



MÉMOIRE DE MASTER 2

BIODIVERSITÉ VÉGÉTALE TROPICALE

Variabilité de traits fonctionnels et plasticité écologique
d'arbres communs des forêts de Nouvelle-Calédonie

Thomas BOUTREUX

Sous l'encadrement de

Thomas IBANEZ & Philippe BIRNBAUM

25 Janvier - 1^{er} 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 permis une seconde fois de réaliser un stage au sein de son équipe à l'Institut Agronomique Néo-Calédonien et m'avoir proposé un sujet au cœur de mes intérêts, dans des écosystèmes exceptionnels. Sa disponibilité, ses conseils avisés, son enthousiasme et sa confiance furent déterminants.

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

Je remercie ceux sans qui il n'aurait pas été possible d'effectuer toutes les mesures de terrain : Hervé Vandrot, Thomas Ibanez, Pierre Lemaistre, Grégoire Blanchard, Dimitri Justeau, Elodie Blanchard et Robin Pouteau.

Je n'oublie pas les autres membres du laboratoire de botanique pour la bonne ambiance à laquelle chacun d'eux contribue : Jacqueline Tinel-Fambart, Santiago Trueba-Sanchez, Michèle Magat, Tanguy Jaffré, Sandrine Isnard et William Nigote.

Je remercie enfin Tanguy Jaffré pour les discussions que nous avons pu avoir sur l'écologie des arbres de Nouvelle-Calédonie et plus particulièrement sur la répartition des espèces dans les habitats forestiers et leur position dans la dynamique forestière.

Sommaire

1	Introduction	1
2	Matériel et méthodes	6
2.1	Végétation de la Nouvelle-Calédonie	6
2.2	Sites d'étude	6
2.3	Choix des espèces	7
2.4	Mesures des traits fonctionnels	7
2.5	Analyse	8
2.5.1	Variabilité de la densité du bois	9
2.5.2	Epaisseur d'écorce	10
3	Résultats	12
3.1	Densité du bois	12
3.1.1	Décomposition de la variance	12
3.1.2	La plasticité : variabilité fonctionnelle intraspécifique	12
3.1.3	Comparaisons interspécifiques	13
3.1.4	Assemblage dans les communautés	13
3.2	Epaisseur d'écorce	14
3.2.1	Epaisseur d'écorce normalisée et allométrie épaisseur d'écorce - DBH .	14
3.2.2	Variabilité des Allométries épaisseur d'écorce - DBH	14
3.2.3	Lien entre l'allométrie épaisseur d'écorce - DBH et la densité du bois .	14
4	Discussion	15
4.1	Densité du bois	15
4.2	Epaisseur d'ecorce	17
5	Conclusion	18
	Annexe A Allométries Epaisseur d'écorce-DBH	24
	Annexe B Contexte d'étude	26

1 Introduction

Les botanistes ont reconnus depuis longtemps les relations entre la distribution des espèces et l'environnement (von Humboldt and Bonpland, 1807) et plus particulièrement la disponibilité en eau (Schimper, 1898; Cowles, 1899; Whittaker, 1956). En effet, la disponibilité en eau dirige la répartition de nombreuses espèces depuis l'échelle continentale ou régionale (Pyke et al., 2001; Bongers et al., 1999; Gentry, 1988; Swaine, 1996; Maharjan et al., 2011) jusqu'à l'échelle locale (Harms et al., 2001; Daws et al., 2002). La plupart des forêts tropicales subissent des saisons sèches régulières une à deux fois par an, durant laquelle les plantes peuvent être soumises à un stress hydrique important mais aussi à des incendies. Outre les précipitations, la variabilité de la disponibilité en eau (en particulier en saison sèche) est contrôlée par les caractéristiques du sol ou la topographie et constitue un paramètre important pour la différenciation de niche écologique des espèces des forêts tropicales (Engelbrecht et al., 2007). Secondairement, la disponibilité hydrique module également la fréquence des incendies, qui sont plus fréquents dans les zones recevant moins de précipitations et durant les saisons sèches. Les incendies pouvant induire des dégâts majeurs aux plantes allant jusqu'à leur mortalité, la tolérance aux incendies et plus généralement aux perturbations constitue donc un facteur modelant aussi la distribution des espèces (Guisan and Thuiller, 2005; Austin, 2002).

L'étude des traits fonctionnels a contribué récemment à une meilleure compréhension des facteurs modelant la distribution des espèces (Díaz et al., 2004; Engelbrecht et al., 2007) en intégrant les traits fonctionnels avec les études décrivant la performance et la répartition des espèces le long de gradients environnementaux (Díaz et al., 2004; Westoby and Wright, 2006; Poorter et al., 2008). Une telle approche fournit un cadre conceptuel qui permet de relier la physiologie et la morphologie des espèces avec leurs tolérances à l'environnement et aux ressources disponibles (Reich, 2014), permettant ainsi une meilleure compréhension de la plasticité (adaptative ou non (Ghalambor et al., 2007)) des plantes dans leur environnement (Wright et al., 2005; Thuiller et al., 2004). Violle et al. (2007) définissent les traits fonctionnels comme des traits morpho-physio-phénologiques qui exercent un impact direct sur le succès reproducteur des organismes via leurs effets indirects sur la croissance, la reproduction et la survie ; trois composantes majeures de la performance individuelle. La façon dont les traits reflètent la tolérance des plantes aux contraintes environnementales et leur réponse aux perturbations a joué un rôle central dans le développement des théories écologiques (Grime, 1974, 1977; Keddy, 1992; Westoby, 1998) et la compréhension de l'assemblage des espèces dans les communau-

tés (Weiher and Keddy, 1995). De récentes observations montrent que les traits du tronc sont de meilleurs prédicteurs de la performance écologique des plantes en comparaison avec les traits des feuilles pour les arbres adultes (Poorter et al., 2008) et que ces deux axes de variation semblent découplés (Baraloto et al., 2010). Parmi ces traits, la densité du bois est considérée comme un bon prédicteur de la résistance à l'embolie vasculaire générée par la sécheresse (Hacke et al., 2001; Sperry, 2003) tandis que l'épaisseur d'écorce est liée à la tolérance des espèces aux perturbations dans des environnements soumis aux feux (Pausas, 2015).

La densité du bois est un trait fonctionnel qui montre une forte coordination avec les propriétés hydrauliques du tronc (Poorter et al., 2010 ; Zanne et al., 2010 ; Chave et al., 2009 ; Meinzer et al., 2008a,2008b ; Russo et al., 2010) et représente un compromis entre l'efficacité et la sécurité de la conductivité hydraulique dans les forêts tropicales sèches ou humides (Hacke et al., 2005; Markesteijn et al., 2011; Villar Salvador, 2013). Une percée plus récente a suggéré qu'il existe un axe de variation lié aux traits du bois (Chave et al., 2009) corrélé avec la performance écologique des plantes (Poorter et al., 2010). Les stratégies d'histoire de vie montrent en effet que les traits du tronc sont distribués sur un axe économique fonctionnel relié à la position des espèces dans la dynamique forestière. Le premier extrême de cet axe est défini par une densité du bois faible avec une expansion du volume de bois à faible coût et un taux de croissance élevé (i.e. typiquement les espèces pionnières peu tolérantes à l'ombre (Grime et al., 1997)). L'autre extrémité de cet axe montre typiquement les espèces de fin de succession tolérantes à l'ombre (Wright et al., 2003; Lawton, 1984) avec une densité du bois élevée corrélée à une plus longue persistance et une probabilité plus élevée de survie en sous-bois (King et al., 2006) en lien avec des caractéristiques mécaniques telles que la rigidité (Van Gelder et al., 2006; Chave et al., 2009; Niklas, 1997; Tilman, 1988). La densité du bois est également impliquée dans la résistance aux feux : Brando et al. (2012) et Van Nieuwstadt and Sheil (2005) montrent qu'une densité du bois élevée est associée avec une meilleure capacité de compartimentation du bois endommagé (Romero and Bolker, 2008), ce qui réduit d'autant le taux de mortalité des arbres soumis aux feux.

L'épaisseur d'écorce constitue également un trait fonctionnel du tronc généralement relié à une meilleure protection thermique des espèces face aux feux dans les savanes (Pausas, 2015) ou les forêts sèches (Wolfe et al., 2014). L'écorce est définie comme l'ensemble des tissus à l'extérieur du cambium (Romero, 2013). Sa partie périphérique est constituée de cellules mortes qui assurent un grand nombre de fonctions comme l'isolation thermique, la réduction des pertes

hydriques, la protection contre l'herbivorie et les pathogènes ou encore contribue à la stabilité mécanique du tronc (Paine et al., 2010; Niklas, 1999; Vines, 1968). Ce trait fonctionnel est relié à la tolérance des espèces aux incendies et serait impliqué dans la dynamique des frontières forêt-savane (Hoffmann et al., 2009; Ibanez, 2012). La relation allométrique entre l'épaisseur d'écorce et le diamètre du tronc (allométrie BT-DBH) suit une loi puissance de formes variables, convexe ou concave, selon qu'il s'agit d'un investissement en écorce précoce ou tardif au cours de développement des arbres (ontogénie)(Jackson et al., 1999). Les espèces présentes dans des environnements soumis à une forte pression de feux (intensité, fréquence) montrent un investissement précoce en écorce qui se traduit par une relation allométrique convexe. Au contraire, les espèces confinées aux forêts tropicales humides montrent un investissement tardif avec une allométrie BT-DBH concave (Lawes et al., 2013; Hoffmann et al., 2003). La position des espèces dans la dynamique forestière (i.e. l'ouverture des milieux) peut également être un bon indicateur de la fréquence à laquelle les espèces sont potentiellement soumises aux feux.

En Nouvelle-Calédonie, les forêts sclérophiles littorales "*forêt sèche*" (FS) de la côte Ouest reçoivent moins de 1000mm.an^{-1} de précipitations avec de longues périodes de sécheresse alors qu'en altitude les forêts denses humides (FDH) peuvent recevoir plus de 4000mm.an^{-1} . Si certaines espèces sont clairement inféodées à un seul de ces habitats, d'autres espèces transgressent ces frontières et se répartissent sur un gradient de précipitations plus étendu. Sur la base de ces répartitions dans les habitats forestiers, un premier essai de classification des espèces végétales de Nouvelle-Calédonie a été publié dans le référentiel Florical (Morat et al., 2011). Cette classification à dire d'experts distingue les espèces confinées aux FDH de la Chaîne Centrale (notées F), les espèces confinées aux FS (notées L) et les espèces transgressives qui sont présentes dans les deux types de forêts (notées FL). Le gradient de précipitations est doublé d'un gradient de perturbations avec des incendies d'origines naturelles ou anthropiques plus fréquents dans les zones sèches (Curt et al., 2015). Dans une première approximation, le gradient de perturbations peut être considéré comme anti-corrélé avec le gradient de précipitations. Dans ce contexte, les états de la dynamique forestière reflètent aussi le degré des perturbations et la position des espèces dans la dynamique forestière est un facteur traduisant également leur position dans le gradient de perturbations.

Au regard de la densité du bois, plusieurs hypothèses peuvent être soumises sur la base du confinement ou de la transgression des espèces vis-à-vis de la frontière des habitats forestiers. Premièrement, la densité du bois d'une espèce pourrait être d'autant plus variable que

l'espèce possède une large répartition vis-à-vis du gradient de précipitations en se basant sur le fait que la plasticité des traits écophysologiques des individus exerce une influence sur la tolérance environnementale des espèces et *in fine* leur potentiel de répartition (Ackerly et al., 2000; Sultan, 2004). Plus spécifiquement, on peut supposer que sur la base des comparaisons inter-populations, le coefficient de variation de la densité du bois d'une espèce soit d'autant plus important que les différences de précipitations inter-site sont élevées. Deuxièmement, la densité du bois des espèces pourrait être corrélée avec leur optimum de niche réalisée dans le gradient de précipitations. Dans ce sens, une première évaluation de cette hypothèse peut être formulée en Nouvelle-Calédonie sur la base de la répartition des espèces dans les habitats forestiers : la densité du bois moyenne des espèces confinées à la FDH (F) serait inférieure à celle des espèces transgressives (FL), elle-même inférieure à celle des espèces confinées à la FS (L). Plus précisément, si la sécheresse exerce un filtre environnemental sur la densité du bois à l'échelle locale, alors la distribution de la densité du bois des espèces FL et L devrait montrer un sous-ensemble de la distribution des densités du bois observées chez les espèces F qui sont confinées dans des environnements moins contraignants (i.e. plus humides et tamponnés). Néanmoins, la densité du bois est soumise à un fort conservatisme phylogénétique (Chave et al., 2006) et les différences de densité du bois entre groupes d'espèces sur la base de leur répartition dans le gradient de précipitations peuvent également résulter de la distribution agrégée des clades (Swenson and Enquist, 2009; Kraft and Ackerly, 2010). Ce constat suggère la nécessité de réaliser une investigation au sein de groupes taxonomiques, i.e. des comparaisons entre espèces congénériques (Silvertown and Dodd, 1996; Felsenstein, 1985) afin de vérifier si les différences de densité du bois entre espèces sur la base de leur répartition dans les habitats forestiers sont toujours concordantes à une échelle phylogénétique indépendante. Troisièmement, la densité du bois à l'échelle d'une communauté pourrait être corrélée aux précipitations moyennes annuelles. Dans ce sens, la densité de bois moyenne de la communauté serait d'autant plus élevée que les précipitations moyennes annuelles seraient faibles. La sécheresse agirait alors comme un filtre environnemental sélectif (Hacke and Sperry, 2001; Hacke et al., 2001; Barajas-Morales, 1985). Plusieurs études ont pu valider cette dernière hypothèse (e.g. Martínez-Cabrera et al. (2009); Wiemann and Williamson (2002); Barajas-Morales (1987)) tandis que certaines aboutissent parfois à des résultats mitigés (e.g. Maharjan et al. (2011)) et révèlent l'importance d'autres facteurs abiotiques comme la fertilité des sols (Baker et al., 2004; Muller-Landau, 2004; ter Steege and Hammond, 2001), les températures (Wiemann and Williamson, 2002; Swenson and Enquist,

2007) ou la microtopographie (Sungpalee et al., 2009).

Au regard de l'épaisseur d'écorce, trois hypothèses peuvent être soumises sur la base du confinement ou de la transgression des espèces dans le gradient de perturbations. Premièrement, les espèces FL ont un investissement important et plus précoce dans l'épaisseur d'écorce en comparaison avec les espèces F car leur occurrence dans des environnements plus secs les soumet plus fréquemment aux feux. Deuxièmement, les espèces pionnières s'établissant dans des milieux ouverts ont un investissement dans l'épaisseur d'écorce important et plus précoce en comparaison avec les espèces non-pionnières car elles sont potentiellement soumises plus fréquemment aux feux. Enfin, la densité du bois et l'investissement en écorce devraient être anti-corrélés du fait d'une possible redondance fonctionnelle de protection.

2 Matériel et méthodes

2.1 Végétation de la Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie est un archipel du Pacifique Sud localisé au-dessus du Tropique du Capricorne (20-23°S), soumis au climat tropical et à une saisonnalité marquée. La flore native est exceptionnellement riche et diversifiée avec 3371 espèces (Morat et al., 2011) et un taux d'endémisme spécifique de 77,8% comprenant 96 genres et 3 familles endémiques. Au-delà de sa grande richesse floristique, la singularité de la Flore Calédonienne est illustrée par la présence d'espèces panchroniques (i.e. appartenant aux lignées anciennes) ou encore une forte diversification au sein des familles représentatives de la Flore de l'Eocène. La Nouvelle-Calédonie est le territoire où le nombre d'espèces endémiques ramené à la surface du territoire (19000km^2) est le plus élevé au monde (Kier et al., 2009). Cette diversité répartie sur une faible superficie associée à un isolement géographique important et à des fortes pressions anthropiques font de la Nouvelle-Calédonie un des « hotspots » majeurs de la biodiversité mondiale (Myers et al., 2000; Myers, 1988).

L'île principale "Grande Terre" est traversée par une Chaîne Centrale dont le sommet, le Mt Panié, culmine à 1629m d'altitude. Les précipitations s'étendent de 0,6 à $4,5\text{m.an}^{-1}$ et sont plus faibles sur la côte ouest que la côte est en raison de la topographie et d'un régime d'alizés soufflant d'est en ouest qui génère un effet de foehn important (Terry et al., 2008; Meteo-France, 2007). La combinaison des précipitations et de l'altitude a été utilisée communément pour classer la forêt en FDH ou FS (Jaffré, 1993; Jaffré et al., 2012). La FDH de la Chaîne Centrale est la végétation la plus riche et abrite 2106 espèces avec un taux d'endémisme spécifique de 87,7% pour la flore phanérogame (Morat et al., 2011).

2.2 Sites d'étude

Les données de densité de bois ont été prélevées dans le réseau NC-PIPPN (*New Caledonian Plant Inventories and Permanent Plot Network*) établi dans des zones homogènes de FDH sur un substrat volcano-sédimentaire sans traces de perturbations récentes, ayant une topographie plane (<5%). Au sein de ces parcelles tous les arbres dont le diamètre à hauteur de poitrine (i.e. à 1,3m. Diameter at breast height : *DBH* Alder and Synnott (1992)) est supérieur à 10cm ont été marqués avec un numéro permanent. Puis ils ont été identifiés en suivant le référentiel Florical (Morat et al., 2011) soit directement sur le terrain ou par comparaison d'un échantillon avec la collection de l'herbier de Nouméa (NOU). Les données utilisées dans ce travail provenaient

de la collection des densités de bois pré-établies sur 6 parcelles de 1ha et de deux nouvelles parcelles de 1 ha mises en place au cours de l'étude dans des valeurs extrêmes du gradient d'environnement afin d'accroître l'amplitude écologique du dispositif, la première en forêt mésophile et la seconde en FDH d'altitude. Enfin, du fait de l'absence de parcelle de 1ha en FS, des carottes de bois complémentaires ont été réalisées en FS sur un site unique (Pindaï) en échantillonnant 75 carottes dans 15 espèces d'arbres ayant un $DBH > 10cm$. Au total, ce sont 9646 arbres qui ont été inventoriés appartenant à 338 espèces et 1579 carottes de bois prélevées appartenant à 188 espèces. La localisation des sites d'étude est montrée à l'échelle géographique de la Nouvelle Calédonie (Figure 1a) et dans les gradients d'altitude et de précipitations des forêts sur substrat volcano sédimentaire (Figure 1b). Les précipitations moyennes annuelles de chaque site d'étude provenaient du modèle météorologique Aurely (Romieux, 2011).

2.3 Choix des espèces

L'étude de l'épaisseur d'écorce et l'analyse à une échelle phylogénétiquement indépendante de la densité du bois nécessitaient de définir une sélection d'espèces communes aux écologies contrastées dans le gradient précipitations-perturbations des forêts de Nouvelle-Calédonie. Une sélection de 22 espèces communes des FDH (i.e. présentes au moins dans deux parcelles NC-PIPPN 1 ha avec plus de 10 individus) a été définie en identifiant dans un premier temps des genres botaniques contenant des espèces aux répartitions contrastées d'après le référentiel Florical i.e. présence d'au moins une espèce F et une espèce FL (Morat et al., 2011). Dans un second temps, d'autres espèces présentant des répartitions contrastées ont été identifiées au sein de familles botaniques majeures de la FDH de Nouvelle-Calédonie (Sapindaceae, Rutaceae, Apocynaceae, Lauraceae). Enfin, certaines espèces très communes aux FDH ont également été intégrées (*Plerandra gabriellae*, *Calophyllum caledonicum*, *Elaeocarpus angustifolius*). Nous avons classé à dire d'experts les espèces en 2 catégories selon leur position dans la dynamique de la FDH : espèces pionnières et non pionnières. La Table 1 présente ces espèces avec leurs attributs écologiques : répartition dans les habitats forestiers selon leur présence en FDH et/ou FS (F, FL ou L), ainsi que leur position dans la dynamique forestière (pionnier ou non-pionnier).

2.4 Mesures des traits fonctionnels

La méthodologie utilisée pour les mesures des traits fonctionnels a suivi les recommandations de Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Densité du bois Un prélèvement de bois à la tarière de Pressler a été réalisé sur 5 individus dès lors que l'abondance d'une espèce était supérieure à 5 dans une parcelle. Le volume frais de chaque carotte a été calculé en considérant la carotte comme un cylindre parfait. Le volume (V) est alors donné par $V = L \times r^2 \times \Pi$. Le poids sec a été mesuré à 0,001g près après séchage des carottes à l'étuve à 60°C durant 72 heures. La densité de bois a été enfin définie comme le rapport du poids sec sur le volume frais de la carotte de bois. Les 5 réplicas de mesure de la densité du bois nous ont semblé être un bon compromis nous permettant un aperçu appréciable de la variabilité intraspécifique au regard de l'effort de terrain à fournir.

Épaisseur d'écorce Les épaisseurs d'écorce (BT) ont été mesurées pour les espèces sélectionnées dans les parcelles où leur abondance était au minimum de 10 individus. Les mesures ont été réalisées avec une sonde à écorce graduée en millimètres (Suunto Bark Jauge) à une hauteur de 1,3m et ont été répétées en 2 points opposés du tronc. Au maximum, 30 individus ont été échantillonnés par espèce dans une parcelle donnée. L'épaisseur d'écorce a été définie pour chaque individu comme la moyenne des deux mesures.

Les allométries BT-DBH construites d'après un modèle linéaire après la transformation des données par la fonction logarithme, suivent une loi puissance :

$$BT = a \times DBH^b \iff \log(BT) = \log(a) + b \times \log(DBH)$$

La régression n'a été effectuée que si la pente était significativement différente de zéro et l'erreur arithmétique du logarithme a été ajustée avec un facteur de correction (Mascaro et al., 2014). Le coefficient allométrique b traduit la forme de l'allométrie BT-DBH : $b = 1$ la relation est linéaire, $b < 1$ la relation est convexe avec un investissement en écorce précoce dans l'ontogénie et $b > 1$ la relation est concave avec un investissement en écorce tardif dans l'ontogénie (Figure 2). Au sein d'une espèce les différences d'allométrie entre les sites ont également été testées (test par Anova de la significativité des interactions du facteur Site) et auquel cas des modèles sites-dépendant ont été tracés. Le cas échéant, les données de tous les sites ont été utilisées pour construire l'allométrie spécifique. Un intervalle de confiance a été calculé pour chaque coefficient allométrique b par la méthode de bootstrap (Carpenter and Bithell, 2000).

2.5 Analyse

Toutes les comparaisons de moyenne effectuées dans cette étude sur la base d'espèces ou de groupes d'espèces (i.e. selon la taxonomie, la position dans la dynamique forestière, la répartition dans les habitats forestiers) ont été réalisées en utilisant un test non paramétrique (test

exact de Wilcoxon) ou paramétrique (test de Student) si la normalité des distributions n'était pas rejetée (test de Shapiro). Toutes les analyses statistiques présentées dans cette étude ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team, 2015).

2.5.1 Variabilité de la densité du bois

Sources de la variabilité de la densité du bois. Pour l'ensemble des données de densité de bois des parcelles NC-PIPPN 1 ha, un modèle multi-échelle à effets aléatoires emboîtés a été construit (package nlme Pinheiro et al. (2015)) afin d'estimer la part de la variance expliquée par chacune de ces échelles (Messier et al., 2010). Au niveau géographique, la parcelle d'étude est un premier facteur, puis la taxonomie est un second facteur décomposé aux rangs de l'ordre, la famille, le genre et l'espèce botanique. Le dernier niveau est représenté par l'individu, ce qui a permis d'approfondir l'analyse jusqu'au niveau intraspécifique (intra-population dans ce cas). Les intervalles de confiance ont été calculés par bootstrap (Carpenter and Bithell, 2000).

```
lme (WD~1, random=~1|Site/Ordre/Famille/Genre/Espece/Individu)
```

Une seconde décomposition de la variance a été réalisée sans l'effet du site afin de quantifier la variance intra-spécifique totale (intra-population et inter-population).

Variabilité intra-spécifique : la plasticité fonctionnelle en réponse aux précipitations. Nous avons testé l'hypothèse que les espèces transgressives (FL) ont une plus grande plasticité fonctionnelle en comparant leur variance spécifique de densité du bois avec celles des espèces confinées à la FDH (F).

Afin de tester si la plasticité fonctionnelle des espèces était corrélée aux précipitations, nous avons calculé le coefficient de variation de la densité du bois inter-population pour chaque paire de sites où une espèce était co-occurente. Ce coefficient a été représenté en fonction de la différence de précipitations entre les deux sites.

$$Var_{coeff} = \frac{\overline{WD}_{higher\ rainfall} - \overline{WD}_{lower\ rainfall}}{\overline{WD}_{lower\ rainfall}}$$

En complément de ce coefficient de variation, nous avons également testé la significativité de ces différences de densité de bois spécifique inter-population.

$$\Delta_{Précipitations} = Hautes\ précipitations - Basses\ précipitations$$

Variabilité inter-spécifique : les attributs écologiques des espèces et leur signature fonctionnelle. L'influence de la répartition des espèces dans les habitats forestiers sur la distribution de la densité du bois a été testée en comparant la moyenne et l'étendue de la distribution de

la densité du bois en fonction de la présence des espèces en FS et/ou FDH (F, FL ou L ; jeu de données global). Face à l'important conservatisme phylogénétique de la densité du bois et de l'éventuelle aggrégation spatiale des clades, la densité du bois spécifique a été comparée au sein des groupes taxonomiques définis dans notre sélection d'espèces en fonction de la présence des espèces en FS et/ou FDH (F, FL ou L). Nous avons aussi comparé la densité du bois spécifique dans notre sélection d'espèces en fonction de la position des espèces dans la dynamique forestière (pionnier ou non-pionnier).

Variabilité inter-communauté : processus d'assemblage local et filtre environnemental

Nous avons testé l'hypothèse de l'existence d'un filtre environnemental en comparant la valeur moyenne de la densité du bois d'un site en fonction des précipitations moyennes annuelles. La densité moyenne de bois d'un site correspond au *Community weighted mean* (Violle et al., 2007; Lavorel et al., 2007; Garnier et al., 2004) où chaque individu se voit attribué de sa densité du bois spécifique moyenne calculée d'après les 5 mesures effectuées dans la parcelle. Plus de 80% des individus de chaque parcelle étaient ainsi représentés. Nous avons testé un filtre environnemental *sensu stricto* (Kraft et al., 2015) car la dissimilarité de précipitations entre les sites était quantifiée (une valeur de précipitations moyenne annuelle par parcelle) et que l'étude était réalisée dans un unique pool où les espèces étaient capables de dispersion tout au long du gradient de précipitations (justifié par la présence d'espèces FL aux deux extrêmes du gradient).

2.5.2 Epaisseur d'écorce

Précocité et importance de la production d'écorce. Nous avons testé le lien entre la précocité d'investissement en écorce et l'importance de la production d'écorce en étudiant la corrélation entre le coefficient allométrique et l'épaisseur d'écorce standardisée (NBT) i.e. l'épaisseur d'écorce rapportée au rayon du tronc ($NBT = 2 \times BT/DBH$) (Ibanez et al., 2013).

Variabilité inter-spécifique de la précocité de production d'écorce et attributs écologiques des espèces

La précocité de la production d'écorce (i.e. coefficient de l'allométrie BT-DBH) a été comparée selon le confinement ou la transgression des espèces dans les habitats forestiers (F ou FL ; sélection d'espèces). Nous avons aussi testé dans notre sélection d'espèces l'influence de la position des espèces dans la dynamique forestière (pionnier ou non-pionnier) sur la précocité de la production d'écorce.

Deux traits du tronc fonctionnement liés ? Nous avons testé le lien entre les deux traits fonctionnels du tronc (densité du bois et épaisseur d'écorce) en étudiant la corrélation entre le

coefficient b de l'allométrie BT-DBT en fonction de la densité du bois spécifique.

3 Résultats

3.1 Densité du bois

3.1.1 Décomposition de la variance

Les parcelles d'étude (effet du site) ont expliqué 11,7% de la variance et les différents rangs taxonomiques jusqu'à 72% au niveau de l'espèce. Dans cette analyse la variance intraspécifique restante (i.e. uniquement intra-population) était de 9,7% (Figure 3). Sans l'effet du site, le rang taxonomique au niveau du genre expliquait 64,7% de la variance et le rang spécifique rajoutait 18,2% pour atteindre 82,3% de variance expliquée. Dans ce cas, la variance intraspécifique restante (i.e. variance intra et inter-population incluses) dans le modèle était de 13,1%. La variance intra-population de la densité du bois était supérieure à celle inter-population (9,7 contre 3,4%). Pour une espèce donnée la densité du bois était en moyenne plus variable au sein d'une parcelle qu'entre deux parcelles.

3.1.2 La plasticité : variabilité fonctionnelle intraspécifique

Différences inter-populations de la densité du bois en fonction des précipitations Les différences de densité du bois entre deux populations issues de deux sites différents ont été significatives pour 20% des couples testés mais étaient peu expliquées par la différence de précipitations entre deux sites (Figure 4). En effet 40% des différences significatives impliquaient une densité du bois plus élevée pour la population dans le site recevant le plus de précipitations (i.e. coefficients de variation positifs). Néanmoins, lorsque la différence de densité du bois était significative et que la différence de précipitations était supérieure à 1000 mm (7 couples) la densité du bois était toujours plus faible pour la population recevant le plus de précipitations (i.e. coefficients de variation toujours négatifs). De plus, lorsque la comparaison a été effectuée entre la FS et une parcelle de 1ha (16 couples), la densité du bois était toujours plus élevée pour la population de FS (i.e. coefficients de variation toujours négatif).

Variance de la densité du bois en fonction de la répartition des espèces dans les habitats forestiers La variance spécifique de la densité du bois est étudiée en fonction de la présence des espèces en FDH et/ou FS (Figure 5). Les variances moyenne de la densité du bois des espèces F et FL n'étaient pas significativement différentes ($\overline{\hat{\sigma}}^2_F = 0.0029$; $\overline{\hat{\sigma}}^2_{FL} = 0.0032$; $p\text{-value}_{Wilcoxon} = 0.45$) mais étaient significativement différentes entre les espèces FL et L ($\overline{\hat{\sigma}}^2_L = 0.0012$; $p\text{-value}_{Wilcoxon} = 0,027$). Sur la base de ces données, seule la variance moyenne de la densité du bois a été plus faible pour les espèces confinées à la FS (L).

3.1.3 Comparaisons interspécifiques

Densité du bois moyenne en fonction de la répartition des espèces dans les habitats forestiers

La densité du bois moyenne spécifique est étudiée en fonction de la présence des espèces en FDH et/ou FS (Figure 6). Les espèces FL avaient une densité du bois moyenne significativement supérieure aux espèces F ($\hat{\mu}_F = 0,63g.cm^{-3}$; $\hat{\mu}_{FL} = 0,69g.cm^{-3}$; $p-value_{Student} = 0,041$). Les espèces L avaient une densité du bois moyenne significativement supérieure aux espèces FL ($\hat{\mu}_L = 0,85g.cm^{-3}$; $p-value_{Student} < 0,001$). La densité du bois spécifique était donc d'autant plus forte que les espèces avaient une répartition centrée en FS. De plus, les ranges de la densité du bois sont différents selon la présence des espèces dans les FDH et/ou FS : leur valeur maximale reste similaire (F : $0,87g.cm^{-3}$; FL : $0,92g.cm^{-3}$; L : $0,91g.cm^{-3}$) tandis que leur plus basse valeur varie considérablement (F : $0,32g.cm^{-3}$; FL : $0,46g.cm^{-3}$; L : $0,83g.cm^{-3}$).

Vérification dans les groupes taxonomiques d'étude Les distributions de la densité du bois sont étudiées en fonction des espèces et groupées par genres ou familles (Figure 7). Pour les *Diospyros* et les *Dysoxylum* la densité de bois spécifique était significativement plus faible pour les espèces F confinées à la FDH et les espèces transgressives (FL) ($p-value_{Student} < 0,001$). De plus, l'espèce *Diospyros pustulata* confinée à la FS (L), possédait une densité de bois significativement supérieure aux espèces F de *Diospyros* confinées à la FDH ou transgressives (FL) ($p-value_{Student} < 0,001$). En revanche, il n'y avait pas de différence significative au sein du genre *Garcinia* entre l'espèce F confinée à la FDH et celle transgressive (FL) ($p-value_{Wilcoxon} = 0,07$). Au rang de la famille, la différence de densité de bois était significative chez les Rutaceae et corrélée à la transgression ($p-value_{Student} < 0,001$). Par contre, chez les Sapindaceae la différence de densité du bois n'était pas corrélée à la transgression ($p-value_{Wilcoxon} = 0,83$). Tout taxon confondu, les espèces pionnières avaient une densité du bois significativement inférieure à celles des espèces de fin de succession ($p-value_{Wilcoxon} < 0,001$).

3.1.4 Assemblage dans les communautés

À l'échelle des sites d'étude, la densité du bois moyenne de la communauté était d'autant plus élevée que les précipitations moyennes annuelles étaient faibles (Figures 8). La densité du bois moyenne de la communauté variait de $0,57g.cm^{-3}$ à $2990mm.an^{-1}$ en FDH (parcelle de Laguen) à $0,80g.cm^{-3}$ à $1060mm.an^{-1}$ en FS (Pindaï). Les précipitations avaient un effet marginalement significatif pour les 8 parcelles de 1ha du réseau NC-PIPPN ($p-value_{Student\ slope-test} = 0,092$ et $R^2 = 0,40$), mais cet effet devenait très significatif lorsque les données collectées en

FS étaient incluses ($p\text{-value}_{Student\ slope\text{-}test} = 0,006$ et $R^2 = 0,68$).

3.2 Épaisseur d'écorce

Les courbes allométriques des espèces ont été représentées lorsqu'elles sont significative et aucune différence significative de pente dans l'allométrie entre deux sites ne fut détectée. L'allométrie BT-DBH ne variait donc pas en fonction des sites. En conséquence les courbes ont été tracées pour toutes les données de chaque espèce (Annexe A).

3.2.1 Épaisseur d'écorce normalisée et allométrie épaisseur d'écorce - DBH

L'effet du coefficient de l'allométrie BT-DBH sur l'épaisseur d'écorce normalisée était significatif ($p\text{-value}_{Student\ slope\text{-}test} = 0,012$ et $R^2 = 0,32$). L'épaisseur d'écorce normalisée était d'autant plus élevée que le coefficient de l'allométrie BT-DBH était faible i.e. que l'espèce a un investissement précoce en écorce (Figure 9).

3.2.2 Variabilité des Allométries épaisseur d'écorce - DBH

La valeur et l'intervalle de confiance du coefficient de l'allométrie BT-DBH sont analysés en fonction des espèces et groupés par genres ou familles (Figure 10). Les espèces FL et les espèces F présentaient des allométries BT-DBH à investissement en écorce précoce ou tardif. De plus, les espèces FL n'avaient pas de coefficient allométrique significativement différent de celui des espèces F ($\bar{b}_F = 0,96$; $\bar{b}_{FL} = 1,17$; $p\text{-value}_{Student} = 0,248$). Les espèces pionnières avaient un coefficient allométrique significativement inférieur aux espèces non-pionnières ($\bar{b}_{pionniers} = 0,84$; $\bar{b}_{non\text{-}pionniers} = 1,09$; $p\text{-value}_{Student} = 0,016$) et par conséquent un investissement en écorce plus précoce.

3.2.3 Lien entre l'allométrie épaisseur d'écorce - DBH et la densité du bois

Pour les espèces confinées à la FDH, il y avait un effet significatif de la densité du bois sur le coefficient de l'allométrie BT-DBH ($p\text{-value}_{Student\ slope\text{-}test} = 0,020$ et $R^2 = 0,40$) et plus la densité du bois était élevée, plus les espèces investissaient tardivement dans l'écorce (Figure 11). Cependant, cet effet devenait non significatif ($p\text{-value}_{Student\ slope\text{-}test} = 0,138$ et $R^2 = 0,13$) en intégrant les espèces présentes également en FS (FL).

4 Discussion

4.1 Densité du bois

La plasticité fonctionnelle et la contrainte hydrique ne semblent pas linéaires dans le gradient de précipitations Nos résultats montrent qu'au niveau intraspécifique la variance intra-population est plus élevée que celle enregistrée au niveau inter-population (9,7 contre 3,4%). Les hétérogénéités environnementales intrinsèques aux parcelles (i.e. micro-topographie et caractéristiques du sol) peuvent expliquer une variabilité locale de la disponibilité en eau (Sungalee et al., 2009) et *in fine* une variabilité élevée de la densité du bois intra-populationnelle. Cette suggestion implique de considérer que la variabilité locale de la disponibilité en eau au sein des parcelles pourrait être plus élevée que la variabilité moyenne de la disponibilité en eau entre les parcelles.

Il n'existe pas de corrélations entre la variance intraspécifique de la densité du bois et la répartition des espèces dans les habitats forestiers. La variance de la densité du bois des espèces transgressives (FL) n'est pas supérieure à celle des espèces confinées dans l'un ou l'autre des extrêmes du gradient de précipitations (F ou L). Il n'apparaît donc pas de lien fort entre la tolérance des espèces au gradient de précipitations et leur plasticité de densité du bois. Cependant, les espèces transgressives (FL) sont plus rares et également moins courantes dans notre réseau de parcelles qui est en premier lieu focalisé sur la FDH. Nous suspectons que la variance fonctionnelle de ces espèces est moins bien capturée par le dispositif (i.e. un échantillonnage restreint en FS qui induit une représentativité restreinte de la plasticité des espèces FL).

Nous avons montré que les différences inter-population de la densité du bois (i.e. entre 2 sites) ne sont pas fortement liées à une différence de précipitations et montrent au contraire des réponses très variables. Ce résultat suggère que d'autres processus peuvent induire un déplacement des traits fonctionnels (e.g. interactions biotiques et théorie de la coexistence dans l'assemblage des communautés (Kraft et al., 2015)). Néanmoins lorsque la différence de précipitations est élevée ($> 1000mm$) ou qu'une population de FS est impliquée dans la comparaison, la densité du bois est significativement supérieure pour la population située dans le site le plus sec. Ce résultat montre qu'une plasticité de la densité du bois en accord avec notre hypothèse de tolérance à la sécheresse est observable seulement lorsqu'une des deux populations est en bas du gradient de précipitations ou lorsque la dissimilarité de précipitations entre les deux sites est élevée. Ces résultats suggèrent que la réponse fonctionnelle (*in fine* la plasticité sous la

contrainte hydrique) n'est pas linéaire dans le gradient de précipitations.

La sécheresse agit comme un filtre environnemental et module la répartition des espèces dans le gradient de précipitations Les différents sites d'étude expliquent 11,7% de la variance de la densité du bois et la densité du bois moyenne à l'échelle des parcelles est corrélée au gradient de précipitations, d'autant plus élevée que les précipitations sont faibles. Ces résultats sont en accord avec notre hypothèse selon laquelle la sécheresse est une contrainte stressante qui agit comme un filtre environnemental sélectif sur l'assemblage des espèces au niveau local et ne permet l'installation que des espèces aux traits fonctionnels de réponse adaptés (densité du bois élevée). Au sein des parcelles de FDH ce filtre environnemental est plus important lorsque les précipitations sont inférieures à *ca* $1500 - 2000 \text{ mm.an}^{-1}$. Ces résultats sont en accord avec les considérations écologiques évolutives relatives à la théorie de stress-prédominance Swenson and Enquist (2007) qui prédit un lien mécanistique entre la vulnérabilité à la cavitation du xylème et la réduction de la variabilité fonctionnelle des communautés de plantes dans les environnements stressants (Weiher and Keddy, 1995).

Notre approche basée sur la répartition des espèces d'arbres dans les habitats forestiers de Nouvelle-Calédonie montre une variabilité de la densité du bois spécifique. Les espèces transgressives (FL) présentent une densité du bois moyenne intermédiaire, supérieure à celle des espèces confinées à la FDH (F) et inférieure à celle des espèces confinées à la FS (L). Nos résultats montrent également qu'en comparaison avec les espèces confinées à la FDH (F), les espèces transgressives (FL) et confinées à la FS (L) ont des valeurs de densité de bois plus restreintes (resp. rarement inférieures à $0,5 \text{ g.cm}^{-3}$ et jamais inférieures à $0,8 \text{ g.cm}^{-3}$). Ce résultat illustre la sélection exercée par le filtre environnemental qui agit sur les communautés soumises à des environnements stressants en réduisant l'amplitude fonctionnelle des traits. (Weiher and Keddy, 1995; Cornwell and Ackerly, 2009).

La position dans la dynamique forestière interagit également avec la densité du bois En dehors de la répartition dans les habitats forestiers, d'autres propriétés des espèces aboutissent également à une variabilité de la densité du bois. Nous avons montré que les espèces pionnières ont des densités de bois plus faibles en comparaison avec les espèces non-pionnières. Ce résultat illustre les stratégies d'histoire de vie qui existent sur l'axe économique d'acquisition-conservation de la ressource (Chave et al., 2009) dans des FDH qui sont fonctionnellement moins contraintes par leur environnement (Terborgh, 1973).

4.2 Épaisseur d'écorce

L'épaisseur d'écorce normalisée est d'autant plus élevée chez une espèce que son investissement dans l'épaisseur d'écorce était précoce. Les espèces FL ainsi que les espèces F présentent des allométries BT-DBH variables. De plus, ces deux groupes d'espèces forestières n'ont pas de coefficient allométrique moyen significativement différent. Contrairement à notre hypothèse le coefficient allométrique de l'épaisseur d'écorce n'est donc pas relié à la répartition des espèces dans le gradient de précipitations-perturbations. La pression des feux sur la végétation en FS ne semble pas avoir sélectionné des traits d'écorce fortement adaptés à la tolérance de ces perturbations, ce qui est concordant avec d'autres études régionales et locales (Lawes et al., 2014; Ibanez et al., 2013). Néanmoins, la position des espèces dans un gradient d'ouverture-fermeture des milieux est plus significative et les espèces impliquées dans les environnements plus ouverts comme les lisières savane-forêt ou les trouées forestières (i.e. espèces pionnières) ont un investissement plus précoce dans l'épaisseur de leur écorce. Ce résultat semble concordant avec l'hypothèse d'un stress hydrique plus contraignant et/ou une fréquence des feux plus élevée dans les environnements ouverts qui exerceraient alors un filtre sur les espèces d'arbres possédant des traits impliqués dans un syndrome de protection du tronc soit contre les déperditions en eau soit pour une protection contre les feux, à l'image de l'épaisseur d'écorce (Pausas, 2015; Rosell et al., 2014; Rosell and Olson, 2014; Paine et al., 2010).

Lien avec la densité du bois Les espèces F investissent d'autant plus précocement dans l'épaisseur de leur écorce que la densité de leur bois est faible. Sachant que les bois les moins denses sont également les plus sensibles aux attaques de pathogènes et/ou à l'herbivorie, un investissement précoce dans l'épaisseur de l'écorce pourrait être un moyen de protection supplémentaire pour les bois les plus vulnérables. Le bénéfice d'un investissement précoce dans l'épaisseur de l'écorce diminuerait à mesure que la densité du bois augmente à cause d'une possible redondance fonctionnelle pour la protection contre les attaques externes (Augspurger and Kelly, 1984). A l'inverse, cette relation n'est pas constatée pour les espèces FL et nous suggérons que les stratégies de tolérance et d'évitement de la sécheresse interfèrent avec la densité du bois et/ou l'épaisseur d'écorce (Rosell and Olson, 2014; Poorter et al., 2014) dans d'autres axes de variation (Poorter et al., 2010) et affaiblissent ainsi la relation observée avec les espèces F. Finalement, il n'y a pas d'évidence claire que les espèces FL soient fortement contraintes dans leurs traits fonctionnels par les incendies. Les contraintes hydriques et la protection contre les pathogènes expliquent mieux nos résultats sur la variabilité de l'épaisseur d'écorce.

5 Conclusion

La distribution des arbres en Nouvelle-Calédonie est contrainte lorsque que les précipitations moyennes annuelles sont inférieures à *ca* $1500 - 2000 \text{mm.an}^{-1}$. La présence d'un filtre environnemental expliqué par la résistance à la sécheresse a été mise en évidence par un trait impliqué dans la tolérance à la sécheresse, la densité du bois. A l'échelle des communautés, la valeur moyenne de ce trait montre un déplacement vers de hautes valeurs de densité du bois (i.e. une meilleure résistance à l'embolie) lorsque les précipitations diminuent. De plus, les espèces à large répartition dans le gradient de précipitations montrent une distribution plus restreinte de ce trait fonctionnel (i.e. un sous-ensemble de la distribution de ce trait pour les espèces confinées à la FDH), où la densité du bois spécifique est rarement inférieure à $0,5 \text{g.cm}^{-3}$. Ces espèces qui transgressent les limites des habitats forestiers ne semblent néanmoins pas avoir une variance plus élevée de leur densité du bois spécifique. Plus généralement la variance de la densité du bois spécifique est près de 3 fois plus élevée au niveau intra-population qu'au niveau inter-population, avec une variance intraspécifique totale de 13,1%. Les différences de densité du bois observées sur des comparaisons inter-population restent rarement significatives et peu corrélées avec le gradient de précipitations. L'épaisseur d'écorce est un autre trait impliqué dans les relations hydriques des arbres, mais aussi à la tolérance des feux. Le gradient de précipitations est couplé avec un gradient de perturbations, cependant dans cette étude les espèces qui transgressent ce gradient ne montrent pas d'investissement significativement plus précoce en écorce en comparaison avec les espèces confinées à la FDH. Seules les espèces pionnières montrent un investissement significativement plus précoce. Néanmoins cette tendance pourrait être mieux expliquée par le rôle de protection de l'écorce contre les pathogènes et l'herbivorie car ce sont les espèces aux bois les plus vulnérables (i.e. les moins denses) qui investissent le plus précocement en écorce.

Références

- Ackerly, D. D., S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, D. R. Sandquist, M. A. Geber, A. S. Evans, T. E. Dawson, et al. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits : Recent advances and future directions new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience* 50(11), 979–995.
- Alder, D. and T. J. Synnott (1992). Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest.
- Augspurger, C. K. and C. K. Kelly (1984). Pathogen mortality of tropical tree seedlings : experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61(2), 211–217.
- Austin, M. (2002). Spatial prediction of species distribution : an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological modelling* 157(2), 101–118.
- Baker, T. R., O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, T. J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, et al. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10(5), 545–562.
- Barajas-Morales, J. (1985). Wood structural differences between trees of two tropical forests in mexico. *IAWA Journal* 6(4), 355–364.
- Barajas-Morales, J. (1987). Wood specific gravity in species from two tropical forests in mexico. *IAWA Journal* 8(2), 143–148.
- Baraloto, C., C. Timothy Paine, L. Poorter, J. Beauchene, D. Bonal, A.-M. Domenach, B. Hérault, S. Patino, J.-C. Roggy, and J. Chave (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters* 13(11), 1338–1347.
- Bongers, F., L. Poorter, R. Rompaey, and M. Parren (1999). Distribution of twelve moist forest canopy tree species in liberia and cote d'ivoire : response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science* 10(3), 371–382.
- Brando, P. M., D. C. Nepstad, J. K. Balch, B. Bolker, M. C. Christman, M. Coe, and F. E. Putz (2012). Fire-induced tree mortality in a neotropical forest : the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Global Change Biology* 18(2), 630–641.
- Carpenter, J. and J. Bithell (2000). Bootstrap confidence intervals : when, which, what ? a practical guide for medical statisticians. *Statistics in medicine* 19(9), 1141–1164.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, and A. E. Zanne (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters* 12(4), 351–366.
- Chave, J., H. C. Muller-Landau, T. R. Baker, T. A. Easdale, H. t. Steege, and C. O. Webb (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications* 16(6), 2356–2367.
- Cornwell, W. K. and D. D. Ackerly (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal california. *Ecological Monographs* 79(1), 109–126.
- Cowles, H. C. (1899). *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan*, Volume 27. University of Chicago.
- Curt, T., L. Borgniet, T. Ibanez, V. Moron, and C. Hély (2015). Understanding fire patterns and fire drivers for setting a sustainable management policy of the new-caledonian biodiversity hotspot. *Forest Ecology and Management* 337, 48–60.
- Daws, M. I., C. E. Mullins, D. F. Burslem, S. R. Paton, and J. W. Dalling (2002). Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in panama. *Plant and Soil* 238(1), 79–89.
- Díaz, S., J. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, et al. (2004). The plant traits that drive ecosystems : evidence from three continents. *Journal of vegetation science* 15(3), 295–304.
- Engelbrecht, B. M., L. S. Comita, R. Condit, T. A. Kursar, M. T. Tyree, B. L. Turner, and S. P. Hubbell (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447(7140), 80–82.

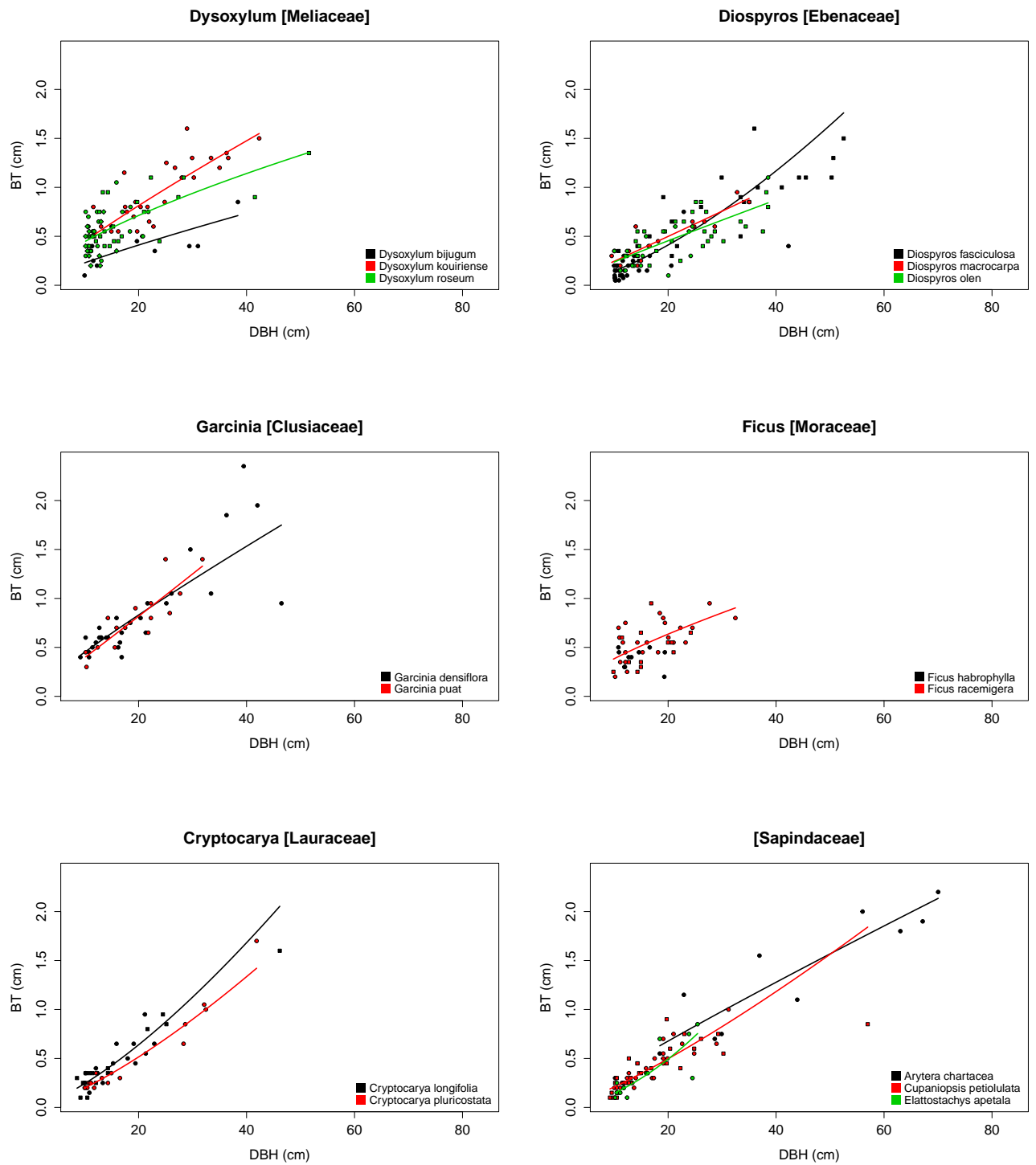
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 1–15.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M.-L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, et al. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9), 2630–2637.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1–34.
- Ghalambor, C. K., J. K. McKay, S. P. Carroll, and D. N. Reznick (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional ecology* 21(3), 394–407.
- Grime, J. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* (250).
- Grime, J. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*, 1169–1194.
- Grime, J., K. Thompson, R. Hunt, J. Hodgson, J. Cornelissen, I. Rorison, G. Hendry, T. Ashenden, A. Askew, S. Band, et al. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 259–281.
- Guisan, A. and W. Thuiller (2005). Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8(9), 993–1009.
- Hacke, U. G. and J. S. Sperry (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 4(2), 97–115.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, and J. Pittermann (2005). Efficiency versus safety tradeoffs for water conduction in angiosperm vessels versus gymnosperm tracheids. *Vascular transport in plants*, 333.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis, and K. A. McCulloh (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126(4), 457–461.
- Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell, and R. B. Foster (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89(6), 947–959.
- Hoffmann, W. A., R. Adasme, M. Haridasan, M. T. de Carvalho, E. L. Geiger, M. A. Pereira, S. G. Gotsch, and A. C. Franco (2009). Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90(5), 1326–1337.
- Hoffmann, W. A., B. Orthen, and P. K. V. d. Nascimento (2003). Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17(6), 720–726.
- Ibanez, T. (2012, January). *Rainforest and savanna dynamics in response to fires in New Caledonia*. Theses, Université Aix-Marseille.
- Ibanez, T., T. Curt, and C. Hely (2013). Low tolerance of new caledonian secondary forest species to savanna fires. *Journal of Vegetation Science* 24(1), 177–188.
- Jackson, J. F., D. C. Adams, and U. B. Jackson (1999). Allometry of constitutive defense : a model and a comparative test with tree bark and fire regime. *The American Naturalist* 153(6), 614–632.
- Jaffré, T., F. Rigault, and J. Munzinger (2012). La végétation. In J. Bonvallot, J. Jay, and E. Habert (Eds.), *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*, pp. 77–80. Marseille-Nouméa : IRD Institut de recherche pour le développement ; Congrès de la Nouvelle-Calédonie.
- Jaffré, T. (1993). The relationship between ecological diversity and floristic diversity in new caledonia. *Biodiversity Letters*, 82–87.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3(2), 157–164.
- Kier, G., H. Kreft, T. M. Lee, W. Jetz, P. L. Ibach, C. Nowicki, J. Mutke, and W. Barthlott (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(23), 9322–9327.
- King, D. A., S. J. Davies, S. Tan, and N. S. NOOR (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94(3), 670–680.

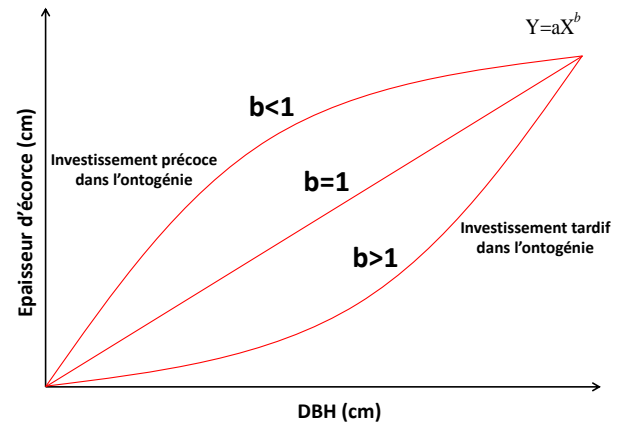
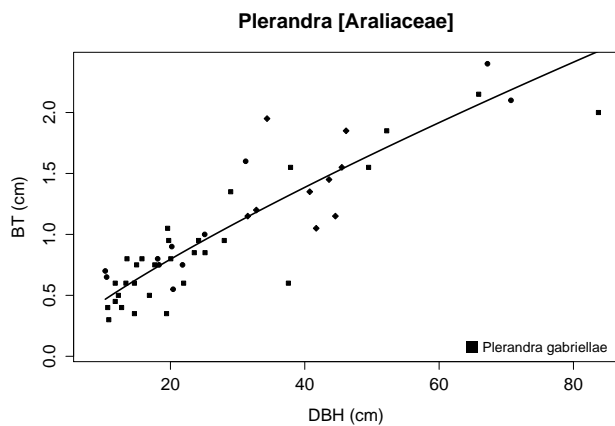
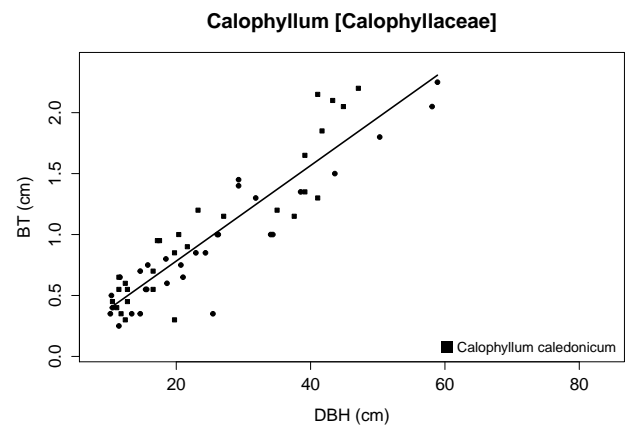
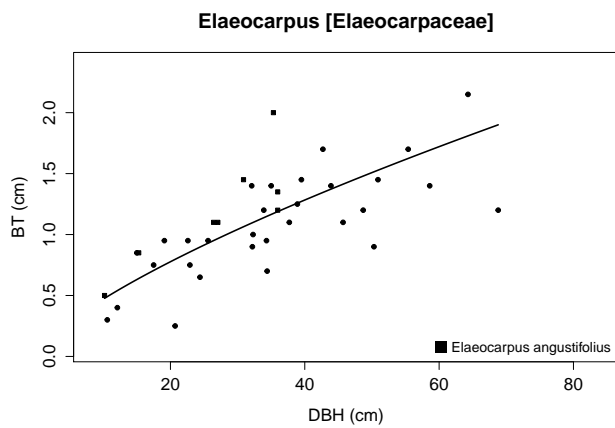
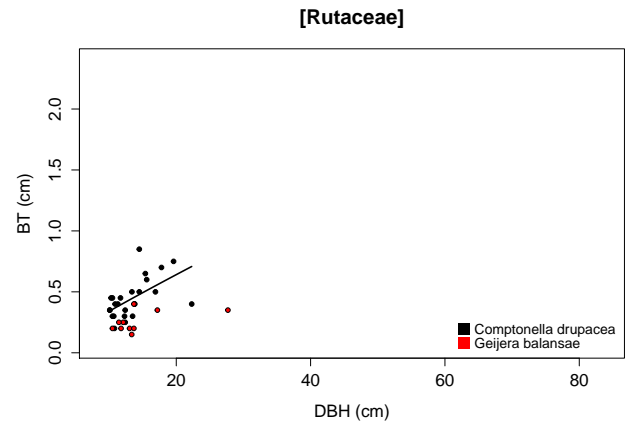
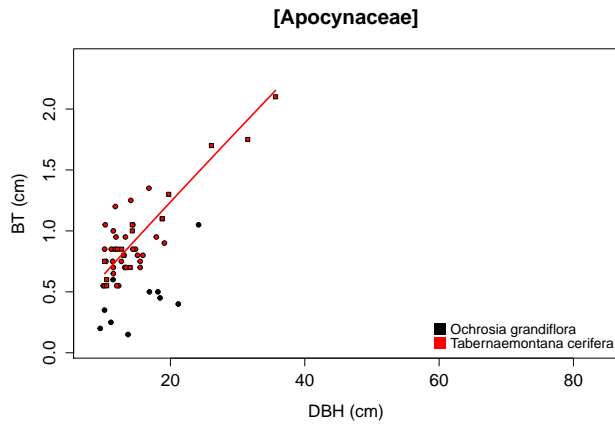
- Kraft, N. J. and D. D. Ackerly (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an amazonian forest. *Ecological Monographs* 80(3), 401–422.
- Kraft, N. J., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller, and J. M. Levine (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*.
- Lavorel, S., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, E. Garnier, S. P. Harrison, S. McIntyre, J. G. Pausas, N. Pérez-Harguindeguy, C. Roumet, and C. Urcelay (2007). Plant functional types : are we getting any closer to the holy grail? In *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pp. 149–164. Springer.
- Lawes, M. J., J. J. Midgley, and P. J. Clarke (2013). Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage : a savanna/forest contrast. *Journal of Ecology* 101(2), 517–524.
- Lawes, M. J., S. J. Richardson, P. J. Clarke, J. J. Midgley, M. S. McGlone, and P. J. Bellingham (2014). Bark thickness does not explain the different susceptibility of australian and new zealand temperate rain forests to anthropogenic fire. *Journal of Biogeography* 41(8), 1467–1477.
- Lawton, R. O. (1984). Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain forest. *American Journal of Botany*, 261–267.
- Maharjan, S. K., L. Poorter, M. Holmgren, F. Bongers, J. J. Wieringa, and W. D. Hawthorne (2011). Plant functional traits and the distribution of west african rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica* 43(5), 552–561.
- Markesteyn, L., L. Poorter, H. Paz, L. Sack, and F. Bongers (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment* 34(1), 137–148.
- Martínez-Cabrera, H. I., C. S. Jones, S. Espino, and H. J. Schenk (2009). Wood anatomy and wood density in shrubs : responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany* 96(8), 1388–1398.
- Mascaro, J., C. M. Litton, R. F. Hughes, A. Uowolo, and S. A. Schnitzer (2014). Is logarithmic transformation necessary in allometry? ten, one-hundred, one-thousand-times yes. *Biological Journal of the Linnean Society* 111(1), 230–233.
- Meinzer, F. C., P. I. Campanello, J.-C. Domec, M. G. Gatti, G. Goldstein, R. Villalobos-Vega, and D. R. Woodruff (2008a). Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiology* 28(11), 1609–1617.
- Meinzer, F. C., D. R. Woodruff, J.-C. Domec, G. Goldstein, P. I. Campanello, M. G. Gatti, and R. Villalobos-Vega (2008b). Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia* 156(1), 31–41.
- Messier, J., B. J. McGill, and M. J. Lechowicz (2010). How do traits vary across ecological scales? a case for trait-based ecology. *Ecology letters* 13(7), 838–848.
- Meteo-France (2007). *Atlas climatique de la Nouvelle Calédonie*. Meteo-France, Nouméa, Nouvelle Calédonie.
- Morat, P., T. Jaffré, F. Tronchet, J. Munzinger, Y. Pillon, J.-M. Veillon, M. Chalopin, P. Birnbaum, F. Rigault, G. Dagostini, et al. (2011). Le référentiel taxonomique floral et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la nouvelle-calédonie. *Adansonia* 34(2), 179–221.
- Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36(1), 20–32.
- Myers, N. (1988). Threatened biotas : "hot spots" in tropical forests. *Environmentalist* 8(3), 187–208.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Da Fonseca, and J. Kent (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772), 853–858.
- Niklas, K. J. (1997). *The evolutionary biology of plants*. University of Chicago Press.
- Niklas, K. J. (1999). The mechanical role of bark. *American Journal of Botany* 86(4), 465–469.
- Paine, C. E. T., C. Stahl, E. A. Courtois, S. Patino, C. Sarmiento, and C. Baraloto (2010). Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology* 24(6), 1202–1210.
- Pausas, J. G. (2015). Bark thickness and fire

- regime. *Functional Ecology* 29(3), 315–327.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. Bret-Harte, W. Cornwell, J. Craine, D. Gurvich, et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3), 167–234.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R Core Team (2015). *nlme : Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-120.
- Poorter, L., I. McDonald, A. Alarcón, E. Fichtler, J.-C. Licona, M. Peña-Claros, F. Sterck, Z. Villegas, and U. Sass-Klaassen (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185(2), 481–492.
- Poorter, L., A. McNeil, V.-H. Hurtado, H. H. T. Prins, and F. E. Putz (2014). Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology* 28(1), 232–242.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. Licona, M. Martínez-Ramos, S. Mazer, et al. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89(7), 1908–1920.
- Pyke, C. R., R. Condit, S. Aguilar, and S. Lao (2001). Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* 12(4), 553–566.
- R Core Team (2015). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum : a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102(2), 275–301.
- Romero, C. (2013). Bark structure and functional ecology. *Bark : Use, management, and commerce in Africa* 17, 5–25.
- Romero, C. and B. M. Bolker (2008). Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage : an experimental study in the bolivian amazon. *Canadian Journal of Forest Research* 38(3), 611–618.
- Romieux, N. (2011). Synthèse et régionalisation des données pluviométriques de la nouvelle calédonie. Technical report, Direction des Affaires Vétérinaires Alimentaires et Rurales. Service de l’eau, des statistiques et des études rurales. Observatoire de la ressource en eau.
- Rosell, J. A., S. Gleason, R. Méndez-Alonzo, Y. Chang, and M. Westoby (2014). Bark functional ecology : evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist* 201(2), 486–497.
- Rosell, J. A. and M. E. Olson (2014). The evolution of bark mechanics and storage across habitats in a clade of tropical trees. *American journal of botany* 101(5), 764–777.
- Russo, S., K. Jenkins, S. Wisser, and D. Coomes (2010). Relationships between wood traits and growth and mortality rates of new zealand tree species. *Functional Ecology* 24, 253–262.
- Schimper, A. F. W. (1898). *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. G. Fischer.
- Silvertown, J. and M. Dodd (1996). Comparing plants and connecting traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 351(1345), 1233–1239.
- Sperry, J. S. (2003). Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences* 164(S3), S115–S127.
- Sultan, S. E. (2004). Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(4), 227–233.
- Sungpalee, W., A. Itoh, M. Kanzaki, K. Sringernyuan, H. Noguchi, T. Mizuno, S. Teejuntuk, M. Hara, K. Chai-udom, T. Ohkubo, et al. (2009). Intra- and interspecific variation in wood density and fine-scale spatial distribution of stand-level wood density in a northern thai tropical montane forest. *Journal of Tropical Ecology* 25(04), 359–370.
- Swaine, M. (1996). Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in ghana. *Journal of Ecology*, 419–428.
- Swenson, N. G. and B. J. Enquist (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait : wood density and

- its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94(3), 451–459.
- Swenson, N. G. and B. J. Enquist (2009). Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest : implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology* 90(8), 2161–2170.
- ter Steege, H. and D. S. Hammond (2001). Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology* 82(11), 3197–3212.
- Terborgh, J. (1973). On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist*, 481–501.
- Terry, J. P., R. A. Kostaschuk, and G. Wotling (2008). Features of tropical cyclone-induced flood peaks on Grande Terre, New Caledonia. *Water and Environment Journal* 22(3), 177–183.
- Thuiller, W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, and T. Rebelo (2004). Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 leucadendron taxa. *Ecology* 85(6), 1688–1699.
- Tilman, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Number 26. Princeton University Press.
- Van Gelder, H., L. Poorter, and F. Sterck (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171(2), 367–378.
- Van Nieuwstadt, M. G. and D. Sheil (2005). Drought, fire and tree survival in a Borneo rain forest, East Kalimantan, Indonesia. *Journal of Ecology* 93(1), 191–201.
- Villar Salvador, P. (2013). “plant responses to drought stress. from morphological to molecular features”, por Ricardo Aroca (2012).
- Vines, R. (1968). Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. *Australian Journal of Botany* 16(3), 499–514.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier (2007). Let the concept of trait be functional ! *Oikos* 116(5), 882–892.
- von Humboldt, A. and A. Bonpland (1807). *Essai sur la géographie des plantes*.
- Weiher, E. and P. A. Keddy (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion : new questions from old patterns. *Oikos*, 159–164.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199(2), 213–227.
- Westoby, M. and I. J. Wright (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21(5), 261–268.
- Whittaker, R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26(1), 1–80.
- Wiemann, M. C. and G. B. Williamson (2002). Geographic variation in wood specific gravity : effects of latitude, temperature, and precipitation. *Wood and Fiber Science* 34(1), 96–107.
- Wolfe, B. T., G. E. Saldaña Diaz, and S. J. Van Bloem (2014). Fire resistance in a Caribbean dry forest : inferences from the allometry of bark thickness. *Journal of Tropical Ecology* 30(02), 133–142.
- Wright, I. J., P. B. Reich, J. H. Cornelissen, D. S. Falster, P. K. Groom, K. Hikosaka, W. Lee, C. H. Lusk, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, et al. (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* 14(5), 411–421.
- Wright, S., H. Muller-Landau, R. Condit, and S. Hubbell (2003). Shade tolerance, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84, 3174–3185.
- Zanne, A. E., M. Westoby, D. S. Falster, D. D. Ackerly, S. R. Loarie, S. E. Arnold, and D. A. Coomes (2010). Angiosperm wood structure : global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany* 97(2), 207–215.

Annexe A : Allométries Epaisseur d'écorce-DBH





Allométries épaisseur d'écorce - DBH dans les différents groupes étudiés. Les symboles différents indiquent des parcelles différentes. Les courbes n'ont été tracées que lorsque le modèle linéaire log-transformé avait une pente significativement différente de zéro $P \leq 0,05$. L'erreur arithmétique dans les logarithmes a été ajustée par un facteur correctif (Mascaro et al., 2014).

Annexe B : Contexte d'étude

Le Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées de Nouméa fait partie de l'Unité Mixte de Recherche (UMR) AMAP (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture de Plantes). Ses activités s'inscrivent dans le thème de l'équipe "Diversité des plantes et des communautés végétales" ainsi que dans celui "Herbiers et collections paléobotaniques" de l'UMR AMAP. Il a en charge l'herbier du centre IRD de Nouméa (NOU).

Les travaux du laboratoire abordent les domaines de l'écologie, la conservation et la systématique, et ont pour objectif la connaissance et la préservation de la flore de la Nouvelle-Calédonie. Le laboratoire travaille actuellement sur la caractérisation de la végétation, notamment sur la FDH, la formation végétale la plus diversifiée du territoire mais aussi la moins bien connue. Il étudie également d'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.

L'équipe du laboratoire se compose actuellement de 2 chercheurs : Philippe Birnbaum et Sandrine Isnard ; 7 ITA : Jacqueline Fambart-Tinel, Vanessa Hequet, Michèle Magat, William Nigote et Hervé Vandrot ; 2 post-doctorants : Thomas Ibanez et Robin Pouteau ; 2 doctorants : Elodie Blanchard et Santiago Trueba-Sanchez ; 1 volontaire de service civique : Dimitri Justeau et 1 directeur de recherche émérite retraité : Tanguy Jaffré. Les activités du laboratoire mettent en jeu des partenariats avec : Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ; 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 (DA E) ; 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 L'étude des traits fonctionnels a contribué récemment à une meilleure compréhension des facteurs modelant la distribution des espèces en reliant la morphologie et la physiologie des espèces avec leur performance le long de gradients environnementaux. Les précipitations en Nouvelle-Calédonie varient de 1000 à plus de 4000 $mm.an^{-1}$ entre les forêts sèches et les forêts denses humides avec une saison sèche annuelle et ce gradient est aussi couplé avec un gradient de perturbations. La densité du bois prédit la tolérance à la sécheresse car ce trait est corrélé à la résistance à l'embolie tandis que l'épaisseur d'écorce est liée à la tolérance aux perturbations comme les incendies. La variabilité interpopulation de la densité du bois est peu expliquée par les précipitations mais la densité du bois des espèces est corrélée avec leur répartition dans les habitats forestiers tout comme à l'échelle de la communauté elle est corrélée aux précipitations. Ces résultats démontrent que la sécheresse induit la présence d'un filtre abiotique qui module l'assemblage local et *in fine* la distribution des espèces. La précocité de la production d'écorce n'est pas liée avec la répartition confinée ou transgressive des espèces, mais est plus précoce pour les espèces pionnières et plus généralement lorsque la densité du bois est faible, ce qui suggère qu'elle est mieux expliquée par son rôle de protection contre les pathogènes.

Abstract Functional traits contributed recently to a better understanding of factors driving species distribution by linking morphology and physiology with plant performance along environmental gradients. Rainfalls in New-Caledonia vary from 1000 to 4000 $mm.yr^{-1}$ between dry forest and rain forests with an annual dry season. This gradient is also coupled with disturbance. Wood density predicts drought-tolerance because this trait is correlated to cavitation-resistance while bark thickness is linked to tolerance of fires-like disturbances. Wood density interpopulation variability is not much explained by rainfalls but specific wood density correlates with species distribution as well as community wood density correlates with rainfalls. These results points out a drought induced environmental filter that shaped species distribution and assembly. Precocity of bark production isn't linked with species distribution but with pioneer species and low wood density in general. This suggest that variation in bark thickness is better explained by protection against pathogens.

Keywords : Tree distribution, Wood density, Rainfall gradient, Bark thickness, Perturbations, Environmental filter, New Caledonia.