



UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER



# Mémoire de Master1

## Biodiversité Végétale Tropicale

---

Evolution des paramètres structuraux des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie en lien avec l'altitude, la pluviométrie et la dynamique des peuplements.

---

**Pierre LEMAISTRE**

Sous le Co-encadrement de

**Elodie BLANCHARD & Philippe BIRNBAUM**

---

**16 Mars au 22 Juin 2015**

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

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



## **Remerciements**

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à Philippe Birnbaum, pour m'avoir accueilli au sein de son équipe, de m'avoir permis de réaliser mon stage à l'Institut Agronomique de Nouvelle-Calédonie et de m'avoir fait découvrir la forêt tropicale néocalédonienne. Je le remercie aussi pour son aide, sa bienveillance, les discussions enrichissantes et pour ses nombreux conseils tout au long de mon stage.

Je tiens aussi à adresser mes sincères remerciements à Elodie Blanchard, pour ses conseils, son encadrement, du temps qu'elle m'a consacré ainsi que pour ses expériences et ses critiques constructives durant tout le déroulement du stage.

Je remercie l'ensemble des membres de l'équipe pour leur contribution sur le terrain et pour leur judicieux conseils qui ont contribué à alimenter ma réflexion : Elodie Blanchard, Hervé Vandrot, Philippe Birnbaum, Thomas Ibanez, Robin Pouteau, Dimitri Justeau Thomas Boutreux, Grégoire Blanchard et les guides de la tribu de Ouaté.

Enfin je remercie Michèle Magat et Santiago Trueba-Sanchez de m'avoir accueilli dans leur bureau pour leurs conseils et leur bonne humeur, ainsi à toute l'équipe du laboratoire botanique pour leur convivialité et leur jovialité : Jacqueline Tinel-Fambart, Michèle Magat, Tanguy Jaffré, Sandrine Isnard, William Nigot, David Bruy et Santiago Trueba-Sanchez.

Enfin je remercie toutes les personnes que j'ai pu rencontrer à l'occasion de ce stage, notamment aux personnels et étudiants du « Campus des îles » qui m'ont accueilli durant ces trois mois.

# Sommaire

<b>1) Introduction :</b>	<b>1</b>
2.1) Le réseau NC-PIPPN	4
2.1.1) Les parcelles de 0,04 hectare	4
2.1.2) Les parcelles de 1 hectare	4
2.2) Données utilisées	6
2.2.1) Paramètres structuraux	6
2.2.2) Paramètres environnementaux	6
2.3) Les analyses des données	6
<b>3) Résultats</b>	<b>8</b>
3.1) Impact de l'altitude et de la pluviométrie sur les structures des forêts	8
3.1.1) Relation entre la pluviométrie et l'altitude	8
3.1.2) Influence de la pluviométrie	8
3.1.3) Influence de l'altitude	8
3.2) Influence de la dynamique forestière	9
<b>4) Discussion</b>	<b>9</b>
4.1) Influence de la pluviométrie	10
4.2) Influence de l'altitude	11
4.3) Influence de la dynamique	11
4.4) Influence d'autres paramètres :	12
<b>5) Conclusion</b>	<b>13</b>

Annexe 1



## **1) Introduction :**

La Nouvelle-Calédonie est un archipel océanique d'origine continentale situé dans le Pacifique Sud. Localisé au-dessus du Tropique du Capricorne (20-23°S, 164°-167°E), son climat tropical est rythmé par une saisonnalité marquée. Celle-ci se caractérise par une saison sèche d'août à octobre, une période pluvieuse et chaude de novembre à mai, une période cyclonique de décembre à février ainsi que d'une saison fraîche de juin à septembre. Les températures mensuelles varient au cours de l'année entre 14,4°C et 30,5°C (MétéoFrance2014). Le climat est variable d'une année à l'autre en raison des altérations liées notamment aux phénomènes El Niño (Barbero and Moron, 2011). La nouvelle Calédonie est aussi marquée par un vent régulier soufflant d'est en ouest, les alizés qui engendrent avec l'effet de Foehn (Brinkmann, 1971) une asymétrie des précipitations ; plus fortes sur la côte est que sur la côte ouest (variant suivant les saisons de 35 à 481 mm/mois à l'est et de 8.6 à 268 mm/mois à l'ouest, (METEO-France, 2014)). L'île principale (environ 400 km de long et 40 km de large), appelée aussi « Grande Terre », est traversée par une chaîne de montagne s'étirant du Nord au Sud-Est, dont le point culminant s'élève à 1628 m d'altitude (Mont Panié). Les nombreux événements géologiques passés (Neall and Trewick, 2008) sont à l'origine des substrats très hétérogènes, divisés en deux grandes catégories : substrats ultramafiques (UM) et non-ultramafiques (non-UM, incluant volcano-sédimentaires, calcaires ou schistes).

La Flore native calédonienne est exceptionnelle, riche et diversifiée avec 3371 espèces (Morat *et al.*, 2012). Elle est caractérisée par un taux d'endémisme spécifique de 77,8%, comprenant 96 genres et 3 familles endémiques, soit le plus grand nombre d'espèces endémiques au monde si on le ramène à la surface du territoire (19000km<sup>2</sup>) (Kier *et al.*, 2009). Ce « hot spot » de la biodiversité mondiale (Myers *et al.*, 2000) s'explique par une longue période de colonisation depuis l'émergence de l'île il y a environ 37 Ma (Grandcolas *et al.*, 2008) ainsi que par son isolement et sa faible superficie (de l'île). Cette flore exceptionnelle subit un niveau de menace élevé qui aujourd'hui est essentiellement engendré par l'activité minière, les incendies et le développement d'espèces exotiques invasives (Jaffré *et al.*, 1998, 2010).

Actuellement quatre grands types de végétations sont décrites en Nouvelle-Calédonie : les forêts denses humides (FDH), les forêts sèches, les maquis de basse et moyenne altitude, et les maquis de haute altitude (Jaffre *et al.*, 1998). La forêt dense humide constitue la formation végétale la plus diversifiée avec 2106 espèces de phanérogames recensées (Morat, 1993 ; Morat *et al.*, 2012). Elle couvre 22% du territoire, et est répartie principalement sur la chaîne de montagne centrale. Cette formation se caractérise par une diversité complexe marquée



notamment par une diversité-alpha faible, une diversité-beta élevée et une diversité gamma uniforme jusqu'à 800 m d'altitude (Ibanez *et al.*, 2014 ; Birnbaum *et al.*, 2015).

C'est lors de la découverte de l'île par James Cook en 1774 (Forster 1786) que l'étude de la flore néo-calédonienne a commencé (Morat, 1993). Différents essais de typologie des FDH ont vu le jour au cours du XIX<sup>ème</sup> et XX<sup>ème</sup> siècle, basés principalement sur des critères biotiques et abiotiques (Bernard, 1895 ; Guillaumin 1921 ; Viot, 1951, 1956 ; Schmid, 1979 ; Morat, Jaffré *et al.*, 1981 ; Hoff, 1983). Cependant de récents résultats ont montré que les FDH de Nouvelle-Calédonie sont caractérisées par une dissimilarité floristique très élevée qui est faiblement expliquée par les facteurs abiotiques (Ibanez *et al.*, 2014, Birnbaum *et al.*; 2015). Des forêts même très proches géographiquement peuvent donc abriter des flores très diverses. Il est donc nécessaire pour que la typologie des FDH soit généralisable à l'ensemble du territoire, qu'elle ne se base pas exclusivement sur des paramètres floristiques et environnementaux mais qu'elle s'appuie sur d'autres particularités de la flore, comme la structure des peuplements. Les paramètres structuraux ont été largement utilisés dans le monde pour la caractérisation des peuplements forestiers hétérogènes (par exemple (Montgomery and Chazdon, 2001 ; West *et al.*, 2009), cependant peu d'études se sont intéressées à la diversité structurale des FDH de Nouvelle-Calédonie. Deux études ont caractérisé ces FDH à partir de paramètres floristiques et structuraux (Jaffré and Veillon, 1991, 1995), néanmoins leurs résultats se sont basés sur des zones d'étude spatialement restreintes et souffrent d'un manque de données quantitatives et standardisées. Plus récemment, une étude réalisée par Ibanez *et al.* (2014) basée sur un important réseau d'inventaire forestier « New-Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot network » (NC-PIPPN) réparti sur l'ensemble de la « Grande Terre », a mis en évidence une très grande diversité de structure des FDH en Nouvelle-Calédonie. Cependant, ces auteurs ont conclu que la taille des parcelles étudiées (0.04ha) limitait l'interprétation des résultats structuraux. La taille de ces parcelles étant trop petite, le dbh moyen et la taille du plus gros arbre de la parcelle étaient corrélés. Ils ont donc préconisé d'intégrer des parcelles d'un hectare dans le réseau NC-PIPPN afin d'améliorer les connaissances structurale des FDH. Suite à cette étude, un réseau de parcelles de 1ha a été mis en place à partir de 2013, sur des gradients de pluviométrie et d'altitude. Les premiers résultats ont confirmé la présence d'une très grande diversité de structure des FDH (Ibanez *et al.*, 2014).

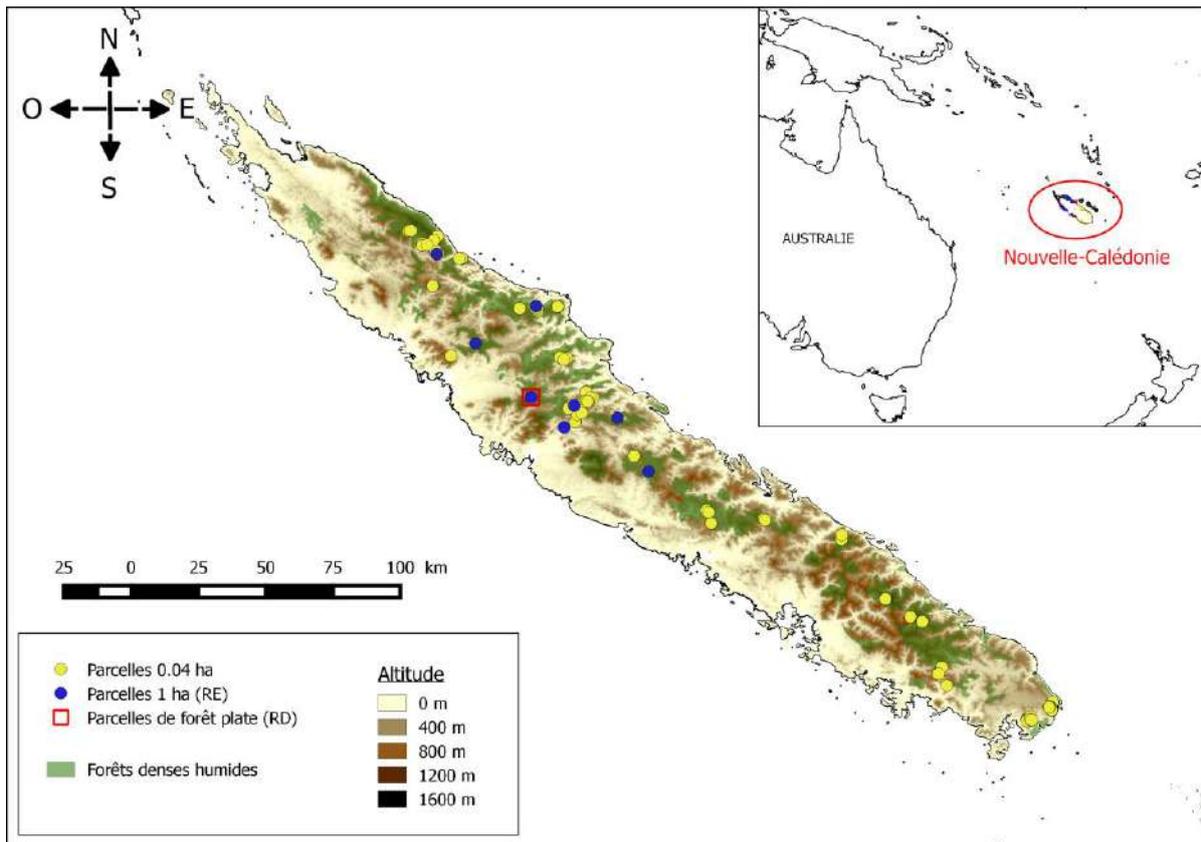
La structure des forêts résulte de l'interaction de nombreux paramètres abiotiques (vent, épaisseur du sol, fertilité du sol, cyclones, pluviométrie, altitude) et biotiques (dynamique, fragmentation, composition floristique, la pression anthropique). Parmi les paramètres abiotiques, l'altitude reste le plus étudié dans le monde car il est intégrateur de nombreux autres



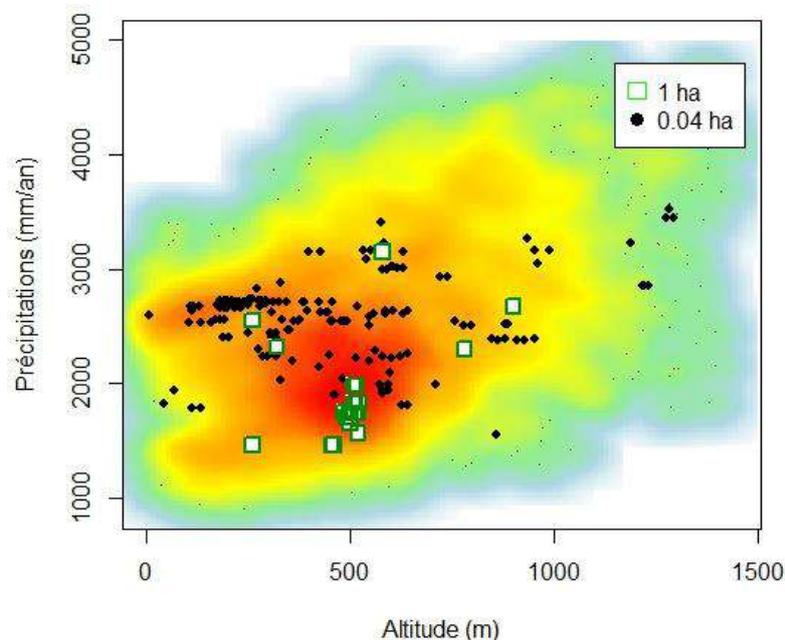
paramètres : ceux physiquement liés à l'altitude comme la pression atmosphérique, la température et la clarté du ciel, et ceux qui sont indirectement liés à l'altitude comme la pluviométrie, l'humidité, le temps d'ensoleillement, le vent, la saisonnalité, la géologie voire même l'utilisation anthropique des terres (Koerner, 2007). Dans la littérature, ce paramètre influence majoritairement la structure des FDH aussi bien en contexte continental qu'insulaire. Les études montrent une diminution de la hauteur de la canopée et une augmentation de la densité d'arbres avec l'augmentation de l'altitude, expliquées par la température qui diminue avec le gradient (Culmsee *et al.*, 2010 ; Girardin *et al.*, 2014 ; Clark *et al.*, 2015) ou par la pluviométrie qui augmente (Givnish, 1999 ; Slik *et al.*, 2010). D'autres études observent une augmentation de la surface terrière avec l'altitude (Lippok *et al.*, 2014). En Nouvelle-Calédonie la structure des FDH semble être aussi influencée par l'environnement. L'étude d'Ibanez et al. (2014) a mis en avant une nette augmentation de la densité d'arbres avec l'altitude, cependant l'influence de l'environnement sur les autres paramètres structuraux n'a pas pu être étudiée à cause de la taille des plots.

Parmi les paramètres biotiques, la dynamique ressort de la littérature comme ayant un impact sur la structure des forêts. De nombreux processus complexes sont affilés à ce paramètre (aléas de recrutement, croissance, mortalité) et s'inscrivent également dans la succession des stades dynamiques au sein du cycle sylvigénétique (régénération, maturation et sénescence de la forêt). Ces transformations agissent ainsi en retour sur les conditions écologiques (changement de l'intensité lumineuse, de l'encombrement) ce qui concourt à une transformation de la composition spécifique et de la structure des forêts (Cutler *et al.*, 2008 ; Brassard *et al.*, 2010). La structure des forêts est donc aussi influencée par les stades dynamiques, comme par exemple la densité de petits arbres qui est élevée dans les jeunes forêts et dans les zones récemment perturbées (Chazdon, 2007). De même les études par télédétection montrent que le diamètre des houppiers augmente avec l'âge des forêts, comme par exemple sur les écosystèmes de mangrove (Proisy *et al.*, 2007). Récemment une étude par télédétection en Nouvelle-Calédonie a permis de mettre en évidence des différences structurales entre les jeunes forêts, caractérisées par une forte densité de petits arbres et une faible densité de gros arbres à l'inverse des forêts matures (Blanchard *et al.*, 2015).

Ce stage a été mis en place afin d'expliquer et comprendre la très grande diversité structurale observée en Nouvelle-Calédonie au travers de certains paramètres structuraux : (la densité, la distribution diamétrique, la surface terrière et la hauteur moyenne des FDH), et ainsi analyser l'influence des gradients environnementaux (pluviométrie et altitude) et des stades de dynamique de peuplement sur ces paramètres. Les différents paramètres structuraux seront tout



**Figure 1:** Localisation des parcelles du réseau NC-PIPNN sur « Grande Terre » de Nouvelle-Calédonie



**Figure 2:** Répartition des Parcelles du réseau NC-PIPNN de 1ha et de 0.04ha selon les gradients de pluviométrie et d'altitude et en fonction de la probabilité d'occurrence des FDH de Nouvelle-Calédonie dans ces gradients. La couleur du fond représente la probabilité de trouver de la forêt pour les différentes combinaisons d'altitudes et de précipitations (de rouge probabilité très élevée à bleu claire probabilité très faible).

d'abord calculés à partir des données récoltées sur le terrain. Puis l'influence des variables de pluviométrie et d'altitude sur ces paramètres sera explorée. Enfin l'impact des stades de dynamique forestière sur les différents paramètres structuraux sera vérifié.

## **2) Matériel et méthodes :**

### 2.1) Le réseau NC-PIPPN

Le réseau NC-PIPPN, mis en place à partir de 2005, se compose à ce jour de 201 parcelles forestières de 0,04 ha et de 22 parcelles de 1 ha dans lesquelles des inventaires floristiques et structuraux ont été réalisés sur les arbres, les fougères arborescentes, les palmiers et les lianes. La circonférence de toutes les plantes inventoriées a été mesurée à l'aide d'un mètre ruban. Ces parcelles sont distribuées dans les forêts tropicales humides (FDH) de la « Grande Terre », le long de la chaîne centrale (Figure 1) ou au sein de massifs orographiques isolés. Ces forêts ne montrent pas de signe de perturbations anthropiques récentes.

#### 2.1.1) Les parcelles de 0,04 hectare

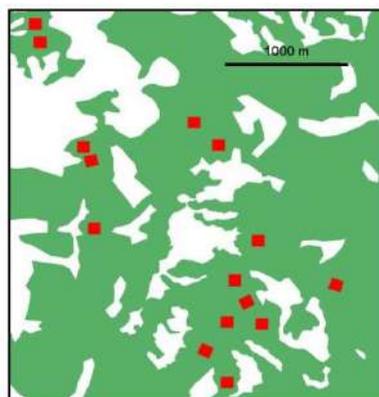
Les 201 parcelles de 20 m sur 20 m (0.04 ha) mises en place entre 2005 et 2011 se composent de 24401 ligneux, 2603 palmiers et 1158 fougères arborescentes. Les individus dont le dbh (i.e. à 1,3m. Diameter at breast height : dbh) est supérieur ou égal à 5 cm ont été inventoriés à l'aide d'étiquettes forestières à identifiants uniques puis identifiés. Les parcelles se positionnent sur les deux types de substrats, 108 sur substrats ultramafiques (UM) et 93 sur substrats non-Ultramafiques (principalement Volcano-sédimentaires, VS). Réparties sur toute la grande terre, elles couvrent 85% du gradient d'altitude (entre 5 et 1292 m) et 53% du gradient de précipitation (entre 1547 et 3515 mm/an) des FDH de Nouvelle-Calédonie (Figure2). Les caractéristiques structurales très hétérogènes de ce réseau sont compilées dans le Tableau 1.

#### 2.1.2) Les parcelles de 1 hectare

Les 22 parcelles d'une superficie d'un hectare (100 m sur 100m), taille standard internationale (Phillips et al. 2010), ont été mises en place depuis 2013. Tous les individus possédant un dbh supérieur ou égal à 10 cm ont été mesurés et la position dans la strate verticale a été évaluée et classée dans quatre classes définies en fonction de l'exposition des houppiers au soleil : (1) sous-bois lorsque le houppier ne reçoit jamais d'ensoleillement direct, (2) sous-canopée lorsque le houppier est partiellement exposé, (3) canopée lorsque le sommet du houppier est entièrement exposé et (4) émergent, les arbres dont le houppier domine la canopée et bénéficie d'un

**Tableau 1:** Caractéristiques méthodologique et structurales de diamètre et de densité d'arbres sur les sous-ensembles de parcelles du réseau NC-PIPPN de 0.04 ha et 1ha (RE : sous réseau environnemental et RD : sous réseau de dynamique)

Réseaux NC-PIPPN		0.04ha	RE	RD
Nombres de parcelles		201	8	15
Superficie / parcelle (hectare)		0,04	1	1
Seuil de mesures dbh (cm)		5	10	10
dbh moyen/parcelles (cm)	minimum	7,86	16,32	14,87
	moyenne	12,15	19,70	18,71
	écart type	2,01	2,46	1,83
	maximum	17,92	22,97	21,31
Densité/parcelles (nbr/Parcelles)	minimum	55	798	762
	moyenne	140	1151	1117
	écart type	48	256	206
	maximum	317	1602	1531



**Figure 3:** Localisation des parcelles d' 1ha du sous réseau dynamique (RD) sur le massif forestier de Forêt Plate

ensoleillement total. Dans la parcelle de « Laguen », trois classes de strates ont été répertoriées au lieu de quatre : la classe de sous-canopée est incorporée dans celle de canopée.

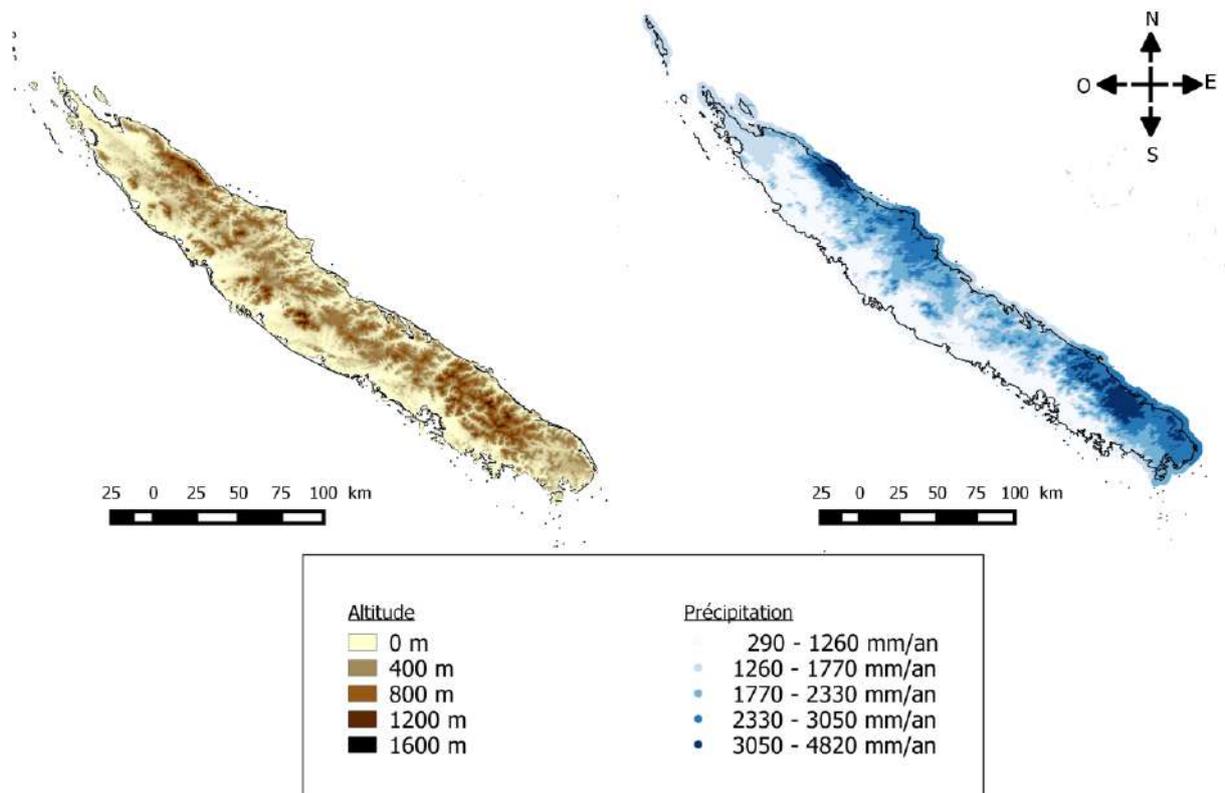
Ces parcelles ont été positionnées dans des zones homogènes de forêts denses humides sur faible pente (< 5%) et sur substrat volcano-sédimentaire. Elles couvrent 42% du gradient d'altitude (entre 260 et 900m) et 46% du gradient de pluviométrie (entre et 1460 et 3150 mm/an) des FDH de Nouvelle-Calédonie (Figure 2). Elles se répartissent en deux sous-réseaux (Tableau 1) décrits ci-dessous.

#### Le sous-réseau de dynamique (RD) :

Cet ensemble est composé de 15 parcelles de 1 hectare qui ont été placées au sein d'un même massif, « Forêt Plate » (Figure 3), avec de faibles écarts de pluviométrie (1460 et 1985 mm/an) et d'altitude (entre 454 et 522m) ce qui a permis de capturer l'hétérogénéité locale de la structure en minimisant le poids des facteurs environnementaux. En revanche, les parcelles ont été positionnées de manière à refléter une hétérogénéité texturale en lien avec la dynamique forestière, à partir d'images satellites à très haute résolution spatiale (taille du pixel < 1m<sup>2</sup> e.g. Pléiades). Pour cela une classification visuelle de la texture de la canopée a été réalisée et les parcelles ont été classées dans trois classes: fines, moyennes et grossières (Blanchard *et al.*, 2014). Les différences de texture de la canopée reflètent les différents états de la dynamique forestière : les textures fines caractérisent les forêts les plus jeunes tandis que les textures grossières représentent les forêts les plus matures. Les 15 parcelles sont distribuées de manière équivalente dans les trois classes de textures de la canopée, les 5 parcelles à textures fines sont numérotées : « 2, 5, 17, 18, 143 », les 5 moyennes: « 6, 15, 16, 26, 32 » et les 5 grossières « 9, 12, 14, 36, 44 » (Figure 3). Au total, 25351 plantes ont été répertoriées. Le protocole suivi sur les parcelles 9, 12, 17 et 26 est le même que pour le sous-réseau environnemental (RE), décrit ci-dessous.

#### Le sous-réseau environnemental (RE) :

Contrairement au précédent, ce sous-réseau de 8 parcelles est disposé uniquement dans des forêts mûres et distribué sur une gamme plus étendue d'altitude (entre 260 et 900 m) et de pluviométrie (1460 et 3150 mm/an) afin de couvrir au mieux une partie de l'hétérogénéité environnementale des FDH de Nouvelle-Calédonie (Figure 1). La parcelle « forêt plate » et la parcelle numéro « 12 » du sous réseau RD sont les mêmes. En tout 8544 ligneux, 1013 palmiers et 315 fougères arborescentes ont été recensés sur les 8 parcelles. Pour chaque individu inventorié un étiquetage et une identification au niveau de l'espèce (avec un taux



**Figure 4:** Gradients altitudinal et pluviométrique de la « Grande Terre » de Nouvelle-Calédonie

d'identification supérieur à 90%) ont été réalisés. La hauteur de minimum 100 arbres, appartenant à la strate de canopée, a été également mesurée par parcelle, à l'aide d'un télémètre LaserTech TruPulse 360R. Les parcelles se répartissent dans les massifs orographiques suivants : l'Aoupinie (Parcelles de l'Aoupinie et Gohapin), Ateu (Parcelle d'Ateou), Me Ixaburu (Parcelle de Bouirou), Sphinx (Parcelle de Djeve), Forêt plate, Panie (Parcelle de Laguen) et Inedete (Parcelle Tiwae) (Figure 1). Dans le cadre de ce stage, le jeu de données a été renforcé sur ce réseau en installant deux nouvelles parcelles d'un hectare situées aux extrêmes du gradient d'altitude (Parcelle de Gohapin à 260m et parcelle de l'Aoupinie à 900 m d'altitude). Cette participation de trois semaines de terrain a permis de mettre en place ces parcelles depuis la délimitation matérielle du carré de 100 m de côté, l'étiquetage, la mesure du dbh et de la hauteur des arbres, la position de l'arbre dans la strate, jusqu'à la participation aux identifications botaniques.

## 2.2) Données utilisées

### 2.2.1) Paramètres structuraux

Les caractéristiques structurales des ensembles de parcelles sont décrites dans le tableau 1. Le dbh et la densité d'arbres sont utilisés dans les analyses. Dans les parcelles du sous réseau RD, la classe de texture du grain de la canopée a été utilisée dans l'analyse afin de différencier les trois groupes. Dans les parcelles du sous réseau RE et la parcelle 9 et du sous réseau RD, les hauteurs d'arbres en canopée et les positions des arbres dans la strate verticale ont été utilisées.

### 2.2.2) Paramètres environnementaux

Deux paramètres environnementaux sont utilisés dans cette étude : la pluviométrie et l'altitude (Figure 4). Les données d'altitude ont été extraites d'un modèle numérique de terrain d'une résolution spatiale de 10m et les données de précipitations à partir d'un modèle d'interpolation au km utilisant la moyenne annuelle des précipitations enregistrées entre 1990 et 2010 (modèle d'AURELHY, METEO-FRANCE). Pour chaque parcelle une altitude moyenne est calculée sur l'hectare et une valeur de pluviométrie est obtenue en projetant ses coordonnées géographiques sur le modèle spatialisé de précipitations à l'aide du logiciel de système d'information géographique QGIS (Quantum GIS Development Team (2015)).

### 2.3) Les analyses des données

Le réseau de parcelles de 0.04ha est utilisé uniquement pour analyser l'influence de l'altitude et de la pluviométrie sur la densité dans la classe de dbh 5-10 cm. Le nombre de ces arbres varie

**Tableau 2** Caractéristiques structurales et environnementales des sous-réseaux de parcelle de 1ha (RE : sous-réseau environnemental et du sous-réseau de dynamique de 1ha RD (Parcelles FP : Parcelles de Forêts Plate)).

Parcelles / Paramètres	Sous réseau environnementale (RE)										Sous réseau de dynamique (RD)											
	Aoupinie	Ateou	Bouirou	Djeve	Forêt plate 12	Gohapin	Laguen	Tiwae	FP 2	FP 5	FP 6	FP 9	FP 14	FP 15	FP 16	FP 17	FP 18	FP 26	FP 32	FP 36	FP 44	FP 143
Surface terrière (m <sup>2</sup> /ha)	54	74	65	56	53	39	42	33	44	32	37	43	40	58	43	34	31	40	51	45	33	43
Densité dbh ≥ 40cm (nbr/ha)	65	134	138	73	96	65	62	19	48	13	49	59	82	71	68	24	21	60	69	63	63	51
Moyenne dbh (cm)	17	21	22	21	23	20	17	16	19	15	19	19	21	20	20	17	16	19	20	21	19	18
Densité (nbr/ha)	1602	1153	1185	1018	878	798	1282	1294	1207	1531	1055	1068	839	1164	1022	1295	1243	1063	1189	926	762	1271
Hauteur canopée (m)	8	21	21	15	20	13	11	12				16										
Densité sous-bois (nbr/ha)	59	627	304	82	186	32	393	44	48	16	122	53	197	41	36		71	52	48	76	7	26
Densité sous-canopée (nbr/ha)	455	303	446	420	334	205	720	375	242	226	292	256	247	284	262		348	341	353	360	95	323
Densité canopée (nbr/ha)	999	202	422	495	337	463	849	849	825	1058	548	705	359	757	639		740	579	700	460	592	867
Densité émergeant (nbr/ha)	89	21	13	21	21	97	169	26	31	9	17	40	17	25	13		24	19	26	26	48	12
Pluviométrie (mm/an)	2670	2300	1570	2320	1740	1460	3150	2550	1705	1740	1740	1830	1830	1985	1985	1460	1460	1755	1740	1830	1705	1650
Altitude (m)	900	780	520	320	510	260	580	260	491	502	497	508	509	508	516	454	460	485	519	522	501	499

entre 27 et 258 arbres par parcelle de 0.04ha et constitue en moyenne 58% des arbres échantillonnés sur ce réseau.

12 parcelles de 1ha (8 parcelles du RE et 4 parcelles de FDH matures (9, 14, 36, 44) du sous réseau RD) ont été utilisées pour étudier l'influence des paramètres environnementaux sur la structure des FDH (Tableau 2). Ainsi, toutes les FDH étudiées sont considérées comme matures ce qui permet de minimiser l'influence des stades de dynamiques sur l'analyse de la structure. Les paramètres structuraux utilisés dans l'analyse de l'influence des facteurs environnementaux sur la structure sont compilés dans le tableau 2. Il s'agit de :

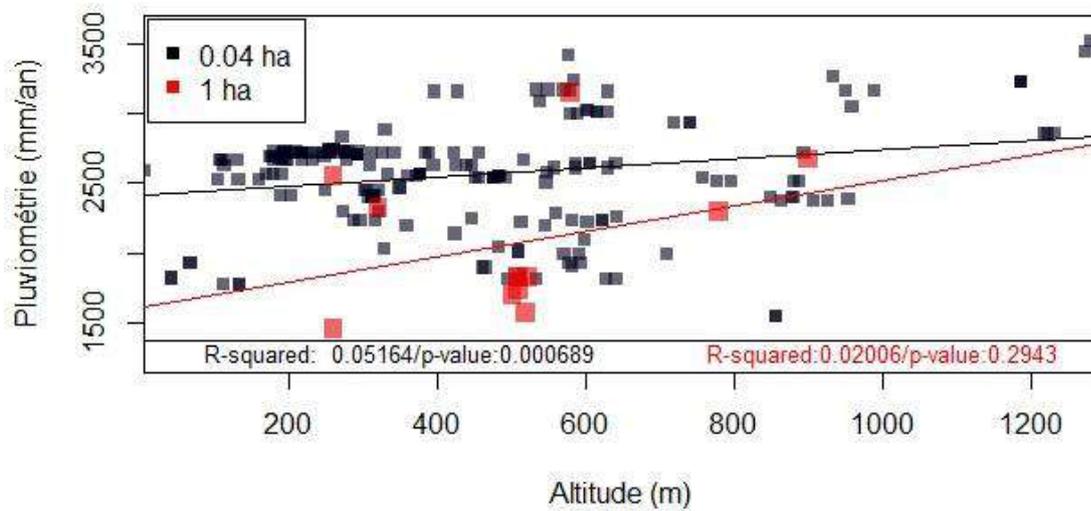
- La surface terrière, la moyenne de dbh, la moyenne de gros dbh (>40cm), la densité totale et la densité par classe de dbh ont été calculées à partir des dbh mesurés.
- La position des arbres dans la strate verticale (sous-bois, sous-canopée, canopée, émergeant) a permis de calculer la densité d'arbres respective pour chacune des strates.
- Les hauteurs d'arbres en canopée ont servi à calculer la hauteur moyenne de la canopée par parcelle.

L'influence des paramètres environnementaux (pluviométrie et altitude) sur la diversité structurale des FDH a été testée à l'aide de régressions linaires simples, puis vérifiée par des tests de Student. La distribution normale et la distribution de la variance pour chaque variable environnementale sont vérifiées visuellement à chaque analyse. Des diagrammes en barre sont réalisés sur le sous réseau RE afin d'observer la distribution des densités par strates.

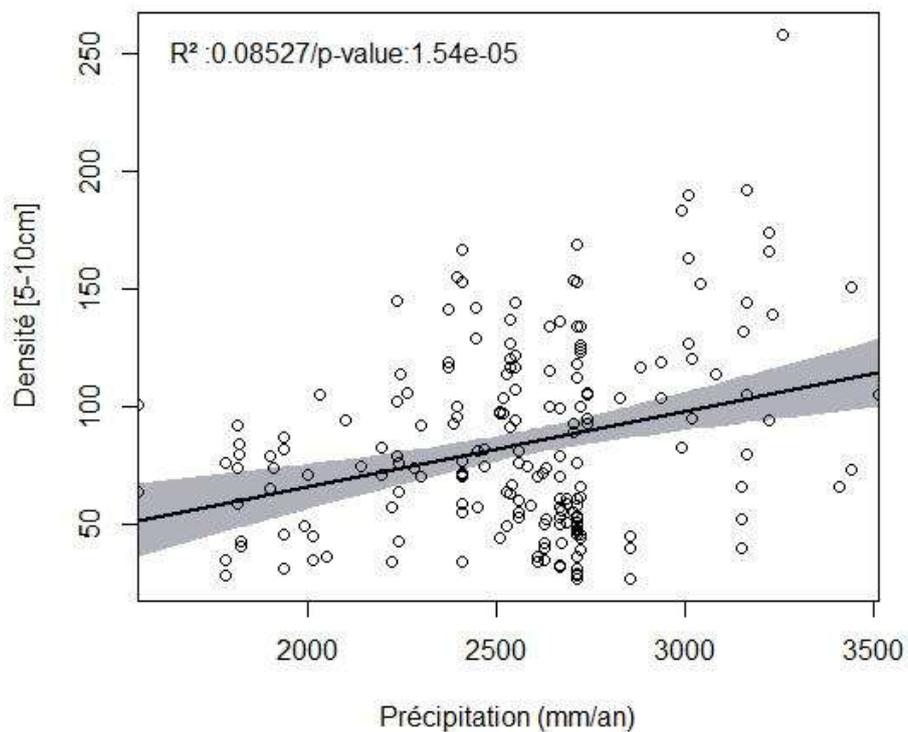
Les 15 parcelles du sous réseau RD ont permis d'étudier l'influence des stades de dynamique sur la structure des FDH. Ainsi, la surface terrière, la densité d'arbres, le dbh moyen et la densité de gros arbres ont ainsi été calculés dans ces parcelles (Tableau 2). L'impact de la dynamique (classe de texture de canopée) sur les paramètres structuraux a été testé via des anova, où les conditions de validités ont été vérifiées par un test de Shapiro (basé sur un petit échantillon, 15 valeurs) et un test de Bartlett sur les résidus. Les tests étant réalisés sur des paramètres propres à chaque parcelle, les données sont considérées indépendantes.

Les régressions et les anova ayant des P-value inférieur à 0,05 sont considérées comme significatives, celles comprises entre 0,05 et 0,1 comme des tendances et au-delà non significatives.

Toutes ces analyses sont réalisées en utilisant la version 3.1.1 du logiciel R (R Development Core Team 2014).



**Figure 5:** Répartition des parcelles de 0.04ha et 1 ha du réseau NC-PIPPN le long des gradients de pluviométrie et d'altitude



**Figure 6 :** Densité des arbres de petit dbh (5-10cm) par parcelle de 0.04ha en fonction de la pluviométrie

### **3) Résultats**

#### 3.1) Impact de l'altitude et de la pluviométrie sur les structures des forêts

##### 3.1.1) Relation entre la pluviométrie et l'altitude

Le pourcentage de variance expliquée par la régression entre la pluviométrie et l'altitude des parcelles de 0.04 ha est d'environ 5%, les variables sont tout de même significativement corrélées entre elles (P-value : 0.000689) sur ce réseau (Figure 5). Sur les 12 parcelles matures de 1ha qui ont été étudiées, l'altitude et la pluviométrie ne sont pas significativement corrélées (Figure 5). L'altitude à elle seule ne peut donc pas expliquer la pluviométrie. Par conséquent, dans la globalité de l'analyse, l'étude de la structure des forêts avec les deux gradients se fera séparément.

##### 3.1.2) Influence de la pluviométrie

La densité des petits arbres (dbh 5-10 cm) augmente significativement (P-value : 1.54e-05) sur les parcelles de 0.04ha le long du gradient de précipitations (Figure 6). La densité totale d'arbres (dbh>10cm) augmente aussi significativement (P-value : 0.006) avec la pluviométrie (Figure 7.a) sur les 12 parcelles matures de 1ha, avec une variance expliquée de 50% par la pluviométrie. En réalité, à elle seule la densité des petits arbres (dbh 10-15cm) est expliquée à 60% par la pluviométrie (Figure 8). La pluviométrie n'exerce aucune influence significative sur la densité des gros arbres (dbh  $\geq$  40cm) (Figure 8).

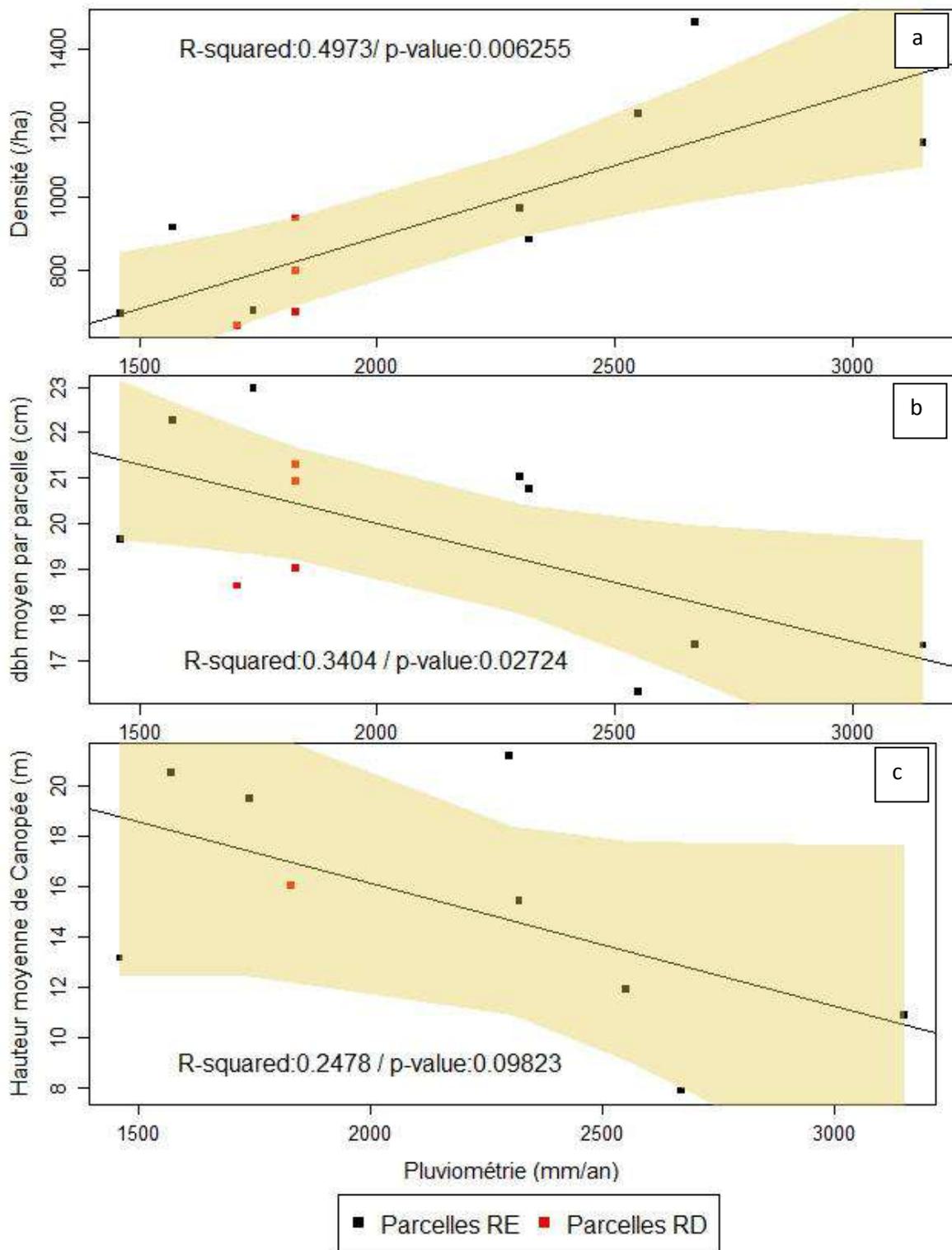
Par ailleurs, le dbh moyen diminue significativement (P-value : 0.027) le long du gradient de pluviométrie (Figure 7.b). D'après la régression, la pluviométrie explique 34% de la diminution des dbh moyen sur le gradient.

La hauteur moyenne tend à diminuer le long du gradient de pluviométrie (P-value : 0.098) (Figure 7.c), avec 24% de la variance expliquée par la régression.

L'influence de la pluviométrie sur le pourcentage d'arbres par strates n'est pas significative ; aucun profil ou tendance ne ressort. Il en est de même pour la surface terrière (Tableau 3).

##### 3.1.3) Influence de l'altitude

La densité d'arbres totale par parcelle (798 à 1602 arbres/ha) calculée sur les 12 parcelles matures de 1ha tend (P-value : 0.082) à augmenter le long du gradient altitudinal (Figure 9.a). La densité des plus petits arbres (dbh 5-10 cm) calculée sur les parcelles de 0,04 ha augmente significativement (P-value : 4,238e-08) le long du gradient altitudinal (Figure 10) avec une variance expliquée de 13%. Cette corrélation se retrouve au sein des parcelles de 1ha avec une



**Figure 7:** Influence de la pluviométrie sur (a) la densité totale d'arbres par parcelle, (b) la moyenne des dbh par parcelle, (c) la hauteur moyenne des arbres en canopée par parcelle, pour les 12 parcelles de 1 ha de forêts mature (8 parcelles du RE en noir et 4 parcelles du RD en rouge).

densité des plus petites classes de dbh (10-15 cm) qui augmente significativement (P-value : 0.09279) le long du gradient (Figure 11). Au-delà de 15 cm de dbh, la densité des arbres ne varie pas significativement avec l'altitude (Figure 11).

La surface terrière (32 à 74 m<sup>2</sup>/ha) tend aussi à augmenter (P-value : 0,086 &) (Figure 9.b) avec le gradient altitudinal. En revanche il n'y aucune influence enregistrée sur la valeur moyenne du dbh et sur les hauteurs moyennes de canopée avec l'altitude (Tableau 3).

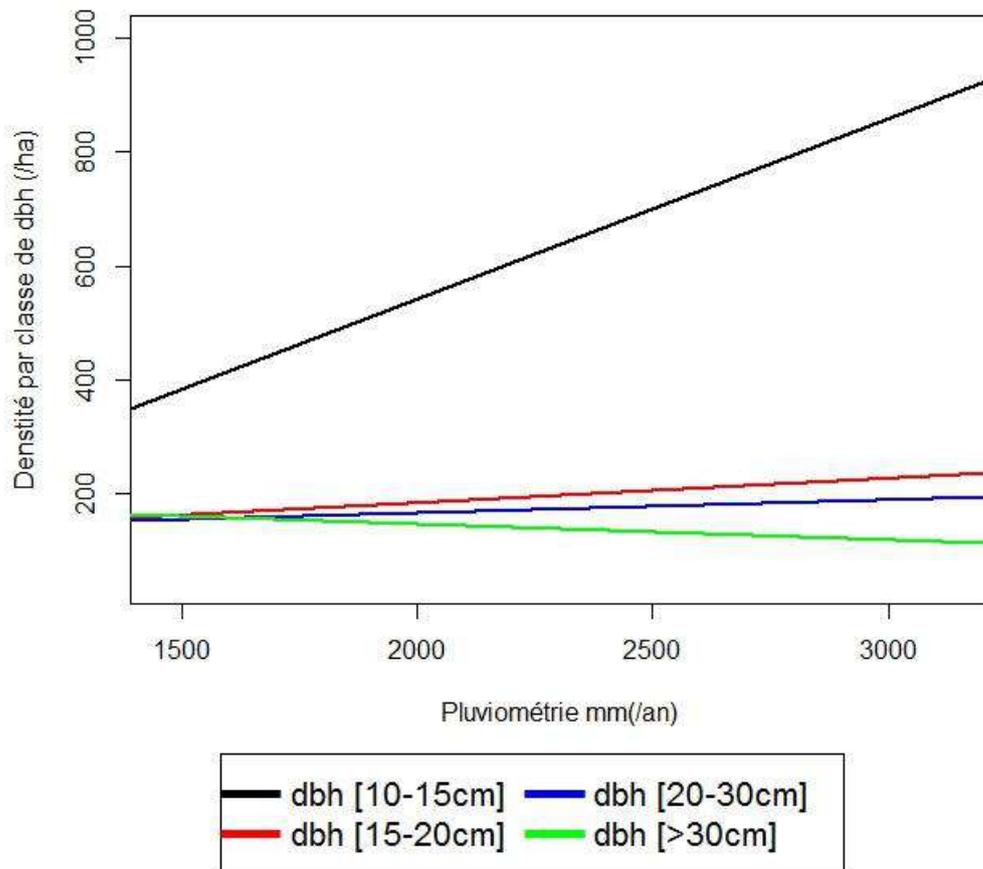
### 3.2) Influence de la dynamique forestière

Le dbh moyen par parcelle (Anova- P-value : 0.01438), la densité par parcelle (Anova- P-value : 0.001966) et la densité de gros arbres par parcelle (dbh>40cm) (Anova- P-value : 0.006363) sont corrélés significativement avec la texture de la canopée d'après les anova. En revanche la surface terrière n'est pas corrélée significativement à ce paramètre (Tableau 4).

Les paramètres structuraux sont très différents selon les trois classes de texture de la canopée (Figure 12). Le dbh moyen et la densité de gros arbres sont plus faibles sur les 5 parcelles à stade jeune et sont plus élevés sur les parcelles à stade mature. La densité d'arbres totale (dbh>10cm) est plus élevée dans les forêts de texture fine et est plus faible dans les forêts de texture grossière.

## **4) Discussion**

La plupart des études qui s'intéressent à l'influence de l'altitude sur la structure des forêts sont réalisées sur un massif montagneux et considèrent que la pluviométrie est corrélée à l'altitude, les précipitations augmentent ou diminuent le long du gradient altitudinal, selon les régions (Luo *et al.*, 2005; Raich *et al.*, 1997). Cette étude est réalisée sur plusieurs massifs forestiers, répartis de chaque côté de la chaîne centrale, ainsi le gradient est-ouest de pluviométrie caractéristique de la Nouvelle-Calédonie s'ajoute au gradient de pluviométrie liée à l'altitude. On retrouve des phénomènes similaires comme à Mauna Loa (Hawai) où les précipitations sont influencées par le vent dominant du nord-est et ne sont pas corrélées linéairement avec l'altitude (Vitousek *et al.*, 1990). Dans cette étude les deux variables ne sont donc pas corrélées significativement, les deux paramètres sont étudiés séparément.



**Figure 8 :** Régression linéaire de la densité d'arbre par classe de dbh en fonction de la pluviométrie pour les 12 parcelles de 1ha matures.

**Tableau 3:** Résultats des analyses des régressions linéaires entre les paramètres structuraux et environnementaux. Le coefficient de la régression ( $R^2$ ), la P-value (test de Student), le coefficient de pente et l'ordonnée à l'origine sont indiqués. Les résultats en jaune sont considérés significatif ( $P\text{-value}>0.05$ ), en beige des tendances ( $P\text{-value}<0.1$ ).

Paramètres	Altitude				Pluviométrie			
	$R^2$	P-value	Pente	ordonnée	$R^2$	P-value	Pente	Ordonnée
Surface terrière	0,194	0,086	0,034	30,1	-0,099	0,945	0,0555	46,84
moy dbh > 40cm	0,017	0,301	0,007	53,7	-0,099	0,918	0,000	57,9
moy dbh	-0,100	0,986	0,000	19,8	0,340	0,027	-0,003	25,2
Densité	0,199	0,082	0,688	713,2	0,497	0,006	0,357	325,7
Hauteur canopée	-0,142	0,951	-0,001	15,4	0,248	0,098	-0,005	25,6
% de sous-bois (sb)	0,109	0,157	0,037	-3,2	-0,052	0,532	0,006	2,8
% de sous-canopée (sc)	-0,070	0,606	-0,010	33,0	0,120	0,145	-0,010	49,1
% de canopée (ca)	-0,012	0,372	-0,025	64,5	-0,094	0,825	0,002	47,0
% d'émergeant (em)	-0,094	0,824	-0,002	5,4	-0,031	0,434	0,002	0,5

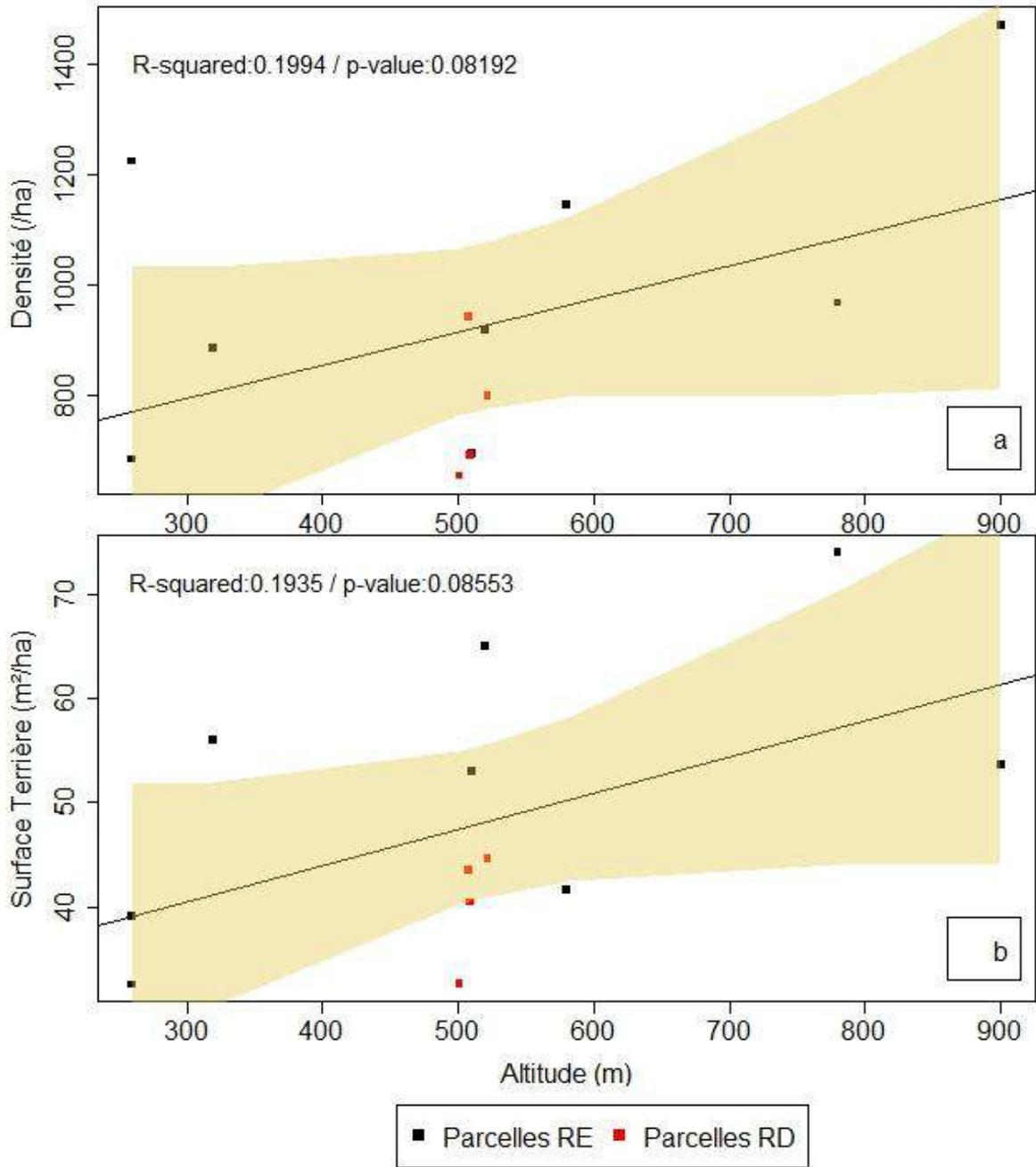
#### 4.1) Influence de la pluviométrie

La hauteur moyenne de la canopée tend à diminuer le long du gradient de pluviométrie. Cette tendance est peu décrite dans la bibliographie. La hauteur semble le plus souvent corrélée à l'altitude (Aiba and Kitayama, 1999 ; Leuschner *et al.*, 2007 Culmsee *et al.*, 2010 ; Girardin *et al.*, 2014) ou aux deux variables en même temps quand elles sont corrélées entre elles, comme dans l'étude de Asner *et al.* (2014). L'hypothèse la plus probable pour expliquer la diminution des hauteurs d'arbres avec l'augmentation de la pluviométrie en Nouvelle-Calédonie serait liée à la diminution de la fertilité des sols. Le taux de minéralisation et la présence de certains nutriments (PO<sub>4</sub>-P, Ca, Mg, and K) diminueraient avec les précipitations car elles engendreraient une augmentation du lessivage des sols (Austin and Vitousek, 1998 ; Schuur and Matson, 2001 ; Brenes-Arguedas *et al.*, 2008). En effet la baisse de fertilité des sols aurait pour conséquence une diminution de la biomasse aérienne des arbres (estimée notamment à partir de la hauteur et du dbh des arbres) au profit d'un investissement dans le développement des parties souterraines, afin d'optimiser la prospection et le captage des nutriments (Roderstein *et al.*, 2005 ; Leuschner *et al.*, 2007; Girardin *et al.*, 2013).

La densité des petits arbres (entre 5 et 15 cm de dbh) augmente significativement avec la pluviométrie, ce qui a été montré dans la littérature (Givnish, 1999 ; Pitman, 2000 ; Slik *et al.*, 2010). Plusieurs hypothèses se confrontent dans la littérature. Givnish (1999) a par exemple montré que l'augmentation de la densité des petits arbres était corrélée à une augmentation des chablis, en lien avec l'augmentation du nombre d'épiphyte, un sol moins résistant, un enracinement moins profond et une augmentation de l'érosion quand la pluviométrie augmente. Les chablis permettraient ainsi une augmentation de l'intensité lumineuse au sol, favorisant la croissance des petits arbres (Baldocchi and Collineau, 1994 ; Chazdon, 2007). Cette hypothèse semble peu probable d'après nos observations sur le terrain, les chablis ne semblent pas plus fréquents dans les zones à fortes précipitations. Une des hypothèses, apportées par Florens *et al.* (2012), est que la diminution de la hauteur des arbres permet d'augmenter l'intensité de la lumière en sous-bois, permettant ainsi une augmentation du nombre de petits arbres en forêts (Montgomery and Chazdon, 2001 ; King *et al.*, 2006). Cette hypothèse paraît la plus probable en Nouvelle-Calédonie.

La variabilité de la densité des plus gros arbres bien que très hétérogène entre les parcelles n'est pas influencée par la pluviométrie. Le dbh moyen tend lui à diminuer le long du gradient de pluviométrie, ce qui est probablement dû la densité des petits arbres qui augmente. La surface terrière n'est pas influencée par le gradient de pluviométrie.

Ainsi dans les zones les plus pluvieuses, la hauteur de la canopée et le dbh moyen tendent à



**Figure 9** : Influence de l'altitude sur (a) la densité totale d'arbres par parcelle et (b) la surface terrière par parcelle, pour les 12 parcelles de 1 ha de forêts mature (8 parcelles du RE en noir et 4 parcelles RD en rouge).

diminuer et la densité des petits arbres augmente, tandis que la surface terrière n'est pas influencée. On peut donc penser que les variations de précipitations entraîneraient un changement dans la répartition de la biomasse aérienne totale.

#### 4.2) Influence de l'altitude

La hauteur moyenne de la canopée n'est pas influencée par l'altitude, contrairement à la littérature qui observe une diminution de la hauteur des arbres lorsque l'altitude augmente (Aiba and Kitayama, 1999 ; Lovett *et al.*, 2006 ; Culmsee *et al.*, 2010 ; Girardin *et al.*, 2014 ; Clark *et al.*, 2015). Cette différence s'explique, car ces études ont été réalisées sur des grandes gammes d'altitudes, ainsi la température agirait d'avantage que les précipitations sur fertilité des sols (Leuschner *et al.*, 2007 ; Salinas *et al.*, 2011). Cependant le gradient altitudinal étudié en Nouvelle Calédonie semble trop faible (260-900m) pour avoir un réel impact de la température sur les sols, et en conséquence sur la hauteur des arbres, ce paramètre semblerait être plus influencé par la pluviométrie.

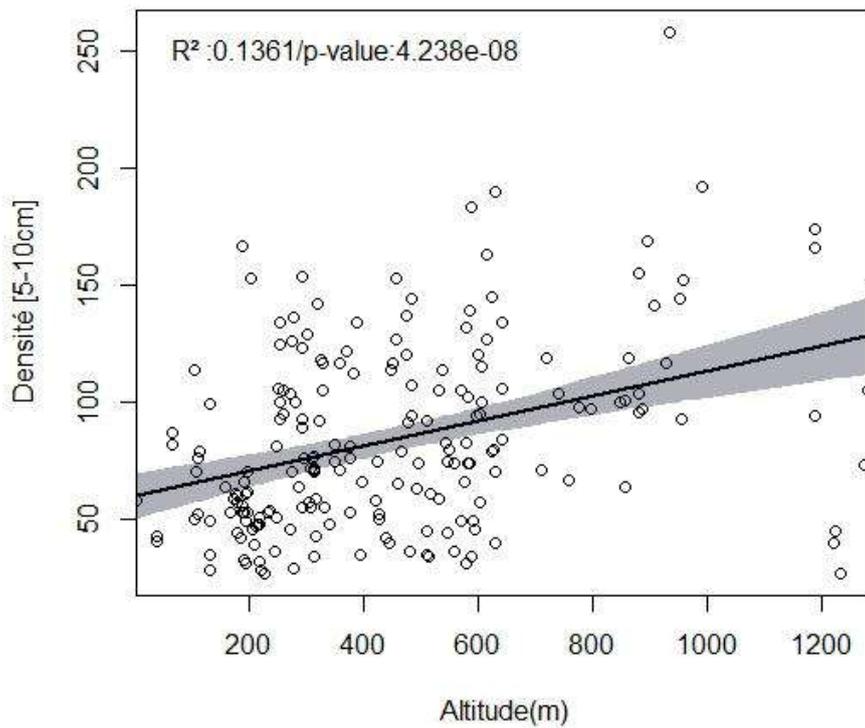
La densité totale d'arbres augmente avec le gradient altitudinal, comme dans la littérature (Aiba and Kitayama, 1999 ; Lovett *et al.*, 2006 ; Culmsee *et al.*, 2010 ; Girardin *et al.*, 2014 ; Clark *et al.*, 2015). De même, la densité des arbres de petits dbh (5-15cm) augmente le long du gradient, mais ce résultat reste peu décrit dans la littérature. L'ensemble des publications traitant de l'augmentation globale de la densité d'arbres se base, sur des gradients altitudinaux nettement plus grands que celui étudié ici. On peut donc penser que le patron observé sur la densité d'arbres n'est pas forcément lié à l'altitude. La pluviométrie pourrait aussi en être la cause. (cf 4.1. Influence de la pluviométrie).

Il n'y a aucune influence significative de l'altitude sur le dbh moyen ou sur la densité des gros dbh, de même la surface terrière n'augmente pas significativement sur le gradient, ce paramètre tend à augmenter, cependant le pourcentage de variance expliquée est très faible, ce résultat n'est donc pas pris en compte.

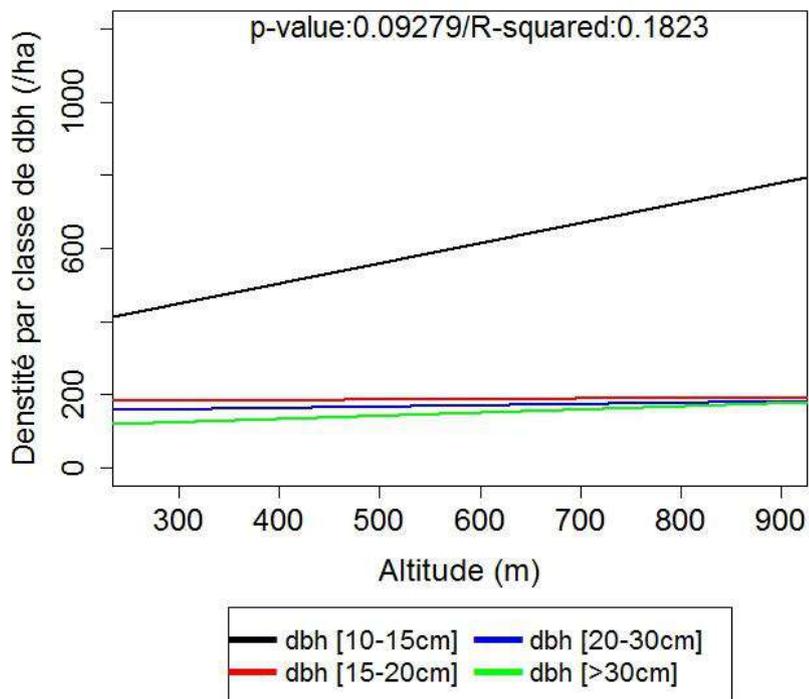
Ces résultats ne montrent pratiquement aucune influence de l'altitude sur les paramètres de structure, en dehors de certaines tendances qui ne sont peut-être que le reflet du lien entre l'altitude et la pluviométrie.

#### 4.3) Influence de la dynamique

La faible variabilité de pluviométrie sur le sous réseau RD (de 1460 à 1985 mm/an) n'est pas prise en compte dans cette étude car les données de pluviométrie proviennent d'un modèle d'interpolation au km (modèle d'AURELHY, METEO-FRANCE), et n'est donc pas assez



**Figure 10:** Densité des arbres de petit dbh (5-10cm) par parcelles de 0.04 ha en fonction de l'altitude



**Figure 11:** Régression linéaire de la densité d'arbre par classe de dbh en fonction de l'altitude des parcelles de 1ha matures sur les 12 parcelles de 1ha de forêts matures.

précis pour connaître précisément les variations de pluviométrie à forêt plate. Le gradient de pluviométrie reste faible et a probablement peu d'impact sur l'hétérogénéité structurale des parcelles. Cette étude souligne aussi que d'autres paramètres influencent la structure des FDH calédoniennes, comme la dynamique. Le dbh moyen et la densité de gros dbh sont d'autant plus élevés que le stade dynamique de la forêt est avancé et à l'inverse, la densité de tige est significativement plus élevée dans les forêts jeunes, ce qui est en accord avec la littérature sur la dynamique des peuplements forestiers (Hallé *et al.*, 1978 ; Cutler *et al.*, 2008).

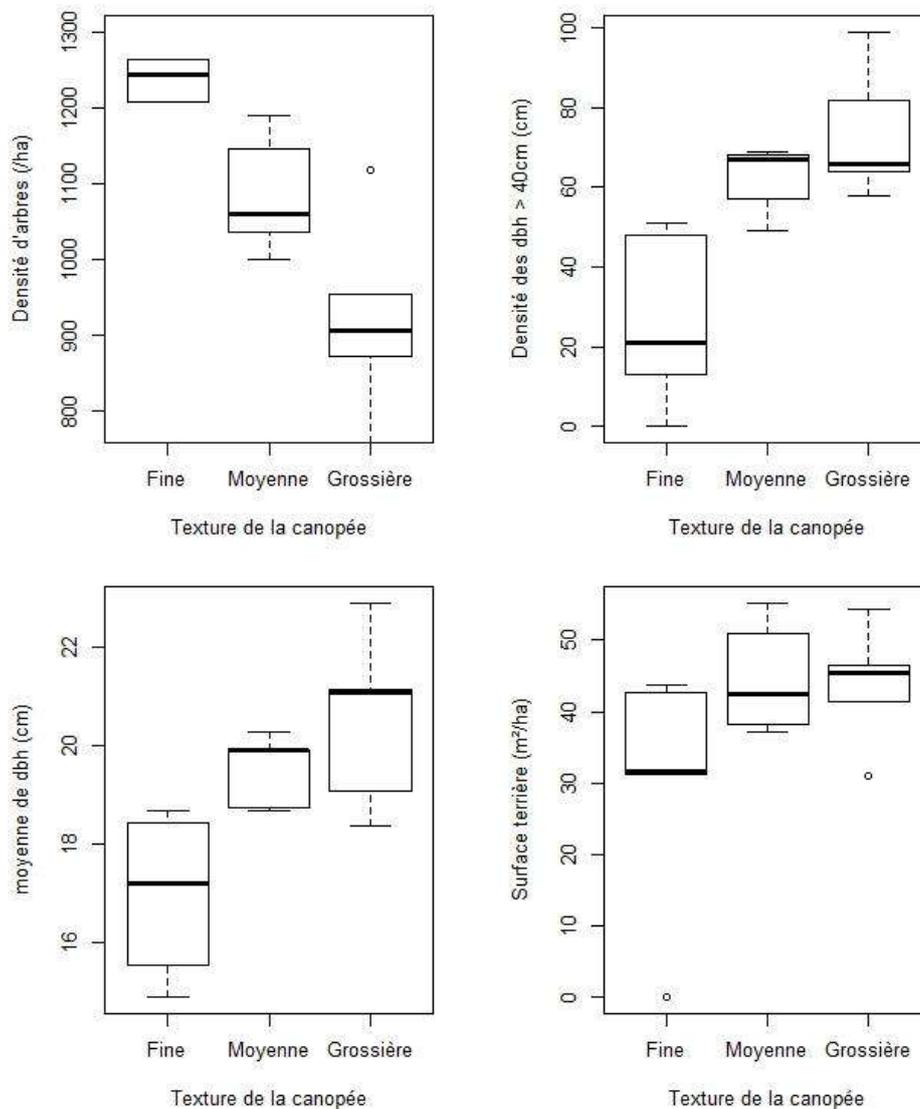
Ainsi certains paramètres structuraux varient dans les mêmes gammes de valeurs bien qu'ils soient influencés par des paramètres complètement différents. Notre étude a montré par exemple que la densité d'arbre par hectare variait sous l'influence de (1) la pluviométrie, entre 798 et 1602 arbres/ha sur les 8 parcelles de FDH matures du RE et (2) la dynamique, entre 761 et 1531 arbres/ha sur les 15 parcelles de FDH du RE, réparties sur un gradient de pluviométrie et d'altitude homogène. Il est ainsi important dans les études structurales des forêts de prendre en compte aussi bien le stade dynamique de la forêt que les paramètres environnementaux. Il est possible dans les études de distinguer ces deux paramètres. En effet les stades de la dynamique forestière suivent une séquence de développement dont chaque stade peut être caractérisé par ses composantes floristiques (Hallé *et al.*, 1978 ; Whitmore, 1989). A chaque stade des espèces « types » caractérisent la dynamique, tout d'abord un stade de régénération avec des espèces « pionnières », puis une phase de restructuration avec des espèces dites « post pionnières », et un stade mature avec des espèces « structurantes » ou de « soutien » (Hallé *et al.*, 1978 ; Riera, 1990).

#### 4.4) Influence d'autres paramètres :

L'étude a permis d'analyser des paramètres importants dans la structure des FDH, mais d'autres variables peuvent potentiellement expliquer l'hétérogénéité structurale des FDH en Nouvelle-Calédonie. L'archipel subit très souvent des Cyclones (30 cyclones ont été répertoriés entre 1974 et 2014 (Météo France), ce phénomène est décrit dans la littérature comme influençant la structuration des forêts. Il peut être à l'origine d'une augmentation de la mortalité des arbres et du nombre de chablis, en impactant majoritairement les gros arbres (Walker *et al.*, 1992 ; Everham and Brokaw, 1996, de Gouvenain and Silander, 2003) et pourrait donc être la cause d'une diminution de la hauteur moyenne des forêts comme documenté aux Caraïbes (Brokaw and Grear, 1991) ou à Madagascar (de Gouvenain and Silander, 2003). Il est donc fortement possible que la structure des FDH de Nouvelle-Calédonie soit aussi impactée en particulier dans les zones surexposées aux cyclones (en altitude et sur la côte-est), cependant il n'y a

**Tableau 4** : Résultats des tests des conditions de validités pour l'anova et résultats d'anova entre les paramètres structuraux des 15 parcelles d'1 ha du RD et la texture de la canopée (dynamique). En jaune les conditions de validités des tests qui sont validé et en gras les anova significatives

Tests ( P-value)	Densité - texture	Densité des dbh < 40cm - texture	Moyenne des dbh - texture	Surface terrière - texture
Shapiro test	0.2317	0.5896	0.6209	0.5657
Bartlett.test	0.512	0.3763	0.2552	0.925
<b>Anova</b>	<b>0.001966</b>	<b>0.006363</b>	<b>0.01438</b>	0.3584



**Figure 12:** Paramètres structuraux moyens par parcelle en fonction des stades de dynamique des FDH du RD: jeune, intermédiaire et mature.

actuellement peu d'étude à ce sujet en Nouvelle-Calédonie, hormis une étude soulignant l'impact des cyclones sur l'allométrie des arbres (Read et al., 2011).

La Nouvelle-Calédonie est aussi rythmée par une saisonnalité marquée (MétéoFrance). ce qui peut engendrer des répercussions sur la structuration des forêts. Des études montrent par exemple que plus la durée de la saison sèche est longue, plus la densité de petits arbres est faible (Wright, 1992; Pitman, 2000).

## **5) Conclusion**

L'étude a permis de mettre en évidence l'impact des facteurs environnementaux et de la dynamique forestière sur la structure des FDH néo-calédoniennes. L'ensemble des analyses portant sur l'étude de l'influence environnementale sur la structure des forêts est basée sur 12 parcelles, ce qui peut engendrer un biais statistique dans l'analyse. Les résultats obtenus ne semblent cependant pas aberrants face à nos observations sur le terrain et à la littérature. La pluviométrie est le principal driver des changements structuraux dans les FDH matures, elle est à l'origine de la diminution de la hauteur de la canopée et de l'augmentation de la densité des petits arbres le long du gradient. Contrairement à la littérature, l'altitude ressort de l'étude comme un paramètre mineur dans l'explication de la diversité structurale des FDH de Nouvelle-Calédonie. L'étude structurale des stades dynamiques est en conformité avec du cycle sylvigénétique, c'est-à-dire la présence d'une forte densité d'arbres de petits diamètre dans les forêts les plus jeunes et diminution de cette densité en faveurs d'une augmentation des diamètres dans les forêts les plus matures.

Il est primordial dans les études structurales de prendre en compte aussi bien le stade dynamique de la forêt que les paramètres environnementaux, les deux influençant les mêmes paramètres structuraux et dans des gammes de variations similaires.

Au vu de la complexité et du nombre de facteurs qui modélisent la structure des forêts, des études complémentaires sur l'impact des cyclones, de la saisonnalité ou des sols permettraient d'approfondir les connaissances actuelles sur la structuration des forêts néo-calédonienne, ce qui aiderait probablement à terme à compléter les études floristiques pour réaliser une typologie des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie.



## **Bibliographie :**

- Aiba, S., Kitayama, K., 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecol* 140, 139–157.
- Alder, D. and T. J. Synnott., 1992. Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. Oxford Forestry Institute Tropical Forestry Paper 25, 124 pp.
- Asner, G.P., Anderson, C.B., Martin, R.E., Knapp, D.E., Tupayachi, R., Sinca, F., Malhi, Y., 2014. Landscape-scale changes in forest structure and functional traits along an Andes-to-Amazon elevation gradient. *Biogeosciences* 11, 843–856.
- Austin, A.T., Vitousek, P.M., 1998. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i. *Oecologia* 113, 519–529.
- Baldocchi, D. and S. Collineau., 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies : spatial and temporal attributes. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants* 21–71.
- Barbero, R., Moron, V., 2011. Seasonal to decadal modulation of the impact of El Niño-Southern Oscillation on New Caledonia (SW Pacific) rainfall (1950-2010). *J. Geophys. Res.-Atmospheres* 116, D23111.
- Bernard, A., 1895. *L'Archipel de la Nouvelle-Calédonie*. Hachette, 458.
- Birnbaum, P., R.Pouteau., T.Ibanez., E.Blanchard., H.Vandrot., T.Jaffré., (sous presse) Environmental correlates for tree occurrences, species distribution and richness on a high elevation tropical island. *AoB PLANTS*.
- Blanchard, E., P.Birnbaum, C.Proisy, T.Ibanez, H.Vandrot, C.Chambrey, V.Hequet, P.Couteron., 2014. Prédire la structure des forêts tropicales humides calédoniennes : Analyse texturale de la canopée sur des images pléiades. *Revue Française de Photogrammetrie et de Teledetection (SFPT)*, 2015, Pleiades Days 2014 (2eme partie), 141-147.
- Brenes-Arguedas, T., Rios, M., Rivas-Torres, G., Blundo, C., Coley, P.D., Kursar, T.A., 2008. The effect of soil on the growth performance of tropical species with contrasting distributions. *Oikos* 117, 1453–1460.
- Brinkmann, W.A.R., 1971. What is a Foehn? *Weather* 26, 230–239
- Brokaw, N., Grear, J., 1991. Forest Structure Before and After Hurricane Hugo at 3 Elevations in the Luquillo Mountains, Puerto-Rico. *Biotropica* 23, 386–392.
- Chazdon, 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philos. Trans. R. Soc. Ser. B* 362, 273–289.
- Clark, D.B., Hurtado, J., Saatchi, S.S., 2015. Tropical Rain Forest Structure, Tree Growth and Dynamics along a 2700-m Elevational Transect in Costa Rica. *PloS One* 10, e0122905.
- Culmsee, H., Leuschner, C., Moser, G., Pitopang, R., 2010. Forest aboveground biomass along an elevational transect in Sulawesi, Indonesia, and the role of Fagaceae in tropical montane rain forests. *J. Biogeogr.* 37, 960–974.
- Cutler, N.A., Belyea, L.R., Dugmore, A.J., 2008. The spatiotemporal dynamics of a primary succession. *J. Ecol.* 96, 231–246.
- De Gouvenain, R.C., Silander, J.A., 2003. Do tropical storm regimes influence the structure of tropical lowland rain forests? *Biotropica* 35, 166–180.
- Everham, E.M., Brokaw, N.V.L., 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Bot. Rev.* 62, 113–185.
- Forster, G., 1786. *Florulae Insularum Australium Prodrromus*. Göttingen.
- Girardin, C. a. J., Aragao, L.E.O.C., Malhi, Y., Huaraca Huasco, W., Metcalfe, D.B., Durand, L., Mamani, M., Silva-Espejo, J.E., Whittaker, R.J., 2013. Fine root dynamics along an



- elevational gradient in tropical Amazonian and Andean forests. *Glob. Biogeochem. Cycles* 27, 252–264.
- Girardin, C.A.J., Farfan-Rios, W., Garcia, K., Feeley, K.J., Jørgensen, P.M., Murakami, A.A., Pérez, L.C., Seidel, R., Paniagua, N., Claros, A.F.F., Maldonado, C., Silman, M., Salinas, N., Reynel, C., Neill, D.A., Serrano, M., Caballero, C.J., Cuadros, M. de los A.L.T., Macía, M.J., Killeen, T.J., Malhi, Y., 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecol. Divers.* 7, 161–171.
- Givnish, T.J., 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *J. Ecol.* 87, 193–210.
- Grandcolas, P., Murienne, J., Robillard, T., Desutter-Grandcolas, L., Jourdan, H., Guilbert, E., Deharveng, L., 2008. New Caledonia: A very old Darwinian island? *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 363, 3309–3317.
- Guillaumin, A., 1921. *Essai de géographie botanique de la Nouvelle-Calédonie*. Nova Caledonia, Botanique.
- Hallé, F., R. A. Oldeman, P. B. Tomlinson, et al. (1978). *Tropical trees and forests : an architectural analysis*. Springer-Verlag.
- Hoff, M., 1983. Quelques aspects des forêts de Nouvelle-Calédonie et de leurs structures. *Bulletin de liaison de la SEPANRIT*(12): 113-118.
- Ibanez, T., Munzinger, J., Dagostini, G., Hequet, V., Rigault, F., Jaffré, T., Birnbaum, P., 2014. Structural and floristic diversity of mixed tropical rain forest in New Caledonia: new data from the New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network (NC-PIPPN). *Appl. Veg. Sci.* 17, 386–397.
- Jaffré T. et Veillon J.M., 1991. Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 12 : 243-273.
- Jaffré T. et Veillon J.M., 1995. Structural and floristic characteristics of a rain forest on schist in New Caledonia : a comparaison with an ultramafic rain forest. *Adansonia*, 4 (17) : 201-226.
- Jaffre, T., Bouchet, P., Veillon, J.M., 1998. Threatened plants of New Caledonia: Is the system of protected areas adequate? *Biodivers. Conserv.* 7, 109–135.
- Jaffre, T., Munzinger, J., Lowry, P.P., 2010. Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. *Biodivers. Conserv.* 19, 1485–1502.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T.M., Jetz, W., Ibsch, P.L., Nowicki, C., Mutke, J., Barthlott, W., 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 9322–9327.
- King, D.A., Wright, S.J., Connell, J.H., 2006. The contribution of interspecific variation in maximum tree height to tropical and temperate diversity. *J. Trop. Ecol.* 22, 11–24.
- Koerner, C., 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends Ecol. Evol.* 22, 569–574.
- Leuschner, C., Moser, G., Bertsch, C., Roederstein, M., Hertel, D., 2007. Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. *Basic Appl. Ecol.* 8, 219–230.
- Lippok, D., Beck, S.G., Renison, D., Hensen, I., Apaza, A.E., Schleuning, M., 2014. Topography and edge effects are more important than elevation as drivers of vegetation patterns in a neotropical montane forest. *J. Veg. Sci.* 25, 724–733.
- Lovett, J.C., Marshall, A.R., Carr, J., 2006. Changes in tropical forest vegetation along an altitudinal gradient in the Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *Afr. J. Ecol.* 44, 478–490.



- Luo, T.X., Luo, J., Pan, Y., 2005. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia* 142, 261–273.
- Montgomery, R.A., Chazdon, R.L., 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82, 2707–2718.
- Morat, P., T. Jaffré, J. M. Veillon and H. S. MacKee (1981). Végétation : carte et notice (planche 15). Atlas de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Paris, ORSTOM.
- Morat, P., 1993. Our Knowledge of the Flora of New Caledonia: Endemism and Diversity in Relation to Vegetation Types and Substrates. *Biodivers. Lett.* 1, 72–81.
- Morat, P., Jaffre, T., Tronchet, F., Munzinger, J., Pillon, Y., Veillon, J.-M., Chalopin, M., Birnbaum, P., Rigault, F., Dagostini, G., Tinel, J., 2012. The taxonomic reference base Florical and characteristics of the native vascular flora of New Caledonia. *Adansonia* 34, 179–221.
- Myers, N., 1988. Threatened biotas: “hot spots” in tropical forests. *The Environmentalist* 8, 187–208.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G. a. B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Neall, V.E., Trewick, S.A., 2008. The age and origin of the Pacific islands: geological overview. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 363, 3293–3308.
- Pitman, N. C. A. 2000. A large-scale inventory of two Amazonian tree communities. PhD dissertation, Duke University, Durham, North Carolina.
- Phillips, O. L., Baker, T. R., Brienens, R., and Feldpausch, T. R.: Field manual for plot establishment and remeasurement.
- Proisy, C., Coutron, P., Fromard, F., 2007. Predicting and mapping mangrove biomass from canopy grain analysis using Fourier-based textural ordination of IKONOS images. *Remote Sens. Environ.* 109, 379–392.
- QGIS Development Team, 2015 . QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- R Core Team., 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Raich, J.W., Russell, A.E., Vitousek, P.M., 1997. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawai'i. *Ecology* 78, 707–721.
- Read, J., Evans, R., Sanson, G.D., Kerr, S., Jaffre, T., 2011. Wood Properties and Trunk Allometry of Co-Occurring Rainforest Canopy Trees in a Cyclone-Prone Environment. *Am. J. Bot.* 98, 1762–1772.
- Riera, B., H. Puig, and J.-P. Lescure., 1990. La dynamique de la forêt naturelle. Bois et forêts des tropiques 219, 69–78
- Roderstein, M., Hertel, D., Leuschner, C., 2005. Above- and below-ground litter production in three tropical montane forests in southern Ecuador. *J. Trop. Ecol.* 21, 483–492.
- Salinas, N., Malhi, Y., Meir, P., Silman, M., Cuesta, R.R., Huaman, J., Salinas, D., Huaman, V., Gibaja, A., Mamani, M., Farfan, F., 2011. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytol.* 189, 967–977.
- Schuur, E. a. G., Matson, P.A., 2001. Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128, 431–442.
- Schmid, M., 1979. Les écosystèmes forestiers mélanésiens (Nouvelle Calédonie, Nouvelles-Hébrides, Fidji et îles Salomon). *Ecosystèmes forestiers tropicaux*. Paris UNESCO. 14: 709-740.



- Slik, J.W.F., Aiba, S.-I., Brearley, F.Q., Cannon, C.H., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J., Paoli, G., Poulsen, A.D., Raes, N., Sheil, D., Sidiyasa, K., Suzuki, E., van Valkenburg, J.L.C.H., 2010. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 50–60.
- Viot, R., 1951. Associations végétales de la Nouvelle-Calédonie et leur protection.
- Viot, R., 1956. La végétation canaque. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Sér. B, Botanique* 7: 1-400.
- Vitousek, P., Field, C., Matson, P., 1990. Variation in Foliar Delta-C-13 in Hawaiian *Metrosideros-Polymorpha* - a Case of Internal Resistance. *Oecologia* 84, 362–370.
- Walker, L., Voltzow, J., Ackerman, J., Fernandez, D., Fetcher, N., 1992. Immediate Impact of Hurricane Hugo on a Puerto-Rican Rain-Forest. *Ecology* 73, 691–694.
- West, G.B., Enquist, B.J., Brown, J.H., 2009. A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 7040–7045.
- Whitmore, T., 1989. Canopy Gaps and the 2 Major Groups of Forest Trees. *Ecology* 70, 536–538.
- Wright, S., 1992. Seasonal Drought, Soil Fertility and the Species Density of Tropical Forest Plant-Communities. *Trends Ecol. Evol.* 7, 260–263.

## **Webographie**

Direction interrégionale de Météo-France en Nouvelle-Calédonie, page consultée le 1 juin 2015, Météorologie de la NC, <http://www.meteofrance.com>

Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture, page consultée le 10 juin 2015, National Forest Assessments Knowledge reference <http://www.fao.org/home/fr>



## **Annexe1: Présentation de la structure d'accueil**

Le stage se déroule dans les locaux de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) de Nouméa en Nouvelle Calédonie au sein du Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées qui fait partie de l'unité mixte de recherche (UMR) botanique et bioforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP).

Le laboratoire a pour but d'améliorer la préservation et la connaissance de la flore Calédonienne en couvrant plusieurs thématiques d'écologie, de conservation, de systématique, de taxonomie et d'évolution.

Le laboratoire travaille sur la caractérisation de la végétation, notamment sur la forêt dense humide, la formation végétale la plus diversifiée du territoire mais qui reste la plus méconnue. Le laboratoire étudie également les autres milieux : forêt sèche, maquis, etc. Des travaux d'écologie sont également en cours, afin d'améliorer les connaissances sur les aspects fonctionnels de ces écosystèmes terrestres, une bonne préservation du milieu nécessitant de connaître sa composition, mais également son fonctionnement. La flore restant très imparfaitement connue, de nombreux travaux en taxonomie sont réalisés, de même que des recherches en phylogénie afin de comprendre les origines et l'évolution de cette diversité

L'équipe du laboratoire se compose actuellement de 2 chercheurs: Sandrine Isnard (IRD) et Philippe Birnbaum (IAC/Cirad) ainsi que 7 ITA : **Jacqueline Fambart-Tinel (IRD), Vanessa Hequet (IRD), Michèle Komornicki (IRD), William Nigote (IRD), Hervé Vandrot (IAC), Jérémy Girardi (IRD) ; 2 Post-doctorant : Thomas Ibanez (IAC) ; Robin Pouteau (IAC) ; 2 Doctorants Elodie Blanchard (Cirad), Santiago Trueba-Sanchez (IRD), 1 volontaire de service civique : Dimitri Justeau (IAC) et 1 directeur de recherche émérité retraité : Tanguy Jaffré.**

Les activités du laboratoire mettent en jeu différents partenariats : Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut Agronomique néo-Calédonienne, Province Nord, Province Sud, Province des Îles Loyautés, Programme forêt sèche, Direction du Service d'Etat de l'Agriculture, de la Forêt et de l'Environnement (DAFE), Université de la Nouvelle Calédonie, Centre International de Recherche Agronomique et du Développement, Missouri Botanical Garden, Kew, Royal Botanical Gardens, Université Montpellier 2, Swedich Muséum, Centre Européen de Recherche et d'Enseignement de Géosciences de l'Environnement, Laboratoire des Symbioses Tropicales Méditerranéennes, Monash University, Universität Wien, Autriche, Universidad Rey Juan Carlos, Swedish Museum of Natural History, Météo France, Conservation International.

## **Résumé**

Les forêts denses humides (FDH) de Nouvelle Calédonie sont caractérisées par une très grande variabilité structurale. Cette étude a pour objectif d'analyser l'influence des gradients environnementaux (pluviométrie et altitude) et des stades de la dynamique forestière sur la diversité structurale (densité, distribution diamétrique, surface terrière et hauteur moyenne) des FDH. L'étude s'appuie sur un réseau de parcelles « the New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plots Network » (NC-PIPPN), composé de 201 parcelles de 0.04 ha et 22 parcelles de 1 ha, réparties dans les FDH de Nouvelle-Calédonie. Nos résultats soulignent une augmentation significative de la densité des arbres de petit diamètre avec le gradient de pluviométrie, tandis que la hauteur moyenne de la canopée et le dbh moyen diminuent. Contrairement à la littérature, l'altitude ressort de l'étude comme un paramètre mineur dans l'explication de la diversité structurale des FDH. La dynamique est également un paramètre déterminant dans la structure des FDH, indépendamment de l'influence des paramètres environnementaux. Il est donc important de prendre en compte ces deux facteurs pour expliquer la diversité structurale des forêts.

**Mots clés :** Structure, Dynamique des peuplements, Gradient environnemental, Densité d'arbre, Hauteur de canopée, Forêt dense humide, Nouvelle-Calédonie.

## **Abstract**

The New Caledonian rainforests are characterized by a very high floristic and structural diversity. The main aim of this study is to analyze the influence of both the environmental gradients (rainfall and elevation) and the forest dynamic stages on the structural diversity (stem density, diameters distribution, basal area and mean height) of the New Caledonian rainforests. This study relies on the plot network established by « the New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plots Network » (NC-PIPPN), integrating 201 plots of 0.04 ha and 22 plots of 1 ha, which are distributed within the rainforests of New Caledonia. Our results highlight a significant increase of the density of small diameter trees with increasing rainfall, whereas the mean height of the canopy and the mean dbh decrease with increasing rainfall. Unlike previous reports, our results suggest that elevation do not play a main role in the structural diversity of rainforests. Forest stage dynamics is also an important parameter determining rainforest structure, acting independently of the influence of environmental parameters. It is therefore important to consider both factors in order to better understand the structural diversity of forests.

**Key words:** Structure, Stand Dynamic, Environmental gradient, Stem density, canopy height, Rainforest, New Caledonia