



Master 1
Mention Ecologie Biodiversité
Parcours "Biodiversité Végétale Tropicale"
Université des Sciences et Techniques Montpellier 2

Rapport de Stage

Etude de la dynamique des forêts denses humides sur sols volcano-sédimentaires de Nouvelle-Calédonie

Marie Dubreuil

Encadrée par Philippe Birnbaum

du 27 février au 14 juin 2012

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

UMR botAnique et bioinforMatique de
l'Architecture des Plantes



Sommaire

I.	Introduction	1
II.	Matériels et Méthodes	9
II.1	Jeu de données initial: réseau de parcelles NC-PIPPN.....	9
II.2	Limites de l'étude sur le jeu de données	10
II.3	Prise en compte des erreurs de mesures	10
II.4	Analyses.....	11
II.4.1	Peuplements et populations: Evolution des structures et croissance.....	11
II.4.2	Peuplements: Diversité, Structure et Dynamique.....	12
II.4.3	Espèces: Ecologie, Structure et Dynamique.....	12
II.4.4	Outils utilisés.....	12
III.	Résultats	10
III.1	Erreurs de mesures.....	10
III.2	Peuplements.....	10
III.2.1	Diversité, structure et démographie	10
III.2.2	Evolution de la structure des peuplements et croissance	11
III.3	Populations	11
III.3.1	Croissance	11
III.3.2	Ecologie, Structure et Dynamique.....	12
III.3.3	Répartition des groupes dans les peuplements	13
IV.	Discussion	18
V.	Conclusion.....	19
	Bibliographie	
	Remerciements	
	Annexes	

I. Introduction

La Nouvelle-Calédonie, archipel océanique situé dans le Pacifique Sud, est localisée entre 20°-23°S et 164°-167°E, dans la ceinture intertropicale. Le climat tropical se caractérise par une saison des pluies (d'octobre à mai), aux températures plus élevées, et une saison fraîche (de juin à septembre). Ces deux saisons sont traversées par une saison sèche, allant d'août à novembre. Les températures annuelles minimales et maximales moyennes sont de 19,4°C et 27,8°C (calculées à partir des données de MétéoFrance). Située dans une zone de dépression tropicale, l'île rencontre une fréquence non-négligeable de cyclones (1,4 cyclones par an) et dépressions tropicales (3,4 dépressions par an) (MétéoFrance). La période cyclonique, de décembre à février, s'ajoute à la forte exposition aux Alizés allant de N-E à S-E. L'île principale ("La Grande Terre"), d'une superficie d'environ 16 000 km², possède une grande chaîne montagneuse centrale, s'étirant de N-O vers S-E et dont l'altitude varie d'environ 1000 à 1600 m. Le relief est dans l'ensemble très escarpé et combine de nombreux pics à des plateaux continentaux. Le pic culminant est le Mt Panié (1628 m d'alt.) situé dans le N-E de l'île. La pluviométrie diffère de part et d'autre de la chaîne, avec environ <1000 mm.an⁻¹ sur la côte Ouest et >3000 mm.an⁻¹ sur la côte Est. Elle reste cependant très variable d'une année à l'autre en raison des aléas dépressionnaires et du phénomène El Niño.

L'île est connue pour la richesse (env. 3170 espèces) et l'endémisme (près de 76% d'endémisme) de sa flore (Jaffré *et al.* 1997), issus de son histoire géologique singulière (Grandcolas *et al.* 2008). La biodiversité actuelle résulte d'évènements de colonisation depuis 37Ma, suite à une longue période d'immersion de l'île (env.20 Ma). Divers évènements géologiques ont créé une mosaïque de sols aux propriétés physico-chimiques différentes, dont les sols ultramafiques (riches en métaux lourds, 33% du territoire). La richesse et l'endémisme du biota s'expliquent par des phénomènes de radiations locales et adaptations aux conditions abiotiques (climat, orographie, types de sols). Il existe environ 1176 espèces d'angiospermes uniquement sur sols ultramafiques dont 98% endémiques. Quatre grands types de végétation se distinguent : forêts denses humides, forêts sèches, maquis de basse et moyenne altitude, et maquis de haute altitude (Jaffré *et al.* 1997). Les formations les plus riches sont les forêts denses humides (22% du territoire) et les maquis miniers (Morat 1993).

Cette biodiversité subit des pressions anthropiques depuis la colonisation de l'île (3500ans BP), avec une intensification à partir de l'arrivée des européens (moitié XIXe siècle). Les menaces sont essentiellement les feux, les espèces invasives animales (*e.g.* rats, cerfs), les exploitations minières, l'élevage, etc. Selon les estimations, 50% de la superficie

des forêts denses humides et 98% des forêts sèches ont déjà disparu (Jaffré *et al.* 1997). Compte tenu de l'endémicité et des pressions anthropiques subies par la végétation, l'île est classée hot-spot de biodiversité (Myers *et al.* 2000).

Dans ce contexte, la dynamique de la végétation constitue le processus fondamental qui régit le maintien ou la disparition des habitats et des espèces. La dynamique forestière est une réponse aux variations des conditions environnementales qu'elles soient d'origines naturelles (cyclones, vents, glissement de terrain), anthropiques (feux, exploitations, invasions) ou inscrites dans le cycle endogène (chablis, substitution). Ces modifications (ou perturbations) agissent et s'inscrivent dans la végétation à des échelles spatiales et temporelles variées. Une forêt prise au temps *t* est le reflet de leurs actions passées, imbriquées sur des surfaces et fréquences variables. L'ensemble des études réalisées s'accorde sur l'importance de ces perturbations dans la compréhension de la structuration de ces écosystèmes (Read *et al.* 1995 ; Enright *et al.* 1999 et 2003 ; Rigg *et al.* 1998). En effet, ce sont des moteurs importants dans la succession écologique de ces forêts. En créant des trouées dans la canopée, elles offrent des opportunités d'établissement et recrutement aux espèces pionnières héliophiles (Kettle *et al.* 2011 ; Enright *et al.* 1999 et 2003 ; Rigg *et al.* 1998). Leurs tailles déterminent alors la répartition des différentes espèces pionnières et cicatricielles en fonction de leur besoins écologiques propres (Pearson *et al.* 2003).

En Nouvelle-Calédonie, les études de dynamique forestière se sont principalement focalisées sur les forêts sèches et les maquis miniers, ou sur une espèce (*Araucaria laubenfelsii*, *Agathis ovata*) (Enright *et al.* 2003 ; Rigg *et al.* 1998), généralement sur les formations sur sols ultramafiques en raison de l'originalité de la flore présente (Morat 1993). L'étude de la dynamique des forêts d'*Araucaria laubenfelsii* (Enright *et al.* 1999) illustre ainsi l'action des perturbations à différentes échelles spatio-temporelles et l'évolution de la composition floristique des forêts. Suite à une perturbation à l'échelle du peuplement (*e.g.* cyclones, feux), une cohorte s'installe, grandit puis se développe sur une période de 200-400 ans jusqu'à atteindre sa phase de sénescence. A ce stade, le peuplement est constitué d'une population monospécifique d'arbres équiens. Les chablis, associés à l'augmentation de la mortalité, créent de nouvelles opportunités de recrutement (trouées) plus sporadiques. Cette évolution démographique s'accompagne de changements de la composition floristique. Il y a une transition des forêts monodominées vers des forêts mixtes suite à l'augmentation des angiospermes, plus compétitives dans l'installation dans les trouées. Au fil du temps, la densité de la population d'*A.laubenfelsii* diminue, entraînant une diminution des trouées et

donc une diminution du recrutement. Une nouvelle perturbation à l'échelle du peuplement est alors nécessaire dans un délai de 1000-2000 ans pour que la population persiste dans le temps (Enright *et al.* 1999 ; Read *et al.* 1995); sans elle, les forêts à *Araucaria* ne sont pas durables. A l'inverse, peu d'études sont réalisées sur la dynamique des peuplements en forêts denses humides, et particulièrement sur les sols volcano-sédimentaires. A ce jour, aucune publication n'est connue de la littérature scientifique sur ce sujet, à l'exception d'une récente étude sur la succession secondaire entre savanes et forêts denses humides présentes sur ces sols (Ibanez 2012).

L'étude de la dynamique forestière se réalise à travers l'analyse spatio-temporelle de la structure des populations et celle des peuplements (Aiba & Kitayama 1999). Ces deux structures sont sources d'informations complémentaires.

- La structure d'une population est le reflet démographique d'une espèce, au même titre qu'une pyramide des âges. Elle représente une signature de chaque espèce qui se caractérise par des paramètres dynamiques (recrutement, mortalité, croissance). Du fait de la difficulté de suivre l'âge des arbres, cette structure démographique est appréhendée au travers de la structure diamétrique en se basant sur la relation allométrique qui relie l'âge relatif d'un arbre avec sa croissance secondaire (Souza 2007).
- La structure d'un peuplement, dans un environnement homogène, dépend des individus qui le composent, toutes espèces confondues. Ceci regroupe diverses formes de vie (arbustes, arbres), classes d'âges (juvénile, adulte), et traits biologiques et écologiques (vitesse de croissance, tolérance à la lumière). La structure de cet ensemble reflète le cumul des structures des espèces présentes et définit une signature de l'unité de végétation (Picard *et al.* 2009). Le patron typique d'un peuplement forestier est caractérisé par de nombreux individus dans les classes de faibles diamètres et peu d'individus dans les classes de forts diamètres (Killeen *et al.* 1998). La structure du peuplement varie d'une unité de végétation à une autre, d'un point de vue spatial et temporel (Picard *et al.* 2009 ; Gonzalez *et al.* 2010).

L'étude de la dynamique repose sur la mesure des paramètres floristiques et démographiques. Une approche comparative entre structurations du peuplement et des populations permet de détecter des distributions singulières qui témoignent d'un état dynamique de la mosaïque d'espèces. Ainsi, une structure d'une population déficitaire en individus de petites classes indique que les conditions ne sont plus propices au renouvellement de l'espèce. Ce déficit peut résulter de différentes causes, comme d'un

échantillonnage non-représentatif, d'une inadéquation écologique suite à un changement d'habitat (*e.g.* Read *et al.* 1995) ou d'une prédation densité-dépendante (Janzen, 1970).

L'étude et l'utilisation de groupes fonctionnels ainsi que leurs traits biologiques et écologiques permet de préciser la prédiction des modèles de dynamiques en forêt tropicale (Gitay *et al.* 1999). Ces groupes se répartissent notamment le long d'un gradient de luminosité, les espèces pionnières héliophiles et les espèces sciaphiles se situant aux extrêmes opposés (Gitay *et al.* 1999 ; Wright *et al.* 2003). Les espèces héliophiles se définissent par une tolérance élevée à la lumière. Elles présentent, en parallèle, une forte production de petites graines, une grande distance de dispersion, un bois peu dense, une croissance rapide et une importante mortalité dans les stades juvéniles (Gitay *et al.* 1999). Elles occupent des zones ouvertes (lisières, trouées dans les forêts fermées), créées suite à une perturbation endogène ou exogène (Franklin *et al.* 2006 ; Wright *et al.* 2003). Ce sont des indicatrices d'une phase précoce de la sylvigénèse. Les espèces pionnières à vie longue sont d'intéressants marqueurs temporels de cette phase (*e.g.* Enright *et al.* 1999). Elles constituent un modèle singulier car, en plus de leur héliophilie, elles sont dépendantes d'autres conditions forestières pour leur développement. En effet, elles ne s'installent qu'en forêt et dans des trouées de taille réduite. Leur longévité et le maintien de leur position émergente dans la canopée permettent ainsi de marquer la présence d'anciennes trouées cicatrisées. *A contrario*, les espèces sciaphiles présentent une croissance plus lente et un taux de mortalité plus faible dans les classes juvéniles. Ceci résulte d'un investissement plus important dans des ressources allouées à la survie (bois plus dense, graines plus grosses, composés secondaires). De plus, les préférences écologiques varient selon les stades de vie des espèces (Kanagaraj *et al.* 2011). Le mélange des traits biologiques d'un peuplement est alors un marqueur de son état dans la succession forestière (Osunkoya 1996). L'association de la distribution diamétrique et de ces traits consolide les modèles de dynamique qu'il convient de replacer dans la succession forestière.

Un suivi diachronique nécessite un pas de temps d'étude souvent trop long pour être réalisable. La majorité des études utilise donc le suivi synchronique, en inférant les évolutions forestières au travers de l'analyse d'une succession d'unités répartis dans l'espace. Ces inférences donnent lieu à des modèles de cette dynamique.

Cependant, la vision à un instant *t* de la structure de la population par des études synchroniques atteint des limites. En effet, ces études reposent sur l'hypothèse initiale que toutes les unités suivent la même cinétique, indépendamment d'une échelle spatiale et des

variations de conditions du milieu considéré. De plus, elles n'incluent pas la variable temporelle de la dynamique. Par exemple, elles ne permettent pas de discerner une population récente à croissance rapide d'une population âgée à croissance plus lente (Read *et al.* 1995).

Il est donc nécessaire de coupler une vision temporelle de la réalité par des mesures diachroniques afin calibrer l'aspect synchronique (Condit 1998).

Notre étude se propose d'examiner la dynamique des forêts denses humides sur sols volcano-sédimentaires de Nouvelle-Calédonie en croisant les échelles synchroniques et diachroniques. Elle vise à compléter les connaissances sur le fonctionnement de ces écosystèmes et dégager des tendances quant à leur évolution. Elle tend à dresser des profils d'un état forestier en utilisant des espèces indicatrices d'une phase précoce de la sylvigénèse. La présence de ces marqueurs et leur abondance apportent des renseignements sur l'état du peuplement observé à l'instant t , et permet d'inférer l'état de la succession.

Le principal objectif consiste à savoir s'il existe une évolution des peuplements de ces forêts denses humides sur un pas de temps assez court, en mesurant certains paramètres forestiers. Cette réponse permettra de déterminer si les distributions de tailles, les paramètres démographiques, les taux de croissance observés couplés à des données d'herbiers peuvent être utilisés pour identifier des espèces indicatrices de l'état de succession à l'échelle parcellaire et à celle des forêts humides.

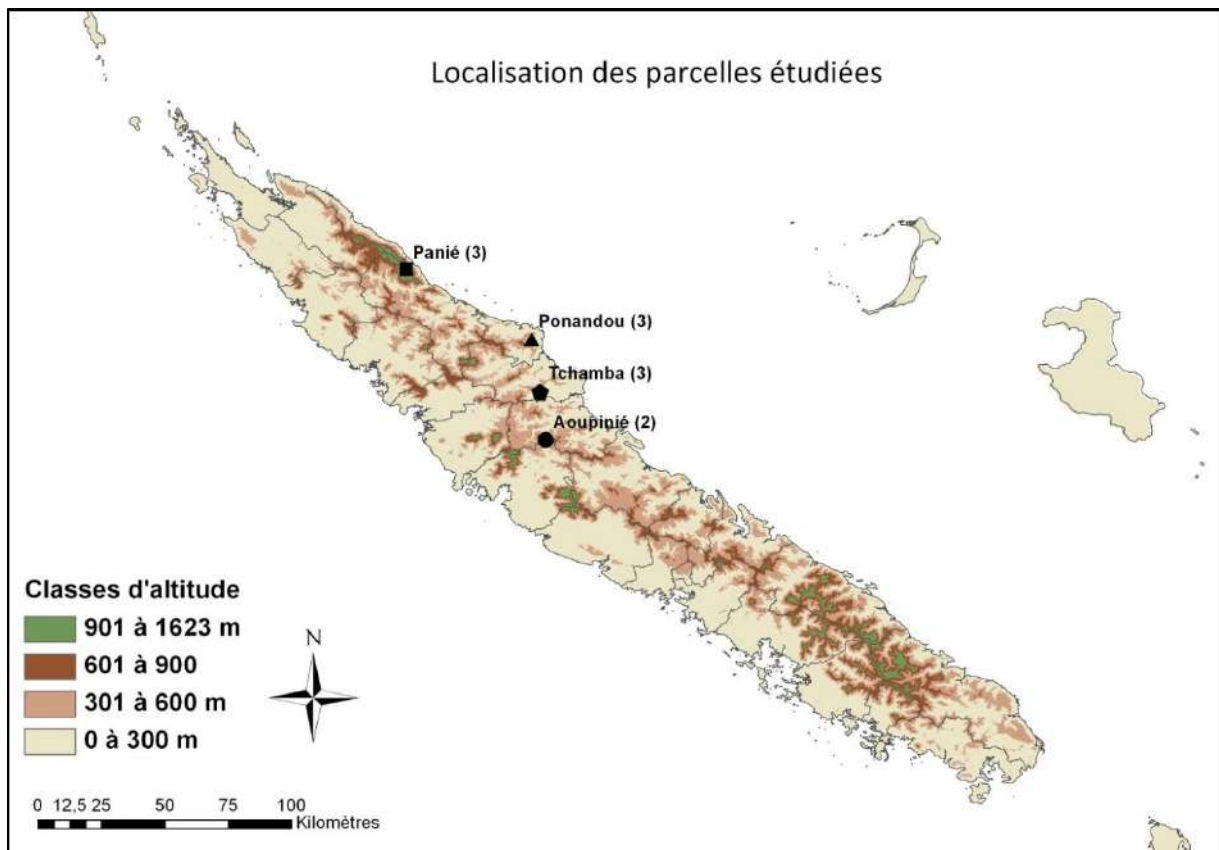


Figure 1: Localisation des 11 parcelles étudiées à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. Le nombre de parcelles par localité est indiqué entre parenthèse.

II. Matériels et Méthodes

Notre étude se base sur un jeu de données préexistant issu du réseau de parcelles du laboratoire de botanique et d'écologie appliquée de Nouméa (N^{elle}-Calédonie). A ce jeu de données, s'ajoutent des données acquises durant ce travail qui permettent de détecter des différences dans la distribution des classes de circonférences entre deux périodes. Cette analyse est réalisée à deux niveaux, celui du peuplement et celui des populations.

II.1 Jeu de données initial: réseau de parcelles NC-PIPPN¹

Le réseau est constitué de 203 parcelles permanentes de 20x20m (soit 0,04ha) dont 93 sont situées sur des sols volcano-sédimentaires. Elles ont initialement été mises en place dans le but de mesurer, sur une surface donnée, les paramètres floristiques et structuraux de la flore néo-calédonienne. Lors de la mise en place des parcelles et de leur lecture, une délimitation matérielle est réalisée à l'aide de ficelles. Chaque parcelle est divisée en 16 placettes de 5x5m, indexées de *a* à *p*, dans le but de faciliter le recensement et la lecture. Tous les arbres d'une circonférence supérieure à 15cm, mesurés à 1m30 du sol (standard *GBH: Grith at Breast Height*), ont été recensés et marqués par une étiquette forestière permanente et un identifiant unique. La circonférence a été mesurée, à l'aide d'un mètre ruban gradué en demi-centimètre. Une identification taxinomique a été réalisée par des spécialistes jusqu'au rang le plus précis possible. Lorsqu'il subsiste des doutes, des échantillons ont été récoltés afin de permettre une détermination *a posteriori* au laboratoire, à l'aide de l'Herbier de Nouméa (NOU) et de flores.

Dans le cadre de cette étude, 11 parcelles présentes sur 4 localités (Figure 1) ont été sélectionnées du fait de leur ancienneté: Mont Aoupinié (2), Mont Panié (3), Ponandou (3) et Tchamba (3). Les relectures des parcelles, réalisées dans l'intervalle novembre 2011-avril 2012 (t_1) ont été effectuées selon la même méthode que celle utilisée pour les lectures initiales réalisées entre octobre 2005 et février 2006 (t_0).

Lors de la relecture des parcelles, une attention très critique est portée sur les mesures et les identifications réalisées. Lorsqu'un doute est émis, un code est attribué à l'individu mesuré. Les individus présentant ce code dans le jeu de donnée sont exclus de l'analyse statistique. Les individus marqués et retrouvés morts sont notés comme tels. Les individus non marqués à t_0 et dont la circonférence à t_1 est supérieure à 15cm sont recensés comme nouvelles recrues. Ils sont mesurés, identifiés et marqués par une étiquette portant un identifiant unique. Les données sont ensuite saisies dans une base de données. Le jeu de

¹ New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network

données ainsi constitué comporte 1810 individus (présents au moins à t_0 ou t_1) appartenant à 226 espèces, répartis sur 11 parcelles.

II.2 Limites de l'étude sur le jeu de données

Du fait de cet échantillonnage restreint, cette étude ne reflète pas l'ensemble des forêts denses humides sur sol volcano-sédimentaire de la N^{elle}-Calédonie mais se focalise sur la caractérisation de la dynamique d'un lot de parcelles et la mesure de leurs paramètres forestiers (croissance, mortalité, recrutement, structure des classes de taille et composition).

De plus, l'étude devait initialement se baser sur l'analyse de 17 parcelles. En raison des conditions météorologiques, seulement 3 parcelles des 9 au Mt Panié ont pu être relues.

Des erreurs de mesures présentes à t_0 et à t_1 sont inhérentes au fait que le dispositif des parcelles n'a pas été initialement conçu pour le suivi diachronique. L'utilisation de ruban gradué, l'absence de standardisation des mesures et les conditions de terrain produisent plusieurs sources d'erreurs. Celles-ci peuvent provenir de l'opérateur lors de l'identification taxinomique, du positionnement du ruban (*e.g.* position non perpendiculaire au tronc), de la lecture sur le ruban, de la saisie sur le terrain et de la saisie informatique des données. De plus, elles proviennent également du matériel mesuré du fait des irrégularités des troncs (*e.g.* bosses, contreforts, lianes appliquées (principalement *Freycinetia spp.*), gaine foliaire des palmiers, troncs couchés, etc.). Ces erreurs induisent un biais en générant une différence, positive ou négative, entre la mesure prise à t_0 et t_1 .

II.3 Prise en compte des erreurs de mesures

Nous posons l'hypothèse initiale que les erreurs de mesures suivent une distribution normale centrée en zéro. Cette hypothèse repose sur le préambule que les erreurs de mesures sont distribuées symétriquement autour de zéro. Elle permet de déterminer si les écarts de mesures relevées à t_0 et t_1 résultent d'une croissance réelle (du peuplement ou population) ou d'un artefact lié aux erreurs de mesure.

Les erreurs de mesures générées par l'opérateur sont estimées en utilisant un modèle proche d'un arbre cylindrique (*Burretiokentia vieillardii* (Brongn. & Gris) Pic. Serm., Arecaceae). L'espèce modèle a été choisie en raison de sa croissance secondaire nulle et de son abondance sur les parcelles. La base du stipe de 29 individus a été mesurée pour estimer une circonférence moyenne atteinte par de l'espèce une fois le stade adulte atteint. Seuls les individus mesurant plus de 40cm de circonférence sont pris en compte dans l'estimation de cette erreur. L'hypothèse que la distribution des écarts entre les mesures à t_0 et à t_1 soit centrée

en zéro est testée par une comparaison de moyenne à une valeur théorique (test de Student) et ainsi que sa normalité (test de Shapiro).

L'erreur globale de la lecture d'une parcelle (*i.e.* prenant à la fois en compte les erreurs de mesures de l'opérateur et celles liées au matériel mesuré) est estimée en comparant deux séries de mesures d'une même parcelle par deux équipes distinctes qui ne suivent aucun protocole standardisé (NSP). En parallèle, nous évaluons l'apport d'une méthode standardisée (SP) (positionnement de l'opérateur vis-à-vis de la pente, décalage systématique plus haut en cas d'irrégularité du support, affranchissement des lianes) sur la variance des mesures obtenue par deux opérateurs. La variance des écarts de mesure est comparée par un test d'Ansari-Bradley entre deux lectures NSP, une lecture NSP et une SP puis entre deux lectures SP. La distribution des écarts des mesures de deux lectures SP est testée par l'écart à la normalité au travers d'un test de Shapiro. La moyenne de ces écarts est comparée à une moyenne nulle.

II.4 Analyses

Nos analyses portent sur la mesure des circonférences plutôt que sur les diamètres, même si cette mesure va à l'encontre de l'uniformité de la littérature. Ce choix s'explique par la non-circularité des troncs mesurés qui génère différents diamètres pour une même circonférence. La conversion des circonférences en diamètres ($d=c/\pi$) induirait une erreur supplémentaire d'approximation.

Pour tous les tests statistiques réalisés, l'hypothèse nulle est rejetée au risque de première espèce (p-value) inférieur à 5%.

II.4.1 Peuplements et populations: Evolution des structures et croissance

La différence des structures de peuplement est évaluée par un test de Kolmogorov-Smirnov (KS) en comparant la distribution des classes de circonférence obtenue à t_0 et t_1 . Les mesures à t_0 et t_1 et leur variance sont respectivement comparées par un test de Wilcoxon-Mann-Whitney (WMW) et un test d'Ansari-Bradley (AB).

La croissance des peuplements et des populations est évaluée en comparant les mesures de circonférences entre t_0 et t_1 , et leurs écarts par rapport à une distribution théorique. Les morts et les recrues à t_1 sont exclus de cette analyse. Afin d'assurer une certaine robustesse statistique, un lot de 24 espèces comportant au minimum 20 individus sur l'ensemble des 11 parcelles a été sélectionné (Tableau 2). Toutes sont des espèces strictement forestières dont 21 sont endémiques (à l'exception de *Guioa ovalis*, *Codiaeum peltatum* et *Alsophila vieillardii*). Un test unilatéral de WMW apparié est réalisé pour comparer les mesures à t_0 et à t_1 selon l'hypothèse nulle que les mesures obtenues à t_0 sont supérieures ou

égales à celles de t_1 . La distribution des écarts de mesure entre t_1 et t_0 est comparée à une distribution théorique de croissance nulle basée sur une loi normale centrée en zéro ayant le même nombre d'individus et le même écart-type que l'espèce ou le peuplement considéré. Le choix de l'écart-type se base sur l'hypothèse que la variation des écarts de mesures dépend de l'espèce ou du peuplement étudié. Le test bilatéral de KS et unilatéral de WMW pour échantillons indépendants sont utilisés pour évaluer la significativité de la croissance. Le premier teste l'hypothèse nulle (H_0) d'égalité entre la distribution des écarts de mesures et celle de croissance théorique nulle. Le second teste la loi des écarts de mesures à celle d'une croissance théorique nulle, si elles sont égales (H_0) ou si leurs valeurs sont supérieures à celles de la croissance nulle (H_1).

II.4.2 Peuplements: Diversité, Structure et Dynamique

Le profil des peuplements est complété par des informations de diversité (abondance, richesse taxonomique, équitabilité), structurales (circonférences moyennes et maximales, surfaces terrières) et de dynamiques (mortalité et recrutement) issues du jeu de données (Tableau 1). Un appariement floristique des peuplements est réalisé en se basant sur l'indice de similarité de Sorensen et le critère d'agrégation du lien moyen.

II.4.3 Espèces: Ecologie, Structure et Dynamique

Le profil des 24 espèces est complété par une étude des traits écologiques (substrats, formations végétales, altitude), structuraux (circonférence moyenne et maximale, présence en canopée) et dynamiques (mortalité et recrutement) (Tableau 2). Les informations sont synthétisées à partir du jeu de données des parcelles, des échantillons d'herbiers, de la flore de la N^{elle}-Calédonie et de la littérature. La répartition des espèces sur les parcelles est estimée en utilisant l'indice standardisé de dispersion de Morisita. La cartographie des zones d'occurrence des espèces sur l'ensemble du réseau de parcelles est utilisée pour valider les aires de distribution même si elle n'est pas illustrée dans le cadre de ce travail.

II.4.4 Outils utilisés

Les traitements statistiques et graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R[®] 2.12.0 et des packages *vegan* et *ade4*. Les données d'herbiers sont extraites de la base de données Virot, des informations complémentaires ont pu être obtenues grâce aux échantillons présents à l'Herbier de Nouméa (NOU) et de la flore de N^{elle}-Calédonie. Les noms taxinomiques utilisés (normes de l'APG III) correspondent aux derniers noms acceptés inscrits dans le référentiel taxinomique de la flore vasculaire indigène de la N^{elle}-Calédonie (Florical).

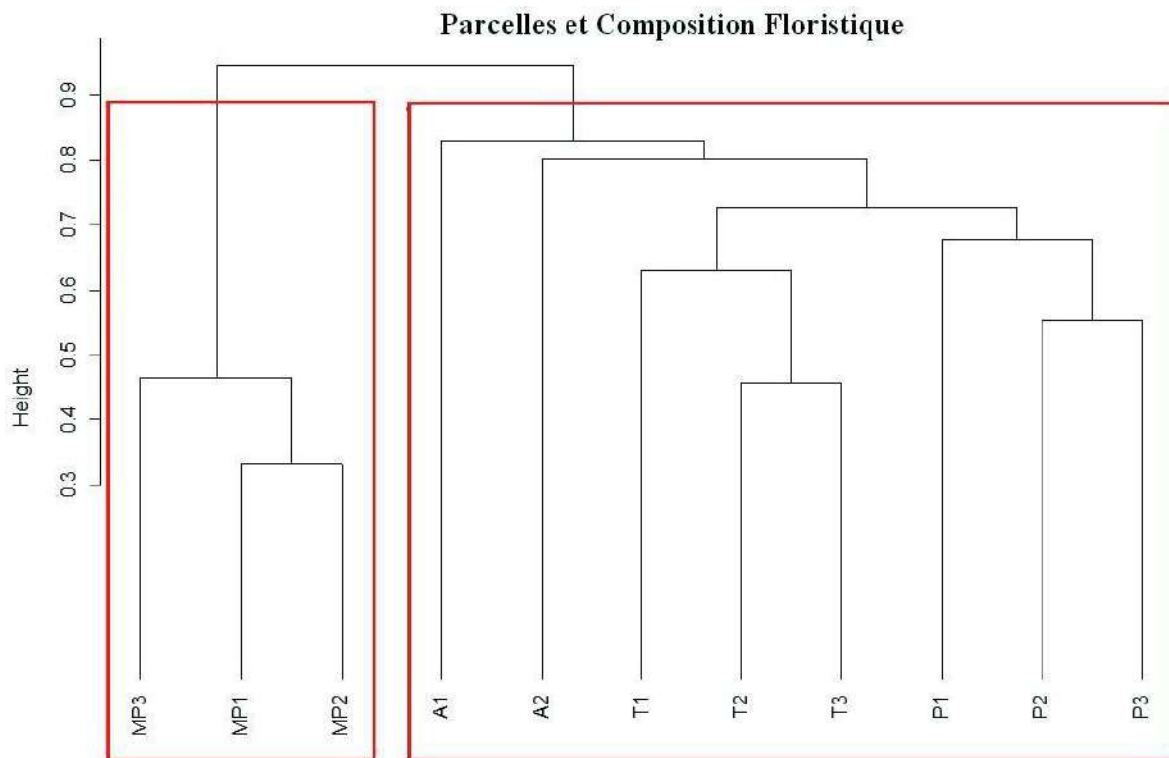


Figure 2: *Clustering* des parcelles selon la similitude de leur composition floristique. Le regroupement des parcelles de l'Aoupinié (A1 et A2), Mt Panié (MP1 à MP3), Ponandou (P1 à P3) et Tchamba (T1 à T3) selon leur composition floristique se base sur l'indice de similarité de Sorensen. La composition floristique dépend de la distance géographique, celle du Mt Panié se distingue nettement des autres.

III. Résultats

III.1 Erreurs de mesures

L'estimation de l'erreur produite par un opérateur sur un modèle cylindrique à croissance secondaire nulle (*Burretiokentia vieillardii*) montre que la différence des circonférences ($t_1 - t_0$) suit une loi Normale (Shapiro: $W=0,9538$; $p\text{-value}=0,08822$) non centrée en zéro (Student: $t=-3,2496$; $df=41$; $p\text{-value}=0,002311$). Le modèle indique que les mesures obtenues à t_0 sont surestimées (WMW apparié unilatéral: $V=418,5$; $p\text{-value}=0,001749$).

Les écarts de mesures obtenues entre deux parcelles évoluent considérablement selon le protocole de prises de données.

- a) Entre deux lectures NSP, la variance est de 2,04 et les mesures sont significativement différentes (WMW apparié: $V=516$; $p\text{-value}=1,241 \times 10^{-5}$).
- b) Entre une lecture NSP et une lecture SP, la variance est de 2,78 et les mesures sont significativement différentes (WMW apparié: $V=2501,5$; $p\text{-value}=-6,834 \times 10^{-5}$).
- c) Entre deux relectures SP, la variance chute à 0,87 et les mesures sont significativement différentes (WMW: $V=1934,5$; $p\text{-value}=1,018 \times 10^{-5}$). Les écarts de mesures entre deux relectures SP ne suivent pas une distribution normale (Shapiro: $W=0,9239$; $p\text{-value}=8,794 \times 10^{-8}$).

La variance entre a et b n'est pas significativement différente (AB: $AB=6634,5$; $p\text{-value}=0,3839$). En revanche, la variance entre a et c est significativement différente (AB: $AB=12832$; $p\text{-value}=0,009281$).

Le modèle *B. vieillardii* et les tests de relectures NSP et SP s'accordent pour exprimer une très forte variabilité des mesures selon les opérateurs et les protocoles utilisés. La standardisation réduit considérablement la variance entre deux lectures mais ne la supprime pas. Elle ne rétablit pas non plus la normalité des écarts de mesures entre deux lectures.

III.2 Peuplements

Les résultats de cette partie sont contenus dans le Tableau 1.

III.2.1 Diversité, structure et démographie

Les paramètres structuraux (circonférences moyennes et maximales, surfaces terrières) et floristiques (abondance, richesse floristique, indice d'équitabilité) diffèrent d'une parcelle à l'autre.

Tableau 1: Profils structuraux et dynamiques des 11 parcelles étudiées.

Les données des parcelles aux altitudes différentes (**Alt.**) se basent sur la campagne de mesure 2005/2006 (**t₀**) et de relecture 2011/2012 (**t₁**). Les profils structuraux à **t₀** et **t₁** se basent sur l'effectif des individus (**N**), la circonférence maximale (**CMax**), la circonférence moyenne (**CMoy**) et l'écart-type associé (**σ**), la surface terrière (**ST**). La richesse spécifique (**R**) et l'indice d'équitabilité de Shannon (**E_H**) sont mesurés sur les peuplements à **t₀**. Le profil dynamique indique l'évolution des peuplements de **t₀** et **t₁** et, se base sur la **mortalité** et **recrutement** au sein de chaque peuplement (nombre d'individu (**N**) et pourcentage par rapport à l'effectif à **t₀** (% **t₀**)), la variation moyenne des circonférences entre **t₀** et **t₁** (**ΔCMoy**) et l'écart-type associé (**σ_D**). La proportion des individus appartenant aux **Groupes 1** et au **Groupe 2** (cf. III.3.1) est calculée par rapport à l'effectif total de chaque peuplement. La liste des espèces appartenant aux deux groupes est détaillée dans le Tableau 2.

Localité	Code Parcelle	Alt. m	Groupe 1 (%)	Groupe 2 (%)	Structure t ₀							Structure t ₁					Dynamique t ₁ -t ₀			
					R	E _H	N	CMax cm	CMoy cm	σ cm	ST m ²	N	CMax cm	CMoy cm	σ cm	ST m ²	Mortalité N (% t ₀)	Recrues N (% t ₀)	ΔCMoy cm	σ _D cm
Aoupinié	A1	970	43,09	0,55	34	0,89	181	238	34,6	22,6	2,44	181	238	35,5	23,1	2,58	2 (1,1)	2 (1,1)	1,04	1,89
	A2	455	22,50	23,50	54	0,83	200	360	33,9	35,6	3,80	196	368	35,2	37,0	4,05	6 (3,0)	2 (1,0)	1,16	2,93
M ^t Panié	MP1	900	13,64	19,70	53	0,88	198	105	27,8	14,0	1,37	190	104	27,5	13,5	1,42	10 (5,1)	2 (1,0)	0,4	1,45
	MP2	900	13,79	14,78	53	0,90	203	185	27,3	16,7	1,58	201	192	27,5	17,4	1,69	9 (4,4)	7 (3,4)	0,64	1,58
	MP3	900	25,22	10,87	54	0,89	230	66,5	26,1	9,7	1,40	235	67,5	26,4	9,9	1,49	3 (1,3)	8 (3,5)	0,63	1,11
Ponandou	P1	140	9,17	14,17	42	0,91	120	181	35,0	20,9	1,50	120	189	36,1	23,7	1,78	9 (7,5)	9 (7,5)	2,47	4,86
	P2	110	16,22	1,80	50	0,81	111	211	37,4	23,8	1,69	113	212	37,8	25,5	1,87	5 (4,5)	7 (6,3)	1,51	4,69
	P3	100	18,18	2,27	63	0,85	176	168,5	29,1	17,4	1,60	174	170	29,9	17,9	1,68	2 (1,1)	-	0,79	2,24
Tchamba	T1	400	6,49	2,60	37	0,89	77	98	39,7	20,5	1,22	77	109	41,6	21,1	1,33	-	-	1,88	3,32
	T2	550	10,38	0,00	40	0,83	106	259	40,9	31,5	2,04	107	260	39,3	30,6	2,11	7 (6,6)	8 (7,5)	0,37	2,34
	T3	530	16,31	2,13	36	0,84	141	108	33,7	17,5	1,40	152	116	31,7	16,1	1,53	11 (7,8)	22 (15,6)	1,06	2,18

La composition floristique évolue en premier lieu avec la distance géographique (Figure 2). Toutes les parcelles s'ordonnent d'abord vis-à-vis de leur proximité. La flore des parcelles du Mont Panié constitue une entité qui se distingue fortement des autres.

Il n'y a pas de relation linéaire entre la richesse taxinomique et l'abondance au sein des parcelles ; certaines parcelles peu denses (Tchamba1 et Ponandou1) présentent une richesse floristique et un indice d'équitabilité pourtant comparables à celles plus denses (Aoupinié1, Tchamba3). L'indice d'équitabilité est élevé et très homogène entre les parcelles ce qui indique une répartition équilibrée des espèces sur les parcelles et l'absence d'espèce dominantes.

A l'échelle globale de notre inventaire, le recrutement et la mortalité sont compensatoires (WMW bilatéral: $W = 68$, $p\text{-value} = 0.6426$) tandis que le bilan démographique est différent entre les parcelles. Le recrutement et la mortalité ne sont proportionnels ni aux paramètres d'abondance et ni à la diversité.

III.2.2 Evolution de la structure des peuplements et croissance

La faible variation des structures de peuplements entre t_0 et t_1 est indépendante des paramètres d'abondance, de diversité, ou des paramètres démographiques (Tableau 1).

Les tests de KS, WMW (indépendant et apparié) et AB effectués sur les distributions et les écarts des circonférences entre t_1 et t_0 sont tous non-significatifs. Ceci indique que la structure des peuplements est globalement stable sur le pas de temps de 7 ans et que la croissance en circonférence est nulle.

En revanche, les résultats du test de KS comparant la distribution des écarts de circonférence à une distribution théorique de croissance nulle sont significatifs pour toutes les parcelles. Le test de WMW unilatéral effectué sur ces deux distributions est significatif pour les 11 parcelles sauf celle de Ponandou2.

III.3 Populations

Les résultats de cette partie sont contenus dans le Tableau 2.

III.3.1 Croissance

Le croisement des tests de KS et WMW1, comparant les distributions à une croissance théorique nulle, et du test WMW2 apparié sur les mesures à t_0 et t_1 permet de distinguer trois groupes d'espèces selon leurs écarts de circonférence et l'évolution de leur distribution. Les détails des tests (statistiques et p-value) sont présentés en Annexe 2.

Tableau 2: Profils des 24 espèces sélectionnées parmi les 11 parcelles étudiées. Le profil écologique se base sur: le substrat (volcano-sédimentaire (VS), serpentine (S) ou ultramafique (UM)); la formation végétale (forêt (F) ou lisière forestière (LF)); les **altitudes** où l'espèce a été récoltée. Le profil structural se base sur l'abondance à t₀ (N), la circonférence moyenne (CMoy) et maximale (Cmax); l'indice standardisé d'agrégation de Morisita (imst); la position dans la strate arborée (arbre de canopée ou pas) (Canop.). Le profil dynamique se base sur la **mortalité** et **recrutement** de chaque espèce (nombre d'individu (N) et pourcentage par rapport à l'effectif à t₀ (% t₀)) et sont calculés pour chaque groupe d'espèce. Le profil de croissance regroupe les résultats des tests de Kolmogorov-Smirnov (KS) et Wilcoxon-Mann-Whitney (WMW1) effectués sur la comparaison des écarts de mesure à une distribution de croissance théorique nulle et le test de Wilcoxon-Mann-Whitney (WMW2) apparié sur les mesures à t₀ et t₁, le résultat est significatif (+) ou non-significatif (0), la p-value et statistique des tests sont détaillées en Annexe 2.

Espèces	Ecologie					Structure					Croissance			Dynamique					
	Substrat			Formation		Altitude m	N	Canop.	CMoy cm	CMax cm	Morisita imst	KS écart	WMW1 écart	WMW2 apparié	Mortalité N (% t ₀)	Recrues N (% t ₀)	Mortalité % t ₀	Recrues % t ₀	
	VS	S	UM	F	LF														
Groupe 1	<i>Macaranga corymbosa</i>	*	*	*	*	*	< 820	35		28,8	59	0,72	+	+	+	-	2 (5.7)	1,19	2,98
	<i>Cupaniopsis macrocarpa</i>	*	*	*	*	*	< 950	24	oui	33,9	115	0,52	+	+	+	-	1 (4.2)		
	<i>Guioa ovalis</i>	*	*	*	*	*	< 950	22	oui	31,4	83,5	0,55	+	+	+	1 (4.6)	-		
	<i>Xylopia vieillardii</i>	*	*	*	*	*	< 680	21	oui	33	118	0,78	+	+	+	-	-		
	<i>Apodytes clusiifolia</i>	*	*	*	*	*	< 1430	23	oui	49,5	210	0,57	+	+	+	1 (4.4)	-		
	<i>Cryptocarya oubatchensis</i>	*	*	*	*	*	< 1200	27	oui	28,2	75	0,59	+	+	+	1 (3.7)	5 (18.5)		
	<i>Comptonella microcarpa</i>	*	*		*	*	< 1260	21		29,8	58	0,77	+	+	+	1 (4.8)	-		
	<i>Crossostylis multiflora</i>	*	*		*	*	100-1100	60	oui	49,7	237,5	0,56	+	+	+	-	1 (1.7)		
	<i>Cunonia pulchella</i>	*			*	*	400-1620	24	oui	38,75	238	0,76	+	+	+	-	-		
	<i>Cupaniopsis phalacrocarpa</i>	*			*	*	400-1100	20	oui	31,1	98	0,69	0	+	+	-	-		
	<i>Lethedon balansae</i>	*			*	?	< 1200	31		24,4	38	0,64	0	+	+	-	1 (3.2)		
<i>Piliocalyx wagapensis</i>	*		*	*	*	< 1200	28	oui	33,9	144	0,57	0	+	+	-	-			
Groupe 2	<i>Dysoxylum kouiriense</i>	*			*	*	100-1000	35	oui	35,9	114	0,53	+	0	0	1 (2.9)	3 (8.6)	5,37	5,85
	<i>Codiaeum peltatum</i>	*	*	*	*	*	< 600	27		24,4	42	0,74	0	0	0	2 (7.4)	2 (7.4)		
	<i>Comptonella drupacea</i>	*	*	*	*	*	< 800	32		24	59,5	0,86	0	0	0	3 (9.4)	-		
	<i>Hedycarya cupulata</i>	*	*	*	*	*	100-1200	22		28,8	88	0,54	0	0	0	-	3 (13.6)		
	<i>Diospyros oubatchensis</i>	*			*		600-950	20	oui	25	53	0,62	0	0	0	-	-		
	<i>Syzygium paniense</i>	*			*		< 600	34	oui	23,4	84	0,62	0	0	0	3 (8.8)	2 (5.9)		
	<i>Tapeinosperma nitidum</i>	*		*	*		400-1200	35		22	42	0,63	0	0	0	2 (5.7)	2 (5.7)		
Groupe 3	<i>Basselinia velutina</i>	*			*		900-1200	45	oui	34	55,5	0,62	0	0	0	1 (2.2)	-	2,30	4,19
	<i>Alsophila vieillardii</i>	*	*	*	*	*	< 700	34		20,5	66	0,68	0	0	0	-	4 (11.8)		
	<i>Burretiokentia vieillardii</i>	*	*	*	*	*	< 1000	149	oui	34,2	54	0,53	+	0	0	5 (3.4)	1 (0.7)		
	<i>Clinosperma lanuginosa</i>	*			*		500-1200	33	oui	23,9	31	0,63	+	0	0	-	1 (3.0)		
	<i>Sphaeropteris novaecaledoniae</i>	*	*	*	*	*	< 1000	44	oui	28,6	57	0,52	0	0	0	1 (2.3)	-		

- Le groupe 1, constitué de 12 espèces, est caractérisé par une croissance positive significative et une distribution qui diffère majoritairement d'une loi normale centrée, exceptée pour trois espèces.
- Le groupe 2, constitué de 7 espèces, est marqué par une croissance nulle significative et une distribution qui suit une loi normale sauf pour *Dysoxylum kouiriense* dont la différence des circonférences (t_1-t_0) est inférieure à celle d'une croissance théorique nulle (WMW1). Les mesures obtenues à t_0 sont supérieures à celles obtenues à t_1 .
- Le groupe 3, réunit les 5 espèces appartenant aux familles des Arecaceae et des Cyatheaceae dont la croissance secondaire est nulle. Ce groupe est marqué par une croissance nulle significative ce qui confirme la robustesse des tests utilisés. Il est néanmoins exclu des interprétations liées à la croissance des individus. Les distributions suivent une loi normale sauf pour deux des palmiers (*Burretiokentia vieillardii* et *Clinosperma lanuginosa*) pour lesquels la différence des mesures t_1-t_0 est inférieure à celle d'une croissance théorique nulle (WMW1). Les mesures à t_0 sont supérieures à celles obtenues à t_1 .

III.3.2 Ecologie, Structure et Dynamique

Les espèces des trois groupes présentent toutes des comportements grégaires sur les parcelles (indice standardisé de Morisita supérieur à 0 de façon très significative, pour un intervalle de confiance de 95%).

III.3.2.1 Groupe 1

Onze des 12 espèces de ce groupe sont retrouvées en forêt et en lisière forestière (la présence de *Lethedon balansae* est incertaine en lisière forestière).

La structure en circonférence n'est pas homogène au sein du groupe et deux catégories se distinguent. Les espèces atteignant la canopée possèdent des circonférences maximales supérieures à 60cm, celles qui n'atteignent pas la canopée n'excèdent pas cette taille.

Dans l'ensemble, le bilan démographique de ce groupe est positif avec un taux de recrutement deux fois plus élevé que le taux de mortalité (2,98% de recrutement et 1,19% de mortalité). On note que *Cryptocarya oubatchensis* se distingue des autres espèces par un taux de recrutement bien plus élevé.

III.3.2.2 Groupe 2

Parmi ces espèces, trois d'entre elles sont des espèces forestières strictes, les autres sont à la fois présentes en forêt et lisière forestière. La répartition sur les substrats différencie des espèces ubiquistes des autres.

La structure en circonférence n'est pas homogène au sein du groupe et seules celles uniquement présentes sur substrat volcano-sédimentaire atteignent la canopée.

Dans l'ensemble, le bilan démographique tend à s'équilibrer (5,84% de recrutement et 5,37% de mortalité).

III.3.2.3 Groupe 3

Les espèces présentes à la fois en forêt et en lisière forestière sont ubiquistes pour les différents substrats (*i.e.* *Alsophila vieillardii*, *Burretio kentia vieillardii*, *Sphaeropteris novaecaledoniae*). En revanche, les espèces forestières strictes ne sont retrouvées que sur substrat volcano-sédimentaire (*i.e.* *Basselinia velutina*, *Clinosperma lanuginosa*).

Elles ont de faibles circonférences maximales, comprises entre 54 et 66cm (sauf *C.lanuginosa*: maximum 31cm), mais atteignent généralement la canopée (à l'exception d'*A.vieillardii*).

Dans l'ensemble, le groupe affiche un bilan démographique positif avec un taux de recrutement (4,19%) deux fois plus élevé que le taux de mortalité (2,3%)

III.3.3 Répartition des groupes dans les peuplements

Les effectifs des espèces du Groupe 1 et du Groupe 2 sont calculés pour chaque parcelle

Les proportions respectives d'individus de chaque groupe varient entre les parcelles, indépendamment de la localité. Par exemple, les parcelles 2 et 3 de Ponandou présentent des proportions plus importantes d'individus du Groupe 1 tandis que celle de Ponandou1 en possède davantage du Groupe 2. Le peuplement de l'Aoupinié1, constitué à 43% des individus du Groupe 1 et à seulement 0,55% des individus du Groupe 2, se distingue clairement des autres par cette forte divergence.

Les écarts relatifs entre les fortes proportions du Groupe 1 et faible du Groupe 2 se retrouvent dans de nombreuses parcelles, tandis que l'inverse est plus rare. Les parcelles MP1 et P1 sont les seuls qui montrent un certain déséquilibre au profit du Groupe 2.

Ces écarts relatifs entre les proportions respectives des Groupe 1 et 2 au sein des parcelles permettent de dresser un gradient de dynamique associé à chaque groupe.

Les parcelles comportant le plus grand écart au profit du groupe 1 et celles, à l'inverse, au profit du groupe 2 sont aux extrêmes opposés de ce gradient. Ainsi, la parcelle A1 possède le plus fort écart au profit du groupe 1, puis les parcelles MP3, P2, P3, T3, T2 et T1. Les parcelles A2 et MP2 présentent quasiment les mêmes proportions des deux groupes tandis que les parcelles P1 et MP1 présentent davantage d'individus du Groupe 2 par rapport au Groupe 1.

IV. Discussion

La croissance des peuplements et des populations est une mesure complexe. Les erreurs de mesures biaisent la réalité des écarts entre deux lectures. Le modèle contraint, *Burretiokentia vieillardii*, nous montre que ces erreurs de mesures calculées sur un modèle à croissance nulle suivent une loi normale non centrée sur zéro. Les mesures obtenues à t_0 sont en effet surestimées par rapport à celles obtenues en t_1 ce qui minimise en conséquence le taux réel de la croissance (t_1-t_0). Au niveau des peuplements, les écarts de mesures, mesurés entre deux périodes (t_1 et t_0) ou entre deux opérateurs, s'écartent significativement d'une loi normale. Dans ce cas, la somme des erreurs globales, qu'elles proviennent de l'opérateur ou du matériel étudié, exerce un biais asymétrique sur la distribution des écarts qui dévie du modèle normal-centré. Les tests KS et WMW comparant les écarts de mesure à une loi normale centrée théorique sont donc inappropriés pour détecter une croissance au sein des peuplements diversifiés sur le pas de temps de 7 ans. Les tests de WMW appariés sur les circonférences mesurées à t_0 et t_1 sont plus robustes pour démontrer une croissance positive ou nulle car ils s'appuient sur la valeur de la circonférence plutôt que sur les écarts entre t_1 et t_0 .

La standardisation des lectures réduit considérablement la variance (d'environ 57%) entre plusieurs lectures et diminue, par conséquent, le biais de la mesure de la croissance à l'échelle des peuplements et des populations. Ce protocole standardisé devrait être utilisé dans l'installation et le suivi des parcelles du réseau NC-PIPPN.

Les 11 parcelles étudiées sont des peuplements très hétérogènes d'un point de vue floristique et structural. La composition floristique est d'abord dépendante de la distance géographique avant d'être variable au niveau local.

Les densités varient en fonction des secteurs géographiques et ne permettent pas d'expliquer les paramètres floristiques, notamment la richesse spécifique et l'équitabilité. Les parcelles du Mt Panié sont plus denses que celles de l'Aoupinié, elles-mêmes plus denses que celles de Ponandou et de Tchamba mais ne reflète pas un gradient de richesse spécifique et d'équitabilité.

Les parcelles du Mt Panié forment une entité distincte des autres peuplements d'un point de vue floristique et structural. Ces peuplements sont très riches et très denses mais composés d'individus de petits diamètres, produisant des surfaces terrières faible. Ces caractéristiques, typiques des forêts d'altitudes, illustrent bien une diminution des tailles de

circonférences accompagnée d'une augmentation de la densité du peuplement. La parcelle de l'Aoupinié 1 ne suit cependant pas ce schéma par sa surface terrière élevée, influencée par la présence d'individus à très forte circonférence. Il y a une hétérogénéité des peuplements à des altitudes semblables. Selon la méthodologie utilisée, la structure des peuplements est statique sur un pas d'étude de 7 ans. Sur cet intervalle, la dynamique se mesure au travers d'évènements démographiques (recrutement et mortalité) qui évoluent indépendamment de la densité initiale. Les taux de recrutement et de mortalité peuvent ainsi être élevés pour des parcelles peu denses (*e.g.* T2) ou très denses (*e.g.* P3, MP1).

Au contraire, à l'échelle des populations, les mesures de circonférences permettent de détecter d'une manière significative des espèces présentant des croissances positives ou nulles. Dans notre étude, nous identifions trois groupes distincts vis-à-vis des caractéristiques de la croissance.

Le groupe 3, constitué d'espèces à croissance secondaire nulle, est utilisé comme témoin pour valider la pertinence des tests de WMW appariés dans la détection des croissances nulles. La mesure des circonférences est inappropriée pour évaluer la croissance de ces espèces qui sont, au contraire, suspectées de présenter un taux de croissance élevé lorsqu'il est évalué par la hauteur.

Le groupe 1 rassemble des espèces à forte tolérance pour la lumière. En effet, elles sont présentes en forêt comme en lisière et occupent la partie émergente de la strate arborée. La faible tolérance à l'ombre est compensée par un fort investissement dans la croissance leur permettant de maintenir une position émergente dans la canopée. En contrepartie, la population présente une faible dynamique qui peut soit résulter d'un faible investissement dans le renouvellement des populations et d'un fort investissement dans la survie, soit d'une limitation densité-dépendante vis-à-vis de la ressource en lumière. Une étude des stades plantules et juvéniles (<15cm de circonférence) permettrait d'approfondir ces hypothèses.

Le groupe 2 présente une tendance moins marquée que celle du groupe 1 vis-à-vis de la tolérance à la lumière. Certaines de ses espèces ne sont présentes qu'en forêts tandis que d'autres sont retrouvées en lisière. De même, la position dans la strate arborée n'est pas homogène au sein du groupe et mélange des espèces émergentes et des espèces de sous-bois. Elles présentent une stratégie différente en allouant moins de ressources à la croissance et à la survie. Ceci est compensé par un fort investissement dans le maintien des populations à l'équilibre au travers d'un turn-over plus rapide.

L'utilisation des groupes 1 et 2 permet d'inférer aux parcelles des états dynamiques non décelés par les tests de KS et WMW qui évaluent la croissance globale.

Le comportement agrégatif, commun aux deux groupes, sous-tend une forte dépendance de conditions environnementales précises (*e.g.* forte luminosité). Ainsi lorsque ces conditions sont présentes, les espèces se développent en proportion importante.

Les espèces du groupe 1 occupent davantage la canopée et présentent des circonférences en moyenne plus importantes que celles du groupe 2. En revanche, les espèces du groupe 2 présente une dynamique plus importante que celle du groupe 1 ce qui indique un turn-over plus rapide de ses populations.

L'ensemble de ces caractéristiques suggèrent que les espèces du groupe 1 sont des marqueurs de conditions environnementales favorables à l'installation d'espèces héliophiles. Ces espèces, caractérisées par une croissance rapide et une dynamique de population plus faible, marquent des modifications environnementales (*e.g.* luminosité). Au contraire, la présence des espèces du groupe 2 indique que les conditions actuelles sont plus favorables à une dynamique élevée de la population (mortalité, recrutement) et une croissance nulle des individus.

La proportion des individus appartenant à ces deux groupes permet d'évaluer un état global de la dynamique forestière. Une forte proportion d'individus du groupe 1 témoigne de conditions lumineuses propices à leur installation et développement, par exemple des trouées dans la canopée. La taille et le nombre de trouées pourraient influencer ces proportions au sein du peuplement et s'accorderait avec les résultats de l'étude de Kettle (2011) sur l'importance de la taille des trouées dans la répartition des espèces héliophiles. Au contraire une faible proportion indiquerait une fin de cicatrization et la fermeture d'un couvert forestier.

Un modèle de dynamique pourrait se baser sur l'évolution des proportions des deux groupes au sein d'un peuplement pour indiquer un état relatif de la sylvigénèse. Supposons qu'à un instant t , une trouée soit créée dans la canopée, modifiant les conditions environnementales (forte luminosité). Cette trouée est alors colonisée par les espèces du groupe 1 et 2. Ces espèces grandissent avec des vitesses de croissance propres et atteignent des tailles maximales de circonférence différentes. Du fait de leur croissance plus importante, celles du groupe 1 conservent une position émergente dans la trouée. Elles bénéficient ainsi de conditions lumineuses élevées toute leur vie et ferment la trouée. Sous cette canopée, les populations du groupe 2 atteignent leur taille maximale et demeurent surcîmées par celles du groupe 1. Elles se régénèrent plus facilement dans des conditions de sous-bois que celles du

groupe 1. Au fil du temps, la structure du peuplement évolue, et le ratio entre les espèces du groupe 1 et celles du groupe 2 se réduit du fait de ces différences de dynamique. Ce modèle de dynamique indiquerait que les espèces du groupe 1 sont des espèces héliophiles strictes, marqueurs d'une perturbation récente. Le ratio entre les espèces du groupe 1 et 2 permettrait d'évaluer d'une manière relative l'état dynamique de la forêt vis-à-vis d'une fermeture récente de la canopée. Cependant, si les traits biologiques et écologiques convergent pour définir les espèces du groupe 1 comme des héliophiles, il est plus difficile de conclure, à ce stade, sur le niveau de tolérance à la lumière des espèces du groupe 2. La composition floristique mêle en effet des espèces qui se développent dans les lisières (e.g. *Codiaeum peltatum*) ou à l'inverse des espèces plus forestières de sous-bois (e.g. *Tapinosperma nitidum*). Dans ce modèle, les espèces du groupe 2 peuvent appartenir à la catégorie des sciaphiles strictes qui apparaissent exclusivement après la cicatrisation de la canopée ou dans le modèle des pionnières à vie longue, ubiquistes vis-à-vis de leur tolérance à la lumière. Néanmoins, ces suppositions ne se basent que sur les 19 espèces identifiées à croissance positive ou nulle, et ne prennent pas en compte les traits des autres espèces présentes dans les peuplements qui viendraient nécessairement redéfinir la limite de ces groupes.

V. Conclusion

L'étude de la dynamique des peuplements est complexe et ne peut pas être appréhendée par la seule mesure des circonférences. Ceci résulte en partie de la présence d'erreurs de mesures qui ne suivent pas un modèle théorique (loi normale centrée) du fait d'une réalité terrain (opérateurs, matériel mesuré). La présence d'espèces à croissance secondaire nulle (*e.g.* palmiers) vient également biaiser la vision dynamique du peuplement et devraient être exclues des suivis de croissance basés sur l'accroissement des circonférences. A cela s'ajoute l'hétérogénéité floristique et structurale des peuplements qui ne permet pas de détecter une dynamique globale.

En revanche, à l'échelle plus fine des populations, différents profils dynamiques se distinguent par le croisement de la croissance et de l'évolution démographique. Ils permettent d'établir des groupes d'espèces aux tendances dynamiques distinctes, renforcées par les traits biologiques et écologiques. Ces groupes permettent d'appréhender l'état forestier.

En effet, l'analyse et l'utilisation de ces groupes au sein d'un peuplement apportent une nouvelle vision de sa dynamique. Leur présence et leur abondance définissent un état de la dynamique (croissance, stabilité). Leurs traits écologiques et biologiques permettent de situer cette dynamique dans une phase de la sylvigénèse (colonisation, cicatrisation,..). Leurs proportions reflètent l'évolution du peuplement dans la sylvigénèse.

Les deux groupes d'espèces ainsi identifiés dans cette étude permettent d'étendre l'analyse à l'échelle du réseau de parcelle NC-PIPPN sans qu'il ne soit nécessaire de suivre la croissance sur un long pas de temps. L'utilisation de ces groupes, comme des indicateurs de la dynamique, permettrait d'établir un premier diagnostic de l'état de ces parcelles vis-à-vis des phases de la sylvigénèse.

Néanmoins, le faible effort d'échantillonnage exerce un biais sur les résultats globaux du fait d'une sélection restreinte de quelques espèces pour inférer une dynamique à un peuplement plus diversifié. Il convient d'augmenter cet effort pour une vision plus exhaustive.

Ce travail est une première ébauche vers des études à une échelle spatiale plus grande permettant ainsi d'étayer les profils (démographiques, écologiques et biologiques) des espèces identifiées et d'enrichir les groupes formés par de nouvelles espèces aux traits similaires. La détermination de sous-groupes permet également d'affiner la vision des états forestiers et de leur dynamique et, aboutirait à la formation d'un jeu d'indicateurs de la dynamique applicable à l'ensemble des forêts denses humides néo-calédoniennes.

Bibliographie

- Aiba S. i. & Kitayama K. (1999) Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* **140**, 139-57.
- Condit R., Sukumar R., Hubbell S. P. & Foster R. B. (1998) Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *American Naturalist* **152**, 495-509.
- Enright N. J., Miller B. P. & Perry G. L. W. (2003) Demography of the long-lived conifer *Agathis ovata* in maquis and rainforest, New Caledonia. *Journal of Vegetation Science* **14**, 625-36.
- Enright N. J., Ogden J. & Rigg L. S. (1999) Dynamics of forests with Araucariaceae in the western Pacific. *Journal of Vegetation Science* **10**, 793-804.
- Franklin J. & Rey S. J. (2007) Spatial patterns of tropical forest trees in Western Polynesia suggest recruitment limitations during secondary succession. (ed J. o. T. Ecology) pp. 1-12. Cambridge Journals Online.
- Gitay H., Noble I. R. & Connell J. H. (1999) Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* **10**, 641-50.
- Gonzalez M. A., Roger A., Courtois E. A., Jabot F., Norden N., Paine C. E. T., Baraloto C., Thébaud C. & Chave J. (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology* **98**, 137-46.
- Grandcolas P., Murienne J., Robillard T., Desutter-Grandcolas L., Jourdan H., Guilbert E. & Deharveng L. (2008) New Caledonia: a very old Darwinian island? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **363**, 3309-17.
- Ibanez T., Borgniet L., Mangeas M., Gaucherel C., Géaux H. & Hély C. (2012) Rainforest and savanna landscape dynamics in New Caledonia: Towards a mosaic of stable rainforest and savanna states? *Austral Ecology*, Early View: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02369.x>.
- Jaffré T., Bouchet P. & Veillon J. M. (1997) Threatened plants of New Caledonia: Is the system of protected areas adequate? *Biodiversity and Conservation* **7**, 109-35.
- Janzen D. (1970) Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist* **104**, 501-28.

-
- Kanagaraj R., Wiegand T., Comita L. S. & Huth A. (2011) Tropical tree species assemblages in topographical habitats change in time and with life stage. *Journal of Ecology* **99**, 1441-52.
- Kettle C. J., Ennos R. A., Jaffré T., McCoy S., Le Borgne T., Gardner M. & Hollingsworth P. M. (2011) Importance of demography and dispersal for the resilience and restoration of a critically endangered tropical conifer *Araucaria nemorosa*. *Diversity and Distributions* **18**, 248-59.
- Killeen T. J., Jardim A., Mamani F. & Nelson R. (1998) Diversity, Composition and Structure of a Tropical Semideciduous Forest in the Chiquitania Region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **14**, 803-27.
- Morat P. (1993) Our Knowledge of the Flora of New Caledonia: Endemism and Diversity in Relation to Vegetation Types and Substrates. *Biodiversity Letters* **1**, 72-81.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., da Fonseca G. A. B. & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853-8.
- Osunkoya O. O. (1996) Light requirements for regeneration in tropical forest plants: Taxon-level and ecological attribute effects. *Australian Journal of Ecology* **21**, 429-41.
- Pearson T. R. H., Burslem D. F. R. P., Goeriz R. E. & Dalling J. W. (2003) Interactions of gap size and herbivory on establishment, growth and survival of three species of neotropical pioneer trees. *Journal of Ecology* **91**, 785-96.
- Picard N., Bar-Hen A., Mortier F. & Chadoeuf J. (2009) Understanding the dynamics of an undisturbed tropical rain forest from the spatial pattern of trees. *Journal of Ecology* **97**, 97-108.
- Read J., Hallam P. & Cherrier J. F. (1995) The Anomaly of Monodominant Tropical Rain-Forests - Some Preliminary-Observations in the Nothofagus-Dominated Rain-Forests of New-Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* **11**, 359-89.
- Rigg L. S., Enright N. J. & Jaffre T. (1998) Stand structure of the emergent conifer *Araucaria laubenfelsii* in maquis and rainforest, Mont Do, New Caledonia. *Australian Journal of Ecology* **23**, 528-38.
- Souza A. F. (2007) Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* **32**, 524-33.
- Wright S. J., Muller-Landau H. C., Condit R. & Hubbell S. P. (2003) Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* **84**, 3174-85.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier toute l'équipe du laboratoire de botanique et d'écologie végétale appliquées pour son accueil chaleureux et sa bonne humeur quotidienne durant ces trois mois passés au sein du laboratoire.

Je remercie Philippe pour son enthousiasme et optimisme tout au long de ce stage, de m'avoir initiée à l'écologie forestière et partagé ses connaissances et expériences des forêts tropicales. Je le remercie également pour ses aides et conseils tout au long de la réalisation de ce mémoire.

Je remercie Vanessa, Hervé et Céline aussi bien pour m'avoir fait découvrir les forêts calédoniennes (parfois très humides), partagé leurs connaissances de la flore et pour leur participation à cette étude.

Je remercie également les membres du jury et rapporteurs d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Annexes

Annexe 1: Tests statistiques et indices utilisés

Test de Kolmogorov-Smirnov: (KS)	Test non-paramétrique testant l'adéquation d'un échantillon à une distribution théorique dont la loi est connue, également employé pour comparer la distribution de deux échantillons. Il se base sur le calcul des différences entre les distributions de fréquences cumulées de deux échantillons indépendants afin de tester si la plus grande des différences provient du hasard d'échantillonnage ou non. L'hypothèse nulle est l'égalité des distributions.
Test de Wilcoxon-Mann-Whitney: (WMW)	Test non-paramétrique testant l'égalité de deux distributions en se basant sur la différence de rang des observations. Généralement, lorsque les variances des deux échantillons sont égales, l'hypothèse nulle d'égalité des distributions n'est rejetée que si les espérances sont différentes. Souvent utilisé comme substitut non-paramétrique du test de l'égalité des moyennes de Student, il indique la présence d'une différence de valeurs entre les deux échantillons.
Test t de Student:	Test paramétrique utilisé pour comparer les moyennes entre deux populations, il peut également être utilisé pour comparer une moyenne observée à une moyenne théorique. L'hypothèse nulle est l'égalité des moyennes.
Test d'Ansari-Bradley: (AB)	Test non-paramétrique utilisé sur l'égalité des variances de deux distributions. L'hypothèse nulle est l'égalité des variances.
Test de Shapiro	Teste la normalité d'une distribution. L'hypothèse nulle est la normalité.
Indice d'équitabilité de Shannon:	Mesure la proportion des individus (p_i) au sein des espèces (i). Il se base sur l'indice hétérogène de Shannon (H') qui prend en compte la richesse spécifique (S) et l'équitabilité. L'indice d'équitabilité de Shannon est un indice d'équitabilité dit "pure" car ne prend pas en compte la richesse spécifique. Formule: $H' = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$ et $H = \frac{H'}{S}$ avec
Indice de Morisita (Imor) et indice standardisé de dispersion de Morisita (Imst):	Mesure intraspécifique du niveau d'agrégation sur différents échantillons. Formule: $Imor = \frac{\sum_{i=1}^N x_i^2}{N^2}$ avec N=nombre d'échantillons total x_i =nombre d'individu sur l'échantillon i Cet indice est ensuite standardisé (Imst) (borné de -1 à 1). La répartition est: agrégative (Imst>0), régulière (Imst=0) ou aléatoire (Imst<0).

Annexe 2: Détails des tests (statistique et p-value associées) de Kolmogorov-Smirnov (**KS**) et Wilcoxon-Mann-Whitney (**WMW1**) effectués sur la comparaison des écarts de mesure à une distribution de croissance théorique nulle et le test de Wilcoxon-Mann-Whitney (**WMW2**) apparié sur les mesures à t_0 et t_1 pour les 24 espèces sélectionnées.

	Espèces	KS écart		WMW1 écart		WMW2 apparié	
		Statistique (D)	p-value	Statistique (W)	p-value	Statistique (V)	p-value
Groupe 1	<i>Apodytes clusiifolia</i>	0,6364	0,0002703	80	7,35E-05	12	0,001165
	<i>Comptonella microcarpa</i>	0,45	0,03484	103	0,004465	8	0,001629
	<i>Crossostylis multiflora</i>	0,5	6,12E-07	719	6,95E-09	10	6,23E-11
	<i>Cryptocarya oubatchensis</i>	0,3846	0,04272	181	0,00207	36	0,001647
	<i>Cunonia pulchella</i>	0,5	0,004958	167	0,00638	0	2,89E-05
	<i>Cupaniopsis macrocarpa</i>	0,4583	0,01293	184	0,01635	21	0,0008631
	<i>Cupaniopsis phalacrocarpa</i>	0,35	0,1725	174	0,2449	17,5	0,00259
	<i>Guioa ovalis</i>	0,5238	0,00629	90	0,0005338	14	0,0003519
	<i>Lethedon balansae</i>	0,1935	0,607	429	0,2357	51	0,006197
	<i>Macaranga corymbosa</i>	0,4571	0,001332	355	0,001255	69,5	0,000219
	<i>Piliocalyx wagapensis</i>	0,2143	0,5412	322	0,1271	52	0,007721
	<i>Xylopia vieillardii</i>	0,5	0,01348	83	0,0008077	9	0,00045
Groupe 2	<i>Codiaeum peltatum</i>	0,24	0,4676	270	0,2072	86,5	0,2491
	<i>Comptonella drupacea</i>	0,2414	0,3669	385	0,2928	82,5	0,07734
	<i>Diospyros oubatchensis</i>	0,3	0,3291	175	0,2519	12	0,05604
	<i>Dysoxylum kouiriense</i>	0,3824	0,01388	500	0,1704	155,5	0,3077
	<i>Eugenia paniensis</i>	0,2903	0,1466	555	0,8554	140,5	0,9144
	<i>Hedycarya cupulata</i>	0,2727	0,3865	226	0,3577	58	0,4658
	<i>Tapeinosperma nitidum</i>	0,2727	0,1717	543	0,4949	76,5	0,3543
Groupe 3	<i>Alsophila vieillardii</i>	0,2059	0,467	653	0,8233	244	0,9872
	<i>Basselinia velutina</i>	0,25	0,1278	965	0,4916	77,5	0,05423
	<i>Burretiokentia vieillardii</i>	0,25	0,0002468	11845	0,9819	4453	0,9996
	<i>Clinosperma lanuginosa</i>	0,4242	0,005267	451	0,1132	38	0,3082
	<i>Sphaeropteris novaecaledoniae</i>	0,2326	0,1953	737	0,05305	204,5	0,2183

Résumé: Cette étude propose une première approche de la dynamique des forêts denses humides sur sols volcano-sédimentaires de Nouvelle-Calédonie au travers de mesures de croissance. L'hétérogénéité au sein des peuplements, d'un point de vue floristique et structural, ne permet cependant pas une approche directe de leur dynamique. Une analyse à l'échelle plus fine des populations permet alors de détecter deux groupes d'espèces aux dynamiques distinctes. Les traits biologiques et écologiques de ces espèces complètent le profil des groupes: l'un s'apparente à des espèces héliophiles à forte croissance et faible dynamique, l'autre présente une tendance moins marquée pour l'héliophilie avec une faible croissance et une forte dynamique. Ces groupes forment donc des indicateurs floristiques de la dynamique des peuplements. L'analyse de leur proportion au sein d'un peuplement permet ainsi de définir un état global de sa dynamique.

Mots-clés: forêts denses humides; dynamique; croissance; peuplements; populations; indicateurs floristiques

Summary: This study offers the first approach of the dynamics of the dense rain forests on the volcano-sedimentary soil of New Caledonia, through measurements of growth. The heterogeneity within populations, in a floristic and structural point of view, does not however allow a direct approach of their dynamics. An analysis in the finer scale of populations allows them to discern two kinds of groups with distinct dynamics. Biological and ecological traits of these kinds supplement the profile of the groups: one resembles light-demanding species with strong growth and weak dynamics, the other one introduces a tendency less marked for the light-demand, with weak growth and a strong dynamics. These groups form the floristic indicators of the dynamics of stands. The analysis of their proportion within a population allows so to define a global state of its dynamics.

Keywords: rain forests; dynamics; growth; stands; populations; floristic indicators