



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

Rapport de Stage

Hétérogénéité fonctionnelle et spatiale des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie

Identification d'unités de végétation par regroupement écologique

Marie DUBREUIL

Encadrée par **Philippe BIRNBAUM** et **Thomas IBANEZ**

Du 24 Janvier au 10 Juin 2013

Institut Agronomique néo-Calédonien
Port Laguerre
98890 Païta
Nouvelle-Calédonie



**Laboratoire de Botanique et d'Ecologie
Végétale Appliquée**
101, Promenade Roger Laroque
98848 Nouméa
Nouvelle-Calédonie





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

Hétérogénéité fonctionnelle et spatiale des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie

Identification d'unités de végétation
par regroupement écologique

Marie DUBREUIL

Encadrée par **Philippe BIRNBAUM** et **Thomas IBANEZ**

Du 24 Janvier au 10 Juin 2013

Institut Agronomique néo-Calédonien
Port Laguerre
98890 Païta
Nouvelle-Calédonie



**Laboratoire de Botanique et d'Ecologie
Végétale Appliquée**
101, Promenade Roger Laroque
98848 Nouméa
Nouvelle-Calédonie



Table des matières

| | | |
|-------|---|----|
| 1 | Introduction..... | 1 |
| 1.1 | Etat de l'Art | 1 |
| 1.2 | Programme et Réalisations | 1 |
| 2 | Matériels et Méthodes..... | 6 |
| 2.1 | Site d'étude | 6 |
| 2.2 | Inventaire floristique..... | 6 |
| 2.3 | Mesure de Traits Fonctionnels | 7 |
| 2.3.1 | Surface foliaire spécifique | 7 |
| 2.3.2 | Densité du bois | 7 |
| 2.3.3 | Hauteur | 8 |
| 2.3.4 | Taille des graines | 8 |
| 2.4 | Traitements statistiques | 8 |
| 2.4.1 | Variabilité des traits fonctionnels | 8 |
| 2.4.2 | Création de groupes fonctionnels | 9 |
| 2.4.3 | Analyse de la dynamique forestière..... | 9 |
| 3 | Résultats..... | 11 |
| 3.1 | Traits fonctionnels | 11 |
| 3.1.1 | Liens entre les traits fonctionnels | 11 |
| 3.2 | Regroupement d'espèces selon leurs traits | 12 |
| 3.2.1 | Analyse en composante principale | 12 |
| 3.2.2 | Classifications Ascendantes Hiérarchiques | 12 |
| 3.3 | Etude des distributions diamétriques | 13 |
| 3.4 | Analyses spatiales des groupes fonctionnels | 13 |
| 3.4.1 | Distribution spatiale de chaque groupe..... | 13 |
| 3.4.2 | Distribution spatiale entre les groupes..... | 13 |
| 4 | Discussion..... | 16 |
| 5 | Conclusion | 19 |

INTRODUCTION

1.1 ETAT DE L'ART

Si la connaissance de la composition des forêts tropicales n'a cessé de s'accroître au travers de nombreuses études taxonomiques, les processus qui sous-tendent la coexistence de ces espèces et leur dynamique demeurent d'importants sujets de recherche. L'organisation spatiale des arbres peut être considérée comme une empreinte laissée par les processus qui régissent la dynamique des peuplements forestiers. Comme l'indiquent Picard *et al.* (2009), une des questions centrales en écologie des communautés est de savoir s'il est possible d'inférer des processus écologiques à partir de l'assemblage de ces communautés.

La Nouvelle-Calédonie, hotspot de biodiversité (Myers *et al.* 2000), est connue pour la richesse et l'endémisme de sa flore. De nombreuses études ont été menées sur la végétation par une approche systématique, à partir d'inventaires et de classifications taxonomiques (*e.g.* Morat 1993, Morat *et al.* 2012). Cependant, peu d'études portant sur la dynamique des écosystèmes abritant cette flore ont été réalisées. En effet, en dehors de celles relatives aux forêts sèches et aux maquis miniers (Jaffre *et al.* 1997) ou centrées sur une espèce associée aux sols ultrabasiques (*Araucaria sp.*, *Agathis sp.*, *Nothofagus sp.*) (Enright *et al.* 2003 ; Read *et al.* 1995; Rigg *et al.* 1998) certains écosystèmes comme les forêts denses humides demeurent peu étudiés. Une approche écologique sur la dynamique des forêts denses humides sur sol non-ultrabasique est donc indispensable pour compléter les connaissances descriptives et permettre une meilleure compréhension de l'assemblage de cette végétation.

Les forêts tropicales humides sont des mosaïques d'unités de végétation présentant des états dynamiques différents (Puig 2001). Cette mosaïque résulte d'une part de l'hétérogénéité spatio-temporelle des conditions biotiques (*e.g.* compétition intra- et inter-spécifique, facilitation, dispersion de graines, Gonzalez *et al.* 2010) et abiotiques du milieu (*e.g.* lumière, climat, sol, relief, *e.g.* Couteron *et al.* 2003). D'autre part, elle résulte de processus complexes (*e.g.* aléas de recrutement, croissance, mortalité) qui s'inscrivent dans la succession d'états dynamiques au sein du cycle sylvigénétique (évolution directionnelle : régénération, maturation et sénescence de la forêt). Ces transformations agissent en retour sur les conditions écologiques (changement de l'intensité lumineuse, de l'encombrement, *etc.*) ce qui concourt à une transformation de la composition floristique (Cutler *et al.* 2008).

A cette hétérogénéité des états de la dynamique, s'ajoute le rôle important des perturbations. Les principales perturbations (chablis et mort sur pied) créent des trouées dans la canopée au sein desquelles les conditions locales (rayonnement incident, températures,

humidité) varient du centre vers la périphérie de la trouée (Riera 1983). La taille de la trouée a une importance fondamentale sur l'évolution de la composition floristique qui viendra cicatriser cette ouverture (Pearson *et al.* 2003). L'impact de ces perturbations évolue selon leur fréquence, leur intensité et leur surface. Elles constituent un moteur de la dynamique et de la diversité de la végétation (Connell 1978).

Etant donné que les différents états de la dynamique et les processus impliqués dans un peuplement se produisent sur des pas de temps longs, une étude diachronique (*i.e.* suivi dans le temps) reste difficile à mettre en place. Cependant, il est possible d'inférer ces différents états à partir de marqueurs structuraux et floristiques (Condit *et al.* 1998). Cette approche reste difficilement applicable dans les écosystèmes avec une forte richesse spécifique constituée d'espèces rares, comme les forêts tropicales humides de la Nouvelle-Calédonie. Une solution couramment utilisée pour pallier à la rareté des données est d'effectuer des regroupements d'espèces en fonction de leurs stratégies écologiques. Le regroupement de la flore en espèces écologiques impose un degré de simplification et une réduction de l'information (Swaine and Whitmore 1988) mais révèle des patrons généraux qui facilitent les prédictions vis-à-vis des processus impliqués.

Les espèces végétales peuvent être regroupées selon différentes stratégies écologiques, notamment selon leurs compromis entre la survie et la reproduction en réponse aux contraintes environnementales. Parmi les modèles les plus connus, on retrouve le modèle r-K de McArthur et Wilson (1967) ou le modèle CSR de Grime (1977). Les stratégies écologiques des espèces tropicales sont de plus en plus estimées par la mesure quantitative de certains traits fonctionnels. Les traits fonctionnels (TFs) sont des « attributs morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui impactent indirectement la « fitness » via des effets sur la croissance, la reproduction et la survie (les 3 composantes de la performance individuelle) » (*sensu* Violle *et al.* 2007). Les TFs permettent une mesure indirecte des paramètres de la dynamique des espèces. Ceci permet alors de pallier au manque de données directes de dynamique, nécessitant des dispositifs de suivi à long terme pour les études de dynamique forestière. La présence de différents états de dynamique dans un peuplement est marquée par un mélange des traits fonctionnels (Osunkoya 1996). Cette approche fonctionnelle est de plus en plus employée dans les études écologiques dans le but de comprendre la distribution spatiale et temporelle des espèces dans les assemblages d'arbres tropicaux (*e.g.* Gourlet-Fleury *et al.* 2005 ; Baraloto *et al.* 2012 ; Picard *et al.* 2012).

Ainsi, depuis une vingtaine d'années, de nombreuses recherches se consacrent à l'identification de TFs clés pour comprendre le fonctionnement des plantes et leurs

interactions dans les communautés. Cornelissen *et al.* (2003) ont dressé une liste de TFs clés les plus facilement mesurables sur le terrain. Parmi ces TFs clés, la densité du bois (WD), la taille des graines (Surf-G), la surface foliaire spécifique (SLA) et la hauteur maximale (H_{\max}) ont été largement étudiés et utilisés en tant que « proxies » de paramètres de la dynamique des arbres tropicaux.

La WD est souvent décrit comme le meilleur prédicteur des taux de croissance et de survie au niveau intra et interspécifique (Muller-Landau *et al.* 2004 ; Poorter *et al.* 2008 ; Baraloto *et al.* 2010 ; Wright *et al.* 2010). Les individus (ou espèces) avec un bois plus dense ont tendance à avoir des taux de croissance et de mortalité plus élevés. Ce trait représente un compromis d'allocation des ressources entre la croissance et la résistance mécanique. Il a souvent été utilisé pour replacer les arbres tropicaux le long d'un axe de besoins en lumière et oppose classiquement les espèces pionnières (*i.e.* espèces susceptibles de germer dans des conditions de forte lumière et colonisant les espaces vides, d'après Puig (2001)) à faible WD aux espèces tolérantes à l'ombre à forte WD (Gitay *et al.* 1999 ; Wright *et al.* 2003).

La masse ou taille des graines (Surf-G) est aussi reconnue comme l'un des meilleurs prédicteurs des taux d'accroissement démographiques des espèces tropicales. Ce trait permet d'évaluer le compromis entre la capacité de dispersion et le succès d'établissement (Paz *et al.* 2005, d'après Poorter *et al.* 2008). Les espèces à grosses graines possèdent des réserves leur permettant de s'établir dans des environnements pauvres en ressources (Westoby *et al.* 1998). De telles espèces sont supposées avoir de plus faibles taux de croissance et de mortalité. A l'inverse, les espèces à petites graines s'établissent dans des environnements riches en ressources, en raison des faibles réserves contenues dans les graines pour permettre l'établissement des plantules. Par exemple, vis-à-vis de la ressource lumineuse, ces espèces s'établissent dans des trouées et présentent de forts taux de croissance et de mortalité (Poorter *et al.* 2008; Wright *et al.* 2010).

La surface foliaire spécifique (SLA) est la superficie utilisée pour la captation de la lumière par unité de biomasse foliaire investie. Ce trait représente un compromis entre la performance photosynthétique (acquisition de lumière et carbone) et la durée de vie des feuilles (Westoby *et al.* 1998). Les espèces ayant un fort SLA ont tendance à posséder des feuilles fortement concentrées en nutriments et de forts taux de photosynthèse et de respiration (Wright *et al.* 2004, d'après Poorter *et al.* 2008). A l'inverse, les feuilles ayant un faible SLA ont tendance à être épaisses et denses. Elles sont moins attractives et plus résistantes vis-à-vis des herbivores et des pathogènes. Selon Sterck *et al.* (2006), une plus longue durée de vie des feuilles permet une plus longue durée de vie des individus.

La hauteur maximale est inversement reliée au taux de mortalité (Poorter *et al.* 2008 ; Wright *et al.* 2010). Comme il est généralement reconnu que les espèces pionnières sont caractérisées par un fort taux de « turn-over » (forts taux de mortalité et recrutement) par rapport aux espèces non-pionnières, certains auteurs ont définis des comportements selon la taille maximale des espèces. Par exemple, Gourlet-Fleury *et al.* (2005) indiquent que les espèces pionnières, à croissance rapide et fort taux de mortalité, sont supposées se reproduire rapidement à une petite hauteur. A l'inverse, les espèces tolérantes à l'ombre, avec une croissance lente, un faible taux de mortalité, une durée de vie plus longue, sont plus compétitives que les espèces pionnières et atteignent une grande taille adulte.

En forêt tropicale, la combinaison de ces traits fonctionnels est utilisée pour distinguer au moins deux comportements extrêmes. D'après la littérature, les espèces pionnières ont un faible WD, de nombreuses petites graines, un fort SLA et une petite Hmax à maturité. Elles se régénèrent dans les trouées, présentent des taux de croissance rapides et une mortalité élevée et. Ces espèces sont donc des marqueurs d'une phase précoce de la succession écologique. A l'inverse les espèces plus tolérantes à l'ombre ont avoir une forte WD, peu de grosses graines, un faible SLA et une grande Hmax à maturité. D'un point de vue dynamique, elles ont de faibles taux de croissance et de mortalité et peuvent survivre et se régénérer dans le sous-bois (Westoby *et al* 2002 ; Cornelissen *et al* 2003 ; Poorter *et al* 2008 ; Chave *et al* 2009 ; Wright *et al* 2010). Ces espèces sont donc des marqueurs d'une phase plus avancées de la succession écologique.

L'étude de la distribution spatiale de groupes fonctionnels permet d'appréhender les différents états des dynamiques au sein d'un peuplement. La distribution spatiale (horizontale et verticale) de ces groupes reflète en partie une hétérogénéité fonctionnelle (e.g. dispersion, tolérance à l'ombrage, croissance) liée aux variations des conditions biotiques et abiotiques au sein du peuplement forestier (Kolasa and Rollo 1991). Les espèces pionnières qui marquent une perturbation récente s'agrègent au niveau des anciennes trouées et marquent un retour à une phase précoce de la succession.

L'objectif de notre étude est de dresser des premiers profils des états de la dynamique forestière en utilisant des marqueurs floristiques, structuraux et la distribution spatiale de ces marqueurs. Elle cherche à examiner si (1) les forêts denses humides de N^{elle}-Calédonie sont des assemblages d'espèces aux dynamiques différentes et (2) si ces espèces peuvent être rassemblées sous la forme de groupes marqueurs d'états différents de la dynamique. Le cas échéant, (3) s'il existe une organisation spatiale de ces marqueurs reflétant différents états dynamique au sein du peuplement.

Dans un premier temps, nous testons les hypothèses que (a) le peuplement présente une hétérogénéité des traits fonctionnels, indiquant une différence des comportements dynamique ; (b) que cette hétérogénéité peut être appréhendée au niveau spécifique et (c) que les espèces peuvent être regroupées selon la similarité des traits fonctionnels pour former des groupes marqueurs de différents états de dynamiques.

Dans un second temps, à l'aide de modèles nuls, nous testons l'hypothèse que les états de dynamique présentent une organisation spatiale aléatoire (a) sur le plan horizontal et (b) sur le plan vertical. Sur le plan horizontal, une distribution non-aléatoire des états de dynamique indique la présence de processus structurant l'espace. Sur le plan vertical, une distribution non-aléatoire des états de dynamique indiquerait une succession en cours des états de la dynamique.

1.2 PROGRAMME ET REALISATIONS

L'étude bibliographique a été réalisée les 3 premières semaines (du 28 janvier au 22 février) au laboratoire (contexte voir Annexe 1). La campagne de terrain, initialement prévue du 15/02 au 08/03, s'est déroulée du 22/02 au 08/03 en raison des conditions météorologiques. Elle a rassemblé une équipe de 6 personnes du laboratoire ainsi que 3 guides locaux. La mise en place de la première parcelle de 1ha de Nouvelle-Calédonie a été réalisée sur 5 jours et comprend la délimitation de la parcelle et des sous-parcelles, l'identification taxonomique, l'étiquetage et mesure des circonférences et le positionnement spatial des arbres. Puis durant 8 jours, la collecte des traits fonctionnels a été réalisée, à savoir :

- collecte, scan et séchage de 560 feuilles ;
- collecte, mesure et séchage de 140 carottes de bois ;
- mesure de 232 hauteurs d'arbres

Au laboratoire, les échantillons de feuilles et des carottes de bois ont été séchés puis pesés (6 jours). Le traitement des images de feuilles scannées et le calcul des surfaces foliaires ont été réalisés pendant 9 jours. Le traitement des données et les analyses statistiques se sont déroulés durant 4 semaines. La rédaction du rapport et préparation de la présentation orale ont été fait les 4 semaines restantes.

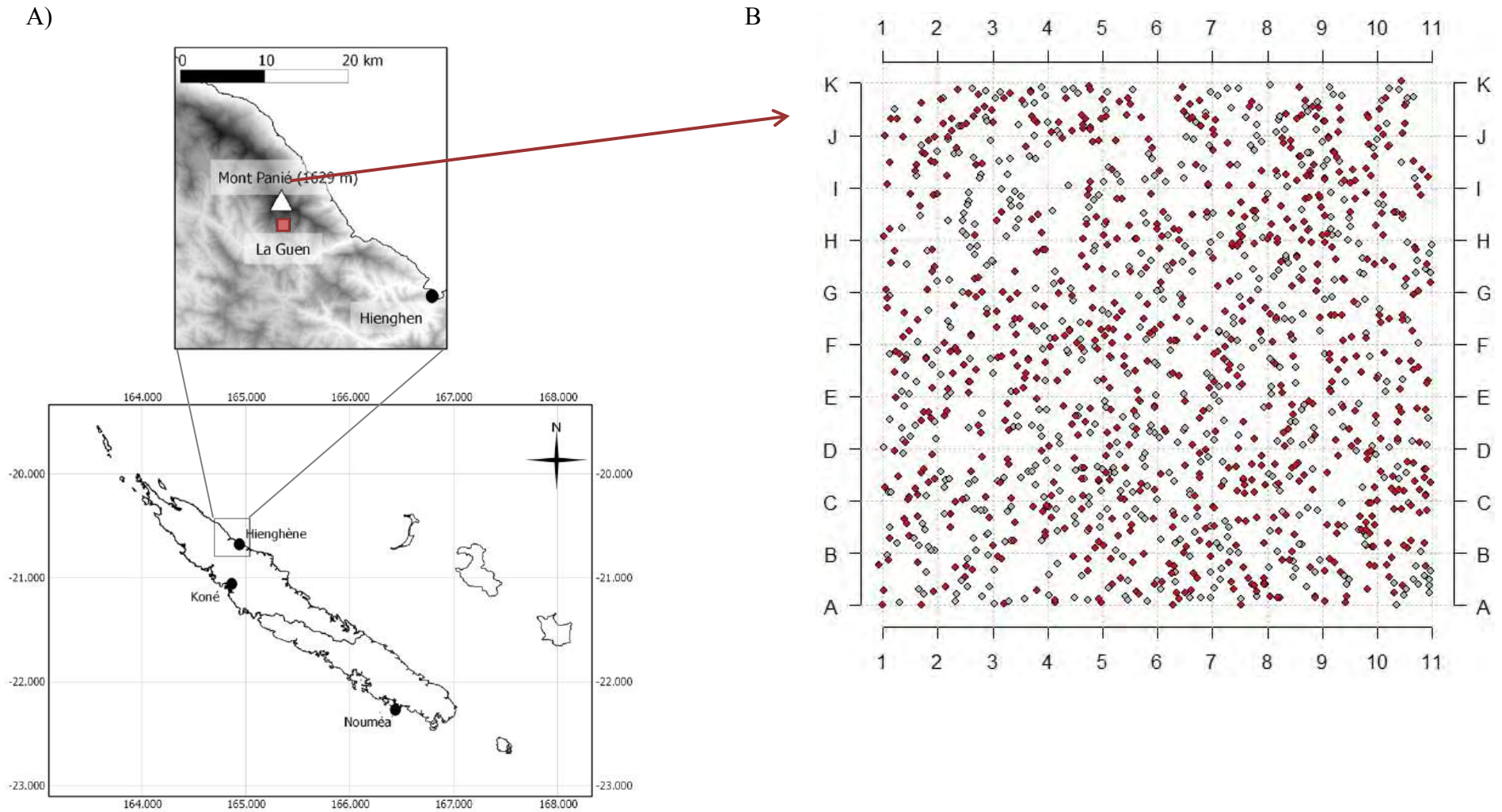


Figure 1 : Le site d'étude.

A : Localisation de la parcelle en Province Nord de Nouvelle-Calédonie

B: **Positionnement des arbres sur la parcelle.** La parcelle de 100x100m est divisée en 100 sous-parcelles selon une grille (lignes horizontales de A à K et lignes verticales de 1 à 11). Les points représentent les 1278 individus (DBH \geq 10cm) recensés sur la parcelle. Les points rouges représentent les 735 arbres appartenant aux 28 espèces d'arbres étudiées (N>5 individus).

MATERIELS ET METHODES

2.1 SITE D'ETUDE

L'étude a été réalisée en Nouvelle-Calédonie, archipel océanique situé dans le Pacifique Sud (20°-23°S et 164°-167°E) dans la zone intertropicale. Le climat tropical se caractérise par une saison des pluies (d'octobre à mai) où les températures sont élevées, et une saison fraîche (de juin à septembre). Ces deux saisons sont traversées par une saison sèche, s'étalant d'août à novembre. Les températures annuelles minimales et maximales moyennes sont de 19,4°C et 27,8°C. La pluviosité diffère de part et d'autre de la chaîne montagneuse (s'étirant de N-O vers S-E), avec moins de 1000 mm.an⁻¹ sur la côte Ouest et plus de 3000 mm.an⁻¹ sur la côte Est (MétéoFrance). La Nouvelle-Calédonie est fréquemment parcourue par des cyclones (1,4 par an) et des dépressions tropicales (3,4 par an) (MétéoFrance).

Le site d'étude est localisé à la Gùèn (20,6°S; 164,7°E, 600m alt., 3000 mm.an⁻¹ de précipitation), dans la réserve naturelle botanique du M^t Panié (Province Nord) (Figure 1A). Le site a été choisi notamment pour sa topographie plane. La formation forestière est du type forêt tropicale dense humide sur sol volcano-sédimentaire.

2.2 INVENTAIRE FLORISTIQUE

Cette étude se base sur un inventaire floristique effectué au cours de ce stage dans une parcelle de 1ha (100 x 100 m), divisée en 100 sous-parcelles de 10 x 10 m (**Figure 1B**). Dans cette parcelle, 1287 individus (appartenant à 85 taxons) ayant un diamètre à hauteur de poitrine (DBH, *i.e.* à 1,30 m) supérieur ou égal à 10 cm ont été inventoriés, mesurés et étiquetés à l'aide d'un identifiant unique. Chaque individu a été positionné dans la parcelle à l'aide d'un télémètre laser (TruPulse™ 360B, Laser Technology Inc.) (**Figure 1B**). Seuls les arbres (*i.e.* fougères arborescentes et palmiers exclus), soit 812 individus appartenant à 78 taxons ont été retenus dans le cadre de cette étude.

L'identification taxonomique a été réalisée sur le terrain par des spécialistes jusqu'au rang le plus précis possible. Lorsqu'il subsistait 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. 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 Nouvelle-Calédonie (Florical, Morat *et al.*, 2012).

2.3 MESURE DE TRAITS FONCTIONNELS

Quatre traits fonctionnels ont été sélectionnés : la surface foliaire spécifique (SLA), la densité du bois (WD), la hauteur maximale (Hmax) et la taille des graines (Surf-G). Les données sur les traits proviennent de plusieurs sources : pour le SLA, WD et Hmax, les données ont été directement collectées sur le terrain (selon le protocole de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013)) alors que pour Surf-G, les données sont issues de la littérature et des données d'herbiers.

Ces traits fonctionnels n'ont été mesurés que pour les espèces présentant au minimum 5 individus. Les espèces pour lesquels l'identification est incertaine ont aussi été écartées du jeu de données. Au final, 28 taxons ont été retenus (35,9% des taxons de la parcelle) représentant 735 arbres (90,5% des arbres de la parcelle).

2.3.1 Surface foliaire spécifique

La surface foliaire spécifique (SLA) est la surface de feuille fraîche par unité de masse sèche ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$). Vingt feuilles par espèce ont été récoltées (2 feuilles sur 10 individus pour les espèces abondantes et 4 feuilles sur 5 individus pour les espèces les moins abondantes) soit 560 feuilles au total. Les feuilles fraîches ont ensuite été scannées sur le terrain à l'aide d'un scanner à plat Canon (CanoScan LiDE 25) puis pré-séchées dans un four pour leur conservation. Les scans ont été pré-traités avec le logiciel GIMP (suppression d'ombre, poussières) avant d'être traités dans le logiciel ImageJ pour la mesure de la surface foliaire. Au laboratoire, les feuilles ont été séchées dans une étuve durant 72h à 70°C puis pesées à l'aide d'une balance de précision. Les mesures de SLA ont été effectuées sur les feuilles entières, c.-à-d. en incluant le limbe, les pétioles, le rachis et les pétioles pour les feuilles composées.

2.3.2 Densité du bois

La densité du bois (WD) est la masse sèche (m) par unité de volume frais ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$). La WD a été mesurée à partir d'échantillons (« carottes » de bois) prélevés à l'aide d'une sonde de Pressler (de diamètre $\varnothing = 5,1\text{mm}$) sur 5 individus d'un diamètre supérieur à 10cm pour chaque espèce (soit 140 carottes au total). Le volume frais a été calculé à partir de la longueur (L) et du diamètre (D) des « carottes » selon la formule suivante : $V = (0.5D)^2 \times \pi \times L$. Les échantillons ont ensuite été pré-séchés sur le terrain puis séchés au laboratoire à l'étuve à 105°C durant 48h avant d'être pesés à l'aide d'une balance de précision (mg).

Tableau 1 : Liste des traits mesurés.

| Traits | Abréviation | Niveau | Echelle | Proxy de dynamique | Unité |
|-----------------------------|------------------------|------------|--------------------|---|--------------------|
| Surface foliaire spécifique | SLA | Individuel | Parcelle | Croissance: Corrélation positive | cm ² /g |
| | SLA _{sp} | Spécifique | Parcelle | | |
| Densité du bois | WD | Individuel | Parcelle | Croissance et Mortalité: Corrélations négatives | g/cm ³ |
| | WD _{sp} | Spécifique | Parcelle | | |
| Diamètre | DBH | Individuel | Parcelle | Turn-Over: Corrélation négative Durée de vie: Corrélation positive | cm |
| Diamètre maximal parcelle | DBH _{max} | Spécifique | Parcelle | | |
| Diamètre maximal NC-PIPPN | DBH _{max} -NC | Spécifique | Réseau NC-PIPPN | | |
| Hauteur | H | Individuel | Parcelle | | m |
| Hauteur maximale parcelle | H _{max} | Spécifique | Parcelle | | |
| Hauteur maximale NC-PIPPN | H _{max} -NC | Spécifique | Réseau NC-PIPPN | | |
| Taille des graines | Surf-G | Spécifique | Nouvelle-Calédonie | Croissance et Mortalité: Corrélations négatives | cm ² |

2.3.3 Hauteur

Les hauteurs maximales (H_{\max} , m) des espèces ont été estimées par la valeur la plus élevée parmi cinq mesures de hauteurs effectuées sur plus gros individus de la parcelle (en termes de DBH). Les mesures ont été effectuées en utilisant un télémètre laser (TruPulse™ 360B, Laser Technology Inc.). Ces données de hauteurs ont été complétées par les données issues du réseau de parcelles NC-PIPPN¹ pour définir la hauteur maximale des espèces (H_{\max} NC).

2.3.4 Taille des graines

La taille des graines (Surf-G) a été évaluée par leur surface planaire (cm^2). Les mesures de Surf-G sont directement issues de la Flore de Nouvelle-Calédonie et Dépendances (Aubréville *et al.* 1967-présent). Pour les espèces non-traitées dans la flore (16 espèces), la Surf-G a été obtenue par le produit Longueur x Largeur mesurée sur au minimum trois graines provenant des échantillons de l'Herbier de Nouméa (NOU).

2.4 TRAITEMENTS STATISTIQUES

Dans le but de caractériser des groupes fonctionnels, nous avons travaillé à différents niveaux : individuel, spécifique et groupes d'espèces.

Dans un premier temps, nous avons étudié au niveau individuel et spécifique la variabilité des traits fonctionnels. Ceci dans le but de (1) rassembler des traits corrélés pour réduire les variables à considérer et (2) déterminer le niveau sur lequel les regroupements seront effectués. Après la création de groupes fonctionnels, la dynamique forestière de la parcelle est étudiée par (1) les distributions diamétriques des groupes et (2) par des analyses spatiales intra-groupes (patron de répartition) et inter-groupes (patron d'interaction).

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

2.4.1 Variabilité des traits fonctionnels

La variabilité des traits est testée sur deux niveaux, individuel et spécifique, afin de déterminer si les regroupements peuvent être faits au niveau spécifique. Les corrélations entre les traits ont été examinées au niveau individuel et spécifique par des tests de corrélations de Spearman. Les traits analysés pour les deux niveaux sont résumés dans le **Tableau 1**.

L'effet du facteur espèce sur la variation des traits (SLA, WD) a été évalué par des analyses de variance (ANOVA à 1 facteur). Les conditions de normalité, homoscélasticité et indépendance des résidus ont été vérifiées, respectivement par des tests de D'Agostino,

¹ *New Caledonian Plant Inventories and Permanent Plot Network*

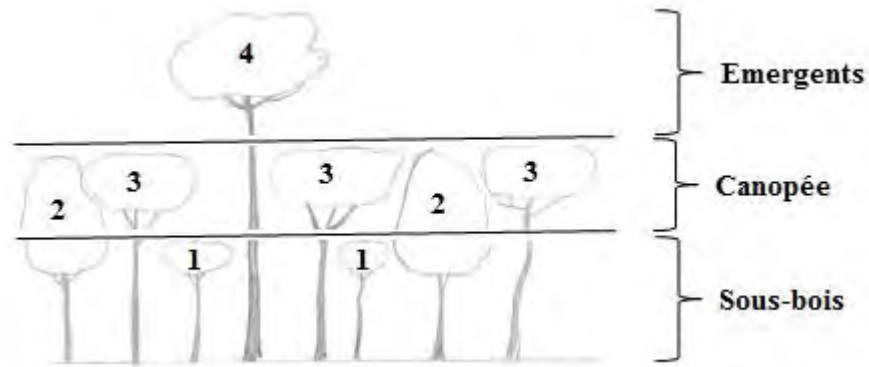


Figure 2 : Position potentielle des arbres dans la strate verticale. La position potentielle dans la canopée a été définie selon 4 modalités par des spécialistes: 1- arbres de sous-bois ; 2- arbres se développant bien en sous-bois mais pouvant participer à la fermeture de la canopée ; 3- arbres de canopée ; 4- arbres émergents.

Tableau 2 : Définition des modalités de positionnement des arbres selon le gradient de lumière. Les rayonnements incidents augmentent en partant du sous-bois (+), puis en canopée (++) et enfin en position émergente (+++).

| Modalités | Lumière directe | Position dans la strate verticale |
|-----------|-----------------|-----------------------------------|
| 1 | + | Sous-bois |
| 2 | ++ | Canopée |
| 3 | +++ | Emergent |

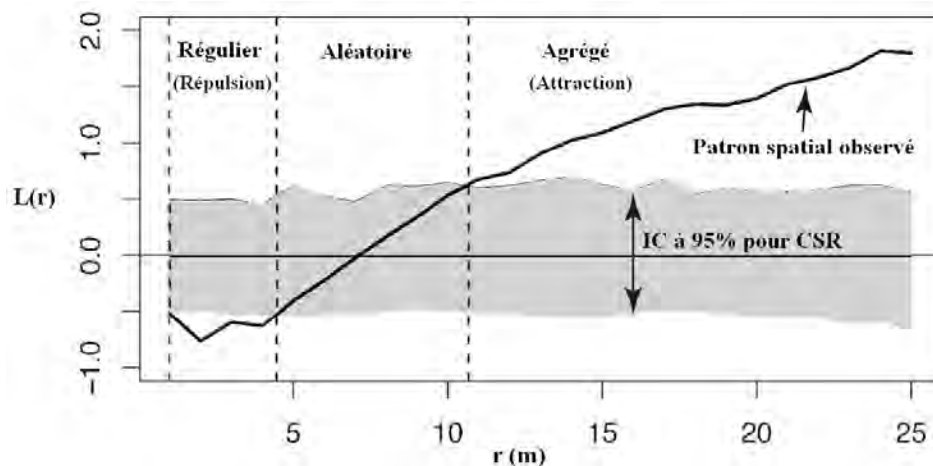


Figure 3 : Exemple d'interprétation de la fonction L estimée (à partir du jeu de données BPoirier, package R « ads »). Le patron spatial observé (—) est représenté pour différentes distances (r). L'enveloppe grisée représente l'intervalle de confiance (IC) à 95% pour le patron spatial complètement aléatoire (CSR : Complete Spatial Randomness). Le patron spatial observé est significativement différent du patron CSR lorsque la courbe est hors de l'enveloppe grisée. Lorsque la courbe est en dessous de l'enveloppe grisée ($et < 0$), les points sont régulièrement distribués (répulsion entre les points). Lorsque la courbe est au-dessus de la surface grisée ($et > 0$), les points sont agrégés (attraction entre les points).

Breusch-Pagon et Durbin-Watson, avant d'effectuer les ANOVA.

2.4.2 Création de groupes fonctionnels

Pour réaliser les regroupements, nous avons utilisé deux méthodes. Une première méthode statistique exploratoire a été utilisée pour (1) tester les corrélations entre les traits, et (2) rassembler les traits structurants en des axes indépendants. Pour se faire, une analyse en composante principale normée (ACP) a été effectuée sur l'ensemble des traits au niveau spécifique (**Tableau 1**).

Une deuxième méthode dite « experte » a été utilisée pour rassembler les espèces selon leurs comportements de dynamique. Elle repose sur le principe de la méthode « dynamique » proposée par Gourlet-Fleury *et al.* (2005). En absence de mesures directes, les traits sont utilisés comme des « proxies » des paramètres de la dynamique. Deux classifications ascendantes hiérarchiques (CAH), basées sur les distances euclidienne et utilisant le lien moyen, ont été réalisées: (1) sur la densité du bois (proxy de la croissance) et (2) sur taille (*i.e.* hauteur et diamètre) maximale (proxy de mortalité et durée de vie). La taille maximale potentielle des espèces a été déterminée en prenant en compte (1) la hauteur maximale de l'espèce et (2) la position potentielle dans la strate verticale. Ce dernier paramètre est déterminé par des spécialistes selon 4 modalités (1 : arbre se développant en sous-bois mais n'atteignant jamais la canopée ; 2 : arbre se développant en sous-bois et pouvant atteindre la canopée ; 3 : arbre de canopée ; arbre émergent) (**Figure 2**).

Les traitements statistiques et graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R[®] 2.14.0 en utilisant les packages *vegan* (Oksanen *et al.* 2013) et *cluster* (Maechler *et al.* 2013).

2.4.3 Analyse de la dynamique forestière

2.4.3.1 Distributions diamétriques

Pour inférer des états dynamiques à partir des groupes, nous avons étudié leur structure démographique. Cette structure démographique est appréhendée au travers de la distribution diamétrique en se basant sur la relation allométrique qui relie l'âge relatif d'un arbre avec sa croissance secondaire (*e.g.* Souza 2007). Une distribution diamétrique en « L » (*i.e.* courbe exponentielle décroissante) indique un renouvellement de la population, avec de nombreux individus dans la classe des petits diamètres. A l'inverse, un déficit d'individus dans cette classe indique une absence de recrutement et des conditions non-favorables au renouvellement de la population. Dans les classes supérieures de diamètre, un déficit d'individus indique des conditions passées non-favorables au renouvellement.

2.4.3.2 Distributions spatiales : horizontale et verticale

Les analyses spatiales des groupes ont été employées pour (1) affiner leurs caractéristiques et (2) détecter différents états de dynamique sur la parcelle. Ces analyses ont été réalisées à deux niveaux : intragroupe et intergroupe. Elles définissent respectivement (1) le patron de répartition spatiale de chaque groupe et (2) le patron d'interaction spatiale entre les groupes (**Figure 3**). Elles ont été effectuées sur le plan horizontal et le plan vertical de la parcelle. Sur le plan vertical, la position des individus le long d'un gradient de luminosité a été déterminée sur le terrain selon 3 modalités (1 : sous-bois ; 2 : canopée ; 3 : émergents) (**Tableau 2**).

L'analyse spatiale des individus de chaque groupe a été réalisée en utilisant la statistique $K(d)$ de Ripley (Ripley 1976), sur laquelle la fonction L (transformation linéarisante) est appliquée (Besag 1977). La statistique $L(r)$ est estimée pour des distances (r) allant de 0 à 50m. Afin de caractériser le patron spatial observé, sa statistique est comparée à celle d'un patron spatial aléatoire (CSR : Complete Spatial Randomness). Le patron CSR est construit en réalisant 500 simulations de Monte Carlo pour les groupes, en conservant le même nombre d'individus, mais avec une répartition aléatoire (processus de Poisson). Pour un patron CSR, $L(r) - d = 0$; $L(r) - r$ devient négative lorsque le patron spatial du groupe est régulier et positive lorsqu'il est agrégé. Pour le patron d'interaction entre deux groupes, $L_{12}(r) - d$ est nul si les distributions des deux groupes sont indépendantes, négatif s'il y a répulsion entre les groupes, et positif s'il y a attraction entre les groupes. L'intervalle de confiance à 95 % (IC) du patron de répartition aléatoire est construit à partir des 500 statistiques calculées (quantiles 0.025 et 0.975). Les analyses sont faites sous l'hypothèse que le système est homogène (*i.e.* densité constante à travers la parcelle) et isotrope (*i.e.* absence de direction préférentielle dans le placement des arbres). Les traitements statistiques et graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R[®] 2.14.0 en utilisant les packages *ads* (Pelissier & Goreaud 2012).

Tableau 3 : Analyse de variance (ANOVA à 1 facteur) de la densité du bois (WD) en fonction de l'espèce. La significativité du test est indiquée (***) p-value<0.001 ; ** p-value<0.01 ; * p-value<0.05 ; NS p-value>0.05). La variation expliquée par le facteur espèce est de 87,4%.

| Response: WD | Df | Sum Sq | Mean Sq | F value | Pr(>F) |
|--------------|-----|---------|----------|---------|------------|
| Espèce | 27 | 1.60877 | 0.059584 | 26.195 | <2e-16 *** |
| Residuals | 102 | 0.23201 | 0.002275 | | |

Tableau 4 : Analyse de variance (ANOVA à 1 facteur) de la surface foliaire spécifique (SLA m) en fonction de l'espèce. La significativité du test est indiquée (***) p-value<0.001 ; ** p-value<0.01 ; * p-value<0.05 ; NS p-value>0.05). La variation expliquée par le facteur espèce est de 77,7%.

| Response: SLA m | Df | Sum Sq | Mean Sq | F value | Pr(>F) |
|-----------------|-----|--------|---------|---------|------------|
| Espèce | 27 | 71882 | 2662.3 | 17.713 | <2e-16 *** |
| Residuals | 137 | 20591 | 150.3 | | |

Tableau 5: Corrélations de Spearman entre les traits fonctionnels au niveau individuel (toutes espèces confondues). Les coefficients de corrélation de Spearman sont indiqués en gras lorsqu'ils sont significatifs (p-value<0.05). Les corrélations sont faites sur le diamètre mesuré sur la parcelle (DBH), la densité du bois (WD), la surface foliaire spécifique moyenne (SLA m) et la hauteur (H) des individus.

| | WD | SLA m | H |
|-------|--------------|---------------|---------------|
| DBH | 0,187 | -0,172 | 0,523 |
| WD | 1 | -0,212 | 0,166 |
| SLA m | | 1 | -0,402 |

Tableau 6 : Corrélations de Spearman entre les traits fonctionnels au niveau spécifique. Les coefficients de corrélation de Spearman sont indiqués en gras lorsqu'ils sont significatifs (p-value<0.05). Les corrélations sont faites sur le diamètre maximal et la hauteur maximale mesurés sur la parcelle (respectivement, DBHmax et Hmax) et sur l'ensemble du réseau NC-PIPPN (respectivement, DBHmax NC et Hmax NC), la densité du bois moyenne de l'espèce (WDsp), la surface des graines (Surf-G) et la surface foliaire spécifique moyenne (SLAsp).

| | DBHmax NC | Hmax | Hmax NC | WDsp | Surf-G | SLAsp |
|-----------|--------------|--------------|--------------|-------|--------------|---------------|
| DBHmax | 0,915 | 0,676 | 0,713 | 0,107 | 0,159 | -0,206 |
| DBHmax NC | 1 | 0,669 | 0,727 | 0,159 | 0,101 | -0,254 |
| Hmax | | 1 | 0,957 | 0,288 | 0,214 | -0,466 |
| Hmax NC | | | 1 | 0,252 | 0,179 | -0,444 |
| WDsp | | | | 1 | 0,477 | -0,249 |
| Surf-G | | | | | 1 | -0,333 |

RESULTATS

3.1 TRAITIS FONCTIONNELS

Les analyses de variances indiquent que la densité du bois (WD) et la surface foliaire spécifique (SLA) varient significativement avec l'espèce (**Tableau 3** et **Tableau 4**).

Les densités de bois (WD) mesurées sur les individus sont comprises entre 0,27 et 0,81 g.cm^{-1} ($0,55 \pm 0,12 \text{ g.cm}^{-1}$ en moyenne). D'après les analyses des variances, la variable espèce explique 87,4% de la variation de la WD (**Tableau 3**). Les WD moyennes par espèces (WDsp) sont comprises entre 0,33 et 0,75 g.cm^{-1} ($0,56 \pm 0,11 \text{ g.cm}^{-1}$ en moyenne, voir Annexe 2).

Les surfaces foliaires spécifiques (SLA) sont comprises entre 33,8 et 171,9 $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ ($70,0 \pm 23,7 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$ en moyenne). L'espèce explique 77,7% de la variation du SLA (**Tableau 4**). Les surfaces foliaires spécifiques moyennes par espèces (SLAsp) sont comprises entre 37,1 et 143,0 $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ ($70,3 \pm 20,0 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$ en moyenne, voir Annexe 2).

Ainsi, recalculés à l'échelle du peuplement, la WD et le SLA moyens sont de 0,57 g.cm^{-1} et 68,0 $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$, respectivement.

3.1.1 Liens entre les traits fonctionnels

Les analyses de corrélations ont montré que les traits de tailles (hauteur et diamètre) sont tous fortement corrélés entre eux quels que soient le niveau (*i.e.* individuel ou spécifique) et l'échelle (*i.e.* parcelle ou réseau NC-PIPPN) (**Tableau 5** et **Tableau 6**).

Les corrélations entre le SLA, la WD et les traits de taille diffèrent selon le niveau d'étude. Au niveau individuel, les analyses ont montré une différence de corrélation entre le SLA, la WD avec la hauteur (H) ou le diamètre (DBH) des individus (**Tableau 5**). En effet, le SLA et la WD bien que corrélés négativement entre eux, ne présentaient pas les mêmes corrélations avec la hauteur et le DBH. Le SLA était corrélé négativement avec la hauteur et le DBH alors que la WD était uniquement corrélée positivement au DBH.

Au niveau spécifique, les analyses ont montré une différence de réponses entre la surface foliaire spécifique (SLAsp) et la densité de bois (WDsp) (**Tableau 6**). Ces deux traits n'étaient pas corrélés entre eux et ne présentaient pas les mêmes corrélations avec la hauteur maximale (Hmax et Hmax-NC) et le diamètre (DBHmax et DBHmax NC) selon l'échelle considérée (parcelle ou réseau NC-PIPPN). Le SLA était uniquement corrélé négativement avec Hmax et Hmax-NC alors que la WD était indépendante de la taille maximale des espèces. La WD était corrélée positivement avec la taille des graines.

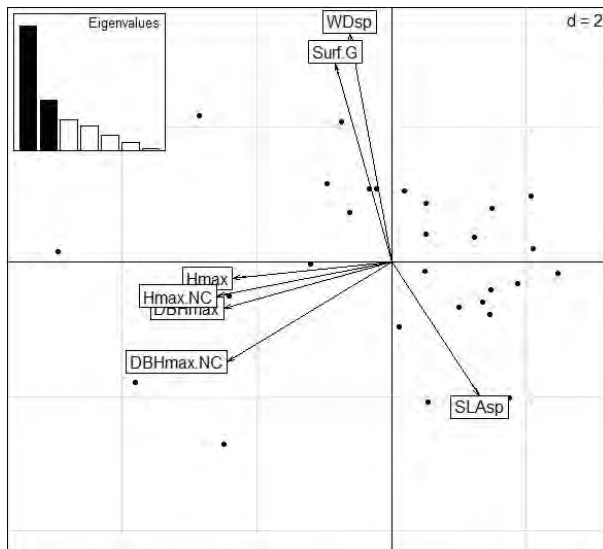


Figure 4 : Analyse en Composante Principale (ACP) normée sur 7 traits fonctionnels et 28 espèces.

Les traits utilisés sont le diamètre et la hauteur maximale au niveau de la parcelle et du réseau de parcelles NC-PIPPN (respectivement DBHmax, DBHmax NC, Hmax, Hmax NC), la densité du bois (WDsp), la surface foliaire spécifique (SLAsp) et la taille des graines (Surf.G). Les 28 espèces sont représentées sous la forme de points. Les deux premiers axes représentent respectivement 49% et 20% de la variation.

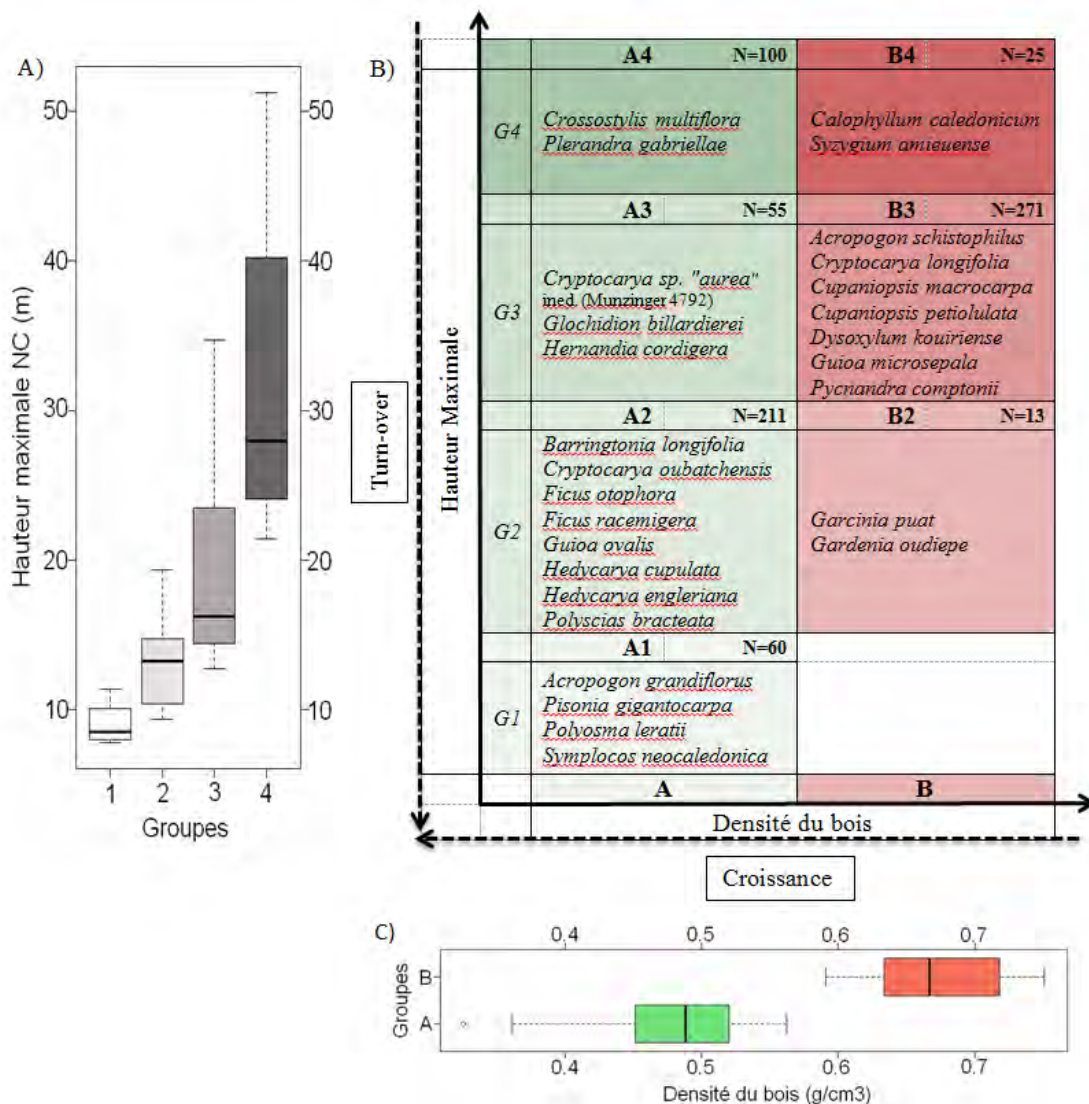


Figure 5 : Formation des groupes. Les 28 espèces sont regroupées d'après les deux classifications ascendantes hiérarchiques réalisées sur (1) la densité du bois et (2) la hauteur maximale. Les valeurs des hauteurs maximales potentielles des 4 groupes et de la densité de bois des 2 groupes sont respectivement représentées sur la Figure 2 A) et C). La Figure 2 B) résume les groupes formés selon la densité du bois (proxy de croissance) et la hauteur maximale potentielle (proxy de turn-over). Les espèces constituant les groupes et l'effectif de chaque groupe (N) sont indiqués.

3.2 REGROUPEMENT D'ESPECES SELON LEURS TRAITS

3.2.1 Analyse en composante principale

L'analyse multivariée a montré que la taille maximale potentielle est orthogonale à la densité du bois et à la taille des graines. Le premier plan factoriel représentait 69% de l'inertie initiale (**Figure 4**).

Le premier axe, qui représente 49% de l'inertie totale, était défini par la taille maximale potentielle T_{mp} (*i.e.* le diamètre et la hauteur maximales sur la parcelle et le réseau NC-PIPPN). Le deuxième axe, qui représente 20% de l'inertie totale, était défini par la densité du bois et la taille des graines. Le premier axe oppose ainsi les espèces avec une T_{mp} élevée aux espèces avec une T_{mp} faible tandis que le deuxième axe oppose les espèces à forte densité de bois et à grosses graines aux espèces à faible densité de bois et à petites graines. Le SLA ne participait que faiblement à la formation de ces axes.

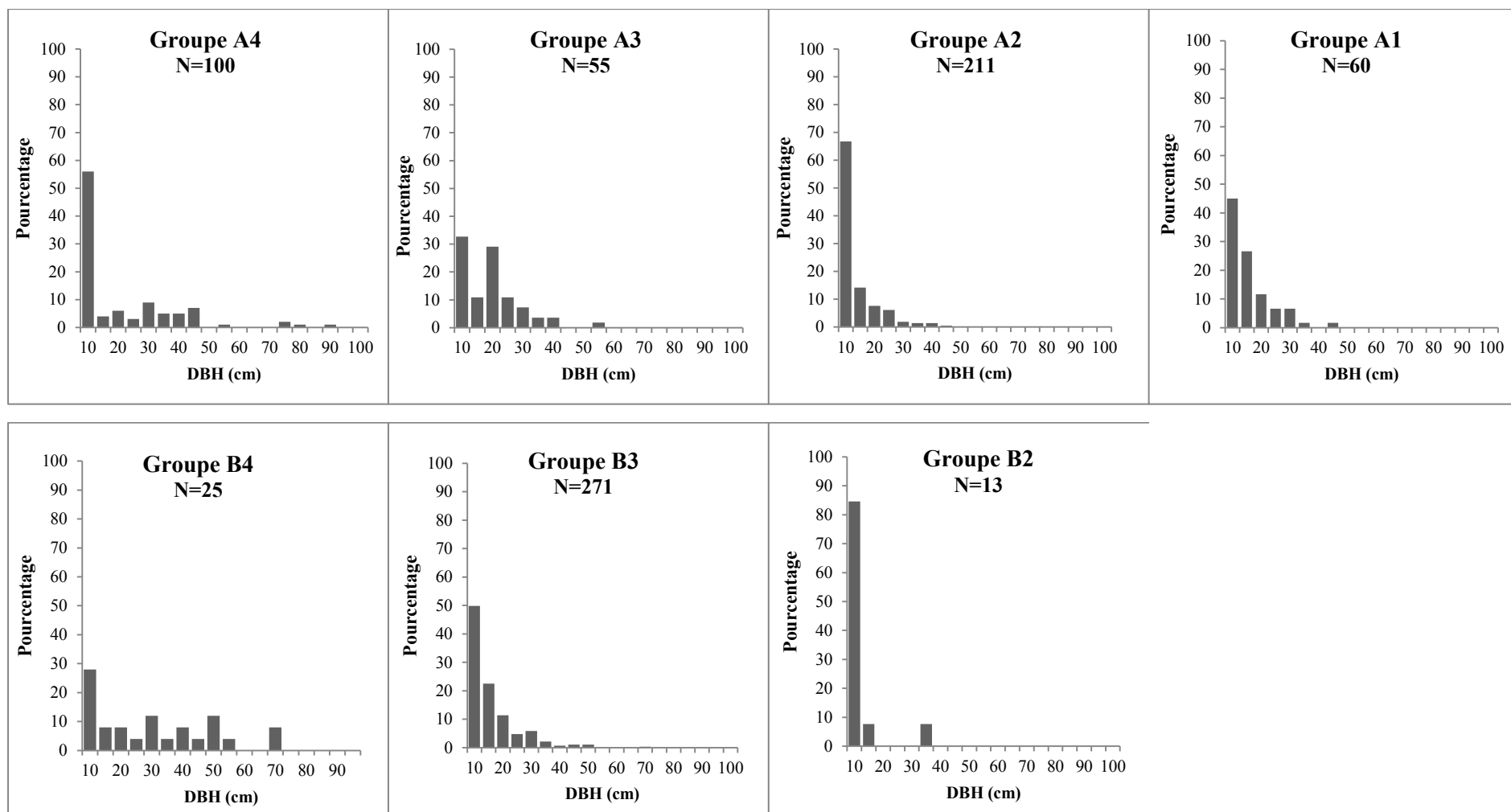
3.2.2 Classifications Ascendantes Hiérarchiques

Sept groupes ont été créés en croisant la densité de bois et la hauteur maximale potentielle. Les groupes se répartissent selon ces deux axes statistiques indépendants (**Figure 5**). Les effectifs sont inégalement répartis entre les groupes : l'effectif le plus faible est de 13 individus (Groupe B2) alors que l'effectif le plus élevé est de 271 individus (Groupe B3).

Sur l'axe de la densité de bois (proxy de la vitesse de croissance), la classification ascendante hiérarchique sépare les espèces en deux groupes. Le premier (Groupe A) regroupe 17 espèces à faible densité de bois (0,32 à 0,56g.cm⁻³), soit 58% de l'effectif total. Le second (Groupe B) regroupe 11 espèces à forte densité de bois (de 0,59 à 0,75g.cm⁻³), soit 42% de l'effectif total.

Sur l'axe de la taille maximale potentielle (proxy de la durée de vie et de la vitesse de mortalité), la classification ascendante hiérarchique sépare les espèces en quatre groupes. Le groupe 1 regroupe 4 espèces de petites hauteurs (7,8m à 11,4m), soit 8% de l'effectif total. Le groupe 2 regroupe 10 espèces de tailles moyennes (9,3 à 19,3m), soit 31% de l'effectif total. Le groupe 3 regroupe 10 espèces de grandes hauteurs (12,7 à 21,9m), soit 44% de l'effectif total. Le groupe 4 regroupe 4 espèces de très grandes hauteurs (21,4 à 51,2m), soit 17% de l'effectif total.

Tableau 7 : Distributions diamétriques des 7 groupes. Le pourcentage de l'effectif total de chaque groupe (N) est indiqué pour chaque classe de diamètre (DBH). Seules les bornes inférieures de chaque classe de diamètre sont indiquées.



3.3 ETUDE DES DISTRIBUTIONS DIAMETRIQUES

Les groupes présentent des structures diamétriques différentes (**Tableau 7**). Les groupes A2, A1 et B3 présentent une distribution en « L » avec un effectif maximale dans la plus faible classe de diamètre (10-15 cm DBH) et une décroissance exponentielle des effectifs dans les classes de plus grands diamètres. Les groupes A4 et B4 présentent des distributions non régulières (déficit d'individus dans certaines classes de diamètres). Notons qu'entre ces deux groupes, le groupe A4 présente un effectif important (56%) dans la plus petite classe de diamètre (10-15 cm DBH).

3.4 ANALYSES SPATIALES DES GROUPES FONCTIONNELS

3.4.1 Distribution spatiale de chaque groupe

Les deux groupes basés sur la densité du bois (A et B) présentent des patrons spatiaux différents (**Tableau 8** ; voir **Annexe 3** pour les représentations spatiales des groupes sur la parcelle). Le groupe à faible densité de bois (A) présente un patron d'agrégation de 1 à 30m alors que le groupe à forte densité de bois (B) présente une tendance à la répulsion sur de petites distances (1 à 5m) avec un patron spatial régulier, puis une agrégation sur de plus grandes distance (de 10 à 50m).

Tous les sous-groupes présentent un patron spatial d'agrégation (**Tableau 8**). Les sous-groupes à faible densité de bois (Groupe A) sont agrégés à partir de distances plus petites par rapport aux sous-groupes à forte densité de bois (Groupe B). Le sous-groupe A4 présente la plus forte interaction avec une nette tendance à l'agrégation sur des distances comprises entre 1 et 50 m.

Notons que les sous-groupes A3 et B4 présentent la même forme générale, avec une tendance à un patron régulier sur de courtes distances (1 à 4m) puis une tendance à l'agrégation.

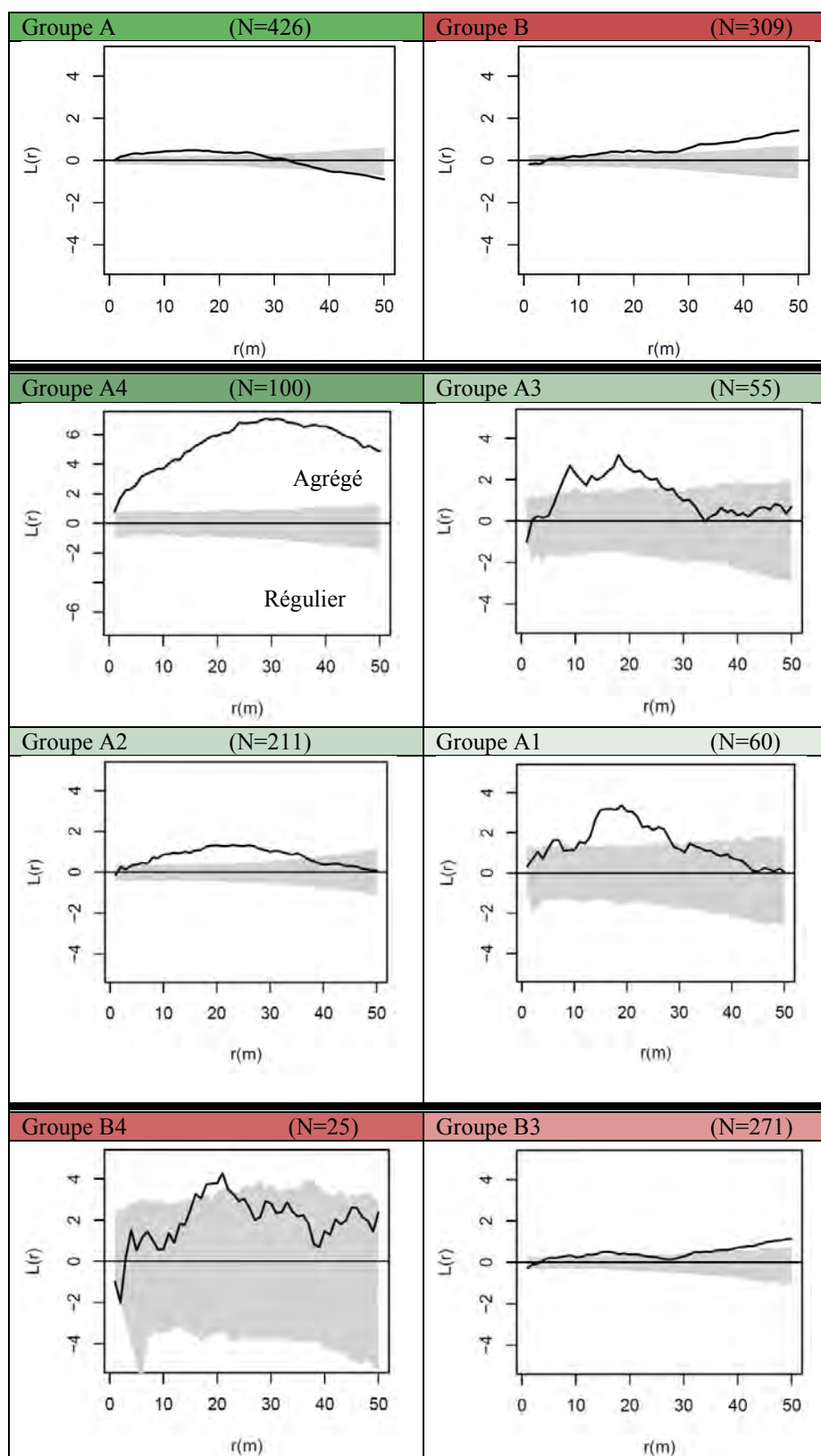
3.4.2 Distribution spatiale entre les groupes

3.4.2.1 Répartition globale

Le patron spatial observé entre les groupes à faible (A) et forte densité de bois (B) indique une indépendance de leur distribution sur la parcelle (**Figure 6**). Les patrons spatiaux observés entre les sous-groupes montrent aussi une indépendance. Néanmoins, ils présentent des tendances de distributions spatiales différentes (**Tableau 9**).

Le groupe A4 se différencie par une tendance à la répulsion avec tous les autres groupes. Tous les autres groupes présentent une tendance à l'agrégation sur de grandes

Tableau 8 : Estimation du voisinage de second ordre [L(r)-r] décrivant le patron spatial des groupes de densité de bois (A et B) et des 6 sous-groupes (taille maximale potentielle et densité du bois). L'effectif de chaque groupe (N) est indiqué. Le patron spatial du groupe B2 n'est pas représenté en raison d'un effectif insuffisant (N<15).



distances (>35m) mais des patrons différents sur de plus petites distances. Par exemple, le groupe A2 est indépendant du groupe A3. Il est repoussé par le groupe B4 entre 0 et 20m, et attiré par le groupe B3 à partir de 6m.

3.4.2.2 Répartition des individus de la strate de sous-bois par rapport à ceux des strates supérieures

Le patron spatial observé entre les deux groupes de densité de bois (A et B) est compris entre l'intervalle de confiance à 95%, indiquant une indépendance de la répartition de ces groupes quelle que soit leur position dans la stratification verticale (**Tableau 10**). Néanmoins, ils présentent des tendances de distributions spatiales différentes. Les individus du groupe A présents dans la strate de sous-bois se répartissent (1) indépendamment des individus du même groupe présents dans les strates supérieures et (2) ont une tendance à la répulsion avec les individus du groupe B présents dans les strates supérieures sur des distances comprises entre 1 et 20m. A l'inverse, les individus du groupe B présents dans la strate de sous-bois se répartissent (1) avec une tendance à la répulsion par rapport aux individus du groupe A présents dans les strates supérieures et (2) indépendamment des individus du groupe B présents dans les strates supérieures.

Les patrons spatiaux observés entre les sous-groupes sont également compris entre l'intervalle de confiance à 95%, et indiquent une indépendance dans leur répartition spatiale. Néanmoins, ils présentent des tendances de répartitions spatiales différentes (**Tableau 11**). Les individus du sous-groupe A4 présents en strate de sous-bois ont une tendance à la répulsion avec ceux des autres sous-groupes des strates supérieures. Inversement, les individus des groupes A3, A4, B3 et B4 de la strate du sous-bois ont une tendance à la répulsion avec les individus du sous-groupe A4 des strates supérieures.

On note également que les individus du groupe B présentent la même tendance de répartition spatiale entre les strates : une tendance à l'attraction sur de courtes distances (1-2m) puis une tendance à la répulsion de 2 à 10m et une tendance à l'attraction sur de grandes distances (supérieures à 10m). Cependant, les individus du groupe B présentent des comportements différents par rapport à ceux du groupe A (**Tableau 11**).

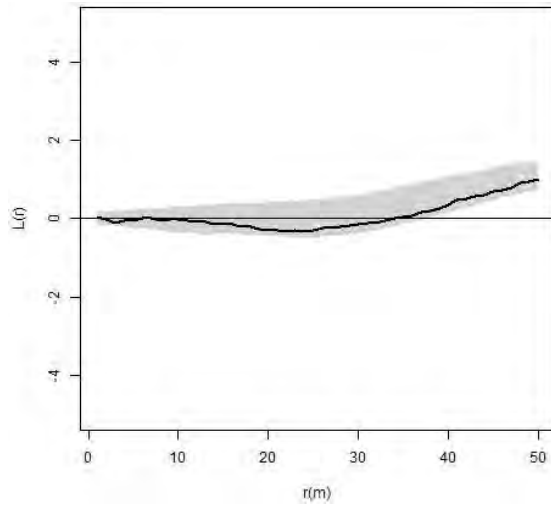


Figure 6 : Patron spatial de l'interaction des groupes A et B (respectivement à faible et forte densité de bois) sur la parcelle de 1ha.

Le patron spatial est obtenu à partir de la fonction $L_{12}(r)$ pour des distances (r) allant de 0 à 50m. L'enveloppe grisée représente l'intervalle de confiance à 95%. La courbe (en noir gras) représente le patron spatial observé et indique ici une indépendance dans la répartition spatiale des deux groupes de densité de bois (A et B).

Tableau 9 : Résumé des patrons spatiaux entre groupes fonctionnels. Dans la majorité des cas, le patron d'interaction des groupes deux-à-deux n'est pas significativement différent d'un patron aléatoire. La tendance (Attraction « + » ou Répulsion « - »), non significative (NS), est reportée ainsi que la distance sur laquelle le patron s'observe. Lorsque le patron est significativement différent d'un patron aléatoire sur une distance, la distance est reportée dans la colonne « *** ».

| | | Groupes | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|----|---------|--------------|-----|--------|----------|--------|--------|----------|-----------------|--------|----------|-----|--------|----------|-----|------|
| | | A1 | | | A2 | | | A3 | | | A4 | | | B3 | | | |
| | | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** | |
| Groupes | A2 | + | 1-3m | NS | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | |
| | | - | > 15m | NS | | | | | | | | | | | | | |
| | A3 | - | 1-2m | NS | + | >25m | 45-50m | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | | + | 3-5m et >35m | NS | | | | | | | | | | | | | |
| | A4 | - | >4m | NS | - | >35m | NS | - | 1-50m | 5-10m et 12-15m | x | x | x | x | x | x | x |
| B3 | + | >35m | NS | + | >6m | NS | + | 1-50m | NS | - | 1-50m | 4-28m | x | x | x | x | |
| B4 | + | 1-50m | 1-3m | - | 1-20m | NS | + | >20m | NS | - | 1-50m | 12-16m | + | 1-2m | NS | | |
| | | | | + | >20m | NS | | | | | | | - | 2-10m | NS | + | >15m |

Tableau 10 : Résumé des analyses spatiales entre les groupes à faible et forte densité de bois selon leurs positions dans la canopée. Dans la majorité des cas, le patron d'interaction des groupes deux-à-deux n'est pas significativement différent d'un patron aléatoire. La tendance (Attraction « + » ou Répulsion « - »), non significative (NS), est reportée ainsi que la distance sur laquelle le patron s'observe. Lorsque le patron est significativement différent d'un patron aléatoire sur une distance, la distance est reportée dans la colonne « *** ». Le patron est noté « 0 » lorsqu'aucune tendance d'attraction ou de répulsion n'est observé de 0-50m. On observe une différence entre le groupes A et B de la strate 1 par rapport au groupe A des strates supérieures.

| | | Strate 2 & 3 | | | | | |
|----------|---|--------------|----------|-----|--------|----------|--------|
| | | A | | | B | | |
| | | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** |
| Strate 1 | A | 0 | 1-50m | | - | 1-25m | NS |
| | B | - | 1-50m | NS | + | >30m | NS |
| | | | | | 0 | 1-20m | |
| | | | | | + | >20m | 30-40m |

Tableau 11 : Résumé des analyses spatiales entre groupes et selon leurs positions dans la canopée. Dans la majorité des cas, le patron d'interaction des groupes deux-à-deux n'est pas significativement différent d'un patron aléatoire. La tendance (Attraction « + » ou Répulsion « - »), non significative (NS), est reportée ainsi que la distance sur laquelle le patron s'observe. Lorsque le patron est significativement différent d'un patron aléatoire sur une distance, la distance est reportée dans la colonne « *** ». Le patron est noté « 0 » lorsqu'aucune tendance d'attraction ou de répulsion n'est observé de 0-50m.

| | | Strate 2 & 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------|----|--------------|------------|-----|--------|------------------|-----|--------|----------|----------------|--------|----------|----------------|--------|----------|--------|--------|----------|------|
| | | A1 | | | A2 | | | A3 | | | A4 | | | B3 | | | B4 | | |
| | | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** | Patron | Distance | *** |
| Strate 1 | A1 | + | 0-20m | NS | + | 0-20m | NS | 0 | 0-50m | | + | 1-4m | NS | 0 | 0-50m | | + | 1-50m | 1-5m |
| | | - | > 20m | NS | - | > 20m | NS | | | | - | >4m | NS | | | | - | 4-20m | NS |
| | A2 | + | 1-5m | NS | + | 1-5m | NS | + | > 20m | > 40m | - | 1-4m | NS | + | >35m | NS | - | 4-20m | NS |
| | | - | 5-50m | NS | - | 5-50m | NS | | | | + | 5-40m | NS | | | | + | >20m | NS |
| | A3 | 0 | 0-50m | | + | >35m | NS | - | 1-50m | 4-8m et 18-35m | - | 1-50m | 4-8m et 18-35m | + | 1-50m | NS | - | 1-10m | NS |
| | A4 | - | 1-50m | NS | - | 1-5m >40m et 4m | | - | 1-50m | 6m et 12-25m | - | 1-50m | 6m et 12-25m | - | 1-50m | 15-20m | - | 1-50m | NS |
| | B3 | + | 1-20m | 8m | + | 5-12m >30m et NS | | + | 1-50m | 15-35m | - | 5-50m | NS | + | 1-2m | NS | + | 1-2m | NS |
| | | | | | | | | | | | - | 2-10m | NS | - | 2-10m | NS | - | 2-10m | NS |
| B4 | + | 1-50m | 4m et 6-8m | - | 0-15m | 15m | - | 1-20m | NS | + | >10m | NS | + | 1-2m | NS | + | 1-2m | NS | |
| | | | | + | >20m | NS | + | >20 | NS | - | >1m | 5-15m | - | 2-10m | NS | - | 2-10m | NS | |
| | | | | | | | | | | + | >10m | NS | + | >10m | NS | + | >10m | NS | |

DISCUSSION

L'étude préliminaire des principaux traits fonctionnels indique que les valeurs et les corrélations des traits sont en accord avec les autres études. Les moyennes de surface foliaire spécifique (SLA) et de densité de bois (WD) rapportées au peuplement (respectivement $68\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ et $0,57\text{g}.\text{cm}^{-3}$) sont de l'ordre de celles retrouvées dans les tropiques. Par exemple, Schuldt *et al.* (2011) trouvent des valeurs similaires de SLA entre une forêt indonésienne soumise à la sécheresse ($67,8\text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) et une forêt témoin ($71\text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$). Baker *et al.* (2004) ont montré que la WD variait de 0,52 à $0,70\text{g}.\text{cm}^{-3}$ dans 56 parcelles amazoniennes. De plus, les fortes corrélations entre les traits de taille maximale (hauteur et diamètre) à l'échelle de la parcelle et du réseau NC-PIPPN indiquent que les populations présentes sur la parcelle sont représentatives de celles à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie.

Les corrélations observées entre les traits sont aussi en accord avec la littérature et soutiennent l'hypothèse d'une convergence des stratégies adaptatives des espèces à travers les forêts tropicales (*e.g.* ter Steege & Hammond, 2004). La corrélation négative entre le SLA et la hauteur (au niveau individuel et spécifique) est couramment observée (Long *et al.* 2011 ; Ackerly *et al.* 2002). Elle indique un lien entre la position dans la strate verticale (*i.e.* gradient en ressource lumineuses et sécheresse) et la tolérance au stress. Un faible SLA (*i.e.* feuilles plus épaisses ou tissu foliaire plus dense) contribue à une protection contre la dessiccation, à une plus longue durée de vie des feuilles et à une meilleure rétention des nutriments (Mooney and Dunn 1970, d'après Ackerly *et al.* 2002).

La corrélation positive entre WD et la taille des graines (Surf-G) rappelle un syndrome adaptatif souvent retrouvé parmi les arbres tropicaux (ter Steege *et al.* 2001). Les espèces héliophiles présentent une WD faible et de petites graines, ce qui leur confèrent une forte capacité reproductrice et une croissance rapide (*e.g.* Budowski 1965). A l'inverse, les espèces tolérantes à l'ombre présentent une WD élevée et de grosses graines, ce qui leur confèrent une forte capacité compétitrice (établissement en sous-bois, durée de vie) et une croissance lente. Pianka (1970) associe ces comportements aux stratégies r et K (MacArthur & Wilson 1967).

Les analyses de variances indiquent que les traits varient fortement entre les espèces. Ceci nous permet d'effectuer des regroupements au niveau spécifique et de rassembler des espèces présentant des fonctionnements homologues. Les deux axes retenus pour le regroupement des espèces en groupes fonctionnels, *i.e.* la densité du bois et la hauteur maximale (ici à l'échelle du réseau NC-PIPPN), ont été mis en avant par l'analyse en composante principale et sont en accord avec la littérature.

Le premier axe représente le « spectre d'économie », il est corrélé positivement avec le taux de croissance et négativement avec la densité du bois (Poorter *et al.* 2008 ; Rüger *et al.* 2012). Il illustre le compromis entre une allocation dédiée à la croissance, et une allocation dédiée à la stabilité mécanique et à la résistance face aux perturbations biotiques (*e.g.* pathogènes) et abiotiques (*e.g.* cyclones, glissement de terrains) (Poorter *et al.* 2008). Comme la WD est aussi corrélée négativement avec la demande en lumière (*e.g.* Rüger *et al.* 2012), cet axe oppose classiquement les espèces héliophiles (ou pionnières) à croissance rapide aux espèces tolérantes à l'ombre à croissance lente (ter Steege & Hammond, 2001).

Le deuxième axe représente la taille potentielle, il est corrélé positivement avec les traits de tailles, la durée de vie, et négativement avec le taux de « turn-over » (*e.g.* Gourlet-Fleury *et al.* 2005). Il oppose classiquement les espèces pionnières à fort taux de « turn-over » aux espèces non-pionnières. D'un point de vue dynamique, les espèces pionnières héliophiles marquent une phase précoce de la succession écologique et sont retrouvées au niveau des trouées. A l'inverse, les espèces tolérantes à l'ombre marquent une phase plus avancée de la succession.

La répartition des espèces le long de ces axes permet la formation de 7 groupes. Ce résultat indique que la parcelle est composée d'espèces aux fonctionnements et dynamiques différents. En effet, le mélange de traits biologiques et écologiques d'un peuplement est un marqueur des différents états de dynamique (Osunkoya 1996).

Les groupes définis par des traits aux valeurs extrêmes sont facilement interprétables contrairement aux groupes présentant des valeurs intermédiaires. Selon leurs caractéristiques fonctionnelles, il est possible de leur attribuer des comportements écologiques. Parmi ces groupes, le groupe A1 rassemble des espèces pionnières héliophiles à vie courte, de par leur faible densité de bois et leur faible taille. Le groupe A4 rassemble des espèces pionnières à vie longue. Elles possèdent une faible densité de bois et leur grande taille potentielle leur confère une durée de vie plus longue. Ces deux groupes rassemblent donc des espèces pionnières aux durées de vie différentes. Ils sont identifiés comme des marqueurs des phases précoces de la succession. Le groupe B rassemble des espèces tolérantes à l'ombre. Il est un marqueur de phases plus avancées dans la succession en comparaison aux deux groupes précédents. Les données actuelles et la littérature ne permettent pas de définir d'autres groupes écologiques.

Les analyses des distributions spatiales nous permettent d'identifier différents patches d'assemblages floristiques à la fois sur le plan horizontal et sur le plan vertical. Sur le plan horizontal, tous les groupes présentent un patron spatial d'agrégation. Ce patron est commun dans les forêts tropicales (Condit *et al.* 2000, d'après Wiegand *et al.* 2009) et il peut résulter

de différents mécanismes comme par exemple une limitation de dispersion (Condit *et al.* 2000) ou la colonisation de trouées par des espèces héliophiles (*e.g.* Hubbell *et al.* 1999). Cependant, la localisation des groupes héliophiles et des tolérantes à l'ombre diffèrent sur la parcelle. L'utilisation de ces groupes permet alors de mettre en évidence différents patches d'assemblages floristiques associés à différents états de dynamique. Les groupes marqueurs d'une phase précoce de la succession sont localisés de façon agrégés autour de trouées (observation terrain).

Sur le plan vertical, les résultats montrent un remplacement des espèces pionnières à vie courte par des espèces tolérantes à l'ombre présentes en sous-bois. Le patron d'attraction entre ces groupes indique un processus de facilitation. A l'inverse, lorsque les strates supérieures sont composées de pionnières à vie longues, il y a une répulsion des espèces tolérantes à l'ombre. Les espèces à vie courtes sont moins compétitives que les espèces pionnières à vie longues. Elles permettent l'installation des espèces tolérantes à l'ombre en sous-bois. Ces différences entre pionnières à vie courte et pionnières à vie longue vont entraîner une évolution différente du cortège floristique selon les espèces pionnières.

D'après la distribution diamétrique du groupe de pionnières à vie longue, la présence d'individus à gros diamètres indique des événements passés de colonisation suite à une perturbation. De plus, le fort effectif dans la classe de petit diamètre ($N=50/100$) marque un nouvel événement de colonisation. Un autre indicateur s'accordant sur la perturbation de la parcelle est la densité de bois moyenne du peuplement inférieure à $0,60\text{g.cm}^{-3}$. Cet indicateur, développé par Slik *et al.* (2008) sur les forêts tropicales de Bornéo, permet de dresser un premier diagnostic de l'état de perturbation de la forêt avant d'être complété par les analyses spatiales des groupes.

Néanmoins, ces suppositions ne se basent que sur les traits fonctionnels de 28 espèces dominantes, et ne prennent pas en compte les traits des autres espèces présentes dans le peuplement qui viendraient nécessairement redéfinir la limite de ces groupes. De plus le profil de dynamique des groupes est défini uniquement sur la base de proxies de dynamique (*i.e.* traits fonctionnels). Concernant les analyses spatiales sur le plan vertical, la limite diamétrique de 10cm DBH ne donne qu'un aperçu des processus en sous-bois et biaise les patrons de renouvellement et de remplacement. Enfin cette première analyse est réalisée au sein d'un cortège d'espèces limité et sur un seul site. Cette simplification ne tient pas compte des nombreuses interactions qui peuvent intervenir au sein d'autres communautés diversifiées. De ce fait, les regroupements réalisés ici ne représentent qu'une facette du potentiel intrinsèque réel de chaque espèce.

CONCLUSION

Cette étude a permis de définir un premier jeu de marqueurs d'états de dynamique d'une forêt dense humide de Nouvelle-Calédonie. A l'échelle des populations, la densité du bois et la hauteur maximale des espèces permettent de distinguer différents profils dynamiques. Ils permettent d'établir des groupes d'espèces aux tendances dynamiques distinctes. Les distributions horizontales et verticales de ces groupes permettent d'appréhender l'état dynamique et l'évolution floristique d'une parcelle forestière.

Sur le plan horizontal, la distribution spatiale de ces marqueurs a montré que le peuplement étudié se compose de plusieurs unités de végétation aux dynamiques différentes. Cela a notamment permis de localiser des zones de phase précoce de la succession forestière. Cette constatation indique que les conditions biotiques et abiotiques sont hétérogènes à l'échelle de la parcelle.

Sur le plan vertical, les interactions spatiales entre des groupes marqueurs de différents états de dynamique a montré un patron de remplacement dans les strates verticales. Ceci a permis de mettre en avant une évolution des unités de végétations.

Néanmoins, la formation et l'interprétation des groupes fonctionnels n'est pas une tâche aisée. La formation de groupes d'espèces est faite le long de continuum de traits. Ceci permet uniquement l'interprétation des groupes « extrêmes » (i.e. situés aux extrémités du continuum). De plus, le profil de dynamique des groupes repose uniquement sur les valeurs des traits fonctionnels, utilisés comme des proxys de dynamique. Il convient d'affiner les profils dynamiques de ces groupes par des données directes de dynamique (i.e. croissance, mortalité, recrutement).

Ce travail est une première ébauche vers des études à une échelle spatiale plus grande, en brassant des communautés diverses, permettant ainsi d'étayer les profils des espèces identifiées et d'enrichir les groupes formés par de nouvelles espèces aux traits similaires. La détermination de groupes supplémentaires permettrait aussi d'affiner la vision des états forestiers et de leur dynamique et, aboutirait à la formation d'un jeu de marqueurs de dynamique applicable à l'ensemble des forêts denses humides néo-calédoniennes.

BIBLIOGRAPHIE

- Ackerly, D. D., C. A. Knight, S. B. Weiss, K. Barton, and K. P. Starmer. 2002. Leaf Size, Specific Leaf Area and Microhabitat Distribution of Chaparral Woody Plants: Contrasting Patterns in Species Level and Community Level Analyses. *Oecologia* **130**:449-457.
- Aubréville, A., Muséum national d'histoire naturelle, and L. de Phanérogamie. 1977. Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. vol.1. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Aubréville, A., J.-F. Leroy, C. Tirel, and J. Jérémie. 1982. Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. vol.11. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Aubréville, A., Jérémie, D. Ackerly, L. de Phanérogamie, N. Hallé, and H. S. Mackee. 1988. Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Vol.15. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Baker, T. R., O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, T. J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, S. L. Lewis, J. Lloyd, A. Monteagudo, D. A. Neill, S. Patiño, N. C. A. Pitman, J. N. M. Silva, and R. Vásquez Martínez. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* **10**:545-562.
- Baraloto, C., O. J. Hardy, C. E. T. Paine, K. G. Dexter, C. Cruaud, L. T. Dunning, M.-A. Gonzalez, J.-F. Molino, D. Sabatier, V. Savolainen, and J. Chave. 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology* **100**:690-701.
- Baraloto, C., C. E. Timothy Paine, L. Poorter, J. Beauchene, D. Bonal, A.-M. Domenach, B. Hérault, S. Patiño, J.-C. Roggy, and J. Chave. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* **13**:1338-1347.
- Besag, J. 1977. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society* **39**:193-195.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* **15**:40-42.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, and A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**:351-366.
- Condit, R., R. Sukumar, S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1998. Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *American Naturalist* **152**:495-509.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**:1302-1313.

- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. az, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. t. Steege, H. D. Morgan, M. G. A. v. d. Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Couteron, P., R. Péliissier, D. Mapaga, J. F. Molino, and L. Teillier. 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **172**:89-108.
- Cutler, N. A., L. R. Belyea, and A. J. Dugmore. 2008. The spatiotemporal dynamics of a primary succession. *Journal of Ecology* **96**:231-246.
- Dawson, J. 1999. Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. uséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Enright, N. J., B. P. Miller, and G. L. W. Perry. 2003. Demography of the long-lived conifer *Agathis ovata* in maquis and rainforest, New Caledonia. *Journal of Vegetation Science* **14**:625-636.
- Gitay, H., I. R. Noble, and J. H. Connell. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* **10**:641-650.
- Gonzalez, M. A., A. Roger, E. A. Courtois, F. Jabot, N. Norden, C. E. T. Paine, C. Baraloto, C. Thébaud, and J. Chave. 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**:137-146.
- Gourlet Fleury, S., L. Blanc, N. Picard, P. Sist, J. Dick, R. Nasi, M. D. Swaine, and E. Forni. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science* **62**:785-796.
- Grime, J. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111**:1169-1194.
- Jaffre, T., P. Bouchet, and J. M. Veillon. 1997. Threatened plants of New Caledonia: Is the system of protected areas adequate? *Biodiversity and Conservation* **7**:109-135.
- Kolasa J, and C. D. Rollo. 1991. Heterogeneity of heterogeneity. Springer.
- Kostermans, A. J. G. H. 1974. Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Vol.5. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Lescot, M., H. Nooteboom, and J. Villiers. 1980. Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Vol.9. uséum Na tional d Histoire Naturelle, aris.
- Long, W., R. Zang, B. Schamp, and Y. Ding. 2011. Within- and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest. *Oecologia* **167**:1103-1113.

- MacArthur, R., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Maechler, M., P. Rousseeuw, A. Struyf, M. Hubert, and K. Hornik. 2013. *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 1.14.4.
- 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.
- Morat, P., T. Jaffre, F. Tronchet, J. Munzinger, Y. Pillon, J.-M. Veillon, M. Chalopin, P. Birnbaum, F. Rigault, G. Dagostini, J. Tinel, and P. P. Lowry. 2012. *Le réentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie*. Editions scientifiques du Muséum, Paris, FRANCE.
- Muller-Landau, H. C. 2004. Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *Biotropica* **36**:20-32.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**:853-858.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7:
<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Osunkoya, O. O. 1996. Light requirements for regeneration in tropical forest plants: Taxon-level and ecological attribute effects. *Australian Journal of Ecology* **21**:429-441.
- Pearson, T. R. H., D. F. R. P. Burslem, R. E. Goeriz, and J. W. Dalling. 2003. Interactions of gap size and herbivory on establishment, growth and survival of three species of neotropical pioneer trees. *Journal of Ecology* **91**:785-796.
- Pélissier, R., and F. Goreaud. 2012. *ads: Spatial point patterns analysis*. R package version 1.2-11:
<http://CRAN.R-project.org/package=ads>.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**:167-234.
- Pianka, E. R. 1970. On r and K selection. *American Naturalist* **104**:592-597.

- Picard, N., A. Bar-Hen, F. Mortier, and J. Chadoeuf. 2009. Understanding the dynamics of an undisturbed tropical rain forest from the spatial pattern of trees. *Journal of Ecology* **97**:97-108.
- Picard, N., P. Köhler, F. Mortier, and S. Gourlet-Fleury. 2012. A comparison of five classifications of species into functional groups in tropical forests of French Guiana. *Ecological Complexity* **11**:75-83.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manriquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martinez-Ramos, S. J. Mazer, H. C. Muller-Landau, M. enÍfa-Claros, C. O. Webb, and I. J. Wright. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* **89**:1908-1920.
- Puig, H. 2001. *La forêt tropicale humide*. Belin edition. Collection Botanique Paris.
- Read, J., P. Hallam, and J. F. Cherrier. 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**:359-389.
- Riera, B. 1983. *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise (Piste de Saint-Elie)*. Thèse de doctorat de l'Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Rigg, L. S., N. J. Enright, and T. Jaffre. 1998. Stand structure of the emergent conifer *Araucaria laubenfelsii*) in maquis and rainforest, Mont Do, New Caledonia. *Australian Journal of Ecology* **23**:528-538.
- Ripley, B. D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* **13**:255-266.
- Ruger, N., C. Wirth, S. J. Wright, and R. Condit. 2012. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology* **93**:2626-2636.
- Slik, J. W. F., C. S. Bernard, F. C. Breman, M. Van Beek, A. Salim, and D. Sheil. 2008. Wood Density as a Conservation Tool: Quantification of Disturbance and Identification of Conservation-Priority Areas in Tropical Forests. *Conservation Biology* **22**:1299-1308.
- Souza, A. F. 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* **32**:524-533.
- Sterck, F. J., L. Poorter, and F. Schieving. 2006. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *American Naturalist* **167**:758-765.
- Swaine, M. D., and T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Plant Ecology* **75**:81-86.
- ter Steege, H., and D. S. Hammond. 2001. Character Convergence, Diversity, And Disturbance In Tropical Rain Forest In Guyana. *Ecology* **82**:3197-3212.

- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**:213-227.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, and I. J. Wright. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:125-159.
- Wiegand, T., A. Huth, and I. Martinez. 2009. Recruitment in tropical tree species: Revealing complex spatial patterns. Pages E000–E000 *The American Naturalist*.
- Wright, S. J., K. Kitajima, N. J. Kraft, P. B. Reich, I. J. Wright, D. E. Bunker, R. Condit, J. W. Dalling, S. J. Davies, S. Diaz, B. M. Engelbrecht, K. E. Harms, S. P. Hubbell, C. O. Marks, M. C. Ruiz-Jaen, C. M. Salvador, and A. E. Zanne. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* **91**:3664-3674.
- Wright, S. J., H. C. Muller-Landau, R. Condit, and S. P. Hubbell. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* **84**:3174-3185.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Philippe Birnbaum pour m'avoir donné l'opportunité de travailler de nouveau sur (et dans) les forêts calédoniennes, pour m'avoir initiée à la dynamique forestière et donné une toute autre vision des forêts. Je remercie également Thomas pour son co-encadrement durant ce stage, son aide et ses réflexions aussi bien sur les aspects théoriques que pratiques. Je remercie tous les autres membres de l'équipe du laboratoire de botanique et d'écologie végétale appliquée pour leur accueil chaleureux et la bonne ambiance quotidienne, à savoir Sandrine Isnard, Vanessa Hequet, Céline Chambrey, Hervé Vandrot, Jacqueline Tinel-Fambart, Michèle Magat, Tanguy Jaffré, William Nigot, Robin Pouteau, Elodie Blanchard et Santiago Trueba-Sanchez. Je remercie aussi les guides de DayuBiik, à savoir Moris, Gaby et Jean-Jacques pour leur aide précieuse durant la période de terrain à LaGuen, ainsi que Jérôme Munzinger et Pete Lowry pour leurs lumières sur la flore calédonienne.

Annexe 1 : Contexte de l'étude.

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

Les travaux du laboratoire abordent les domaines de l'écologie, la conservation et la systématique, et ont pour objectif la connaissance et la préservation de la flore de la Nouvelle-Calédonie. Le laboratoire travaille actuellement sur la caractérisation de la végétation, notamment sur la forêt dense humide, la formation végétale la plus diversifiée du territoire mais aussi la moins bien connue. Il étudie également d'autres milieux : forêt sèche, maquis, etc. Des travaux d'écologie sont également en cours, afin d'améliorer les connaissances sur les aspects fonctionnels de ces écosystèmes terrestres, une bonne préservation du milieu nécessitant de connaître sa composition, mais également son fonctionnement. La flore restant très imparfaitement connue, de nombreux travaux en taxonomie sont réalisés, de même que des recherches en phylogénie afin de comprendre les origines et l'évolution de cette diversité.

L'équipe du laboratoire se compose actuellement de 2 chercheurs : Philippe Birnbaum et Sandrine Isnard ; 7 ITA : Céline Chambrey, Gilles Dagostini, Jacqueline Fambart-Tinel, Vanessa Hequet, Michèle Magat, William Nigot et Hervé Vandrot ; 2 post-doctorants : Thomas Ibanez et Robin Pouteau ; 2 thésards : Elodie Blanchard et Santiago Trueba-Sanchez, et 1 directeur de recherche émérite retraité : Tanguy Jaffré.

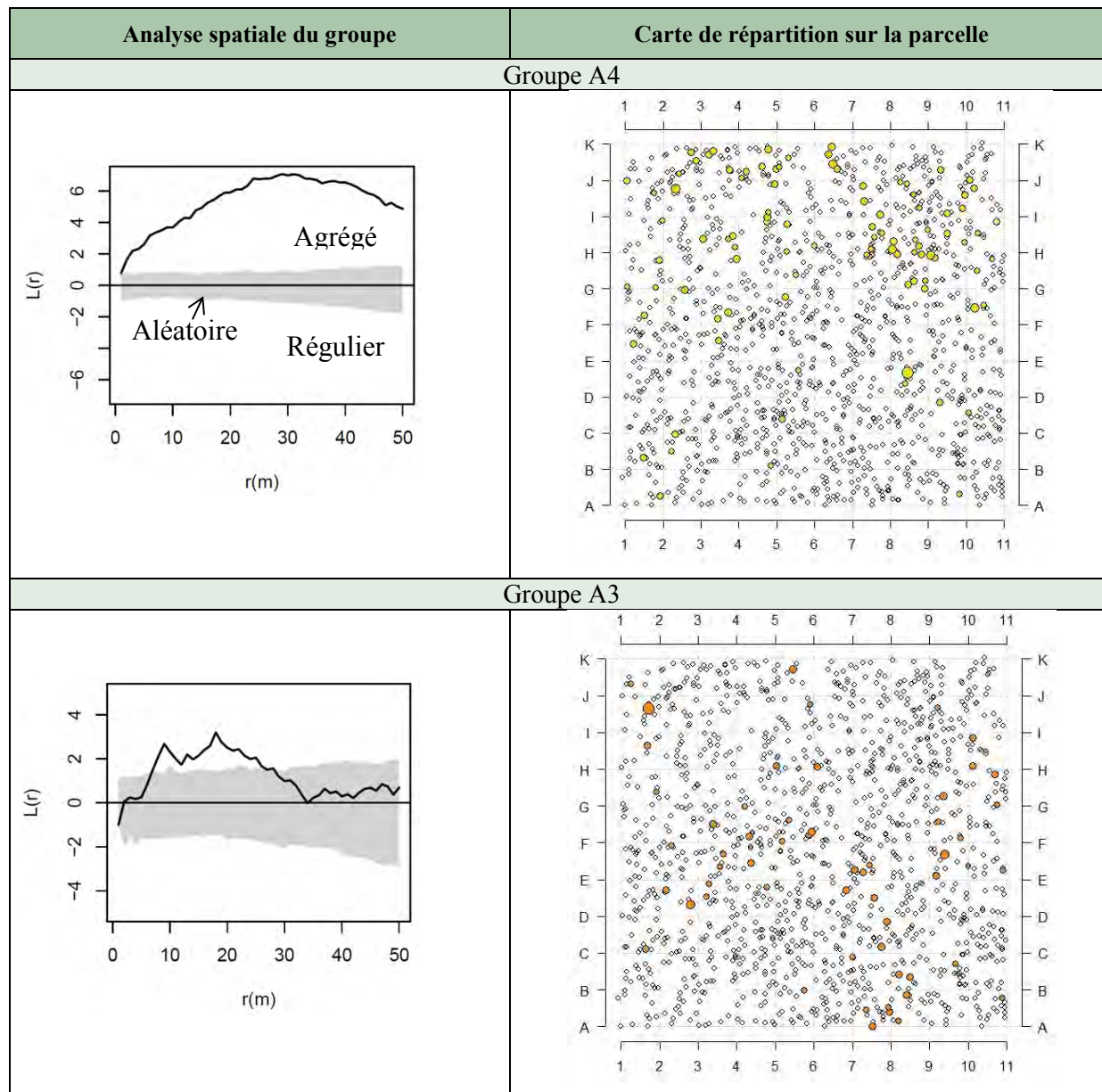
Les activités du laboratoire mettent en jeu des partenariats avec : Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ; Institut Agronomique néo-Calédonienne ; Province Nord ; Province Sud ; Province des Îles Loyautés ; Programme forêt sèche ; Direction du Service d'Etat de l'Agriculture, de la Forêt et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

Annexe 2 Tableau récapitulatif des 28 espèces d'arbres étudiées. Les espèces sont classées selon leur appartenance aux groupes. Pour chaque espèce sont indiqués l'effectif (N), le diamètre maximal et la hauteur maximale sur la parcelle (DBHmax et Hmax) et sur le réseau de parcelles NC-PIPPN (DBHmax NC et Hmax NC), la densité du bois moyenne (WDsp, écart-type indiqué entre parenthèses) et la surface foliaire spécifique moyenne (SLAsp, écart-type indiqué entre parenthèses).

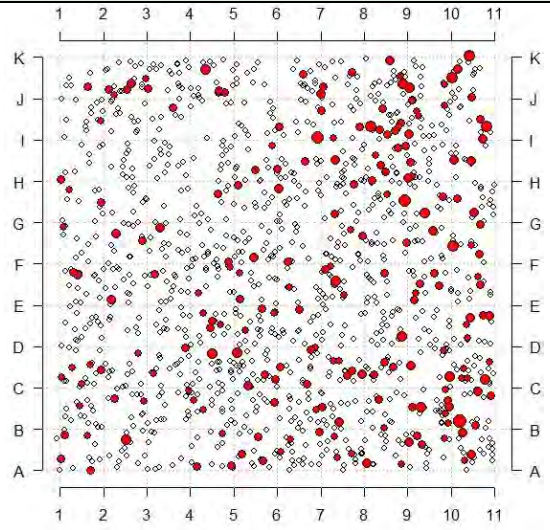
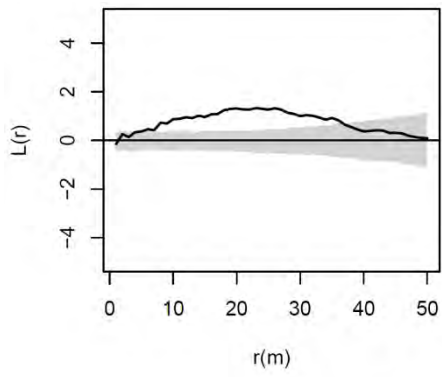
| Groupe | TAXON | FAMILLE | N | DBH max | DBH maxNC | Hmax | Hmax NC | WDsp | SLAsp |
|--------|---|----------------|----|---------|-----------|------|---------|----------------|-----------------|
| A1 | <i>Acropogon grandiflorus</i> | Malvaceae | 7 | 17,5 | 17,5 | 8,8 | 8,8 | 0,45 (0,08) | 59,6 (6,7) |
| | <i>Pisonia gigantocarpa</i> | Nyctaginaceae | 43 | 47,4 | 68,9 | 11,4 | 11,4 | 0,33 (0,02) | 81,6 (21,3) |
| | <i>Polyosma leratii</i> | Escalloniaceae | 5 | 16,6 | 16,9 | 8,2 | 8,2 | 0,50 (0,03) | 76,0 (10,5) |
| | <i>Symplocos neocaledonica</i> | Symplocaceae | 5 | 29,0 | 29,0 | 7,8 | 7,8 | 0,44 (0,11) | 66,4 (12,4) |
| A2 | <i>Barringtonia longifolia</i> | Lecythydaceae | 26 | 42,7 | 42,7 | 13,6 | 13,6 | 0,54 (0,02) | 87,4 (12,7) |
| | <i>Cryptocarya oubatchensis</i> | Lauraceae | 13 | 35,0 | 35,0 | 14,8 | 14,8 | 0,54 (0,04) | 79,8 (7,7) |
| | <i>Ficus otophora</i> | Moraceae | 25 | 42,7 | 42,7 | 10,4 | 10,4 | 0,49 (0,04) | 70,7 (10,7) |
| | <i>Ficus racemigera</i> | Moraceae | 8 | 17,8 | 31,8 | 13,1 | 13,1 | 0,51 (0,05) | 75,6 (19,5) |
| | <i>Guioa ovalis</i> | Sapindaceae | 32 | 17,5 | 26,6 | 19,3 | 19,3 | 0,47 (0,04) | 63,0 (6,6) |
| | <i>Hedycarya cupulata</i> | Monimiaceae | 65 | 47,7 | 47,7 | 14,5 | 17,9 | 0,49 (0,05) | 80,5 (27,8) |
| | <i>Hedycarya engleriana</i> | Monimiaceae | 22 | 43,3 | 43,3 | 11,2 | 11,2 | 0,48 (0,02) | 143,0 (18,8) |
| | <i>Polyscias bracteata</i> | Araliaceae | 20 | 15,9 | 30,2 | 13,4 | 13,4 | 0,40 (0,06) | 54,5 (4,9) |
| A3 | <i>Cryptocarya sp. "aurea" ined. (Munzinger 4792)</i> | Lauraceae | 40 | 41,7 | 41,7 | 16,0 | 16,0 | 0,56 (0,02) | 59,4 (4,7) |
| | <i>Glochidion billardierei</i> | Phyllanthaceae | 7 | 18,1 | 38,2 | 14,4 | 14,4 | 0,55 (0,04) | 103,2 (12,0) |
| | <i>Hernandia cordigera</i> | Hernandiaceae | 8 | 58,3 | 120,0 | 16,3 | 34,7 | 0,36 (0,11) | 72,1 (12,1) |
| A4 | <i>Crossostylis multiflora</i> | Rhizophoraceae | 90 | 91,4 | 91,4 | 29,2 | 29,2 | 0,51 (0,04) | 69,7 (15,1) |
| | <i>Plerandra gabriellae</i> | Araliaceae | 10 | 59,2 | 59,2 | 26,8 | 26,8 | 0,52 (0,05) | 47,6 (4,8) |
| B2 | <i>Garcinia puat</i> | Clusiaceae | 6 | 38,5 | 38,5 | 8,8 | 10,0 | 0,63 (0,05) | 82,3 (9,1) |
| | <i>Gardenia oudiepe</i> | Rubiaceae | 7 | 16,6 | 21,7 | 9,4 | 9,4 | 0,74 (0,02) | 83,2 (9,1) |
| B3 | <i>Acropogon schistophilus</i> | Malvaceae | 5 | 26,1 | 45,5 | 13,0 | 13,0 | 0,63 (0,03) | 53,8 (4,2) |
| | <i>Cryptocarya longifolia</i> | Lauraceae | 7 | 47,1 | 47,1 | 17,2 | 17,2 | 0,67 (0,05) | 55,5 (6,5) |
| | <i>Cupaniopsis macrocarpa</i> | Sapindaceae | 45 | 44,9 | 44,9 | 17,4 | 23,5 | 0,74 (0,02) | 56,3 (9,3) |
| | <i>Cupaniopsis petiolulata</i> | Sapindaceae | 59 | 35,3 | 55,7 | 15,5 | 15,5 | 0,75 (0,06) | 65,8 (7,8) |
| | <i>Dysoxylum kouiriense</i> | Meliaceae | 61 | 46,2 | 46,2 | 16,4 | 16,4 | 0,68 (0,04) | 69,8 (8,9) |
| | <i>Guioa microsepala</i> | Sapindaceae | 18 | 17,2 | 28,7 | 10,1 | 12,7 | 0,64 (0,03) | 63,0 (6,3) |
| | <i>Pycnandra comptonii</i> | Sapotaceae | 76 | 70,0 | 70,0 | 18,8 | 24,9 | 0,66 (0,03) | 37,1 (2,6) |

| | | | | | | | | | |
|----|--------------------------------|----------------|----|------|-------|------|------|----------------|---------------|
| B4 | <i>Calophyllum caledonicum</i> | Calophyllaceae | 13 | 72,6 | 118,7 | 20,6 | 51,2 | 0,70 (0,03) | 48,9 (5,9) |
| | <i>Syzygium amieuense</i> | Myrtaceae | 12 | 50,9 | 50,9 | 21,4 | 21,4 | 0,59 (0,02) | 62,5 (7,7) |

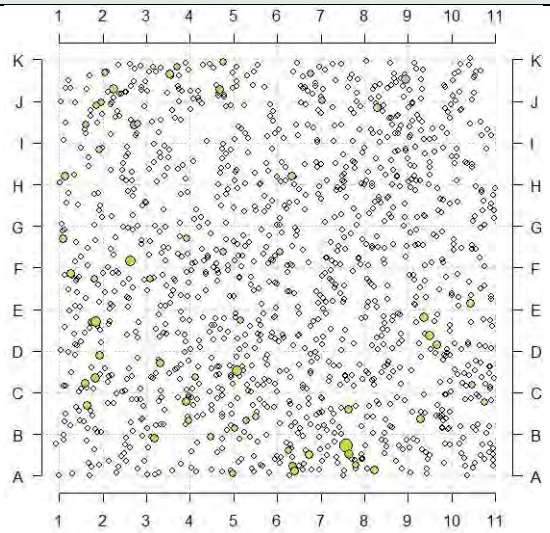
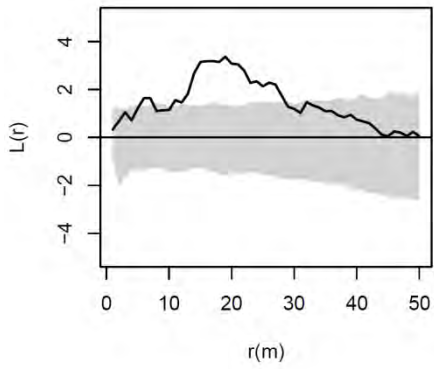
Annexe 3 : Estimation du voisinage de second ordre [L(r)-r] décrivant le patron spatial des groupes de densité de bois (A et B) et des 6 sous-groupes (taille maximale potentielle T_{mp} et densité du bois) et leur localisation spatiale sur la parcelle. L'effectif de chaque groupe (N) est indiqué. Le patron spatial du groupe B2 n'est pas représenté en raison d'un effectif insuffisant ($N < 15$).



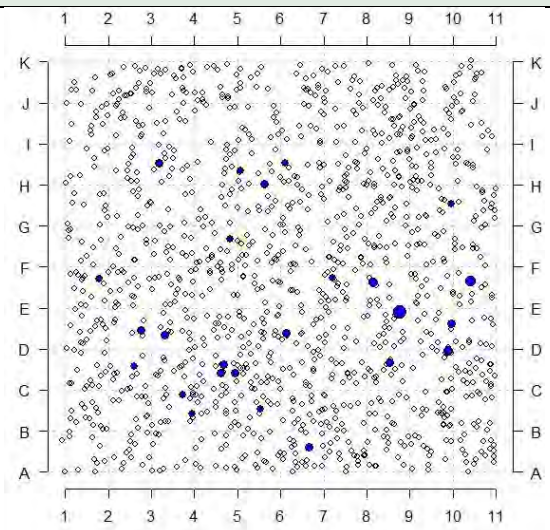
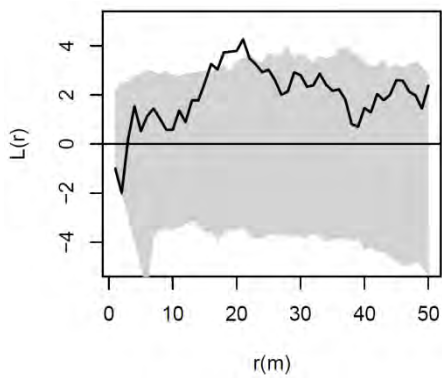
Groupe A2



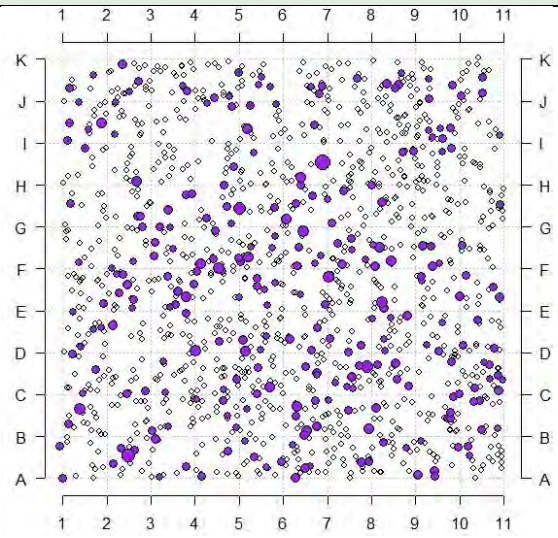
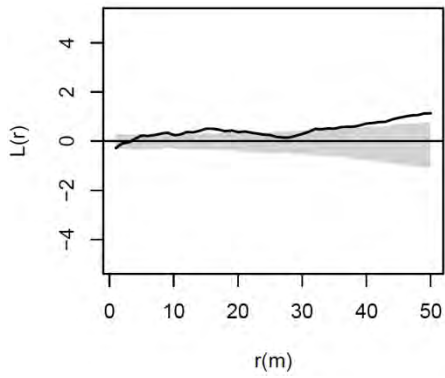
Groupe A1



Groupe B4



Groupe B3



Groupe B2 : Non représenté en raison d'un effectif trop faible ($N < 15$)

Résumé : Cette première étude d'1ha de forêt dense humide de Nouvelle-Calédonie par une approche fonctionnelle et spatiale a permis d'appréhender la diversité de ces forêts. Elle permet d'identifier différents assemblages floristiques, associés à des états de dynamique distincts. Les traits fonctionnels de densité du bois et hauteur maximale ont été identifiés comme les plus pertinents pour effectuer des regroupements d'espèces. Les groupes fonctionnels formés ont pu être assimilés à des marqueurs d'états de la dynamique forestière. L'approche spatiale de ces groupes a montré qu'ils n'étaient pas distribués aléatoirement sur la parcelle. Sur le plan horizontal, les groupes ont un comportement agrégatif et mettent en avant différents patches d'assemblages floristiques. Ces patches sont associés à différentes états de dynamique. Sur le plan vertical, les résultats montrent une évolution différente des unités de végétation selon les groupes présents dans les strates supérieures de la canopée. Ainsi, cette étude montre que la dynamique forestière est un paramètre essentiel à prendre en compte pour appréhender la mosaïque de végétation. L'emploi d'un petit nombre de traits fonctionnels clés permet d'appréhender facilement d'un point de vue indirecte cette dynamique.

Mots-clés : *dynamique forestière ; hétérogénéité floristique ; groupes fonctionnels; approche spatiale ; forêts denses humides ; Nouvelle-Calédonie*

Abstract: This first study of 1ha of tropical rainforest in New-Caledonia by a functional and spatial approach allowed an understanding of the diversity of these forests. It allowed to identify different floristic assemblages and to associate them with different states of dynamic. Wood density and maximum height were identified as the best functional traits for clustering species. A spatial approach of this groups indicate that there are not randomly distributed. On the horizontal plane, these groups have an aggregative behavior and highlight different patches of floristic assemblages. These patches are associated with different states of dynamics. On the vertical plane, results show different evolutions of vegetation units according to the groups present in the upper layers of the canopy. Thus, this study shows that forest dynamics is essential to take into account to understand the mosaic of vegetation parameters. The use of few key functional traits permits to easily understand an indirect view of this dynamic.

Keywords: *forest dynamic; floristic heterogeneity; functional groups; spatial approach; rainforest; New-Caledonia*