



## PROGRAMME DE RECHERCHE

### "BIODIVERSITE, GESTION FORESTIERE, CHANGEMENT CLIMATIQUE

ET

### POLITIQUES PUBLIQUES"

# Rapport final

19 décembre 2017 ; complété 22 mai 2018

## FORÇAGES ENVIRONNEMENTAUX ET ANTHROPIQUES DU TURNOVER FORESTIER, CONSEQUENCES SUR LA DIVERSITE DES COMMUNAUTES D'ARBRES EN FORET TROPICALE (DYNFORDIV)



Qualea moriboomii (Vochysiaceae), site Nouragues, photo D. Sabatier

Responsable :

Daniel Sabatier

IRD, UMR AMAP,

Bd de la Lironde TA-A51/ PS2, 34398 Montpellier cedex 5

tel.: +33 (0)4 67 61 65 83

fax : +33 (0)4 67 61 56 68

e-mail : [daniel.sabatier@ird.fr](mailto:daniel.sabatier@ird.fr)

Rédacteurs :

Daniel Sabatier, Stéphane Guitet, Grégoire Vincent, Pauline Perbet, Gaëlle Viennois, Emil Cherrington, Olivier Brunaux, Bertrand Goguillon

**PROGRAMME DE RECHERCHE**

**"BIODIVERSITE, GESTION FORESTIERE, CHANGEMENT CLIMATIQUE**

**ET**

**POLITIQUES PUBLIQUES"**

**PROJET :**

**FORÇAGES ENVIRONNEMENTAUX ET ANTHROPIQUES DU TURNOVER  
FORESTIER,  
CONSEQUENCES SUR LA DIVERSITE DES COMMUNAUTES D'ARBRES EN  
FORET TROPICALE**

**IMPACTS OF ENVIRONMENTAL AND ANTHROPOGENIC FORCING OF THE  
FOREST TURNOVER RATES ON DIVERSITY OF TROPICAL FOREST TREE  
COMMUNITIES**

**(DYNFORDIV)**

**Responsable de projet : Daniel Sabatier**  
**Organisme : Institut de Recherche pour le Développement (IRD)**  
**IRD, UMR AMAP,**  
**Bd de la Lironde TA-A51/ PS2, 34398 Montpellier cedex 5**  
**daniel.sabatier@ird.fr**

**Rapport final**  
**19 décembre 2017**

*Numéro de convention ECOFOR : 2014-27*

*Date d'engagement : 17 Oct. 2014 – Durée du projet : 36 mois – Montant alloué par BGF : 140 K€*

*Cofinancements : labex CEBA : 43,4 K€ – IRD : 8,4 K€  
– hors assiette subventionnable : PAG : 94,4 K€.*



# Résumé

Le projet DynForDiv explore le triptyque dynamique-structure-diversité forestières aux échelles du paysage et de la région, d'un vaste territoire forestier tropical amazonien, en Guyane française.

L'enjeu est le changement de deux services écosystémiques majeurs (séquestration du carbone et conservation de la diversité biologique) sous l'effet d'une accélération généralisée du turnover des forêts tropicales consécutive à différents forçages (fertilisation par le CO<sub>2</sub>, changement climatique, pression anthropique).

Nous utilisons trois situations remarquables, documentées dans sept sites, comme modèles naturels du forçage du turnover forestier sur les communautés d'arbres : 1) le gradient climatique ; 2) l'opposition de versants ; 3) les contrastes de substrats géologiques et de sols. Les structures et dynamiques forestières ont été mesurées par levés laser aéroporté multi-dates (LiDAR). La caractérisation des végétations a été réalisée par des relevés forestiers et botaniques et des données de traits (densité des bois, taille des diaspores).

Nous montrons que : 1) différents régimes de dynamique forestière sont structurés spatialement (sites) et géographiquement (Guyane) ; 2) structure – composition – diversité – traits-fonctionnels des communautés d'arbres sont fortement liés à la dynamique forestière ; 3) les paysages forestiers ouverts (vastes étendues de bambous et de lianes dans le sud Guyane) sont liés à une forte intensité de la dynamique forestière et a des successions régressives ; 4) les facteurs environnementaux et l'histoire ancienne des espaces forestiers se conjuguent pour expliquer les patrons observés ; 5) les forêts à dynamique lente représentent probablement un biome forestier beaucoup plus ancien que les forêts à dynamique rapide, qui seraient moins résilientes au stress hydrique.

Une nouvelle carte du territoire forestier de Guyane interroge les politiques publiques en matière de gestion et conservation du biome forestier ainsi que les dispositifs de recherche et de suivi en matière de représentativité de l'écosystème forestier.

## Partenariat

*UMR - botAnique et Modélisation  
de l'Architecture des Plantes et des végétations (AMAP)  
(CIRAD, CNRS, INRA, IRD, Université de Montpellier)*



*Parc Amazonien de Guyane (PAG)*



*Institut de Recherche  
pour le Développement (IRD)*



*Office National des Forêts  
en Guyane (ONF-Guyane)*



## Abstract

Global acceleration of forest turnover is likely to continue in the forthcoming decades under the combined forcing effect of CO<sub>2</sub> fertilisation, climate change and direct anthropic pressure, thereby jeopardizing two major ecosystemic services provided by tropical forests: carbon sequestration and biological diversity conservation.

The DynforDiv project explores the interdependence between dynamic, structure, functional traits, and composition of tropical forest in French Guiana both at landscape and regional scale.

We take advantage of naturally contrasting settings to investigate those relationships: the climatic gradient displayed at the regional scale, opposite sides of mountain ranges, and local transitions in soil and geological substrates. We studied seven sites encompassing these gradients and contrasts.

Structure and dynamics of forest sites are characterized by means of repeated aerial LiDAR coverages. Ground measurements provide species composition and species trait information.

We find that 1) a distinct patchwork of forest dynamics emerges both at landscape and regional scales; 2) structure, composition and trait values are tightly related to canopy dynamics; 3) more open forest landscape (including vast expanses and bamboo and lianas) are associated with high turnover rates; 4) both environmental factors and human history may play a role in shaping the observed patterns; low-dynamics forests being probably of very hold origin; 5) due to their lower wood density species, fast-dynamics forests are probably less resilient to water stress.

We provide a new map of the French Guianan forests focusing on geographical changes in the turnover regime. The new map is questioning public policies for both management and conservation of the forest biome and research for representativeness of permanent plots.

## Partnership

*UMR - botAnique et Modélisation  
de l'Architecture des Plantes et des végétations (AMAP)  
(CIRAD, CNRS, INRA, IRD, Université de Montpellier)*



*Parc Amazonien de Guyane (PAG)*



*Institut de Recherche  
pour le Développement (IRD)*



*Office National des Forêts  
en Guyane (ONF-Guyane)*





# Réalisation des objectifs

Sites / échelle			Expéditions							Pédologie			Protocole Habitats			Protocole Botanique				Profils isotopiques				collaborations																
Terrains	Acronyme	Dates	équipe	préparation mission	hélicoptage	canotage	lavoynage	campement principal	bivouacs	échantillonnage-terrain	labo	analyses données	terrain	gestion données	analyses données	terrain	gestion des données	gestion des collections	expertise botanique	analyse des données	collecte, préparation échantillons	gestion des données	analyse des données																	
Mt Belle-Vue de l'Inini	BVI		Φ	—	.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—															
Mt Itoupé	ITO	05 nov. - 03 déc. 2014	9	Φ	Φ	.	Φ	Θ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ																
Mt Itoupé	ITO	06 - 15 mars 2017	2	X	+	.	.	+	X	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	X	X	X	X	X	LongTime (CEBA) UMR Eco&Sols															
Mt Plomb	MPB	13 - 27 oct. 2016	6	Φ	.	Φ	Φ	Φ	Φ	Θ	Φ	Φ	—	—	—	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ																
Mt Trinité	TRI	04 nov. - 02 déc. 2015	9	Φ	Φ	.	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ																
Nouragues	NOU	01 - 08 avr. 2017	3	X	X	.	.	station	.	.	.	.	.	.	.	X	X	X	X	X	Φ	Φ	Φ	Φ	Planète Revisitée (MNHN)															
Tumuc-Humac, Alama	ALA	23 mars - 26 avr. 2015	9	Θ	Θ	.	Θ	Θ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ																
			LiDAR				Photogrammétrie			Télédétection satellitaire			Inventaires		Traits		Analyses transdisciplinaires																							
			campagnes d'acquisition		validation des données		analyse des données		recherche des images aériennes anciennes		méthodologie		analyse des données		assemblage des données satellitaires		données d'apprentissage		suivis de validation		analyse des données		données réseau GYADIV		données réseau HABITATS		données taille des diaspores		données densité des bois		analyse intégrée		diversité		dynamique système forestier		modélisation		gestion-conservation écosystème	
	BVI		Φ	Φ	Φ	X	.	.	Φ																															
	ITO		Φ	Φ	Φ	X	.	.	Φ																															
	MPB		Φ	Φ	Φ	X	.	.	Φ																															
	TRI		Φ	Φ	Φ	X	.	.	Φ																															
	NOU		Θ	Θ	Φ	X	X		Φ																															
Paracou	PAR		Θ	Θ	Φ	X	.	.	Φ																															
Guyane		réalisé	.	.	Φ	X	X	X	Θ	Φ	Θ	Φ	Θ	Θ	Θ	Θ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Φ	Amazon Tree Diversity Network (ATDN); UMR ECOFOG; Végétations Particulières (PAG)															
		suite du projet			Φ		X	X				Φ					Φ	Φ	Φ	Φ																				
Φ programmé, réalisation DynForDiv Θ programmé, réalisé dans le cadre d'une collaboration — programmé, non réalisé			O acquis dans le cadre d'autres projet X non programmé, développé au cours du projet			+ non programmé, réalisé dans le cadre d'une collaboration . non programmé																																		

Le projet DynForDiv a globalement atteint les objectifs qui avaient été fixés. Concernant les opérations de terrain, des difficultés sont apparues en 2016 et 2017 pour la réalisation de l'expédition au Mt Belle-vue de l'Inini. Cette opération a été programmée et préparée à trois reprises mais, en raison de la présence sur ce site de plusieurs camps d'orpailleurs illégaux, elle a été annulée afin de garantir la sécurité des personnes. Le renforcement des relevés du 'protocole Habitats' au site Mt Plomb n'a pu être effectué en 2016/17 en raison de la non disponibilité d'une équipe technique appropriée à l'ONF-Guyane, sous-traitant des opérations 'Habitats'. L'approche de la structure tridimensionnelle des canopées pour la mise au point de descripteurs de la dynamique forestière à partir de données uni-date n'a pas fait l'objet d'un travail de thèse (sur une base collaborative) comme initialement envisagé et sera poursuivie dans les développements futurs du projet. Plusieurs opérations et approches, non programmées initialement ont été mises en place au cours du développement du projet. Il s'agit notamment de l'approche photogrammétrique de l'évolution pluri-décennale des végétations, de la datation 14C de la matière organique des sols pour l'interprétation des profils isotopiques ainsi que de la réalisation de plusieurs opérations de terrain venant renforcer les jeux de données déjà disponibles (Mt Itoupé, Nouragues).

## Remerciements

Nous remercions chaleureusement l'ensemble des contributrices et contributeurs au projet DynForDiv qui ont rendu possible la réalisation de ce projet.

Nous remercions chaleureusement toutes les personnes au Parc amazonien de Guyane, à l'IRD - Guyane, à l'IRD de Montpellier et à l'UMR AMAP, au CNRS-Guyane Station des Nouragues qui, par leur aide matérielle, leur appui pour l'administration et la gestion du projet, leurs conseils et partage d'information, et tout simplement leur soutien ont grandement facilité la réalisation de ce projet.

Nous remercions Nicolas Barbier (UMR-AMAP) pour les échanges sur la photogrammétrie ; Michel Brossard (Directeur du centre IRD-Guyane, UMR Eco&Sols) pour son appui matériel autant que scientifique, Jérôme Chave (CNRS UMR-EDB) pour son appui à la mission Nouragues et la communication de données d'inventaire ; Amandine Courte (UMR Eco&Sols) et Max Sarrazin (LAMA-IMAGO, IRD-Guyane) pour leur aide dans la réalisation de l'approche pédologique, sur le terrain comme au laboratoire ; Laurent Descroix (ONF-Guyane) et Luc Ackermann (ONF-Sylvétude Guyane) pour leur soutien aux opérations de terrain ; Vincent Freycon (CIRAD) pour le partage de données et les échanges sur l'étude des profils isotopiques ; Michel Grimaldi (IRD) pour les échanges sur les sols de Guyane ; Pierre Joubert (PAG) pour son appui sur la caractérisation des végétations non forestières par télédétection ; Olivier Pascal (Pro-Natura) pour son efficacité et son enthousiasme dans l'organisation de l'expédition dans les Mts Tumuc-Humac ; Raphaël Péliissier (UMR-AMAP) de nous avoir impliqué au titre du projet DynForDiv dans le co-encadrement de la thèse d'Emil Cherrington (AgroParisTech, financement Forest & Nature for Society (FONASO)).

Les opérations DynForDiv au site crique Alama ont été réalisées durant l'expédition "La Planète revisitée" dans le massif des Mitaraka en zone de coeur du Parc amazonien de Guyane, organisée par le MNHN et Pro-Natura international, financée par le Fonds européen de développement régional (FEDER), le Conseil Régional de Guyane, le Conseil Général de Guyane, la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement et par le Ministère de l'Éducation nationale, de l'Enseignement supérieur et de la Recherche, en collaboration avec le Parc amazonien de Guyane et la Société entomologique Antilles-Guyane.

Christophe Baghoa et son association « Ecole de la Nature » a assuré la réalisation des accès (layons) aux dispositifs de terrain sur deux sites d'étude.

L'opérateur Altoa a assuré les acquisitions LiDAR et nous a permis l'utilisation de données hors projet

Nous remercions la Plateforme Technique d'Ecologie Fonctionnelle (PTEF OC 081) des UMR 1137 EEF et UR 1138 BEF du centre de recherche INRA Nancy-Lorraine pour sa participation à l'analyse isotopique. La PTEF bénéficie du soutien du Laboratoire d'Excellence ARBRE (ANR-11-LABX'002-01).

L'IRD est un des partenaires de la plateforme nationale LMC14 dédié à la mesure du 14C sur le spectromètre de masse par accélérateur Artemis installé à Saclay. (CEA-CNRS-IRD-IRSN-MCC) – ARTEMIS. Nous remercions l'IRD pour l'attribution d'un financement pour huit datations 14C à l'appel d'offre IRD-LMC14 de 2016.

Nous remercions Mercedes Mendez et la plateforme Alysés (Centre IRD France-Nord) qui nous ont permis d'obtenir les analyses isotopiques des profils pédologiques du site Itoupé.

Nous remercions le Labex CEBA – Centre d'étude de la biodiversité amazonienne pour son appui financier au projet DynForDiv via sa dotation à l'UMR-AMAP.

**FORÇAGES ENVIRONNEMENTAUX ET ANTHROPIQUES DU TURNOVER FORESTIER,  
CONSEQUENCES SUR LA DIVERSITE DES COMMUNAUTES D'ARBRES EN FORET TROPICALE**

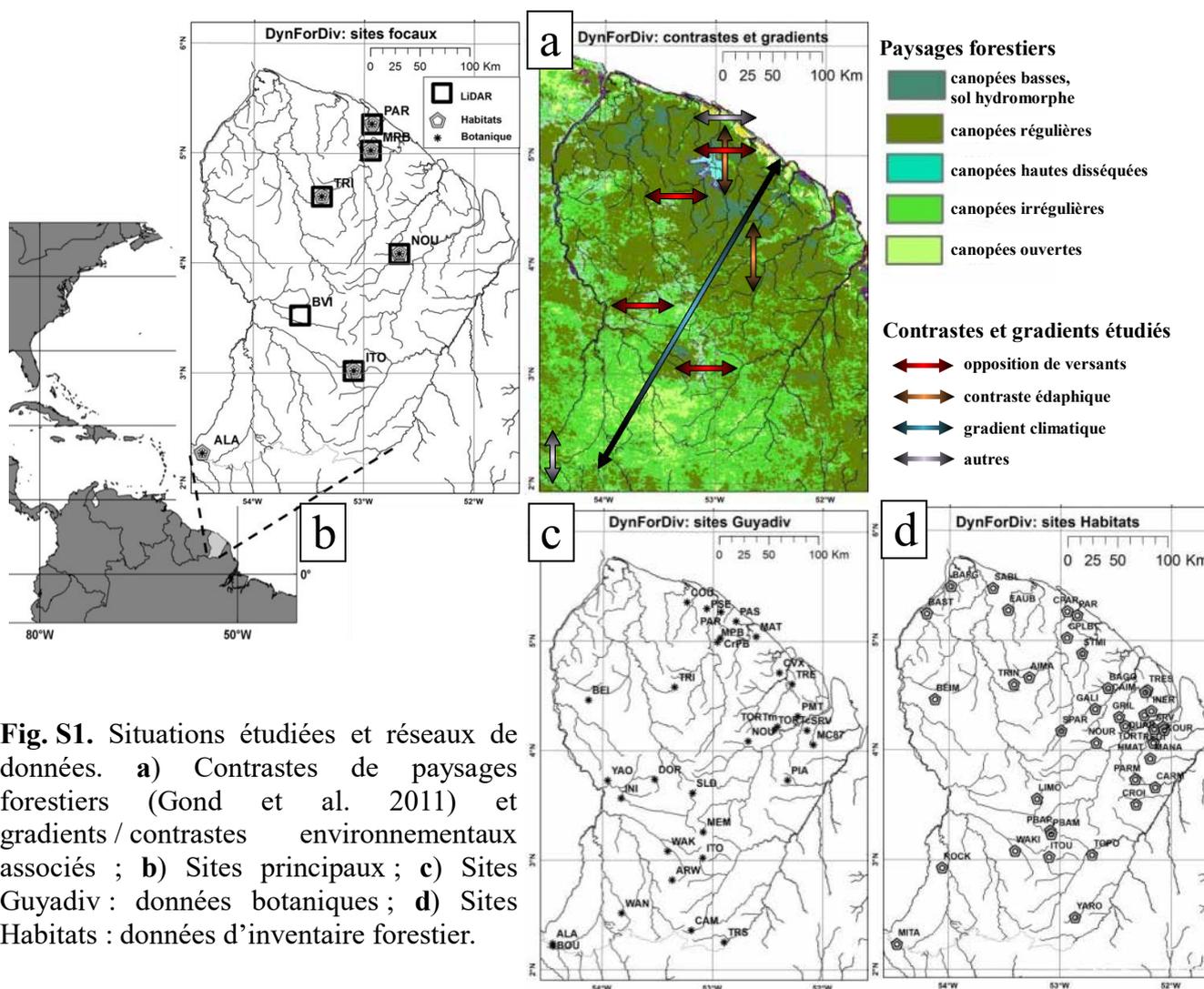
(DYNFORDIV)

<b>I. SYNTHÈSE</b> .....	<b>9</b>
<b>I.1. DYNAMIQUES FORESTIERES : OBJECTIFS DU PROJET DYNFORDIV</b> .....	<b>9</b>
<b>I.2. RESULTATS</b> .....	<b>11</b>
<b>I.3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS</b> .....	<b>18</b>
<b>I.4. PUBLICATIONS, MEMOIRES ET COMMUNICATIONS</b> .....	<b>20</b>
<b>I.5. LITTERATURE CITEE</b> .....	<b>21</b>
<b>I. SYNTHESIS</b> .....	<b>25</b>
<b>I.1. FOREST DYNAMICS: THE SCOPE OF THE DYNFORDIV PROJECT</b> .....	<b>25</b>
<b>I.2. RESULTS</b> .....	<b>27</b>
<b>I.3. DISCUSSION AND CONCLUSIONS</b> .....	<b>35</b>
<b>I.4. PUBLICATIONS, THESIS AND TALKS</b> .....	<b>37</b>
<b>I.5. REFERENCES</b> .....	<b>38</b>
<b>II. RAPPORT SCIENTIFIQUE DÉTAILLÉ</b> .....	<b>42</b>
<b>II.1. LA PROPOSITION DE RECHERCHE DYNFORDIV</b> .....	<b>42</b>
<b>II.2. RESULTATS</b> .....	<b>46</b>
II.2.1 Mesure des structures et dynamiques forestière par LiDAR ALS.....	46
II.2.2 Mesure de la dynamique et du turnover forestier .....	47
II.2.3 Variabilité spatiale et constance temporelle des régimes du turnover forestier .....	50
II.2.4 Relation entre régime de turnover, composition en espèces et traits des communautés d'arbres .....	51
II.2.5 Relation entre fréquence des espèces indicatrices de perturbation, régime de turnover et diversité locale des communautés d'arbres : modèle de perturbation intermédiaire.....	54
II.2.6 Cartographie des végétations forestières et péri-forestières par télédétection satellitaire .....	55
II.2.7 Cartographie des végétations forestières en relation avec les régimes de turnover .....	57
II.2.8 Caractérisation environnementale et recherche des déterminants de la dynamique forestière .....	60
II.2.9 Histoire pluri-décennale de la dynamique forestière : approche photogrammétrique.....	67
II.2.10 Histoire à long terme des végétations forestières : approche isotopique du carbone du sol.....	68
II.2.11 Traces matérielles d'une occupation humaine ancienne .....	71
II.2.12 Biogéographie et dynamique forestière .....	72
II.2.13 Impact de l'exploitation sur la dynamique forestière .....	78
II.2.14 Structures territoriales des dispositifs de gestion-exploitation & conservation .....	82
<b>II.3. CONCLUSIONS ET DISCUSSION</b> .....	<b>84</b>
II.3.1 Conclusions .....	84
II.3.2 Discussion et recommandations: .....	84
<b>II.4. MATERIELS ET METHODES</b> .....	<b>91</b>
II.4.1 Sites d'étude .....	91
II.4.2 Acquisition et analyse des données LiDAR .....	91
II.4.3 Acquisition et analyse des données de communautés d'arbres .....	97
II.4.4 Caractérisation environnementale et sols.....	98
II.4.5 Assemblage et analyse de données satellitaires.....	100
II.4.6 Approche photogrammétrique de l'évolution pluri-décennale des végétations forestières et péri-forestières ....	106
II.4.7 Analyse isotopique du carbone de la matière organique des sols.....	112
<b>II.5. LITTERATURE CITEE</b> .....	<b>113</b>
<b>III. ANNEXES</b> .....	<b>117</b>
<b>ANNEXE 1 ACQUISITION DES DONNEES LIDAR</b> .....	<b>117</b>
<b>ANNEXE 2 LISTE TAXONOMIQUE DES ESPECES D'ARBRES ENDEMIQUES DE GUYANE , DES GUYANES</b> .....	<b>119</b>

# I. Synthèse

## I.1. Dynamiques forestières : objectifs du projet DynForDiv

En Guyane, nos travaux antérieurs (Gond et al. 2011) (Fig. 1a) ont mis en évidence de forts contrastes de paysages forestiers : canopées régulières, canopées très haute et disséquées, mosaïque de forêts hautes et de forêts déstructurées envahies de lianes, forêts à canopées ouvertes. Ces dernières sont particulièrement fréquentes dans le sud de la Guyane. **DynForDiv cherche à établir le lien entre cette organisation spatiale des types forestiers et 1) les régimes de dynamique forestière, 2) le déterminisme des variations de dynamique (forçages environnementaux et/ou anthropiques), ainsi que 3) le lien entre ces régimes et les variations géographiques de la composition / diversité / traits des communautés d'arbres.**



**Fig. S1.** Situations étudiées et réseaux de données. **a)** Contrastes de paysages forestiers (Gond et al. 2011) et gradients / contrastes environnementaux associés ; **b)** Sites principaux ; **c)** Sites Guyanais : données botaniques ; **d)** Sites Habitats : données d'inventaire forestier.

**Evolution du projet.** Le projet original mettait l'accent sur les forts contrastes de versants perçus par télédétection (Fig. 1a) avec pour hypothèse un effet environnemental lié au relief. Nos investigations ont confirmé l'existence de ces contrastes de végétation ainsi que des contrastes écologiques liés au relief (effet de foehn), mais ont également montré des causalités multiples de ces contrastes de végétation, ne permettant pas de définir un modèle simple de relation perturbation-diversité associé au relief. Une seconde évolution importante résulte de la mise en évidence, par nos travaux (Steege et al. 2017), de l'inefficacité des méthodes actuellement disponible pour réaliser un changement d'échelle dans l'étude de la diversité des communautés, nous conduisant à préférer,

pour l'étude des diversités régionale et bêta, les estimations basées sur les inventaires forestiers à large couverture spatiale aux relevés botaniques de faible emprise spatiale. Par ailleurs, l'évolution des canopées sur des temps longs a pu être abordée par le développement d'une approche photogrammétrique non programmée initialement.

**Les forêts tropicales sont des édifices instables.** Les arbres, qui en constituent la charpente, y atteignent leur limites physiques, éco-physiologiques, biotiques, et sont soumis à des contraintes physiques et/ou éco-physiologiques, régulières (aléas météorologiques saisonniers par ex.) ou exceptionnelles (événements météorologiques catastrophiques, défrichements, par ex.). En permanence et avec des fluctuations saisonnières (Riera 1995) la forêt se déstructure (arbres mort sur pied, chute d'arbres et de branches, affaissement de lianes etc.) et se reconstruit (recrutement et croissance en hauteur de jeunes arbres et croissance latérale de plus anciens). Ce sont les processus de dégradation et d'aggradation de la dynamique forestière (Oldeman 1989). **Le renouvellement dans l'espace et dans le temps qu'implique cette dynamique définit le turnover forestier.** Ce dernier est le plus souvent mesuré par la mortalité, le recrutement et l'accroissement des arbres dans des parcelles permanentes d'observation (Madelaine et al. 2007; Galbraith et al. 2013; Grau et al. 2017). Nous l'abordons ici par l'étude de la dynamique des canopées.

**DynForDiv s'est appuyé sur trois situations environnementales remarquables,** associées aux contrastes de paysages forestiers (Fig. 1a), comme modèles naturels du forçage du turnover forestier : 1) l'opposition de versants ; 2) les contrastes de substrats géologiques et de sols ; 3) le gradient climatique. L'étude porte sur sept sites focaux (Fig. 1b) et sur deux ensembles de données collectés au cours de précédents projets (Fig. 1c & 1d) : les relevés forestiers et pédologiques du projet Habitats (Guitet et al. 2014; Guitet, Brunaux, de Granville, et al. 2015); les relevés botaniques et pédologiques du réseau Guyadiv (Sabatier et al. 1997; Molino and Sabatier 2001; Madelaine et al. 2007). **L'histoire ancienne des végétations forestières,** qui est un déterminant très mal connu et certainement très important des dynamiques actuelles a été abordée par l'étude de profils isotopiques de la matière organique du sol.

**Les statures, structures et dynamiques forestières ont été mesurées sur de vastes superficies** (1 500 à 6 400 ha) par des levés LiDAR (scanner laser aéroporté) successifs : période de 2 ans (BVI, ITO, MPB, TRI) ou 3 – 4 ans (NOU, PAR). Dans trois sites les acquisitions s'étendent sur 10 à 12 ans.

**La dynamique a également été déduite de la fréquence d'espèces indicatrices de perturbations** (Molino and Sabatier 2001), ici des genres *Cecropia* et *Pourouma*. Au site NOU, une approche photogrammétrique a permis d'aborder la dynamique forestière sur une période de 65 ans, à partir des prises de vues aériennes anciennes de l'Institut Géographique National (IGN).

**La composition floristique des communautés d'arbres a été documentée** en mobilisant les données existantes (Habitats, Guyadiv et base de données de l'Herbier de Guyane) et complétée par des relevés de terrain dans les sites focaux. Elle est abordée par deux méthodes : le «**protocole botanique**» s'appuyant sur la connaissance taxonomique et des relevés quantitatifs de faible superficie (fixés ou ramenés à 112 arbres ou 0,2 ha) ; le «**protocole Habitats**», inventaire rapide et étendu (typiquement 20m x 3 km) s'appuyant sur la connaissance vernaculaire des forestiers. Ce dernier inclut une caractérisation topographique et pédologique (Guitet et al. 2014).

**Deux traits fonctionnels liés à la dynamique et à la régénération forestière ont été analysés à l'échelle des communautés :** la densité des bois (Aubry-Kientz et al. 2013) et la masse fraîche des diaspores (Pijl 1982).

**Le changement d'échelle a été obtenu** à partir d'images satellite Landsat et MODIS par des classifications supervisées ciblant : 1) les types de végétation associés aux dynamiques intenses (lianes et bambous) et 2) les niveaux de turnover mesurés par LiDAR.

D'après (Quesada et al. 2012) le régime du turnover et la stature forestière, qui déterminent l'accumulation de biomasse, seraient en Amazonie fortement déterminés par les conditions

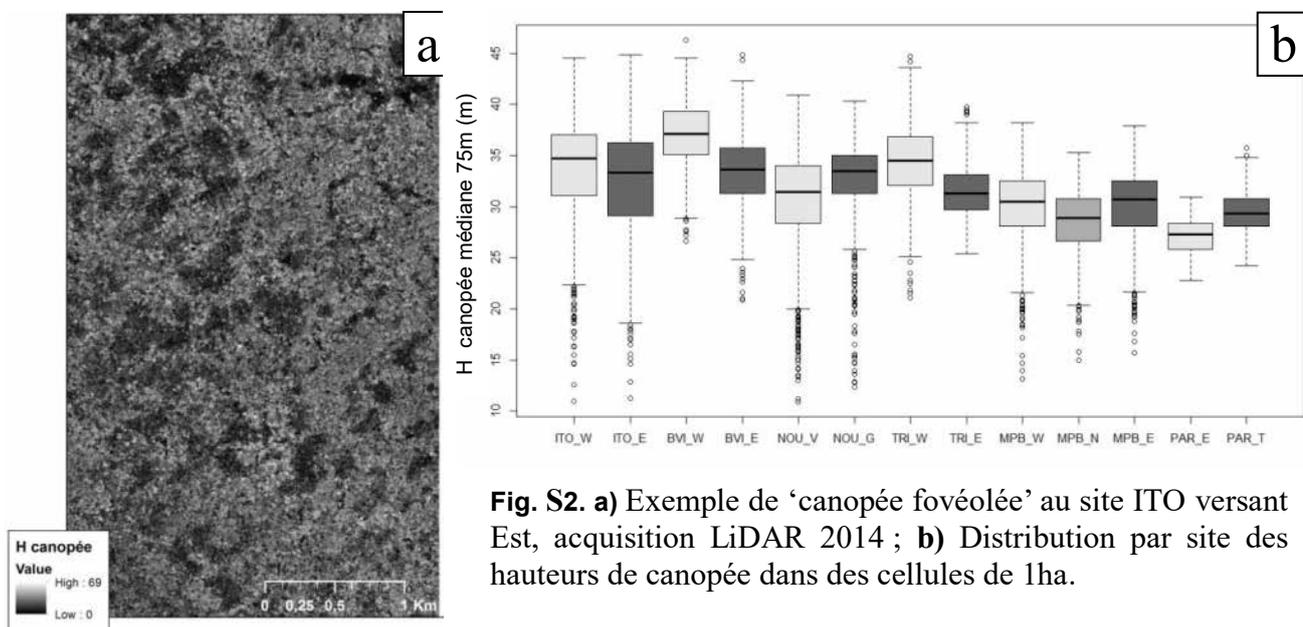
environnementales (particulièrement le climat et la fertilité chimique des sols). Cependant, ce déterminisme n'a pu être validé par l'étude de parcelles permanentes en Guyane (Grau et al. 2017). Dans *DynForDiv*, l'origine des patrons de dynamique est recherchée dans les variables environnementales (topographie, sols, climat) mais également dans l'histoire des forêts. Au cours de l'holocène (dernier 10 000 ans) cet écosystème a pu être impacté par des **changements climatiques et par l'installation de populations humaines importantes** (Migeon 2012). La découverte de géoglyphes dans les sites étudiés atteste de cette présence humaine ancienne.

Les résultats obtenus sont discutés dans la perspective des objectifs que se fixent les gestionnaires en matière de ressource forestière et de conservation de la biodiversité et les scientifiques en matière de connaissance et suivi de cet écosystème suite à la proposition par (Phillips and Gentry 1994) d'une accélération de la dynamique des forêts tropicales, confirmée par plusieurs auteurs (Phillips et al. 2004; Brienen et al. 2015; Phillips et al. 2016). *DynForDiv* n'aborde pas directement la question de l'impact en cours des changements globaux.

## I.2. Résultats

### I.2.1 Caractérisation des structures de canopées par LiDAR

La topographie LiDAR des canopées est en concordance avec la classification proposée par (Gond et al. 2011): canopées basses, régulières, irrégulières, disséquées, ouvertes. Toutefois, **un patron jusqu'ici inconnu, « canopée fovéolée », apparaît de manière évidente dans certains sites**



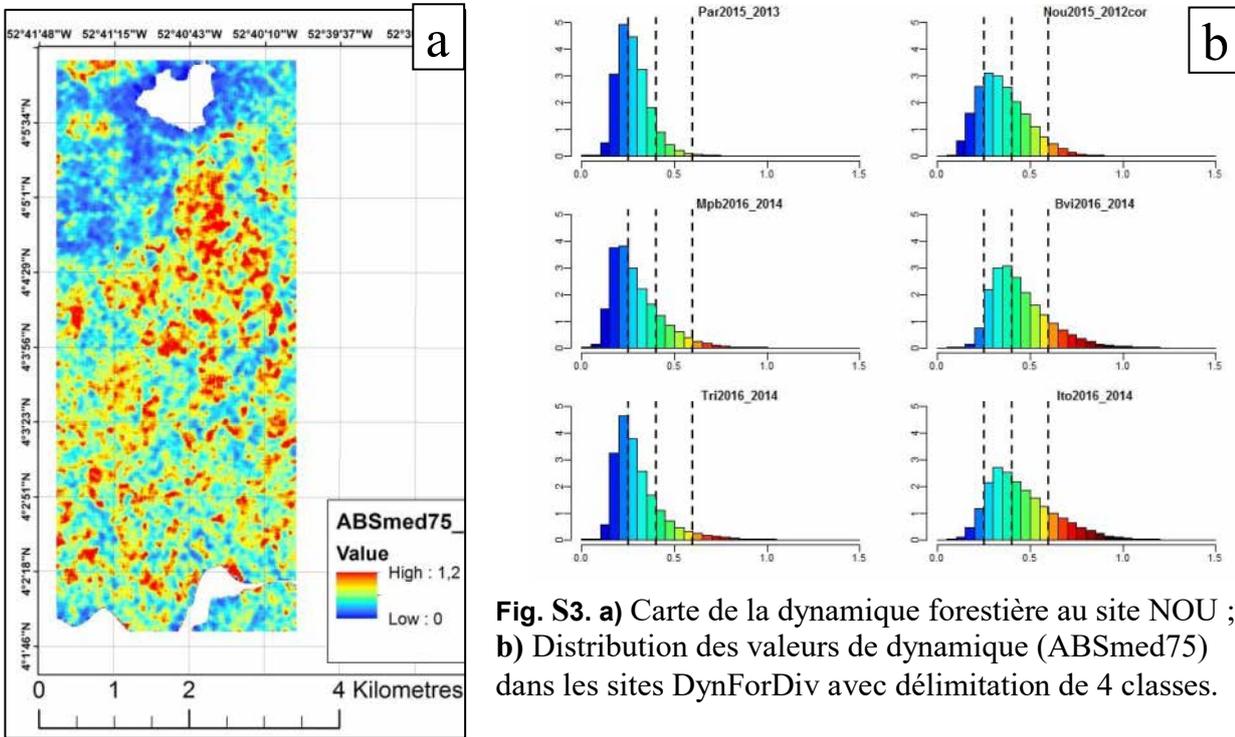
**Fig. S2. a)** Exemple de 'canopée fovéolée' au site ITO versant Est, acquisition LiDAR 2014 ; **b)** Distribution par site des hauteurs de canopée dans des cellules de 1ha.

(ITO, NOU, DOR) : des poches de canopée basse sont disséminées dans une matrice de canopée haute (Fig. 2a). La hauteur moyenne des canopées par site tend à augmenter du nord (PAR) vers le sud (ITO) de la Guyane (Fig. 2b) ; elle ne diffère que rarement entre versants (BVI et TRI).

Des **différences de stature associées au contraste de fertilité physique des sols** apparaissent : les sols amincis de MPB\_N portent des forêts à canopée basse. Comparativement au témoin (PAR\_T), l'exploitation à PAR\_E se traduit, après 30 ans, par une canopée plus basse.

### I.2.2 Mesures de la dynamique et du turnover forestier

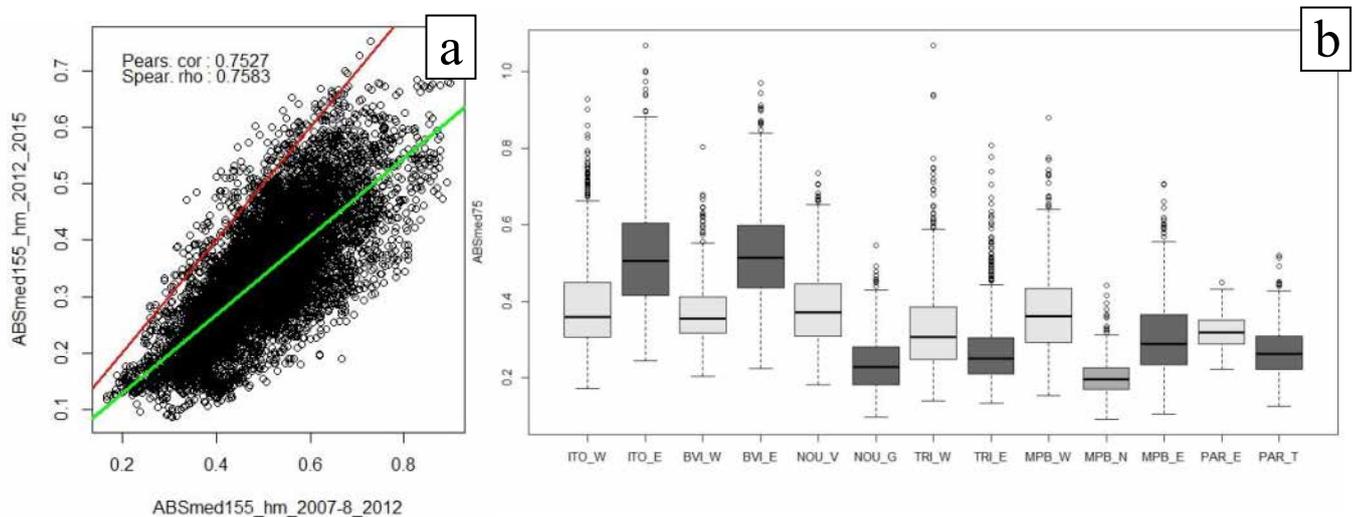
La dynamique forestière est mesurée par le volume de canopée affecté par des changements de type expansion ou contraction entre deux dates ; les variations absolues de hauteur l'expriment donc de façon équivalente. Ces changements de hauteur de canopée entre deux dates sont calculés à partir des modèles numériques de canopée issus des levés LiDAR. Des cartes explicites de dynamique sont obtenues après annualisation des valeurs et calcul d'une statistique focale qui rend compte de la tendance locale pour un voisinage prédéfini (e.g. médiane dans un voisinage de 75x75m : indicateur ABSmed75, Fig. 3a).



**Fig. S3. a)** Carte de la dynamique forestière au site NOU ; **b)** Distribution des valeurs de dynamique (ABSmed75) dans les sites DynForDiv avec délimitation de 4 classes.

Le passage à une véritable mesure du turnover demande encore des développements pour prendre en compte les variations de densité de la végétation. A ce stade de nos travaux, nous avons utilisé l'indicateur de dynamique comme proxy du turnover.

### I.2.3 Variabilité spatiale et constance temporelle de la dynamique



**Fig. S4. a)** Constance temporelle de la dynamique soulignée par la corrélation spatiale (trait vert) entre indicateurs pour deux périodes successives (2007-8 à 2012 et 2012 à 2015, site NOU) ; l'écart

entre périodes semble être d'origine instrumentale ; en rouge la droite 1:1 ; **b**) Distribution de l'indicateur de dynamique (ABSmed75) dans des cellules de 1ha ; sites DynForDiv.

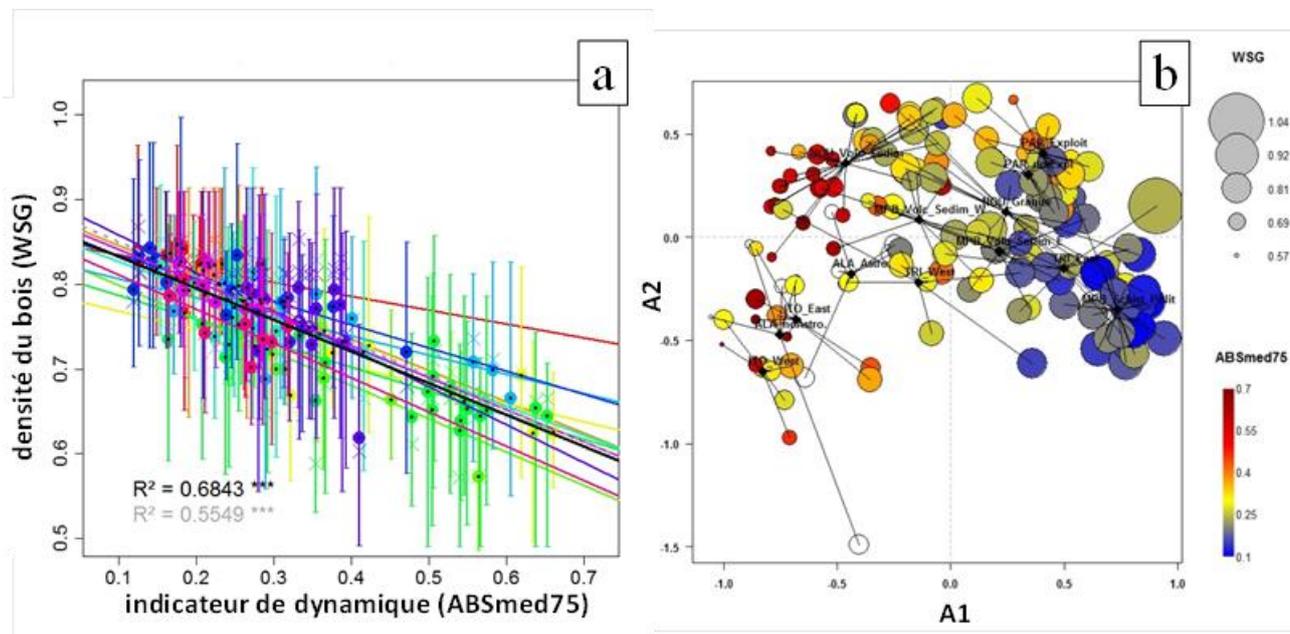
Sur l'ensemble des sites on observe, comme pour NOU (Fig. 3a), une nette structuration spatiale de la dynamique. Ces patrons spatiaux apparaissent partiellement associés au régime de drainage (TRI), au type de sol/sous-sol (NOU) ou à l'opposition de versants (ITO ; BVI) (Fig. 4b et I.2.8). D'autre part, pour les sites où plus de deux acquisitions LiDAR sont disponibles (MPB, NOU, PAR) on observe une forte corrélation entre patrons de dynamique de deux périodes successives (Fig. 4a). Les régimes de turnover forestiers apparaissent donc structurés et stables à moyen terme.

### I.2.4 Relations entre régime de turnover et communautés d'arbres

Les données du protocole botanique et les données de traits d'espèces (WSG : densité du bois ; DFM : masse fraîche des diaspores) sont utilisées pour caractériser la relation entre dynamique forestière et assemblage floristique et fonctionnel des communautés d'arbres.

La densité des bois de l'ensemble des tiges (Fig. 5a) et la taille de leurs diaspores (non représenté) diminuent très significativement lorsque la dynamique augmente. Pour l'ensemble des sites, la composition en espèces des communautés s'organise en gradients cohérents au regard de la dynamique comme des traits (Fig. 5b).

L'ensemble de ces relations conforte l'existence d'une constance temporelle des régimes de dynamique. Le régime de dynamique pourrait être un filtre écologique puissant structurant les communautés, et/ou être en résonance avec leur composition (Quesada et al. 2012).



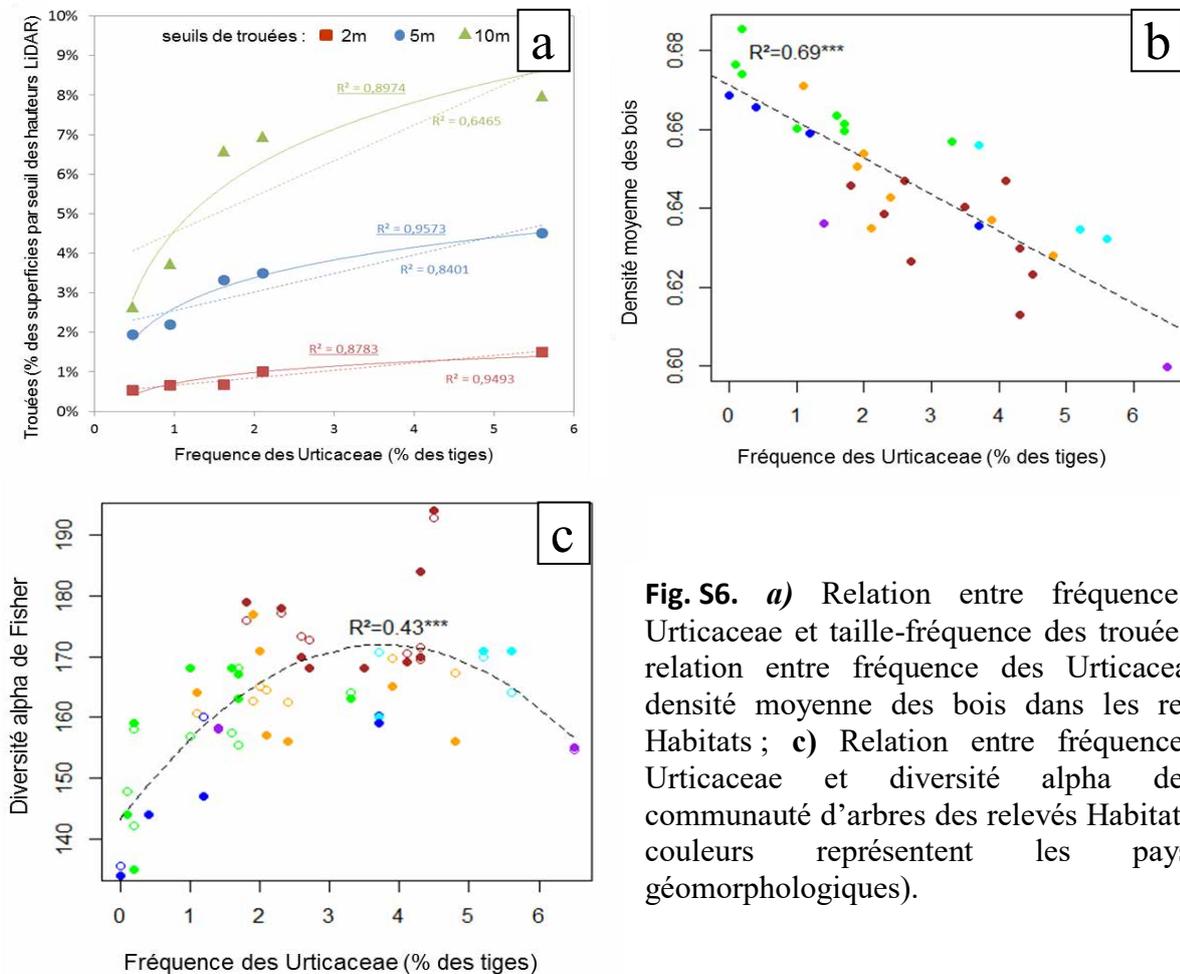
**Fig. S5. a)** Corrélations entre densité des bois dans chaque relevé botanique et dynamique locale de canopée (couleurs : sites ; marques : relevés ; points : moyenne ; croix : médiane ; barres : interquartile ; modèles linéaires et  $R^2$  : noir moyennes, gris médianes) ; **b)** Analyse par positionnement multidimensionnel non métrique (Non Metric Multidimensional Scaling, NMDS) du tableau des similarités (Bray-Curtis) entre relevés botaniques ; projection des valeurs moyennes de densité de bois (WSG) et de dynamique locale (ABSmed75).

### I.2.5 Régime du turnover et diversité des communautés d'arbres

Le pourcentage des Urticaceae dans la communauté d'arbres (Urti) est à la fois corrélé à la fréquence des ouvertures dans la canopée forestière et à la densité moyenne des bois dans la

communauté d'arbres (Fig. 6a & 6b) qui sont respectivement indicateur de la dynamique et de l'impact à long-terme du régime de dynamique sur la communauté d'arbres.

En forêt non exploitée, Urti est donc un indicateur du régime de dynamique forestière. Nous montrons (Guitet et al. 2018) que la diversité des communautés à l'échelle du paysage suit une distribution en bosse (Fig. 6c) caractéristique du modèle de perturbation intermédiaire (Molino and Sabatier 2001).



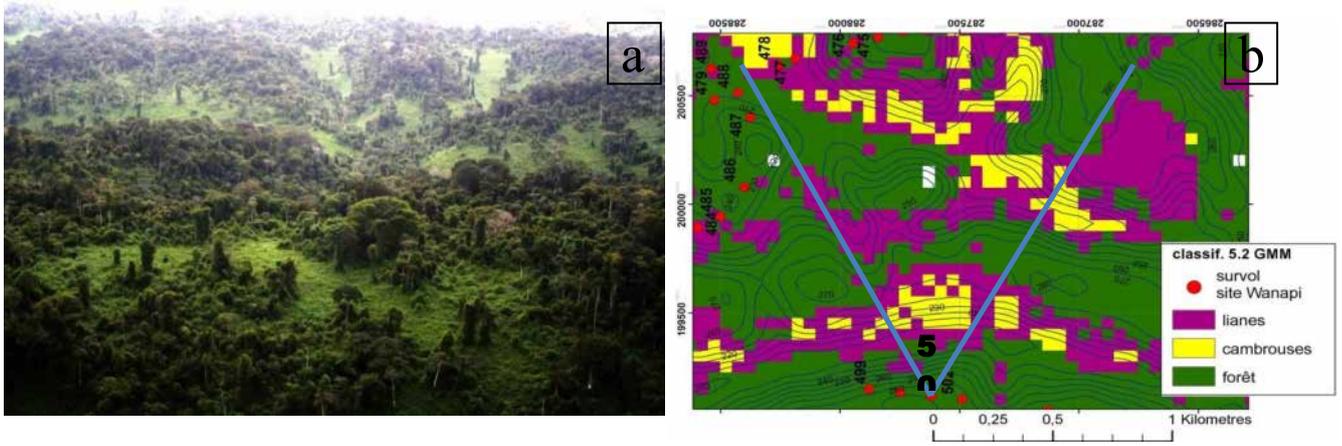
**Fig. S6.** a) Relation entre fréquence des Urticaceae et taille-fréquence des trouées ; b) relation entre fréquence des Urticaceae et densité moyenne des bois dans les relevés Habitats ; c) Relation entre fréquence des Urticaceae et diversité alpha de la communauté d'arbres des relevés Habitats (les couleurs représentent les paysages géomorphologiques).

Les arbres de la famille des Urticaceae (*Cecropia* spp., *Pourouma* spp.) sont parmi les espèces dont la durée de vie est la plus faible en Amazonie (Baker et al. 2014).

### I.2.6 Cartographie des végétations forestières et péri-forestières par télédétection satellitaire

Une classification thématique des types de végétation a été obtenue à partir d'une image composite Landsat (Cherrington 2016) et d'un large jeu de zones d'apprentissage réparties sur l'ensemble de la Guyane, issu d'observations de terrain et d'interprétation de photographies prises lors de survols de reconnaissance (plusieurs milliers de clichés géo-référencés ; projet CAREFOR et campagnes PAG en 2015-16). Cette classification pointe particulièrement les végétations basses à lianes ou à bambous (cambrouses) suspectées d'être liées à la dynamique de la forêt environnante (cf. I.2.9).

La répartition géographique des classes « lianes » et « cambrouses » suggère une extrême abondance de ces végétations dans le sud de la Guyane (Fig. 7a & b) conformément aux prédictions de la carte des paysages forestiers (Gond et al. 2011).

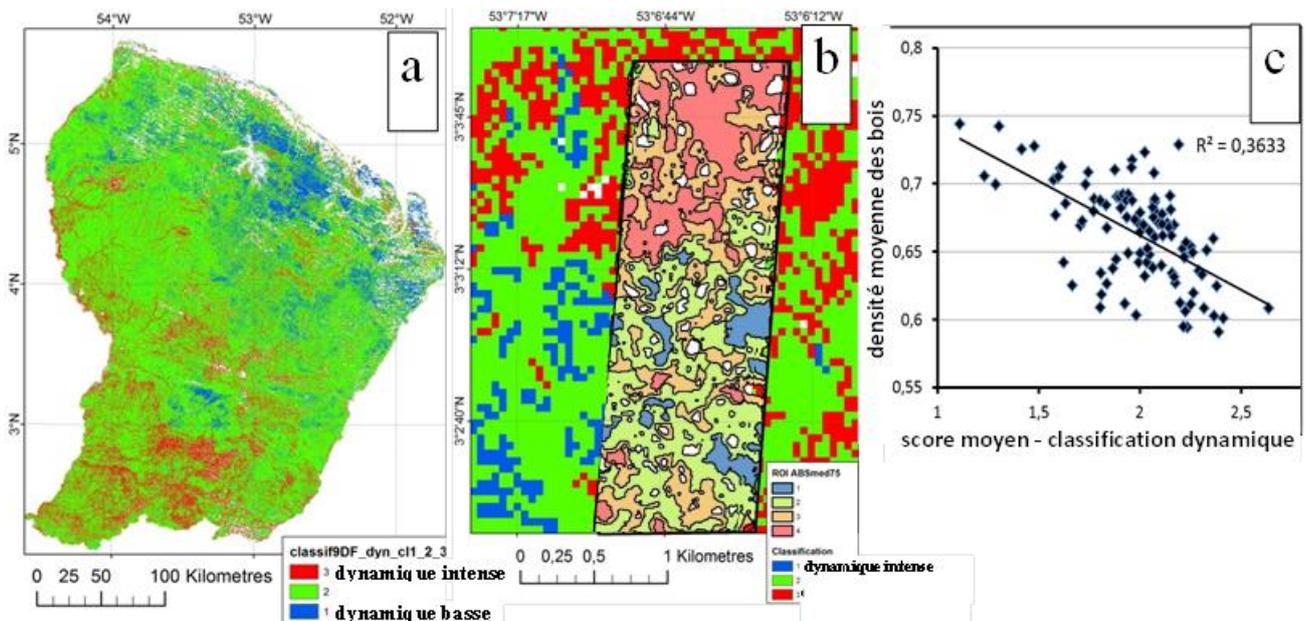


**Fig. S7.** a) Paysage à canopée ouverte, cambrouses et lianes au site Wanapi (photo n° 501 D. Sabatier) ; b) Extrait de la classification supervisée thématique de l’image Landsat au même site ; les lignes indiquent approximativement le champ de visée du cliché 501.

### 1.2.7 Cartographie des végétations forestières en relation avec les régimes de turnover

Le changement d’échelle pour cartographier la dynamique forestière (Fig. 8a) est obtenu par une classification supervisée de l’image composite Landsat utilisant les niveaux de dynamique mesurés par LiDAR. Des zones d’apprentissages (ROI-dynamique) ont été délimitées par la partition des cartes de dynamique (ABSmed75) (Fig. 3b & 8b).

Par le croisement (Fig. 8c) des données Habitats, largement distribuées sur l’ensemble du territoire, et des scores de la classification dans l’emprise de chaque relevé, on retrouve la relation ‘densité des bois ~ dynamique’ mise en évidence à l’échelle des sites. De même on retrouve la relation ‘dynamique ~ fréquence des Urticaceae’ (non représentée).



**Fig. S8.** a) Classification supervisée de l’image Landsat en trois classes de dynamique ; b) Zones d’apprentissage (ROI-dynamique) en 4 classes de l’indicateur ABSmed75 (voir Fig. 3b) superposées à la classification Landsat finale après fusion des classes 3 et 4 ; site ITO-nord-ouest ; c) Relation densité des bois ~ dynamique par croisement des données Habitats et des scores de la classification « dynamique » de l’image Landsat.

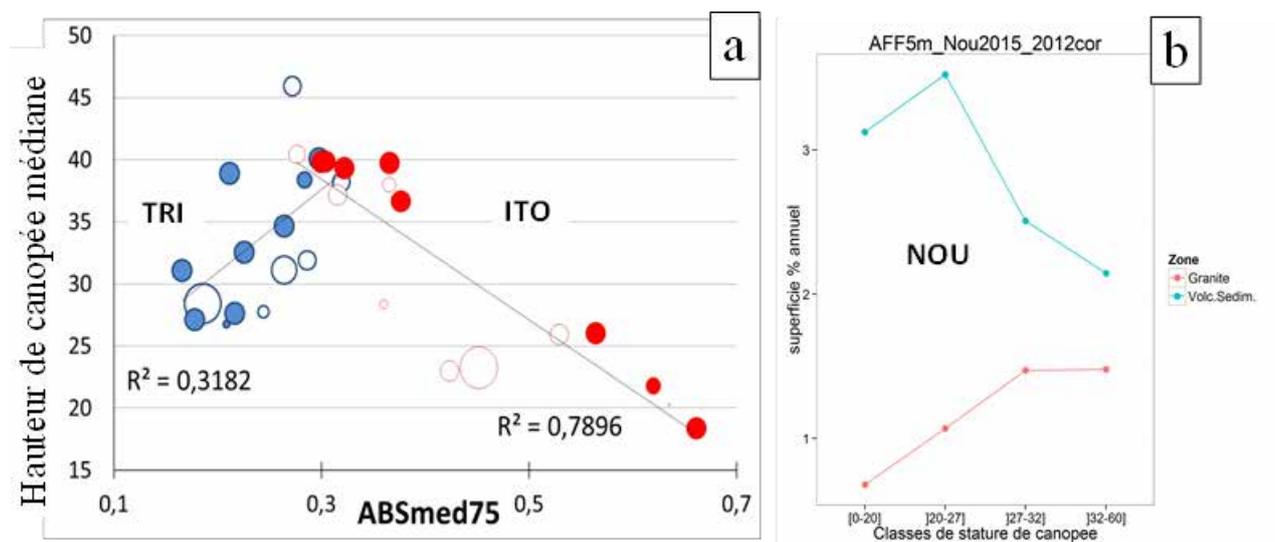
**Ces relations, trouvées de manière indépendante aux échelles locales et du territoire, valident le changement d'échelle, ainsi que la classification « dynamique ».**

Le tracé des cours d'eau est souligné par la classe de dynamique intense, notamment dans le centre-ouest. Les oppositions de versants sont moins apparentes que dans la carte des paysages forestiers (Gond et al. 2011).

### 1.2.8 Déterminants environnementaux de la dynamique forestière

L'opposition de versants est associée à de forts contrastes de dynamique à BVI et ITO (Fig. 4b). L'effet de foehn pourrait en être la cause, mais cela n'a pu être démontré. Les sites étudiés recouvrent la variabilité des couvertures pédologiques rencontrées en Guyane (Guitet et al. 2016)

L'opposition entre sols profonds à bonne fertilité physique (ferralsols) et sols superficiels ou amincis, à faible fertilité physique et mauvais drainage (acrisols, cambisols, plinthosols) est bien représentée.



**Fig. S9. a)** Exemple de relations contrastées ‘hauteur ~ dynamique de canopée’ (Hmed75 ~ ABSmed75) aux sites TRI et ITO ; bulles pleines : sols profonds ; vides : sols amincis ; taille des bulles : écart à la moyenne par site de la profondeur du sol ; **b)** Exemple de dynamiques contrastées (% des aires avec un affaissement de canopée de plus de 5m) entre deux compartiments géologiques au site NOU.

A l'échelle des sites, la relation ‘hauteur de canopée ~ dynamique’ présente des profils différents selon les contextes pédologiques (Fig. 9a). La corrélation entre les deux variables est significativement négative pour les sites où les sols sont les moins contraignants (ITO  $R^2=0.79$ ) et s'inverse pour les sites présentant une plus grande variabilité pédologique associée à de plus fortes contraintes (TRI  $R^2=0.32$ ). La profondeur du sol ne semble pas déterminante. Ce schéma de relations inversées entre hauteur et dynamique de canopée se reproduit entre compartiments géologiques d'un même site : NOU (Fig. 9b). **Le contexte édaphique conditionne l'intensité de la dynamique mais aussi la forme de la relation hauteur ~ dynamique ce qui suggère l'existence de forçages différents selon les contextes.** Localement, les secteurs les plus dynamiques correspondent à des situations remarquables du réseau hydrographique.

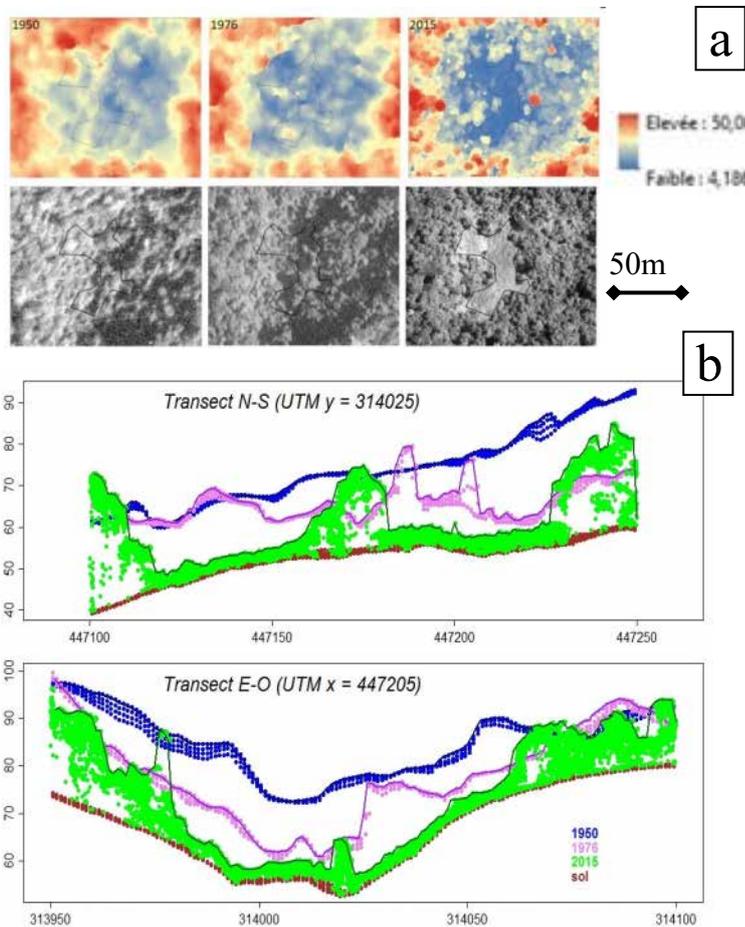
A l'échelle de la Guyane, les sols les plus contraignants (acrisols, cambisols) apparaissent plus fréquents dans la classe des forêts à dynamique basse de la carte (15%) et sont absents dans la classe à dynamique intense (0%) ; les sols profonds (ferralsols) montrent une tendance inverse (48% vs 64%).

La concordance des patrons climatique (pluviométrie) et de distribution géographique des classes de dynamique (Fig. 12 a & b) semble forte, et suggère un effet climatique qui devra être

précisé. Cependant la classe 3, dynamique intense, est bien représentée dans la région pluvieuse de l'Approuague (sites NOU et TORT, Fig. 1c & 12b).

### 1.2.9 Mise en évidence d'une succession régressive

L'utilisation de la photogrammétrie pour la reconstruction 3D de surfaces forestières a été mise en œuvre dans les forêts boréales (Véga and St-Onge 2008). Nous avons adapté cette technique afin de l'utiliser pour des paysages dépourvus de points de calage patents. Cela nous a permis de montrer qu'au cours d'une période de 65 ans, les végétations basses (ici cambrouses à bambou) ont progressé en surface et en nombre au site NOU, au détriment d'espaces forestiers à canopée haute. **De nouvelles cambrouses sont également apparues** (Fig. 10a & b).



**Fig. S10.** a) Comparaison des modèles de canopée LiDAR (2015) et photogrammétriques (1950, 1976) mettant en évidence l'apparition d'une cambrouse ; haut : MNC 1950/1976/2015 ; bas : ortho-photos 1950/1976 et Pléiades 2014 ; b) Coupes nord-sud et est-ouest des modèles de canopée 1950, 1976 et 2015 ; les végétations basses correspondent à des cambrouses à bambous.

*Ce résultat met en évidence l'existence, au moins localement, de phénomènes régressifs installés et durables (succession régressive). Les végétations basses 'péri-forestières' font partie intégrante du système forestier. Leur lien avec la topographie et les sols n'implique pas d'exceptions édaphiques d'où la forêt serait exclue.*

### 1.2.10 Mise en évidence d'occupations humaines anciennes

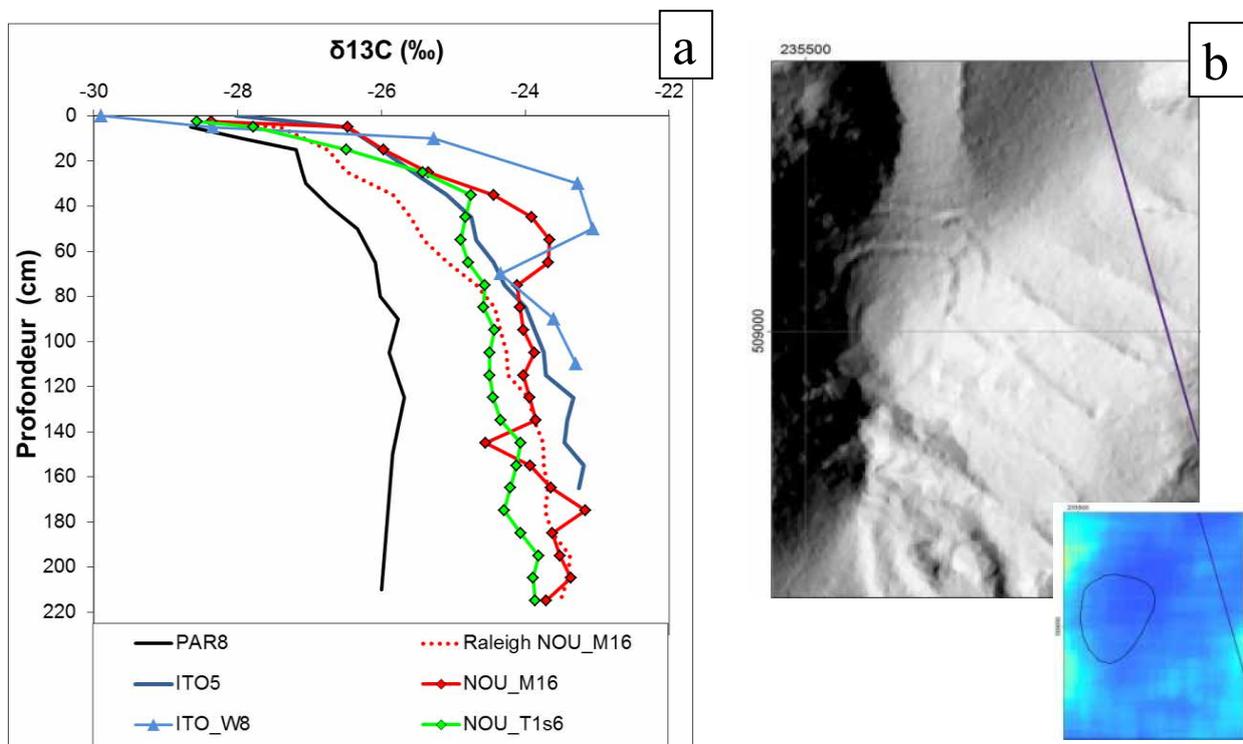
Une caractéristique particulièrement intéressante des matières organiques du sol (MOS) est leur ratio isotopique  $^{13}\text{C} - ^{12}\text{C}$  ou  $\delta^{13}\text{C}$  qui mesure l'appauvrissement du pool de carbone en  $^{13}\text{C}$  (Boutton 1996). Les profils  $\delta^{13}\text{C}$  ont été communément étudiés pour détecter des changements de végétation de type forêt – savane/végétation ouverte (Pessenda et al. 2010). En Guyane, l'étude de profils de sites situés dans le nord a montré une absence de changements majeurs de végétation au cours de l'holocène (Freycon et al. 2010).

*Au contraire, des profils atypiques, avec pic de valeurs moins négatives à faible profondeur (Fig. 11a) sont fréquents dans les sites DynForDiv. La forêt semble avoir subi de profonds remaniements dans au moins deux des sites étudiés au cours des quatre derniers millénaires (ITO : 7 profils avec pic sur 8 étudiés et NOU : 5 sur 7).*

*Les datations carbone-14 à la base et au sommet des pics au site ITO\_W montrent que l'hypothèse d'un synchroniseur climatique, du type période sèche, doit être rejetée.*

Les pics sont de trop faible amplitude pour retenir le remplacement de la forêt par une savane. Parmi les hypothèses restantes, celle d'un enrichissement en  $^{13}C$  par la culture du maïs est à explorer. Bien que la culture du maïs semble avoir été limitée à certains sols très favorables (Arroyo-Kalin 2012), les amérindiens anciens l'ont cultivé en Guyane (McKey et al. 2010).

Les traces laissées par les civilisations amérindiennes précolombiennes sont nombreuses, largement réparties sur le territoire et témoignent de l'existence passée de populations importantes en Guyane (Migeon 2012). En étudiant les topographies dérivées des levés LiDAR, nous avons contribué à documenter cette occupation humaine ancienne. Quatre géoglyphes ont été découverts aux sites NOU\_V, ITO\_W et TRI\_W (Fig. 11b). Un cinquième l'a été par prospection pédestre au site ALA dans les Tumuc-Humac.



**Fig. S11. a)** Exemple de profils  $\delta^{13}C$  de la matière organique des sols ; PAR8 et ITO5 : amplitude des variations attribuables aux conditions pédologiques; ITO\_W8, NOU\_M16 et T1s6 : à faible profondeur, un pic plus ou moins prononcé s'écarte du modèle théorique (Raleigh), représenté pour NOU\_M16 ; **b)** Géoglyphe (montagne couronnée) à double fossé et sommet plan au Mt de la Trinité, TRI\_W, dynamique 2014-2016 (cf. Fig. 3).

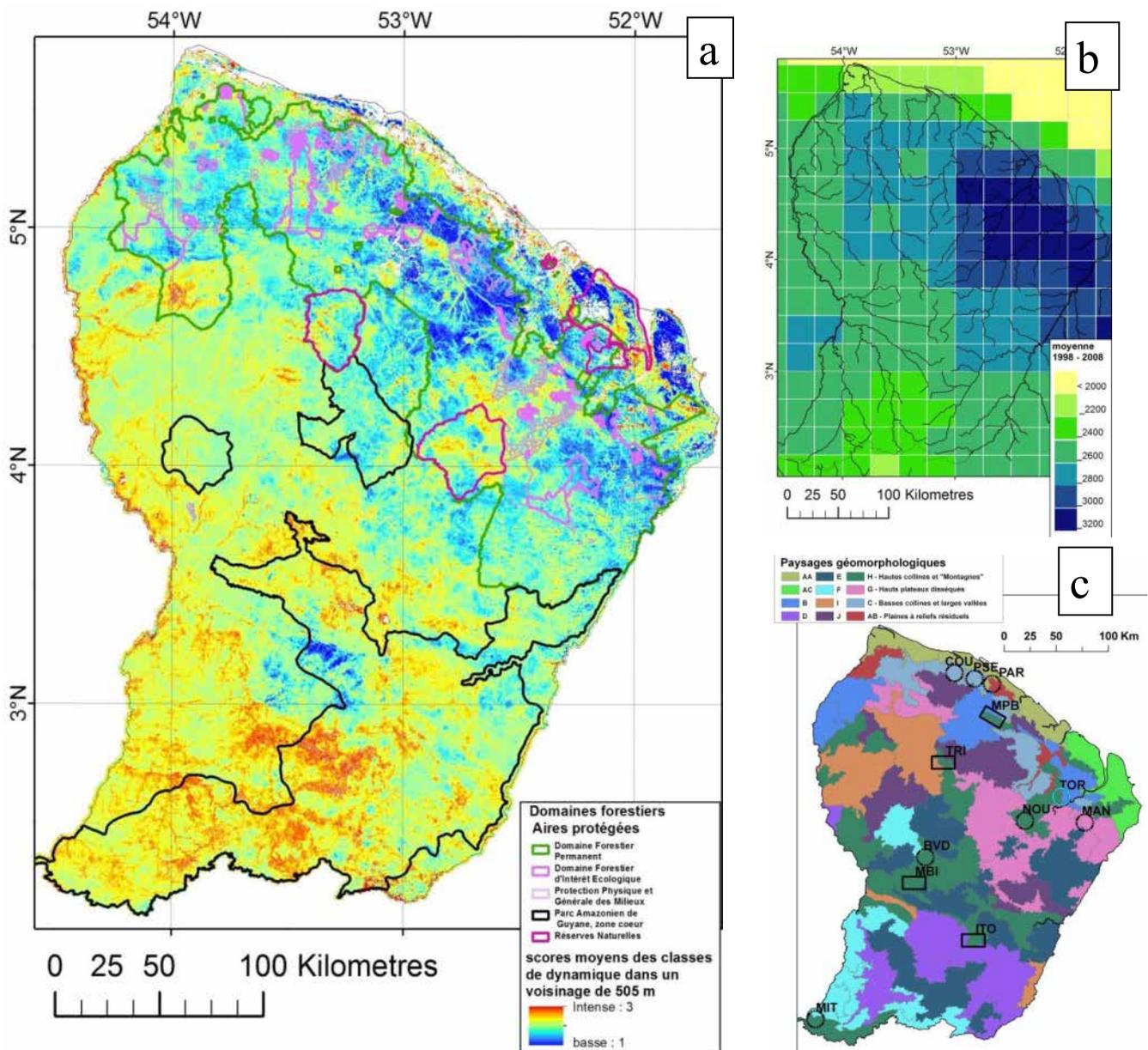
### 1.3. Discussion et conclusions

Les forêts de Guyane ont été décrites de diverses manières, par exemple d'après leurs physionomies Fig. 1a (Gond et al. 2011) ou leurs relations aux paysages géomorphologiques et aux conditions environnementales associées Fig. 12c (Guitet et al. 2016).

DynForDiv apporte un éclairage supplémentaire en termes de fonctionnement écologique (Fig. 12a). De forts contrastes de dynamique forestière ont été mis en évidence à différentes échelles, sites, régions, territoire. Ils correspondent à des régimes installés sur plusieurs décennies et probablement beaucoup plus. Ces régimes de dynamique sont en résonance avec la composition floristique et les traits fonctionnels des communautés d'arbres.

On peut schématiquement distinguer trois grandes situations : I) les forêts homogènes en termes de hauteur de canopée et de dynamique, à dynamique basse à modérée ; IIa) les forêts

*hétérogènes où des secteurs à dynamique intense forment des patches de canopée basse au sein d'une matrice de canopée haute ; IIb) les forêts hétérogènes où les canopées, souvent envahies de lianes, sont ouvertes par de larges étendues de végétations basses, généralement des bambous (cambrous) des genres *Lasiacis* ou *Guadua*, plus rarement des herbacées géantes du genre *Heliconia*. Leurs distributions spatiales montrent des contrastes à deux échelles : dans certains sites, en relation avec les structures géologiques et pédologiques, et à l'échelle de la Guyane, en concordance avec le patron climatique général.*



**Fig. S12. a)** Carte des dynamiques forestières et dispositifs de gestion-conservation; **b)** Pluviométrie TRMM 1998-2008 ; **c)** Paysages géomorphologiques et sites (Guitet *et al.* 2013).

*Les types IIa et IIb semblent former un continuum de forêts à dynamique intense qui, au moins par place, montre une évolution régressive conduisant à l'installation de végétations basses au sein du couvert forestier. La prédominance du type IIb dans la péninsule du sud de la Guyane pourrait résulter de ce phénomène.*

Les patrons spatiaux des régimes de dynamique présentent des concordances manifestes avec les patrons environnementaux, sols, climat (Fig. 12b). Ainsi, les forêts de type II sont préférentiellement situées sur les sols les moins contraignants et dans les régions au climat plus sec du sud de la Guyane. L'occupation humaine ancienne pourrait également avoir déterminé en partie ces patrons spatiaux des régimes de dynamique, mais surtout pourrait être à l'origine des forêts de type II. Une occupation intensive pourrait avoir été suivie d'une déprise massive consécutive à un effondrement des populations humaines post 1492.

Les forêts de type I, à dynamique lente, espèces à bois dense et grosses diaspores, de moindre stature que celles de type II, sont préférentiellement situées dans le nord de la Guyane. Elles forment également une poche peu étendue dans la péninsule du sud. Elles sont souvent associées aux sols contraignants. Ces forêts pourraient être un héritage très ancien. L'occupation humaine au cours de l'holocène pourrait les avoir épargnées, en raison même de leurs caractéristiques.

Les massifs gérés pour l'exploitation forestière dans le domaine forestier permanent et les aires de conservation, Parc Amazonien, Réserves naturelles et séries d'intérêt écologique du domaine forestier permanent ne couvrent pas de manière équivalente les grands types forestiers I et II (Fig. 12a). Ces grands types forestiers auxquels sont associées des compositions floristiques contrastées (Fig. 5b) sont susceptibles d'être différemment impactés par les changements climatiques et l'exploitation forestière.

Ce nouvel éclairage sur les forêts de Guyane devrait contribuer à alimenter les réflexions et améliorer les prises de décisions en matière de gestion, conservation et suivi des aires forestières (voir II.3.2. e & f).

#### I.4. Publications, mémoires et communications

##### Publications dans des revues scientifiques

- Cherrington, E.A., Barbier, N., Ploton, P., Vincent, G., Sabatier, D., Berger, U., Pelissier, R., 2016. *Equatorial Forests Display Distinct Trends in Phenological Variation: A Time-Series Analysis of Vegetation Index Data from Three Continents*. *IEEE J. Sel. Top. Appl. Earth Obs. Remote Sens.* PP, 1–7. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2016.2566670>
- Cherrington, E.A., Vincent, G., Sabatier, D., Barbier, N., Berger, U., Pélissier, R., 2016. *BRDF-corrected vegetation indices confirm seasonal pattern in greening of French Guiana's forest*. *Rev. Fr. Photogrammétrie Télédétection*.
- Engel, J., Sabatier, D., 2018. *Vantanea maculicarpa (Humiriaceae): a new tree species from French Guiana*. *Phytotaxa* 338, 130–134. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.338.1.12>
- Guitet, S., Sabatier, D., Brunaux, O., Coutron, P., Denis, T., Freycon, V., Gonzalez, S., Hérault, B., Jaouen, G., Molino, J.-F., Pélissier, R., Richard-Hansen, C., Vincent, G., 2018. *Disturbance Regimes Drive The Diversity of Regional Floristic Pools Across Guianan Rainforest Landscapes*. *Sci. Rep.* 8, 3872. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22209-9>
- Steege, H. ter, Sabatier, D., Oliveira, S.M. de, Magnusson, W.E., Molino, J.-F., Gomes, V.F., Pos, E.T., Salomão, R.P., 2017. *Estimating species richness in hyper-diverse large tree communities*. *Ecology* 98, 1444–1454. <https://doi.org/10.1002/ecy.1813>
- Sabatier, D., Vincent, G., et al. **in prep.** *New indicators for evaluating tropical forest dynamics and turnover regimes from LiDAR data*.
- Sabatier, D., Vincent, G., et al. **in prep.** *Spatial-temporal consistency between forest turnover regimes and tree communities' variations in an Amazonian forest*.
- Sabatier, D., Cherrington, E.A., Perbet, P., Vincent, G., et al. **in prep.** *A new perspective to map a tropical forest: remote-sensing of dynamics and turnover regimes trained from LiDAR data*.

Viennois, G., Sabatier, D., Vincent, G., et al. **in prep.** Reconstructing the historical dynamics of a tropical forest canopy from a photogrammetric analysis of ancient airborne imagery and recent LiDAR data.

### **Mémoires:**

Cherrington, E.A., 2016. Towards ecologically consistent remote sensing mapping of tree communities in French Guiana: Are forest types identifiable from spatio-temporal canopy reflectance patterns? (Mémoire de thèse). AgroParisTech - Dresden University.

Laby, P., 2015. Analyse diachronique de données Lidar pour l'étude des relations structure dynamique en forêt tropicale, sur deux sites permanents de Guyane française (Mémoire de master M1). Université de la Réunion, Montpellier.

Martin, C., 2017. Représentativité des échantillonnages légers de communautés hyper-diversifiées. Cas des communautés d'arbres de Guyane. (Mémoire de master M1-BioGet). AgroParisTech - Université de Montpellier.

Ruggieri, F., 2018. Estimation bayésienne de la biodiversité en forêt tropicale. Analyse de l'adaptabilité d'un modèle bayésien hiérarchique aux données végétales de Paracou. (Mémoire de master M2 - Ingénieur Forestier). AgroParis Tech, Montpellier.

### **Communications :**

Sabatier, D. & Molino, J.-F. 2015. Mutualisme entre Ecologie tropicale, Herbiers et Systématique : l'exemple de 30 ans de recherche sur les communautés d'arbres forestiers en Guyane. Colloque «Flora of the Guianas» Cayenne Oct. 2015. Résumé dans FOG Newsletter 19, 2017.

Sabatier, D., 2016. Forçages environnementaux et anthropiques du turnover forestier, conséquences sur la diversité des communautés d'arbres en forêt tropicale. Séminaire conjoint REACTIF et BGF – Espaces ruraux et changement climatique, Paris, mars 2016.

Sabatier, D., 2017. Le projet DynForDiv Forçages environnementaux et anthropiques du turnover forestier, conséquences sur la diversité des communautés d'arbres en forêt de Guyane. Conférence, séance plénière du Conseil Scientifique du Parc Amazonien de Guyane, Rémire-Montjoly, Guyane, Nov. 2017.

Sabatier, D., 2017. Forçages environnementaux et anthropiques du turnover forestier, conséquences sur la diversité des communautés d'arbres en forêt de Guyane (DynForDiv). Conférence, Tables rondes «Biodiversité ultramarine et changement climatique». Sénat, Paris Décembre 2017.

## **I.5. Littérature citée**

**Abernot J. 2014.** Caractériser le toit de la canopée, une approche inspirée de la géométrie fractale.

**Allen BP, Sharitz RR, Goebel PC. 2005.** Twelve years post-hurricane liana dynamics in an old-growth southeastern floodplain forest. *Forest Ecology and Management* **218**: 259–269.

**Arroyo-Kalin M. 2012.** Slash-burn-and-churn: Landscape history and crop cultivation in pre-Columbian Amazonia. *Quaternary International* **249**: 4–18.

**Asner GP, Palace M, Keller M, Pereira JR, Silva JNM, Zweede JC. 2002.** Estimating canopy structure in an Amazon forest from laser range finder and IKONOS satellite observations. *Biotropica* **34**: 483–492.

**Aubry-Kientz M, Hérault B, Ayotte-Trépanier C, Baraloto C, Rossi V. 2013.** Toward Trait-Based Mortality Models for Tropical Forests. *PLoS ONE* **8**.

**Baker TR, Pennington RT, Magallon S, et al. 2014.** Fast demographic traits promote high diversification rates of Amazonian trees. *Ecology Letters* **17**: 527–536.

**Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, et al. 2004.** Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* **10**: 545–562.

**Baker TR, Vela Díaz DM, Chama Moscoso V, et al. 2016.** Consistent, small effects of treefall disturbances on the composition and diversity of four Amazonian forests. *Journal of Ecology* **104**: 497–506.

**Barret J, Blancaneaux P, Caillé O, et al. 2001.** Atlas illustré de la Guyane. Paris: IRD.

- Bonal D, Sabatier D, Montpied P, Tremeaux D, Guehl JM. 2000.** Interspecific variability of delta C-13 among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* **124**: 454–468.
- Boulet R, Pessenda LCR, Telles ECC, Melfi AJ. 1995.** Une évaluation de la vitesse de l'accumulation superficielle de matière par la faune du sol à partir de la datation des charbons et de l'humine du sol : exemple des latosols des versants du lac Campestre, Salitre, Minas Gerais, Brésil. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris.Série 2a : Mécanique...* **320**: 287–294.
- Boutton RW. 1996.** Stable carbon isotope ratios of soil organic matter and their use as indicators of vegetation and climate change. In: *The Nature and Properties of Soils. Mass Spectrometry of Soils.* New York: T.W. Boutton & S. Yamasaki, 47–62.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, et al. 2015.** Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344–348.
- Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, et al. 2017.** Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**: 10695–10700.
- Chambers JQ, Negron-Juarez RI, Marra DM, et al. 2013.** The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**: 3949–3954.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009.** Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**: 351–366.
- Cherrington EA. 2016.** Towards ecologically consistent remote sensing mapping of tree communities in French Guiana: Are forest types identifiable from spatio-temporal canopy reflectance patterns?
- Engel J, Sabatier D. 2018.** *Vantanea maculicarpa* (Humiriaceae): a new tree species from French Guiana. *Phytotaxa* **338**: 130–134.
- Fauvel M, Dechesne C, Zullo A, Ferraty F. 2015.** Fast Forward Feature Selection of Hyperspectral Images for Classification With Gaussian Mixture Models. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing* **8**: 2824–2831.
- Feldpausch TR, Phillips OL, Brienen RJW, et al. 2016.** Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles* **30**: 2015GB005133.
- Ferry B, Morneau F, Bontemps J-D, Blanc L, Freycon V. 2010.** Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* **98**: 106–116.
- Freycon V, Krencker M, Schwartz D, Nasi R, Bonal D. 2010.** The impact of climate changes during the Holocene on vegetation in northern French Guiana. *Quaternary Research* **73**: 220–225.
- Frolking S, Palace MW, Clark DB, Chambers JQ, Shugart HH, Hurtt GC. 2009.** Forest disturbance and recovery: A general review in the context of spaceborne remote sensing of impacts on aboveground biomass and canopy structure. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **114**: G00E02.
- Galbraith D, Malhi Y, Affum-Baffoe K, et al. 2013.** Residence times of woody biomass in tropical forests. *Plant Ecology & Diversity* **6**: 139–157.
- Goldberg A, Mychajliw AM, Hadly EA. 2016.** Post-invasion demography of prehistoric humans in South America. *Nature* **532**: 232.
- Gond V, Freycon V, Molino J-F, et al. 2011.** Broad-scale spatial pattern of forest landscape types in the Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* **13**: 357–367.
- Goulamoussène Y, Bedeau C, Descroix L, Linguet L, Hérault B. 2016.** Environmental control of natural gap size distribution in tropical forests. *Biogeosciences Discussions*: 1–18.
- Gourlet-Fleury S, Favrichon V, Schmitt L, Petronelli P. 2004.** Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. In: *Ecology and management of a neotropical rainforest : lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana.* - Paris : Elsevier: 254–280.
- Grau O, Peñuelas J, Ferry B, et al. 2017.** Nutrient-cycling mechanisms other than the direct absorption from soil may control forest structure and dynamics in poor Amazonian soils. *Scientific Reports* **7**: srep45017.
- Guitet S, Brunaux O, de Granville JJ, Gonzalez S, Richard-Hansen C, Sabatier D. 2015.** Catalogue des habitats forestiers de Guyane.
- Guitet S, Brunaux O, Granville J-J de, Gonzalez S, Richard-Hansen C. 2015.** Catalogue des habitats forestiers de Guyane.
- Guitet S, Brunaux O, Jaouen G, et al. 2014.** Habitats : décrire et cartographier la diversité des forêts de Guyane. *Rendez-vous Technique* n°43.
- Guitet S, Cornu J-F, Brunaux O, Betbeder J, Carozza J-M, Richard-Hansen C. 2013.** Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* **9**: 325–335.

- Guitet S, Freycon V, Brunaux O, Pélissier R, Sabatier D, Couteron P. 2016.** Geomorphic control of rain-forest floristic composition in French Guiana: more than a soil filtering effect? *Journal of Tropical Ecology* **32**: 22–40.
- Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, et al. 2018.** Disturbance Regimes Drive The Diversity of Regional Floristic Pools Across Guianan Rainforest Landscapes. *Scientific Reports* **8**: 3872.
- Haffer J. 1982.** General Aspects of the Refuge Theory In: *Biological Diversification in the Tropics*. 6–24.
- Haffer J, Prance GT. 2001.** Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana*: 607.
- Hansen MC, DeFries RS, Townshend JRG, Carroll M, Dimiceli C, Sohlberg RA. 2003.** Global Percent Tree Cover at a Spatial Resolution of 500 Meters: First Results of the MODIS Vegetation Continuous Fields Algorithm. *Earth Interactions* **7**: 1–15.
- Harding DJ, Lefsky MA, Parker GG, Blair JB. 2001.** Laser altimeter canopy height profiles: methods and validation for closed-canopy, broadleaf forests. *Remote Sensing of Environment* **76**: 283–297.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Huffman GJ, Bolvin DT, Nelkin EJ, et al. 2007.** The TRMM Multisatellite Precipitation Analysis (TMPA): Quasi-Global, Multiyear, Combined-Sensor Precipitation Estimates at Fine Scales. *Journal of Hydrometeorology* **8**: 38–55.
- Hunter MO, Keller M, Morton D, et al. 2015.** Structural Dynamics of Tropical Moist Forest Gaps. *PLoS ONE* **10**.
- Joetzier E, Douville H, Delire C, Ciais P. 2013.** Present-day and future Amazonian precipitation in global climate models: CMIP5 versus CMIP3. *Climate Dynamics* **41**: 2921–2936.
- Kellner JR, Clark DB, Hubbell SP. 2009.** Pervasive canopy dynamics produce short-term stability in a tropical rain forest landscape. *Ecology Letters* **12**: 155–164.
- Khosravipour A, Skidmore A, Isenburg M, Wang T, Hussin Y. 2014.** Generating Pit-free Canopy Height Models from Airborne Lidar.
- Laby P. 2015.** Analyse diachronique de données Lidar pour l'étude des relations structure dynamique en forêt tropicale, sur deux sites permanents de Guyane française.
- Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Merona JMR, Gascon C, Lovejoy TE. 1997.** Biomass Collapse in Amazonian Forest Fragments. *Science* **278**: 1117–1118.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, et al. 2002.** Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology* **16**: 605–618.
- Ledru M-P. 2001.** Late Holocene rainforest disturbance in French Guiana. *Review of Palaeobotany and Palynology* **115**: 161–170.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, et al. 2017.** Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* **355**: 925–931.
- Lobo E. 2013.** Spatial distribution of canopy gaps in a tropical forest landscape and its influence on the tree community.
- Lozada JR, Hernández C, Soriano P, Costa M. 2016.** An assessment of the floristic composition, structure and possible origin of a liana forest in the Guayana Shield. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **150**: 1165–1174.
- Madelaine C, Pélissier R, Vincent G, et al. 2007.** Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 277–287.
- Marlon JR, Bartlein PJ, Danialu A-L, et al. 2013.** Global biomass burning: a synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Reviews* **65**: 5–25.
- McKey D, Rostain S, Iriarte J, et al. 2010.** Pre-Columbian agricultural landscapes, ecosystem engineers, and self-organized patchiness in Amazonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**: 7823–7828.
- Meyer V, Saatchi SS, Chave J, et al. 2013.** Detecting tropical forest biomass dynamics from repeated airborne Lidar measurements. *Biogeosciences Discuss.* **10**: 1957–1992.
- Migeon G. 2009.** L'OCCUPATION DE L'INTÉRIEUR DE LA GUYANE | gerald migeon - Academia.edu. <https://www.academia.edu/2221808>.
- Migeon G. 2012.** Les civilisations guyano-amazoniennes précolombiennes du Plateau des Guyanes. *Karapa 1 Revue d'anthropologie des sociétés amérindiennes anciennes de l'Amazonie et du plateau des Guyanes*: 53–70.
- Molino JF, Sabatier D. 2001.** Tree diversity in tropical rain forests: A validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* **294**: 1702–1704.
- Mori SA, Cremers G, Gracie C, Granville J-J de, Hoff M, Mitchell JD. 1997.** Guide to the vascular plants of central French Guiana: Part 1. Pteridophytes, gymnosperms and monocotyledons.

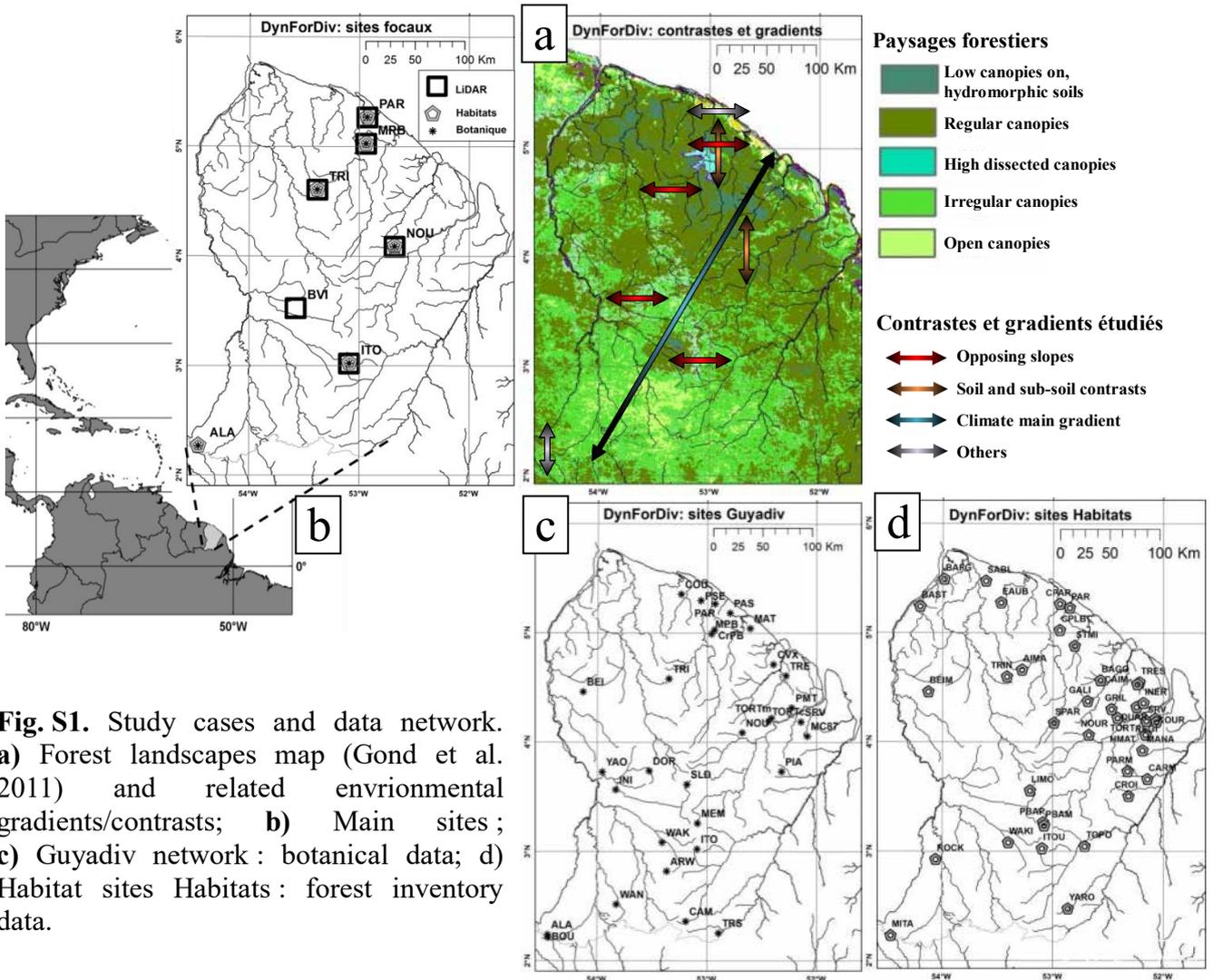
- Muller-Landau HC. 2004.** Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *BIOTROPICA* **36**: 20–32.
- Oldeman RAA. 1989.** Dynamics in tropical rain forests In: Mielsen LBH, ed. *Tropical Forests, Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, 3–19.
- Oldeman RAA. 1990.** *Forests: Elements of Silvology*. Berlin: Springer-Verlag.
- Pessenda LCR, Gouveia SEM, Ribeiro A de S, De Oliveira PE, Aravena R. 2010.** Late Pleistocene and Holocene vegetation changes in northeastern Brazil determined from carbon isotopes and charcoal records in soils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **297**: 597–608.
- Phillips OL, Baker TR, Arroyo L, et al. 2004.** Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 381–407.
- Phillips OL, Gentry AH. 1994.** Increasing Turnover Through Time in Tropical Forests. *Science* **263**: 954–958.
- Phillips OL, Lewis SL, Higuchi N, Baker T. 2016.** Recent Changes in Amazon Forest Biomass and Dynamics In: *Ecological Studies. Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin*. Springer, Berlin, Heidelberg, 191–224.
- Picard N, Gourlet-Fleury S, Forni É. 2012.** Estimating damage from selective logging and implications for tropical forest management. *Canadian Journal of Forest Research* **42**: 605–613.
- Pijl L van der. 1982.** *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag.
- Prance GT. 1982.** A Review of the Phytogeographic Evidences for Pleistocene Climate Changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69**: 594–624.
- Putz FE. 1985.** WOODY VINES AND FOREST MANAGEMENT IN MALAYSIA. *The Commonwealth Forestry Review* **64**: 359–365.
- Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, et al. 2012.** Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**: 2203–2246.
- Réjou-Méchain M, Tymen B, Blanc L, et al. 2015.** Using repeated small-footprint LiDAR acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest. *Remote Sensing of Environment* **169**: 93–101.
- Riera B. 1995.** Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Revue d'Ecologie Terre et Vie* **50**: 209–222.
- Rollet B. 1969.** La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de la plaine de la Guyane vénézuélienne. *Bois et Forêts des Tropiques* **12**: 209–222.
- Sabatier D, Grimaldi M, Prévost M-F, et al. 1997.** The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* **131**: 81–108.
- Schnitzer SA, Bongers F. 2011.** Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* **14**: 397–406.
- Steege H ter, Sabatier D, Oliveira SM de, et al. 2017.** Estimating species richness in hyper-diverse large tree communities. *Ecology* **98**: 1444–1454.
- Tardy C. 1998.** Paléoincendies naturels, feux anthropiques et environnements forestiers de Guyane française du tardiglaciaire à l'Holocène récent: approches chronologique et anthracologique. Montpellier 2.
- Toby Pennington R, Prado DE, Pendry CA. 2000.** Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* **27**: 261–273.
- Tymen B, Réjou-Méchain M, Dalling JW, et al. 2015.** Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. *Journal of Ecology*: n/a-n/a.
- Véga C, St-Onge B. 2008.** Height growth reconstruction of a boreal forest canopy over a period of 58 years using a combination of photogrammetric and lidar models. *Remote Sensing of Environment* **112**: 1784–1794.
- Vincent G, Antin C, Laurans M, et al. 2017.** Mapping plant area index of tropical evergreen forest by airborne laser scanning. A cross-validation study using LAI2200 optical sensor. *Remote Sensing of Environment* **198**: 254–266.
- Vincent G, Sabatier D, Caron F, Véga C. 2011.** Multitemporal LiDAR applications to tropical forest dynamics studies
- Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, et al. 2009.** *Global wood density database*. (2009).

# I. Synthesis

## I.1. Forest dynamics: the scope of the DynForDiv project

Previous work in French Guiana (Gond et al. 2011) (Fig. 1a) combining remote sensing and ground work revealed strong contrasts between forest landscapes: regular canopy forest, high strongly dissected canopy, mosaics of intermingled patches of high forests and de-structured liana infested forests. The latter were found to be most common in the southern part of French Guiana.

*DynForDiv aims at establishing the link between the spatial organisation of forest types and 1) their turnover regimes, 2) the determinism of those turnovers 3) the link between turnover regimes and the spatial organisation of composition, diversity and traits values of tree communities.*



**Fig. S1.** Study cases and data network. **a)** Forest landscapes map (Gond et al. 2011) and related environmental gradients/contrasts; **b)** Main sites; **c)** Guyadiv network: botanical data; **d)** Habitat sites Habitats: forest inventory data.

*DynForDiv takes advantages of three remarkable environmental situations, related to contrasts in forest landscapes (Fig. 1a), 1) opposing slopes; 2) soil and subsoil contrasts 3) climatic gradient. DynForDiv builds upon seven focal sites (Fig 1b) and two large datasets collected previously (Fig. 1c & 1d): Soil and forest structure surveys conducted within the project Habitats (Guitet et al. 2014; Guitet, Brunaux, Granville, et al. 2015) and soil and botanical surveys of the Guyadiv network (Sabatier et al. 1997; Molino and Sabatier 2001; Madelaine et al. 2007). On each site different strata were considered for sampling forest tree*

community: aspect (East vs West at BVI, ITO, MPB, TRI, noted *E*, *W* respectively), geological substrate (NOU\_G vs NOU\_V; MPB\_N vs MPB\_E & *W*) or recent history (logged vs unlogged: PAR\_E, PAR\_T respectively). **Long term vegetation changes** are explored via carbon isotopes profiles in the soil organic matter.

**Project evolution:** The initial project focused primarily on opposite slopes of mountain ranges as revealed by remote sensing (Fig 1a), under the assumption that topography would generate strong environmental contrasts. Such ecological contrasts between opposite slopes have been confirmed both in term of vegetation structure and microclimatic conditions (foehn). However, our investigations also clearly showed that the initial assumption was too simplistic and that topography and exposure alone were not enough to explain the observed pattern of floristic diversity at landscape level. Another evolution in the project's focus stemmed from a separate line of work we have contributed to (Steege et al. 2017) showing that analysis of regional diversity requires large spatial coverage inventories. Then, to study regional and beta diversities, we preferred forest inventories by tree ploters, be it of lower accuracy than botanical records. Finally, longer term canopy dynamics (over decades) was studied using photogrammetry which was not initially envisaged.

**Tall tropical forests are unstable edifices.** Trees which constitute the backbone of the forest ecosystem are exposed to physical and eco-physiological stresses either on a regular basis (seasonal drought or flooding for instance) or on a more unpredictable time frame (extreme meteorological events, pest outbreaks, etc). Forests are constantly, often on a seasonal basis (Riera 1995) experiencing both local degradation (standing dead trees, tree fall, branch fall) and local aggradation (recruitment and growth of seedlings/saplings into the canopy, lateral crown expansion) (Oldeman 1989). **Taken together those dynamic processes define what is referred to as the forest turnover in time and space.** To date forest turnover rates have typically been measured through permanent plots by monitoring mortality and recruitment of individual stems (Galbraith et al. 2013; Grau et al. 2017). In the DynForDiv project forest dynamics are characterized using repeated Aerial Laser Scanning (ALS) which is capable of mapping the topography of canopies and its change over time (Madelaine et al. 2007; Kellner et al. 2009; Vincent et al. 2011; Meyer et al. 2013; Réjou-Méchain et al. 2015). Height, structure and dynamics of forests were measured over vast areas (1 500 to 6 400 ha) using repeated LiDAR records acquired either two years apart (BVI, ITO, MPB, TRI) or 3 to 4 years apart (NOU, PAR). In three sites the lidar monitoring period extends over 10 years.

Forest dynamics was further characterized by recording the frequency of pioneer tree species (Molino and Sabatier 2001) of the genera *Cecropia* and *Pourouma*. On one site (NOU) photogrammetry was used to take advantage of up-to 65-year-old aerial photography from the Institut Géographique National (IGN).

Floristic composition of tree communities was assessed either by mobilising existing data sets (Habitats, Guyadiv and the Cayenne Herbarium database) or by conducting targeted ground surveys in sites where no data was yet available. Two different protocols were used to this end: a “**botanical protocol**” with the finest taxonomic resolution in which individual samples were of limited extent (112 trees or 0.2 ha) and the «**Habitats protocol**» covering large transects (typically 20m x 3 km) in a rapid assessment approach using vernacular names. The latter protocol further included soil and environment characterization (Guitet et al. 2014). Two functional traits were analysed at community scale: wood specific gravity and diaspore fresh mass.

A supervised classification of peculiar vegetation types (bamboos and lianas) and canopy dynamic classes (as measured by ALS) was conducted using a combination of Landsat and MODIS satellite imagery. Community level data from outside the focal sites were used to test

the relationships between traits and canopy dynamics as a partial validation of the country wide map of forest dynamics.

There is a growing number of observations (Phillips *et al.* 2004; Brien *et al.* 2015; Phillips *et al.* 2016)(Phillips and Gentry 1994), indicating that tropical forest dynamics are accelerating globally. The DynForDiv project is an attempt to explore the degree to which environmental or anthropogenic forcing may indeed control forest turnover rates and long-term regime. We investigate the origin of spatial patterns of forest dynamics but do not directly address the effect of ongoing global change (climate, fertilisation, anthropogenic disturbances) on forest dynamics

According to (Quesada *et al.* 2012) the turnover rate and stature of forests in the Amazon are largely controlled by environmental factors (most prominent of those being climate and soil chemical fertility). However soil control of forest structure (biomass) and dynamics (turnover rate) was not confirmed in a recent study based on a large set permanent sample plots in French Guiana (Grau *et al.* 2017).

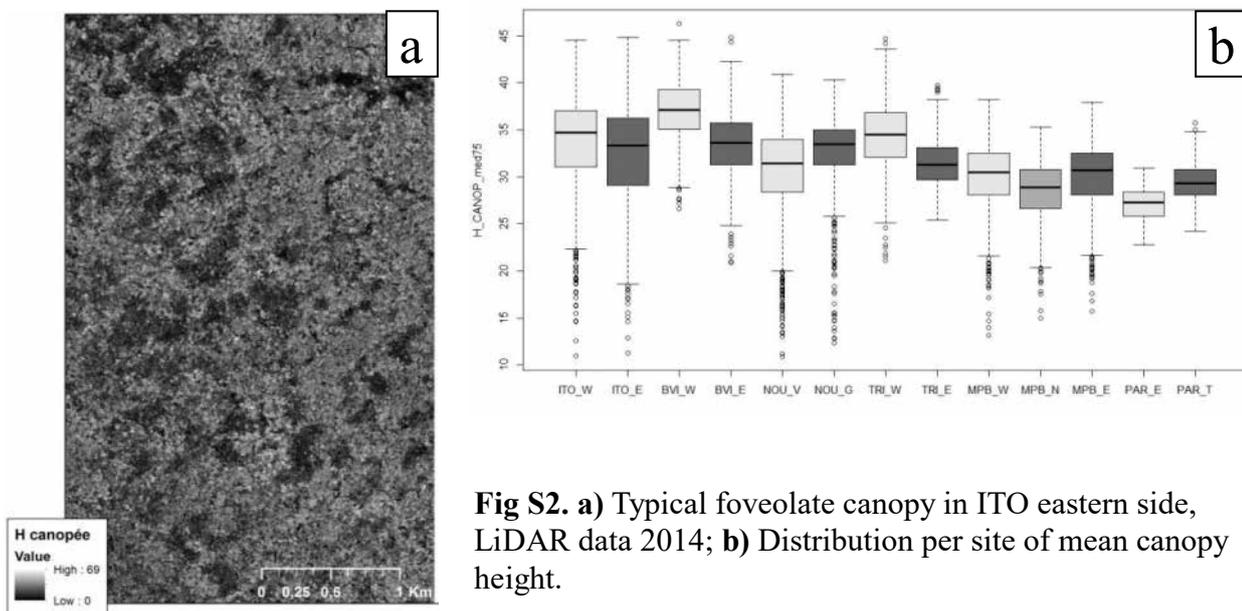
In this project we consider various origins of the observed dynamic patterns: soil type, topography, climate but also ancient history (Holocene). This ecosystem may have been strongly impacted by past human occupation (Migeon 2012). Geoglyphs, attesting ancient human settlements were discovered thanks to LiDAR data.

Finally, the wealth of data collected and the preliminary results obtained are put into perspective to discuss the practical consequences for biodiversity conservation in French Guiana.

## 1.2. Results

### 1.2.1 Canopy structure and dynamics from ALS

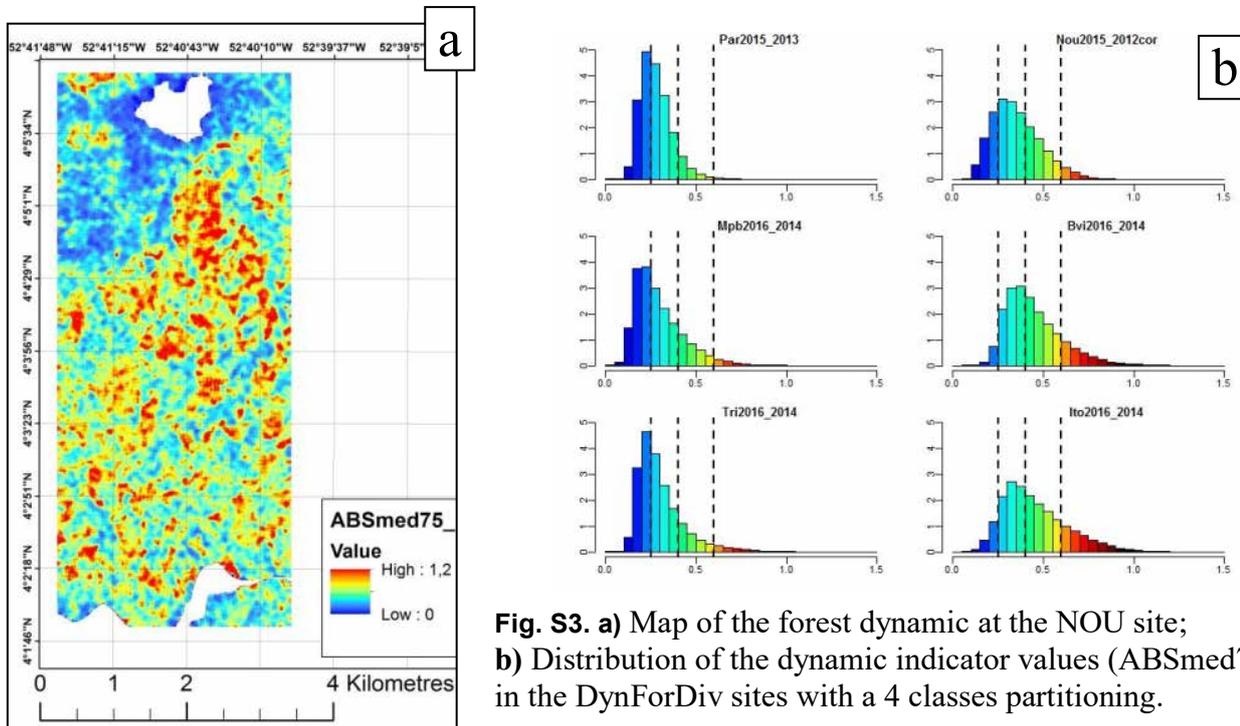
Maps of canopy topography derived from ALS mostly confirmed the validity of the previously proposed classification of forest landscapes (Gond *et al.* 2011): low canopy; regular/irregular canopy, dissected canopy, open canopy. Nonetheless a pattern yet undescribed which we refer to as “foveolate canopy forest” was observed in a few sites (ITO, NOU and DOR) : patches of low canopy forest, lowest in the most central part, interspersed within a predominantly high canopy matrix (Fig. 2a).



**Fig S2. a)** Typical foveolate canopy in ITO eastern side, LiDAR data 2014; **b)** Distribution per site of mean canopy height.

Mean canopy height per site tends to increase from North (PAR) to South (ITO) in French Guiana (Fig. 2b)

With the exception of BVI & TRI, the difference in canopy height on both sides of the mountain range is not significant. In TRI this difference may reflect a contrast in physical fertility as the Eastern side shows abundant thinned soils (acrisols). Acrisols, plinthosols and cambisols in MPB\_N also support low canopy forest. Lower canopy is also associated with areas logged over 30 years before (PAR\_E) as opposed to control plots (PAR\_T).



**Fig. S3. a)** Map of the forest dynamic at the NOU site; **b)** Distribution of the dynamic indicator values (ABSmed75) in the DynForDiv sites with a 4 classes partitioning.

### I.2.2 Measurement of canopy dynamics

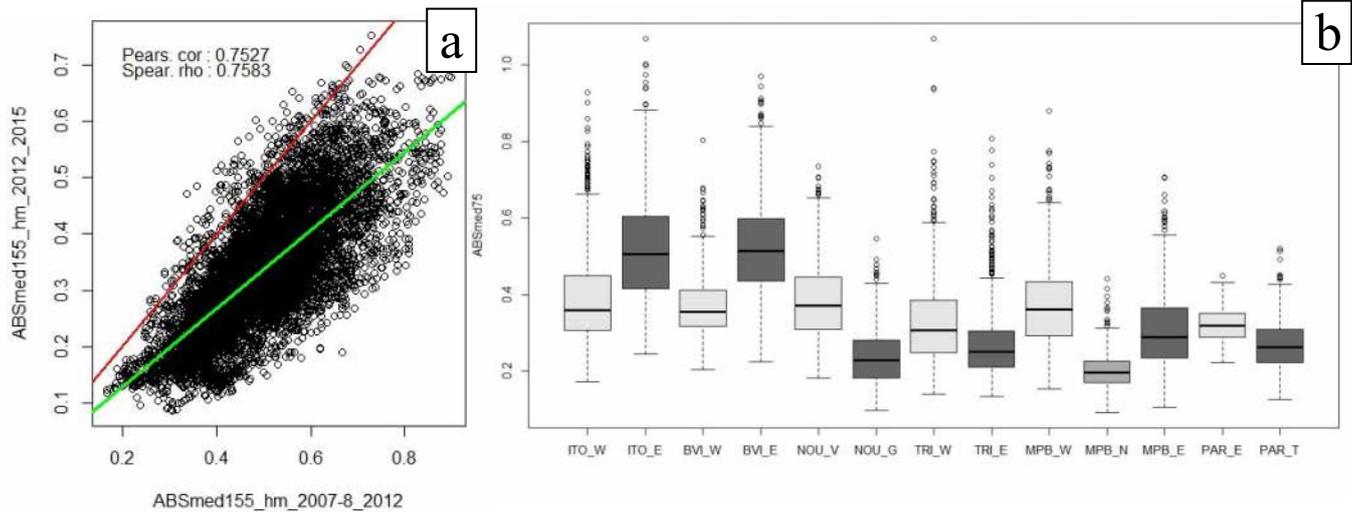
In the present study we define canopy dynamics as the canopy volume affected either by expansion or contraction during a time interval. It is expressed as local change in height. A raster of change in height between two dates is computed at a 5-m resolution from the corresponding canopy height models. This height change is further annualized (normalized to one year). Focal statistics are then computed to derive meaningful maps of canopy dynamics (e.g. median value in a 75 \* 75m neighbourhood later coined “ABSmed75” Fig. 3a).

Changes in vegetation density are not captured by the ABSmed75 indicator used here as the latter only considers the change in the outer envelope of canopy volume. A more comprehensive indicator taking into account vegetation density may be more closely related to field based turnover rates.

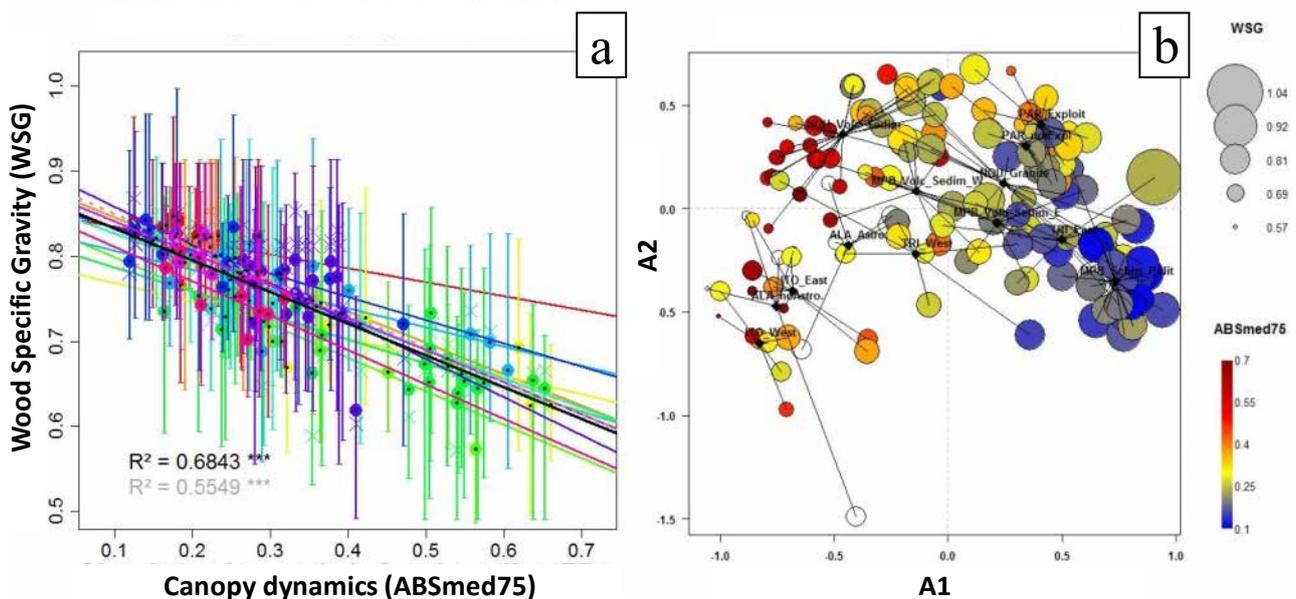
### I.2.3 Spatial structuring and temporal consistency of canopy dynamics

On all sites, as in NOU (Fig. 3a), a clear spatial patterning of canopy dynamics is apparent. Those patterns seem to be frequently associated to either local drainage network, soil/sub-soil type or aspect (Fig. 4b and I.2.8). Furthermore, sites in which more than two ALS coverages are available (MPB, NOU, PAR) show strong correlation between spatial patterns of canopy dynamic over successive periods (Fig. 4a).

*Spatial structuring and temporal consistency of canopy dynamics strongly suggest that local forest dynamics are predictable both in space and time. This is clearly at odds with the classical vision of tropical forest dynamics. To date the prevailing paradigm was one of a mosaic of patches or eco-units in different stages of regeneration (Oldeman 1989; Chambers et al. 2013) – which structure was mainly the result of stochastic disturbance events.*



**Fig. S4.** a) Annualized canopy dynamics during two successive periods (here 2007-8\_2012 and 2012\_2015 - NOU) show strong spatial correlation (green); lower values at the second period are attributed to instrumental differences; b) Distribution per site of ABSmed75 indicator of canopy dynamics (one ha cells)



**Fig. S5.** a) Linear correlation between WSG and canopy dynamics (colour : site ; dot : mean value per sample; cross : median value per sample; whiskers: interquartile ;  $r^2$  of global linear regression (black : mean values, grey : median values); b) Bray-Curtis floristic similarities projected using Non Metric Multidimensional Scaling (NMDS) additionally showing Wood Specific Gravity (WSG) and local dynamics (ABSmed75).

The apparently strong spatial correlation of dynamic patterns with biophysical factors mostly stable at the time frame of a sylvigenetic cycle (topography, soil, geology) does not preclude dynamic patterns from changing at multi-decadal time step (see I.2.9)

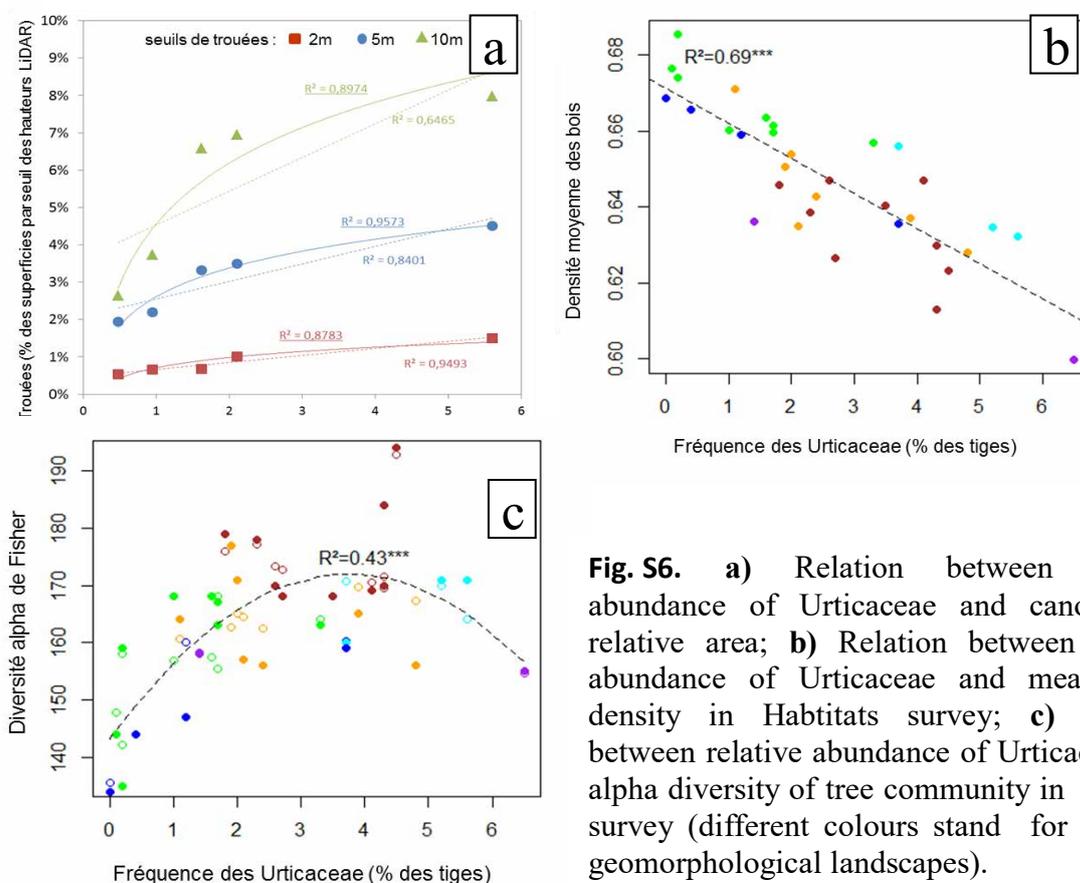
#### I.2.4 Relation between canopy turnover rate and taxonomic and functional composition of tree communities

Fine taxonomic resolution data (from the botanical protocol) are used to confront community assemblages' characteristics and forests dynamics.

Mean Wood Specific Gravity (WSG) (Fig. 5a) and median Diaspore Fresh Mass (DFM) – not shown – were found to decrease significantly with increasing dynamics. Furthermore, floristic distance and functional characteristics consistently co-vary across sites with canopy dynamics (Fig. 5b).

Such strong correlations between composition and dynamics illustrate the stability of forest dynamics regimes which probably act as a powerful ecological filter structuring local communities (which in return contribute to the maintenance of such contrasting dynamics) (Quesada *et al.* 2012).

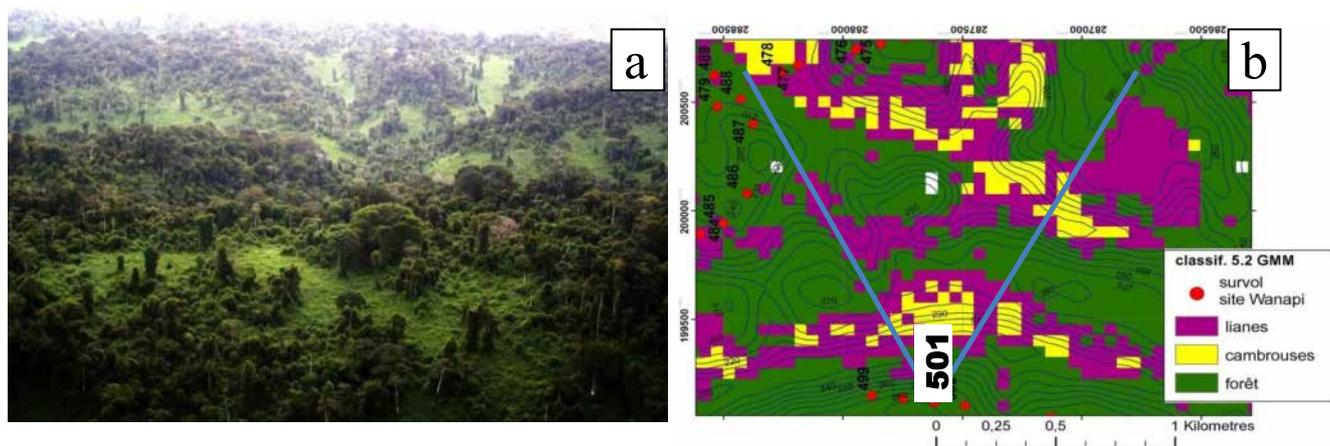
#### I.2.5 Relation between frequency of indicator species, canopy dynamics and diversity: the intermediate disturbance model



**Fig. S6.** a) Relation between relative abundance of Urticaceae and canopy gap relative area; b) Relation between relative abundance of Urticaceae and mean wood density in Habitats survey; c) Relation between relative abundance of Urticaceae and alpha diversity of tree community in Habitats survey (different colours stand for different geomorphological landscapes).

The relative abundance of Urticaceae species in the tree community (*Urti*) is positively correlated to canopy openness and negatively correlated to mean wood density (Fig. 6a & 6b) which are respectively indicators of canopy dynamics and impact of long term forest dynamics regime.

*In unlogged forest Urti is therefore an indicator of forest turnover regime. We show (Guitet et al. 2018) that a plot of communities diversity at regional scale against relative abundance of Urticaceae species shows a hump shape (Fig. 6c) typical of the Intermediate Disturbance Hypothesis (Molino and Sabatier 2001). Urticaceae species (Cecropia spp., Pourouma spp.) are among the most short-lived in the Amazon (Baker et al. 2014).*



**Fig. S7. a)** Open canopy landscape in Wanapi showing cambrous and lianas (photo n° 501 D. Sabatier); **b)** Corresponding extract of the vegetation map derived from landsat mosaic. Lines show the approximate field of view of photo 501.

### **I.2.6 Mapping forest, lianas and bamboos patches using satellite imagery**

*A map of vegetation types was derived from a Landsat mosaic (Cherrington 2016) and a large set of training areas scattered over the whole French Guiana territory. Training data included field observations and thousands of geo-located aerial photos taken during reconnaissance flights (CAREFOR project and PAG campaigns 2015-2016). This classification notably identifies low vegetation types (liana forest or bamboo dominated patches, called cambrous).*

*« Liana » and « cambrous » appear to be extremely abundant in southern French Guiana (Fig. 7a & b) which is consistent with a previously published map of forest landscapes (Gond et al. 2011).*

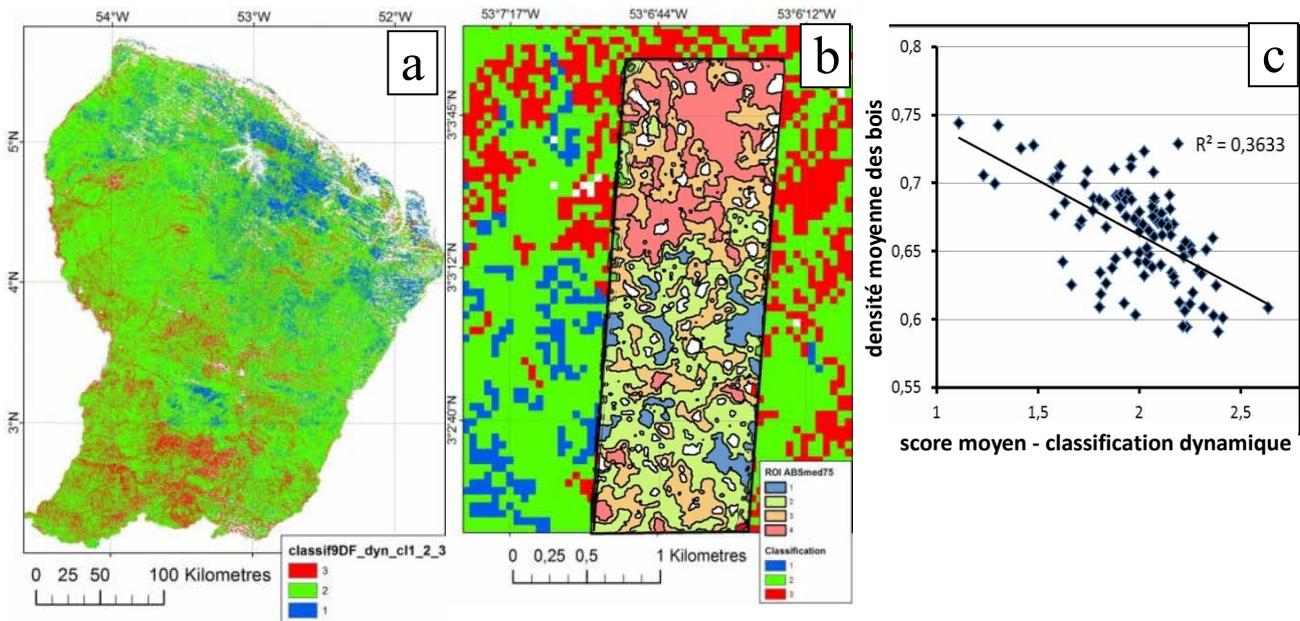
### **I.2.7 Mapping forest turnover rates at regional scale**

*Upscaling of forest dynamics (Fig. 8a) was achieved through supervised classification of the landsat mosaic using four dynamic classes determined via LIDAR. Training zones (« ROI-dynamics ») were defined by partitioning maps of dynamics (ABSmed75) (Fig. 3b & 8b).*

*Using the Habitats data scattered over the entire territory (and averaging scores within the foot print of each survey) the same relation between wood density and forest dynamics is found (Fig. 8c). Similarly, the relation between forest dynamics and relative abundance of Urticaceae is also confirmed (not shown).*

*Those relations independently established at landscape and regional scale both support the validity of the large scale classification based on forest dynamics and as well as they reinforce the ecological relevance of the dynamics classification approach.*

The hydrological network is clearly apparent (high dynamic class) in the western part of French Guiana. Opposing slope are not as sharply contrasted as in the initial map (Gond et al. 2011)



**Fig. S8.** a) Supervised classification of Landsat mosaic in three classes of dynamics; b) Training areas (“ROI-dynamics”) in 4 classes of the indicator ABSmed75 (see Fig. 3b) overlaid over classification following fusion of classes 3 and 4 ; ITO-north-west; c) Relation between wood density (WSG) and dynamics scoring (Habitats data and Landsat derived forest dynamics map).

### I.2.8 Potential environmental drivers of forest dynamics

Opposing slopes show high dynamic contrast in BVI and ITO (Fig. 4b). This may be related to a foehn effect but remains to be proven.

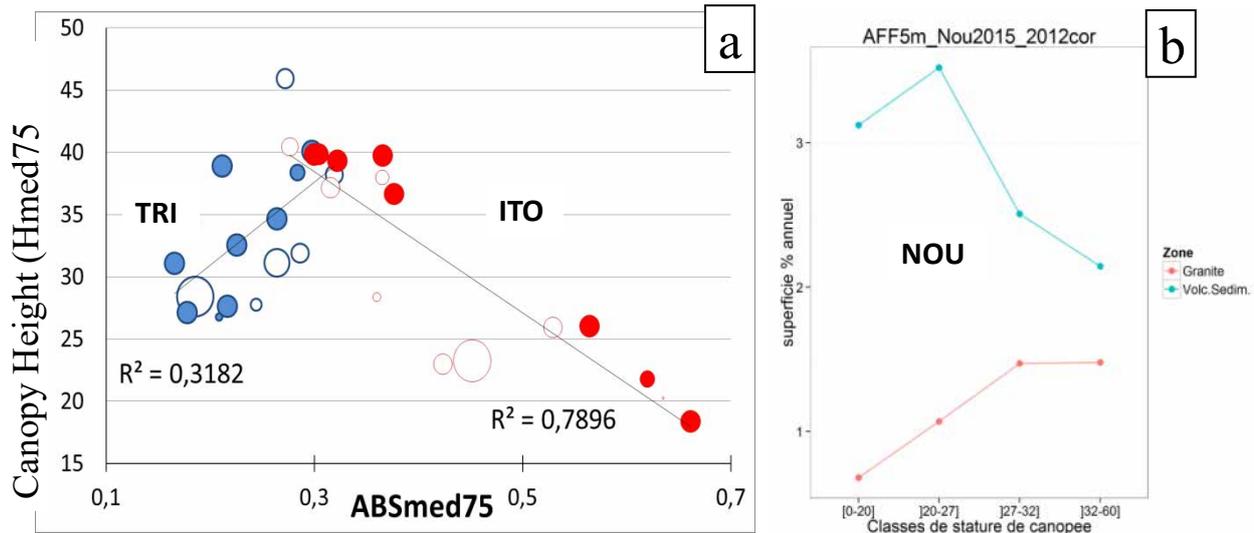
The studied sites encompass the variability of soil types found in French Guiana. (Guitet et al. 2016). The contrast between deep soils of high physical fertility (ferralsols) and superficial or thinned soils of low physical fertility and poor drainage (acrisols, cambisols, plinthosols) is well represented.

The relation between canopy height and canopy dynamics differs between sites with different soil types (Fig. 9a). Correlation is significantly negative where soil constraint is less (ITO  $R^2=0.79$ ). The relation is opposite in sites with greater soil variability and constraint (TRI  $R^2=0.32$ ). Within sites neither canopy height nor canopy dynamics seem to be determined by soil depth. (Fig. 9a). An inverted pattern between canopy height and canopy dynamics occurs for different geological substrates in NOU (Fig. 9b). Locally, canopy dynamic hotspots coincide with remarkable situations of the hydrological network.

At regional scale, the most constraining soils (acrisols, cambisols) are more frequent in class 1 - low dynamics forest (15%) and are altogether missing in class 3 - high dynamics forest (0%) ; deep soils (ferralsols) show an opposite pattern (48% vs 64%).

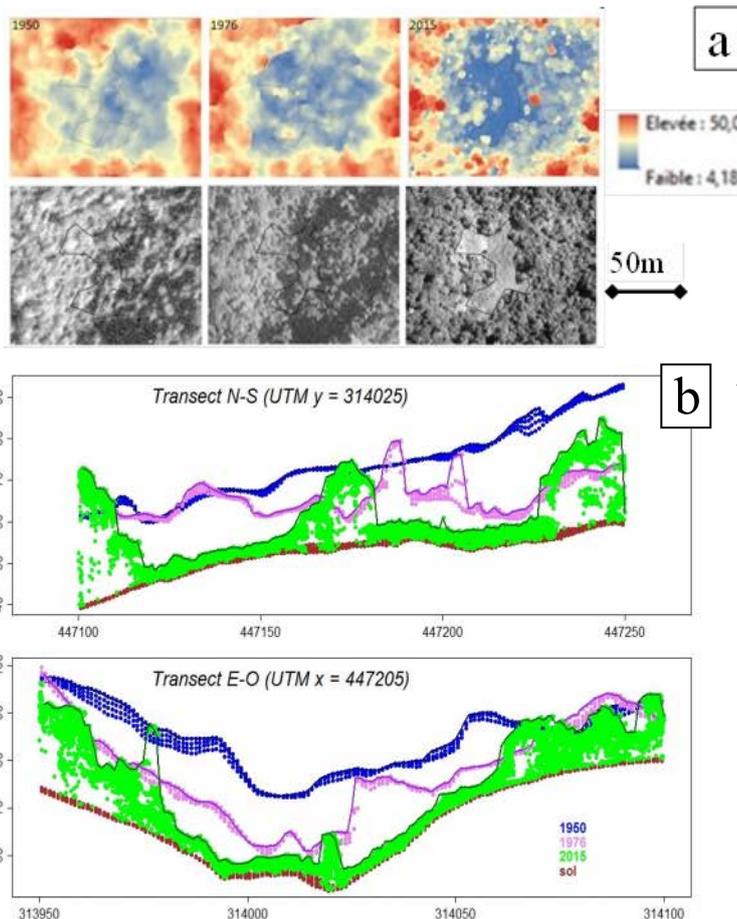
Soils seem to constrain to some extent the level of dynamics as well as the relation between canopy height and canopy dynamics.

The coinciding patterns of rainfall and forest dynamics classes (Fig. 8a & 12b) suggest that climate plays a role which needs to be further scrutinized. However, class 3 (high dynamics) is well represented in the rainy area of Approuague (sites NOU et TORT, Fig. 1c & 12b).



**Fig. S9. a)** Examples of contrasting canopy height- canopy dynamics relation (Hmed75 ~ ABSmed75) in TRI and ITO ; solid bubbles : deep soils ; empty bubbles : thinned soils ; bubble size proportional to deviation to the site mean soil depth; **b)** Contrasting dynamics associated to different geological substrates in NOU (annual percentage of canopy affected by a subsidence event greater than 5 m plotted per forest height class).

### I.2.9 Multi-decadal history of forest dynamics in Nouragues : a photogrammetric approach



**a)** Photogrammetry has previously been used to reconstruct past canopy height changes in boreal forests (Véga and St-Onge 2008). We have adapted the technique to make it work in landscapes lacking obvious tie-points. This allowed us to show that during a period of 65 years, areas of low vegetation (in this case bamboo

patches) have increased in NOU replacing high canopy forest (Fig. 10a & b).

**Fig. S10. a)** A comparison of canopy height models (CHM) derived from LiDAR (2015) and photogrammetry (1950, 1976) showing the appearance of a bamboo patch; above : CHM 1950 / 1976 / 2015 ; below : ortho-photos 1950 / 1976 et Pléiades image 2014 ; **b)** North-South and East-West Transects of 1950, 1976 et 2015 CHMs ; low vegetation are bamboos.

*This observation proves the existence, at least locally, of regressive dynamics/succession. Low vegetation types are part of the forest ecosystem and do not reflect particular soil conditions which would definitively preclude local forest development.*

*The strong coincidence of dynamic patterns with biophysical factors stable at the time frame of the forest cycle (aspect, topography, soil type, geology) does not imply that turnover rates are constant over longer period of time and cannot slowly change over decades.*

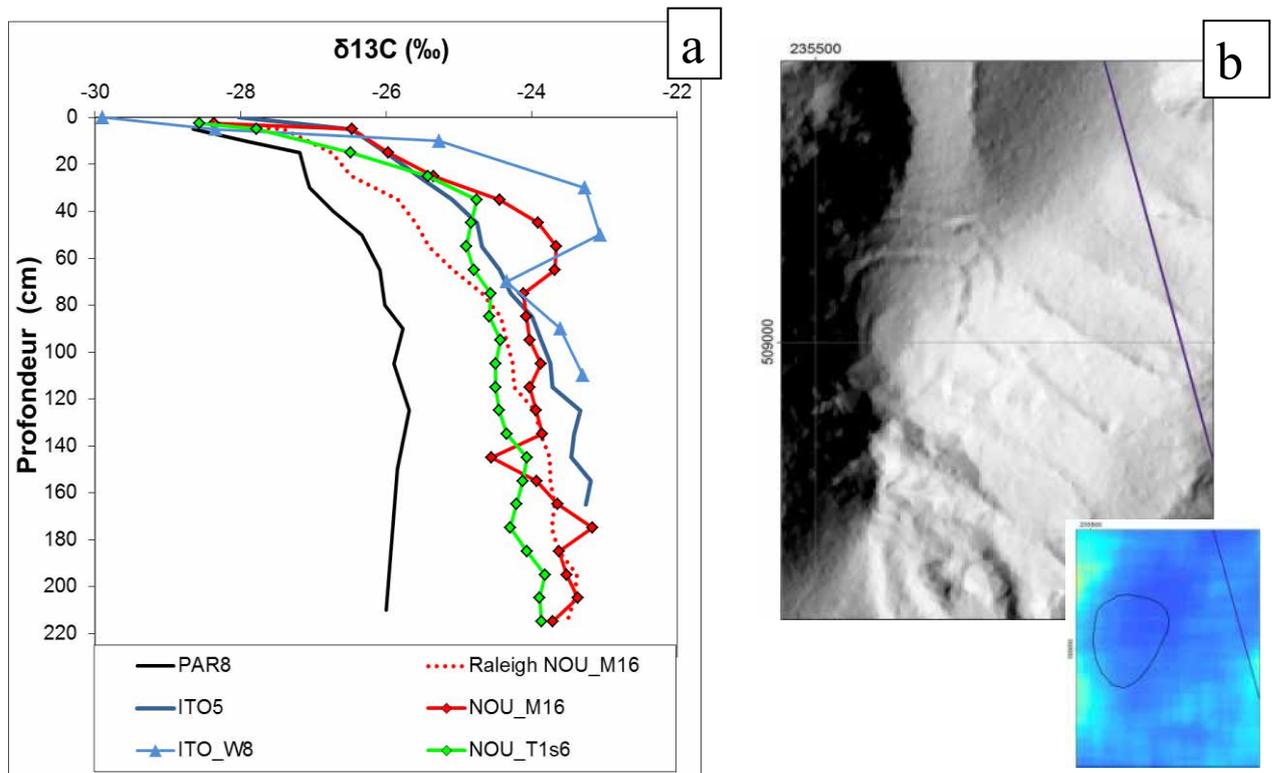
#### **I.2.10 Long term forest changes : an isotopic approach**

*The isotopic ratio  $^{13}\text{C} - ^{12}\text{C}$  of soil organic matter (SOM) ou  $\delta^{13}\text{C}$  measures the depletion of the  $\text{C}_{13}$  pool (Boutton 1996).  $\delta^{13}\text{C}$  profiles have been used to detect past change in vegetation types from forest to savannah for instance (Pessenda et al. 2010). In northern French Guiana, such profiles did not reveal any major changes during the Holocene (Freycon et al. 2010).*

*Conversely non typical profiles with less negative peaks at low depth (Fig. 11a) are common in the DynForDiv sites. Forest seems to have gone through profound changes in at least two study sites during the last 4000 years (in ITO, 7 out of 8 profiles show a peak and in NOU, 5 out of 7).*

*Radiocarbon dating from samples taken above and below the peaks in ITO\_W invalidates the possible role of a climatic change (such as a drier period affecting the whole site). Possible explanations include enrichment in  $^{13}\text{C}$  by maize cultivation as Amerindians are known to have cultivated maize in French Guiana. (McKey et al. 2010). Nonetheless maize cultivation seems to have been restricted to very fertile sites (Arroyo-Kalin 2012).*

*Traces of pre-Columbian civilisations are plentiful and scattered over the territory indicating that past populations must have been important in French Guiana (Migeon 2012). Digital terrain models produced from ALS surveys allowed us to detect and characterize four geoglyphs in NOU\_V, ITO\_W et TRI\_W (Fig. 11b). A fifth one was discovered in ALA Tumuc-Humac by prospecting on foot.*



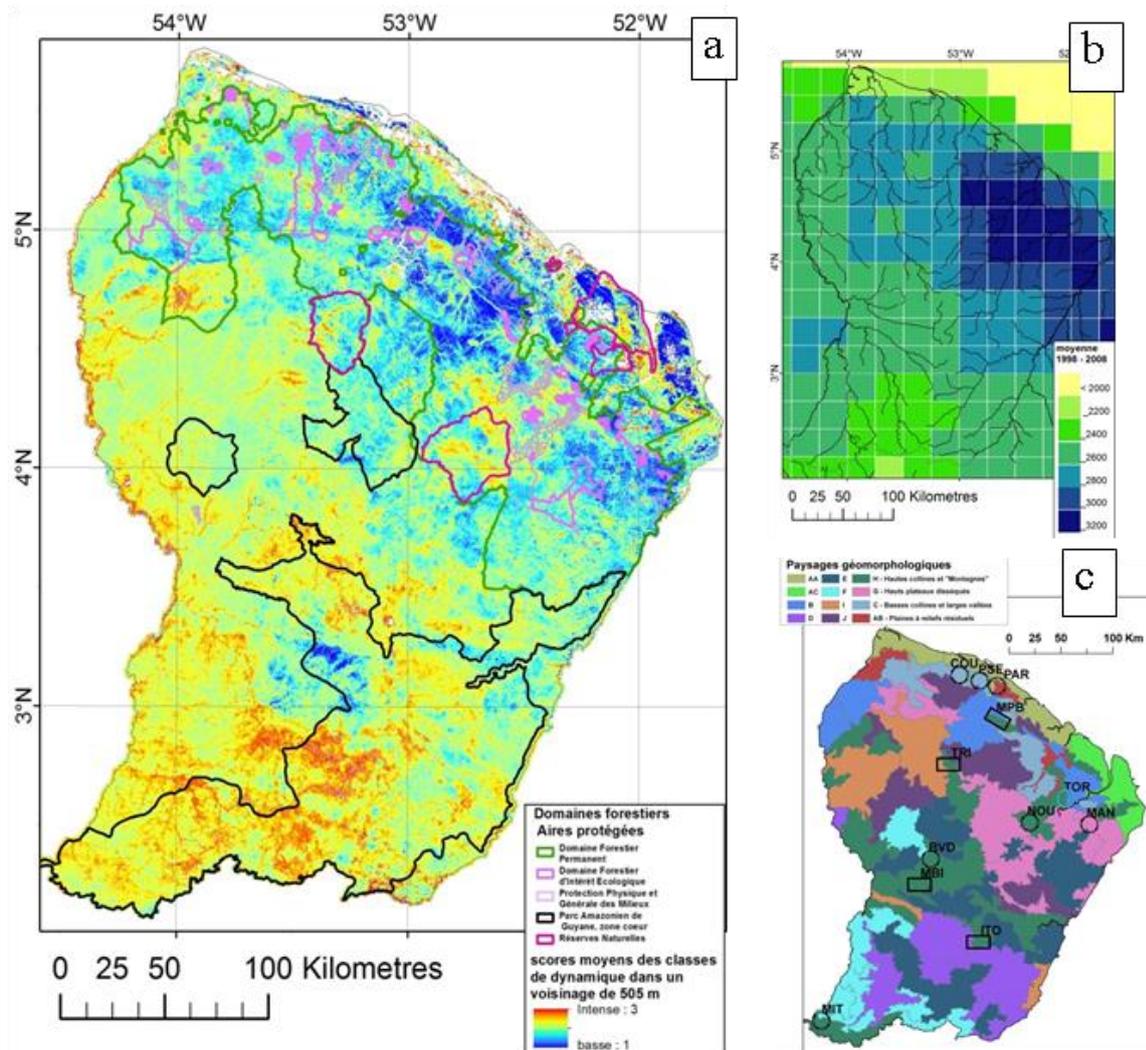
**Fig. S11. a)** Sample  $\delta^{13}\text{C}$  profiles of soil organic matter; PAR8 and ITO5 show extreme variations covering the range of variation attributable to soil characteristics alone; ITO\_W8, NOU\_M16 and \_T1s6 conversely show a more or less pronounced deviation from the theoretical model (Raleigh), represented by NOU\_M16; **b)** Geoglyphe with double ditch and flat top in Mt de la Trinité, TRI\_W, dynamics 2014-16.

### 1.3. Discussion and conclusions

*French Guiana forests had previously been described from different perspectives, either in terms of their physiognomy (Gond et al. 2011) or by way of their relations with geomorphological landscapes and associated environmental factors (Guitet et al. 2016). DynForDiv takes yet a different stance and brings in a new insight into forest ecological functioning via the forest dynamics perspective. Major contrasts in dynamics are shown to exist at different scales, from landscape to region. Those regimes are stable over decades and probably much longer time frames. They are tightly linked to floristic composition and functional traits of tree communities.*

*Schematically one can distinguish three cases I) Homogeneous forests both in terms of canopy height and dynamics (which is slow or intermediate); IIa) Heterogeneous forests where low canopy patches of high dynamics are interspersed within a high canopy matrix; IIb) Heterogeneous forests where canopies are often invaded by lianas and include large bamboo patches (“cambrouses”). Their spatial distributions differ globally in relation to the rainfall pattern and locally in relation to geological substrate and soil type.*

Types IIa and IIb, both highly dynamic, seem to constitute a continuum which at least locally, exhibits a regressive evolution from high canopy forest to low vegetation. In the southern peneplaine the predominance of type IIb might reflect just that.



**Fig. S12.** a) Forest dynamics and managed areas; b) rainfall, TRMM 1998-2008; d) Geomorphological landscapes and sites (Guitet *et al.* 2013).

*Spatial patterns of forest dynamics show obvious correlation with environmental factors such as soils, climate, and drainage regime. Type IIb are preferably located on less constraining soils and in relatively drier climate in the South. Ancient human occupation may have partly determined the observed spatial patterns and may even be at the origin of the type II forests. Past dense occupation may have been followed by massive abandonment following the population collapse after 1492.*

*Type I forests (slow dynamics) are mostly located in the northern part of French Guiana and in a large patch in the southern peneplaine. Those forests are often associated to constraining soils. They tend to be lower than type II forests and harbour denser wood species. It may be surmised that those forests have been less affected by past human occupation because of those very same characteristics.*

*The spatial organisation of managed forest areas, dedicated either to logging or conservation (PAG, Natural reserves, ecologically important series of the Permanent Forestry Domain), is not balanced across forest types (Fig. 12a). Type I forests (slow dynamics, dense*

wood) is poorly represented in conservation areas and is mostly located in the Permanent Forestry Domain.

The new insights provided by the DynForDiv project on French Guianian forests ecology and spatial organisation will hopefully contribute to foster further reflexion and help the decision makers in managing and preserving the forest (see II.3.2. e & f).

#### I.4. Publications, thesis and talks

##### Scientific papers

- Cherrington, E.A., Barbier, N., Ploton, P., Vincent, G., Sabatier, D., Berger, U., Pelissier, R., 2016. Equatorial Forests Display Distinct Trends in Phenological Variation: A Time-Series Analysis of Vegetation Index Data from Three Continents. *IEEE J. Sel. Top. Appl. Earth Obs. Remote Sens. PP*, 1–7. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2016.2566670>
- Cherrington, E.A., Vincent, G., Sabatier, D., Barbier, N., Berger, U., Pélissier, R., 2016. BRDF-corrected vegetation indices confirm seasonal pattern in greening of French Guiana's forest. *Rev. Fr. Photogrammétrie Télédétection*.
- Engel, J., Sabatier, D., 2018. *Vantanea maculicarpa* (Humiriaceae): a new tree species from French Guiana. *Phytotaxa* 338, 130–134. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.338.1.12>
- Guitet, S., Sabatier, D., Brunaux, O., Couteron, P., Denis, T., Freycon, V., Gonzalez, S., Hérault, B., Jaouen, G., Molino, J.-F., Pélissier, R., Richard-Hansen, C., Vincent, G., 2018. Disturbance Regimes Drive The Diversity of Regional Floristic Pools Across Guianan Rainforest Landscapes. *Sci. Rep.* 8, 3872. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22209-9>
- Steege, H. ter, Sabatier, D., Oliveira, S.M. de, Magnusson, W.E., Molino, J.-F., Gomes, V.F., Pos, E.T., Salomão, R.P., 2017. Estimating species richness in hyper-diverse large tree communities. *Ecology* 98, 1444–1454. <https://doi.org/10.1002/ecy.1813>
- Sabatier, D., Vincent, G., et al. **in prep.** New indicators for evaluating tropical forest dynamics and turnover regimes from LiDAR data.
- Sabatier, D., Vincent, G., et al. **in prep.** Spatial-temporal consistency between forest turnover regimes and tree communities' variations in an Amazonian forest.
- Sabatier, D., Cherrington, E.A., Perbet, P., Vincent, G., et al. **in prep.** A new perspective to map a tropical forest: remote-sensing of dynamics and turnover regimes trained from LiDAR data.
- Viennois, G., Sabatier, D., Vincent, G., et al. **in prep.** Reconstructing the historical dynamics of a tropical forest canopy from a photogrammetric analysis of ancient airborne imagery and recent LiDAR data.

##### Thesis:

- Cherrington, E.A., 2016. Towards ecologically consistent remote sensing mapping of tree communities in French Guiana: Are forest types identifiable from spatio-temporal canopy reflectance patterns? (PhD thesis). AgroParisTech - Dresden University.
- Laby, P., 2015. Analyse diachronique de données Lidar pour l'étude des relations structure dynamique en forêt tropicale, sur deux sites permanents de Guyane française (Mémoire de master M1). Université de la Réunion, Montpellier.
- Martin, C., 2017. Représentativité des échantillonnages légers de communautés hyper-diversifiées. Cas des communautés d'arbres de Guyane. (Mémoire de master M1-BioGet). AgroParisTech - Université de Montpellier.
- Ruggieri, F., 2018. Estimation bayésienne de la biodiversité en forêt tropicale. Analyse de l'adaptabilité d'un modèle bayésien hiérarchique aux données végétales de Paracou. (Mémoire de master M2 - Ingénieur Forestier). AgroParis Tech, Montpellier.

### Talks :

- Sabatier, D. & Molino, J.-F. 2015. *Mutualisme entre Ecologie tropicale, Herbiers et Systématique : l'exemple de 30 ans de recherche sur les communautés d'arbres forestiers en Guyane*. Colloque «Flora of the Guianas» Cayenne Oct. 2015. Résumé dans FOG Newsletter 19, 2017.
- Sabatier, D., 2016. *Forçages environnementaux et anthropiques du turnover forestier, conséquences sur la diversité des communautés d'arbres en forêt tropicale*. Séminaire conjoint REACCTIF et BGF – Espaces ruraux et changement climatique, Paris, mars 2016.
- Sabatier, D., 2017. *Le projet DynForDiv Forçages environnementaux et anthropiques du turnover forestier, conséquences sur la diversité des communautés d'arbres en forêt de Guyane*. Conférence, séance plénière du Conseil Scientifique du Parc Amazonien de Guyane, Rémire-Montjoly, Guyane, Nov. 2017.
- Sabatier, D., 2017. *Forçages environnementaux et anthropiques du turnover forestier, conséquences sur la diversité des communautés d'arbres en forêt de Guyane (DynForDiv)*. Conférence, Tables rondes «Biodiversité ultramarine et changement climatique». Sénat, Paris Décembre 2017.

## 1.5. References

- Abernot J. 2014.** Caractériser le toit de la canopée, une approche inspirée de la géométrie fractale.
- Allen BP, Sharitz RR, Goebel PC. 2005.** Twelve years post-hurricane liana dynamics in an old-growth southeastern floodplain forest. *Forest Ecology and Management* **218**: 259–269.
- Arroyo-Kalin M. 2012.** Slash-burn-and-churn: Landscape history and crop cultivation in pre-Columbian Amazonia. *Quaternary International* **249**: 4–18.
- Asner GP, Palace M, Keller M, Pereira JR, Silva JNM, Zweede JC. 2002.** Estimating canopy structure in an Amazon forest from laser range finder and IKONOS satellite observations. *Biotropica* **34**: 483–492.
- Aubry-Kientz M, Héroult B, Ayotte-Trépanier C, Baraloto C, Rossi V. 2013.** Toward Trait-Based Mortality Models for Tropical Forests. *PLoS ONE* **8**.
- Baker TR, Pennington RT, Magallon S, et al. 2014.** Fast demographic traits promote high diversification rates of Amazonian trees. *Ecology Letters* **17**: 527–536.
- Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, et al. 2004.** Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* **10**: 545–562.
- Baker TR, Vela Díaz DM, Chama Moscoso V, et al. 2016.** Consistent, small effects of treefall disturbances on the composition and diversity of four Amazonian forests. *Journal of Ecology* **104**: 497–506.
- Barret J, Blancaneaux P, Caillé O, et al. 2001.** Atlas illustré de la Guyane. Paris: IRD.
- Bonal D, Sabatier D, Montpied P, Tremeaux D, Guehl JM. 2000.** Interspecific variability of delta C-13 among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* **124**: 454–468.
- Boulet R, Pessenda LCR, Telles ECC, Melfi AJ. 1995.** Une évaluation de la vitesse de l'accumulation superficielle de matière par la faune du sol à partir de la datation des charbons et de l'humine du sol : exemple des latosols des versants du lac Campestre, Salitre, Minas Gerais, Brésil. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série 2a : Mécanique...* **320**: 287–294.
- Boutton RW. 1996.** Stable carbon isotope ratios of soil organic matter and their use as indicators of vegetation and climate change. In: *The Nature and Properties of Soils. Mass Spectrometry of Soils*. New York: T.W. Boutton & S. Yamasaki, 47–62.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, et al. 2015.** Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344–348.
- Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, et al. 2017.** Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**: 10695–10700.
- Chambers JQ, Negron-Juarez RI, Marra DM, et al. 2013.** The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**: 3949–3954.

- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009.** Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**: 351–366.
- Cherrington EA. 2016.** Towards ecologically consistent remote sensing mapping of tree communities in French Guiana: Are forest types identifiable from spatio-temporal canopy reflectance patterns?
- Engel J, Sabatier D. 2018.** *Vantanea maculicarpa* (Humiriaceae): a new tree species from French Guiana. *Phytotaxa* **338**: 130–134.
- Fauvel M, Dechesne C, Zullo A, Ferraty F. 2015.** Fast Forward Feature Selection of Hyperspectral Images for Classification With Gaussian Mixture Models. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing* **8**: 2824–2831.
- Feldpausch TR, Phillips OL, Brienen RJW, et al. 2016.** Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles* **30**: 2015GB005133.
- Ferry B, Morneau F, Bontemps J-D, Blanc L, Freycon V. 2010.** Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* **98**: 106–116.
- Freycon V, Krencker M, Schwartz D, Nasi R, Bonal D. 2010.** The impact of climate changes during the Holocene on vegetation in northern French Guiana. *Quaternary Research* **73**: 220–225.
- Frolking S, Palace MW, Clark DB, Chambers JQ, Shugart HH, Hurtt GC. 2009.** Forest disturbance and recovery: A general review in the context of spaceborne remote sensing of impacts on aboveground biomass and canopy structure. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **114**: G00E02.
- Galbraith D, Malhi Y, Affum-Baffoe K, et al. 2013.** Residence times of woody biomass in tropical forests. *Plant Ecology & Diversity* **6**: 139–157.
- Goldberg A, Mychajliw AM, Hadly EA. 2016.** Post-invasion demography of prehistoric humans in South America. *Nature* **532**: 232.
- Gond V, Freycon V, Molino J-F, et al. 2011.** Broad-scale spatial pattern of forest landscape types in the Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* **13**: 357–367.
- Goulamoussène Y, Bedeau C, Descroix L, Linguet L, Hérault B. 2016.** Environmental control of natural gap size distribution in tropical forests. *Biogeosciences Discussions*: 1–18.
- Gourlet-Fleury S, Favrichon V, Schmitt L, Petronelli P. 2004.** Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. In: *Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. - Paris : Elsevier: 254–280.
- Grau O, Peñuelas J, Ferry B, et al. 2017.** Nutrient-cycling mechanisms other than the direct absorption from soil may control forest structure and dynamics in poor Amazonian soils. *Scientific Reports* **7**: srep45017.
- Guitet S, Brunaux O, de Granville JJ, Gonzalez S, Richard-Hansen C, Sabatier D. 2015.** *Catalogue des habitats forestiers de Guyane*.
- Guitet S, Brunaux O, Granville J-J de, Gonzalez S, Richard-Hansen C. 2015.** *Catalogue des habitats forestiers de Guyane*.
- Guitet S, Brunaux O, Jaouen G, et al. 2014.** *Habitats : décrire et cartographier la diversité des forêts de Guyane*. *Rendez-vous Technique* n°43.
- Guitet S, Cornu J-F, Brunaux O, Betbeder J, Carozza J-M, Richard-Hansen C. 2013.** Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* **9**: 325–335.
- Guitet S, Freycon V, Brunaux O, Pélissier R, Sabatier D, Coutron P. 2016.** Geomorphic control of rain-forest floristic composition in French Guiana: more than a soil filtering effect? *Journal of Tropical Ecology* **32**: 22–40.
- Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, et al. 2018.** Disturbance Regimes Drive The Diversity of Regional Floristic Pools Across Guianan Rainforest Landscapes. *Scientific Reports* **8**: 3872.
- Haffer J. 1982.** General Aspects of the Refuge Theory In: *Biological Diversification in the Tropics*. 6–24.
- Haffer J, Prance GT. 2001.** Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana*: 607.
- Hansen MC, DeFries RS, Townshend JRG, Carroll M, Dimiceli C, Sohlberg RA. 2003.** Global Percent Tree Cover at a Spatial Resolution of 500 Meters: First Results of the MODIS Vegetation Continuous Fields Algorithm. *Earth Interactions* **7**: 1–15.
- Harding DJ, Lefsky MA, Parker GG, Blair JB. 2001.** Laser altimeter canopy height profiles: methods and validation for closed-canopy, broadleaf forests. *Remote Sensing of Environment* **76**: 283–297.

- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Huffman GJ, Bolvin DT, Nelkin EJ, et al. 2007.** The TRMM Multisatellite Precipitation Analysis (TMPA): Quasi-Global, Multiyear, Combined-Sensor Precipitation Estimates at Fine Scales. *Journal of Hydrometeorology* **8**: 38–55.
- Hunter MO, Keller M, Morton D, et al. 2015.** Structural Dynamics of Tropical Moist Forest Gaps. *PLoS ONE* **10**.
- Joetzjer E, Douville H, Delire C, Ciais P. 2013.** Present-day and future Amazonian precipitation in global climate models: CMIP5 versus CMIP3. *Climate Dynamics* **41**: 2921–2936.
- Kellner JR, Clark DB, Hubbell SP. 2009.** Pervasive canopy dynamics produce short-term stability in a tropical rain forest landscape. *Ecology Letters* **12**: 155–164.
- Khosravipour A, Skidmore A, Isenburt M, Wang T, Hussin Y. 2014.** Generating Pit-free Canopy Height Models from Airborne Lidar.
- Laby P. 2015.** Analyse diachronique de données Lidar pour l'étude des relations structure dynamique en forêt tropicale, sur deux sites permanents de Guyane française.
- Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Merona JMR, Gascon C, Lovejoy TE. 1997.** Biomass Collapse in Amazonian Forest Fragments. *Science* **278**: 1117–1118.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, et al. 2002.** Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology* **16**: 605–618.
- Ledru M-P. 2001.** Late Holocene rainforest disturbance in French Guiana. *Review of Palaeobotany and Palynology* **115**: 161–170.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, et al. 2017.** Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* **355**: 925–931.
- Lobo E. 2013.** Spatial distribution of canopy gaps in a tropical forest landscape and its influence on the tree community.
- Lozada JR, Hernández C, Soriano P, Costa M. 2016.** An assessment of the floristic composition, structure and possible origin of a liana forest in the Guayana Shield. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **150**: 1165–1174.
- Madelaine C, Pélissier R, Vincent G, et al. 2007.** Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 277–287.
- Marlon JR, Bartlein PJ, Daniu A-L, et al. 2013.** Global biomass burning: a synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Reviews* **65**: 5–25.
- McKey D, Rostain S, Iriarte J, et al. 2010.** Pre-Columbian agricultural landscapes, ecosystem engineers, and self-organized patchiness in Amazonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**: 7823–7828.
- Meyer V, Saatchi SS, Chave J, et al. 2013.** Detecting tropical forest biomass dynamics from repeated airborne Lidar measurements. *Biogeosciences Discuss.* **10**: 1957–1992.
- Migeon G. 2009.** L'OCCUPATION DE L'INTÉRIEUR DE LA GUYANE | gerald migeon - Academia.edu. <https://www.academia.edu/2221808>.
- Migeon G. 2012.** Les civilisations guyano-amazoniennes précolombiennes du Plateau des Guyanes. *Karapa 1 Revue d'anthropologie des sociétés amérindiennes anciennes de l'Amazonie et du plateau des Guyanes*: 53–70.
- Molino JF, Sabatier D. 2001.** Tree diversity in tropical rain forests: A validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* **294**: 1702–1704.
- Mori SA, Cremers G, Gracie C, Granville J-J de, Hoff M, Mitchell JD. 1997.** Guide to the vascular plants of central French Guiana: Part 1. Pteridophytes, gymnosperms and monocotyledons.
- Muller-Landau HC. 2004.** Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *BIOTROPICA* **36**: 20–32.
- Oldeman RAA. 1989.** Dynamics in tropical rain forests In: Mielsen LBH, ed. *Tropical Forests, Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, 3–19.
- Oldeman RAA. 1990.** *Forests: Elements of Silvology*. Berlin: Springer-Verlag.
- Pessenda LCR, Gouveia SEM, Ribeiro A de S, De Oliveira PE, Aravena R. 2010.** Late Pleistocene and Holocene vegetation changes in northeastern Brazil determined from carbon isotopes and charcoal records in soils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **297**: 597–608.
- Phillips OL, Baker TR, Arroyo L, et al. 2004.** Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 381–407.
- Phillips OL, Gentry AH. 1994.** Increasing Turnover Through Time in Tropical Forests. *Science* **263**: 954–958.

- Phillips OL, Lewis SL, Higuchi N, Baker T. 2016.** Recent Changes in Amazon Forest Biomass and Dynamics In: *Ecological Studies. Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin*. Springer, Berlin, Heidelberg, 191–224.
- Picard N, Gourlet-Fleury S, Forni É. 2012.** Estimating damage from selective logging and implications for tropical forest management. *Canadian Journal of Forest Research* **42**: 605–613.
- Pijl L van der. 1982.** *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag.
- Prance GT. 1982.** A Review of the Phytogeographic Evidences for Pleistocene Climate Changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69**: 594–624.
- Putz FE. 1985.** WOODY VINES AND FOREST MANAGEMENT IN MALAYSIA. *The Commonwealth Forestry Review* **64**: 359–365.
- Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, et al. 2012.** Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**: 2203–2246.
- Réjou-Méchain M, Tymen B, Blanc L, et al. 2015.** Using repeated small-footprint LiDAR acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest. *Remote Sensing of Environment* **169**: 93–101.
- Riera B. 1995.** Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Revue d'Ecologie Terre et Vie* **50**: 209–222.
- Rollet B. 1969.** La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de la plaine de la Guyane vénézuélienne. *Bois et Forêts des Tropiques* **12**: 209–222.
- Sabatier D, Grimaldi M, Prévost M-F, et al. 1997.** The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* **131**: 81–108.
- Schnitzer SA, Bongers F. 2011.** Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* **14**: 397–406.
- Steege H ter, Sabatier D, Oliveira SM de, et al. 2017.** Estimating species richness in hyper-diverse large tree communities. *Ecology* **98**: 1444–1454.
- Tardy C. 1998.** Paléoincendies naturels, feux anthropiques et environnements forestiers de Guyane française du tardiglaciaire à l'Holocène récent: approches chronologique et anthracologique. Montpellier 2.
- Toby Pennington R, Prado DE, Pendry CA. 2000.** Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* **27**: 261–273.
- Tymen B, Réjou-Méchain M, Dalling JW, et al. 2015.** Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. *Journal of Ecology*: n/a-n/a.
- Véga C, St-Onge B. 2008.** Height growth reconstruction of a boreal forest canopy over a period of 58 years using a combination of photogrammetric and lidar models. *Remote Sensing of Environment* **112**: 1784–1794.
- Vincent G, Antin C, Laurans M, et al. 2017.** Mapping plant area index of tropical evergreen forest by airborne laser scanning. A cross-validation study using LAI2200 optical sensor. *Remote Sensing of Environment* **198**: 254–266.
- Vincent G, Sabatier D, Caron F, Véga C. 2011.** Multitemporal LiDAR applications to tropical forest dynamics studies
- Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, et al. 2009.** *Global wood density database*. (2009).

## II. Rapport scientifique détaillé

### II.1. La proposition de recherche DynForDiv

*Les forêts, et particulièrement les forêts tropicales en raison de leur imposante stature, sont des édifices végétaux instables. Les arbres, qui en constituent la charpente, y atteignent leur limites physiques, éco-physiologiques, biotiques, ou sont soumis à des contraintes physiques et/ou éco-physiologiques, régulières (aléas météorologiques saisonniers par ex.) ou exceptionnelles (événements météorologiques catastrophiques, défrichements, par ex.). En permanence et avec des variations saisonnières d'intensité (Riera 1995) la forêt se déstructure (arbres mort sur pied, chute d'arbres et de branches, affaissement de lianes etc.) c'est le processus de dégradation (Oldeman 1989), souvent assimilé à la perturbation qui l'engendre et qu'il engendre (Frolking et al. 2009). Parallèlement et suite à cette dégradation, l'édifice forestier se reconstruit par le recrutement et la croissance en hauteur de jeunes arbres, la croissance latérale de plus anciens, c'est l'aggradation (Oldeman 1989). **L'ensemble de ces processus constitue la dynamique forestière. Le renouvellement dans l'espace et dans le temps qu'implique cette dynamique définit le turnover forestier.** Ce dernier est le plus souvent mesuré par la mortalité, le recrutement et l'accroissement des arbres dans des parcelles permanentes d'observation (Galbraith et al. 2013; Grau et al. 2017). Pour capter la dynamique forestière et le turnover associé, DynForDiv met en œuvre une télédétection multi-dates par scanner laser aéroporté (LiDAR ALS) qui mesure la topographie des canopées et ses changements au cours du temps (Madelaine et al. 2007; Kellner et al. 2009; Vincent et al. 2011; Meyer et al. 2013; Réjou-Méchain et al. 2015).*

*Le paradigme le plus communément admis (Oldeman 1989, 1990; Frolking et al. 2009; Chambers et al. 2013) est que la forêt mature (old growth forest, anciennement nommée forêt primaire)<sup>1</sup> est organisée en une mosaïque de patchs à différents stades de succession, consécutifs aux événements de dégradation et aggradation, et de patchs stables (steady state). La proportion des aires affectées par la succession, de même que les taux de mortalité et recrutement des arbres enregistrés au cours de longues périodes dans les parcelles de suivi, reflètent l'intensité du turnover forestier et sa constance au cours du temps, que nous appellerons ci-après **régime du turnover forestier**. D'après (Quesada et al. 2012) le régime du turnover et la stature forestière, qui déterminent l'accumulation de biomasse, seraient en Amazonie fortement déterminés par les conditions environnementales (particulièrement le climat et la fertilité chimique des sols). Cependant, ce déterminisme n'a pu être validé par l'étude de parcelles permanentes en Guyane (Grau et al. 2017).*

*En Guyane, nos travaux antérieurs (Gond et al. 2011) par télédétection, caractérisation des canopées et relevés de terrain, ont mis en évidence de forts contrastes de paysages forestiers : forêts à canopée très haute préférentiellement sous le vent des reliefs, mosaïque de forêts hautes et de forêts à lianes (déstructurées) sur les versants au vent. Cette opposition entre types forestiers de structures très contrastées s'étend bien au-delà des seuls versants. Les forêts à canopée ouverte ou même discontinue (déstructurées) sont particulièrement fréquentes dans le sud de la Guyane (Fig. 1d).*

***DynForDiv cherche à établir le lien entre cette organisation spatiale (géographique) des types forestiers et les régimes du turnover forestier, ainsi que le lien entre ces régimes et les variations géographiques de la composition / diversité / traits des communautés d'arbres.** Suite à la proposition par (Phillips and Gentry 1994) d'une accélération de la dynamique des forêts tropicales, un nombre croissant d'études a confirmé ce phénomène*

---

<sup>1</sup> Ce concept demeure malgré tout très flou en l'absence de chronique.

(Phillips *et al.* 2004; Brienen *et al.* 2015; Phillips *et al.* 2016). Le projet **DynForDiv explore le forçage environnemental et/ou anthropique du turnover forestier et de son régime à long terme** mais n'aborde pas directement la question de l'impact des changements globaux en cours (climat, fertilisation, perturbations anthropiques actuelles etc.).

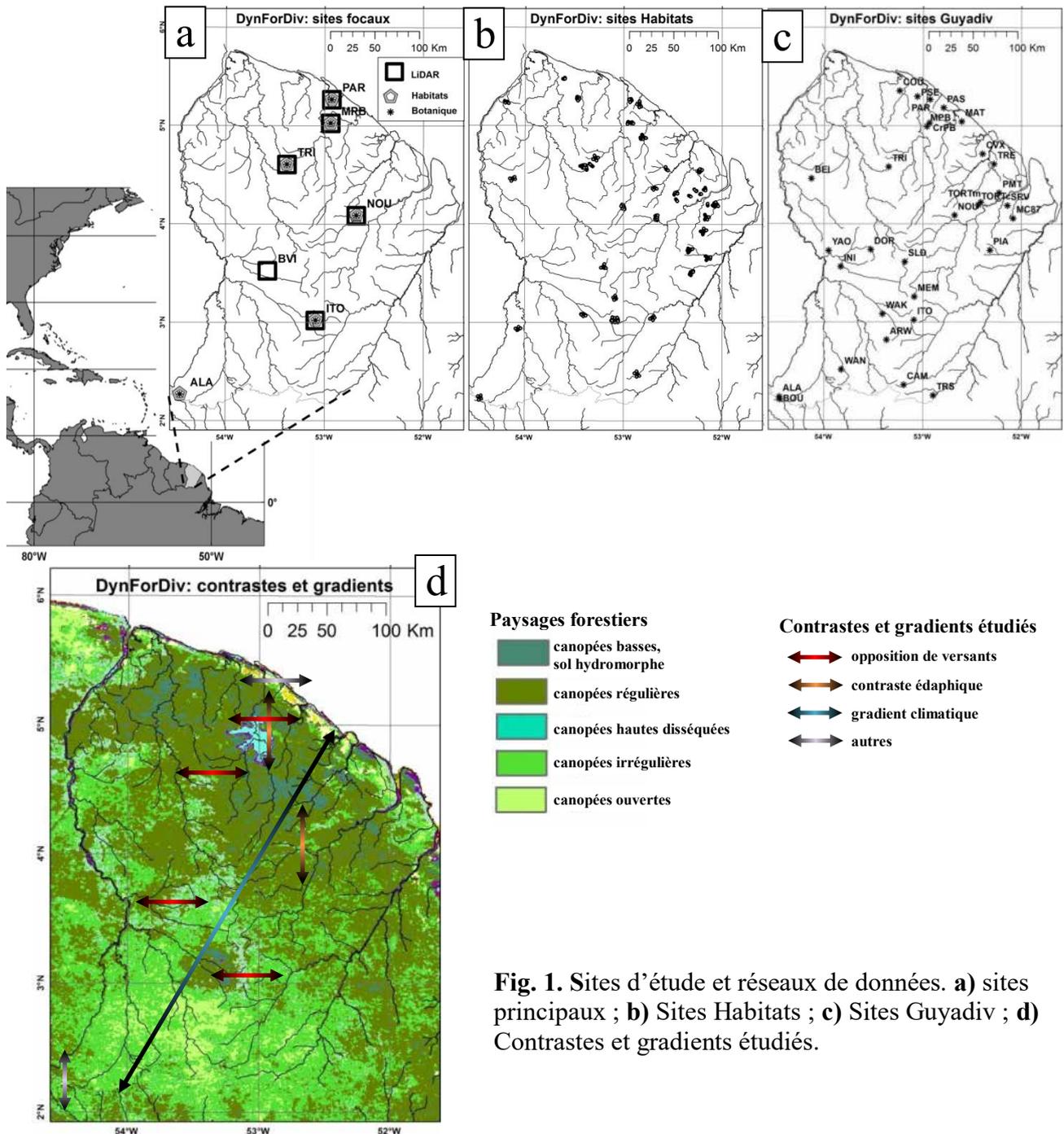
*DynForDiv s'est appuyé sur l'étude de sept sites focaux (ALA, BVI, ITO, MPB, NOU, PAR, TRI ; Table 2) répartis sur un ensemble de contrastes et gradients environnementaux (Fig. 1a & d) et sur deux ensembles de données collectés au cours de précédents projets (Fig. 1b & 1c) : les relevés forestiers et pédologiques du projet Habitats (Guitet, Brunaux, de Granville, et al. 2015) et les relevés botaniques et pédologiques du réseau Guyadiv (Sabatier et al. 1997; Molino and Sabatier 2001; Madelaine et al. 2007). Les sites focaux sont répartis dans le gradient climatique nord-est – sud-ouest et chaque site a été partitionné en fonction du principal contraste environnemental local : orientation dominante des versants Est vs Ouest à BVI, ITO, MPB, TRI (notations : *\_E, \_W*) ; compartiments géologiques, NOU\_G (granites) vs NOU\_V (volcano-sédimentaire), MPB\_N (schistes pellitiques) vs MPB\_E & \_W (volcano-sédimentaire et gabbros) ; exploitation (expérimentale) de certaines zones à PAR\_E vs zones témoin à PAR\_T. Au site ALA, la partition a porté sur des contrastes de végétation qui ne semblent pas liés à des contrastes environnementaux patents.*

*Les statures, structures et dynamiques forestières ont été mesurées sur de vastes superficies (1 500 à 6 400 ha) à l'aide de levés LiDAR ALS successifs avec une période de 2 ans (BVI, ITO, MPB, TRI) ou 3 – 4 ans (NOU, PAR). La dynamique a également été déduite de la fréquence d'espèces indicatrices de perturbations (Molino and Sabatier 2001) notamment des genres *Cecropia* et *Pourouma*. En complément des levés LiDAR, trois sites ont pu être documentés par des données satellitaires à haute résolution (spot6-7 à ALA et ITO ; Pleiades à NOU. De plus une approche photogrammétrique à partir de photos aériennes des campagnes anciennes de l'Institut Géographique National (IGN) a permis d'aborder la dynamique forestière et les changements de végétation sur une période de 65 ans au site NOU.*

*L'évaluation du régime de turnover implique une répétition des mesures sur des temps longs d'observation. Les données LiDAR acquises depuis 2004 - 2007 dans trois sites de Guyane (MPB, PAR, NOU), pour des périodes successives de 2 à 4 ans sur 10 à 12 années d'observation, permettent une évaluation de la constance des régimes de turnover.*

*La composition floristique des communautés d'arbres a été documentée par des relevés de terrain effectués dans les sites focaux ou enregistrés dans les données Habitats et Guyadiv. Elle est abordée par deux méthodes : Le «**protocole botanique**» s'appuyant sur la connaissance taxonomique des espèces, est constitué de relevés quantitatifs de faible superficie (fixés ou ramenés à 0,2 ha ou l'équivalent en nombre d'individus, c.-à-d. 112 arbres compte tenu de la densité moyenne des tiges observée en Guyane). Le «**protocole Habitats**» s'appuyant sur la connaissance vernaculaire des essences forestières par les prospecteurs, est un inventaire rapide (rapid assesment) avec caractérisation environnementale topographique et pédologique (Guitet, Brunaux, de Granville, et al. 2015) qui s'étend sur de longs transects (typiquement 20m x 3 km). Deux traits fonctionnels ont été analysés à l'échelle des communautés : la densité des bois et la masse fraîche des diaspores.*

*Le changement d'échelle a été réalisé par télédétection (données Landsat et MODIS) par classification supervisée en utilisant comme données d'entraînement soit la cartographie des types de végétation (notamment lianes et bambous), soit la segmentation par niveaux d'intensité du régime de turnover mesuré par LiDAR dans six des sites focaux. D'autre part les données de communauté des réseaux botaniques (Guyadiv) et forestiers (Habitats) permettent de généraliser les relations traits-dynamique observées localement.*



**Fig. 1.** Sites d'étude et réseaux de données. **a)** sites principaux ; **b)** Sites Habitats ; **c)** Sites Guyadiv ; **d)** Contrastes et gradients étudiés.

*La causalité des patrons de dynamique est recherchée dans les variables environnementales, topographie, sols, climat mais également dans l'histoire ancienne des forêts. Ce dernier aspect est abordé par le biais des profils isotopiques de la matière organique du sol susceptibles d'enregistrer certains des changements passés de végétation. Les données LiDAR ont également permis de détecter des structures topographiques remarquables (géoglyphes), témoins d'occupations humaines anciennes.*

*Les résultats obtenus sont discutés dans la perspective des objectifs que se fixent les gestionnaires en matière de ressource forestière et de conservation de la biodiversité et les scientifiques en matière de connaissance et suivi de cet écosystème.*

**Evolution du projet.** *Le projet original mettait l'accent sur les forts contrastes de versants perçus par télédétection (Fig. 1a) avec pour hypothèse un effet environnemental lié au relief. Nos investigations ont confirmé l'existence de ces contrastes de végétation ainsi que des contrastes environnementaux liés au relief (Fig. 14, effet de foehn), mais ont également montré des causalités multiples de ces contrastes de végétation, ne permettant pas de définir un modèle simple de relation perturbation-diversité associé au relief.*

*De plus, le site BVI, où le contraste de versant est marqué, n'a pu être documenté par des relevés de terrain. Malgré trois tentatives d'organisation de la campagne de terrain, celle-ci n'a pu être réalisée en raison de la présence de nombreux campements d'orpailleurs illégaux dans le voisinage immédiat du site.*

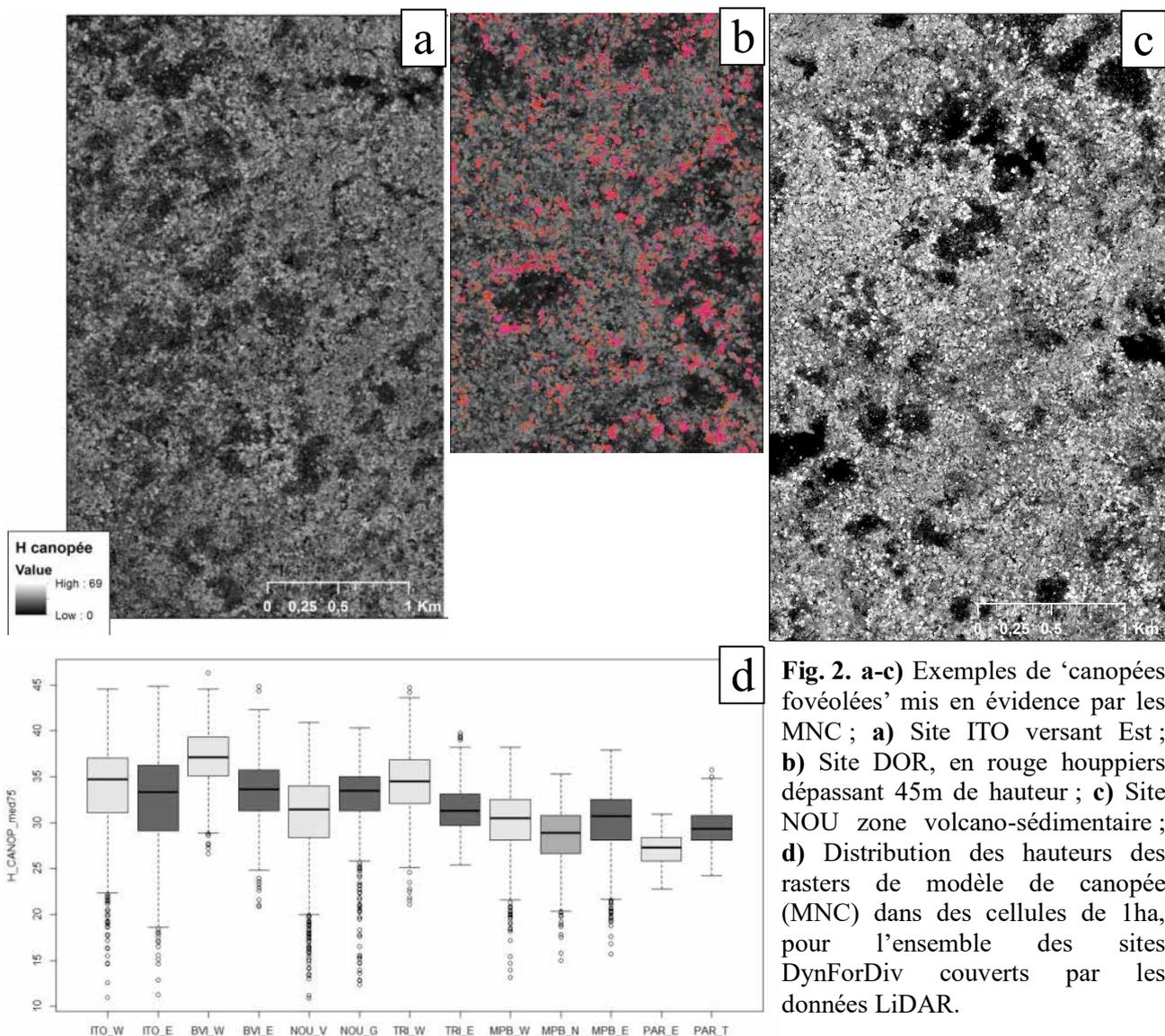
Une seconde évolution importante résulte de la mise en évidence, par nos travaux (Steege et al. 2017), de l'inefficacité des méthodes actuellement disponibles pour réaliser un changement d'échelle dans l'étude de la diversité des communautés, nous conduisant à préférer, pour l'étude des diversités régionale et bêta, les estimations basées sur les inventaires forestiers à large couverture spatiale aux relevés botaniques de faible emprise spatiale.

*Par ailleurs, l'évolution des canopées sur des temps relativement longs (65 ans), non envisagée dans le projet, a pu être abordée par le développement d'une approche photogrammétrique non programmée.*

## II.2. Résultats

### II.2.1 Mesure des structures et dynamiques forestière par LiDAR ALS

La canopée forestière n'a pas de véritable surface puisqu'elle est constituée d'éléments dissociés, de plus, par la répétition approximative de certains motifs à des échelles variables, elle a quelques propriétés fractales. La caractérisation de cette pseudo-surface est obtenue par le calcul d'un modèle numérique de Canopée (MNC). Les topographies de canopées, vues par LiDAR, sont en concordance avec la classification proposée par (Gond et al. 2011) : canopées basses, régulières, disséquées, irrégulières, ouvertes. Toutefois, un patron jusqu'ici non décrit apparaît de manière évidente dans certains sites (ITO, NOU, ainsi qu'à DOR) : des poches de canopée de plus en plus basse en leur centres sont disséminées dans une matrice de canopée haute à très haute, formant un paysage hétérogène (Fig. 2a-c). Nous nommons ce type « canopée fovéolée » par analogie avec le terme d'histoire naturelle



**Fig. 2. a-c)** Exemples de ‘canopées fovéolées’ mis en évidence par les MNC ; **a)** Site ITO versant Est ; **b)** Site DOR, en rouge houppiers dépassant 45m de hauteur ; **c)** Site NOU zone volcano-sédimentaire ; **d)** Distribution des hauteurs des rasters de modèle de canopée (MNC) dans des cellules de 1ha, pour l'ensemble des sites DynForDiv couverts par les données LiDAR.

décrivant les surfaces creusées de petites fosses inégales.

La distribution des hauteurs de canopées montre une tendance à l'augmentation de la hauteur moyenne, du nord (PAR) vers le sud (ITO) de la Guyane (Fig. 2d)

*A l'exception de BVI et TRI, la différence des hauteurs moyennes associée aux oppositions de versants n'est pas significative. A TRI celle-ci semble pouvoir être attribuée à un contraste de fertilité physique des sols : fréquence plus élevée des sols amincis (acrisol) à l'Est. Les plinthosol, acrisol et cambisol de MPB\_N portent également des forêts à canopée plus basse que les ferralsol de MPB\_E & \_W. L'exploitation forestière en 1986-1988 à PAR\_E se traduit par une canopée abaissée comparativement aux secteurs non exploités (PAR\_T).*

### **II.2.2 Mesure de la dynamique et du turnover forestier**

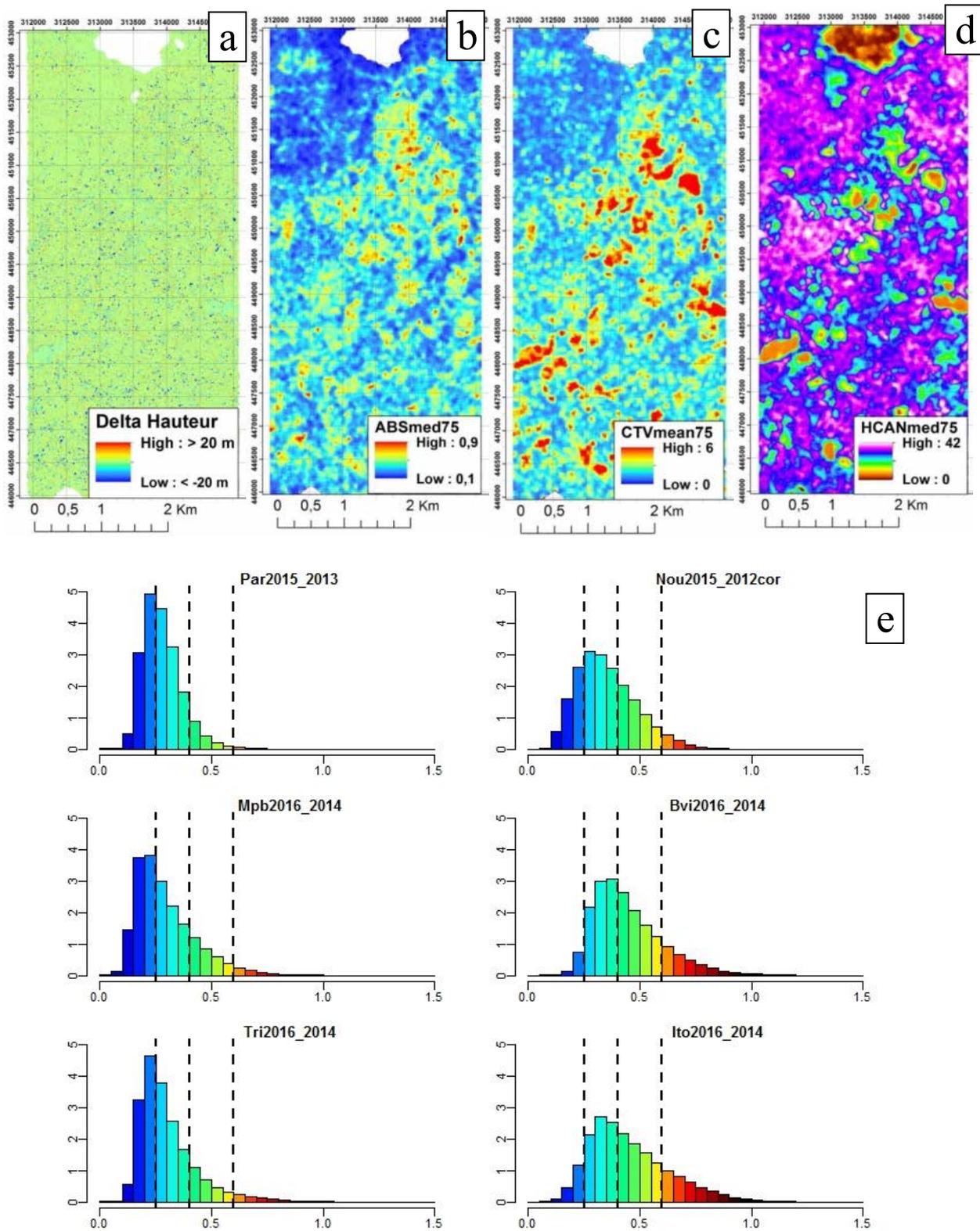
*Classiquement le turnover forestier est mesuré par inventaires successifs permettant de caractériser le recrutement et la mortalité (Madelaine et al. 2007). Le turnover étant alors compris comme la moyenne des taux de recrutement et de mortalité, égaux en situation d'équilibre dynamique. La conversion en équivalent biomasse de ces décomptes de tiges permet de mesurer un turnover de carbone et un temps moyen de résidence calculé comme le rapport du stock de C sur le flux annuel de C.*

*Dans la présente étude la dynamique forestière est mesurée par le volume de canopée affecté par des changements de type expansion ou contraction entre deux dates. Elle est donc exprimée de façon équivalente par les variations de volume ou de hauteur. Cette mesure est désignée ci-après par 'indicateur de dynamique'. Le 'turnover volumique' est calculé en relativisant ce changement de volume par rapport au volume initial de la végétation.*

*Des cartes de dynamique (Fig. 3a) sont ensuite produites pour visualiser les patrons spatiaux. Elles ne rendent compte des tendances spatiales (Fig. 3b & c) qu'après remplacement de la valeur locale par une statistique focale (e.g. la médiane des valeurs dans un voisinage de 75m de côté : indicateur ABSmed75). Celle-ci souligne l'autocorrélation spatiale des valeurs pour l'échelle choisie. La carte des statures forestières (hauteur dominante de la canopée) est obtenue de manière semblable à partir du MNC (Fig. 3d).*

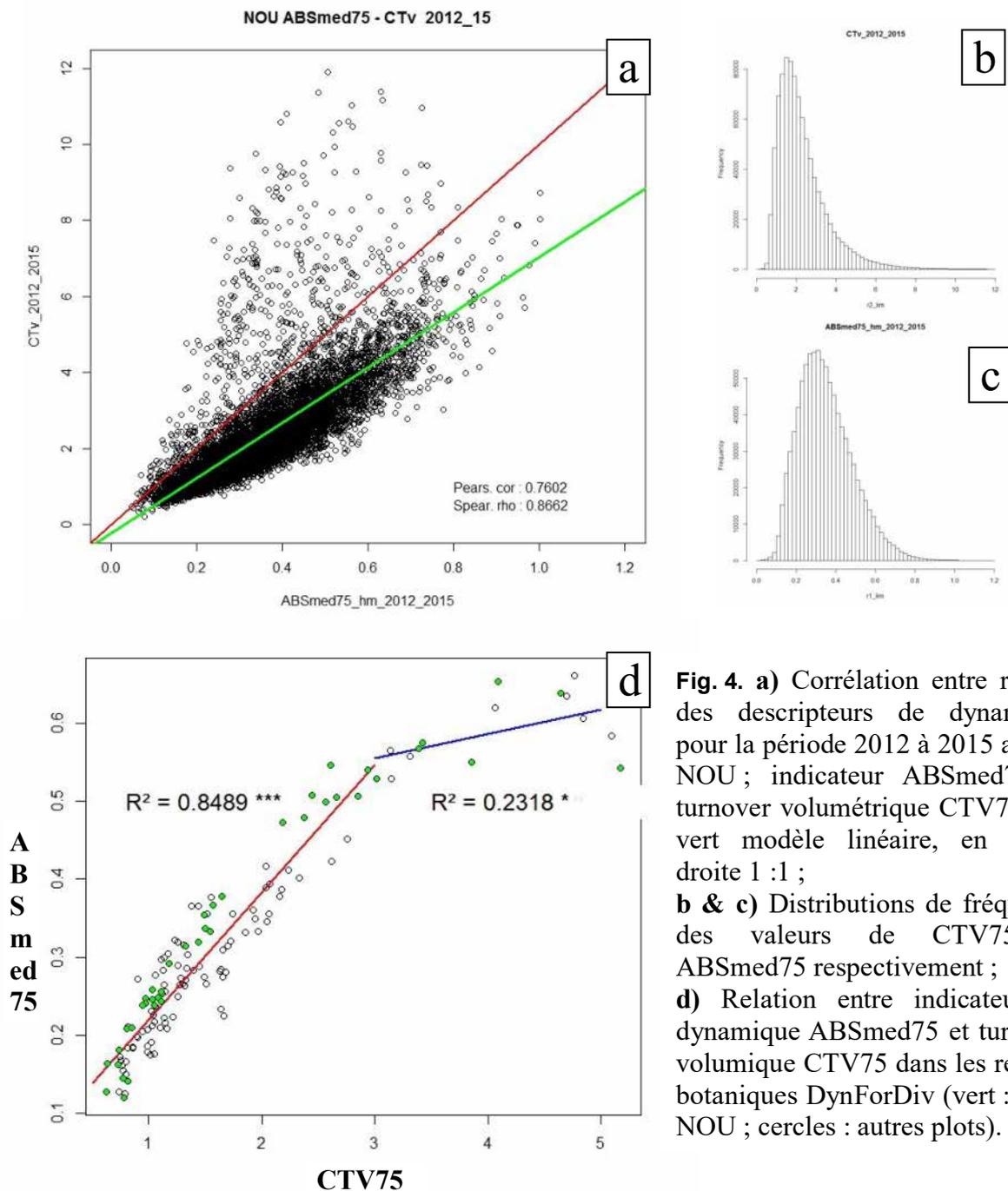
*Il est à noter que la procédure de normalisation temporelle n'est qu'approximative puisqu'à mesure que les dates d'observation s'éloignent, la probabilité que des variations successives de sens opposé aient affecté la hauteur de canopée, et ne soient pas prises en compte, augmente. On s'attend donc, toutes choses égales par ailleurs, à observer des dynamiques annualisées plus faibles pour des intervalles plus longs entre deux acquisitions. En raison de différences importantes entre systèmes et paramètres d'acquisition, les données dont nous disposons ne permettent pas de calculer cette dérive. C'est précisément pourquoi, pour les quatre sites acquis sur financement DynForDiv, nous avons strictement fixé la même durée et les mêmes paramètres et systèmes d'acquisition.*

*La gamme de variation des valeurs de l'indicateur de dynamique annualisé (ABSmed75) pour l'ensemble des sites s'étend de 0.1 à 1.25 m (médiane pour un demi ha ; Fig. 3e) soit un turnover en volume de ~0.3 - 4% si on considère une hauteur moyenne de canopée de 30m. Ces grandeurs sont du même ordre que celles obtenues pour le turnover calculé par mortalité/recrutement des tiges dans les parcelles permanentes. Par exemple, à PSE, suite au ré-inventaire après 15 ans des tiges de plus 10 cm de diamètre sur 12 ha on observe un turnover moyen de l'ordre de 1% avec des variations spatiales d'un facteur 2 à 3 (Madelaine et al. 2007). Au site PAR, la gamme de variation de l'indicateur ABSmed75 s'étend de 0.1 à 0.7 m (Fig. 3e). Pour la parcelle P15, sa valeur moyenne est de 0,2795m pour une hauteur médiane de canopée de 28,78m, soit un taux de variation de 0,97% ; une valeur remarquablement proche de celle donnée par (Grau et al. 2017) pour le taux de mortalité dans cette parcelle : 0,98%. Le croisement systématique des données de dynamique issues des parcelles permanentes et des acquisitions lidar multi-dates qui couvrent ces dispositifs expérimentaux permettra d'explorer la cohérence entre ces deux méthodes de caractérisation de la dynamique forestière.*



**Fig. 3. a - d)** Cartes de la dynamique forestière et des variations de stature au site NOU entre 2012 et 2015 ; **a)** Changements de hauteur de canopée Delta Hauteur (m) ; **b)** indicateur de dynamique ABSmed75 (m) ; **c)** Turnover volumique CTV75 (%) ; **d)** Hauteur dominante de la canopée en 2012 HCANmed75 (m) ; **e)** Distribution des valeurs de l'indicateur de dynamique (ABSmed75) pour l'ensemble des sites DynForDiv, délimitation de 4 classes.

**Turnover volumique :** Le turnover volumique de la canopée (CTV), calculé par la proportion du volume de végétation affecté par un changement entre dates dans un voisinage défini (e.g. 75x75 m), est une mesure approchée du turnover « réel ». Une mesure plus proche du flux de matière serait obtenue en intégrant les variations spatiales de densité surfacique de végétation ou Plant Area Density (PAD). Le calcul du PAD est maintenant disponible à partir des données LiDAR grâce à l'application AMAPvox (Vincent et al. 2017). Cette approche pourra être mise en œuvre pour évaluer sur les dispositifs permanents la cohérence des différentes mesures du turnover forestier.



**Fig. 4.** a) Corrélacion entre rasters des descripteurs de dynamique pour la période 2012 à 2015 au site NOU ; indicateur ABSmed75 et turnover volumétrique CTV75 ; en vert modèle linéaire, en rouge droite 1 :1 ; b & c) Distributions de fréquence des valeurs de CTV75 et ABSmed75 respectivement ; d) Relation entre indicateur de dynamique ABSmed75 et turnover volumétrique CTV75 dans les relevés botaniques DynForDiv (vert : plots NOU ; cercles : autres plots).

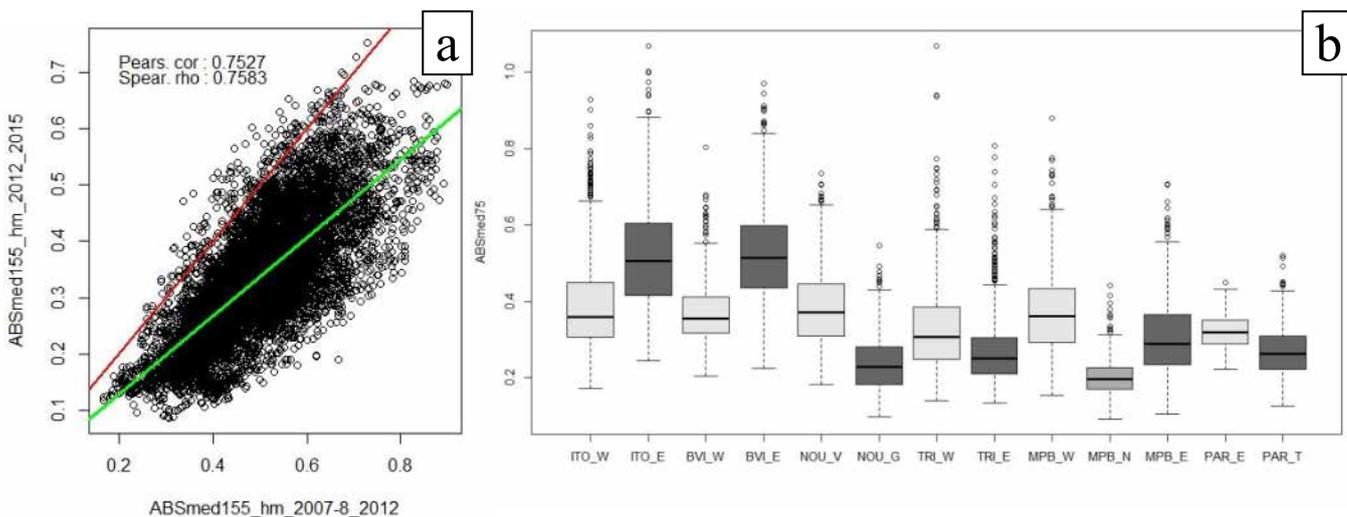
Nous montrons, en prenant l'exemple du site NOU (Fig. 3b-c), qui a la plus grande amplitude de variation du turnover volumétrique (elle est du même ordre que l'amplitude intersites), que CTV75 et ABSmed75 donnent des informations différentes. Alors que CTV75 souligne les forts turnovers dans les zones de canopée basse et très basse (Fig. 3c & d) et

minimise les contrastes entre forêts hautes, ABSmed75 montre un comportement inverse (Fig. 3b & d).

**Choix d'un descripteur de la dynamique forestière :** Indicateur de dynamique et turnover volumique sont fortement corrélés (Fig. 4a & d). Cependant, pour les valeurs élevées des deux descripteurs la dispersion est très forte et la corrélation faible. Ce résultat n'est pas surprenant si l'on considère la forte variabilité spatiale des hauteurs de canopée. En effet, l'indicateur de dynamique conserve une information quantitative du volume de végétation affecté par les changements. Celle-ci est très dépendante de la stature forestière (pour la dégradation, comme pour l'aggradation). Au contraire, en exprimant la dynamique de manière relative, le turnover volumique perd cette information sur la stature. L'indicateur de dynamique semble plus synthétique et permet une approche exploratoire uni-variée du phénomène. Nous avons exploré la relation entre indicateur de dynamique ou turnover volumique et caractéristiques fonctionnelles des communautés d'arbres (densité des bois) afin de consolider le choix du descripteur de dynamique qui semble être le plus informatif sur la végétation (voir II.2.4). Dans la suite des analyses que nous présentons, l'indicateur de dynamique est donc préférentiellement utilisé. L'étude des propriétés et informations apportées par le turnover volumique devra être approfondie.

### II.2.3 Variabilité spatiale et constance temporelle des régimes du turnover forestier

Sur l'ensemble des sites on observe une nette structuration spatiale nord-sud (de PAR à ITO) des régimes de dynamique avec cependant des disparités intra sites (Fig. 5B) ou très locales (Fig. 3b & c) avec contrastes de zones à dynamique intense ou basse. Ces patrons spatiaux de dynamique apparaissent partiellement associés, soit au régime de drainage soit



**Fig. 5. a)** Constance temporelle des dynamiques de canopée annualisées, mesurée entre deux périodes successives par la corrélation entre rasters (vert) ; en rouge droite 1 :1 ; ici, médiane dans un voisinage de 155m des changements absolus de hauteur pour 2007-8 à 2012 et 2012 à 2015 au site NOU ; **b)** Distribution de l'indicateur de dynamique (ABSmed75) dans des cellules de 1ha, pour l'ensemble des sites DynForDiv couverts par les données LiDAR.

au type de sol/sous-sol soit au versant (voir I.2.8).

D'autre part sur les sites pour lesquels plus de deux acquisitions LiDAR sont disponibles (MPB, NOU, PAR) on observe une forte corrélation temporelle des régimes locaux entre périodes successives. Celle-ci s'accroît pour des voisinages plus étendus

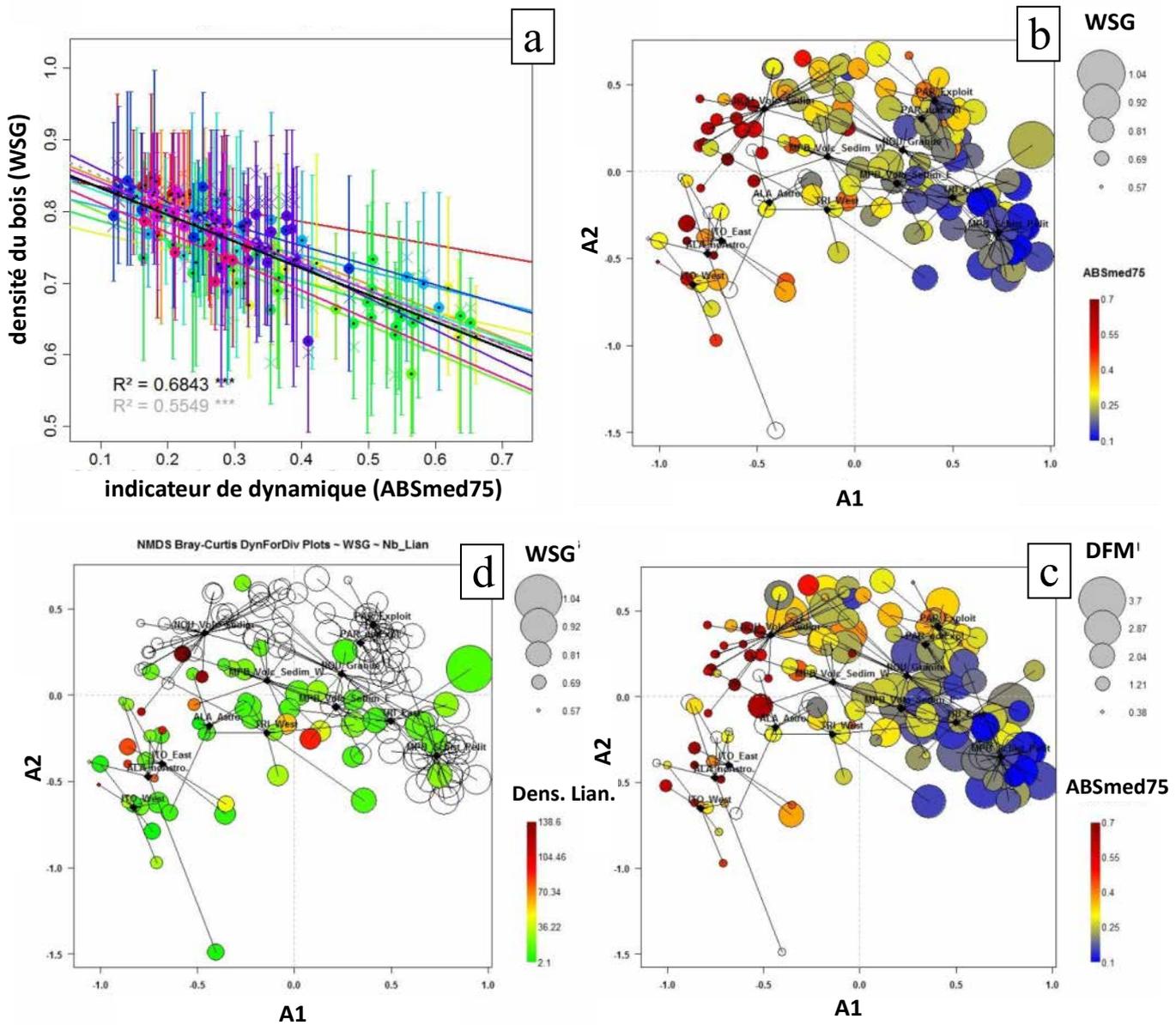
(Fig. 5a). L'asymétrie, (i.e. valeurs plus basses observées en 2012-2015) est attribuée aux différences instrumentales. Ces éléments de cohérence spatiale et permanence temporelle attestent que les régimes de turnover forestiers sont structurés. Cette vision radicalement nouvelle apportée par l'analyse de couvertures LiDAR répétées est très éloignée de la vision classique qui prévalait jusqu'à présent. La vision classique – e.g. (Oldeman 1989; Chambers et al. 2013) - est celle d'une mosaïque de patches (ou d'eco-unit) d'âges différents dont la structure spatiale reflète principalement l'historique des perturbations dont l'apparition est dominée par des processus stochastiques.

La forte coïncidence des patrons de dynamique avec des variables biophysiques invariantes à l'échelle du cycle forestier tels que versants, topographie, sols, géologie (voir Fig. 5b et I.2.8) n'implique cependant pas que les régimes de turnover soient figés et ne puissent pas évoluer sur un pas de temps pluri-décennal (voir I.2.9).

#### **II.2.4 Relation entre régime de turnover, composition en espèces et traits des communautés d'arbres**

Les données du protocole botanique ainsi que les données de traits d'espèces (WSG : densité du bois ; DFM : masse fraîche des diaspores) sont utilisées pour caractériser la relation entre dynamique forestière et assemblage des communautés d'arbres à l'échelle des sites. La densité du bois est un proxy de la mortalité (Aubry-Kientz et al. 2013), la taille des diaspores est un proxy de la capacité de dispersion (Pijl 1982). Ici la dynamique, au niveau de chaque relevé, n'est mesurée qu'au cours d'une seule période (2014 – 2016 pour les acquisitions LiDAR DynForDiv ; période la plus proche pour les autres). Il faut noter que les relevés ne couvrent pas entièrement la gamme des dynamiques observées, qui s'étend significativement au-delà des valeurs les plus fortes observées dans les relevés.

La densité des bois de l'ensemble des tiges (Fig. 6a) et la taille de leurs diaspores (non représenté) diminuent très significativement lorsque la dynamique augmente. Pour l'ensemble des sites, la composition en espèces des communautés s'organise en gradients cohérents au regard de la dynamique comme des traits (Fig. 6b & d). L'ensemble de ces relations conforte l'existence d'une constance temporelle des régimes de dynamique. Ceux-ci pourraient être un filtre écologique puissant pour structurer les communautés et/ou être en résonance avec la communauté ; effet feed-back mentionné dans (Quesada et al. 2012).

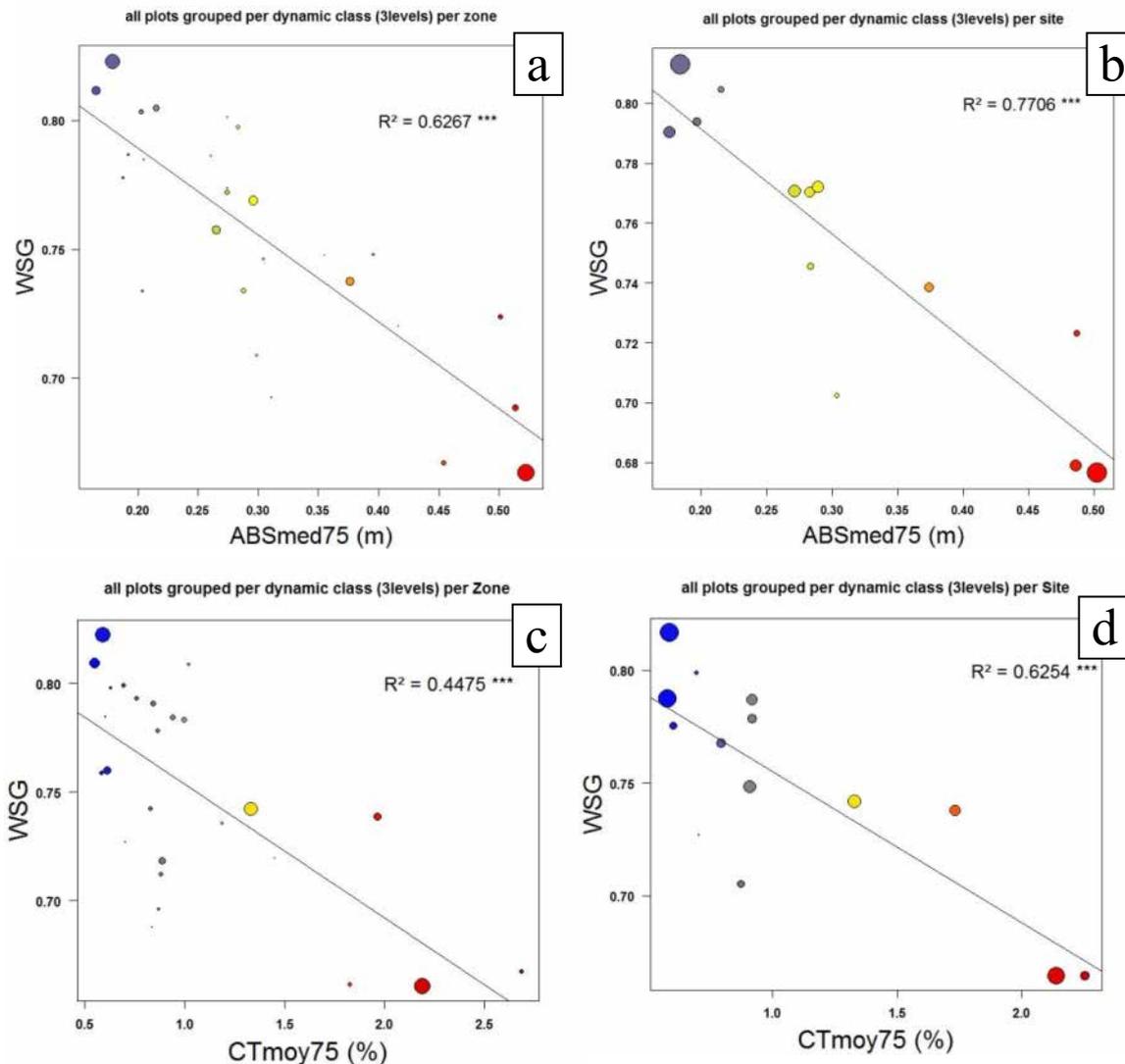


**Fig. 6.** **a)** Corrélations entre densité des bois et dynamiques de canopée annualisées (ABSmed75 : médiane dans un voisinage de 75m des changements absolus de hauteur dans l'emprise des relevés pour les relevés botaniques des sites DynForDiv) ; **couleurs** : sites ; **points** : moyenne ; **croix** : médiane ; **barres** : interquartile ; **modèles linéaires et  $R^2$**  : noir moyennes, gris médianes ; **b, c & d)** Positionnement multidimensionnel non métrique (Non Metric Multidimensional Scaling, NMDS) du tableau des similarités (Bray-Curtis) entre relevés botaniques (0,2 ha ou 112 arbres) ; **b)** avec projection des valeurs moyennes de densité de bois (WSG) et de dynamique (ABSmed75) ; **c)** avec projection des densité moyennes de tiges de lianes pour 100 m<sup>2</sup> (Dens. Lian.) et de densité de bois (WSG) ; **d)** avec projection des valeurs moyennes de taille de diaspores (DFM : masse fraîche des diaspores) et de dynamique (ABSmed75).

*L'importance des lianes dans la végétation, évaluée par la densité des tiges de plus de 1cm de diamètre à 130cm du sol, montre qu'un petit nombre de relevés est fortement 'envahis' de lianes. Ces relevés dénotent des forêts à lianes, le terme infesté de lianes est souvent utilisé dans la littérature pour désigner ces situations. La majorité des forêts à lianes se trouve associée aux communautés d'arbres à bois moins dense et dynamique intense (Fig. 6c).*

*Un patron spatial de densité des bois dans les communautés d'arbres, de même nature mais de plus faible amplitude que celui observé ici (15,8% d'augmentation de l'est vers le*

nord-ouest), a également été mis en évidence sur de plus grandes distances en Amazonie (Baker et al. 2004). Il est généralement interprété en termes de relation à la fertilité chimique des sols (Quesada et al. 2012). En termes de processus, une dérive de faible intensité vers les bois légers et les diaspores de petite taille est observée dans les recrus après perturbation dans les parcelles permanentes amazoniennes (Baker et al. 2016).



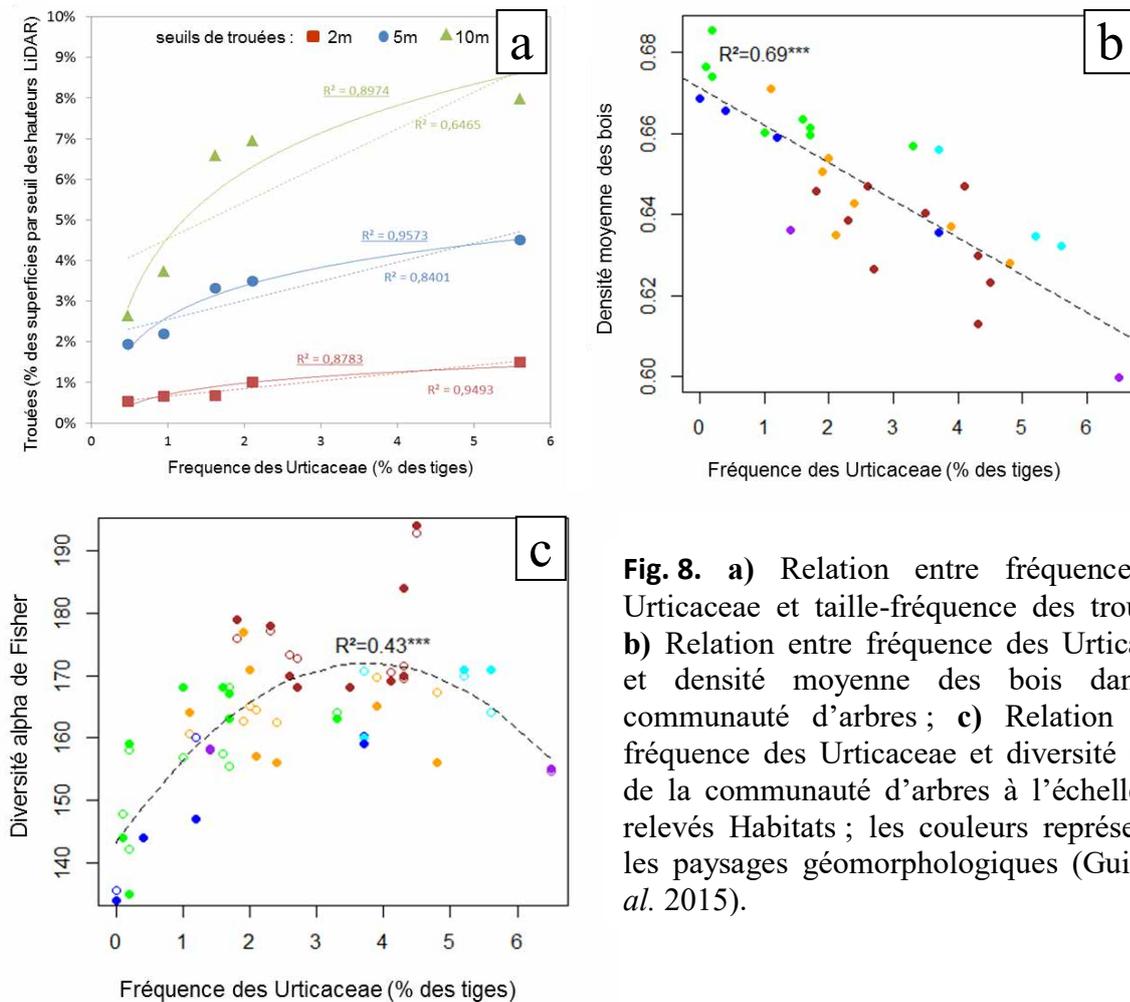
**Fig. 7. a-d)** Corrélations entre densité moyenne des bois (WSG) dans les plots et dynamiques de canopée annualisées, dans l’emprise des plots après regroupement par niveaux d’intensité de dynamique et par zones (a & c) ou sites (b & d), indicateur ABSmed75 (a & b) ; turnover volumique CTmoy75 (c & d), couleur relative à l’intensité du descripteur de dynamique.

Afin de vérifier que ni l’autocorrélation spatiale générée par le calcul des descripteurs de dynamique (statistique focale) ou intrinsèque aux données (Quesada et al. 2012), ni le sur-échantillonnage ne suffisent à expliquer une part importante de la relation dynamique ~ trait fonctionnel, nous avons procédé au regroupement des données par niveau de dynamique (suivant les quartiles de leur distribution) ainsi que par zone, puis de la même manière par site. La relation ABSmed75 ~ WSG suivant un modèle linéaire montre une corrélation qui reste très forte et très significative dans les deux cas (Fig. 7a & b respectivement). Pour le turnover (CTVmoy75 utilisé ici) la corrélation, quoiqu’assez forte et significative, est toujours

plus faible qu'avec l'indicateur de dynamique, particulièrement avec le regroupement par zones (Fig. 7c).

Cette approche par les traits fonctionnels permet également de valider l'utilisation, pour cette analyse exploratoire, de l'indicateur de dynamique ABSmed75 plutôt que celle de l'estimateur du turnover volumique (CTV, voir II.2.2). Le premier semble en effet plus significativement lié aux propriétés de la végétation. En réalité (Fig. 7e), la relation entre les deux descripteurs est très forte ( $R^2 = 0,85$ ) jusqu'à un niveau important de turnover volumique (3%). Au-delà, il y a une forme de saturation de l'indicateur de dynamique lorsque le turnover augmente. La moindre performance du turnover volumique vis-à-vis des traits fonctionnels est contre-intuitive : apparemment, les niveaux très élevés de turnover ne sont plus associés à des changements significatifs des traits fonctionnels dans la végétation ; mais cela reste à confirmer.

### II.2.5 Relation entre fréquence des espèces indicatrices de perturbation, régime de turnover et diversité locale des communautés d'arbres : modèle de perturbation intermédiaire



**Fig. 8.** a) Relation entre fréquence des Urticaceae et taille-fréquence des trouées ; b) Relation entre fréquence des Urticaceae et densité moyenne des bois dans la communauté d'arbres ; c) Relation entre fréquence des Urticaceae et diversité alpha de la communauté d'arbres à l'échelle des relevés Habitats ; les couleurs représentent les paysages géomorphologiques (Guitet *et al.* 2015).

Les arbres de la famille des Urticaceae (*Cecropia spp.*, *Pourouma spp.*) sont parmi les espèces dont la durée de vie est la plus faible (taux de mortalité les plus élevés) en Amazonie (Baker *et al.* 2014). Le pourcentage des Urticaceae dans la communauté d'arbres (Urti) est à la fois corrélé à la fréquence des ouvertures dans la canopée forestière et à la densité moyenne des bois dans la communauté d'arbres (Fig. 8a & 8b) qui sont respectivement

indicateurs de la dynamique et de l'impact à long-terme du régime de dynamique sur la communauté d'arbres.

*En forêt non perturbée, Urti est donc un indicateur du régime de dynamique forestière. Nous montrons (Guitet et al. 2018) par une modélisation statistique bayésienne que la diversité des communautés d'arbres est essentiellement expliquée par les termes Urti et Urti<sup>2</sup> et dans une moindre mesure par un effet négatif du phosphore du sol. La diversité de la communauté suit une distribution en bosse (Fig. 8c) lorsque l'intensité de l'indicateur augmente. Cela correspond à un modèle de perturbation intermédiaire à l'échelle du paysage, comparable à celui observé à l'échelle locale (Molino and Sabatier 2001).*

### **II.2.6 Cartographie des végétations forestières et péri-forestières par télédétection satellitaire**

*Deux assemblages d'images satellitaires ont été construits : une série d'images Landsat (2005-2009) et une autre à partir des séries MODIS (2002-2013) corrigées BRDF<sup>2</sup>. Le second est utilisé ici pour la correction radiométrique du premier afin de réaliser une image composite Landsat (Cherrington 2016).*

*A l'aide d'observations de terrain et de photo-interprétation (plusieurs milliers de clichés géo-référencés, issus du projet CAREFOR et de deux campagnes aéroportées du PAG en 2015-16) un large jeu de zones d'apprentissage thématique réparties sur l'ensemble de la Guyane a été assemblé (ROI-thématique). Ces ROI couvrent la forêt (tous types confondus), les savanes, marais, sols nu etc., et pointent particulièrement les végétations basses à lianes ou à bambous (cambrouses), avec un grand soin porté au calage relatif à l'image satellite.*

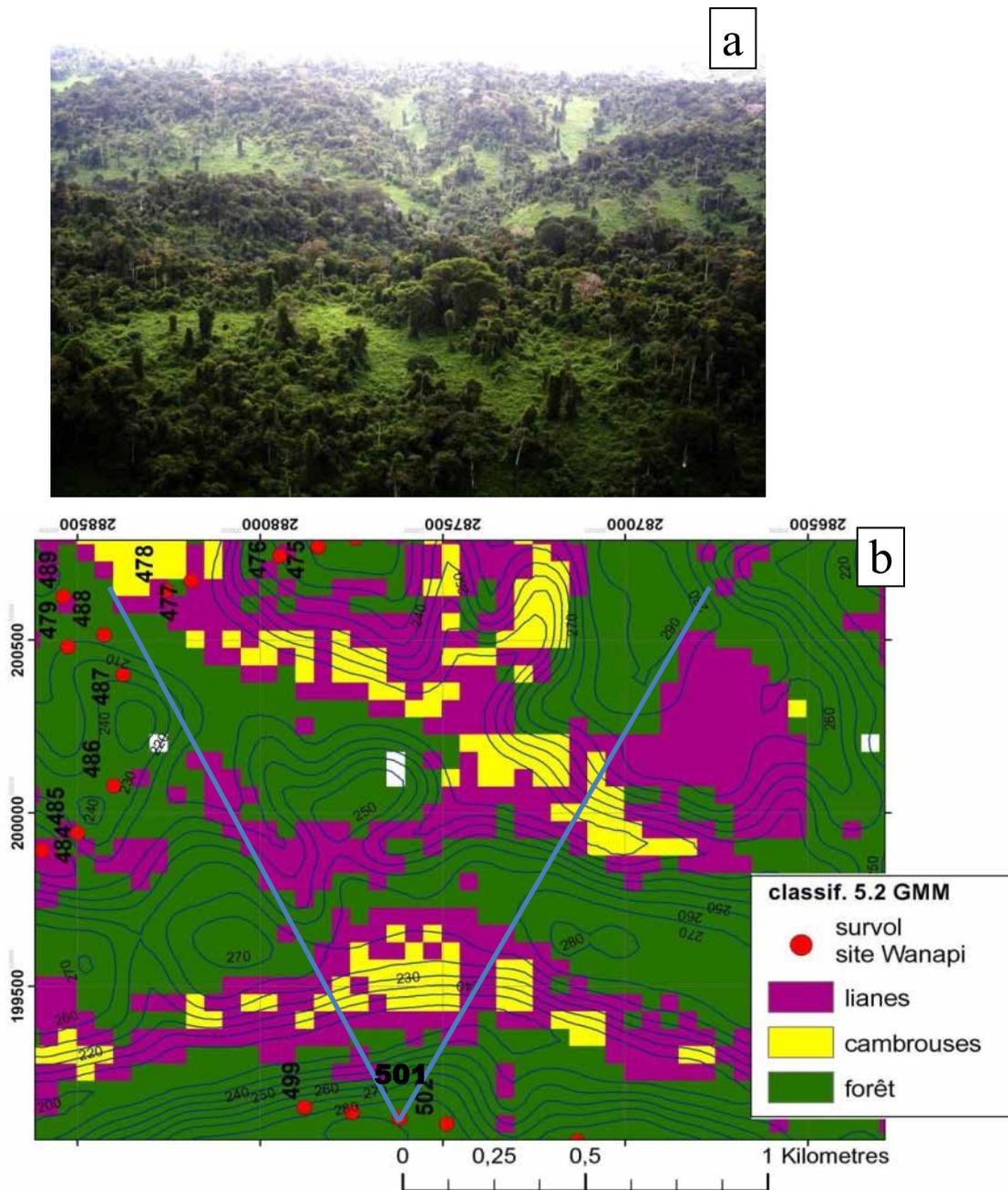
*Une classification supervisée « thématique » de l'image Landsat est réalisée afin d'extraire le domaine forestier ainsi que la distribution approchée des végétations basses. On observe que la répartition spatiale des lianes et cambrouses à l'échelle de la Guyane montre une extrême abondance de ces végétations dans le sud de la Guyane (Fig. 9a & b ; carte Fig. 11), conformément aux prédictions de la carte des paysages forestiers (Gond et al. 2011).*

*La densité des tiges de lianes à 130 cm de hauteur, mesurée dans les relevés du protocole botanique montre une distribution très hétérogène des lianes, entre relevés d'un même site autant qu'entre sites (Fig. 6c). Les fortes densités de lianes sont le plus souvent associées aux communautés d'arbres dominées par les espèces à bois peu dense. Ces constatations sont à rapprocher de la relation entre dynamique intense et présence des végétations à lianes.*

---

<sup>2</sup> La BRDF (fonction de distribution de la réflectance bidirectionnelle) est responsable d'artefacts.

*Les lianes contribuent à la dynamique forestière et seraient favorisées par l'exploitation forestière (Putz 1985; Laurance et al. 1997) ; elles seraient en expansion sous l'effet d'un accroissement des perturbations et de facteurs associés au changement climatique (Schnitzer and Bongers 2011). Pour certains auteurs (Rollet 1971; Allen et al. 2005; Lozada et al. 2015)) les forêts à lianes seraient consécutives à des perturbations majeures telles que peuvent les engendrer ouragans et tempêtes ; leur abondance ne serait pas dépendante de la nature des sols.*

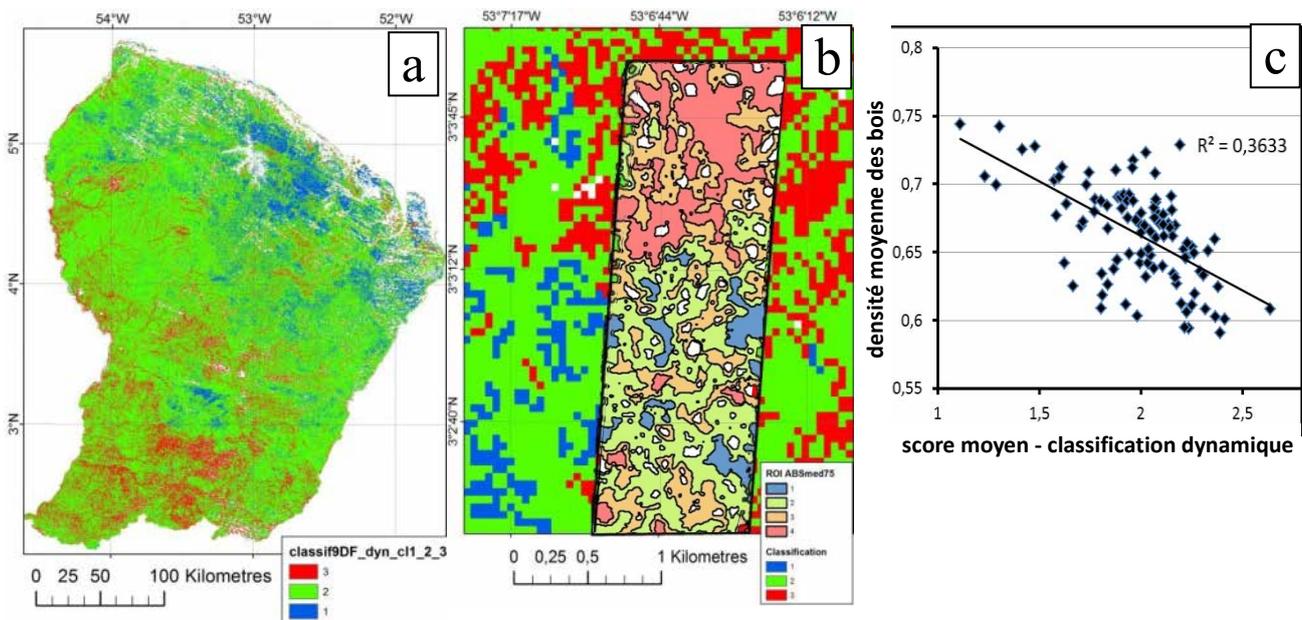


**Fig. 9. a)** Paysage à canopée ouverte, cambrousques et lianes au site Wanapi (prise de vue n° 501 D. Sabatier) ; on note au premier plan les arbres isolés portant des manchons de lianes ; **b)** Extrait de la classification supervisée thématique de l'image Landsat au site Wanapi ; les lignes indiquent approximativement le champ de visée du cliché 501.

## II.2.7 Cartographie des végétations forestières en relation avec les régimes de turnover

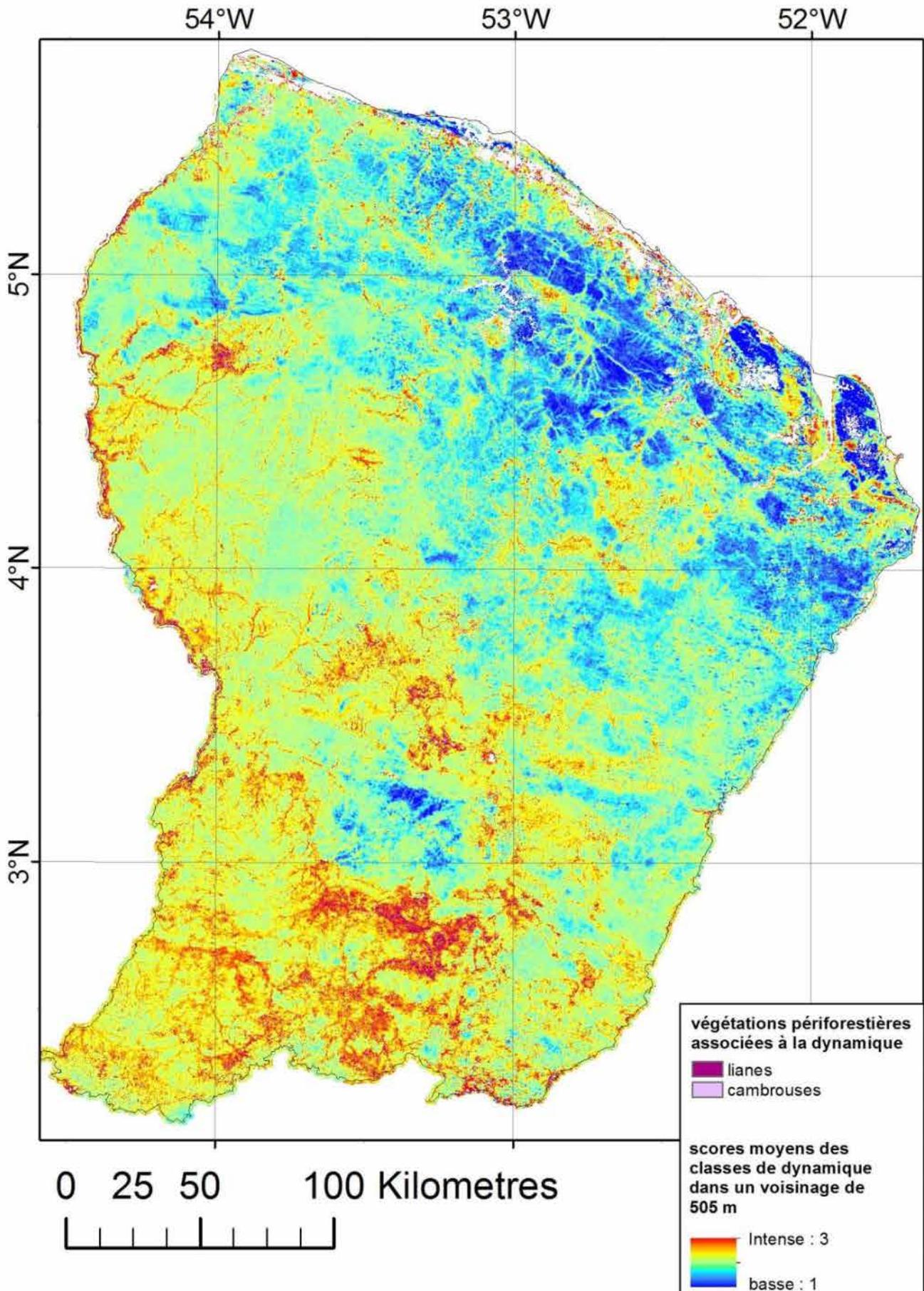
Le changement d'échelle (Fig. 10a) est obtenu par télédétection, par une classification supervisée de l'image composite Landsat (classification « dynamique »). Les zones d'apprentissages (ROI-dynamique) ont été délimitées par la partition de l'ensemble des cartes de dynamique (ABSmed75) en classes de niveaux (Fig. 3b & 10b).

Par le croisement (Fig. 10c) des données d'inventaire du projet Habitats, largement distribuées sur l'ensemble du territoire, et des scores de la classification dans l'emprise de chaque relevé, on retrouve la relation densité des bois ~ dynamique, mise en évidence à l'échelle des sites par le croisement des dynamiques LiDAR et des données botaniques. De même on retrouve une relation dynamique ~ fréquence des Urticaceae (non représenté). Ces relations, trouvées de manière indépendante aux échelles locales et du territoire, valident le changement d'échelle, c.à.d. l'interprétation en termes de dynamique forestière des résultats de la classification supervisée basée sur les ROI-dynamique.



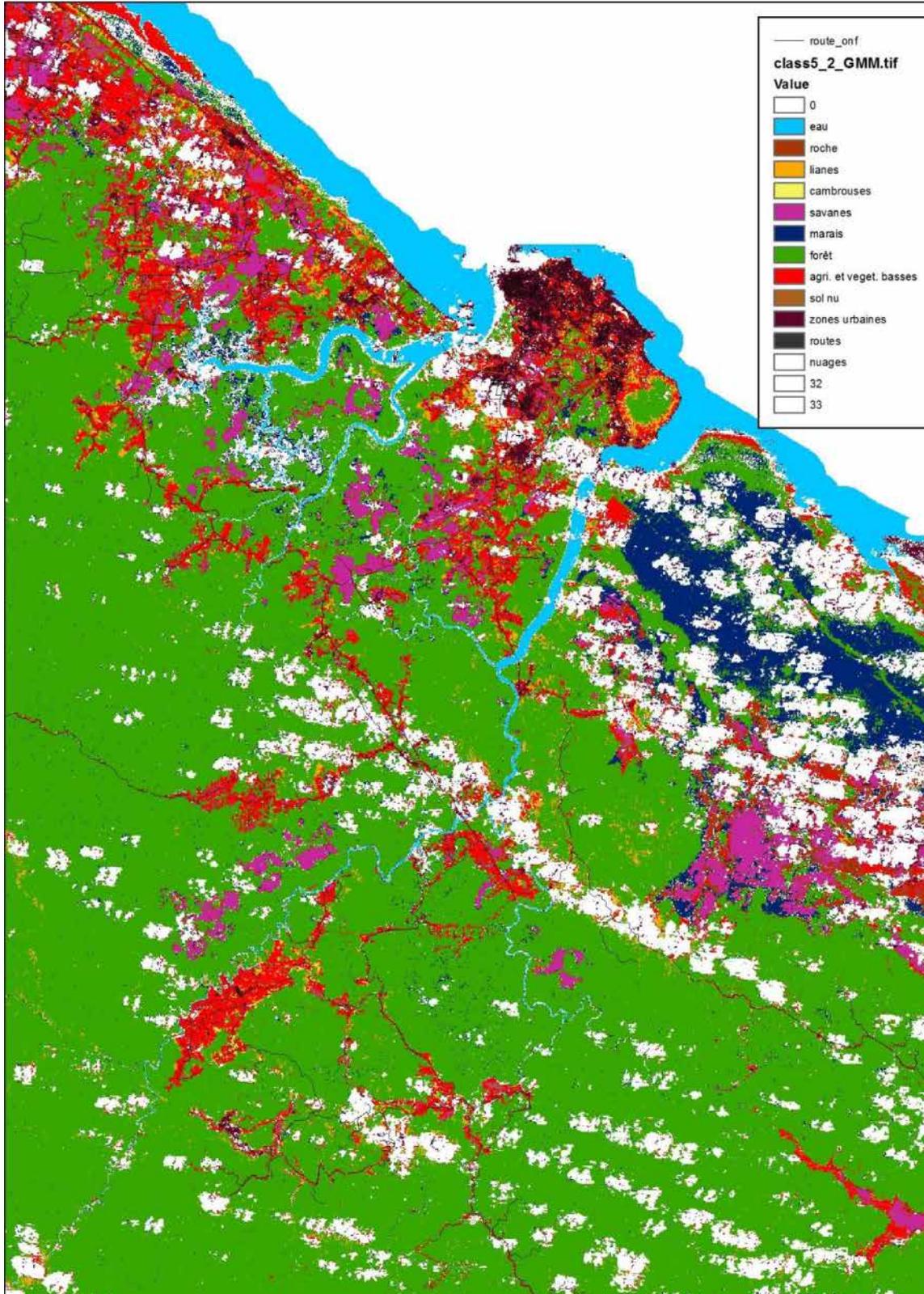
**Fig. 10.** **a)** Classification supervisée « dynamique » de l'image composite Landsat : trois classes de dynamique ; **b)** Zones d'apprentissage (ROI-dynamique) en 4 classes issues de l'analyse des données LiDAR (voir Fig. 3b) et classification après fusion des classes ROI 3 et 4 ; ITO-nord-ouest ; **c)** Relation densité des bois ~ dynamique par croisement des données Habitats et des scores de la classification supervisée dans un voisinage de 505 m.

Afin de souligner le patron géographique des variations de dynamique, une cartographie synthétique des forêts de Guyane est proposée (Fig. 11), en relation avec l'intensité de leur dynamique forestière et la fréquence des végétations non-forestières associées (lianes, cambrouses). En raison de leur origine (classes d'apprentissage par niveaux de dynamique) les classes de dynamique issues de la classification supervisée « dynamique » ont un caractère continu et ordonné, souligné par le test de confusion (II.4.5, Table 6). La classe intermédiaire (2) est la moins bien définie. Les classes sont notées comme des scores (1 ; 2 ; 3) dont la moyenne locale est obtenue par statistique focale dans un voisinage de 505m afin de rendre compte de la dynamique à l'échelle du paysage. Les classes thématiques lianes et cambrouses sont superposées à cette couche « dynamique »



**Fig. 11.** Cartographie synthétique de la dynamique forestière et des végétations basses (périforestières) associées ; l'échelle de valeur correspond au score moyen des pixels (classes 1 à 3, Fig. 10a) dans un voisinage de 505 m.

Dans la version finale de cette carte des dynamiques forestières, qui sera publiée prochainement, il sera procédé à l'élaboration d'un filtre plus précis pour la définition du domaine forestier. La classification thématique de l'image Landsat (Fig. 12) confirme la nécessité de séparer certaines végétations de manière plus efficace : végétations marécageuses du nord-est, végétations secondaires liées à l'agriculture ou aux défrichements miniers etc. Elle souligne également la difficulté de s'affranchir du couvert nuageux malgré le recours à l'assemblage de données multi-dates.



**Fig. 12.** Classification thématique de l'image composite Landsat ; bassins de la Conté et de la rivière de Cayenne.

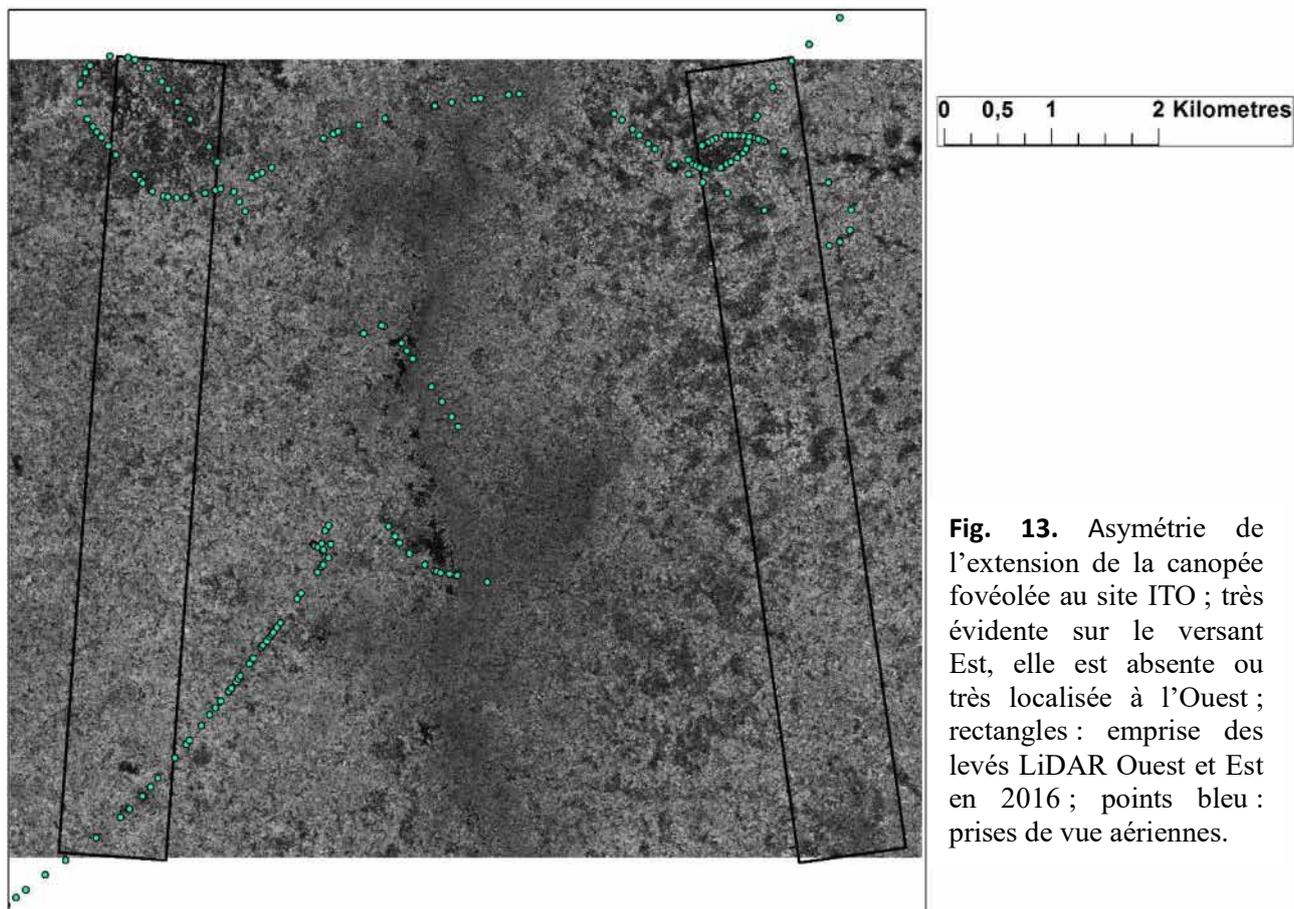
## II.2.8 Caractérisation environnementale et recherche des déterminants de la dynamique forestière

### a. Effet d'opposition de versants

L'opposition de versants est associée à de forts contrastes de dynamique à BVI et ITO (Fig. 4b). Au site ITO, elle est soulignée par une distribution asymétrique de la canopée fovéolée : très présente à l'Est, le plus souvent absente à l'Ouest (Fig. 13).

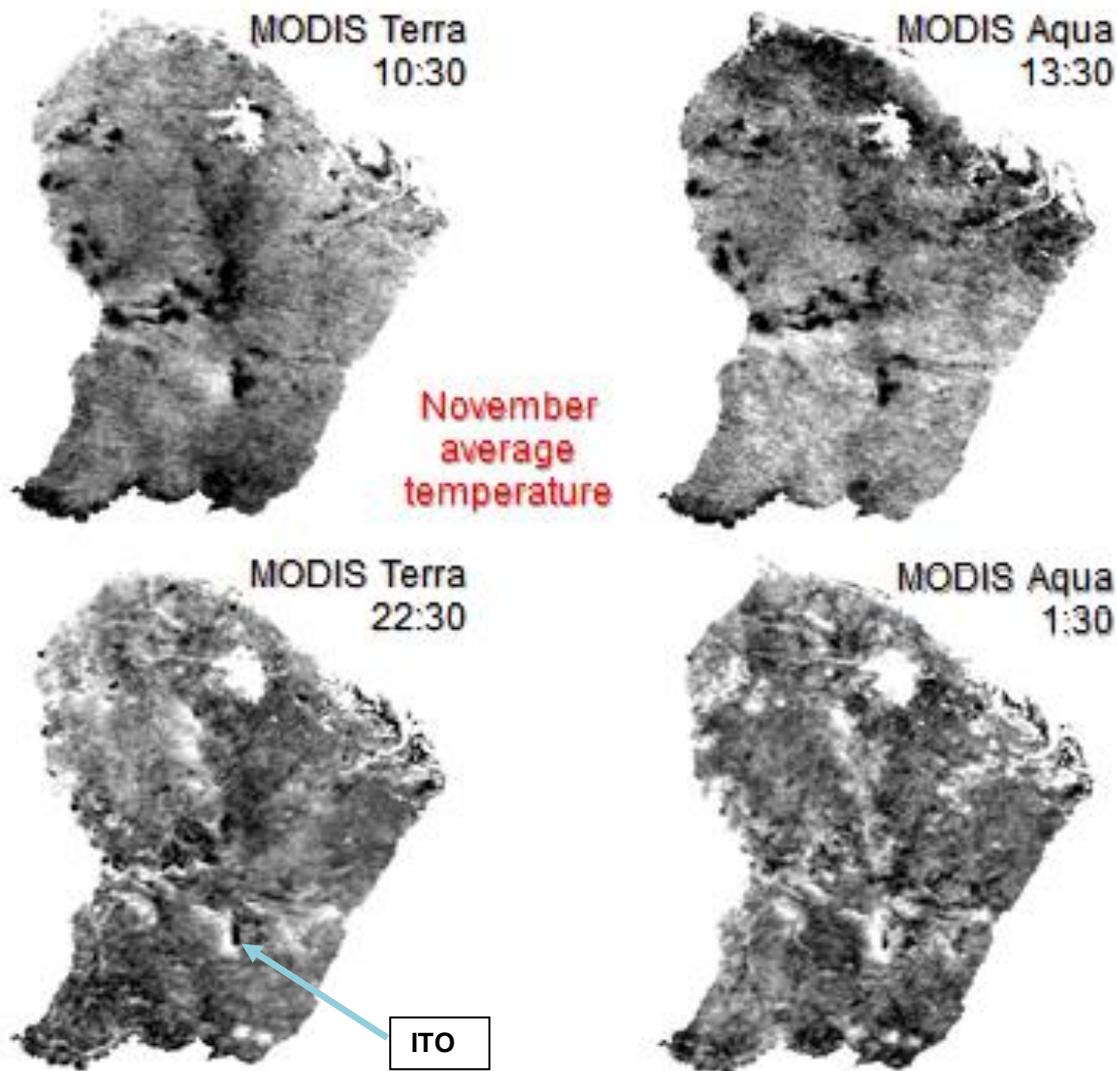
L'effet de foehn pourrait être à l'origine de cette asymétrie de versants, mais cela n'a pu être démontré formellement. De plus, d'autres déterminants de la dynamique, tel que l'occupation humaine ancienne (voir II.1.11) pourraient également être structurés en relation avec les versants. L'effet de foehn est cependant très présent et pourrait être un facteur écologique important pour la végétation. Ce phénomène a été perçu directement lors de la mission effectuée en saison sèche (nov. 2014) au Mt Itoupé (ITO), une petite montagne de 800m d'altitude, et indirectement par télédétection sur la plupart des reliefs de Guyane (Cherrington ined.).

Au cours de l'expédition 2014 au Mt Itoupé nous avons observé sur le versant ouest la présence systématique d'un vent nocturne, turbulent, apparemment (à confirmer) de secteur Est près du sommet du relief et Ouest dans le piémont. Au contraire, durant les 12 jours consacrés à l'étude du versant Est, l'atmosphère demeura calme de jour comme de nuit. Nous retrouvâmes les nuits venteuses dès notre retour sur le versant Ouest (01 12 2014). Des différences très importantes d'humectation des sols furent également observées à la même période lors de la réalisation des sondages pédologiques : humide côté Est, très sec côté Ouest. Sur le versant Ouest, les sols avaient une consistance pulvérulente et les prélèvements à la tarière pour l'étude des profils pédologiques ne purent y être réalisés qu'après humectation des profils.



**Fig. 13.** Asymétrie de l'extension de la canopée fovéolée au site ITO ; très évidente sur le versant Est, elle est absente ou très localisée à l'Ouest ; rectangles : emprise des levés LiDAR Ouest et Est en 2016 ; points bleu : prises de vue aériennes.

*Dans un travail préliminaire, non inclus dans sa thèse, Emil Cherrington a comparé les données de température de surface issues des capteurs MODIS aqua et terra.*



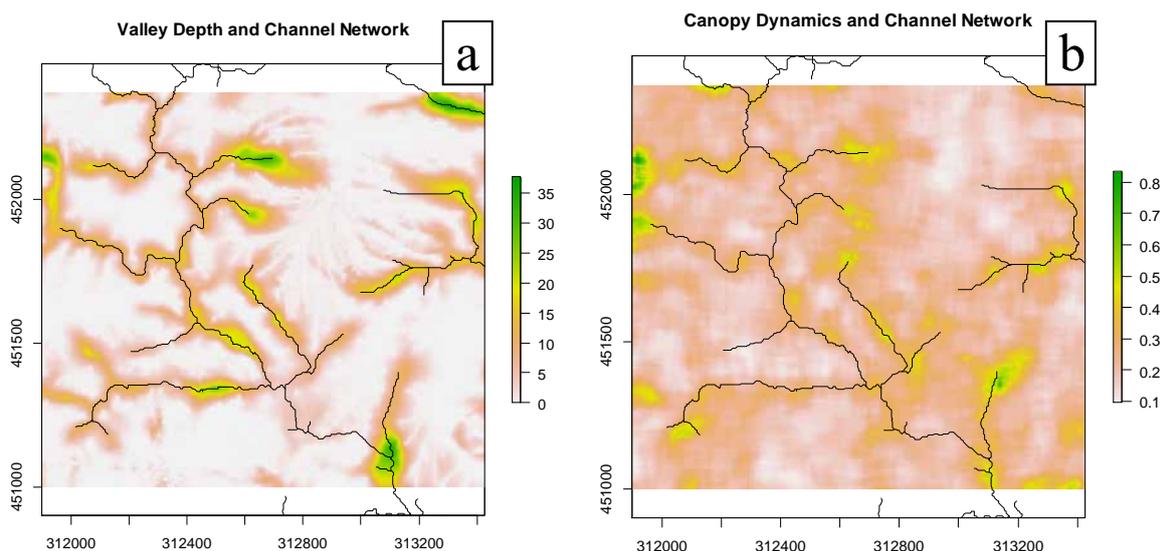
**Fig. 14.** Patrons des écarts de température de surface moyenne pour quatre périodes horaires du mois de novembre (fin de saison sèche), d’après l’analyse des données MODIS Terra et Aqua (Cherrington ined.). Noter l’extension nocturne et matinale des régions plus chaudes (en blanc) à l’Ouest des reliefs, particulièrement au site ITO.

*Ces capteurs permettent d’obtenir des estimations des températures de surface pour quatre périodes horaires, deux diurnes et deux nocturnes. Les patrons de variation spatiale des écarts de température de surfaces obtenus à l’échelle de la Guyane (Fig. 14) montrent nettement un effet altitudinal : températures, surtout diurnes, plus basses (noir) au niveau des reliefs ; mais également un effet de la situation sous le vent des reliefs (Ouest): températures, surtout nocturnes et matinales, plus élevées (blanc). Les écarts maxima moyens de température sont de l’ordre de 2 degrés.*

*Les compositions floristiques diffèrent de part et d’autre du relief au site ITO (Fig. 6.b) cependant, la bêta-diversité associée au relatif isolement dû au relief peut parfaitement expliquer cela. Néanmoins, l’accumulation d’observations confirmant une asymétrie de versants doit conduire à considérer un possible effet de forçage de cette particularité environnementale sur la dynamique forestière.*

## b. Sols et géomorphologie

Les sites étudiés recouvrent la variabilité des couvertures pédologiques rencontrées en Guyane (Guitet et al. 2016). Les sites NOU, ITO et MPB\_E&W, présentent une dominance de ferralsols profonds et bien drainés, à bonne fertilité physique, typique des sols de montagne. Ils s'opposent aux sites PAR et TRI qui offrent une gamme de sols plus variée où les sols amincis de type acrisols à drainage superficiel ou ralenti sont fréquents, et à MPB\_N où ces derniers sont dominants dans un ensemble encore plus diversifié avec cuirasses et saprolites superficielles (Fig. 35b, II.4.6 Mat. & Method.). Très localement, comme au site NOU\_G, les secteurs les plus dynamiques correspondent à des situations remarquables du réseau hydrographique, notamment aux têtes de talwegs soumises à érosion et hydromorphie (Fig. 15). L'hydromorphie des sols a été reconnue comme facteur important du turnover forestier (Ferry et al. 2010).



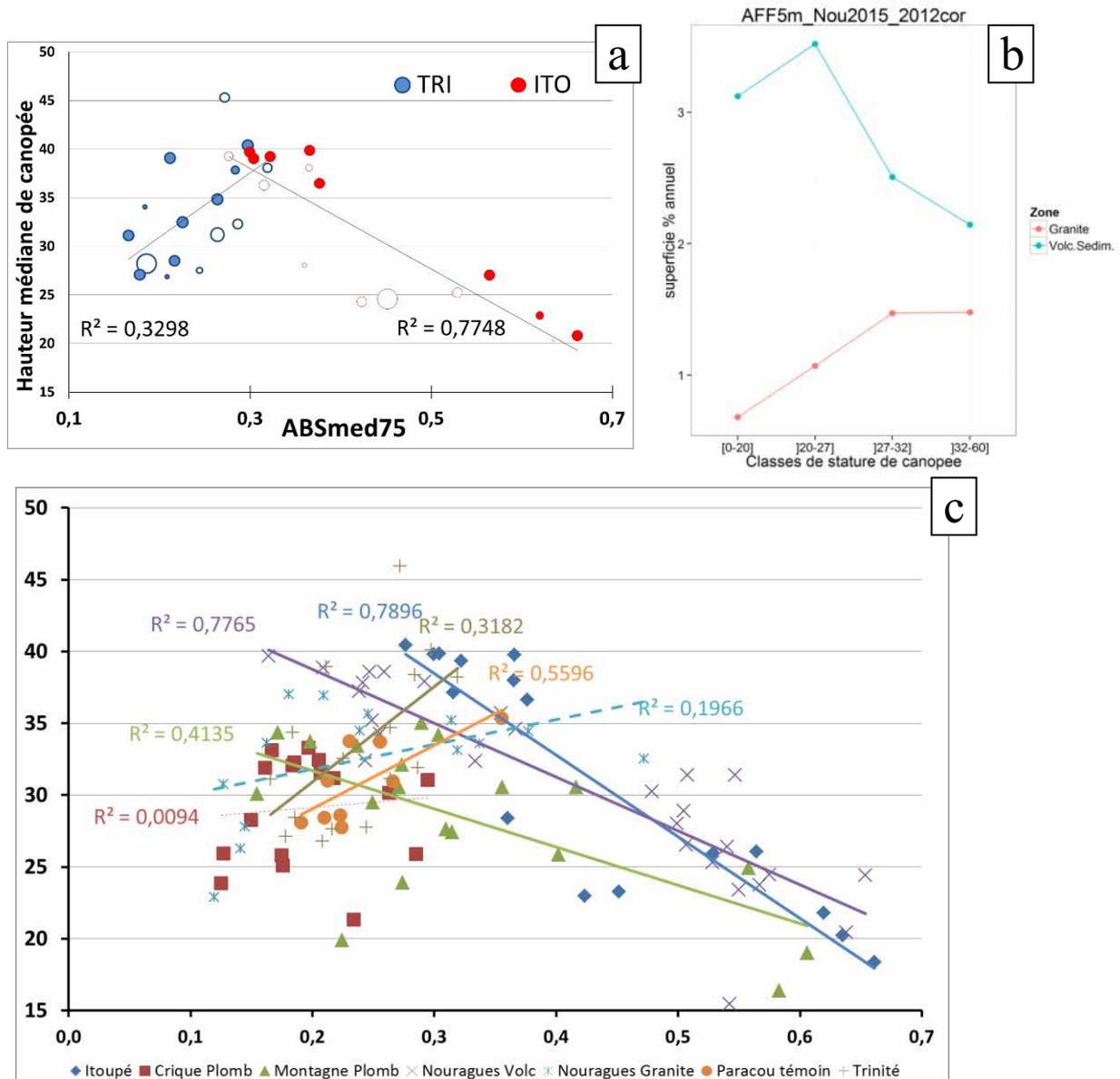
**Fig. 15.** Exemple de relation entre dynamique et régime de drainage dans la zone granitique des Nouragues (NOU\_G) dans un contexte de dynamique globalement basse ; **a)** Encaissement des talwegs ; **b)** ABSmed75 et réseau hydrographique. [SAGA Basic Terrain Analysis].

A l'échelle des sites, la **relation hauteur de canopée - dynamique** présente des profils différents selon les contextes pédologiques (Fig. 16a & c). La corrélation entre les deux variables est significativement négative pour les sites les moins contraignants d'un point de vue pédologique, dominés par les ferralsols bien drainés (NOU\_V  $R^2=0.78$ , ITO  $R^2=0.79$  et MPB\_E&W  $R^2=0.41$ ). La relation s'inverse pour les sites présentant une plus grande variabilité pédologique associée à de plus fortes contraintes (TRI  $R^2=0.32$ , PAR  $R^2=0.56$ ). Par ailleurs, les indicateurs de dynamique sont plus élevés et variables sur les sites moins contraignants.

A l'échelle locale, ni la stature forestière, ni la dynamique ne semblent directement déterminées par la profondeur des sols (Fig. 16a). Le schéma de relations inversées entre hauteur et dynamique de canopée se reproduit entre compartiments géologiques d'un même site : NOU, MPB et TRI ; illustré ici par la seule composante des affaissements (Fig. 16b). Le contexte édaphique semble donc conditionner la forme de cette relation. Cependant, cela semble également relatif au contexte local. Ainsi, au site TRI, les forêts les plus dynamiques, relativement au contexte local, sont aussi les plus hautes. Elles se concentrent sur le versant

ouest où les sols sont amincis. L'amincissement y est cependant moins poussé que sur le versant Est où la dynamique est plus basse (voir Fig. 32).

A l'échelle de la Guyane, en s'appuyant sur l'inférence des dynamiques par la classification de l'image Landsat et sur la classification des sols pour en évaluer leur fertilité physique, il ressort que les sols les plus contraignants, de type plinthosols (cuirasse) et cambisols (saprolite), apparaissent plus fréquents dans les types de forêts à dynamique basse (15%) que sur les types de forêts à dynamique intense (0%). Les ferralsols profonds montrent une tendance inverse (47% versus 63%).



**Fig. 16. a)** Exemple de relations hauteur – dynamique de canopée ( $H_{med75} \sim ABS_{med75}$ ) contrastées aux sites Trinité et Itoupé ; bulles pleines : sols profonds ; vides : sols amincis ; taille des bulles : écart à la moyenne ; **b)** Exemple de dynamiques contrastées, ici % des aires ayant subi un affaissement de canopée de plus de 5m (AFF5m) entre deux compartiments géologiques au site NOU ; **c)** Ensemble des relations hauteur - dynamique pour les sept sites DynForDiv montrant la généralité des relations inversées.

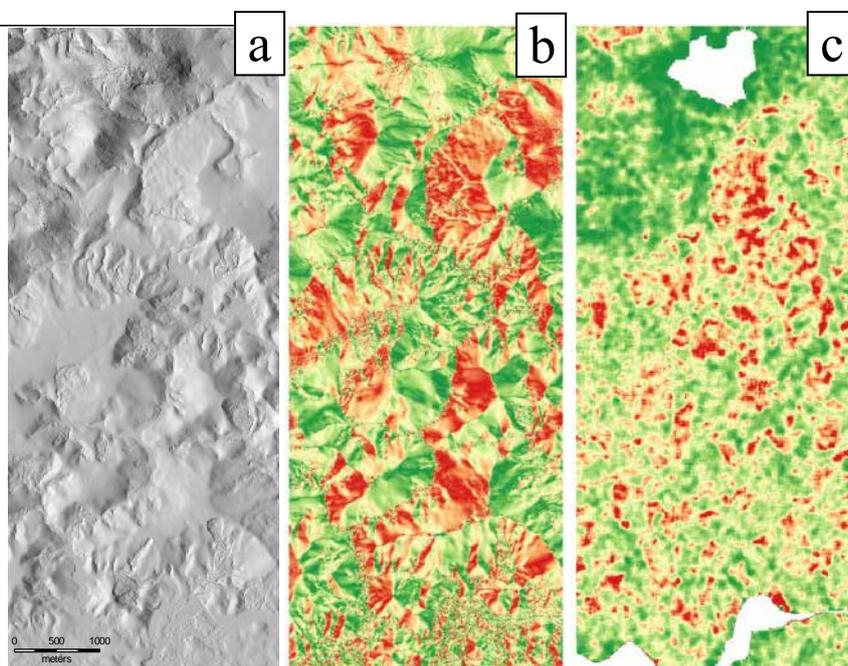
La fertilité physique des sols apparaît donc fortement associée au régime de dynamique forestière.

L'effet de la fertilité chimique des sols reste à tester (analyses laboratoire en cours) mais la faible variabilité et les faibles valeurs déjà mesurées semblent incompatibles avec un effet déterminant. De plus, les résultats obtenus sur parcelles permanentes dans 3 de nos sites (Grau et al. 2017) ne laissent envisager aucun effet très structuré.

L'exposition au vent, ou aux turbulences atmosphériques en situation sous-le-vent, est une cause possible de forçage de la dynamique forestière et pourrait expliquer le phénomène d'opposition de versants observé dans plusieurs sites de petites montagnes ainsi qu'au site NOU. Cependant, ce phénomène pourrait également être lié à une hétérogénéité géologique et géomorphologique qui devra être étudiée par la distribution des figures d'érosion, des reliefs concaves et des pentes.

Au site des NOU (Fig. 17) l'effet de versant s'exprime par une dynamique plus intense sur les versants ouest des accidents du relief. La corrélation entre orientation et dynamique est nette et très hautement significative ( $P < 10^{-16}$ ), même si l'effet dominant correspondant à la différence de substrat géologique est ignoré. Les vents dominants étant de secteur Est, ce sont les versants sous-le-vent qui ont ici une dynamique plus intense. Cet effet serait donc de sens opposé à celui décrit par (Goulamoussène et al. 2016) pour un autre site de Guyane au relief peu accentué, qui mentionnent une moindre fréquence des chablis dans les situations de faible exposition au vent.

Nouragues



**Fig. 17.** Effet de versant, Nouragues 2012-2015; **a)** MNT ombré; **b)** Orientation des pentes : en vert orientation vers l'Est, en rouge orientation vers l'Ouest; **c)** Indicateur de dynamique (ABSmed75): en vert zones peu dynamiques en rouge zones très dynamiques.

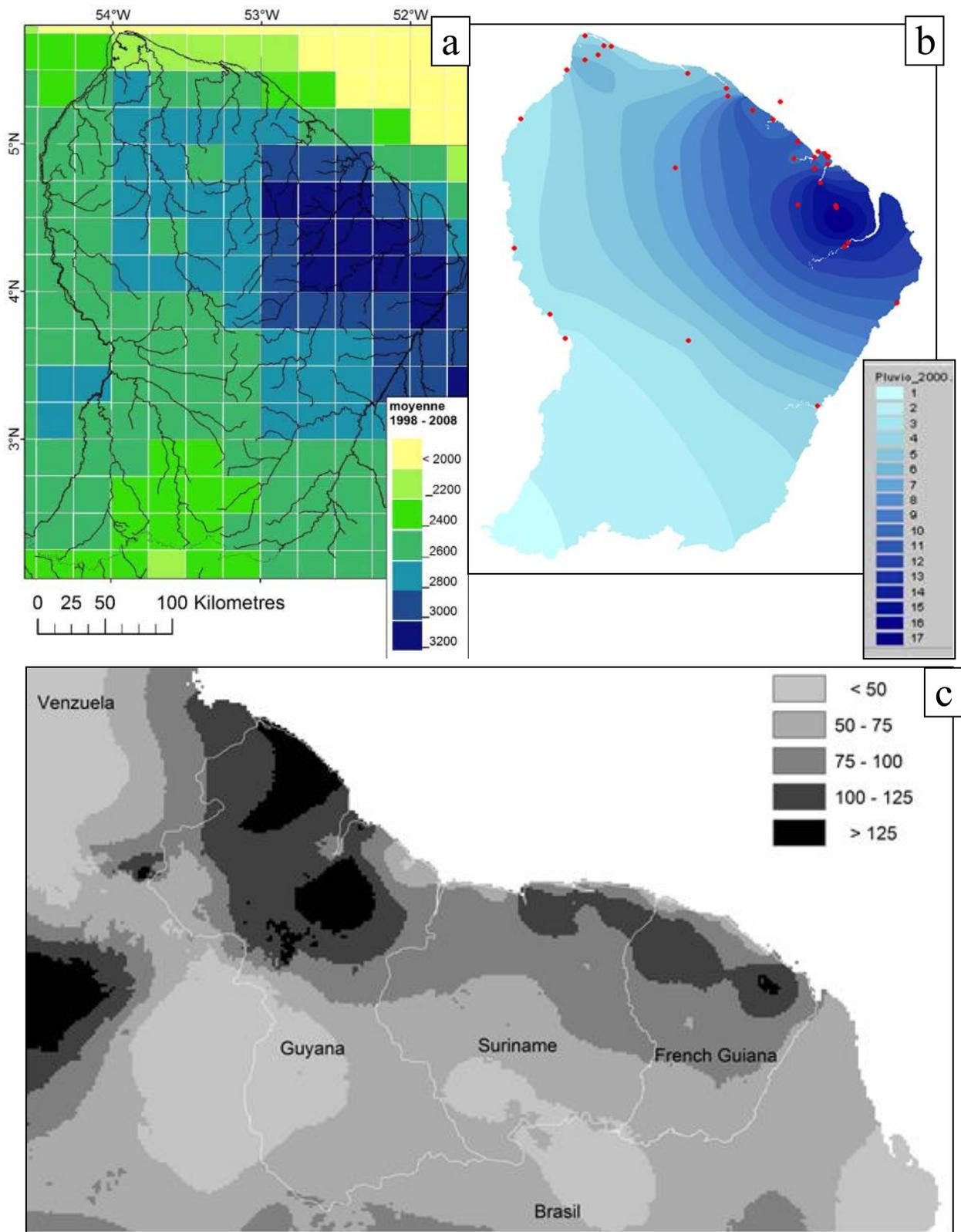
0000 312000 314000 316000

### c. Climat

Le patron climatique général de la Guyane (Fig. 18a & b) montre un gradient principal orienté nord-est – sud-ouest et un gradient secondaire est-ouest (Barret et al. 2001). La région la plus arrosée est située au nord-est. Certains secteurs y reçoivent une pluviosité annuelle supérieure à 4000 mm entre le bas Approuague et la Comté. La région la moins arrosée se trouve dans la péninsule du sud où la pluviosité avoisine 2000 mm d'après le modèle worldclim (Hijmans et al. 2005), moindre d'après TRMM (Huffman et al. 2007). La saisonnalité est intermédiaire entre un climat à deux saisons et le climat à quatre saisons que l'on trouve un peu plus au nord (Guyana) : grande saison sèche de septembre à novembre et

*saison des pluies interrompue par une période relativement sèche, plus ou moins marquée selon les années, en février-mars. Durant la grande saison sèche, la moyenne des cumuls pluviométriques est inférieure à 75 mm dans la moitié sud alors qu'elle dépasse 100 mm dans une large portion de la moitié nord (Fig. 18 c). Ce patron de précipitations en saison sèche s'inscrit dans un ensemble nord-amazonien où les plus faibles cumuls des trois mois les plus secs (< 50 mm) correspondent à de grandes savanes : Sipalawini entre Brésil et Surinam, Roraima entre Guyana et Brésil, Gran Sabana au Venezuela.*

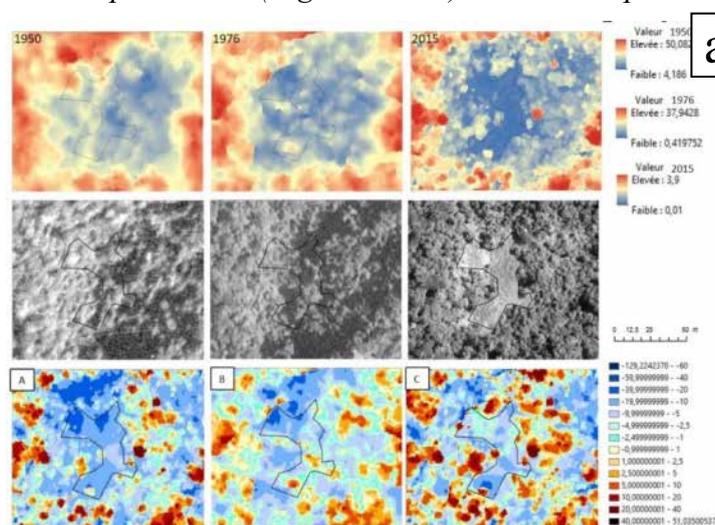
*D'évidence, les patrons climatique et de dynamique forestière sont concordants dans leurs grandes lignes. Cependant de fortes disparités locales, telles la dynamique intense à NOU\_V, suggèrent un lien plus complexe.*



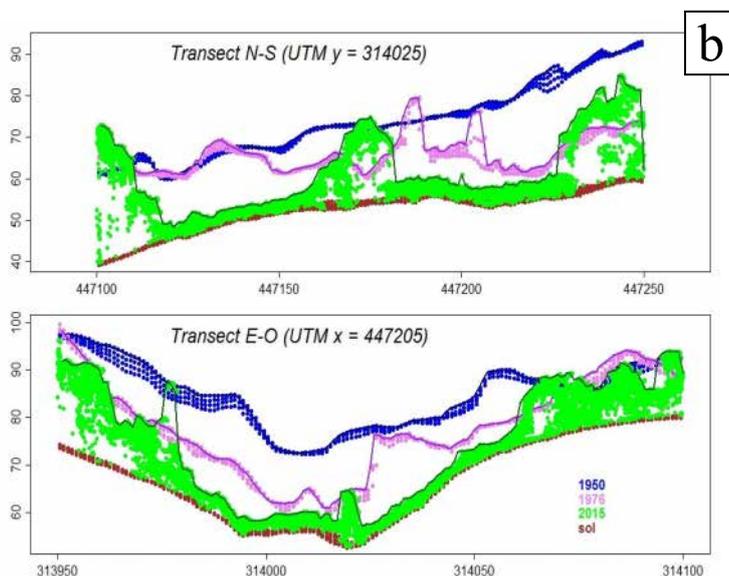
**Fig. 18.** a) Patron climatique général de la Guyane révélé par la pluviométrie moyenne inférée des données satellitaires TRMM ; b) Exemple du modèle pluviométrique de l'année 2000 (MétéoFrance) inféré du réseau de mesures (points rouges) : amplitude min. cl 1 : 2200 à max cl 16 : 5400 mm, intervalle de classe 200 mm ; c) Patron pluviométrique des trois mois les plus secs dans les Guyanes ; moyenne sur 50 années, données worldclim ; noter que les valeurs les plus faibles correspondent à de grandes savanes.

## II.2.9 Histoire pluri-décennale de la dynamique forestière : approche photogrammétrique

A notre connaissance, nous sommes les premiers à réussir l'utilisation de la photogrammétrie pour la reconstruction 3D de surfaces forestières tropicales. L'application de cette technique, mise en œuvre dans les forêts boréales (Véga and St-Onge 2008) nous permet notamment de montrer que les végétations péri-forestières (ici cambrouses à bambou) ont progressé en surface et en nombre au site NOU, au détriment d'espaces forestiers à canopée haute (Fig. 19a & b). Dans l'emprise de la cambrouse actuelle, la gamme des



valeurs en Z (échelles, Fig. 19a) s'étend en 1950 entre 4.2 m et 50.1 m et ne cesse de décroître pour arriver à des valeurs comprises entre 0.01 et 3.9 m en 2015. Ce résultat confirme d'une part que ces végétations basses font partie intégrante du système forestier et ne sont donc pas des exceptions édaphiques qui ne peuvent porter une végétation forestière. D'autre part, cela confirme l'existence de phénomènes régressifs installés et durables.



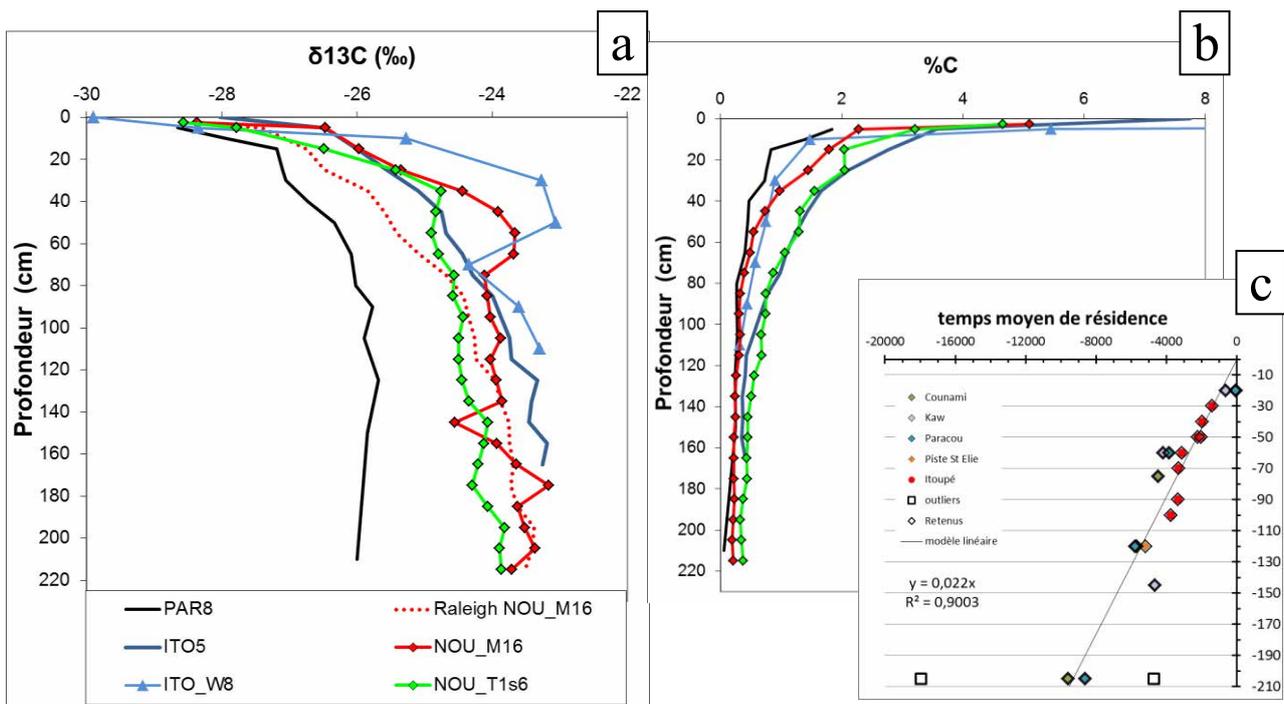
**Fig. 19. a)** La comparaison des modèles de surface obtenus par LiDAR (2015) et par photogrammétrie (1950, 1976) met en évidence l'apparition d'une cambrouse au cours d'une période de 65 ans. 1<sup>ère</sup> ligne : extraits des MNC 1950/1976/2015 ; 2<sup>ème</sup> ligne : extraits des Ortho-photos 1950/1976 et Pléiades 2014 ; 3<sup>ème</sup> ligne : delta des MNS A (2015-1950) ; B (1976-1950) ; C (2015-1976.) ; **b)** Coupes nord-sud et est-ouest montrant les changements de hauteur de canopée au cours du temps, qui se traduisent dans l'actuel par des végétations de moins de 5m de hauteur.

(Ledru 2001) a réalisé l'analyse palynologique de deux carottages effectués à 100m de distance dans les sédiments d'une palmeraie marécageuse (pinotière) située au nord-est du site NOU. Cette étude met en évidence une hétérogénéité spatiale très intéressante. L'un des sondages (92-2) montre clairement l'apparition progressive d'une forêt ouverte, qui se maintient sur une période de 660 à 320 ans entre 1520 et 860 BP. L'ouverture progressive débute peu après 3 150 BP par l'accroissement des pollens d'espèces pionnières telles que *Cecropia* et une proportion importante de pollens de lianes. Une phase à lianes abondantes succède à cette période puis une forêt comparable à la forêt actuelle. Dans le second sondage

(92-3) les espèces pionnières sont présentes tout au long de la période étudiée mais demeurent faiblement représentées ; aucune période de forte ouverture ne peut être mise en évidence. Ce paysage hétérogène pourrait être celui qu'engendrerait une ouverture de la forêt par l'agriculture, mais il pourrait fort bien ressembler également à cette mosaïque de forêts hautes et basses qui prévaut actuellement sur le site NOU et forme le paysage de canopée fovéolée.

### II.2.10 Histoire à long terme des végétations forestières : approche isotopique du carbone du sol

La matière organique du sol (MOS) est héritée des végétations que celui a portées au cours du temps. Une étude par datation au carbone 14, menée sur des sols brésiliens (Boulet et al. 1995) a montré une concordance remarquable entre chronologies des micro-charbons collectés à des profondeurs croissantes dans les sols et chronologies des humines (molécules de la matière organique des sols).



**Fig. 20.** a) Exemple de profils  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique des sols ; PAR8 et ITO5 montrent les variations extrêmes attribuables aux conditions pédologiques (Wynn *et al.* 2005) ; ITO\_W8, NOU\_M16 et T1s6 montrent au contraire à faible profondeur un pic plus ou moins prononcé qui s'écarte du modèle théorique de Raleigh, représenté pour NOU\_M16 ; b) Les concentrations en carbone diminuent fortement et régulièrement avec la profondeur ; c) Datation  $^{14}\text{C}$  des temps moyens de résidence de la MOS en fonction de la profondeur (cm) ; en rouge, datation des bornes des pics de trois profils à ITO\_W.

Bien que l'âge de la matière organique doive être interprété comme une résultante des processus de transformation et de brassage (on le définit comme un temps moyen de résidence), il n'en demeure pas moins organisé en fonction du temps lorsque la profondeur augmente dans les profils pédologiques n'ayant pas subi de bouleversement physiques (colluvionnement, bioturbation massive etc.).

En Guyane, une étude de profils  $\delta^{13}\text{C}$  provenant de sites situés dans le nord a montré que la marge forêt-savane pouvait avoir légèrement fluctué au cours de l'Holocène (11 000

ans BP) mais que les sites forestiers n'avaient pas subi de changements majeurs de végétation au cours de cette période (Freycon et al. 2010).

Plus récemment, des profils  $\delta^{13}C$  de trois sites du sud-Guyane (ARW, ITO, WAK), étudiés dans le cadre des projets CAREFOR et HABITATS (non publié) ont en revanche montré des variations inattendues, sous la forme de pics de valeurs moins négatives à des profondeurs inférieures à un mètre. Dans le cadre de DynForDiv, nous avons poursuivi ces investigations pour les sites ALA, ITO, NOU, MPB et TRI. Par ailleurs, nous avons effectué une datation carbone 14 de la MOS des pics observés sur trois profils du site ITO\_W.

Les résultats, non tous détaillés ici (Fig. 20a), montrent l'existence de profils avec pic de valeurs moins négatives pour 7 des 8 profils du site ITO et pour 5 des 7 profils étudiés au site NOU. Les profils des sites ALA(2), MPB (2), PAR(3), et TRI(2) ne montrent pas de pic ou celui-ci n'est que peu prononcé (MPB\_E).

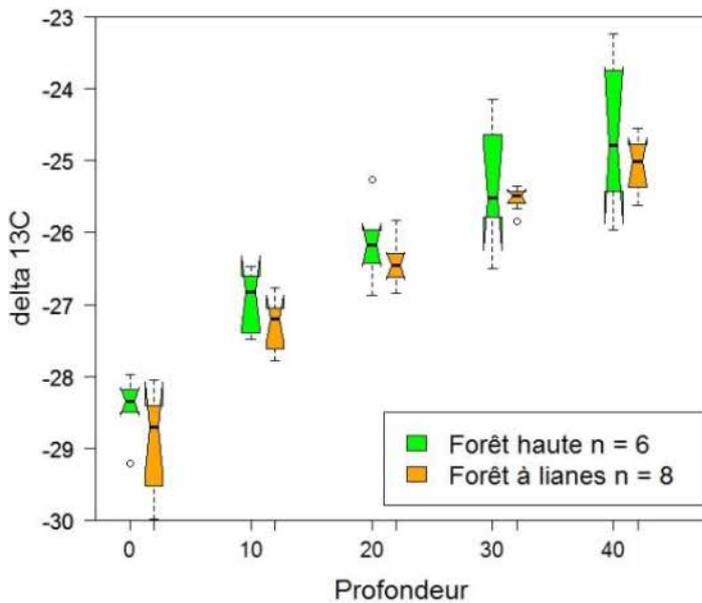
L'interprétation de ces pics nécessite de vérifier qu'il n'y a pas eu inversion des couches pédologiques (colluvionnement par ex.) ce qui est réalisé par l'observation des profils de teneur en carbone (Fig. 20b) qui doivent être régulièrement décroissants. Pour définir un pic, les valeurs observées doivent également s'écarter des valeurs attendues suivant le modèle de distillation de Raleigh (Fig. 20a), qui donne l'enrichissement relatif en  $^{13}C$  lorsque la teneur en C diminue au cours de la transformation des molécules organiques en molécules de plus en plus petites (humines) au cours de la pédogenèse. Ni l'amplitude des pics, la valeur la moins négative observée à ITO\_W8 est de -23,06, ni leurs durées, ne soutiennent l'hypothèse d'une alternance forêt-savane/végétation ouverte à graminées.

De plus, les datations carbone-14 de la MOS sur les échantillons de sol encadrant les maxima des pics de trois profils d'ITO\_W donnent des temps moyens de résidence (1400-2020 ; 2230-3295 ; 1965-3130 BP  $\pm$  30) peu compatibles avec des pics synchrones. Ce qui, soit invalide l'hypothèse d'un synchroniseur climatique de type période sèche, dont dépendrait l'installation de végétations à graminées, soit implique une série d'évènements très rapprochés. Les travaux de (Tardy 1998) montrent une série de périodes à paléoincendies au cours de l'Holocène récent (moins de 3 000 BP) compatible avec nos observations du site ITO. Mais, ces paléoincendies n'étaient-ils pas d'origine anthropique ? C'est la question que posent également les archéologues (Migeon 2009). Les ouvertures de la forêt associées à de tels paléoincendies ne peuvent avoir engendré l'installation de végétations herbacées que sous climat sec, impropre à la réinstallation d'une forêt, sauf pour les sols les plus hydromorphes où l'on trouve en Guyane des savanes 'édaphiques'.

Nous avons formulé deux hypothèses, qui doivent encore être testées de manière plus approfondie : 1) celle de conditions pédogénétiques, telles qu'un apport en éléments minéraux issu de la contraction de la biomasse en place lorsque la dégradation est supérieure à l'aggradation (succession régressive) ; la restitution des éléments minéraux pourrait être favorable à une évolution rapide des MOS qui serait alors accompagnée d'un enrichissement relatif en  $^{13}C$  (une intensification du modèle de distillation de Raleigh en somme) et 2) celle d'un apport exogène par la culture d'une plante à photosynthèse de type C4. La culture du maïs, plante en C4 ayant été cultivée par les amérindiens anciens en Guyane (McKey et al. 2010), est donc l'hypothèse implicite.

Les mesures de  $\delta^{13}C$  que nous avons réalisées sur les feuilles de graminées bambusiformes des cambrouses montrent qu'elles ne peuvent en aucun cas être impliquées dans ce signal : -30,64 ; -29,27 (*Lasiacis* sp., Mts d'Arawa) ; -32,46 (*Guadua* sp., Saül) ; -30,72 (litière de cambrouse à *Lasiacis*, ITO). Les litières de végétations basses à lianes ont également donné des valeurs très négatives : -29,9 ; -30,66 (ITO).

Pour tester la première hypothèse, nous avons considéré que de tels changements de fertilité du sol devraient être associés à de forts changements de végétation. Nous avons testé si un écart des valeurs de  $\delta^{13}C$  entre 0 et 40 cm de profondeur (c.à.d. au-dessus des pics) pouvait différencier les profils observés sous les deux grands types de végétation en présence (FH : forêt haute sans grande abondance de lianes ; FL : végétation basse envahie de lianes). Un test ANOVA multiple à 2 facteurs montre que les distributions de valeurs diffèrent entre FH et FL ( $p \approx 0.01$ ) cependant, cette différence est due aux sols sous forêt à lianes qui présentent des valeurs un peu plus négatives (Fig. 21), c. à d. à l'inverse de celles attendues sous l'hypothèse « pédogénétique ». Celle-ci doit donc être rejetée.



**Fig. 21.** Comparaison des distributions de valeurs de  $\delta^{13}C$  jusqu'à 40 cm de profondeur, entre situations de forêt haute (vert) et de végétation à lianes (orange) ; encoche : intervalle de confiance approché (95%) de la médiane (trait noir épais).

La seconde hypothèse pourra être testée par la détection de phytolithes de plantes en  $C4$ , notamment de maïs, au niveau des anomalies des profils isotopiques.

*D'après (Arroyo-Kalin 2012), certaines populations amérindiennes ont pratiqué la culture du maïs associée à celle du manioc doux alors que d'autres cultivaient principalement le manioc amer. Toute perturbation anthropique liée à l'agriculture ne serait donc pas décelable par la signature isotopique. D'autre part, la culture du maïs semble avoir été limitée à certaines conditions écologiques favorables qui ne sont pas celles des ferralsols (Arroyo-Kalin 2012), mais pourraient être celles des têtes de talweg où nous observons fréquemment des végétations basses à dynamique intense. Les âges carbone-14 obtenus pour les pics de  $\delta^{13}C$  sont parfaitement compatibles avec la présence connue de populations humaines, voir ci-dessous.*

### **II.2.11 Traces matérielles d'une occupation humaine ancienne**

*Les traces laissées par les civilisations amérindiennes précolombiennes sont nombreuses, largement réparties sur le territoire et témoignent de l'existence passée de populations humaines importantes en Guyane (Migeon 2012), probablement dès 7 000 ans BP (<https://www.academia.edu/2221808/>). Cependant, les données permettant d'inférer les densités de population au cours du temps sont encore très peu nombreuses pour l'Amazonie (Goldberg et al. 2016). L'hypothèse que ces populations aient transformé leur environnement, transporté et domestiqué des espèces est largement validée (Levis et al. 2017). Cependant, on ne sait pas précisément avec quelle intensité, emprise spatiale et fréquence temporelle ces occupations, accompagnées de transformations du couvert forestier, se sont déroulées. Les vestiges de ces occupations humaines ont été trouvés dans tous les environnements (Migeon 2012).*

*L'Hypothèse d'une possible déprise massive 'post 1492' de l'occupation humaine est rejetée par certains écologues des forêts amazoniennes (Phillips et al. 2004) par ex., au motif que l'empreinte CO<sub>2</sub> de l'emprise, et de la déforestation qui l'aurait accompagnée, n'a pas été détectée dans les carottes glaciaires. On peut opposer à cet argument que d'une part l'accroissement graduel des populations humaines pourrait ne pas avoir produit de pic de CO<sub>2</sub> très marqué et que d'autre part la transformation des végétations en place aurait pu se faire avec conservation d'un écosystème globalement forestier sous contrainte anthropique forte.*

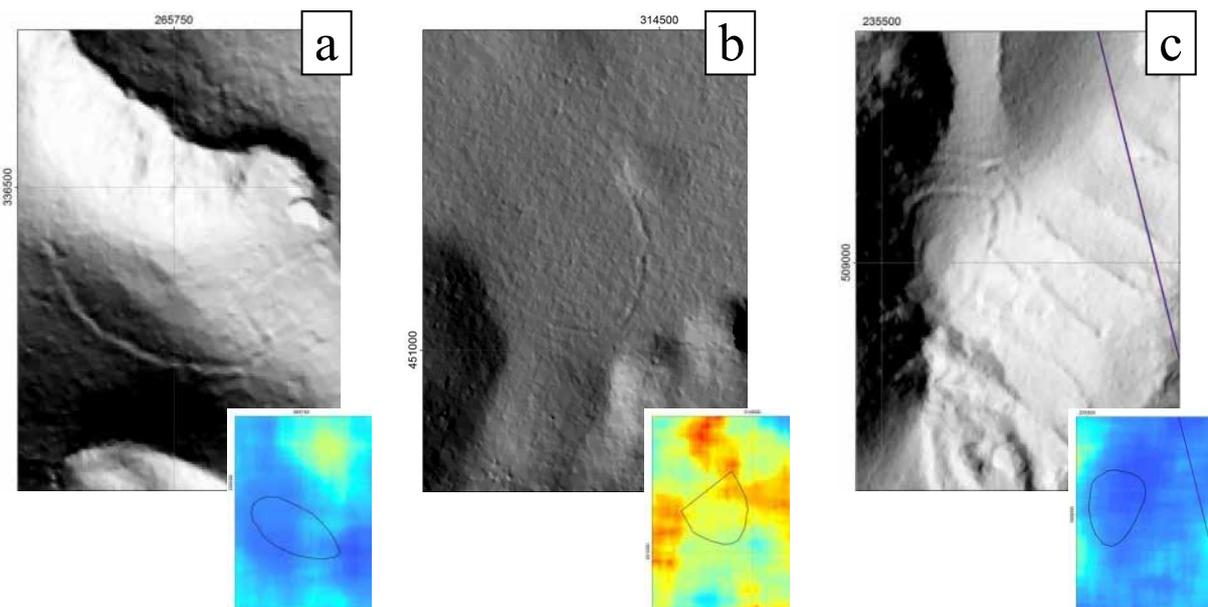
*L'estimation des densités de population humaines en Amérique du sud, bien que manquant de données pour l'Amazonie, montre clairement une croissance régulière de ces populations à partir de 5 500 ans BP, et cela semble fortement lié au développement de l'agriculture (Goldberg et al. 2016). Cette période correspond approximativement à un profil de sol de 150cm (Fig. 20c). Les reconstitutions de densité de population et les enregistrements de charbons montrent de profonds bouleversements pour la période qui suit l'arrivée des européens dans les Amériques, notamment un déclin massif des populations (Marlon et al. 2013). Quoi qu'il en soit de ce débat, nous considérons ici l'hypothèse d'une emprise, possiblement importante, exercée par les populations humaines anciennes sur l'écosystème forestier de Guyane et l'hypothèse réciproque d'une déprise importante lors de l'effondrement des populations amérindiennes qui suivit l'arrivée des européens. Dans le cadre de cette hypothèse, les forêts du sud, à dynamique intense, seraient celles où l'emprise humaine aurait atteint un développement maximal.*

*L'objectif de DynForDiv n'était pas de documenter au plan archéologique l'histoire des sites étudiés. Toutefois la technique LiDAR a la capacité de rendre compte de la topographie, et même de la micro-topographie (infra-métrique), perçue au travers de la couverture végétale. En étudiant les structures topographiques en tant qu'indicateur de la genèse des sols, nous avons découvert un premier géoglyphe (montagne couronnée en Guyane), au site ITO. Par la suite nous avons systématiquement recherché ces artefacts, en les mettant en*

évidence par une modélisation des ombres portées du relief, accessible dans la plupart des logiciels SIG.

Nous avons ainsi découvert (ou co-découvert pour le site NOU, projet LongTime) quatre montagnes couronnées aux sites NOU\_V, ITO\_W et TRI\_W. Une cinquième a été découverte par l'équipe DIADEMA lors d'une prospection pédestre au site ALA, à proximité de l'inselberg du Toukouchipan dans les Tumuc-Humac, dans le cadre de l'expédition « Planète Revisitée ».

Nous nous limiterons ici à montrer que l'état de la dynamique forestière dans l'emprise de ces géoglyphes est très variable (Fig. 22), embrassant pratiquement toute la gamme observée par LiDAR. Notre conclusion provisoire est, qu'à ce stade et en l'absence de données informant sur le mode et les âges d'occupation, il ne peut être établi de lien direct entre l'état dynamique actuel du couvert forestier et son occupation ancienne attestée par les géoglyphes. Ceci n'exclut nullement la possibilité d'un lien plus complexe impliquant l'évolution à long terme des végétations après perturbation.



**Fig. 22.** Exemples de géoglyphes mis en évidence par l'étude des Modèles Numériques de Terrain obtenus par LiDAR et leur situation sur les cartes de dynamique ABSmed75, voir Fig. 3d. ; **a)** Montagne couronnée du Mt Itoupé, ITO\_W, dynamique 2014-16 ; **b)** Fossé au sud du grand plateau du site Nouragues, NOU\_V, dynamique 2012-15 ; **c)** Montagne couronnée à double fossé au Mt de la Trinité, TRI\_W, dynamique 2014-16 ; noter les sommets plans des deux montagnes couronnées.

## II.2.12 Biogéographie et dynamique forestière

### a. Documentation de la flore des arbres de Guyane

DynForDiv s'inscrit dans une longue série de projets de recherche sur l'écologie des forêts de Guyane s'appuyant sur une connaissance aussi poussée que possible de la taxonomie des espèces d'arbres. A ce jour, la checklist des espèces arborescentes de Guyane associée au réseau de données Guyadiv et à l'Herbier de Guyane comporte environ 1800 entrées valides. DynForDiv a permis de renforcer cette connaissance, notamment par la collecte d'échantillons d'herbiers dans chacun des sites étudiés lors de la réalisation des relevés du protocole botanique ou en marge de ces relevés.

Les inventaires DynForDiv, au total 57 relevés point-quadrats de 112 arbres chacun, sont désormais partie intégrante du jeu de données Guyadiv. Ils correspondent à un total de 6384 arbres étudiés sur le terrain, appartenant à plus d'un millier d'espèces. Environ 30% des arbres interceptés par les relevés sont échantillonnés pour identification. Les collections sont déposées à l'Herbier IRD de Guyane (CAY). Cependant, seul un petit nombre de ces échantillons fait l'objet d'un véritable échantillon d'herbier qui sera incorporé à la collection générale, les autres sont des spécimens pour identification déposés au laboratoire de l'Herbier IRD de Guyane. Les spécimens retenus pour herbier sont des échantillons fertiles ou stériles (sans fleurs ni fruits) documentant des espèces peu ou pas connues, une localité nouvelle. Outre les arbres, les collections d'herbier incluent d'autres types de végétaux, lianes, épiphytes, herbes etc. dès lors qu'il a semblé intéressant d'en documenter la présence sur les sites d'étude ou qu'il a semblé intéressant de documenter l'espèce par la collecte de nouveaux spécimens. Au total l'échantillonnage réalisé au cours des travaux du projet DynForDiv comporte environ 2000 spécimens d'arbres pour identification au laboratoire, environ 300 collections d'herbier (séries : Geniez ; Gonzalez ; Molino ; Sabatier) dont 216 arbres, 19 arbustes, 21 lianes et diverses herbacées et épiphytes.

Les collections d'herbier comportent plusieurs espèces d'arbres nouvelles pour la Guyane, voire pour la science, ainsi que des espèces dont il était nécessaire de compléter le matériel en vue d'une éventuelle publication. Parmi ces espèces remarquables, et à titre d'exemple, mentionnons :

- **arbres typiques (endémiques) de la Guyane** : *Inga retinocarpa* Poncy, Leguminosae ; *Qualea mori-boomii* Marc.-Berti, Vochysiaceae (photo de couverture) ; *Qualea tricolor* Benoist, Vochysiaceae ;
- **arbres nouveaux pour la Guyane** : *Cedrela fissilis* Vell., Meliaceae ; *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton, Leguminosae ; *Rauvolfia pentaphylla* (Huber) Ducke, Apocynaceae ; *Trema integerrima* (Beurl.) Standl., Cannabaceae ;
- **lianes nouvelles pour la Guyane** : *Byttneria catalpifolia* Jacq. , Sterculiaceae ; *Cissus pulcherrima* Vell., Vitaceae ; *Matelea* cf. *surinamensis* Morillo, Apocynaceae ;
- **arbres nouveaux pour la science** : *Capparidastrum* aff. *osmanthum*, Capparaceae ; *Terminalia* sp. 1, Combretaceae ; *Pouteria* sp. 32, Sapotacea ;

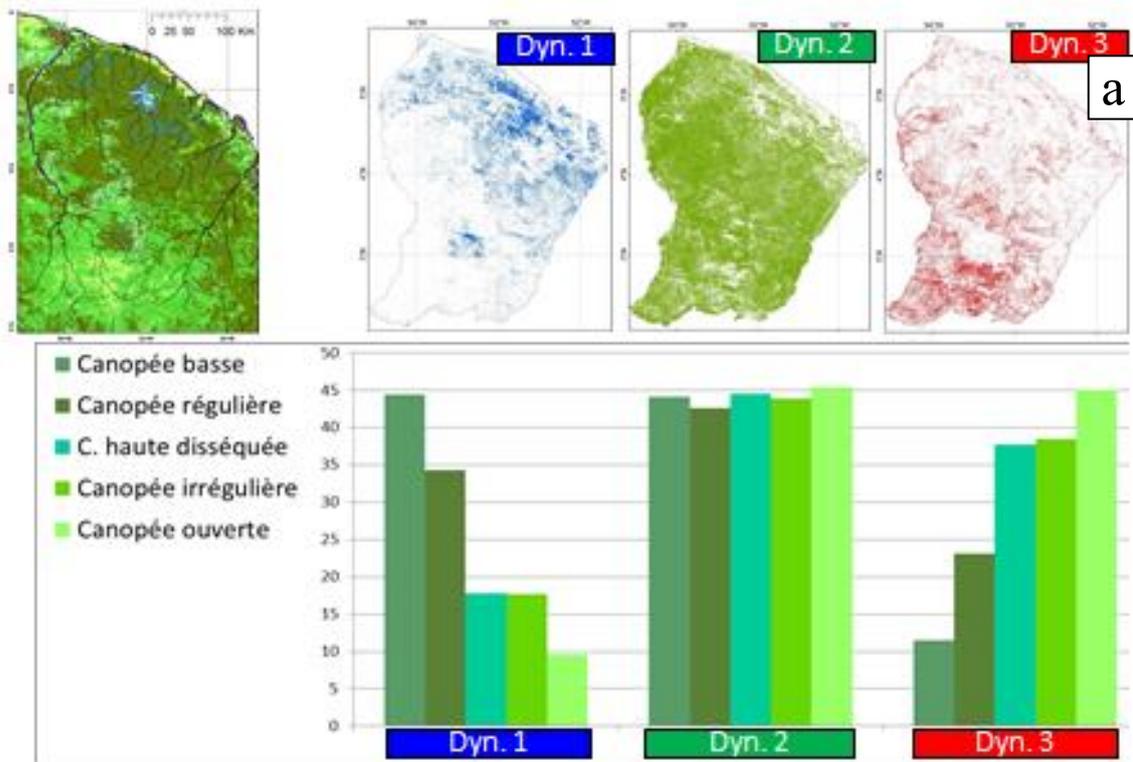
Pour cette dernière catégorie, DynForDiv a contribué à la publication (Engel & Sabatier, soumis) d'une espèce de *Vanatnea*, Humiriaceae, qui semble endémique des forêts à dynamique lente du nord de la Guyane. Les trois espèces possiblement nouvelles pour la science ont été collectées au site ITO, ce qui souligne la remarquable richesse et originalité floristique des petites montagnes situées dans le territoire du PAG.

#### **b. Paysages forestiers et paysages géomorphologiques**

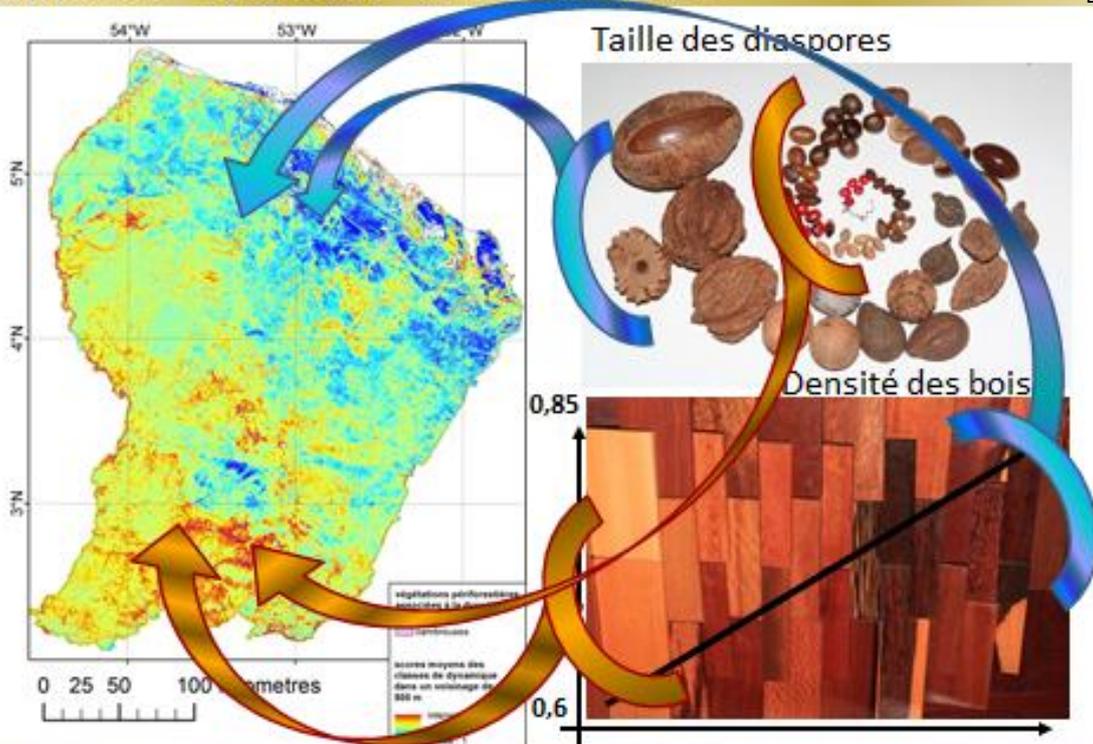
Nous avons calculé les fréquences des classes de dynamique 1, 2 et 3 de la « classification dynamique » dans les classes de paysages forestiers (Gond et al. 2011) ainsi que dans les classes de paysages géomorphologiques (Guitet et al. 2015).

La distribution des classes de dynamique 1 (basse) et 3 (intense) caractérise fortement les classes de paysage forestier ; au contraire la classe de dynamique 2 (intermédiaire) est uniformément distribuée (Fig. 23a).

On remarque que les classes de paysage forestier 20 (canopée disséquée) et 21 (canopée irrégulière) ne peuvent être distinguées du point de vue de la fréquence des classes de dynamique.



### DynForDiv – Dynamique ~ Traits fonctionnels

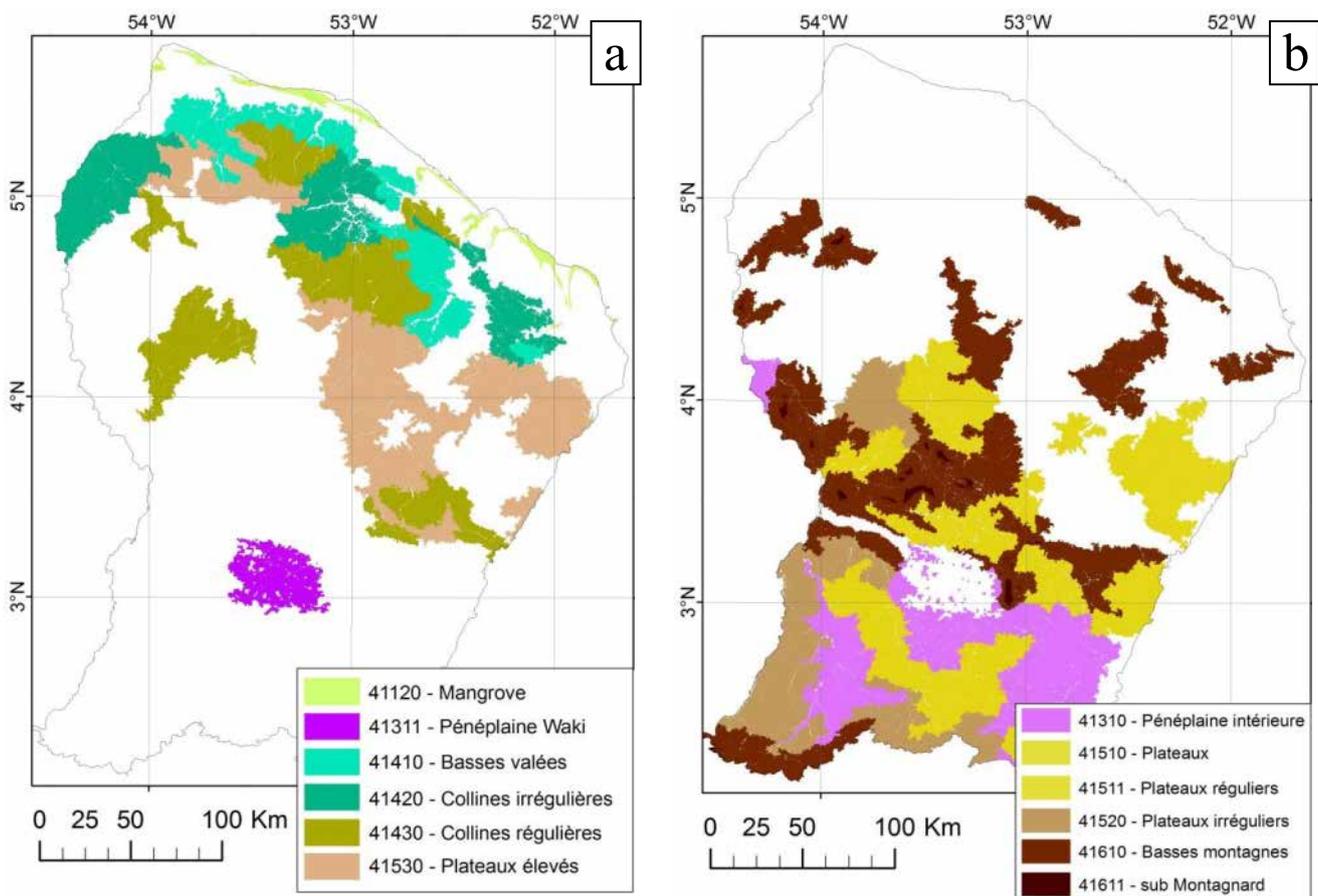


Tables rondes Diversité ultramarines, Sénat, 07 déc. 2017

**Fig. 23. a)** Distribution des classes inférées de la classification « dynamique » de l'image Landsat dans les classes de paysages forestiers 18 à 22 (Gond et al. 2011) ; **b)** Représentation schématique de la biogéographie des arbres et des traits fonctionnels des communautés d'arbres en relation avec la dynamique forestière, utilisée à des fins didactiques.

La distribution des traits fonctionnels (densité des bois et taille des diaspores) dans les communautés d'arbres à l'échelle de la Guyane est documentée grâce au réseau de données d'inventaire (Guyadiv). Nous en montrons ici les caractéristiques fondamentales : les forêts du nord, à dynamique basse, ont des fréquences plus élevées d'espèces à bois dense et diaspores de grande dimension que les forêts du sud à dynamique intense. Ces caractéristiques montrent qu'il ne s'agit pas uniquement de différences de nature biogéographique, mais bien de différences fonctionnelles, en relation même avec les niveaux d'intensité de leur dynamique forestière. Cette opposition géographique a été présentée schématiquement lors d'une table ronde consacrée aux questions de diversité dans les régions ultramarines, dans le contexte des changements climatiques (Fig. 23b).

La fréquence des classes de dynamique dans les paysages géomorphologiques (Guitet et al. 2015) suit une distribution géographique liée à l'organisation globalement nord-sud de ces paysages (Fig. 24 a & b). Seule la classe « Montagnes » a une répartition géographique plus uniforme. Elle comporte une fréquence élevée de pixels classifiés 3 (dynamique intense).



**Fig. 24.** Paysages géomorphologiques (Guitet et al. 2015) ; **a)** Où la classe de dynamique basse est la plus fréquente ; **b)** Où la classe à dynamique intense est la plus fréquente.

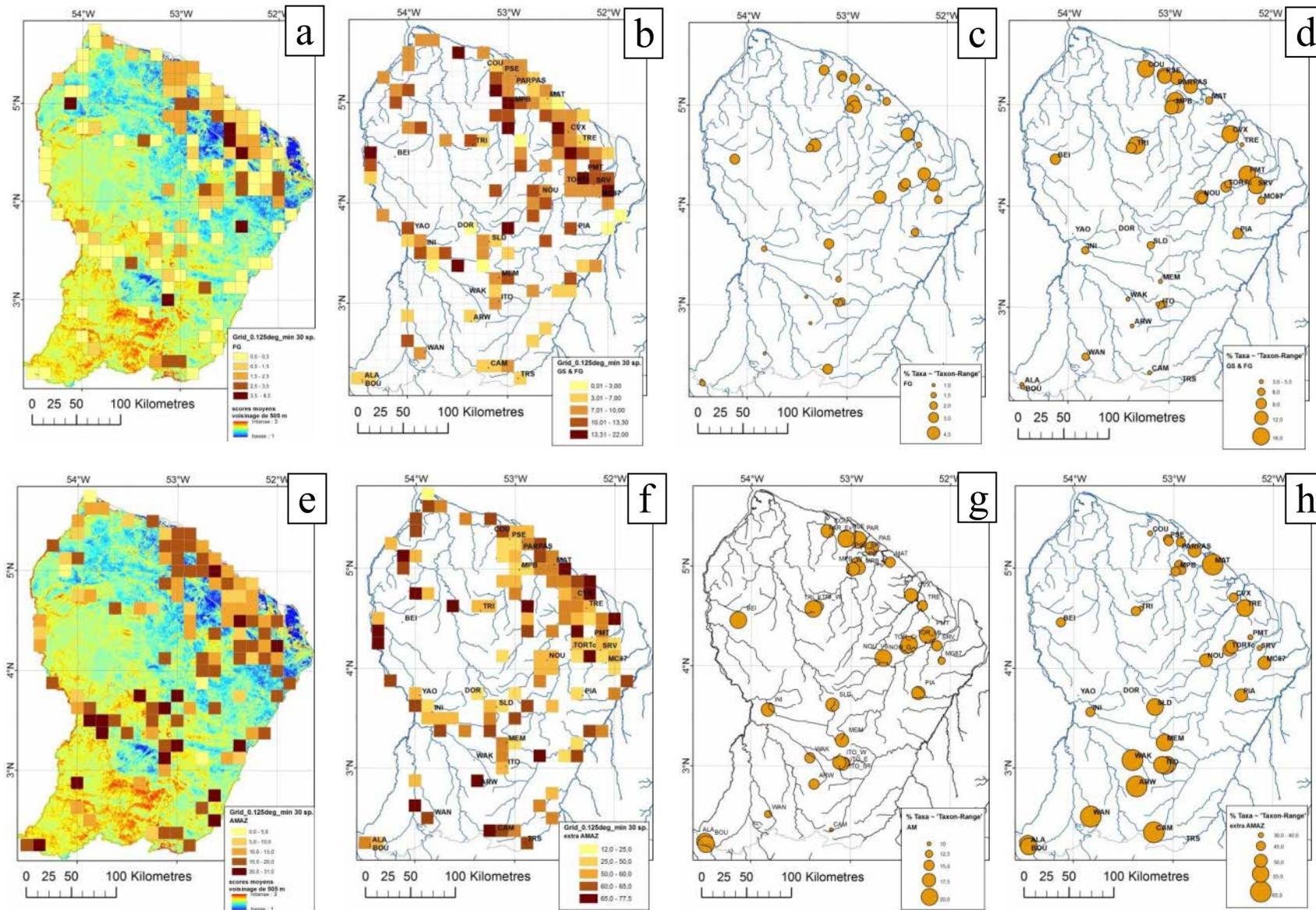
### c. Aires de distribution des espèces arborescentes

Nous avons vu (II.2.4) que la composition taxonomique des communautés d'arbres ainsi que la distribution des traits (WSG et DFM) dans ces communautés suivent un gradient géographique globalement nord-sud (Fig. 5.b). Nous cherchons à savoir si ces communautés sont des sous-ensembles d'un même pool floristique régional, déterminés par le filtre écologique de la dynamique forestière ou si des pools floristiques distincts sont présents.

*Cette question a une importance capitale en matière de conservation de la biodiversité. Nous en faisons ici une première approche afin de fournir aux gestionnaires des éléments d'analyse et d'interprétation de la distribution spatiale des types de forêts associés à la dynamique forestière (Fig. 11). Pour cette première approche, nous utilisons les aires de distribution connues des espèces (Cardoso et al. 2017) pour tester l'existence de particularités biogéographiques.*

*Nous retenons pour les aires de distribution, la proximité à la Guyane française et les domaines d'aires croissantes : Guyane française (FG), Guyanes, incluant FG (GS), Amazonie brésilienne et Guyanes (AMBrGS), Amazonie de l'ouest et Guyanes (AMwGS), ensemble de l'Amazonie (AMAZ), Amazonie et hors Amazonie (extraAMAZ). La proportion des espèces ayant ces types de distribution est analysée pour deux jeux de données : les données de collectes botaniques (Herbiers) d'après la base de données Aublet de l'Herbier IRD de Guyane et celles des inventaires botaniques (Guyadiv). Pour le premier, les statistiques sont réalisées pour une grille de 0,125° en longitude et latitude, en ne retenant que les cellules où 30 espèces au moins ont été recensées. Pour le second, les statistiques sont réalisées par site, en ne retenant que les sites où 100 espèces au moins ont été recensées. Les deux jeux de données ne sont pas totalement indépendants puisque certaines collectes d'échantillons d'herbier ont été réalisées dans le cadre des inventaires. Cependant, la majorité des collectes d'herbier a été réalisée indépendamment de tout inventaire, suivant une stratégie très différente. Les collectes d'Herbier tendent à documenter la flore mais ne reflètent pas la structure des communautés ; inversement les inventaires représentent, au moins localement, la structure des communautés et ne représentent la flore que pour des pressions d'inventaire très importantes.*

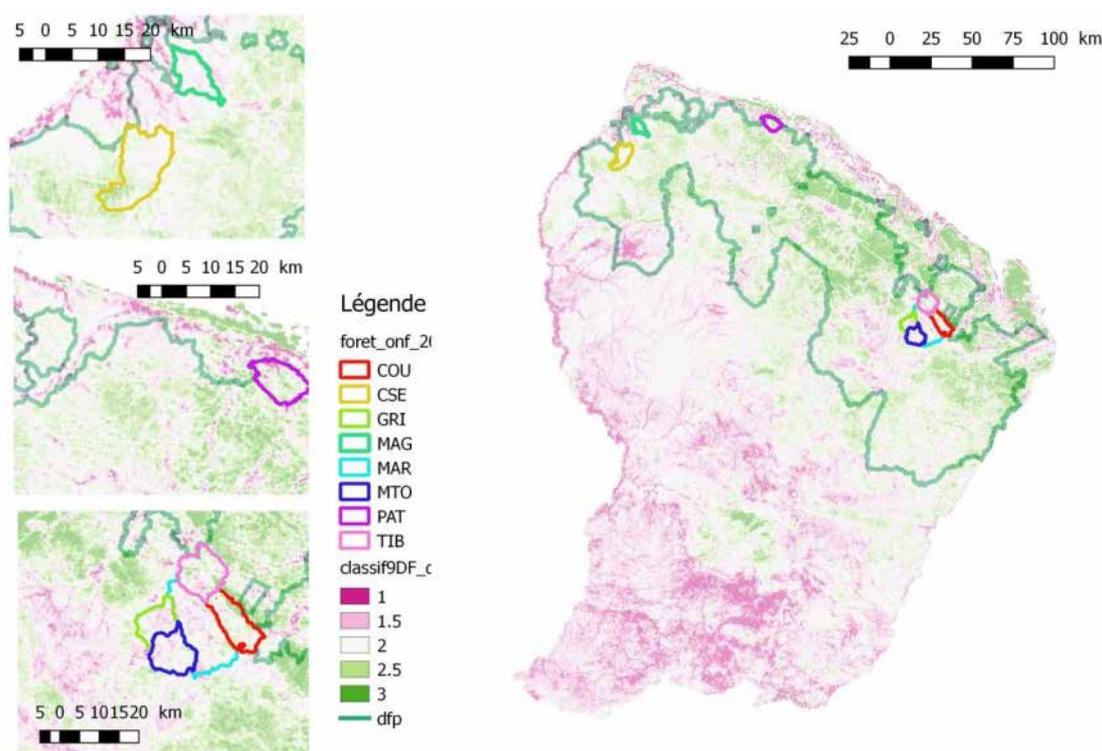
*Pour les distributions FG et GS, 175 espèces dont 54 ne sont connues que de Guyane française, la liste des espèces est fournie en Annexe 2. Les résultats (Fig. 25), détaillés ici pour les répartitions extrêmes (régionales : FG et GS ; ubiquistes AMAZ et extraAMAZ), montrent des variations géographiques conséquentes des contributions des groupes définis par l'aire de distribution connue. Ainsi, les espèces des groupes FG et GS constituent une part plus importante des flores locales comme des communautés (Fig. 25 a & b, c & d respectivement) dans le nord de la Guyane où dominent les forêts à dynamique basse. Au contraire, les distributions plus ubiquistes des groupes AMAZ et extraAMAZ constituent une part plus importante dans le sud de la Guyane et particulièrement dans la péninsule du sud, tant pour la flore (Fig. 25 e & f) que pour les communautés (Fig. 25 g & h). Les patrons sont concordantes entre les jeux de données Herbier et Guyadiv pour les distributions FG et GS mais diffèrent sensiblement pour AMAZ et extraAMAZ.*



**Fig. 25.** Contribution des espèces arborescentes aux flores locales, d'après les collections d'herbiers (**a, b, e, f**) et aux communautés, d'après les inventaires Guyadiv (**c, d, g, h**), en fonction de leur aire de distribution ; FG : Guyane française (**a, c**) ; GS : Guyanes (**b, d**) ; AMAZ : Amazonie (**e, g**) ; extraAMAZ : Amazonie et hors d'Amazonie (**f, h**).

### II.2.13 Impact de l'exploitation sur la dynamique forestière

On s'intéresse ici aux massifs forestiers du DFP (Domaine Forestier Permanent) sur lesquels l'exploitation forestière s'est concentrée au cours de la période 1995-2005, antérieure aux acquisitions Landsat utilisées pour l'inférence des dynamiques forestières. Seuls les massifs pour lesquels au moins 15 parcelles ont été exploitées sur cette période sont retenus dans cette analyse exploratoire (Fig. 26).



**Fig. 26.** Massifs forestiers du DFP (Domaine Forestier Permanent) pour lesquels au moins 15 parcelles ont été exploitées au cours de la période 1995-2005 ; classif9DF : scores de la classification Landsat « dynamique ».

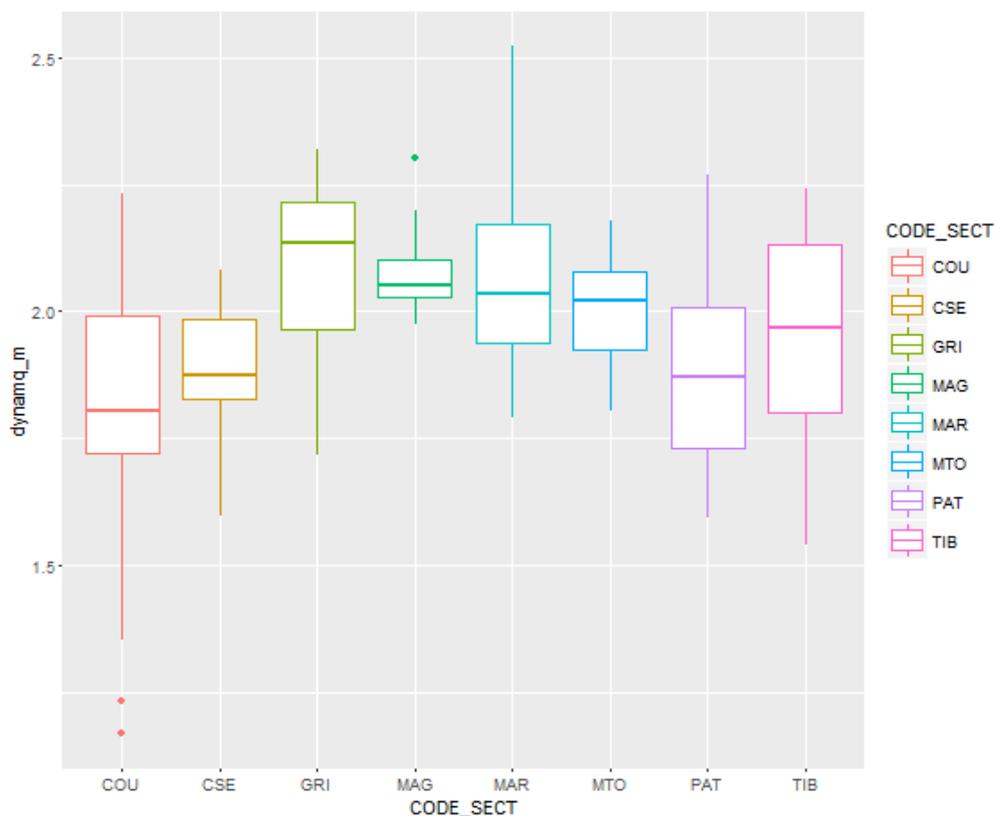
Les statistiques de suivi des volumes exploités (VOL-2005) étant moins fiables avant 1995 on ne remontera pas au-delà de cette date. Ces massifs se répartissent sur l'Est comme sur l'Ouest du DFP. Certains massifs présentent des dynamiques naturellement fortes GRI, MAG, MAR, MTO, d'autres des dynamiques plus faibles COU, CSE ou variables PAT, TIB (Fig. 27). On observe sur ces massifs la valeur moyenne des scores de dynamique issus de la classification de l'image Landsat (Fig. 11) dans les parcelles exploitées. Ces valeurs de dynamiques sont croisées avec l'ancienneté de l'exploitation et l'intensité de prélèvement pour évaluer l'impact de l'activité forestière sur le turn-over forestier sur le court et moyen terme (Table 1).

Comme attendu, la dynamique est très significativement liée au secteur considéré (CODE\_SECT). On détecte également un effet faible mais significatif de la date d'exploitation (effet « âge » i.e. ancienneté par rapport à la date de prise de vue des données Landsat ayant servie à la conception de l'indice de dynamique) sur la valeur de l'indicateur de dynamique (F-Statistic: 6.776 on 1 and 174 DF, p-value: 0.01004). Par contre, l'intensité d'exploitation (effet « volume ») ne semble pas influencer la dynamique. La prise en compte des variations naturelles de dynamique massifs par massifs (effet « secteur ») indique

cependant une interaction légère avec l'effet volume. La prise en compte de cette interaction renforce la significativité et l'influence de l'effet âge ( $F$ -Statistic: 9.5348 on 1 and 174 DF,  $p$ -value: 0.00238).

**Table 1.** Test des effets «age», «intensité» et «secteur» d'exploitation » sur l'indice de dynamique ; modèle linéaire avec interactions

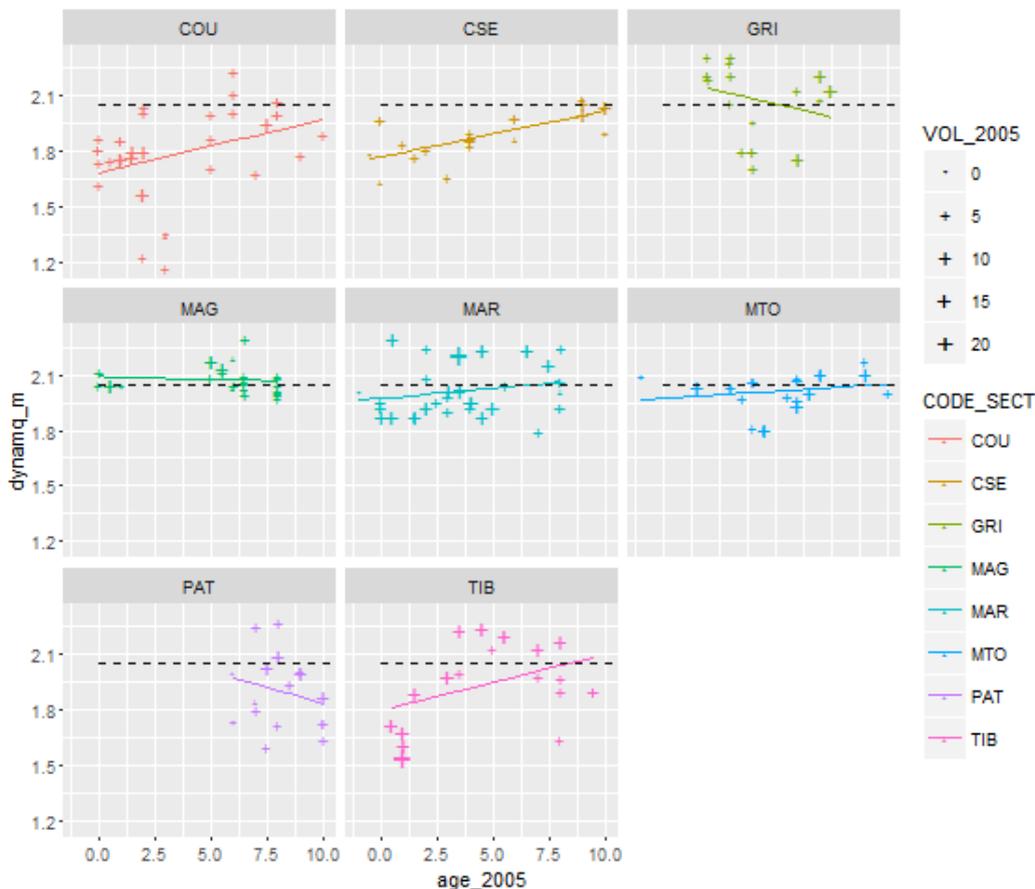
Effets	Degré de liberté	Somme des carrés	Carré moyen	test F	p-value
secteur	7	1.7837	0.254807	8.9174	3.0e-09 ***
volume	1	0.0130	0.012990	0.4546	0.50113
age	1	0.2724	0.272450	9.5348	0.00238 **
interaction volume x secteur	7	0.3676	0.052514	1.8378	0.08350 .
Residus	159	4.5433	0.028574		



**Fig. 27.** Distribution par massif (CODE\_SECT) des valeurs moyennes de score de dynamique dans les parcelles non exploitées.

Les effets observés de l'âge de l'exploitation sont complexes et dépendent de la dynamique initiale des peuplements exploités comme le démontre la variation des pentes de régression (Fig. 28). Pour les massifs présentant des forêts naturellement peu dynamiques (COU, CSE), on observe une augmentation du score moyen de dynamique avec l'âge d'exploitation, c'est-à-dire que la dynamique des peuplements se trouverait renforcée à moyen terme par l'exploitation, réagissant à un effet durable et entretenu au moins sur les dix premières années suivant l'exploitation. Cet effet serait similaire à celui révélé par

les données LiDAR sur les parcelles exploitées du site Paracou (PAR\_E ; Fig. 5b). Pour les forêts présentant à l'inverse des peuplements déjà très dynamiques (GRI, MAG, MAR, MTO), l'exploitation n'aurait pas d'impact ou un impact très faible comme le montre les pentes de régression quasi-nulle (Fig 28). Dans les massifs où la dynamique est naturellement plus hétérogène, les effets sont variables.

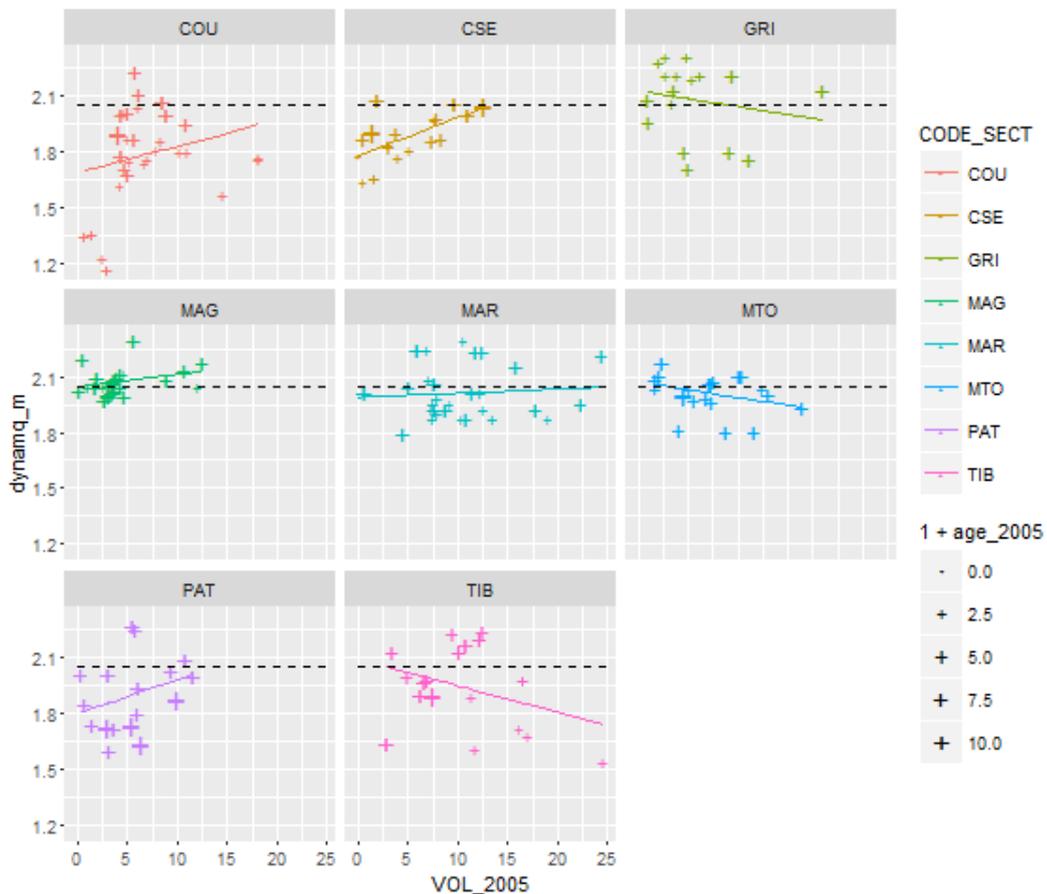


**Fig. 28.** Valeur moyenne de score de dynamique en fonction de l'âge de prélèvement dans les parcelles exploitées.

Ces effets restent à confirmer par des études plus systématiques et approfondies qui n'ont pu être menées dans le cadre du présent projet. Ils peuvent être interprétés de la façon suivante : dans le cas de peuplements peu dynamiques à canopée fermée, l'exploitation de quelques gros arbres dominants provoque de nombreuses mortalités directes et indirectes (dégâts d'exploitation) durant plusieurs années après exploitation (Picard et al. 2012), rompant la stabilité du peuplement sur le moyen terme (effet d'éclaircies trop brutales) ; d'où une accélération du turnover. Ce phénomène de déstabilisation est bien documenté sur les dispositifs de recherche intégrant des modalités d'exploitation comme Paracou où il est accompagné de changements dans la composition floristique (Gourlet-Fleury et al. 2004). Par contre, pour les peuplements plus dynamiques et naturellement plus ouverts, l'exploitation des gros arbres dominants provoquerait mécaniquement une diminution de la composante « dégradation » due à l'instabilité des grands arbres (effet de régularisation) et moins de dégâts du fait de la moindre densité du peuplement. L'effet d'éclaircie, favorable à la croissance des jeunes arbres en place, serait donc à court terme plus important que l'effet déstabilisant. A plus long terme, il favoriserait cependant les

espèces adaptées à une ouverture naturellement forte de la canopée déjà très présentes dans le peuplement : arbres héliophiles à bois de faible densité et lianes. Une accélération du turnover sur le long terme pourrait en résulter.

L'effet intensité d'exploitation (Fig. 29) tend à confirmer ces hypothèses avec pour MTO, GRI et TIB une (légère) diminution de la dynamique avec l'intensité d'exploitation, cohérentes avec un effet régularisation, alors que sur COU, CSE, PAT la dynamique augmente avec l'intensité d'exploitation. Les cas de MAR et MAG sont cependant moins évidents. Une valeur seuil de 2 pour la dynamique (voir également Fig 27) départage ces deux comportements.



**Fig. 29.** Valeur moyenne de l'indicateur de dynamique en fonction de l'intensité de prélèvement (VOL\_2005) sur les parcelles exploitées.

Ces observations, ne sont pas à l'abri de biais :

- la ressource exploitable pourrait dépendre de l'état initial (non connu) du régime de turnover ;
- des variations de composition des peuplements pourraient influencer conjointement la dynamique et l'exploitation forestière (peuplements riches en angélique vs peuplements pauvre en angélique notamment)
- artefacts dus à la conception de l'indicateurs de dynamique (dominance de la classe de dynamique 2 ; effets de saturation, par ex.).

#### **II.2.14 Structures territoriales des dispositifs de gestion-exploitation & conservation**

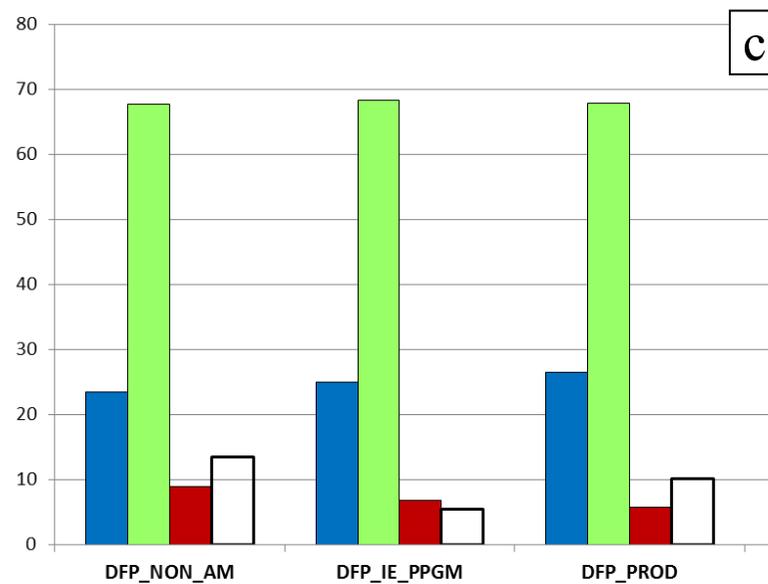
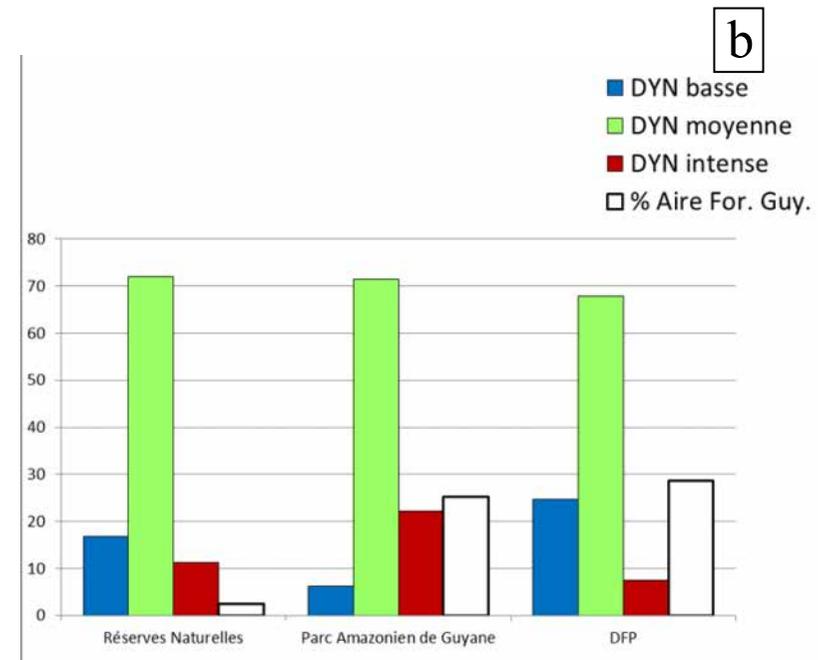
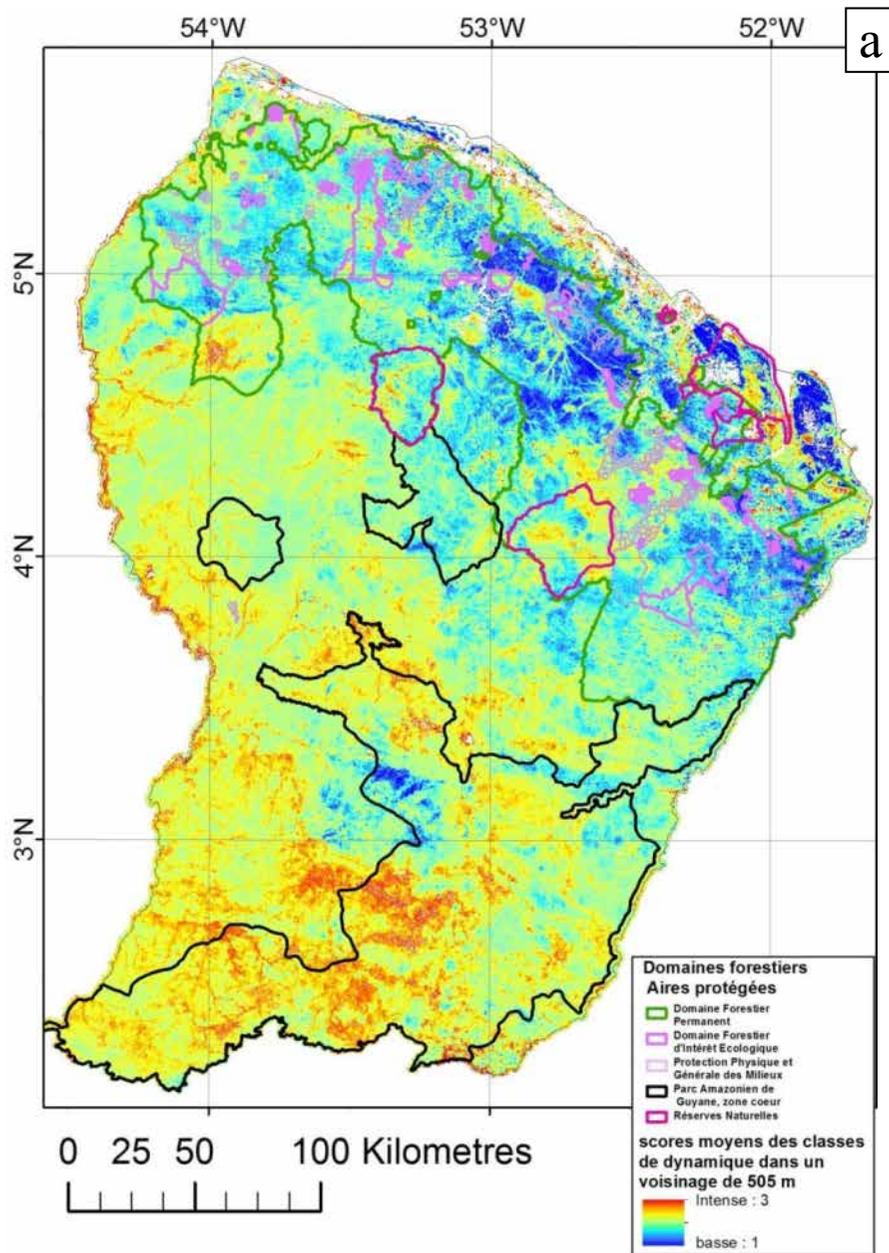
*Nous considèrerons ici d'une part les principales structures territoriales sur lesquelles s'appuie l'administration du domaine forestier et d'autre part, la fréquence des 3 classes de la classification « dynamique » (Fig. 30). Ces territoires sont le Domaine Forestier Permanent (DFP), le Parc Amazonien de Guyane (PAG) et les Réserves Naturelles intégrales (RN). Ces trois structures ne couvrent cependant que 55% du domaine forestier.*

*Le DFP est le territoire sur lequel l'Office National des Forêt administre, organise et régule l'exploitation forestière, c.à.d. essentiellement l'exploitation de bois d'œuvre. S'ajoutera vraisemblablement dans l'avenir l'exploitation de la biomasse à des fins de production d'énergie. Le DFP comporte des secteurs de production (DFP\_PROD) déjà évoqués (II.2.13), des secteurs de conservation sans aucune exploitation, définis par leur intérêt écologique (DFP\_IE) ou la nécessité de maintenir une protection physique de l'environnement d'un site (DFP\_PPGM) et des secteurs non encore aménagés ou pour lesquels le type d'aménagement n'a pas été formellement décidé (notés ici DFP\_NON\_AM). Le DFP, environ 27,8% de l'aire forestière de Guyane (Fig. 30b), est situé essentiellement dans le nord de la Guyane ; la fréquence des forêts à dynamique basse y apparaît toujours plus élevée que celle des forêts à dynamique intense, quel que soit le secteur (Fig. 30c). L'ensemble des aires DFP\_IE & PPGM représente 19% du DFP soit 5,2% du domaine forestier.*

*Le territoire du PAG est principalement situé dans la moitié sud de la Guyane, la fréquence des forêts à dynamique intense apparaît plus élevée que celle des forêts à dynamique basse (Fig. 30b). La zone cœur de parc représente environ 25 % de l'aire forestière (Fig. 30b). Elle comporte, dans la pénélaine du bassin de la Waki une aire importante de forêts dont la dynamique apparaît très basse (forêts à Parinari mises en évidence par le projet CAREFOR) ainsi qu'une aire isolée à dynamique basse située entre les réserves naturelles des Nouragues et de la Trinité.*

*Les réserves naturelles (RN) sont situées dans des aires mixtes du point de vue de la dynamique forestière. Les forêts à dynamique basse y sont mieux représentées que dans le PAG (Fig. 30b). Leur aire ne couvre environ que 2,4% de l'aire forestière.*

**Fig. 30. (page suivante)** Fréquence des classes de dynamique forestière inférées de la classification « dynamique » dans les emprises des principaux dispositifs de gestion-exploitation et conservation en Guyane.



## II.3. Conclusions et discussion

### II.3.1 Conclusions

- *La forêt guyanaise connaît des régimes de turnover forestier stationnaires au moins sur des périodes décennales ou pluri-décennales ;*
- *Ces régimes sont très contrastés, parfois même à très courte distance ;*
- *A l'échelle de la Guyane, ils ont une répartition géographique extrêmement nette (dynamique élevée au Sud et à l'Ouest, dynamique basse au Nord et au Nord-Est) ; nous en proposons une première esquisse cartographique.*
- *La composition en espèces et les traits fonctionnels (densité des bois ; taille des diaspores) des communautés d'arbres sont liés aux régimes de turnover (bois denses et grosses diaspores plus présents lorsque le régime de turnover est bas ; bois légers et petites diaspores lorsqu'il est intense). Jusqu'ici, la densité des bois a été préférentiellement reliée à la fertilité chimique des sols (Muller-Landau 2004), (Quesada et al. 2012) ou à la résistance au stress hydrique (Aubry-Kientz et al. 2015).*
- *A l'échelle d'un vaste territoire (la Guyane) nous mettons en évidence un effet de type 'perturbation intermédiaire' de la dynamique forestière sur la diversité des communautés : à l'échelle du paysage, en deçà d'un certain seuil (encore difficile à préciser en termes de turnover) la communauté est plus diversifiée lorsque la dynamique augmente, au-delà de ce seuil sa diversité diminue.*
- *Contrairement à l'étude de (Tymen et al. 2015) sur le site des Nouragues, nous montrons que les lianes ne représentent pas un stade ultime (arrêté) de la succession, mais qu'il faut au contraire envisager qu'elles représentent un stade transitoire d'une succession régressive (forêt-haute → lianes → cambrouses à bambous).*
- *L'abondance des végétations à lianes et des cambrouses dans le sud-Guyane (cf. Gond et al. 2011) confirmée par notre étude, et le lien spatial très fort entre celles-ci et les forêts à turnover intense, amène à la conclusion que de larges portions du territoire forestier guyanais sont le siège d'une succession régressive.*
- *L'intensité du turnover apparaît partiellement liée à la fertilité physico-chimique des sols et à la position topographie, tant à l'échelle locale que pour l'ensemble de la Guyane. Toutefois, ces déterminismes n'expliquent pas complètement les patrons observés.*
- *L'histoire des occupations humaines anciennes, qui ont laissé des traces parfaitement visibles (géoglyphes, céramiques, charbons) et semble-t-il des traces d'agriculture (sols bruns; possible signature de plantes en C4 dans les profils isotopiques de la matière organique des sols), pourrait expliquer les phénomènes observés et doit être une hypothèse forte.*

### II.3.2 Discussion et recommandations:

#### a. Dynamiques forestières dans le contexte amazonien

*Un patron spatial de densité des bois dans les communautés d'arbres, de même nature mais de plus faible amplitude que celui observé ici (15,8% d'augmentation de l'est vers le nord-ouest contre ~30% ici) a également été mis en évidence sur de plus grande distance en Amazonie (Baker et al. 2004). Il est généralement interprété en termes de relation à la fertilité chimique des sols (Quesada et al. 2012). En termes de processus, une dérive de faible intensité vers les bois légers et les diaspores de petite taille est observée dans les recrus après perturbation dans les parcelles permanentes amazoniennes (Baker et al. 2016).*

*De par leurs caractéristiques, notamment de traits fonctionnels, les forêts à dynamique intense s'apparentent à des forêts perturbées (secondarisées) alors que celles à dynamique basse*

seraient des forêts beaucoup plus anciennes, voire reliques, où les espèces à faible capacité de migration-colonisation sont beaucoup plus fréquentes.

La question d'une possible déprise massive 'post 1492' de l'occupation humaine est rejetée par certains écologues des forêts amazoniennes (Phillips 2004, 2016 par ex.) au motif que l'empreinte CO<sub>2</sub> dans les carottes glaciaires de l'emprise (déforestation) qui l'a nécessairement précédée n'a pas été détectée. Les reconstitutions de densité de population et les enregistrements de charbons montrent cependant de profonds bouleversements pour cette période dans les Amériques (Marlon et al. 2013). Quoi qu'il en soit de ce débat, nous devons considérer ici l'hypothèse d'une emprise, possiblement importante, exercée par les populations humaines anciennes sur l'écosystème forestier et l'hypothèse réciproque, d'une déprise importante lors de l'effondrement des populations amérindiennes qui a suivi l'arrivée des européens. Dans le cadre de cette hypothèse, les forêts à canopée ouverte, dynamique intense et fort couvert de lianes du sud de la Guyane correspondraient aux régions où l'occupation humaine était la plus forte et où les forêts avaient été le plus profondément transformées. Par leur composition floristique et leurs traits (bois peu dense), leur dynamique intense favorable à la création d'ouvertures naturelles, un climat plus sec et des sols de meilleure fertilité, les forêts du sud auraient ainsi pu être plus favorables à l'installation de populations humaines. Une alternative possible à l'impact d'une forte occupation humaine serait celle de la préexistence des forêts à dynamique intense. Celle-ci serait possible selon le scénario de (Toby Pennington et al. 2000) qui propose une forte extension des forêts sèches saisonnières au pléistocène, plutôt qu'un remplacement des forêts par des savanes et l'existence de zones forestières refuges (Haffer 1982) notamment durant le dernier maximum glaciaire (LGM).

Le patron de distribution des dynamiques forestières (Fig. 11) pourrait donc être la signature d'héritages multiples plutôt que la résultante de conditions environnementales actuelles.

Diverses relations déjà perçues à l'échelle locale sont concordantes avec les résultats obtenus ici. Nous avons notamment détaillé la relation de perturbation intermédiaire qui lie la diversité à l'intensité du régime de dynamique. De même, les taux de mortalité plus élevés associés à une moindre densité des bois et une fréquence plus élevée d'espèces héliophiles observés dans les situations topographiques de bas-fond et sols hydromorphes (Madelaine et al. 2007; Ferry et al. 2010) s'accordent parfaitement avec l'observation d'une fréquence élevée le long des cours d'eau de la classe de télédétection 3 associée à une dynamique élevée.

Cependant, de nombreux résultats de DynForDiv éclairent d'un jour nouveau voire sont en contradiction avec les paradigmes<sup>3</sup> de l'écologie des forêts tropicales, en premier lieu desquels la conception de la dynamique des communautés végétales et des structures tridimensionnelles associées (architecture forestière). Nous pensons que cela résulte d'une mauvaise compréhension de la relation entre dynamique -que l'on caractérise sur le court terme - et succession, que l'on ne sait pas caractériser sur le long voire très long terme et dont on attend qu'elle se termine asymptotiquement par un système forestier à l'équilibre (i.e. dégradation vs aggradation ou recrutement vs mortalité se compensent) en l'absence de perturbation externe. Il faut envisager que -dans certaines conditions- les systèmes forestiers amazoniens (et tropicaux ?) puissent avoir des trajectoires globalement constructives (accumulation de biomasse et structuration forestière) et des trajectoires globalement déconstructives (perte de biomasse et déstructuration) qui se succèdent, voire sont cycliques. La structure en 'canopée fovéolée' pourrait être le symptôme de la juxtaposition dans le paysage de telles trajectoires, les déconstructions affectant préférentiellement les canopées basses. Ces paysages forestiers se trouvent préférentiellement sur les sols non contraignants (meilleure fertilité physique).

A l'échelle du territoire et par comparaison inter-sites, les résultats obtenus contredisent également la généralisation des relations observées sur un site unique intensivement étudié. Ainsi,

---

<sup>3</sup> ensemble des variantes d'une conception dominante (wikipedia)

*la relation stress-hydrique ~ densité des bois ~ mortalité, modélisée au site de Paracou en Guyane (Aubry-Kientz et al. 2013) fait apparaître une mortalité générale plus importante associée aux fortes pluviométries et une meilleure résistance au stress hydrique des espèces à bois dense, deux patrons inverses des patrons géographiques mis en évidence dans DynForDiv. L'interprétation à privilégier doit être celle d'une disparité des communautés d'arbres (entre régions nord et sud de la Guyane) due à des facteurs historiques ou bio-géographiques.*

### **b. Dynamiques forestières et suivi des impacts de l'exploitation**

*La cartographie des régimes de dynamique forestière, qui dénotent des fonctionnements et des compositions floristiques différents, offre au gestionnaire une nouvelle grille de lecture du paysage forestier. L'amélioration de la résolution et de la fiabilité de la cartographie proposée dans le projet (par exemple à l'aide des données Sentinel 2 gratuites et de résolution plus fine que Landsat) pourrait être un objectif de court terme pour améliorer l'outil et affiner l'analyse de la répartition des différents faciès forestiers en fonction des caractéristiques géologiques et géomorphologiques.*

*Notre analyse préliminaire de l'impact de l'exploitation sur la dynamique forestière montre qu'il serait utile de pouvoir caractériser plus précisément cet impact. L'acquisition de données LiDAR lors de la mise en place des dispositifs d'exploitation fournirait, sans surcoût, un état initial si cette donnée uni-date était interprétable en termes de dynamique (voir II.4.2). Le suivi pourrait alors être opéré, par LiDAR sur sites d'étude, par télédétection ou éventuellement photogrammétrie sur de plus vastes territoires. Une telle approche complèterait les informations que fournissent les sites permanents d'observation (réseau GUYAFOR) non complètement représentatifs de l'espace forestier et d'extension limitée.*

### **c. Dynamiques forestières et suivi des espaces protégés**

*Nous avons montré que les forêts du sud de la Guyane sont très vraisemblablement le siège de successions régressives qui opèrent sur des temps longs. Il serait maintenant souhaitable de mieux comprendre ce phénomène, son origine, son déterminisme, son évolution, son lien éventuel avec le climat du Sud Guyane susceptible de l'accentuer, sa réversibilité. La mise en place d'un dispositif de suivi de l'évolution du couvert forestier paraît également indispensable dans le contexte des changements climatiques actuels. Ce dernier aspect doit être intégré à l'ensemble des actions que le Parc amazonien de Guyane (PAG) mène dans le cadre de la connaissance du 'contenu' de l'aire dont il a la charge. L'approche par télédétection LiDAR aéroportée dans laquelle le PAG a investi au site du Mt Itoupé (acquisition 2014) a permis la 'capture' d'un état 'initial', qui n'est certes pas un t0 des phénomènes à l'œuvre mais constitue un jalon qui sera une référence importante. Cependant, en raison de son coût élevé, la technologie LiDAR n'apparaît pas adaptée au suivi du territoire du PAG. Nous avons montré que la télédétection classique, en s'appuyant sur des données LiDAR locales, a le potentiel pour caractériser les dynamiques de végétation et leurs évolutions. Ce potentiel se renforcera rapidement suite à l'entrée en production de nouveaux capteurs satellitaires à haute fréquence temporelle comme Sentinel 2. Nous avons montré que la photogrammétrie pouvait également être mise en œuvre pour la caractérisation de l'évolution des végétations ; une évaluation de la possibilité de mise en œuvre de cette technologie, et une estimation des coûts induits, pour le suivi du site Itoupé serait à réaliser. Le PAG a les moyens techniques d'un tel dispositif et est en lien avec un environnement scientifique adapté à de tels développements. Ce type de suivi ne doit cependant pas être une charge lourde. Il pourrait être mené en synergie et interdisciplinarité avec les autres actions de connaissance et suivi de l'aire protégée et de ses composantes, dans le cadre d'un réseau de sites de référence. La dynamique des forêts à l'échelle locale et régionale, vient apporter un angle de vue complémentaire aux autres regards déjà portés par d'autres approches. C'est du croisement de ces approches que proviendra l'information utile pour le gestionnaire des espaces naturels.*

Jusqu'ici, les études portant sur les épisodes de sécheresse en Amazonie attribués au changement climatique (Feldpausch et al. 2016), n'ont pas mis en évidence que ces phénomènes météorologiques atteignent la Guyane. Toutefois, plusieurs modèles (Joetzjer et al. 2013) suggèrent une évolution du climat guyanais vers une saisonnalité plus marquée, qui selon toute vraisemblance toucherait plus particulièrement le sud. Les microclimats d'altitude, associés à des habitats forestiers remarquables par leur biodiversité originale, sont susceptibles d'être altérés par une telle évolution climatique. Le PAG a installé en 2017 au site du Mt Itoupé une station météorologique automatisée ainsi que des capteurs-enregistreurs légers de température et hygrométrie le long des toposéquences Ouest et Est (E. Courtois com. Pers.). Un tel système de veille est tout à fait souhaitable pour disposer de données de référence. Là encore, un couplage avec des données de télédétection serait à rechercher. Comme montré par nos analyses préliminaires, celles-ci permettent de percevoir les phénomènes climatiques locaux associés aux reliefs.

#### **d. Dynamiques forestières et stratégies de gestion-conservation**

La cartographie de la dynamique forestière conforte la vision d'une forêt guyanaise multiple et contrastée notamment entre le Nord-Est du territoire et le Sud mais aussi entre les reliefs montagneux et les paysages moins accidentés. Concernant le domaine forestier permanent, qui joue un rôle socio-économique très important tout en assurant au plan écologique la continuité des espaces forestiers, cette différenciation doit amener un niveau de gestion adapté en fonction de la zone géographique dans laquelle on se trouve ainsi que du type de formation forestière en présence :

- Les forêts de plateaux, présentent une ressource en bois exploitables abondante et des conditions d'exploitation plus faciles. Elles présentent une dynamique relativement lente qui semble-t-il sera renforcée à moyen terme par les effets de l'exploitation forestière, favorisant le recrutement et la croissance des arbres. Il faut donc privilégier l'exploitation de ces types de forêts en s'assurant du renouvellement de la ressource.

- Les forêts de plaines et de collines, présentent des ressources moindres en bois exploitables. Elles montrent des fonctionnements plus différenciés, certaines avec un niveau relativement élevé de dynamique, d'autres avec une dynamique très basse. Les premières peuvent être exploitées durablement si l'on assure le maintien des arbres d'avenir ; les secondes nécessiteraient pour assurer un niveau acceptable de rentabilité d'exploiter au maximum la faible ressource exploitable disponible. L'exploitation de ces types de forêt nécessite donc une analyse précise des peuplements en présence.

- Les forêts de montagnes, fonctionnent avec un régime de turnover élevé qui détermine un haut niveau de diversité. Sur ces peuplements déjà très dynamiques les effets de l'exploitation sur la croissance du peuplement en place (par libération) seraient très faible voire quasi nuls ; au contraire ils pourraient entraîner une accélération de la dynamique forestière contraire au maintien d'une forêt structurée. Ces forêts doivent être classés en protection ou après analyse, faire l'objet d'une exploitation forestière réduite.

Actuellement, les aires protégées se concentrent essentiellement dans la partie Sud du territoire (zone cœur du Parc amazonien : 2 millions d'hectares) et sur les reliefs (RNN des Nouragues, de la Trinité, RBI de Lucifer Dékou-Dékou, RNN de Kaw pour partie). Ce sont donc essentiellement les forêts à dynamique intense qui bénéficient des statuts de protection. La majorité des forêts du Nord (2,4 millions d'ha), dont les forêts du Nord-Est moins dynamiques et plus originales à l'échelle amazonienne, font l'objet d'une gestion durable multifonctionnelle dans le cadre du Domaine Forestier Permanent (Code forestier) géré par l'ONF. L'ensemble des forêts du DFP fera l'objet à très court terme d'un document d'aménagement (plus de la moitié sont aménagées à ce jour) qui définira les grands objectifs en fonction des territoires. Une partie de ces forêts est vouée à l'exploitation forestière (série de production de bois), mais une partie

significative est déjà classée dans des séries à vocation de protection : série d'intérêt écologique (IE) et série de protection physique et générale des milieux (PPGM). Le seul fait de relever du régime forestier ne protège pas ces séries, quand bien même de protection, contre les orientations de certains documents stratégiques comme le Schéma Départemental d'Orientations Minière (SDOM) qui s'impose aux Directives Régionales d'Aménagement (DRA).

Un renforcement de ces statuts de protection, par exemple en réserve biologique intégrale (RBI) comme cela a été réalisé dernièrement sur les Petites Montagnes Tortue, au cœur des forêts à dynamique lente, serait un premier pas pour compléter le réseau d'espaces protégés de Guyane. Toutefois, cet ensemble est très morcelé (Fig. 16) ce qui est un facteur négatif pour la conservation et le maintien de processus écologiques fondamentaux, compte tenu de l'importance que revêtent : 1) la conservation de la faune, 2) la continuité spatiale de l'écosystème et 3) la perte d'intégrité lorsque leur superficie devient trop faible (Laurance et al. 2002). Il conviendrait ainsi de repenser le dispositif de conservation des forêts de Guyane de façon à prendre pleinement en considération les territoires forestiers du nord de la Guyane, porteurs d'une biodiversité originale. Il s'agirait en s'appuyant notamment sur les zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF), de définir les nouveaux espaces à préserver, dans le sens des impératifs de conservation mentionnés plus haut. Dans le contexte sociopolitique de la Guyane et d'exercice budgétaire toujours plus contraint pour la protection et la gestion des espaces naturels, il est nécessaire aujourd'hui d'engager une réflexion sur les outils les plus opérationnels sur lesquels appuyer une démarche volontariste de préservation durable.

Une telle démarche ne diminuerait en rien le potentiel forestier et agricole de la Guyane tant les espaces concernés sont ceux qui ont un moindre potentiel économique : forêts de moindre stature, à moindre stock d'essences d'intérêt commercial, sur des sols à faible voire très faible fertilité physique, peu résilients aux perturbations. Une expérience malheureuse du plan vert, l'espace agricole de Nancibo, au cœur des forêts à dynamique lente, montre qu'il ne faut pas attendre d'essor économique significatif de la conversion de ces espaces forestiers. Ne rien faire, en considérant que ces espaces sont de peu de valeur, reviendrait à ne pas se prémunir du 'mitage' de ces espaces qui est actuellement à l'œuvre. **En synergie avec le développement d'une stratégie de gestion durable des ressources forestières et des territoires forestiers, une stratégie de définition de nouveaux espaces protégés, au sein de ces forêts hors-normes du Nord de la Guyane et en continuité des espaces en réserve naturelle, est donc fortement souhaitable pour la conservation de ce patrimoine.**

#### e. Transfert des résultats aux gestionnaires

Le projet DynForDiv a été conçu comme un partenariat et une collaboration étroite entre une équipe de recherche et deux acteurs majeurs de la gestion et conservation du domaine forestier de Guyane. Cette configuration est propice à l'appropriation des résultats par les gestionnaires, mais n'est certainement pas suffisante. C'est notamment le cas de la nouvelle cartographie du domaine forestier, sous un angle novateur : l'intensité de la dynamique forestière. Un point de vue probablement un peu déroutant pour les gestionnaires.

Cette nouvelle façon de voir la forêt doit donc faire son chemin dans l'élaboration des documents et produits cartographiques conçus pour l'aide à la décision.

Actuellement, les travaux réalisés dans le cadre de DynForDiv ouvrent la porte à des applications cartographiques intéressant l'IGN, établissement public administratif en charge de la cartographie des forêts (production des BD-Forêt®) et de l'inventaire forestier et environnemental national (IFN).

En effet, suite à l'adoption en 2014 de l'article L151-3 du nouveau code forestier, les départements d'outre-mer se voient intégrés au dispositif de cartographie et de suivi régulier des forêts réalisé

par l'IGN. Des cartes de référence et des dispositifs d'inventaires adaptés au contexte guyanais doivent donc à terme être développés.

Une première cartographie forestière simple doit ainsi être produite en 2018 afin de déterminer les surfaces forestières au sens de la FAO : surfaces des « forêts », « autres terres boisées » et « autres terres dotées de couvert d'arbres ». Cette production doit s'appuyer sur la fusion et le retraitement de toutes les sources de données géographiques déjà disponibles (productions de l'ONF, du PAG, de la DEAL mais aussi des organismes de recherche ...). Les couches d'information géographique produites dans le cadre de DynForDiv à partir de la mosaïque LANDSAT d'Emil Cherrington (masque forêt, couverture du sol...) serviront de matière pour la réalisation de cette première cartographie des « enveloppes forestières » (encore appelée Brique1 par l'IGN). Elle permettra notamment de détecter les couvertures végétales non forestières dans les parties du territoire peu étudiées et non couvert par les gestionnaires de l'environnement (secteur situé au sud du DFP et au nord du Parc Amazonien).

La volonté de mise en place d'un système d'inventaire forestier régulier de type IFN en Guyane exprime par ailleurs le besoin de suivre l'évolution des couverts forestiers sur ce territoire dans le cadre des changements globaux : évolutions liées aux changements d'occupation des sols mais aussi évolutions liées aux changements climatiques. En débroussaillant le champ de la dynamique forestière et de l'impact des perturbations sur la dynamique et la diversité des forêts, le projet DynForDiv fournit les premières clefs pour une meilleure compréhension des phénomènes impliqués dans l'évolution des couverts forestiers. La cartographie des dynamiques forestières à l'échelle du département réalisée dans le cadre de DynForDiv, offre une possibilité de stratification de l'espace forestier qui peut être utile à la mise en place d'une stratégie d'échantillonnage pour un système de type IFN qui cherche à intégrer les dynamiques naturelles dans le suivi des évolutions. Par ailleurs, la méthode d'analyse de couvertures LIDAR multi-dates développée dans DynForDiv propose une piste novatrice pour le suivi des forêts. Cette action innovante qui s'appuie sur des nouvelles technologies en pleine essor permet d'imaginer de nouveaux systèmes d'inventaires et de suivi et d'envisager un renouvellement des systèmes IFN dans un contexte tropical qui se prête mal aux méthodes d'inventaire forestier classique. Les données acquises, les recherches menées et les résultats obtenus dans le cadre de DynForDiv contribuent ainsi à stimuler les réflexions de l'IGN sur cette piste.

## **f. Recommandations pour les politiques publiques**

Le résultat le plus concret pouvant être décliné en recommandations pour les politiques publiques est la forte structuration géographique des forêts de Guyane en lien avec les processus qui président à leur fonctionnement et renouvellement. Cette structuration géographique s'organise majoritairement en un gradient nord-sud. Or, les structures d'administration, de gestion, de conservation ou transformation de l'écosystème forestier et de ses composantes ont, elles aussi, une forte structuration nord-sud. On a de fait une surreprésentation des forêts à dynamique lente dans le Domaine Forestier Permanent, essentiellement destiné à l'exploitation forestière et à la conservation du couvert forestier, ainsi que dans les aires d'expansion urbaine, de développement agricole et minier, de densification du réseau routier. Au contraire, les forêts à dynamique rapide sont surreprésentées dans l'aire du Parc Amazonien de Guyane.

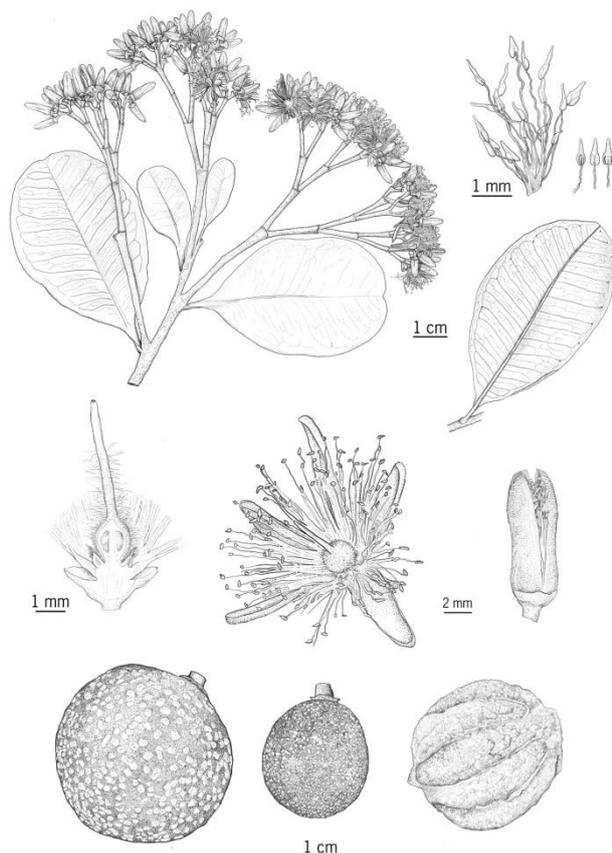
Nous avons montré que les forêts à dynamique lente recèlent une remarquable originalité floristique. L'intérêt du Parc Amazonien en tant qu'outil de gestion-conservation de la biodiversité, où ces forêts à dynamique lente sont minoritaires, n'en est en rien amoindri car il présente de nombreuses autres originalités dignes du plus grand intérêt. Mentionnons à titre d'exemple les populations du saki satan, primate fort probablement associé aux forêts à dynamique rapide, riches en secteurs envahis de lianes. Le Parc Amazonien recèle toutefois des secteurs de forêts à

dynamique lente (nord) ou intermédiaire (centre). C'est probablement à la juxtaposition de types forestiers aux fonctionnements contrastés que pourrait être attribuée la remarquable diversité floristique de la région de Saül (Mori et al. 1997). Une telle juxtaposition est à mettre en valeur à la fois dans les portés à connaissance du contenu du Parc ainsi que dans les projets de valorisation, exploration, pédagogie, tel que par exemple le projet « Atlas de la biodiversité communale » mis en œuvre à Saül actuellement.

L'originalité floristique des forêts à dynamique lente apparaît intimement liée à leur fonctionnement écologique, chez les arbres elle se traduit notamment par deux traits caractéristiques de ce fonctionnement : bois denses et grosses diaspores. Ce sont les caractéristiques de l'une des essences forestières emblématiques de la Guyane, le wacapou (*Vouacapoua americana* Aublet). Nous interprétons cette originalité floristique comme le résultat de processus s'inscrivant sur le très long terme, tels que les changements climatiques très anciens auxquels se sont superposées les occupations humaines de l'holocène (derniers millénaires) et dont l'impact aurait été moindre pour les forêts du Nord qui apparaissent donc comme des témoins de forêts très anciennes. Des reliques autrement dit. Cette interprétation rappelle la théorie des refuges, dont les dernières versions pointent une aire refuge dans le nord-Guyane (Prance 1982; Haffer and Prance 2001), mais y introduit l'impact des occupations humaines. De plus la cartographie que nous produisons est beaucoup plus précise. Il ne faut pas attendre des forêts à dynamique lente qu'elles se reconstituent à l'identique après avoir subi des perturbations. La trajectoire la plus probable, associée au changement radical de leur composition floristique, est qu'elles se transforment en forêts à dynamique rapide, plus ou moins rapidement en fonction de l'intensité de perturbation.

**Nous recommandons donc :**

- 1) **d'accroître fortement la proportion des forêts à dynamique lente dans les dispositifs de conservation, c'est-à-dire de renforcer les aires de conservation dans le nord de la Guyane;**
- 2) **de concevoir une continuité spatiale des aires de conservation de ces forêts, qui dans l'état actuel sont extrêmement morcelées et disjointes.**



*Vantanea maculicarpa* Sabatier & Engel (Humiriaceae), est un arbre forestier typique des forêts à dynamique lente. L'espèce a été décrite à l'occasion du projet DynForDiv (Engel and Sabatier 2018).

## II.4. Matériels et méthodes

### II.4.1 Sites d'étude

*DynForDiv s'est appuyé sur l'étude de sept sites forestiers de Guyane : (ALA, BVI, ITO, MPB, NOU, PAR, TRI, Table 2 et carte Fig. 1a). Quatre sites sont en forêts non exploitées de petites montagnes: deux, Mt Itoupé (ITO) et Mt Belle vue de l'Inini (BVI), au Sud, en zone cœur du Parc Amazonien de Guyane (PAG) et deux, Mt de la Trinité (TRI) et Mt Plomb (MPB) au Nord, dans le domaine forestier permanent géré par l'Office National de Forêts (ONF-Guyane). Les trois autres sites (ALA, NOU, PAR) sont respectivement dans des paysages de piémont, plateau et plaine côtière au relief résiduel (Guitet et al. 2013, 2015). NOU et TRI sont dans des réserves naturelles ; NOU et PAR sont des sites permanents de recherche gérés par le CNRS et le CIRAD respectivement. Le site crique Alama – Mts Mitaraka (ALA) dans les Tumuc-Humac au sud de la Guyane a pu être étudié grâce à une collaboration avec le Muséum National d'Histoire Naturelle et l'ONG Pro-Natura International dans le cadre du projet « La Planète Revisitée ». Nous avons réalisé dans ces sites des levés LiDAR et des relevés de terrain caractérisant les communautés d'arbres et les sols. En raison du coût élevé, aucun levé LiDAR n'a été réalisé au site ALA ; en raison d'une impossibilité matérielle liée à la sécurité des personnels<sup>4</sup>, aucun relevé de terrain n'a pu être réalisé au site BVI. Les sites des réseaux Habitats et Guyadiv (Fig. 1b & c) sont utilisés comme complément de données et éléments de comparaison.*

**Table 2.** Sites étudiés

Acronyme	Site	Données LiDAR	Relevés Habitats	Relevés Botaniques	longitude	latitude
ALA	Crique Alama, Tumuc-Humac	aucune	DynForDiv	DynForDiv	54° 26' 55,672" W	2° 14' 11,740" N
BVI	Mt Belle vue de l'Inini	multi-dates DynForDiv	aucun	aucun	53° 34' 35,7" W	3° 31' 29,8" N
DOR	Dorlin, Mt Belvédère	uni-date autre	aucun	autre	53° 31' 34,168" W	3° 44' 10,398" N
ITO	Mt Itoupé	multi-dates DynForDiv	autre et DynForDiv	autre et DynForDiv	53° 5' 17,899" W	3° 1' 14,202" N
MPB	Mt et crique Plomb	multi-dates, compl. DynForDiv	autre	autre, complété	52° 57' 35,306" W	4° 59' 31,504" N
NOU	Site des Nouragues	multi-dates autre	autre	autre, complété	52° 40' 44,271" W	4° 5' 11,971" N
PAR	Site de Paracou	multi-dates autre	autre	autre	52° 55' 45,889" W	5° 16' 3,874" N
TRI	Mt de la Trinité	multi-dates DynForDiv	DynForDiv	DynForDiv	53° 20' 50,448" W	4° 34' 47,322" N

### II.4.2 Acquisition et analyse des données LiDAR

*Les couvertures lidar multi-temporelles visent d'une part à établir le lien entre structure de la forêt et dynamique (régime de perturbation) et d'autre part à l'interprétation des données de composition floristiques.*

*Quatre sites focaux ont été choisis dans le cadre du projet sur des zones de reliefs pour une étude comparative des versants et du gradient climatique nord-sud. Des données acquises par d'autres projets ont été mobilisées pour étendre les observations à d'autres contrastes environnementaux et vérifier la validité des relations dynamique-composition-environnement. In fine, six sites satisfont à la condition d'une disponibilité des acquisitions lidar à deux dates ou plus (Table 2).*

<sup>4</sup> Présence de nombreux campements d'orpailleurs illégaux dans le voisinage immédiat du site.

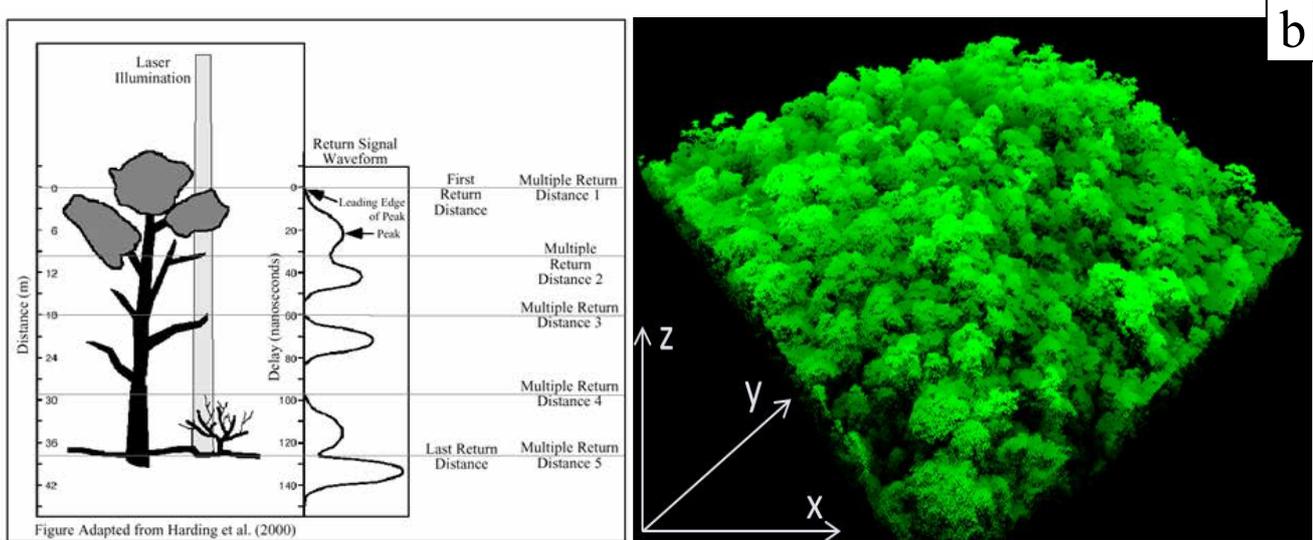
**Table 3.** Descriptif des données lidar mobilisées dans le cadre du projet DynForDiv

Acro_Site	Site	Année	Date	Dispositif_LiDAR	Mode	Densité (tir /m <sup>2</sup> )	Projet
MPB	Mt & Crique Plomb	2004	20/10/04	LMS6Q140i-60	LR	3.5	DIME
MPB	Mt & Crique Plomb	2009	09/04/09	LMS-280i	LR	5	Guyafor
MPB	Mt & Crique Plomb	2014	24/09/14	LMS-Q560	MR	10	DynForDiv
MPB	Mt & Crique Plomb	2016	06/10/16	LMS-Q560	MR	10	DynForDiv
PAR	Paracou	2004	19/10/04	LMS6Q140i-60	LR	3	DIME
PAR	Paracou	2009a	07/04/09	LMS-280i	LR	5	Guyafor
PAR	Paracou	2009b	11/09/09	LMS6Q140i-60	LR	2	Guyafor
PAR	Paracou	2009c	20/10/09	LMS6Q140i-60	LR	5	Guyafor
PAR	Paracou	2013	23/09/13	LMS-Q560	MR	15	CANOPOR
PAR	Paracou	2015	20/10/15	LMS-Q780	MR	32	CartoDiv
PAR	Paracou	2016	19/09/16	LMS-Q780	MR	35	ExpVal CNES
NOU	Nouragues	2007	../11/2007	LMS6Q140i-60 (?)	LR	5	cf CNRS
NOU	Nouragues	2008	../11/2008	LMS6Q140i-60 (?)	LR	5	cf CNRS
NOU	Nouragues	2012	../03/2012	LMS-Q560	MR	13	cf CNRS
NOU	Nouragues	2015	22/10/15	LMS-Q780	MR	22	CartoDiv
NOU	Nouragues	2016	21/09/16	LMS-Q780	MR	31	ExpVal CNES
TRI	Mt Trinité	2014	25/09/14	LMS-Q560	MR	10	DynForDiv
TRI	Mt Trinité	2016	17/08/16	LMS-Q560	MR	11	DynForDiv
BVI	Mt Belle-vue Inini	2014	04/08/14	LMS-Q560	MR	10	DynForDiv
BVI	Mt Belle-vue Inini	2016	17/08/16	LMS-Q560	MR	11	DynForDiv
ITO	Mt Itoupé	2014	07/08/14	LMS-Q560	MR	12	DynForDiv_PAG
ITO	Mt Itoupé	2016	18/08/16	LMS-Q560	MR	12	DynForDiv

Les données ALS (Aiborne Laser Scanner) sont obtenues grâce à un dispositif LiDAR (Light Detection and Ranging) aéroporté (Fig. 31). Elles se présentent sous la forme d'un nuage de points en trois dimensions représentant pour chaque point l'altitude à laquelle le faisceau laser a rencontré un obstacle (z) et son positionnement géographique (x,y). Cette apparente simplicité cache une technologie extrêmement sophistiquée et l'existence de nombreux paramètres susceptibles de modifier les résultats. Afin de minimiser cette source d'erreur, les acquisitions DynForDiv ont été réalisées avec les mêmes dispositifs LiDAR et aéronef et strictement avec les mêmes consignes paramétriques. Les données LiDAR antérieures ou dont l'acquisition n'a pas été sous le contrôle de DynForDiv peuvent avoir été réalisées avec des dispositifs très différents (Table 3) données LiDAR) susceptibles d'entraîner des différences de mesure en z notamment (Harding et al. 2001).

Les données LiDAR ALS ont une fiabilité décimétrique (Asner et al. 2002). Elles permettent typiquement de calculer les modèles numériques des variations altitudinales (Modèle Numérique de Surface ou **MNS**) et topographiques (Modèle Numérique de Terrain ou **MNT**). La différence MNS - MNT informe sur les variations de hauteur (h) de la végétation (Modèle Numérique de Canopée ou **MNC**). Ces opérations sont réalisées par un programme en python sous QGIS mettant en œuvre les outils proposés par la suite LasTools (<http://lastools.com/>). Les données de points classifiés (voir ci-dessous) sont stockées au format .laz et les sorties sont des rasters à la **définition de 1m**. Entre deux dates (t1, t2) de levés LiDAR, la différence entre MNS<sub>t2</sub> et MNS<sub>t1</sub> (ou MNC<sub>t2</sub> - MNC<sub>t1</sub>) informe sur les changements de hauteur de la canopée (**DH<sub>t2-t1</sub>**). Différents MNC sont calculés en fonction du mode de sélection des valeurs maximales de h ; nous utilisons principalement ici h max. à 1m de définition, mais avons testé le modèle « pit free » (Khosravipour et al. 2014) destiné à réduire les

'trouées' de taille métrique, suspectées d'être artéfactuelles sans que cela soit formellement démontré. Le modèle pit free peut se révéler intéressant pour réduire le bruit (trouées artéfactuelles) occasionné par des acquisitions de trop faible densité.



**Fig. 31.** Illustration de la technologie LiDAR ; a) Schéma du train d'onde généré par une impulsion, (adapté de Harding et al. 2000) ; b) Visualisation des données tridimensionnelles acquises sur la forêt.

*Le seuillage des MNC à une hauteur définissant la présence d'une trouée forestière, généralement un chablis (Lobo 2013; Hunter et al. 2015) permet de délimiter les trouées (GAP) présentes à chaque date, d'en calculer les superficies et leur distribution de tailles. C'est une évaluation statique de la dynamique forestière.*

*Entre deux dates de levés LiDAR, la différence entre GAPt2 et GAPt1 pour un même seuillage, informe sur la formation de nouvelles trouées (NT) et le comblement des anciennes trouées (AT). Nous utilisons la médiane des valeurs absolues des variations de hauteur dans un voisinage défini comme indicateur du niveau de dynamique forestière (ABSmedxx). Le turnover volumique (CTV) est obtenu lorsque ces variations de hauteur sont utilisées pour calculer le volume relatif de canopée affecté par des changements.*

*Les statistiques utilisées sont détaillées ci-dessous.*

*Un précédent travail de master (Laby 2015) d'analyse de données diachroniques d'archives a permis la mise au point d'une série de routines de prétraitement (calage géométrique, filtrage) et de traitement de séries temporelles pour l'analyse des trouées et des affaissements. Ce travail a permis de confirmer l'existence de différences durables de dynamique de canopée entre sites et entre faciès forestiers sur un même site. Par la suite, le pipeline de traitement (langages Python et R sous Qgis) a été étendu aux calculs des indicateurs de dynamique et turnover forestier.*

**Géoréférencement :** *L'analyse de la variation locale des hauteurs de canopée entre dates exige un géoréférencement très précis des nuages de points acquis aux différentes dates. A chaque date les lignes de vol sur ces 4 sites focaux sont réalisées avec un recouvrement entre bandes de 70% plus une ligne transversale qui coupe la zone dans sa largeur. Ce recouvrement des lignes additionné à la ligne transversale est nécessaire pour un calage fiable entre bandes.*

*Au début de chaque campagne après le montage du système LiDAR dans l'aéronef, un vol de calibration est réalisé sur une zone urbaine pour calculer les angles de calibration (angles entre la centrale inertielle et celui du laser, 'boresight angle'). Les nuages de points LiDAR sur sites sont calculés via le logiciel RiProcess de RIEGL en utilisant ces angles de calibration. Un ajustement*

complémentaire entre lignes de vols en X, Y et Z est néanmoins nécessaire. Celui-ci est réalisé par le fournisseur à l'aide de deux logiciels (RiProcess et TerraMatch). L'ajustement des lignes de vol sur des sites forestiers denses est difficile à cause du manque de zones de géométrie plane et de la faible densité des points au sol. La méthode utilisée dans RiProcess consiste à rechercher des surfaces planes homologues entre deux lignes de vol recouvrantes (ou entre deux nuages de points acquis à deux dates) et d'utiliser les centres de gravité et l'orientation de ces plans homologues pour ré-ajuster les nuages entre eux. Dans un second temps une classification des points sol est réalisée lancée sur Terrascan par lignes de vol. Une vérification manuelle de la cohérence des points sol est effectuée. Par comparaison entre dates, les points sol ainsi extraits, ont été utilisés dans la procédure de validation des données ainsi que pour le recalage (en Z) d'éventuelles erreurs résiduelles (point 3 ci-dessous).

Dans le cas des données plus hétérogènes (données 'historiques' sur les sites de Montagne Plomb, Paracou et Nouragues en particulier) il a été procédé à un recalage systématique des nuages de points entre dates. Pour calculer le correctif à apporter, la procédure utilisée était la suivante :

- translation dans le plan horizontal des modèles de surface de canopée pour minimiser l'écart absolu entre deux dates ;
- recalage en z sur la base des modèles numériques de terrain extraits ;
- en cas de dérive apparente (structuration spatiale claire de l'erreur résiduelle en z à l'échelle du site), une modélisation de cette dérive (raster de correction à une résolution de 10m) a été réalisée par le calcul de la différence entre la hauteur médiane dans un voisinage de 100m des points sol entre deux acquisitions ; ce raster de correction n'utilise que les zones les mieux échantillonnées (>densité médiane) ;

**Procédure de validation :** A la réception des données, la procédure de validation consiste à contrôler le respect des valeurs et paramètres de consigne. Concernant les levés effectués dans les quatre sites DynForDiv, aucun écart aux valeurs de consigne n'a justifié le recours à une nouvelle acquisition. Par contre des écarts en Z, entre dates, spatialement structurés et excédant les limites de tolérance de  $\pm 20$  cm certifiées par le fournisseur, ont été mis en évidence par le contrôle des MNT pour les sites MPB et TRI. Une révision des prétraitements a été demandée au fournisseur de données et a permis de solutionner ce problème.

**Caractérisation de la dynamique de canopée :** Différentes statistiques sont extraites des données lidar multi-temporelles pour caractériser la dynamique de la canopée. Les distributions de fréquence de taille de trouées ont fréquemment été utilisées à cette fin (Hunter et al. 2015). Cependant la définition de trouée elle-même est délicate et largement arbitraire. Les travaux de master de P Labby (2015) ont montré que la caractérisation des trouées, définies comme une surface forestière sans végétation au-delà d'une certaine hauteur au-dessus du sol (seuils généralement fixés à 2 ; 5 ou 10m), et la caractérisation des affaissements de canopées donnent des visions très différentes et peu concordantes de la dynamique. L'analyse de trouées est héritée de la mesure « manuelle » ponctuelle de la dynamique forestière qui nécessitait cette standardisation par des seuils arbitraires. Pour tous les sites, nous avons calculé les trouées aux seuils 2 ; 5 et 10m. Cependant, l'approche LiDAR permet de s'affranchir de ces seuils et de prendre en considération pratiquement toute la gamme des variations des hauteurs et volumes de végétation. D'autre part les résultats de ce projet montrent sans ambiguïté que des patrons spatiaux de dynamiques existent à l'échelle du paysage, ce qui rend a priori peu informatif des statistiques de distribution de fréquence de taille de trouée sans zonage préalable du paysage.

Nous avons retenu trois principaux types descripteurs de dynamique basés sur les différences des Modèles Numériques de Surface (MNS) de résolution 1 m entre deux dates, et normalisés pour caractériser une dynamique annuelle (Fig. 32a) :

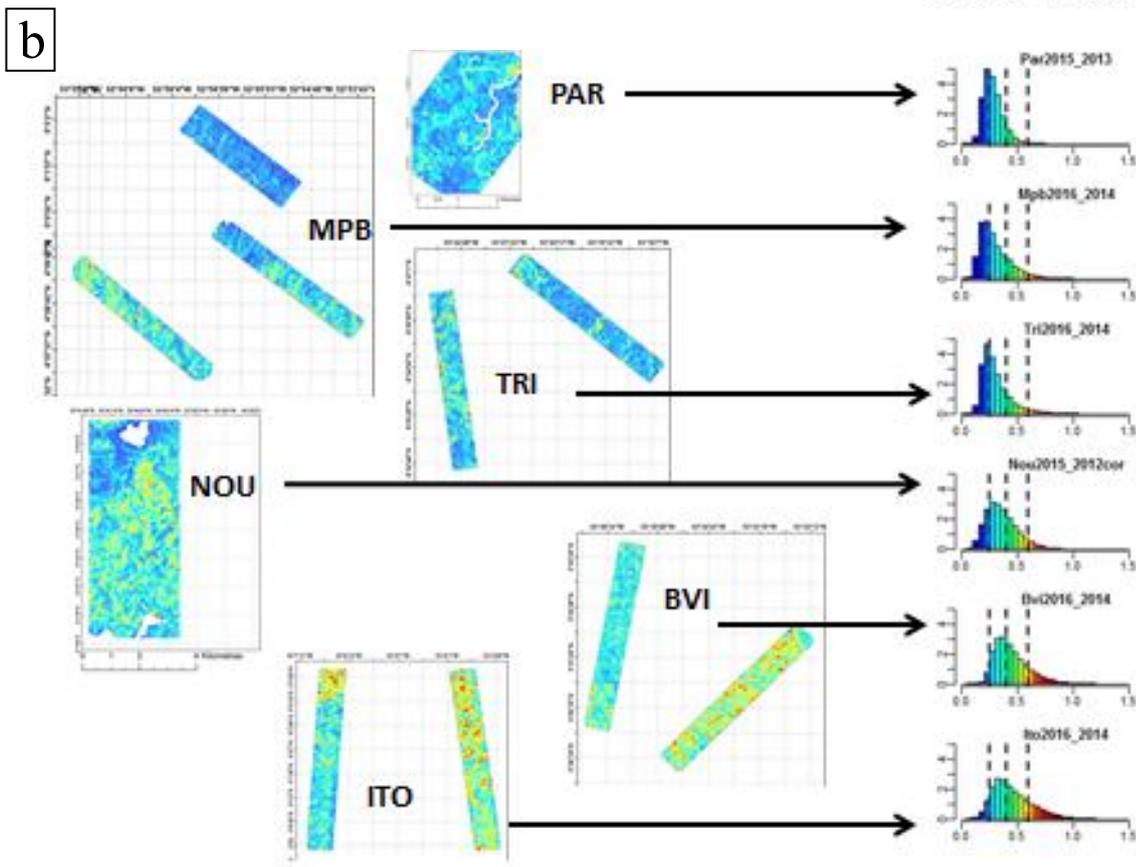
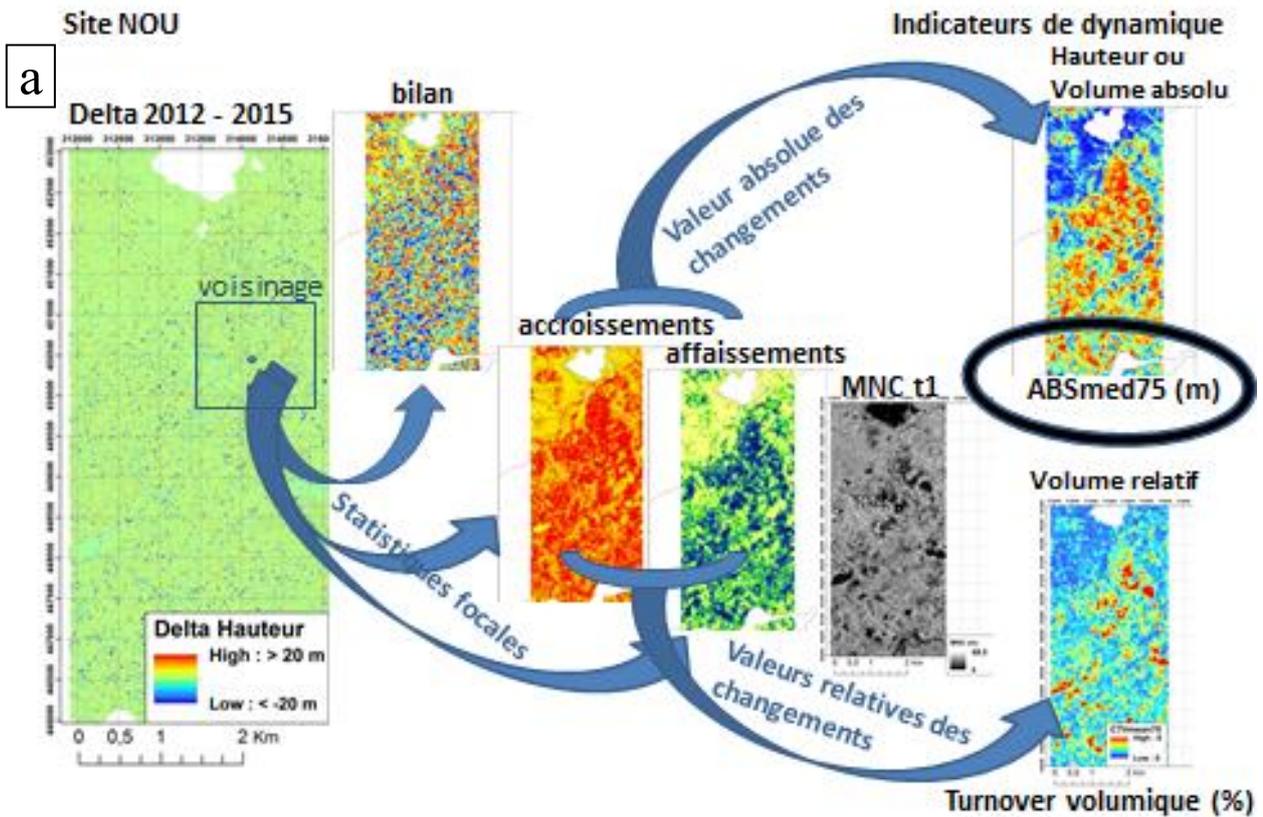
**L'indicateur de dynamique : valeur absolue de la variation de hauteur (ABS),** entre deux dates dans un voisinage donné, exprimé en mètre. La moyenne des variations de hauteur sur un voisinage

de 5x5m est calculée. Puis la médiane de la valeur absolue de cette variation est calculée pour un voisinage de 75x75 ou 155x155m (indicateurs ABSmed75, ABSmed155 respectivement) afin de souligner les tendances locales. La médiane ayant un effet conservatif par rapport aux effets de bordure lors de la transition entre secteurs de dynamiques contrastées. La moyenne à 5m vise principalement à gommer des variations de hauteur artéfactuelles pouvant en particulier résulter d'une erreur résiduelle de géo-référencement. En effet un léger décalage (infra-métrique) entre deux dates va déterminer des variations locales de hauteur qui tendront à se contrecarrer et s'annuler si une surface suffisante est prise en compte. Les cartes par sites de l'indicateur ABSmed75 (Fig. 32b) montrent des structures spatiales intra et inter-sites sur lesquelles pourront porter les analyses de la dynamique forestière.

Le **turnover volumique de la canopée (CTV)** est calculé par la proportion du volume de végétation affecté par un changement entre dates. De la même manière que pour l'indicateur de dynamique, une statistique focale dans un voisinage fixé souligne les tendances locales. Contrairement à l'indicateur de dynamique, CTV n'est pas une quantité mais un pourcentage, ce qui lui confère des propriétés très différentes. Une véritable mesure du turnover de la végétation devrait cependant tenir compte des variations de densité de végétation (PAD).

Les **surfaces affectées par un affaissement significatif (AFF)** de la canopée. Ce second indice ne prend en compte que les variations de grande amplitude ( $> 2m$  ou  $> 5m$ ) et est donc peu sensible aux effets associés aux différences de capteurs (dernier retours versus multi-retour en particulier) qui peuvent engendrer des différences d'estimation de hauteur de canopée en l'absence de variation réelle. En contrepartie cet indicateur est univoque : il ne considère que les affaissements (et pas la croissance) et exige la définition d'un seuil de significativité (conjonction d'une variation de hauteur et d'une extension spatiale). Pour calculer cet indicateur le raster de différence de hauteur de canopée de résolution 1m est catégorisé en deux classes :  $\Delta h < -2m$  et  $\Delta h > -2m$ . Une 'ouverture' (opérateur morphologique consistant à appliquer successivement une opération d'érosion et de dilatation) est appliquée sur le raster binarisé de variations de hauteur en utilisant un élément structurant carré de 3x3. Cette opération de régularisation a pour effet de faire disparaître les zones de subsidence de type pixels isolés ou alignés (bords de couronnes).

Une quatrième approche de la dynamique de la canopée avait été envisagée mais n'a pas été mise en œuvre faute de ressources. Cette dernière approche consiste à utiliser non plus le modèle de surface de canopée et le calcul de variations volumiques mais de travailler sur des modèles 3D de densité de végétation (Vincent et al. 2017). Le calcul du PAD est maintenant disponible à partir des données LiDAR grâce à l'application AMAPvox. Cette approche, qui permet de générer des cartes de variation de quantité de végétation à une résolution de 10m, est a priori robuste au bruit (du fait de son grain grossier) et permet d'intégrer la dynamique de végétation sous la canopée. Elle est une perspective intéressante pour la suite de nos travaux.



**Fig. 32. a)** Illustration de la chaîne de traitement des données LiDAR pour l'obtention des descripteurs de dynamique des canopées forestières ; **b)** Cartes de l'indicateur ABSmed75 pour l'ensemble des sites DynForDiv couverts par des acquisitions à deux dates et distributions de fréquence des valeurs de l'indicateur.

**Lien entre dynamique et texture de la canopée :** L'acquisition des données multi-temporelle est coûteuse et contraignante. A l'inverse, de grandes surfaces de forêts sont couvertes, notamment en Guyane, en mono-date. La dynamique (fréquence et intensité des chablis) imprimant une empreinte dans le modèle de surface de la canopée, la question posée est celle de la possibilité d'inférer la dynamique à partir de la texture de la canopée.

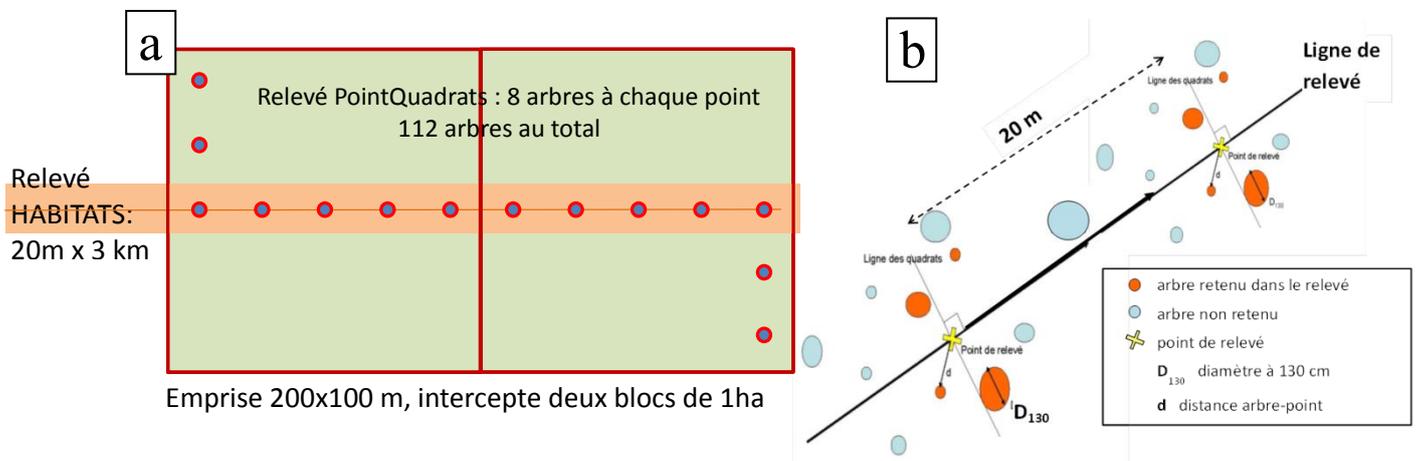
Des analyses préliminaires sur un site (Nouragues) ont été conduites qui utilisent la signature fractale (Abernot 2014). Celles-ci confirment la forte corrélation entre dimension fractale de la canopée et indice de dynamique. Ces analyses seront étendues aux autres sites. En effet puisque la dynamique de la canopée semble étroitement associée aux traits fonctionnels des espèces constitutives de peuplements et in fine à la composition floristique, la possibilité d'un zonage fin des types forestiers à partir de données lidar présente un enjeu certain pour nos partenaires de l'ONF et du PAG.

**Elements descriptifs des canopées : Hauteur des canopées en fonction des sites et versants**

On utilise, pour chaque site et versant (ou secteur), les Modèles Numériques de Hauteur de Canopée (MNC) à 1 m de résolution. Ici les calculs ont porté sur l'acquisition de 2014. Dans chaque secteur les statistiques zonales (moyenne, médiane, etc.) sont calculées dans les 750 cellules d'une grille à 100m (1ha) qui couvre la superficie étudiée.

### II.4.3 Acquisition et analyse des données de communautés d'arbres

La composition floristique des communautés d'arbres des sites focaux est abordée par deux protocoles, correspondant à des dispositifs de terrain emboîtés (Fig. 33 & 41a).

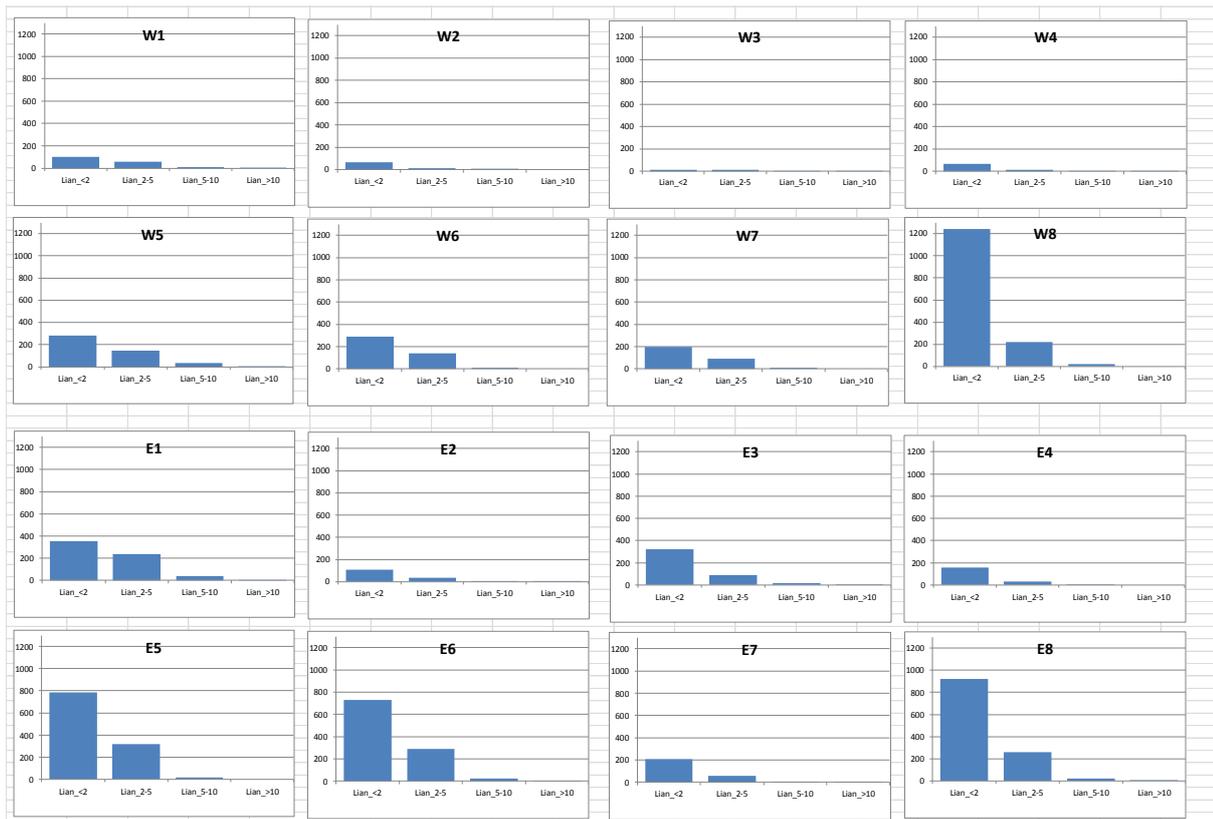


**Fig. 33. a)** Dispositifs de relevés Habitats et Botanique mis en œuvre dans les sites DynForDiv ; **b)** Détail du point-quadrats.

Le protocole « Botanique » s'appuie sur la connaissance taxonomique. Il hérite du réseau de données Guyadiv (Fig. 1c) constitué de relevés d'arbres sur parcelles et transects réalisés au cours de précédents projets (e.g. Sabatier et al. 1997, Molino & Sabatier 2001, Madelaine et al. 2007). Dans les sites DynForDiv (Fig. 1a) la mise en œuvre se fait par des segments de 14 point-quadrats (Fig. 33), échantillonnant 112 arbres (diamètre du tronc à 130cm  $\geq 10$  cm) et dénombrent les tiges de lianes à 130cm de hauteur, par classe de diamètre (Fig. 34). Les relevés sont répétés dans les compartiments géologiques ou de part et d'autre du relief (8 dans chacun des compartiments, répartis entre forêt basse et forêt haute ; limite définie à partir des données LiDAR par la médiane des hauteurs de canopée dans un voisinage de 75m (Hmed75).

La méthode, « Habitats » est une méthode rapide et extensive (rapid assesment) s'appuyant sur la connaissance vernaculaire des prospecteurs (Guitet et al. 2014, 2015, 2016). Elle hérite du réseau de données du projet HABITAT porté par l'ONF-Guyane en collaboration avec les UMR AMP et ECOFOG (Fig. 1b). Elle met en oeuvre des relevés linéaires (20m x 3 à 4 km) avec inventaire forestier des arbres de  $dbh \geq 17,5$ cm et caractérisation environnementale topographique et

*pédologique par segments de 100m. L'inventaire Habitats s'étend pour chaque site sur 2 à 4 (6 à ITO) relevés répartis dans les compartiments géomorphologiques et versants.*

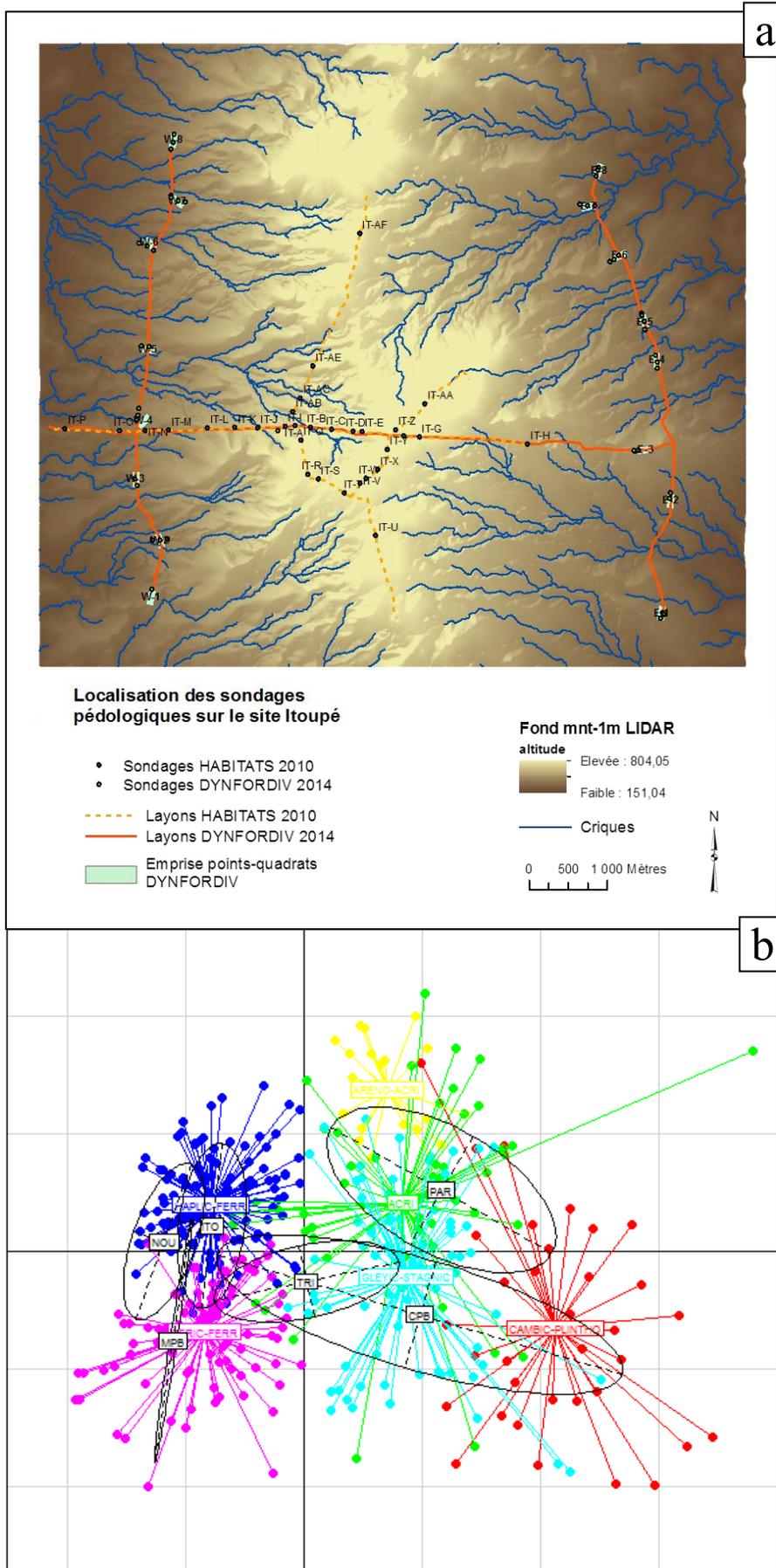


**Fig. 34.** Exemple de dénombrement de lianes par classes de diamètres (<2 ; 2-5 ; 5-10 ; >10) dans les relevés point-quadrats du site ITO ; les 8126 tiges dénombrées ont une répartition très hétérogène.

*Quatre des cinq campagnes prévues ont été réalisées lors des saisons sèches. Le site BVI, malgré trois tentatives d'organisation de la campagne de terrain, n'a pu être documenté en raison de la présence de nombreux campements d'orpailleurs illégaux dans le voisinage immédiat du site. Deux traits fonctionnels, densité des bois (WSG) et masse fraîche des diaspoires (DFM) sont utilisés comme proxys des fonctionnements éco-physiologiques et écologiques des espèces et communautés. Les données WSG sont issues des bases de données « Global Wood Density Database » (Chave et al. 2009; Zanne et al. 2009) et de la xylothèque du CIRAD à Kourou (contribution J. Beauchêne). Pour DFM elles sont issues des inventaires Guyadiv (D. Sabatier ined.).*

#### **II.4.4 Caractérisation environnementale et sols**

*La caractérisation des sols a été réalisée sur la base de profils pédologiques effectués à la tarière sur l'emprise de chaque points-quadrats. Trois sondages sont effectués par point-quadrats (centre et extrémités) jusqu'à blocage tarière pour un maximum d'1m20 de profondeur. Chaque profil est décrit sur le terrain en 7 horizons (i.e. 0-10cm ; 10-20cm ; 20-40cm ; 40-60cm ; 60-80cm ; 80-100cm ; 100-120cm) selon un protocole standardisé cohérent avec les données pédologiques déjà disponibles sur la zone (projet HABITAT). Ce protocole inclus : classification de la texture des sols au toucher ; mesure de la couleur des horizons (code MUNSELL) ; évaluation de l'abondance et de la qualité des éléments grossiers, des racines et tâches d'oxydo-réduction. Les profils sont localisés par GPS (Fig. 35). La fertilité physique est évaluée à travers la profondeur des sols et les contraintes due à la présence de cuirasse, de roche non altérée, d'allotérite ou d'hydromorphie au sein du profil.*



Sur chaque point-quadrats, le profil le plus profond est sélectionné pour prélèvement de sols, récoltés dans un pédo-comparateur; pour chacun des horizons, avec cependant un seul prélèvement pour les deux horizons de surface (i.e. 0-20cm). Ce matériel est utilisé pour évaluer la fertilité chimique des horizons de surface (Azote, Carbone, Phosphore assimilable) et analyse complète pour classification de la nature des sols sur les sites ne disposant pas d'information déjà disponible.

Le protocole a été intégralement déployé sur les sites ITO, TRI, peu documentés et présentant des configurations de versants marqués et partiellement sur les sites PAR, NOU et MPB, déjà documentés. Sur le site ALA, homogène d'un point de vue géologique, seul un seul sondage a été analysé en laboratoire, pour vérifier le diagnostic.

**Fig 35. a)** Localisation des relevés et des sondages pédologiques au site Itoupé (ITO). ; **b)** Situation pédologique des sites étudiés (ellipses) au regard de la diversité des sols forestiers de Guyane : projection des sondages sur l'espace multifactoriel (points de couleur et centroides par type de sol) d'une ACP tirée de Guitet et al 2016.

La variabilité des sites étudiés (Fig. 35b) a été mise en perspective avec les 450 sondages pédologiques déjà réalisés plus largement dans le cadre du projet HABITATS sur une trentaine de sites guyanais. Ces derniers relevés ont aussi été croisés avec les types de dynamiques forestières cartographiés à partir des images Landsat (voir plus haut).

#### II.4.5 Assemblage et analyse de données satellitaires

L'extrapolation à l'échelle du territoire des observations réalisées plus localement à l'échelle du paysage repose sur l'utilisation de la cartographie satellitaire. Deux types d'imagerie satellitaire ont été mobilisés dans le cadre du projet : Landsat et Modis.

Les informations concernant la préparation des jeux de données et leur analyse préliminaire sont extraites de de la thèse d'Emil Cherrington (2016). Les investigations ont été poursuivies par Pauline Perbet dans le cadre de la collaboration avec le Parc Amazonien de Guyane.

**Image composite Landsat :** Une mosaïque de 8 images Landsat acquises en septembre (de différentes années 2005 à 2009) a été constituée pour couvrir l'ensemble du territoire guyanais et pour limiter l'ennuagement (Table 4).

**Table 4.** Images Landsat utilisées pour la création d'une mosaïque couvrant la Guyane française

No.	Landsat Path-Row	Location	Satellite / Sensor	Date	Solar elevation	Solar azimuth
1	226-57	northeast	Landsat-7 ETM+	28 Sept. 2008	62.3°	103.5°
2	226-58	southeast	Landsat-7 ETM+	28 Sept. 2008	62.4°	100.7°
3	227-56	north central	Landsat-7 ETM+	27 Sept. 2005	62.3°	105.2°
4	227-57	central	Landsat-7 ETM+	27 Sept. 2005	62.5°	102.4°
5	227-58	south central	Landsat-7 ETM+	27 Sept. 2005	62.5°	99.6°
6	228-56	northwest	Landsat-5 TM	2 Sept. 2008	60.5°	84.7°
7	228-57	central west	Landsat-5 TM	5 Sept. 2009	61.5°	84.1°
8	228-58	southwest	Landsat-5 TM	5 Sept. 2009	61.1°	81.5°

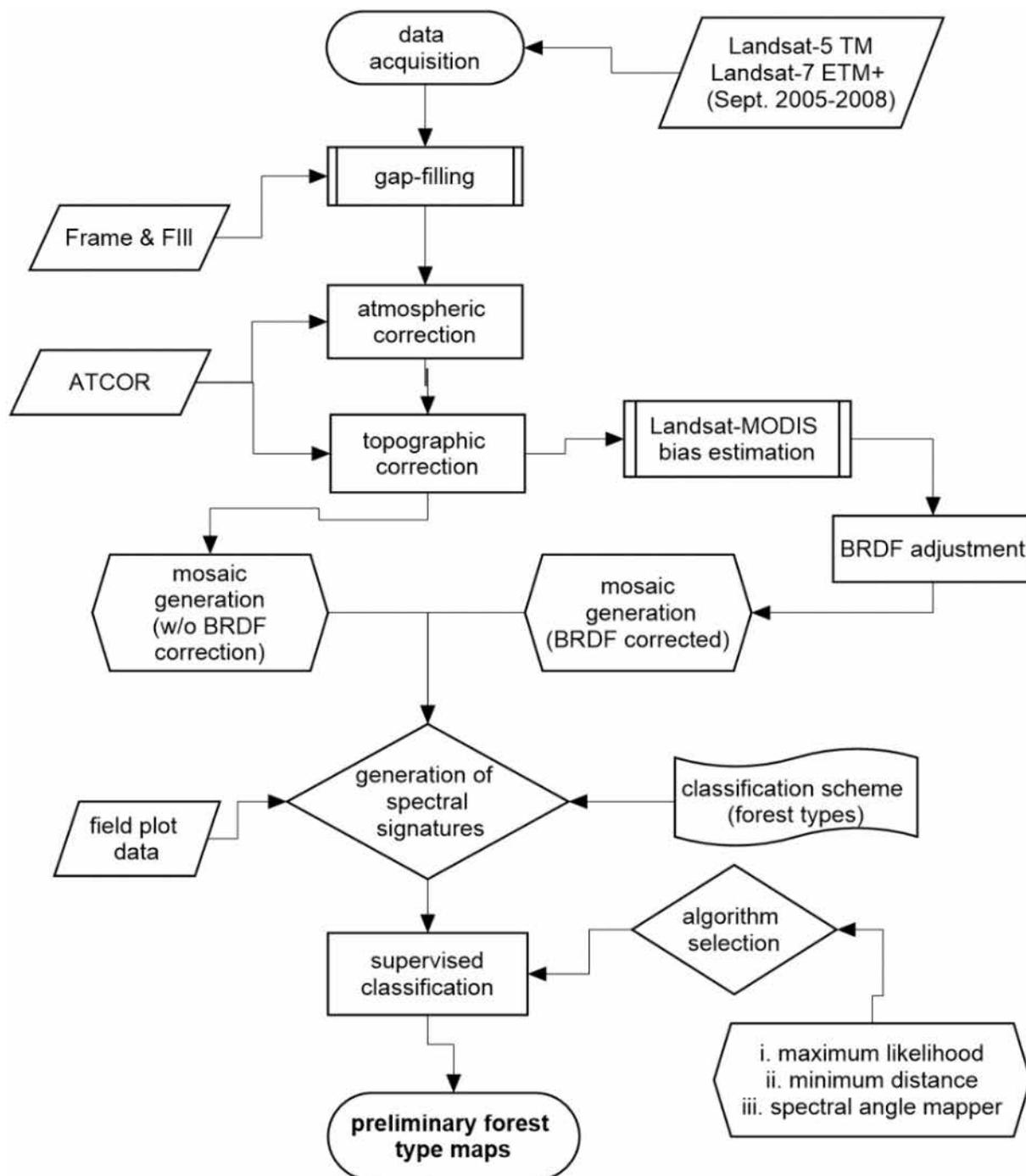
Le détail de la procédure de prétraitement des images Landsat (Fig. 36) est donné dans (Cherrington 2016). Les lignes de pixels manquants d'ETM7+ sont comblées par des pixels d'images acquises à d'autres dates. La correction atmosphérique et la correction des effets dus au relief sont ensuite réalisées à l'aide du logiciel ATCOR 3 ([http://www.rese.ch/pdf/atcor3\\_manual.pdf](http://www.rese.ch/pdf/atcor3_manual.pdf)), à cette étape la résolution de l'image Landsat est passée de 30m à 50m. Enfin la normalisation des variations de la réflectance dues à l'angle de vue du satellite +/- 7.5° (variation systématique orthogonale à la trace) utilise un composite MODIS en référence. Du fait de la répétitivité importante des prises de vue MODIS un algorithme de normalisation de la réflectance a pu être développé ([https://modis.gsfc.nasa.gov/data/atbd/atbd\\_mod09.pdf](https://modis.gsfc.nasa.gov/data/atbd/atbd_mod09.pdf)). Le produit MCD43A4 de résolution spatiale 500m et de résolution temporelle journalière fournit des données de réflectance pour les

*bandes 1-7 corrigées de l'angle de vue du capteur (calculé comme étant au NADIR). Ces données ont été filtrées pour ne conserver que les données les plus fiables du point de vue des corrections de BRDF (full [BRDF] inversion). Les données de trois dates en septembre [jours julien 241 (période 29 Aout - 13 Sept.), 249 (période 6-21 Sept.), et 257 (période 14-29 Sept.)] ont été combinées sur toute la période 2002-2013 pour produire une carte de réflectance de la Guyane en septembre à une résolution de 500m. Ce produit composite est basé sur la réflectance minimale de chaque bande à l'exception de l'infra-rouge proche pour lequel la valeur maximale est retenue. Cette stratégie a été proposée pour réduire le bruit (Hansen et al. 2003).*

*Le biais lié à l'angle de scan dans les images Landsat est ensuite obtenu en estimant par régression linéaire la variation de réflectance (pour chacune des 7 bandes) entre MODIS et Landsat (ré-échantillonnées à 500m) associée à l'angle de scan.*

*Une première analyse de cette image composite a été menée par classifications supervisée (Cherrington 2016).*

**Imagerie MODIS :** *La Guyane est entièrement couverte par la dalle MODIS h12v08. Les données MODIS ont également été mobilisées pour cartographier les variations saisonnières de la réflectance et des températures de surface (Fig. 14) en Guyane faisant apparaître un gradient de saisonnalité Nord-Sud. Les produits dérivés de MODIS (LAI, EVI, NDVI, FAPAR) et de SPOT Vegetation (FAPAR, FCOVER) ont également été mobilisés (Cherrington 2016).*



**Fig. 36.** Workflow pour la cartographie des types forestiers de Guyane à partir de données Landsat.

*Classifications supervisées de l'image composite Landsat : Un projet de Cartographie des Formations Végétales Particulières non forestières (CFVP) dans l'enceinte du Parc Amazonien de Guyane (PAG), a été mené par l'équipe de géomatique du PAG en collaboration avec le projet DynForDiv. Ce projet a utilisé des données d'imagerie SPOT5. Dans le cadre de DynForDiv, il s'est révélé indispensable de généraliser cette étude à l'ensemble de la Guyane afin de mieux interpréter les répartitions spatiales de ces végétations, nommées ci-après 'péri-forestières', en fonction du contexte géographique et de la dynamique forestière. De plus, la classe « forêt » a été analysée par classification supervisée, basée sur une nouvelle typologie issue de l'analyse LiDAR.*

La mosaïque Landsat corrigée des effets de BRDF, réalisée dans le cadre de la thèse d'Emil Cherrington (Cherrington 2016), a été utilisée pour cette deuxième phase de l'étude. La méthode et les classes thématiques utilisées dans le projet CFVP ont été adaptées aux spécificités du projet DynForDiv.

L'ensemble des traitements a été réalisé à partir du logiciel libre QGIS. La méthode est largement inspirée du projet CFVP à partir d'image SPOT5, elle est détaillée dans le livre de méthodologie en cours de parution par le pôle Théia (Karasiak & Perbet, in Baghdadi et al. in press).

**Formations végétales non forestières :** A partir des connaissances de terrain et des photos géolocalisées prises par hélicoptère (lors des projets CAREFOR et CFVP) une donnée vectorielle d'entraînement (ROI-thématiques) a été réalisée par Daniel Sabatier et Pauline Perbet (Table 5). Elle comporte les classes roches, lianes, cambrouses (bambous). Le filtrage des surfaces en eau et des nuages a nécessité de définir des polygones d'entraînement par photo-interprétation. Il faut noter que les signatures spectrales de certaines classes de végétation péri-forestière sont très proches de classes d'occupation du sol anthropiques. Par exemple, les zones agricoles, souvent composées de végétations basses et très dynamiques en termes de photosynthèse sont confondues avec les cambrouses. Les zones de déforestation, ou les grands marais du nord asséchés durant la saison sèche sont très semblables aux affleurements rocheux. Cette dernière confusion est d'autant plus importante que la plupart des images constitutives de la mosaïque Landsat ont été acquises durant la saison sèche en raison du plus faible taux d'enneuagement. Une stratégie a donc été développée pour le filtrage des états de surface hors du champ de cette étude.

**Dynamique forestière :** Des polygones d'entraînement (ROI-dynamiques) ont été réalisés à partir de l'analyse de la dynamique de canopée basée sur les données LiDAR multi-dates. Pour cela, l'indicateur de dynamique forestière (ABSmed75) a été partitionné en 3 classes de dynamique croissante du niveau Dyn1 au niveau Dyn3. Les valeurs des bornes des classes de dynamique (min – 0,25 – 0,40 – max) ont été fixées empiriquement à partir des distributions de fréquence des valeurs de l'indicateur ABSmed75 dans les sites (voir II.2.2, Fig. 3b).

**Table 5.** Nombre de polygones d'entraînement par classe d'intérêt.

Classe	Nom	Total
4	Roche	85
5	Lianes	55
6	Cambrouses	105
21	Forêt Dyn1	306
22	Forêt Dyn2	326
23	Forêt Dyn3	512

**Réalisation d'un masque préalable à la classification :** Deux stratégies ont été utilisées pour supprimer les pixels associés à des états de surface hors champ d'étude, tels qu'activités anthropiques ou classes particulières (cours d'eau, marais, mangrove, nuages...).

Dans un premier temps, un masque a été réalisé à partir de différents jeux de données :

- Surface impactées par l'orpaillage (ONF, 2016), avec un tampon de 100 mètres,
- Occupation du sol du Parc amazonien de Guyane (PAG, 2016), avec un tampon de 100 mètres,
- Réseaux routier (IGN, 2016), avec un tampon de 100 mètres,
- Hydrographie surfacique (BD Carthage, 2011), avec un tampon de 100 mètres,

- *Expertise littoral 2011 (ONF, 2013), seules les classes de forêt ont été conservées.*
- *Délimitation du territoire de Guyane (IGN, 2016)*

*Malgré ce masque des pixels non-forêt ou hors champ d'étude n'ont pas été éliminés, en particulier sur le littoral où le document d'occupation des sols de l'« Expertise littoral » n'est pas suffisamment à jour. De même, dans la partie Nord des fleuves (par exemple la partie au Nord de Grand Santi sur le Maroni) les cartes d'occupation des sols ne sont pas complètes. Une seconde stratégie a donc été adoptée par la suite afin de résoudre ce problème : une classification thématique préliminaire a été réalisée. Un ensemble de polygones d'entraînement a été construit (terre nue, route, piste, zone urbaine, agriculture, recru secondaire, savane, marais, eau, nuages etc.) et ajouté au ROI des classes d'intérêt (forêt, lianes, cambrouses, roches). A l'issue de cette classification préliminaire, les classes d'intérêt ont été retenues et un filtre majoritaire a permis d'éliminer les pixels isolés de classes hors champ, considérés a priori mal classifiés, afin d'obtenir un masque de sélection du domaine forestier.*

**Classification :** *Les classifications supervisées « thématique » et « dynamique » ont été réalisées sous Qgis et le Plugin Dzetsaka (<https://github.com/lennekade/dzetsaka>). L'algorithme de classification GMM (Gaussian Mixture Models) avec sélection de prédicteurs a été retenu après divers essais comparatifs, sur la base des valeurs de kappa obtenues. Cet algorithme permet de très rapidement traiter de grandes surfaces avec de grande résolution spatiale ou spectrale tout en obtenant des résultats de qualité comparable à celle de méthodes plus classiques, comme Support Vector Machine ou Random Forest, plus lentes (Fauvel et al. 2015).*

*Pour éliminer le bruit et les assemblages de pixels trop petits, un filtre est appliqué pour supprimer les groupes de pixels d'une superficie inférieure à un ha (4 pixels) et les remplacer par la valeur dominante dans le voisinage (Outil « tamiser » de Gdal).*

**Statistiques et validations :** *Les données de référence sont peu nombreuses sur le territoire de la Guyane. Les formations végétales particulières ne sont pas accessibles par voies terrestres et les végétations comme les cambrouses et les forêts à lianes sont difficilement pénétrables. Les survols aériens ont permis de définir des zones d'entraînement, mais ils sont très coûteux et concernent donc une faible partie du territoire d'étude. De même, les données de dynamique forestière issues de l'analyse des données LiDAR diachroniques ne couvrent qu'une très faible partie du territoire (6 sites, ~102 km<sup>2</sup> soit ~0,115 % du territoire forestier). L'utilisation de la totalité des données de référence est donc essentielle pour obtenir une classification homogène et consistante sur le territoire.*

*Néanmoins pour pouvoir estimer la qualité des résultats une analyse par validation croisée a été mise en place. L'ensemble des données d'entraînement a été séparé en deux sous-ensembles équivalents en nombre de zones d'entraînement. Les étapes de classification et de post-classification ont été réalisées, telles que présentées ci-dessus, pour ces deux sous-ensembles de données.*

*Des tableaux de confusion comparant les résultats des classifications obtenues pour les deux sous-ensembles ont été réalisés à l'aide de l'outil « Compute Confusion Matrix » d'Orpheo Tool Box. Les résultats des deux classifications sont présentés dans la table 6a. L'indice Kappa (Landis & Koch 1977) est supérieur à 80 % pour la classification thématique; on peut donc considérer que les résultats de cette classification sont globalement très fiables. L'examen de la table 6c montre des nuances importantes suivant les classes ainsi qu'une bonne fiabilité de la classe « Lianes » et dans une moindre mesure de la classe « Cambrouse ». La classification « dynamique » nécessite un examen plus détaillé (Table 6a & b). On note une faible confusion entre classes extrêmes (1 & 3) et une faible discrimination entre la classe 2 et les classes extrêmes.*

**Table 6.** Résultat des tests statistiques de confusion; **a)** Synthèse pour les deux types de classification; **b)** Test de confusion pour la classification dynamique; **c)** Test de confusion pour la classification thématique initiale destinée à définir le domaine forestier dans l'image Landsat.

a	Input Image	Référence Image	Kappa	Overall Accuracy
Classification « thématique »	Random1	Random2	0,812	0,979
Classification « dynamique »	Random1	Random2	0,25	0,53

b									
classifications «dynamique» obtenues avec 50 % des polygones; sélection aléatoire									
#Reference labels (rows):1	DYN1	DYN2	DYN3			extrapolation			
#Produced labels (columns):1				Σ	%	DYN1	DYN2	DYN3	
DYN1	2028	949	281	3258	16,79 %	62,25 %	29,13 %	8,62 %	
DYN2	2899	5463	3014	11376	58,62 %	25,48 %	48,02 %	26,49 %	
DYN3	232	1285	2198	3715	19,14 %	6,24 %	34,59 %	59,17 %	
Σ	5159	7697	5493	18349		93,98 %	111,74 %	94,28 %	
%	28,12 %	41,95 %	29,94 %		100 %				
reconnaissance	DYN1	39,31 %	12,33 %	5,12 %	56,76 %	Kappa 0,250			
	DYN2	56,19 %	70,98 %	54,87 %	182,04 %	Overall - a 0,528			
	DYN3	4,50 %	16,69 %	40,01 %	61,21 %	accuracy b 0,371			

c														
Reconnaissance (lecture par colonne)														
#Reference labels (rows):1	Eau libre	Roche	Lianes	Cambrouse	Savanne	Marais	Forêt	Zone agric	Sol nu	Zone urbain	Route	Ombre	Frange r	Nuage
#Produced labels (columns):1														
Eau libre	46 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	40 %	0 %	0 %	7 %	0 %
Roche	0 %	81 %	0 %	0 %	21 %	3 %	0 %	5 %	1 %	0 %	16 %	0 %	0 %	0 %
Lianes	0 %	0 %	90 %	6 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
Cambrouse	0 %	0 %	1 %	75 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
Savanne	0 %	1 %	0 %	0 %	62 %	0 %	0 %	0 %	17 %	3 %	2 %	0 %	1 %	1 %
Marais	0 %	1 %	0 %	0 %	2 %	64 %	0 %	0 %	0 %	0 %	1 %	0 %	0 %	0 %
Forêt	4 %	5 %	7 %	6 %	3 %	13 %	99 %	11 %	3 %	1 %	7 %	0 %	2 %	7 %
Zone agricole	0 %	2 %	1 %	12 %	7 %	0 %	0 %	50 %	58 %	1 %	9 %	0 %	0 %	0 %
Sol nu	1 %	0 %	0 %	0 %	1 %	0 %	0 %	0 %	15 %	2 %	4 %	0 %	0 %	0 %
Zone urbaine	0 %	0 %	0 %	0 %	1 %	0 %	0 %	2 %	3 %	23 %	44 %	0 %	2 %	0 %
Route	0 %	0 %	0 %	0 %	1 %	0 %	0 %	0 %	1 %	0 %	5 %	0 %	0 %	0 %
Ombre	4 %	0 %	0 %	1 %	1 %	0 %	0 %	2 %	0 %	29 %	8 %	100 %	15 %	0 %
Frange nuageuse	20 %	11 %	0 %	0 %	1 %	14 %	1 %	28 %	0 %	0 %	2 %	0 %	71 %	8 %
Nuage	24 %	0 %	0 %	0 %	0 %	5 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	1 %	83 %
Extrapolation (lecture par ligne)														
#Reference labels (rows):1	Eau libre	Roche	Lianes	Cambrouse	Savanne	Marais	Forêt	Zone agric	Sol nu	Zone urbain	Route	Ombre	Frange r	Nuage
#Produced labels (columns):1														
Eau libre	61 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	22 %	0 %	0 %	16 %	0 %
Roche	0 %	32 %	0 %	0 %	28 %	4 %	14 %	20 %	0 %	0 %	0 %	0 %	1 %	0 %
Lianes	0 %	0 %	90 %	0 %	0 %	0 %	9 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
Cambrouse	0 %	0 %	25 %	62 %	0 %	0 %	10 %	3 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
Savanne	1 %	0 %	0 %	0 %	83 %	0 %	1 %	2 %	3 %	4 %	0 %	0 %	4 %	2 %
Marais	0 %	0 %	0 %	0 %	2 %	87 %	6 %	1 %	0 %	0 %	0 %	0 %	2 %	0 %
Forêt	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	99 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
Zone agricole	0 %	0 %	3 %	1 %	4 %	0 %	8 %	79 %	4 %	1 %	0 %	0 %	1 %	0 %
Sol nu	25 %	0 %	0 %	0 %	8 %	0 %	7 %	10 %	18 %	23 %	0 %	1 %	7 %	0 %
Zone urbaine	0 %	0 %	0 %	0 %	2 %	0 %	2 %	16 %	1 %	54 %	0 %	6 %	17 %	0 %
Route	0 %	1 %	0 %	0 %	33 %	0 %	6 %	47 %	4 %	4 %	1 %	0 %	2 %	0 %
Ombre	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	99 %	1 %	0 %
Frange nuageuse	9 %	1 %	0 %	0 %	0 %	3 %	16 %	15 %	0 %	0 %	0 %	1 %	52 %	3 %
Nuage	22 %	0 %	0 %	0 %	0 %	2 %	5 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	1 %	70 %

Une validation de la pertinence des classes de dynamique est obtenue en croisant les niveaux de dynamique inférés par télédétection et les données de traits de communauté des sites Habitats (voir Fig. 8c).

#### **II.4.6 Approche photogrammétrique de l'évolution pluri-décennale des végétations forestières et péri-forestières**

L'objectif est d'évaluer une méthode pour la production par photogrammétrie de séries temporelles de Modèles Numériques de Surface (MNS) à partir d'une série temporelle de photographies aériennes. La méthode a été mise en œuvre avec succès pour des forêts canadiennes (Vega 2008), mais à notre connaissance n'a jamais été utilisée en forêt tropicale. Ces Modèles Numériques de Surface seront produits sur le site des Nouragues (26.7 km<sup>2</sup>) dont nous disposons déjà d'un MNS obtenu à partir du Lidar. Suivre l'évolution des MNS à travers le temps nous permettra de mieux caractériser la dynamique forestière (aggradation, dégradation) ainsi que d'éventuels changements de types de végétation. Nous ciblons particulièrement les végétations basses (cambrouses à bambou) et les forêts basses fortement envahies par les lianes.

**Prises de vue aérienne :** Nous avons acquis auprès de l'IGN deux séries de trois clichés argentiques couvrant le site des Nouragues et correspondant aux missions de Septembre 1950 et de Décembre 1976. Ces clichés, en noir et blanc, ont été scannés à 1200 dpi. Nous avons également pu récupérer le fichier de calibration de la caméra pour la mission 1976. Il s'agit d'une caméra RC10 avec une lentille 15 UAG. Le fichier de calibration fournit la Focale (151.869 mm), la position du Point Principal d'Autocollimation (PPA) ainsi que les positions des marques fiduciaires en mm par rapport à au fond de chambre et les distorsions radiales. Pour 1950, nous ne disposons que de la Focale (125 mm) et de l'altitude de vol (5500 m).

Pour les deux missions, le taux de recouvrement se situe approximativement entre 50 et 60%.

**Données Lidar :** Les données Lidar ont été acquises le 22/10/2015 avec une densité de 20 points/m<sup>2</sup>. Les données sont géo référencées en WGS84/ UTM 22N (EPSG : 32622). Un Modèle Numérique de Canopée (MNC) a été généré à une résolution de 1m.

**Données Pléiades :** Nous disposons d'une image Pléiade acquise le 25/09/2014, composée de la bande panchromatique (résolution spatiale = 0.5m) et des bandes multispectrales (Bleu/Vert/Rouge/PIR ; résolution spatiale = 2 m). Les données ont été livrées orthorectifiées dans le système de référence WGS84/ UTM 22N (EPSG : 32622).

**Génération des MNS historiques :** La Fig. 37 illustre la chaîne de production du logiciel MicMac (développé par l'IGN, en particulier par Marc Pierrot Deseilligny, <http://logiciels.ign.fr/?Micmac>) pour construire automatiquement un nuage de points dense XYZ ou un MNS de type raster, où la valeur du compte numérique correspond à l'altitude. Le processus de photogrammétrie se fait en trois grandes étapes :

*Etape 1- Orientation relative :* qui se décompose en deux orientations successives. Tout d'abord, nous procédons à une orientation interne qui correspond à la calibration de l'appareil photographique en prenant compte la géométrie interne du capteur (distance focale, coordonnées du point principal, coordonnées des marques fiduciaires, distorsion radiale de l'objectif). Comme nous travaillons avec des clichés argentiques qui ne disposent pas de fichiers exif, il est nécessaire au préalable de paramétrer les fichiers xml ci-dessous à partir du fichier de calibration de la caméra fournit par l'IGN:

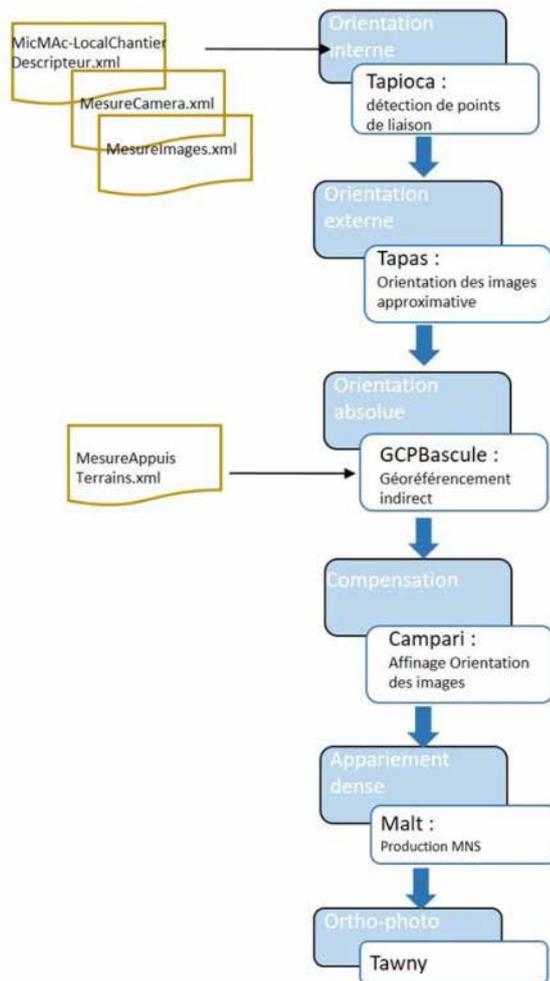
- Le fichier *MeasureCamera.xml* : définissant les coordonnées en mm des repères de fond de chambre (dans un système de coordonnées indirect centré sur le coin supérieur gauche).
- Le fichier *MicMac\_LocalChantierDescipteur.xml*: définissant la taille de la Focale, la taille du capteur en mm.

- Le fichier *AutoCal1520.xml* : définissant le modèle de la caméra utilisée : *F, PP, SzIm* et *CDist*.

La 1<sup>ère</sup> étape de l'orientation interne consiste à orienter les clichés IGN par rapport au fond de chambre de la caméra grâce aux mesures des repères de fond de chambre sur chaque image. Cela génère, pour chaque cliché, un fichier *Measures.xml* contenant les coordonnées en pixels des repères de fond de chambre.

On peut lancer ensuite la commande d'orientation interne (*Tapioca*) pour la détection automatique des points de liaisons entre les images IGN. La recherche des points de liaison se fait à résolution maximale et, en ayant activé au préalable l'option *SFS* dans le fichier

*MicMac\_LocalChantierDescipteur.xml* pour améliorer la détection automatique de ces points. Le faible nombre d'images à traiter nous permet de rechercher les points homologues pour toutes les combinaisons possibles d'images.



Nous procédons à l'orientation externe correspondant à l'Aérotriangulation, c'est-à-dire au calcul de la position exacte du centre de perspective de la photo (*X, Y, Z*). Les points de liaison détectés automatiquement au préalable sont utilisés en entrée pour orienter les clichés les uns par rapport aux autres.

Etape 2- Orientation absolue : Cette étape rajoute, en plus des points homologues introduits précédemment, des points de contrôle définis par l'utilisateur qui eux possèdent une information géographique et altitudinale dans le système de coordonnées *WGS84/ UTM 22N (EPSG : 32622)*.

L'orientation absolue présente donc deux intérêts, celui de basculer le repère local en un repère géographique et celui d'affiner l'orientation des images car les points de contrôle exercent un poids de compensation au même titre que les points homologues. Pour ce faire, on mesure des points d'appui terrain sur les clichés argentiques (préalablement recalés par rapport à l'image *Pléiades*) et nous paramétrons le fichier *MesureAppuisTerrains.xml* avec les coordonnées *X Y Z*, dont les valeurs ont été extraites du *MNS Lidar 2015*. Le pointage des points de contrôles appelés points images est effectué dans *MicMac* (Table 7).

**Fig. 37.** Chaîne de production du logiciel *MicMac*.

Etape 3- Appariement dense des images : Le calcul du nuage de points se fait en paramétrant les options de *Malt* dont :

*Facteur de régularisation* : Par défaut, la valeur du facteur de régularisation est 0.5. Cette valeur élevée permet de faire des sauts plus marqués mais d'après les travaux de *St-Onge et al., 2008*, n'est pas adapté au couvert forestier composé de plusieurs strates. On utilisera plutôt une valeur faible permettant de décrire toutes les singularités d'un relief complexe qu'il y a dans les forêts. Nous fixons donc le facteur de régularisation à 0.005.

**Table 7 :** Moyennes des Erreurs Résiduelles en x,y (m) lors de la mesure des points images par rapport aux points terrain :

<i>Images</i>	<i>Nombre de points</i>	<i>Moyenne Erreur</i>
<i>Mission 1976</i>	17	2.6
<i>Mission 1950</i>	15	1.39

*Masque de corrélation et coefficient de cross-corrélation :* Le masque de corrélation permet de s'affranchir des effets de bords. Le coefficient de cross-corrélation (CCC) est une limite en-dessous de laquelle Mic-Mac cesse la mise en correspondance et génère des trous. En forêt, le score de cross-corrélation est très faible et la valeur par défaut (0.2) est trop élevée pour générer un MNS régulier et sans trous. La mise en correspondance se fera sur toute la zone délimitée par le masque de corrélation avec un CCC=0.

**Recalage des images par rapport au lidar :** Nous utilisons les données lidar comme référence de géoréférencement. Deux difficultés sont rencontrées pour définir les points homologues utilisés pour l'ajustement sur ce référentiel. D'une part, l'échelle de temps, de l'ordre de 40 à 65 ans entre les clichés IGN et le Lidar, couplée à l'agencement différents des ombres (dû aux paramètres d'acquisitions) rend très difficile la reconnaissance de patrons stables (couronnes d'arbres notamment) comme point de recalage. D'autre part, la comparaison d'une image aérienne en noir et blanc avec un modèle en 3D. Il est donc plus facile de reconnaître des couronnes d'arbres sur l'image satellite Pléiade que sur le MNC. Nous avons donc dans un premier temps recalé l'image Pléiades par rapport au MNC lidar. Puis, de proche en proche afin d'obtenir des points de recalage, nous avons recalé l'ortho-photo 1976 générée par MicMac par rapport à l'image Pléiades, puis l'ortho-photo 1950 par rapport à l'ortho-photo 1976. La table 8 indique les moyennes d'erreurs résiduelles lors du recalage qui sont comprises entre 1,88 et 2,73 mètres.

**Table 8.** Moyennes des Erreurs Résiduelles (m) lors du recalage :

<i>Image à recalcer</i>	<i>Image de référence</i>	<i>Nombre de points</i>	<i>Moyenne Erreur</i>
<i>Pléiades (2014)</i>	<i>MNC (2015)</i>	40	1,88525
<i>Ortho-photo (1976)</i>	<i>Pléiades (2014)</i>	29	2,60609
<i>Ortho-photo (1950)</i>	<i>Ortho-photo (1976)</i>	22	2,73658

### **Résultats préliminaires**

**Estimation des MNS :** Lors des deux étapes d'orientations des images (externe et absolue), le logiciel MICMAC calcule pour chaque image, (i) les résidus moyens c'est-à-dire la moyenne des écarts en pixel des points homologues (orientation externe) ou des points terrains/images (orientation absolue) par rapport aux positions théoriques qu'ils devraient occuper dans l'orientation et la calibration en cours et (ii) le pourcentage de correspondances de chaque photo. Plus le résidu est faible, plus l'orientation et la calibration de l'image est satisfaisante. Un bon résultat donnera des valeurs moyennes de résidus comprises entre 0.5 et 1. La compensation par les

points de terrain/images permet de minimiser le calcul de l'ensemble des résidus. Le pourcentage de correspondance entre images doit être supérieur à 90%.

La table 9 résume les résidus moyens trouvés pour chaque orientation et calibration d'image. Pour la mission 1976, la moyenne totale des résidus est de 1.074, et diminue légèrement à 1.011 lors de la compensation par l'intégration des points terrains/images. Ces valeurs étant très proches de 1, on peut donc considérer que les orientations et la calibration des images sont correctes sans être excellentes. On constate que pour la mission 1950, la moyenne totale des résidus est un peu plus élevée, 1.203 pour l'orientation externe et 1.105 lors de l'intégration des points terrains/images. L'orientation et la calibration de ces images est encore correcte quoique moins bonne que pour la mission 1976. Les pourcentages de correspondances de chaque photo pour les deux missions sont compris entre 96,56 % et 98,08 %, ce qui est satisfaisant.

**Table 9.** Moyennes des résidus pour chaque image lors des différentes orientations :

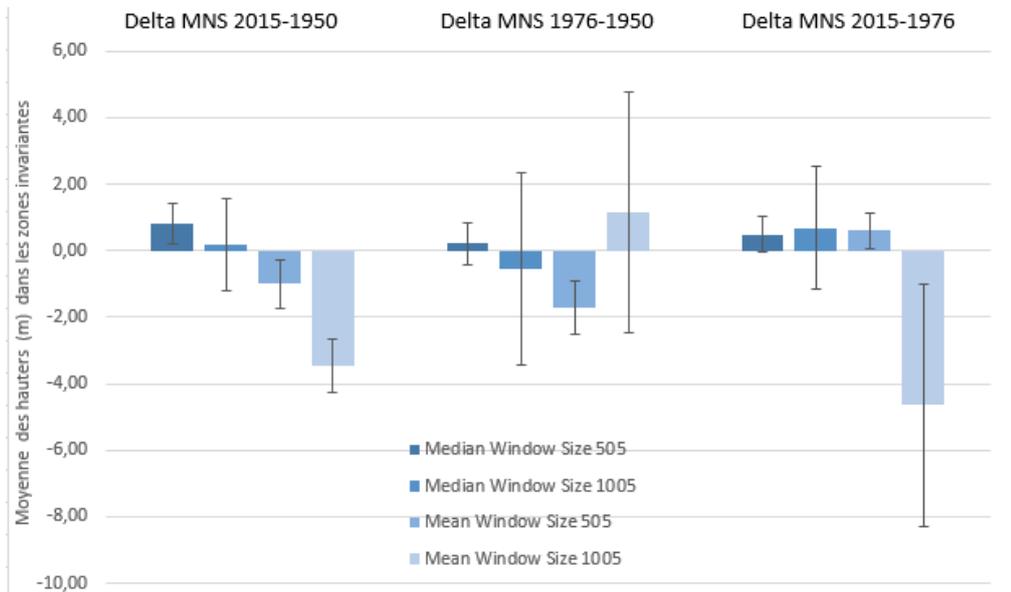
<i>Images</i>	<i>Orientation externe</i>		<i>Orientation Absolue</i>	
	<i>Résidus Moyens</i>	<i>% correspondances</i>	<i>Résidus Moyens</i>	<i>% correspondances</i>
1976_107	1,099	97,13	1,011	96,81
1976_108	1,061	96,63	0,979	96,48
1976_109	1,063	96,41	0,996	96,41
<b>Moyenne</b>	<b>1,074</b>	<b>96,92</b>	<b>0,995</b>	<b>96,56</b>
1950_765	1,239	98,55	1,11	98,55
1950_766	1,203	98,29	1,11	98,16
1950_767	1,164	97,54	1,088	97,54
<b>Moyenne</b>	<b>1,203</b>	<b>98,12</b>	<b>1,105</b>	<b>98,08</b>

**Correction des MNS :** Une comparaison simple des MNS, par différence, montre qu'il persiste une déformation globale. Nous devons donc procéder à un ajustement global des MNS historiques sur le MNS de référence lidar. Deux méthodes de correction ont été testées : correction par statistiques focale et correction par Interpolation polynomiale globale.

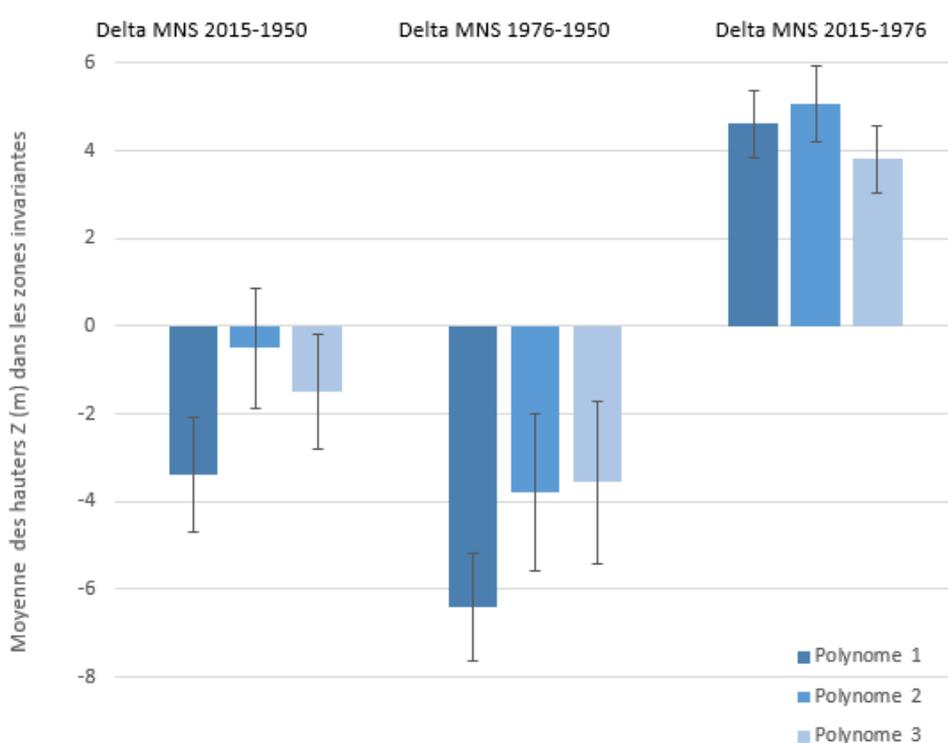
Afin de valider les corrections effectuées et de sélectionner la meilleure procédure, nous utilisons des zones invariantes en z dans la scène étudiée. Ces zones invariantes correspondent aux végétations basses de bambou (cambrousses) et aux roches nues (inselberg) ; aisément repérables par photo-interprétation aux trois dates, elles ont été délimitées manuellement dans le SIG. Elles sont utilisées pour extraire les altitudes moyennes en mètre, obtenues après correction. La meilleure méthode et paramétrage de correction à appliquer aux MNS minimisera le delta entre altitudes corrigées et altitudes de référence dans ces zones invariantes.

La correction par statistique focale en utilisant la médiane dans une fenêtre de 505 montre que la moyenne des deltas d'altitudes dans les zones invariantes entre deux dates est faible et relativement constante (0.21 m à 0.81 ; Fig. 38) au cours du temps. Si on augmente la taille de la fenêtre à 1005 l'échelle des moyennes des hauteurs augmente légèrement (-0.56 à 0.69). Le calcul de la statistique

focale par moyenne montre des valeurs de deltas plus importantes (-1.7 à 0.6) et qui s'accroît également lorsque l'on augmente la taille de fenêtre à 1005 (-4.65 à 1.16). La correction par interpolation globale (Fig. 39) par polynôme à différents degrés entre la référence Lidar et les MNS historiques donne une gamme de valeurs de delta plus importantes (-6.4 à 5.04 m) dans les zones invariantes et paraît donc moins pertinente pour corriger les MNS historiques.



**Fig. 38.** Correction par statistiques focale dans les zones invariantes entre les trois dates.



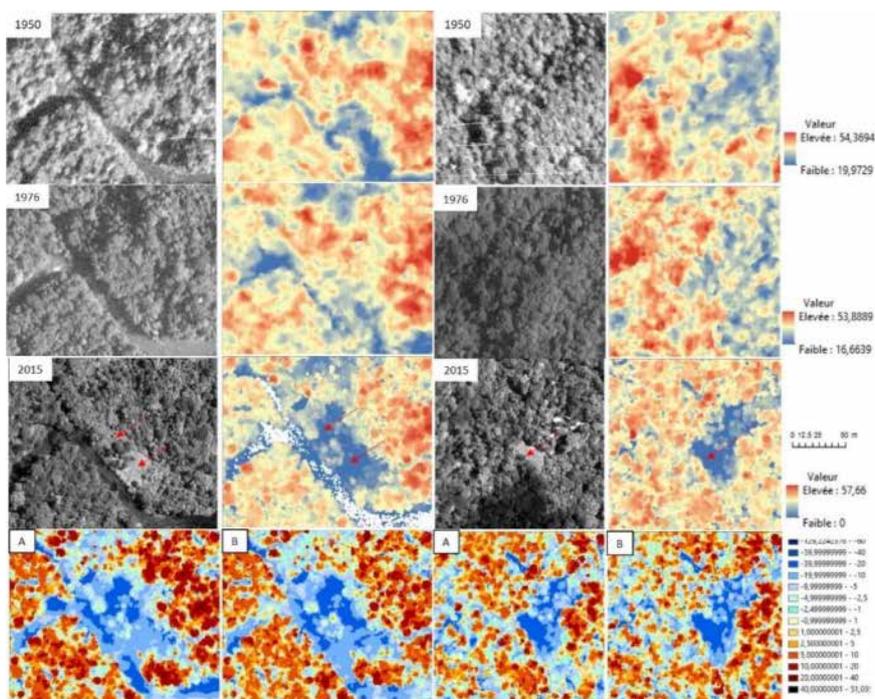
**Fig. 39.** Correction par Interpolation polynomiale globale dans les zones invariantes entre les trois dates.

**Validation et Analyse des MNC :** Des zones d'abatage d'arbres ont eu lieu en 1986/87 afin de créer des camps et une zone d'atterrissage d'hélicoptère. La Fig. 40 illustre très bien l'apparition de ces zones sur l'image Pléiades 2014 et sur le MNC 2015. Sur les images de deltas de MNS 2015-1950 et MNS 2015-1976, on voit très bien le déboisement de ces trois zones en couleur bleu (et correspondant aux flèches rouges). Ces zones d'abatages nous servent donc de zones de contrôle et nous permettent de valider la méthodologie d'obtention des MNC historiques à partir de clichés argentique anciens.

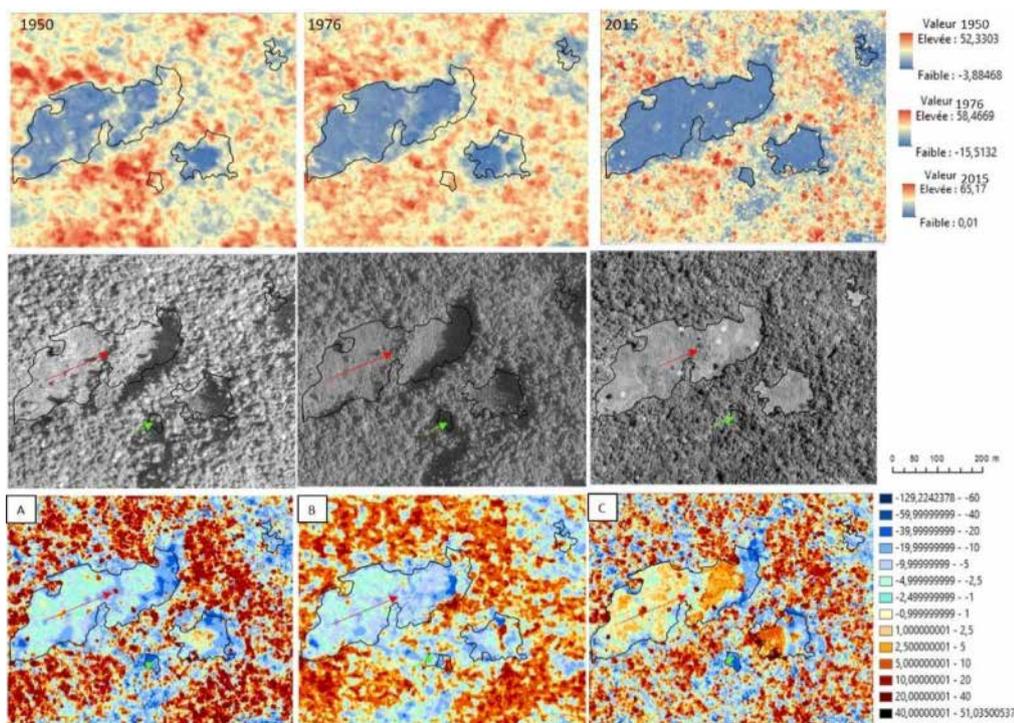
**Dynamique des cambrousses :** La Fig. 41 illustre un extrait des différents MNC et des deltas entre MNS au niveau d'une cambrousse. Au sein de la cambrousse, on remarque des zones relativement stables entre 2015 et 1976 (classe jaune pâle : -0.99 à 2.5 m). On aperçoit sur l'ortho-photo de 1950 (flèches rouges) une ligne d'arbres qui disparaît progressivement en 1976 et en 2015. Cette perte d'arbres se traduit sur les images de deltas par des classe bleu/vert de valeurs négatives (-2 à -19 m). De même, on peut visualiser l'apparition de nouveaux arbres sur l'image Pléiades de 2014 (astérisx blanches) qui se traduit sur les images de deltas par des couronnes d'arbres de couleur brun orange (5 à 20 m). Au cours des 65 ans, on peut voir également l'apparition d'une nouvelle petite cambrousse (flèche verte) entre les 2 grandes cambrousses et l'augmentation des surfaces des cambrousses.

Par contre, au niveau de l'ombre à la limite de la cambrousse, les images de deltas montrent une perte d'arbre correspondant à la classe bleue qui semble être un manque de signal (texture) généré pendant la production des MNS. Il convient donc de masquer les ombres en limites de cambrousses pour une meilleure évaluation de leur dynamique.

L'apparition d'une cambrousse sur 65 ans est détaillée et illustrée à la section Résultats (II.2.9, Fig. 19).



**Fig. 40.** Zones d'abatage des 2 camps et zones de posé d'hélicoptère. 1<sup>ère</sup> /3<sup>ème</sup> colonnes : extraits Ortho-photo 1950/1976 et Pléiades 2014. 2<sup>ème</sup> /4<sup>ème</sup> colonnes: extraits des MNC 1950/1976/2015 ; 4<sup>ème</sup> ligne : delta des MNS A (2015-1950) ; B (2015-1976.). Echelle 1500



**Fig. 41.** 1<sup>ère</sup> ligne : Evolution des cambrouses au cours de 65 ans. Extraits des MNC 1950/1976/2015 ; 2<sup>ème</sup> ligne : extraits des Ortho-photos 1950/1976 et Pléiades 2014 ; 3<sup>ème</sup> ligne : delta des MNS A (2015-1950) ; B (1976-1950) ; C (2015-1976). Echelle 1/4000.

**Conclusions et perspectives :** Nous avons pu mettre en œuvre une méthode permettant de reconstituer des MNC historiques et leur évolution dans le temps, à partir d'une série temporelle de clichés argentiques acquis auprès de l'IGN. Nous obtenons des résultats préliminaires intéressants qui demandent encore quelques améliorations, notamment au niveau des ombres. La qualité du scan des clichés semble être une limite dans l'interprétation des ombres (par exemple, aux limites des cambrouses). Une solution serait d'augmenter la dynamique des niveaux de gris lors du scan des négatifs pour essayer de « déboucher les ombres ».

#### II.4.7 Analyse isotopique du carbone de la matière organique des sols

Une caractéristique particulièrement intéressante des MOS est leur ratio isotopique  $^{13}\text{C} - ^{12}\text{C}$  ou  $\delta^{13}\text{C}$ , qui mesure l'appauvrissement du pool de carbone en  $^{13}\text{C}$ , exprimé en millièmes et standardisé (Boutton 1996). Le ratio isotopique de la matière organique végétale varie de nombreuses manières en fonction de l'écophysiologie des espèces et des conditions environnementales ; (Bonal et al. 2000) pour les arbres (Wynn et al. 2005). Les profils de  $\delta^{13}\text{C}$  ont été communément étudiés sur tous les continents pour détecter des changements de végétation de type forêt-savane ou forêt-non-forêt (Pessenda et al. 2010). Lorsque les végétations non forestières sont dominées par des graminées dont la photosynthèse est de type C4, la ségrégation des isotopes lourds est considérablement limitée, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  sont alors très significativement moins négatives que lorsque la végétation est dominée par des plantes à photosynthèse de type C3 ; ce qui est le cas des arbres forestiers et, comme nous l'avons vérifié par des analyses, le cas également des bambous de cambrouse (2 espèces testées) et des lianes (mesure sur litière).

Les échantillons analysés proviennent soit de fosses pédologiques soit de sondages tarière. Dans ce dernier cas un soin particulier est apporté pour recueillir le 'culot' à la pointe de l'auge préalablement débarrassé de sa couche superficielle, éventuellement 'polluée'. Les prélèvements sont réalisés tous les 10 cm jusqu'à 210 cm. Des prélèvements tous les 20 cm jusqu'à 120 cm, effectués à des fins de diagnostic pédologique, ont également été utilisés. Au total 22 profils ont été étudiés (ALA : 2 ; ITO : 9 ; MPB : 2 ; NOU : 7 ; TRI : 2).

## II.5. Littérature citée

- Abernot J. 2014.** Caractériser le toit de la canopée, une approche inspirée de la géométrie fractale.
- Allen BP, Sharitz RR, Goebel PC. 2005.** Twelve years post-hurricane liana dynamics in an old-growth southeastern floodplain forest. *Forest Ecology and Management* **218**: 259–269.
- Arroyo-Kalin M. 2012.** Slash-burn-and-churn: Landscape history and crop cultivation in pre-Columbian Amazonia. *Quaternary International* **249**: 4–18.
- Asner GP, Palace M, Keller M, Pereira JR, Silva JNM, Zweede JC. 2002.** Estimating canopy structure in an Amazon forest from laser range finder and IKONOS satellite observations. *Biotropica* **34**: 483–492.
- Aubry-Kientz M, Héroult B, Ayotte-Trépanier C, Baraloto C, Rossi V. 2013.** Toward Trait-Based Mortality Models for Tropical Forests. *PLoS ONE* **8**.
- Baker TR, Pennington RT, Magallon S, et al. 2014.** Fast demographic traits promote high diversification rates of Amazonian trees. *Ecology Letters* **17**: 527–536.
- Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, et al. 2004.** Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* **10**: 545–562.
- Baker TR, Vela Díaz DM, Chama Moscoso V, et al. 2016.** Consistent, small effects of treefall disturbances on the composition and diversity of four Amazonian forests. *Journal of Ecology* **104**: 497–506.
- Barret J, Blancaneaux P, Caillé O, et al. 2001.** Atlas illustré de la Guyane. Paris: IRD.
- Bonal D, Sabatier D, Montpied P, Tremeaux D, Guehl JM. 2000.** Interspecific variability of delta C-13 among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* **124**: 454–468.
- Boulet R, Pessenda LCR, Telles ECC, Melfi AJ. 1995.** Une évaluation de la vitesse de l'accumulation superficielle de matière par la faune du sol à partir de la datation des charbons et de l'humine du sol : exemple des latosols des versants du lac Campestre, Salitre, Minas Gerais, Brésil. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série 2a : Mécanique...* **320**: 287–294.
- Boutton RW. 1996.** Stable carbon isotope ratios of soil organic matter and their use as indicators of vegetation and climate change. In: *The Nature and Properties of Soils. Mass Spectrometry of Soils*. New York: T.W. Boutton & S. Yamasaki, 47–62.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, et al. 2015.** Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344–348.
- Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, et al. 2017.** Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**: 10695–10700.
- Chambers JQ, Negrón-Juarez RI, Marra DM, et al. 2013.** The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**: 3949–3954.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009.** Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**: 351–366.
- Cherrington EA. 2016.** Towards ecologically consistent remote sensing mapping of tree communities in French Guiana: Are forest types identifiable from spatio-temporal canopy reflectance patterns?
- Engel J, Sabatier D. 2018.** *Vantanea maculicarpa* (Humiriaceae): a new tree species from French Guiana. *Phytotaxa* **338**: 130–134.
- Fauvel M, Dechesne C, Zullo A, Ferraty F. 2015.** Fast Forward Feature Selection of Hyperspectral Images for Classification With Gaussian Mixture Models. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing* **8**: 2824–2831.
- Feldpausch TR, Phillips OL, Brienen RJW, et al. 2016.** Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles* **30**: 2015GB005133.
- Ferry B, Morneau F, Bontemps J-D, Blanc L, Freycon V. 2010.** Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* **98**: 106–116.
- Freycon V, Krencker M, Schwartz D, Nasi R, Bonal D. 2010.** The impact of climate changes during the Holocene on vegetation in northern French Guiana. *Quaternary Research* **73**: 220–225.
- Frolking S, Palace MW, Clark DB, Chambers JQ, Shugart HH, Hurtt GC. 2009.** Forest disturbance and recovery: A general review in the context of spaceborne remote sensing of impacts on aboveground biomass and canopy structure. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **114**: G00E02.
- Galbraith D, Malhi Y, Affum-Baffoe K, et al. 2013.** Residence times of woody biomass in tropical forests. *Plant Ecology & Diversity* **6**: 139–157.
- Goldberg A, Mychajliw AM, Hadly EA. 2016.** Post-invasion demography of prehistoric humans in South America. *Nature* **532**: 232.
- Gond V, Freycon V, Molino J-F, et al. 2011.** Broad-scale spatial pattern of forest landscape types in the Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* **13**: 357–367.

- Goulamoussène Y, Bedeau C, Descroix L, Linguet L, Hérault B. 2016.** Environmental control of natural gap size distribution in tropical forests. *Biogeosciences Discussions*: 1–18.
- Gourlet-Fleury S, Favrichon V, Schmitt L, Petronelli P. 2004.** Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. In : *Ecology and management of a neotropical rainforest : lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana.* - Paris : Elsevier: 254–280.
- Grau O, Peñuelas J, Ferry B, et al. 2017.** Nutrient-cycling mechanisms other than the direct absorption from soil may control forest structure and dynamics in poor Amazonian soils. *Scientific Reports* **7**: srep45017.
- Guitet S, Brunaux O, de Granville JJ, Gonzalez S, Richard-Hansen C, Sabatier D. 2015.** Catalogue des habitats forestiers de Guyane.
- Guitet S, Brunaux O, Granville J-J de, Gonzalez S, Richard-Hansen C. 2015.** Catalogue des habitats forestiers de Guyane.
- Guitet S, Brunaux O, Jaouen G, et al. 2014.** Habitats : décrire et cartographier la diversité des forêts de Guyane. *Rendez-vous Technique* n°43.
- Guitet S, Cornu J-F, Brunaux O, Betbeder J, Carozza J-M, Richard-Hansen C. 2013.** Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* **9**: 325–335.
- Guitet S, Freycon V, Brunaux O, Pélissier R, Sabatier D, Couteron P. 2016.** Geomorphic control of rain-forest floristic composition in French Guiana: more than a soil filtering effect? *Journal of Tropical Ecology* **32**: 22–40.
- Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, et al. 2018.** Disturbance Regimes Drive The Diversity of Regional Floristic Pools Across Guianan Rainforest Landscapes. *Scientific Reports* **8**: 3872.
- Haffer J. 1982.** General Aspects of the Refuge Theory In: *Biological Diversification in the Tropics*. 6–24.
- Haffer J, Prance GT. 2001.** Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana*: 607.
- Hansen MC, DeFries RS, Townshend JRG, Carroll M, Dimiceli C, Sohlberg RA. 2003.** Global Percent Tree Cover at a Spatial Resolution of 500 Meters: First Results of the MODIS Vegetation Continuous Fields Algorithm. *Earth Interactions* **7**: 1–15.
- Harding DJ, Lefsky MA, Parker GG, Blair JB. 2001.** Laser altimeter canopy height profiles: methods and validation for closed-canopy, broadleaf forests. *Remote Sensing of Environment* **76**: 283–297.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Huffman GJ, Bolvin DT, Nelkin EJ, et al. 2007.** The TRMM Multisatellite Precipitation Analysis (TMPA): Quasi-Global, Multiyear, Combined-Sensor Precipitation Estimates at Fine Scales. *Journal of Hydrometeorology* **8**: 38–55.
- Hunter MO, Keller M, Morton D, et al. 2015.** Structural Dynamics of Tropical Moist Forest Gaps. *PLoS ONE* **10**.
- Joetzjer E, Douville H, Delire C, Ciais P. 2013.** Present-day and future Amazonian precipitation in global climate models: CMIP5 versus CMIP3. *Climate Dynamics* **41**: 2921–2936.
- Kellner JR, Clark DB, Hubbell SP. 2009.** Pervasive canopy dynamics produce short-term stability in a tropical rain forest landscape. *Ecology Letters* **12**: 155–164.
- Khosravipour A, Skidmore A, Isenburg M, Wang T, Hussin Y. 2014.** Generating Pit-free Canopy Height Models from Airborne Lidar.
- Laby P. 2015.** Analyse diachronique de données Lidar pour l'étude des relations structure dynamique en forêt tropicale, sur deux sites permanents de Guyane française.
- Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Merona JMR, Gascon C, Lovejoy TE. 1997.** Biomass Collapse in Amazonian Forest Fragments. *Science* **278**: 1117–1118.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, et al. 2002.** Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology* **16**: 605–618.
- Ledru M-P. 2001.** Late Holocene rainforest disturbance in French Guiana. *Review of Palaeobotany and Palynology* **115**: 161–170.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, et al. 2017.** Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* **355**: 925–931.
- Lobo E. 2013.** Spatial distribution of canopy gaps in a tropical forest landscape and its influence on the tree community.
- Lozada JR, Hernández C, Soriano P, Costa M. 2016.** An assessment of the floristic composition, structure and possible origin of a liana forest in the Guayana Shield. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **150**: 1165–1174.
- Madelaine C, Pélissier R, Vincent G, et al. 2007.** Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 277–287.

- Marlon JR, Bartlein PJ, Daniiau A-L, et al. 2013.** Global biomass burning: a synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Reviews* **65**: 5–25.
- McKey D, Rostain S, Iriarte J, et al. 2010.** Pre-Columbian agricultural landscapes, ecosystem engineers, and self-organized patchiness in Amazonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**: 7823–7828.
- Meyer V, Saatchi SS, Chave J, et al. 2013.** Detecting tropical forest biomass dynamics from repeated airborne Lidar measurements. *Biogeosciences Discuss.* **10**: 1957–1992.
- Migeon G. 2009.** L'OCCUPATION DE L'INTÉRIEUR DE LA GUYANE | gerald migeon - Academia.edu. <https://www.academia.edu/2221808>.
- Migeon G. 2012.** Les civilisations guyano-amazoniennes précolombiennes du Plateau des Guyanes. *Karapa 1 Revue d'anthropologie des sociétés amérindiennes anciennes de l'Amazonie et du plateau des Guyanes*: 53–70.
- Molino JF, Sabatier D. 2001.** Tree diversity in tropical rain forests: A validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* **294**: 1702–1704.
- Mori SA, Cremers G, Gracie C, Granville J-J de, Hoff M, Mitchell JD. 1997.** Guide to the vascular plants of central French Guiana: Part 1. Pteridophytes, gymnosperms and monocotyledons.
- Muller-Landau HC. 2004.** Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *BIOTROPICA* **36**: 20–32.
- Oldeman RAA. 1989.** Dynamics in tropical rain forests In: Mielsen LBH, ed. *Tropical Forests, Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, 3–19.
- Oldeman RAA. 1990.** *Forests: Elements of Silvology*. Berlin: Springer-Verlag.
- Pessenda LCR, Gouveia SEM, Ribeiro A de S, De Oliveira PE, Aravena R. 2010.** Late Pleistocene and Holocene vegetation changes in northeastern Brazil determined from carbon isotopes and charcoal records in soils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **297**: 597–608.
- Phillips OL, Baker TR, Arroyo L, et al. 2004.** Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 381–407.
- Phillips OL, Gentry AH. 1994.** Increasing Turnover Through Time in Tropical Forests. *Science* **263**: 954–958.
- Phillips OL, Lewis SL, Higuchi N, Baker T. 2016.** Recent Changes in Amazon Forest Biomass and Dynamics In: *Ecological Studies. Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin*. Springer, Berlin, Heidelberg, 191–224.
- Picard N, Gourlet-Fleury S, Forni É. 2012.** Estimating damage from selective logging and implications for tropical forest management. *Canadian Journal of Forest Research* **42**: 605–613.
- Pijl L van der. 1982.** *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag.
- Prance GT. 1982.** A Review of the Phytogeographic Evidences for Pleistocene Climate Changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69**: 594–624.
- Putz FE. 1985.** WOODY VINES AND FOREST MANAGEMENT IN MALAYSIA. *The Commonwealth Forestry Review* **64**: 359–365.
- Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, et al. 2012.** Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**: 2203–2246.
- Réjou-Méchain M, Tymen B, Blanc L, et al. 2015.** Using repeated small-footprint LiDAR acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest. *Remote Sensing of Environment* **169**: 93–101.
- Riera B. 1995.** Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Revue d'Ecologie Terre et Vie* **50**: 209–222.
- Rollet B. 1969.** La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de la plaine de la guyane vénézuélienne. *Bois et Forêts des Tropiques* **12**: 209–222.
- Sabatier D, Grimaldi M, Prévost M-F, et al. 1997.** The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* **131**: 81–108.
- Schnitzer SA, Bongers F. 2011.** Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* **14**: 397–406.
- Steege H ter, Sabatier D, Oliveira SM de, et al. 2017.** Estimating species richness in hyper-diverse large tree communities. *Ecology* **98**: 1444–1454.
- Tardy C. 1998.** Paléoincendies naturels, feux anthropiques et environnements forestiers de Guyane française du tardiglaciaire à l'Holocène récent: approches chronologique et anthracologique. Montpellier 2.
- Toby Pennington R, Prado DE, Pendry CA. 2000.** Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* **27**: 261–273.
- Tymen B, Réjou-Méchain M, Dalling JW, et al. 2015.** Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. *Journal of Ecology*: n/a-n/a.

- Véga C, St-Onge B. 2008.** *Height growth reconstruction of a boreal forest canopy over a period of 58 years using a combination of photogrammetric and lidar models. Remote Sensing of Environment* **112**: 1784–1794.
- Vincent G, Antin C, Laurans M, et al. 2017.** *Mapping plant area index of tropical evergreen forest by airborne laser scanning. A cross-validation study using LAI2200 optical sensor. Remote Sensing of Environment* **198**: 254–266.
- Vincent G, Sabatier D, Caron F, Véga C. 2011.** *Multitemporal LiDAR applications to tropical forest dynamics studies*
- Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, et al. 2009.** *Global wood density database. (2009).*

### III. ANNEXES

#### Annexe 1 Acquisition des données LiDAR.

- *Choix du Prestataire*

Le choix de la société Altoa, basée en Guyane, a été dicté par 1) l'impérative nécessité de pouvoir réaliser les opérations dès qu'une fenêtre météorologique propice se présente, 2) l'obtention d'un engagement ferme pour que la seconde mission d'acquisition (à + 2 ans) soit exécutée strictement avec le même dispositif. L'un des points faibles des données diachroniques actuellement disponibles en Guyane et pour les forêts tropicales en général est, en effet, qu'elles ne proviennent pas des mêmes dispositifs laser ni des mêmes conditions de mise en œuvre. Elles diffèrent donc pour plusieurs paramètres d'acquisitions (énergie et longueur d'onde du pulse, angle de divergence, auteur de vol, angle de scan, vitesse et stabilité de l'aéronef etc.)

- *Dispositif lidar mis en œuvre*



LIDAR - RIEGL LMS-Q560 (for Full WaveForm Analysis)

Les données LIDAR acquises en vol sont enregistrées sur un enregistreur de données (DR560-RD) fourni par RIEGL et adapté au LIDAR LMS-Q560. Cet enregistreur comporte deux disques de 500 GBytes chacun, configurés en RAID 1 et permettant un enregistrement de 8 heures d'acquisition avec les paramètres fixés pour la présente acquisition.

Type et marque	LMS-Q560 RIEGL
Longueur d'onde du laser	Proche infrarouge
Moyen de balayage	Miroir rotatif
Fréquence de balayage	Paramétrable de 10 à 160 scan/s
Angle de balayage	Paramétrable jusqu'à 60°
Fréquence d'impulsion	Paramétrable jusqu'à 240 000 Hz
Emq	20 mm
Angle de divergence	< 0.5 mrad
Portée	30 à 1800 m
Nombre d'échos mesurés	Illimités (Retour Complet de l'onde)

- *Centrale inertielle*

La centrale inertielle utilisée est une IMU31 d'Applanix. Elle est composée de trois accéléromètres et de trois gyromètres. Les accélérations sont déterminées dans les trois directions de l'espace et les attitudes selon les trois axes de navigation. La centrale possède une très bonne précision dynamique sur une courte durée de temps; il subsiste cependant une dérive dans le temps. Cette dérive est rattrapée par une position GPS toutes les secondes.

La centrale inertielle est placée dans un boîtier fixé sur le dos du LIDAR, elle est donc solidaire à ce dernier. Elle fournit les positions de la plate-forme ( $\Omega$ ,  $\phi$ ,  $\kappa$ ) à partir des vitesses (selon le nord, l'est et la verticale) et des accélérations à la cadence de 200 Hz avec une précision de 0.005° en roulis et tangage, 0.008° en lacet.

- *Aéronef*

L'avion utilisé pour les vols est un Britten Norman BN2, avec une grande trappe de 65\*75 cm. Le système LIDAR est attaché sur un support qui amortit tout type de vibration. Ce type d'aéronef permet le survol à basse vitesse nécessaire aux travaux LIDAR.



Le poste de pilotage est équipé d'un Système de Guidage (Applanix : POSTRACK AV 510) permettant à l'opérateur de contrôler et vérifier le positionnement de l'aéronef et de s'assurer du bon fonctionnement du GPS et de la centrale inertielle.

- Paramétrage, plans de vol :

Hauteur de vol : 550m

Vitesse de vol : 180 km/h

Recouvrement : 70%

Fréquence d'émission laser : 150 kHz

Angle de scan : 40°

Ce paramétrage correspond à une densité moyenne émise de 3.5 tirs/m<sup>2</sup>.

Caractéristiques du jeu de données de la campagne DynForDiv 2014 (pour ITO, l'aire d'acquisition complète inclue les données du massif du Mt Itoupé financées par le PAG) :

Site (date)	Zone (surf) ~7.5 x 1 km	Densité tirs (retours) m-2	Espacement tirs (retours) cm	Fréq Points sol	Quantiles (tirs par 25m2) 0.01, 0.05, 0.5	Obs.
BVI (04/08/14)	Ouest (7.52km2)	9.83 (17.05)	0.32 (0.24)	1.83%	88 145 243	
	Est (7.52km2)	10.28 (16.83)	0.31 (0.24)	1.94%	99 160 253	
ITO (07 et 08/08/14)	Ouest (7.51km2)	11.49 (18.65)	0.30 (0.23)	1.78%	127 176 278	Jeu complet: 8.5 x 7.5 km
	Est (7.51km2)	12.60 (19.07)	0.28 (0.23)	1.43%	140 194 305	
MPB (24/09/14)	Ouest (7.44 km2)	10.48 (17.08)	0.31 (0.24)	2.33%	29* 151 255	*Plan d'eau
	Est (7.49km2)	10.16 (16.80)	0.31 (0.24)	1.93%	110 164 255	
	Crique (7.72 km2)	10.62 (19.30)	0.31 (0.23)	2.60 %	126 171 258	5.5 x 1.4 km
TRI (25/09/14)	Ouest (7.5km2)	10.62 (17.83)	0.31 (0.24)	2.04%	115 159 259	
	Est (7.52km2)	10.61 (18.97)	0.31 (0.24)	2.15%	120 168 260	

- Prétraitement des données

Logiciel POSPAC MMS qui permet de calculer la trajectographie et l'attitude du laser à une fréquence de 200 Hz en intégrant les données du GPS avec celles de la centrale inertielle

Logiciels RiPROCESS, RiANALYZE 560, et RiWORLD de RIEGL qui communiquent entre eux, et qui permettent l'analyse des données Laser pour l'option « Full WaveForm », la calibration précise des données et le calcul final de l'ensemble des points LIDAR dans le référentiel demandé (RGFG95 dans le cadre de ce projet).

Logiciels TERRASCAN, TERRAMODELER (suite TERRASOLID fonctionnant sous MICROSTATION) permettant d'effectuer les différents filtrages et classifications des points Lidar et la création des différentes surfaces (MNT, MNS, etc.) à partir de ces points.

Au laboratoire

- Suite Logicielle LasTools
- Systèmes d'information géographiques ArcGis et QGis ; scripts en langages Python et R
- Logiciel de visualisation 3D Surfer

## Annexe 2 Liste taxonomique des espèces d'arbres endémiques de Guyane, des Guyanes.

*Espèces dont l'aire de distribution connue (Distr.) est limitée à la Guyane française (FG : 54 espèces) ou à l'ensemble des Guyanes (GS : 121 espèces).*

Famille	Taxon	Distr.
Anacardiaceae	<i>Loxopterygium sagotii</i> Hook.f.	GS
Anacardiaceae	<i>Tapirira bethanniana</i> J.D.Mitch.	FG
Annonaceae	<i>Annona neoelliptica</i> H.Rainer & Maas	GS
Annonaceae	<i>Ephedranthus guianensis</i> R.E.Fr.	GS
Annonaceae	<i>Guatteria conspicua</i> R.E.Fr.	GS
Annonaceae	<i>Guatteria leucotricha</i> Scharf & Maas	GS
Annonaceae	<i>Guatteria oblonga</i> R.E.Fr.	FG
Annonaceae	<i>Unonopsis glaucopetala</i> R.E.Fr.	GS
Annonaceae	<i>Xylopia pulcherrima</i> Sandwith	GS
Apocynaceae	<i>Aspidosperma helstonei</i> Donsel.	FG
Apocynaceae	<i>Aspidosperma macrophyllum</i> Müll.Arg. subsp. <i>morii</i> L.Allorge	GS
Apocynaceae	<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.	GS
Apocynaceae	<i>Lacmellea aculeata</i> (Ducke) Monach.	GS
Apocynaceae	<i>Macoubea guianensis</i> Aubl.	GS
Apocynaceae	<i>Malouetia tamaquarina</i> (Aubl.) A.DC.	GS
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana flavicans</i> Willd. ex Roem. & Schult.	GS
Aquifoliaceae	<i>Ilex jenmanii</i> Loes.	GS
Aquifoliaceae	<i>Ilex martiniana</i> D.Don	GS
Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	FG
Bignoniaceae	<i>Handroanthus subtilis</i> (Sprague & Sandwith) S.O.Grose	GS
Bignoniaceae	<i>Tabebuia stenocalyx</i> Sprague & Stapf	GS
Boraginaceae	<i>Cordia fulva</i> I.M.Johnst.	FG
Boraginaceae	<i>Cordia laevifrons</i> I.M.Johnst.	GS
Burseraceae	<i>Protium gallicum</i> Daly	GS
Burseraceae	<i>Protium melinonis</i> Engl.	FG
Burseraceae	<i>Protium plagiocarpium</i> Benoist	GS
Burseraceae	<i>Tetragastris hostmannii</i> (Engl.) Kuntze	GS
Calophyllaceae	<i>Caraipa parvifolia</i> Aubl.	FG
Canellaceae	<i>Cinnamodendron tenuifolium</i> Uittien	FG
Capparaceae	<i>Neocalyptrocalyx maroniensis</i> (Benoist) Cornejo & Iltis	GS
Capparaceae	<i>Neocalyptrocalyx morii</i> Cornejo & Iltis	FG
Celastraceae	<i>Maytenus pruinosa</i> Reissek	GS
Celastraceae	<i>Zinowiewia aymardii</i> Steyerm.	GS
Chrysobalanaceae	<i>Couepia exflexa</i> Fanshawe & Maguire	GS
Chrysobalanaceae	<i>Couepia martinii</i> Prance	FG
Chrysobalanaceae	<i>Gaulettia canomensis</i> (Mart.) Sothers & Prance	GS
Chrysobalanaceae	<i>Gaulettia elata</i> (Ducke) Sothers & Prance	FG
Chrysobalanaceae	<i>Gaulettia parillo</i> (DC.) Sothers & Prance	GS
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella angustissima</i> Sandwith	GS
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella macrosepala</i> Sandwith	GS
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella margae</i> Prance	GS
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella silicea</i> Griseb.	GS
Chrysobalanaceae	<i>Hymenopus latistipulus</i> (Prance) Sothers & Prance	FG
Chrysobalanaceae	<i>Leptobalanus albiflorus</i> (Fanshawe & Maguire) Sothers & Prance	GS
Chrysobalanaceae	<i>Leptobalanus persaudii</i> (Fanshawe & Maguire) Sothers & Prance	GS
Chrysobalanaceae	<i>Licania cyathodes</i> Benoist	GS
Chrysobalanaceae	<i>Licania fanshawei</i> Prance	GS
Clusiaceae	<i>Clusia cuneata</i> Benth.	GS
Clusiaceae	<i>Tovomita calodictyos</i> Sandwith	GS
Clusiaceae	<i>Tovomita fanshawei</i> Maguire	GS
Clusiaceae	<i>Tovomita gazelii</i> Poncy & Offroy	GS
Combretaceae	<i>Buchenavia megalophylla</i> van Heurck & Müll.Arg.	GS
Combretaceae	<i>Buchenavia nitidissima</i> (Rich.) Alwan & Stace	FG
Combretaceae	<i>Terminalia guyanensis</i> Eichler	GS

Erythroxylaceae	Erythroxylum lineolatum DC.	GS
Humiriaceae	Humiriastrum subcrenatum (Benth.) Cuatrec.	FG
Humiriaceae	Sacoglottis cydonioides Cuatrec.	GS
Humiriaceae	Schistostemon dichotomus (Urb.) Cuatrec.	GS
Humiriaceae	Schistostemon sylvaticus Sabatier	FG
Humiriaceae	Vantanea maculicarpa Sabatier & Engel	FG
Humiriaceae	Vantanea ovicarpa Sabatier	FG
Lamiaceae	Vitex stahelii Moldenke	GS
Lauraceae	Aiouea longipetiolata van der Werff	GS
Lauraceae	Aiouea opaca van der Werff	FG
Lauraceae	Aniba jenmanii Mez	GS
Lauraceae	Aniba taubertiana Mez	GS
Lauraceae	Beilschmiedia hexanthera van der Werff	FG
Lauraceae	Licaria rufotomentosa van der Werff	FG
Lauraceae	Ocotea commutata (Nees) Mez	FG
Lauraceae	Ocotea fendleri (Meisn.) Rohwer	GS
Lauraceae	Ocotea montis-insulae van der Werff	FG
Lauraceae	Persea nivea Mez	GS
Lauraceae	Rhodostemonodaphne elephantopus Madriñán	FG
Lauraceae	Rhodostemonodaphne leptoclada Madriñán	FG
Lauraceae	Rhodostemonodaphne morii Madriñán	GS
Lauraceae	Rhodostemonodaphne revolutifolia Madriñán	FG
Lauraceae	Rhodostemonodaphne rufovirgata Madriñán	GS
Lauraceae	Rhodostemonodaphne saülensis Madriñán	GS
Lecythidaceae	Corythophora labriculata (Eyma) S.A.Mori & Prance	GS
Lecythidaceae	Couratari calycina Sandwith	GS
Lecythidaceae	Couratari gloriosa Sandwith	GS
Lecythidaceae	Eschweilera simiorum (Benoist) Eyma	GS
Lecythidaceae	Eschweilera squamata S.A.Mori	FG
Lecythidaceae	Lecythis pneumatophora S.A.Mori	FG
Leguminosae	Abarema gallorum Barneby & J.W.Grimes	GS
Leguminosae	Alexa wachenheimii Benoist	GS
Leguminosae	Andira coriacea Pulle	GS
Leguminosae	Bauhinia eilertsii Pulle	GS
Leguminosae	Bocoa prouacensis Aubl.	GS
Leguminosae	Calliandra hymenaeodes (Rich.) Benth.	GS
Leguminosae	Crudia aromatica (Aubl.) Willd.	GS
Leguminosae	Dicorynia guianensis Amshoff	GS
Leguminosae	Enterolobium oldemanii Barneby & J.W.Grimes	FG
Leguminosae	Inga fanchoniana Poncy	FG
Leguminosae	Inga loubryana Poncy	GS
Leguminosae	Inga nouragensis Poncy	FG
Leguminosae	Inga nubium Poncy	FG
Leguminosae	Inga retinocarpa Poncy	FG
Leguminosae	Macrolobium guianense (Aubl.) Pulle	GS
Leguminosae	Macrosamanea kegelii (Meisn.) Kleinhoonte	GS
Leguminosae	Ormosia cinerea Benoist	GS
Leguminosae	Ormosia costulata (Miq.) Kleinhoonte	GS
Leguminosae	Ormosia melanocarpa Kleinhoonte	GS
Leguminosae	Spirotropis longifolia (DC.) Baill.	GS
Leguminosae	Stryphnodendron moricolor Barneby & J.W.Grimes	FG
Leguminosae	Swartzia amshoffiana R.S.Cowan	FG
Leguminosae	Swartzia bannia Sandwith	GS
Leguminosae	Swartzia guianensis (Aubl.) Urb.	GS
Leguminosae	Swartzia hostmannii Benth.	GS
Leguminosae	Swartzia leblondii R.S.Cowan	FG
Leguminosae	Swartzia longicarpa Amshoff	GS
Leguminosae	Zollernia surinamensis Mansano, A.M.G. Azevedo & G.P. Lewis	GS
Leguminosae	Zygia sabatieri Barneby & J.W.Grimes	FG
Leguminosae	Zygia tetragona Barneby & J.W.Grimes	FG
Malvaceae	Apeiba petoumo Aubl.	GS

Malvaceae	Byttneria morii L.C.Barnett & Dorr	GS
Malvaceae	Catostemma hirsutululum Steyerm.	GS
Malvaceae	Pachira dolichocalyx A.Robyns	GS
Malvaceae	Pachira flaviflora (Pulle) Fern.Alonso	GS
Malvaceae	Sterculia villifera Steud.	GS
Melastomataceae	Henriettea multiflora Naudin	GS
Melastomataceae	Miconia fragilis Naudin	GS
Melastomataceae	Miconia plukenetii Naudin	GS
Melastomataceae	Miconia tschudyoides Cogn.	GS
Melastomataceae	Votomita guianensis Aubl.	GS
Meliaceae	Guarea costata A.Juss.	GS
Moraceae	Ficus panurensis Standl.	GS
Myristicaceae	Virola kwatae Sabatier	FG
Myrtaceae	Calycorectes grandifolius O.Berg	GS
Myrtaceae	Eugenia armeniaca Sagot	GS
Myrtaceae	Eugenia cowanii McVaugh	GS
Myrtaceae	Eugenia galbaoensis Mattos	FG
Myrtaceae	Eugenia gerdae Mazine	GS
Myrtaceae	Eugenia gerdae Mazine	GS
Myrtaceae	Eugenia luciae Amshoff	GS
Myrtaceae	Eugenia tetramera (McVaugh) M.L.Kawas. & B.Holst	GS
Myrtaceae	Eugenia undulata Aubl.	GS
Myrtaceae	Marlierea montana (Aubl.) Amshoff	GS
Myrtaceae	Marlierea multiglomerata Amshoff	GS
Myrtaceae	Myrcia subobliqua (Benth.) Nied.	GS
Myrtaceae	Myrcianthes prodigiosa McVaugh	GS
Nyctaginaceae	Guapira eggersiana (Heimerl) Lundell	GS
Ochnaceae	Ouratea decagyna Maguire	GS
Ochnaceae	Ouratea francinae Sastre	GS
Ochnaceae	Ouratea guianensis Aubl.	GS
Ochnaceae	Ouratea leblondii (Tiegh.) Lemée	GS
Ochnaceae	Ouratea macrocarpa Sastre	GS
Ochnaceae	Ouratea melinonii (Tiegh.) Lemée	GS
Ochnaceae	Ouratea retrorsa Sastre	FG
Ochnaceae	Quiina guianensis Aubl.	GS
Ochnaceae	Quiina sessilis Choisy ex Planch. & Triana	FG
Oleaceae	Chionanthus guianensis (Aubl.) Pers.	FG
Polygonaceae	Coccoloba mollis Casar.	GS
Rubiaceae	Amaioua glomerulata (Lam. ex Poir.) Delprete & C.H.Perss.	GS
Rubiaceae	Coussarea granvillei Delprete & B.M.Boom	FG
Rubiaceae	Duroia martiniana (Miers) Bremek.	FG
Rubiaceae	Simira tinctoria Aubl.	FG
Sapindaceae	Talisia furfuracea Sandwith	GS
Sapindaceae	Talisia pilosula Sagot ex Radlk.	FG
Sapindaceae	Talisia simaboides K.U.Kramer	FG
Sapindaceae	Talisia squarrosa Radlk.	GS
Sapotaceae	Ecclinusa dumetorum (Baehni) T.D.Penn.	GS
Sapotaceae	Pouteria benai (Aubrév. & Pellegr.) T.D.Penn.	FG
Sapotaceae	Pouteria grandis Eyma	GS
Sapotaceae	Pouteria melanopoda Eyma	GS
Sapotaceae	Pradosia ptychandra (Eyma) T.D.Penn.	GS
Simaroubaceae	Simaba morettii Feuillet	FG
Violaceae	Hekkingia bordenavei H.E.Ballard & Munzinger	FG
Violaceae	Paypayrola hulkiana Pulle	GS
Violaceae	Rinorea pectinosquamata Hekking	GS
Vochysiaceae	Erisma nitidum DC.	GS
Vochysiaceae	Qualea mori-boomii Marc.-Berti	FG
Vochysiaceae	Qualea tricolor Benoist	FG
Vochysiaceae	Vochysia cayennensis Warm.	FG
Vochysiaceae	Vochysia neyratii Normand	FG
Vochysiaceae	Vochysia sabatieri Marc.-Berti	FG

