

MÉMOIRE

Présenté par : Elias GANIVET

Dans le cadre du

Master Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement

Mention : **Sciences forestières, biologie et écologie pour la forêt, l'agronomie et la gestion des écosystèmes**

Spécialité : **Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes**

Stage effectué du **20/01/2014** au **20/06/2014**

À :

Institut Agronomique néo-Calédonien - Laboratoire de botanique et d'écologie végétale appliquées - Centre IRD de Nouméa - Nouvelle-Calédonie

Sur le thème :

Identification de marqueurs structuraux d'états dynamiques en forêts denses humides néo-Calédoniennes

Pour l'obtention du

DIPLÔME NATIONAL DE MASTER

Enseignant-tuteur responsable de stage :

Stéphane TRAISSAC

Maître de stage :

Philippe BIRNBAUM & Thomas IBANEZ

Soutenu le : **24/06/2014**

Remerciements

Je tiens avant tout à remercier Philippe BIRNBAUM pour m'avoir accueilli au sein du laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées. Je le remercie tout particulièrement pour m'avoir permis d'effectuer ce stage de terrain, ainsi que pour le choix de la problématique de ce projet de recherche auquel je porte un fort intérêt. Je tiens à le remercier pour ses précieux conseils dans la rédaction de ce mémoire et pour toutes les connaissances qu'il a su m'apporter, que ce soit en botanique ou concernant l'écologie des forêts tropicales.

Un grand merci à Thomas IBANEZ pour son co-encadrement durant ce stage, son accompagnement et ses réflexions aussi bien sur les aspects théoriques que pratiques. Je le remercie tout particulièrement pour son aide dans l'analyse statistique des données et dans la rédaction des scripts R.

Je tiens à remercier toutes les personnes ayant participé aux missions de terrain en province nord, à savoir Philippe BIRNBAUM, Thomas IBANEZ, Elodie BLANCHARD, Hervé VANDROT, Thomas BOUTREUX et Jade de la tribu de Ouaté. Je les remercie pour leur sympathie, leur bonne humeur ainsi que pour l'important travail réalisé sur le terrain sans lequel cette étude n'aurait pas été possible.

Je remercie également tous les autres membres de l'équipe du laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées pour leur accueil chaleureux et la bonne ambiance quotidienne, à savoir Sandrine ISNARD, Vanessa HEQUET, Jacqueline TINEL-FAMBART, Michèle MAGAT, Tanguy JAFFRÉ, William NIGOT, Robin POUTEAU et Santiago TRUEBA-SANCHEZ.

Des remerciements aussi à Elise BAYLE, étudiante de M2 en stage à l'IAC, pour l'important travail de modélisation réalisé sur la distribution théorique des espèces de cette étude.

Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes que j'aurais oubliées mais qui ont contribué de près ou de loin à la rédaction de ce rapport.

En vous souhaitant une bonne lecture...

Cordialement,

Elias Ganivet

Avant-propos

L'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC) est un organisme de recherche présent sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie. Il a pour missions de contribuer au développement rural de la Nouvelle-Calédonie, à la protection de son environnement et au maintien des populations rurales, dans la perspective d'un développement durable. Créé en 1999, l'IAC est un organisme public local, original et unique en Nouvelle-Calédonie, de par ses missions et ses membres. Ayant un statut de syndicat mixte, ses membres fondateurs regroupent les trois provinces, la Nouvelle-Calédonie, le Cirad ainsi que l'Etat et la Chambre d'agriculture.

Pour répondre aux enjeux majeurs du développement, l'IAC décline ses recherches autour de trois grands axes :

- Axe I : Connaissance et amélioration des agrosystèmes
- Axe II : Diversité biologique et fonctionnelle des écosystèmes terrestres
- Axe III : Nouvelles ruralités et destin commun

L'Axe II notamment s'attache à mieux connaître la biodiversité terrestre indigène, évaluer les impacts des menaces, afin d'améliorer la gestion de l'environnement et les méthodes de restauration écologiques.

Bien que rattaché à l'IAC sur le plan administratif, l'ensemble du stage à été réalisé au sein du laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées de Nouméa faisant partie de l'Unité Mixte de Recherche (UMR) AMAP (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes). Les travaux du laboratoire ont pour objectifs 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 : forêts sèches, maquis, etc. . . Des travaux d'écologies 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.

Sommaire

1	Introduction	1
2	Matériel & Méthode	4
2.1	Sites d'études : réseau de parcelles NC-PIPPN (New-Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network)	4
2.2	Espèces étudiées	6
2.3	Plan d'échantillonnage	6
2.4	Méthode d'analyse des résultats	7
2.4.1	Analyse de la structure spatiale des espèces	7
2.4.2	Analyse de la structure spatiale des diamètres	8
2.4.3	Relation entre paramètres structuraux/floristiques et populations	9
3	Résultats	11
3.1	Répartition spatiale des espèces	11
3.2	Structure spatiale des diamètres	16
3.3	Structure et composition floristique	16
3.3.1	Densité d'arbre	16
3.3.2	Richesse spécifique	18
3.3.3	Surface terrière	18
4	Discussion	20
4.1	Répartition spatiale	20
4.2	Le Tamanou, un marqueur de la dynamique?	22
5	Conclusion	24
	Références	25
	Annexes	31

1 Introduction

Alors qu'elles ne représentent que 7% des terres émergées (Spichiger, 2002), les forêts tropicales humides abritent plus de la moitié des espèces terrestres de la planète (Raven et al., 2000; Jordan, 2005) et la richesse spécifique des arbres y atteint des valeurs extrêmes (Gentry, 1990; Puig, 2001). Une étude menée sur 50 hectares de forêt tropicale de basse altitude à Pasoh (Malaisie) a ainsi mis en évidence un total de 814 espèces d'arbres, certaines parcelles atteignant jusqu'à 400 espèces sur un hectare (Turner, 2001). En comparaison, un peuplement d'arbres en forêt tempérée atteint une richesse spécifique maximale de 10 espèces d'arbres à l'hectare (Blondel, 1995).

Depuis Aubréville (1938) la forêt dense humide n'est plus considérée comme une entité homogène mais comme une mosaïque d'unités de végétation présentant des états dynamiques différents (Riera et al., 1998; Puig, 2001). Cette mosaïque est liée en partie à l'hétérogénéité spatio-temporelle des conditions biotiques (compétition intra- et inter-spécifique, facilitation, dispersion de graines (Gonzalez et al., 2010)) et abiotiques du milieu (lumière, climat, sol, relief (Couteron et al., 2003)). Ces facteurs sont connus pour fortement influencer la dynamique (évolution de la structure et la composition) d'un peuplement (Clark et al., 2004; Chao et al., 2008; Brassard et al., 2010). De nombreux autres processus complexes (aléas de recrutement, croissance, mortalité) s'inscrivent également dans la succession d'états dynamiques au sein du cycle sylvigénétique (régénération, maturation et sénescence de la forêt). Ces transformations agissent ainsi en retour sur les conditions écologiques (changement de l'intensité lumineuse, de l'encombrement) ce qui concourt à une transformation de la composition floristique (Cutler et al., 2008).

Les perturbations jouent également un rôle important dans la variation des unités de végétation au sein d'une forêt (Denslow, 1987; Riera et al., 1990). Les chablis (trouées de lumière créées par un arbre tombant au sol) et volis (mort sur pied) créent des zones de régénération qu'Oldeman (1983) qualifie d'éco-unités. Ces variations dans la structure de la canopée influencent fortement la disponibilité et la distribution spatiale de la lumière dans le sous-bois (Horn, 1971; Aber, 1979; Bradshaw and Spies, 1992; Baldocchi and Collineau, 1994; Brown and Parker, 1994). La lumière constitue un facteur environnemental majeur impactant la croissance et la survie de beaucoup d'espèces forestières (Chazdon et al., 1996; Whitmore, 1996), sa distribution peut donc directement affecter le patron de régénération des espèces (Clark and Clark, 1992; Clark et al., 1996; Nicotra et al., 1999). La taille de la trouée a également 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, leur surface et constitue un moteur de la dynamique et de la diversité des forêts tropicales (Connell, 1978). Dans tous les cas, les unités de végétation suivent une séquence de développement dont chaque stade (ou phase) peut être caractérisé par ses composantes floristiques et structurales (Whitmore, 1989; Hallé et al., 1978; Torquebiau, 1981; Riera, 1983; Riera et al., 1990).

Comprendre les processus régissant la distribution des espèces est un objectif fondamental en écologie. De nombreuses études sur la structuration spatiale des communautés ont donc déjà été menées en forêt tropicale humide (Condit et al., 2000; Franklin and Rey, 2007; Lin et al., 2013). Deux mécanismes sont souvent cités dans la littérature comme étant les principaux déterminants dans la distribution des espèces : les variations environnementales et les limites de dispersion (Leibold and McPeck, 2006; Laliberté et al., 2009; Smith and Lundholm, 2010). Ces mécanismes sont notamment liés à deux modèles contrastés en écologie des communautés. D'une part la théorie de la niche postule que la distribution spatiale des espèces est gouvernée par des processus déterministes (propres à chaque espèce) en relation avec les variations environnementales (Tilman, 1982). D'autre part, la théorie neutre prédit que la distribution des espèces est déterminée uniquement par des événements stochastiques tels la dispersion des graines (Hubbell, 2001). Les forêts tropicales sont connues pour présenter des agrégations d'arbres conspécifiques à plusieurs échelles spatiales (Hubbell, 1979; Condit et al., 2000; Réjou-Méchain et al., 2011). Cette agrégation est notamment en partie attribuée à ces deux mécanismes (Nathan and Muller-Landau, 2000; Plotkin et al., 2000; Harms et al., 2001) ainsi qu'à des processus neutres (Hubbell, 2001). Cependant l'importance relative de ces mécanismes sur la distribution des espèces varie considérablement entre les communautés et les régions. Par exemple, en Amazonie Tuomisto et al. (2003) ont trouvé que les conditions du milieu expliquaient mieux cette répartition que les limites de dispersion, alors qu'un phénomène inverse est trouvé par Valencia et al. (2004). Les communautés dictées par les limites de dispersion sont cependant connues pour causer une agrégation spatiale des juvéniles au voisinage des adultes (Dalling et al., 2002). Dans le cas d'une communauté uniquement agrégée par des facteurs structurant l'environnement, cette attraction entre juvéniles et adultes n'est pas observée.

Dans la mesure où les différents états de la dynamique, ainsi que les processus impliqués dans un peuplement, se produisent sur des pas de temps relativement longs, une étude diachronique (suivi dans le temps) reste difficile à mettre en place. Il est cependant possible d'aborder indirectement la dynamique des forêts humides par des observations synchroniques sur les structures forestières (Brokaw, 1985; Pascal and Pelissier, 1996; Riera et al., 1998), notamment à partir de marqueurs structuraux et floristiques (Condit et al., 1998). La présence (ou l'absence) de certaines espèces et/ou la structuration de leur population pourrait en effet constituer un marqueur de ces états dynamiques.

En Nouvelle-Calédonie, en dehors des études relatives aux forêts sèches, aux maquis miniers (Jaffre et al., 1997) ou centrées sur une espèce associée aux sols ultrabasiques (*Araucaria sp.*, *Agathis sp.*, *Nothofagus sp.*) (Read et al., 1995; Rigg et al., 1998; Enright et al., 2003), certains écosystèmes comme les forêts denses humides sur sol non-ultrabasique demeurent peu étudiés. Il apparaît donc important de mettre en place une étude portant sur la dynamique de ces milieux afin de compléter les connaissances descriptives, et permettre une meilleure compréhension de leur fonctionnement.

Une étude menée en 2013 à l'échelle d'une parcelle de 1ha avait permis de définir un premier jeu de marqueurs d'états de dynamique d'une forêt dense humide de Nouvelle-Calédonie (Dubreuil, 2013). Basé sur l'étude des traits fonctionnels, ce travail avait notamment permis d'établir des groupes d'espèces aux tendances dynamiques (stratégies écologiques) distinctes. Deux comportements extrêmes avait ainsi pu être distingués : d'une part les héliophiles (espèces de lumière) et d'autre part les sciaphiles (espèces d'ombre). Les héliophiles, connues pour se régénérer à la faveur des trouées, présentent généralement des taux de croissance et de mortalité élevés. Ces espèces, dites pionnières, sont ainsi marqueurs d'une phase précoce de la succession écologique. Les espèces sciaphiles, plus tolérantes à l'ombre, sont connues pour présenter de plus faibles taux de croissance et de mortalité. Pouvant survivre et se régénérer dans le sous-bois, ces espèces sont donc des marqueurs d'une phase plus avancée de la succession écologique (Bazzaz and Pickett, 1980; Pickett et al., 1987; Riera et al., 1990; Westoby et al., 2002).

L'objectif général du travail consiste à identifier des marqueurs spécifiques des états dynamiques à travers l'étude de la distribution d'espèces communes des forêts denses humides néo-calédoniennes. D'après des observations ponctuelles faites sur le terrain, le "Tamanou" (*Calophyllum caledonicum*) semble par exemple être une espèce à large répartition géographique abondamment retrouvée en sous-bois à l'état jeune et dans la canopée à l'état adulte. De plus elle ne semble jamais se rencontrer directement en pleine lumière (tel le bord de pistes) dans les jeunes stades mais principalement en zone forestière légèrement ombragée, en bordure de trouée par exemple. Nous supposons donc que cette espèce pourrait être marqueur de petites perturbations dans la canopée, de type chablis ou mort sur pied, sans pour autant que cette hypothèse n'ait été testée.

Nous testons l'hypothèse que (1) le peuplement présente une répartition spatiale non aléatoire et que (2) cette répartition est liée à la présence de paramètres structuraux et floristiques particuliers.

Pour ce travail, nous étudions la répartition spatiale des espèces à différentes échelles, depuis la Nouvelle-Calédonie jusqu'à une échelle plus fine (parcelle de 1 ha), puis entre les peuplements adultes et juvéniles au sein d'une parcelle. Dans le cas d'une distribution non aléatoire des espèces, nous analyserons la structure diamétrique spatiale à l'échelle de chaque parcelle. Une autocorrélation spatiale positive indiquerait la présence de groupes d'arbres de circonférences voisines. De plus, cette répartition non aléatoire suggèrerait la présence de processus structurant l'espace. Deux processus pourraient alors expliquer la répartition des espèces : les variations environnementales et les limites de dispersion. Une indépendance entre les distributions spatiales des adultes et des juvéniles indiquerait que seules les facteurs environnementaux ont un rôle. Ces facteurs pourraient alors être caractérisés par des paramètres structuraux ou floristiques particuliers au voisinage des individus.

2 Matériel & Méthode

2.1 Sites d'études : réseau de parcelles NC-PIPPN (New-Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network)

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) aux températures 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 sur la côte Ouest et plus de 3000 mm/an sur la côte Est (Météo France). La Nouvelle-Calédonie est fréquemment parcourue par des cyclones (1,4 par an) et des dépressions tropicales (3,4 par an) (Météo France). L'archipel est connu pour la richesse (env. 3170 espèces) et l'endémisme (près de 76%) de sa flore (Jaffre et al., 1997; Morat et al., 2011) et constitue un hotspot de biodiversité (Myers et al., 2000). Cependant comme ailleurs dans le monde, les forêts calédoniennes ont été très largement impactées par les activités anthropiques. Selon les estimations, 50% de la superficie des forêts denses humides et 98% des forêts sèches auraient déjà disparu (Jaffre et al., 1997).

Notre étude se base sur un jeu de données préexistant (NC-PIPPN) issu d'un réseau de parcelles mis en place à partir de 2005 par l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement) de Nouméa. Le réseau comptabilise 216 parcelles de 0.04ha (soit 20 x 20m) distribuées de manière équitable entre sol ultramafique et volcano-sédimentaire exclusivement sur la Grande Terre (Ibanez et al., 2013). Le réseau compte également 6 parcelles de 1ha (100 x 100m), chacune divisée en 100 sous-parcelles de 10 x 10m afin de faciliter la cartographie et les notations. Ces parcelles, situées dans des peuplements uniformes de forêt tropicale humide entre 5m et 1292m d'altitude, sont distribuées de manière homogène à travers l'ensemble des massifs forestiers. Au sein de ces parcelles, toutes les plantes (arbres, fougères arborescentes, palmiers et lianes) présentant un diamètre à hauteur de poitrine (DBH) supérieur à 5 cm (parcelles de 0.04ha) ou 10 cm (parcelles de 1ha) furent identifiées à l'espèce, mesurées en circonférence et marquées d'un numéro permanent. A la différence des parcelles de 0.04ha, la position exacte en X et Y de chaque arbre a été relevée dans les parcelles de 1ha, permettant ainsi de renseigner sur la structuration spatiale des communautés. L'étude a été menée uniquement en province nord sur sol volcano-sédimentaire, soit sur 6 parcelles de 1ha et 101 parcelles de 0.04ha (Fig. 1).

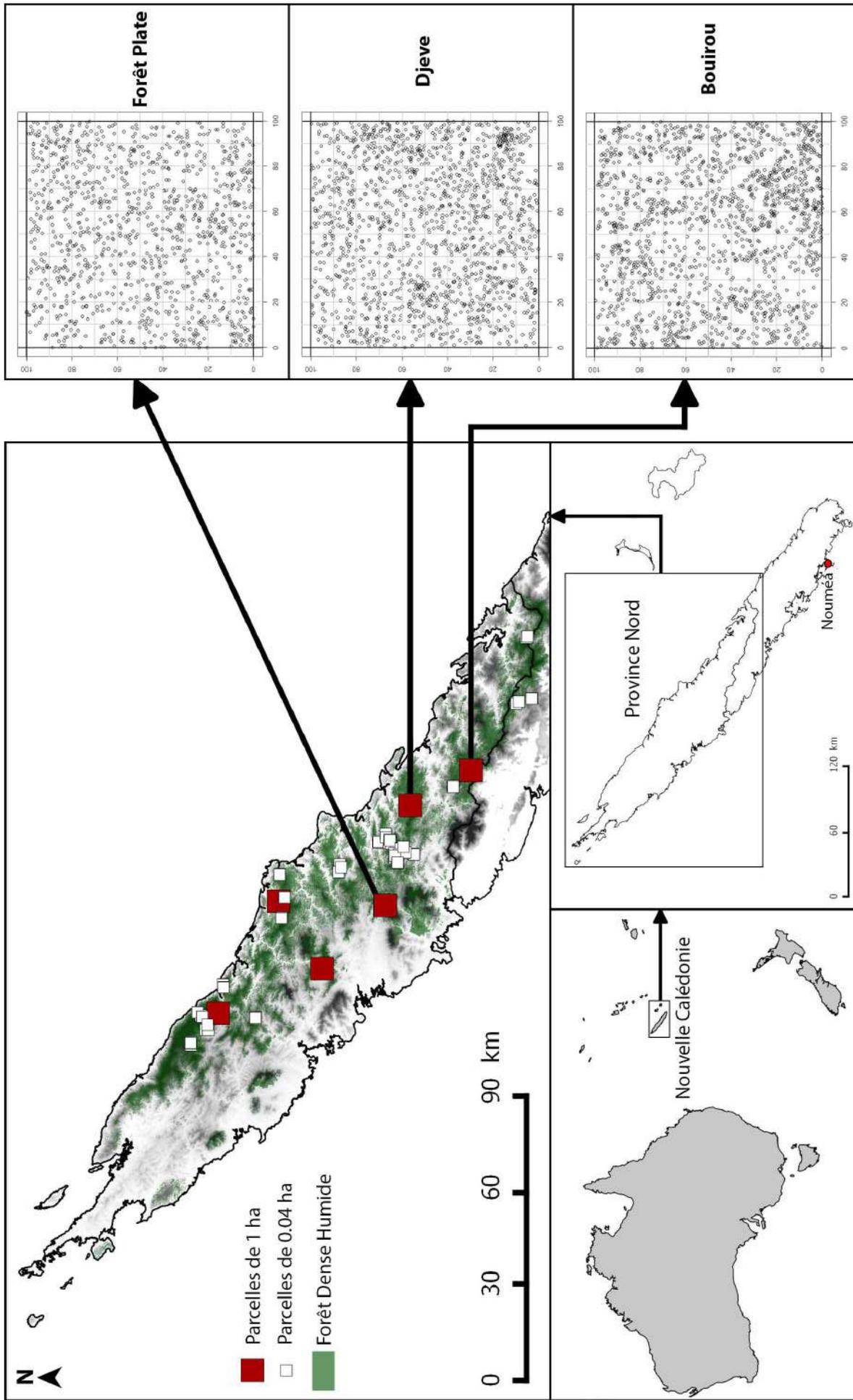


FIGURE 1 – Localisation de la Nouvelle-Calédonie et du réseau NC-PIPPN. Le positionnement des arbres de DBH ≥ 10 cm est présenté sur les parcelles dans lesquelles l'échantillonnage du stade juvénile a été mené.

2.2 Espèces étudiées

A partir du réseau NC-PIPPN cinq espèces à large répartition géographique, abondantes et facilement identifiables ont été sélectionnées en tant que marqueur structurel potentiel (Tab. 1). Une attention particulière a été portée au Tamanou (*Calophyllum caledonicum*), un arbre endémique de Nouvelle-Calédonie pouvant atteindre 30 m de haut et plus de 1 m de diamètre (CIRAD, 1992). Cette espèce se retrouve uniquement sur la Grande Terre dans toutes les forêts denses humides de basse et moyenne altitude (jusqu'à 950m d'altitude), à la fois sur sol ultramafique et non ultramafique. Du fait d'une exploitation ancienne pour son bois de qualité en menuiserie et charpente (CIRAD, 1992), le Tamanou est une espèce relativement bien connue par les forestiers et la population locale.

Tableau 1 – Espèces étudiées et leurs caractéristiques écologiques (Estimées à partir du réseau NC-PIPPN).

	Hauteur max (m)	Densité de bois (g/cm ³)	Taille de fruit max (cm)	Limites altitudinal (m)	Circonférence max (cm)
<i>C. caledonicum</i>	21.80	0.67	33.55	50-950	373
<i>H. cupulata</i>	27	0.55	12.05	100-1300	150
<i>H. engleriana</i>	18	0.56	9.34	150-1250	136
<i>K. sinuata</i>	26.80	0.50	57.23	150-1300	280
<i>P. comptonii</i>	32.60	0.70	44.08	150-1200	340

Les quatre autres espèces ont été étudiées à titre comparatif. Les deux espèces d'*Hedycarya* (*Hedycarya cupulata* et *Hedycarya engleriana*) sont principalement des espèces de sous-bois, atteignant rarement de grandes circonférences et hauteurs, mais que l'on retrouve extrêmement fréquemment en forêt dense humide jusqu'à 1250-1300m d'altitude. Le *Kermadecia sinuata* et le *Pycnanandra comptonii* sont deux espèces moins communes mais pouvant donner de grands arbres en hauteur et en circonférence. On peut les retrouver entre 150 et 1200-1300m d'altitude.

Un travail réalisé récemment par Bayle (Données non publiées) a permis de modéliser la répartition théorique de ces espèces en Nouvelle-Calédonie (Annexe 1). Le Tamanou se distingue des autres espèces en présentant une répartition théorique quasi uniforme sur l'ensemble du territoire de la Grande Terre. Ce travail sera utilisé à titre comparatif avec la répartition spatiale observée.

2.3 Plan d'échantillonnage

Afin d'identifier des marqueurs structuraux d'états dynamiques il a été nécessaire de s'intéresser à tous les stades de développement des espèces, et notamment les jeunes stades. Dans le cadre de cette étude, un échantillonnage des juvéniles a ainsi été réalisé. Le stade juvénile a été défini pour les individus de diamètre à hauteur de poitrine compris entre 1 et 10 cm et le stade adulte pour les individus de diamètre supérieur à 10 cm. Trois parcelles de 1 hectare (Forêt

Plate, Bouirou et Djeve) sur les six ont ainsi été échantillonnées pour ces jeunes stades (Fig. 1). Les individus échantillonnés ont été mesurés en diamètre, étiquetés et cartographiés. La mesure des diamètres a été effectuée à l'aide d'un ruban mètre ou d'un pied à coulisse pour les plus petits DBH. Chaque individu a également été positionné dans la parcelle à l'aide d'un télémètre laser (TruPulse™ 360B, Laser Technology Inc.) en prenant un point de référence (arbres adulte ou coin de sous-parcelle) puis en mesurant la distance et l'azimut par rapport à l'individu. Cela a ainsi permis de connaître la position "exacte" en X et Y de chaque individu juvénile dans la parcelle.

2.4 Méthode d'analyse des résultats

2.4.1 Analyse de la structure spatiale des espèces

L'analyse de la structure spatiale des espèces a été réalisée à plusieurs échelles. Le réseau de 0.04ha a permis de caractériser la structure spatiale à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. L'analyse a ensuite été menée au sein des parcelles de 1ha. Elle a consisté à (1) tester la persistance des patrons de distribution entre les deux échelles spatiales (réseau de 0.04ha et peuplement adultes au sein des parcelles); (2) tester la persistance des patrons de distribution entre les peuplements adultes et juvéniles au sein de chaque parcelle; et (3) étudier les interactions entre ces deux peuplements. En complément, la structure diamétrique des espèces a été étudiée sur les trois parcelles d'étude afin d'observer comment se répartissent les effectifs entre adultes et juvéniles.

L'utilisation de l'indice de Morisita (Morisita, 1959, 1962) normalisé (variant de -1 à 1) a permis d'étudier l'agrégation des espèces cibles au sein du réseau de 0.04ha. Les espèces présentant un indice de Morosita inférieur à -0,5 sont équitablement réparties entre les différentes parcelles, tandis que les espèces avec un indice supérieur à 0,5 sont agrégées dans certaines parcelles (la distribution est aléatoire entre -0,5 et 0,5).

Disposant des positions (x_i, y_i) des individus dans le plan horizontal, la structure spatiale des populations a été étudiée à l'échelle des parcelles de 1ha. Cette analyse a été réalisée en utilisant la statistique $K(d)$ de Ripley (1976), sur laquelle la fonction (L) (transformation linéarisante) a été appliquée (Besag, 1977). La fonction de Besag (1977) présente l'avantage de décrire la répartition spatiale d'une espèce pour des distances (r) allant de 5 à 50m. Par ailleurs, elle est normalisée et permet donc de comparer la structure de semis qui n'ont pas le même nombre de points. Les adultes et les juvéniles de chaque espèce cible ont été séparés en deux peuplements distincts. Chaque peuplement a ainsi été représenté par une liste d'arbres $A_i (i=1, \dots, i=N)$, eux-mêmes caractérisés par leur position (x_i, y_i) dans le plan horizontal. Les peuplements ont alors été assimilés à des semis de points, la structure du peuplement étant caractérisée par celle du semis.

Afin de caractériser le patron spatial observé, la statistique calculée a été comparée à celle d'un patron spatial aléatoire (CSR : Complete Spatial Randomness). Le patron CSR a été construit en réalisant 500 simulations de Monte Carlo pour chaque espèce, en conservant le même nombre d'individus, mais avec une répartition aléatoire (processus de Poisson). Un intervalle de confiance

à 95% (IC) du patron de répartition aléatoire a ensuite été construit.

L'effectif minimum pour l'analyse a été fixé à 10 individus. Les parcelles où le peuplement présentait un effectif trop faible n'ont pas été comptées. L'analyse a été réalisée à deux niveaux : intragroupe et intergroupe. Elle a permis de définir le patron de répartition spatiale des peuplements adultes et juvéniles ainsi que le patron d'interaction spatiale entre ces deux peuplements. Pour un patron CSR, $L(r) - d = 0$; $L(r) - d$ devient négative lorsque le patron spatial de l'espèce est régulier et positive lorsqu'il est agrégé (Fig. 2). Pour le patron d'interaction entre deux peuplements, $L_{1-2}(r) - d$ est nulle si les distributions des deux peuplements sont indépendantes, négative s'il y a répulsion, et positive s'il y a attraction entre les peuplements (Goreaud and Pélissier, 2003). Les analyses ont été faites sous l'hypothèse que le système est homogène (densité constante à travers la parcelle) et isotrope (absence de direction préférentielle dans le placement des arbres). Les analyses statistiques ont été réalisées via le package ads (Pelissier and Goreaud, 2014) du logiciel R (version 3.0.2) (R Core Team, 2013).

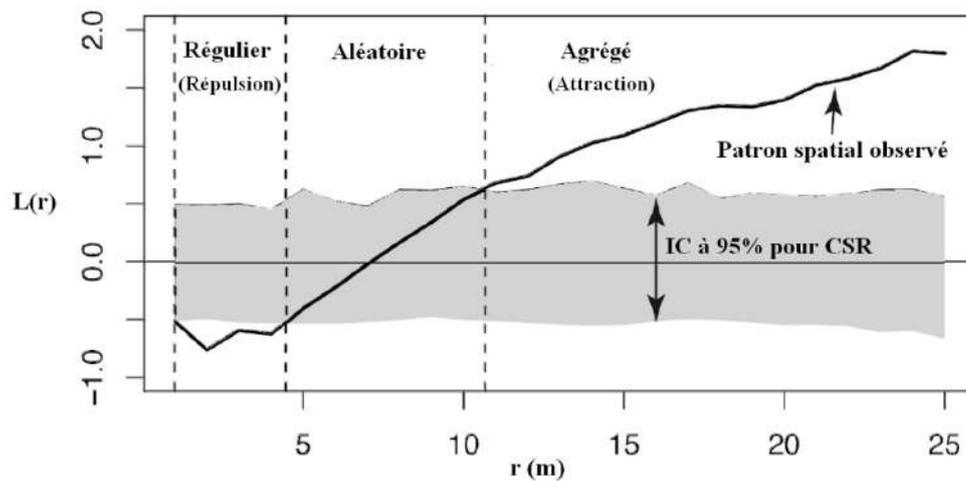


FIGURE 2 – Exemple d'interprétation de la fonction L estimée (à partir du jeu de données BPoirier, package R "ads"). Le patron spatial observé est représenté pour différentes distances (r). L'enveloppe grisée représente l'intervalle de confiance (IC) à 95% pour le patron spatial complètement aléatoire (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 ($et \geq 0$), les points sont agrégés (attraction entre les points).

Enfin, dans le but de définir quelles sont les limites de dispersion des espèces, la distance au plus proche adulte conspécifique a été mesurée pour chaque juvénile. L'effectif minimum utilisé pour l'analyse a été de 10 individus dans l'une ou l'autre des classes d'âge.

2.4.2 Analyse de la structure spatiale des diamètres

Afin d'analyser la structure diamétrique spatiale à l'échelle des parcelles, la fonction K_{cor} définie par Goreaud (2000) a été utilisée. Cette fonction mesure la corrélation existant entre le diamètre d'un arbre du semis marqué et le diamètre de l'un de ses voisins dans un disque de rayon

r. De même que pour la fonction de Besag (1977), on définit un intervalle de confiance pour chaque distance par la méthode de Monte Carlo. L'hypothèse nulle simulée est la répartition aléatoire des diamètres sur les points du semis. On simule 1000 permutations aléatoires des marques. Lorsque $K_{cor}(r)$ est supérieur à l'intervalle de confiance pour une échelle r, il y a une autocorrélation significativement positive des diamètres pour les distances correspondantes, lorsque $K_{cor}(r)$ est inférieur, il y a une autocorrélation significativement négative.

L'analyse a été effectuée pour chaque espèce cible sur les mêmes parcelles que les analyses de distribution spatiale. Toutes les classes ont été analysées en même temps (juvéniles + adultes) afin de minimiser les effectifs trop faibles.

2.4.3 Relation entre paramètres structuraux/floristiques et populations

La relation entre différents paramètres structuraux ou floristiques et la présence ou l'abondance des espèces cibles a été analysée à plusieurs échelles spatiales. Les paramètres mesurés pour cette analyse ont été (1) la densité d'individus adultes (toutes espèces confondues), (2) la surface terrière et (3) la richesse spécifique. Ces paramètres ont été calculés pour chaque parcelle de 0.04ha (peuplement de DBH ≥ 5 cm) puis mis en relation avec l'abondance des espèces cibles. Les parcelles dont l'abondance était égale à zéro ont été exclues. La présence de données spatiales a ensuite permis de mener plusieurs méthodes au sein des parcelles de 1ha.

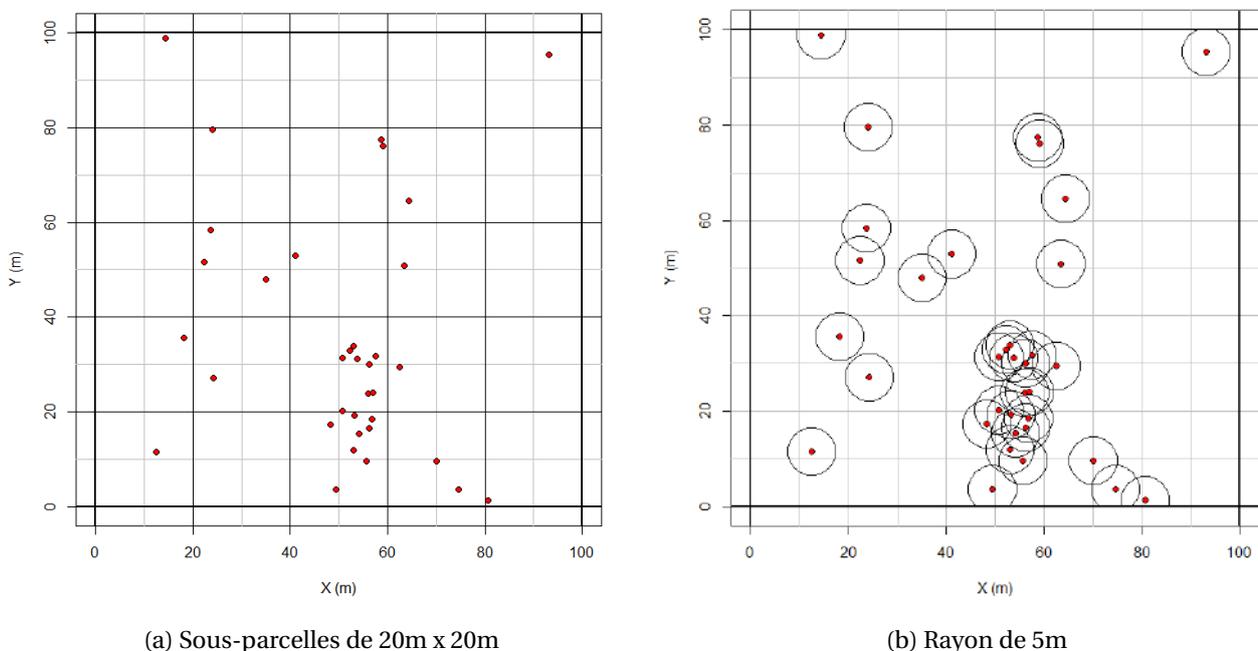


FIGURE 3 – Protocole d'étude du voisinage des Tamanous adultes sur la parcelle de Forêt Plate.

La première méthode a consisté à diviser chaque parcelle de 1ha en 25 sous-parcelles de 20 x 20m (Fig. 3a). La même analyse que sur les parcelles de 0.04ha a ensuite été faite mais en mesurant les paramètres sur le peuplement de $DBH \geq 10$ cm. Cela a permis d'obtenir un grand nombre de répliquas et d'être comparable en terme de surface d'analyse (0.04ha). De la même manière, les sous parcelle ne contenant aucun individu de l'espèce cible ont été exclues de l'analyse. Le fait que les classe utilisées ne soient pas les même (0.04ha = 5cm DBH, 1ha = 10cm DBH) risque d'entraîner des valeurs plus élevées sur le réseau de 0.04ha. Cependant l'objectif est uniquement de voir s'il existe une corrélation entre les paramètres étudiés.

La seconde méthode a consisté à mesurer les mêmes paramètres structuraux et floristiques (sur le peuplement de $DBH \geq 10$ cm) au voisinage de chaque individu des espèces cibles. Le rayon de voisinage choisi pour le calcul des différents paramètre a été de 5m (Fig. 3b). Un certain nombre d'individus étant localisé à proximité du bord de la parcelle, il a été nécessaire de gérer l'effet de bordure. La méthode utilisée afin de corriger ce phénomène a été celle proposée par [Goreaud and Pélissier \(1999\)](#). De plus, les paramètres mesurés ont été convertis en relatif, permettant une comparaison intra-parcelle et inter-parcelle. Cette étude au voisinage des individus a permis plusieurs types analyses.

Dans un premier temps, l'analyse a été effectuée sur toutes les parcelles de 1ha regroupées en un seul jeu de données afin d'extraire un patron général par espèce. Les valeurs mesurées au voisinage des individus ont ensuite été mises en relation avec la circonférence de ces individus. Cela a permis d'étudier les variations de la structure du peuplement dans un rayon de 5m en fonction de la circonférence des arbres.

Dans un second temps, l'analyse a été faite pour chaque parcelle prise séparément. Les individus de chaque espèce cible ont été classés en deux peuplements (juvéniles et adultes) de manière à observer un éventuel effet lié au stade de développement. Les parcelles contenant moins de 10 individus dans l'une ou l'autre des classes d'âge n'ont pas été utilisées dans l'analyse. Pour chaque parcelle, un patron de voisinage aléatoire, conservant le même nombre d'individus (Exemple : Forêt Plate : 35 Tamanous adultes -> 35 points aléatoires), a ensuite été construit pour ces paramètres structuraux et floristiques. Cet échantillonnage a été répété 50 fois de suite afin de construire un intervalle de confiance à 95% autour du patron aléatoire. Les fonctions de densité de probabilité ont ensuite été tracées pour chaque paramètre et chaque peuplement. Les courbes sortant de l'intervalle de confiance présentent ainsi une différence significative avec un patron aléatoire.

3 Résultats

3.1 Répartition spatiale des espèces

Le travail d'inventaire réalisé sur 3 parcelles permanentes de 1ha a permis de recenser 980 juvéniles appartenant aux 5 espèces cibles (Tab. 2). Certaines espèces (*Hedycarya* et *Pycnandra*) n'ont pas été inventoriées sur toutes les parcelles. Le Tamanou présente l'effectif de juvéniles le plus important dans quasiment toutes les parcelles. On remarque également qu'il n'y a pas de relation persistante entre le nombre d'adultes et le nombre de juvéniles.

Tableau 2 – Nombre d'individus de chaque classe par espèce cible dans les parcelles de 1ha et proportion de parcelles de 0.04ha sur sol volcano-sédimentaire contenant l'espèce cible ((-) = non inventorié, Adu. = Adultes, Juv. = Juvéniles).

	Forêt Plate		Bouirou		Djeve		Proportion dans parcelle 0.04ha
	Adu.	Juv.	Adu.	Juv.	Adu.	Juv.	
<i>C. caledonicum</i>	35	70	74	161	13	175	43%
<i>H. cupulata</i>	3	44	20	-	32	78	70%
<i>H. engleriana</i>	1	27	19	-	19	198	45%
<i>K. sinuata</i>	1	14	27	51	10	17	30%
<i>P. comptonii</i>	2	0	59	145	2	-	30%

L'analyse de la structure diamétrique a montré des profils différents entre les parcelles d'étude et les espèces (Fig. 4). De faibles diamètres et une distribution irrégulière des classes diamétriques sont observés pour les *Hedycarya*. Le *Kermadecia* présente une structure diamétrique très particulière, avec des effectifs très faibles dans chaque classe, même dans les classes jeunes. Pour le Tamanou, la parcelle de Forêt Plate présente de gros individus (circonférence jusqu'à 150 cm) et une distribution irrégulière, avec des déficits ou des sureffectifs dans certaines classes. Le plus marquant est surtout le peu d'individus dans les classes jeunes comparé aux autres parcelles. La parcelle de Bouirou est assez bien représentée à toutes les classes, avec de gros individus (jusqu'à 180 cm de circonférence). On observe une diminution quasi régulière des classes de diamètres, avec une bonne abondance dans les classes jeunes. On peut cependant noter une légère diminution de l'effectif dans la classe 1-5cm. Enfin, la parcelle de Djeve présente peu d'adultes en comparaison des deux autres parcelles, et ils n'atteignent pas de gros diamètres. En revanche on retrouve une forte abondance de juvéniles, en particulier dans la classe inférieure à 5 cm DBH. Enfin sur Bouirou le *Pycnandra* présente la même structure diamétrique que le Tamanou, avec une diminution quasi régulière des classes de diamètres, et une bonne abondance dans les classes jeunes. On note également une diminution des effectifs dans la classe 1-5cm.

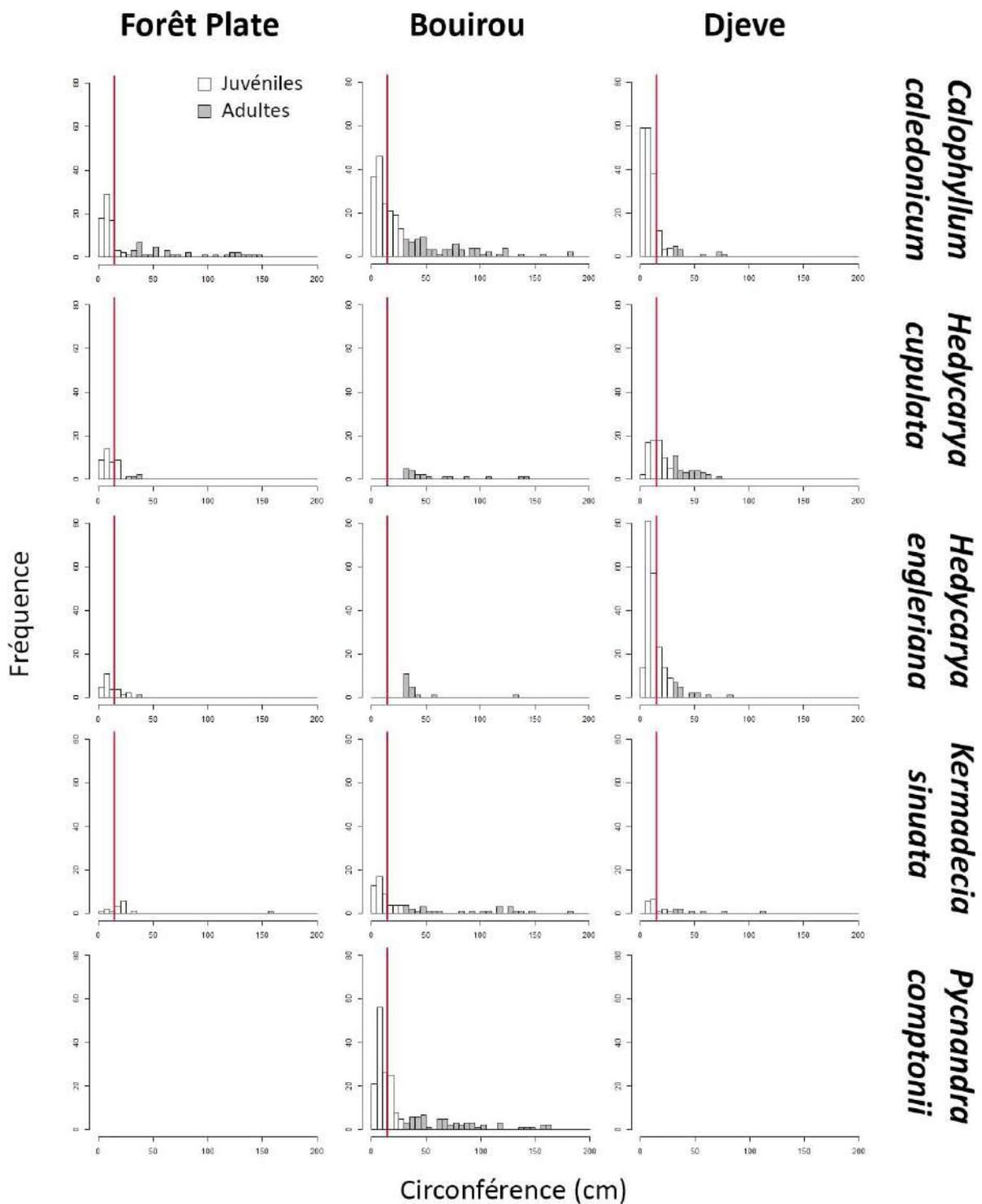


FIGURE 4 – Structure diamétrique des espèces sur les 3 parcelles d'étude (Le trait rouge correspond à la limite de DBH = 5cm).

L'analyse spatiale menée sur les parcelles de 0.04ha a montré un patron commun à toutes les espèces cibles. Le calcul de l'indice de Morosita a donné une valeur systématiquement supérieur à 0,5 ce qui signifie que les individus sont agrégés dans certaines parcelles (Tab. 3). Ainsi, à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie l'ensemble des espèces cibles présente une structure agrégative.

Tableau 3 – Résultats des Tests de Ripley sur les 3 parcelles de 1ha (Annexes 2, 3, 4, 5, 6) et de Morosita sur les parcelles de 0.04ha pour les 5 espèces cibles (**Résultat en gras** = sort largement de l'intervalle de confiance, (chiffre entre parenthèses) = nombre d'individus utilisé pour l'analyse, Ag. = agrégation, Al. = aléatoire, At. = attraction).

	Parcelle de 1ha	Tests de Ripley			Indice de Morosita
		Juveniles	Adultes	Interaction	
<i>C. caledonicum</i>	Forêt Plate	Ag. 5 à 35m (70)	Ag. (35)	Al.	0.52
	Bouirou	Ag. (161)	Ag. (74)	At.	
	Djeve	Ag. 5 à 30m (175)	Ag. 18 à 40m (13)	Al.	
<i>H. cupulata</i>	Djeve	Ag. 5 à 30m (78)	Al. (32)	Al.	0.51
<i>H. engleriana</i>	Djeve	Ag. (198)	Al. (19)	Al.	0.51
<i>K. sinuata</i>	Bouirou	Ag. 5 à 25m (51)	Al. (27)	Al.	0.51
	Djeve	Ag. 30 à 40m (17)	Al. (10)	Al.	
<i>P. comptonii</i>	Bouirou	Ag. 5 à 40m (145)	Ag. 10 à 50m (59)	Al.	0.51

A l'échelle des parcelles de 1ha, le peuplement adulte de Tamanous présente une structure agrégée dans les trois parcelles (Tab. 3). Les populations de Forêt Plate et Bouirou sont plus fortement agrégées qu'à Djeve qui montre des agrégats de 18 à 40m. Ainsi le Tamanou présente une structure agrégative à toutes les échelles spatiales. Ce résultat peut être comparé aux autres espèces qui ne présentent pas cette persistance des patrons de distribution entre les deux échelles. Seul le *Pycnandra* conserve une structure agrégative mais ce résultat ne concerne qu'une seule parcelle. Les autres espèces présentent une structure aléatoire qui ne concorde pas avec le patron agrégatif retrouvé à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. Il faut néanmoins nuancer ce résultat par le fait que certains effectifs étaient relativement faibles pour l'analyse spatiale (inférieur à 30 individus) ce qui potentiellement limite le signal d'agrégation.

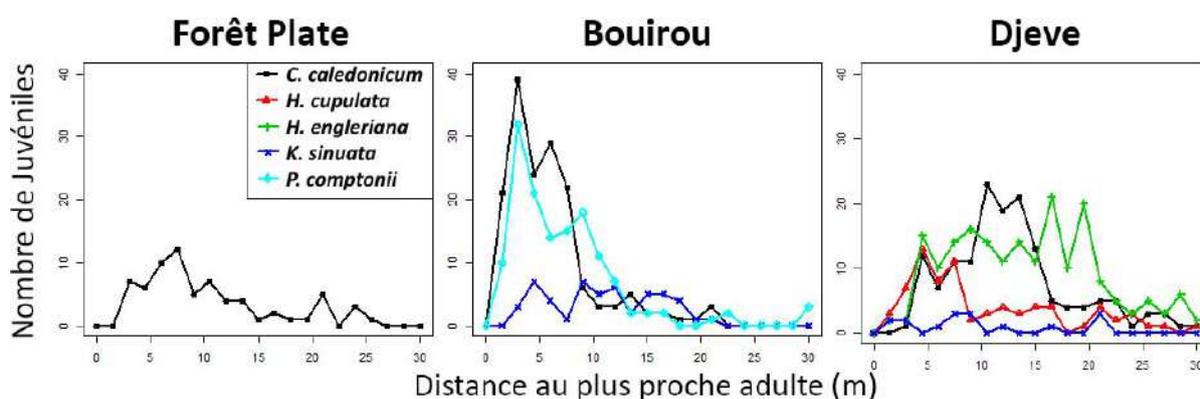


FIGURE 5 – Nombre de juvéniles en fonction de la distance au plus proche adulte sur les trois parcelles d'étude.

Les analyses faites sur les peuplements adultes et juvéniles ont montré des résultats assez contrastés suivant les espèces (Tab. 3). Il y a persistance d'un patron de distribution agrégatif entre adultes et juvéniles pour le Tamanou. Seul le *Pycnandra* présente un patron identique sur une seule parcelle. La persistance des patrons de distribution entre peuplements n'est pas observée pour les autres espèces. Ces dernières présentent une distribution agrégative au stade juvénile et aléatoire au stade adulte.

L'analyse d'interaction entre peuplements adultes et juvéniles n'a pas permis de fournir de résultats significatifs (Tab. 3). Les distributions des peuplements sont globalement indépendantes les unes des autres, il n'y a ainsi aucune agrégation ou mise à l'écart des juvéniles au voisinage des adultes.

Enfin, le calcul des distances au plus proche adulte a permis d'estimer la limite de dispersion des espèces à environ 25-30m sur toutes les parcelles (Fig. 5). Pour le Tamanou, la majorité des juvéniles sont retrouvés à moins de 15 m d'un adultes. Le *Pycnandra* présente le même patron à Bouirou. Les autres espèces présentent une plus faible spécificité de distance à un adulte.

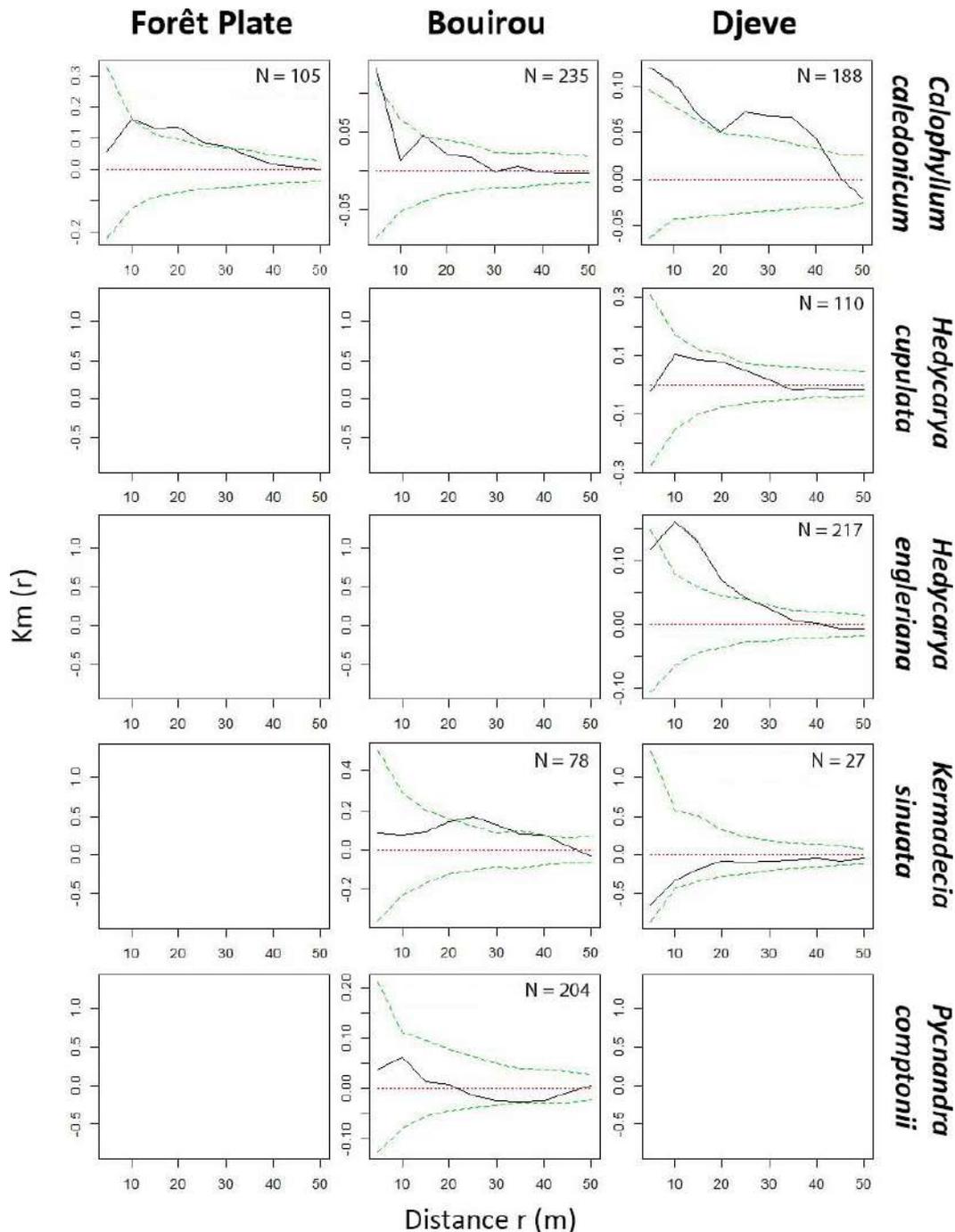


FIGURE 6 – Autocorrélation spatiale des diamètres pour toutes les espèces et toutes les parcelles. Les courbes en noir représentent les valeurs observées de l'indice et les courbes en vert les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude pour un diamètre ≥ 1 cm DBH.

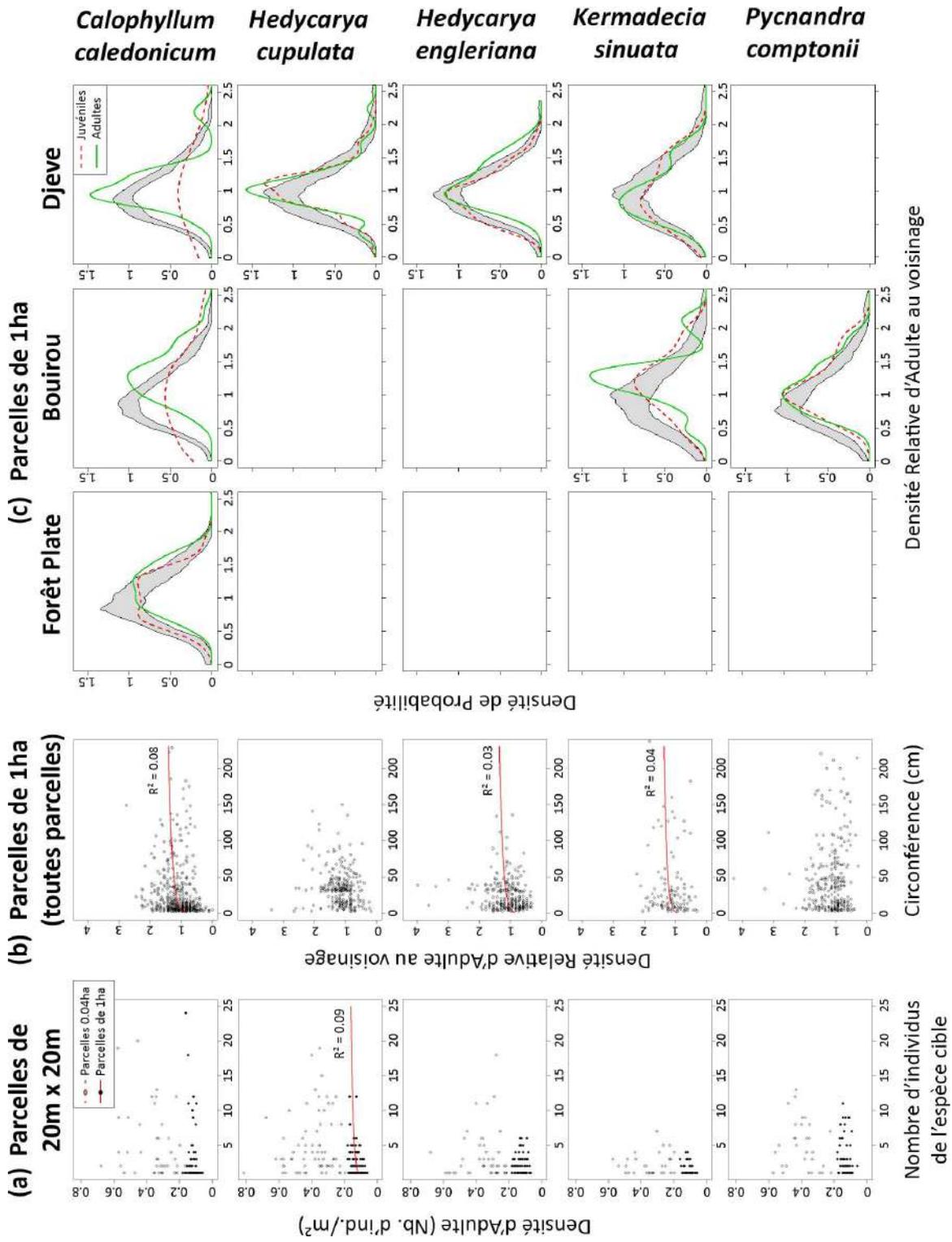


FIGURE 7 – Analyse de la densité d'adultes (a) en fonction du nombre d'individus de l'espèce cible dans 0.04ha, (b) au voisinage de 5m en fonction de la circonférence de l'individu au centre du cercle et (c) par classe d'âge au voisinage de 5m sur chaque parcelles. Les corrélations réalisées sont non linéaires de type logarithme ($y = \log(a)+b$) ou puissance ($y = a^b$). Les corrélations significatives ont été tracées lorsque la p-value associée aux deux paramètres (a et b) était inférieur à la valeur seuil de 0.05.

3.2 Structure spatiale des diamètres

Une autocorrélation spatiale positive des circonférences a été trouvée sur toutes les parcelles pour le Tamanou (Fig. 6). Cependant, mesurée de 10 à 30m sur Forêt Plate et de 5 à 40m sur Djeve, cette autocorrélation n'est que de 5 à 8 m sur Bouirou. Une autocorrélation positive a également été retrouvée pour l'*Hedycarya engleriana* à Djeve et le *Kermadecia* à Bouirou. Les autres courbes n'ont montré aucune autocorrélation significative. Ainsi pour le Tamanou, l'autocorrélation observée indique que les individus forment des groupes d'arbres de circonférences voisines.

3.3 Structure et composition floristique

L'analyse de la structure et la composition floristique a été détaillée séparément pour chaque paramètre étudié.

3.3.1 Densité d'arbre

Globalement l'analyse de la densité d'arbre sur parcelles de 0.04ha ou sous-parcelles de 20 x 20m n'a pas fait ressortir de résultats significatifs (Fig. 7a). Seul l'*Hedycarya cupulata* montre une corrélation significative positive entre densité d'adultes et nombre d'*Hedycarya cupulata* dans les parcelles de 1ha (sous-parcelles de 20 x 20m).

Dans un rayon de 5m autour des individus, plusieurs corrélations ont été trouvées avec la circonférence (Fig. 7b). Les densités relatives au voisinage des Tamanou, *Kermadecia* et *Hedycarya engleriana* sont toutes les trois corrélées positivement avec la circonférence. La densité d'arbres est donc sensiblement plus faible au voisinage des jeunes arbres qu'au voisinage des adultes pour ces trois espèces.

La comparaison du voisinage des espèces cibles avec un patron aléatoire a montré des résultats relativement différents entre classes d'âges, entre espèces et entre parcelles (Fig. 7c). A Forêt Plate, le Tamanou ne montre pas de différence significative avec un patron aléatoire. Sur la parcelle de Bouirou, la densité d'arbre au voisinage des Tamanous et *Kermadecia* adultes est significativement plus élevée qu'autour de points pris aléatoirement ou de juvéniles. Sur la parcelle de Djeve, ce résultat se retrouve pour le Tamanou uniquement. La comparaison avec les autres espèces est intéressante car celles-ci ne présentent aucune différence significative avec un patron aléatoire. Ainsi, en accord avec le résultat trouvé précédemment, à l'échelle des trois parcelles le Tamanou est marqueur d'une plus importante densité d'arbres au voisinage des individus adultes.

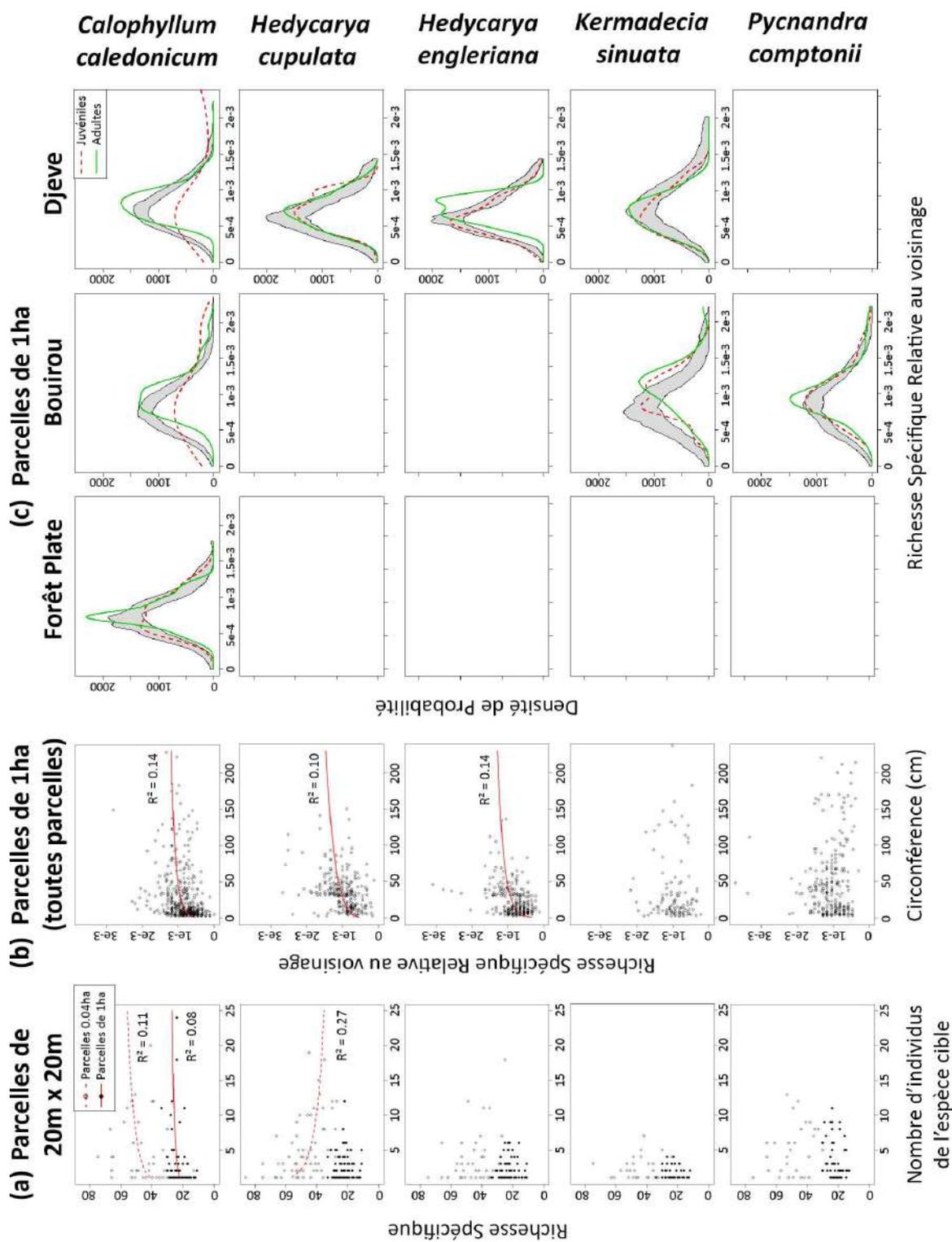


FIGURE 8 – Analyse de la richesse spécifique (a) en fonction du nombre d'individus de l'espèce cible dans 0.04ha, (b) au voisinage de 5m en fonction de la circonférence de l'individu au centre du cercle et(c) par classe d'âge au voisinage de 5m sur chaque parcelles. Les corrélations réalisées sont non linéaires de type logarithme ($y = \log(a)+b$) ou puissance ($y = a^b$). Les corrélations significatives ont été tracées lorsque la p-value associée aux deux paramètres (a et b) était inférieur à la valeur seuil de 0.05.

3.3.2 Richesse spécifique

Une corrélation significative a été trouvée entre la richesse spécifique et l'abondance des Tamanou à la fois à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie et à l'échelle des parcelles de 1ha (sous parcelles de 20 x 20m) (Fig. 8a). Ce résultat, persistant à toutes les échelles spatiales, montre qu'une forte abondance de Tamanou est corrélée à une forte richesse spécifique. Aucune autre espèce n'a montré le même patron de corrélation. Seul l'*Hedycarya cupulata* présente une corrélation significative qui ne se vérifie que sur le réseau de 0.04ha. De plus, cette corrélation est négative ce qui traduit un processus inverse à celui du Tamanou.

Trois espèces ont montré une corrélation significative entre la circonférence des individus et la richesse spécifique rencontrée au voisinage (Fig. 8b). Pour le Tamanou et les 2 *Hedycarya* la richesse spécifique est plus élevée au voisinage des adultes qu'au voisinage des juvéniles.

La comparaison avec un patron aléatoire a montré que la richesse spécifique est significativement plus élevée au voisinage des Tamanous adultes qu'au voisinage de points aléatoires ou de juvéniles (Fig. 8c). Ce résultat, en accord avec le précédent résultat, ne se vérifie cependant que sur deux parcelles (Bouirou et Djeve). Seul l'*Hedycarya engleriana* et le *Kermadecia* (sur la parcelle de Bouirou) présentent le même patron, les autres courbes ne sont pas différentes d'un patron aléatoire.

3.3.3 Surface terrière

Une corrélation significative a été trouvée entre l'abondance des Tamanous et la surface terrière, uniquement sur les parcelles de 1ha (sous parcelles de 20 x 20m) (Fig. 9a). Ce résultat indique que la surface terrière est plus importante lorsqu'il y a une forte abondance de Tamanou.

La corrélation se retrouve entre la surface terrière au voisinage des Tamanous et leur circonférence (Fig. 9b). La surface terrière est donc plus importante au voisinage de Tamanous adultes que de juvéniles. Ce résultat est retrouvé uniquement pour l'*Hedycarya engleriana*, les autres espèces ne montrent aucune corrélation significative.

Enfin, la comparaison avec un patron aléatoire n'a pas permis de faire apparaître de fortes variations (Fig. 9c). Sur la parcelle de Bouirou, le Tamanou montre une différence significative pour la classe adulte uniquement. Le *Kermadecia* présente la même différence significative pour la classe adulte et la classe juvénile. Ce résultat ne se retrouve cependant sur aucune autre parcelle et chez aucune autre espèce.

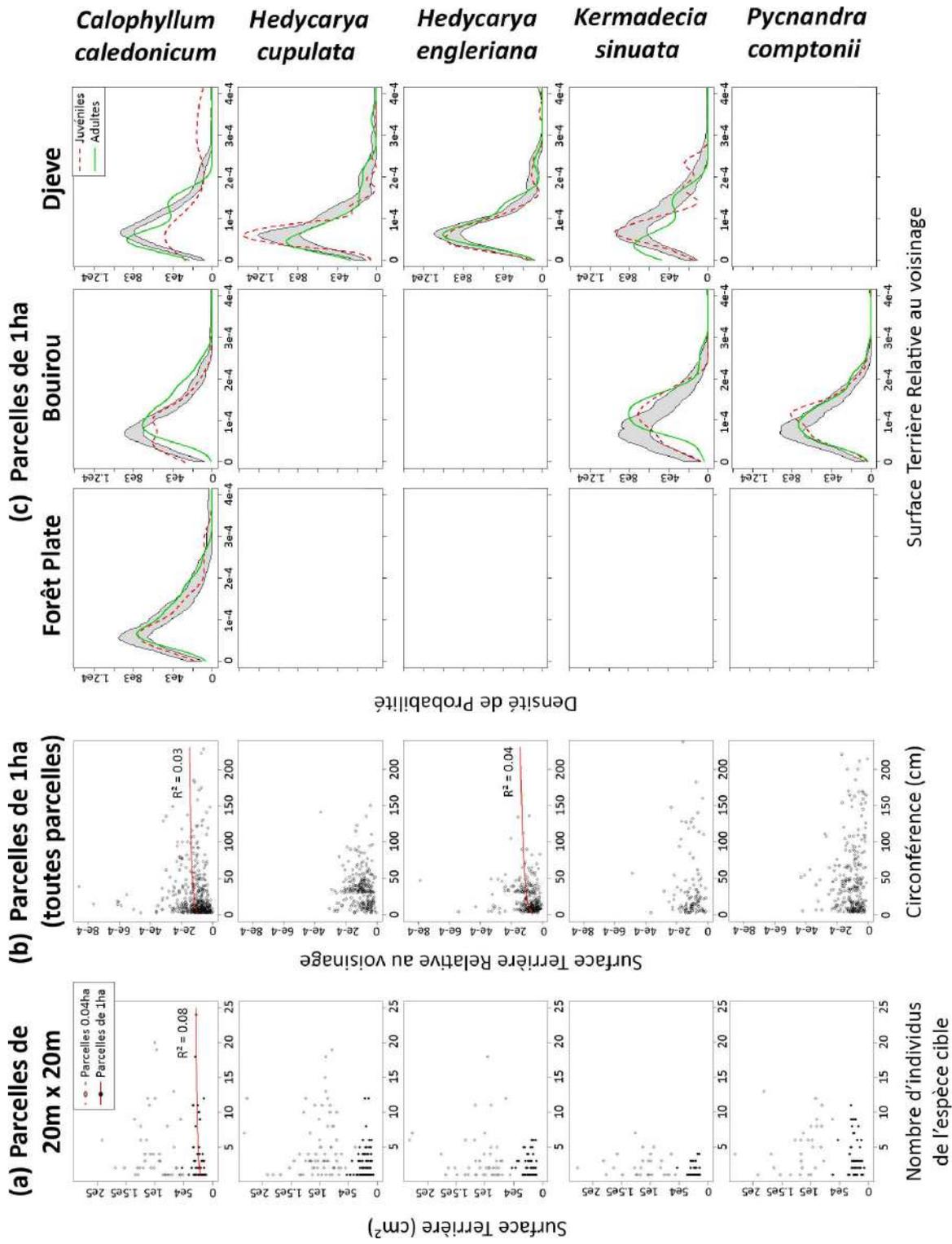


FIGURE 9 – Analyse de la surface terrière (a) en fonction du nombre d'individus de l'espèce cible dans 0.04ha, (b) au voisinage de 5m en fonction de la circonférence de l'individu au centre du cercle et (c) par classe d'âge au voisinage de 5m sur chaque parcelles. Les corrélations réalisées sont non linéaires de type logarithme ($y = \log(a) + b$) ou puissance ($y = a^b$). Les corrélations significatives ont été tracées lorsque la pvalue associée aux deux paramètres (a et b) était inférieur à la valeur seuil de 0.05.

4 Discussion

4.1 Répartition spatiale

Le Tamanou est une espèce très singulière en comparaison avec les autres espèces de l'étude. C'est une espèce ubiquiste que l'on retrouve dans une grande partie du réseau de 0.04ha et en proportions équivalentes sur les deux principaux types de sol. En effet, le Tamanou a été inventorié dans 46% des parcelles sur sol ultramafique et 43% des parcelles sur sol volcano-sédimentaire. Les autres espèces étudiées n'ont au mieux été inventoriées que dans 2% des parcelles sur sol ultramafique. Cette ubiquité du Tamanou est d'ailleurs mise en avant avec le travail de modélisation de la répartition théorique de ces espèces par Bayle (Données non publiées). Seul le Tamanou présente une répartition théorique quasi uniforme sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie. De plus il apparaît que la variable contribuant le plus à cette répartition est l'altitude. Cependant cette distribution est plus vraisemblablement due à des contraintes macro-écologiques (e.g. humidité, température) liées à l'altitude plutôt qu'à l'altitude en elle-même. Ainsi dans l'air de distribution théorique dessinée par le modèle, la probabilité de rencontrer l'espèce est supposée uniforme.

La répartition spatiale des individus reproducteurs est une caractéristique clé du cycle écologique d'une espèce. Elle est à la fois le point de départ de sa stratégie de reproduction et une résultante (un aboutissement) de l'ensemble de sa dynamique spatiale (Traissac, 2003). L'étude menée sur le réseau NC-PIPPN par Ibanez et al. (2013) avait permis de montrer que près de 90% des espèces étaient agrégées au sein du réseau de 0.04ha. Ce résultat se retrouve pour l'ensemble de nos espèces cibles qui présentent un patron spatial agrégatif. Ce patron, commun dans les forêts tropicales (Condit et al., 2000; Wiegand et al., 2009; Réjou-Méchain et al., 2011), n'est cependant pas retrouvé à toutes les échelles spatiales pour l'ensemble des espèces. Seul le Tamanou montre une persistance du patron de distribution agrégatif entre les deux échelles. Ce résultat est différent de la probabilité calculée par le modèle de distribution théorique. Pour des zones dont la probabilité de présence estimée par le modèle est équivalente, la distribution observée n'est pas régulière. Cette agrégation laisse donc supposer que d'autres paramètres que ceux inclus dans le modèle (altitude, sol, ensoleillement, alizés, routes), tels des facteurs locaux, modifient la répartition spatiale des individus adultes. Ce phénomène pourrait résulter de différents mécanismes comme par exemple une limitation de dispersion (Condit et al., 2000) ou la colonisation de trouées (Hubbell et al., 1999).

Les différences de patrons spatiaux observées entre les espèces pourraient en partie être expliquées par leur mode de dispersion. En effet il a été démontré que le type de dispersion était fortement corrélé avec la distribution spatiale des espèces. L'étude de Seidler and Plotkin (2006) montre ainsi que les espèces à forte capacité de dispersion présentent une répartition spatiale aléatoire, tandis que les espèces à faible capacité de dispersion sont plutôt agrégées. La morphologie des fruits et graines permet généralement d'estimer le mode de dissémination des

espèces (Ridley, 1930; van der Pijl, 1982; Seidler and Plotkin, 2006). Les données disponibles à l'herbier sur les fruits laissent supposer que le Tamanou est une espèce présentant une faible capacité de dispersion. D'après la morphologie de leurs fruits, les deux espèces d'*Hedycarya* sont supposées être dispersées à plus longue distance, expliquant le patron spatial moins agrégatif observé. Le *Pycnandra* quant à lui semble proche du Tamanou en termes de capacité de dispersion, ce qui peut expliquer les similitudes observées dans les patrons de distribution des deux espèces.

L'analyse de la répartition spatiale des stades juvéniles montre des différences entre les espèces. Seul le Tamanou présente une persistance du patron de distribution entre les peuplements adultes et juvéniles à l'échelle de toutes les parcelles. De la même manière que les adultes, les juvéniles présentent une répartition agrégative. Cependant les analyses d'interaction ne permettent pas de mettre en évidence une relation entre adultes et juvéniles. Il apparaît que, pour toutes les espèces, la répartition spatiale des juvéniles est indépendante de celle des adultes. Les agrégats de Tamanous juvéniles ne sont ainsi pas regroupés à proximité directe des agrégats adultes. Plusieurs mécanismes peuvent potentiellement expliquer cette indépendance entre les deux peuplements.

Tout d'abord, l'indépendance observée entre les deux répartitions pourrait être la conséquence de deux mécanismes antagonistes. La dissémination supposée à courte distance du Tamanou est connue pour entraîner une agrégation des juvéniles au pied des semenciers (Howe and Smallwood, 1982; Willson and Traveset, 2000; Seidler and Plotkin, 2006). Les observations ponctuelles faites sur le terrain attestent d'ailleurs de la présence abondante de plantules au pied des gros individus. L'hypothèse serait qu'il y aurait d'une part, une attraction entre les deux semis de points du fait de cette dissémination à courte distance et d'autre part un processus de répulsion notamment lié à l'hypothèse de Janzen-Connell ("Escape Hypothesis") (Janzen, 1970; Connell, 1971). Selon cette théorie, la probabilité d'apparition de nouveaux individus à proximité d'un arbre parent de la même espèce est plus faible qu'à une distance plus élevée. L'idée est qu'il existe un mécanisme densité-dépendant limitant l'abondance des juvéniles près de leurs parents. La cause de ce phénomène peut être la présence de prédateurs spécialistes ou d'agents pathogènes se concentrant autour d'un arbre mature (Hammond et al., 1998; Gilbert et al., 2001), ainsi que la compétition intra-spécifique entre adultes et juvéniles (Swamy et al., 2011). L'utilisation de ces deux mécanismes est d'ailleurs proposée par Traissac (2003) pour expliquer une indépendance entre peuplements adultes et juvéniles chez le Wacapou (*Vouacapoua americana*).

Une autre explication à ce phénomène serait le cumul d'une faible capacité de dispersion et d'une spécificité des conditions du milieu, notamment liées à la présence de trouées de lumières (Wright, 1986). Le calcul des distances au plus proche adulte permet de fixer la limite de dispersion du Tamanou à environ 25-30m. De plus, la majorité des individus sont retrouvés entre 5 et 15m de distance au plus proche semencier. Ce résultat suggère donc que la limite de dispersion n'est pas le principal facteur intervenant dans la distribution des Tamanous. Les conditions liées à la dynamique de la végétation, et plus particulièrement la dynamique des trouées, seraient ainsi les

facteurs les plus importants.

Enfin, l'analyse de la structure diamétrique spatiale montre, pour le Tamanou uniquement, une autocorrélation positive des circonférences sur toutes les parcelles d'étude. Ce résultat met en évidence que les agrégats retrouvés sont des groupes d'arbres de diamètres voisins. Les agrégats d'adultes seraient ainsi issus d'anciens agrégats de juvéniles de mêmes cohortes. De plus, ce résultat est concordant avec l'hypothèse que le moteur principal de la distribution de l'espèce est lié à la dynamique des trouées. Ce type d'espèce est connu pour présenter un patron spatial agrégatif (Plotkin et al., 2000; Harms et al., 2001) avec des groupes d'arbres de même taille (Brokaw, 1985; Denslow, 1987; Whitmore, 1989). Ces résultats, concordant bien avec le développement d'une cohorte de plantules au sein d'une trouée, permettent de qualifier le Tamanou d'espèce "cicatricielle" du milieu. Ces espèces, situées à la limite entre héliophiles et sciaphiles, sont connues pour cicatriser le couvert végétal perturbé. Par ailleurs, disséminées à la faveur des chablis, elles constituent une classe de plantes largement réparties dans la population mais généralement isolées les unes des autres (Riera et al., 1990).

4.2 Le Tamanou, un marqueur de la dynamique ?

L'analyse structurelle et floristique n'a pas permis de faire ressortir des tendances significatives pour tous les paramètres étudiés. Pour la surface terrière, seul le Tamanou montre des résultats significatifs. Ces résultats ne sont cependant pas persistants à toutes les échelles spatiales. Il apparaît que la surface terrière est plus faible au voisinage des juvéniles qu'au voisinage des adultes. Cela conforte encore l'hypothèse d'espèce de trouée en ce sens où la surface terrière en zone de chablis est plus faible qu'ailleurs du fait de la seule présence de jeunes arbres (Riera et al., 1990).

Pour l'analyse de la densité de tiges, les résultats sont peu significatifs pour toutes les espèces et non persistants entre les échelles spatiales. Le Tamanou montre juste une corrélation positive entre la densité d'adultes au voisinage et la circonférence de l'arbre. Ce résultat se retrouve légèrement sur deux des parcelles de 1ha. La densité d'arbre (de DBH \geq 10cm) rencontrée au voisinage des juvéniles est donc plus faible que celle rencontrée au voisinage des adultes. Cependant ce résultat indique seulement que les juvéniles sont retrouvés à distance des adultes. Les trouées de lumière sont connues pour augmenter la densité locale de jeunes arbres (Hubbell et al., 1999). L'utilisation de ce paramètre aurait peut être permis de meilleurs résultats. Cette analyse aurait néanmoins nécessité l'inventaire des juvéniles de toutes les espèces dans la parcelle.

Concernant l'analyse de la richesse spécifique, pour le Tamanou les résultats sont significatifs à toutes les échelles spatiales. Il existe une corrélation significative entre la richesse spécifique et l'abondance des Tamanous sur 0.04ha. Persistant entre les deux échelles d'étude, cette corrélation traduit une covariance de la richesse avec le nombre de Tamanous. Ce résultat suggère ainsi qu'une forte abondance de Tamanous dans un peuplement forestier peut être marqueur d'une richesse floristique élevée. Une explication à ce phénomène pourrait provenir de la théorie de la

perturbation intermédiaire (Hubbell et al., 1999; Molino and Sabatier, 2001) déjà démontrée dans d'autres milieux naturels (aquatiques comme terrestres) (Connell, 1978; Paine and Levin, 1981). Elle postule qu'un écosystème atteint sa richesse maximale en espèces lorsqu'il est soumis à un régime de perturbations de fréquence et d'intensité moyenne (comme des chablis par exemple). Lorsque la perturbation est de grande ampleur (exploitation forestière intense), il est apparu que ce sont surtout des espèces pionnières qui s'établissent ; si celle-ci est minime (chutes de branches, chablis peu étendus et peu fréquents), le peuplement est dominé par des espèces sciaphiles. Lorsque la perturbation atteint un niveau intermédiaire (chablis plus fréquents ou plus étendus, exploitation forestière limitée), la richesse est maximale du fait de la création d'une plus grande variété de niches écologiques, les unes favorables aux héliophiles, les autres aux sciaphiles. Ce résultat conforte encore le fait que le Tamanou soit un marqueur de petites perturbations dans la canopée, au comportement situé à la limite entre héliophile et sciaphile. La présence d'un arbre de ce type pourrait ainsi signifier qu'il y a eu une trouée même si aucune trace ne subsiste. La proportion de Tamanou dans un peuplement forestier pourrait donc être prise comme un indicateur du régime de perturbations. Cette espèce serait ainsi marqueur d'un stade dynamique où deux types de flores coexistent (l'une héliophile et l'autre sciaphile) et pourrait être utilisée comme proxy de la diversité de la forêt.

Il est possible d'observer ce résultat au sein des trois parcelles de 1ha à travers l'étude des populations de Tamanous. L'analyse de la structure diamétrique a montré une forte disparité entre populations d'une parcelle à l'autre. La population de Tamanou à Forêt Plate semble vieillissante, avec beaucoup de gros arbres mais peu de recrutement dans les jeunes classes. La parcelle de Bouirou présente également beaucoup de gros arbres, avec une légère diminution de l'effectif dans la classe 1-5cm. Cela laisse ainsi supposer que la population commence à vieillir, avec un début d'appauvrissement du recrutement. Enfin, la parcelle de Djeve présente la population de Tamanou la plus jeune. On trouve assez peu d'adultes en comparaison des deux autres parcelles, et ils n'atteignent pas de gros diamètres. En revanche on retrouve une forte abondance de juvéniles, en particulier dans la classe inférieure à 5 cm DBH. Cette population semble ainsi plus jeune, avec un très bon recrutement de juvéniles. Ce résultat est très intéressant car d'un point de vue de la richesse floristique, la parcelle la plus riche est Djeve (116 espèces), puis Bouirou (110 espèces) et enfin Forêt Plate (109 espèces). Ainsi la parcelle la plus riche est celle présentant la population de Tamanou la plus jeune. D'après la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell, 1978; Paine and Levin, 1981; Hubbell et al., 1999; Molino and Sabatier, 2001), la création régulière de trouées dans la canopée maximise la richesse floristique. Le bon recrutement observé à Djeve suggère ainsi la présence plus régulière de petites perturbations que dans les deux autres parcelles. Les populations de Forêt Plate et Bouirou sont marqueurs de perturbations probablement assez anciennes et peu renouvelées, ce qui explique la plus faible diversité relevée.

5 Conclusion

De cette étude menée sur cinq espèces différentes, seul le Tamanou (*Calophyllum caledonicum*) a pu être identifié en tant que marqueur d'états de dynamique des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. Comme les observations ponctuelles faites sur le terrain le laissaient supposer, la présence de Tamanou permet de distinguer un profil dynamique particulier.

Sur le plan horizontal, la distribution spatiale de cette espèce est agrégative à toutes les échelles. Il est apparu que cette agrégation n'était pas le fait des limites de dispersion mais de conditions liées à la dynamique de la végétation, et plus particulièrement la dynamique des trouées. Les analyses ont permis de qualifier le Tamanou d'espèce cicatricielle du milieu. Située à la limite entre héliophile et sciaphile, l'espèce est capable de cicatrifier le couvert végétal lorsqu'il subit une petite perturbation pour initier la succession forestière.

En complément, l'analyse de paramètres structuraux et floristiques a permis de montrer que le Tamanou était marqueur d'une richesse spécifique particulière. Mis en relation avec la théorie de la perturbation intermédiaire, ce résultat suggère que le Tamanou est marqueur de peuplements mixant flore héliophile et flore sciaphile, et de ce fait d'une richesse floristique élevée.

Néanmoins, l'étude n'a pas été en mesure de fournir des résultats significatifs à toutes les échelles spatiales pour les autres paramètres structuraux étudiés (densité d'arbre et surface terrière). Le Tamanou étant une espèce de trouées, une plus faible densité et surface terrière étaient attendues au voisinage des individus. Afin d'affiner l'analyse il conviendrait donc, dans l'idéal, de mesurer la densité de juvéniles (toute espèce confondue) au voisinage des Tamanous, ce qui nécessiterait un important travail d'inventaire. De plus, l'étude ayant montrée que le Tamanou est marqueur de petites perturbations, il est possible que l'analyse porte sur des surfaces de 20 x 20m (ou calculées dans un cercle de rayon de 5m) trop importantes. Une amélioration potentielle de la méthode serait d'effectuer ces analyses sur de plus petites superficies. Afin de mieux comprendre la distribution des espèces, en particulier celles liées à la dynamique des trouées, des mesures de la disponibilité en ressource (e.g. lumière) seraient également pertinentes.

Ce travail complète les connaissances descriptives existantes sur les marqueurs d'états dynamiques des forêts néo-Calédoniennes en apportant des résultats à grande échelle. Le Tamanou n'est cependant probablement pas la seule espèce ayant ces caractéristiques. La détermination de marqueurs supplémentaires permettrait d'affiner la vision des états forestiers et de leur dynamique, et serait par la suite applicable à l'ensemble des forêts denses humides de Nouvelle Calédonie.

Références

- Aber, J. D. (1979). Foliage-height profiles and succession in northern hardwood forests. *Ecology* 60(1), 18–23.
- Aubréville, A. (1938). *La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française*, Volume 9. Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales.
- Baldocchi, D. and S. Collineau (1994). The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies : spatial and temporal attributes. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*, 21–71.
- Bazzaz, F. and S. Pickett (1980). Physiological ecology of tropical succession : a comparative review. *Annual review of ecology and systematics* 11(1), 287–310.
- Besag, J. (1977). Contribution to the discussion of dr. ripley's paper. *JR Stat. Soc. B* 39(2), 193–195.
- Blondel, J. (1995). La dynamique de la forêt naturelle.
- Bradshaw, G. and T. A. Spies (1992). Characterizing canopy gap structure in forests using wavelet analysis. *Journal of ecology*, 205–215.
- Brassard, B. W., H. Y. Chen, and K. Exchange (2010). *Dynamique de structure et de composition des peuplements en forêt boréale mixte : implications pour l'aménagement forestier*. Réseau de gestion durable des forêts.
- Brokaw, N. V. (1985). Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66(3), 682–687.
- Brown, M. J. and G. G. Parker (1994). Canopy light transmittance in a chronosequence of mixed-species deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 24(8), 1694–1703.
- Chao, K.-J., O. L. Phillips, E. Gloor, A. Monteagudo, A. Torres-Lezama, and R. V. Martínez (2008). Growth and wood density predict tree mortality in amazon forests. *Journal of Ecology* 96(2), 281–292.
- Chazdon, R. L., R. W. Pearcy, D. W. Lee, and N. Fetcher (1996). Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In *Tropical forest plant ecophysiology*, pp. 5–55. Springer.
- CIRAD, C. (1992). *Bois des DOM-TOM : Nouvelle-Calédonie*, Volume 3. CIRAD.
- Clark, D. A. and D. B. Clark (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological monographs* 62(3), 315–344.
- Clark, D. B., C. S. Castro, L. D. A. Alvarado, and J. M. Read (2004). Quantifying mortality of tropical rain forest trees using high-spatial-resolution satellite data. *Ecology Letters* 7(1), 52–59.

- Clark, D. B., D. A. Clark, P. M. Rich, S. Weiss, and S. F. Oberbauer (1996). Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structures : methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26(5), 747–757.
- Condit, R., P. S. Ashton, P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. P. Hubbell, R. B. Foster, A. Itoh, J. V. LaFrankie, et al. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288(5470), 1414–1418.
- 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. *The American Naturalist* 152(4), 495–509.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations* 298, 312.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Technical report, Set.
- 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(1), 89–108.
- Cutler, N., L. Belyea, and A. Dugmore (2008). The spatiotemporal dynamics of a primary succession. *Journal of Ecology* 96(2), 231–246.
- Dalling, J. W., H. C. Muller-Landau, S. J. Wright, and S. P. Hubbell (2002). Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90(4), 714–727.
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual review of ecology and systematics* 18(1), 431–451.
- Dubreuil, M. (2013). Hétérogénéité fonctionnelle et spatiale des forêts denses humides de nouvelle-calédonie. Technical report, Mémoire de stage de M2 BVT.
- Enright, N., B. Miller, and G. Perry (2003). Demography of the long-lived conifer *agathis ovata* in maquis and rainforest, new caledonia. *Journal of Vegetation Science* 14(5), 625–636.
- Franklin, J. and S. J. Rey (2007). Spatial patterns of tropical forest trees in western polynesia suggest recruitment limitations during secondary succession. *Journal of Tropical Ecology* 23(1), 1–12.
- Gentry, A. H. (1990). *Four neotropical rainforests*. Yale University Press.
- Gilbert, G. S., K. E. Harms, D. N. Hamill, and S. P. Hubbell (2001). Effects of seedling size, el nino drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *ocotea whitei* seedlings in panama. *Oecologia* 127(4), 509–516.

- Gonzalez, M. A., A. Roger, E. A. Courtois, F. Jabot, N. Norden, C. 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(1), 137–146.
- Goreaud, F. (2000). *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes*. Ph. D. thesis, ENGREF (AgroParisTech).
- Goreaud, F. and R. Pélissier (1999). On explicit formulas of edge effect correction for ripley's k-function. *Journal of Vegetation Science* 10(3), 433–438.
- Goreaud, F. and R. Pélissier (2003). Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype k12-function : population independence vs. random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 14(5), 681–692.
- Hallé, F., R. A. Oldeman, P. B. Tomlinson, et al. (1978). *Tropical trees and forests : an architectural analysis*. Springer-Verlag.
- Hammond, D., V. Brown, D. Newbery, H. Prins, N. Brown, et al. (1998). Disturbance, phenology and life-history characteristics : factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. In *Dynamics of tropical communities : the 37th symposium of the British Ecological Society, Cambridge University, 1996.*, pp. 51–78. Blackwell Science Ltd.
- Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell, and R. B. Foster (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89(6), 947–959.
- Horn, H. S. (1971). *The adaptive geometry of trees*, Volume 3. Princeton University Press.
- Howe, H. F. and J. Smallwood (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 201–228.
- Hubbell, S. P. (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203(4387), 1299–1309.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)*, Volume 32. Princeton University Press.
- Hubbell, S. P., R. B. Foster, S. T. O'Brien, K. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S. J. Wright, and S. L. De Lao (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283(5401), 554–557.
- Ibanez, T., J. Munzinger, G. Dagostini, V. Hequet, F. Rigault, T. Jaffré, and P. Birnbaum (2013). Structural and floristic diversity of mixed tropical rain forest in new caledonia : new data from the new caledonian plant inventory and permanent plot network (nc-pippn). *Applied Vegetation Science*.

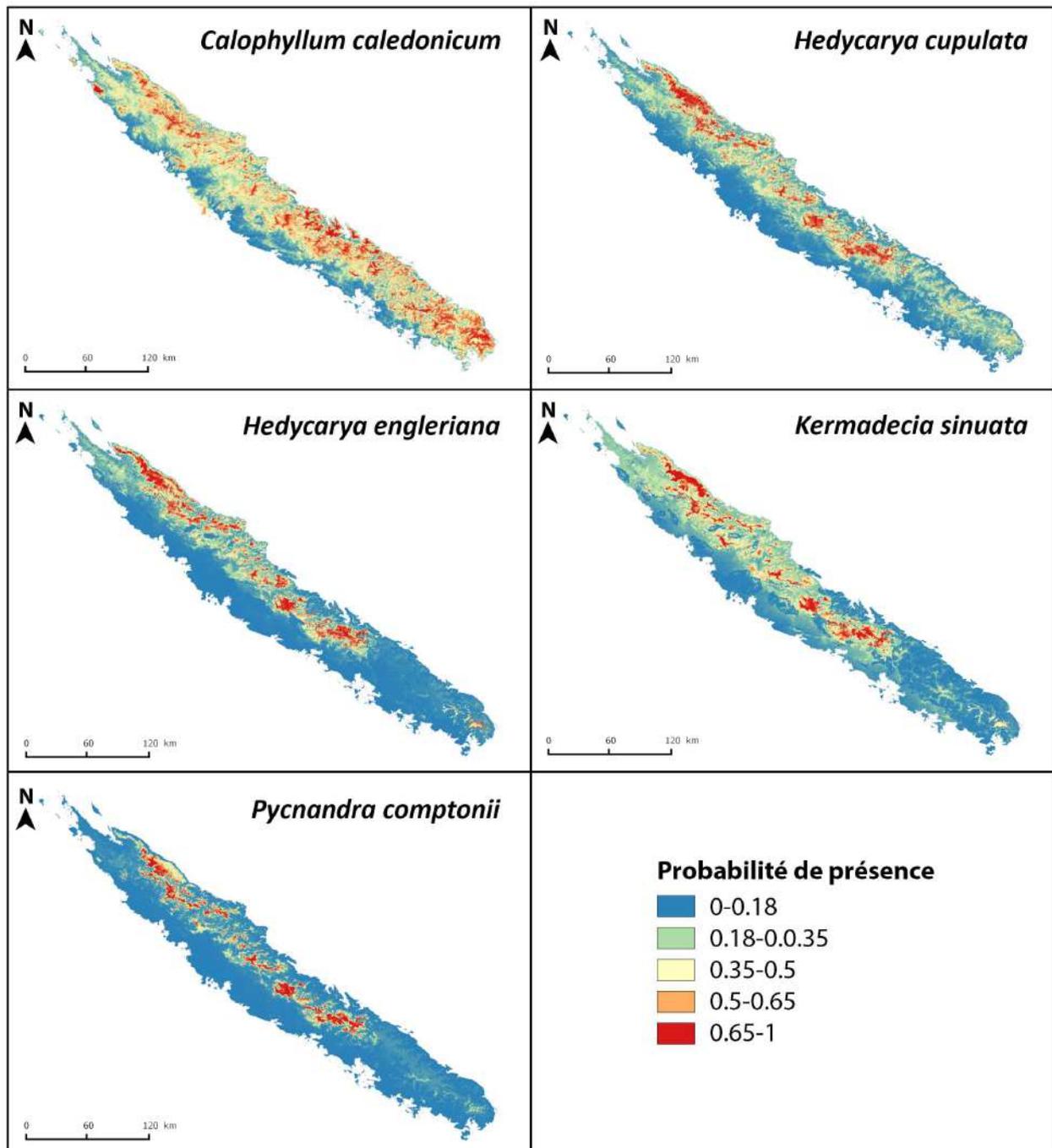
- Jaffre, T., P. Bouchet, and J.-M. Veillon (1997). Threatened plants of new caledonia : Is the system of protected areas adequate? *Biodiversity & Conservation* 7(1), 109–135.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American naturalist*, 501–528.
- Jordan, F. M. C. F. (2005). Tropical forest ecology.
- Laliberté, E., A. Paquette, P. Legendre, and A. Bouchard (2009). Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity : a case study from a temperate forest. *Oecologia* 159(2), 377–388.
- Leibold, M. A. and M. A. McPeck (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87(6), 1399–1410.
- Lin, G., D. Stralberg, G. Gong, Z. Huang, W. Ye, and L. Wu (2013). Separating the effects of environment and space on tree species distribution : from population to community. *PloS one* 8(2), e56171.
- Molino, J.-F. and D. Sabatier (2001). Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294(5547), 1702–1704.
- Morat, P., T. Jaffré, F. Tronchet, J. Munzinger, Y. Pillon, J.-M. Veillon, M. Chalopin, P. Birnbaum, F. Rigault, G. Dagostini, et al. (2011). Le référentiel taxonomique florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la nouvelle-calédonie. *Adansonia* 34(2), 179–221.
- Morisita, M. (1959). Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E* 2(21), 5–235.
- Morisita, M. (1962). Id-index, a measure of dispersion of individuals. *Res. Popul. Ecol.* 4, 1–7.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Da Fonseca, and J. Kent (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772), 853–858.
- Nathan, R. and H. C. Muller-Landau (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in ecology & evolution* 15(7), 278–285.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon, and S. V. Iriarte (1999). Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80(6), 1908–1926.
- Oldeman, R. (1983). Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity.
- Paine, R. T. and S. A. Levin (1981). Intertidal landscapes : disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs* 51(2), 145–178.
- Pascal, J.-P. and R. Pelissier (1996). Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west india. *Journal of Tropical Ecology* 12(2), 191–214.

- Pearson, T. R., D. F. 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(5), 785–796.
- Pelissier, R. and F. Goreaud (2014). *ads : Spatial point patterns analysis*. R package version 1.4.
- Pickett, S., S. Collins, and J. Armesto (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53(3), 335–371.
- Plotkin, J. B., M. D. Potts, N. Leslie, N. Manokaran, J. LaFrankie, and P. S. Ashton (2000). Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* 207(1), 81–99.
- Puig, H. (2001). *La forêt tropicale humide*. Belin.
- R Core Team (2013). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.
- Raven, P. H., R. F. Evert, and S. E. Eichhorn (2000). *Biologie végétale*. De Boeck Supérieur.
- Read, J., P. Hallam, and J.-F. Cherrier (1995). The anomaly of monodominant tropical rainforests : some preliminary observations in the nothofagus-dominated rainforests of new caledonia. *Journal of Tropical Ecology*, 359–389.
- Réjou-Méchain, M., O. Flores, N. Bourland, J.-L. Doucet, R. F. Feteke, A. Pasquier, and O. J. Hardy (2011). Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales. *Journal of ecology* 99(6), 1373–1381.
- Ridley, H. N. (1930). Dispersal of plants throughout the world.
- Riera, B. (1983). Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise.
- Riera, B., R. Péliissier, and F. Houllier (1998). Caractérisation d'une mosaïque forestière et de sa dynamique en forêt tropicale humide sempervirente1. *Biotropica* 30(2), 251–260.
- Riera, B., H. Puig, and J.-P. Lescure (1990). La dynamique de la forêt naturelle. *Bois et forêts des tropiques* 219, 69–78.
- Rigg, L., N. Enright, and T. Jaffré (1998). Stand structure of the emergent conifer araucaria laubenfelsii in maquis and rainforest, mont do, new caledonia. *Australian journal of ecology* 23(6), 528–538.
- Ripley, B. D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of applied probability*, 255–266.
- Seidler, T. G. and J. B. Plotkin (2006). Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology* 4(11), e344.

- Smith, T. W. and J. T. Lundholm (2010). Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography* 33(4), 648–655.
- Spichiger, R.-E. (2002). *Botanique systématique des plantes à fleurs : une approche phylogénétique nouvelle des angiospermes des régions tempérées et tropicales*. PPUR presses polytechniques.
- Swamy, V., J. Terborgh, K. G. Dexter, B. D. Best, P. Alvarez, and F. Cornejo (2011). Are all seeds equal? spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology letters* 14(2), 195–201.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press.
- Torquebiau, E. (1981). Analyse architecturale de la foret de los tuxtlas (veracruz), mexique.
- Traissac, S. (2003). *Dynamique Spatiale De Vouacapoua americana (Aublet)*. Ph. D. thesis, Université Claude Bernard-Lyon.
- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, and M. Yli-Halla (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western amazonian forests. *Science* 299(5604), 241–244.
- Turner, I. M. (2001). *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press.
- Valencia, R., R. B. Foster, G. Villa, R. Condit, J.-C. Svenning, C. Hernandez, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magård, and H. Balslev (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the amazon : large forest plot in eastern ecuador. *Journal of Ecology* 92(2), 214–229.
- van der Pijl, L. (1982). Principles of dispersal in higher plants. *Berlin, Heidelberg, New York : Springer* 19, 82.
- 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(1), 125–159.
- Whitmore, T. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3), 536–538.
- Whitmore, T. (1996). A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *Man and the Biosphere Series* 17, 3–40.
- Wiegand, T., I. Martínez, and A. Huth (2009). Recruitment in tropical tree species : revealing complex spatial patterns. *The American Naturalist* 174(4), E106–E140.
- Willson, M. F. and A. Traveset (2000). The ecology of seed dispersal. *Seeds : the ecology of regeneration in plant communities* 2.
- Wright, S. J. (1986). Testing the dispersion of juveniles relative to adults : a new analytic method. *Ecology* 67(4), 952–957.

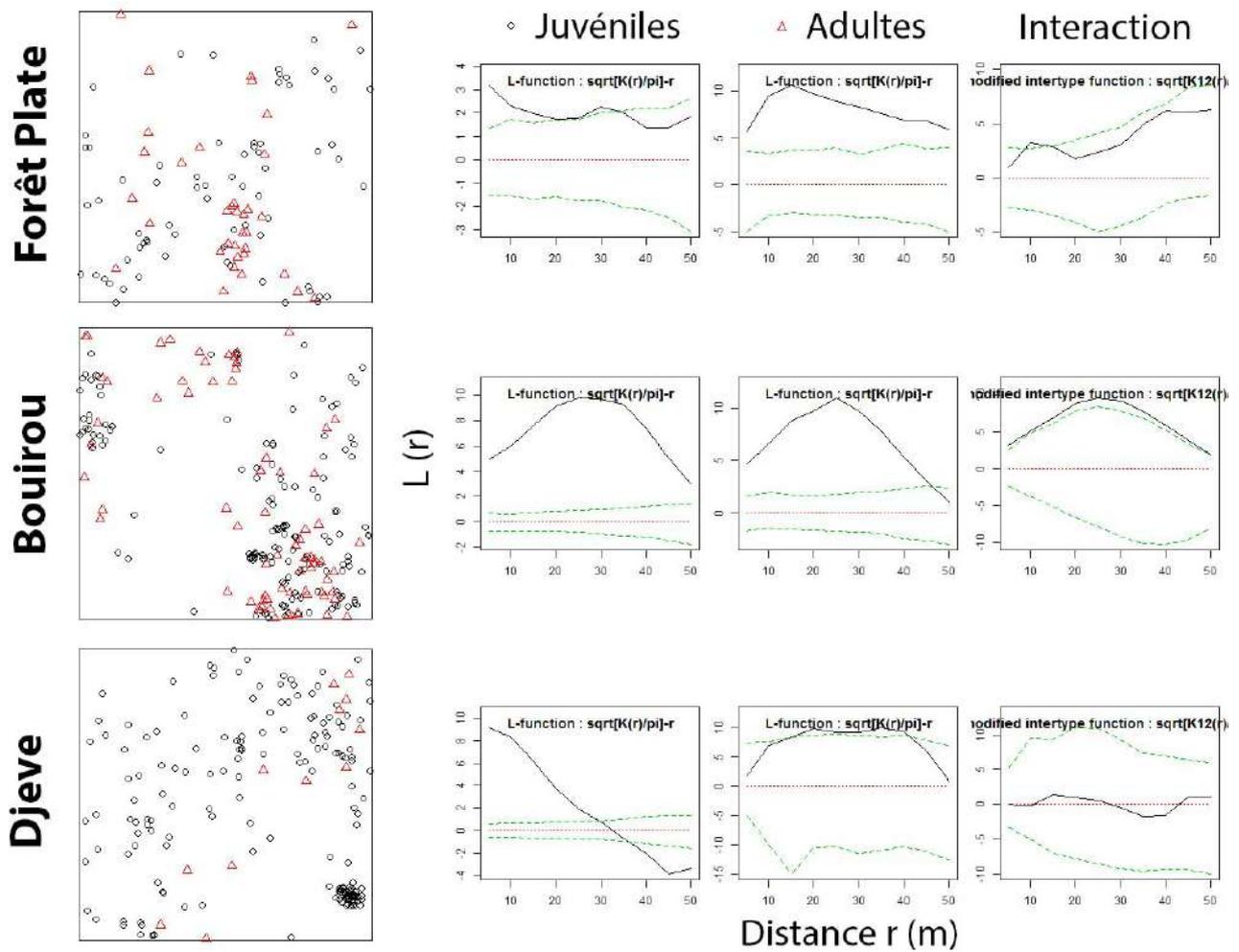
Annexes

Annexe 1 : Carte de distribution théorique des espèces de l'étude (d'après Bayle (Données non publiées)).

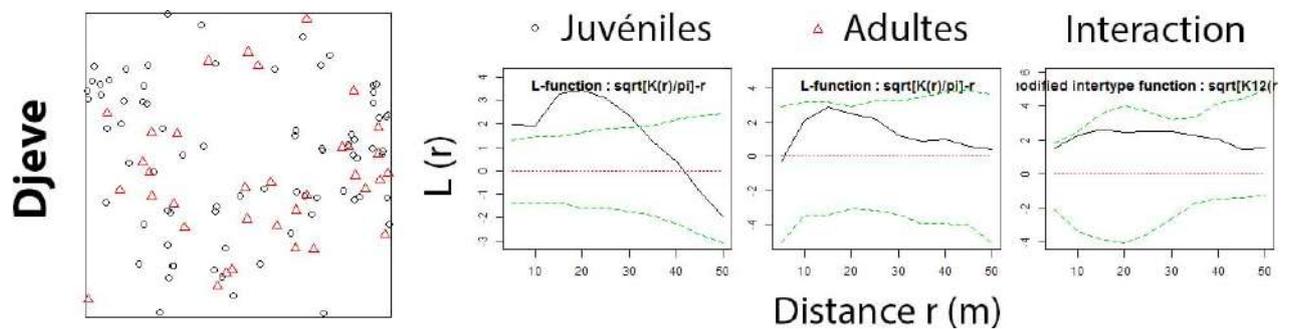


La répartition a été obtenue à partir d'un modèle de MaxEnt (train 70%/test 30%) de 100m de résolution. Les variables utilisées dans le modèle sont : altitude, routes, alizés, pente, sol, et ensoleillement

Annexe 2 : Semis de points et résultats des tests de Ripley pour l'espèce *Calophyllum caledonicum* sur les 3 parcelles d'étude.

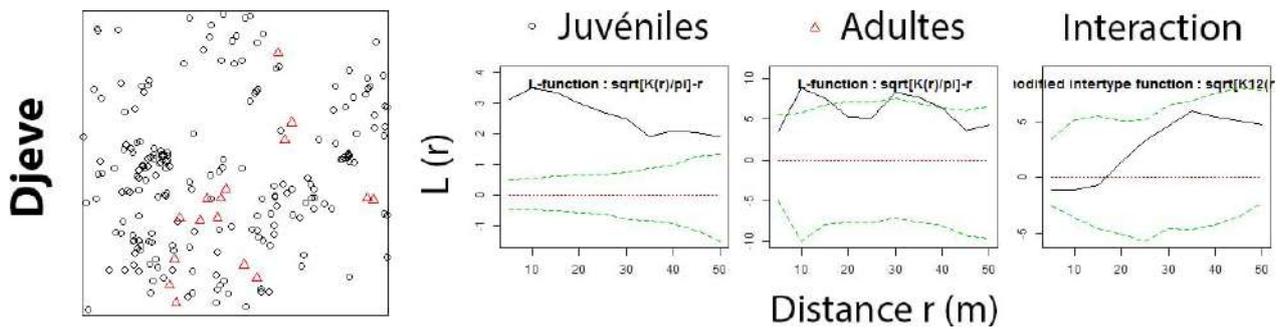


Annexe 3 : Semis de points et résultats des tests de Ripley pour l'espèce *Hedycarya cupulata* sur la parcelle de Djeve.

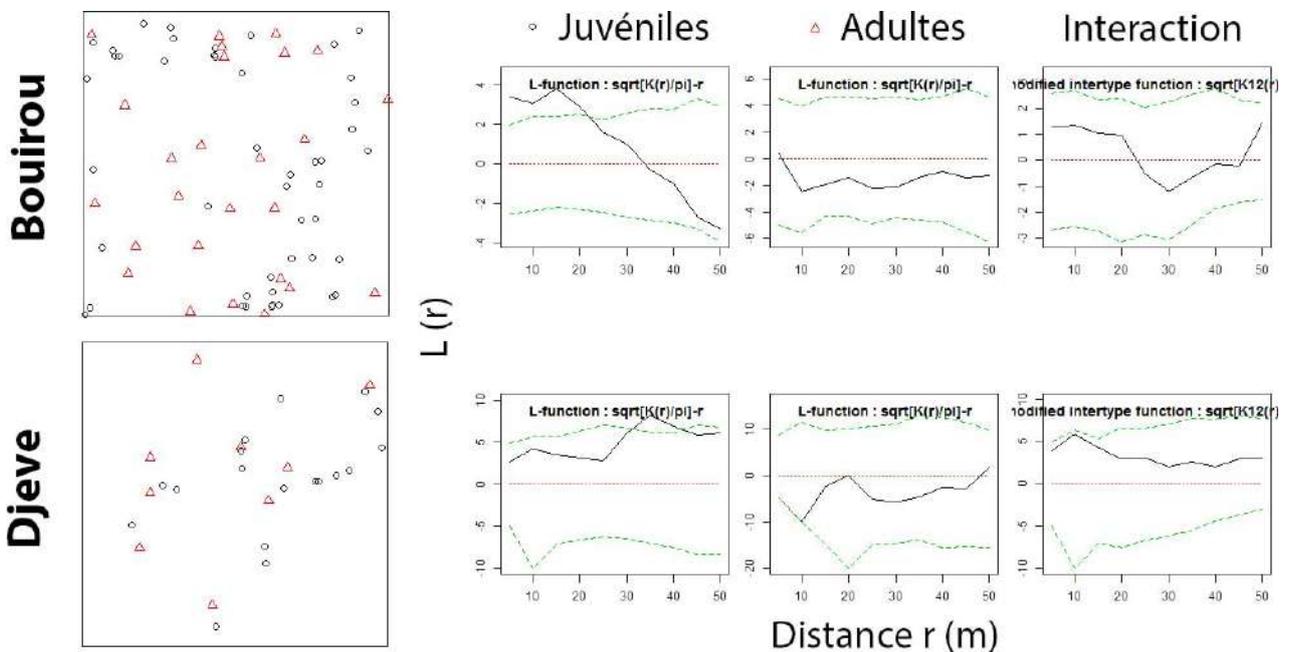


Les courbes en noir représentent les valeurs observées de l'indice et les courbes en vert les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle.

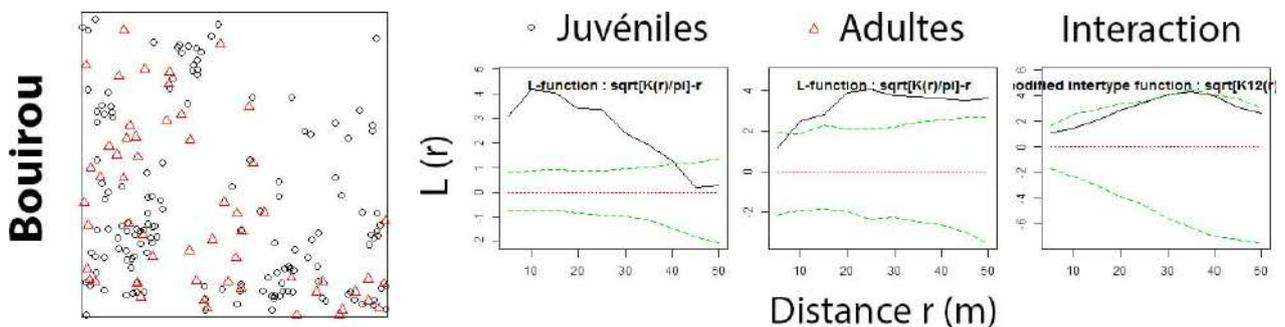
Annexe 4 : Semis de points et résultats des tests de Ripley pour l'espèce *Hedycarya engleriana* sur la parcelle de Djeve.



Annexe 5 : Semis de points et résultats des tests de Ripley pour l'espèce *Kermadecia sinuata* sur les parcelles de Bouirou et Djeve.



Annexe 6 : Semis de points et résultats des tests de Ripley pour l'espèce *Pycnandra comptonii* sur la parcelle de Bouirou.



Les courbes en noir représentent les valeurs observées de l'indice et les courbes en vert les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle.

Table des figures

1	Localisation de la Nouvelle-Calédonie et du réseau NC-PIPPN. Le positionnement des arbres de DBH $\geq 10\text{cm}$ est présenté sur les parcelles dans lesquelles l'échantillonnage du stade juvénile a été mené.	5
2	Exemple d'interprétation de la fonction L estimée (à partir du jeu de données B Poirier, 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 ($et \geq 0$), les points sont agrégés (attraction entre les points).	8
3	Protocole d'étude du voisinage des Tamanous adultes sur la parcelle de Forêt Plate.	9
4	Structure diamétrique des espèces sur les 3 parcelles d'étude (<i>Le trait rouge correspond à la limite de DBH = 5cm</i>).	12
5	Nombre de juvéniles en fonction de la distance au plus proche adulte sur les trois parcelles d'étude.	13
6	Autocorrélation spatiale des diamètres pour toutes les espèces et toutes les parcelles. Les courbes en noir représentent les valeurs observées de l'indice et les courbes en vert les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle. N est le nombre de points du semis dans le domaine d'étude pour un diamètre $\geq 1\text{cm}$ DBH.	14
7	Analyse de la densité d'adultes (a) en fonction du nombre d'individus de l'espèce cible dans 0.04ha, (b) au voisinage de 5m en fonction de la circonférence de l'individu au centre du cercle et (c) par classe d'âge au voisinage de 5m sur chaque parcelles. Les corrélations réalisées sont non linéaires de type logarithme ($y = \log(a)+b$) ou puissance ($y = a^b$). Les corrélations significatives ont été tracées lorsque la pvalue associée aux deux paramètres (a et b) était inférieur à la valeur seuil de 0.05.	15
8	Analyse de la richesse spécifique (a) en fonction du nombre d'individus de l'espèce cible dans 0.04ha, (b) au voisinage de 5m en fonction de la circonférence de l'individu au centre du cercle et (c) par classe d'âge au voisinage de 5m sur chaque parcelles. Les corrélations réalisées sont non linéaires de type logarithme ($y = \log(a)+b$) ou puissance ($y = a^b$). Les corrélations significatives ont été tracées lorsque la pvalue associée aux deux paramètres (a et b) était inférieur à la valeur seuil de 0.05.	17
9	Analyse de la surface terrière (a) en fonction du nombre d'individus de l'espèce cible dans 0.04ha, (b) au voisinage de 5m en fonction de la circonférence de l'individu au centre du cercle et (c) par classe d'âge au voisinage de 5m sur chaque parcelles. Les corrélations réalisées sont non linéaires de type logarithme ($y = \log(a)+b$) ou puissance ($y = a^b$). Les corrélations significatives ont été tracées lorsque la pvalue associée aux deux paramètres (a et b) était inférieur à la valeur seuil de 0.05.	19

Liste des tableaux

1	Espèces étudiées et leurs caractéristiques écologiques (Estimées à partir du réseau NC-PIPPN). . . .	6
2	Nombre d'individus de chaque classe par espèce cible dans les parcelles de 1ha et proportion de parcelles de 0.04ha sur sol volcano-sédimentaire contenant l'espèce cible ((-) = <i>non inventorié</i> , Adu. = <i>Adultes</i> , Juv. = <i>Juveniles</i>).	11
3	Résultats des Tests de Ripley sur les 3 parcelles de 1ha (Annexes 2, 3, 4, 5, 6) et de Morosita sur les parcelles de 0.04ha pour les 5 espèces cibles (Résultat en gras = <i>sort largement de l'intervall de confiance</i> , (chiffre entre parenthèses) = <i>nombre d'individus utilisé pour l'analyse</i> , Ag. = <i>agrégation</i> , Al. = <i>aléatoire</i> , At. = <i>attraction</i>).	13

Résumé :

Les études relatives à la dynamique des forêts denses humides néo-calédoniennes sont encore très parcellaires. L'objectif général du travail consiste à identifier des marqueurs spécifiques des états dynamiques à travers l'étude de la distribution de cinq espèces communes des forêts humides calédoniennes. Il s'agit de décrire les patrons de distribution spatiale des individus à différentes échelles, mais également d'identifier les mécanismes structurant les communautés. L'étude se base sur un réseau de parcelles de 0.04ha et de 1ha réparties de manière homogène sur l'ensemble de la Nouvelle Calédonie. Un échantillonnage des stades juvéniles (diamètre compris entre 1 et 10cm) a été réalisé dans 3 parcelles de 1ha pour les espèces cibles. Seul le Tamanou (*Calophyllum caledonicum*) a pu être identifié en tant que marqueur des états de la dynamique. La distribution spatiale de cette espèce est agrégative à toutes les échelles. Il est apparu que cette agrégation n'était pas le fait des limites de dispersion mais de conditions liées à la dynamique de la végétation, et plus particulièrement la dynamique des trouées. L'analyse de paramètres structuraux et floristiques a permis de montrer que le Tamanou était marqueur d'une richesse spécifique élevée. Marqueur de petites perturbations et situé à la limite entre héliophile et sciaphile, le Tamanou est donc une espèce capable de cicatrifier le couvert végétal et initier la succession forestière.

Mots clés : Dynamique forestière, Forêts denses humides, Nouvelle Calédonie, Tamanou (*Calophyllum caledonicum*), Analyses spatiales

Abstract :

Studies of New Caledonian rainforest dynamics are rare and scattered. The objective of this work is to identify specific indicators of dynamic stages through the study of the distribution of five plant species commonly spread in New Caledonian rainforests. The purpose is to describe the spatial distribution patterns of individuals at different scales, but also attempt to identify the ecological processes structuring communities. The study is based on a network of 0.04ha and 1ha plots homogeneously distributed throughout New Caledonia. Samplings at juvenile stages (diameter between 1 and 10 cm) were performed in three separate 1ha plots for five target species. Only Tamanou (*Calophyllum caledonicum*) could be identified as an indicator of changes in dynamic stages. The spatial distribution of this species is clumped at all scales. This aggregation results of vegetation dynamics, most specifically gap dynamics, instead of dispersal ability. The analysis of structural and floristic parameters showed that the Tamanou is an indicator of habitats with high species richness. An Indicator of small gap, located at the boundary between light-demanding and shade-tolerance, the Tamanou is thus a species capable of healing the canopy and initiating forest succession.

Keywords : Forest dynamic, Rainforests, New Caledonia, Tamanou (*Calophyllum caledonicum*), Spatial analysis