

Master 1
Mention Biodiversité Ecologie Evolution
Parcours "Biodiversité végétale et Gestion des Ecosystèmes Tropicaux"
Faculté des Sciences de Montpellier et AgroParisTech

Rapport de stage

Influence de l'hétérogénéité environnementale
sur la composition floristique et fonctionnelle
des forêts de basse altitude de la Nouvelle-Calédonie

Thomas MONJOIN

Encadrants : Philippe Birnbaum (Cirad-AMAP) et Grégoire Blanchard (IAC)

du 16/03/2017 au 20/06/2017

Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC) - Unité Mixte de Recherche AMAP - Centre IRD de Nouméa
101 Promenade Roger Laroque, 98800 Nouméa

TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION.....	1
2. MATÉRIELS & MÉTHODES.....	5
2.1. Site d'étude.....	5
2.1.1. <i>La Nouvelle-Calédonie</i>	5
2.1.2. <i>Les forêts de basse altitude de la plaine de Koné</i>	5
2.2. Stratégie d'échantillonnage.....	7
2.2.1. <i>Points d'inventaire</i>	7
2.2.2. <i>Les traits foliaires</i>	7
2.2.3. <i>La densité de bois</i>	9
2.3. Analyses des données.....	9
2.3.1. <i>La diversité floristique</i>	11
2.3.2. <i>La diversité fonctionnelle</i>	13
3. RÉSULTATS.....	15
3.1. Les points d'inventaire.....	15
3.2. Structure des communautés.....	15
3.3. La diversité floristique.....	17
3.4. La diversité fonctionnelle.....	19
3.4.1. <i>Les traits foliaires</i>	19
3.4.2. <i>La densité de bois</i>	21
4. DISCUSSION.....	23
5. CONCLUSION.....	31

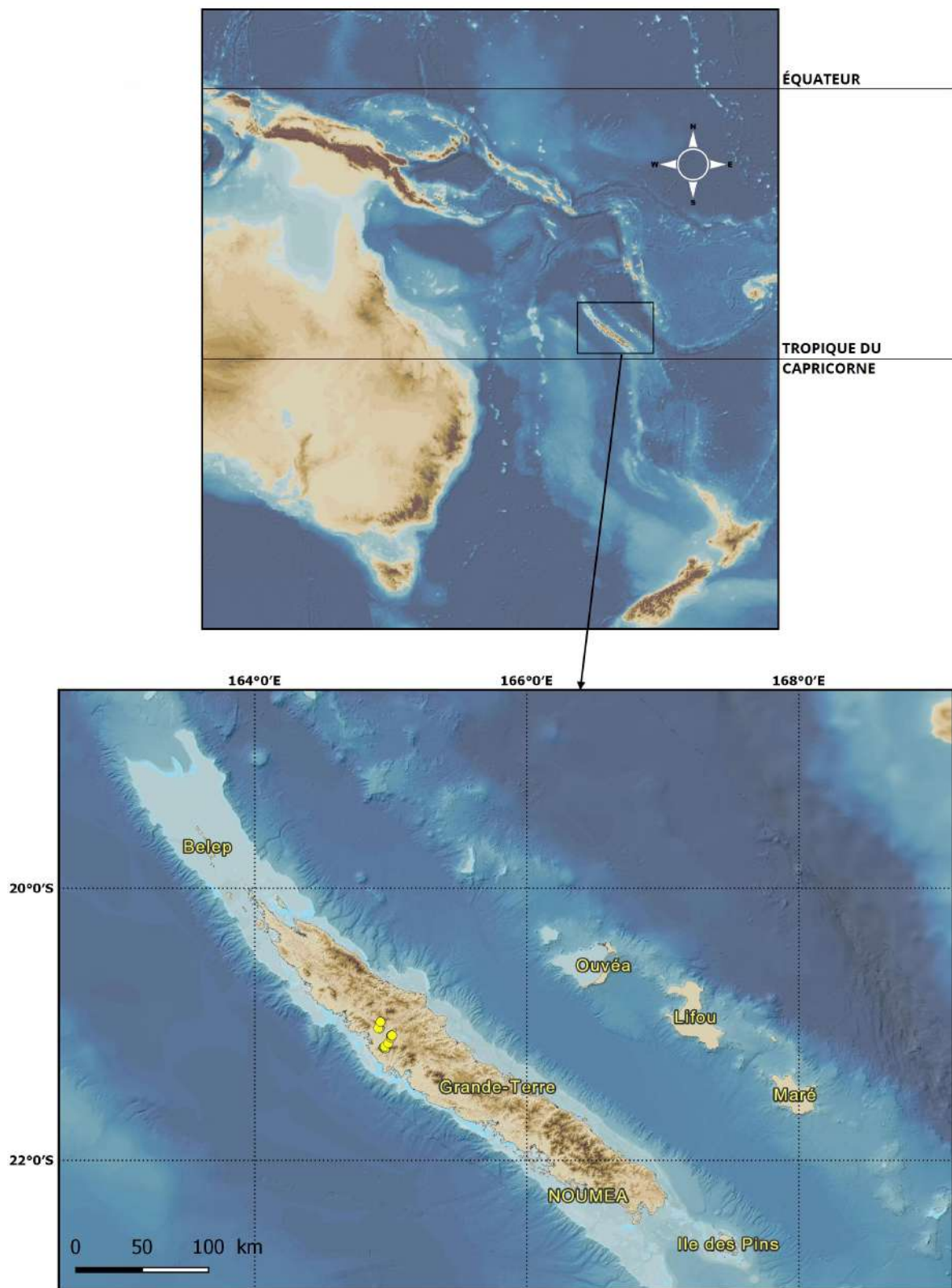


Figure 1: Carte de la Nouvelle-Calédonie dans l'océan Pacifique Sud. Les points jaunes représentent les points d'inventaire dans la plaine de Koné.

1. INTRODUCTION

La perte des habitats est une des causes principales de la crise écologique actuelle. Dans un monde subissant de plus en plus de pressions anthropiques, il est nécessaire de mieux comprendre la répartition des espèces à l'échelle globale mais surtout à une échelle plus locale, afin de proposer des stratégies de conservation adaptées. Puisqu'il n'est pas possible de protéger l'intégralité de la biodiversité, des zones prioritaires de conservation, ou hot-spots de biodiversité, ont été identifiées (Myers *et al.*, 2000). La majorité de ces hot-spots est située dans la zone intertropicale, et comprend une grande partie des forêts tropicales, qui représentent les zones terrestres les plus riches et diversifiées au monde. Si ces écosystèmes tropicaux font partie de la liste de Myers *et al.* (2000), cela signifie qu'ils sont également en danger, puisqu'ils ont perdu plus de 70% de leur végétation primaire.

Une question centrale en écologie des communautés concerne l'importance relative des processus déterministes et stochastiques, dans l'assemblage des espèces à travers l'espace et le temps (Leibold *et al.*, 2004; Vellend *et al.*, 2014). Il a été démontré à plusieurs reprises que les gradients de précipitations étaient un des facteurs déterministes influençant la distribution des plantes terrestres à l'échelle globale (Harms *et al.*, 2001; Engelbrecht *et al.*, 2007; Baltzer *et al.*, 2008). En effet, la production primaire des plantes terrestres implique une circulation d'eau des racines vers les feuilles. Une période de sécheresse limite le développement de certaines plantes et nécessite certaines adaptations, du fait d'un potentiel hydrique diminué et d'échanges gazeux réduits (Engelbrecht & Kursar, 2003; Poorter & Markesteijn, 2008; Chave *et al.*, 2009). Donc, la durée de la saison sèche influence la croissance, la mortalité et par conséquent les espèces formant la communauté observée.

A une échelle locale, la disponibilité hydrique varie selon des paramètres physiques tels que les propriétés du sol et la topographie (Kursar *et al.*, 2005; Engelbrecht *et al.*, 2007; Böhner & Antonić, 2009; Weaver, 2010). La topographie, du fait de son action sur l'écoulement des eaux, entraîne une redistribution inégale des précipitations. Ainsi, les pentes et les vallées concentrent une plus forte quantité d'eau de pluies que les crêtes. Le fond des talwegs, qui forme la ligne d'écoulement maximale des eaux, représente le secteur qui recueille théoriquement la plus grande quantité d'eau de pluie (Harms *et al.*, 2001; Markesteijn *et al.*, 2010). En parallèle, la disponibilité en nutriments suit cette même voie d'écoulement des eaux. Par conséquent, les nutriments ont tendance à s'accumuler dans les talwegs et à être moins présents sur les crêtes. Le relief a donc une influence élevée sur la disponibilité hydrique et nutritionnelle (Weintraub *et al.*, 2015).

Par ailleurs, dans les milieux fragmentés, les forêts sont aussi fortement soumises à l'effet de lisière, une limite abrupte associée à un changement des paramètres environnementaux et biotiques

(Laurance *et al.*, 2007). En effet, les conditions microclimatiques à la lisière sont plus sèches et plus chaudes, tandis qu'elles sont plus humides et fraîches dans le coeur de forêt. Par conséquent, le gradient d'aridité augmente depuis le coeur de forêt vers la lisière. La lisière est également entretenue par les régimes de feux (Cochrane, 2003; Lippok *et al.*, 2014), ce qui peut retarder ou empêcher la forêt de s'étendre et de recoloniser les milieux alentours (Laurance *et al.*, 2007; Ibanez *et al.*, 2013). Lippok *et al.* (2014) observent une modification de la structure des communautés d'arbres entre l'intérieur et la lisière de la forêt, qui à terme diminuerait la diversité des communautés proche de la lisière, à cause d'une dominance locale d'espèces pionnières héliophiles.

Ainsi, nous supposons que l'effet conjugué de la topographie et de la lisière sont à l'origine d'une forte variabilité de la disponibilité hydrique, exerçant un filtre sur les espèces selon leur tolérance physiologique à l'aridité. Les plantes les plus tolérantes à l'aridité seront moins sensibles aux gradients de disponibilité hydrique que celles qui nécessitent une quantité élevée et permanente d'eau disponible. Cette sélection sur les espèces constitue un filtre environnemental qui agit sur les propriétés physiologiques et morphologiques des espèces. Dans un paysage fragmenté où le relief est marqué, on peut donc s'attendre à ce que les plantes ne soient pas distribuées de manière homogène, mais que leur répartition sera influencée par la topographie et par l'effet de lisière.

Dans le cadre de ces hypothèses, la Nouvelle-Calédonie représente un territoire idéal. Cet archipel fait partie des points chauds de la biodiversité en raison d'une combinaison entre un fort taux d'endémisme et une importante pression anthropique (Myers *et al.*, 2000). En effet, l'archipel abrite près de 2550 espèces de plantes vasculaires endémiques parmi les 3389 recensées, ce qui représente un taux d'endémisme de 75% (Morat *et al.*, 2012). Le nombre d'espèces endémiques par unité de surface (17000 km²) est l'un des plus élevés au monde (Kier *et al.*, 2009). La forêt tropicale a considérablement régressé au profit de l'expansion des maquis, des savanes et des bosquets et ne couvre aujourd'hui que 30% du territoire (Jaffré *et al.*, 1998; McCoy *et al.*, 1999). Ces forêts sont menacées par les feux, l'urbanisation, l'exploitation forestière, l'introduction d'espèces exotiques mais aussi l'industrie nickélifère (Pascal *et al.*, 2008). Néanmoins, ces pressions ne sont pas distribuées de manière uniforme sur le territoire. Si les forêts de haute altitude sont peu impactées par les activités humaines, au contraire les forêts de basse altitude et les forêts sur substrats ultramafiques sont aujourd'hui menacées de disparition (Jaffré *et al.*, 1998). Ces forêts de basse altitude représentent une vaste superficie (80% de la superficie planaire de la Grande-Terre est à une altitude inférieure à 500 m) et concentrent la majorité des perturbations anthropiques de sorte qu'elles constituent un enjeu essentiel pour la conservation. Actuellement très fragmentées, il est probable qu'à une époque antérieure à l'arrivée de l'Homme, les forêts sèches et humides ne formaient qu'une entité forestière unique (Jaffré *et al.*, 1998). La variation des paramètres environnementaux, du fait de la topographie, pouvait permettre l'avancée de la forêt

sèche loin dans les terres (crêtes). Au contraire, les fonds de talweg pouvaient accueillir des fragments de forêts humides, grâce à des conditions localement plus favorables. Ces forêts de basse altitude constituent un environnement potentiellement très riche et peu étudié. En effet, Chao *et al.* (2016) et Ibanez *et al.* (2016) ont montré, à l'aide de modèles de raréfaction extrapolés, que la diversité γ (i.e. à l'échelle du territoire) serait maximale entre 400m et 600m d'altitude tandis que Birnbaum *et al.* (2015) ont mis en évidence un déficit élevé d'inventaires floristiques entre 300 m et 500 m d'altitude. Ces éléments suggèrent que la contribution réelle de ces forêts de basse altitude à la diversité régionale est encore sous-évaluée. En effet, ces forêts pourraient permettre le maintien de la biodiversité au sein des forêts néo-calédoniennes, en servant de réservoir d'espèces pour la recolonisation des milieux dégradés et en assurant une connectivité entre les forêts denses humides et les forêts littorales.

L'objectif de cette étude est donc de vérifier l'importance potentielle de ces forêts de basse altitude dans les patrons de distribution de la richesse régionale en posant l'hypothèse que la combinaison entre la superficie disponible et la variabilité des conditions microclimatiques des environnements offre potentiellement une gamme étendue de niches écologiques, maximisant ainsi la diversité γ . Pour tester cette hypothèse dans cet environnement ultra-perturbé et fragmenté, cette étude se propose d'évaluer les relations entre les précipitations moyennes annuelles et la topographie sur la composition floristique et fonctionnelle des forêts fragmentées de basse altitude. En considérant une approche fonctionnelle, nous cherchons à comprendre la manière dont les propriétés de la végétation changent le long d'un gradient géographique ou climatique et à identifier les niches « fonctionnelles » potentiellement occupées par des groupes d'espèces partageant les mêmes fonctions (e.g. groupes fonctionnels). Les traits fonctionnels se définissent comme des attributs morpho-physio-phénologiques qui impactent indirectement la valeur sélective via leurs effets sur la croissance, la reproduction et la survie : les 3 composantes de la performance d'un individu (Violle *et al.*, 2007). Un groupe fonctionnel d'espèces végétales partage des fonctions similaires au niveau de l'individu, des réponses semblables aux paramètres environnementaux ou un rôle identique au sein d'un écosystème (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Les traits foliaires jouent un rôle particulièrement important dans l'assimilation du carbone, dans l'équilibre hydrique et énergétique de la plante. La surface foliaire spécifique (SLA = Specific Leaf Area) est la superficie utilisée pour la captation de la lumière par unité de biomasse foliaire investie. La SLA est corrélée négativement à la durée de vie des feuilles, à la rétention des nutriments ainsi qu'à la protection contre la dessiccation. De plus, les feuilles avec une faible SLA ont des taux d'assimilation inférieurs, par unité de masse (Ackerly *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004). Donc, la SLA reflète un compromis entre performance photosynthétique et durée de vie des feuilles. Typiquement, une grande feuille fine aura une SLA élevée, tandis qu'une feuille étroite et épaisse aura une faible SLA. Morphologiquement, une faible valeur de SLA se traduit par des feuilles coriaces (sclérophylles). Un

environnement sec, chaud et fortement ensoleillé favorise des feuilles avec une faible superficie foliaire (LA = Leaf Area). Le rapport du poids frais sur poids sec des feuilles (LDMC = Leaf Dry-Matter Content) est inversement proportionnel au SLA. Les feuilles avec un LDMC élevé sont majoritairement constituées de matière sèche, sont plus robustes et plus résistantes que des feuilles avec un LDMC faible (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Un autre trait fonctionnel en lien avec la disponibilité en eau est la densité de bois. En effet, une fonction fondamentale du bois est la conduction de l'eau depuis le sol vers les feuilles via les vaisseaux du xylème. La densité du bois (WD = Wood Density) est le poids sec du bois divisé par le volume frais, représentant le carbone investi par unité de volume. Les espèces à croissance rapide produisent un bois de faible densité, contrairement aux espèces à croissance lente qui ont un bois plus dense. Les espèces à bois denses sont plus pérennes (Chave *et al.*, 2009). De plus, Ibanez *et al.* (2017) observent une augmentation de la densité de bois le long du gradient d'aridité dans les forêts néo-calédoniennes.

Afin de tester l'influence de l'hétérogénéité environnementale sur les communautés d'arbres, nous considérons quatre traits fonctionnels qui sont la densité du bois, la surface foliaire spécifique, la superficie foliaire et le rapport du poids frais sur le poids sec de la feuille. Dans un premier temps, nous testons l'hypothèse que (i) la disponibilité en eau a une influence sur la composition floristique et fonctionnelle des communautés puis (ii) l'existence d'un filtre environnemental à l'échelle des communautés, se traduisant en une dispersion fonctionnelle limitée (Kraft *et al.*, 2008).

2. MATÉRIELS & MÉTHODES

2.1. Site d'étude

2.1.1. La Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie (20-23°S, 164-167°E) est un archipel situé dans le sud-ouest de l'océan Pacifique, juste au nord du tropique du Capricorne, à 1500 km à l'est de l'Australie et 2000 km au nord de la Nouvelle-Zélande (Figure 1). L'île principale (400 km de long et 40 km de large), nommée Grande Terre, est traversée par une chaîne de montagne, culminant à 1628m au nord (Mont Panié) et à 1618m au sud (Mont Humboldt). Les températures annuelles minimales et maximales moyennes sont de 19,4°C et 27,8°C. La Grande Terre est soumise à un fort gradient de précipitations, qui s'étend globalement selon deux axes : (i) la côte Ouest est nettement plus sèche que la côte Est, du fait d'un effet de Foehn marqué, résultant de l'action des vents dominants (les alizés) en provenance de l'Est et chargés en humidité et (ii) ce gradient de précipitations augmente avec l'altitude. Les précipitations moyennes annuelles sur la côte Ouest, sont de l'ordre de 600mm, pour les zones les plus sèches, tandis que les sommets de la côte Est peuvent recevoir jusqu'à 4500mm (Météo-France 2007; Terry *et al.*, 2008).

La Grande Terre est dominée par deux types de substrats : (i) les substrats sur roches ultramafiques, que l'on nomme aussi terrains miniers, couvrent 5600 km² (i.e. 32,7% de l'île principale) principalement dans le sud, et (ii) les substrats volcano-sédimentaires qui couvrent 9000 km² (i.e. 52,6% de l'île principale) majoritairement dans le nord.

Malgré le gradient d'altitude élevé de la Grande Terre, la surface disponible au-dessus de 1000 m n'est que d'environ 500 km² soit 3% de la superficie totale. Au contraire, en dessous de 500 m d'altitude, la surface disponible est d'environ 14000 km², soit 82% de la Grande Terre.

2.1.2. Les forêts de basse altitude de la plaine de Koné

Dans cette étude, les forêts de basse altitude sont considérées comme les ensembles arborés situés en-dessous de la limite de 500 m d'altitude. En majorité situés au fond des talwegs sur la côte Ouest (Figure 2a), les fragments forestiers occupent davantage les pentes, lorsque la disponibilité hydrique croît et les perturbations décroissent. Les inventaires floristiques sont réalisées dans la plaine de Koné (Figure 2b), sur substrat basaltique alcalin, à partir de la cartographie des forêts réalisées au 1:3000 par photo-interprétation, par l'équipe AMAP/IAC.

a)



b)

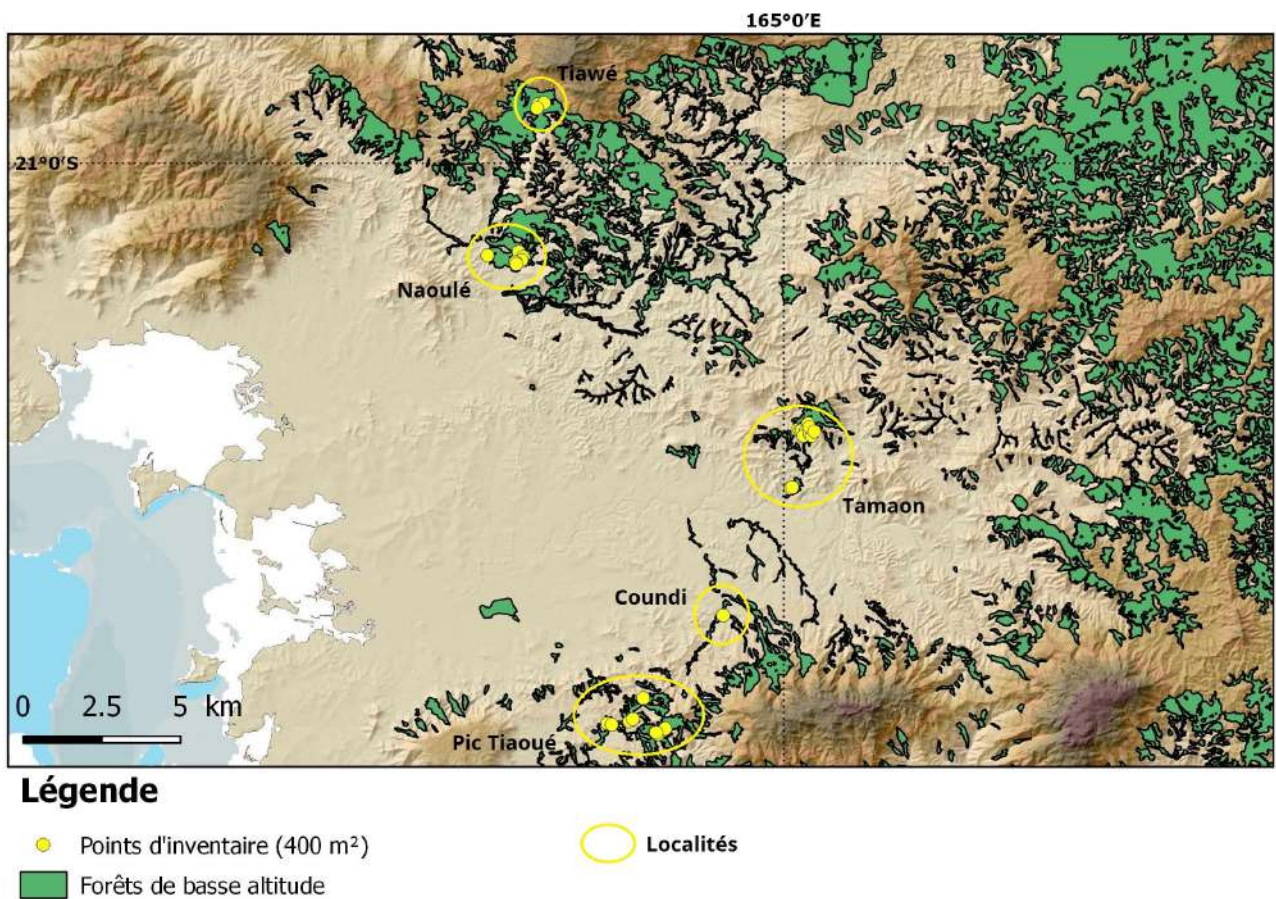


Figure 2: a) Organisation des fragments de forêts de basse altitude de la plaine de Koné, au sein des talwegs (DITTT, photo-aérienne, fond georep). b) Emplacement des 32 points d'inventaire répartis en 5 localités dans la plaine de Koné

2.2. Stratégie d'échantillonnage

La stratégie d'échantillonnage des communautés d'arbres dans la plaine de Koné est réalisée à partir du croisement entre le Modèle Numérique de Terrain (MNT) d'une résolution de 10m et la cartographie des forêts. Les inventaires sont distribués dans 5 localités réparties le long du gradient de précipitations, puis au sein de chaque localité, selon un échantillonnage aléatoire stratifié sur les valeurs de l'indice d'humidité topographique (Topographic Wetness Index, TWI).

L'indice d'humidité topographique a été obtenu à partir d'un Modèle Numérique de Terrain d'une résolution de 10m, en utilisant la formule exposée dans Moore *et al.* (1991) :

$$TWI = \ln\left(\frac{A_s}{\tan(\beta)}\right) \text{ où } A_s \text{ est la surface drainée et } \beta \text{ la pente.}$$

Cet indice (sans unité) définit la variation locale de la disponibilité en eau, par l'effet de la topographie. Globalement, les valeurs élevées se retrouvent dans les fonds de talweg tandis que les valeurs les plus faibles se concentrent sur les crêtes. On définit ainsi un gradient d'aridité comme la combinaison des précipitations et du TWI.

2.2.1. Points d'inventaire

Chaque inventaire a été réalisé sous la forme d'un point d'inventaire circulaire d'un rayon de 11,28 m, soit 400 m². Chaque point a été localisé sur le terrain à l'aide d'un GPS Garmin d'une précision de ± 9 m. Dans chaque point d'inventaire, tous les individus ayant un diamètre à hauteur de poitrine (i.e. à 1,30m) supérieur ou égal à 10 cm (DBH ≥ 10 cm) ont été inventoriés. Les individus ont été identifiés à l'espèce dès que possible. Quand l'identification au rang spécifique n'était pas possible, des échantillons étaient récoltés pour une détermination *a posteriori* avec l'aide de l'herbier de Nouméa (NOU). Les espèces sont nommées selon le référentiel taxonomique Florical (Morat *et al.*, 2012). En outre, la circonférence et la position de chaque individu dans la stratification verticale est définie selon 4 classes (Figure 3). Enfin, nous avons collecté pour cinq individus de chaque espèce, les traits fonctionnels (densité de bois et traits foliaires) ainsi que les hauteurs. Cette quantité de données représente un compromis entre le temps disponible sur le terrain et la représentativité de l'échantillonnage.

2.2.2. Les traits foliaires

Pour chaque individu, nous avons collecté cinq feuilles à l'aide d'un échenilloir, en canopée. Au final, nous avons obtenu 25 feuilles par espèce. La surface des feuilles (LA en cm²) a été mesurée avec le package 'LeafArea' de R (Katabuchi, 2017) et le logiciel ImageJ (Schneider *et*

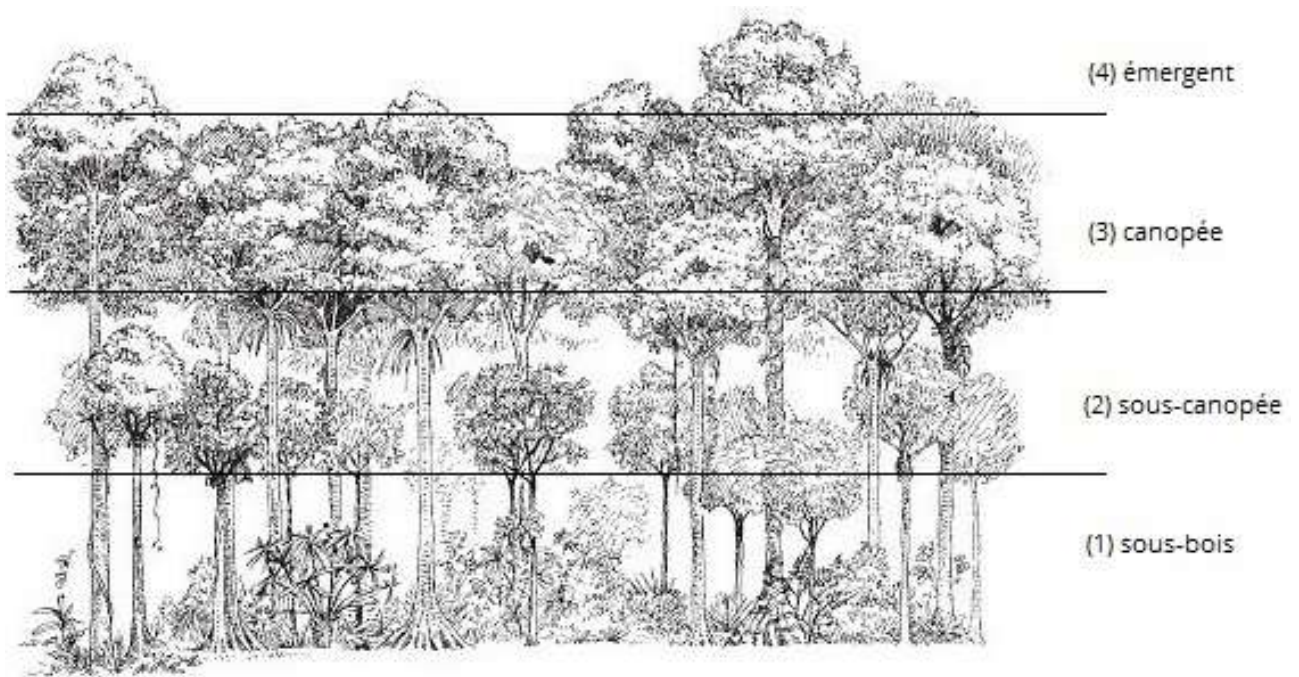


Figure 3: Position des arbres dans la stratification verticale

al., 2012), à partir d'images de feuilles obtenues avec un scanner à plat format A3. Les feuilles ont été conservées dans une glacière durant la journée et pesées le soir même, afin de déterminer le poids frais. Les feuilles ont été ensuite placées à l'étuve pendant 72h à 60°C pour déterminer les masses sèches. Pour les mesures de surfaces et de masses, nous n'avons utilisé que les limbes (sans le pétiole) des feuilles simples et uniquement les folioles pour les feuilles composées (sans le pétiolule). La surface foliaire spécifique (SLA en mm².mg⁻¹) et le rapport du poids frais sur poids sec (LDMC en mg.g⁻¹) ont été obtenus en suivant le protocole défini par Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) et à partir de la formule :

$$SLA = \frac{A(\text{feuille fraîche})}{m(\text{feuille sèche})}$$

$$LDMC = \frac{m(\text{feuille sèche})}{m(\text{feuille fraîche})}$$

2.2.3. La densité de bois

Nous avons prélevé les carottes de bois à une hauteur de 1,30m à l'aide d'une tarière de Pressler. Nous avons échantillonné 5 carottes de bois par espèce, en se limitant à une carotte de bois par individu. La densité de bois (WD en g.cm⁻³) a été mesurée d'après la méthode standardisée de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) et obtenue en utilisant la formule :

$$WD = \frac{m(\text{carotte})}{L(\text{carotte}) \times \pi \times \left(\frac{D^2(\text{carotte})}{4} \right)}$$

La longueur (L) de la carotte de bois a été mesurée sur le terrain avec un pied à coulisse numérique d'une précision de 0,01 mm. Le diamètre de la carotte est fixé par celui de la tarière (D = 0,515 cm). Avant la pesée, les carottes ont été placées dans une étuve pendant 72h à 60°C.

2.3. Analyses des données

Les analyses statistiques ont été effectuées grâce au logiciel R version 3.3.1 (R Core Team, 2012). Le placement aléatoire des points d'inventaire a été réalisé avec le logiciel QGIS version 2.18.5 (QGIS Development Team, 2009). Nous avons extrait les valeurs d'altitude, de précipitations, de la variable TWI, de distances à la lisière et les coordonnées GPS de chaque point d'inventaire avec les packages 'raster', 'rgdal' et 'rgeos' de R. Pour tous les tests statistiques réalisés, l'hypothèse nulle est rejetée au risque de première espèce inférieur à 5%.

2.3.1. La diversité floristique

Chaque point d'inventaire est considéré comme une communauté d'arbres. Pour chaque point, nous avons utilisé les nombres de Hill (Hill, 1973; Chao *et al.*, 2016), basés sur l'abondance relative des espèces, pour obtenir des mesures de diversité. Ces nombres sont définis par :

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^{i=S} p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

où S désigne le nombre d'espèces dans la communauté et p_i représente son abondance relative. Le paramètre q détermine la sensibilité de la mesure. Ainsi, quand $q=0$, 0D est simplement la richesse spécifique. Quand la limite de q tend vers 1, 1D représente l'indice de Shannon. L'indice de Simpson est obtenu quand $q=2$. Nous avons évalué les biais dans l'échantillonnage, à l'aide d'une courbe de raréfaction et de la relation entre la richesse spécifique et la densité. Nous construisons un diagramme rangs-fréquences, en classant les espèces par ordre d'abondance décroissante. Cette représentation illustre la distribution, au sens statistique du terme, des individus entre espèces (Frontier, 1976). L'indépendance des variables environnementales est testée par une matrice de corrélation de Pearson. Pour mettre en relation la structure et la diversité des communautés et le gradient d'aridité, nous utilisons des modèles linéaires généralisés unimultivariés, ajustés sur des lois de poissons (réponse discrète) ou gaussiennes (réponse continue). Les conditions de normalité, d'homoscédasticité (i.e. variance homogène des échantillons) et d'indépendance des résidus sont testées respectivement par des tests de Shapiro, Breusch-Pagan et Durbin-Watson, si le modèle est significatif.

La diversité β est obtenue à l'aide de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis, qui évalue le recouvrement de la composition floristique et de l'abondance entre deux communautés. En utilisant une NMDS (Non-metric multidimensional scaling), nous obtenons une représentation spatiale des différences taxonomiques entre les points d'inventaire. Les communautés les plus proches géographiquement devraient être les plus ressemblantes. Nous testons l'hypothèse d'un changement dans la composition des communautés le long du gradient de précipitations et de TWI à l'aide d'un test de Mantel. Dans le cas de communautés régies par des paramètres environnementaux, nous supposons que des espèces seront associées à certains environnements (lisière, talweg, interfluve) ou localités. Pour tester cette hypothèse, nous effectuons une analyse d'espèces indicatrices (Dufrene & Legendre, 1997), basées sur les 21 espèces les plus abondantes (i.e. >10 occurrences).

Tableau 1: Récapitulatif des 32 points d'inventaire répartis en 5 localités (N = Nombre ; PMA = Précipitations Moyennes Annuelles ; TWI = Topographic Wetness Index ; IDL = Intervalle de Distance à la Lisière).

<u>Localité</u>	<u>N points</u>	<u>N individus</u>	<u>N espèces</u>	<u>PMA (mm.an⁻¹)</u>	<u>Intervalle TWI</u>	<u>IDL (m)</u>
<i>Tamaon</i>	12	367	46	1280	[6,5 ; 12,8]	[37 ; 139]
<i>Pic Tiaoué</i>	10	304	53	1116	[7,4 ; 17,2]	[17 ; 119]
<i>Naoulé</i>	6	177	22	1275	[7,6 ; 12,0]	[8 ; 43]
<i>Tiawé</i>	3	79	25	2196	[8,2 ; 11,9]	[125 ; 211]
<i>Coundi</i>	1	23	5	1053	10,1	23
<i>TOTAL</i>	32	950	93	1307	[6,5 ; 17,2]	[8 ; 211]

2.3.2. La diversité fonctionnelle

La valeur moyenne de chaque trait au niveau de la communauté été calculée à partir des valeurs moyennes de chaque espèce, puis pondérée par l'abondance des espèces, dans chacun des points d'inventaire, à l'aide de la fonction dbFD du package FD de R (Laliberté & Legendre, 2010). Cette valeur moyenne calculée pour chacun des quatre traits fonctionnels est assignée à chacune des communautés. Si l'assemblage des communautés est déterminée par un filtre environnemental, alors les traits fonctionnels devraient être corrélés entre eux. Dans une communauté, nous calculons différents indices de diversité taxonomique, mais il existe également des indices de diversité fonctionnelle. La richesse fonctionnelle (FRic) est définie comme l'espace minimum de la niche fonctionnelle occupée par la communauté, calculé à l'aide de l'algorithme Quickhull (Villéger *et al.*, 2008). Dans notre cas, la niche fonctionnelle possède 4 dimensions. Laliberté & Legendre (2010) propose également un indice de dispersion fonctionnelle (FDis), comme la distance moyenne d'une espèce i , par rapport au centroïde de la niche fonctionnelle, noté z_i (i.e. pondéré par l'abondance de l'espèce i dans la communauté, noté a_i).

$$FDis = \frac{\sum a_i z_i}{\sum a_i}$$

Nous devrions mesurer une variation des traits foliaires, du pourcentage d'individus avec des feuilles composées et de la densité du bois en réponse à des variations de la disponibilité en eau, ce que nous testons à l'aide de modèles linéaires généralisés, ajustés sur une distribution gaussienne. La variation de la SLA ou de la densité de bois (distance euclidienne) entre les points d'inventaire, selon la pluviométrie ou la topographie, a été évaluée par un test de Mantel.

Tableau 2: Matrice de corrélation des variables abiotiques. Les valeurs indiquées sont le coefficient de corrélation r de Pearson pour les corrélations significatives ($P < 0,05$) (PMA = Précipitations Moyennes Annuelles; TWI = Topographic Wetness Index).

	<u>Altitude</u>	<u>PMA</u>	<u>TWI</u>
<u>PMA</u>	0,7	1	
<u>TWI</u>	NS	NS	1
<u>Distance à la lisière</u>	0,67	0,63	NS

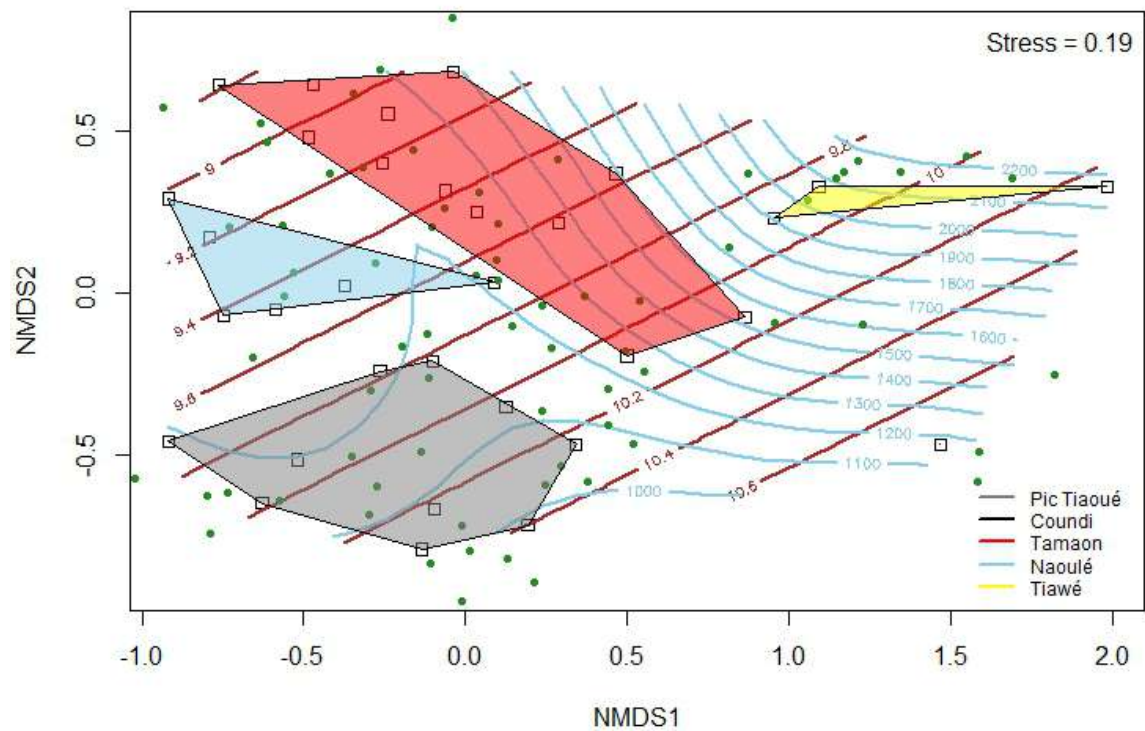


Figure 4: Ordination des points d'inventaire selon une NMDS selon calculée à partir de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis, au rang spécifique. Les lignes bleues représentent les isohyètes, les points verts représentent les 93 espèces, les carrés noirs représentent les points d'inventaire et les ensembles colorés représentent les localités. Le quadrillage de fond est formé par les valeurs de TWI et de pluviométrie.

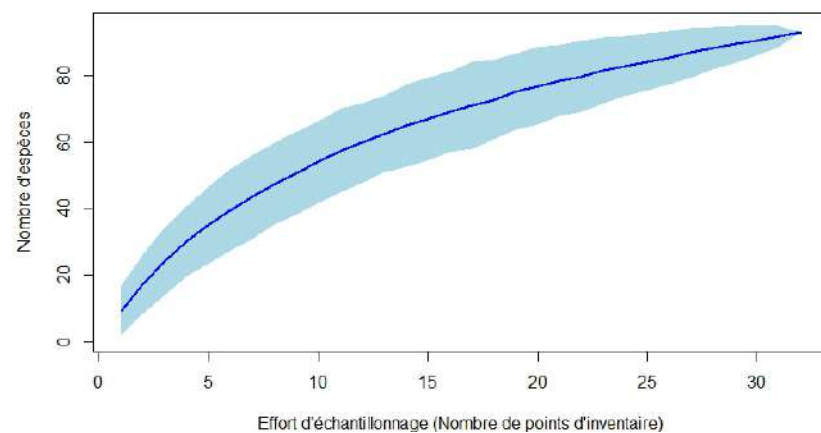


Figure 5: Courbe de raréfaction représentant l'appauvrissement en nouvelles espèces selon l'effort de l'échantillonnage

3. RÉSULTATS

3.1. Les points d'inventaire

Au total, le jeu de données contient 32 points d'inventaire répartis en 5 localités (cf. Figure 2) situés entre 25 m et 296 m d'altitude. Les précipitations moyennes par point se distribuent entre 1007 mm.an⁻¹ et 2228 mm.an⁻¹. La variable TWI est continue et varie entre 6,5 et 17,2 (Tableau 1). Les points d'inventaire s'étendent de 8 m à 211 m de la lisière. La moitié des points d'inventaire se situent à plus de 67 m de la lisière. Deux classes (fond de talweg et interfluve) ont été créées de part et d'autre de la médiane de la variable TWI. L'interfluve est représentée par 16 valeurs entre 6,5 et 9,26, les fonds de talweg le sont par 16 valeurs entre 9,26 et 17,2. Pour la distance à la lisière, nous avons effectué la même démarche, nous avons donc 16 points d'inventaire à plus de 67 m de la lisière et 16 points à moins de 67 m.

L'altitude est corrélée avec la pluviométrie et la distance à la lisière, puis la pluviométrie est corrélée avec la distance à la lisière. Aucun coefficient de corrélation n'est strictement supérieure à 0,7 (Tableau 2), donc nous pouvons associer les variables environnementales dans des modèles sans le distordre (Dormann *et al.*, 2013), notamment les précipitations et TWI.

Le R² non-métrique de la NMDS est de 0,964, le R² linéaire est égal à 0,841 et la valeur de "stress" est de 0,19, ce qui signifie que la représentation des points d'inventaire est correcte. L'ordination des communautés sépare distinctement les 5 localités, uniquement sur la base de leur composition floristique (Figure 4).

3.2. Structure des communautés

La distribution des diamètres à hauteur de poitrine (DBH) s'étend de 10 cm à 103,8 cm. Le DBH médian est de 15,9 cm, tandis que 75% des individus ne dépassent pas un DBH de 22,6 cm. La densité varie de 18 à 45 individus par point d'inventaire et la densité moyenne est de 30. Notre richesse spécifique semble être dépendante de la densité ($R^2 = 0,07$; $P = 0,08$) et de l'effort d'échantillonnage (Figure 5). La canopée se situe entre 5,7 m et 21,7 m, avec une moyenne de 10,4 m. Le plus grand arbre mesure 27,4 m. Il s'agit d'un *Storckiella pancheri* (Fabaceae), situé dans le point d'inventaire numéro 28 à Tiawé.

Le nombre d'individus par point d'inventaire est indépendant de la disponibilité en eau ($R^2 = 0,03$; $P = 0,23$) et de l'effet de lisière ($R^2 = 0,06$; $P = 0,19$). Pour une hauteur de canopée croissante, le nombre d'arbres en sous-bois augmente ($R^2 = 0,56$; $P < 0,001$) et le nombre d'individus en canopée diminue ($R^2 = 0,57$; $P < 0,001$).

Tableau 3: Modèles linéaires généralisés avec combinaison du gradient régional (i.e. pluviométrie) et local (i.e. TWI). Les valeurs de R^2 et la variable TWI sont en gras lorsqu'elles sont significatives ($***P < 0,001$; $**P < 0,01$; $*P < 0,05$; $^{NS}P > 0,05$) ($H_{canopée}$ = Hauteur moyenne de la canopée; H_{max} = Hauteur du plus grand arbre).

<u>Modèles linéaires généralisés</u>	<u>R^2</u>
$H_{canopée} \sim \text{Pluviométrie}$	0,38***
$H_{canopée} \sim \text{Pluviométrie} + \text{TWI}$	0,411***
$H_{canopée} \sim \text{Distance à la lisière}$	0,102 ^{NS}
$H_{max} \sim \text{Pluviométrie}$	0,366***
$H_{max} \sim \text{Pluviométrie} + \text{TWI}$	0,496***
$H_{max} \sim \text{Distance à la lisière}$	0,129*
Nombre d'individus \sim Pluviométrie	0,039 ^{NS}
Nombre d'individus \sim Pluviométrie + TWI	0,033 ^{NS}
Nombre d'individus \sim Distance à la lisière	0,059 ^{NS}

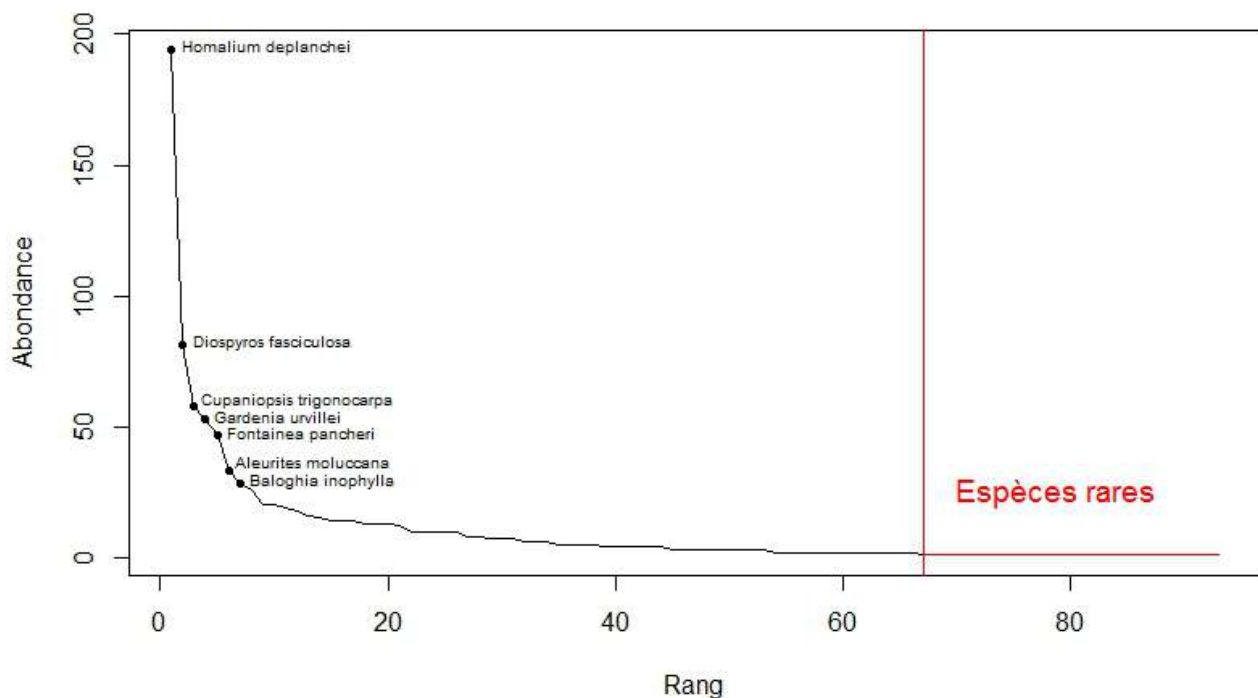


Figure 6: Diagramme rangs-fréquences (DRF) d'une collection de 950 individus comprenant 93 espèces. Les 7 espèces les plus abondantes ont été affichées. Les espèces sont considérées rares à partir du rang 66 quand l'abondance est égale à 1.

La hauteur moyenne de la canopée et la hauteur du plus grand arbre sont corrélées positivement avec les précipitations moyennes annuelles ($R^2 = 0,38$ et $R^2 = 0,37$ respectivement, $P < 0,001$ dans les deux cas). En ajoutant l'effet de la topographie, on explique davantage la hauteur des arbres (Tableau 3). La hauteur du plus grand arbre augmente avec la distance à la lisière ($R^2 = 0,13$; $P < 0,05$), tandis que pour la hauteur moyenne de la canopée, nous n'avons qu'une tendance à la hausse ($R^2 = 0,10$; $P = 0,07$).

3.3. La diversité floristique

Sur les 32 points d'inventaire nous avons inventorié 950 individus, dont 939 sont identifiés au niveau spécifique (98,8%), soit 93 espèces, appartenant à 66 genres et 34 familles. La richesse spécifique (Hill, $q=0$) des communautés varie entre 5 et 18 espèces par point d'inventaire.

Parmi les 93 espèces, 27 sont considérées comme rares, puisqu'elles n'ont été observées qu'une seule fois (Figure 6). Au contraire, seulement 7,5% des espèces (i.e. 7 espèces) représentent 52% (i.e. 494 individus) des individus : *Homalium deplanchei* (194 occurrences), *Diospyros fasciculosa* (81 occurrences), *Cupaniopsis trigonocarpa* (58 occurrences), *Gardenia urvillei* (53 occurrences), *Fontainea pancheri* (47 occurrences), *Aleurites moluccana* (33 occurrences) et *Baloghia inophylla* (28 occurrences).

L'analyse de la distribution des espèces révèle des espèces associées à certains environnements ou certaines localités (Figure 7 et Tableau 4). L'indice de diversité de Shannon (Hill, $q=1$), entre 0,99 et 3,97, suit une loi normale (test de Shapiro-Wilk, $P > 0,05$) de moyenne 2,66 et d'écart-type 0,79. L'indice de Simpson (Hill, $q=2$), entre 0,28 et 0,93, ne suit pas une loi normale (test de Shapiro-Wilk, $P < 0,001$) avec une moyenne de 0,75 et un écart-type de 0,16. La richesse spécifique, les indices de Shannon et Simpson sont fortement corrélés entre eux ($R^2 = 0,89$; $R^2 = 0,7$; $R^2 = 0,94$ respectivement ; $P < 0,05$). La figure 8 représente l'évolution de la richesse spécifique en fonction de la distance à la lisière. Les deux régressions linéaires ajustées à une distribution de Poisson nous montrent qu'à proximité de la lisière, la richesse spécifique diminue. Dans aucun des modèles, le gradient d'aridité n'explique la variance des indices de diversité (Tableau 5). La dissimilarité floristique, calculée à partir de l'indice de Bray-Curtis, est faiblement expliquée par les précipitations (Mantel $r = 0,38$; $P < 0,001$) et n'est pas expliquée par l'indice topographique d'humidité. De plus, la composition des communautés est peu influencée par la distance géographique (Mantel $r = 0,33$; $P < 0,001$) (Figure 9). Afin d'avoir des valeurs plus explicites, nous utilisons le carré de la statistique de Mantel qui est $R^2 = 0,14$ pour la distance

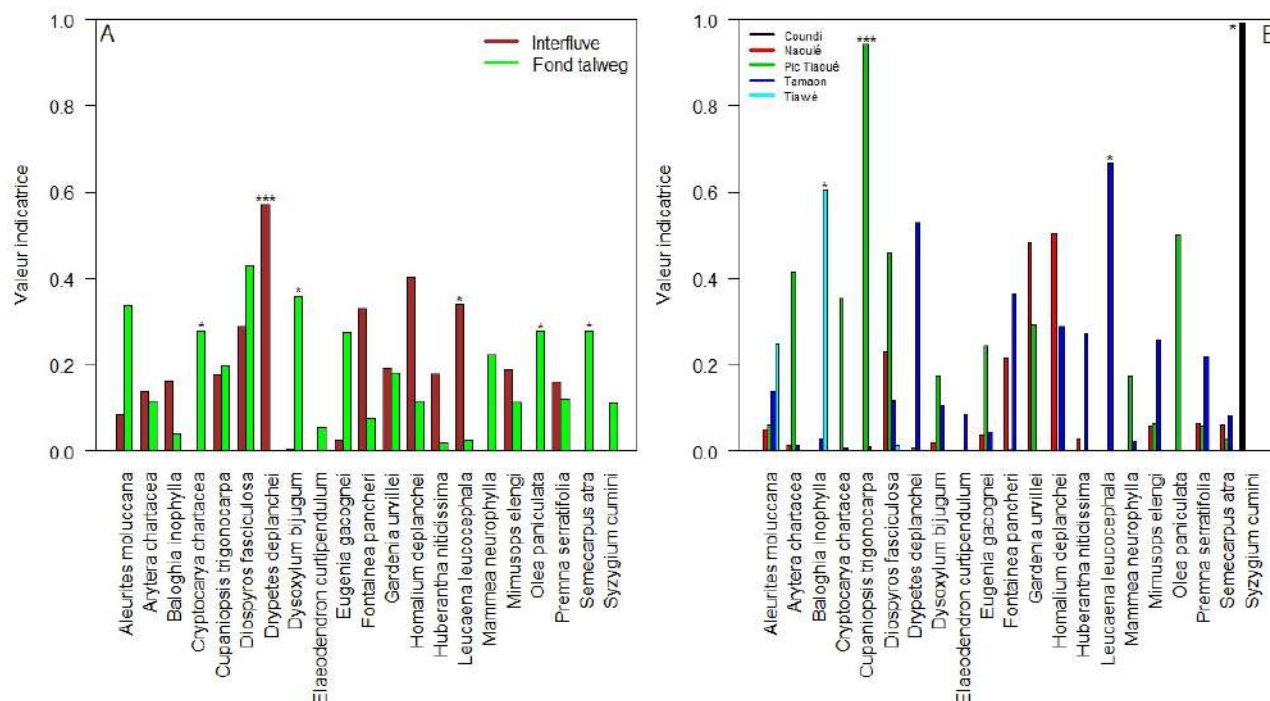


Figure 7: Espèces inféodées à A l'interfluve ou au fond de talweg et à B une localité. La valeur indicatrice est maximale quand une espèce est présente dans une seule catégorie et absente de toutes les autres (**P < 0,001 ; *P < 0,01 ; *P < 0,05).

Tableau 4: Espèces indicatrices et environnement. Une valeur indicatrice de 1 signifie que l'espèce considérée se trouve uniquement dans sa catégorie et qu'elle est absente de toutes les autres. Les valeurs en gras sont significatives (**P < 0,001; *P < 0,01; *P ≤ 0,05).

<u>Environnement</u>	<u>Espèce indicatrice</u>	<u>Valeur indicatrice</u>
Interfluve	<i>Drypetes deplanchei</i>	0,57***
	<i>Leucaena leucocephala</i>	0,34*
Fond de talweg	<i>Cryptocarya chartacea</i>	0,28*
	<i>Dysoxylum bijugum</i>	0,36*
	<i>Olea paniculata</i>	0,28*
	<i>Semecarpus atra</i>	0,28*
Lisière	<i>Fontainea pancheri</i>	0,41*
Non-lisière	<i>Cupaniopsis trigonocarpa</i>	0,41*
Tiawé	<i>Baloghia inophylla</i>	0,61*
Pic Tiaoué	<i>Cupaniopsis trigonocarpa</i>	0,94***
Tamaon	<i>Leucaena leucocephala</i>	0,67*
Coundi	<i>Syzygium cumini</i>	0,99*

géographique et $R^2 = 0,11$ pour la pluviométrie. La majeure partie de la variation de la dissimilarité taxonomique demeure inexpliquée.

3.4. La diversité fonctionnelle

La richesse fonctionnelle varie de 0,001 à 9,45 et diminue à proximité de la lisière ($R^2 = 0,27$; $P < 0,01$), tandis qu'elle augmente avec la pluviométrie ($R^2 = 0,34$; $P < 0,001$). La topographie n'a pas d'effet. La richesse fonctionnelle et la richesse spécifique ont tendance à être corrélées positivement ($R^2 = 0,11$; $P = 0,066$). La dispersion fonctionnelle varie de 0,25 à 2,64 et augmente fortement le long de disponibilité hydrique ($R^2 = 0,47$; $P < 0,001$). Nous observons le même profil avec la distance à la lisière ($R^2 = 0,19$; $P < 0,05$). La dispersion fonctionnelle tend également à croître avec la richesse spécifique ($R^2 = 0,09$; $P = 0,09$).

3.4.1. Les traits foliaires

Au total, nous avons récolté 1450 feuilles appartenant à 87 espèces. La surface foliaire spécifique moyenne varie entre $4,4 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ pour *Ixora cauliflora* (Rubiaceae) et $35,1 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ pour *Dendrocnide latifolia* (Urticaceae), et ne suit pas une loi normale (test de Shapiro-Wilk, $P < 0,05$) avec une moyenne, toutes espèces confondues, de $11,4 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ et un écart-type de $5,0 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$. A l'échelle des communautés, la SLA varie entre $8,31 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ et $21,20 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ avec une moyenne de $11,19 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$.

La superficie foliaire (LA) évolue dans une gamme beaucoup plus large, de $1,66 \text{ cm}^2$ pour *Diospyros pustulata* (Ebenaceae) à $441,36 \text{ cm}^2$ pour *Ficus habrophylla* (Moraceae). La moitié des espèces ont des feuilles de moins de $25,88 \text{ cm}^2$.

La SLA est corrélée négativement avec le rapport du poids frais sur poids sec de la feuille (LDMC) au niveau spécifique et de la communauté. Au niveau spécifique, la SLA et la LA ne sont pas corrélées, tandis qu'au niveau de la communauté, la corrélation est positive. Les valeurs du coefficient de corrélation sont plus élevées au niveau de la communauté qu'au niveau spécifique, dans tous les cas (Tableau 6). Au niveau de la communauté, la SLA augmente quand les précipitations augmentent ($R^2 = 0,38$; $P < 0,001$). Une relation plus forte est observée pour la surface foliaire ($R^2 = 0,52$; $P < 0,001$) et la relation inverse pour le LDMC ($R^2 = 0,37$; $P < 0,001$). Le TWI n'explique pas la variation de SLA ($R^2 = 0,02$; $P > 0,05$) et pas davantage combiné aux précipitations (Tableau 7). La surface foliaire augmente avec la disponibilité en eau ($R^2 = 0,56$; $P < 0,05$). Nous n'observons aucun effet de la distance à la lisière sur la SLA ($R^2 = 0,00$; $P = 0,86$). Il n'y a pas de corrélation entre le pourcentage d'individus avec des feuilles

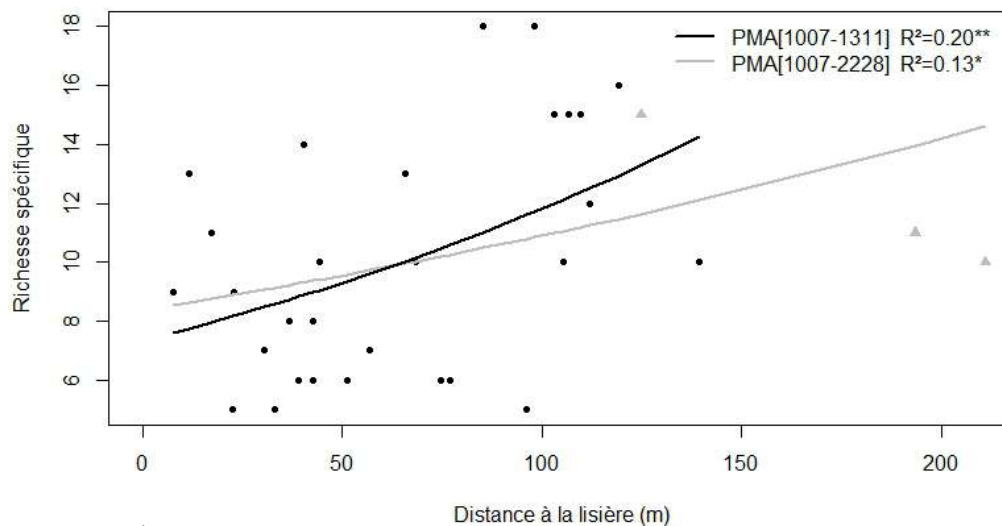


Figure 8: Évolution de la richesse spécifique en fonction de la distance à la lisière. La courbe grise regroupe tous les points d'inventaire, tandis que la relation représentée par la courbe noire ne considère pas les points de Tiawé, afin de ne mesurer que l'effet de lisière et pas un effet indirect de la pluviométrie. La régression est ajustée sur une loi de Poisson (PMA = Précipitations Moyennes Annuelles en mm.an⁻¹).

Tableau 5: Modèles linéaires généralisés avec combinaison du gradient régional (i.e. pluviométrie) et local (i.e. TWI). Les valeurs de R^2 et la variable TWI sont en gras lorsqu'elles sont significatives (** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$; ^{NS} $P > 0,05$).

<u>Modèles linéaires généralisés</u>	<u>R^2</u>
Richesse spécifique~Pluviométrie	0,018 ^{NS}
Richesse spécifique~Pluviométrie+TWI	0,000 ^{NS}
Richesse spécifique~Distance à la lisière	0,199**
Indice de Shannon~Pluviométrie	0,025 ^{NS}
Indice de Shannon~Pluviométrie+TWI	0,029 ^{NS}
Indice de Shannon~Distance à la lisière	0,093 ^{NS}
Indice de Simpson~Pluviométrie	0,017 ^{NS}
Indice de Simpson~Pluviométrie+TWI	0,03 ^{NS}
Indice de Simpson~Distance à la lisière	0,041 ^{NS}
FRic~Pluviométrie	0,341***
FRic~Pluviométrie+TWI	0,353***
FRic~Distance à la lisière	0,273**
FDis~Pluviométrie	0,375***
FDis~Pluviométrie+ TWI	0,474***
FDis~Distance à la lisière	0,189*

composées et le gradient de disponibilité en eau ou la distance à la lisière ($R^2 = 0,09$ et $R^2 = 0,04$ respectivement; $P > 0,05$ dans les deux cas).

La différence de précipitations entre deux points d'inventaire explique davantage la variation de la surface foliaire spécifique (Mantel $r = 0,57$; $P < 0,001$), que la diversité β (Figure 10). Afin d'avoir une valeur plus explicite, nous utilisons le carré de la statistique de Mantel qui est $R^2 = 0,32$.

3.4.2. La densité de bois

Au total, nous avons obtenu 535 carottes de bois appartenant à 87 espèces. Les longueurs de carottes varient en fonction de l'arbre échantillonné, de 2,367 à 8,668 cm. La densité de bois moyenne varie de $0,158 \text{ g.cm}^{-3}$ pour *Dendrocnide excelsa* (Urticaceae) à $0,958 \text{ g.cm}^{-3}$ pour *Archidendropsis fournieri* (Fabaceae), et ne suit pas une loi normale (test de Shapiro-Wilk, $P < 0,05$) avec une moyenne, toutes espèces confondues, de $0,705 \text{ g.cm}^{-3}$ et un écart-type de $0,150 \text{ g.cm}^{-3}$. A l'échelle des 32 communautés, la densité de bois varie entre $0,545 \text{ g.cm}^{-3}$ et $0,820 \text{ g.cm}^{-3}$ avec une moyenne de $0,746 \text{ g.cm}^{-3}$.

La densité de bois est corrélée négativement avec la SLA et la LA, au niveau spécifique et au niveau des communautés. La corrélation est positive avec le LDMC. Dans tous les cas, les corrélations sont plus fortes au niveau de la communauté qu'au niveau spécifique (cf. Tableau 6). A l'échelle des communautés, la densité de bois diminue quand les précipitations augmentent ($R^2 = 0,42$; $P < 0,001$). La densité de bois diminue le long du gradient d'aridité et ce gradient explique 53% de cette diminution (cf. Tableau 7). Les résidus de ce modèle sont normaux (test de Shapiro-Wilk, $P = 0,10$), l'homoscédasticité est vérifiée (BP = 0,58 ; $P > 0,05$) et il n'y a pas d'autocorrélation (DW = 1,73 ; $P > 0,05$). La densité de bois n'est pas corrélée à la distance à la lisière ($R^2 = 0,10$; $P = 0,08$). Le test de Mantel confirme le fait que la densité de bois est davantage expliquée par les précipitations que la diversité β (Mantel $r = 0,66$; $P < 0,01$) (cf. Figure 10). Afin d'avoir une valeur plus explicite, nous utilisons le carré de la statistique de Mantel qui est $R^2 = 0,44$.

Tableau 6: Matrice de corrélation des traits fonctionnels au niveau spécifique (haut) et au niveau de la communauté (bas). Les valeurs indiquées sont les coefficients de corrélations r de Pearson pour lesquelles la corrélation est significative ($P < 0,05$) (WD = Densité de bois; SLA = Surface foliaire spécifique; LA = Surface foliaire; LDMC = Rapport du poids frais sur poids sec de la feuille).

	<u>WD_{sp}</u>	<u>SLA_{sp}</u>	<u>LA_{sp}</u>
<u>SLA_{sp}</u>	-0,32	1	
<u>LA_{sp}</u>	-0,48	NS	1
<u>LDMC_{sp}</u>	0,48	-0,73	-0,34
	<u>WD_{com}</u>	<u>SLA_{com}</u>	<u>LA_{com}</u>
<u>SLA_{com}</u>	-0,7	1	
<u>LA_{com}</u>	-0,96	0,69	1
<u>LDMC_{com}</u>	0,8	-0,89	-0,8

Tableau 7: Modèles linéaires généralisés avec combinaison du gradient régional (i.e. pluviométrie) et local (i.e. TWI). Les valeurs de R^2 et la variable TWI sont en gras lorsqu'elles sont significatives ($***P < 0,001$; $**P < 0,01$; $*P < 0,05$; $^{NS}P > 0,05$) (WD = Densité de bois; SLA = Surface foliaire spécifique; LA = Surface foliaire; LDMC = Rapport du poids frais sur poids sec de la feuille).

<u>Modèles linéaires généralisés</u>	<u>R²</u>
WD _{com} ~ Pluviométrie	0,423***
WD _{com} ~ Pluviométrie + TWI	0,531***
WD _{com} ~ Distance à la lisière	0,104 ^{NS}
SLA _{com} ~ Pluviométrie	0,376***
SLA _{com} ~ Pluviométrie + TWI	0,379***
SLA _{com} ~ Distance à la lisière	0,001 ^{NS}
LA _{com} ~ Pluviométrie	0,515***
LA _{com} ~ Pluviométrie + TWI	0,564***
LA _{com} ~ Distance à la lisière	0,098 ^{NS}
LDMC _{com} ~ Pluviométrie	0,374***
LDMC _{com} ~ Pluviométrie + TWI	0,371***
LDMC _{com} ~ Distance à la lisière	0,035 ^{NS}

4. DISCUSSION

Les forêts de basse altitude de la plaine de Koné sont denses et composées de nombreuses petites tiges. En extrapolant, afin de comparer avec les normes internationales (1 ha), nous obtenons une densité moyenne de 750 tiges par hectare. Le nombre de tige à l'hectare est nettement supérieur à ce que l'on trouve en Amazonie (Malhi *et al.* 2002) ou en Afrique équatoriale (Eilu *et al.*, 2004). Par contre, cette densité est faible, comparée au réseau de parcelles NC-PIPPN¹ (Ibanez *et al.*, 2014) ou comparée aux forêts de la Réunion et de l'île Maurice (Strasberg, 1996). Le fait d'extrapoler à partir de points d'inventaire de 0,04 ha doit être interpréter soigneusement. En effet, nous avons vu que le nombre d'individus variait du simple au double sans être expliqué par les paramètres environnementaux, comme Ibanez *et al.* (2014), ce qui suggère que les forêts de Nouvelle-Calédonie possèdent une hétérogénéité structurelle intrinsèque.

Les forêts de basse altitude de la plaine de Koné ont une canopée basse (10,4 m en moyenne). Cette hauteur est corrélée aux précipitations moyennes annuelles et donc dépend en partie de l'environnement. Ainsi, elle augmentera avec la disponibilité en eau, jusqu'à une hauteur moyenne de 16 m, puisqu'en Nouvelle-Calédonie, la canopée est peu élevée (Blanchard *et al.*, 2016).

Nous observons une corrélation presque significative entre la hauteur moyenne de la canopée et la distance à la lisière ($P = 0,07$), tandis que la topographie n'a pas d'effet. Nous manquons probablement de données pour que la relation devienne significative. La hauteur du plus grand arbre est fortement influencée par la disponibilité en eau. D'ailleurs, le plus grand arbre est situé dans le point d'inventaire le plus humide, avec 2228 mm.an⁻¹. Il est possible que cette différence de structure aux abords de la lisière provienne d'un changement des conditions locales, résultant d'un microclimat plus sec, plus ensoleillé et plus chaud à la lisière de la forêt (Lippok *et al.*, 2014).

La plaine de Koné est constituée de peu d'espèces abondantes et beaucoup d'espèces rares. L'estimation de la richesse spécifique est dépendante de la méthode d'acquisition des données (Ibanez *et al.*, 2014; Chao *et al.*, 2016), mais aussi dépendante des botanistes qui regroupent ou séparent des clades. D'ici quelques années, la diversité floristique de la plaine de Koné aura évolué, selon la dernière classification publiée.

1 New Caledonian Plant Inventories and Permanent Plot Network

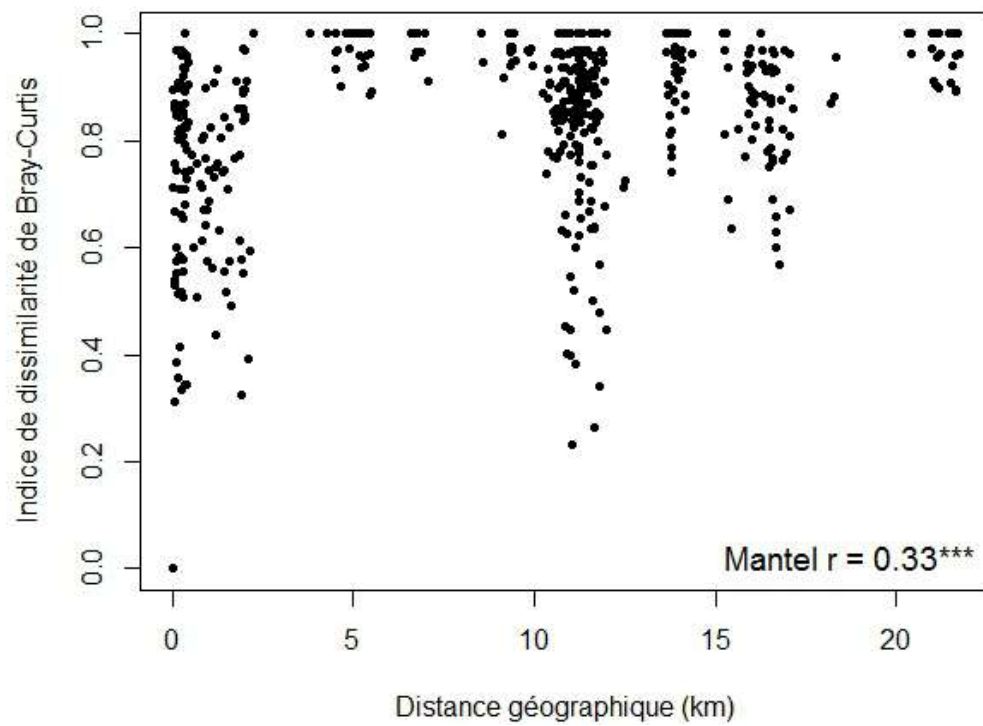


Figure 9: Relation entre l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis et la distance géographique entre chaque paire de points d'inventaire. La statistique de Mantel r décrit la corrélation entre les deux matrices de distance (** $P < 0,001$).

La dissimilarité floristique moyenne entre les points d'inventaire est de $0,84 \pm 0,16$. Nous mesurons une diversité β du même ordre de grandeur que dans le réseau de parcelles NC-PIPPN (Ibanez *et al.*, 2014). La distance géographique n'explique que 14% et la pluviométrie seulement 11% des différences de composition entre les communautés. Il est difficile d'expliquer les différences taxonomiques par des variables environnementales probablement parce que les inventaires floristiques contiennent de nombreuses espèces rares (i.e. 29% des espèces observées une seule fois), dont la distribution peut sembler indépendante des conditions environnementales, car l'espèce concernée n'est observée qu'une fois le long du gradient environnemental. Parmi les 3 indices de diversité mesurés, seule la richesse spécifique est affectée par la distance à la lisière. L'espèce *Fontainea pancheri* est inféodée à la lisière, mais a un bois dense ($0,81 \text{ g.cm}^{-3}$) ce n'est donc pas une pionnière à croissance rapide. En ajoutant le fait qu'elle possède des petites feuilles ($23,5 \text{ cm}^2$) et une faible SLA ($9,1 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$), *Fontainea pancheri* présente une combinaison de caractères adaptée à un environnement sec. Au contraire, Lippok *et al.* (2014) observent un changement dans la composition spécifique aux abords de la lisière, sans variation de la richesse spécifique. Dans tous les cas, l'effet de lisière exerce une influence sur les communautés d'arbres.

Les valeurs des traits foliaires au niveau des espèces mesurés dans la plaine de Koné varient entre $4,4 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ et $35,1 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ et sont comparables à d'autres études menées dans une forêt tropicale du Vénézuéla ou en Caroline du Sud dans des conditions climatiques équivalentes à celles rencontrées dans la plaine de Koné (Reich *et al.*, 1999).

En ce qui concerne la WD, nos résultats supportent l'hypothèse selon laquelle la WD augmente avec l'aridité (i.e. précipitations et TWI diminuent ensemble). Avec une moyenne de $0,746 \text{ g.cm}^{-3}$, les communautés de la plaine de Koné ont un bois plus dense que les parcelles étudiées par Ibanez *et al.* (2017). En effet, les précipitations moyennes des 32 points d'inventaire sont de 1307 mm.an^{-1} , tandis qu'elles sont de 1986 mm.an^{-1} pour les 9 parcelles du réseau NC-PIPPN. A l'échelle régionale, la WD varie de $0,574 \text{ g.cm}^{-3}$ dans le sud-est asiatique tropical à $0,725 \text{ g.cm}^{-3}$ en Australie, en passant par $0,636 \text{ g.cm}^{-3}$ pour les régions tropicales situées entre l'Australie et la Papouasie Nouvelle-Guinée (Chave *et al.*, 2009). Les corrélations observées entre les traits fonctionnels sont en accord avec la littérature et soutiennent l'hypothèse d'une stratégie écophysologique convergente à travers les forêts du monde (Ackerly *et al.*, 2002; Westoby & Wright, 2006; Chave *et al.*, 2009). Nous observons une corrélation négative entre la SLA et la WD, ainsi qu'entre la LA et la WD. Ces trois traits sont indicateurs d'une adaptation à la

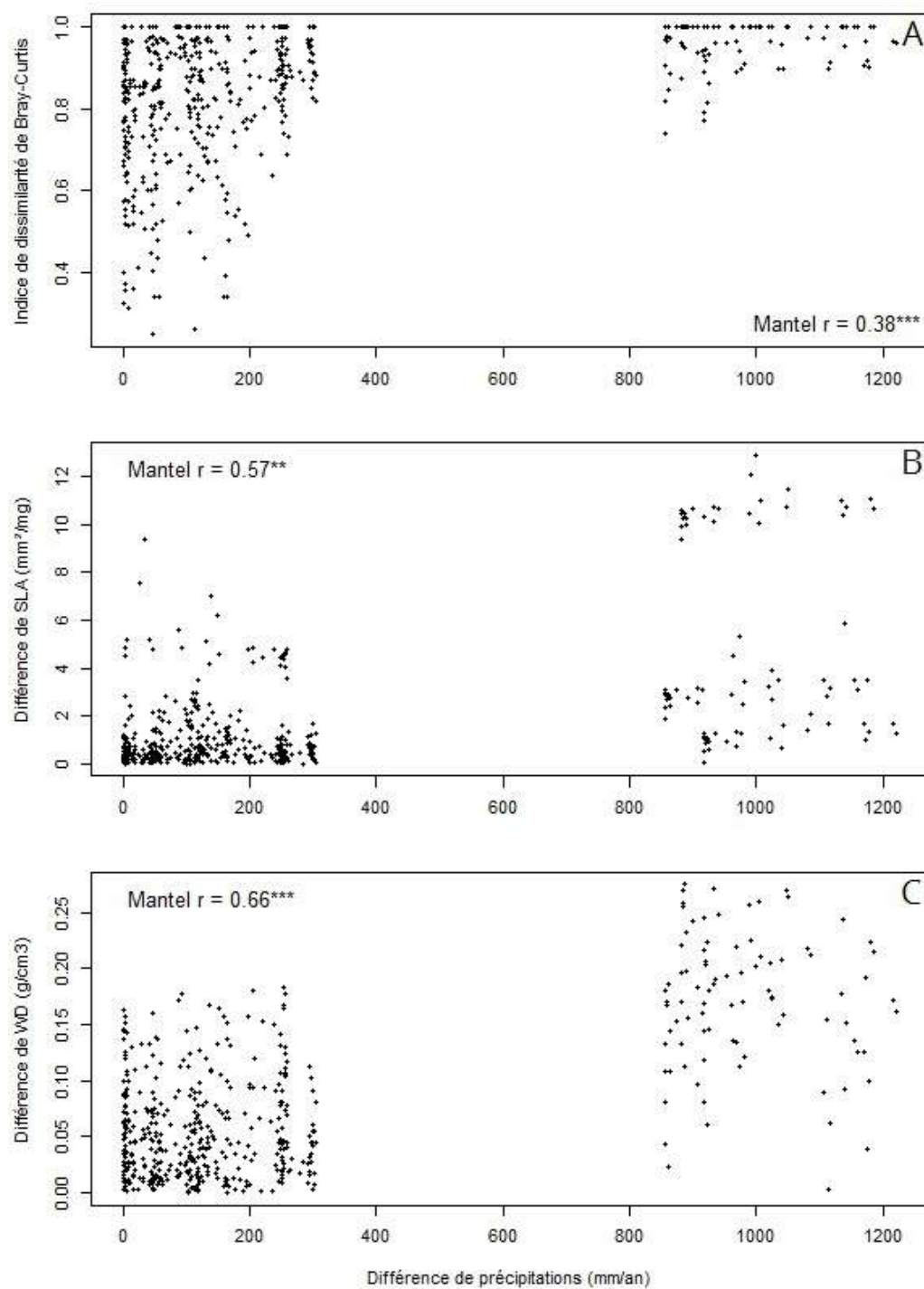


Figure 10: Relations entre la pluviométrie et A l'indice de dissimilarité floristique (Bray-Curtis), B la SLA au niveau de la communauté, C la WD au niveau de la communauté. La statistique de Mantel r décrit la corrélation entre les matrices de distance (*** $P < 0,001$).

sécheresse. En effet, réduire la taille des feuilles permet d'éviter l'excès de transpiration, pouvant causer la mort de l'individu. Une faible SLA (i.e. feuilles plus épaisses) contribue à une protection contre la dessiccation, à une plus longue durée de vie des feuilles et à une meilleure rétention des nutriments (Ackerly *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004). La WD a été identifié comme un trait fonctionnel important, car il traduit un compromis entre croissance et survie (Chave *et al.*, 2009). Soumis à une sécheresse prolongée, l'arbre est exposé au phénomène d'embolie gazeuse, c'est-à-dire à la pénétration d'air par cavitation dans les vaisseaux du xylème, interrompant la circulation de l'eau et de la sève. Une espèce d'arbre à bois plus dense présente de nombreux vaisseaux conducteurs de petite taille avec des parois plus épaisses et supporte donc des potentiels hydriques plus faibles (Westoby & Wright, 2006), ce qui lui confère une meilleure valeur sélective dans les milieux secs. Dans notre cas, il est possible que l'augmentation de la WD à l'échelle des communautés, le long du gradient d'aridité, soit la conséquence d'un filtre environnemental dû à la sécheresse. Contrairement à Poorter & Markesteijn (2008) sur une étude en Bolivie, nous n'observons pas une majorité d'individus à feuilles composées dans les points d'inventaire les plus arides.

Les deux indices de diversité fonctionnelle augmentent avec la disponibilité en eau. Donc, la variabilité des traits fonctionnels est plus restreinte quand la disponibilité en eau diminue, ainsi que les stratégies écologiques permettant la survie de l'individu (Cornwell *et al.*, 2006). La densité de bois et les traits foliaires ne sont pas indépendant et forment un "syndrome" d'adaptation à la sécheresse. Ce sont des indicateurs efficaces d'une adaptation à la disponibilité en eau présente dans leur environnement.

Les deux approches donnent des résultats différents mais complémentaires. Le fait que la NMDS distingue les cinq localités uniquement à partir de la composition floristique des 32 communautés et que *Cupaniopsis trigonocarpa* ou *Baloghia inophylla* soient très abondantes et inféodées à une localité suggèrent une limitation des capacités de dispersion, déjà évoquée au sein du réseau NC-PIPPN (Ibanez *et al.*, 2014; Birnbaum *et al.*, 2015). Au contraire, la distance géographique explique peu les différences taxonomiques, mais cela peut être dû à de nombreuses espèces rares ou au gradient d'aridité marqué, dans un environnement hétérogène. En utilisant une approche fonctionnelle, nous cherchons à comprendre la manière dont les propriétés de la végétation changent le long du gradient de disponibilité en eau. Les précipitations moyennes annuelles expliquent mieux la dissimilarité fonctionnelle que la dissimilarité taxonomique. La

richesse fonctionnelle diminue quand la disponibilité en eau diminue, ce qui suggère que les espèces adoptent des stratégies d'adaptation convergentes, du fait de l'action d'un filtre environnemental qui restreint la variation des valeurs de traits fonctionnels dans une gamme étroite, pour permettre la survie des individus (Kraft *et al.*, 2008). La dispersion fonctionnelle traduit également l'action de ce filtre environnemental (Cornwell *et al.*, 2006). Quand la disponibilité en eau augmente, la hauteur de la canopée a tendance à augmenter, libérant un espace en sous-bois. Le sous-bois devient alors une niche supplémentaire à coloniser (e.g. espèces sciaphiles), ce qui augmente potentiellement la richesse et la dispersion fonctionnelle par différenciation des niches (Kraft *et al.*, 2008). Au mieux, 56% de la surface foliaire et 53% de la densité de bois sont expliquées par le gradient d'aridité. Mise à part une adaptation à la sécheresse, il y a donc d'autres facteurs comme l'histoire évolutive, la limitation à la dispersion, la tolérance à l'ombre ou aux feux qui façonnent le schéma de répartition des espèces le long du gradient de disponibilité en eau. Par ailleurs, Díaz *et al.* (2015) ont montré que la diversité fonctionnelle, mesurée à partir de 6 traits fonctionnels essentiels à la survie de la plante, sont fortement contraints du fait d'une convergence vers relativement peu de stratégies viables, à l'échelle de la biosphère. Afin d'affirmer certaines tendances et tester la robustesse des relations établies durant cette étude, il faudrait installer de nouveaux points d'inventaire le long d'une gamme plus étendue de précipitations, notamment entre 1300 mm.an⁻¹ et 2150 mm.an⁻¹.

5. CONCLUSION

Dans cette étude, nous avons utilisé une approche taxonomique et fonctionnelle afin d'évaluer l'effet d'un gradient de disponibilité en eau sur la composition floristique et fonctionnelle de communautés d'arbres.

L'approche fonctionnelle s'est montrée plus efficace que l'approche taxonomique pour expliquer l'organisation des communautés. En effet, la diversité β des forêts de basse altitude de la plaine de Koné est très élevée, sans que nous puissions bien l'expliquer par les seuls paramètres de l'environnement.

Par contre, la densité de bois et les traits foliaires se sont révélés être de bons indicateurs d'une adaptation à une variation de la disponibilité en eau. Ainsi, nous avons mis en évidence l'existence d'un filtre environnemental, limitant la combinaison des stratégies viables, quand l'aridité augmente. Ce filtre environnemental induit une sélection indirecte sur les espèces, sur la base de leurs traits fonctionnels. Au contraire, une plus grande disponibilité en eau admet une gamme étendue de stratégies viables, ce qui se traduit par une richesse et une dispersion fonctionnelle plus élevée. La diversité fonctionnelle et la richesse spécifique sont corrélés positivement (Villéger *et al.*, 2008).

Ainsi, en combinant la grande superficie relative que les forêts de basse altitude recouvrent, le taux de remplacement élevé des espèces dans l'espace et la variabilité de la disponibilité en eau qui offre une gamme étendue de niches, les forêts de basse altitude jouaient certainement un rôle prépondérant dans la distribution de la diversité γ avant leur fragmentation extrême. Nous avons également mis en évidence une diminution de la richesse spécifique à proximité de la lisière.

Ces résultats ont des implications pour la conservation de la biodiversité. D'autres études permettront d'en apprendre davantage sur les forêts de basse altitude. Comme le montrent Jaffré *et al.* (1998), il devient nécessaire d'étendre le système actuel des aires protégées en Nouvelle-Calédonie, actuellement restreint au sud de la Grande-Terre.

REMERCIEMENTS

Je remercie Philippe Birnbaum pour ses précieux conseils dans la rédaction de ce rapport. Je le remercie de m'avoir initié à l'écologie forestière à travers ses connaissances et ses expériences. Je remercie également Grégoire Blanchard pour son efficacité dans l'organisation des données, ses conseils et ses pistes pour explorer le jeu de données. J'ai énormément appris durant ce stage. Je remercie toute l'équipe "écologie forestière" (Cirad/IAC) pour la bonne humeur, pour leur accessibilité, pour avoir trouvé le temps d'identifier les individus (Hervé Vandrot et Vanessa Hequet) et de récolter les données (Grégoire Blanchard, Thomas Ibanez, Robin Pouteau, Philippe Birnbaum, Jérémie Girardi, Vanessa Hequet et Hervé Vandrot) nécessaires à mon stage et à la thèse de Grégoire.

RÉFÉRENCES

- 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 (3): 449–57. doi:10.1007/s004420100805.
- Baltzer, J. L., S. J. Davies, S. Bunyavejchewin, and N. S. M. Noor. 2008. "The Role of Desiccation Tolerance in Determining Tree Species Distributions along the Malay-Thai Peninsula." *Functional Ecology* 22 (2): 221–31. doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01374.x.
- Birnbaum, P., T. Ibanez, R. Pouteau, H. Vandrot, V. Hequet, E. Blanchard, and T. Jaffre. 2015. "Environmental Correlates for Tree Occurrences, Species Distribution and Richness on a High-Elevation Tropical Island." *Aob Plants* 7 (SI). doi:10.1093/aobpla/plv075.
- Blanchard, E., P. Birnbaum, T. Ibanez, T. Boutreux, C. Antin, P. Ploton, G. Vincent, et al. 2016. "Contrasted Allometries between Stem Diameter, Crown Area, and Tree Height in Five Tropical Biogeographic Areas." *Trees* 30 (6): 1953–68. doi:10.1007/s00468-016-1424-3.
- Böhner, J., and O. Antonić. 2009. "Chapter 8 Land-Surface Parameters Specific to Topo-Climatology." In *Developments in Soil Science*, 33:195–226. Elsevier. doi:10.1016/S0166-2481(08)00008-1.
- Chao, A., C.-H. Chiu, and L. Jost. 2016. "Statistical Challenges of Evaluating Diversity Patterns across Environmental Gradients in Mega-Diverse Communities." *Journal of Vegetation Science* 27 (3): 437–38. doi:10.1111/jvs.12420.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, and A. E. Zanne. 2009. "Towards a Worldwide Wood Economics Spectrum." *Ecology Letters* 12 (4): 351–66. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x.
- Cochrane, M. A. 2003. "Fire Science for Rainforests." *Nature* 421 (6926): 913–19. doi:10.1038/nature01437.
- Cornwell, W. K., D. W. Schwilk, and D. D. Ackerly. 2006. "A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume." *Ecology* 87 (6): 1465–1471.
- Díaz, S., J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I. J. Wright, S. Lavorel, S. Dray, B. Reu, et al. 2015. "The Global Spectrum of Plant Form and Function." *Nature* 529 (7585): 167–71. doi:10.1038/nature16489.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, et al. 2013. "Collinearity: A Review of Methods to Deal with It and a Simulation Study Evaluating Their Performance." *Ecography* 36 (1): 27–46. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x.
- Dufrene, M., and P. Legendre. 1997. "Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach." *Ecological Monographs* 67 (3): 345–366.
- Eilu, G., D. L. N. Hafashimana, and J. M. Kasenene. 2004. "Density and Species Diversity of Trees in Four Tropical Forests of the Albertine Rift, Western Uganda." *Diversity and Distributions* 10 (4): 303–312.
- Engelbrecht, B. M. J., L. S. Comita, R. Condit, T. A. Kursar, M. T. Tyree, B. L. Turner, and S. P. Hubbell. 2007. "Drought Sensitivity Shapes Species Distribution Patterns in Tropical Forests." *Nature* 447 (7140): 80–82. doi:10.1038/nature05747.
- Engelbrecht, B. M. J., and T. A. Kursar. 2003. "Comparative Drought-Resistance of Seedlings of 28 Species of Co-Occurring Tropical Woody Plants." *Oecologia* 136 (3): 383–93. doi:10.1007/s00442-003-1290-8.
- Frontier, S. 1976. "Utilisation Des Diagrammes Rang-Fréquence Dans L'analyse Des Écosystèmes." *Journal de Recherche Océanographique* 1 (3): 35–48.
- 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): 947–59. doi:10.1046/j.0022-0477.2001.00615.x.

- Hill, M. O. 1973. "Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences." *Ecology* 54 (2): 427–32.
- Ibanez, T., L. Borgniet, M. Mangeas, C. Gaucherel, H. Géraux, and C. Hély. 2013. "Rainforest and Savanna Landscape Dynamics in New Caledonia: Towards a Mosaic of Stable Rainforest and Savanna States?" *Austral Ecology* 38 (1): 33–45. doi:10.1111/j.1442-9993.2012.02369.x.
- Ibanez, T., J. Chave, L. Barrabé, E. Blanchard, T. Boutreux, S. Trueba, H. Vandrot, and P. Birnbaum. 2017. "Community Variation in Wood Density along a Bioclimatic Gradient on a Hyper-Diverse Tropical Island." *Journal of Vegetation Science* 28 (1): 19–33. doi:10.1111/jvs.12456.
- Ibanez, T., J.-A. Grytnes, and P. Birnbaum. 2016. "Rarefaction and Elevational Richness Pattern: A Case Study in a High Tropical Island (New Caledonia, SW Pacific)." Edited by G. Overbeck. *Journal of Vegetation Science* 27 (3): 441–51. doi:10.1111/jvs.12396.
- Ibanez, T., J. Munzinger, G. Dagostini, V. Hequet, F. Rigault, T. Jaffre, and P. Birnbaum. 2014. "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* 17 (3): 386–97. doi:10.1111/avsc.12070.
- Jaffré, T., P. Bouchet, and J.-M. Veillon. 1998. "Threatened Plants of New Caledonia: Is the System of Protected Areas Adequate?" *Biodiversity and Conservation* 7 (1): 109–35.
- Katabuchi, M. 2017. "LeafArea: Rapid Digital Image Analysis of Leaf Area," March. <https://CRAN.R-project.org/package=LeafArea>.
- Kier, G., H. Kreft, T. M. Lee, W. Jetz, P. L. Ibsch, C. Nowicki, J. Mutke, and W. Barthlott. 2009. "A Global Assessment of Endemism and Species Richness across Island and Mainland Regions." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (23): 9322–27. doi:10.1073/pnas.0810306106.
- Kraft, N. J. B., R. Valencia, and D. D. Ackerly. 2008. "Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest." *Science* 322 (5901): 580–82. doi:10.1126/science.1160662.
- Kursar, T. A., B. M. J. Engelbrecht, and M. T. Tyree. 2005. "A Comparison of Methods for Determining Soil Water Availability in Two Sites in Panama with Similar Rainfall but Distinct Tree Communities." *Journal of Tropical Ecology* 21 (3): 297–305. doi:10.1017/S0266467405002324.
- Laliberté, E., and P. Legendre. 2010. "A Distance-Based Framework for Measuring Functional Diversity from Multiple Traits." *Ecology* 91 (1): 299–305.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. Andrade, R. M. Ewers, K. E. Harms, R. C. C. Luizão, and J. E. Ribeiro. 2007. "Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-Divergence Hypothesis." Edited by P. Bennett. *Plos One* 2 (10): e1017. doi:10.1371/journal.pone.0001017.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, et al. 2004. "The Metacommunity Concept: A Framework for Multi-Scale Community Ecology: The Metacommunity Concept." *Ecology Letters* 7 (7): 601–13. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x.
- Lippok, D., S. G. Beck, D. Renison, I. Hensen, A. E. Apaza, and M. Schleuning. 2014. "Topography and Edge Effects Are More Important than Elevation as Drivers of Vegetation Patterns in a Neotropical Montane Forest." *Journal of Vegetation Science* 25 (3): 724–33. doi:10.1111/jvs.12132.
- Malhi, Y., O. L. Phillips, J. Lloyd, T. Baker, J. Wright, S. Almeida, L. Arroyo, et al. 2002. "An International Network to Monitor the Structure, Composition and Dynamics of Amazonian Forests (RAINFOR)." *Journal of Vegetation Science* 13 (3): 439–450.

- Markesteyn, L., J. Iraipi, F. Bongers, and L. Poorter. 2010. "Seasonal Variation in Soil and Plant Water Potentials in a Bolivian Tropical Moist and Dry Forest." *Journal of Tropical Ecology* 26 (05): 497–508. doi:10.1017/S0266467410000271.
- McCoy, S., T. Jaffré, F. Rigault, and J. E. Ash. 1999. "Fire and Succession in the Ultramafic Maquis of New Caledonia." *Journal of Biogeography* 26 (3): 579–94. doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00309.x.
- METEO-FRANCE. 2007. *Atlas Climatique de La Nouvelle-Calédonie METEO-France En Nouvelle-Calédonie*. METEO-FRANCE. Nouméa, NC.
- Moore, I. D., R. B. Grayson, and A. R. Ladson. 1991. "Digital Terrain Modelling: A Review of Hydrological, Geomorphological and Biological Applications." *Hydrological Processes* 5: 3–30.
- Morat, P., T. Jaffré, F. Tronchet, J. Munzinger, Y. Pillon, J.-M. Veillon, M. Chalopin, et al. 2012. "Le Référentiel Taxonomique Florical et Les Caractéristiques de La Flore Vasculaire Indigène de La Nouvelle-Calédonie." *Adansonia* 34 (2): 179–221. doi:10.5252/a2012n2a1.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. "Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities." *Nature* 403 (6772): 853–58. doi:10.1038/35002501.
- Pascal, M., B. R. De Forges, H. Le Guyader, and D. Simberloff. 2008. "Mining and Other Threats to the New Caledonia Biodiversity Hotspot." *Conservation Biology* 22 (2): 498–99. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.00889.x.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Diaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, et al. 2013. "New Handbook for Standardised Measurement of Plant Functional Traits Worldwide." *Australian Journal of Botany* 64 (8): 715. doi:10.1071/BT12225_CO.
- Poorter, L., and L. Markesteijn. 2008. "Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species." *Biotropica* 40 (3): 321–31. doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x.
- QGIS Development Team. 2009. *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation.
- R Core Team. 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, and W. D. Bowman. 1999. "Generality of Leaf Trait Relationships: A Test across Six Biomes." *Ecology* 80 (6): 1955–1969.
- Schneider, C. A., S. R. Rasband, and K. W. Eliceiri. 2012. "NIH Image to ImageJ: 25 Years of Image Analysis." *Nature Methods* 9: 671–75. doi:10.1038/nmeth.2089.
- Strasberg, D. 1996. "Diversity, Size Composition and Spatial Aggregation among Trees on a 1-Ha Rain Forest Plot at La Réunion." *Biodiversity and Conservation* 5 (7): 825–40. doi:10.1007/BF00054737.
- Terry, J. P., R. A. Kostaschuk, and G. Wotling. 2008. "Features of Tropical Cyclone-Induced Flood Peaks on Grande Terre, New Caledonia." *Water and Environment Journal* 22 (3): 177–83. doi:10.1111/j.1747-6593.2007.00098.x.
- Vellend, M. A., D. S. Srivastava, K. M. Anderson, C. D. Brown, J. E. Jankowski, E. J. Kleynhans, N. J. B. Kraft, et al. 2014. "Assessing the Relative Importance of Neutral Stochasticity in Ecological Communities." *Oikos* 123 (12): 1420–30. doi:10.1111/oik.01493.
- Villéger, S., N. W. H. Mason, and D. Mouillot. 2008. "New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology." *Ecology* 89 (8): 2290–2301.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. "Let the Concept of Trait Be Functional!" *Oikos* 116 (5): 882–92. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x.

- Weaver, P. L. 2010. "Forest Structure and Composition in the Lower Montane Rain Forest of the Luquillo Mountains, Puerto Rico." *Interciencia* 35 (9): 640–46.
- Weintraub, S. R., P. G. Taylor, S. Porder, C. C. Cleveland, G. P. Asner, and A. R. Townsend. 2015. "Topographic Controls on Soil Nitrogen Availability in a Lowland Tropical Forest." *Ecology* 96 (6): 1561–74. doi:10.1890/14-0834.1.
- Westoby, M., and I. J. Wright. 2006. "Land-Plant Ecology on the Basis of Functional Traits." *Trends in Ecology & Evolution* 21 (5): 261–68. doi:10.1016/j.tree.2006.02.004.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, et al. 2004. "The Worldwide Leaf Economics Spectrum." *Nature* 428 (6985): 821–827.

Annexe A : Structure d'accueil

L'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC) est un organisme de recherche original, public et unique en Nouvelle-Calédonie, créé en 1999. Il mène des recherches finalisées en appui au développement rural du pays, centrées autour des enjeux d'agriculture durable et d'environnement exceptionnel à préserver. Ayant un statut de syndicat mixte, ses membres fondateurs regroupent les trois provinces, la Nouvelle-Calédonie, le CIRAD, ainsi que l'État et la chambre d'agriculture. Ses activités de recherche s'articulent autour de trois axes :

- Axe 1 : Connaissance et amélioration des agrosystèmes
- Axe 2 : Diversité biologique et fonctionnelle des écosystèmes terrestres
- Axe 3 : Nouvelles ruralités et destin commun

L'axe 2 cherche à mieux comprendre la biodiversité terrestre indigène, évaluer les impacts des menaces, afin d'améliorer la gestion de l'environnement et les méthodes de restauration écologique. L'IAC dispose de six implantations à travers toute la Nouvelle-Calédonie, dont le laboratoire IRD à Nouméa.

L'UMR AMAP (botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations) est également représentée par ce laboratoire et a en charge l'herbier IRD de Nouméa (NOU). Les travaux réalisés ont pour but l'acquisition de connaissances nécessaires à l'évaluation et à la gestion des ressources végétales. Ils comprennent l'identification et le recensement des espèces, la systématique et la taxonomie de la flore néo-calédonienne, la caractérisation des unités de végétation en relation avec les facteurs historiques et écologiques. L'analyse de ces données permet de comprendre l'évolution de la flore et des groupements végétaux, ainsi que les conditions d'existence des espèces et de leurs assemblages. Mon stage s'est déroulé dans l'UMR-AMAP de Nouméa, au sein de l'équipe "écologie forestière" (Cirad/IAC).

Annexe B: Caractéristiques des 32 points d'inventaires

Localité	Numéro	Altitude (m)	TWI	PMA (mm)	Lisière (m)	Longitude (DD)	Latitude (DD)
Pic Tiaoué	1	87	9.663	1007	23	164.9459	-21.1716
Pic Tiaoué	2	82	17.234	1012	68	164.9473	-21.1720
Pic Tiaoué	3	114	7.374	1205	43	164.9614	-21.1750
Pic Tiaoué	4	163	8.693	1202	110	164.9636	-21.1732
Pic Tiaoué	5	93	13.794	1051	107	164.9527	-21.1710
Pic Tiaoué	6	99	11.179	1059	119	164.9538	-21.1703
Pic Tiaoué	7	128	9.266	1185	112	164.9604	-21.1743
Pic Tiaoué	8	128	8.581	1189	96	164.9607	-21.1744
Pic Tiaoué	9	124	9.264	1193	103	164.9609	-21.1745
Pic Tiaoué	10	130	9.692	1056	17	164.9569	-21.1639
Coundi	11	63	10.128	1053	23	164.9814	-21.1386
Tamaon	12	50	8.217	1142	51	165.0020	-21.0996
Tamaon	13	65	7.006	1146	77	165.0026	-21.0993
Tamaon	14	150	8.846	1311	37	165.0042	-21.0817
Tamaon	15	119	12.817	1311	40	165.0050	-21.0819
Tamaon	16	134	7.417	1311	85	165.0055	-21.0818
Tamaon	17	184	7.483	1310	139	165.0067	-21.0821
Tamaon	18	123	8.648	1308	105	165.0060	-21.0836
Tamaon	19	138	9.205	1306	75	165.0080	-21.0830
Tamaon	20	113	10.455	1303	57	165.0085	-21.0835
Naoulé	21	48	9.489	1310	33	164.9187	-21.0272
Naoulé	22	53	7.553	1292	31	164.9201	-21.0287
Naoulé	23	29	10.517	1275	39	164.9197	-21.0297
Naoulé	24	32	8.669	1259	43	164.9177	-21.0304
Naoulé	25	25	11.117	1251	8	164.9180	-21.0309
Naoulé	26	32	8.301	1259	12	164.9092	-21.0283
Tiawé	27	266	11.878	2193	211	164.9246	-20.9820
Tiawé	28	296	9.501	2228	125	164.9265	-20.9816
Tiawé	29	243	8.176	2167	194	164.9244	-20.9831
Tamaon	30	210	10.990	1306	44	165.0075	-21.0798
Tamaon	31	244	6.535	1307	66	165.0078	-21.0809
Tamaon	32	150	9.948	1303	98	165.0093	-21.0822

Annexe C : Liste des 93 espèces rencontrées, les espèces rares sont en rouge.

<u>Famille</u>	<u>Espèce</u>	<u>Famille</u>	<u>Espèce</u>
Anacardiaceae	<i>Euroschinus obtusifolius</i>	Meliaceae	<i>Dysoxylum roseum</i>
Anacardiaceae	<i>Semecarpus atra</i>	Meliaceae	<i>Melia azedarach</i>
Anacardiaceae	<i>Semecarpus balansae</i>	Moraceae	<i>Artocarpus heterophyllus</i>
Annonaceae	<i>Huberantha nitidissima</i>	Moraceae	<i>Ficus habrophylla</i>
Apocynaceae	<i>Cerbera manghas</i>	Moraceae	<i>Ficus hillii</i>
Apocynaceae	<i>Ochrosia sp.</i>	Moraceae	<i>Ficus mutabilis</i>
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana cerifera</i>	Moraceae	<i>Ficus versicolor</i>
Araliaceae	<i>Plerandra elegantissima</i>	Moraceae	<i>Ficus virens</i>
Araliaceae	<i>Plerandra gabriellae</i>	Moraceae	<i>Sparattosyce dioica</i>
Boraginaceae	<i>Cordia dichotoma</i>	Moraceae	<i>Streblus sp.</i>
Calophyllaceae	<i>Mammea neurophylla</i>	Myrtaceae	<i>Eugenia brongniartiana</i>
Cardiopteridaceae	<i>Citronella macrocarpa</i>	Myrtaceae	<i>Eugenia gacognei</i>
Casuarinaceae	<i>Casuarina collina</i>	Myrtaceae	<i>Eugenia metzdorfii</i>
Celastraceae	<i>Denhamia fournieri</i>	Myrtaceae	<i>Syzygium aggregatum</i>
Celastraceae	<i>Elaeodendron curtispiculum</i>	Myrtaceae	<i>Syzygium cumini</i>
Celastraceae	<i>Pleurostylia opposita</i>	Nyctaginaceae	<i>Pisonia artensis</i>
Chrysobalanaceae	<i>Hunga mackeeana</i>	Oleaceae	<i>Olea paniculata</i>
Clusiaceae	<i>Garcinia neglecta</i>	Phyllanthaceae	<i>Bischofia javanica</i>
Clusiaceae	<i>Garcinia puat</i>	Phyllanthaceae	<i>Cleistanthus stipitatus</i>
Ebenaceae	<i>Diospyros cherrieri</i>	Picrodendraceae	<i>Austrobuxus sp.</i>
Ebenaceae	<i>Diospyros erudita</i>	Pittosporaceae	<i>Pittosporum simsonii</i>
Ebenaceae	<i>Diospyros fasciculosa</i>	Putranjivaceae	<i>Drypetes deplanchei</i>
Ebenaceae	<i>Diospyros parviflora</i>	Rhamnaceae	<i>Dallachya vitiensis</i>
Ebenaceae	<i>Diospyros pustulata</i>	Rubiaceae	<i>Antirhea durisylvatica sp. nov. ined</i>
Ebenaceae	<i>Diospyros samoensis</i>	Rubiaceae	<i>Gardenia urvillei</i>
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus angustifolius</i>	Rubiaceae	<i>Ixora cauliflora</i>
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus seringii</i>	Rutaceae	<i>Acronychia laevis</i>
Euphorbiaceae	<i>Aleurites moluccana</i>	Rutaceae	<i>Picrella glandulosa</i>
Euphorbiaceae	<i>Baloghia inophylla</i>	Rutaceae	<i>Sarcomelicope follicularis</i>
Euphorbiaceae	<i>Cleidion macarangoides</i>	Salicaceae	<i>Homalium deplanchei</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton insularis</i>	Santalaceae	<i>Santalum austrocaledonicum</i>
Euphorbiaceae	<i>Fontainea pancheri</i>	Sapindaceae	<i>Alectryon carinatum</i>
Fabaceae	<i>Acacia spirorbis</i>	Sapindaceae	<i>Arytera arcuata</i>
Fabaceae	<i>Albizia guillainii</i>	Sapindaceae	<i>Arytera chartacea</i>
Fabaceae	<i>Archidendropsis fournieri</i>	Sapindaceae	<i>Cupaniopsis trigonocarpa</i>
Fabaceae	<i>Archidendropsis granulosa</i>	Sapindaceae	<i>Elatostachys apetala</i>
Fabaceae	<i>Arthroclianthus microbotrys</i>	Sapindaceae	<i>Harpullia austrocaledonica</i>
Fabaceae	<i>Leucaena leucocephala</i>	Sapotaceae	<i>Mimusops elengi</i>
Fabaceae	<i>Storckia pancheri</i>	Sapotaceae	<i>Mimusops sp.</i>
Lamiaceae	<i>Oxera sulfurea</i>	Sapotaceae	<i>Planchonella cinerea</i>
Lamiaceae	<i>Premna serratifolia</i>	Sapotaceae	<i>Planchonella luteocostata</i>
Lamiaceae	<i>Vitex trifolia</i>	Sapotaceae	<i>Planchonella sp.</i>
Lauraceae	<i>Cryptocarya chartacea</i>	Sapotaceae	<i>Pycnandra filipes</i>
Lauraceae	<i>Cryptocarya pluricostata</i>	Sapotaceae	<i>Pycnandra sclerophylla</i>
Meliaceae	<i>Dysoxylum bijugum</i>	Urticaceae	<i>Dendrocnide excelsa</i>
Meliaceae	<i>Dysoxylum macranthum</i>	Urticaceae	<i>Dendrocnide latifolia</i>
Meliaceae	<i>Dysoxylum pachypodium</i>		

RÉSUMÉ. En Nouvelle-Calédonie, la diversité γ maximale estimée est localisée entre 400 m et 600 m d'altitude. De plus, les perturbations exercées par l'Homme se situent dans une frange d'altitude inférieure à 500 m. Partant de ce constat, il est devenu urgent, dans un but de sauvegarde de la biodiversité, de comprendre ces forêts de basse altitude, afin de proposer des stratégies de conservation adaptées. Dans cette étude, nous avons mis en relation la composition floristique et fonctionnelle avec un gradient de disponibilité en eau, que nous avons défini à partir des précipitations et de la topographie. Les forêts de basse altitude de la plaine de Koné sont composées de nombreuses espèces rares, avec peu d'espèces abondantes, qui semblent se répartir indépendamment de la distance géographique ou du gradient d'aridité. En adoptant une approche fonctionnelle, avec un focus sur la densité de bois et des traits foliaires, nous avons mis en évidence un filtre environnemental, qui se traduit par une plus grande richesse et dispersion fonctionnelle, quand les conditions sont plus favorables. Nous avons également montré que l'effet de lisière diminuait la richesse spécifique. La diversité des environnements (précipitations + topographie) en Nouvelle-Calédonie, permet une plus grande diversité fonctionnelle et donc indirectement une plus grande diversité taxonomique.

Mots-clés : gradient d'aridité, écologie forestière, basse altitude, filtre environnemental, composition fonctionnelle, biodiversité, Nouvelle-Calédonie.

ABSTRACT. In New-Caledonia, we estimate γ -diversity to be maximal between 400 m and 600 m of elevation. Moreover, disturbances made by humans are located under 500 m above sea level. From this statement, it became urgent, in a purpose of biodiversity conservation, to understand these low-altitude forests, in order to propose adapted conservation strategies. In this study, we have related floristic and functional composition with gradient of water disponibility, we defined as combination of rainfall and topography. Low-altitude forests of Koné are composed by many rare species, with few abundant species, which is hardly explicated by geographic distance or by gradient of aridity. By adopting a functional approach, with a focus on wood density and foliar traits, we highlight an environmental filtering, resulting in a higher functional richness and dispersion, when habitat conditions are better. We have showed that edge effect reduced specific richness. Diversity of environments (rainfall + topograhly) in New-Caledonia allows a higher functional diversity and therefore, a higher taxonomic diversity.

Keywords : gradient of aridity, forest ecology, low altitude, environmental filtering, functional composition, biodiversity, New-Caledonia.