



*Diagnostic écologique
de l'interface
entre savane à Niaouli
et forêt sèche*

Rapport n° 11/2005



Institut Agronomique néo-Calédonien

*Diagnostic écologique
de l'interface
entre savane à Niaouli
et forêt sèche*

RAPPORT DE STAGE

AURELIE BOCQUET

Montravel, Décembre 2005

Convention programme Forêt sèche / IAC

Les partenaires du Programme Forêt Sèche





DESS « Gestion des Systèmes Agro-Sylvo-Pastoraux en Zones Tropicales »

Promotion n°15

Mémoire de stage

DIAGNOSTIC ECOLOGIQUE DE L'INTERFACE ENTRE SAVANE A NIAOULI, produit de l'activité humaine, ET FORET NATURELLE EN NOUVELLE-CALEDONIE

Par

Aurélie BOCQUET

Année 2004-2005

Maître de stage : Monsieur Jacques TASSIN
CIRAD-Forêt / IAC-Forêt, BP 10 001, 98845 Nouméa

Superviseur : Monsieur Bernard RIERA
CNRS, Laboratoire d'écologie, 91 800 Brunoy

Directeur du DESS : Madame Evelyne GARNIER-ZARLI

Diagnostic écologique de l'interface entre savane à Niaouli, produit de l'activité humaine et forêt naturelle en Nouvelle-Calédonie

Par Aurélie BOCQUET, Mémoire de stage DESS, année 2004-2005

RESUME

En Nouvelle-Calédonie, l'essor de l'élevage extensif de bovins en 1850 a été associé à la colonisation de l'espace mélanésien dans les plaines littorales où se trouvait l'essentiel de la forêt sèche. L'anthropisation menace fortement la survie de cet écosystème unique par sa biodiversité et son fort endémisme. Un programme pour la conservation des forêts sèches en Nouvelle-Calédonie a été mis en place afin de comprendre le fonctionnement de la forêt et envisager des mesures de protection.

L'étude menée au sein de l'unité de recherche Forêt de l'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC) vise à évaluer les caractéristiques biologiques de recolonisation de la forêt sur les savanes à Niaouli. L'identification de groupes fonctionnels de reconquête est destiné à orienter les opérations de restauration écologique.

MOTS-CLES : Forêt sèche – Savane – Interface – Recolonisation - Groupes fonctionnels.

ABSTRACT

In New-Caledonia, the expansion of the extensive cattle breeding in the 1850's settled in the kanak coastal plains where was the main part of the sclerophyll forests. The human pressures threatens seriously the survival of this single ecosystem by its biodiversity and its strong endemism.

A program for the conservation of the sclerophyll forests in New Caledonia was set up in order to understand the functioning of the forest and to consider protection measures.

The study undertaken within the Forest research unit of the New Caledonian Agronomic Institute (IAC) aims at evaluating the biological characteristics of sclerophyll forests recolonization on Niaouli savannas. The identification of reconquest functional groups is intended to direct the operations of ecological restoration.

KEYWORDS : Sclerophyll forest – Savanna – Interface – Recolonization – Functional groups.

DESS « Gestion des Systèmes Agro-Sylvo-Pastoraux en Zones Tropicales

Faculté des Sciences et Technologie

61, Avenue du Général de Gaulle

94010 CRETEIL Cedex

REMERCIEMENTS

Je remercie M. Jacques Tassin pour m'avoir accueillie au sein du programme Forêt de l'Institut Agronomique néo-Calédonien et pour m'avoir encadré durant ce stage.

Merci à M. Bernard Riera pour ses précieux conseils malgré la distance géographique.

Merci à mes sympathiques camarades de terrain Céline Chambrey et Géraldine Derroire pour leur aide lors des relevés de terrain, leurs conseils lors de l'analyse des données et leur bonne humeur communicative.

Merci à Bernadette, Marie-Jo et Ludo pour leur gentillesse et pour leur agréable compagnie lors des repas passés à Montravel.

SOMMAIRE

Remerciements

Sommaire

Table des illustrations

INTRODUCTION	4
I. PRESENTATION DE LA NOUVELLE-CALEDONIE	5
I.1. Le milieu physique	5
I.1.2. Le climat	6
I.1.3. Pédologie	6
I.2. L'occupation des sols	7
II. ETAT DES CONNAISSANCES	7
II. 1. Présentation du milieu naturel	7
II.1.1. Caractéristiques des savanes et des pâturages	7
II.1.2. Caractéristiques de la forêt sclérophylle	7
II.1.3. Les groupements végétaux de forêt sèche	8
II.2. Les causes de la dégradation de la forêt sèche	9
II.2.1. Impact de la faune introduite	9
II.2.2. Défrichage des forêts sèches	10
II.3. Le Programme de Conservation des Forêts Sèches	11
III. PROBLEMATIQUE DE L'ETUDE	12
III.1. Analyse diachronique	12
III.2. Comparaison des sites au niveau structural	12
III.2.1. La structure verticale du peuplement	12
III.2.2. La structure horizontale du peuplement	12
III.2.3. Relevé floristique	13
III.3. Caractérisation des modes de dispersion	13
III.3.1. La zoochorie	13
III.3.2. L'anémochorie	14
III.2.3. La barochorie	14
III.2.4. L'autochorie	14

IV. MATERIEL ET METHODE	15
IV.1. Choix des sites	15
IV.1.1. Pointe Maa	15
IV.1.2. Mont Nondoué (Païta)	16
IV.1.3. Ouen Toro	16
IV.1.4. Tina	17
IV.2. Caractérisation des dynamiques spatio-temporelles	17
IV.2.1. Photo-interprétation	17
IV.2.2. Relevés in situ	17
IV.2.3. Caractérisation biologique des espèces	19
IV.2.4. Saisie et analyse des données	19
V. RESULTATS	21
V.1. Résultats de l'analyse diachronique	21
V.1.1. Pointe Maa	21
V.1.2. Païta	22
V.1.3. Ouen Toro	24
V.1.4. Tina	25
V.2. Comparaison des structures des peuplements	27
V.2.1. Structure verticale	27
V.2.2. Structure horizontale	30
V.3. Traits de vie des espèces de forêt	32
V.3.1. Mode de dispersion des fruits	32
V.3.2. Mode de dispersion des fruits par type de placette	33
V.4. Analyse des relevés floristiques	35
V.4.1. Analyse des relevés floristiques de l'ensemble des cinq sites étudiés	35
V.4.2. Analyse des relevés floristiques de Pointe Maa-site 1	36
V.4.3. Analyse des relevés floristiques de Pointe Maa-site 2	42
V.4.5. Analyse des relevés floristiques de Païta	44
V.4.6. Analyse des relevés floristiques du Ouen Toro	45
V.4.7. Analyse des relevés floristiques de Tina	46
VI. DISCUSSION	47
EXAMEN CRITIQUE ET PERSPECTIVES	50
CONCLUSION	51
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	52
ANNEXES	55

INTRODUCTION

Cette étude a été réalisée dans le cadre de la contribution de l'équipe Forêts du centre de recherche de l'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC) au programme inter-institutionnel Forêt Sèche en Nouvelle-Calédonie. Ce projet a été mis en place pour tenter de sauver les derniers sites de forêt sèche sur la Grande Terre. Cet écosystème unique par sa biodiversité et son fort endémisme est en effet menacé de disparition.

De nombreuses recherches sont entreprises afin de comprendre le fonctionnement de cet écosystème. Toutes les unités de recherche de l'IAC participent à cet objectif, c'est le cas de l'équipe Elevage et Faune Sauvage, Systèmes ruraux et Développement Local et Maraîchage et Horticulture. L'équipe Forêt de l'IAC conduit une action de recherche sur les caractéristiques biologiques de la forêt sèche. Chaque mois, depuis une année, des relevés phénologiques sont réalisés sur quatre sites prioritaires de conservation de la forêt sèche.

L'élevage est la plus ancienne des activités du monde rural non autochtone. Il a été introduit par les européens en 1850 et son essor a été associé à la colonisation de l'espace mélanésien dans les plaines littorales où se trouvait l'essentiel de la forêt sèche. L'anthropisation et les diverses agressions (feu, abrutissement par les animaux domestiques et sauvages,...) menacent fortement la survie de cet écosystème d'autant qu'il est au voisinage des zones pastorales. Les zones pastorales sont des savanes herbeuses où subsiste un ligneux indigène dont la particularité est sa résistance au feu : *Melaleuca quinquenervia*, ou niaouli. Cette myrtacée a tendance à être envahissante dans les milieux ouverts.

Dans le cas où les pressions du pâturage diminuent sur la forêt sèche, celle-ci a la possibilité de se régénérer. Il est alors intéressant d'étudier par quels mécanismes biologiques la forêt recolonise le milieu. On s'intéresse aux zones d'interface entre la savane et la forêt sèche sur des secteurs où la forêt a regagné. Ce phénomène s'illustre sur le terrain par la présence de niaoulis dans la forêt.

Le mémoire comporte six parties. La première partie est une présentation des caractéristiques physiques de la Nouvelle-Calédonie. La seconde partie est consacrée à la présentation du contexte de l'étude. La problématique et les objectifs sont précisés en troisième partie. La méthodologie est détaillée dans la quatrième partie. La partie suivante reprend les résultats obtenus. Enfin, la dernière partie est consacrée à une analyse des résultats et à un examen critique de la méthodologie.

I. PRESENTATION DE LA NOUVELLE-CALEDONIE

I.1. Le milieu physique

I.1.1. Une situation insulaire

Située à proximité du tropique du Capricorne et à environ 1 200 km des côtes australiennes (Fig.1), la Nouvelle-Calédonie se distingue des autres îles et archipels du Pacifique Sud par l'étendue de ses émergées d'une superficie de 19 100 km².

La Nouvelle-Calédonie se compose, outre quelques îlots inhabités, de :

- l'île principale appelée « Grande Terre » qui représente 88% de la surface du Territoire. Elle s'étend sur 400 km de long et de 40 à 70 km de large.
- l'île des Pins située à environ 50 km au sud de la Grande Terre. Elle s'étend sur 17 km du nord au sud et 14 km d'est en ouest.
- les îles Loyautés composées de trois îles principales : Maré (650 km²), Lifou (1 196 km²) et Ouvéa (132 km²) localisées à 100 km à l'est de la Grande Terre.



Figure 1: Carte de la Nouvelle-Calédonie (d'après IGN, 1993)

Sa situation insulaire révèle sa vulnérabilité à tout élément exogène. Les écosystèmes insulaires sont réputés pour leur grande fragilité par rapport aux perturbations de toute nature particulièrement les introductions d'espèces animales et végétales, à l'origine de l'extinction de la majorité des espèces.

La Nouvelle-Calédonie n'a pas échappé à ce fléau. De vastes espaces « naturels » de l'île sont aujourd'hui dominés ou pénétrés par des espèces exogènes, les unes introduites volontairement, les autres « accidentellement » (Gargominy *et al.*, 1996).

I.1.2. Le climat

La Nouvelle-Calédonie bénéficie d'un climat de type « tropical océanique » sans chaleur ni humidité excessive. La variation annuelle de la position de la ceinture anticyclonique subtropicale et des basses pressions intertropicales déterminent deux saisons principales séparées par deux intersaisons (Météo France, 2000):

- De mi-novembre à mi-avril : c'est la saison chaude et humide, dite « saison des cyclones ». Des dépressions se creusent au dessus de l'océan, évoluant parfois en cyclones tropicaux et affectant fréquemment le territoire.
- De mi-avril à mi-mai : c'est une saison de transition. La pluviosité diminue et la température de l'air décroît sensiblement.
- De mi-mai à mi-septembre : c'est la saison fraîche. La température de l'air passe par son minimum annuel.
- De mi-septembre à mi-novembre : c'est la saison sèche. La température de l'air augmente progressivement tandis que la pluviosité est à son minimum annuel. L'alizé souffle en quasi-permanence.

Les irrégularités climatiques interannuelles demeurent prononcées et relativement imprévisibles en liaison avec les phénomènes climatiques « el Nino et la Nina ». Aux périodes d'excès de pluie (1988-1990, 2002) succèdent des périodes de sécheresse qui peuvent durer plusieurs années (1986-1987, 1992-1995, 1997).

La Nouvelle-Calédonie présente une dissymétrie dans la répartition spatiale des précipitations en raison des vents dominants, les alizés, qui soufflent de secteur sud-est. De plus, le relief conféré par la chaîne centrale influe sur les formations nuageuses. Ainsi, la côte Est, « au vent », enregistre une pluviométrie annuelle deux fois plus importante que la côte Ouest « sous le vent ».

Cette dissymétrie spatiale des précipitations a une incidence sur la répartition géographique des pâturages et des forêts sclérophylles.

I.1.3. Pédologie

Les sols majoritairement présents dans les plaines de l'ouest sont des vertisols hypermagnésiens. Le déséquilibre Mg/Ca est lié au fait que ces sols se trouvent en aval des massifs de roches ultrabasiques. Les périclites contiennent essentiellement du fer, du magnésium et de la silice ainsi que des traces plus ou moins importantes de nickel, chrome et cobalt. Les serpentinites qui se trouvent le plus souvent à la base des périclites contiennent essentiellement de la silice et du magnésium. Dans ces deux types de roches, ne se trouvent que des traces infimes de calcium.

Le climat tropical chaud et humide de la Nouvelle-Calédonie est particulièrement agressif à l'égard des périclites. Au sommet des massifs, où la pluviométrie est importante, l'eau par des réactions chimiques provoque la désagrégation des minéraux de la roche. Les éléments constitutifs de ces minéraux sont libérés : le magnésium et la silice, très solubles, sont entraînés en aval par les eaux de ruissellement, le nickel et le cobalt, moins solubles, sont moins rapidement emportés. Quant au fer et au chrome, très peu solubles, ils s'accumulent sur place, formant les terres rouges des terrains miniers (Tercinier, 1963).

I.2. L'occupation des sols

En raison de son isolement ancien (fragment du continent Gondwana, isolé depuis le Crétacé inférieur) et la variété des conditions du milieu, la Nouvelle-Calédonie possède, malgré sa taille réduite, une flore riche (3 063 phanérogames) et originale (76% d'endémisme) (Jaffré *et al.*, 1998) et une végétation très diversifiée. Cinq principaux écosystèmes caractérisent la Nouvelle-Calédonie:

- la mangrove,
- le maquis minier,
- la forêt dense,
- la forêt sclérophylle,
- les savanes (les seules utilisées par l'élevage : toutes les autres formations sont pratiquement dépourvues de strate graminéenne).

II. ETAT DES CONNAISSANCES

II. 1. Présentation du milieu naturel

II.1.1. Caractéristiques des savanes et des pâturages

Les savanes, largement représentées du bord de mer jusqu'à 600 m d'altitude, couvrent approximativement le tiers de la superficie de la Nouvelle-Calédonie. Suivant la hauteur, l'abondance ou l'absence de ligneux, on distingue les savanes arborées, boisées, arbustives, buissonnantes et herbeuses.

Les savanes résultent de la destruction de la forêt par le défrichement et les feux répétés ; elles sont entretenues par l'exploitation pastorale.

La flore y est relativement pauvre et ne compte qu'un nombre infime d'espèces endémiques au Territoire. Une partie des savanes est issue de la régression de la forêt. Les herbacées y sont indigènes. Sur certaines zones de savane, les plantes herbacées dominantes ont été introduites afin d'améliorer la qualité fourragère. Certaines, comme l'herbe de Guinée (*Panicum maximum*) ou l'herbe de Para (*Brachiaria mutica*), se sont parfaitement acclimatées et sont devenues subspontannées (Toutain, 1989).

II.1.2. Caractéristiques de la forêt sclérophylle

Le terme de « forêt sclérophylle » a été appliqué pour la première fois à une formation végétale de Nouvelle-Calédonie par Morat *et al* (1981) dans l'Atlas de la Nouvelle-Calédonie. Les auteurs désignent par ce terme l'ensemble des formations forestières intactes ou plus ou moins dégradées qui se développent à des altitudes inférieures à 300 m sur des roches sédimentaires variées et plus rarement sur des basaltes sur le versant occidental de la Grande Terre (Veillon *et al*, 1999). Elles sont généralement situées sur des zones à faible pluviométrie (inférieure à 1 000 mm/an) et composées d'une végétation adaptée à la sécheresse.

Il convient de préciser que le caractère sclérophylle de cette forêt n'est pas comme pour les maquis miniers lié aux conditions de nutrition minérale mais au seul déficit hydrique, ce qui explique que ces formations sont aussi, à juste titre, appelées **forêt sèche** (Veillon *et al*, 1999).

II.1.3. Les groupements végétaux de forêt sèche

Les groupements végétaux rassemblés sous le terme de forêt sèche en Nouvelle-Calédonie varient en fonction du facteur de dégradation, de l'intensité du stress hydrique subi par la végétation en saison sèche, la proximité du littoral et très probablement (mais ceci n'a pas encore fait l'objet d'études) de la nature du substrat géologique et des grands épisodes climatiques.

D'une façon quelque peu schématique, en ne tenant pas compte des groupements de substitution (savanes et fourrés divers) il est possible, en l'état actuel des connaissances de distinguer, dans le cas notamment du Conservatoire Botanique de forêt sèche de Tiéa (Pouembout), trois faciès de végétation (Jaffré *et al.*, 1994):

- un faciès de forêt sèche fermée dont le recouvrement des strates arborescentes (de 8 à 12m de hauteur) et arbustives (de 1 à 4 m) est proche de 100 %. La flore de ce groupement est caractérisée par la dominance d'espèces représentatives des zones sèches (*Arytera arcuata*, *Claistanthus stipitatus*, *Diospyros minimifolia*, *Homalium deplanchei*, *Ormocarpum orientale*, *Maytenus fournieri*, *Premna serratifolia*, *Psydrax odorata*...). Il abrite également de nombreuses espèces rares (*Albizia guillainii*, *Captaincookia margaretae*, *Pittosporum brevispinum*, *Turbina inopinata*...)

- un faciès de forêt sèche ouvert dont la strate arborescente et arbustive à un taux de recouvrement compris entre 50 et 75 %. Il s'agit du faciès de forêt sèche fermée qui a subi une dégradation sous l'effet du pâturage. La flore possède la plupart des espèces caractéristiques de la forêt sèche, dont certaines peuvent toutefois localement disparaître au profit d'une profusion d'espèces moins consommées que d'autres par les bovins et les cerfs (*Gardenia urvillei*, *Acacia spirorbis*, *Croton insularis*...). Elles sont accompagnées de plusieurs espèces introduites (*Acacia farnesiana*, *Leucaena leucocephala*, diverses graminées...). Les espèces rares précédemment citées peuvent encore subsister dans ce groupement.

- un faciès de forêt sèche rivulaire qui s'installe le long de creek¹ temporaires et de zones inondables lors des fortes pluies. Il possède une strate arborescente haute de l'ordre de 20 m, constituée d'espèces retrouvées en forêt dense humide (*Mammea neurophylla*, *Garcinia neglecta*, *Mimusops elengi*, *Semecarpus atra*, *Syzygium aggregatum*, *Diospyros fasciculosa*...).

La strate arbustive est composée d'espèces plus caractéristiques des zones sèches (*Arytera arcuata*, *Cupaniopsis globosa*, *Diospyros minimifolia*, *Oxera sulfurea*, *Psydrax odorata*) et de quelques espèces rares : le captaincookia (*Captaincookia margaretae*) et le riz de Pouembout (*Oryza neocalledonica*).

A ce jour, 456 espèces de végétaux ont été répertoriées dans cette formation. Parmi ces espèces, 210 sont endémiques représentant un taux d'environ 46 % de la totalité (Jaffré *et al.*, 1994). Plusieurs espèces, très rares, ne se trouvent que dans un site ou deux, c'est le cas de *Ochrosia inventorum*, *Leptostylis sp*, *Pittosporum suberosum* et *Pittosporum tianianum*.

¹ Terme anglais désignant un cours d'eau

Avant l'arrivée de l'homme, il y a plus de 3 500 ans, la forêt sclérophylle s'étendait sur plus de 4 500 km². Aujourd'hui, elle ne couvre qu'une superficie de 100 km² (Fig.2). La majeure partie a été transformée en savane à Niaouli.

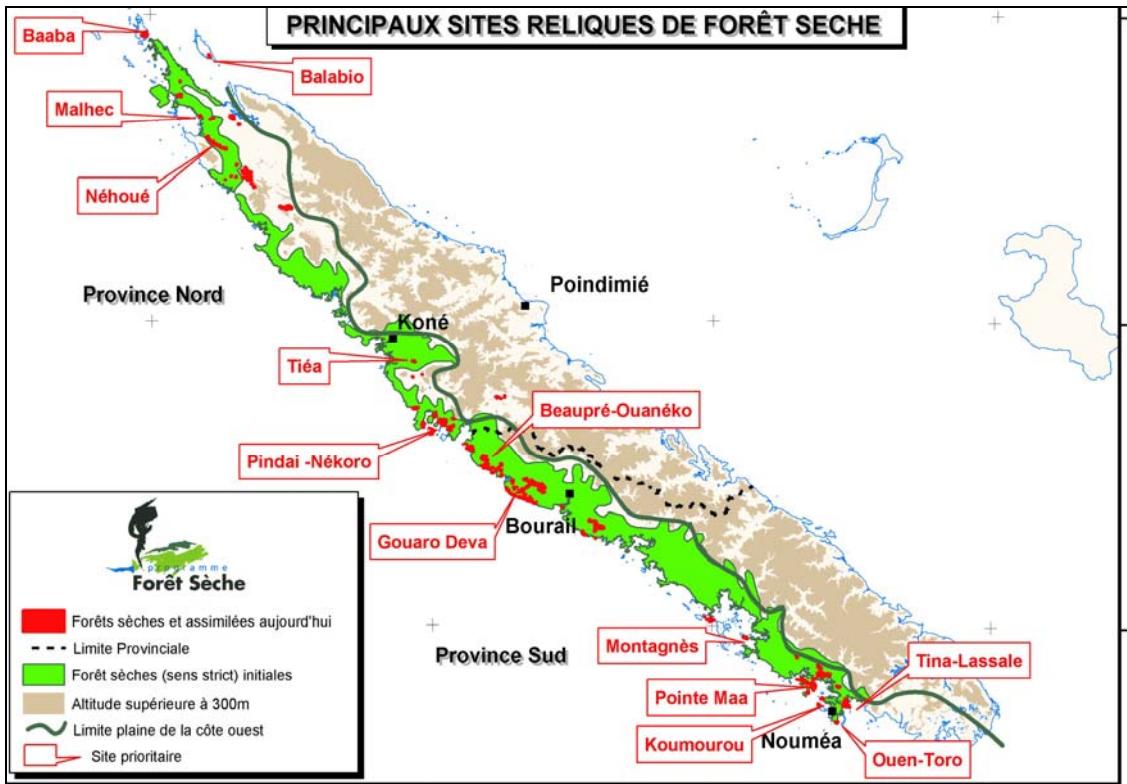


Figure 2: Sites reliques de la forêt sèche (d'après Programme Forêt Sèche, SMAI)

II.2. Les causes de la dégradation de la forêt sèche

II.2.1. Impact de la faune introduite

La forêt sèche a évolué pendant des millions d'années en l'absence de mammifères terrestres, les seuls mammifères natifs de Nouvelle Calédonie étant représentés par des Chiroptères. Ce n'est qu'à une époque relativement récente d'un point de vue évolutif que cet écosystème a commencé à subir l'action de mammifères introduits.

En ce qui concerne les espèces herbivores et omnivores, ces introductions se sont succédées depuis les premiers peuplements humains de l'île.

On estime que les rongeurs ont été introduits par les mélanésiens (*Rattus exulans*), puis par les européens (*R. rattus*, *R. norvegicus* et *Mus musculus*) ; les cochons sauvages seraient des descendants de ceux introduits par Cook vers la fin du 18^{ème} siècle ; et les ruminants domestiques (bovins et caprins) et sauvages (*Cervus timorensis russa*) auraient été introduits au cours du 19^{ème} siècle (de Garine, 2003).

II.2.2. Défrichage des forêts sèches

Depuis fort longtemps les terres de la côte Ouest ont eu une vocation agro-pastorale. L'installation puis l'augmentation des troupeaux a demandé beaucoup de nouveaux espaces obtenus par un défrichage conséquent des forêts sèches et du maquis minier. La réforme foncière a participé à la redistribution des terres en amoindrissant les surfaces des exploitations et, de ce fait, a augmenté le nombre d'agriculteurs et de têtes de bétail. Considérées comme de la vulgaire « brousse », les forêts sèches ont été arrachées ou coupées, ce qui explique la faible étendue et le morcellement des lambeaux survivant aujourd'hui (Bergès, 1990).

a) *Feux de brousse*

Les incendies, facteurs d'érosion et de dégradation des milieux naturels, ont des origines humaines variées.

Malgré la mise en place de moyens de lutte et de campagne de sensibilisation, des milliers d'hectares brûlent encore chaque année, notamment sur la côte ouest et le nord.

Les forêts sèches peu arrosées et enclavées au milieu de savanes et de maquis très combustibles, sont des zones sensibles aux feux de brousse (Fig.3).



Figure 3 : Feu affectant une forêt sèche

b) Description du front forêt / savane

La limite nette entre forêt et savane est caractéristique de feux de brousse fréquents. La raison pour laquelle une savane subsiste dans un milieu forestier est la conséquence de facteurs combinés : qualité du sol, niveau de précipitation, vitesse de reconquête, héritage historique, influence humaine.

Le front pionnier s'installe avec des vitesses de conquêtes importantes (environ 10 m/an en l'absence de feux de brousse). Les feux de brousse détruisent les jeunes pousses ce qui crée une interface de plus faible largeur (Chave, 2000).

Ce front est ensuite suivi d'une seconde vague de conquête constituée par les espèces plus sciaphiles à faible capacité de dispersion et à cycle phénologique lent (Janzen, 1986).

II.3. Le Programme de Conservation des Forêts Sèches

Le Programme Forêt Sèche est né de la volonté de onze partenaires institutionnels, scientifiques et associatifs (dont l’Institut Agronomique néo-Calédonien) et a pour objectif la conservation durable des forêts sclérophyllées de Nouvelle-Calédonie.

La réalisation de cet objectif passe par l'évaluation, l'anticipation et le contrôle des menaces pouvant peser sur ces forêts ainsi que par une bonne connaissance de l'écosystème « forêt sèche » et de son fonctionnement (WWF, 2000). Une analyse diachronique (1956, 1976 et 2003) réalisée en 2004 sur l'ensemble des sites de forêt sèche (Mahé, 2004) avait permis de relever une progression de la forêt sèche sur la savane à Niaouli sur certains sites.

Il est donc apparu intéressant de caractériser cette recolonisation au niveau biologique.

III. PROBLEMATIQUE DE L'ETUDE

La présente étude s'est étalée sur cinq mois de saison fraîche (d'avril à août). Il a tout d'abord été nécessaire de dresser un bilan des surfaces de forêt sèche et de savane à Niaouli à différentes dates afin d'évaluer les zones de transformation de la végétation. Chaque peuplement peut ensuite être analysé de manière structurale, floristique et biologique.

III.1. Analyse diachronique

L'analyse de photographies aériennes comprend plusieurs phases successives : la délimitation sur carte, l'identification de zones homogènes de végétation (forêt sèche et savane à Niaouli), l'analyse descriptive puis la mise en forme à l'aide d'un système d'information géographique.

III.2. Comparaison des sites au niveau structural

Un peuplement forestier se caractérise par une structure horizontale et verticale. Ces structures sont les témoins de la dynamique du peuplement (Puig, 2001).

III.2.1. La structure verticale du peuplement

L'étude de la structure spatiale des forêts consiste à analyser leur dynamique.

L'agencement des espèces végétales dans un milieu est régi par des lois physiques qui déterminent la distribution spatiale, tant horizontale que verticale, des individus.

L'approche peut être architecturale ; on s'attache alors à la description de la morphologie ainsi qu'aux rapports de dimensions entre les individus. L'approche structurale est quant à elle plus quantitative : elle repose sur les paramètres structuraux des individus (diamètre, hauteur) dans le but de caractériser le peuplement étudié.

Ces paramètres sont le résultat de lois qui régissent la croissance, la dynamique et l'organisation des espèces. La composition floristique d'une forêt influence son architecture comme sa structure (Puig, 2001).

La mesure de la hauteur renseigne sur l'importance de la compétition, de la régénération ainsi que sur les perturbations du milieu (feux, pâturages). On peut alors cerner si la dynamique forestière est en progression ou en déclin.

III.2.2. La structure horizontale du peuplement

Elle correspond à la distribution des arbres en fonction de leur répartition par unité de surface. La mesure la plus élémentaire dans tout inventaire forestier est le diamètre des arbres. La distribution par classes de diamètres donne une image instantanée de ce peuplement (Riera, 1995).

Pour comprendre les mécanismes de régénération, il est nécessaire d'identifier les arbres et de prendre en compte les plus petits diamètres possibles.

Des distributions diamétriques irrégulières, excédentaires dans les petites classes et déficitaires dans les grandes, et inversement, sont significatives de formations perturbées.

III.2.3. Relevé floristique

Le relevé floristique est un inventaire complet des espèces présentes sur la placette. Pour chacune des espèces, on distingue le stade d'avenir ou « futurs » et le stade du présent encore désigné « actuels ».

Les « futurs » correspondent aux espèces présentes sous la forme d'un pied de moins de 1m de hauteur alors que les « actuels » dépassent le mètre. Ce critère permet de poser une limite entre ce que l'on appellera de la régénération et des espèces capables de se reproduire chez des espèces arborescentes. En effet, cette limite a un sens moins évident pour les espèces arbustives et les lianes.

On obtient alors un tableau à deux entrées où l'abondance de chaque espèce est renseignée selon la hauteur considérée. On utilise pour cela l'échelle de Braun-Blanquet et ses classes de recouvrement. Il s'agit d'un pourcentage de recouvrement au sol estimé par des classes de recouvrement.

III.3. Caractérisation des modes de dispersion

La reproduction végétative est la forme dominante de la régénération (Pywell *et al*, 2003 ; Cornelissen *et al*, 2003). Il sera bon de pouvoir tester son influence pour la reconquête de la forêt sur les zones d'interface.

Il faut également déterminer le mode de dispersion des graines des espèces végétales. Ceux-ci sont en effet variés. Prévost (1983) a synthétisé les modes de dispersion intervenant dans différents milieux forestiers de pays différents. Elle en a conclu que le majoritaire dans chaque cas était la zoothorie.

III.3.1. La zoothorie

Elle repose sur une association mutualiste entre une plante et un animal. Elle implique une complémentarité entre la nécessité pour le végétal de disséminer ses graines et celle pour l'animal de s'alimenter. La plante investit une partie de son énergie dans la production de graines et de fruits dont les annexes doivent être attractives pour les animaux.

Un fruit zoothore comprend trois parties essentielles (Van der Pijl, 1982) :

- la graine, fondamentale pour la reproduction de la plante, protégée par un tégument dur ou une substance toxique
- une partie charnue riche en éléments nutritifs et appréciés par les animaux frugivores. Les animaux frugivores qui s'en nourrissent n'en tirent que des éléments énergétiques. Il leur faut chercher dans d'autres aliments les éléments azotés dont ils ont besoin (insectes par exemple).
- les annexes constituant les signaux attractifs (pigments colorés, signaux olfactifs)

III.3.2. L'anémochorie

Les plantes anémochores sont celles dont les diaspores sont dispersées par les courants aériens. Les espèces anémochores sont réparties dans des familles très diverses, l'organe de dissémination étant la graine, le fruit ou encore les dispositifs extrafloraux. D'autres diaspores (graines ou fruits ailés) sont de type « planeur lourd » avec une surface de prise au vent relativement faible par rapport à leur poids. Elles ne volent pas dans les airs et sont disséminées à des distances moins longues que les graines légères. Quelques fruits gonflés d'air sont transportés par le vent comme des ballons.

Le pouvoir dispersant du vent permet aux végétaux anémochores d'envahir assez facilement les milieux ouverts et de conquérir de nouveaux espaces. Il s'agit dans la plupart des cas d'espèces pionnières.

III.2.3. La barochorie

Les plantes barochores possèdent des diaspores dépourvues d'organes de dispersion spécialisés. Seul leur poids leur permet de tomber au sol et d'être disséminées non loin de la plante mère. Un agent disséminateur secondaire, comme l'eau ou un animal, peut ensuite les entraîner plus loin.

III.2.4. L'autochorie

Les végétaux autochires sont ceux qui assurent eux-mêmes la dispersion de leurs diaspores. Certaines légumineuses peuvent projeter à distance leurs graines lors de l'ouverture brutale des gousses pendant à l'extrémité de longs flagelles.

La dispersion des graines est une alternative pour les diaspores à la mortalité importante près des pieds mère due à la préation, à la compétition et aux agents pathogènes.

Dans les forêts tropicales sèches, il existe une correspondance entre la maturation des fruits et les conditions de dispersion dues aux différences prononcées des facteurs biotiques et abiotiques entre les saisons sèches et humides (Sobral Griz *et al*, 2001).

IV. MATERIEL ET METHODE

IV.1. Choix des sites

Les sites retenus sont ceux pour lesquels une recolonisation de la forêt sur la savane à Niaouli a été constatée. Ces sites font par ailleurs l'objet d'accord entre les propriétaires et le programme de conservation des forêts sèches (PCFS, Comm pers.).

Les cinq sites de la province sud prospectés sont ceux de Pointe Maa (2 sites), Paita, Ouen Toro et Tina.

IV.1.1. Pointe Maa

Propriétaire : famille Domergue-Schmidt.

La surface du site est de 307 ha. Le terrain est siliceux-calcaire et comporte des zones d'éboulis. La pente est relativement douce. L'exposition est sud-est. Le sous-bois est très fréquenté par les chèvres et les cerfs.

Le surpâturage se traduit par une absence de régénération. Les arbres subissent un piétinement au niveau des racines et une agression mécanique ce qui se traduit par un déchaussement progressif.

Malgré cette dégradation, on constate une grande diversité végétale. Il est permis de croire que la richesse actuelle est encore très proche de celle d'origine.

Cette constatation laisse supposer que le pâturage soit relativement récent (postérieur à la 2^{ème} guerre mondiale) et que cette forêt n'a pas subi les affres du feu depuis très longtemps. Ce site a l'avantage de présenter une transition très nette entre la savane et la forêt sèche (Fig.4).



Figure 4: Zone d'interface sur le site de Pointe Maa (©A. Bocquet)

IV.1.2. Mont Nondoué (Païta)

Propriétaire : commune de Païta

L'ensemble du domaine comprend 360 ha dont 140 ha de forêts sèches. Elles occupent principalement les vallées au relief relativement doux et plus particulièrement le fond et les parties basses. Ces forêts présentent des caractères sclérophylles sur les versants et humides dans les fonds. Elles demeurent dans un état de conservation intéressant.

Suite à la demande de la province sud, le maire de Païta a autorisé en 2001 le classement en « site classé naturel » de la parcelle municipale. Ces forêts pourraient également faire l'objet d'un aménagement du type sentier de promenade.

IV.1.3. Ouen Toro

Propriétaire : domaine communal de la ville de Nouméa. Le congrès a créé en 1972 le parc territorial du Ouen Toro, devenu aujourd'hui parc provincial et géré par la commune de Nouméa.

La colline du Ouen Toro (altitude 132 m) est localisée au sud-ouest de la presqu'île de Nouméa. La surface du parc est de 44 hectares 20 ares de forêt sèche et dégradée. Le Ouen Toro est largement secondarisé par une formation à gaïacs (*Acacia spirorbis*) (Fig.5) et bois de fer (*Casuarina collina*), mais ce site demeure toujours la première localité du santal sur la Grande-Terre où il est très présent.

Le thalweg sud-est abrite une forêt sèche relique de très grand intérêt floristique : elle contient en effet deux espèces très rares : *Albizia guillainii* et *Eugenia ouentoroensis*.



Figure 5: Envahissement par *Acacia spirorbis* au Ouen Toro (©A. Bocquet)

IV.1.4. Tina

Propriétaire : domaine de commune de Nouméa

Cette petite forêt située en plein cœur de Nouméa représente 15 ha de forêt sur pente assez forte. La hauteur moyenne est de 6 m, avec des arbres émargeant à 12-15 m. L'état de la forêt est bon et il n'y a aucune trace de pâturage ni de feu. La régénération y est normale.

Le couvert dense, les nombreuses lianes font que le gradient d'humidité n'est pas négligeable en sous-bois comme l'attestent plusieurs espèces de fougères.

IV.2. Caractérisation des dynamiques spatio-temporelles

IV.2.1. Photo-interprétation

Une analyse diachronique de photographies aériennes à deux dates (1976 et 2003) permettra de caractériser les interfaces savane-forêt sèche et d'évaluer l'état de progression de la forêt sèche (taille des lambeaux) (Yao, 1999). Les transects de terrain sont positionnés par rapport au front pionnier. On distingue sur chaque jeu de photographies, les zones de savane et de forêt sèche et on évaluera les surfaces des polygones créées à l'aide du logiciel ArcMap.

IV.2.2. Relevés in situ

Le dispositif pour chaque site d'étude est le suivant :

- 4 transects parallèles distants de 25 m,
- 3 placettes par transect (1 en lisière, 1 à 30 m vers la savane, 1 à 30 m en forêt sèche) enregistrées au GPS. Les placettes sont circulaires de 4 m de rayon, soit 50 m^2 de superficie. La première placette à mettre en place est celle en bordure interne de la lisière forêt-savane. On place ensuite une placette à environ 30 m en deçà dans la zone de savane et une à 30 m au-delà en forêt sèche.

a) Variable de structure forestière

- *Structure verticale*

L'étude de la structure verticale permet de définir des ensembles structuraux de stratification. Elle est relevée sur le terrain par les classes de recouvrement au sol pour des strates de hauteur (Tab.I).

Végétation ligneuse $h < 1$ mètre
Végétation non ligneuse $h < 1\text{m}$
Végétation $1 \text{ m} < \text{hauteur} < 2 \text{ m}$
$2 \text{ m} < h < 4 \text{ m}$
$4 \text{ m} < h < 8 \text{ m}$
$8 \text{ m} < h < 12 \text{ m}$
$h > 12 \text{ m}$

Tableau I: Strates observées pour l'analyse de la structure verticale du peuplement

Des observations annexes comme la présence de chablis ou de traces de rongeurs sont réalisées.

Il est important de souligner que la somme de ces différents pourcentages de recouvrement est supérieure à 100% car il y a superposition des différentes strates de végétation.

On distingue pour la végétation au sol, la végétation ligneuse (« régénération ») de la végétation non ligneuse (herbacée).

- *Structure horizontale*

Chaque individu ligneux de la placette a été relevé et son diamètre à 1,30 m a été mesuré. On obtient une distribution du peuplement par classe de diamètre (Tab.II).

Le relevé en nombre de tiges se révèle plus pertinent car, en plus de donner des informations sur la répartition des diamètres, elle informe sur la densité des tiges sur la placette.

Diamètre < 5 cm
5 cm < diam < 10 cm
10 cm < diam < 20 cm
20 cm < diam < 40 cm
Diam > 40 cm

Tableau II: Classes de diamètres relevées pour l'analyse de la structure horizontale du peuplement

La structure de la forêt et le facteur lumière sont intimement liés. La pénétration de la lumière dans le sous-bois forestier, notamment au niveau des taches de lumière, est fonction de cette structure. Réciproquement, en agissant sur la croissance des végétaux, la lumière agit sur la structuration de la forêt (Koop *et al.*, 1994).

Ainsi, l'estimation de l'indice foliaire (LAI) complète les mesures structurales. Le LAI correspond à la surface de feuille ramenée à la superficie forestière. Le nombre est adimensionnel. La mesure réalisée quantifie la quantité de lumière arrivant au sol. La densité de la couverture végétale de chaque placette peut alors se déduire.

La mesure est effectuée au niveau du sol en cinq points de la placette (une mesure au centre de la placette, les quatre autres aux demi-diagonales). La valeur retenue pour la placette est la moyenne des cinq mesures. La comparaison avec les relevés floristiques permettra de dégager le comportement à la lumière des espèces inventoriées sur les différents types de placettes.

b) Relevé floristique

Le relevé floristique est l'inventaire complet des espèces présentes sur la placette relevées en coefficient d'abondance / dominance en distinguant le stade d'avenir et le stade présent.

Les espèces constituant la canopée sont indiquées. On relève également, de manière spécifique, certaines informations concernant la reproduction végétative et sexuée comme :

- la présence de drageons, de rejets, de réitérations ;
- la description des fruits s'ils sont présents.

Cette indication sur les fruits permettra de déterminer le mode de dispersion de l'espèce. Ces indications sont importantes. En effet, la colonisation des végétaux varient selon les espèces.

Elles peuvent se faire plus ou moins rapidement selon leur mode de reproduction et de dispersion (Davie *et al.*, 1998).

IV.2.3. Caractérisation biologique des espèces

Pour chaque espèce de forêt sèche, on a cherché à décrire les fruits et à déterminer leur mode de dispersion à l'aide des observations faites sur le terrain et de la flore de Nouvelle-Calédonie quand l'espèce était inconnue (Aubréville *et al.*, 1967). Un fruit charnu de couleur vive est assimilé à un mode de dispersion ornithochore. En effet, en forêt sèche, du fait de la pauvreté faunistique, les principaux animaux disperseurs sont les oiseaux. Ainsi, la zoochorie est assimilable à l'ornithochorie.

Un fruit déhiscent à grosses graines non colorées est classé comme barochore. Enfin, un fruit avec une prise au vent (ailettes, poils) a une dispersion anémochore (Arlelæz *et al.*, 2005).

Pour chaque espèce, on a mis en relation le type de placette (forêt, interface, savane) sur laquelle elle était relevée ou non (présence-absence : 0 ou 1) et le mode de dispersion de ses fruits.

Il est alors possible d'établir le mode de dispersion privilégié sur chaque type de placette.

IV.2.4. Saisie et analyse des données

La saisie des données s'est faite sur le logiciel Excel. Quelques modifications aux fichiers originaux de données ont été apportées en vue de les préparer à l'analyse. Par exemple, les analyses quantitatives nécessitent que les valeurs de classes de recouvrement soient transformées en unités quantitatives. Une des manières standard de procéder à la transformation de ces valeurs semi-quantitatives est de les remplacer par la médiane des classes de recouvrement (Tab.III).

Classes de recouvrement	Signification	Médiane des classes
+	moins de 5%	2,5 %
1	de 5 à 25 %	15 %
2	de 25 à 50 %	37,5 %
3	de 50 à 75 %	62,5 %
4	plus de 75 %	87,5 %

Tableau III: Modification des notations d'abondance-dominance en valeurs quantitatives

La réalisation d'analyses multivariées implique un lissage des données pour éviter la déformation des axes par les singularités que représentent les espèces rares. Nous avons donc choisi d'éliminer les espèces présentes sur un dizième des placettes.

Excel a permis de tracer les premiers graphes et histogrammes issus des données brutes. Ce sont ensuite les logiciels de statistiques qui ont pris la relève comme SYSTAT 9 et ADE 4 (Analyse des Données Ecologiques par méthode Exploratoire et Euclidienne en science de l'Environnement, Thioulouse *et al.*, 1997).

Les outils d'analyse statistique permettent d'expliquer la variance ou l'inertie, notions similaires, des jeux de données.

Le nuage de données qui se positionne dans l'espace est projeté sur des axes factoriels qui sont ceux qui expliquent le plus l'inertie totale du nuage de données.

Lorsque les données que l'on cherche à expliquer sont quantitatives, comme le tableau floristique en valeurs d'abondance/ dominance, on effectue une analyse factorielle de correspondance (AFC).

Les données s'orientent quand elles sont projetées suivant ces axes factoriels, appelés axe F1, F2 et au delà. Les points les plus significatifs sont généralement ceux qui sont assez proches de l'axe et loin de l'origine.

La méthode, quand on effectue une AFC avec les relevés floristiques, consiste à faire des regroupements d'espèces aux extrémités des axes afin de chercher à interpréter leur positionnement et de donner une signification à l'axe factoriel.

Les coordonnées suivant ces axes sont à tester avec les variables de milieu et les caractéristiques biologiques des espèces par une analyse de variance (ANOVA). La variable quantitative est appelée variable dépendante. La variable qualitative est le facteur. On cherche à savoir s'il y a globalement un effet du facteur sur la variable dépendante.

Pour les besoins de l'ANOVA, il est nécessaire de faire un changement de variable sur les coordonnées des points relevés sur l'AFC afin de n'avoir que des valeurs positives. Le test réalisé par l'ANOVA est le test de Bonferroni (Saporta, 1990).

V. RESULTATS

Cette partie reprend les résultats des différentes analyses diachroniques et statistiques des relevés de terrain pour les cinq sites étudiés.

V.1. Résultats de l'analyse diachronique

V.1.1. Pointe Maa

L'analyse des photographies à deux dates (Fig.6 et 7) a permis de distinguer les zones de savanes à Niaouli des parcelles de forêt sèche.

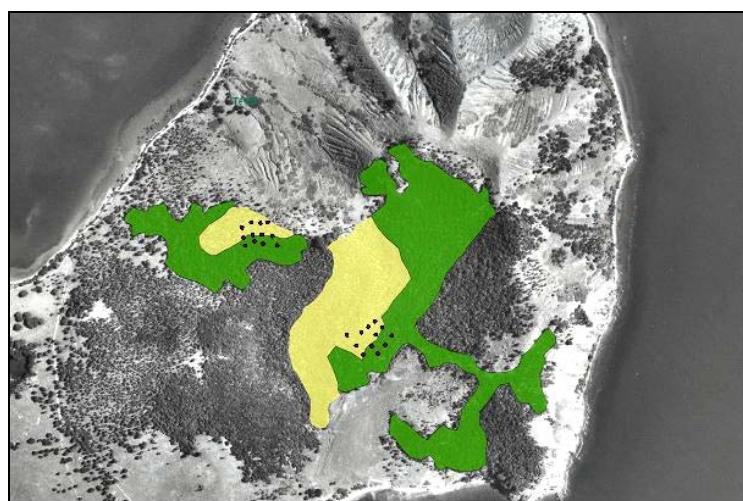


Figure 6: Site de la Pointe Maa en 1976

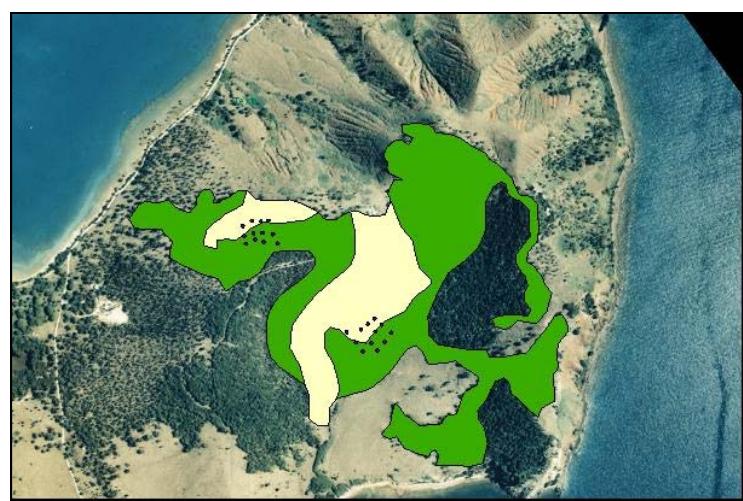


Figure 7: Site de la Pointe Maa en 2003

		Légende :	
	Savane		Positionnement GPS placettes
	Forêt sèche		

Dix-sept polygones ont été distingués sur les photographies aériennes. Ainsi, la totalité des surfaces de savane en 1976 a pu être estimée à 11 ha. La forêt sèche avait quant à elle une superficie de 23,3 ha.

En 2003, la savane n'est plus que de 10,7 ha. La forêt est de 24,5 ha. On peut alors estimer la superficie de savane regagnée par la forêt sèche à 1,25 ha.

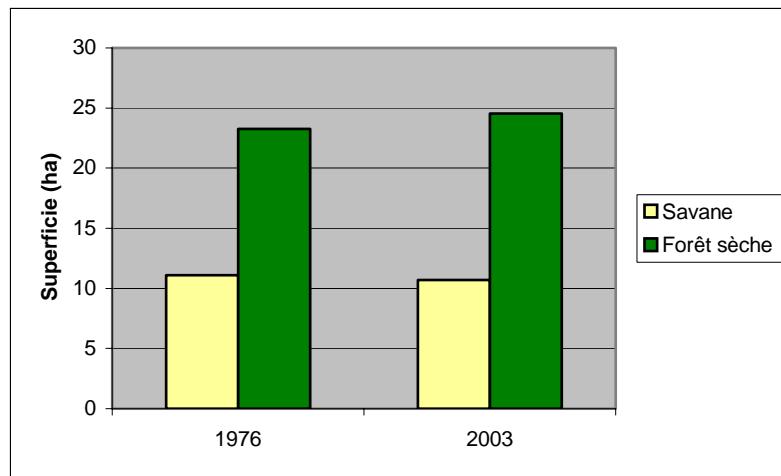


Figure 8 : Evolution des surfaces occupées par savanes et forêts sèches entre 1976 et 2003 sur le site de Pointe Maa (sites 1 et 2 confondus)

La forêt sèche a gagné 1,25 ha sur la savane (Fig.8). La recolonisation est de faible ampleur, elle découle de la disparition des pratiques pastorales dans les années 50 sur ce secteur. Sans pression extérieure, la forêt sèche semble donc disposer d'un réel potentiel de régénération.

V.1.2. Païta

Le site de Païta a retrouvé un couvert forestier sur 25 ans. L'analyse des photographies aériennes entre 1976 et 2003 (Fig.9 et 10) montre une nette évolution de la végétation.

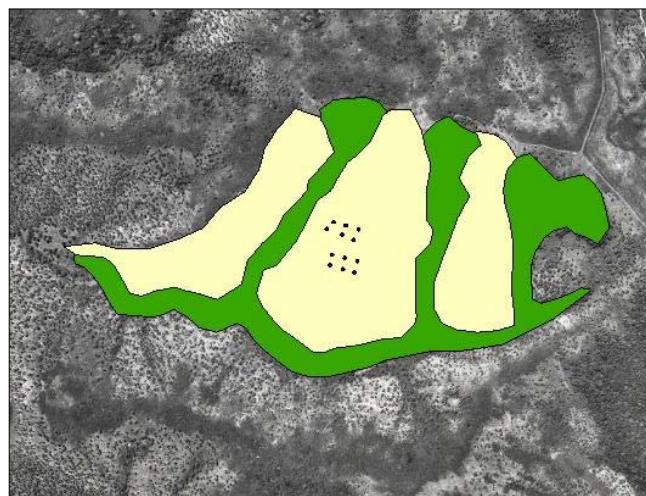


Figure 9 : Site de Païta en 1976

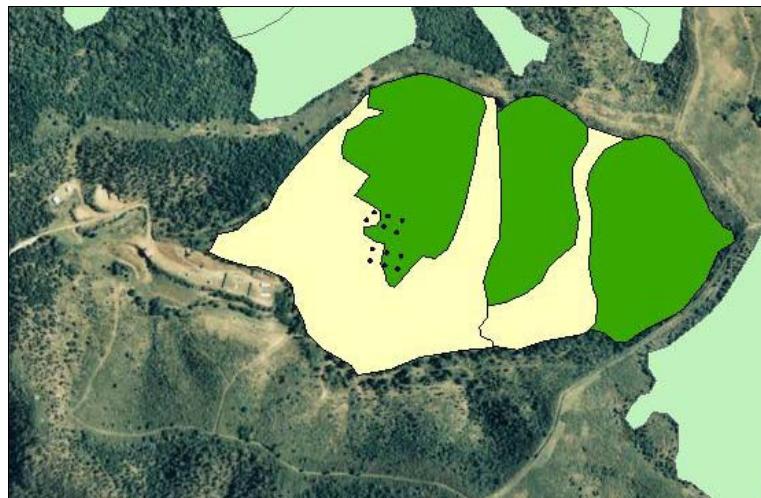


Figure 10 : Site de Païta en 2003

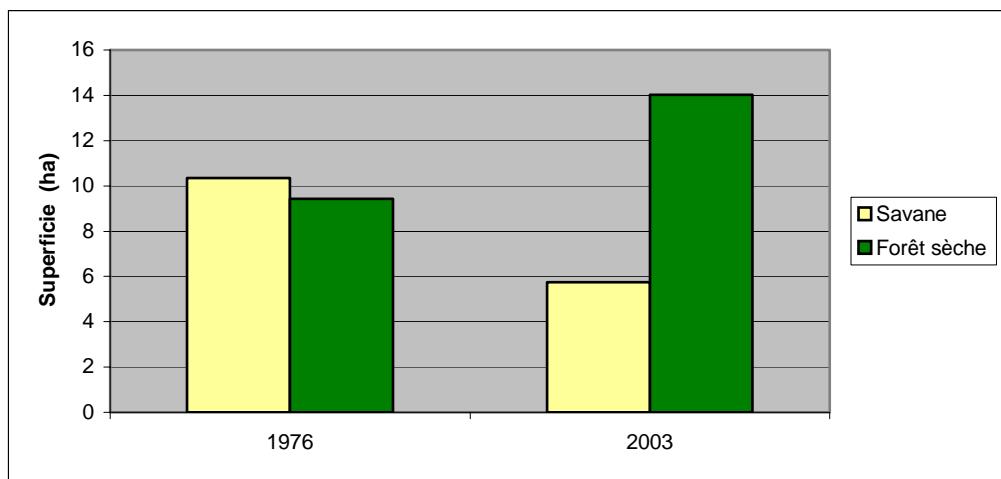


Figure 11: Evolution des surfaces occupées par les savanes et les forêts entre 1976 et 2003

En 25 ans, la superficie occupée par la forêt a augmenté de 55% (Fig.11). Elle est en effet passée de 9 à 14 ha sur le site étudié. La forêt a regagné tout le secteur étudié en 25 ans. Le peuplement est donc très récent. Ce site devient donc intéressant pour examiner le mode de recolonisation.

V.1.3. Ouen Toro

Le site du Ouen Toro, bien que protégé, a subi, de par sa localisation géographique, la pression immobilière et anthropique. La végétation a évolué entre 1976 et 2003 (Fig.12 et 13).



Figure 12: Site du Ouen Toro en 1976



Figure 13: Site du Ouen Toro en 2003

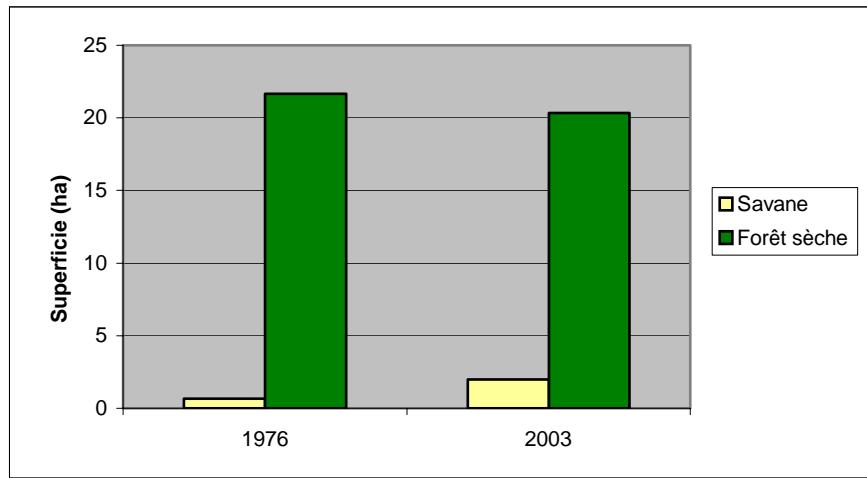


Figure 14: Evolution des surfaces occupées par savanes et forêts entre 1976 et 2003

Le site du Ouen Toro est celui pour lequel la forêt a reculé au profit de la savane d'environ 1,3 ha (Fig.14). Le secteur n'a jamais été une zone de pâturage, puisque situé dans la ville de Nouméa, mais a pu subir des feux.

V.1.4. Tina

La végétation a considérablement évolué entre 1976 et 2003 (Fig.15 et 16).



Figure 15: Site de Tina en 1976



Figure 16: Site de Tina en 2003

En 2003, la zone de savane ne subsiste que sur un petit secteur du site de Tina (Fig.16). Cette zone, non pâturée, est en effet protégée. Cependant au nord, la pression humaine crée d'importants dégâts. Des lieux d'habitations illégales ont été répertoriées et une partie importante de la forêt a été défrichée.

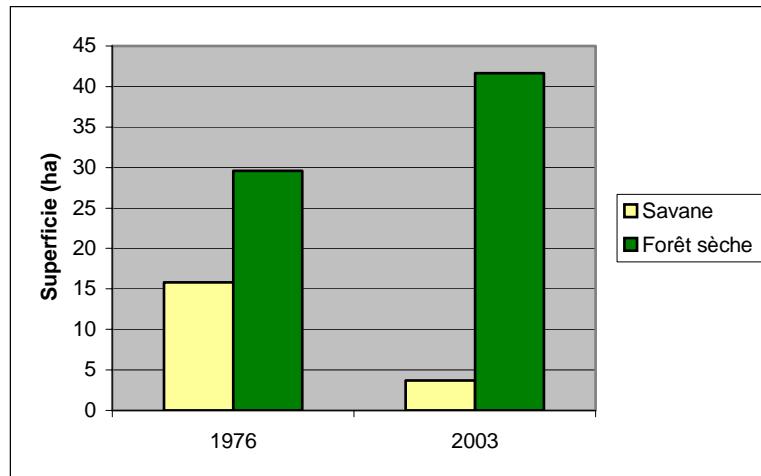


Figure 17: Evolution des surfaces occupées par savanes et forêts sèches entre 1976 et 2003

Le site de Tina a gagné environ 12 ha de forêt sèche entre 1976 et 2003 (Fig.17). Cette zone plutôt citadine reste cependant très dégradée.

V.2. Comparaison des structures des peuplements

V.2.1. Structure verticale

La structure verticale renseigne sur la morphologie du peuplement, c'est-à-dire sur le recouvrement par classes de hauteur.

Elle donne des informations sur la dynamique forestière (état de dégradation ou de renouvellement de la forêt) et sa quantification (taille des arbres, densité).

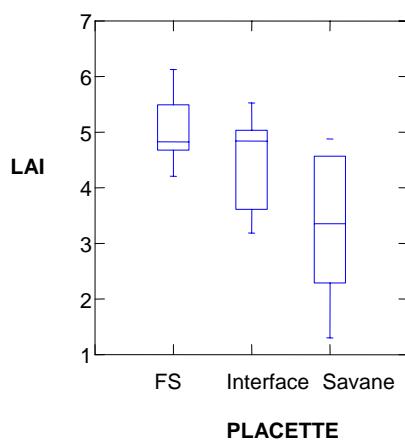
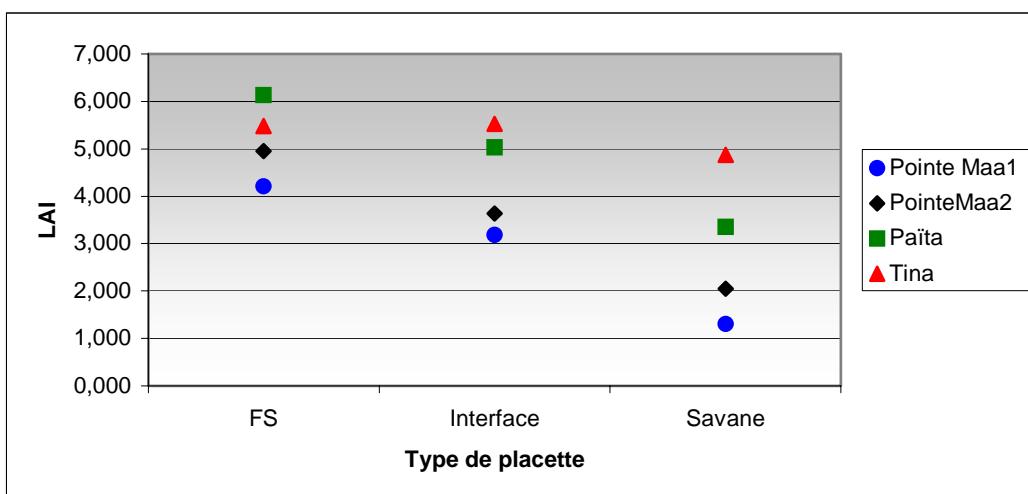


Figure 18 : Représentation des mesures de couvert végétal pour les 5 sites

La figure ci-dessus donne les mesures d'indice foliaire (LAI) du couvert végétal pour chacun des cinq sites. La valeur moyenne du LAI de l'ensemble des sites pour chaque type de placette est représentée sur le graphique du bas.

Une ANOVA est réalisée afin de tester l'influence du facteur « placette » sur les mesures de LAI.

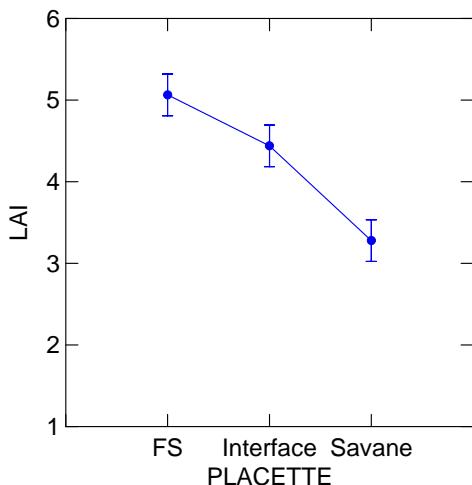


Figure 19: Densité du couvert végétal en fonction du type de placette sur l'ensemble des 5 sites

La mesure de LAI dépend du type de placette sur l'ensemble des cinq sites étudiés ($P < 0,001$; $R^2 = 0,31$) (Fig.19).

Elle est significativement différente entre les placettes de forêt sèche et de savane ainsi qu'entre les placettes d'interface et de savane. Il n'y a cependant pas de différence remarquable entre les placettes de forêt et d'interface.

Les sites de Pointe Maa et Païta ont une interface forêt sèche/savane bien marquée. Pointe Maa a subi de nombreux chablis lors du passage du cyclone Erika. Le couvert est plus dense à Païta. Les sites du Ouen Toro et de Tina ont quant à eux une lisière beaucoup moins nette. Les couverts végétaux sont équivalents sur les différentes placettes. Ces sites subissent des embroussaillements par des espèces envahissantes (réciproquement *Acacia spirorbis*, *Schinus terebinthifolius*).

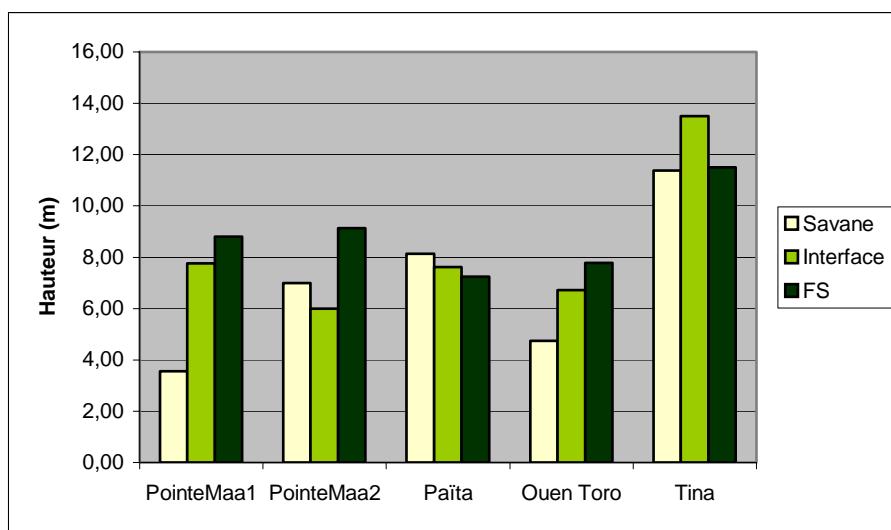


Figure 20 : Répartition des hauteurs maximales sur les 5 sites étudiés selon le type de placette

Les hauteurs maximales (entre 7 et 9 m) ne sont pas significativement différentes entre Pointe Maa et Païta ($P = 0,659$; $R^2 = 0,035$) mais le peuplement est plus dense sur ce deuxième site

(Fig.20). La forêt de Païta est moins dégradée que celle de la Pointe Maa. Les hauteurs sont maximales (11,5 m) sur le site de Tina quelques soient les placettes considérées ($P = 0,012$ et $R^2 = 0,695$).

Les hauteurs importantes (6 à 11 m) relevées sur les placettes d'interface et de savane correspondent à des niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*).

L'allure de la distribution des recouvrements par classes de hauteur est assez équilibrée sur Pointe Maa-site1. Logiquement, les strates inférieures, herbacées et ligneuses, sont les plus recouvrantes sur les placettes de savane. Différentes classes de hauteur interviennent dans le recouvrement de la zone d'interface. Le recouvrement le plus important est celui de la classe de hauteur 4-8 m. Il correspond aux anciens niaoulis, reliques de la savane, présents en lisière. Le recouvrement des classes 1-2 m et 2-4 m oscille entre 15 et 22 %. Ceci correspond à la recolonisation de ligneux. Il s'agit essentiellement de *Croton insularis*. La classe 8-12 m est peu couvrante. Les espèces forestières ne sont pas encore implantées en interface.

En forêt, la répartition se fait de manière caractéristique en cloche. Toutes les classes de taille sont représentées avec un maximum de recouvrement pour les ligneux compris entre 4 et 8 m (Tab.IV). La régénération (couvert végétal pour les classes de hauteur <1 m et 1-2 m) en forêt est présente mais peu abondante (environ 10 % de recouvrement au sol).

Site	Placette	herb<1m	lign<1m	1 à 2 m	2 à 4 m	4 à 8 m	8 à 12 m	> 12 m	Total
PM1	FS	0,06	0,09	0,12	0,12	0,26	0,19	0,04	0,88
PM1	Interface	0,21	0,18	0,15	0,23	0,38	0,04	0,00	1,19
PM1	Savane	0,32	0,32	0,09	0,15	0,13	0,00	0,00	1,01
PM2	FS	0,01	0,03	0,10	0,09	0,44	0,17	0,00	0,84
PM2	Interface	0,12	0,18	0,18	0,23	0,44	0,00	0,00	1,15
PM2	Savane	0,50	0,14	0,11	0,14	0,26	0,00	0,00	1,15
OT	FS	0,01	0,12	0,12	0,26	0,21	0,08	0,00	0,8
OT	Interface	0,03	0,15	0,09	0,38	0,21	0,00	0,00	0,86
OT	Savane	0,04	0,12	0,15	0,33	0,23	0,00	0,00	0,87
PA	FS	0,06	0,03	0,05	0,11	0,69	0,00	0,00	0,94
PA	Interface	0,23	0,12	0,04	0,11	0,56	0,09	0,00	1,15
PA	Savane	0,69	0,14	0,12	0,23	0,26	0,13	0,00	1,57
TI	FS	0,69	0,18	0,12	0,38	0,38	0,38	0,13	2,26
TI	Interface	0,69	0,09	0,11	0,51	0,11	0,23	0,28	2,02
TI	Savane	0,69	0,18	0,12	0,32	0,21	0,38	0,00	1,9

Tableau IV: Recouvrement par classe de hauteur sur les 5 sites étudiés

La strate supérieure est dominante à Païta. Le sous-bois est relativement pauvre et la régénération semble limitée. En effet sur les placettes de forêt, le recouvrement est inférieur à 5 % pour les hauteurs inférieures à 2 m. Il approche 70 % pour la classe de hauteur de 4 à 8 m. Ceci s'explique par la présence très abondante de cerfs et cochons sauvages (de Garine, 2003).

V.2.2. Structure horizontale

La répartition des ligneux par classes de diamètre à Pointe Maa montre une large prédominance des diamètres de petite taille en zone de forêt sèche et d'interface.

Les petites classes de diamètre sont excédentaires à l'inverse des grandes classes de diamètre. Les chablis dus aux cyclones peuvent être une explication à ce phénomène. Il ne faut cependant pas occulter la régénération en interface, essentiellement formée de *Croton insularis*, qui profite des mises en lumière pour se développer (Tab. V).

Espèce	Recouvrement	Statut
<i>Croton insularis</i>	43,75%	Ligneux indigène
<i>Aristida novaecaledonica</i>	37,50%	Herbacée endémique
<i>Ficus obliqua</i>	37,50%	Ligneux indigène
<i>Fontainea pancheri</i>	37,50%	Ligneux indigène
<i>Arytera arcuata</i>	15,00%	Ligneux endémique
<i>Emmenosperma pantherianum</i>	15,00%	Ligneux endémique
<i>Melaleuca quinquenervia</i>	15,00%	Ligneux indigène
<i>Malaisia scandens</i>	8,75%	Liane indigène
<i>Cupaniopsis trigonocarpa</i>	2,50%	Ligneux endémique
<i>Dysoxylum bijugum</i>	2,50%	Ligneux indigène
<i>Nicandra physalodes</i>	2,50%	Herbacée exotique
<i>Pseuderanthemum repandum</i>	2,50%	Herbacée endémique

Tableau V: Recouvrement des espèces d'interface à PM1

Bien que la répartition soit relativement homogène sur le second site de Pointe Maa, le nombre de tiges de ligneux adultes est assez limité (Fig.21). Le nombre de tiges juvéniles est considérable en zone d'interface en comparaison avec les classes de diamètre supérieures. La recolonisation se fait rapidement à la faveur des espèces héliophiles.

Le peuplement forestier de Païta est caractérisé par une prédominance d'*Elattostachys apetala*. La forêt se localise au sommet d'une butte et a tendance à regagner sur la savane à Niaouli vers le thalweg. Les individus dont le diamètre est compris entre 20 et 40 cm sont rares. Leur nombre diminue régulièrement des petits vers les grands diamètres.

La répartition des diamètres au Ouen Toro est relativement identique quelle que soit la parcelle considérée. Le nombre de tiges de diamètre inférieur à 5 cm est très important.

La régénération est très abondante en interface sur le site du Ouen Toro. Les espèces majoritairement présentes en recouvrement sont *Melaleuca quinquenervia*, *Acacia spirorbis* et *Acronychia laevis*.

Tina est un site très dégradé. La répartition des diamètres est semblable sur les trois placettes. Il n'y a pas de réelle différenciation.

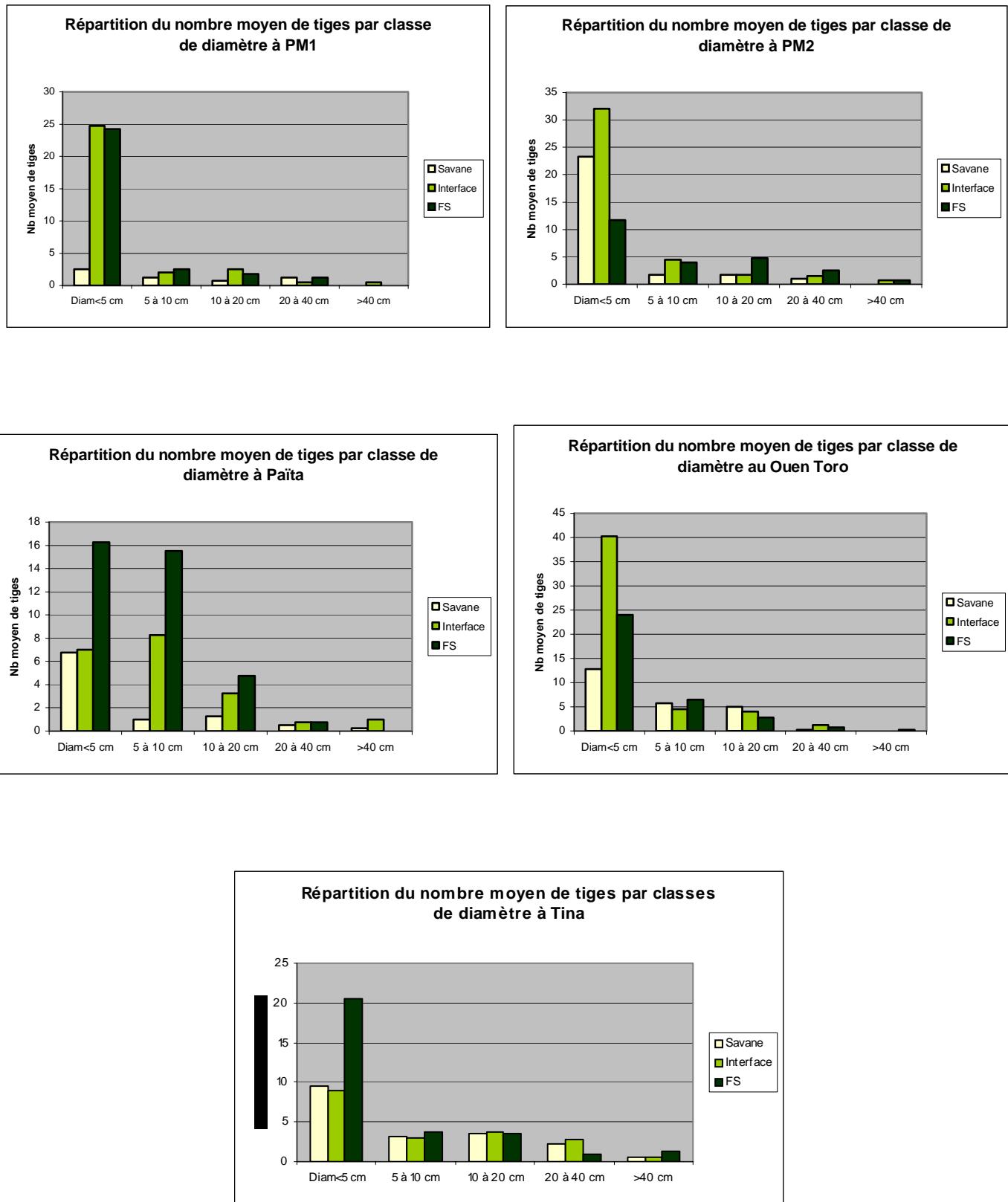


Figure 21: Répartition du nombre moyen de tiges par classe de diamètre et par type de placette sur les 5 sites étudiés

V.3. Traits de vie des espèces de forêt

V.3.1. Mode de dispersion des fruits

Le mode de dispersion privilégié des espèces de forêt sèche de Nouvelle-Calédonie ainsi que celles relevées sur le terrain a été déterminé (Fig.22).

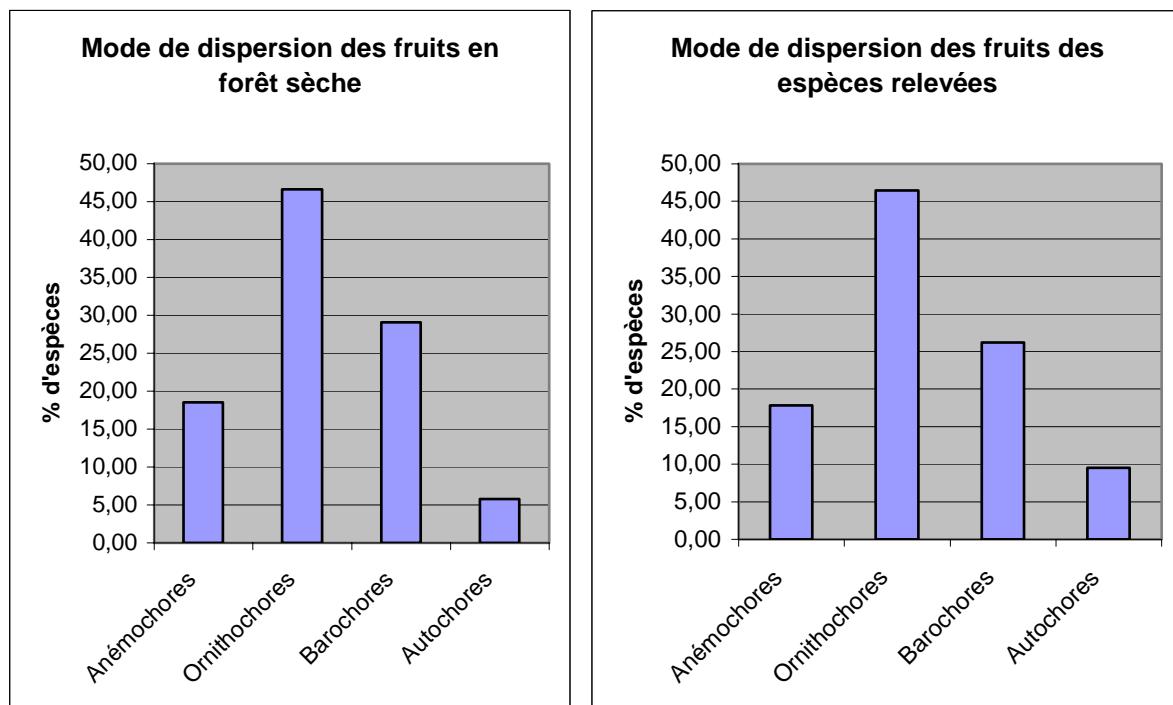


Figure 22 : Comparaison du mode de dispersion des fruits sur l'ensemble des espèces de forêt sèche et sur les espèces relevées

L'analyse du mode de dispersion a porté sur 292 espèces de forêt sèche (parmi les 456 espèces recensées dans cet écosystème) et sur les 73 espèces, indigènes et exotiques confondues, relevées sur le terrain.

La majorité des espèces de forêt sèche (47 %) ont un mode de dispersion ornithochore. Viennent ensuite les dispersions barochores (entre 26 et 29 %), anémochores (17 %) et autochores (6 à 9 %).

L'échantillonnage de relevé est satisfaisant puisque les résultats sont équivalents entre l'ensemble des espèces de forêt sèche et celles relevées sur le terrain.

V.3.2. Mode de dispersion des fruits par type de placette

La figure 23 illustre le mode de dispersion privilégié sur chaque type de placette.

La dispersion ornithochore domine sur les cinq sites d'étude quelque soit le type de placette étudié. Les deux sites de Pointe Maa ont un mode de dispersion essentiellement ornithochore. La plupart des espèces sont attractives pour les oiseaux et peuvent servir de perchoirs. La dispersion barochore est la seconde plus abondante. Elle intervient essentiellement sur les placettes d'interface et de forêt sèche. C'est le mode de dispersion des sapindacées, famille très représentée sur la presqu'île.

La dispersion anémochore est maximale en forêt pour Pointe Maa-site1 grâce à la présence de la flacourtiacée *Homalium deplanchei* dont les fruits très particuliers ont une bonne prise au vent.

Sur Pointe Maa-site2, la dispersion anémochore est maximale en savane, les chablis étant moins importants sur la zone forestière de ce second secteur.

A Païta, la dispersion ornithochore domine largement sur les trois types de placette. Ceci est du au fait que l'on s'intéresse ici aux espèces en présence-absence et non à l'abondance de celles-ci sur les relevés. Dans ce cas, c'est la dispersion barochore qui dominera les placettes de forêt du fait de la dominance de la sapindacée *Elattostachys apetala*.

A Ouen Toro, la dispersion évolue quand on passe de la savane à la forêt sèche. On passe d'une dispersion plutôt anémochore à une dispersion ornithochore.

A Tina, tous les modes de dispersion sont représentés sur les trois types de placette. Il n'y a pas de réelle gradation du type d'espèce quand on passe du milieu « ouvert » à un milieu plus « fermé ».

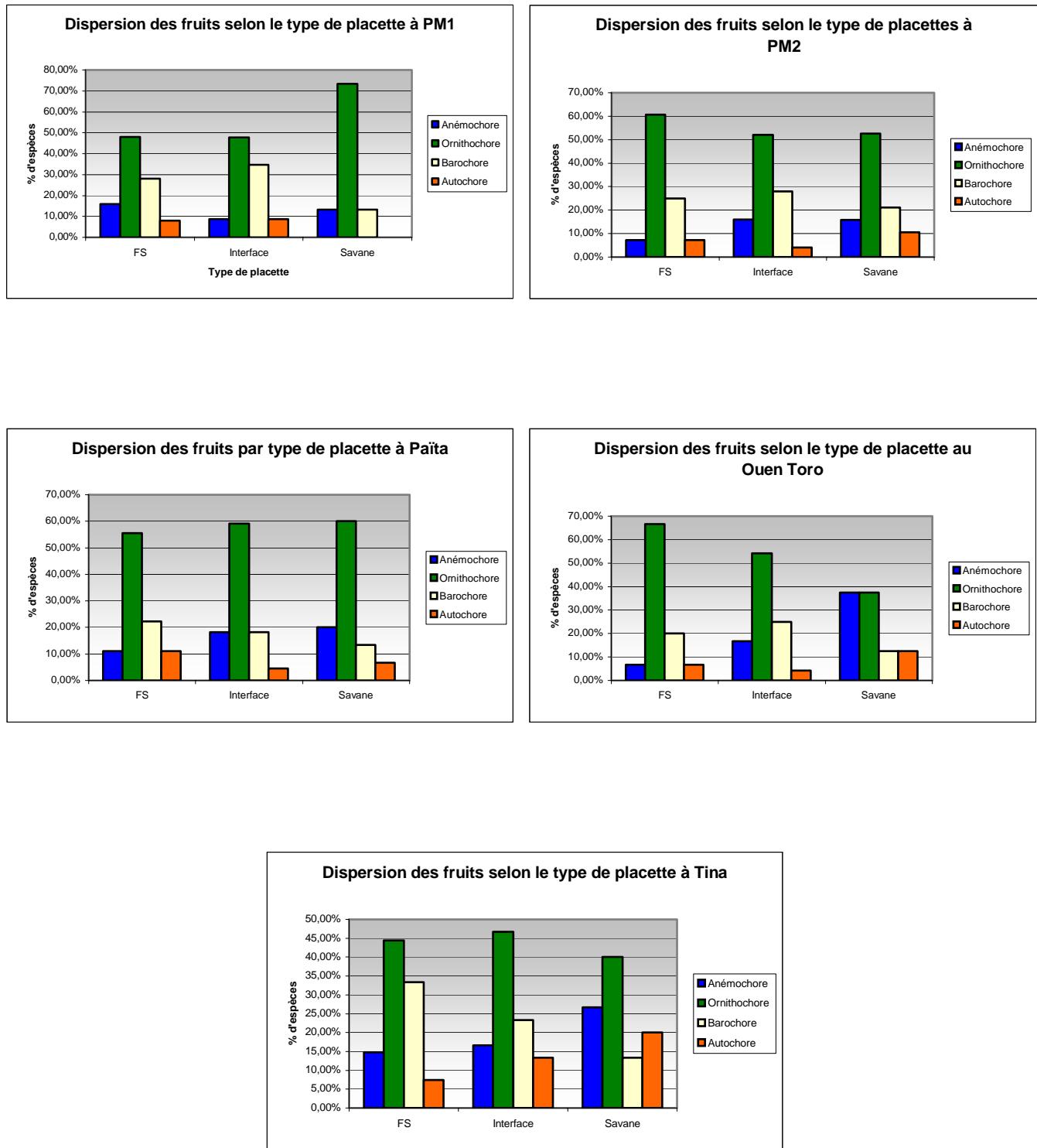


Figure 23: Dispersion des fruits selon le type de placette sur les 5 sites étudiés

V.4. Analyse des relevés floristiques

Les tableaux de données floristiques ont été exploités par des logiciels statistiques afin de dégager les caractéristiques des groupements végétaux des peuplements et plus particulièrement des zones d'interface savane-forêt sèche.

V.4.1. Analyse des relevés floristiques de l'ensemble des cinq sites étudiés

L'analyse factorielle de correspondance de l'ensemble des relevés floristiques des cinq sites étudiés permet de dégager des groupes de ressemblances.

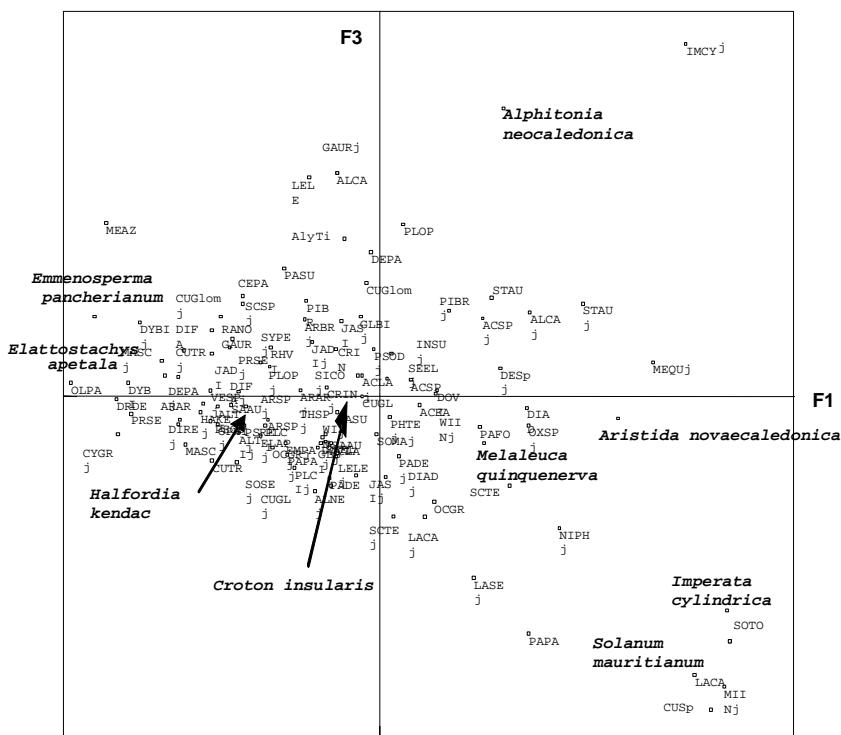


Figure 24: AFC des relevés floristiques des 5 sites pour l'ensemble des espèces relevées (stades d'avenir et actuel)

L'inertie des axes peut être expliquée par les caractéristiques biologiques des espèces relevées sur les cinq sites d'étude.

Ainsi, l'axe F1 peut être expliqué en partie par la capacité à la reproduction végétative (drageons, rejets, réitérations) des espèces relevées ($P = 0,028$ et $R^2 = 0,042$) (Fig.24).

F1 est également corrélable au mode de dispersion des fruits ($P = 0,015$; $R^2 = 0,088$) (Fig.25).

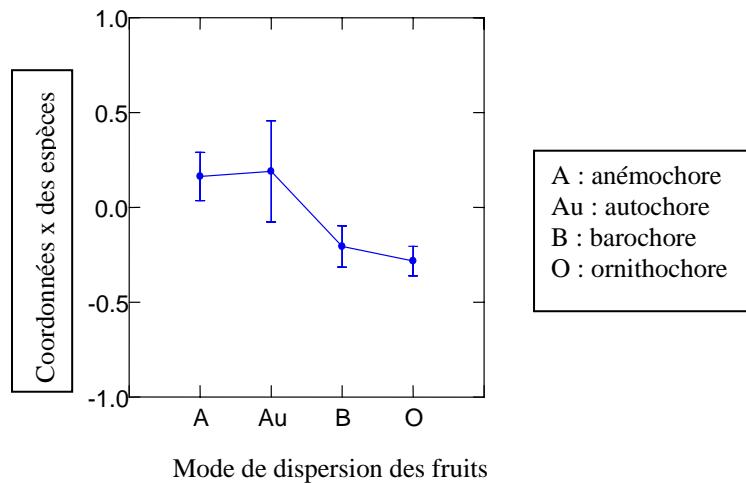


Figure 25: Représentation du mode de dispersion des fruits en fonction des abscisses des espèces relevées

Cette différenciation sur l'ensemble des sites fournit des éléments de diagnostic que l'analyse intra-site va permettre d'affiner. Les zones étudiées, bien que toutes caractérisées par une zone d'interface savane à Niaouli / forêt sèche, présente des particularités qui laissent supposer que la recolonisation s'effectuera de manière différente d'un site à l'autre.

V.4.2. Analyse des relevés floristiques de Pointe Maa-site 1

Les 29 espèces relevées sur le site de Pointe Maa-site 1 (PM1) ont été analysées statistiquement pour dégager des groupes de ressemblance entre les espèces.

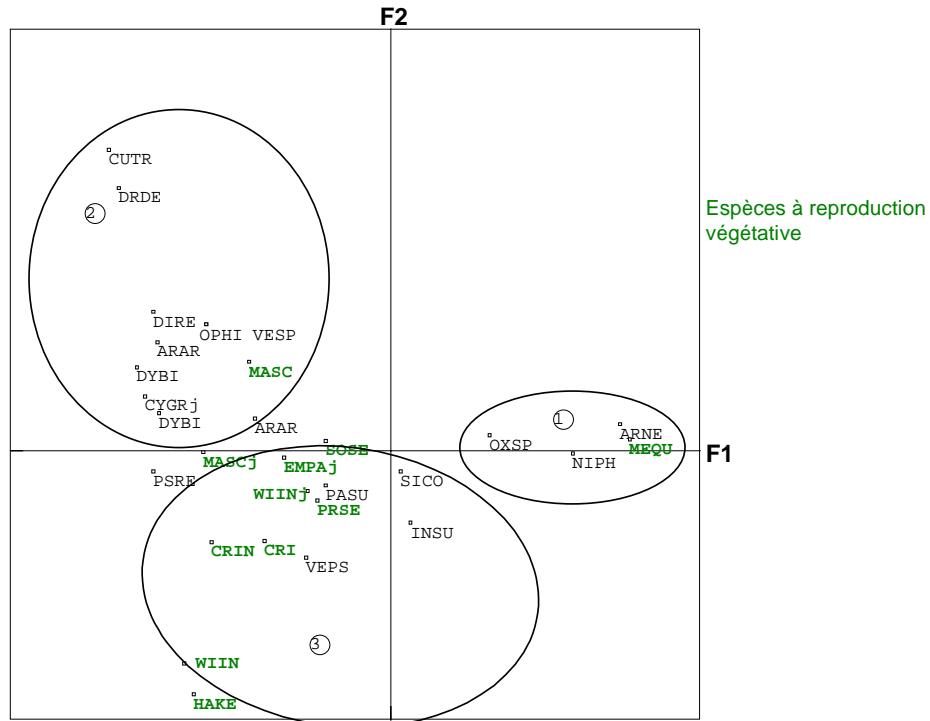


Figure 26 : AFC du tableau floristique de PM1 pour l'ensemble des espèces relevées (« futures » et « actuelles ») avec positionnement des espèces drageonnantes

Pour visualiser l'éventuelle gradation des espèces selon leur capacité à la reproduction végétative, elles ont été colorées. L'axe F1 sépare les espèces pouvant de reproduire de manière végétative des autres à l'exception de la Moracée *Malaisia scandens* (MASC) (Fig.26).

Il n'est cependant pas expliqué de manière significative par ce mode de dispersion ($P = 0,796$ et $R^2 = 0,002$) dans la mesure où les autres espèces ne sont pas opposées au groupe des « végétatives ».

On s'intéresse alors au mode de dispersion des fruits des espèces relevées.

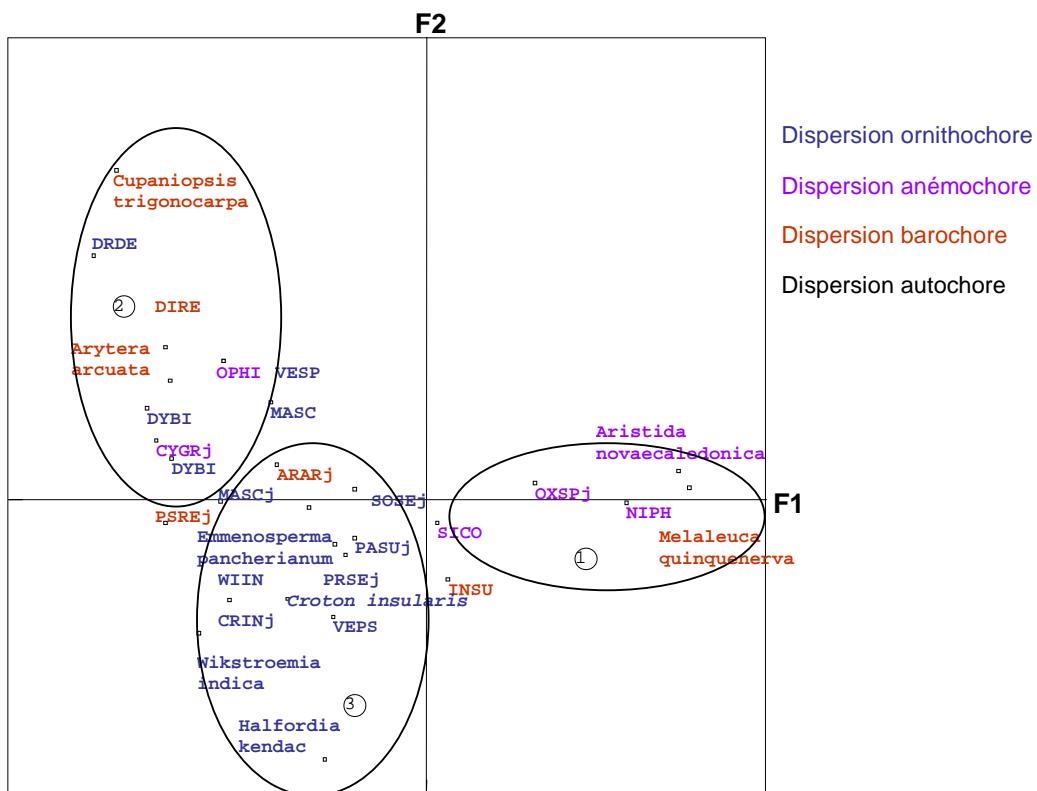


Figure 27 : AFC du tableau floristique de PM1 pour l'ensemble des espèces relevées (<> futures > et <> actuelles >) avec positionnement du mode de dispersion des fruits

Les axes 1 et 2 de l'AFC séparent les espèces en fonction du mode de dispersion de leurs fruits (Fig.27). Le groupe des espèces ornithochores (ellipse 3) s'oppose à celui des espèces anémochores (ellipse 1) et barochores (ellipse 2).

La distribution des espèces dans le nuage de points est en partie expliquée par le mode de dispersion des fruits. L'analyse de variance entre les coordonnées en abscisses des espèces et le mode de dispersion des fruits montre une relation ($P = 0,048$ et $R^2 = 0,208$). Le test est significatif mais d'autres facteurs interagissent.

On peut alors tester le positionnement des espèces végétales par rapport à leur exigence vis-à-vis de la lumière.

Les coordonnées en abscisses des espèces relevées sont corrélées à 91,3 % ($P < 0,001$) avec les mesures de LAI.

Certaines espèces se trouvent préférentiellement sur un type de placette. C'est le cas de la graminée *Aristida novaecaledonica* (Fig.28), espèce endémique, qui se localise essentiellement sur les placettes de savane ($P < 0,001$; $R^2 = 0,957$).

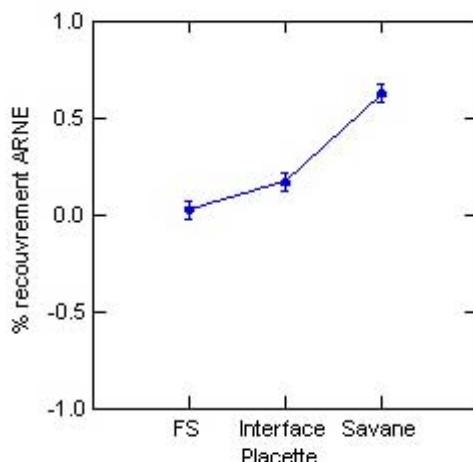


Figure 28 : Recouvrement d'*Aristida novaecaledonica* le long des transects à PM1

De la même manière, *Croton insularis* (Euphorbiacée) est inféodée aux zones d'interface ($P < 0,001$; $R^2 = 0,891$) (Fig.29). Cette espèce indigène est pionnière, elle colonise les zones ouvertes.

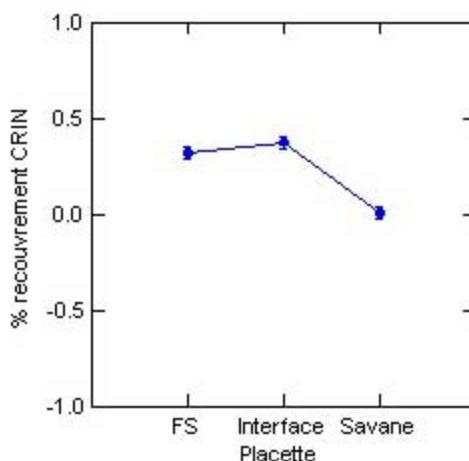


Figure 29 : Recouvrement de *Croton insularis* sur les placettes de PM1

Dysoxylum bijugum (Méliacée), espèce indigène, caractérise les placettes de forêt sèche ($P = 0,03$; $R^2 = 0,542$) (Fig.30).

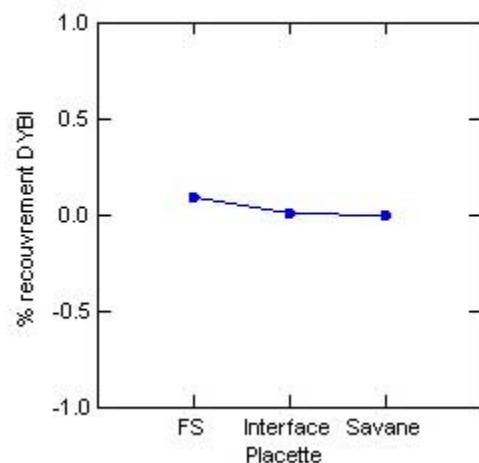


Figure 30 : Recouvrement de *Dysoxylum bijugum* sur les placettes de PM1

Melaleuca quinquenervia (Myrtacée) est l'espèce indigène caractéristique des savanes qui portent son nom. On obtient $P = 0,046$ et $R^2 = 0,496$ (Fig.31).

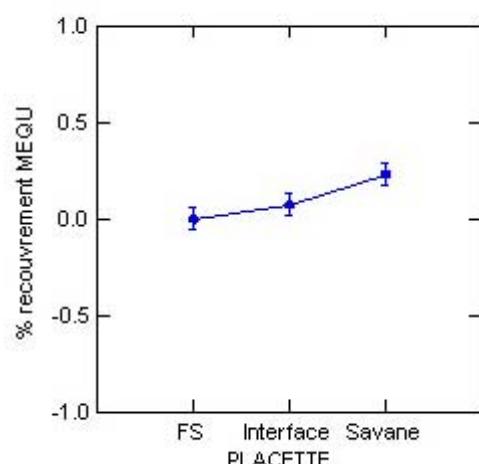


Figure 31: Recouvrement de *Melaleuca quinquenervia* sur les placettes de PM1

Pseuderanthemum repandum (Acanthacée) caractérise les placettes de forêt sèche sur le site de Pointe Maa (Fig.32). Il s'agit d'une espèce plutôt sciophile. Le test de Bonferroni donne P = 0,007 et R² = 0,667.

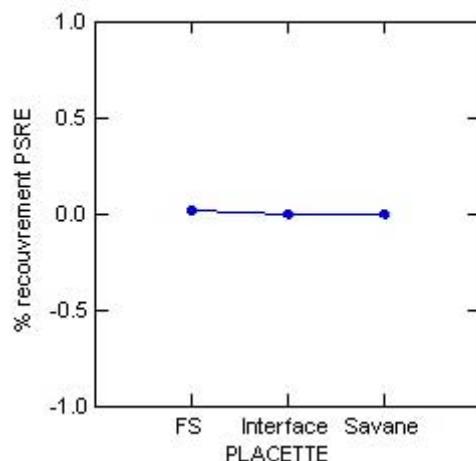


Figure 32 : Recouvrement de *Pseuderanthemum repandum* sur les placettes de PM1

Wikstroemia indica (Thymelaeacée) se retrouve aussi bien en zone forestière qu'en interface (P = 0,002 et R² = 0,743) (Fig. 33). Il s'agit d'une espèce arbustive qui affectionne les milieux plutôt ouverts. Son comportement, tout comme celui de *Croton insularis*, nous intéressera pour l'étude de la recolonisation de la forêt sèche sur la savane à Niaoulis.

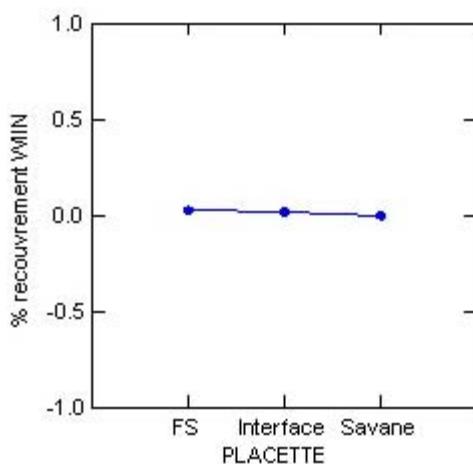


Figure 33 : Recouvrement de *Wikstroemia indica* sur les placettes de PM1

Il n'y a pas de relation entre l'inertie des axes et l'endémisme des espèces (pour F1, P = 0,961 et R² = 0,001, pour F2 P = 0,069 et R² = 0,221).

Il est ainsi possible de différencier trois groupes d'espèces particuliers sur les trois types de placettes. En milieu ouvert, sur les zones de savane, *Aristida novaecaledonica* et *Melaleuca*

quinquenervia dominent. La graminée a une dispersion anémochore. Les fruits de *Melaleuca* sont des pyxides. La dispersion est de type barochore.

Les espèces intermédiaires de lisière sont *Croton insularis*, *Wikstroemia indica* et *Emmenosperma pantherianum* (Rhamnacée).

Ces espèces ont en plus la capacité de se reproduire de manière végétative. *Croton insularis* drageonne (Fig.34) et les deux autres espèces réitèrent.



Figure 34: Drageon de *Croton insularis* (© C. Chambrey)

Les espèces relevées sur les placettes d'interface sont en majorité des espèces à dispersion ornithochore. Leurs fruits charnus et colorés sont très appréciés des oiseaux qui utilisent les ligneux comme perchoirs. Les espèces d'oiseaux que l'on retrouve en forêt sèche sont de petite taille comme les zosterops (*Zosterops lateralis* et *Z. xanthochrous*) ou des pigeons qui consomment les fruits de taille plus importante (*Ptilinopus greyii*) (Sylvain Gomez, com. pers.).

Les espèces de milieu fermé forestier sont essentiellement des Sapindacées comme *Arytera arcuata* ou *Cupaniopsis trigonocarpa*. Ces espèces ont un mode de dispersion des fruits de type barochore. Il s'agit de fruits déhiscents à trois chambres. Le fruit est de couleur rouge foncé à noir. Bien que cette couleur soit habituellement prisée des oiseaux, le fruit n'est pas charnu. Les graines ne sont pas consommées par les oiseaux et tombent au pied de l'arbre.

Les espèces forestières sont à tendance générale sciophile. Cependant, du fait des nombreux chablis qui ont affecté la presqu'île à la suite du passage du cyclone Erika, des espèces héliophiles du groupe précédent se retrouvent également en forêt.

V.4.3. Analyse des relevés floristiques de Pointe Maa-site 2

Les 32 espèces relevées sur le site de Pointe Maa-site 2 (PM2) sont dispersées selon les axes de l'AFC.

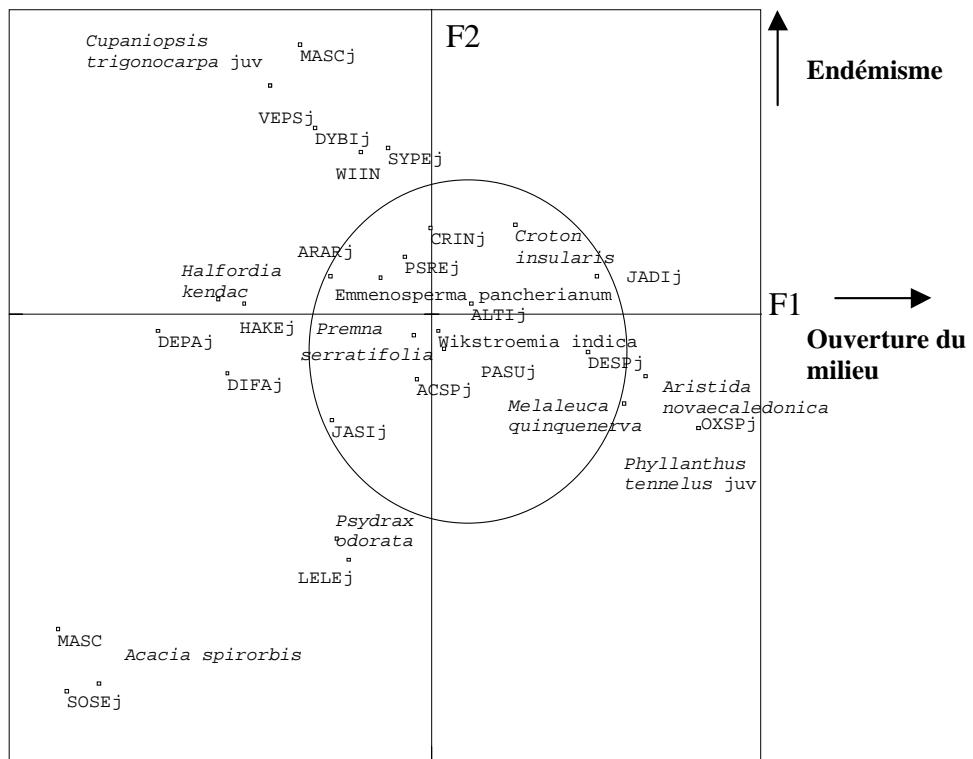


Figure 35: AFC du tableau floristique de PM2 pour l'ensemble des espèces relevées (« futures » et « actuelles »)

L'ellipse regroupe les espèces de milieu ouvert (Fig.35). Les espèces se positionnent par rapport à F1 en fonction de leur caractère par rapport à la lumière.

Les mesures de LAI varient significativement selon le type de placette ($P < 0,001$ et $R^2 = 0,906$). Les différences sont justifiées entre les placettes d'interface et de savane ($P = 0,002$) et entre les placettes de forêt sèche et d'interface ($P = 0,008$).

Chaque espèce du relevé floristique de PM2 a été renseignée par rapport à la mesure de LAI relative au type de placette sur laquelle on la retrouve préférentiellement.

On a pour cela sommé tous les indices d'abondance-dominance afin de relever le type de placette où l'espèce était la plus représentée. Dans le cas où l'espèce était également répartie entre deux types de placettes, la valeur de LAI prise en compte est la moyenne des mesures de LAI des deux types de placettes considérés.

Une analyse de variance entre les coordonnées en abscisse des espèces et les valeurs de LAI des placettes sur lesquelles on les retrouve permet d'évaluer leur dépendance écologique par rapport à l'ouverture du milieu.

L'axe F1 est lié à l'ouverture du milieu à 78 %. Les espèces situées à l'extrême positive de l'axe sont des espèces de milieu ouvert que l'on retrouve en savane (*Aristida novaecaledonica*, *Melaleuca quinquenervia* et l'Euphorbiacée *Phyllanthus tenuellus*).

Les espèces localisées à proximité de l'origine se retrouve en interface, il s'agit d'espèces pionnières comme *Croton insularis*, *Wikstromia indica*, *Halfordia kendac* (Rutacée), *Diospyros fasciculosa* (Ebénacée) (Fig.36) ou encore *Premna serratifolia* (Labiatée). Ces espèces ont un mode de dispersion ornithochore et peuvent se reproduire végétativement.



Figure 36: Drageon de *Diospyros fasciculosa* (©C. Chambrey)

Les espèces que l'on retrouve au niveau de l'extrémité négative sont les espèces de milieu fermé (*Malaisia scandens*, *Ventilago pseudocalyculata*, *Dysoxylum bijugum*). Le mode de dispersion n'est pas, sur ce site, une caractéristique permettant de différencier les groupements végétaux.

De plus, les espèces s'ordonnent en respectant un gradient lié à l'endémisme sur l'axe F2. Les espèces exotiques se localisent vers l'extrémité négative, les espèces indigènes vers l'origine et les endémiques vers l'extrémité positive. La différenciation se fait surtout entre espèces exotiques et endémiques ($P = 0,028$ et $R^2 = 0,219$).

V.4.5. Analyse des relevés floristiques de Païta

Les espèces à multiplication végétative ont été distinguées parmi les 35 relevées afin de comprendre l'organisation du tableau floristique selon les axes d'inertie.

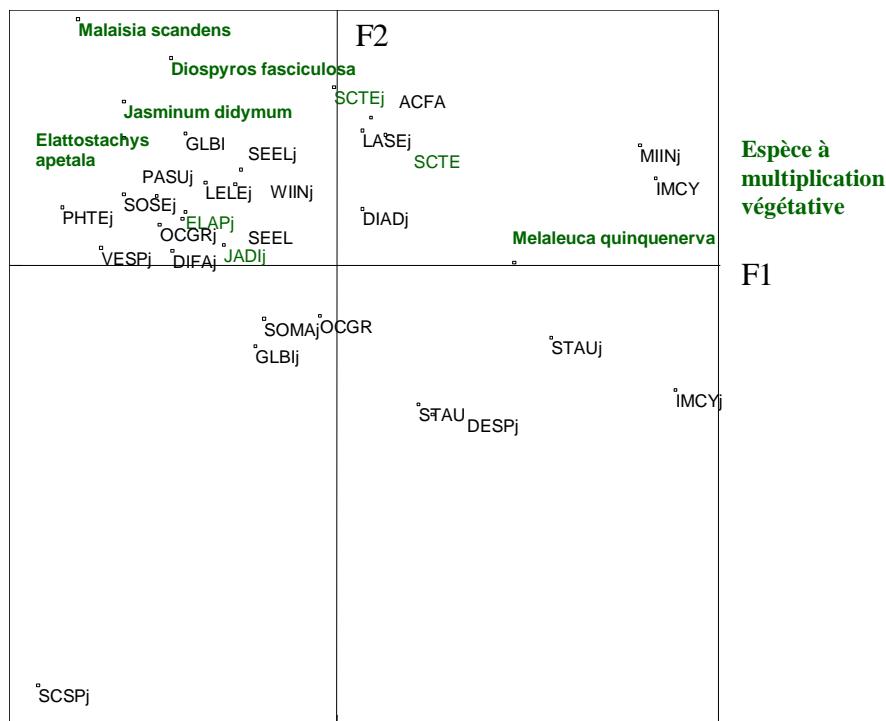


Figure 37: AFC du tableau floristique de Païta pour l'ensemble des espèces relevées (stade d'avenir et actuel)

L'axe F1 sépare les espèces capables de se reproduire de manière végétative (Fig.37). Les deux groupes ne s'opposent pas ($P = 0,140$; $R^2 = 0,069$).

Les espèces s'ordonnent selon un gradient d'ouverture du milieu. Certaines espèces sont essentiellement de milieu ouvert ou de milieu fermé. D'autres sont mixtes et peuvent se retrouver sur deux types de placettes (interface et savane, ou forêt et interface). Ce gradient de lumière est très fort sur l'axe F1 ($P < 0,001$; $R^2 = 0,749$).

La différenciation du couvert végétal est très nette entre les placettes de forêt et de savane ($P = 0,002$) et entre les placettes d'interface et de savane ($P = 0,046$). La distinction est moins visible entre les placettes de forêt et d'interface ($P = 0,256$).

A une moindre mesure mais toutefois de manière significative, l'axe F3 est également à relier avec un gradient d'ouverture ($P = 0,008$ et $R^2 = 0,422$).

L'endémisme est également un critère de gradation des espèces du nuage de points ($P = 0,016$ et $R^2 = 0,241$) sur l'axe F1 et sur l'axe F3 ($P = 0,028$ et $R^2 = 0,212$).

Le mode de dispersion des fruits n'est pas un facteur expliquant l'inertie des axes de l'AFC. Il n'y a pas de relation entre la position des espèces dans le nuage de points et leur mode de

dissémination. On obtient pour F1 : $P = 0,377$ et $R^2 = 0,10$. Pour F2, $P = 0,424$ et $R^2 = 0,09$. Pour F3, $P = 0,435$ et $R^2 = 0,089$.

Le site de Païta est très intéressant car la forêt a recolonisé la savane sur une surface très importante (5 ha soit un gain de 55%) en seulement 25 ans. Une zone forestière est désormais en place. La lisière avec la savane est de ce fait assez marquée. La forêt est dominée par une espèce de Sapindacée : *Elattostachys apetala*. Le mode de dispersion de ses fruits déhiscents est plutôt barochore.

V.4.6. Analyse des relevés floristiques du Ouen Toro

Sur les 36 espèces relevées dans le parc du Ouen Toro, on a distingué les modes de dispersion.

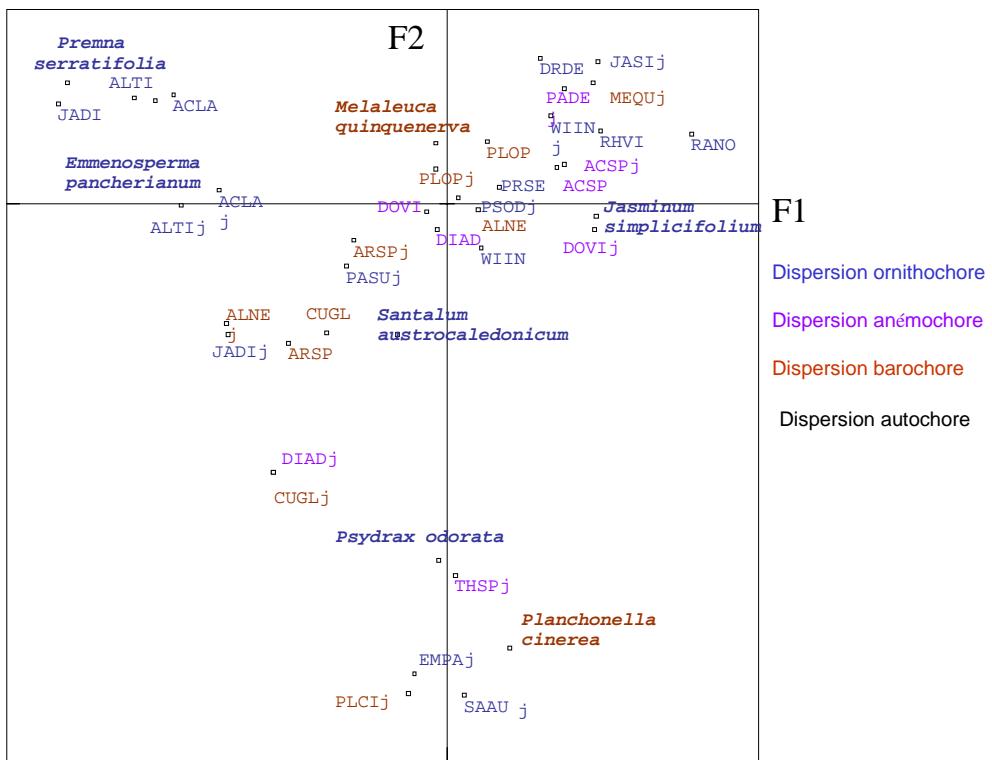


Figure 38: AFC du tableau floristique du Ouen Toro pour l'ensemble des espèces relevées (stade d'avenir et actuel)

Les espèces sont distribuées de façon aléatoire de part et d'autre des axes de l'AFC (Fig.38). Ainsi, le mode de dispersion des fruits ne permet pas d'expliquer la distribution des espèces dans le nuage de points (pour F1, $P = 0,275$ et $R^2 = 0,064$; pour F2, $P = 0,449$ et $R^2 = 0,04$; pour F3, $P = 0,067$ et $R^2 = 0,129$).

De plus, on note une faible relation entre le positionnement des espèces dans le nuage de points et la densité du couvert végétal ($P = 0,016$; $R^2 = 0,368$).

Le site du Ouen Toro est une zone de forêt sèche dégradée où l'espèce indigène et envahissante *Acacia spirorbis* (gaiac) domine. Le gaiac, héliophile, s'impose sur les espèces cicatricielles. Il en découle qu'aucun gradient de recolonisation n'est observable.

V.4.7. Analyse des relevés floristiques de Tina

Les espèces exotiques ont été différencierées parmi les 36 espèces relevées sur le site de Tina. Les relevés de terrain ont en effet permis de se rendre compte du fort envahissement des exotiques sur cette zone d'étude.

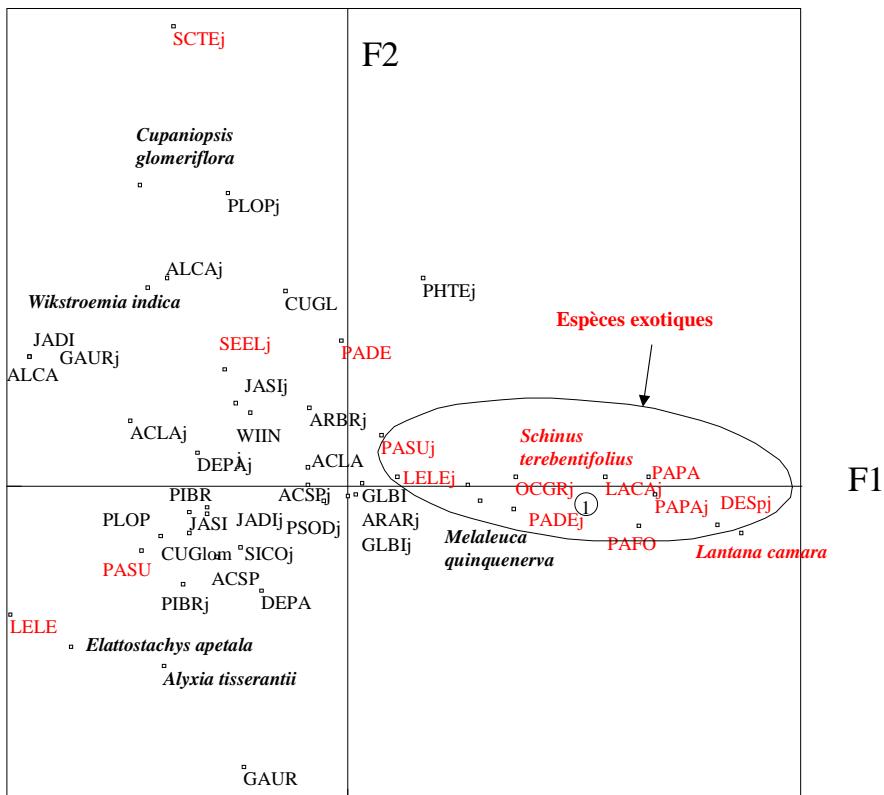


Figure 39: AFC du tableau floristique de Tina pour l'ensemble des espèces relevées (stade d'avenir et actuel)

La distribution des espèces sur le plan factoriel 1-2 de l'AFD ne dépend pas du mode de dispersion de leurs fruits ($p= 0,082$; $R^2 = 0,103$) (Fig.39).

Le site ne comporte pas de lisière nette avec la savane, les couverts végétaux sont relativement proches pour les trois types de placettes. Les espèces ne s'ordonnent donc pas à la faveur de leur caractère vis-à-vis de la lumière.

Du fait de la forte dégradation végétale du site, on peut tester l'influence du caractère indigène et exotique des espèces dans leur distribution par une ANOVA. Le statut biogéographique des espèces explique de manière significative mais très faible leur positionnement sur l'axe F1 ($P = 0,004$; $R^2 = 0,211$). L'endémisme des espèces n'explique pas à lui seul la distribution. Les espèces exotiques sont situées vers l'extrémité positive de l'axe F1. L'axe F1 regroupe également les espèces drageonnantes et qui réitèrent.

L'axe F2 est difficilement interprétable. Les espèces ne sont corrélables à aucune variable de milieu.

VI. DISCUSSION

L'analyse diachronique des photographies aériennes des cinq sites étudiés montre une progression générale de la forêt sèche sur la savane à Niaouli. La distinction des zones de savane et de forêt a permis d'estimer les surfaces gagnées (ou perdues dans le cas du Ouen Toro) par la forêt. Cette approche est essentiellement quantitative, il est en effet difficile d'avoir une idée de la qualité de la reconquête.

L'analyse diachronique est donc indissociable d'une évaluation de la structure, du couvert global et d'un relevé floristique complet afin d'obtenir des renseignements sur la régénération et la densité du sous-bois notamment, informations importantes pour évaluer l'avenir d'une forêt.

La superficie de forêt sèche ayant progressé sur la savane à Niaouli diffère de l'estimation faite lors de l'étude diachronique réalisée en 2004. Ceci s'explique par le fait que la zone d'étude a été restreinte cette année aux secteurs où il était pressenti qu'il y avait eu recolonisation et où il était possible de réaliser les inventaires botaniques. L'étude antérieure s'était quant à elle fixée aux 307 ha de la presqu'île de Pointe Maa.

La différence de l'étendue du couvert végétal est significative entre les placettes de forêt et savane et celles d'interface et de savane. Elle ne l'est pas entre les placettes de forêt et d'interface. Les ligneux ont déjà colonisé l'interface. Leur hauteur est moindre qu'en forêt mais leur densité est plus importante.

La lumière est le facteur essentiel de la stratification de la forêt. Ainsi, la composition floristique et structurale de chaque strate est une réponse de chacun de ses constituants à la quantité et à la qualité de lumière reçue. En savane, les herbacées et ligneux des strates inférieures sont les plus recouvrants. Plus on se déplace à l'intérieur de la forêt et plus le recouvrement des strates émergeantes augmente. En interface, le recouvrement maximal concerne essentiellement les classes de hauteur intermédiaires (1 à 4 m).

De plus, les diamètres inférieurs à 5 cm dominent sur les placettes d'interface. Ceci illustre un peuplement dynamique où la régénération est active. Les espèces sont essentiellement indigènes et forestières à l'exception des sites du Ouen Toro et de Tina.

L'analyse des états structuraux des peuplements forestiers permet d'avoir une vision de la dynamique engagée de la forêt sur la savane à l'interface de ces milieux. En revanche, l'analyse des relevés floristiques effectués sur les placettes ainsi que le diagnostic des caractéristiques biologiques des espèces relevées permet de mettre en évidence des groupes fonctionnels de recolonisation.

La première étape de la recolonisation nécessite qu'une espèce puisse s'installer sur un site. Pour cela, il faut que la diaspora soit présente à un moment sur le site, qu'elle puisse y germer et s'y établir. Deux cas sont envisageables : soit la diaspora est présente dans la banque de semences du sol en état de dormance, soit elle arrive sur le site postérieurement.

Les modes de dissémination des diaspores (barochorie, anémochorie, zoothchorie, autochorie) combinés avec la présence de semenciers influencent les capacités d'apparition d'une espèce végétale dans un site. Les semenciers doivent se localiser dans un rayon compatible avec la puissance de la dissémination (Van Andel, 1993).

La majorité des espèces relevées sur le terrain ont un mode de dispersion ornithochore. A Pointe Maa, la dispersion anémochore est bien représentée sur les placettes de forêt. La dispersion par le vent y est possible car la canopée est plus basse qu'en zone humide

(Cadenasso *et al.*, 2001). De plus, les trouées occasionnées lors du passage du cyclone Erika ont également une influence sur la pénétration du vent à l'intérieur de la forêt.

La dispersion dépend de la végétation présente sur le site. Les arbres isolés servent de perchoirs aux oiseaux et autres animaux. Les graines amenées n'ont par ailleurs pas toujours la possibilité de germer. Cela dépend entre autre de leur tempérament vis-à-vis de la lumière (espèces héliophiles ou sciaphiles) et de la présence d'eau (Janzen, 2002). Ainsi, une végétation dense ou clairsemée, associée à un sol humide, aura une influence sur la germination de ces espèces tout comme le fait qu'elles soient rapidement recouvertes ou non d'une litière.

Les capacités de multiplication végétative d'espèces (par stolons, rhizomes,...) influent également sur la colonisation par une nouvelle espèce, mais avec un rayon d'action plus faible.

Le processus de facilitation consiste en la modification du milieu par une ou plusieurs espèces afin de permettre l'installation d'une autre communauté (Kahn, 1982).

La modification du milieu par une espèce végétale peut être due uniquement à sa présence physique (ombrage, aération du substrat, amélioration de la litière, ...) mais aussi cortège de bactéries ou de mycorhizes qui l'accompagne (bactéries fixatrices d'azote, mycorhizes, ...). Certains auteurs (Van Andel *et al.*, 1993) séparent donc les mécanismes de facilitation, en facilitations directe et indirecte. Van Andel *et al.* (1993) rangent la facilitation indirecte dans les mécanismes écosystémiques de succession puisqu'il s'agit d'une interaction mixte entre le niveau des plantes et des autres organismes de l'écosystème.

La compétition est liée à l'accès aux ressources. Elle s'exerce potentiellement pour toutes celles qui sont en quantité limitée dans l'écosystème.

Ces trois phénomènes décrits plus haut font intervenir des espèces qui ont des comportements similaires. On peut donc les assembler dans des groupes fonctionnels.

En fonction des processus analysés, il est possible de retenir les espèces dominantes (en terme d'effectif, de fréquence, ou de surface terrière). Leurs caractéristiques biologiques permettent de comprendre les déterminismes régissant les processus de recolonisation.

Il ressort de l'analyse des relevés floristiques des cinq sites que les espèces végétales suivent un gradient lié à une augmentation de l'intensité lumineuse le long des transects.

Les résultats obtenus sur les deux sites de la presqu'île de Pointe Maa permettent de mettre en évidence un gradient de recolonisation de la forêt sèche sur la savane. Les espèces qui se retrouvent sur les placettes d'interface sont *Croton insularis* (Euphorbiacée), *Wikstroemia indica* (Thymelaeacée) et *Emmenosperma pantherianum* (Rhamnacée). Il s'agit d'espèces héliophiles, capables de germer dans des conditions de lumière forte.

Elles occupent rapidement l'espace et ont généralement la capacité à se reproduire de manière végétative. Elles participent à la reconstitution d'un couvert végétal mais n'assurent cependant pas sa stabilité (Riera, 1989). Le mode de dispersion des fruits est ornithochore. Elles forment donc un groupe fonctionnel d'espèces pionnières. Ces espèces sont arbustives, leur branchage est très ramifié et elles possèdent des feuilles coriaces de petites tailles (d'après PIER).

Un second groupe fonctionnel intervenant en interface est formé de l'*Arytera arcuata*, du *Cupaniopsis trigonocarpa* et du *Dysoxylum bijugum*. Ces espèces ont une dispersion barochore ou ornithochore.

Leurs plantules croissent dans des conditions lumineuses intermédiaires entre la pleine lumière et le sous-bois. Leur croissance est rapide.

A Païta, les espèces s'orientent selon un gradient lié à l'augmentation de l'intensité lumineuse. Les espèces exotiques ont également tendance à adopter des comportements proches.

Le peuplement est, en outre, dominé par la présence d'*Elattostachys apetala*. La recolonisation date de moins de 25 ans. Le mode de dispersion de cette Sapindacée est la barochorie et les semenciers sont localisés à une distance assez grande de son emplacement actuel. Le vent n'est donc pas le vecteur permettant d'expliquer son installation au sommet d'un mont.

Cette espèce n'est pas appétée par les cerfs en surnombre sur ce secteur (de Garine, 2003). Il est peu probable que son installation ait été causée par le déglutissement de graines par la faune sauvage. Une possibilité de dissémination peut éventuellement être liée à l'influence des rats mais aucun élément de preuve n'est disponible. Le fruit de l'*Elattostachys* étant déhiscent, et donc non charnu, il est généralement moyennement apprécié des rongeurs. Cependant, un fruit peut avoir différents modes de dispersion et *Elattostachys apetala* n'est peut-être pas exclusivement barochore. Ainsi, il est possible que des agents extérieurs (gouttes d'eau) s'infiltrent dans les chambres du fruit et lui confèrent une dispersion de type autochore (Riera, com.pers). Les graines sont alors éjectées à des distances plus grandes. Ce phénomène est une des explications possibles à l'installation de cette espèce.

Le site de Tina est très dégradé. Il subit un envahissement important du *Schinus terebentifolius* (faux poivrier) qui a la possibilité de s'installer rapidement par réitération. A l'image du Ouen Toro, le faux poivrier empêche les espèces cicatricielles de revenir sur la savane. La savane a tendance à reculer mais essentiellement à la faveur d'espèces exotiques.

Les espèces envahissantes sont un frein à la recolonisation normale de la forêt sèche sur la savane à Niaouli. C'est le cas au Ouen Toro avec *Acacia spirorbis* et à Tina avec *Schinus terebentifolius*. Les espèces envahissantes sont majoritairement héliophiles (Cadenasso *et al*, 2000) et l'embroussaillage se fait donc plutôt dans le sens savane à forêt.

L'analyse des photographies aériennes sur le site de Tina a montré une zone où la végétation avait regagné sur la savane à Niaouli mais le diagnostic écologique a montré qu'il s'agissait d'une zone dégradée composée d'espèces exotiques.

Plusieurs éléments sont source d'information vis-à-vis de l'état de dégradation du milieu. Il est intéressant d'estimer la densité de trouées observables dans le milieu qui traduisent des états de développement différents de la forêt. Les trouées sont des éléments de perturbation dans le couvert. Il s'agit également de zones où les espèces héliophiles pionnières sont plus abondantes. Elles profitent des ouvertures pour recoloniser le milieu.

Les espèces envahissantes sont également des causes de dégradation d'un milieu par perte de biodiversité.

Les perturbations relevées sont les chablis et les traces de cerfs. Les chablis affectent trois des cinq sites prospectés, Ouen Toro et Tina en sont exempts.

La différence n'est pas significative entre le nombre de chablis sur les placettes d'interface et de forêt pour établir une dépendance entre le facteur « type de placette » et la variable « chablis » ($P = 0,272$ et $R^2 = 0,288$).

De par son caractère de presqu'île, la Pointe Maa est plus sensible aux vents violents. Elle a subi de nombreuses destructions lors du passage du cyclone Erika en avril 2003. Il est probable que la plupart des chablis aient eu lieu à ce moment.

Les animaux herbivores, domestiqués ou sauvages, nuisent à la régénération du peuplement forestier par broutage et piétinement des repousses. Les signes de la présence de cervidés ont été répertoriés par leurs fèces mais de nombreux arbres écorcés ont également été observés. Ces observations concernent indifféremment le type de placette bien que les dégâts les plus préjudiciables portent sur la régénération en forêt sèche. Les espèces les plus appétées sont *Emmenosperma pancherianum*, *Arytera arcuata*, *Diospyros fasciculosa*, *Premna serratifolia*, *Ormocarpum orientale*. Les sites dégradés par les cerfs sont Pointe Maa (PM1) et Païta. La seconde zone prospectée à la Pointe Maa (PM2) a été mise en défens afin de prévenir les dommages et assurer au peuplement une meilleure régénération mais les cerfs, bien qu'en moindre nombre, franchissent toutefois les barrières.

Examen critique et perspectives

L'étude de la recolonisation de la forêt sèche sur la savane à Niaouli a été réalisée sur cinq sites pour lesquels il a été constaté une évolution de la surface d'un écosystème sur l'autre. Dans quatre cas, la forêt sèche a regagné sur la savane. Par contre au Ouen Toro, la forêt a reculé au profit de la savane qui subsiste de manière embroussaillée.

Les sites font apparaître des résultats assez différents, ceci est dû à une histoire différente pour chacune des zones. Bien qu'ils se situent tous sur une même zone géographique caractérisée par des conditions pédologiques et climatiques identiques, la recolonisation de la forêt se fait de manière unique dans chaque cas.

De plus, le fonctionnement de la forêt sèche est mal connu. Les études sur cet écosystème sont récentes, les relevés phénologiques ont débuté l'année dernière, et le recul n'est pas suffisant pour avoir une vision précise.

Dans ce contexte, l'étude aurait gagné à se focaliser sur un site en particulier (Pointe Maa par exemple) afin d'être plus approfondie et aboutir à des réelles propositions de restauration écologique.

L'avantage du site de Pointe Maa réside dans les chablis dont il a été affecté. De nombreuses trouées sont apparues dans le peuplement, ce qui illustre à plus petite échelle le phénomène de recolonisation sur les zones d'interface. On peut alors avoir accès aux différents stades de reconquête de la forêt. Une étude plus approfondie de ces zones de chablis pourrait donc compléter les informations obtenues lors de cette étude.

Il serait intéressant de compléter les caractéristiques biologiques des espèces avec des données phénologiques. Ce recueil des données nécessite un inventaire sur au moins une année complète. Il pourrait également être intéressant de relier cette étude à une analyse du comportement des oiseaux disperseurs sur une année (alternance du comportement saison sèche et saison humide) (Griz *et al.*, 2001).

CONCLUSION

En Nouvelle-Calédonie, les espaces pastoraux et les sites de forêt sèche sont intimement liés. La forêt sèche est en danger et en voie de disparition. Les savanes sont quant à elles confrontées à l'envahissement par des espèces végétales exotiques ou indigènes. Ces espèces font également pression sur les zones d'interface et sur la forêt.

Cette étude a permis de caractériser la manière dont la forêt sèche revient (ou recule) sur la savane à Niaouli sur cinq sites prioritaires de conservation.

Elle a permis de confirmer notre hypothèse, sur deux sites, puisque le groupement végétal de recolonisation est formé d'espèces pouvant se reproduire de manière végétative et qui possèdent un mode de dispersion de leurs fruits ornithochore.

Elle a également mis en relief le problème, pour la conservation des forêts, d'envahissement par des espèces végétales exotiques comme indigènes.

Ce phénomène d'envahissement par des espèces indigènes est encore assez mal connu. La protection de l'écosystème forestier devra donc passer par un programme d'élimination de ces végétaux qui entravent la régénération de la forêt sèche.

Les relevés botaniques réalisés sur les deux sites de la Pointe Maa ont permis d'établir un scénario de recolonisation de la forêt sèche. Ainsi, les espèces pionnières, à reproduction végétative et dispersion des fruits ornithochore, investissent les zones ouvertes d'interface. Elles sont de petite taille et leur développement est rapide. Les oiseaux responsables de la dispersion des fruits sont de petite taille et à déplacement fréquent mais de faible distance.

Des espèces cicatricielles s'installent ensuite en interface lorsqu'un couvert est formé. Il s'agit d'espèces sciaphiles à dispersion barochore.

Le site d'étude a de plus la grande qualité de comporter une interface très nette entre la savane à Niaouli et la forêt sèche, ce qui a facilité les estimations de surface des deux écosystèmes.

Cette étude a permis de se confronter une nouvelle fois au problème des ravages occasionnés par les cerfs. Beaucoup d'espèces sont en effet broutées et on peut alors se demander si les espèces qui ont été décrites comme pionnières n'ont pas bénéficié d'une sélection par désaffection des ruminants. Il serait donc intéressant de poursuivre cette étude en la comparant avec des relevés effectués sur des secteurs mis en défens.



Références bibliographiques

- Arbelaeaz M.V, Parrado-Rosselli A., 2005, *Seed dispersal modes of the sandstone plateau vegetation of the Middle Caqueta River region, Colombian Amazonia*, *Biotropica* 37 (1): 64-69.
- Aubréville A. et al., 1967, *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*, Museum national d'histoire naturelle.
- Bergès J.M., 1990, *Réflexions sur le système d'élevage en Nouvelle-Calédonie*, *Bulletin de liaison et d'information de l'UPRA-NC*, n°20 : 9-12.
- Cadenasso M.L., Pickett S.T.A., 2001, *Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors*, *Conservation Biology* 15: 91-97.
- Chave J., 2000, *Dynamique spatio-temporelle de la forêt tropicale*, Ann. Phys. Fr. 25: 95-109.
- Communication personnelle : Gomez S., 2005.
- Communication personnelle : PCFS, 2005.
- Communication personnelle : Riera B., 2005.
- Cornelissen J.H.C. et al, 2003, *Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide*, *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Davie J.H., Akeroyd J.R., Thomson D.H., 1998, *Progressive plant invasion and colonization of an area adjacent to ancient woodland at Edford Wood*, *Botanical Journal of the Linnean Society* 128: 87-98.
- De Garine-Wichatitsky M., 2003, *Projets cerfs rusa et milieux naturels en Nouvelle-Calédonie*, Rapport IAC-EFS n°2, 244p.
- Gargominy O., Bouchet P., Pascal M., Jaffré T., Tourneur J-C., 1996, *Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie*, Revue Ecol. Terre de la Vie 51 : 375-401.
- Griz L.M.S., Machado I.C.S., 2001, *Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil*, *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.
- Jaffré T., Veillon J.M., 1991, *La forêt sclérophylle de la Province Sud de la Nouvelle Calédonie*, Conventions Science de la vie- Botanique, ORSTOM.
- Jaffré T., Morat Ph., Veillon J.M., 1994, *La flore, caractéristiques et composition floristique des principales formations végétales*. Dossier Nouvelle-Calédonie. Bois et Forêt des Tropiques 242 : 31-43.

Jaffré T., Bouchet Ph., Veillon J.M., 1998, *Threatened plants of New-Caledonia : is the system of protected areas adequate?*, Biodiversity and Conservation 7: 109-135.

Janzen D.H., 1986, *Guanacaste National Park: ecological and cultural restoration*, Servicio de Parques Nacionales de Costa Rica.

Janzen D.H., 2002, Tropical dry forest : area de Conservation Guanacaste, northwestern Costa Rica. In *Handbook of Ecological Restoration*, PERROW M.R., DAVY A.J. (Eds), Cambridge University Press 2, 24: 559-583.

Kahn F., 1982, *La reconstitution de la forêt tropicale après culture traditionnelle (sud-ouest de la Côte d'Ivoire)*, Mémoire ORSTOM n°97, Paris, 150p.

Koop H., Sterck F.J., 1994, *Light penetration through structurally complex forest canopies : an example of a lowland rain forest*, Forest Ecology and Management 69: 11-122.

Mahé J., 2004, *Etude diachronique de la dynamique de trois paysages à forêt sèche*, IAC, 26p.

Morat Ph., Jaffré T., Veillon J.M., Mac Kee H.S., 1981, *Les formations végétales*, pl 15. Atlas de la Nouvelle-Calédonie, ORSTOM, Paris.

Météo France, 2000, *Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie*, Nouméa, 103p.

Prevost M.F., 1983, *Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française*, Rev. Ecol. (Terre, Vie) 38 : 121-145.

Puig H., 2001, Structures spatiales, temporelles et fonctionnement. In : *La forêt tropicale humide*, BELIN Editions, Paris : 237-244.

Pywell R. F. et al, 2003, *Plant traits as predictors of performance in ecological restoration*, Journal of Applied Ecology 40: 65-77.

Riera B., Puig H., Lescure J.-P., 1989, *La dynamique de la forêt naturelle*, Revue Bois et Tropiques, n°219, spécial Guyane.

Riera B., 1995, *Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière*, Revue Ecol. Terre et Vie 50 : 209-222.

Saporta G., 1990, *Probabilités, analyses des données et statistiques*, Technip, Paris, 493 p.

Tercinier G., 1963, *Les sols de la Nouvelle-Calédonie*, ORSTOM, 53p.

Toutain B, 1989, *Guide d'identification des principales graminées de Nouvelle-Calédonie*, IEMVT, Nouméa. Etudes et synthèse (39), 73 p.

Toutain B., Dulieu D., 1991, *Pâturages et parcours en Nouvelle-calédonie. Situation et perspectives*. In : IVème Congrès International des Terres de Parcours, France.

Van Andel J., Bakker J.P., Grootjans A.P., 1993, *Mechanisms of vegetation succession: a review of concepts and perspectives*, *Acta botanica neerlandica* 42: 413-433.

Van der Pijl L., 1982, *Principles of Dispersal in Higher Plants*, Springer-Verlag Editions, Berlin, 242p.

Veillon J.M., Dagostini G., Jaffré T., 1999, *Etude de la forêt sclérophylle de la Province Nord en Nouvelle-Calédonie*, Rapport de convention (n°10) Province Nord-IRD, 54p.

Wiens J.A., Crawford C.S., Gosz J.R., 1985, *Boundary dynamics : a conceptual framework for studying landscape ecosystems*, *Oikos* 45: 421-427.

WWF, 2000, Programme de conservation des forêts tropicales sèches en Nouvelle-Calédonie, Document de programme, 30 p.

Yao. J, Holt R.D., Rich P.M., Marshall W.S., 1999. *Woody Plant colonization in an experimentally fragmented landscape*, *Ecography* 22: 715-728.

Sites internet

Association Endemia: www.endemia.nc

Brisbane Rainforest Action & Information Network: www.brisrain.webcentral.com.au

Pacific Island Ecosystems at Risk (PIER): www.hear.org/pier/species/wikstroemia_indica.htm

ANNEXES

Annexe I Résultats structuraux sur les 5 sites étudiés

Annexe II Dispersion des espèces de forêt sèche

Annexe III Recouvrement des espèces relevées sur les placettes d'interface

Figure 1: Carte de la Nouvelle-Calédonie (d'après IGN, 1993)	5
Figure 2: Sites reliques de la forêt sèche (d'après Programme Forêt Sèche, SMAI)	9
Figure 3 : Feu affectant une forêt sèche	10
Figure 4: Zone d'interface sur le site de Pointe Maa (©A. Bocquet)	15
Figure 5: Envahissement par <i>Acacia spirorbis</i> au Ouen Toro (©A. Bocquet)	16
Figure 6: Site de la Pointe Maa en 1976	21
Figure 7: Site de la Pointe Maa en 2003	21
Figure 8 : Evolution des surfaces occupées par savanes et forêts sèches entre 1976 et 2003 sur le site de Pointe Maa (sites 1 et 2 confondus)	22
Figure 9 : Site de Païta en 1976	22
Figure 10 : Site de Païta en 2003	23
Figure 11: Evolution des surfaces occupées par les savanes et les forêts entre 1976 et 2003	23
Figure 12: Site du Ouen Toro en 1976	24
Figure 13: Site du Ouen Toro en 2003	24
Figure 14: Evolution des surfaces occupées par savanes et forêts entre 1976 et 2003	25
Figure 15: Site de Tina en 1976	25
Figure 16: Site de Tina en 2003	26
Figure 17: Evolution des surfaces occupées par savanes et forêts sèches entre 1976 et 2003	26
Figure 18 : Représentation des mesures de couvert végétal pour les 5 sites	27
Figure 19: Densité du couvert végétal en fonction du type de placette sur l'ensemble des 5 sites	28
Figure 20 : Répartition des hauteurs maximales sur les 5 sites étudiés selon le type de placette	28
Figure 21: Répartition du nombre moyen de tiges par classe de diamètre et par type de placette sur les 5 sites étudiés	31
Figure 22 : Comparaison du mode de dispersion des fruits sur l'ensemble des espèces de forêt sèche et sur les espèces relevées	32
Figure 23: Dispersion des fruits selon le type de placette sur les 5 sites étudiés	34
Figure 24: AFC des relevés floristiques des 5 sites pour l'ensemble des espèces relevées (stades d'avenir et actuel)	35
Figure 25: Représentation du mode de dispersion des fruits en fonction des abscisses des espèces relevées	36
Figure 26 : AFC du tableau floristique de PM1 pour l'ensemble des espèces relevées (« futures » et « actuelles ») avec positionnement des espèces drageonnantes	36
Figure 27 : AFC du tableau floristique de PM1 pour l'ensemble des espèces relevées (« futures » et « actuelles ») avec positionnement du mode de dispersion des fruits	37
Figure 28 : Recouvrement d'<i>Aristida novaecaledonica</i> le long des transects à PM1	38
Figure 29 : Recouvrement de <i>Croton insularis</i> sur les placettes de PM1	38
Figure 30 : Recouvrement de <i>Dysoxylum bijugum</i> sur les placettes de PM1	39
Figure 31: Recouvrement de <i>Melaleuca quinquenervia</i> sur les placettes de PM1	39
Figure 32 : Recouvrement de <i>Pseuderanthemum repandum</i> sur les placettes de PM1	40
Figure 33 : Recouvrement de <i>Wikstroemia indica</i> sur les placettes de PM1	40
Figure 34: Drageon de <i>Croton insularis</i> (© C. Chambrey)	41
Figure 35: AFC du tableau floristique de PM2 pour l'ensemble des espèces relevées (« futures » et « actuelles »)	42
Figure 36: Drageon de <i>Diospyros fasciculosa</i> (©C. Chambrey)	43
Figure 37: AFC du tableau floristique de Païta pour l'ensemble des espèces relevées (stade d'avenir et actuel)	44

Figure 38: AFC du tableau floristique du Ouen Toro pour l'ensemble des espèces relevées (stade d'avenir et actuel)	45
Figure 39: AFC du tableau floristique de Tina pour l'ensemble des espèces relevées (stade d'avenir et actuel)	46
Tableau I: Strates observées pour l'analyse de la structure verticale du peuplement	17
Tableau II: Classes de diamètres relevées pour l'analyse de la structure horizontale du peuplement	18
Tableau III: Modification des notations d'abondance-dominance en valeurs quantitatives	19
Tableau IV: Recouvrement par classe de hauteur sur les 5 sites étudiés	29
Tableau V: Recouvrement des espèces d'interface à PM1	30