

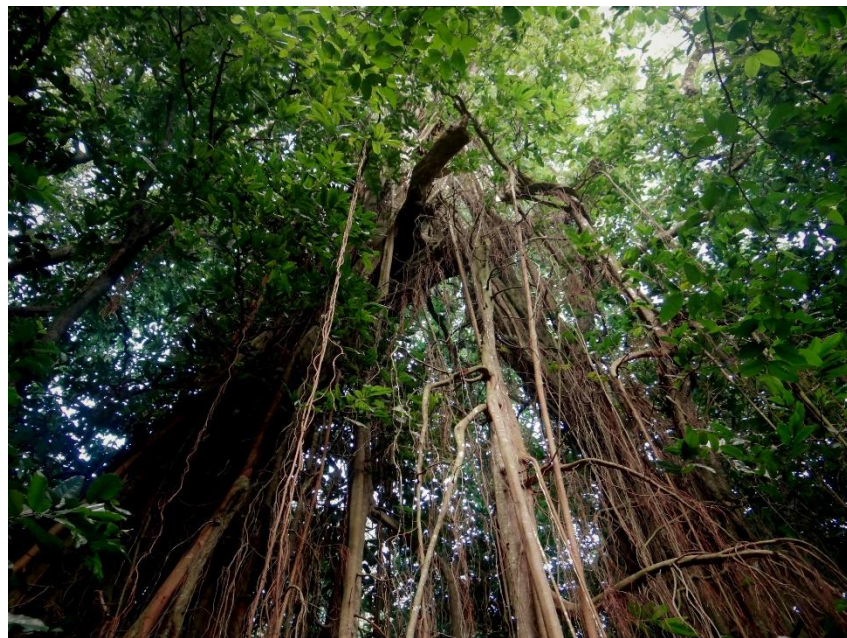
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE, DE L'ALIMENTATION, DE LA PÊCHE, DE LA RURALITÉ ET DE
L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE

ÉCOLE NATIONALE SUPÉRIEURE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE BORDEAUX
AQUITAINE

1, COURS DU GÉNÉRAL DE GAULLE - CS 40201 – 33175 GRADIGNAN CEDEX

MÉMOIRE DE STAGE DE S8 DOMINANTE FORESTIÈRE
DE BORDEAUX SCIENCES AGRO

DYNAMIQUE DES FORÊTS TROPICALES SUR L'ÎLE DE MOOREA
(POLYNÉSIE FRANÇAISE) : VULNÉRABILITÉ ET RÉSILIENCE
AUX INVASIONS VÉGÉTALES



MAZOYER, LOUISE

OPTION : FORESTIÈRE

ÉTUDE RÉALISÉE À : DÉLÉGATION À LA RECHERCHE DE LA POLYNÉSIE FRANÇAISE

SOUS LA DIRECTION DE : DR. JEAN-YVES MEYER



- 2018 -

PREFACE

Ce stage s'est déroulé du 22 mai au 22 août 2018 à la Délégation à la Recherche de la Polynésie française. Ce service, sous tutelle du Ministère en charge de la recherche du Gouvernement de la Polynésie française (« Pays »), a été créé en 1989 avec pour mission principale de « préparer, coordonner, animer et suivre la mise en œuvre de la politique de la recherche de la Polynésie française » (Délibération n°89-5 AT du 09/02/1989), en partenariat avec les services du Pays et les organismes de recherche et établissements d'enseignement supérieur de l'Etat (**Fig. 1**).

Ses missions spécifiques sont diverses et comprennent notamment la veille scientifique et les études prospectives, le financement et l'animation de la recherche (colloques, conférences, ateliers de travail), la collaboration scientifique nationale et internationale, l'évaluation et le suivi de programmes de recherche menés en Polynésie française.

Lors de ce stage, et pour la durée du travail effectué sur le terrain (deux mois) sur l'île de Moorea, nous avons été hébergés au CRIOBE (Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement), Unité de Recherche et de Services du CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), associant des enseignants-chercheurs, des chercheurs et des personnels administratifs et techniques appartenant au CNRS, à l'EPHE (Ecole Pratique des Hautes Etudes) et à l'UPVD (Université de Perpignan Via Domitia) (**Fig. 1**).

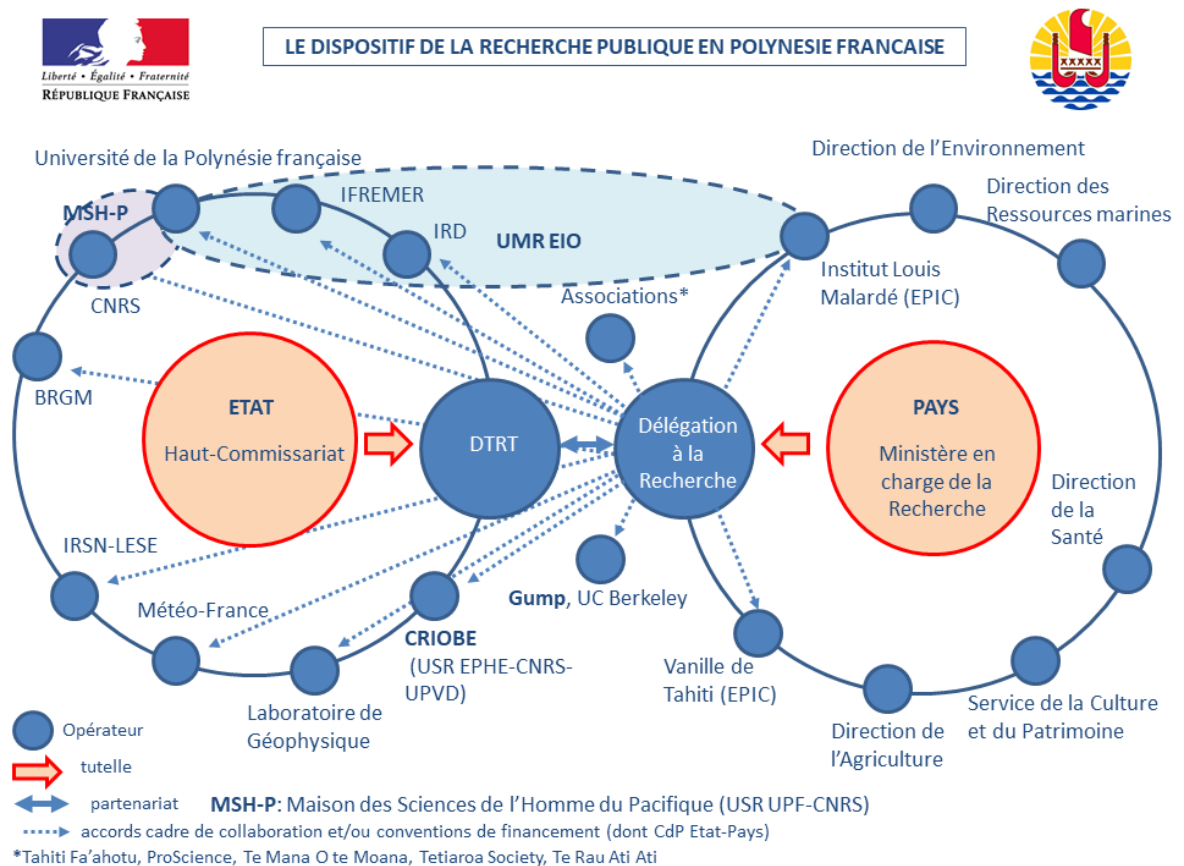


Fig. 1 Le dispositif de la recherche publique en Polynésie française (2018)

SOMMAIRE

PREFACE	2
REMERCIEMENTS	6
INTRODUCTION	1
Contextualisation : cadre général de l'étude.....	1
Problématique et enjeux spécifiques	2
Objectifs du travail et hypothèses	4
MATERIEL ET METHODES	5
Aire d'étude	5
Choix des placettes.....	6
Etude de la végétation	7
Traitement des données	8
<i>Richesse spécifique</i>	9
<i>Abondance et recouvrement</i>	9
<i>Diversité fonctionnelle</i>	10
RESULTATS	11
Richesse spécifique	11
<i>Aire minimale</i>	11
<i>Richesse spécifique</i>	11
Abondance et recouvrement	13
<i>Nombre de tiges</i>	13
<i>Nombre d'individus</i>	14
<i>Surface terrière</i>	15
<i>Indices de diversité</i>	16
Analyse en Composantes Principales	17
Diversité fonctionnelle	18
DISCUSSION	20
Méthodologie	20
<i>Choix des placettes</i>	20
<i>Suivi et mesures</i>	20
<i>Traitement des données</i>	21
Vulnérabilité aux invasions	22
Stabilité dans le temps	24
Résilience aux invasions et aux perturbations	24
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	25
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	27
LEXIQUE	1
ANNEXES	2
RESUME & ABSTRACT	2

TABLE DES FIGURES

Fig. 1 Le dispositif de la recherche publique en Polynésie française (2018).....	2
Fig. 2 Localisation de l'île de Moorea (Îles de la Société, Polynésie française) dans l'Océan Pacifique (Te Fenu@, Service de l'Urbanisme, 2001).....	5
Fig. 3 Moyenne mensuelle des hauteurs de précipitations et évolution mensuelle des températures moyennes et extrêmes sur l'île de Moorea, station « Opunohu2 » à 100 m d'altitude (Laurent et al., 2004).....	5
Fig. 4 Localisation de la zone d'étude, des trois sites d'étude (Opunohu, Mouaroa, Vaianae) avec les dix placettes permanentes (Te Fenu@, Service de l'Urbanisme, 2001)	6
Fig. 5 Méthode de mesure du diamètre à hauteur de poitrine.....	8
Fig. 6 Expérience de l'aire minimale sur les placettes OPU1 et MOU1	11
Fig. 7 Nombre d'espèces par placette et proportion par site d'étude en fonction du statut biogéographique (2018).....	12
Fig. 8 Evolution dans le temps de la richesse spécifique sur les différents sites d'étude	12
Fig. 9 Nombre de tiges par placette et proportion du nombre de tiges par site d'étude en fonction du statut biogéographique (2018).....	13
Fig. 10 Evolution du nombre total de tiges sur l'ensemble de la zone d'étude	13
Fig. 11 Taux d'accroissement du nombre de tiges de <i>M. calvescens</i> en fonction de la localisation géographique et topographique des placettes entre 2010 et 2018 (altitude en mètres).....	14
Fig. 12 Evolution dans le temps du nombre de tiges des espèces indigènes et endémiques sur les trois sites d'étude	14
Fig. 13 Proportion de surface terrière totale par espèce sur l'ensemble de la zone d'étude (2018).....	15
Fig. 14 Surface terrière par placette et proportion de surface terrière par site d'étude (2018)	15
Fig. 15 Evolution dans le temps de la surface terrière totale sur l'ensemble de la zone d'étude	16
Fig. 16 Indices de Shannon-Weaver en fonction des placettes et par ordre croissant pour la flore totale (2018)	16
Fig. 17 Cercle factoriel (A) et diagramme des individus (B) de l'ACP sur les différentes placettes.....	17
Fig. 18 Modes de dissémination des espèces selon la localisation des placettes sur la zone d'étude (A) et selon leur statut biogéographique (B)	18
Fig. 19 Proportion d'espèces de stratégies <i>r</i> , intermédiaire et <i>K</i> par placette	18
Fig. 20 Proportion du nombre de tiges d'espèces de stratégies <i>r</i> , intermédiaire et <i>K</i> en fonction des placettes	19

TABLE DES TABLEAUX

Tab. 1 Localisation géographique et caractéristiques des placettes d'étude : coordonnées et altitude mesurées avec un GPS (Map 64s Garmin©), pente d'après Fraisse (2010) et exposition calculée avec une boussole	7
Tab. 2 Traits fonctionnels et barème de points établi pour la classification des stratégies écologiques des espèces	10
Tab. 3 Tableau récapitulatif des résultats obtenus sur l'ensemble des placettes entre 2006 et 2018	26

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont permis la réalisation de ce stage et l'élaboration de ce mémoire.

Dans un premier temps, je remercie la Délégation à la Recherche de la Polynésie française de m'avoir accueillie dans ses locaux à Papeete, sur l'île de Tahiti.

Je remercie tout particulièrement mon maître de stage, M. le Dr. Jean-Yves MEYER, délégué à la Recherche et écologue, pour m'avoir chaleureusement accueillie et épaulée durant toute la période de ce stage, mais aussi pour son aide précieuse tant sur le terrain que dans le cadre de la rédaction de ce mémoire. Merci pour le partage de ses innombrables connaissances en botanique, pour ses conseils avisés, ses compétences et bien évidemment sa patience et sa clémence.

Merci à Ruth LENG TANG pour son accueil souriant pendant toute la période passée à la Délégation à la Recherche.

Un grand merci aussi à Ravahere TAPUTUARAI, consultant privé en botanique, pour m'avoir quelques fois accompagnée et aidée bénévolement sur le terrain.

Mes remerciements vont aussi au CRIOBE pour m'avoir hébergée durant mes deux mois de relevés de terrain sur l'île de Moorea et m'avoir fourni le véhicule pour me rendre sur les sites d'étude, notamment son directeur, Serge PLANES, et le professeur René GALZIN, et à tous ses occupants permanents ou seulement de passage pour avoir rendu mon séjour agréable.

Enfin, je remercie ma famille et plus précisément mes parents sans lesquels ce stage n'aurait jamais pu avoir lieu.

INTRODUCTION

Contextualisation : cadre général de l'étude

Le déclin des espèces est un indicateur de la dégradation des écosystèmes (Menges, 1990). Progressivement, l'aire occupée par les espèces endémiques*, souvent de type « spécialiste » avec des niches écologiques* étroites, se restreint, tandis que celle des espèces introduites*, souvent « opportunistes » et aux niches larges, s'étend du fait de l'augmentation des échanges et des transports. Les invasions biologiques* sont ainsi la seconde plus importante cause d'extinction de la biodiversité après la transformation des paysages (Vitousek et *al.*, 1997). Les espèces végétales envahissantes ou invasives* qui peuvent former des peuplements monospécifiques denses modifient profondément la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes : en effet, ces espèces introduites par l'Homme viennent supplanter la flore indigène* ou native, conduisant à une homogénéisation biotique* (« biotic homogenization », McKinney et Lockwood, 1999) et donnent lieu à l'émergence de « néo-écosystèmes » * (« novel ecosystems », Hobbs et *al.*, 2006). Cet appauvrissement taxonomique pourrait également causer une diminution de la résilience* des écosystèmes aux différentes perturbations anthropiques et aux changements globaux tel que le dérèglement climatique (Olden et *al.*, 2006).

Les communautés végétales et animales des îles océaniques, du fait de leur éloignement des continents et de leur isolement géographique, présentent une richesse spécifique faible associée à un fort endémisme avec de nombreuses espèces très spécialisées. Cela aboutit à une structure trophique de l'écosystème peu complexe, des communautés sous-saturées (« niches vacantes »), une aptitude à la compétition inférieure à celle des espèces continentales, à l'origine d'une plus forte « invasibilité » des îles océaniques (Elton, 1958 ; D'Antonio et Dudley, 1995). En plus d'une faible diversité spécifique, les îles océaniques présentent aussi une faible diversité fonctionnelle qui pourrait expliquer la haute invasibilité des îles isolées (Fine, 2002). Certaines études comparatives réalisées entre des espèces natives et des espèces introduites aux îles Hawaii montrent qu'il n'est pas seulement question de performance en soi mais de performance dans des conditions environnementales particulières ; les espèces natives ne seraient plus performantes que les espèces introduites que dans des milieux plus « hostiles » tels que des milieux à faibles ressources trophiques (Daehler, 2003).

Les îles océaniques sont caractérisées par leur richesse en espèces endémiques et en espèces menacées de disparition selon les Listes Rouges de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), conséquence d'une augmentation rapide de la population humaine et de ses activités (urbanisation, pollutions, introductions d'espèces, déforestation, agriculture intensive, etc.). Les flores et faunes indigènes insulaires sont, en effet, parmi les plus vulnérables au monde et subissent actuellement des taux d'extinction sans précédent (Paulay, 1994). Pour tester un ensemble d'hypothèses sur les principales causes d'extinction et proposer des mesures de conservation, les écosystèmes insulaires font l'objet d'études à long terme. Barbé et *al.* (2015) ont, par exemple, examiné les changements floristiques sur une période de seize ans dans les forêts semi-sèches de basse altitude sur l'île de La Réunion dans l'Océan Indien. Mais l'exemple le plus connu est probablement celui de l'île artificielle de Barro Colorado au Panamá où les forêts tropicales sont

* : voir définition dans le lexique

étudiées depuis 1967 afin de mieux comprendre les impacts de la fragmentation sur la biodiversité (Leigh, 1999).

La forêt tropicale humide présente une physionomie unique expliquée par une structuration verticale complexe avec plusieurs strates (canopée, sub-canopée, sous-bois) et de nombreux types biologiques adaptés, comme les épiphytes, les lianes (Puig, 2001). Dans la majorité des régions tempérées où elles sont régulièrement exploitées et entretenues, donc façonnées par l'activité humaine, ces forêts sont pauvres en espèces ligneuses et les arbres ont souvent le même âge. La forêt tropicale est, elle, en grande partie, une forêt naturelle non gérée par l'Homme, ce qui implique une dynamique particulière (Riéra, 1995). Les forêts naturelles se maintiennent d'elles-mêmes par des processus locaux de régénération, croissance, et mortalité, les arbres morts étant continuellement remplacés par de nouveaux individus recrutés (Swaine et al., 1987), certains grands arbres restant debout (« standing dead ») (Lieberman et al., 1985). Des perturbations naturelles peuvent venir bousculer l'équilibre dynamique en place dont certaines ont fait l'objet de nombreuses études : c'est le cas des cyclones (Elmqvist et al., 1994) ou des chablis (Brokaw, 1985). Dans les forêts de Guyane française, le taux de surface perturbée causé par les chablis varie de 1 à 2 % par an suivant les sites (Riéra, 1995). Les forêts tropicales sont donc des systèmes dynamiques en perpétuel changement (Richards, 1952) contribuant à une « mosaïque » d'habitats.

Les forêts tropicales humides sont également sujettes aux invasions biologiques par des plantes introduites. Les forêts insulaires sont généralement considérées comme plus vulnérables que les forêts continentales à ces invasions. Pendant longtemps, les espèces invasives en Guyane française, par exemple, n'ont pas été prises en compte ou leur importance a été sous-estimée (Delnatte & Meyer, 2012). Levine et al. (2004) se sont intéressés à la notion de « résistance biotique »* qui consiste à dire que la réussite d'une invasion viendrait de la capacité de l'envahisseur à surpasser la « résistance biotique » de la communauté résidente. Ils ont montré que la diversité des compétiteurs natifs permettait de réduire significativement l'installation et la performance des envahisseurs colonisateurs. Cependant, il serait plus judicieux de parler de « résilience » des communautés natives face aux invasions car il n'existe pas d'écosystème complètement résistant (Mealor, 2007). Cette notion de résilience peut être élargie aux autres perturbations anthropiques (déforestation, fragmentation). L'étude de cette résilience implique un suivi de la dynamique forestière et donc un suivi sur le long terme. En effet, un objectif primordial de conservation est de comprendre, prédire et atténuer les menaces actuelles et futures notamment celles que représentent les espèces introduites pour la biodiversité native (Hulme et al., 2015).

Problématique et enjeux spécifiques

La Polynésie française appartient à l'un des 35 hauts-lieux de la biodiversité mondiale appelé « Polynesia-Micronesia hotspot » qui comprend 5330 espèces végétales présentes dont 3074 sont endémiques (Mittermeier et al., 2011). À elle seule, la Polynésie française possède environ 870 plantes vasculaires indigènes, dont 460 plantes endémiques (UICN France et al., 2015). Elle inclut l'archipel de la Société dont l'île de Moorea qui fait l'objet de notre étude. Moorea compte ainsi des forêts tropicales humides de basse et moyenne altitude, dans lesquelles les quelques 300 plantes endémiques ou indigènes, coexistent avec 327 plantes introduites naturalisées* dans les habitats « hybrides ». Quelques-unes, comme le petit arbre *Miconia calvescens* ou le grand arbre *Spathodea*

campanulata sont particulièrement envahissants (Meyer et *al.*, 2015). Pour mieux préserver la biodiversité unique de Moorea et gérer ses forêts tropicales de manière durable, l'étude de leur vulnérabilité ou leur résilience aux invasions est un enjeu majeur.

Dans cette optique, la problématique de ce stage est de déterminer si une plus grande diversité ou abondance des espèces indigènes et endémiques contribue à une meilleure résilience des écosystèmes forestiers naturels de l'île de Moorea face aux invasions par des plantes introduites. On étudiera également le rôle de la topographie (pente, altitude), du climat (vent, exposition, pluviométrie) et des perturbations naturelles (chablis, vents forts, cyclones) dans la composition, la structure et le fonctionnement de ces « néo-écosystèmes » insulaires. On testera, par ailleurs, l'importance de la diversité fonctionnelle face aux perturbations naturelles (chablis) via l'analyse de groupes fonctionnels. Les objectifs de l'étude sont d'analyser les éventuels changements dans la structure et la composition des forêts tropicales humides de basse altitude de l'île de Moorea en relation avec leur degré d'invasion et de perturbations sur les douze dernières années (2006-2018), mais aussi de comparer les dynamiques forestières dans différentes placettes permanentes d'étude, afin d'identifier et de comprendre les causes principales des changements.

Plusieurs résultats sont attendus au cours de cette étude : tout d'abord, un gradient de diversité spécifique corrélé au gradient altitudinal devrait être observé, les milieux les plus diversifiés sont ceux se situant à plus haute altitude. On émet l'hypothèse que puisque ces milieux sont plus diversifiés, ils seront plus résilients aux invasions végétales. On estime donc que les milieux de basse altitude seront davantage impactés par les invasions végétales que ceux de haute altitude. En effet, les forêts naturelles « intactes » sont restreintes aux sommets représentant 6% de la surface de l'île de Moorea (Meyer et *al.*, 2015). En outre, on devrait observer une corrélation négative entre la diversité et l'abondance des espèces indigènes et endémiques et la diversité et l'abondance des espèces introduites et invasives. Concernant l'analyse des traits fonctionnels des espèces ligneuses, les forêts « perturbées », présentant des chablis notamment, devraient compter davantage d'espèces pionnières définies par un ensemble de traits spécifiques d'histoire naturelle de vie. L'étude devrait enfin montrer la pertinence de la mise en place de placettes permanentes et le suivi sur le long terme pour une meilleure compréhension des dynamiques forestières. La connaissance des traits fonctionnels des espèces et leur place dans la dynamique forestière est importante pour les programmes de restauration écologique.

La bibliographie relative spécifiquement aux forêts de l'île de Moorea est rare excepté l'étude initiée en 2006 et qui se poursuit (Chevillotte et *al.*, 2014 ; Fraisse, 2010 ; Jordan, 2014). Nous avons donc été contraints de recourir à des articles traitant de la dynamique forestière dans d'autres îles océaniques telle que l'île de la Réunion (Barbé et *al.*, 2015) et les îles Hawaii (Daehler, 2003). Cela a été possible puisque la majorité des plantes invasives observées dans les forêts tropicales humides de basse altitude de Moorea le sont également dans d'autres îles tropicales du Pacifique (Meyer, 2014). Certaines plantes envahissantes présentes à Moorea font l'objet de plusieurs études et impliquent une bibliographie fournie, c'est le cas notamment de *Miconia calvescens* considérée comme la principale plante invasive en Polynésie française mais aussi à Hawaii, en Nouvelle-Calédonie et en Australie (Meyer, 2010a). Les références relatives à l'écologie fonctionnelle et aux traits d'histoire naturelle de vie des espèces pour les flores insulaires du Pacifique sont cependant peu nombreuses.

Objectifs du travail et hypothèses

L'objectif général du stage est l'étude de la dynamique des forêts tropicales humides de basse et moyenne altitude sur l'île de Moorea en Polynésie française et dans le temps, notamment leur vulnérabilité et leur résilience aux invasions végétales.

Les objectifs spécifiques sont le suivi de l'évolution des communautés végétales (espèces indigènes, endémiques, introduites et invasives) sur dix placettes permanentes situées à basse et moyenne altitude sur l'île de Moorea sur une période de douze ans, avec relevés effectués tous les quatre ans : 2006 (Chevillotte et *al.*, 2014), 2010 (Fraisie, 2010), 2014 (Jordan, 2014) et 2018. En comparant les données obtenues aux différentes années de relevés, nous étudierons les changements dans la structure et la composition des forêts tropicales humides de l'île de Moorea, par le biais de l'identification des espèces ligneuses présentes, des mesures de diamètre et de surface terrière, en relation avec leur degré d'invasion (ligneux introduits naturalisés ou envahissants) et des perturbations (chablis). Cela sera réalisé dans l'optique de mieux comprendre et ainsi mieux gérer les invasions végétales dans les forêts insulaires des îles de Polynésie française.

Nous avons notamment testé trois hypothèses :

- (1) Un écosystème est plus résilient aux invasions végétales lorsqu'il est plus diversifié, en termes de diversité spécifique. On attendrait donc moins d'espèces introduites et invasives dans les placettes les plus riches en espèces indigènes et endémiques. Dans le même sens, on devrait ainsi observer une corrélation négative entre le nombre de tiges ou la surface terrière des espèces indigènes et endémiques et le nombre de tiges ou la surface terrière des espèces introduites et invasives.
- (2) Le gradient de diversité spécifique est corrélé au gradient altitudinal. En effet, dans les îles océaniques, les forêts les plus diversifiées en nombre d'espèces total seraient celles qui se situent à plus haute altitude notamment dans les forêts ombrophiles de montagne ou « forêts de nuages » (Meyer, 2010b), or, grâce à leur plus grande richesse spécifique, elles seraient plus résilientes et donc moins sujettes aux invasions végétales, par opposition aux forêts de basse altitude qui, elles, seraient très impactées par les invasions.
- (3) Les forêts « perturbées », impactées par un chablis notamment, devraient compter davantage d'espèces pionnières que l'on définira par un ensemble de caractères spécifiques (traits d'histoire naturelle de vie ou « life history traits ») comme le mode de dissémination, la fertilité en nombre de graines par pied, la tolérance à la lumière et la vitesse de croissance. La résilience des écosystèmes forestiers aux perturbations se traduirait par une fermeture rapide du milieu et donc un ralentissement de la croissance des pionniers.

MATERIEL ET METHODES

Aire d'étude

L'île de Moorea fait partie du groupe des Îles du Vent (avec Tahiti) dans l'archipel de la Société en Polynésie française, dans le Pacifique Sud (**Fig. 2**). Elle se situe à 17°33' de latitude Sud et 149°50' de longitude Ouest. Séparée du nord-ouest de Tahiti par un chenal de près de 16 km de large, sa surface terrestre est de 135 km² et est dominé au centre par le Mont Tohiea qui culmine à 1207 m d'altitude (Dupon & Sodter, 1993). D'un âge géologique estimé entre 1,15 et 2,45 Ma, elle est représentative d'une jeune île océanique tropicale haute d'origine volcanique (Brousse, 1993), et est l'une des traces des manifestations du point chaud de la Société situé au sud-est de Tahiti (Talandier, 1993).

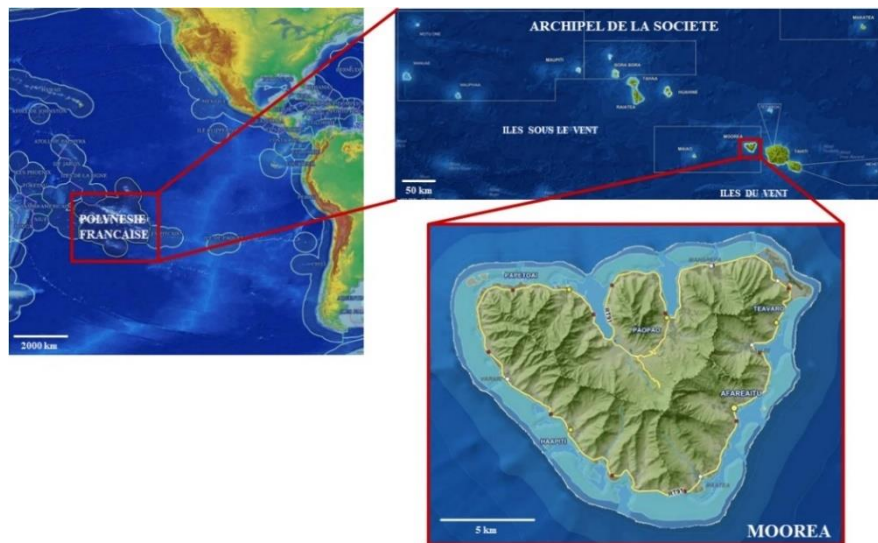


Fig. 2 Localisation de l'île de Moorea (Îles de la Société, Polynésie française) dans l'Océan Pacifique (Te Fenu@, Service de l'Urbanisme, 2001)

Le climat y est de type tropical océanique humide avec une température moyenne annuelle de 25,0 °C et des précipitations annuelles moyennes de 3467 mm à 100 m d'altitude (**Fig. 3**). Les montagnes perturbent le régime des vents et influencent notablement le régime local des pluies induisant des côtes Est « au vent », exposées aux alizés frais et humides et donc beaucoup plus arrosées, et des côtes Ouest « sous le vent » (Laurent *et al.*, 2004). Moorea présente une topographie accidentée et est divisée entre 57 principales vallées (ou bassins versants) séparées par des arêtes tranchantes et des hauts sommets (Meyer *et al.*, 2015).

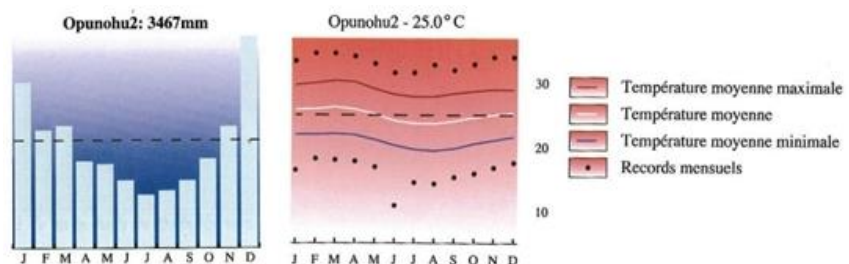


Fig. 3 Moyenne mensuelle des hauteurs de précipitations et évolution mensuelle des températures moyennes et extrêmes sur l'île de Moorea, station « Opunohu2 » à 100 m d'altitude (Laurent *et al.*, 2004)

L'île de Moorea est constituée de trois principaux types de forêts en fonction de la topographie, l'exposition et l'altitude : une série **mésophile** avec une pluviométrie moyenne inférieure à 3000 mm/an, constituée d'une zone de forêt anthropique à *Hibiscus tiliaceus*-*Mangifera indica* (manguier) à basse altitude et une forêt à *Metrosideros collina*-*Commersonia bartramia* sur les croupes et basses pentes, une série **hygrophile** avec une pluviométrie moyenne supérieure à 3000 mm/an, largement dominée par une forêt à *Hibiscus tiliaceus* et la grande herbacée dressée *Etilingera cevuga* à basse altitude, puis en suivant le gradient altitudinal une forêt à *Neonauclea forsteri* et la fougère géante *Angiopteris evecta* avec un faciès à *Aleurites moluccana* (bancoulier), et un groupement saxicole à *Tecoma stans* sur les falaises et les crêtes sommitales, et une série **ombrophile** de montagne où à une forte pluviosité se superposent une hygrométrie élevée et une ventilation particulière représentée par les « forêts de nuages ». Des modulations locales (micro-habitats) sont dues à l'exposition à l'alizé, à l'ensoleillement et au relief (Florence, 1993 ; Meyer et al., 2011).

Choix des placettes d'étude

La zone d'étude se situe au centre de l'île de Moorea et comprend trois sites : la vallée d'Opunohu (OPU), la vallée de Vaianae (VAI) et la crête menant au Mont Mouaroa (MOU) (**Fig. 4**). Dans l'optique d'étudier les formations végétales du point de vue de la diversité et de l'abondance, nous avons choisi l'échelle des stations, appelées « placettes ». Toutes les placettes sont situées dans les forêts hygrophiles (forêts humides de basse et moyenne altitude) de l'île de Moorea entre 200 et 500 m d'altitude avec des pentes variant de 0° à 40° (**Tab. 1**). Dans un souci d'accessibilité, seules dix placettes ont été sélectionnées (Fraisie, 2010), parmi les 17 stations mises en place entre 2005 et 2006, pour l'étude de la végétation des milieux terrestres (Chevillotte et al., 2014). Ces placettes permanentes ont été installées de façon aléatoire mais dans des habitats homogènes d'un point de vue écologique, facilement accessibles à pied (avec entre une heure et trois heures de marche de la route la plus proche) et relativement proche des sentiers pour pouvoir les retrouver (Meyer, comm. pers. 2018).

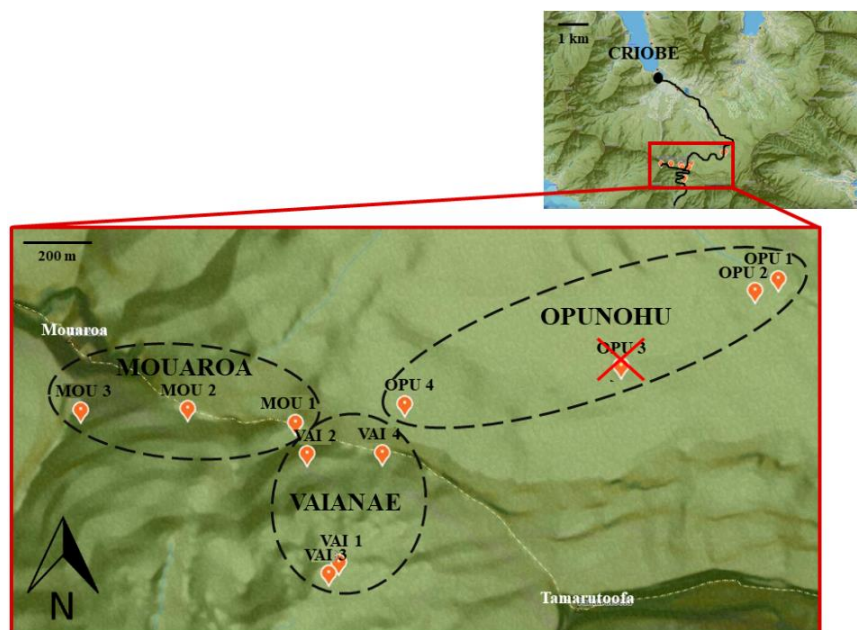


Fig. 4 Localisation de la zone d'étude, des trois sites d'étude (Opunohu, Mouaroa, Vaianae) avec les dix placettes permanentes (Te Fenu@, Service de l'Urbanisme, 2001)

Tab. 1 Localisation géographique et caractéristiques des placettes d'étude : coordonnées et altitude mesurées avec un GPS (Map 64s Garmin©), pente d'après Fraisse (2010) et exposition calculée avec une boussole

Site	Placette	Longitude	Latitude	UTM N	UTM E	Altitude (m)	Pente (°)	Exposition
Opunohu	OPU1	149°82'36''W	17°54'34''S	8058095	199622	250	8-12	O
	OPU2	149°82'99''W	17°54'37''S	8058064	199537	230	8-10	NO
	OPU4	149°83'96''W	17°54'68''S	8057696	198530	300	0-5	SO
Mouaroa	MOU1	149°84'26''W	17°54'74''S	8057634	198210	420	15-25	S
	MOU2	149°84'56''W	17°54'70''S	8057673	197891	480	30-40	S
	MOU3	149°84'86''W	17°54'70''S	8057657	197574	500	30-40	SE
Vaianaë	VAI1	149°84'14''W	17°55'12''S	8057221	198338	250	12-18	NE
	VAI2	149°84'23''W	17°54'82''S	8057539	198244	320	0-5	S
	VAI3	149°84'17''W	17°55'15''S	8057185	198301	230	8-12	SO
	VAI4	149°84'03''W	17°54'82''S	8057544	198462	380	20-30	S

Les températures moyennes annuelles sur les trois sites se situent entre 20 et 25°C, et les précipitations sont comprises entre 3000 et 4000 mm/an (Laurent et *al.*, 2004), mais du fait des nombreux microclimats présents sur l'île, ces données varient probablement d'une placette à l'autre. D'un point de vue de la pédologie, les sols des placettes sont de type ferrallitique et donc, par définition, dépourvus de minéraux primaires (issus directement de l'altération de la roche mère), ils sont plus ou moins pauvres en silices et riches en produits de synthèse (silicates d'aluminium, hydroxydes ou oxydes de fer ou d'aluminium) (Jamet, 2000).

Les placettes permanentes d'étude sont des quadrats de 20 m par 20 m soit une surface de 400 m² chacune. Afin de vérifier et tester la pertinence de ce choix, nous avons réalisé la courbe d'accumulation représentant l'évolution du nombre d'espèces ligneuses présentes en fonction de l'aire du quadrat échantillonné, à l'aide de la méthode d'aire minimale. Le concept d'aire minimale repose sur le principe qu'un relevé doit contenir un ensemble d'espèces représentatif de la communauté ou de l'unité cartographique à échantillonner. Le principe de l'expérience est de compter le nombre d'espèces présentes sur une zone en faisant augmenter la taille de cette dernière, au début, une forte augmentation est observée puis lorsque le nombre d'espèces commence à se stabiliser (plateau), on relève l'aire correspondante (Mueller-Dombois et *al.*, 2008). Cette expérience a été élaborée sur la placette de plus basse altitude (OPU1) et sur une des placettes de plus haute altitude (MOU1), les placettes MOU2 et MOU3, du fait de leur forte pente et topographie accidentée, ne se prêtaient pas à cette expérience.

Le site d'étude d'Opunohu est vaste et pourtant, seulement trois placettes ont été sélectionnées. En effet, les forêts monospécifiques dominées par le grand arbre *Inocarpus fagifer*, espèce d'introduction polynésienne, ont été volontairement exclues car de peu d'intérêt pour une étude sur la diversité spécifique. De plus, la placette OPU3 a été abandonnée (**Fig. 4**) car elle était située dans une zone périodiquement inondable et présentait donc des résultats faussés entre 2006 et 2010.

Etude de la végétation

Dans un premier temps, nous avons localisé les placettes à l'aide du GPS et des rubans laissés les années précédentes qui nous ont permis de retrouver les piquets en aluminium plantés aux quatre coins des placettes. Ensuite, les placettes étaient délimitées à l'aide d'une corde et d'un décimètre.

Les placettes étaient divisées en deux à l'aide d'un décimètre laissés en place pour pouvoir effectuer les mesures sur plusieurs jours.

Dans chaque placette, à l'aide d'un bâton de référence d'une hauteur de 1,30 m, nous avons comptabilisé toutes les tiges, incluant les troncs, les rejets et les tiges secondaires, de plus de 1,30 m de hauteur (hauteur de poitrine) quel que soit leur diamètre, des espèces ligneuses. Pour permettre de faire les comparaisons avec les années précédentes, nous avons considéré seulement les tiges d'un diamètre supérieur ou égal à 1 cm. Pour chaque individu, nous avons identifié son espèce et compté son nombre de tiges. En effet, certains arbres tombés, petits arbres et arbustes possèdent plusieurs tiges. Pour chaque petite tige, nous avons mesuré son diamètre à hauteur de poitrine ou « Diameter at Breast Height » (DBH) au pied à coulisse en tâchant de prendre le diamètre maximal (**Fig. 5**). Pour les plus grosses tiges, nous avons mesuré la circonférence à 1,30 m ou « Circonférence at Breast Height » (CBH) au décimètre, sachant que :

$$CBH = DBH \times \pi$$

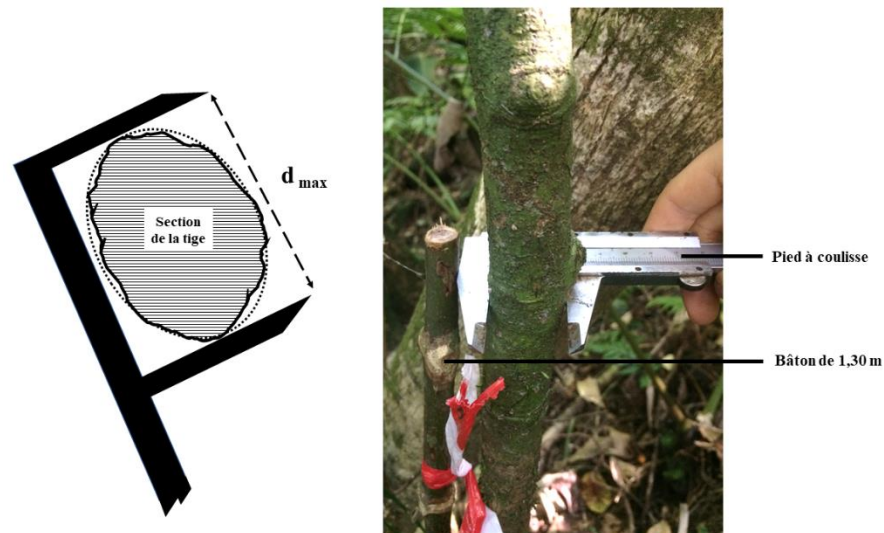


Fig. 5 Méthode de mesure du diamètre à hauteur de poitrine

Durant les relevés, plusieurs difficultés de mesures ont été rencontrées sur le terrain qui nous ont poussé à adapter notre protocole (**Annexe 1**).

À la fin des mesures, dans chaque placette, nous avons réalisé un relevé botanique par strate. Pour cela, l'ensemble des espèces végétales présentes sur la placette ont été recensées et identifiées. Les forêts tropicales humides de l'île de Moorea ont la particularité de disposer de quatre strates : arborée (arbres d'une taille supérieure à 5 m), arbustive (arbustes de 1 à 5 m), herbacée (individus d'une taille inférieure à 1 m dont les nombreuses fougères) et lianescente (incluant les épiphytes et les lianes). Ces résultats ne sont pas présentés dans cette étude car non analysés.

Traitement des données

Pour l'analyse des données, nous avons eu recours à plusieurs logiciels : Microsoft Excel 2016 version Office 365, R-3.4.2 for Windows (64 bits), RStudio Desktop et le package Rcommander.

Richesse spécifique

Pour chaque placette et pour chaque année de relevé, le nombre total d'espèces ligneuses présentes a été recensé. Nous avons compté le nombre d'espèces ligneuses selon leur statut biogéographique : les espèces indigènes et endémiques d'une part, les espèces introduites et invasives d'autre part.

Abondance et recouvrement

Pour chaque placette et pour chaque année de relevé, le nombre total de tiges a été dénombré ce qui nous a permis de calculer une densité en nombre de tiges par m² par espèce en 2018. Nous avons évalué le nombre de tiges par statut biogéographique : tiges indigènes et endémiques et tiges introduites et invasives. Nous avons distingué le nombre de tiges de *Miconia calvescens*, espèce particulièrement invasive sur l'île de Moorea. Entre les années 2010 et 2018, nous avons calculé le taux d'accroissement du nombre total de tiges ainsi que les proportions de tiges de *M. calvescens* par placette. Plusieurs tests de Student ont été réalisés sur R pour tester la significativité de l'évolution du nombre total de tiges, du nombre de tiges indigènes et endémiques, du nombre de tiges introduites et invasives et du nombre de tiges de *M. calvescens* par site d'étude entre 2010 et 2018. Une analyse de la variance (ANOVA) a également été effectuée sur le nombre total de tiges, le nombre de tiges indigènes et endémiques et le nombre de tiges introduites et invasives par site d'étude pour étudier la significativité de l'évolution au cours des années 2006, 2010, 2014 et 2018.

Le nombre total d'individus a également été analysé (**Annexe 1**) ainsi que le nombre d'individus *M. calvescens* par placette uniquement pour les années 2010 et 2018, seules années où cette donnée a été relevée. Plusieurs tests de Student ont, là encore, été réalisés sur R pour tester la significativité de l'évolution du nombre total d'individus et du nombre d'individus *M. calvescens* par site d'étude.

Pour estimer l'abondance des espèces ligneuses, nous avons utilisé l'un des paramètres les plus communément usités dans les études de forêts tropicales : la surface terrière*. À l'aide de la mesure de DBH ou de CBH, nous avons calculé la surface terrière (g), soit la surface, d'une section perpendiculaire à la tige à 1,30 m, en m², par individu à l'aide de la formule (1). Puis, nous avons sommé les surfaces terrières des individus appartenant à la même espèce par placette obtenant ainsi la surface terrière G par espèce en cm²/m², avec S la surface de la placette d'étude soit 400 m² (2).

$$g = \frac{\pi \times DBH^2}{4} \quad (1) \qquad G = \frac{\sum_i g_i}{S} \quad (2)$$

Ce calcul nous a permis d'obtenir la surface terrière totale de l'ensemble des espèces dans chaque placette et d'en déduire celle de l'ensemble des trois sites d'étude sur les différentes années de relevé. Nous avons également calculé la surface terrière des espèces indigènes et endémiques et la surface terrière des espèces introduites et invasives par placette et par année de relevé. Par la suite, une analyse de la variance (ANOVA) a été réalisée sur la surface terrière totale, la surface terrière des espèces indigènes et endémiques et la surface terrière des espèces introduites et invasives par site d'étude afin d'étudier la significativité de l'évolution au cours des années 2006, 2010, 2014 et 2018.

L'ensemble de ces données nous a également permis de calculer différents indices afin de quantifier la diversité des espèces ligneuses : l'indice de Shannon-Weaver (H) et l'indice de Simpson ($D_{S_{i,1}}$). L'indice de Shannon-Weaver représente la quantité moyenne d'information apportée par la

détermination de l'espèce d'un individu tiré au sort dans la communauté, ainsi il est d'autant plus petit (proche de 0) que le nombre d'espèces est faible et quelques espèces dominant. L'indice de Simpson correspond à la probabilité pour qu'une rencontre aléatoire entre deux individus dans la communauté implique deux individus d'espèces différentes, il est donc d'autant plus proche de 1 que le milieu est diversifié (Gosselin et al., 2004).

$$H = \sum_{i=1}^S -p_i \ln(p_i) \qquad D_{S,i,1} = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

À l'aide du package Rcommander et de l'extension FactoMineR, nous avons réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur plusieurs paramètres : l'altitude, la pente, le nombre total d'espèces ligneuses présentes, le nombre d'espèces indigènes et endémiques, le nombre d'espèces introduites et invasives, le nombre total de tiges, le nombre de tiges d'espèces indigènes et endémiques, le nombre de tiges d'espèces introduites et invasives, la surface terrière totale, la surface terrière des espèces indigènes et endémiques et la surface terrière des espèces introduites et invasives de chacune des placettes. Cette ACP a été effectuée dans le but de vérifier l'homogénéité des placettes par site d'étude et de déceler les paramètres qui expliquent les différences entre les sites.

Diversité fonctionnelle

Afin d'étudier la diversité fonctionnelle, trois groupes fonctionnels ont été distingués selon la stratégie écologique des espèces, celles de stratégie *r*, « pionnières », celles de stratégie *K*, « spécialisées », et les espèces de stratégie « intermédiaire » (Pianka, 1970), grâce à plusieurs traits d'histoire naturelle de vie dont les valeurs ont été déterminées en partie grâce à la description des espèces dans les Flores de Brown (1935), Florence (1997) et Florence (2004) et par les observations sur le terrain (Meyer, comm. pers. 2018). Nous avons établi un barème de points pour classer les espèces en fonction de leur stratégie. (**Tab. 2**).

Tab. 2 Traits fonctionnels et barème de points établi pour la classification des stratégies écologiques des espèces

Mode de dissémination	Anémochorie	Ornithochorie	Barochorie et/ou Hydrochorie
Fertilité (nombre de graines/pied)	Forte (> 1000)	Moyenne ($100 \leq x \leq 1000$)	Faible (< 100)
Tolérance à la lumière	Héliophile	Intermédiaire	Sciaphile
Vitesse de croissance (m/an)	Forte (> 1)	Moyenne ($0,1 \leq x \leq 1$)	Faible (< 0,1)
Longévité (années)	Faible (< 25)	Moyenne ($25 \leq x \leq 100$)	Forte (> 100)
Points attribués	3	2	1

Exemple *Lepinia taitensis* : ornithochorie (2) + fertilité faible (1) + sciaphile (1) + croissance moyenne (2) + longévité faible (3) = 9 points → espèce « intermédiaire »

Ce barème de points nous a permis de définir les trois catégories d'espèces (Meyer comm. pers., 2018) : les espèces de stratégie *r* ont un nombre de points compris entre 11 et 13, les espèces *K* un nombre de points compris entre 6 et 8 et les espèces intermédiaires un nombre de points compris entre 9 et 10. Nous avons étudié la répartition de ces différentes catégories d'espèces sur les différentes placettes en termes de proportions du nombre d'espèces et de proportions du nombre de tiges.

RESULTATS

Richesse spécifique

Aire minimale

Afin de vérifier que la taille de placette choisie est suffisante pour représenter fidèlement les communautés végétales étudiées, nous avons réalisé l'expérience de l'aire minimale sur OPU1 et MOU1 (**Fig. 6**). En projetant pour une taille de placette de 400 m², on obtient, dans le cas d'OPU1, un nombre total d'espèces de 13 soit 81% du nombre obtenu pour une surface étudiée de 900 m² tandis que, dans le cas de MOU1, on note également 13 espèces soit ici 72% du nombre obtenu pour 900 m². Sur MOU1, on remarque le début d'un plateau à partir de 700 m² mais on n'observe pas de nouvelle augmentation pour une taille de placette plus grande puisque la pente et la topographie ont empêché les mesures. Ainsi, une aire minimale idéale serait de 30 m par 30 m mais les mesures seraient alors plus difficilement réalisables. Une placette de 20 m par 20 m peut être considérée comme suffisamment représentative pour étudier la flore ligneuse.

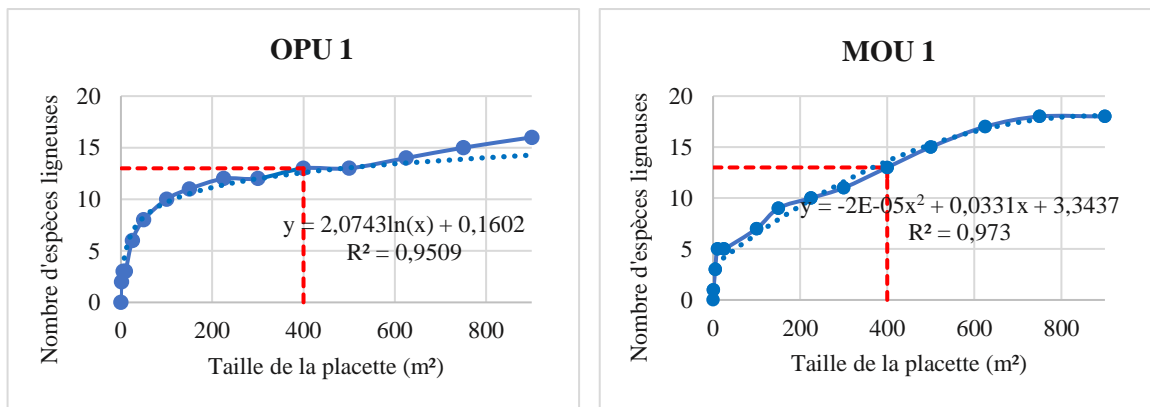


Fig. 6 Expérience de l'aire minimale sur les placettes OPU1 et MOU1

Richesse spécifique

En 2018

Le nombre d'espèces ligneuses varie de 7 (VAI3) à 14 (VAI2). Sur l'ensemble des placettes, les espèces indigènes et endémiques sont majoritaires par rapport aux espèces introduites et invasives (**Fig. 7**). La richesse spécifique totale ne semble pas corrélée à l'altitude puisque les placettes du site MOU (entre 420 et 500 m) ne semblent pas présenter un plus grand nombre d'espèces que les autres placettes plus basses en altitude : 11 espèces en moyenne. En revanche, en termes de proportion, on voit bien que les espèces endémiques et indigènes sont plus nombreuses sur le site MOU (76%). En effet, on observe moins d'espèces introduites et invasives sur ces placettes de haute altitude. Il est intéressant de noter que sur le site VAI, on obtient une corrélation entre le gradient de richesse spécifique (flore totale et flore endémique et indigène) et le gradient altitudinal excepté pour la placette la plus haute VAI4 située à 380 m qui compte 10 espèces.

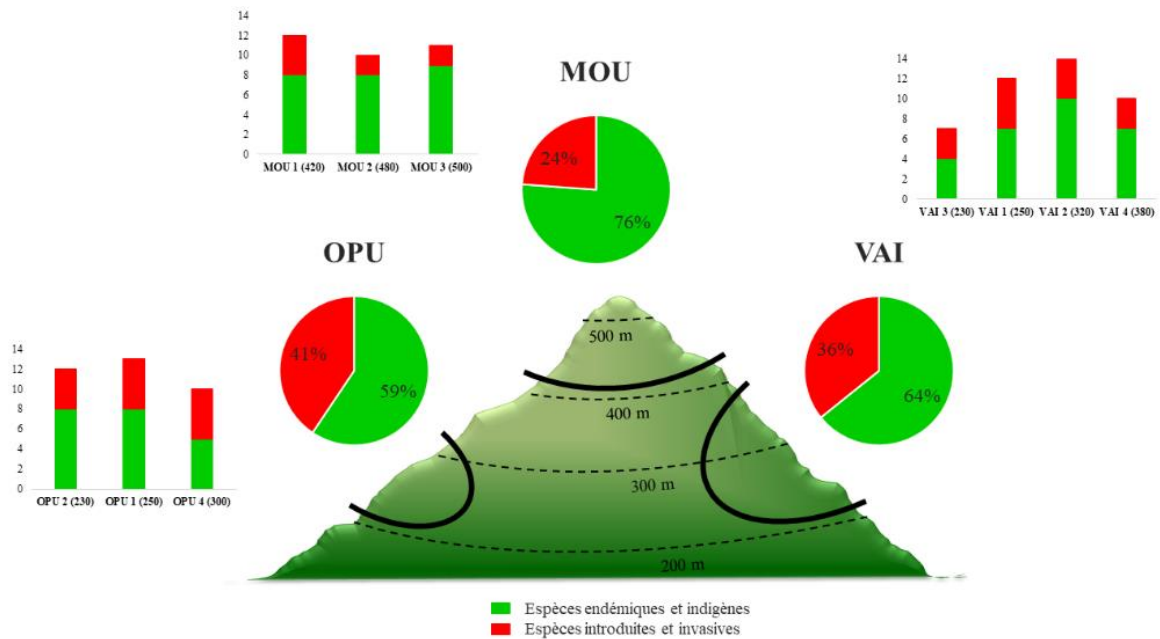


Fig. 7 Nombre d'espèces par placette et proportion par site d'étude en fonction du statut biogéographique (2018)

Evolution dans le temps

L'évolution dans le temps de la richesse spécifique de la flore ligneuse des différents sites a été étudiée (**Fig. 8**). Sur l'ensemble de la zone d'étude, le nombre total d'espèces ligneuses est passé de 35 en 2006 à 32 en 2018, celui des espèces endémiques et indigènes de 26 à 22 et celui des espèces introduites et invasives de 9 à 10. Nous remarquons que sur le site VAI, le nombre d'espèces est relativement stable en 12 ans de suivi. En revanche, nous constatons une diminution progressive sur OPU et brutale sur MOU du nombre total d'espèces. Sur OPU, cela s'explique autant par une décroissance du nombre d'espèces endémiques et indigènes que par une baisse du nombre d'espèces introduites et invasives. Cependant, sur MOU, on aperçoit une importante perte d'espèces endémiques et indigènes et une légère augmentation du nombre d'espèces introduites et invasives. Ainsi, les placettes de plus haute altitude, qui comptent une bien plus large proportion d'espèces endémiques et indigènes, perdent des espèces endémiques et indigènes qui sont alors remplacées par des espèces introduites et invasives.

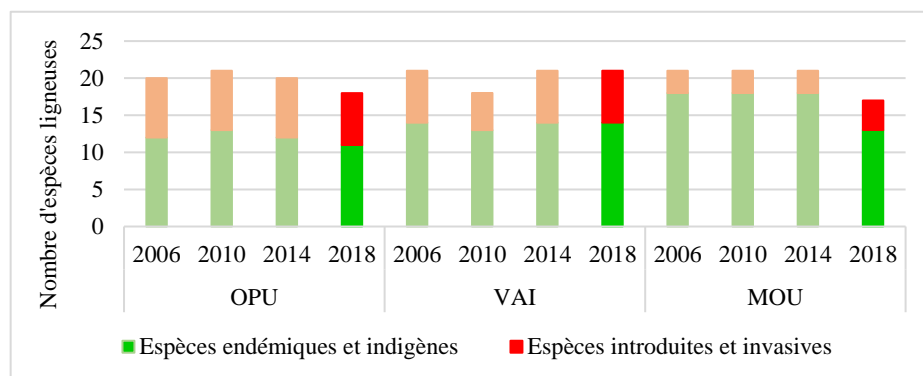


Fig. 8 Evolution dans le temps de la richesse spécifique sur les différents sites d'étude

Abondance et recouvrement

Nombre de tiges

En 2018

Nous avons relevé le nombre de tiges sur chaque placette. On remarque que les espèces introduites et invasives, et notamment *M. calvescens*, sont majoritaires en termes de proportions du nombre de tiges par rapport aux espèces indigènes et endémiques, 67% sur VAI et 68% sur MOU, excepté sur le site OPU où il ne représente que 34% (Fig. 9). Le nombre de tiges de *M. calvescens* est plus important sur VAI, où on observe une densité de 0,523 tiges/m², alors qu'elle est de 0,140 tiges/m² sur OPU. Sur le site MOU, on note que plus l'altitude augmente, moins les tiges d'espèces endémiques et indigènes sont nombreuses et plus le nombre de tiges de *M. calvescens* est élevé jusqu'à obtenir un maximum sur MOU3 (550 tiges). Ainsi, malgré le faible nombre d'espèces introduites et invasives sur ces placettes de haute altitude, elles sont très impactées par une espèce invasive en particulier qu'est *M. calvescens*.

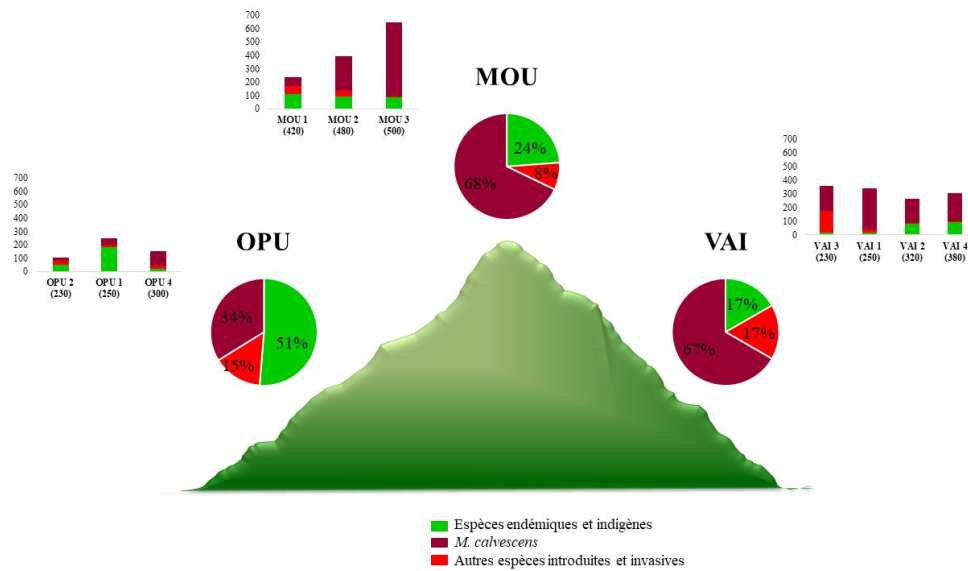


Fig. 9 Nombre de tiges par placette et proportion du nombre de tiges par site d'étude en fonction du statut biogéographique (2018)

Evolution dans le temps

Le nombre total de tiges augmente au cours des années passant de 1960 tiges à 3015 tiges sur la zone d'étude. Néanmoins, le nombre de tiges endémiques et indigènes reste constant tandis que le nombre de tiges introduites et invasives croît jusqu'à atteindre 2249 tiges en 2018 (Fig. 10).

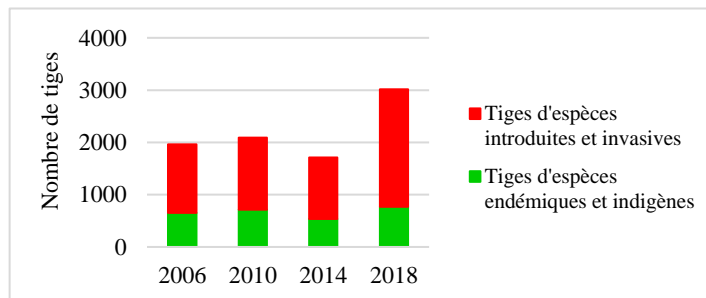


Fig. 10 Evolution du nombre total de tiges sur l'ensemble de la zone d'étude

Le taux d'accroissement du nombre de tiges de *M. calvescens* a été calculé entre 2010 et 2018 par placette (**Fig. 11**). Le graphique nous montre que les placettes de plus haute altitude sont les plus sujettes à de fortes augmentations du nombre de tiges de *M. calvescens*. Pour tester la significativité de cette augmentation, deux tests de Student ont été réalisés sur les données de 2010 et 2018. Le premier test concerne l'évolution du nombre total de tiges et montre que la différence entre 2010 et 2018 n'est pas significative pour les sites OPU et MOU (p-values de 0,4278 et 0,1372). En revanche, elle est significative sur VAI (p-value de 0,007448). De même pour le nombre de tiges de *M. calvescens*, le test indique que l'évolution n'est pas significative sur OPU et MOU (p-values de 0,2905 et 0,1997) mais significative sur VAI (p-value de 0,02294).

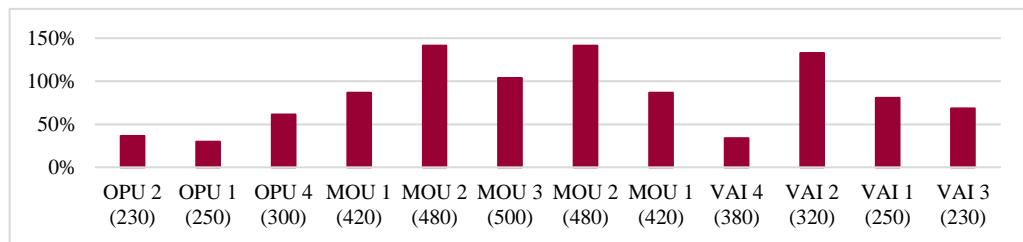


Fig. 11 Taux d'accroissement du nombre de tiges de *M. calvescens* en fonction de la localisation géographique et topographique des placettes entre 2010 et 2018 (altitude en mètres)

Pour étudier cette évolution du nombre de tiges sur les différentes années de relevés, nous avons effectué une analyse de la variance du nombre de tiges sur les années 2006, 2010, 2014 et 2018 (ANOVA à 1 facteur (année) de 4 niveaux). Au niveau du nombre total de tiges, la différence n'est significative sur aucun des trois sites d'étude OPU, VAI et MOU (p-values de 0,788 ; 0,138 ; 0,1834 selon le test de Kruskal-Wallis), de même pour le nombre de tiges d'espèces introduites et invasives. Cependant, pour le nombre de tiges d'espèces indigènes et endémiques, la différence n'est pas significative sur OPU et VAI (p-values de 0,8469 et 0,6522 (Kruskal-Wallis)) mais elle l'est sur MOU (p-value de 0,0161). Cela indique que le nombre de tiges indigènes et endémiques diffère significativement sur les placettes MOU malgré des taux d'accroissement très importants de *M. calvescens* (**Fig. 12**). Les données de 2014 ne coïncident pas avec celles des autres années, en effet, si on les exclut de l'analyse, cette différence n'est plus significative (p-value de 0,217).

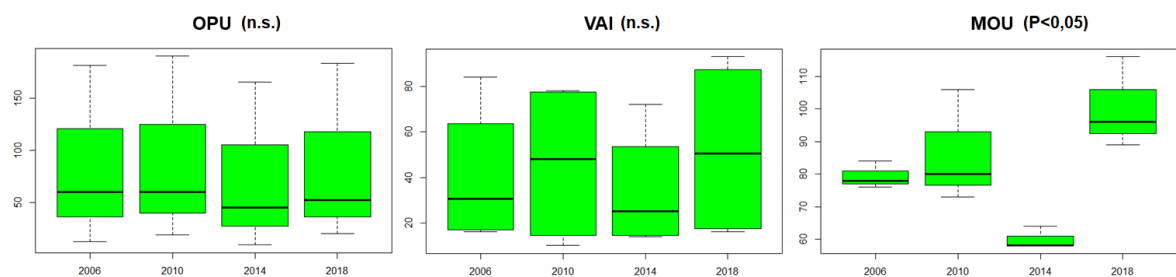


Fig. 12 Evolution dans le temps du nombre de tiges des espèces indigènes et endémiques sur les trois sites d'étude

Nombre d'individus

Nous n'avons pu faire des comparaisons du nombre d'individus qu'entre 2010 et 2018 car il s'agit des seules années où cette donnée a été relevée. En faisant plusieurs tests de Student, on observe, comme pour le nombre de tiges, que la différence n'est pas significative pour les sites OPU et MOU (p-values de 0,4659 et 0,1607) mais significative sur VAI (p-value de 0,02061). De même pour le nombre d'individus de *M. calvescens*, le test indique que l'évolution n'est pas significative sur OPU et MOU (p-values de 0,3009 et 0,1885) mais significative sur VAI (p-value de 0,01711).

Surface terrière

En 2018

Le recouvrement de l'ensemble des espèces a été analysé sur les placettes (**Annexe 2**). Nous avons, en premier lieu, calculé la surface terrière cumulée pour chaque espèce sur chaque placette et pour chaque année de relevé, ce qui nous a permis d'obtenir la proportion de surface terrière totale par espèce et de remarquer la large domination du grand arbre *Spathodea campanulata* (**Fig. 13**).

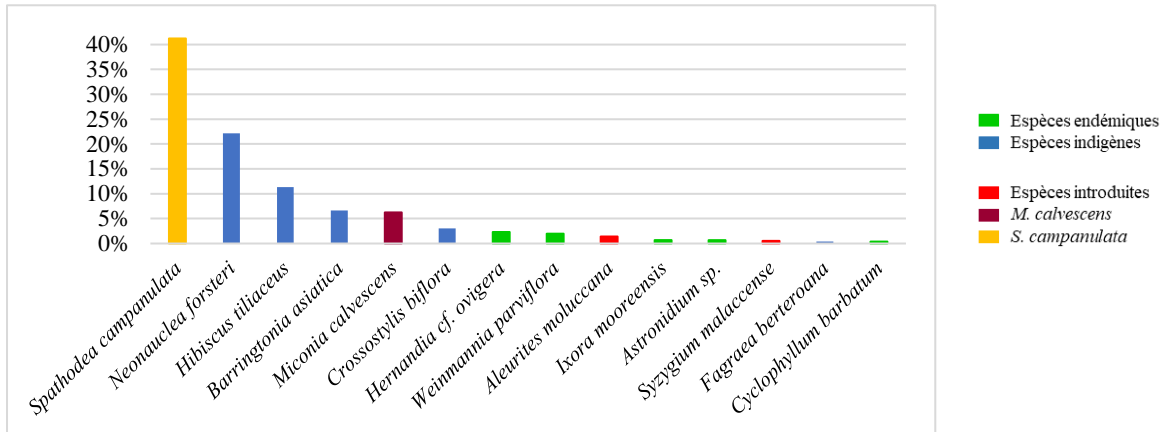


Fig. 13 Proportion de surface terrière totale par espèce sur l'ensemble de la zone d'étude (2018)

Lorsque l'on distingue la proportion des surfaces terrières des espèces endémiques et indigènes, des espèces introduites, de *S. campanulata* et de *M. calvescens*, on observe que *S. campanulata* domine largement le site VAI (59%) et est également important sur le site MOU (29%), en revanche, il est moins présent sur OPU (22%). Il a plus d'effet par son recouvrement basal sur les milieux que *M. calvescens* dont la proportion de surface terrière atteint au maximum 12% sur le site MOU (**Fig. 14**).

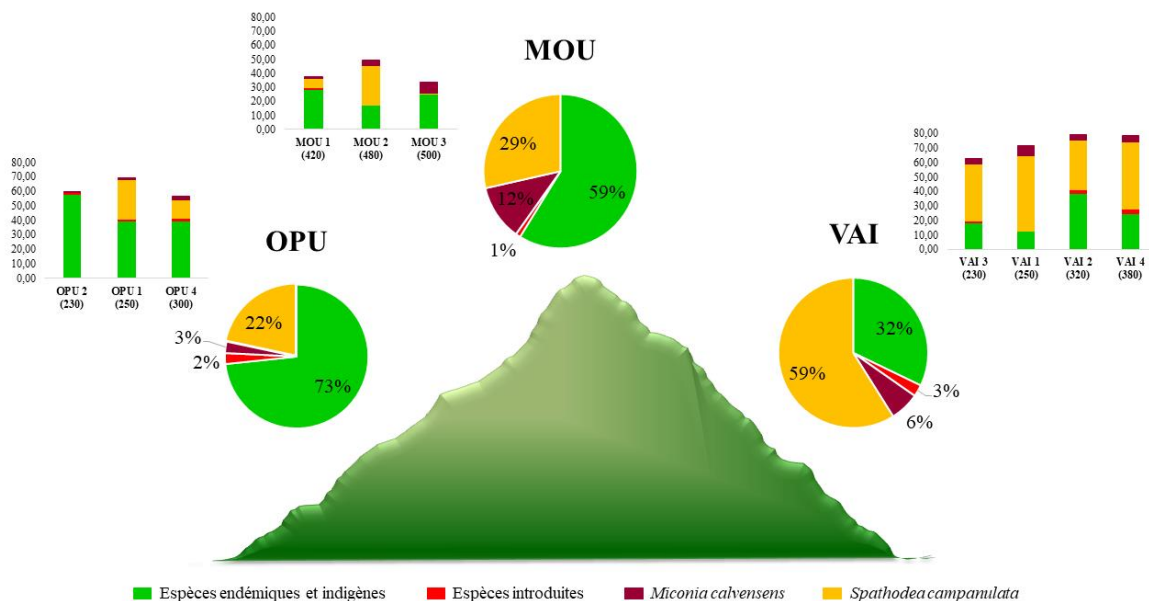


Fig. 14 Surface terrière par placette et proportion de surface terrière par site d'étude (2018)

Evolution dans le temps

Nous avons calculé la surface terrière totale par année sur l'ensemble de l'aire d'étude. On remarque la constance de cette surface terrière totale au fil des années qui démontre la stabilité de la structure des écosystèmes forestiers étudiés (**Fig. 15**). Cela a été confirmé par l'ANOVA qui a été effectuée sur les surfaces terrières obtenues lors des années 2006, 2010, 2014 et 2018. En effet, pour la surface terrière totale, la différence n'est significative pour aucun des trois sites OPU, VAI et MOU (p-values de 0,861 ; 0,389 ; 0,681). De même, la surface terrière des espèces indigènes et endémiques ainsi que celle des espèces introduites et invasives semblent être stables et équitablement réparties, ce que confirme l'analyse de variance (indigènes et endémiques : p-values de 0,979 ; 0,7924 (Kruskal-Wallis) ; 0,902 – introduites et invasives : 0,799 ; 0,662 ; 0,516 (Kruskal-Wallis)).

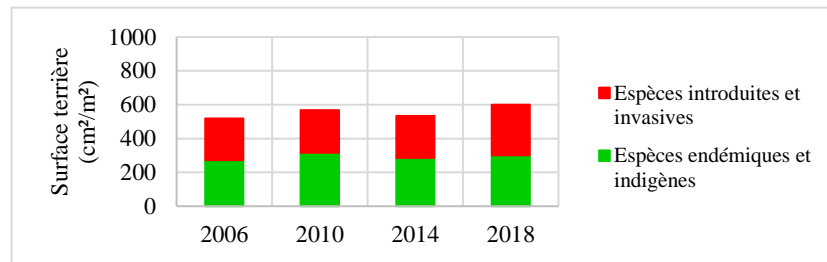


Fig. 15 Evolution dans le temps de la surface terrière totale sur l'ensemble de la zone d'étude

Indices de diversité

L'indice de diversité (H) de Shannon-Weaver a été calculé pour la flore ligneuse totale, la flore ligneuse endémique et indigène et la flore ligneuse introduite et invasive (**Fig. 16**). Pour la flore totale, l'indice varie de 0,60 à 2,16 indiquant de fortes variations d'abondance d'espèces. Il est moindre pour la flore endémique et indigène puisqu'il varie de 0,22 à 1,32 et encore plus faible pour la flore introduite et invasive passant de 0,17 à 0,98 seulement. L'indice de Shannon-Weaver est d'autant plus petit (proche de 0) que le nombre d'espèces est faible et que quelques espèces dominent. On remarque que les placettes les plus diversifiées sont OPU2, OPU1 et MOU1. En effet, ces placettes, bien que situées à des altitudes différentes, possèdent un grand nombre d'espèces indigènes et endémiques équitablement réparties en termes d'abondance. En revanche, les placettes les moins diversifiées sont MOU3 et VAI1. La forte abondance d'une espèce invasive comme *M. calvescens* se traduit, en effet, par une forte diminution de la diversité spécifique (MOU3). Les stations dont la richesse spécifique est essentiellement composée d'espèces introduites subissent une baisse de H (VAI1, OPU4). La présence de deux gros chablis sur VAI1 peut également expliquer une faible valeur d'indice.

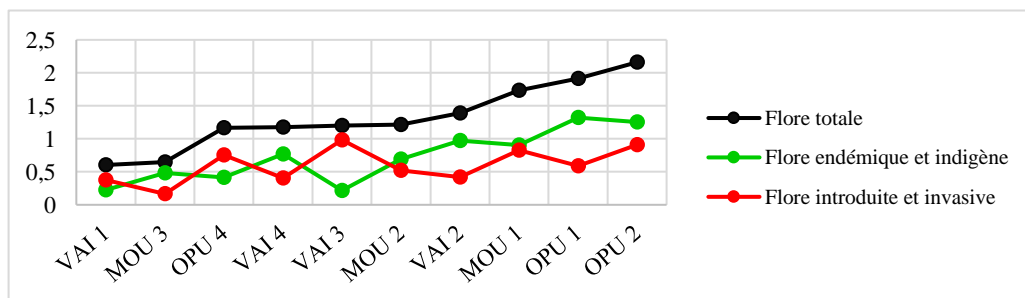


Fig. 16 Indices de Shannon-Weaver en fonction des placettes et par ordre croissant pour la flore totale (2018)

Les deux courbes représentant la flore endémique et indigène et la flore introduite et invasive sont « en miroir » ce qui indique qu'une forte diversité de l'une entraîne la faible diversité de l'autre. La placette MOU1 a la particularité d'avoir deux indices presque égaux car on y observe une abondance de deux espèces dont l'une est invasive *M. calvescens* et l'autre est indigène *Hibiscus tiliaceus*.

Analyse en Composantes Principales

L'ACP a été réalisée sur un ensemble de paramètres (altitude, pente, nombre d'espèces, nombre de tiges, surface terrière). Le cercle factoriel nous informe que la pente, l'altitude, le nombre total de tiges et le nombre de tiges d'espèces introduites et invasives contribuent positivement à la composante 1 tandis que la surface terrière des espèces indigènes et endémiques, le nombre d'espèces introduites et invasives et la surface terrière totale y contribuent négativement. D'autre part, le nombre d'espèces indigènes et endémiques, le nombre total d'espèces, et le nombre de tiges d'espèces indigènes et endémiques contribuent positivement à la composante 2 alors que la surface terrière des espèces introduites et invasives y contribue négativement (**Fig. 17 (A)**).

Les groupes obtenus et visibles sur le diagramme sont relativement homogènes et correspondent aux trois sites d'étude (**Fig. 17 (B)**). L'interprétation du cercle factoriel nous permet d'interpréter les résultats du diagramme des individus. Le **groupe MOU** est caractérisé par de fortes valeurs d'altitude et de pente, en effet ce sont des placettes sur crête, un grand nombre total de tiges comme nous l'avions montré en **Fig. 9**, un nombre élevé de tiges introduites et invasives dû à la présence massive de *M. calvescens*. Il obtient de fortes valeurs pour le nombre d'espèces indigènes et endémiques et le nombre total d'espèces. MOU obtient également de fortes valeurs pour le nombre de tiges indigènes et endémiques. Le **groupe OPU** se distingue par de fortes valeurs du nombre d'espèces introduites et invasives, de la surface terrière totale et de la surface terrière des indigènes et endémiques, en effet on y observe de gros arbres indigènes. De plus, il dispose de fortes valeurs pour le nombre d'espèces indigènes et endémiques, le nombre total d'espèces et le nombre de tiges indigènes et endémiques. Le **groupe VAI** obtient de fortes valeurs pour la surface terrière introduites et invasives.

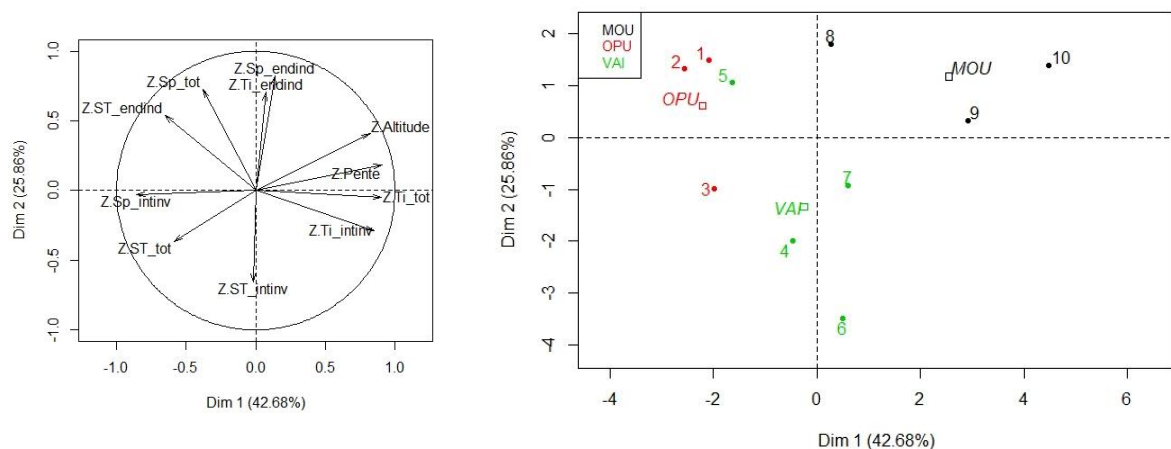


Fig. 17 Cercle factoriel (A) et diagramme des individus (B) de l'ACP sur les différentes placettes

Diversité fonctionnelle

Grâce au barème de points que nous avons élaboré, le classement des espèces en fonction de leur stratégie écologique a été obtenu (**Annexe 3**). Cette classification montre bien que les espèces indigènes sont souvent des espèces pionnières car elles ont colonisé de manière autonome les îles et présentent une vaste répartition géographique (Carlquist, 1966). Nous avons voulu étudier l'un des traits fonctionnels comme exemple et notamment voir s'il y avait une corrélation entre l'altitude et les modes de dissémination (**Fig. 18 (A)**) et un effet du statut biogéographique (**Fig. 18 (B)**). Nous avons, en effet, remarqué la corrélation entre l'ornithochorie et l'altitude et la grande part d'ornithochores parmi les espèces endémiques.

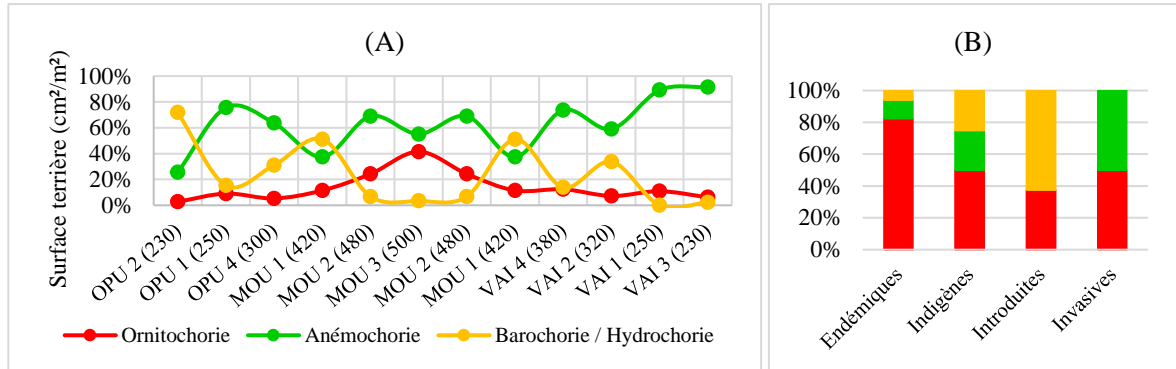


Fig. 18 Modes de dissémination des espèces selon la localisation des placettes sur la zone d'étude (A) et selon leur statut biogéographique (B)

La proportion d'espèces *r*, intermédiaires et *K* sur le nombre total d'espèces a été calculée par placette (**Fig. 19**). On remarque que la proportion d'espèces *r* maximale est obtenue sur VAI1 (42%), cela peut s'expliquer par la présence sur cette placette de deux importants chablis dont l'un est récent et l'autre plus ancien. Cela vient alimenter l'hypothèse selon laquelle une forêt « perturbée » compte davantage d'espèces dites pionnières. La proportion d'espèces *K* est maximale sur VAI3 (29%). En effet, cette placette paraît « vide » aux premiers abords, cela peut être causé par la présence sur la placette de grands arbres d'espèces *K* à canopée fermée qui empêchent, en partie, la croissance des espèces *r* héliophiles en sous-bois. Les espèces intermédiaires sont majoritaires sur VAI4 (60%), il s'agit d'une placette en transition, très envahie, qui présente à la fois beaucoup d'espèces intermédiaires et quelques espèces *r* en abondance. Sur OPU4, on observe la chute très récente d'arbres d'où la présence de plusieurs espèces *r* qui viennent surpasser les espèces intermédiaires. Le résultat obtenu sur MOU1 est intéressant puisque cette placette est en contexte de vieux chablis, expliquant la présence d'espèces *r* encore nombreuses mais dont les espèces intermédiaires ont pris le dessus.

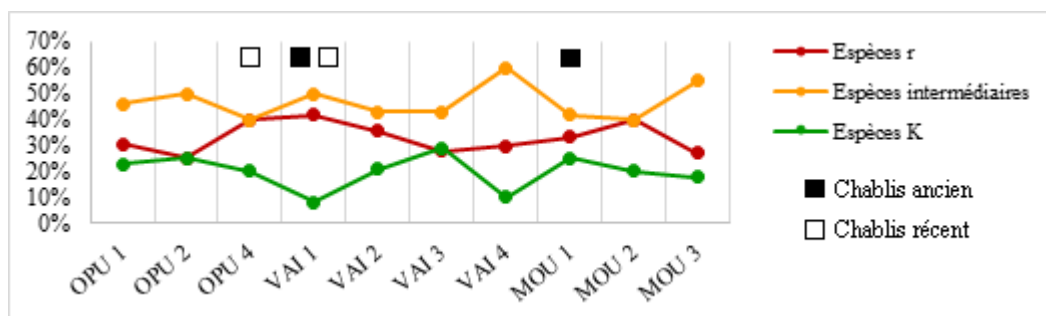


Fig. 19 Proportion d'espèces de stratégies *r*, intermédiaire et *K* par placette

Le nombre de tiges de ces catégories d'espèces a été étudié sur les différentes placettes (**Fig. 20**). On note que VAI1 obtient la plus importante proportion de tiges d'espèces *r* (95%) en plus d'obtenir la plus grande proportion d'espèces *r*. Cela vient, encore une fois, confirmer l'hypothèse selon laquelle une forêt « perturbée », ici avec deux chablis, compte davantage d'espèces *r*, pionnières. Les placettes OPU2 et MOU1 comptent une large proportion de tiges d'espèces *K* (resp. 37% et 33%), qui s'explique par l'abondance de l'espèce *K* indigène *Barringtonia asiatica* sur OPU2 et la grande présence de deux espèces *K*, l'une indigène *Crossostylis biflora* et l'autre introduite *Syzygium malaccense*. Sur OPU4, les récents chablis peuvent justifier l'abondance des tiges d'espèces *r*. On observe la vieillesse du chablis en MOU1 car la multitude de tiges d'espèces *r* est moindre. Finalement, MOU3 est, comme MOU2, très envahie mais par une espèce en particulier, *M. calvescens*, qui abonde en termes de nombre de tiges.

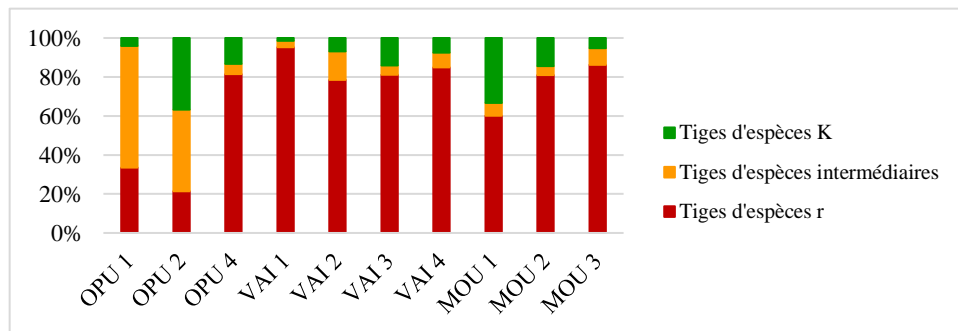


Fig. 20 Proportion du nombre de tiges d'espèces de stratégies *r*, intermédiaire et *K* en fonction des placettes

DISCUSSION

Méthodologie

Choix des placettes

Le nombre des placettes d'étude est relativement faible (10 quadrats de 400 m² chacun) pour une étude sur la structure et la composition de la forêt tropicale. De plus, notre évaluation de l'aire minimale a montré qu'une taille idéale de placette était de 30 m par 30 m et qu'une dimension de 20 m par 20 m était seulement suffisante. Néanmoins, cette expérience a été seulement réalisée sur deux placettes OPU1 et MOU1. Or, MOU1 a un statut particulier car elle se situe sur une crête, alors que MOU2 et MOU3 sont sur des pentes plus ombragées. De plus, MOU1 se situe entre la vallée d'Opunohu et la vallée de Vaiana, probablement plus humide car exposée aux vents dominants du sud-est. MOU1 pourrait être une zone d'écotone, c'est-à-dire, une zone de jonction entre deux communautés (Clements, 1905 cité dans McArthur & Sanderson, 1999). Or, les écotones sont toujours plus riches en espèces car ils contiennent plusieurs espèces de chaque habitat voisin (Simberloff & Gotelli, 1984).

Dans les forêts tropicales des îles du Pacifique constituées de mosaïques d'habitats, Mueller-Dombois et *al.* (2008) recommandent une taille de placette de 400 m² car au-delà, on risque d'échantillonner un autre habitat. Sur OPU1, par exemple, nous n'observons pas vraiment de plateau, la courbe ne cesse de croître. Cela peut justement s'expliquer par la mosaïque de micro-habitats représentée sur les îles (Keppel et *al.*, 2011). Par ailleurs, les invasions peuvent fausser les résultats de l'expérience, les placettes OPU1 et MOU1 étant peu envahies.

Des placettes auraient pu être installées à plus haute altitude sur la montagne de Mouaputa, deuxième sommet de Moorea culminant à 830 m et accessible à pied après plus de trois heures de marche. On y retrouve, en effet, des « forêts de nuage » (série ombrophile de Florence, 1993), mais le suivi aurait été extrêmement compliqué puisque le relief y est très escarpé et n'aurait pas permis le positionnement de placettes de 20 m par 20 m (Meyer, comm. pers. 2018). Ainsi, sur l'île de Moorea, du fait de la topographie (pentes fortes, relief très escarpé, présence de micro-habitats), nous ne pouvions pas installer davantage de placettes de plus grande taille qui nécessitent, par ailleurs, du temps et des moyens humains et financiers. La Polynésie française ne possède pas de service en charge de la gestion des espaces naturels comme en métropole avec son réseau de Parcs Régionaux et Nationaux, Conservatoires botaniques, Conservatoire du littoral, et la présence de l'ONF.

Suivi et mesures

Le suivi de la dynamique forestière sur le long terme (12 ans) dans les placettes d'étude engendre plusieurs problèmes. Leur délimitation peut légèrement varier d'une année de relevé à l'autre puisque, malgré le fait qu'il soit assez aisé de retrouver les piquets aux quatre coins de la placette, l'installation du fil entre deux piquets peut causer des différences de mesures notables, selon que l'on considère qu'une tige touche ou pas le fil et est donc incluse ou non dans la placette (**Annexe 4 (A)**). Un biais dans les mesures est à prévoir du fait de l'opérateur qui change tous les quatre ans. Les erreurs d'identification peuvent également représenter un réel problème pour des personnes peu expérimentées, en raison de problème de détectabilité des espèces et de leur méconnaissance (Gosselin et *al.*, 2004). Les forêts tropicales de l'île de Moorea présentent une physionomie parfois complexe. La hauteur des canopées, la présence de plusieurs strates ainsi que les nombreuses lianes

et épiphytes engendrent une mauvaise visibilité et peuvent causer une mauvaise identification de certains grands arbres (**Annexe 4 (B), (C) et (D)**).

Nous n'avons considéré, dans cette étude, que les espèces ligneuses mesurées à une hauteur égale ou supérieur à 1,30 m. Or, la strate herbacée qui se situe en-dessous de 1,30 m est très importante à prendre en compte puisqu'elle représente une phase importante de la succession végétale, à savoir la régénération des espèces. En 2006, près de 35 espèces végétales ont été inventoriées sur MOU1 (Chevillotte *et al.*, 2014) incluant seulement 14 espèces ligneuses mesurées. En 2018, sur cette même placette, nous avons mesuré 12 espèces ligneuses alors que le relevé botanique complet indique la présence de 31 espèces herbacées, lianescentes ou épiphytes (Meyer, comm. pers. 2018).

Toutes les tiges ont été mesurées quel que soit leur diamètre, néanmoins, dans un souci d'homogénéisation des résultats et pour se conformer aux années précédentes, les tiges d'un diamètre inférieur à 1 cm n'ont pas été prises en compte. Cependant, cela peut sous-estimer l'invasion par le petit arbre *Miconia calvescens*, comprenant souvent de nombreuses tiges parfois très fines. Plusieurs difficultés liées à la topographie du terrain et à l'architecture des espèces nous ont contraints à prendre des décisions sur la façon de prendre les mesures (**Annexe 1**). La hauteur des arbres n'a pas été mesurée du fait de la mauvaise visibilité de la canopée et de la structure en multiples strates.

Si le nombre d'individus de toutes les espèces ligneuses a été relevé dans chaque placette et pour chaque individu, son nombre de tiges, nous avons centré notre analyse sur le nombre de tiges car le nombre d'individus n'avait pas été répertorié lors de tous les relevés précédents. Alors que dans les peuplements forestiers en Europe, souvent entretenus par l'Homme, l'étude du nombre d'individus semble plus judicieuse, dans un contexte de forêt naturelle tropicale, le nombre de tiges est plus pertinent. En effet, dans nos parcelles, plusieurs espèces font des rejets en cas de perturbations, c'est le cas notamment des arbres indigènes *Hibiscus tiliaceus* qui peut faire plus de dix tiges d'un DBH supérieur à 1 cm, ou de *Crossostylis biflora*.

Enfin, nous avons appris au cours de notre travail de terrain qu'une association, « Moorea Biodiversité », entreprenait depuis quelques années des opérations de lutte manuelle (coupe des troncs et tiges et arrachage des plantules) contre *M. calvescens* dans la vallée d'Opunohu pouvant engendrer des résultats faussés notamment sur OPU2 où des tiges récemment coupées ont été observées en bordure de la placette.

Traitement des données

Pour faciliter l'analyse des données, nous avons regroupé les espèces endémiques et indigènes d'une part, et les espèces introduites et invasives d'autre part. Or, les espèces indigènes présentent une vaste répartition géographique, elles ont colonisé de manière autonome les îles, et sont donc souvent des espèces colonisatrices (Carlquist, 1966), ce qui n'est pas le cas des espèces endémiques souvent spécifiques à un type d'habitat et très localisées. Nous avons également dû prendre en compte les différentes échelles d'étude (sites et placettes) lors de l'analyse des données. Les placettes ont été regroupées par site d'étude, ce qui est confirmé par le diagramme des individus de l'ACP (**Fig. 17 (B)**). Néanmoins, chacune des placettes a ses particularités comme OPU4, VAI2 et MOU1 au sein de leur site respectif.

La surface terrière a été calculée, or, cette valeur n'est pas toujours suffisamment informative, l'espèce indigène *Neonauclea forsteri*, par exemple, compte très peu d'individus sur les

placettes mais avec un diamètre conséquent, sa surface terrière sera donc très importante, tandis que pour le petit arbre *M. calvescens* qui fait de nombreuses petites tiges, sa surface terrière sera faible. Malgré cela, la surface terrière reste pertinente car il s'agit d'une valeur quantitative et objective et associée avec le nombre de tiges, fournissent des résultats informatifs.

Plusieurs indices de diversité ont également été évalués mais les résultats des indices de Shannon-Weaver ont finalement été les seuls à être analysés de façon approfondie car nous avons remarqué que des indices différents pouvaient donner des résultats contradictoires. L'utilisation de ces indices est critiquable car on se limite à un seul nombre qui donne une importance plus ou moins grande à la richesse spécifique et aux espèces rares ou dominantes (Gosselin et al., 2004).

Pour l'analyse de la diversité fonctionnelle, seulement cinq traits fonctionnels, souvent estimés, ont été sélectionnés et le barème ainsi que les catégories ont été arbitrairement réalisés. Par exemple, d'après notre barème, *M. calvescens* apparaît comme étant une espèce de stratégie *r*, cependant, elle ne présente pas toutes les caractéristiques d'une espèce pionnière héliophile, mais se comporte plutôt en espèce semi-sciaphile (Meyer comm. pers. 2018). D'autres traits fonctionnels, comme le mode de reproduction (hermaphrodite, monoïque ou dioïque) n'a pas été pris en compte. La bibliographie relative à la flore de Moorea et des îles de la Polynésie française en général est, en effet, très restreinte, avec une Flore ne couvrant que certaines familles botaniques (Florence, 1997 ; Florence, 2004). Certaines espèces indigènes à large répartition sont assez bien documentées comme *Barringtonia asiatica* mais pour les espèces endémiques, comme *Ixora moorensis*, il manque cruellement de données. Par ailleurs, certaines espèces posent problème comme l'arbre d'introduction polynésienne *Artocarpus atilis* qui n'est pas vraiment naturalisée car se développe seulement par rejets.

Vulnérabilité aux invasions

La richesse spécifique ne semble pas corrélée à l'altitude puisque les placettes les plus riches en espèces sont OPU1 (250 m), avec 13 espèces, et VAI2 (320 m) avec 14 espèces. La placette OPU1 compte de nombreux grands arbres indigènes tels que *Hibiscus tiliaceus* et *Neonauclea forsteri* mais aussi une assez grande diversité d'espèces introduites et invasives : 5 espèces soit 38% de son nombre total d'espèces. VAI2 présente également de grands arbres indigènes mais elle a surtout la particularité de détenir une population importante de l'espèce endémique *Hernandia ovigera*. Cela montre toute la complexité de la distribution en tâches de ces espèces grégaires et barochores. Une corrélation entre la richesse spécifique et l'altitude a été observée sur le site VAI, sauf pour VAI4 pour des raisons non expliquées.

Le nombre total d'espèces diminue au cours du temps expliqué par la diminution du nombre total d'espèces endémiques et indigènes, d'autre part, l'augmentation du nombre total d'espèces introduites et invasives augmente. Sur OPU, le nombre total d'espèces baisse progressivement au fil des années, le nombre d'espèces endémiques et indigènes et le nombre d'espèces introduites et invasives diminuant. Sur MOU, en revanche, la diminution du nombre total d'espèces s'explique par une baisse brutale du nombre d'espèces endémiques et indigènes en 2018, mais le nombre d'espèces introduites et invasives, quant à lui, augmente. En effet, l'étude des indices de diversité nous montre que la diversité de la flore endémique et indigène et la diversité de la flore introduite et invasive sont corrélées négativement. Cependant, le calcul de ces indices fait aussi apparaître que MOU3 appartient aux placettes les moins diversifiées, en effet, la forte abondance d'une espèce invasive comme *M. calvescens* diminue fortement la valeur de l'indice or, une faible valeur est supposée montrer que le nombre d'espèces est faible et que quelques espèces dominent, pourtant, ici, la

richesse spécifique est conséquente. Cela montre toute la fragilité des indices et la difficulté de leur interprétation qui peut parfois mener à une mauvaise compréhension.

Les tiges des espèces introduites et invasives sont majoritaires, en termes de proportion et de nombre de tiges, sur MOU (76%) et VAI (84%), et sont également importantes en proportion sur OPU (49%) du fait de l'invasion par *M. calvescens* qui représente 68% du nombre total de tiges du site MOU et 67% de celui du site VAI. Sur MOU, plus l'altitude augmente, moins le nombre de tiges d'espèces endémiques et indigènes est élevé et plus les tiges de *M. calvescens* sont nombreuses jusqu'à atteindre une densité maximale de 1,38 tiges/m² sur MOU3. Le nombre total de tiges augmente au cours du temps du fait de l'augmentation du nombre de tiges d'espèces introduites et invasives, notamment celle du nombre de tiges de *M. calvescens* entre 2010 et 2018 qui est significative sur VAI. Cette espèce invasive obtient des taux d'accroissement maximaux sur les placettes de haute altitude MOU1 (87%), MOU2 (141%) et MOU3 (104%).

Le grand arbre introduit *Spathodea campanulata* domine largement l'ensemble de la zone d'étude en termes de surface terrière, surtout le site VAI où il représente 59% de la surface terrière totale. Ainsi, malgré la forte abondance des tiges de *M. calvescens*, *S. campanulata* impacte davantage les placettes par son fort recouvrement. Cependant, sa canopée est ouverte et peu dense avec de petites feuilles de 35 cm de long composées de 3 à 19 folioles dont la taille est comprise entre 7 et 13 cm de long et 4 à 7 cm de large (Wagner et al., 1990) alors que la canopée formée par *M. calvescens* est plus dense et fermée en raison de la taille de ses feuilles, atteignant jusqu'à 1 m de long (Meyer & Florence, 1996), et donc plus impactante pour les espèces indigènes et endémiques du sous-bois.

Les tiges d'espèces de stratégie *r* sont globalement plus abondantes en proportion, en effet, cela est propre à leur stratégie de « productivité » tandis que les espèces *K* se focalisent sur l'« efficacité » (Pianka, 1970). En revanche, en cas de perturbation naturelle, comme un chablis, une plus forte dominance des espèces *r*, en termes de nombre d'espèces et de nombre de tiges, a notamment été observée sur VAI1 et OPU4 où les chablis sont récents. Cela vient confirmer l'hypothèse qu'une forêt perturbée compte davantage d'espèces dites pionnières. D'autre part, il est important de rappeler que les espèces *r* peuvent être indigènes mais aussi introduites et invasives. Il serait donc pertinent d'étudier la part d'espèces invasives dans ces espèces pionnières afin de vérifier si les ouvertures de la canopée permises par les chablis favoriseraient plutôt la régénération des espèces pionnières invasives. Laitame (2010) a notamment montré qu'en forêt tropicale mésophile de basse altitude à Tahiti, après un cyclone, *S. campanulata*, par sa plus grande sensibilité aux vents violents, provoquaient souvent des chablis qui entraînaient une destruction partielle du sous-bois et favorisaient sa propre régénération d'où le risque de l'accélération de l'invasion de cette espèce si la fréquence et l'intensité des cyclones s'amplifient.

Les espèces envahissantes ont deux comportements de dominance : soit, une dominance par exclusion grâce à une grande compétitivité (fortes interactions avec les espèces natives), elles sont alors dites *drivers*, soit, une dominance par une meilleure résistance aux stress environnementaux (sans interactions avec les espèces natives), elles sont alors dites *passengers* (MacDougall & Turkington, 2005). *M. calvescens* semble être un *driver* car capable d'envahir une forêt avec ou sans perturbation naturelle (Meyer, 1994 cf pages 100-102), alors que *S. campanulata* pourrait être un *passenger*.

Stabilité dans le temps

La relative stabilité du nombre total d'espèces ligneuses a pu être notée dans le temps (12 ans) notamment sur le site VAI. Également, malgré une augmentation du nombre total de tiges au fil des années, la surface terrière totale reste constante sur l'ensemble de la zone d'étude. En effet, les petites tiges, même si elles augmentent en nombre, sont négligeables en termes de recouvrement. Or, cette invariabilité de la surface terrière traduit la stabilité de la dynamique des écosystèmes forestiers étudiés.

Par ailleurs, les forêts tropicales de l'île de Moorea et de Polynésie française en général sont sujettes à peu de perturbations naturelles. La fréquence des cyclones de faible, moyenne et forte intensité est, en moyenne, une fois tous les 3,7 ans avec un événement majeur tous les 10 ans (Laurent *et al.*, 2004).

Dans les forêts tropicales de Guyane française, par exemple, le taux de surface perturbée par un chablis par unité de temps varie de 1 à 2 % par an suivant les sites (Riéra, 1995), ce qui est également faible.

Résilience aux invasions et aux perturbations

En 2018 et sur l'ensemble des sites et des placettes d'étude, le nombre d'espèces endémiques et indigènes est supérieur au nombre d'espèces introduites et invasives en 2018. Les placettes de plus haute altitude ont des plus grandes proportions d'espèces indigènes et endémiques (76% pour MOU), elles comptent donc moins d'espèces introduites et invasives. En effet, selon l'étude des indices de diversité, une forte diversité de la flore endémique et indigènes entraîne la faible diversité de la flore introduite et invasive et réciproquement. Ainsi, ces placettes d'altitude seraient plus résilientes aux invasions.

Sur le site OPU, on compte moins de tiges de *M. calvescens* que sur les autres sites (34% du nombre total de tiges). Cette espèce invasive a donc peu impact sur les gros arbres indigènes notamment *Hibiscus tiliaceus* et *Neonauclea forsteri*. Elle aurait davantage d'effet sur les plantules à la vue de l'étude réalisée sur *Myrsine longifolia* (Meyer *et al.*, 2007). Nous avons, par ailleurs, démontré la significativité de l'augmentation du nombre de tiges d'espèces endémiques et indigènes sur MOU au cours du temps, ce qui supposerait une résilience de la flore endémique et indigène aux invasions. En revanche, lorsque l'analyse des variances (en excluant les données de 2014, probablement dues à une erreur de délimitation de la placette) a été réalisée, cette évolution n'était alors plus significative. Ce résultat serait donc faussé du fait d'un problème de mesure survenu en 2014 comme une erreur de délimitation de placette. Par ailleurs, malgré l'augmentation du nombre total de tiges d'espèces introduites et invasives, le nombre total de tiges d'espèces endémiques et indigènes ne varie pas au cours du temps, ce qui nous amène encore à supposer une résilience aux invasions.

Sur MOU1, en contexte de vieux chablis, la proportion ainsi que le nombre de tiges d'espèces pionnières de stratégie *r*, est moins importante que sur les autres placettes en situation de chablis récent. Par ailleurs, la proportion du nombre de tiges d'espèces *K* y est relativement élevée (33%). Cela vient alimenter l'hypothèse d'une résilience des milieux aux perturbations naturelles et notamment les chablis.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Au cours de cette étude, nous devons déterminer si une plus grande richesse ou abondance des espèces indigènes et endémiques contribuait à une meilleure résilience des forêts tropicales humides de Moorea face aux invasions végétales, ce qui constituait notre première hypothèse. Nous voulions également étudier le rôle de la topographie, du climat et des perturbations naturelles dans la composition et la structure de ces écosystèmes forestiers insulaires, ce qui a fait l'objet de nos deux autres hypothèses. Notre troisième hypothèse portait, tout particulièrement, sur l'importance de la diversité fonctionnelle face aux perturbations. Les changements dans la dynamique des forêts de l'île de Moorea ont donc été étudiés en relation avec leur degré d'invasion et de perturbations sur 12 ans (2006-2018) en comparant différentes placettes pour identifier et comprendre les causes principales des évolutions observées dans le temps.

Les placettes du site MOU, situées à plus haute altitude, comptent une plus grande proportion d'espèces endémiques et indigènes. L'analyse des indices de Shannon-Weaver a révélé qu'une forte diversité de la flore endémique et indigène coïncidait avec la faible diversité de la flore introduite et invasive. Une corrélation négative entre le nombre de tiges d'espèces endémiques et indigènes et le nombre de tiges d'espèces introduites et invasives y a également été montrée. Cependant, ces mêmes placettes sont sujettes à une diminution dans le temps du nombre des espèces endémiques et indigènes et un développement d'espèces introduites et invasives notamment *M. calvescens* dont le nombre de tiges progresse rapidement. Nous avons, par ailleurs, démontré que le nombre de tiges d'espèces endémiques et indigènes augmentait significativement au cours du temps sur MOU. Ainsi, du fait de leur faible nombre d'espèces introduites et invasives et de leur augmentation en tiges endémiques et indigènes, ces placettes semblent relativement résilientes aux invasions.

De plus, la placette OPU1, qui compte de gros arbres indigènes et donc de nombreuses tiges endémiques et indigènes, est peu affectée par *M. calvescens* dont on peut émettre l'hypothèse qu'il n'impacte pas ces « morts-vivants » mais plutôt leur régénération, c'est-à-dire le recrutement en plantules comme cela a été démontré pour le petit arbre endémique *Myrsine longifolia* à Tahiti (Meyer et al., 2007).

La richesse spécifique totale ne semble pas corrélée à l'altitude puisque les plus hautes placettes (MOU) ne sont pas plus riches en espèces que les placettes plus basses. En revanche, sur le site VAI, une corrélation entre la richesse spécifique et l'altitude a été observée. Finalement, il serait judicieux d'augmenter l'étendu du gradient altitudinal de la prospection afin de vérifier cette hypothèse.

La constance de la surface terrière totale dans le temps indique une stabilité de la dynamique des écosystèmes forestiers étudiés. Cette stabilité peut être bouleversée par des perturbations naturelles qui viennent provoquer une ouverture du milieu (chablis, cyclones dont le dernier date de 2010 à Moorea, Fraisse, 2010). Nous avons pu confirmer la prépondérance des espèces pionnières, qui peuvent être indigènes ou introduites, dans les forêts perturbées par des chablis sur VAI1 et OPU4. La résilience des forêts aux chablis implique une fermeture rapide du milieu et donc une diminution des espèces pionnière, ce que nous avons démontré sur MOU1. En revanche, cette hypothèse n'a pas pu être testée sur les cyclones du fait de leur faible fréquence sur l'île de Moorea.

La dynamique des forêts tropicales étudiées dans les trois sites de Moorea est relativement stable dans le temps en termes d'évolution de la surface terrière, mais avec une légère baisse de la richesse spécifique et une forte augmentation du nombre total de tiges (**Tab. 3**). Cependant, la proportion des espèces endémiques et indigènes est plus forte à altitude élevée (MOU) et celle des espèces introduites et invasives est plus importante à basse altitude (OPU). Nous avons, par ailleurs, observé une augmentation du nombre total de tiges qui n'a pas une incidence notable sur la surface terrière puisque celle-ci demeure stable au cours du temps. L'étude du nombre de tiges est cependant intéressante dans le cas du suivi de l'invasion par *M. calvescens* puisque nous avons noté davantage de tiges de cette espèce invasive à haute altitude (MOU). Enfin, les sites présentant des perturbations (chablis) comptaient davantage de tiges d'espèces pionnières notamment l'espèce invasive à fort recouvrement basal *S. campanulata*.

Tab. 3 Tableau récapitulatif des résultats obtenus sur l'ensemble des placettes entre 2006 et 2018

Nombre espèces	Total	-
	Endémiques et indigènes	-
	Introduites et invasives	+
Nombre tiges	Total	+
	Endémiques et indigènes	0
	Introduites et invasives	+
Surface terrière	Total	0
	Endémiques et indigènes	0
	Introduites et invasives	0

Dans le cadre de notre étude, plusieurs perspectives sont envisageables. Tout d'abord, l'expérience sur le long terme doit être poursuivie afin d'analyser les effets d'éventuelles nouvelles perturbations à venir sur les diversités spécifique et fonctionnelle des forêts tropicales de l'île de Moorea, seule site en Polynésie française où la dynamique forestière est étudiée depuis une douzaine d'années. En outre, il serait pertinent de réaliser une étude complémentaire sur la régénération, c'est-à-dire le recrutement des plantules (comme étudié par Jordan, 2014), afin d'estimer le réel impact des invasions végétales, notamment par *M. calvescens*, sur les espèces ligneuses endémiques et indigènes.

Nos résultats montrent également que les campagnes de lutte contre *M. calvescens* effectuées par l'association « Moorea Biodiversité » sur l'île ne doivent pas être réalisées dans la basse-vallée d'Opunohu, où la dynamique des invasions est stable dans le temps, mais plutôt sur les sites à plus haute altitude comme la crête de Mouaroa ou dans la vallée de Vaianae, si l'on veut ralentir l'invasion là où elle est la plus rapide.

Enfin, l'étude et le suivi de la dynamique d'écosystèmes forestiers face aux invasions biologiques implique la considération de différents indicateurs dont nous avons pu tester la pertinence sur les sites de Moorea. Les différents indices de diversité sont difficilement interprétables même si l'indice de Shannon-Weaver donne des résultats intéressants sur les relations entre les espèces indigènes et endémiques et les espèces introduites et invasives. L'étude des traits fonctionnels des espèces dans le cas des perturbations naturelles a également été instructive et mériterait la prise en considération d'autres caractères afin d'être approfondie et en fonction du statut biogéographique des espèces. Par ailleurs, l'association des mesures du nombre de tiges et de la surface terrière donne deux informations utiles et complémentaires sur la structure et la composition des forêts naturelles.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barbé, M., Fenton, N. J., Lavergne, C., Le Péchon, T., Baider, C. & Gigord, L. D. B. (2015). Changes in Lowland Dry-forest Native and Alien Plant Communities on Réunion Island (Indian Ocean) over 16 years. *Botany* 93(12): 843-857.
- Brokaw, N. V. L. (1985). Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecological Society of America – Ecology* 66(3): 682-687.
- Brousse, R. (1993). La Géologie des Îles Hautes. In : *Atlas de la Polynésie française*. Dupon, J.-F. et al. (coord.) planche 28. Editions de l'Orstom. Paris, France.
- Brown, F. B. H. (1935). Flora of Southeastern Polynesia – III. Dicotyledons. Bernice P. Bishop Museum, Bulletin 130. Honolulu, Etats-Unis.
- Carlquist, S. (1966). The Biota of Long-Distance Dispersal. IV. Genetic Systems in the Floras of Oceanic Islands. *Evolution* 20(4): 433-455.
- Chevillotte, H., Meyer, J.-Y., Mellado-Forichon, T., Florence, J., Emmanuelli, E., Habert, E., Galzin, R. & Ferraris, J. (2014). Evaluation et Suivi de la Biodiversité dans l'île de Moorea, Polynésie française : Approche Méthodologique appliquée aux Ecosystèmes Terrestres et Marins. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 69(3-4) : 267-284.
- D'Antonio, C. M., Dudley, T. L. (1995). Biological Invasions as Agents of Change on Islands Versus Mainlands. In: *Islands*, édité par Vitousek, P. M., Loope, L. L., Adersen, H. *Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* 115: 103-121.
- Daehler, C. C. (2003). Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34(1): 183-211.
- Daget, P., Godron, M. (1979). Vocabulaire d'Ecologie. Editions Hachette. Paris, France.
- Delnatte, C., Meyer, J.-Y. (2012). Plant Introduction, Naturalization, and Invasion in French Guiana (South America). *Biological Invasions* 14(5): 915-927.
- Dupon, J.-F., Sodter, F. (1993). Les Îles de la Société. In : *Atlas de la Polynésie française*. Dupon, J.-F. et al. (coord.) planche 5. Editions de l'Orstom. Paris, France.
- Elmqvist, T., Rainey, W. E., Pierson, E. D., Cox, P. A. (1994). Effects of Tropical Cyclones Ofa and Val on the Structure of a Samoan Lowland Rain Forest. *Biotropica* 26(4): 384-391.
- Elton, C. S. (1958). The Ecology of Invasions by Animals and Plants. University of Chicago Press. Chicago, Etats-Unis.
- Fine, P. V. A. (2002). The Invasibility of Tropical Forests by Exotic Plants. *Journal of Tropical Ecology* 18(5): 687-705.
- Florence, J. (1993). La Végétation de quelques Îles de Polynésie française. In : *Atlas de la Polynésie française*. Dupon, J.-F. et al. (coord.) planche 54. Editions de l'Orstom. Paris, France.
- Florence, J. (1997). Flore de la Polynésie française : Volume 1. Editions de l'Orstom. Paris, France.
- Florence, J. (2004). Flore de la Polynésie française : Volume 2. IRD Editions. Paris, France.

- Fraisse, J. (2010). Analyse de la Biodiversité des Forêts Tropicales de Moyenne Altitude sur l'île de Moorea (Polynésie Française) : du Paysage aux Communautés. Rapport de stage de Master 2, Université de Perpignan Via Domitia. Perpignan, France.
- Gosselin, M., Fady, B., Lefevre, F. (2004). Chapitre 3 – Analyser les Variations de Biodiversité : Outils et Méthodes. In : *Biodiversité et Gestion Forestière – Connaître pour préserver*. Gosselin, M., Laroussinie, O. (coord.) p. 22. Editions Cemagref. Paris, France.
- Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J. S., Bridgewater, P., Cramer, V. A., Epstein, P. R., Ewel, J. J., Klink, C. A., Lugo, A. E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D. M., Sanderson, E. W., Valladares, F., Vilà, M., Zamora, R. & Zobel, M. (2006). Novel Ecosystems: Theoretical and Management Aspects of the New Ecological World Order. *Global Ecology and Biogeography* 15(1): 1-7.
- Hulme, P.E., Pauchard, A., Pyšek, P., Vila ` , M., Alba, C., Blackburn, T.M., Bullock, J.M., Chytrý, M., Dawson, W., Dunn, A.M., Essl, F., Genovesi, P., Maskell, L.C., Meyerson, L.A., Nuñez, M.A., Pergl, J., Pescott, O.L., Pockock, M.J.O., Richardson, D.M., Roy, H.E., Smart, S.M., Štajerová, K., Stohlgren, T., van Kleunen, M., and Winter, M. (2015). Challenging the View that Invasive Non-native Plants are not a Significant Threat to the Floristic Diversity of Great Britain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112(23): E2988–E2989.
- Jamet, R. (2000). Les Sols de Moorea et des Îles Sous-le-Vent : Archipel de la Société : Polynésie française. IRD, (113), 35 p. (Notice Explicative; 113). Paris, France.
- Jordan, M. (2014). Vulnerability and Resilience of Forest Ecosystems to Plant Invasions in the Islands of Tahiti and Moorea (Society Archipelago, French Polynesia). Rapport de stage de Master 2, University of Aegan & Université de Montpellier 2. Montpellier, France.
- Keppel, G., Tuiwawa, M. V., Naikatini, A., Rounds, I. A. (2011). Microhabitat Specialization of Tropical Rain-forest Canopy Trees in the Sovi Basin, Viti Levu, Fiji Islands. *Journal of Tropical Ecology* 27: 491-501.
- Laitame, T. (2010). Impacts du Cyclone Oli sur la Composition, la Structure et la Dynamique d'une Forêt Tropicale à Tahiti (Polynésie française). Rapport de stage de Master 1, Université de Bordeaux 1, UFR des Sciences Biologiques. Bordeaux, France.
- Laurent, V., Maamaatuaiahutapu, K., Maiiau, J., Varney, P. (2004). Atlas climatologique de la Polynésie française. Météo-France – Direction Interrégionale de Polynésie française. Faa'a, Polynésie française.
- Leigh, E. G. J. (1999). Tropical Forest Ecology: a View from Barro Colorado Island. Oxford University Press. New York, Etats-Unis.
- Levine, J. M., Adler, P. B., Yelenik, S. G. (2004). A Meta-analysis of Biotic Resistance to Exotic Plant Invasions. *Ecology Letters* 7(10): 975-989.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., Hartshorn, G. S. (1985). Mortality Patterns and Stand Turnover Rates in a Wet Tropical Forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73(3): 915-924.
- MacDougall, A. S., Turkington, R. (2005). Are Invasive Species the Drivers or Passengers of Change in Degraded Ecosystems. *Ecology* 86(1): 42-55.
- McArthur, E. D., Sanderson, S. C. (1999). Ecotones: Introduction, Scale, and Big Sagebrush Example. In: McArthur, E. D., Osteler, W. K., Wambolt, C. L. (eds). *Proceedings: Shrubland*

- Ecotones*, 3-8 Proceedings RMRS-P-11, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, Etats-Unis.
- McKinney, M. L., Lockwood, J. L. (1999). Biotic Homogenization: a Few Winners Replacing Many Losers in the next Mass Extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14(11): 450-453.
- Mealor, B. A., Hild, A. L. (2007). Post-Invasion Evolution of Native Plant Populations: a Test of Biological Resilience. *Oikos* 116(9): 1493-1500.
- Menges, E. S. (1990). Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology* 4(1): 52-62.
- Meyer, J.-Y. (1994). Mécanisme d'Invasion de *Miconia calvescens* DC. En Polynésie française. Thèse de doctorat, Université Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Meyer, J.-Y., Florence, F. (1996). Tahiti's Native Flora Endangered by the Invasion of *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae). *Journal of Biogeography* 23: 775-781.
- Meyer, J.-Y., Duploux, A., Taputuarai, R. (2007). Dynamique des Populations de l'Arbre Endémique *Myrsine longifolia* (Myrsinacées) dans les Forêts de Tahiti (Polynésie française) Envahies par *Miconia calvescens* (Mélastomatacées) après Introduction d'un Champignon Pathogène de Lutte Biologique : Premières Investigations. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 62(1): 17-33.
- Meyer, J.-Y. (2010a). The Miconia Saga: 20 Years of Study and Control in French Polynesia (1988-2008). In: *Proceedings of the International Miconia Conference*. Loope, L. L., Meyer, J.-Y., Hardesty, D. B., Smith, C. W. (eds). Keanae, Maui, Hawaii, Mai 4-7, 2009, Maui Invasive Species Committee and Pacific Cooperative Studies Unit, University of Hawaii. Manoa, Hawaii, Etats-Unis.
- Meyer, J.-Y. (2010b). Montane Cloud Forests on Remote Islands of Oceania: the example of French Polynesia (South Pacific Ocean). In: *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Hamilton, L. S. (eds). Cambridge University Press. Cambridge, Royaume-Uni.
- Meyer, J.-Y., Pouteau, R., Taputuarai, R., Fourdrigniez, M., Spotswood, E. (2011). Note Technique : Eléments Remarquables de la Végétation, la Flore et la Faune du domaine d'Opunohu (Mo'orea). Délégation à la Recherche, Papeete, Tahiti, Polynésie française.
- Meyer, J.-Y. (2014). Critical Issues and New Challenges for Research and Management of Invasive Plants in the Pacific Islands. *Pacific Conservation Biology* 20(2): 146-164.
- Meyer, J.-Y., Pouteau, R., Taputuarai, R., Fourdrigniez, M. & Spotswood, E. (2015). The Importance of Novel and Hybrid Habitats for Plant Conservation in Islands: a case study on Moorea (South Pacific). *Biodiversity and Conservation* 24(1): 83-101.
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., Gascon, C. (2011). Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. In: *Biodiversity Hotspots*, édité par Zachos, F., Habel, J. Springer. Berlin, Heidelberg. Allemagne.
- Mueller-Dombois, D., Jacobi, J. D., Daehler, C. C. (2008). Vegetation. In: *Biodiversity Assessment of Tropical Island Ecosystems*, édité par Mueller-Dombois, D., Bridges, K. W., Daehler, C. C. p. 22-25. Bishop Museum Press, Hawaii, Etats-Unis.
- Olden, J. D., Poff, N. L., McKinney, M. L. (2006). Forecasting Faunal and Floral Homogenization Associated with Human Population Geography in North America. *Biological Conservation* 127(3): 261-271.

- Paulay, G. (1994). Biodiversity on Oceanic Islands: Its Origin and Extinction. *Integrative and Comparative Biology*, 34(1): 134-144.
- Pianka, E. R. (1970). On *r*- and *K*-Selection. *The American Naturalist* 104(940): 592-597.
- Puig, H. (2001). La Forêt Tropicale Humide. Edition Belin. Paris, France.
- Richards, P. W. (1952). The Tropical Rain Forest: An Ecological Study (Second Edition). Cambridge University Press. Cambridge, Royaume-Uni.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. (2000). Naturalization and Invasion of Alien Plants: Concepts and Definitions. *Diversity Distributions* 6(2): 93-107.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Carlton, J. T. (2011). A Compendium of Essential Concepts and Terminology in Invasion Ecology. In: *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*, rédigé par Richardson, D. M., édité par John Wiley & Sons. Hoboken, Etats-Unis.
- Riéra, B. (1995). Rôle des Perturbations Actuelles et Passées dans la Dynamique et la Mosaïque Forestière. *Revue d'Ecologie* 50(3): 209-222. Paris, France.
- Simberloff, D., Gotelli, N. (1984). Effects of Insularisation on Plant Species Richness in the Prairie-Forest Ecotone. *Biological Conservation* 29: 27-46.
- Swaine, M. D., Lieberman, D., Putz, F. E. (1987). The Dynamics of Tree Populations in Tropical Forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3(4): 359-366.
- Talandier, J. (1993). Le Volcanisme et la Sismicité. In : *Atlas de la Polynésie française*. Dupon, J.-F. et al. (coord.) planche 26. Editions de l'Orstom. Paris, France.
- UICN France, MNHN & DIREN Polynésie française. (2015). La Liste Rouge des Espèces Menacées en France – Chapitre Flore Vasculaire Endémique de Polynésie française. Paris, France.
- Vitousek, P. M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277(5325): 494-499.
- Wagner, L. W., Herlost, D. R., Sohmer, S. H. (1990). Manual of the Flowering Plants of Hawaii, Volume 1. University of Hawaii Press, Bishop Museum Press, Honolulu, Hawaii, Etats-Unis.
- Westman, W. E. (1978). Measuring the Inertia and Resilience of Ecosystems. *BioScience* 28(11): 705-710.

LEXIQUE

Espèce endémique : espèce confinée à une seule surface restreinte, ne s'étendant pas au-delà d'une seule région, d'une île, ou d'un autre domaine bien circonscrit (Polunin, 1967 cité dans Daget & Godron, 1979). Il existe plusieurs niveaux d'endémisme en Polynésie française : insulaire (île de Moorea par exemple), archipelaire (îles de la Société), ou de l'ensemble de la Polynésie française.

Espèce indigène : espèce propre à tel ou tel pays qu'on désigne ; qui croît naturellement, qui y habite naturellement, qui n'y a pas été introduite d'un autre pays (Bulliard, 1800 cité dans Daget & Godron, 1979).

Espèce introduite : espèce dont la présence dans une région donnée est due à l'action de l'Homme qui l'a rendue capable de dépasser les barrières biogéographiques fondamentales [...]. Les espèces introduites peuvent être classées en trois catégories : transitoires (elles survivent uniquement sur une courte période dans l'habitat où elles ont été introduites), **naturalisée** ou **invasive** (Richardson et al., 2011) (voir **invasion biologique**).

Espèce naturalisée : une espèce introduite est considérée comme naturalisée si elle a réussi à surmonter les obstacles environnementaux qui empêchaient les individus de survivre mais aussi les divers obstacles à la reproduction et à la dispersion, elle parvient donc à se reproduire et se disséminer sans l'intervention humaine (Richardson et al., 2000).

Homogénéisation biotique : l'addition, et souvent le remplacement partiel sinon complet, des biotas locaux par des espèces introduites (Richardson et al., 2011).

Invasion biologique : phénomène dont la suite suivante de processus est impliquée : (i) le transport des organismes par l'action de l'Homme dans des zones extérieures à sa répartition naturelle ; (ii) le devenir de ces organismes dans ces nouvelles zones notamment leur capacité à survivre, s'établir, se reproduire, se disperser et proliférer (Richardson et al., 2011).

Néo-écosystème (*novel ecosystem*) : aussi dit 'écosystème émergent', résultat de la présence d'espèces en combinaisons et abondances relatives non produites auparavant dans un biome donné (Hobbs et al., 2006).

Niche écologique : fonction d'une espèce ou d'une population dans le milieu dont elle fait partie. Alors que l'habitat correspond pratiquement à l'adresse d'un groupe d'individus, leur niche précise la profession que ces individus remplissent dans leur résidence (Vibert et Lagler, 1961 cité dans Daget et Godron, 1979).

Résilience : capacité d'un écosystème naturel à restaurer sa structure à la suite d'une perturbation aiguë ou chronique (naturelle ou d'origine humaine) (Westman, 1978).

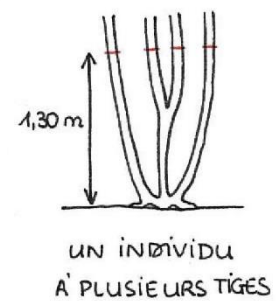
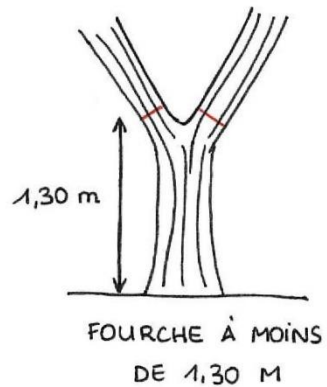
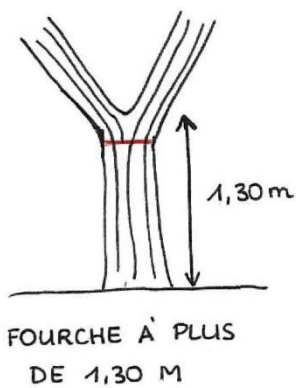
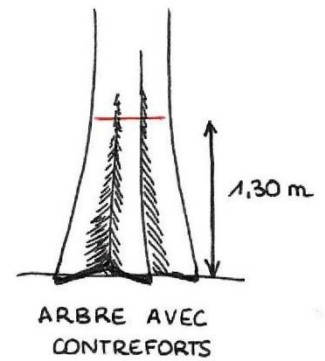
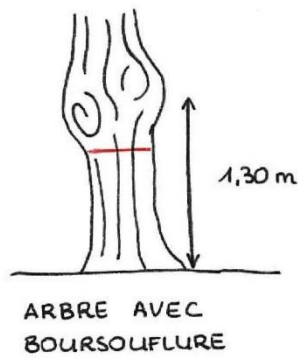
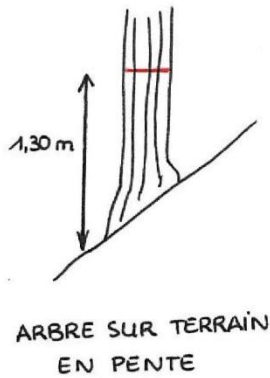
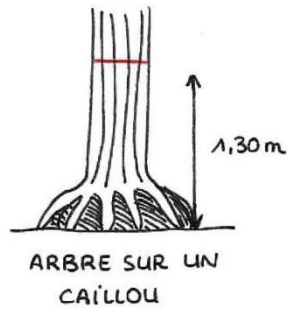
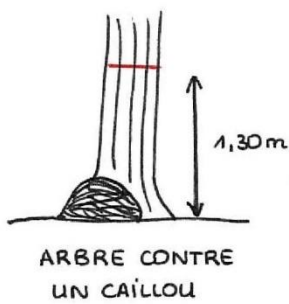
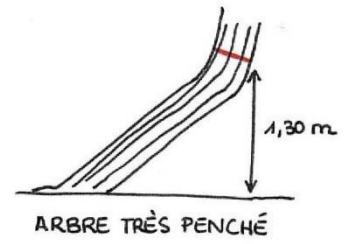
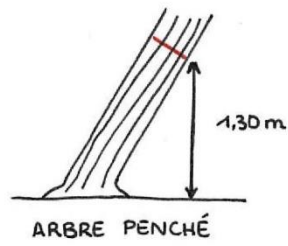
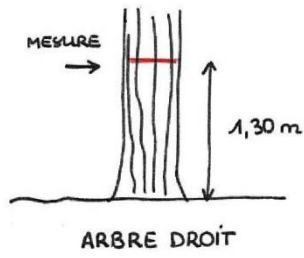
Résistance biotique : résistance des espèces locales à l'installation d'une espèce introduite (Levine et al., 2004).

Surface terrière : pourcentage de la surface du sol qui serait recouvert si l'on projetait verticalement sur le sol les organes aériens des individus de l'espèce (Gounot, 1969 cité dans Daget et Godron, 1979).

TABLE DES ANNEXES

ANNEXE 1 : Difficultés de mesure sur le terrain et distinction entre individus et tiges	1
ANNEXE 2 : Tableau récapitulatif des mesures des surfaces terrières lors des relevés de 2006, 2010, 2014 et 2018.....	2
ANNEXE 3 : Classement des espèces en fonction de leur stratégie <i>r</i> , <i>K</i> et intermédiaire.....	4
ANNEXE 4 : Photographies prises sur le terrain dans les placettes d'étude sur l'île de Moorea	5

ANNEXE 1 : Difficultés de mesure sur le terrain et distinction entre individus et tiges



ANNEXE 3 : Classement des espèces en fonction de leur stratégie *r*, *K* et intermédiaire

Statut	Famille	Espèce	D	F	T	C	L	P	Stratégie
INV	Bignoniacées	<i>Spathodea campanulata</i>	3	3	2	3	2	13	<i>r</i>
INV	Mélastomatacées	<i>Miconia calvescens</i>	2	3	2	3	3	13	<i>r</i>
END	Phyllanthacées	<i>Glochidion manono</i>	2	2	3	3	2	12	<i>r</i>
END	Euphorbiacées	<i>Macaranga attenuata</i>	2	2	3	3	2	12	<i>r</i>
IND	Cyathacées	<i>Cyathea affinis</i>	3	3	2	2	2	12	<i>r</i>
IND	Urticacées	<i>Boehmeria virgata</i>	2	2	3	2	3	12	<i>r</i>
INT	Myrtacées	<i>Psidium guajava</i>	2	2	3	2	2	11	<i>r</i>
IND	Malvacées	<i>Hibiscus tiliaceus</i>	1	2	3	3	2	11	<i>r</i>
INT	Rubiacees	<i>Coffea arabica</i>	2	2	2	2	3	11	<i>r</i>
INT	Rubiacees	<i>Morinda citrifolia</i>	1	2	3	2	3	11	<i>r</i>
IND	Piperacées	<i>Macropiper latifolium</i>	2	3	1	2	3	11	<i>r</i>
INT	Rubiacees	<i>Coffea liberica</i>	2	2	2	2	3	11	<i>r</i>
END	Cunoniacées	<i>Weinmannia parviflora</i>	3	3	2	1	1	10	int
END	Sapindacées	<i>Allophylus rhomboidalis</i>	2	2	2	2	2	10	int
END	Mélastomatacées	<i>Astronidium sp.</i>	3	3	1	1	2	10	int
END	Rubiacees	<i>Cyclophyllum barbatum</i>	2	2	2	2	2	10	int
IND	Apocynacées	<i>Alstonia costata</i>	3	1	2	2	2	10	int
IND	Rubiacees	<i>Tarenna sambucina</i>	2	2	2	2	2	10	int
INT	Euphorbiacées	<i>Aleurites moluccana</i>	1	2	3	2	2	10	int
END	Pittosporacées	<i>Pittosporum taitense</i>	2	2	2	2	2	10	int
END	Flacourtiacées	<i>Xylosma suaveolens</i>	2	2	2	2	2	10	int
IND	Rubiacees	<i>Neonauclea forsteri</i>	3	3	1	1	1	9	int
END	Rubiacees	<i>Ixora moorensis</i>	2	2	1	2	2	9	int
END	Thyméléacées	<i>Wikstroemia coriacea</i>	2	2	1	2	2	9	int
IND	Fabacées	<i>Serianthes myriadenia</i>	1	2	2	2	2	9	int
END	Nyctaginacées	<i>Pisonia tahitensis</i>	2	1	2	2	2	9	int
END	Euphorbiacées	<i>Claoxylon taitense</i>	2	2	1	2	2	9	int
END	Araliacées	<i>Meryta lanceolata</i>	2	1	2	2	2	9	int
IND	Loganiacées	<i>Fagraea berteriana</i>	2	2	2	1	2	9	int
END	Gesneriacées	<i>Cyrtandra sp.</i>	2	1	1	2	3	9	int
END	Apocynacées	<i>Lepinia taitensis</i>	2	1	1	2	3	9	int
IND	Lecythidacées	<i>Barringtonia asiatica</i>	1	1	3	2	1	8	<i>K</i>
INT	Moracées	<i>Artocarpus altilis</i>	1	1	3	2	1	8	<i>K</i>
IND	Rhizophoracées	<i>Crossostylis biflora</i>	2	2	1	1	2	8	<i>K</i>
IND	Myrtacées	<i>Jossinia reinwardtiana</i>	2	1	2	1	2	8	<i>K</i>
END	Hernandiacees	<i>Hernandia cf. ovigera</i>	1	1	2	2	2	8	<i>K</i>
END	Myrsinacées	<i>Myrsine cf. ovalis</i>	2	2	1	1	2	8	<i>K</i>
INT	Myrtacées	<i>Syzygium malaccense</i>	1	1	1	2	2	7	<i>K</i>
INT	Fabacées	<i>Inocarpus fagifer</i>	1	2	1	1	1	6	<i>K</i>

Statut : statut biogéographique :

IND : indigène

END : endémique

INT : introduite

INV : invasion

D : mode de dissémination

F : fertilité

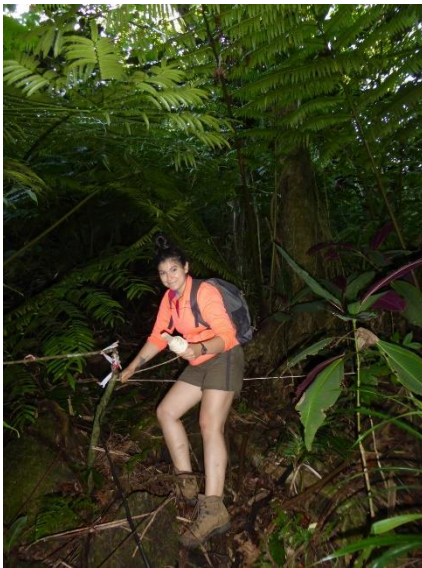
T : tolérance à la lumière

C : croissance

L : longévité

P : nombre de points

ANNEXE 4 : Photographies prises sur le terrain dans les placettes d'étude sur l'île de Moorea



(A)



(B)



(C)



(D)

(A) Délimitation de la placette VAI2 (pente faible, altitude 320 m)

(B) Mesure de diamètre sur la placette MOU1 (pente forte, altitude 420 m)

(C) Tronc de *Neonauclea forsteri* difficile à mesurer du fait des lianes de *Freycinetia impavida*

(D) Vue d'ensemble de la placette OPU4 (pente faible, altitude 300 m)

RÉSUMÉ

Les invasions biologiques représentent un risque majeur pour la biodiversité mondiale notamment dans les écosystèmes insulaires considérés plus vulnérables. Moorea est une île de la Polynésie française dont les forêts tropicales humides sont menacées par des plantes invasives qui modifient progressivement leur structure et leur composition engendrant une homogénéisation biotique. Afin d'évaluer la vulnérabilité de ces forêts aux invasions végétales, nous avons étudié leur dynamique par le suivi de dix placettes de 400 m² situées entre 200 et 500 m d'altitude dans trois sites proches, et sur une période de 12 ans. La richesse spécifique, l'abondance (nombre d'individus et de tiges), le recouvrement (surface terrière) et des indices de diversité ont été calculés pour l'ensemble des espèces ligneuses, et comparé avec les données précédemment acquises. Malgré une flore encore dominée par les espèces endémiques et indigènes, ces forêts sont vulnérables aux invasions avec une augmentation du nombre et de l'abondance d'espèces introduites et invasives, comme le petit arbre *Miconia calvescens*, notamment aux plus hautes altitudes, et *Spathodea campanulata*, grand arbre à fort recouvrement basal. La dynamique forestière est relativement stable et lente en raison de la faible fréquence des perturbations, excepté sur deux placettes où des espèces pionnières de stratégie *r* se sont multipliées dans des chablis anciens ou récents. Les placettes situées en altitude semblent plus résilientes aux invasions car comptent moins d'espèces introduites et invasives mais cet équilibre est susceptible d'évoluer avec le temps. Un suivi sur le long terme sera donc nécessaire pour confirmer les tendances observées.

ABSTRACT

Biological invasions are a major threat to global biodiversity especially in island ecosystems considered as more vulnerable. Moorea is a small island of French Polynesia whose tropical rainforests are threatened by invasive plants which gradually change their structure and their composition leading to biotic homogenization. In order to assess their vulnerability to plant invasions, we studied forests dynamics on ten plots of 400 m² located between 200 and 500 m elevation on three nearby sites, and over a 12 years period. Species richness, abundance (number of individuals and stems), plant cover (basal area) and diversity indices were calculated for every woody species, and compared to previous collected data. Although their flora is still dominated by endemic and native species, these forests are vulnerable to invasions because of the increase of introduced and invasive species number and abundance, such as the small tree *Miconia calvescens*, especially at high elevation, and *Spathodea campanulata*, a large tree with high basal area. Forests dynamics is relatively stable and slow because of the low disturbances frequency, except for two plots where *r*-strategy pioneer species thrived in old and recent treefall gaps. High-elevation plots seem to be more resilient to invasions as they have less introduced and invasive species, but this equilibrium is likely to evolve with time. A long-term monitoring will be necessary to confirm the observed trends.