

Pic Tiaoué, Poveumbout

Master 1 BEE – BioGET
2022 – 2023
03/04/ au 13/07/2023



Rapport de stage M1

Trajectoires floristiques et fonctionnelles
de la régénération dans les forêts de
Nouvelle-Calédonie

Coline CAVAGNET

Responsables de stage :

Tuteur : Philippe BIRNBAUM
Écologue forestier (CIRAD – UMR AMAP)
philippe.birnaum@iac.nc

Enseignant référent : Éric MARCON
eric.marcon@umontpellier.fr

Structure d'accueil :

Institut Agronomique néo-Calédonien
Port Laguerre 98890 PAÏTA,
Nouvelle-Calédonie
Mr. LEVEFRE Christophe, directeur général adjoint

Lieu du stage :

IRD Nouméa
101 promenade Laroque 98848 Nouméa,
Nouvelle-Calédonie

Service :

IAC – équipe SOLVEG – UMR AMAP – IRD

REMERCIEMENTS

Mon stage s'est déroulé dans les locaux de l'Institut de Recherche et de Développement (IRD), au sein de l'équipe SOLVEG de l'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC). Je remercie grandement ces deux institutions pour m'avoir accueillie et m'avoir donné l'occasion de faire mes premiers pas dans la recherche en écologie végétale.

Je souhaite aussi remercier Philippe Birnbaum, chercheur au CIRAD, pour m'avoir recruté et fait confiance, pour les nombreuses discussions et surtout pour sa patience face à mes incompréhensions et à mes lacunes.

Je remercie aussi Grégoire Blanchard, post doctorant, pour l'aide qu'il m'a apporté, sa confiance et pour tout le travail effectué sur le terrain, pendant l'analyse des données et pour l'écriture du rapport. Merci pour le temps que tu as pris sur tes vacances et d'avoir fait de R mon ami.

Enfin, je tiens sincèrement à remercier l'ensemble de l'équipe dans laquelle j'ai été si bien accueillie. Merci infiniment pour toutes ces aventures rocambolesques sur le terrain, pour tous les rires, les conversations philosophiques et votre soutien indéfectible. Manon, Juliette, Nathan, le Monsieur, Mathieu, Kelly et bien d'autres encore...

Merci à tous de m'avoir fait vivre cette expérience folle. J'en ressors grandi et pleine d'espoir pour l'avenir.

SOMMAIRE

1.	INTRODUCTION.....	1
2.	MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	6
2.1	Contexte de la zone d'étude.....	6
2.2	Mise en place des parcelles.....	7
2.3	Traits fonctionnels étudiés.....	9
2.3.1	Surface foliaire.....	9
2.3.2	Surface foliaire spécifique.....	9
2.3.3	Proportion de matière sèche des feuilles.....	9
2.3.4	Densité de bois.....	10
2.4	Analyse des données.....	10
2.4.1	Analyse en composantes principales des traits des espèces.....	10
2.4.2	Analyse de la distribution des abondances des espèces.....	10
2.4.3	Analyse de la composition fonctionnelle des communautés d'arbres.....	11
3.	RÉSULTAT.....	12
3.1	Résultats concernant les espèces.....	12
3.1.1	Analyse de la corrélation des traits fonctionnels des espèces.....	12
3.1.2	Analyse de la distribution des abondances des espèces.....	13
3.2	Résultats concernant les communautés.....	15
3.2.1	Composition fonctionnelle des différents types de forêts.....	15
3.2.2	Composition fonctionnelle selon le DBH des arbres des forêts en régénération.....	16
4.	DISCUSSION.....	17
4.1	Profils fonctionnels des espèces en régénération.....	17
4.2	Trajectoires fonctionnelles des communautés pendant la succession écologique.....	18
4.3	Variations des traits fonctionnels et des abondances entre sous-bois et canopée.....	19
4.4	Limites et perspectives.....	20
5.	CONCLUSION.....	21
	BIBLIOGRAPHIE.....	
	ANNEXES.....	
	RÉSUMÉ.....	
	ABSTRACT.....	

1. INTRODUCTION

Comme tout êtres vivants, les plantes ont des caractéristiques physiologiques adaptées à une certaine gamme de conditions environnementales (Szymańska et al. 2017). L'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles une plante peut subsister forme un hyper-volume, ou niche écologique, où chaque dimension représente une variable environnementale (Hutchinson, Evelyn. G 1957) (Figure 1). En dehors de cet hyper-volume, la plante est confrontée à des facteurs limitants qui agissent directement sur la survie de l'espèce. Par exemple, une disponibilité hydrique insuffisante ou excessive peut induire la mort d'une plante même si toutes les autres conditions environnementales sont optimales. En dehors de cet hyper-volume, la survie se fait plus difficile et de moins en moins d'individus seront capables de se développer dans ces conditions. Les facteurs limitants vont alors agir comme un filtre environnemental qui exerce une pression sur la survie des individus en favorisant les mieux adaptés (Keddy 1992). Les facteurs limitants sont donc déterminants dans la capacité des espèces à s'établir dans un milieu en fonction de leur hyper-volume.

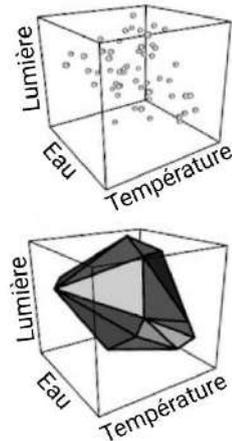


Figure 1 : Illustration de l'hyper-volume
Image modifiée à partir de la figure 1 de Cornwell et al. 2006

Les conditions environnementales évoluent perpétuellement, parfois liées à une perturbation du milieu. Dans le contexte des forêts tropicales, la destruction des espaces forestiers altère les conditions environnementales, induisant une modification des filtres environnementaux, et menaçant donc potentiellement la survie des espèces. Seulement, les écosystèmes forestiers sont essentiels au maintien de la biodiversité (par la création d'un microclimat favorable à l'accumulation d'espèces), le stockage du carbone atmosphérique ainsi que pour les nombreux services écosystémiques qu'ils fournissent (Chazdon et Guariguata 2016; S. J. Wright 2005). Afin de lutter contre la déforestation, mais aussi contre d'autres problèmes écologiques (pollution, avancée du désert, etc.), la reconstruction d'espaces forestiers est aujourd'hui une méthode privilégiée (Goffner et al. 2019; Grossnickle et Ivetić 2017; Rohatyn et al. 2022; Thacher et al. 1996). Pour que les projets de reforestation assistée ou les plans de conservation soient les plus efficaces possible, il est nécessaire de bien connaître et comprendre les mécanismes qui dirigent la succession secondaire afin de favoriser la régénération des forêts.

Les conditions environnementales des premières étapes de succession peuvent être très différentes des conditions sous couvert forestier et vont donc limiter l'installation de certaines espèces. Lors des premières étapes de succession, les conditions micro-climatiques peuvent être

plus arides (particulièrement en forêt sèche), avec un ensoleillement plus important, une quantité d'eau disponible plus faible et un sol potentiellement moins riche, propice à l'érosion (Blanchard et al. 2021; Ibanez et al. 2017b; Laurance et al. 2022). Ces changements locaux de conditions environnementales sont conséquents, parfois brutaux, et exercent un filtre environnemental important, particulièrement sur la résistance à la sécheresse. Les premières étapes de la succession forestière impliquent donc une forte sélection en faveur des espèces (présentes ou immigrantes) qui ont des caractéristiques adaptées à ces conditions.

Les traits fonctionnels sont des variables Morphologiques, Physiologiques ou Phénotypiques mesurables au niveau de l'individu (de la cellule à l'organisme entier) qui ne font référence ni à son environnement ni à son niveau d'organisation, selon la définition proposée par Violle et al. 2007. Chaque trait peut traduire une fonction qui influence la performance de l'individu sur sa croissance, sa reproduction et sa survie. Ceux-ci sont des approximations ou « proxi », de processus physiologique (Tableau 1). Les traits fonctionnels peuvent être mesurés sur différents organes de la plante et chaque trait peut être un proxi de plusieurs fonctions : par exemple, la profondeur de l'enracinement pourra influencer la capacité d'absorption d'eau, la taille et l'épaisseur des feuilles pourra représenter une approximation de la capacité de photosynthèse ou de la tolérance à l'exposition lumineuse, la densité de bois est liée à la quantité de vaisseaux de xylème ou encore le type de fruit comme indicateur du syndrome de dispersion (Lavorel et al. 2007).

Tableau 1 : Exemples de traits "softs" et des fonctions associées
Tableau modifié à partir de (Blanchard et al. 2021)

Traits	Drought-resistance	Shade-tolerance	Other important functions
Leaf area (LA)	\ (Markesteijn et al., 2011; Moles, 2018; Wright et al., 2017)	/ (Díaz et al., 2016; Givnish, 1987; Moles, 2018; Pierce et al., 2013)	/Gas exchange surface (Moles, 2018)
Leaf dry matter content (LDMC)	/ (Markesteijn et al., 2011)		/Resources conservation (Hodgson et al., 2011)
Specific leaf area (SLA)	\ (Moles, 2018; Poorter et al., 2009)	/ (Pinho et al., 2018)	/Resources acquisition, /Vulnerability to herbivory (Díaz et al., 2016; Markesteijn et al., 2011; Moles, 2018; Poorter et al., 2009; Wright et al., 2004)
Wood density (WD)	/ (Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010)	/ (Markesteijn et al., 2011)	/Mechanical support (Chave et al., 2009; Moles, 2018)

Les traits fonctionnels ont déjà été utilisés dans la littérature scientifique pour étudier les processus de succession forestière (Buzzard et al. 2015; Lohbeck et al. 2013). Plusieurs raisons expliquent l'utilisation des traits fonctionnels pour ce sujet d'étude. Tout d'abord parce qu'ils permettent de s'affranchir d'un problème de méthode qui concerne particulièrement les écosystèmes très diversifiés. Les milieux tropicaux sont réputés pour leur diversité exceptionnelle et la quantité d'espèces étudiées est si importante, qu'avoir des mesures précises (par exemple :

l'utilisation efficace de l'eau (WUE) ou la conductance stomatique maximale (Belluau et Shipley 2018; Nock et al. 2016), pour toutes les espèces rencontrées est impossible, à moins d'avoir un budget et un temps illimité. L'utilisation de traits fonctionnels dits *softs*, est alors une solution pragmatique au milieu tropical, qui de plus, a déjà largement fait ses preuves (Baraloto et al. 2010; Diaz et al. 2004).

Étudier les traits fonctionnels des communautés permet de mieux comprendre les mécanismes écologiques responsables de la composition des écosystèmes forestiers. Parmi ces mécanismes, une attention particulière est portée sur les stratégies écologiques des espèces. Ces stratégies représentent des compromis fonctionnels afin de se développer selon les conditions du milieu, on parle aussi de spectre économique fonctionnel. Ces stratégies ont donc une valeur prédictive par rapport aux performances des espèces (croissance, survie ou reproduction), en fonction des conditions environnementales (Díaz et al. 2016). Ainsi, il existe plusieurs spectres économiques dont les deux principaux sont celui des feuilles et celui du bois (Baraloto et al. 2010; Poorter et al. 2010; I. J. Wright et al. 2004). Par exemple, les espèces d'arbres se différencient généralement le long d'un spectre fonctionnel opposant la résistance à la sécheresse (souvent associée à une densité de bois plus élevée) et la capacité de conduction du xylème (souvent associée à une densité de bois plus faible) (Chave et al. 2009). Quant au spectre économique des feuilles, il oppose stratégie d'acquisition rapide à stratégie de conservation des ressources. Une acquisition rapide des ressources se traduit par des feuilles fines à durée de vie courte qui seront donc rapidement et régulièrement renouvelées. Les feuilles seront, à l'inverse, plus épaisses, plus denses et avec une durée de vie beaucoup plus longue (pouvant durer une à plusieurs années) pour les espèces qui suivent une stratégie de conservation des ressources (Moles 2018; I. J. Wright et al. 2004).

Les changements de composition fonctionnelle, ayant lieu au cours de la succession forestière, sont intimement liés aux filtres environnementaux en place. En effet, un filtre basé sur la sécheresse, comme lors des premières étapes de la succession, favorise un bois dense (Lebrija-Trejos et al. 2011). Au cours de la succession, les filtres environnementaux sont moins présents et permettent une gestion des ressources sur le plus long terme. Ainsi, plus on avance dans la succession et plus les espèces sont tournées vers une stratégie de conservation des ressources.

Les stratégies écologiques, les traits fonctionnels ainsi que les trajectoires de successions sont donc dépendantes du contexte environnemental qui évolue au cours de la succession forestière, passant d'un milieu ouvert, chaud et sec (Swanson et al. 2010) à un milieu fermé, plus frais et plus humide.

Le contexte environnemental peut varier en fonction de plusieurs facteurs, parmi eux : le sol, l'altitude et le climat. Dans certaines zones, ces facteurs peuvent avoir chacun beaucoup d'influence sur les taxons présents et sur leurs caractéristiques.

Au large de la côte Est de l'Australie, la Nouvelle-Calédonie se distingue par la grande variations de ces facteurs environnementaux au vu de sa petite taille. Avec une superficie d'environ 16 400 km² et moins de 50 km de large, la Grande Terre, qui représente l'île principale de l'archipel néo-Calédonien, possède un climat subtropical, différencié entre la côte Ouest et la côte est. Pour cause, un effet de Foehn important est provoqué par la combinaison du fort gradient d'altitude, induit par la présence de la chaîne centrale (altitude maximum 1629 m), et de la dominance des alizés (Figure 2). Cet effet conduit à des variations météorologiques importantes entre l'Ouest du pays, plus aride, et l'Est plus humide (Maitrepierre, L 2012). De plus, étant dans la partie Ouest du pacifique sud, la Nouvelle-Calédonie est impactée par deux phénomènes météorologiques particuliers : El Niño et la Niña (Menkès, C 2012). Ces deux phénomènes impliquent qu'elle est soumise par intermittence à des années très sèches durant lesquelles les feux se propagent facilement et ont des conséquences importantes sur les forêts (el Niño), et d'autres très humides où, à l'inverse, les inondations et les cyclones sont plus nombreux et plus violents lors des saisons cycloniques (la Niña).



Figure 2 : Carte topographique de la Nouvelle-Calédonie
crédit : Wikipédia Commons

Cette diversité de conditions environnementales, en plus de l'isolement biogéographique de l'île, a été propice pour le développement d'une flore majoritairement endémique avec plus de 75% pour les espèces vasculaires (Morat et al. 2012). Seulement, cette diversité singulière est largement impactée et menacée par de fortes perturbations en lien avec les activités humaines. En effet, aujourd'hui, c'est presque trois quart de la couverture forestière qui a disparu et les forêts résiduelles sont, pour ce qu'il en reste, très fragmentées (Jaffré et Veillon 1994). Cette déforestation est principalement due aux diverses pressions liées aux activités anthropiques (feux, agriculture, urbanisation, mine, etc.) exercées depuis l'arrivée de l'homme sur l'archipel vers -1000 av. JC.

Bien que ces pressions soient toujours présentes, voire plus intensives, il existe quelques zones où les pressions liées aux activités humaines se sont relâchées ou déplacées, permettant ainsi un retour progressif du couvert forestier (Ibanez et al. 2013a). Ces rares zones sont primordiales pour la compréhension des dynamiques de succession des forêts néo-calédoniennes. Certaines études se sont déjà intéressées à des savanes anthropiques présentes sur l'archipel qui ont été colonisées par la forêt suite à l'arrêt des feux qui les entretenaient jusque-là (Blanchard et al. 2021; Ibanez et al. 2013a; Ibanez et Birnbaum 2014). Ces études ont montré qu'il existe des différences dans les trajectoires de succession des forêts néo-Calédoniennes. De plus, elles ont aussi suggéré que, dans le contexte de savanes soumises à des feux réguliers, différentes phases pouvaient s'alternées ; certaines où la forêt progresserait ou reculerait dans la savane et d'autres qui seraient stables où il n'y aurait pas de mouvement. Ces différences de dynamique peuvent être dues à de nombreux facteurs, notamment la variation des régimes des feux, les espèces installées, l'histoire de la zone ou encore les conditions environnementales. Des études supplémentaires sont donc nécessaires pour avoir une vision plus globale des processus de succession dans les forêts de Nouvelle-Calédonie et pour mieux comprendre l'influence des facteurs environnementaux sur leurs trajectoires.

Ce stage a pour objectif de déterminer s'il existe un profil fonctionnel commun aux espèces d'arbres présents dans les forêts en cours de régénération, en passant par l'analyse de la variation des valeurs de traits fonctionnels au sein, et entre les communautés d'arbres des forêts anciennes et des forêts en régénération. Afin d'observer les changements pendant la régénération, l'étude sera basée sur la comparaison de plusieurs patchs de forêt d'âges différents.

En début de régénération, le milieu étant particulièrement lumineux, chaud et sec, le filtre environnemental est très important. Nous nous attendons à ce que les communautés d'arbres présents dans ce milieu aient peu de variations de valeurs traits fonctionnels et soient tournées vers

des stratégies d'acquisition des ressources ; petites feuilles avec un renouvellement fréquent et un bois dur pour résister à l'embolie. La dynamique de succession devrait quant à elle, être plus avancée dans les parcelles d'anciennes forêts. Les conditions environnementales sont moins arides que lors des premiers stades de régénération et le filtre environnemental est moins présent. Les communautés d'anciennes forêts devraient donc être dans une stratégie de conservation des ressources avec des feuilles plus grandes avec plus de matières, ainsi qu'un bois plus tendre. Enfin, entre les anciennes forêts et celles qui ont commencé leur régénération le plus récemment, devraient se trouver une variation progressive des valeurs traits. Les premiers fragments de forêt à avoir débuté leur régénération devraient être fonctionnellement proches des anciennes forêts tandis que les plus récents devraient être fonctionnellement les plus éloignés. De plus, parmi les forêts en régénération, les arbres les plus jeunes, donc encore en sous-bois, devraient aussi avoir des valeurs de traits fonctionnels plus proches de celles observées dans les anciennes forêts car ils représentent le stade suivant de la succession. Les arbres plus anciens formant la canopée, représentent quant à eux un stade plus précoce.

La variation de la composition fonctionnelle des communautés pourrait cependant être aléatoire et ne dépendre d'aucun des paramètres environnementaux étudiés. Auquel cas, toutes les espèces auraient la même capacité à s'installer dans les différentes communautés d'âge. Les variations de la composition fonctionnelle des communautés observées ne seraient donc pas corrélées avec ces paramètres environnementaux.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1 Contexte de la zone d'étude

La Nouvelle-Calédonie se situe à environ 1200 km à l'est de l'Australie et à 1500 km au nord de la Nouvelle-Zélande. Constituée d'une grande île principale, appelée la Grande-Terre, elle est entourée par les îles Bélep au Nord, les îles Loyauté à l'Est et par l'île des Pins au sud. L'archipel est divisé administrativement en 3 provinces : La province nord et sud sur la grande Terre, sont délimitées d'Est en Ouest entre la commune de Canala et celle de Poya, tandis que les îles loyautés composent la province des îles.

Notre zone d'étude se situe en province Nord, à moins de 10 km du village de Pouembout, entre le plateau de Tia et le Pic Tiaoué (Figure 3). Elle s'étend sur une superficie de 200 ha, se distribue entre 100 et 250 m d'altitude et entre 1000 et 1500 mm de précipitations annuelles (Blanchard et al. 2019). Le paysage est recouvert d'une forêt sclérophylle (ou sèche) en cours de régénération.

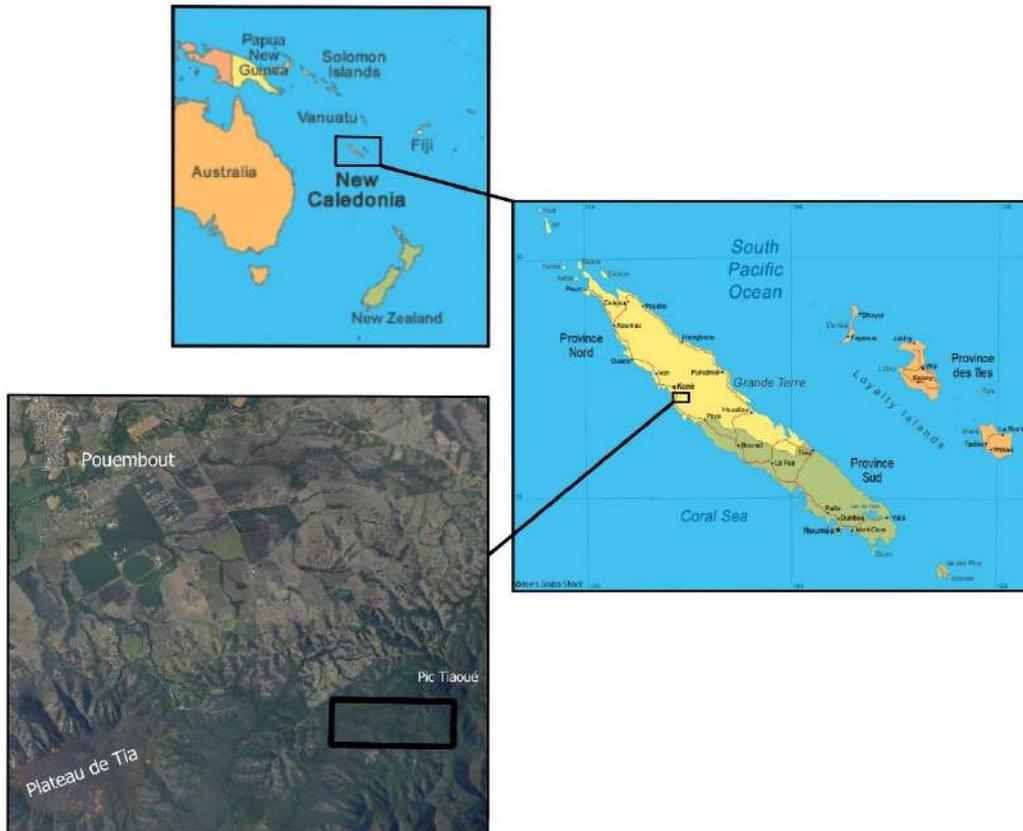


Figure 3 : Localisation de la zone d'étude

2.2 Mise en place des parcelles

Au total, 40 parcelles de forme circulaire de 11,28 m de rayon ($\sim 400 \text{ m}^2$) ont été placées et intégrées au réseau NC-PIPPN (*New Caledonian Plant Inventories and Permanent Plots Network*). À partir du centre de chaque parcelle, des sous-parcelles de 5,60 m de rayon (100 m^2) ont été placées. Pour chaque parcelle de 400 m^2 , tous les individus de plus de 5 cm de DBH ($\sim 1 \text{ m}^3$) ont été

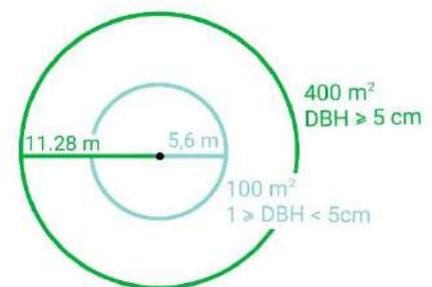


Figure 4 : Représentation schématique des parcelles

identifiés au niveau de l'espèce. Dans les sous-parcelles de 100 m^2 tous les individus de plus de 1 cm de DBH ont également été mesurés et identifiés (Figure 4). Cinq parcelles de 400 m^2 répertorient tous les arbres de plus de 10 cm de DBH établies préalablement par la même équipe (Blanchard et al. 2020) ont été ajoutés au jeu de données.

Afin de contrôler la proximité au réservoir forestier, les parcelles ont été réparties en plusieurs intervalles de distances calculés par rapport à la lisière de l'ancienne forêt la plus proche. La distance au réservoir forestier n'a cependant pas été étudiée pendant ce stage. De plus, les

parcelles ont été réparties de manière aléatoire dans les fragments forestiers à des âges différents afin d'éviter les biais de positionnement (Tableau 2).

Tableau 2 : Répartition du nombre de parcelles dans les différents âges et distances au réservoir forestier.

Date orthophoto	Distance au réservoir forestier						Totale
	20 - 50	50 - 100	100 - 300	300 – 600	- 50	- 100	
2011	3	3	3	3			
2002	3	3	3	3			
1982	3	3	3	3			
1976					2	2 (+5)	
Totale							45

Ces fragments de forêts ont été délimités à partir d'une cartographie des changements de la couverture forestière, observés au cours du temps à partir d'orthophotographies aériennes prises entre 1976 et 2011 (disponibles sur le site georep.nc) (Figure 5). Les forêts déjà présentes sur les images de 1976 sont considérées comme des anciennes forêts (AF), tandis que celles apparues ultérieurement sont considérées comme des forêts en régénération (FR), catégorisées en trois tranches d'âge en fonction des périodes où elles sont visibles sur les images après 1976 : 1982 (FR1), 2002 (FR2) ou 2011 (FR3)(Annexe 1). Au sein des parcelles en cours de régénération (FR) nous distinguons deux classes d'arbres, les arbres jeunes (DBH < 5 cm) et les vieux arbres (DBH ≥ 5 cm).

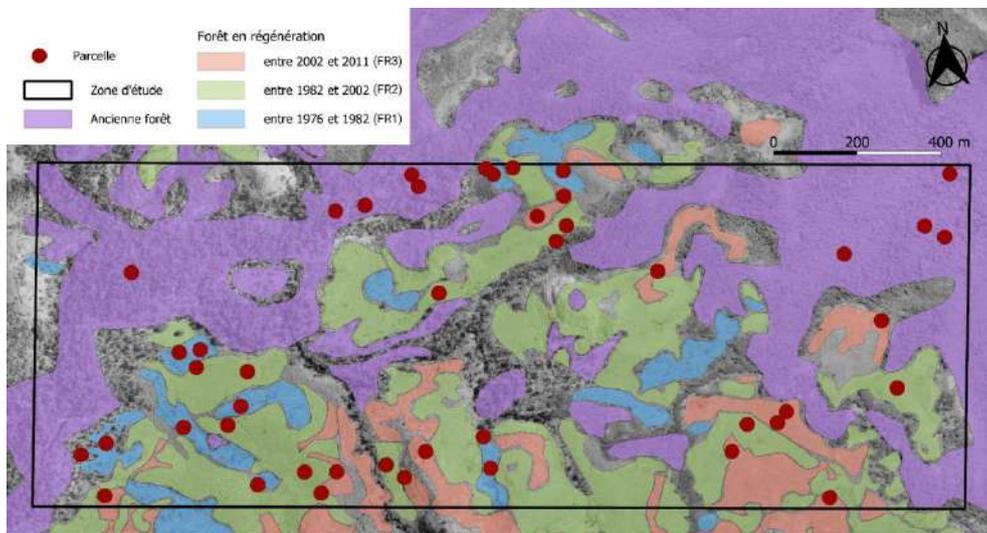


Figure 5 : Répartition du nombre de parcelles dans les différents âges et distances au réservoir forestier.

Au total, 4943 individus ont été relevés. Seuls ont été utilisés les individus vivants, présents dans la liste des espèces d'arbres de Nouvelle-Calédonie (i.e. plantes arborescentes capables d'atteindre un DBH ≥ 10 cm) et dont nous possédions des valeurs sur les traits fonctionnels étudiés. Les herbacées et les lianes ont été exclues du jeu de données. Au total, 4128 individus

correspondaient à nos critères, regroupant 84 espèces, pour 68 genres et 34 familles. Ces espèces étaient présentes soit uniquement dans les anciennes forêts (AF), soit dans les forêts en régénération (FR), soit dans les deux, et ont dans ce cas été considérées comme ubiquistes.

2.3 Traits fonctionnels étudiés

Dans le but d'évaluer les stratégies écologiques des espèces présentes dans notre zone d'étude, nous avons collecté les traits fonctionnels de chaque espèce relatifs aux stratégies de résistance à la sécheresse et aux stratégies d'acquisition ou de conservation des ressources. Pour cela, quatre traits ont été mesurés en suivant les protocoles standardisés recommandés par (Pérez-Harguindeguy et al. 2013) : la surface foliaire, la surface foliaire spécifique, la proportion de matière sèche des feuilles et la densité de bois.

Concernant les traits foliaires, nous avons collecté cinq feuilles par individu et, dans la mesure du possible, au moins cinq individus par espèce. Pour la densité de bois, nous avons collecté une carotte de bois par individu, et cinq individus par espèce. Ces valeurs de traits foliaires et de bois ont été en partie complétées à l'aide de la base de données du réseau de parcelles NC-PIPPN. Pour chaque trait, seule la moyenne de l'espèce a été utilisée, en considérant la variance intra-individuelle négligeable (Ibanez et al. 2017a).

2.3.1 Surface foliaire

La surface foliaire ($LA = leaf\ area$) représente la surface d'une unité photosynthétique (cm^2). Ce trait est un bon indicateur de la tolérance à l'ombre d'une espèce, car les feuilles les plus exposées à la lumière directe sont généralement plus petites que celles qui sont à l'ombre (Moles 2018). De plus, la taille des feuilles est aussi une bonne approximation de la résistance à la sécheresse, car une importante surface foliaire implique une grande surface de transpiration (Nardini et al. 2014). Des petites feuilles seront donc plus adaptées à un niveau d'ensoleillement élevé et au manque d'eau.

2.3.2 Surface foliaire spécifique

La surface foliaire spécifique ($SLA = specific\ leaf\ area$) est le rapport entre la surface et le poids des feuilles ($m^2.kg^{-1}$). Bien que le SLA soit lié à la durée de vie et à la capacité photosynthétique des feuilles (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), il est aussi un indicateur privilégié de la stratégie d'acquisition des ressources, en particulier lorsque ses valeurs sont élevées.

2.3.3 Proportion de matière sèche des feuilles

Le LDMC ou *leaf dry-matter content* est la proportion de matière sèche des feuilles, obtenue par le poids sec des feuilles sur le poids frais ($mg.g^{-1}$). Les feuilles plus denses et contenant moins d'eau sont plus résistantes à la dessiccation et permettent un fonctionnement de la photosynthèse

même sous des conditions très sèches (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; I. J. Wright et al. 2004) Le LDMC est une autre approximation de la capacité de photosynthèse et de la résistance à la sécheresse, souvent corrélé négativement avec le SLA. Il est quant à lui indicateur d'une stratégie de conservation des ressources lorsque ses valeurs sont élevées (I. J. Wright et al. 2004).

2.3.4 Densité de bois

Le WD (*wood density*) ou densité de bois est le poids sec sur le volume frais d'une carotte de bois (entre 2 et 10 cm) prélevée à l'horizontale dans le tronc, à environ 1m30 du sol. Ce trait représente aussi l'investissement en carbone par unité de volume de la tige (Chave et al. 2009). Une faible valeur de densité de bois est associée à une croissance rapide et à une capacité hydrique élevée, tandis qu'une haute densité de bois est représentative d'un taux de survie élevé, notamment face à la sécheresse et aux risques de cavitation ainsi qu'aux dommages physiques (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Poorter et al. 2010).

2.4 Analyse des données

Toutes les données ont été analysées à l'aide du logiciel R studio version 4.2.2. Le jeu de données analysé étant jugé de petite taille (45 parcelles) et ne présentant pas toujours une distribution normale, nous avons utilisé des tests paramétriques pour l'ensemble de nos analyses.

2.4.1 Analyse en composantes principales des traits des espèces

Trois groupes d'espèces sont comparés sur les traits fonctionnels étudiés: les espèces exclusives aux forêts anciennes, les espèces exclusives aux forêts en régénération (i.e. n'ayant été recensées que dans les parcelles de forêts anciennes ou dans les parcelles de forêts en régénération, respectivement), et les espèces ubiquistes (i.e. recensées dans les deux types de forêt). Nous avons testé l'hypothèse que les trois groupes d'espèces avaient des scores différents le long des deux premiers axes de l'ACP à l'aide d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis suivi d'un test de somme des rangs par paires de Wilcoxon. Le graphique a été réalisé avec la fonction `fviz_pca_biplot` du package `factoextra`. Les données d'abondances ont cependant été transformées par racine carré afin de faciliter l'interprétation visuelle de la figure.

2.4.2 Analyse de la distribution des abondances des espèces

Les abondances des espèces recensées dans les parcelles ont été comparées en se focalisant sur trois groupes d'individus: (i) les individus supérieurs à 5 cm de DBH présents dans les anciennes forêts, (ii) dans les forêts en régénérations (FR), les individus supérieurs à 5 cm de DBH et (iii) les

individus inférieurs à 5 cm de DBH . Par soucis de lisibilité, seules les 12 espèces les plus abondantes de chacun de ces groupes ont été comparées à l'aide de trois histogrammes réalisés avec la fonction *ggplot*.

2.4.3 Analyse de la composition fonctionnelle des communautés d'arbres

Dans le but de caractériser la composition fonctionnelle des communautés d'arbres présents sur les différentes parcelles réalisées, nous avons calculé la valeur moyenne de chaque trait, pondérée par l'abondance des espèces (CWM, *community-weighted mean*). Ce paramètre peut être considéré comme la valeur fonctionnelle moyenne de la communauté. Des variations de CWM entre les communautés peuvent être associées à des différences de composition et d'abondance des espèces, qui peuvent être induites par une action des filtres environnementaux, par exemple en lien avec différents niveaux d'aridité. Les CWM ont été calculés à l'aide de la fonction *functcomp* du package *FD*, sur l'ensemble des communautés d'âges dans un premier temps, afin de comparer les CWM entre chaque âge de forêts, et dans un deuxième temps, les CWM des individus supérieurs à 5 cm de DBH (arbres mature) et inférieurs à 5 cm de DBH (jeunes arbres) des forêts en régénération (FR), et ce pour les quatre traits fonctionnels. La présence de différences entre au moins deux groupes a été vérifiée par un test de Kruskal-Wallis avant chaque représentation graphique (boîtes à moustaches réalisées avec *ggplot*). La comparaison entre chaque âge de forêt a été effectuée avec un test post-hoc de Dunn. Ce test non paramétrique de comparaison de rang moyen deux à deux tient compte du classement utilisé par le test de Kruskal-Wallis et fait aussi des ajustements pour les ex aequos. Les lettres indiquant la significativité de chaque groupe ont été attribuées à l'aide de la fonction *multcompLetters* du package *multcompView*. Les différences de CWM entre les individus de première et de deuxième génération (i.e. ≥ 5 cm DBH et < 5 cm DBH) ont été testées par un test de somme de rang de Wilcoxon. La significativité est représentée par des étoiles ou ns (non significatif), affiché à l'aide de la fonction *stat_compare_means* du package *ggpubr*.

3. RÉSULTAT

3.1 Résultats concernant les espèces

3.1.1 Analyse de la corrélation des traits fonctionnels des espèces

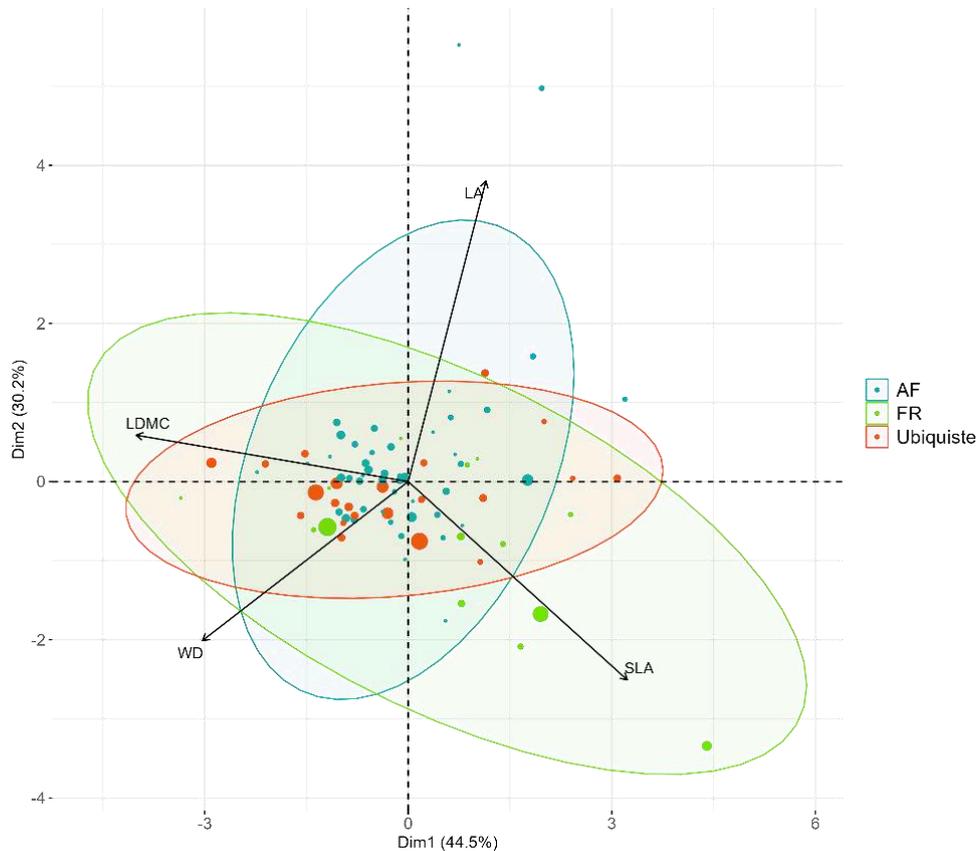


Figure 6 : Analyse en composantes principales (ACP) des quatre traits fonctionnels moyens par rapport à la distribution des abondances des espèces.
Les quatre traits fonctionnels sont : la surface foliaire spécifique (SLA), la proportion de matière sèche des feuilles (LDMC), la surface foliaire (LA) et la densité de bois (WD). Les groupes d'espèces sont : présentes uniquement en ancienne forêt (AF), présente uniquement en forêt en régénération (FR), présente dans les deux types de forêt (Ubiquiste).

La variation des valeurs de traits fonctionnels des espèces est expliquée à 44,5 % par l'axe 1 de l'ACP (principalement la LDMC), et à 30,2 % par l'axe 2 (principalement le LA) (Figure 6). Au total, la variation des valeurs de traits fonctionnels des espèces est expliquée à 75 % par les quatre traits fonctionnels étudiés. L'axe 1 est négativement corrélé avec le LDMC ($\rho = -0,66$) et le WD ($\rho = -0,50$) mais positivement corrélé avec le SLA ($\rho = 0,53$). L'axe 2 est négativement corrélé avec le SLA ($\rho = -0,5$) et la densité de bois ($\rho = -0,4$), mais positivement corrélé avec la surface foliaire (LA) ($\rho = 0,75$). La densité de bois est ainsi corrélée négativement avec le LA, de même que la surface foliaire spécifique avec le LDMC.

Visuellement, la majorité des espèces semblent regroupées au centre des axes (Figure 6). Les espèces exclusives aux anciennes forêts (AF) sont regroupées au centre. Elles tendent à avoir un WD plus faible et un LA important, dont deux espèces ont des valeurs extrêmes. Les espèces exclusives aux forêts en régénération (FR) se distinguent des espèces ubiquistes et des espèces des anciennes forêts (AF) le long des deux axes. Elles sont principalement distribuées dans la partie inférieure-basse à droite du graphique. Les espèces des FR auront un LDMC et un LA faible mais un WD et un SLA plus élevé. Elles se distinguent de celles présentes dans les AF le long de l'axe 2 de l'ACP, ce qui est confirmé par le test de Wilcoxon (p -value = $4,7 \cdot 10^{-3}$). Les espèces ubiquistes sont globalement positionnées au centre de l'ACP, entre les AF et les FR et leur distribution le long des axes n'est significativement pas différente des deux autres groupes d'espèces (p -value = 0.1). Étalées sur l'axe 1, ces espèces présentent un LDMC variable pour un LA faible.

3.1.2 Analyse de la distribution des abondances des espèces

Quatre espèces représentent à elles seules plus de 73 % des individus du jeu de données : l'*Acacia spirorbis* ou Gaïac et le *Leucaena leucocephala* ou Faux mimosa, présentes uniquement dans la forêt en régénération, ainsi que le *Gardenia urvillei* (ou Tiaré de forêt sèche) et le *Lepidocupania arcuata*, toutes deux ubiquistes (Tableau 3).

Tableau 3 : Liste des 8 espèces les abondantes

FR = espèces exclusives aux forêts en régénération, AF = espèces exclusives aux anciennes forêts, Ubiquiste = espèces présentes dans les forêts en régénération et les anciennes forêts

Espèces	Nombre d'occurrences totales	Statut
<i>Acacia spirorbis</i>	1117	FR
<i>Gardenia urvillei</i>	763	Ubiquiste
<i>Lepidocupania arcuata</i>	592	Ubiquiste
<i>Leucaena leucocephala</i>	544	FR
<i>Diospyros fasciculosa</i>	130	Ubiquiste
<i>Diospyros minimifolia</i>	129	Ubiquiste
<i>Cupaniopsis trigonocarpa</i>	111	Ubiquiste
<i>Codiaeum peltatum</i>	107	AF

Parmi les 84 espèces distribuées dans les parcelles, 48 ont été recensées uniquement dans les anciennes forêts, 14 étaient uniquement présentes dans les forêts en régénération, et 22 étaient ubiquistes. Les espèces abondantes (> 100 individus) sont principalement ubiquistes, tandis que les forêts en régénération ne comptent que quelques espèces très abondantes (> 500 individus). Ainsi,

parmi les 8 espèces les plus abondantes du jeu de données (>100 individus), 5 sont des ubiquistes, 2 ne se trouvent que dans les FR et une seule dans les AF (Tableau 3).

Il y a des différences d'occurrences marquées entre AF, FR et Ubiquiste : l'espèce la plus représentée des FR et du tout le jeu de données, est l'*Acacia spirorbis*, avec 1117 occurrences, qui représente 27 % de tous les individus recensés. L'espèce la plus fréquente parmi les ubiquistes, et aussi la deuxième la plus occurrente, est le *Gardenia urvillei*, avec 18,5 % des occurrences et 763 individus comptés. L'espèce la plus abondante en AF est le *Codiaeum peltatum* avec seulement 2,6 % des occurrences et 107 individus relevés (Tableau 3).

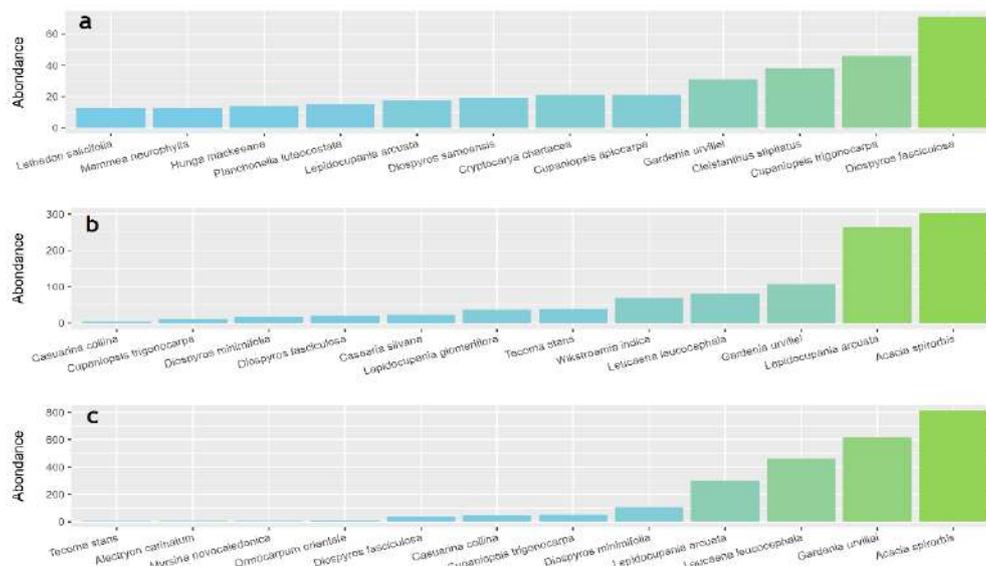


Figure 7 : Distribution des fréquences des espèces selon les stades de la régénération.
 a : individus de plus de 5 cm de DBH dans les anciennes forêts, b : Individus de moins de 5 cm de DBH dans les forêts en régénération, c : Individus de plus de 5 cm de DBH dans les forêts en régénération.

Ces différences de distribution d'abondances sont aussi particulièrement marquées entre les différents stades de la régénération (FR1, FR2 et FR3), comme l'illustre l'étirement de la queue de distribution des abondances des espèces (Figure 7). Parmi les individus de plus de 5 cm de DBH dans les FR, 3 espèces sur 35 représentent plus de 75% des occurrences (*Acacia spirorbis*, *Gardenia Urvillei*, *Leucaena leucocephala*). Parmi les individus inférieurs à 5 cm de DBH des FR, 4 espèces sur 22 représentent plus de 75% des occurrences (*Acacia spirorbis*, *Lepidocupania arcuata*, *Gardenia urvillei*, *Leucaena leucocephala*), contre 9 espèces sur 64 parmi les individus de plus de 5 cm de DBH dans les AF.

Le nombre moyen d'occurrences et d'individus par espèce diminue au cours de la régénération : dans les FR, l'abondance moyenne des jeunes arbres (DBH < 5 cm) est de 68 occurrences par espèce (i.e. 2521 occurrences pour 37 espèces), tandis qu'elle chute à seulement

45,5 individus par espèce (i.e. 1001 occurrences pour 22 espèces) pour les arbres les plus anciens (DBH \geq 5 cm). Dans les AF, l'abondance moyenne est de seulement 8,5 individus par espèce (DBH \geq 5 cm, 546 occurrences pour 64 espèces).

La nature et la fréquence des espèces les plus abondantes évoluent entre les stades de succession. Le *Gardenia urvillei* est la seconde espèce la plus abondante parmi les individus de plus de 5 cm de DBH (Figure 7c), alors que le *Lepidocupania arcuata* occupe cette position parmi les individus de moins de 5 cm de DBH (Figure 7b). Le Gaïac (*Acacia spirorbis*) reste quant à lui le plus abondant dans les FR (Figure 7b,c). Nous pouvons aussi remarquer que les espèces introduites comme le Faux mimosa (*Leucaena leucocephala*) et le *Tecoma stans* sont abondantes en début de régénération (Figure 7c,b) mais sont absentes des anciennes forêts (Figure 7a). Dans le même temps, des espèces indigènes comme le *Diospyros fasciculosa* et le *Cupaniopsis trigonocarpa* sont peu abondantes en début de régénération mais deviennent les plus abondantes dans les AF.

3.2 Résultats concernant les communautés

3.2.1 Composition fonctionnelle des différents types de forêts

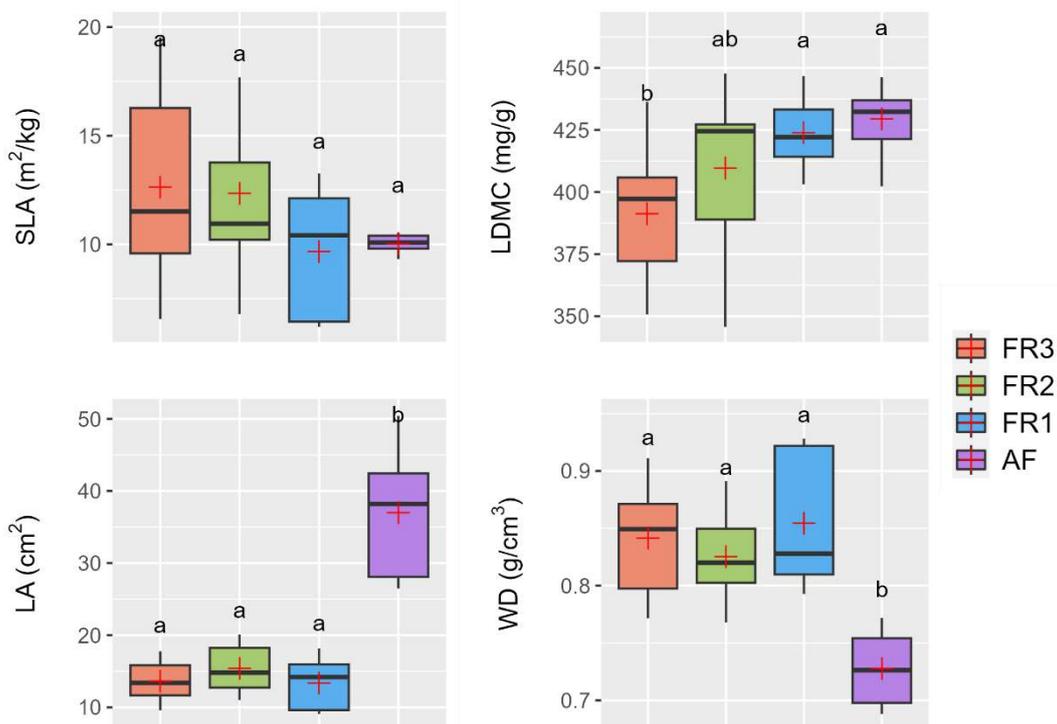


Figure 8 : Distribution des valeurs de traits fonctionnels en fonction des différents âges de forêts.

AF : ancienne forêt, forêts en cours de régénération = FR1 (1976-1982), FR2 (1982-2002), FR3 (2002-2011). SLA = surface foliaire spécifique, LDMC = proportion de matière sèche foliaire, LA = surface foliaire, WD = densité de bois. Les moyennes ont été comparées à l'aide du test de Dunn. Les groupes présentant des lettres différentes ont des moyennes significativement différentes au seuil de 0,05. La moyenne de chaque groupe est représentée par une croix rouge.

La valeur moyenne du SLA est de $11,2 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ pour l'ensemble des données, sans différence significative selon l'âge de la forêt. Néanmoins la valeur moyenne (de FR1, FR2 et FR3) tend vers celle observée dans les AF (Figure 8).

En revanche, la proportion de matière sèche des feuilles (LDMC) augmente avec l'âge de la forêt (Figure 8). Les communautés des AF et FR1, ont un LDMC (respectivement $429,5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ et $423,9 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$), supérieur aux communautés FR3 ($391,3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) ($p\text{-value} < 3 \cdot 10^{-3}$). Les communautés FR2 ont un LDMC ($409,6 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$) significativement pas différent de celui des FR3 ni de celui des FR1.

Nous n'observons pas de différence significative dans la valeur moyenne de la surface foliaire (LA) entre les trois classes d'âges des FR ($14,1 \text{ cm}^2$ en moyenne). En revanche, le LA moyen des FR reste très inférieur au LA moyen mesuré dans les AF (37 cm^2) (Figure 8).

La densité de bois moyenne des communautés des AF ($0,73 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$) est significativement inférieure à celle des FR ($0,84 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$) ($p\text{-value} < 1 \cdot 10^{-4}$, Figure 8). Par ailleurs, nous n'observons pas non plus de différences significatives entre les communautés de FR1,2 et 3.

3.2.2 Composition fonctionnelle selon le DBH des arbres des forêts en régénération

Au sein des communautés en régénération, la surface foliaire spécifique (SLA) et la densité de bois (WD) ne varient pas entre les grands individus ($\text{DBH} \geq 5 \text{ cm}$) et les petits individus ($\text{DBH} < 5 \text{ cm}$). En revanche, la proportion de matière sèche des feuilles (LDMC) est significativement plus élevée pour les petits individus ($p\text{-value} = 0,02$, Figure 9) tandis que la surface foliaire (LA) est significativement plus élevée chez les grands individus ($p\text{-value} = 7 \cdot 10^{-3}$, Figure 9).

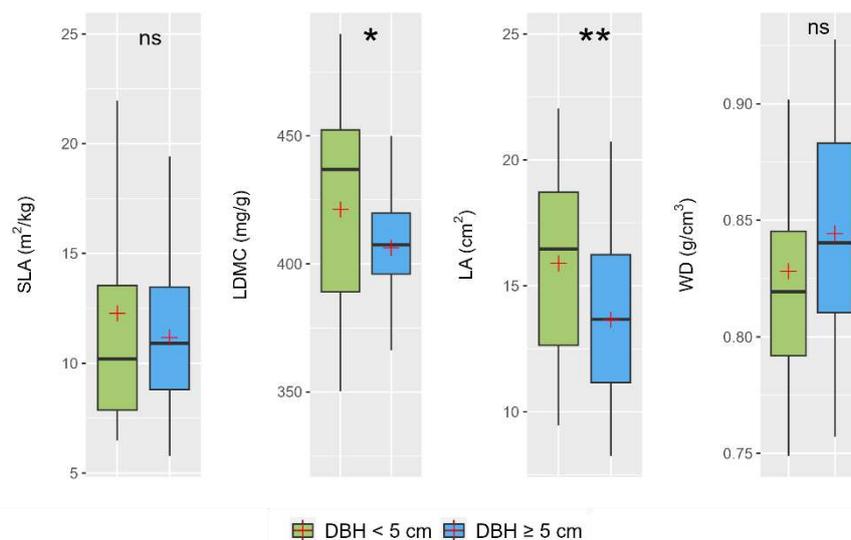


Figure 9 : Distribution des valeurs de traits fonctionnels des forêts en régénération selon le DBH des arbres).

*SLA = surface foliaire spécifique, LDMC = proportion de matière sèche foliaire, LA = surface foliaire, WD = densité de bois. Les moyennes ont été comparées à l'aide du test de wilcoxon. Les p-values sont indiquées par : ns = $p > 0,05$; * = $p \leq 0,05$; ** = $p \leq 0,01$. La moyenne de chaque groupe est représentée par une croix rouge.*

4. DISCUSSION

Notre étude vise à comprendre et à identifier la trajectoire fonctionnelle d'une forêt tropicale sèche durant les premiers stades de la régénération. Nous avons comparé les moyennes de traits fonctionnels de plusieurs communautés d'arbres d'âges différents afin de dégager un profil fonctionnel des espèces qui forment les communautés en régénération.

4.1 Profils fonctionnels des espèces en régénération

Chez les arbres tropicaux, les stratégies de résistance à la sécheresse et d'acquisition des ressources impliquent deux spectres fonctionnels différents, celui du bois (WD) (Chave et al. 2009; Poorter et al. 2010) et celui des feuilles (SLA/LDMC) (Buzzard et al. 2015; I. J. Wright et al. 2004), qui sont souvent découplés (Baraloto et al. 2010). Nos résultats montrent bien qu'il y a une covariation des valeurs de traits à travers les espèces, le WD et le LA d'un côté et le SLA et le LDMC de l'autre. La distinction entre ces deux spectres, observée dans nos résultats, est similaire à d'autres études basées sur des méthodes similaires (Baraloto et al. 2010; Blanchard et al. 2019; Lohbeck et al. 2013). La position des espèces le long de ces deux spectres permet de dégager différents profils fonctionnels parmi les espèces qui participent à la régénération.

Les caractéristiques fonctionnelles partagées par les espèces les plus abondantes correspondent à un profil d'espèces pionnières. Toutes les espèces ubiquistes partagent ce profil, comme le *Gardenia urvillei*, le *Lepidocubania arcuata* et le *Cupaniopsis trigonocarpa*. Leur densité de bois élevée et leur LA faible montrent bien que ces espèces suivent une stratégie de résistance à la sécheresse, ce qui leur permet de s'établir dans les premières étapes de succession où le filtre est le plus fort (Chave et al. 2009; Ibanez et al. 2017b). Leur WD élevé leur permet aussi d'avoir une plus grande résistance mécanique ce qui permet une vie plus longue et ainsi d'être présente aussi bien en début qu'en fin de succession. Bien que leur LDMC soit variable, il reste majoritairement élevé. Ceci peut être dû à un positionnement différent sur le spectre des feuilles, dans le cas où la conservation des ressources peut aussi jouer un rôle dans la résistance à la sécheresse (Buzzard et al. 2015). De plus, les stratégies foliaires axées sur la conservation des ressources représentent souvent un avantage lorsque la compétition est importante, comme c'est le cas en fin de succession. Certaines de ces espèces sont cependant plus présentes dans les anciennes forêts et d'autres pendant la régénération, alors qu'elles semblent partager les mêmes valeurs de traits. Comme 25 % de la variation des espèces n'est pas expliquée par les traits, d'autres processus influencent l'abondance de ces espèces.

Parmi les espèces pionnières, certaines sont exclusivement inféodées aux forêts en régénération. Ces espèces, comme l'*Acacia spirorbis* (Gaïac) et le *Gymnostoma chamaecyparis* (Bois de fer), présentent un WD particulièrement élevé. Cette forte densité de bois peut les rendre moins compétitives en termes de capacité de conduction car elles sont positionnées de l'autre côté du spectre économique du bois (Chave et al. 2009). De plus, le faible LA de ces espèces, normalement associé à des stratégies héliophiles, peut être un des facteurs empêchant leur régénération sous la canopée fermée des anciennes forêts. Ces espèces sont donc très bien adaptées pour le début de régénération auxquelles elles sont inféodées, et moins pour la fin de succession. L'*Acacia spirorbis* est hyper-représenté dans nos parcelles tandis que le *Gymnostoma chamaecyparis* est lui sous-représenté, alors qu'il est dominant dans d'autres zones. Bien que les deux espèces semblent occuper des niches similaires, la composition et la disponibilité hydrique du sol ou encore d'autres facteurs, peuvent influencer leur distribution.

Parmi les espèces exclusives des forêts en régénération, certaines espèces se différencient des espèces pionnières vu précédemment. C'est le cas des espèces introduites comme le *Tecoma stans* et le Faux mimosa (*Leucaena Leucocephala*), mais aussi quelques espèces natives comme le *Kirganelia vieillardii* et le *Rhamnella vitiensis*. Avec un SLA élevé et un LDMC faible, ces espèces suivent une stratégie d'acquisition rapide des ressources et font plutôt partie des espèces pionnières à vie courte. Cette stratégie est préférentiellement sélectionnée dans les environnements lumineux, ce qui est le cas en début de succession (Chazdon et Guariguata 2016; Givnish 1988; Lohbeck et al. 2013). Ces espèces ne pourraient donc pas s'établir en fin de succession en partie à cause des conditions lumineuses insuffisantes pour survivre. Ces espèces pionnières à vie courte ont aussi une densité de bois relativement élevée, bien que légèrement inférieure aux pionnières à vie longues, leur permettant de survivre dans un environnement sec. Ceci renforce nos observations concernant l'importance d'un filtre environnemental lié à la sécheresse agissant au début de la succession.

4.2 Trajectoires fonctionnelles des communautés pendant la succession écologique

Conformément à nos attentes, les forêts en régénération (FR) sont fonctionnellement différentes des anciennes forêts (AF). Le bois des espèces présentes est plus dense et les feuilles plus petites, ce qui traduit une résistance à la sécheresse, en accord avec d'autres études (Buzzard et al. 2015). La formation d'une canopée plus haute est plus compacte change les conditions micro-

climatiques en sous-bois (Lebrija-Trejos et al. 2011). Les conditions sont donc moins limitantes qu'en début de succession. Les espèces ne sont plus limitées par la sécheresse, mais par la compétition interspécifique qui joue un rôle plus important (Buzzard et al. 2015). Les espèces présentes dans les anciennes forêts ont donc un bois majoritairement moins dense associé à une plus forte capacité de conduction au détriment d'une résistance à l'embolie (Chave et al. 2009; Poorter et al. 2010), et ont de plus grandes feuilles permettant d'optimiser l'interception de la lumière dans un environnement moins lumineux. Cependant, la densité de bois et la taille des feuilles ne varient pas parmi les différents âges de régénération étudiés, contrairement à nos attentes. Cela peut être dû à la persistance d'un filtre liée à la sécheresse au début de la régénération, suggérant que l'établissement des espèces inféodées aux forêts anciennes peut nécessiter plusieurs décennies (Finegan 1996).

D'autre part, l'investissement de matière dans les feuilles aide aussi à la résistance à la sécheresse en limitant la dessiccation (Buzzard et al. 2015). L'augmentation du LDMC témoigne que l'investissement dans les feuilles est d'autant plus sélectionné que la forêt est âgée, suggérant une diminution des ressources disponibles et une augmentation de la compétition, après l'établissement des premières espèces et la formation d'une canopée. La grande variation dans les valeurs de SLA des communautés en régénération peut être expliquée par la présence d'espèces, majoritairement introduites, qui possèdent un SLA particulièrement élevé. Ces espèces ayant des stratégies d'acquisition rapide des ressources ne sont probablement pas suffisamment compétitives pour persister en fin de succession.

4.3 Variations des traits fonctionnels et des abondances entre sous-bois et canopée

Les jeunes arbres du sous-bois (individus avec un DBH < 5 cm) suivent une stratégie foliaire plus axée sur la conservation des ressources que les individus de canopée (DBH ≥ 5 cm), ce qui est en accord avec l'augmentation du LDMC des communautés au cours de la succession. De plus, l'installation d'espèces présentant de plus grandes feuilles en sous-bois de forêt en régénération, indique que les conditions environnementales sont plus forestières : un microclimat plus humide et une disponibilité lumineuse plus restreinte, probablement dû à la formation d'une canopée plus haute et plus régulière, conformément à nos attentes. Néanmoins, plus de temps est sûrement nécessaire après la formation de cette première canopée pour que les espèces aux plus

grandes feuilles soient sélectionnées et ainsi observer une progression dans la taille des feuilles des forêts en régénération (Matsuo et al. 2021).

Les différences de diversité spécifique entre le sous-bois et la canopée des forêts en régénération et celles des anciennes forêts montrent un enrichissement floristique selon le stade de succession. En effet, la composition floristique est hyper dominée par quelques espèces communes en début de succession (Norden et al. 2009; Villa et al. 2019), tandis qu'en fin de succession, il y a une augmentation de la présence d'espèces rares, ce qui est caractéristique des forêts tropicales sèches et humides (Fangliang et al. 1997; Hubbell 1979; Umaña et al. 2015).

4.4 Limites et perspectives

Les traits fonctionnels nous permettent d'avoir une bonne appréciation des stratégies écologiques des forêts en régénération. Cependant, il est important de garder à l'esprit que ces traits fonctionnels sont des approximations de processus physiologiques. De plus, la variation des traits mesurés dans notre étude ne nous permet pas d'aborder l'ensemble des facteurs responsables de la distribution des espèces. Par conséquent, d'autres études plus approfondies sur les conditions environnementales, les capacités de dispersion des espèces ou les interactions entre espèces pourraient améliorer la compréhension de la répartition des espèces en forêt sèche.

D'autres part, la succession étudiée se déroule sur une période assez courte (35 ans) au vu du temps nécessaire à la régénération complète d'une forêt. Ce court laps de temps peut expliquer l'absence de variation des valeurs du WD et du LA des communautés, qui sont considérés comme des indicateurs de la pression exercée par le filtre environnemental de la sécheresse. Il serait intéressant de procéder à la même étude dans quelques années afin d'observer l'évolution des valeurs de traits et de voir si, et à quel moment, le WD et le LA se rapprochent des valeurs des anciennes forêts.

Enfin, l'insertion de nos résultats dans le contexte Néo-Calédonien reste limitée. En effet, la Nouvelle-Calédonie possède un gradient environnemental important et notre étude ne se situe que dans le contexte précis d'une forêt sèche de basse altitude sur substrat non ultramafique. De fait, nous ne pouvons que proposer une première approche des trajectoires fonctionnelles présentes en début de succession, et d'encourager la mise en place d'autres études dans des contextes environnementaux différents et sur un pas de temps plus long. La comparaison de plusieurs contextes forestiers pourrait permettre la mise en évidence de trajectoires fonctionnelles différentes et ainsi mieux comprendre les différents mécanismes de la succession forestière (Lohbeck et al. 2013).

5. CONCLUSION

Notre étude a montré qu'il existe une différence fonctionnelle entre le début et la fin de la succession en forêt sèche. Nos résultats suggèrent que, dans les forêts sèches de Nouvelle Calédonie, le début de succession est soumis à un filtre environnemental lié à la sécheresse favorisant des espèces à bois dense et à faible surface foliaire. Cependant, ces espèces pionnières présentent différentes stratégies foliaires. On distingue d'une part, des espèces pionnières à vie courte caractérisées par des stratégies foliaires d'acquisition rapides des ressources, majoritairement introduites. D'autre part, des espèces pionnières à vie longue, ayant des stratégies davantage axées sur la résistance à la sécheresse et la conservation des ressources, avec des feuilles plus coriaces. Le cortège de jeunes arbres s'installant en sous-bois dans les forêts en régénération est composé d'espèces ayant des stratégies foliaires davantage axées sur la tolérance à l'ombre et la conservation des ressources que celles qui forment la canopée. Elles forment ainsi des communautés plus similaires à celles des anciennes forêts. Nous supposons qu'il faudra encore plusieurs décennies afin que les communautés d'arbres s'établissant dans les nouvelles forêts soient fonctionnellement similaires à ce que l'on observe dans les forêts de fin de succession de notre zone d'étude.

Les résultats suggèrent aussi que les changements de compositions fonctionnels au cours de la succession sont lents. Des études sur un temps de régénération plus long sont donc nécessaires, ainsi que sur les conditions environnementales de la zone, afin de comprendre plus précisément les différentes étapes de la succession. Enfin, pour avoir une connaissance plus globale des forêts néo-calédoniennes, il faudra reproduire et comparer notre étude à d'autres forêts sèches, voire humides, en province Nord et en Province sud.

BIBLIOGRAPHIE

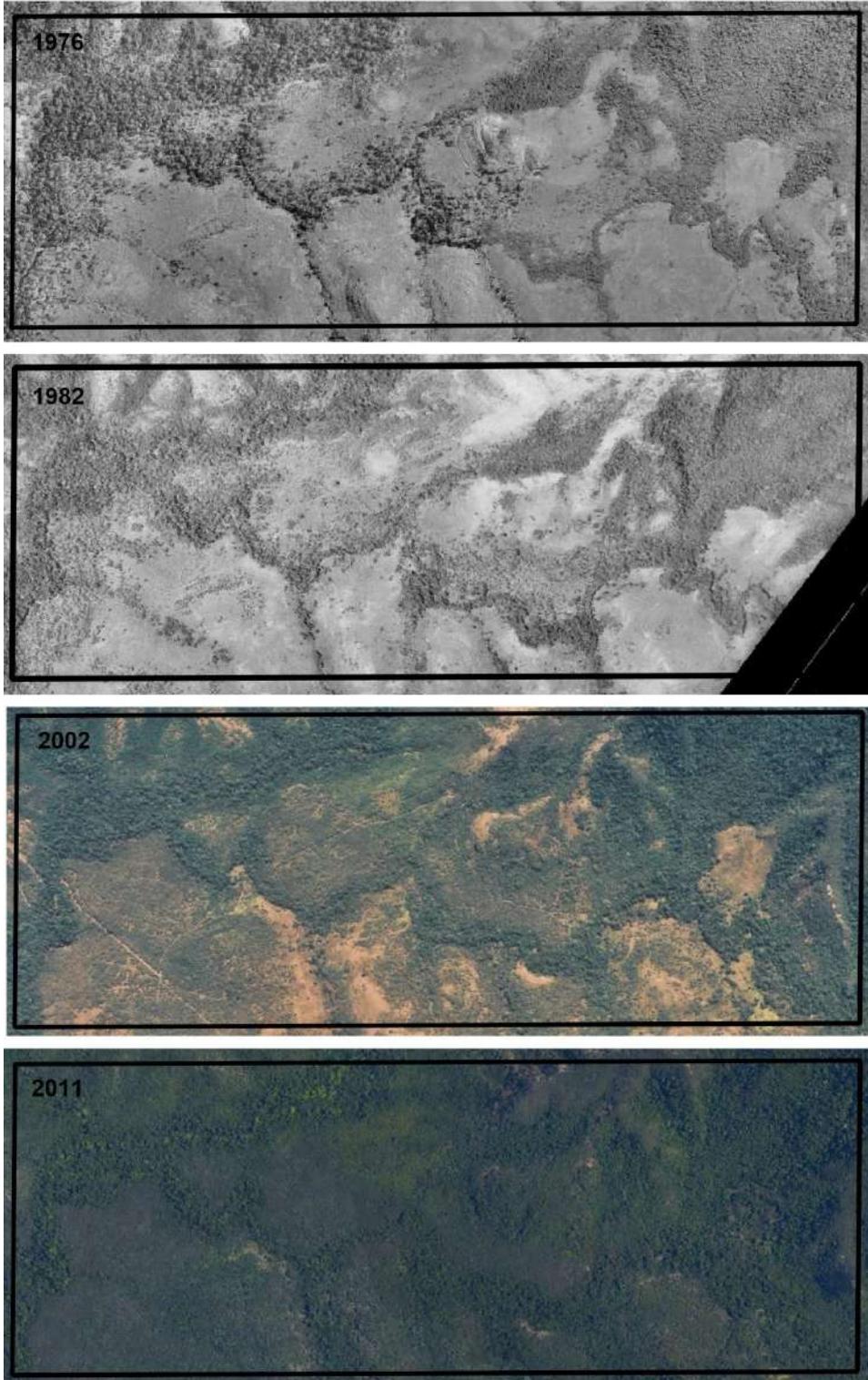
- Baraloto, Christopher, C. E. Timothy Paine, Lourens Poorter, et al. 2010. *Decoupled Leaf and Stem Economics in Rain Forest Trees: Decoupled Leaf and Stem Economics Spectra*. *Ecology Letters* 13(11): 1338-47.
- Belluau, Michaël, et Bill Shipley. 2018. *Linking Hard and Soft Traits: Physiology, Morphology and Anatomy Interact to Determine Habitat Affinities to Soil Water Availability in Herbaceous Dicots* éd. RunGuo Zang. *PLOS ONE* 13(3): e0193130.
- Blanchard, Grégoire, Philippe Birnbaum, et François Munoz. 2020. *Extinction–Immigration Dynamics Lag behind Environmental Filtering in Shaping the Composition of Tropical Dry Forests within a Changing Landscape*. *Ecography* 43(6): 869-81.
- Blanchard, Grégoire, Thomas Ibanez, François Munoz, et al. 2021. *Drivers of Tree Community Assembly during Tropical Forest Post-Fire Succession in Anthropogenic Savannas*. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 52: 125630.
- Blanchard, Grégoire, François Munoz, Thomas Ibanez, et al. 2019. *Regional Rainfall and Local Topography Jointly Drive Tree Community Assembly in Lowland Tropical Forests of New Caledonia*. *Journal of Vegetation Science* 30(5): 845-56.
- Buzzard, Vanessa, Catherine M. Hulshof, Trevor Birt, et al. 2015. *Re-Growing a Tropical Dry Forest: Functional Plant Trait Composition and Community Assembly during Succession*. *Functional Ecology* 30(6): 1006-13.
- Chave, Jérôme, David Coomes, Steven Jansen, et al. 2009. *Towards a Worldwide Wood Economics Spectrum*. *Ecology Letters* 12(4): 351-66.
- Chazdon, Robin L., et Manuel R. Guariguata. 2016. *Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges*. *Biotropica* 48(6): 716-30.
- Cornwell, William K., Dylan W. Schwilk, et David D. Ackerly. 2006. *A trait-based test for habitat filtering convex hull volum*. *Ecology* 87(6): 1465-71.
- Diaz, S., J.G. Hodgson, K. Thompson, et al. 2004. *The Plant Traits That Drive Ecosystems: Evidence from Three Continents*. *Journal of Vegetation Science* 15(3): 295-304.
- Díaz, Sandra, Jens Kattge, Johannes H. C. Cornelissen, et al. 2016. *The Global Spectrum of Plant Form and Function*. *Nature* 529(7585): 167-71.
- Fangliang, He, Pierre Legendre, et James V. LaFrankie. 1997. *Distribution Patterns of Tree Species in a Malaysian Tropical Rain Forest*. *Journal of Vegetation Science* 8(1): 105-14.
- Finegan, Bryan. 1996. *Pattern and Process in Neotropical Secondary Rain Forests: The First 100 Years of Succession*. *Trends in Ecology & Evolution* 11(3): 119-24.
- Givnish, Tj. 1988. *Adaptation to Sun and Shade: A Whole-Plant Perspective*. *Functional Plant Biology* 15(2): 63.
- Goffner, Deborah, Hanna Sinare, et Line J. Gordon. 2019. *The Great Green Wall for the Sahara and the Sabel Initiative as an Opportunity to Enhance Resilience in Sahelian Landscapes and Livelihoods*. *Regional Environmental Change* 19(5): 1417-28.
- Grossnickle, Steven, et Vladan Ivetić. 2017. *Direct Seeding in Reforestation – A Field Performance Review*. *REFORESTA* (4): 94-142.
- Hubbell, Stephen P. 1979. *Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest*. *Science* 203(4387).
- Hutchinson, Evelyn. G. 1957. *Concluding Remarks*. In , 415-27.

- Ibanez, Thomas, et Philippe Birnbaum. 2014. *Monodominance at the Rainforest Edge: Case Study of Codia Mackeeana (Cunoniaceae) in New Caledonia*. Australian Journal of Botany 62(4): 312.
- Ibanez, Thomas, Jérôme Chave, Laure Barrabé, et al. 2017a. *Community Variation in Wood Density along a Bioclimatic Gradient on a Hyper-Diverse Tropical Island* éd. Stephen Roxburgh. Journal of Vegetation Science 28(1): 19-33.
- Ibanez, Thomas, Vanessa Hequet, Céline Chambrey, et al. 2017b. *How Does Forest Fragmentation Affect Tree Communities? A Critical Case Study in the Biodiversity Hotspot of New Caledonia*. Landscape Ecology 32(8): 1671-87.
- Ibanez, Thomas, Jérôme Munzinger, Cédric Gaucherel, et al. 2013a. *Inferring Savannab?Rainforest Boundary Dynamics from Vegetation Structure and Composition: A Case Study in New Caledonia*. Australian Journal of Botany 61(2): 128.
- Jaffré, Tanguy, et Jean-Marie Veillon. 1994. *Les principales formations végétales autochtones en Nouvelle-Calédonie : caractéristiques, vulnérabilité, mesures de sauvegarde*.
- Keddy, Paul A. 1992. *Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology*. Journal of Vegetation Science 3(2): 157-64.
- Laurance, William F., Thomas E. Lovejoy, Heraldo L. Vasconcelos, et al. 2022. *Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments : a 22-Year Investigation*. Conservation Biology 16(3): 605-18.
- Lavorel, Sandra, Sandra Díaz, J. Hans C. Cornelissen, et al. 2007. *Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail?* In *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, Global Change — The IGBP Series, éd. Josep G. Canadell, Diane E. Pataki, et Louis F. Pitelka. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 149-64. http://link.springer.com/10.1007/978-3-540-32730-1_13 (7 avril 2023).
- Lebrija-Trejos, Edwin, Eduardo A. Pérez-García, Jorge A. Meave, et al. 2011. *Environmental Changes during Secondary Succession in a Tropical Dry Forest in Mexico*. Journal of Tropical Ecology 27(5): 477-89.
- Lohbeck, Madelon, Lourens Poorter, Edwin Lebrija-Trejos, et al. 2013. *Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest*. Ecology 94(6): 1211-16.
- Maitrepierre, L. 2012. *Les types de temps et les cyclones, les éléments du climat*. In *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*.
- Matsuo, Tomonari, Miguel Martínez-Ramos, Frans Bongers, et al. 2021. *Forest Structure Drives Changes in Light Heterogeneity during Tropical Secondary Forest Succession*. Journal of Ecology 109(8): 2871-84.
- Menkès, C. 2012. *Les grandes fluctuations des hydroclimats: le phénomène ENSO*. In *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*.
- Moles, Angela T. 2018. *Being John Harper: Using Evolutionary Ideas to Improve Understanding of Global Patterns in Plant Traits* éd. David Gibson. Journal of Ecology 106(1): 1-18.
- Morat, Philippe, Tanguy Jaffré, Frédéric Tronchet, et al. 2012. *Le Référentiel Taxonomique Florical et Les Caractéristiques de La Flore Vasculaire Indigène de La Nouvelle-Calédonie*. Adansonia 34(2): 179-221.
- Nardini, Andrea, Eele Ōunapuu-Pikas, et Tadeja Savi. 2014. *When Smaller Is Better: Leaf Hydraulic Conductance and Drought Vulnerability Correlate to Leaf Size and Venation Density across Four Coffea Arabica Genotypes*. Functional Plant Biology 41(9): 972.
- Nock, Charles A, Richard J Vogt, et Beatrix E Beisner. 2016. *Functional Traits*. In *ELS*, éd. John Wiley & Sons, Ltd. Wiley, 1-8. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470015902.a0026282> (28 juin 2023).
- Norden, Natalia, Robin L. Chazdon, Anne Chao, et al. 2009. *Resilience of Tropical Rain Forests: Tree Community Reassembly in Secondary Forests*. Ecology Letters 12(5): 385-94.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, et al. 2013. *New Handbook for Standardised Measurement of Plant Functional Traits Worldwide*. Australian Journal of Botany 61(3): 167.

- Poorter, Lourens, Imole McDonald, Alfredo Alarcón, et al. 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): 481-92.
- Rohatyn, Shani, Dan Yakir, Eyal Rotenberg, et Yohay Carmel. 2022. *Limited Climate Change Mitigation Potential through Forestation of the Vast Dryland Regions*. *Science* 377(6613): 1436-39.
- Swanson, Mark.E, Jerry.F Franklin, Robert.L Beschta, et al. 2010. *The forgotten stage of forest succession : early-successional ecosystems on forest sites*. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9(2): 117-25.
- Szymańska, Renata, Ireneusz Ślesak, Aleksandra Orzechowska, et Jerzy Kruk. 2017. *Physiological and Biochemical Responses to High Light and Temperature Stress in Plants*. *Environmental and Experimental Botany* 139: 165-77.
- Thacher, T., D. R. Lee, et J. W. Schelhas. 1996. *Farmer Participation in Reforestation Incentive Programs in Costa Rica*. *Agroforestry Systems* 35(3): 269-89.
- Umaña, María Natalia, Caicai Zhang, Min Cao, et al. 2015. *Commonness, Rarity, and Intraspecific Variation in Traits and Performance in Tropical Tree Seedlings* éd. Katharine Suding. *Ecology Letters* 18(12): 1329-37.
- Villa, Pedro Manuel, Sebastião Venâncio Martins, Alice Cristina Rodrigues, et al. 2019. *Testing Species Abundance Distribution Models in Tropical Forest Successions: Implications for Fine-Scale Passive Restoration*. *Ecological Engineering* 135: 28-35.
- Violle, Cyrille, Marie-Laure Navas, Denis Vile, et al. 2007. *Let the Concept of Trait Be Functional!* *Oikos* 116(5): 882-92.
- Wright, Ian J., Peter B. Reich, Mark Westoby, et al. 2004. *The worldwide leaf economics spectrum*. *Nature* 428(6985): 821-27.
- Wright, S. Joseph. 2005. *Tropical Forests in a Changing Environment*. *Trends in Ecology & Evolution* 20(10): 553-60.

ANNEXES

Annexe 1 : Orthophotographies de la zone d'étude à différentes dates

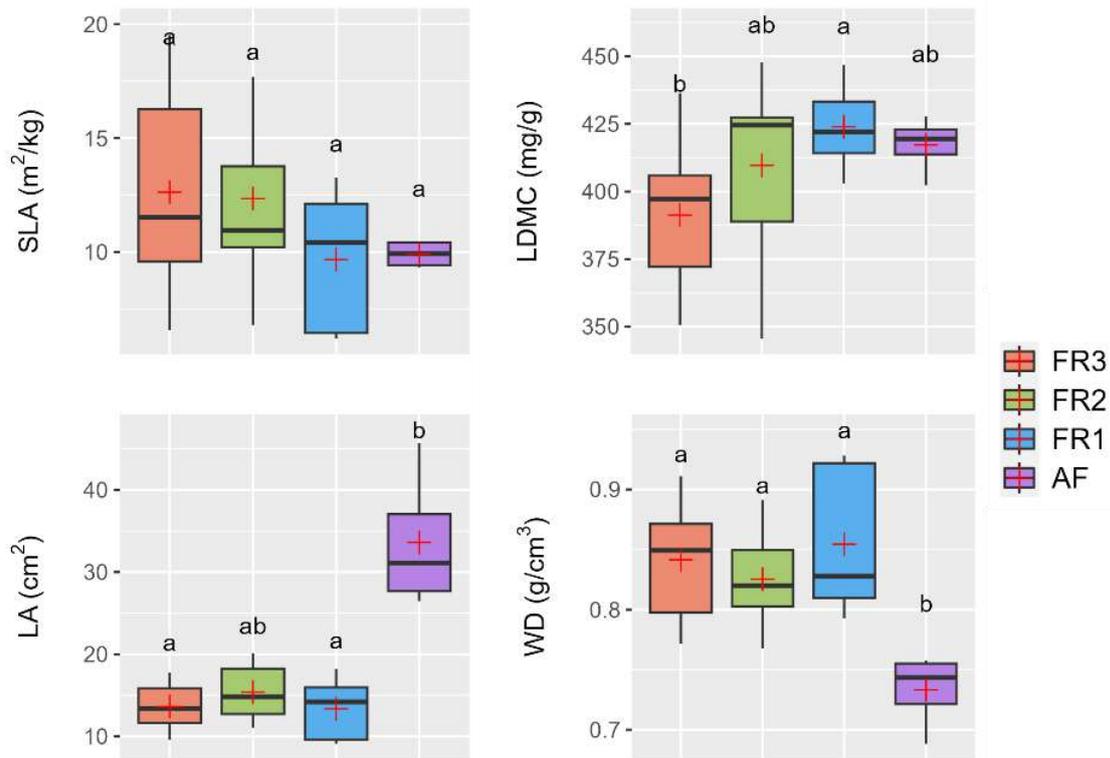


Annexe 2 : Tableau des coefficients de corrélation des axes avec les traits fonctionnels.

Trait fonctionnel	Axe	
	1	2
WD	- 0.498	- 0.401
LA	0.188	0.758
SLA	0.531	- 0.5
LDMC	- 0.659	0.117

Annexe 3 : Distribution des valeurs de traits fonctionnels en fonction des différents âges de forêts sans les 5 parcelles ajoutées à partir de l'étude de Blanchard et al. 2020

AF : ancienne forêt, forêts en cours de régénération = FR1 (1976-1982), FR2 (1982-2002), FR3 (2002-2011). SLA = surface foliaire spécifique, LDMC = proportion de matière sèche foliaire, LA = surface foliaire, WD = densité de bois. Les moyennes ont été comparées à l'aide du test de Dunn. Les groupes présentant des lettres différentes ont des moyennes significativement différentes au seuil de 0,05. La moyenne de chaque groupe est représentée par une croix rouge.



Annexe 4 : Liste des espèces présentes et leur abondance totale dans la zone d'étude

Famille	Genre	Espèce	Abondance	Statut	État
Anacardiaceae	Euroschinus	obtusifolius	3	AF	Native
	Semecarpus	atra	12	Ubiquiste	Native
		balansae	1	AF	Native
Annonaceae	Huberantha	nitidissima	4	AF	Native
Apocynaceae	Alstonia	balansae	1	FR	Native
Bignonaceae	Tecoma	stans	49	FR	Native
Boraginaceae	Cordia	aspera	10	AF	Native
Calophyllaceae	Mammea	neurophylla	19	AF	Native
Cardiopteridaceae	Citronella	macrocarpa	7	AF	Native
Casuarinaceae	Casuarina	collina	53	Ubiquiste	Native
	Gymnostoma	chamaecyparis	2	FR	Native
Celastraceae	Denhamia	fournieri	2	AF	Native
	Elaeodendron	curtipendulum	2	AF	Native
Chrysobalansaeae	Hunga	mackeeana	18	Ubiquiste	Native
Clusiaceae	Garcinia	neglecta	13	Ubiquiste	Native
		puat	10	AF	Native
Ebenaceae	Diospyros	cherrieri	10	Ubiquiste	Native
		fasciculosa	130	Ubiquiste	Native
		minimifolia	129	Ubiquiste	Native
		parviflora	5	AF	Native
		revolutissima	1	AF	Native
Elaocarpaceae	Elaeocarpus	seringii	1	AF	Native
Euphorbiaceae	Aleurites	moluccana	4	AF	Native
	Cleidion	vieillardii	1	AF	Native
	Codiaeum	peltatum	107	AF	Native
Fabaceae	Acacia	sprirob	1117	FR	Native
	Albiza	lebbeck	3	FR	Introduite
	Archidendropsis	fournieri	1	AF	Native
		granulosa	9	AF	Native
	Leucaena	leucocephala	544	FR	Introduite
	Ormocarpum	orientale	13	FR	Native
	Storckiella	pancheri	1	AF	Native
Gentianaceae	Fagraea	berteroana	2	Ubiquiste	Native
Lamiaceae	Premna	serratifolia	3	Ubiquiste	Native
	Vitex	collina	4	AF	Native
Lauraceae	Cryptocarya	chartacea	24	AF	Native
		odorata	10	AF	Native
		pluricostata	2	AF	Native
	Oxera	sulfurea	4	AF	Native
Malvaceae	Acropogon	jaffrei	1	AF	Native
Meliaceae	Didymocheton	bijugus	1	FR	Native
	Melia	azedarach	2	FR	Introduite

Moraceae	Ficus	habrophylla	3	AF	Native
		mutabilis	1	AF	Native
		prolixa	2	Ubiquiste	Native
	Paratrophis	pendulina	1	AF	Native
Myrtaceae	Eugenia	brongniartiana	21	Ubiquiste	Native
		gacognei	1	AF	Native
	Melaleuca	quinquenervia	1	FR	Native
	Syzygium	aggregatum	5	AF	Native
		cumini	2	FR	Introduite
Nyctaginaceae	Ceodes	artensis	2	AF	Native
Oleaceae	Chionanthus	brachystachys	9	AF	Native
	Olea	paniculata	9	AF	Native
	Osmanthus	austrocaledonicus	1	FR	Native
Phyllantaceae	Antidesma	messianianum	1	AF	Native
	Cleistanthus	stipitatus	49	AF	Native
	Glochidion	billardierei	8	Ubiquiste	Native
	Kirganelia	vieillardii	4	FR	Native
Putranjivaceae	Drypetes	deplanchei	19	AF	Native
Rhamnaceae	Rhamnella	vitiensis	10	FR	Native
Rubiaceae	Atractocarpus	platyxyton	2	AF	Native
	Gardenia	urvillei	763	Ubiquiste	Native
	Guettarda	esp.nov	13	AF	Native
	Ixora	cauliflora	1	AF	Native
Rutaceae	Acronychia	laevis	7	Ubiquiste	Native
	Geijera	balansae	5	AF	Native
	Sarcomelicope	follicularis	2	AF	Native
Salicaceae	Casearia	deplanchei	10	AF	Native
	Homalium	deplanchei	3	Ubiquiste	Native
Santalaceae	Santalum	austrocaledonicum	5	AF	Native
Sapindaceae	Alectryon	carinatum	11	Ubiquiste	Native
	Cupaniopsis	apiocarpa	21	AF	Native
		trigonocarpa	111	Ubiquiste	Native
	Elattostachys	apetala	15	AF	Native
	Harpullia	austrocaledonica	1	AF	Native
	Lepidocupania	arcuata	592	Ubiquiste	Native
	Neoraytera	chartacea	10	Ubiquiste	Native
Sapotaceae	Mimusops	elengi	13	Ubiquiste	Native
	Planchonella	cinerea	1	AF	Native
		luteocostata	15	AF	Native
	Pycnandra	sclerophylla	9	Ubiquiste	Native
Thymelaeaceae	Lethedon	salicifolia	13	AF	Native

RÉSUMÉ

Comprendre les changements fonctionnels au cours de la régénération forestière est essentiel pour aider à la reconstitution des espaces forestiers dégradés.

Le but de cette étude est de comprendre la trajectoire fonctionnelle d'une forêt sèche en cours de régénération depuis 1976, dans la plaine de Pouembout située dans la province Nord de la Nouvelle-Calédonie. Nous avons analysé la variation des valeurs de 4 traits fonctionnels impliqués dans la résistance à la sécheresse et l'acquisition des ressources (densité de bois, surface foliaire, surface foliaire spécifique et proportion de matières sèches des feuilles) au sein de 45 parcelles, en fonction de communautés d'anciennes forêts et de 3 groupes de communautés en régénération d'âge différents.

Nos résultats montrent que les communautés d'arbres en régénération sont composées d'espèces pionnières suivant des stratégies de résistance à la sécheresse et sont tournées vers des stratégies foliaires soit d'acquisition rapide des ressources, soit de conservation des ressources. Nos résultats suggèrent que la sécheresse génère un filtre environnemental important pendant la régénération, et que les stratégies de conservation des ressources sont de plus en plus favorisées au cours de la succession, indiquant une importance croissante de la compétition pour la lumière. Enfin, notre étude indique que les changements de composition fonctionnelle sont lents au cours de la régénération, mais que des changements de composition sont visibles entre la première génération d'arbres formant la canopée et le cortège d'espèces s'installant en sous-bois.

ABSTRACT

Understanding functional changes during forest regeneration is essential to help restoration of degraded forest areas.

The aim of this study was to understand the functional trajectory of a dry forest that has been regenerating since 1976, on the Pouembout plain in the northern province of New Caledonia. We analysed the variation in the values of 4 functional traits involved in drought resistance and resources acquisition (wood density, leaf area, specific leaf area and proportion of leaf dry matter) within 45 plots, based on old forest communities and 3 groups of regenerating communities of different ages.

Our results show that the regenerating tree communities are composed of pioneer species following drought resistance strategies and are oriented towards foliar strategies of either rapid resources acquisition or resources conservation. Our results suggest that drought generates an important environmental filter during regeneration, and the resources conservation strategies are increasingly favoured during succession, indicating an increasing importance of competition for light. Finally, our study indicates that changes in functional composition are slow during regeneration, but the compositional changes are visible between the first generation of trees forming the canopy and the suite of species established in the understory.