à Bouirou est une pente de 2 pour une densité de bois de  $0,5g/cm^3$  et de 1 pour une densité de bois de  $0,8g/cm^3$ .

A Bouirou, l'effet de la densité de bois est donc légèrement significatif sur la pente de l'allométrie pour des dbh>18,5cm et la pente de l'allométrie est d'autant plus faible que la densité de bois est élevée.

### **3.4 Corrélation des mesures d'aires de couronnes (Forêt/Images aéroportées)**

**Distribution des aires de couronnes selon les deux approches** En figure 14 et 15 sont présentés les distributions d'aires de couronne selon l'outil utilisé. A Forêt-Plate la p-value du test de Kolmogorov-Smirnov vaut  $3e-07$  et est ainsi hautement significative : les distributions d'aires de couronne sont significativement différentes (ie ne suivent pas la même loi) selon l'outil utilisé et les aires de couronne sont significativement inférieures lorsqu'elles sont mesurées sur le terrain. Le biais observé entre les 2 outils est compris entre 5 et  $10m^2$  pour des aires de couronnes comprises entre 0 et  $50m^2$  qui représentent 90% des arbres de l'échantillonnage. Pour les arbres d'aires de couronne  $>50m^2$  ce biais semble moindre et est plus difficile à quantifier.

A Bouirou la p-value du test de Kolmogorov-Smirnov vaut 0,586 et est ainsi non significative : les distributions d'aires de couronne sont significativement non différentes selon l'outil utilisé et suivent la même loi.

	Forêt Plate	Bouirou
p-value test de Shapiro	0.60	0.74
p-value test de Breusch-Pagan	0.05	0.30
p-value test de Durbin-Watson	0.02	0.00
$R^2$	0.62	0.63
Borne inf IC 95% (a)	0.08	0.21
a	0.12	0.28
Borne sup IC 95% (a)	0.18	0.37
Borne inf IC 95% (b)	1.32	1.14
b	1.44	1.23
Borne sup IC 95% (b)	1.55	1.31

TABLE 3 – Validité, pouvoir prédictif et paramètres du modèle log-log non segmenté

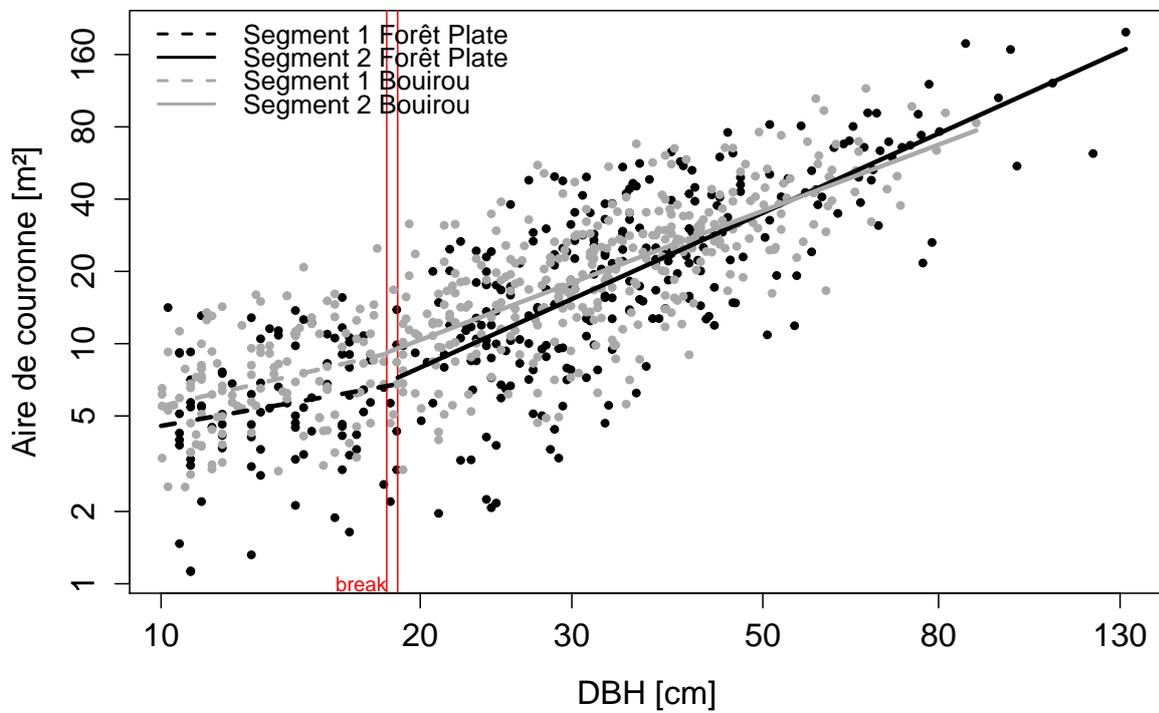


FIGURE 11 – Régression linéaire segmentée : allométrie  $\log(K_{area}) = \log(a) + b \cdot \log(D)$

## 4 Discussion

### 4.1 Variabilité de la relation allométrique

#### 4.1.1 Au cours du développement des arbres de canopée

**Un changement d'allométrie lors du passage dans la strate canopée.** Un changement significatif de pente de la droite allométrique a été mis en évidence à Bouirou, alors qu'il n'était pas significatif à Forêt Plate. Ceci peut être expliqué par la méthodologie différente de mesure appliquée aux deux sites. En effet, la méthodologie initiale employée à Forêt Plate génère une plus forte variabilité dans les estimations d'aire de couronne, dont l'impact est plus conséquent pour les arbres de petites couronnes (par conséquent de petits *dbh*). De ce fait, la dispersion des mesures est élevée autour du *dbh* de 20cm ce qui altère la détection des deux pentes par le test de Davies.

Cette zone d'incertitude se superpose de plus à la valeur du *dbh* (18,5cm) à partir de laquelle 94% des arbres sont situés en canopée d'après notre jeu de données, ainsi le nombre d'arbres en infra-canopée est donc négligeable à partir d'un *dbh* de 18,5cm. A l'échelle du peuplement le changement de pente allométrique est donc étroitement lié au changement de position des arbres dans la structure verticale de la forêt : l'allométrie des arbres en canopée est différente de celle des arbres en infra-canopée. Ces observations sont également soutenues par Sterck & Bongers (1998) et Hummel (2000).

La pente de la régression augmente avec le passage dans la canopée, en d'autres termes la superficie de la couronne augmente davantage lorsque l'arbre atteint le statut de canopée. Ce résultat peut être expliqué (1) par l'encombrement spatial, une contrainte forte en infra-canopée qui peut limiter le développement de la couronne des arbres en infra-canopée du fait de la compétition pour l'espace (Getzin et al., 2008; Lang et al., 2010) et (2) par l'augmentation de l'intensité lumineuse lors du passage en canopée ce qui permet des taux de photosynthèse accrus (Richards et al., 1952; Montgomery and Chazdon, 2001), un accroissement en biomasse plus fort et une expansion horizontale plus élevée (King et al., 2005). Il se produit ainsi un changement architectural des arbres lors du passage en canopée avec une allocation de biomasse plus forte pour l'expansion horizontale de la couronne (Sterck et al., 2001; Sterck and Bongers, 2001), comparativement à l'accroissement en diamètre du tronc.

	Forêt Plate seg1	Forêt Plate seg2	Bouirou seg1	Bouirou seg2
p-value test de Shapiro	0.84	0.71	0.83	0.81
p-value test de Breusch-Pagan	0.41	0.01	0.34	0.02
p-value test de Durbin-Watson	0.27	0.19	0.00	0.00
$R^2$	0.03	0.52	0.11	0.49
Borne inf IC 95% (a)	0.25	0.04	0.19	0.10
a	1.47	0.07	0.63	0.17
Borne sup IC 95% (a)	8.6	0.14	2.17	0.28
Borne inf IC 95% (b)	-0.16	1.39	0.45	1.21
b	0.50	1.58	0.93	1.37
Borne sup IC 95% (b)	1.17	1.78	1.40	1.52

TABLE 4 – Validité, pouvoir prédictif et paramètres du modèle log-log segmenté ( $dbh$  seg1 [10;18.5] et  $dbh$  seg2 [18.5;∞])

	$n_{dbh < 18.5cm}$	$n_{dbh > 18.5cm}$	$P(dbh < 18.5cm = Infra - canope)$	$P(dbh > 18.5cm = Canope)$	
Forêt Plate	Infra-canopée	58	14	0.64	0.95
	Canopée	32	245		
Bouirou	Infra-canopée	85	23	0.70	0.93
	Canopée	37	310		
Parcelles réunies	Infra-canopée	143	37	0.67	0.94
	Canopée	69	555		

TABLE 5 – Composition du jeu de données selon les deux segments allométriques et la strate des arbres. Probabilités d'appartenance à une strate selon le  $dbh$ .

**Sources de variabilité au sein des modèles linéaires** Le pouvoir prédictif du modèle linéaire segmenté est faible pour la catégorie d'arbres de petits *dbh* ce qui peut s'expliquer par une plus forte variabilité d'ajustement de la couronne en réponse à l'hétérogénéité des conditions de lumière, d'encombrement et de chutes de branches.

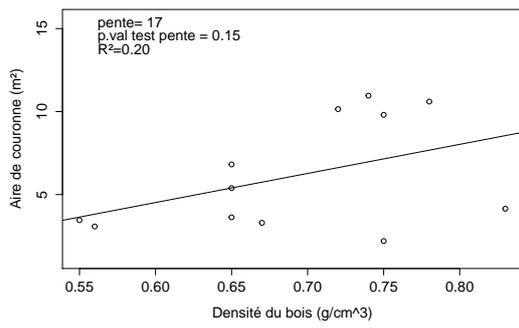
Pour la catégorie des arbres de grands *dbh*, le modèle linéaire ajusté possède un pouvoir prédictif élevé ( $R^2$  de 48% à Forêt Plate et 52% à Bouirou) tandis que l'homoscedasticité et l'indépendance des résidus n'est pas respectée : graphiquement les résidus sont d'autant plus faibles que le *dbh* est élevé. Ceci peut être expliqué au contraire comme un ajustement plus uniforme de la superficie des couronnes en réponse à l'uniformisation des conditions environnementales au fur et à mesure que les arbres s'élèvent au-dessus de la canopée.

#### 4.1.2 En fonction de la densité du bois

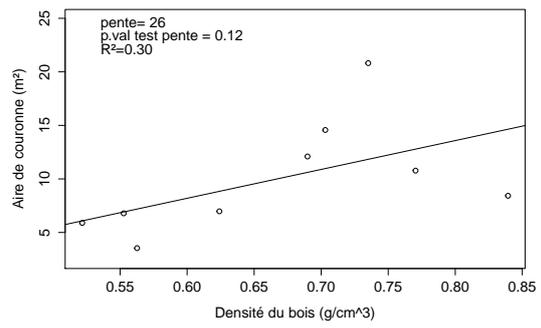
**Strate infra-canopée : des stratégies de croissance différentes.** La relation entre l'aire moyenne des couronnes des arbres de *dbh* 10-18,5cm (i.e. à dominance infra-canopée) et la densité du bois est légèrement significative sur l'ensemble des deux parcelles et d'autant plus grande que la densité de bois est élevée. Ces résultats peuvent être expliqués par la corrélation entre la densité de bois et le module d'élasticité de Young (Van Gelder et al., 2006), relatif à la rigidité du matériau. En effet, sur des considérations biomécaniques seuls les arbres en infra-canopée développant des branches latérales rigides résistent aux chutes de débris biologiques (eg branchages) et sont en capacité de maintenir de larges couronnes. Au contraire, les arbres à faible densité de bois possèdent une réponse en croissance opposée qui favorise la croissance en hauteur au détriment de l'expansion horizontale de la couronne. Ces stratégies également mises en évidence par Iida et al. (2012) sont confirmées par nos données pour les arbres atteignant la canopée des FDH de Nouvelle-Calédonie.

**Strate canopée : la biomasse comme ressource limitante.** La pente de la droite allométrique des arbres de *dbh* supérieur à 18,5cm (i.e. majoritairement en canopée) en fonction de la densité du bois est légèrement significative à Bouirou et d'autant plus faible que la densité de bois est élevée. Cette tendance n'est pas vérifiée à Forêt Plate, probablement du fait de l'application d'une méthodologie moins précise.

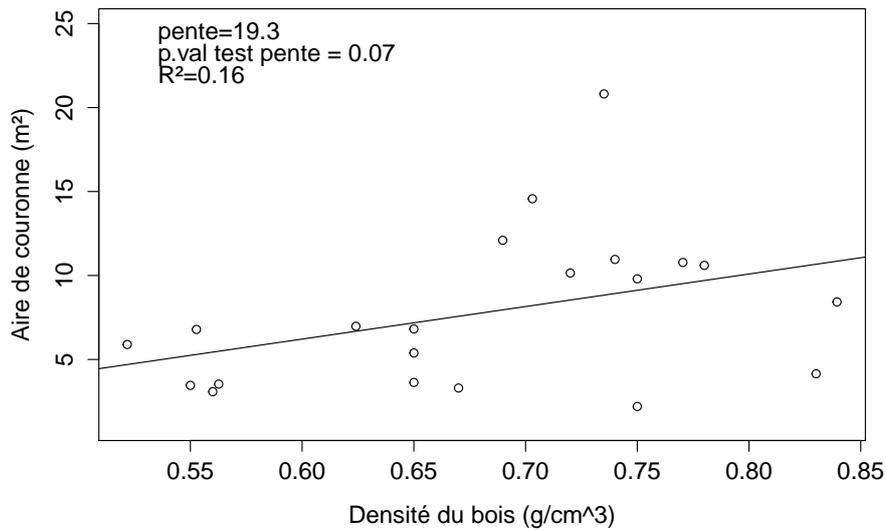
Ce résultat peut être expliqué par l'allocation en biomasse que représente l'accroissement en diamètre de la couronne, en fonction de la densité de bois. En effet, pour une aire de couronne



(a) Forêt Plate

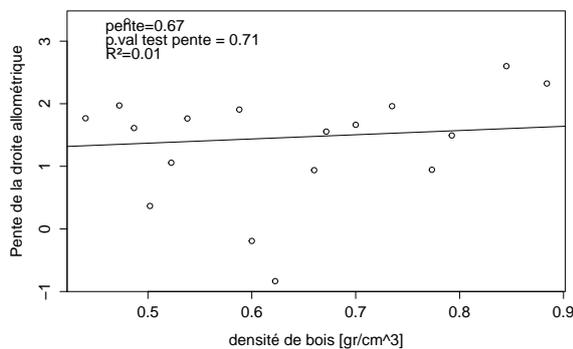


(b) Bouirou

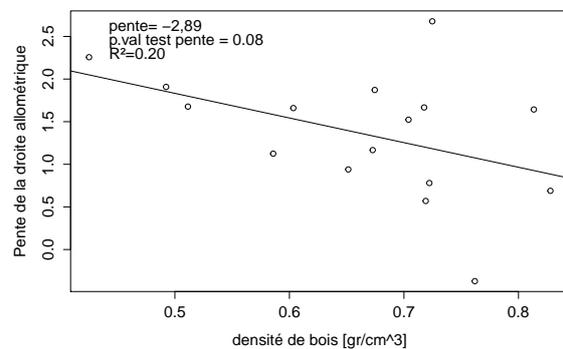


(c) Forêt Plate et Bouirou réunies

FIGURE 12 – Aire de couronne en fonction de la densité du bois, pour les individus de dbh>18.5cm dont la densité à été mesurée



(a) Forêt Plate



(b) Bouirou

FIGURE 13 – Pente de la droite d'allométrie en fonction de la densité du bois intégrée au rang du genre pour les arbres de dbh>18.5

donnée le gain de biomasse semble constant (Olson et al., 2009) et par conséquent la vitesse d'accroissement de la taille de la couronne sera d'autant plus faible que la biomasse par unité de volume (densité de bois) est élevée. Cet effet a également été mis en évidence par King et al. (2005) et nos données confirment ces observations en FDH de Nouvelle-Calédonie, pour les arbres atteignant la canopée.

## 4.2 L'allométrie des forêts denses humides calédoniennes

### 4.2.1 Lien avec la théorie métabolique.

La MTE prédit une pente de  $b = 4/3 = 1.33$  dans la relation  $K_{area}/D$ . D'après les intervalles de confiance à 95% (IC95) de nos paramètres estimés, nous constatons que le modèle segmenté construit à Bouirou a des pentes statistiquement non-différentes des prédictions de la MTE. Cette comparaison est plus ambiguë avec les modèles en un segment : la pente est statistiquement non différente à Forêt Plate mais statistiquement inférieure à la prédiction de la MTE à Bouirou, comme observé par Pretzsch and Dieler (2012).

### 4.2.2 Comparaison avec d'autres données à l'échelle pantropicale.

A notre connaissance, les seules données publiées sur l'allométrie tronc-couronne  $K_{area}/D$  en domaine tropical sont celles de Antin et al. (2013). Les auteurs de cette étude réalisée dans les Ghats occidentaux en Inde ont construits un modèle en un seul segment dont la pente vaut  $b = 1,27$ , est en accord avec notre modèle construit à Bouirou. Cependant notre modèle en un segment à Forêt Plate possède une pente significativement supérieure aux deux précédents modèles. Ce constat peut être imputable à la méthodologie de mesure appliquée à Forêt Plate, qui ayant généré un grand nombre de couronnes aux aires sous estimées pour des arbres de petits dbh a induit une pente plus forte d'allométrie.

## 4.3 La télédétection par images aériennes

**Corrélation des mesures** En fonction de l'outil utilisé, les mesures d'aires de couronnes montrent un biais à Forêt-Plate et les mesures de terrain sont significativement inférieures à celles effectuées par télédétection sur images aéroportées. Ce résultat est conforme à nos doutes sur la précision de la méthodologie de mesure employée à Forêt-Plate. Il s'avère que cette méthode est biaisée et a sous-estimé les couronnes d'aire inférieure à  $50m^2$ .

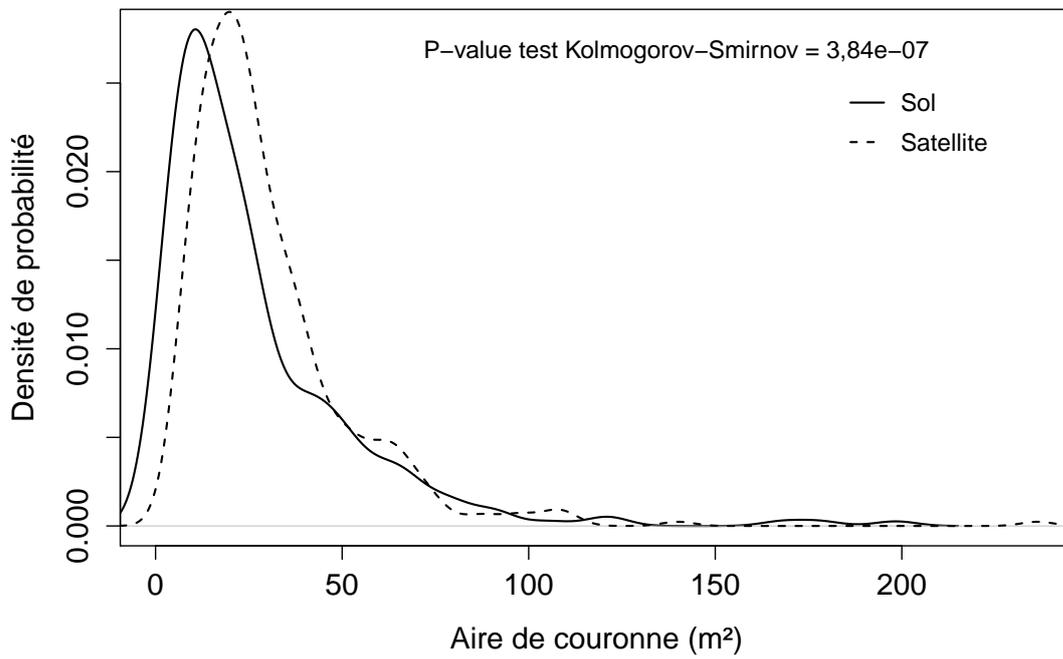


FIGURE 14 – Distribution des aires de couronnes à Forêt-Plate en fonction de l’outil de mesure.

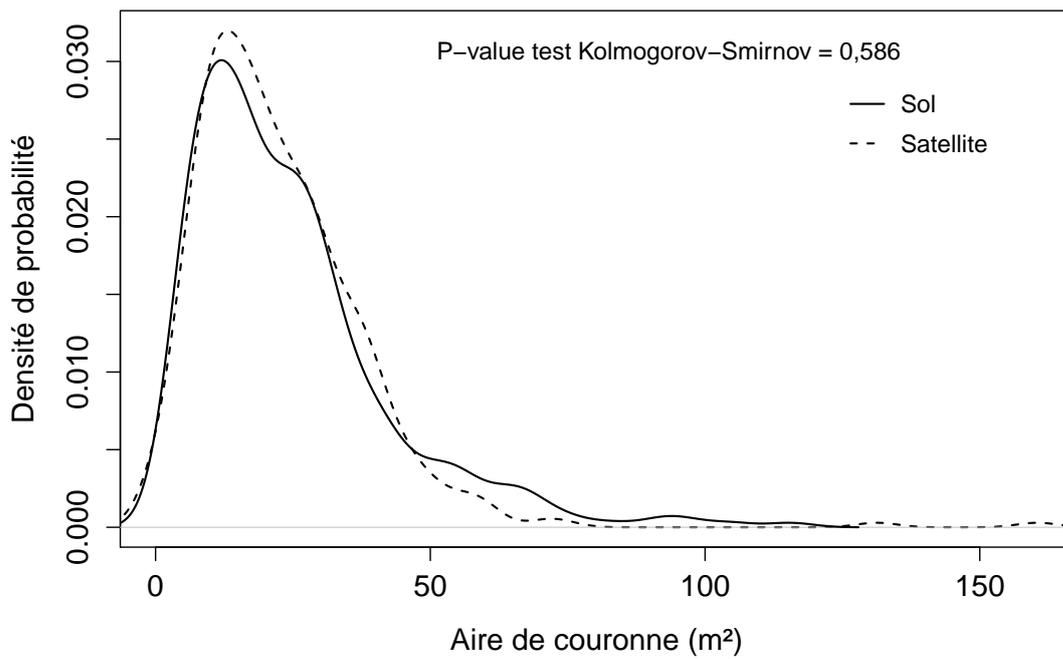


FIGURE 15 – Distribution des aires de couronnes à Bouirou en fonction de l’outil de mesure.

Au contraire, après amélioration de la méthodologie de mesure aucun biais n'est constaté à Bouirou et les mesures sont statistiquement identiques entre les mesures à partir du sol et celles par télédétection.

Ces résultats permettent de démontrer que la différence de pente allométrique entre les deux parcelles sur le modèle linéaire en un segment est bien due à une méthodologie de terrain induisant un biais pour les petites couronnes à Forêt-Plate. L'allométrie  $K_{area}/D$  construite à Bouirou apparait donc comme non-biaisée et représentative des FDH de Nouvelle-Calédonie en Province Nord.

La corrélation des mesures de couronne entre les deux méthodes confirme le lien entre les paramètres structuraux de sous-bois et ceux observables depuis la canopée. Ceci vient également en appui des études de prédiction de biomasse aérienne à partir de l'analyse de texture du grain de canopée (Proisy et al., 2011), définie à partir de l'abondance relative des différentes tailles de couronne.



## 5 Conclusion

Le plan d'échantillonnage focalisé sur les espèces Gymnospermes et Angiospermes non lianescentes atteignant la canopée a permis d'étudier l'allométrie pour 100 espèces d'arbres de stature adulte de canopée. Par définition ce choix constitue une limite de l'étude et les allométries proposées ne sont pas applicables aux arbres de stature adulte en infra canopée. La présente allométrie est applicable pour les arbres dont le  $dbh > 18,5cm$  dont la contribution aux paramètres structuraux horizontaux (eg surface terrière) est proportionnellement plus importante. Connaissant ainsi la relation allométrique tronc-couronne des arbres de canopée en FDH de Nouvelle-Calédonie, la télédétection de couronnes d'arbres de canopée sur des images satellites couplée avec l'allométrie  $K_{area}/D$  peut être un outil performant pour estimer la structure diamétrique des FDH à large échelle spatiale, dans l'optique de définir plus finement les habitats forestiers des FDH de Nouvelle-Calédonie.



## Références

- Aiba, S.-i. and K. Kitayama (1999). Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on mount kinabalu, borneo. *Plant Ecology* 140(2), 139–157.
- Alder, D. and T. J. Synnott (1992). Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest.
- Alves, L. F. and F. A. Santos (2002). Tree allometry and crown shape of four tree species in atlantic rain forest, south-east brazil. *Journal of tropical ecology* 18(2), 245–260.
- Antin, C., R. Pélissier, G. Vincent, and P. Couteron (2013). Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an indian monsoon forest. *Trees* 27(5), 1485–1495.
- Ayhan, H. (1974). Crown diameter : dbh relations in scots pine. *Arbor* 5(4), 15–25.
- Banin, L., T. Feldpausch, O. Phillips, T. Baker, J. Lloyd, K. Affum-Baffoe, E. Arets, N. Berry, M. Bradford, and R. Brien (2012). What controls tropical forest architecture? testing environmental, structural and floristic drivers. *Global Ecology and Biogeography* 21(12), 1179–1190.
- Bohlman, S. and S. O'Brien (2006). Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on barro colorado island, panama. *Journal of Tropical Ecology* 22(2), 123–136.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85(7), 1771–1789.
- Chave, J., H. C. Muller-Landau, T. R. Baker, T. A. Easdale, H. t. Steege, and C. O. Webb (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications* 16(6), 2356–2367.
- Davies, R. B. (1987). Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative. *Biometrika* 74(1), 33–43.
- Duchauffour, A. (1903). *Revue des Eaux et Forêts* 42, 65.
- Enquist, B. J., J. H. Brown, and G. B. West (1998). Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395(6698), 163–165.
- Enquist, B. J., G. B. West, and J. H. Brown (2009). Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(17), 7046–7051.
- Feldpausch, T. R., L. Banin, O. Phillips, T. Baker, S. Lewis, C. A. Quesada, K. Affum-Baffoe, E. Arets, N. Berry, M. Bird, et al. (2010). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences Discussions* 7(5).
- Getzin, S., K. Wiegand, J. Schumacher, and F. A. Gougeon (2008). Scale-dependent competition at the stand level assessed from crown areas. *Forest ecology and management* 255(7), 2478–2485.
- Gitay, H., I. Noble, and J. Connell (1999). Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10(5), 641–650.
- Gourlet-Fleury, S., L. Blanc, N. Picard, P. Sist, J. Dick, R. Nasi, M. D. Swaine, and E. Forni (2005). Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics : looking for a strategy. *Annals of Forest Science* 62(8), 785–796.
- Greenberg, J. A., S. Z. Dobrowski, and S. L. Ustin (2005). Shadow allometry : Estimating tree structural parameters using hyperspatial image analysis. *Remote Sensing of Environment* 97(1), 15–25.
- Harja, D., G. Vincent, R. Mulia, and M. van Noordwijk (2012). Tree shape plasticity in relation to crown exposure. *Trees* 26(4), 1275–1285.
- Henry, H. and L. Aarssen (1999). The interpretation of stem diameter–height allometry in trees : biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* 2(2), 89–97.



- Hoff, M. (1983). Quelques aspects des forêts de nouvelle calédonie et de leurs structures. *Bulletin de Liaison-SEPANRIT* (12 spécial), 113–118.
- Hummel, S. (2000). Height, diameter and crown dimensions of *Cordia alliodora* associated with tree density. *Forest Ecology and Management* 127(1), 31–40.
- Ibanez, T., J. Munzinger, G. Dagostini, V. Hequet, F. Rigault, T. Jaffré, and P. Birnbaum (2013). 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*.
- Iida, Y., L. Poorter, F. J. Sterck, A. R. Kassim, T. Kubo, M. D. Potts, and T. S. Kohyama (2012). Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology* 26(1), 274–282.
- Kier, G., H. Kreft, T. M. Lee, W. Jetz, P. L. Ibsch, C. Nowicki, J. Mutke, and W. Barthlott (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(23), 9322–9327.
- King, D., S. Davies, M. N. Supardi, and S. Tan (2005). Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of malaysia. *Functional Ecology* 19(3), 445–453.
- King, D. A. (1996). Allometry and life history of tropical trees. *Journal of tropical ecology* 12(1), 25–44.
- Lang, A. C., W. Härdtle, H. Bruelheide, C. Geißler, K. Nadrowski, A. Schuldt, M. Yu, and G. von Oheimb (2010). Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical china. *Forest ecology and management* 260(10), 1708–1715.
- Lehtpere, R. (1960). The crown expansion of japanese larch after heavy thinning. *Forestry* 33(2), 140–148.
- Lines, E. R., M. A. Zavala, D. W. Purves, and D. A. Coomes (2012). Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography* 21(10), 1017–1028.
- Montgomery, R. A. and R. L. Chazdon (2001). Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82(10), 2707–2718.
- Morat, P., T. Jaffré, F. Tronchet, J. Munzinger, Y. Pillon, J.-M. Veillon, M. Chalopin, P. Birnbaum, F. Rigault, and G. Dagostini (2012). The taxonomic reference base florical and characteristics of the native vascular flora of new caledonia. *Adansonia* 34(2), 179–221.
- Muggeo, V. M. (2003). Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in Medicine* 22, 3055–3071.
- Muggeo, V. M. (2008). segmented : an r package to fit regression models with broken-line relationships. *R News* 8(1), 20–25.
- Myers, N. (1988). Threatened biotas : " hot spots " in tropical forests. *Environmentalist* 8(3), 187–208.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Da Fonseca, and J. Kent (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772), 853–858.
- Niklas, K. J. (1992). *Plant biomechanics : an engineering approach to plant form and function*. University of Chicago press.
- Oldeman, R. (1974). L'architecture de la forêt guyanaise.
- Olson, M. E., R. Aguirre-Hernández, and J. A. Rosell (2009). Universal foliage-stem scaling across environments and species in dicot trees : plasticity, biomechanics and corner's rules. *Ecology letters* 12(3), 210–219.
- Osunkoya, O. O., K. Omar-Ali, N. Amit, J. Dayan, D. S. Daud, and T. K. Sheng (2007). Comparative height–crown allometry and mechanical design in 22 tree species of kuala belalong rainforest, brunei, borneo. *American Journal of Botany* 94(12), 1951–1962.



- Philip, M. S. et al. (1994). *Measuring trees and forests*. CAB international.
- Ploton, P., R. Pélissier, C. Proisy, T. Flavenot, N. Barbier, S. Rai, and P. Couteron (2012). Assessing aboveground tropical forest biomass using google earth canopy images. *Ecological Applications* 22(3), 993–1003.
- Poorter, L., L. Bongers, and F. Bongers (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species : traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87(5), 1289–1301.
- Pretzsch, H. and J. Dieler (2012). Evidence of variant intra-and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia* 169(3), 637–649.
- Proisy, C., N. Barbier, M. Guérout, R. Pélissier, J.-P. Gastellu-Etchegorry, E. Grau, and P. Couteron (2011). Biomass prediction in tropical forests : the canopy grain approach. *Remote sensing of biomass : principles and applications*, 1–18.
- QGIS Development Team (2009). *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation.
- R Core Team (2012). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0.
- Richards, P. W. et al. (1952). The tropical rain forest : an ecological study. *The tropical rain forest : an ecological study*.
- Schmid, M. (1979). Les écosystèmes forestiers mélanésiens (nouvelle calédonie, nouvelles-hébrides, fidji et îles salomon).
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi, and T. Kira (1964). A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory : I. basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* 14(3), 97–105.
- Slik, J., G. Paoli, K. McGuire, I. Amaral, J. Barroso, M. Bastian, L. Blanc, F. Bongers, P. Boundja, C. Clark, et al. (2013). Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global ecology and biogeography* 22(12), 1261–1271.
- Sterck, F. and F. Bongers (1998). Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American journal of Botany* 85(2), 266–266.
- Sterck, F. J. and F. Bongers (2001). Crown development in tropical rain forest trees : patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* 89(1), 1–13.
- Sterck, F. J., F. Bongers, and D. M. Newbery (2001). *Tree architecture in a Bornean lowland rain forest : intraspecific and interspecific patterns*, pp. 279–292. Springer.
- Van Gelder, H., L. Poorter, and F. Sterck (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171(2), 367–378.
- Vincent, G., D. Sabatier, L. Blanc, J. Chave, E. Weissenbacher, R. Pélissier, E. Fonty, J.-F. Molino, and P. Couteron (2012). Accuracy of small footprint airborne lidar in its predictions of tropical moist forest stand structure. *Remote sensing of environment* 125, 23–33.
- Virost, R. (1951). Associations végétales de la nouvelle-calédonie et leur protection. *Journal de la Société des océanistes* 7(7), 263–269.
- Virost, R. (1956). *La végétation canaque*, Volume 7. Editions du Muséum.
- Wasserman, L. (2004). *All of statistics : a concise course in statistical inference*. Springer.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276(5309), 122–126.
- West, G. B., B. J. Enquist, and J. H. Brown (2009). A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(17), 7040–7045.
- Zeileis, A. and T. Hothorn (2002). Diagnostic checking in regression relationships. *R News* 2(3), 7–10.



# Annexe A : Espèces de stature adulte canopée et abondances respectives dans les deux parcelles de 1ha.

	Famille	Espèce	<i>n<sub>ForêtPlate</sub></i>	<i>n<sub>Bouïrou</sub></i>					
1	Anacardiaceae	Semecarpus atra	11	0	51	Monimiaceae	Hedycarya engleriana	0	4
2	Anacardiaceae	Euroschinus aoupiniensis	2	0	52	Monimiaceae	Hedycarya cupulata	1	7
3	Annonaceae	Xylopiya vieillardii	6	0	53	Moraceae	Ficus habrophylla	0	2
4	Apocynaceae	Alstonia costata	1	3	54	Moraceae	Sparattosyce dioica	3	3
5	Aquifoliaceae	Ilex sebertii	0	2	55	Moraceae	Ficus racemigera	1	6
6	Araliaceae	Plerandra gabriellae	8	18	56	Moraceae	Sparattosyce balansae	11	0
7	Araliaceae	Polyscias cissodendron	0	1	57	Myodocarpaceae	Delarbrea harmsii	0	1
8	Araliaceae	Polyscias lecardii	1	0	58	Myrtaceae	Syzygium macranthum	19	2
9	Araucariaceae	Agathis moorei	8	0	59	Myrtaceae	Ptilocalyx wagapensis	4	1
10	Balanopaceae	Balanops oliviformis	0	1	60	Myrtaceae	Syzygium brachycalyx	0	4
11	Burseraceae	Canarium trifoliolatum	6	0	61	Myrtaceae	Syzygium amieueense	1	2
12	Calophyllaceae	Calophyllum caledonicum	12	41	62	Myrtaceae	Syzygium wagapense	1	0
13	Celastraceae	Maytenus fourmieri	0	1	63	Myrtaceae	Syzygium baladense	1	0
14	Clusiaceae	Montrouziera cauliflora	0	3	64	Myrtaceae	Syzygium aoupinianum	1	0
15	Clusiaceae	Garcinia neglecta	0	2	65	Oleaceae	Chionanthus brachystachys	15	3
16	Clusiaceae	Garcinia puat	2	8	66	Phyllanthaceae	Bischofia javanica	1	1
17	Clusiaceae	Garcinia virgata	0	1	67	Phyllanthaceae	Cleistanthus stiptatus	0	1
18	Clusiaceae	Garcinia densiflora	7	0	68	Phyllanthaceae	Glochidion billardierei	0	1
19	Cornaceae	Alangium villosum subsp. bussyanum	0	1	69	Phyllanthaceae	Glochidion caledonicum	1	0
20	Cornaceae	Alangium bussyanum	1	0	70	Podocarpaceae	Podocarpus sylvestris	0	1
21	Corynocarpaceae	Corynocarpus dissimilis	1	0	71	Primulaceae	Myrsine citrifolia	46	0
22	Cunoniaceae	Cunonia austrocaledonica	0	1	72	Proteaceae	Kermadecia sinuata	1	18
23	Cunoniaceae	Acsmithia densiflora	0	2	73	Proteaceae	Viotia leptophylla	27	2
24	Cunoniaceae	Geissois racemosa	1	0	74	Proteaceae	Kermadecia rotundifolia	10	2
25	Ebenaceae	Diospyros olen	10	8	75	Rhizophoraceae	Crossostylis multiflora	0	20
26	Ebenaceae	Diospyros macrocarpa	6	1	76	Rhizophoraceae	Crossostylis grandiflora	3	0
27	Ebenaceae	Diospyros fasciculosa	14	0	77	Rubiaceae	Guettarda baladensis	0	1
28	Elaeocarpaceae	Elaeocarpus guillainii	0	1	78	Rubiaceae	Gardenia oudiepe	1	5
29	Elaeocarpaceae	Sloanea lepida	6	0	79	Rutaceae	Comptonella drupacea	1	1
30	Elaeocarpaceae	Elaeocarpus angustifolius	4	0	80	Rutaceae	Geijera balansae	4	0
31	Elaeocarpaceae	Elaeocarpus hortensis var. neocaledonica	1	0	81	Rutaceae	Sarcomelicope leiocarpa	1	0
32	Fabaceae	Archidendropsis streptocarpa	0	8	82	Salicaceae	Xylosma vincentii	8	0
33	Hernandiaceae	Hernandia cordigera	1	15	83	Sapindaceae	Cupaniopsis sylvatica	4	8
34	Icacinaceae	Apodytes clusiifolia	0	60	84	Sapindaceae	Cupaniopsis macrocarpa	11	8
35	Lauraceae	Cryptocarya elliptica	0	4	85	Sapindaceae	Elattostachys apetala	6	5
36	Lauraceae	Endiandra polyneura	0	3	86	Sapindaceae	Arytera arcuata	0	2
37	Lauraceae	Cryptocarya sp. aff. aristata	0	2	87	Sapindaceae	Guioa ovalis	0	4
38	Lauraceae	Cryptocarya pluricostata	1	8	88	Sapindaceae	Cupaniopsis petiolulata	15	17
39	Lauraceae	Cryptocarya aristata	0	1	89	Sapindaceae	Gongrodiscus sufferrugineus	0	1
40	Lauraceae	Cryptocarya velutinosa	0	2	90	Sapindaceae	Guioa glauca	0	1
41	Lauraceae	Cryptocarya sp. aff. pluricostata	0	1	91	Sapindaceae	Storthocalyx sp.A (JM6077)	2	0
42	Lauraceae	Cryptocarya longifolia	3	0	92	Sapindaceae	Arytera chartacea	10	0
43	Lauraceae	Cryptocarya macrodesme	2	0	93	Sapindaceae	Podonophelium concolor	1	0
44	Loganiaceae	Neuburgia novocaledonica	3	6	94	Sapotaceae	Planchonella sphaerocarpa	0	8
45	Meliaceae	Dysoxylum kouriense	0	12	95	Sapotaceae	Pycnandra comptonii	0	29
46	Meliaceae	Anthocarapa nitidula	1	7	96	Sapotaceae	Pycnandra balansae	0	3
47	Meliaceae	Dysoxylum rufescens subsp. rufescens	2	26	97	Sapotaceae	Planchonella endlicheri	10	0
48	Meliaceae	Dysoxylum roseum	1	12	98	Sapotaceae	Planchonella wakere	1	0
49	Meliaceae	Dysoxylum macranthum	0	1	99	Symplocaceae	Symplocos arborea	0	2
50	Meliaceae	Dysoxylum bijugum	1	0	100	Symplocaceae	Symplocos montana	3	0
					TOTAL			349	455

TABLE 1 – Espèces de stature adulte canopée et abondances respectives dans les deux parcelles de 1ha.

**Résumé** Dans l'optique de définir plus finement les habitats forestiers de Nouvelle-Calédonie, une étude en cours en Province Nord propose une approche basée sur la structure de la forêt et le développement d'outils permettant des estimations à large étendue spatiale. L'allométrie tronc-couronne ( $K_{area}/D$ ) relie l'aire de couronne ( $K_{area}$ ) mesurable par télédétection depuis des images aéroportées avec le diamètre du tronc ( $D$ ), un paramètre structural clé des forêts. Cette relation suit une loi puissance dont l'exposant est prédit par la théorie métabolique de l'écologie. La faible sensibilité de cette allométrie aux conditions environnementales en fait un outil à fort potentiel pour des estimations à large étendue spatiale. Nous analysons la variabilité de cette allométrie au cours du développement des arbres et en fonction de la densité du bois. Les mesures d'aires de couronnes des arbres de stature adulte en canopée sont réalisées sur le terrain dans deux parcelles de 1 ha de forêt dense humide (FDH) et comparées avec des mesures réalisées sur images aéroportées. Nos résultats montrent une variabilité de l'allométrie en fonction (1) du diamètre, in fine de la position de l'arbre dans la stratification verticale (2) de la densité de bois. Enfin, nos résultats montrent que la mesure d'aires de couronnes sur images aéroportées et couplées avec l'allométrie  $K_{area}/D$  peut être un outil performant pour estimer la structure diamétrique des FDH.

**Abstract** In order to provide a more accurate topology of forest habitats in New Caledonia, an ongoing study in the Northern Province proposes an approach based on forest structure and the development of remote sensing tools providing estimations on large-scale. Trunk-crown allometry ( $K_{area}/D$ ) connects crown area ( $K_{area}$ ) from airborne images with trunk diameter ( $D$ ) which is a key structural parameter of forests. This relationship support a power scaling law with exponent predicted by the metabolic theory of ecology. The low sensitivity of trunk-crown allometry to environmental conditions makes it an efficient tool to estimate forest diameter structure on large-scale. We analyzed the variability of trunk-crown allometric coefficients during trees' development and with wood density. Crown area of canopy adult stature trees were measured in the field in two 1-hectare rainforests plots and compared with crown area measured from vectorisation on airborne images. We show that allometry coefficients vary with trunk diameter (i.e. the position of the tree in the vertical strata) and wood density. Finally, our results support that measurements of crown area from airborne images coupled with trunk-crown allometry may be an efficient tool to predict forest diameter structure.

**Keywords :** Crown allometry, Canopy, Rainforests structure, Remote sensing, New-Caledonia