

CNRT "Nickel et son environnement"

Rapport scientifique

Edition 2016

CORIFOR

Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages fragmentés sur sols ultramafiques

Tome Nickel et Environnement



Rapport Scientifique 2016

Caractérisation des connectivités
structurelle et fonctionnelle des
paysages fragmentés sur sols
ultramafiques

RAPPORT FINAL





*Étude réalisée dans le cadre des programmes de recherche financés par
le CNRT « Nickel & son environnement »*

Mai 2016

« CORRIDORS ENTRE ILOTS FORESTIERS »

Projet CoRiFor

Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle
des paysages fragmentés sur sols ultramafiques

Rapport final

Mai 2016

Ouvrage collectif coordonné par Philippe BIRNBAUM (Cirad/IAC) - UMR-AMAP)
Pour le consortium Cirad - IAC - IRD

AUTEURS :

Philippe BIRNBAUM (Cirad/IAC)
Morgan MANGEAS (IRD)
Laurent MAGGIA (Cirad/IAC)
Philippe MARMEY (IRD)
Marc DESPINOY (IRD)
Céline GOMEZ (IRD)
Vanessa HEQUET (IRD)
Céline CHAMBREY (IRD)
Thomas IBANEZ (IAC)
Hervé VANDROT (IAC)
Elodie BLANCHARD (IAC)
Géraldine BIDEAU (IAC)

Révision du document

Réf.	CSF n° 02CNRT.IAC/Corifor du 21/08/2012			
Version	Date	Rédacteur(s)	Qualité du rédacteur(s)	Révision pour CNRT
VF	31/05/2016	Philippe BIRNBAUM CIRAD/IAC	Coordinateur du programme	F. Bailly CNRT

Citation du document

Mots clés : Fragmentation, Corridor écologique, Connectivité, Conservation

En bibliographie, ce rapport sera cité de la façon suivante :

Birnbaum P, Mangeas M, Maggia L, Ibanez T, Despinoy M, Marmey P, Hequet V, Gomez C, Bideau G, Chambrey C, Vandrot H, Blanchard E. (2016) - Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages fragmentés sur sols ultramafiques. Projet Corifor. CNRT « Nickel & son environnement. 84 pages.

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	11
2. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE	13
2.1. SITE D'ÉTUDE	13
2.2. HISTOIRE DE LA FRAGMENTATION	13
2.3. SOURCES DES DONNÉES.....	16
3. RÉSULTATS	17
3.1. TÉLÉDÉTECTION ET ANALYSES SPATIALES	17
3.1.1. <i>Matériels et méthodes</i>	17
3.1.3. <i>Résultats</i>	22
3.2. ECOLOGIE ET RICHESSE FLORISTIQUE.....	25
3.2.1. <i>Matériels et méthodes</i>	25
3.2.2. <i>Résultats</i>	29
3.3. ADAPTABILITÉ DES GRAINES À LA DESSICCATION	34
3.3.1. <i>Matériels et méthodes</i>	34
3.3.2. <i>Résultats</i>	34
3.3.3. <i>Discussion</i>	40
3.3.4. <i>Conclusion</i>	41
3.4. MESURE DES FLUX DE GÈNES.....	43
3.4.1. <i>Objectifs, organisation, et description des travaux</i>	43
3.4.2. <i>Matériels et méthodes</i>	45
3.4.3. <i>Résultats</i>	48
3.5. CONNECTIVITÉS STRUCTURELLES ET FONCTIONNELLES	63
3.5.1. <i>Matériels et méthodes</i>	64
3.5.2. <i>Résultats</i>	66
4. CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS.....	70
4.1. MAQUIS ET FORÊTS, UN DESTIN COMMUN ?.....	71
4.2. FORMATIONS ARBORÉES, FORÊTS ET AUTRES CLASSES PARA-FORESTIÈRES	72
4.2. PROTÉGER : UNE DÉFINITION OU UNE STRATÉGIE ?	75
4.3. SYNTHÈSE DES RECOMMANDATIONS POUR UNE MEILLEURE GESTION DES FORÊTS	78
5. PERSPECTIVES	79
6. BIBLIOGRAPHIE	81
7. PRODUCTION	86

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Le projet Corifor, dont l'emprise est située au Sud de la Grande-Terre (A), recouvre un paysage dans lequel la forêt relique est fragmentée	13
Figure 2 : Évolution du paysage forestier de la zone du Grand Sud calédonien (A) entre le début du XXème siècle (Compilation des écrits de Sebert, 1864 ; des plans de Heckel, 1892 et des cartes des géomètres Martin, 1884 & 1885 ; Ratzel, 1897 ; Fulbert, 1905, 1906 et Grob, 1908) et le début du XXIème siècle (Carte de la forêt établie par photo-interprétation, cf. projet Corifor, 2012) et (B) entre le début du XXème siècle (en n'incluant que les cartes des géomètres) et le milieu du XXème siècle (photo-interprétation des images aériennes produites par l'armée américaine durant la période 1943-1954)	15
Figure 3 : Emprise de l'image Pléiades dans le sud de la Grande Terre (en vert avec ses quarts de scène C0 à C3).....	18
Figure 4 : Grafcet des procédures de traitement	19
Figure 5 : Étapes de l'apprentissage du modèle de détection des houppiers [A] et des zones homogènes (vert) vs hétérogènes (gris) [B] sur la cible 2.....	21
Figure 6 : Extractions (EXT1 et EXT 2 en gris) sur le quart de scène C1 (en couleur) avec les zones identifiées comme forêt (en jaune)	22
Figure 7 : Résultat du modèle sur les extractions EXT1 (A) et EXT2 (B). [Forêts (vert), formations arborées = houppiers non-forestiers (blanc) et formations non-arborées = non-houppier (noir)]	23
Figure 8 : Extractions d'une zone de l'image Pléiades et superposition des zones de forêts délimitées et validées depuis le terrain dans le cadre de la tâche T2 du projet Corifor (en jaune) (A). Classification automatique basée sur le couplage d'un modèle de détection des houppiers et d'un modèle neuronal (B). Vectorisation des unités forestières détectées (C)	23
Figure 9 : Classification finale en trois classes (Forêts (vert), formations arborées = houppiers non-forestiers (blanc) et formations non-arborées = non-houppier (noir). En jaune, les zones déterminées comme « forêt » utilisées comme base d'apprentissage	24
Figure 10 : Carte initiale des états de la végétation sur la zone d'emprise de l'image Pléiades (Forêt = vert ; Formations para-forestières = blanc ; Maquis = jaune)	26
Figure 11 : Corrections des limites spatiales de la couche forêt humide	26
Figure 12 : Cartographie des fragments forestiers dans la zone d'emprise de l'image Pléiades par photo-interpétation.....	27
Figure 13 : Plan d'échantillonnage aléatoire relatif à la superficie du fragment	28
Figure 14 : Protocole d'inventaire et données collectées à chaque point de sondage	29
Figure 15 : Regroupement des points d'inventaire selon leur dissimilarité (indice de Bray-curtis) laissant apparaître deux groupes bien distincts (les trois espèces qui rassemblent le plus les points d'inventaires dans chaque groupe sont indiquées à titre informatif)	30
Figure 16 : Ordination des points d'inventaire selon la dissimilarité de la composition floristique (Bray-Curtis) et positionnement des variables significatives de géométrie des fragments forestiers (Area = aire du fragment, Perimeter = périmètre du fragment, E-Dist = plus courte distance entre le point d'inventaire et la périphérie du fragment et PAratio = Ratio entre le périmètre et l'aire du fragment). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique.	30
Figure 17 : Distribution spatiale des points d'inventaire selon leur appartenance au Groupe 1 (bleu) et Groupe 2 (vert) de la classification floristique. Les points du Groupe 1 se trouvent principalement sur pente et les points du Groupe 2 en plaine	31
Figure 18 : Ordination des points d'inventaire selon la dissimilarité de la composition floristique (Bray-Curtis) et positionnement des variables significatives de l'environnement des fragments forestiers (Elevation = altitude, Slope = pente). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique.	31

Figure 19 : Corrélation linéaire entre la position des points d'inventaire sur l'axe 1 de l'ordination et leur richesse spécifique (***) = P.value < 0.001). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique.....	32
Figure 20 : Corrélation linéaire entre la position des points d'inventaire sur l'axe 1 de l'ordination et la proportion des espèces dont le type de fruits est dispersé par les animaux, le vent et la gravité (***) = P.value < 0.001 ; ns. = non-significatif). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique.....	32
Figure 21 : Géolocalisation et marquage d'arbres présentant un cycle de fructification pour les points d'inventaires COR001 (A) et COR061 (B).....	35
Figure 22 : Teneur en eau initiale exprimée en pourcentage du poids frais pour les graines de 13 espèces.....	37
Figure 23 : Isothermes de sorption pour l'espèce <i>Scaevola cylindrica</i> après dessiccation des graines dans des atmosphères à humidité relative contrôlée. Les deux isothermes correspondent à deux expérimentations indépendantes.....	37
Figure 24 : Isothermes de sorption pour dix espèces testées après dessiccation des graines dans des atmosphères à humidité relative contrôlée.....	38
Figure 25 : Germinations des graines de <i>Syzygium multipetalum</i> (A), <i>Diospyros vieillardii</i> (B), <i>Scaevola cylindrica</i> (C), exprimées en pourcentage du taux de germination du contrôle (C1) après dessiccation dans des atmosphères à humidité relative contrôlée. Les lots de graines notés de 1 à 9 correspondent à des taux de dessiccation préalables de 9%, 23%, 34%, 45%, 62%, 75%, 81%, 85%, 92%, respectivement. C1 correspond au témoin semé après récolte. ..	39
Figure 26 : Quantification de la tolérance à la dessiccation par la valeur RH50 pour 12 espèces après analyse de leur taux de germination en fonction du contrôle. RH50 correspond à l'humidité relative pour laquelle 50 % de la viabilité initiale des semences est perdue. En vert, espèces dont la RH50 est inférieure à 9% - espèces tolérantes. En orange clair, espèces dont la RH50 est comprise entre 9% et 92% - espèces sensibles. En orange foncé, espèce dont la RH50 est supérieure à 92% - espèce très sensible.....	40
Figure 27 : Description de la parcelle du Mont Dzumac (A) et sous-parcelle d' <i>Agathis Ovata</i> inventoriées jusqu'aux juvéniles (B).....	48
Figure 28 : Carte des récoltes d' <i>Agathis</i>	50
Figure 29 : Distribution en A) classes de hauteur et B) classes de diamètre au collet, des individus d' <i>Agathis ovata</i> matures de la parcelle de Dzumac. La flèche en bleu marque la limite du complément d'inventaire conduit sur les parcelles PH et PE (jusqu'aux juvéniles).....	51
Figure 30 : Corrélation taille – diamètre des <i>A. ovata</i> du mont Dzumac en fonction des milieux colonisés ; A) maquis versus forêt, B) en fonction des différents types de maquis rencontrés..	52
Figure 31 : Comparaison des corrélations hauteurs x diamètres en fonction des mesures opérées : collet versus DBH.....	53
Figure 32 : Chronologie d'apparition des allèles en fonction des milieux forêt ou maquis de la population d' <i>A. ovata</i> du mont Dzumac. Les allèles sont en bleu lorsque observés pour la première fois en maquis, en vert si forêt. Ils sont surlignés pour les relevés maquis et non surlignés pour ceux de forêt.....	58
Figure 33 : Échantillon des liens de parenté entre individus de la parcelle du Mont Dzumac (A) ; Liens de parenté décelés à l'échelle du territoire (B).....	62
Figure 34 : Zone d'étude pour l'analyse de connectivité.....	65
Figure 35 : Histogrammes de distribution des distances bord à bord séparant les fragments. L'histogramme de gauche représente les distances au plus proche voisin, celui de droite toutes les inter-distances.....	66
Figure 36 : Indices de connectivité à l'échelle du paysage en fonction du seuil de distance au-dessous de laquelle deux fragments forestiers sont considérés connectés. Calculs réalisés sous l'hypothèse d'un coût de déplacement homogène fixé à 1.	67
Figure 37 : Carte de connectivité dans le paysage selon différents seuils de distance au-dessous desquels les fragments forestiers sont considérés comme connectés. Les points représentent	

les centroïdes des fragments forestiers et les segments les connexions entre les fragments. La taille des points est proportionnelle à l'importance des fragments pour la connectivité dans le paysage (BC_IIC). Calculs réalisés sous l'hypothèse d'un coût de déplacement homogène fixé à 1. 67

- Figure 38 : Variation de l'importance de chaque fragment forestier pour la connectivité du paysage en fonction du seuil de distance choisi. Chaque ligne représente un fragment, les lignes en pointillés gris représentent les seuils auxquels l'importance des fragments a été évaluée et l'encadré représente les résultats en échelle log-log. Calculs réalisés sous l'hypothèse d'un coût de déplacement homogène fixé à 1. 68
- Figure 39 : Variation de la connectivité (Nb. de groupes) en fonction du coût attribué au déplacement en maquis (Axe Y), en formation arborée (Axe X) et du seuil de coût au-dessous duquel deux fragments sont considérés comme connectés. Le coût de déplacement en forêt est fixé à 1, c'est-à-dire le coût de la distance. 69
- Figure 40 : Exemples de variabilité de la connectivité entre les fragments forestiers selon différents scénarios de coût de déplacement en formations arborées (en excluant les déplacements en maquis)..... 69
- Figure 41 : Le temps de conversion entre les formations para-forestières et la forêt mixte dépend de l'enrichissement floristique, lui-même dépendant de la connectivité (= distance) au réservoir forestier. Les inventaires Corifor contiennent toutes les phases intermédiaires qui témoignent d'une transition graduelle depuis les formations para-forestières strictes, dominées par le couple *Gymnostoma/Codia* jusqu'aux forêts mixtes et diversifiées qui peuvent parfois contenir encore les stigmates de cette phase dynamique au travers de vieux et gros *Gymnostoma/Codia* sénescents dans la canopée..... 74
- Figure 42 : Les lisières sont inhérentes à la forêt, leur suppression, par exemple pour le passage d'une route, entraîne inexorablement leur régénération au dépend du cœur de la forêt..... 75
- Figure 43 : Exemple d'une organisation des enjeux de conservation prenant en compte les capacités de conversion au sein de quatre grands massifs forestiers à conserver intégralement et de corridors entre îlots forestiers à maintenir et/ou renforcer 77

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Corrélations entre indices de végétation	20
Tableau 2 : Espèces marquées sur le terrain et présentes dans l'inventaire floristique de la tâche 2. Les espèces sur fond vert sont les espèces testées pour la tolérance à la dessiccation.	36
Tableau 3 : Liste des inventaires et récoltes d' <i>Agathis</i> sur le site du mont Dzumac	49
Tableau 4 : Liste des récoltes d' <i>Agathis</i> hors site du mont Dzumac	49
Tableau 5 : Diversité allélique des 5 locus choisis (A) et fréquence allélique par locus (B)	55
Tableau 6 : Les premiers loci retenus à l'échelle des <i>Agathis</i> néo-calédoniens.	56
Tableau 7 : Données génétiques de bases pour la population d' <i>A. ovata</i> du mont Dzumac.....	56
Tableau 8 : Distribution de la diversité génétique (AMOVA) et calcul des distances génétiques (Fst) entre populations	60
Tableau 9 : Parents potentiels des juvéniles de la sous-parcelle HP	61
Tableau 10 : Géniteurs potentiels hors parcelle du mont Dzumac.....	61

LISTE DES SIGLES & ABREVIATIONS

CORIFOR	CoR ridor entre Ilots F orestiers
CNRT	Centre National de Recherche Technologique
CIRAD	Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
CTFT	Centre Technique Forestier Tropical (1949-1992)
DBH	<i>Diameter at Breast Height</i> : Diamètre du tronc mesuré à hauteur de poitrine (#1,3 m de hauteur)
DITTT	Direction des Infrastructures, de la Topographie et des Transports (Gouvernement de Nouvelle-Calédonie)
IRD	Institut de Recherche pour le Développement
IAC	Institut Agronomique néo-Calédonien
NC-PIPPN	New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plots Network

Projet CoRiFor

« CoRidor entre Ilots Forestiers »

Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages fragmentés sur sols ultramafiques

1. INTRODUCTION

La conservation et la réhabilitation des corridors écologiques entre fragments forestiers est une préoccupation majeure des acteurs de l'industrie minière et des services de conservation des Provinces Nord et Sud. Elle vise à maintenir et à renforcer les échanges entre les fragments forestiers afin d'assurer la pérennité des populations au sein des fragments. Plusieurs programmes, du génie civil ou écologique, participent ensemble au remodelage des paysages et à leur re-végétalisation. L'une des principales difficultés pour mener à bien ces programmes de re-végétalisation réside dans la sélection des groupements végétaux les plus adéquats pour permettre d'amorcer convenablement la succession forestière en harmonie avec les conditions environnementales. La mise en place des corridors écologiques demande ainsi une connaissance préalable de l'organisation des unités de paysages en relation avec les conditions environnementales.

La fragmentation forestière transforme un paysage forestier en une mosaïque d'unités de végétation dont la composition et la structure varient de proche en proche. Ainsi les fragments forestiers se retrouvent séparés par des formations végétales plus ou moins denses allant jusqu'au sol nu. Cependant cette fragmentation structurale n'entraîne pas forcément une interruption totale des échanges dès lors que les capacités de transfert des organismes contrebalancent l'isolement des populations. Les plantes sont des organismes qui ne se déplacent pas, ainsi l'importance des effets de la fragmentation spatiale repose sur les capacités de transfert des diaspores d'un fragment à l'autre et varie donc intensément d'une espèce à l'autre en fonction de leurs modes et de leurs capacités de dispersion. En réalité, la fragmentation d'un paysage exerce un filtre sur les espèces en bloquant davantage celles qui sont incapables de franchir les espaces inter-fragments que celles dont les vecteurs de dispersion permettent des transferts à longue distance indépendamment des ruptures de l'habitat forestier.

L'objectif principal du projet CoRiFor est de déterminer dans quelle mesure la fragmentation actuelle des paysages agit sur les relations liant la composition (floristique et biologique) des peuplements forestiers avec la structure (superficie et distance inter-isolat) d'un environnement forestier fragmenté.

La démarche retenue consiste à confronter les composantes des peuplements forestiers, au travers des espèces les plus communes et de leur capacité de dispersion, avec les caractéristiques structurales du paysage fragmenté, mesuré sur une grande superficie par les méthodes de la télédétection. Par ailleurs, cette approche permettra d'analyser la connectivité au travers de deux échelles principales qui sont 1) le paysage ou peuplement par le biais des inventaires floristiques et de la caractérisation des paramètres structuraux et 2) le fonctionnement des organismes par le biais de la mesure et de l'estimation des capacités de dispersion et d'adaptation aux conditions écologiques.

Le projet est articulé autour de quatre grandes disciplines qui répondent chacune à l'objectif commun de caractériser la connectivité écologique du paysage fragmenté.

- **T1.** La télédétection permet de définir la connectivité structurelle (caractéristiques géométriques) qui lie les unités de paysages.
 - **Morgan Mangeas, IRD-UMR-ESPACE-DEV (resp.)**
 - **Marc Despinoy, IRD-UMR- ESPACE-DEV**
 - **Céline Gomez, IRD- UMR- ESPACE-DEV**
- **T2.** L'écologie permet de définir la connectivité écologique (similitude floristique et structurale) qui unie les fragments forestiers.
 - **Philippe Birnbaum, IAC/CIRAD-UMR-AMAP (resp.)**
 - **Vanessa Hequet, IRD-UMR-AMAP**
 - **Thomas Ibanez, IAC - Axe II**
 - **Hervé Vandrot, IAC - Axe II**
 - **Elodie Blanchard, IAC - Axe II**
 - **Céline Chambrey, IAC - Axe II**
- **T3.** L'approche biologique porte sur la connectivité fonctionnelle potentielle qui fixe les probabilités de colonisation des nouveaux espaces et les capacités d'installation des espèces constitutives des peuplements.
 - **Philippe Marmey, IRD-UMR-DIADE (resp.)**
- **T4.** La génétique mesure le degré de connectivité fonctionnelle réelle qui persiste au sein d'une population en fonction de la fragmentation pour un modèle spécifique donné.
 - **Laurent Maggia, IAC/CIRAD-UMR-AGAP (resp.)**
 - **Géraldine Bideau, IAC - Axe II**
 - **U. SARA, IAC**

A cela vient s'ajouter une tâche de compilation et de synthèse des résultats (**T5**) définissant l'état des connectivités structurelles et fonctionnelles ainsi que l'identification des corridors forestiers à maintenir ou à mettre en place en se basant sur les résultats des autres activités.

Dans le cadre de ce rapport final, nous présentons l'état des activités menées au niveau des différentes tâches et les conclusions/recommandations auxquelles nous aboutissons à l'issue de ce projet. Par ailleurs, la tâche 3, portant sur l'approche biologique au travers de la mesure de la dessiccation des graines n'a pas pu être menée jusqu'à son terme en raison d'un retour d'expatriation du chercheur, Philippe Marmey, en début d'année 2015. Les travaux réalisés au sein de cette tâche sont inclus dans ce rapport mais n'interviennent pas ou peu dans les recommandations du fait de résultats partiels.

2. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE

2.1. SITE D'ÉTUDE

L'emprise générale du projet Corifor est concentrée dans le secteur sud de la Grande-Terre aux abords de la plaine des lacs, entre Prony et Yaté, incluant la concession de Goro sur un secteur d'environ 180 km² couvert par une image satellite haute résolution (Pléiades) acquise dans le cadre de cette étude (Figure 1). L'emplacement de cette zone recouvre une grande quantité de fragments forestiers, sur des secteurs à la fois relativement accessibles et pour lesquels nous disposons parallèlement de nombreuses données de terrain.

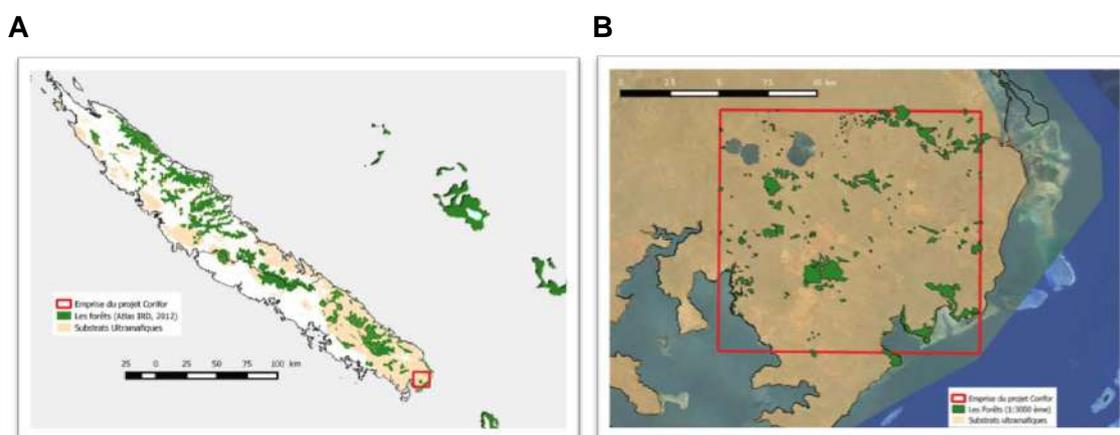


Figure 1 : Le projet Corifor, dont l'emprise est située au Sud de la Grande-Terre (A), recouvre un paysage dans lequel la forêt relique est fragmentée

2.2. HISTOIRE DE LA FRAGMENTATION

La fragmentation actuelle de la forêt dans le Grand Sud Calédonien résulte de la succession de nombreuses activités anthropiques, notamment les exploitations forestières et minières (cobalt, fer, nickel) qui ont progressivement morcelé le paysage ne laissant alors que quelques stigmates des forêts originelles. En effet, le paysage du «Grand Sud» Calédonien a été sévèrement modifié par la diminution de la couverture forestière au profit des maquis dont l'importance actuelle résulte directement et sans aucun doute, des perturbations d'origine anthropique. Même si cette conversion entre écosystèmes a probablement débuté avant l'arrivée de l'homme, notamment au travers d'incendies spontanés (Stevenson et al., 2001 ; Stevenson et Hope, 2005), les documents historiques témoignent d'une transformation majeure de ce paysage concomitante avec l'arrivée des européens et le développement industriel déployé à la fin du XXème siècle. Avant cette époque, le paysage du Grand Sud est encore couvert en majeure partie d'une forêt dense humide (Utard, 2015). La description du paysage par Sebert en 1874 révèle ainsi l'existence d'un cordon forestier continu qui s'étend le long de la côte depuis le Mt Dore jusqu'aux Mt Touaourous, à proximité de Yaté. Ce cordon se prolonge à l'intérieur des terres par trois grands diverticules de forêt qui se rejoignent et entourent le plateau central, non végétalisé et constitué de sols ferrallitiques, initialement appelé "plateau de fer" et plus récemment "le diamant de Goro", dans lequel se concentrent les activités minières nickélifères actuelles.

La modification du paysage a brutalement commencé en 1867, après les travaux de Sebert qui révèlent l'existence de ces vastes forêts situées à proximité de la baie de Prony, faciles à exploiter et constituées d'essences forestières à haute valeur économique. Cette exploitation intervient à une époque où l'administration française importait la quasi-totalité de son bois en provenance de l'Australie, de la Nouvelle-Zélande, ou encore de la Californie. Durant la période 1867-1870, environ 8 à 10 000 m³ de bois, principalement composés de chêne-gomme (*Arillastrum gummiferum*, 50%), de kaoris (*Agathis spp.*, 15%), d'acacia (*Archidendropsis granulosa*, 4%), de tamanou (*Calophyllum caledonicum*, 4%) et de houps (*Montrouziara cauliflora*, 2%) ont été extraits par moins de 50 travailleurs et exportés depuis la baie de Prony (Sarlin, 1949, Richer de Forges, 2008). Cette exploitation est rapide et destructive. En 1877, ces exploitants forestiers sont déjà concentrés au plus loin de la baie de Prony dans la forêt de kaoris, située près du Mt Ongouné et de l'entreprise minière actuelle.

La récolte du bois dans la baie de Prony a été officiellement fermée en septembre 1910 par l'autorité pénitentiaire française. Néanmoins de nombreuses petites entreprises privées profitent encore des installations déjà en place (rails, câbles, chemin de débardage, wharf de Prony) et poursuivent l'exploitation forestière à des fins d'exportation vers l'Australie. C'est ainsi que jusqu'en 1930, plus de 63 000m³ de bois, principalement des kaoris, sont exportés vers l'Australie (Valette, 2006). La conjugaison entre l'augmentation des frais de douane et la dévaluation de la livre australienne a contribué à la fermeture du marché d'exportation. L'exploitation des forêts de cette zone a été partiellement poursuivie pour le marché local et s'est finalement arrêtée avant la Seconde Guerre mondiale.

L'exploitation forestière est sans aucun doute la principale responsable de la fragmentation actuelle même si certaines exploitations minières (Cobalt, Fer, Chrome et Nickel) développées localement ont contribué à la réduction des superficies forestières sur certaines collines exploitées. En plus de ces volumes de bois extraits des forêts humides, il convient d'ajouter les perturbations indirectes qui relèvent de la construction des infrastructures nécessaires à l'exploitation (chemins de débardage, construction des rails et du wharf de Prony). En 1938, la chambre d'agriculture explique ainsi que les 21 000m³ de grumes exploités entre 1922 et 1938 ne représentaient en réalité que la partie valorisable issue de l'abattage d'environ 60 000 m³ de bois en tenant compte les dégâts causés par le percement des voies d'accès et le débardage.

Par ailleurs, si les kaoris ont été intensément coupés pour la qualité de leur bois, ils ont également été exploités pour la qualité de leur résine. Cette conjugaison a fait régresser de façon spectaculaire les kaoris dits « de forêt » (*Agathis lanceolata*), qui étaient communs dans le « grand Sud » (Lowry, 1998). Enfin la disparition des peuplements des kaoris du sud de l'île a été accentuée par les brûlis pratiqués lors des prospections minières afin de localiser les affleurements riches en métaux. C'est ainsi qu'au moins trois feux de brousse importants signalés à la fin de l'année 1902 se maintiennent durant plus d'une semaine dans le bloc sud entre Port Boisé et la baie de Prony (Sarlin, 1954). A ces pressions d'origine anthropique se superposent au moins trois ouragans majeurs, qui ont détruit en 1880 plus de 20 000m³ d'arbres sur pied et plus de 50 000m³ de bois de chauffage collectés sur le terrain (Dugain, 1953).

Le plus ancien schéma illustrant l'emprise de la forêt dans le paysage du Grand Sud est issu des travaux de Heckell (1892) qui se base sur les écrits de Sebert (1864) pour dresser une esquisse des ensembles forestiers. Cependant les cartes les plus précises ont été produites par quatre géomètres dont Martin (1884, 1885), Ratzel (1897), Fulbert (1905, 1906) et Grob (1908). Ultérieurement, les photographies aériennes produites par l'armée américaine durant la période 1943-1954 constituent une source appropriée pour évaluer l'état des massifs forestiers au milieu du XX^{ème} siècle, durant la Seconde Guerre mondiale. Enfin, les images satellite récentes, notamment les images Pléiades, dont l'une est acquise dans le cadre de ce projet permet de donner une image de l'état de la

fragmentation au début du XXIème siècle. En dépit de la différence des modes d'acquisition, de traitements, de géo-références et de résolutions, cette superposition de trois états du paysage permet tout de même de retracer l'histoire de la fragmentation du Grand Sud Calédonien.

À l'aube du XXème siècle, les descriptions produites par Sebert (1864) et Heckel (1892) sont conformes aux plans produits par les géomètres à l'exception de certaines limites (Figure 2). Plusieurs ensembles forestiers sont effectivement répartis autour du plateau ferrallitique actuel (ou « plateau de fer » de l'époque) dans lequel trois blocs principaux étaient prédominants : i) l'un situé au sud-ouest autour de la baie de Prony, se prolongeant jusqu'aux réserves actuelles du « Grand Kaori » et « Forêt Nord »; ii) un autre situé au sud-est autour de Port-Boisé et iii) un dernier situé au nord-est près de Yaté, dans le prolongement de l'actuelle réserve de la « Fausse Yaté ». Un quatrième ensemble de fragments situé au nord-ouest, moins continu est discernable autour du lac en huit probablement en connexion avec l'actuelle réserve des Chutes de la Madeleine.

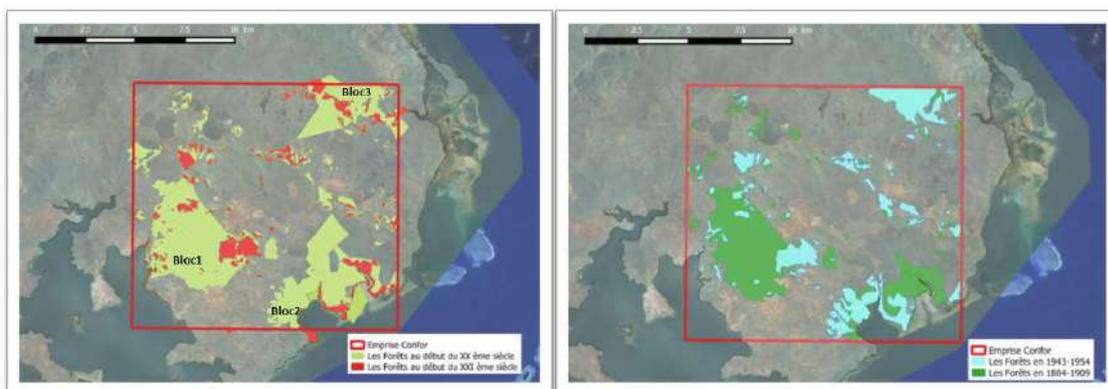


Figure 2 : Évolution du paysage forestier de la zone du Grand Sud calédonien (A) entre le début du XXème siècle (Compilation des écrits de Sebert, 1864 ; des plans de Heckel, 1892 et des cartes des géomètres Martin, 1884 & 1885 ; Ratzel, 1897 ; Fulbert, 1905, 1906 et Grob, 1908) et le début du XXIème siècle (Carte de la forêt établie par photo-interprétation, cf. projet Corifor, 2012) et (B) entre le début du XXème siècle (en n'incluant que les cartes des géomètres) et le milieu du XXème siècle (photo-interprétation des images aériennes produites par l'armée américaine durant la période 1943-1954)

Au milieu du XXème siècle, le paysage est déjà très fragmenté et assez proche de celui que l'on rencontre au début du XXIème siècle, notamment le bloc 1, du « Grand Kaori », situé autour de la baie de Prony et dans une moindre mesure le bloc 2 dans sa partie Nord. À cette époque le bloc 3 est peu ou pas fragmenté et ses contours diffèrent peu de ceux du début du siècle. Durant la seconde moitié du XXème siècle, la fragmentation s'intensifie. Les blocs 2 et 3 sont fortement morcelés et les fragments forestiers encore présents autour des chutes de la Madeleine sont supprimés du paysage.

La fragmentation du Grand Sud Calédonien est donc un événement brutal et relativement récent dont l'origine anthropique ne fait aucun doute. Cette altération du paysage végétal, qui reflète principalement le défrichement dû à l'exploitation forestière et secondairement minière, a transformé un environnement forestier en une végétation basse et secondaire nommé aujourd'hui « maquis minier ».

2.3. SOURCES DES DONNÉES

Pour chacune des tâches de ce projet, les équipes ont procédé à une compilation des données nouvellement acquises ou disponibles dans les anciens inventaires forestiers, les différentes analyses cartographiques, les collections d'herbier et la bibliographie.

Les données utilisées pour produire ce travail reposent sur :

La compilation de données :

- inventaires du réseau *NC-PIPPN*¹ réalisés par l'IRD dans la zone de forêt Nord et dans la zone de la Wadjana,
- données d'inventaires collectés par l'IAC dans le cadre d'une étude portant sur la Kwé Nord
- données relatives aux types de fruits et graines compilées depuis la bibliographie et les mesures acquises sur les fruits/graines secs collectés dans l'herbier de l'IRD de Nouméa
- extraction et organisation des données existantes sur l'espèce *Agathis ovata* à partir de l'herbier de l'IRD de Nouméa (NOU)
- compilation de données historiques et cartographiques retraçant l'évolution des fragments forestiers dans l'emprise de la zone d'étude

L'acquisition de données :

- acquisition d'une image satellite haute résolution (Pléiades, 13 juillet 2012) et les analyses de texture
- mesures complémentaires des tailles de graines et de fruits réalisées sur les échantillons d'herbier déposés à l'herbier de l'IRD de Nouméa (NOU)
- inventaires floristiques entrepris dans les fragments forestiers
- collectes de fruits/graines et test de germination réalisés
- prospections et récoltes de matériels frais (jeunes feuilles) sur le terrain
- mise au point des techniques de conservation en laboratoire et d'extraction d'ADN à partir des jeunes feuilles
- recherche et mise au point de marqueurs moléculaires (microsatellites)

Les analyses sont réalisées au travers de différents logiciels incluant les bases de données (PI@ntNote, PostGresql), les systèmes d'information géographique (ENVI/IDL, ArcGIS et QGIS), les logiciels d'analyses statistiques et mathématiques (R, Maths-Lab, FragStat, PostGIS) ou encore les logiciels de bio-informatiques dédiés à la reconstruction de séquences pour l'approche haut débit (GeneMapper® Software V4.0., Cervus).

¹ *New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plots Network*

3. RÉSULTATS

Les résultats acquis durant le projet sont présentés ci-dessous pour chacune des tâches.

3.1. TÉLÉDÉTECTION ET ANALYSES SPATIALES

Pour aboutir à la délimitation des unités forestières par approche satellitaire, des développements méthodologiques ont été réalisés pour le traitement d'une image satellitaire à très haute résolution spatiale (0,5 m) provenant du capteur Pléiades. L'objectif final est de cartographier et caractériser les unités forestières afin de fournir un support à l'étude de la composante structurelle de la connectivité des habitats forestiers. Il existe plusieurs méthodes pour délimiter les unités forestières basées sur i) des approches de segmentation à partir des valeurs radiométriques des pixels (Hagner, 1990), ii) des approches qui se focalisent sur la détection de houppiers (Leckie et al, 2003) et iii) des méthodes qui tiennent compte des caractéristiques comme l'homogénéité de la région ciblée (Wang et al, 2007). La méthode décrite dans cette partie s'inspirent des travaux réalisés précédemment par l'équipe (Gomez et al, 2010) et propose une chaîne de traitement qui intègre ces trois approches.

Les étapes suivies ont pour objectifs de :

- Cartographier les unités forestières,
- Définir les caractéristiques géométriques des unités forestières,
- Définir les connexions spatiales qui lient les unités forestières.

3.1.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.1.1.1. Zone d'étude et images satellitaires exploitées

Initialement, deux images satellitaires acquises par le satellite Quickbird ont été définies comme base pour les traitements, une dans la zone du Grand Sud et une autre au Nord. Au final, l'étude s'est concentrée sur les forêts du Grand Sud et une seule image acquise par le système Pléiades a été commandée en remplacement des images QuickBird prévue. L'image Pléiades possède en effet une meilleure résolution spatiale (0,5 m contre 0,66 m pour QuickBird). Cette image a été commandée au niveau de prétraitement orthorectifié afin de s'affranchir des effets géométriques dus au relief et donc de pouvoir disposer d'informations géométriques spatiales de qualité (Figure 3).

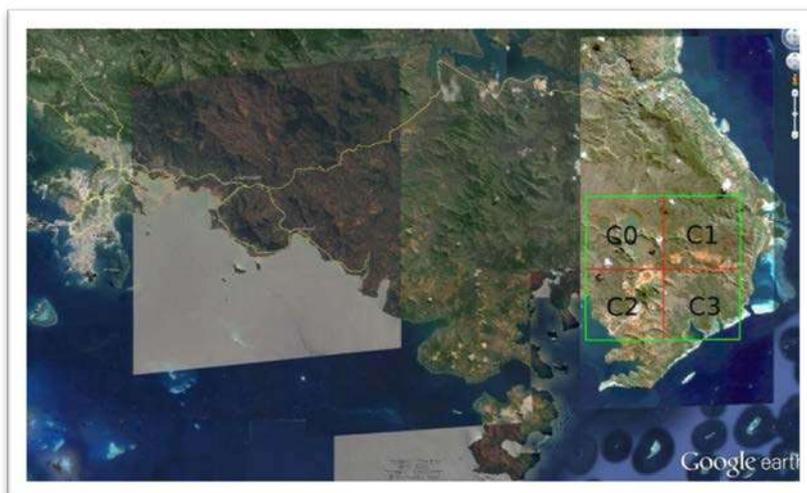
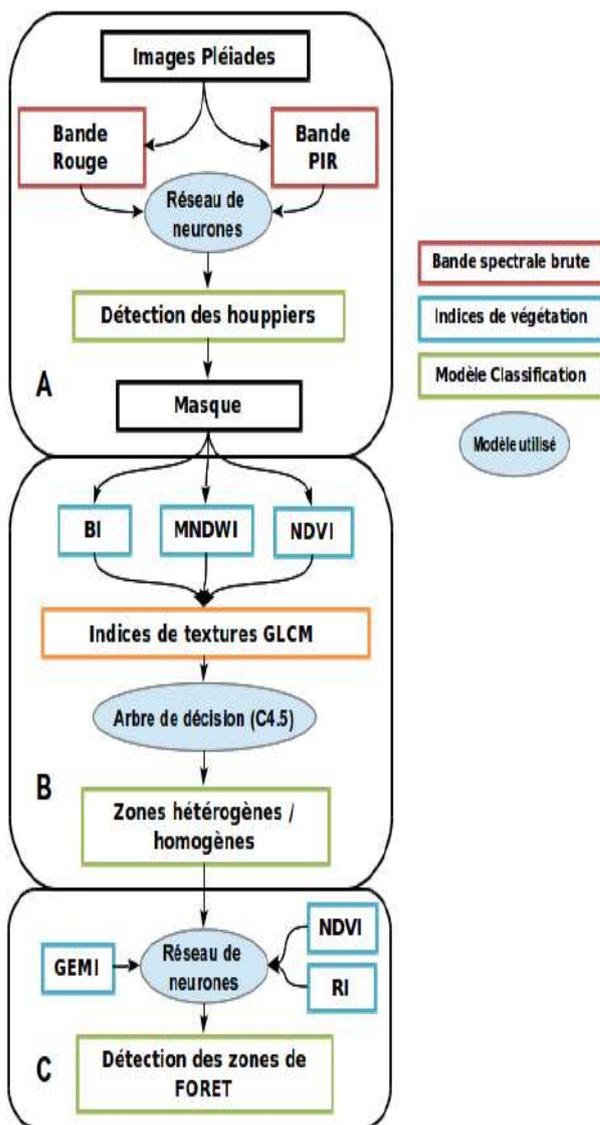


Figure 3 : Emprise de l'image Pléiades dans le sud de la Grande Terre (en vert avec ses quarts de scène C0 à C3)

En raison de la dimension de l'image (25 622 lignes x 27 802 colonnes) et du « poids » de celle-ci (près de 6 Go), la scène a été livrée en quatre quarts (C0 à C3) pour faciliter sa manipulation. Le quart C1 a été choisi pour l'élaboration des modèles en raison d'une concentration des prospections botaniques et donc des données de terrain disponibles dans cette région.

3.1.1.2. Traitement des images et classifications

Les images ont été traitées sous deux différents langages de programmation (R, MatLab) et avec l'aide des logiciels ENVI/IDL et ArcGIS. Les différentes étapes de la chaîne de traitement des images sont détaillées ci-après (Figure 4).



A. **Le modèle de détection des houppiers** est réalisé à partir d'un réseau de neurones (10 neurones, back-propagation). Il se base uniquement sur les bandes rouge et proche infra-rouge de l'image Pléiades car elles présentent un maximum de contraste au niveau de la végétation. Cette étape permet de générer un masque houppiers vs non-houppiers.

B. **Les calculs d'indicateurs de structure de la canopée** (densité et taille des houppiers) sont réalisés à partir d'un arbre de décision (de type C4.5).

C. **La densité des houppiers** (classification des zones hétérogènes vs homogènes en termes de grain de la canopée) et la taille des houppiers sont obtenues par un modèle comprenant un ensemble de variables prédictives basées sur quatre indices de végétation (BI, NDVI, RI, GEMI) et huit indices de textures de la matrice de co-occurrence développés par Haralick (contraste, corrélation, homogénéité, entropie, moyenne, variance, moment second et dissimilarité)

Figure 4 : Graficet des procédures de traitement

Une étude des corrélations (Tableau 1, ci-après) entre six indices de végétation (NDVI, NDVI_RedEdge, TNDVI, MNDWI, GEMI et BI) montre que quatre d'entre eux (NDVI, NDVI_RedEdge, TNDVI, MNDWI) sont extrêmement corrélés ($r > 0.95$). Nous avons retenu le MNDWI car il s'avère être plus sensible que les autres à l'humidité. Le NDVI a également été conservé car il présente une plage de valeurs plus étendue et donc un potentiel de contrastes plus important que le MNDWI.

Tableau 1 : Corrélations entre indices de végétation

Corrélations	NDVI	NDVI_Red Edge	TNDVI	MNDWI	GEMI	BI
NDVI	1,00	1,00	1,00	-0,96	-0,68	0,64
NDVI_RedEdge	1,00	1,00	1,00	-0,96	-0,68	0,64
TNDVI	1,00	1,00	1,00	-0,95	-0,65	0,62
MNDWI	-0,96	-0,96	-0,95	1,00	0,74	-0,75
GEMI	-0,68	-0,68	-0,65	0,74	1,00	-0,94
BI	0,64	0,64	0,62	-0,75	-0,94	1,00

3.1.1.3. Base d'apprentissage pour détection des houppiers et zones hétérogènes vs homogènes.

Pour la calibration des modèles (réseau de neurones ou arbres de décision), un apprentissage sur cibles choisies a été nécessaire. Ces dernières sont des extractions d'image choisies sur des zones présentant des faciès structurels forestiers différents (densité d'arbre, taille des houppiers). Les trois cibles utilisées pour les étapes A et B sont des extractions de l'image Pléiades à partir desquelles les cibles houppiers ont été vectorisées à la main sous le logiciel ArcGIS (Figure 5). Elles ont servi à la calibration des modèles (neuronaux et arbre de décision).

Le critère de performance des classifications utilisé dans cette étude est l' « Area Under Curve » (AUC) calculé en validation croisée (« k-fold cross-validation » avec $k = 10$) . Il est calculé à partir de la méthodologie « Receiver Operating Characteristic curve » (ROC) et est particulièrement bien adapté dans le cas d'un classifieur binaire. Par rapport à d'autres métriques d'évaluation de classifications, la méthode ROC possède aussi la particularité de sélectionner le seuil de décision optimal pour discriminer les classes et de permettre l'analyse des coûts/bénéfices de ce seuil dans le cadre d'outils d'aide à la décision. L'AUC est un critère compris entre 0 et 1 avec les ordres de valeurs suivants :

- 0,90-1,00 = excellent
- 0,80-0,90 = bon
- 0,70-0,80 = correct
- 0,60-0,70 = faible
- 0,50-0,60 = mauvais

Les résultats du modèle de détection des houppiers sont respectivement de 0,71, 0,79 et 0,86 pour les cibles 1, 2 et 3.

Le modèle de vectorisation des zones homogènes vs hétérogènes fournit quant à lui des résultats de 0,85, 0,94 et 0,93 sur ces mêmes zones.

L'illustration suivante est un exemple réalisé sur l'extraction 2 (551 lignes x 390 colonnes) et montre la vectorisation des houppiers (Etape A), des zones homogènes (Etape B) et le résultat des modèles (Figure 5).

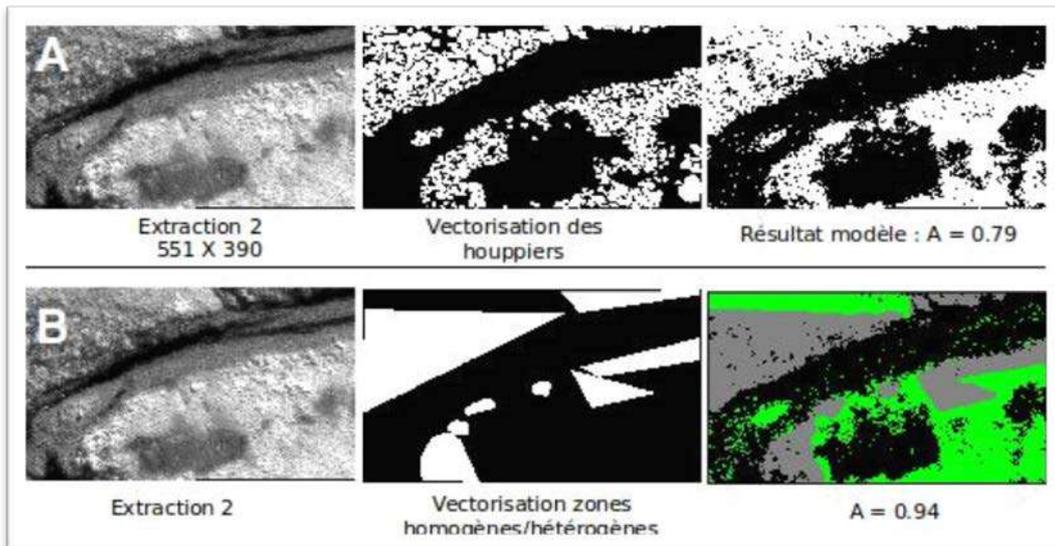


Figure 5 : Étapes de l'apprentissage du modèle de détection des houppiers [A] et des zones homogènes (vert) vs hétérogènes (gris) [B] sur la cible 2

Les deux modèles ainsi validés ont ensuite été appliqués à l'ensemble de l'image afin de fournir les informations sur les structures des formations végétales nécessaires à la caractérisation des unités forestières.

3.1.1.4. Classification pour la détection des forêts.

Il s'agit ici de se focaliser sur les zones forestières dites strictes, en excluant de fait les zones para- ou péri-forestières. Le modèle de classification utilisé à cette étape est basé sur un réseau de neurone avec, en entrée du modèle, la couche précédente sur les zones homogènes vs hétérogènes (indices de structure) et des indices radiométriques BI, NDVI, RI, GEMI.

La base d'apprentissage pour la classification des zones de forêt est extraite de données d'expertise fournies par la Tâche 2. Cette base consiste en la délimitation des fragments forestiers connus et prospectés. Notre base d'apprentissage se limite à deux extractions (EXT1 : 5500 lignes x 4501 colonnes et EXT2 : 6015 lignes x 4812 colonnes) rassemblant un maximum de faciès forestiers différents afin d'être la plus représentative possible (Figure 6).

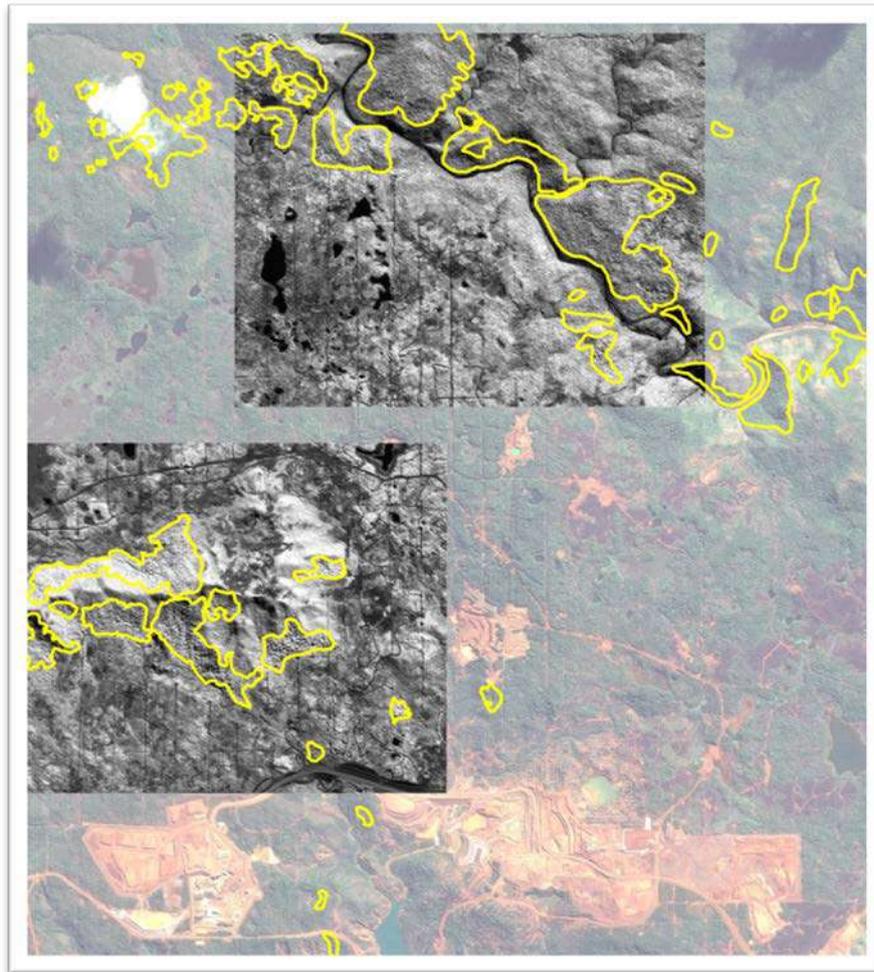


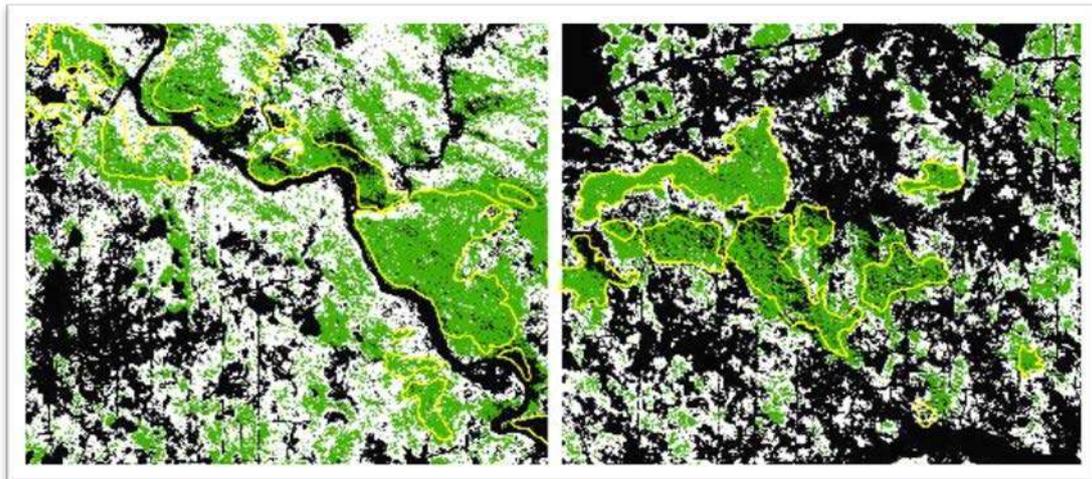
Figure 6 : Extractions (EXT1 et EXT 2 en gris) sur le quart de scène C1 (en couleur) avec les zones identifiées comme forêt (en jaune)

3.1.3. RÉSULTATS

La Figure 7 montre les résultats du modèle neuronal pour la distinction des zones forestières strictes. Le masque houppier/non houppier obtenu au préalable est ensuite appliqué à cette classification permettant alors de distinguer trois classes :

- La classe « **Formation arborée, Forêt** » qui regroupe les zones de forêt dense humide stricte ayant une densité élevée de houppier
- La classe « **Formation arborée, non-Forêt** », qui regroupe les zones présentant des houppiers qui n'appartiennent pas à la classe forêt
- La classe « **Formation non-arborée** », qui regroupe les zones végétalisées présentant une structure sans houppier

Les résultats sont respectivement de 0,73 et de 0,83 (critère AUC, k-fold validation croisée avec $k = 10$) pour les extractions EXT1 (gauche) et EXT2 (droite).

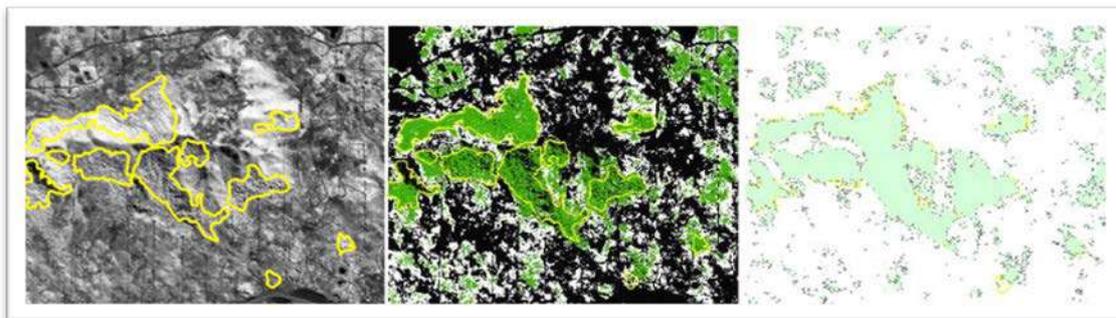


A

B

Figure 7 : Résultat du modèle sur les extractions EXT1 (A) et EXT2 (B). [Forêts (vert), formations arborées = houppiers non-forestiers (blanc) et formations non-arborées = non-houppier (noir)]

La détection des contours forestiers qui s'appuie sur le couplage entre un modèle de détection des houppiers et un modèle neuronal permet de produire une carte vectorisée des zones forestières strictes qui est confrontée à celle digitalisée par la tâche T2 du projet Corifor (Figure 8)



A

B

C

Figure 8 : Extractions d'une zone de l'image Pléiades et superposition des zones de forêts délimitées et validées depuis le terrain dans le cadre de la tâche T2 du projet Corifor (en jaune) (A). Classification automatique basée sur le couplage d'un modèle de détection des houppiers et d'un modèle neuronal (B). Vectorisation des unités forestières détectées (C)

La généralisation de ce modèle au quart de scène C1 est présentée ci-après (Figure 9).

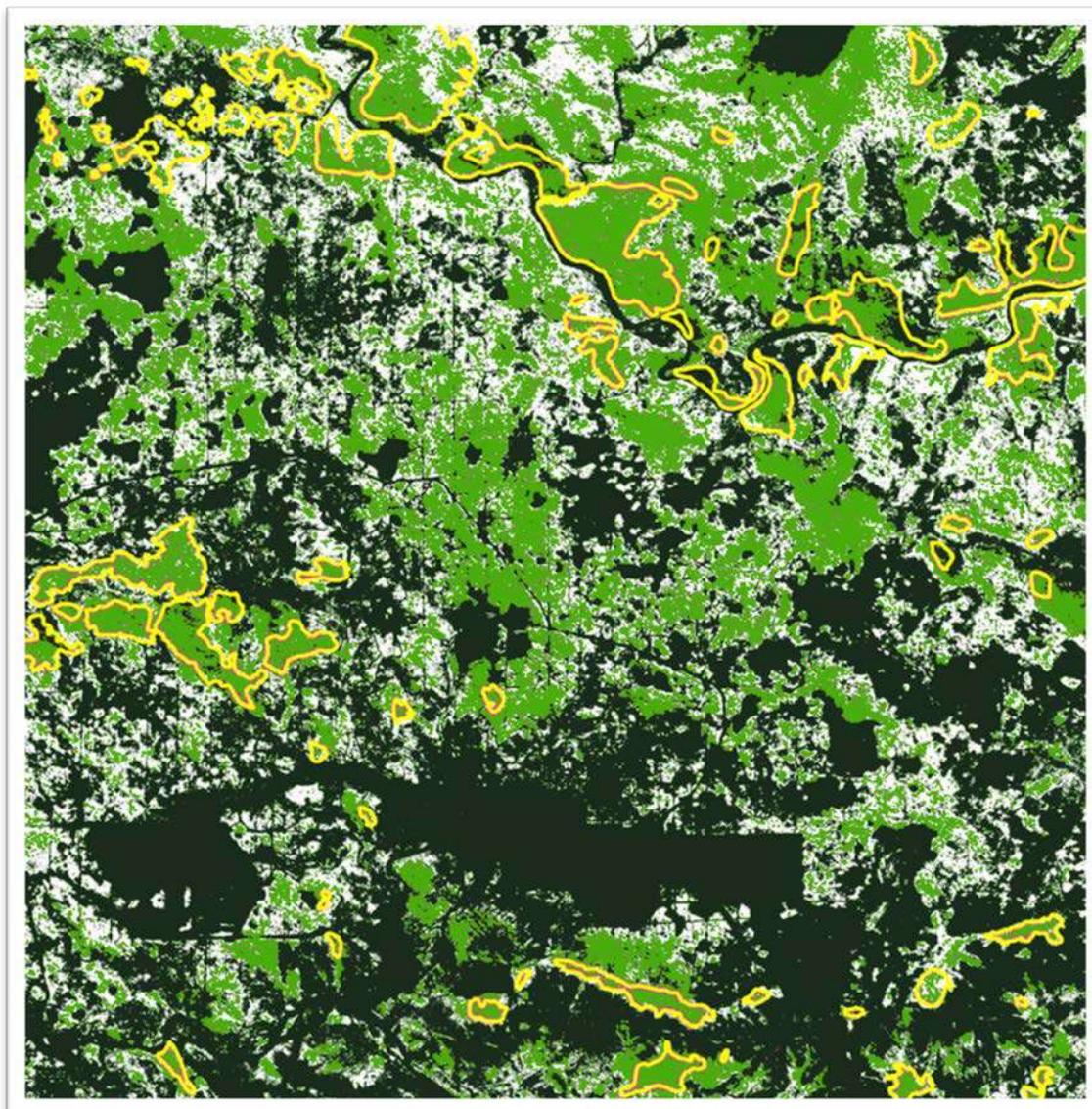


Figure 9 : Classification finale en trois classes (Forêts (vert), formations arborées = houppiers non-forestiers (blanc) et formations non-arborées = non-houppier (noir). En jaune, les zones déterminées comme « forêt » utilisées comme base d'apprentissage

3.2. ECOLOGIE ET RICHESSE FLORISTIQUE

L'étude écologique repose sur l'analyse statistique de la composition floristique au regard de la géométrie des unités de végétation. Le contexte général de l'étude s'appuie sur un modèle îles-continent dans lequel les fragments forestiers constituent les îles tandis que les massifs de Forêt Nord et de la Wadjana représentent respectivement les modèles continents forestiers et maquis/para-forestiers au sein desquels nous disposons respectivement de 40 et 20 placettes. Ces placettes de 0,04 ha ont été mises en place par l'IRD et couvrent au total un peu plus de 7900 arbres (DBH \geq 5 cm) identifiés appartenant à environ 400 taxons différents.

Ce modèle pose l'hypothèse nulle que la connectivité est maximale entre les fragments, c'est-à-dire que les capacités de transfert sont maintenues malgré la fragmentation, la distance ou la taille de chaque fragment. Sous cette hypothèse, nous testons si la composition de chaque fragment représente un sous-échantillon aléatoire de la composition du modèle continent. Il est attendu que sous certaines conditions de la fragmentation, cette hypothèse ne soit pas respectée entraînant alors une dérive de la composition se traduisant par une rareté/absence ou, au contraire, une sur-abondance de certains taxons. Au niveau des communautés, il est attendu que la fragmentation cause des différences entre les fragments en termes de richesse et/ou d'indices de diversité. Au-delà de la quantification d'une éventuelle dérive, nous évaluons si son origine repose sur les capacités de transfert en analysant si l'écart entre les îles et le modèle continent s'explique au regard de la composition des organes de dispersion (fruits et graines).

Ce travail s'appuie sur le croisement d'une délimitation précise des contours de forêts et d'une analyse robuste de la composition floristique en réduisant l'impact des biais d'inventaire. Pour réaliser ce travail, nous devons disposer d'une cartographie précise des fragments de forêt, d'une méthode d'inventaire qui élimine au maximum, les biais statistiques ainsi qu'une base de référence des types de diaspores pour chaque taxon rencontré. Ces trois étapes ont couru tout au long du projet.

3.2.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.2.1.1. Cartographier la zone d'étude

La première étape concerne l'étude cartographique de la zone d'étude. La carte des fragments forestiers stricts a été produite à partir d'une compilation des données cartographiques antérieures publiées notamment par le CTFT et l'IRD (Figure 10).

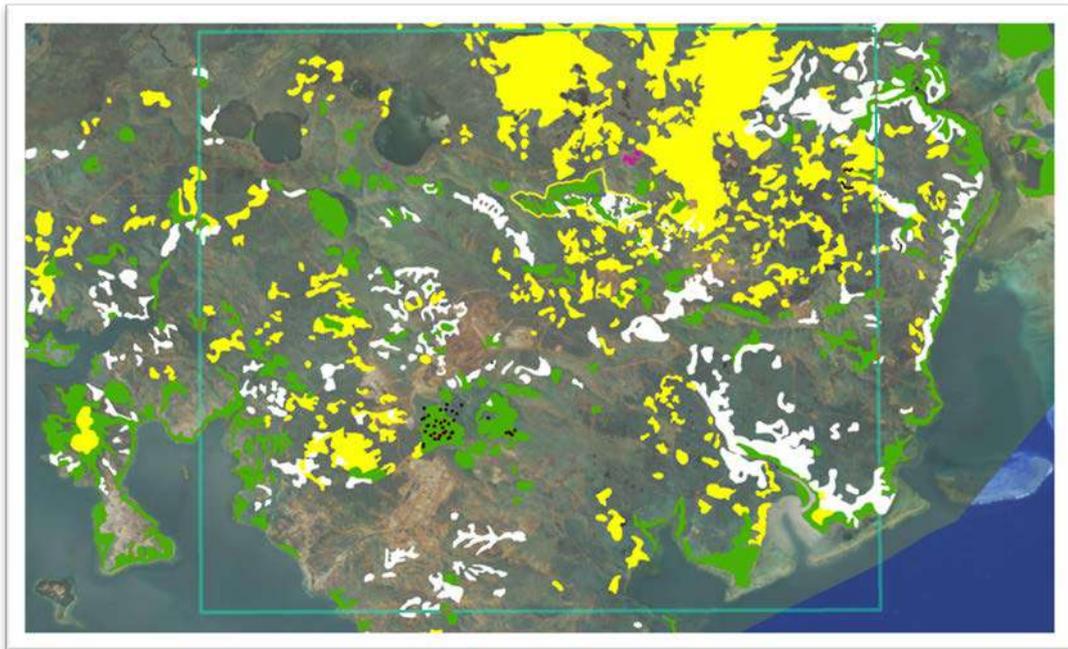


Figure 10 : Carte initiale des états de la végétation sur la zone d'emprise de l'image Pléiades (Forêt = vert ; Formations para-forestières = blanc ; Maquis = jaune)

Un travail de fusion des couches de végétation puis de correction des contours a été entrepris sur toute la zone d'étude en combinant une approche « photo-interprétation » avec une approche « vérité terrain ». Au final, la nouvelle classe « forêt » est une combinaison des zones anciennement classées comme « formations para-forestières », « forêts denses humides » ou encore « maquis » (Figure 11).

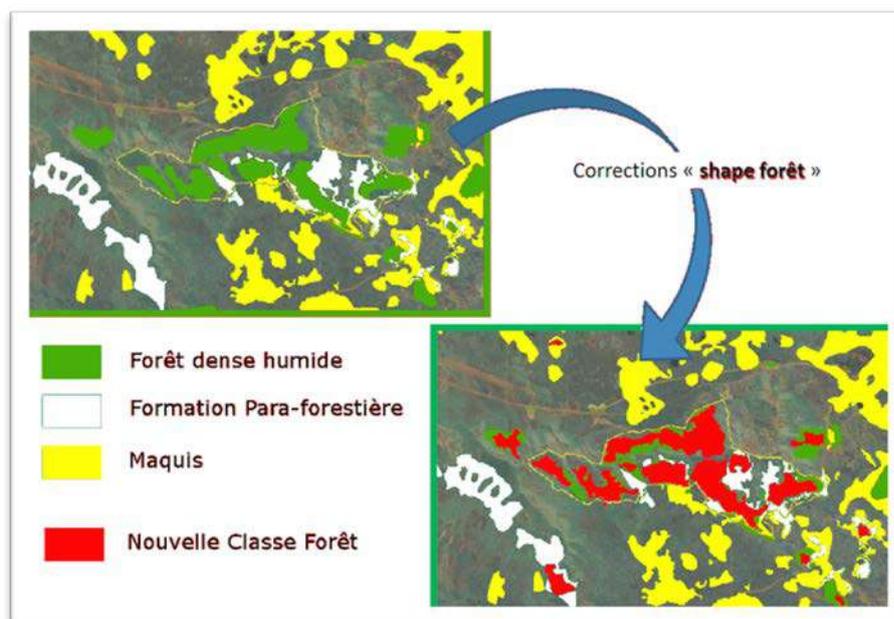


Figure 11 : Corrections des limites spatiales de la couche forêt humide

La classe « para-forestier » constitue la modalité la plus complexe à détecter à partir des images aéroportées disponibles sur le portail de la DITTT (www.georep.nc). Ce type de végétation repose davantage sur des indicateurs floristiques que sur des paramètres structuraux. La détection des formations para-forestières les plus remarquables, c'est-à-

dire fortement monodominées par les espèces indicatrices, notamment *Gymnostoma deplancheanum* (Casuarinaceae) ou *Codia discolor* (Cunoniaceae), ne présente pas de difficultés majeures du fait d'une canopée composée de couronnes homogènes, à la fois au regard de leur forme et leur hauteur. Le grain homogène de ces formations se repère aisément sur les photographies aériennes ou les images satellitaires. En revanche dès lors que la composition floristique de la canopée est mixte, il devient impossible de différencier la classe « para-forestière » de la classe « Forêt humide ». Cette première étape cartographique a donc produit une délimitation la plus précise possible des forêts humides dans la zone de l'emprise de l'image Pléiades correspondant à 203 fragments de superficie variable (de 0.03 à 98.34 ha, 4.78 +/- 5.50 ha en moyenne), couvrant une superficie totale de 970 ha ce qui représente environ 5 % de la zone étudiée (Figure 12).

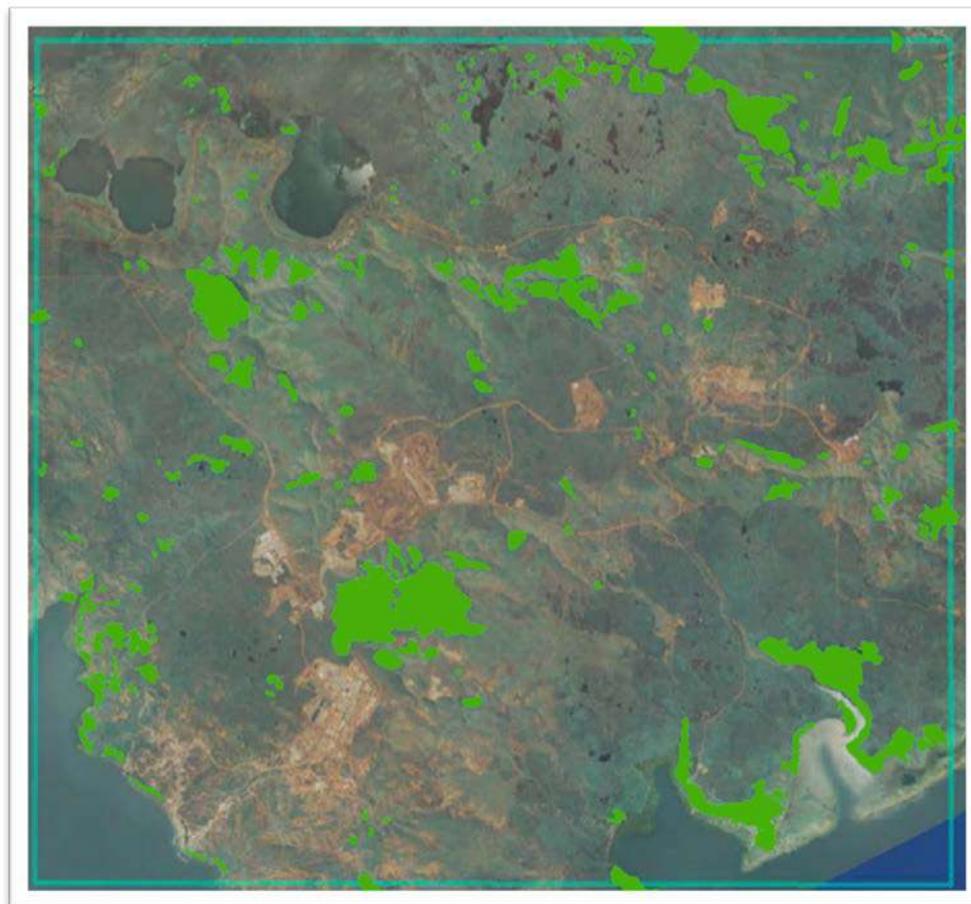


Figure 12 : Cartographie des fragments forestiers dans la zone d'emprise de l'image Pléiades par photo-interpétation

3.2.2.1. Les inventaires floristiques

À partir de cette carte des forêts, une zone d'inventaire de 67 fragments a été définie en fonction de son accessibilité et de sa représentativité. Ce secteur a été quadrillé par une maille de 20 m de côté. Chaque fragment forestier a été réduit par une zone tampon d'une « épaisseur » de 10 m réduisant ainsi les effets liés aux bordures. Chaque nœud de la grille intercepté par le fragment de forêt sans sa zone tampon devient un point potentiel d'inventaire. Néanmoins pour des raisons évidentes de faisabilité une partie seulement de ces nœuds a été sélectionnée dont à *minima*, le centroïde de chaque fragment. Au-delà de ce Pt0, une sélection aléatoire basée sur une fonction puissance reliant le nombre de points à la superficie des fragments permet de définir un inventaire compris entre 1 et 10 points pour chaque fragment soit un total de 108 points d'inventaire (Figure 13).

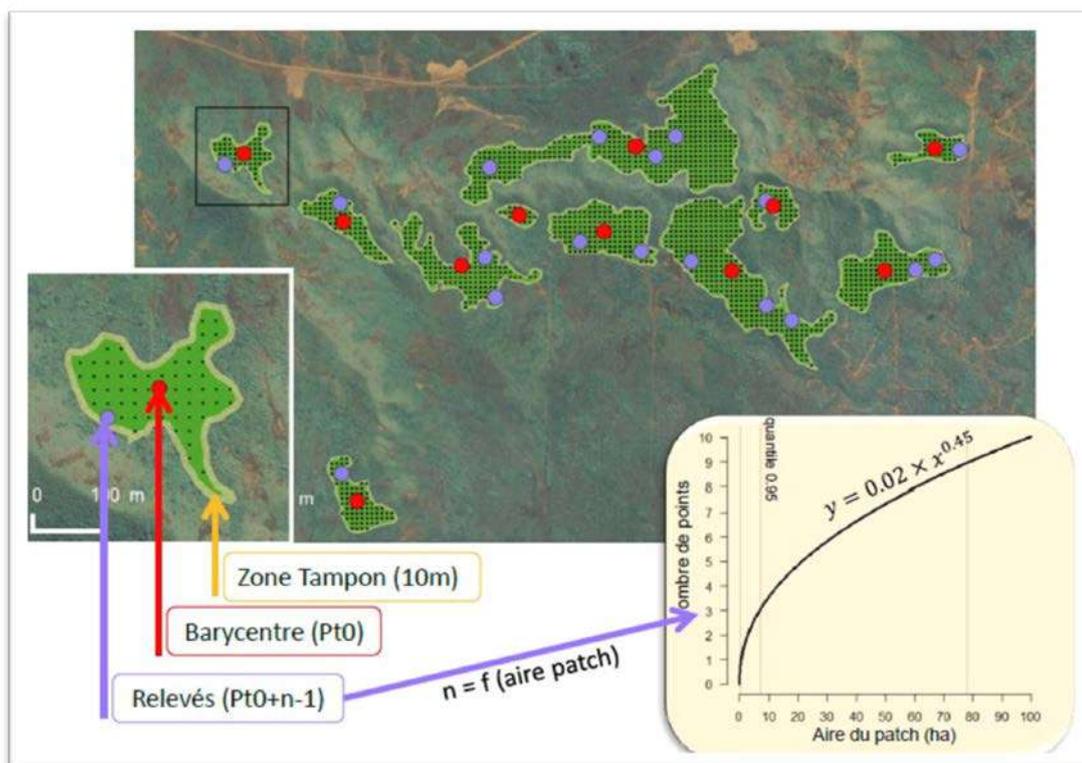


Figure 13 : Plan d'échantillonnage aléatoire relatif à la superficie du fragment

Pour chaque point, un cercle de rayon de 10 m est matérialisé sur le terrain par 4 lignes tendues fixées à un poteau central. Chaque arbre qui intercepte cette ligne et dont le diamètre mesuré à 1,3 m (DBH) est supérieur à 10 cm est considéré dans l'inventaire. Son DBH, son identification et son état phénologique sont notés (Figure 14).

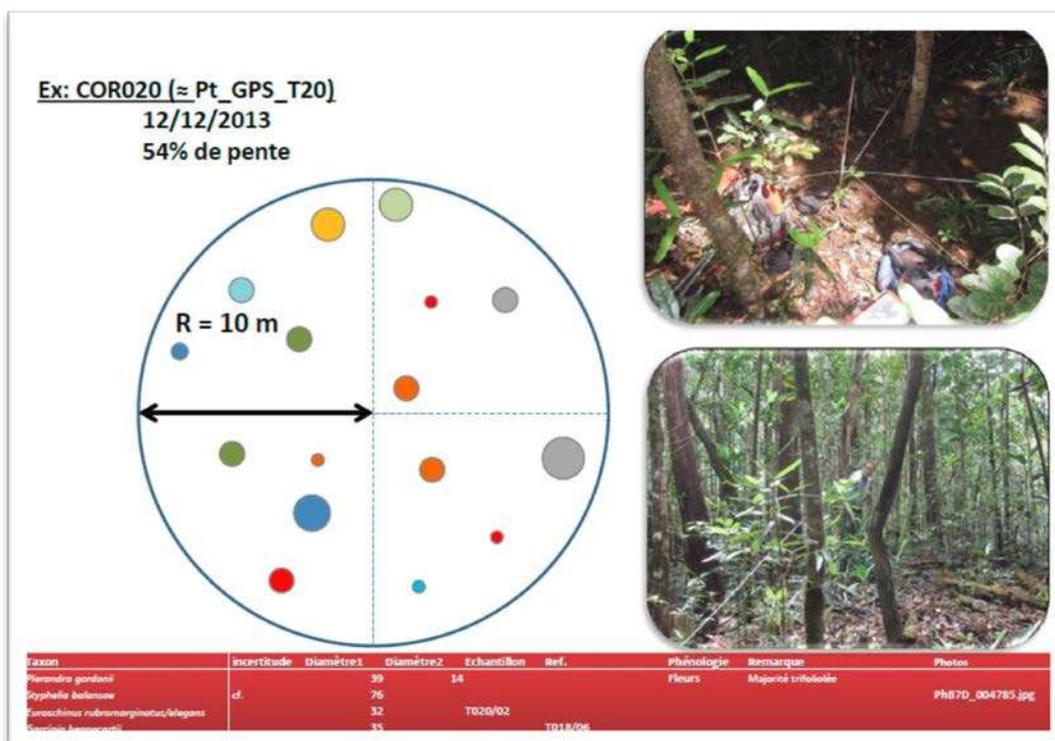


Figure 14 : Protocole d'inventaire et données collectées à chaque point de sondage

3.2.2. RÉSULTATS

Au total nous avons réalisé 93 points d'inventaires sur 108 points prévus, les 15 points non réalisés étant difficilement accessibles. Ce jeu de données contient 3681 arbres inventoriés (DBH>10 cm). Avec un taux d'identification spécifique qui atteint 98%, nous dénombrons 60 familles, 121 genres, 200 espèces et 11 taxons indéterminés. Le nombre d'arbres inventoriés par point d'inventaire a varié de 15 à 63 et le nombre d'espèce de 5 à 33. Cette variabilité reflète l'hétérogénéité structurale et floristique de ces fragments forestiers. Plus de 50% de l'effectif des arbres inventoriés se trouve dans la classe des petits diamètres (10-15 cm) et 21 espèces couvrent à elles-seules plus de 50% de l'effectif. Les points d'inventaire sont comparés deux par deux afin de définir les similitudes dans la composition floristique au moyen d'un indice de dissimilarité qui évolue entre 0 lorsque les compositions floristiques sont identiques et 1 lorsqu'elles sont totalement différentes (indice de Bray-Curtis). Les parcelles sont regroupées par dissimilarité sous la forme d'un arbre dont les branches ultimes représentent le regroupement des parcelles les plus proches. L'analyse de cette dissimilarité inter-points montre une distinction très soutenue entre deux groupes principaux (Figure 15)

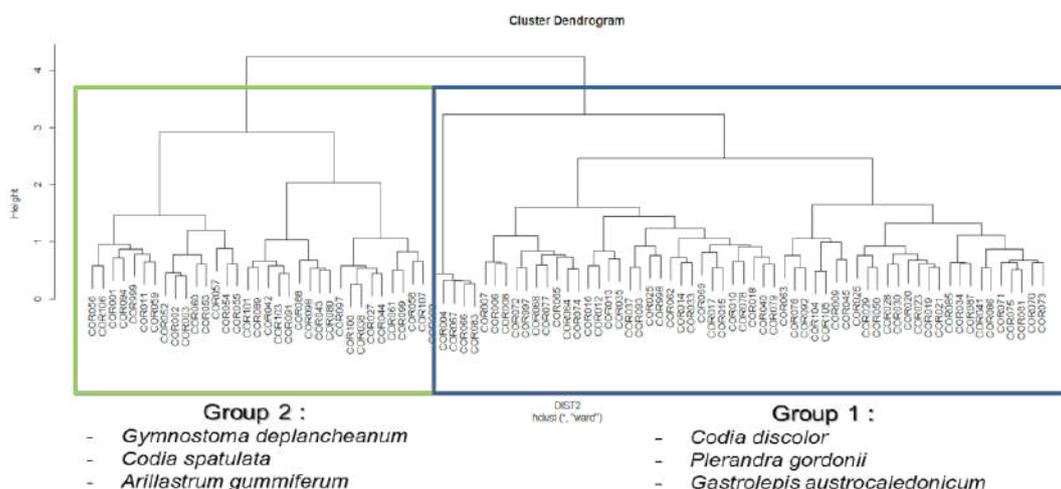


Figure 15 : Regroupement des points d'inventaire selon leur dissimilarité (indice de Bray-curtis) laissant apparaître deux groupes bien distincts (les trois espèces qui rassemblent le plus les points d'inventaires dans chaque groupe sont indiquées à titre informatif)

La distinction entre ces groupes s'appuie sur une corrélation significative avec les paramètres géométriques des fragments (aire, périmètre, distance à la bordure, périmètre/aire). Au contraire, les groupes ne sont pas corrélés aux paramètres de distribution (distance au fragment le plus proche). La composition floristique de ces deux groupes est donc très sensible à la géométrie des fragments forestiers et notamment la taille et l'aspect continu ou plus « découpé » de la bordure des fragments (Figure 16)

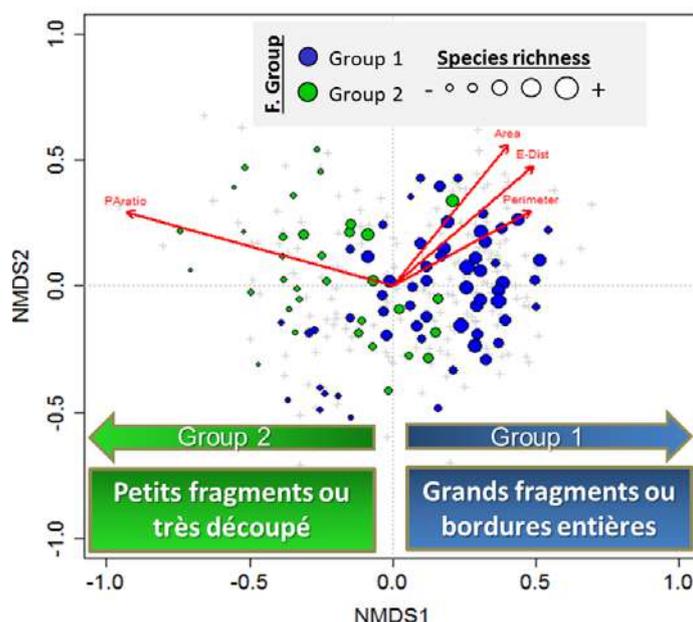


Figure 16 : Ordination des points d'inventaire selon la dissimilarité de la composition floristique (Bray-Curtis) et positionnement des variables significatives de géométrie des fragments forestiers (Area = aire du fragment, Perimeter = périmètre du fragment, E-Dist = plus courte distance entre le point d'inventaire et la périphérie du fragment et PAratio = Ratio entre le périmètre et l'aire du fragment). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique.

Néanmoins, ces groupes ne sont pas distribués de manière aléatoire dans l'emprise de l'image (Figure 17). Il existe une auto-corrélation spatiale dans la distribution du jeu de

données. En effet, les fragments du Groupe 1 (grands et/ou peu découpés) sont majoritairement distribués sur le flan des montagnes tandis que les petits fragments du Groupe 2 (petits et/ou très découpés) sont davantage présents en plaine.

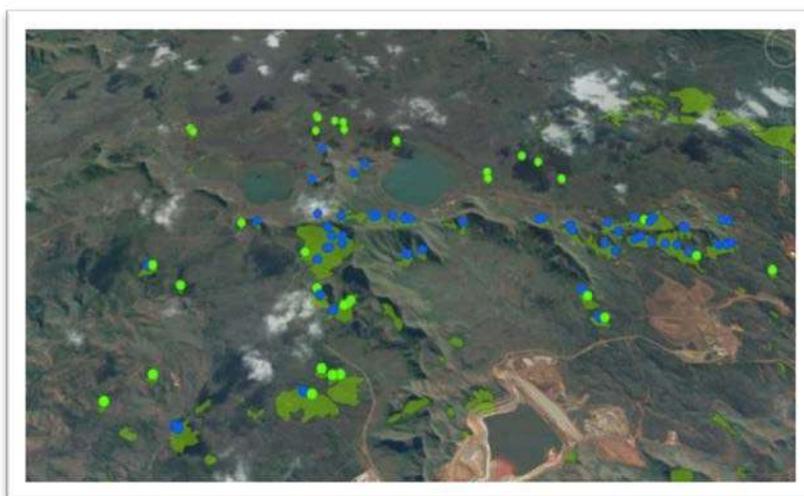


Figure 17 : Distribution spatiale des points d'inventaire selon leur appartenance au Groupe 1 (bleu) et Groupe 2 (vert) de la classification floristique. Les points du Groupe 1 se trouvent principalement sur pente et les points du Groupe 2 en plaine.

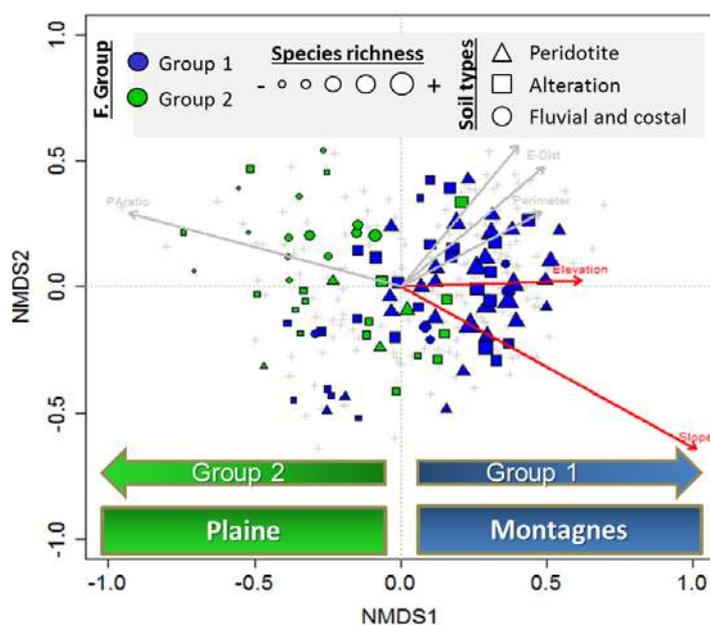


Figure 18 : Ordination des points d'inventaire selon la dissimilarité de la composition floristique (Bray-Curtis) et positionnement des variables significatives de l'environnement des fragments forestiers (Elevation = altitude, Slope = pente). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique.

Le sol, le substrat et l'altitude sont des variables de l'environnement fortement corrélés à la distinction des groupes (Figure 18). Par ailleurs, le positionnement multidimensionnel de ces fragments forestiers montre une évolution de la richesse spécifique depuis des valeurs très faibles lorsque les fragments sont extrêmement petits et/ou découpés (Groupe 2) jusqu'aux valeurs les plus élevées lorsque les fragments sont les plus grands et peu découpés (Groupe 1). La géométrie des fragments forestiers est un paramètre essentiel

dans la prédiction de la richesse spécifique. La position du fragment sur l'axe 1 de la classification multidimensionnelle suffit pour prédire la richesse spécifique d'un point avec un taux de corrélation important ($R^2 = 0.55$) et une probabilité d'erreur faible ($P\text{-value} < 0.001$, Figure 19).

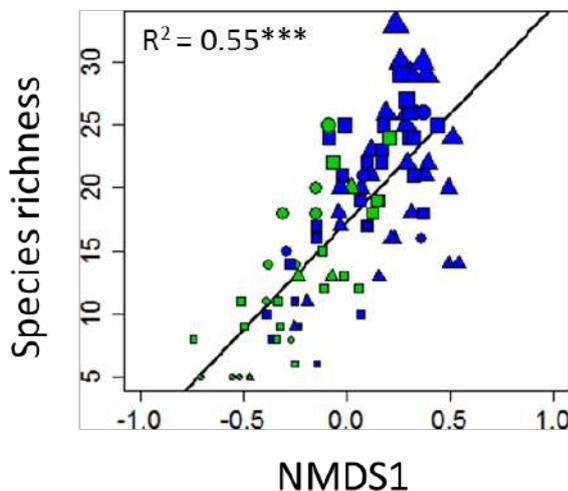


Figure 19 : Corrélation linéaire entre la position des points d'inventaire sur l'axe 1 de l'ordination et leur richesse spécifique (***) = $P\text{-value} < 0.001$). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique.

Enfin, l'évolution de la richesse spécifique s'accompagne également d'une évolution de la proportion des taxons dispersés par les animaux (zoochores) (Figure 20). En d'autres termes, lorsque les fragments forestiers sont petits et/ou très découpés, la richesse floristique est faible et les espèces qui la composent sont majoritairement dispersées par le vent (anémochores). A l'autre extrémité, lorsque les fragments forestiers sont grands et peu découpés, la richesse floristique est maximale et, parallèlement, les espèces qui la composent présentent, en majorité, des fruits consommés par les animaux. Il n'existe aucune corrélation significative entre la richesse/géométrie des fragments forestiers et la fréquence des taxons dont les graines sont dispersées à petite distance par sol (gravité). La dérive anémochore/zoochore est donc significativement liée à la structuration du fragment.

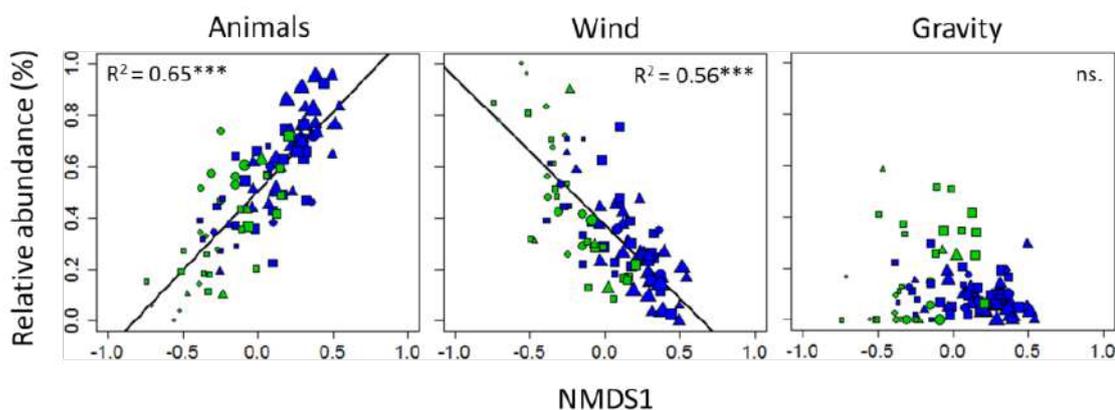


Figure 20 : Corrélation linéaire entre la position des points d'inventaire sur l'axe 1 de l'ordination et la proportion des espèces dont le type de fruits est dispersé par les animaux, le vent et la gravité (***) = $P\text{-value} < 0.001$; ns. = non-significatif). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique.

Nous constatons que la fragmentation du paysage agit de façon prononcée sur la richesse spécifique et la composition biologique de chaque fragment forestier en suivant une relation très significative avec la géométrie des fragments forestiers. En revanche, l'isolement des fragments ne participe pas à la dérive floristique et biologique. Par ailleurs, nos résultats montrent que l'enrichissement floristique d'un fragment de forêt s'accompagne d'une augmentation de la proportion de graines dispersées par les animaux. Cependant la fragmentation est trop récente pour penser que nos inventaires révèlent l'intégralité des conséquences de l'évolution de la richesse floristique en lien avec la fragmentation du paysage. En effet, nos inventaires se limitent aux individus de DBH relativement importants (≥ 10 cm) ce qui, par définition ne prend en compte que les installations anciennes, dont certaines sont très certainement antérieures à la fragmentation récente du paysage apparue il y a moins d'un siècle (Utard, 2015). La dette d'extinction n'est pas terminée, la distribution des espèces sera encore fortement impactée dans le futur, notamment pour les espèces les plus rares et les moins aisément dispersées.

3.3. ADAPTABILITÉ DES GRAINES À LA DESSICCATION

L'étude de la tolérance à la dessiccation des graines est la troisième tâche du programme CORIFOR. Elle ne pouvait commencer que si la zone d'étude avait été délimitée (T1), les fragments forestiers identifiés (T1 et T2) et les premiers résultats de composition floristique des parcelles acquis (T2). La tolérance à la dessiccation est la propriété d'un organisme vivant de survivre à un retrait d'eau cellulaire sans dégâts irréversibles et de reprendre ses activités métaboliques après réhydratation.

Le maintien et l'évolution d'une lignée dans un écosystème dépendent directement de la longévité de la graine lorsque celle-ci se retrouve séparée de la plante mère et du fruit. En milieu tropical, la germination des graines est principalement conditionnée par l'existence de conditions hydriques favorables. La faculté de la graine à survivre une fois séparée de la plante mère peut donc être approchée par l'analyse du trait biologique fonctionnel essentiel vis-à-vis de cette contrainte : la tolérance à la dessiccation.

3.3.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.3.1.1. Mesure de la teneur en eau des semences

Les mesures sont effectuées en laboratoire après dépulpage des fruits récoltés pour déterminer la teneur en eau (TE) initiale des graines étudiées. La TE des graines est déterminée par la méthode de déshydratation à l'étuve. La méthode statique, également appelée gravimétrique, consiste à utiliser une gamme d'atmosphères dont l'humidité relative varie entre 9 et 92%. Celle-ci est obtenue en utilisant des solutions salines sursaturées (Dussert et al. 1999) dans des bocaux respectifs et en y plaçant les graines dans des filets sans que celles-ci touchent la solution saline. Neuf sels sont utilisés pour créer notre gamme d'humidité relative. Lorsque l'équilibre est atteint (stabilité de la mesure gravimétrique), la TE est mesurée pour des graines de chaque bocal afin de quantifier la dessiccation et définir l'isotherme de sorption propre à l'espèce.

3.3.1.2. Test de germination

Les graines issues des expériences de dessiccation sont semées sur un mélange constitué de 50% de terreau pour semis et de 50% de perlite, dans des godets ou bacs en plastique. Ces derniers sont ensuite placés dans une serre aux conditions semi-contrôlées. L'hygrométrie est contrôlée par un arrosage de deux minutes toutes les deux heures entre 8h et 18h. La température et la lumière ne sont pas contrôlées, ce qui permet de soumettre les semis à une alternance jour/nuit et à un différentiel de températures.

3.3.1.3. Quantification de la dessiccation par la méthode du RH50

La valeur de RH50 correspond à l'humidité relative pour laquelle 50% de la viabilité initiale des semences (taux de germination du contrôle) est perdue. Cette valeur permet ainsi de quantifier la tolérance à la dessiccation pour chaque espèce.

3.3.2. RÉSULTATS

Les résultats décrits font références aux résultats issus des 67 premières parcelles étudiées dans le cadre de la tâche 2.

3.3.2.1 Récolte de graines sur le terrain

L'objectif premier des missions sur le terrain était de récolter des graines à maturité. Pour cela, des missions ont été réalisées sur ou autour des placettes identifiées par les tâches 1 et 2. Les arbres ou arbustes avec des fruits à maturité, ou en cours de maturation, ont été marqués et géo-référencés par GPS (Figure 21).

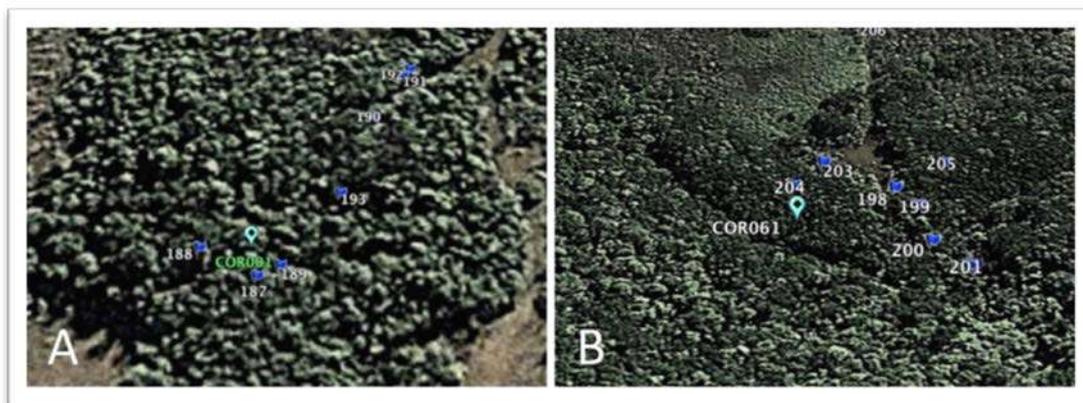


Figure 21 : Géolocalisation et marquage d'arbres présentant un cycle de fructification pour les points d'inventaires COR001 (A) et COR061 (B).

17 espèces, répertoriées dans la composition floristique des points d'inventaire élaborée par la tâche 2, ont ainsi pu être identifiées : c'est le cas des espèces *Agathis lanceolata*, *Alphitonia neocaledonica*, *Arillastrum gummiferum*, *Austrobuxus huerlimannii*, *Calophyllum caledonicum*, *Codia spatulata*, *Diospyros viillardii*, *Garcinia hennecarti*, *Gymnostoma deplancheanum*, *Hibbertia lucens*, *Hibbertia pancheri*, *Ilex sebertii*, *Myodocarpus fraxinifolius*, *Pancheria billardierei*, *Pleurocalyptus pancheri*, *Syzygium multipetalum*, *Zygogynum pomiferum*. Le tableau 2 recense des espèces marquées sur le terrain, avec pour certaines, les expériences liées à la tolérance à la dessiccation pour ces espèces.

Tableau 2 : Espèces marquées sur le terrain et présentes dans l'inventaire floristique de la tâche 2. Les espèces sur fond vert sont les espèces testées pour la tolérance à la dessiccation.

Espèce	nombre d'individus répertoriés dans inventaire CORIFOR	marqué sur le terrain	Récolte de fruits	Expériences réalisées sur l'espèce			
				contrôle germination	TEi	isotherme de sorption	expérience de dessiccation
<i>Alphitonia neocaledonica</i>	31	0	0	0	0	0	0
<i>Arillastrum gummiferum</i>	14	0	0	0	0	0	0
<i>Austrobuxus huerlimannii</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Calophyllum caledonicum</i>	49	0	0	0	0	N	0
<i>Codia spatulata</i>	99	0	N	N	N	N	N
<i>Diospyros vieillardii</i>	3	0	0	0	0	0	0
<i>Garcinia hennecartii</i>	29	0	N	N	N	N	N
<i>Gymnostoma deplancheanum</i>	129	0	0	0	0	0	0
<i>Hibbertia lucens</i>	13	0	0	0	0	0	0
<i>Hibbertia pancheri</i>	8	0	0	0	0	0	0
<i>Ilex sebertii</i>	22	0	N	N	N	N	N
<i>Myodocarpus fraxinifolius</i>	43	0	N	N	N	N	N
<i>Pancheria billardierei</i>	15	0	N	N	N	N	N
<i>Pleurocalyptus pancheri</i>	24	0	0	0	0	0	0
<i>Polyscias pancheri</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scaevola cylindrica</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Styphelia pancheri</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syzygium multipetalum</i>	6	0	0	0	0	0	0
<i>Syzygium pancheri</i>	0	0	0	0	0	N	0
<i>Zygogynum pomiferum</i>	1	0	N	N	N	N	N
Total		20	14	14	14	12	14

Des arbres ou arbustes ont été également marqués pour des espèces non présentes dans la composition floristique de la tâche T2, mais marqués pour la présence de graines dans les zones fragmentées forestières associées aux points d'inventaires. C'est le cas des espèces *Polyscias pancheri*, *Scaevola cylindrica*, *Styphelia pancheri*, *Syzygium pancheri*.

Gymnostoma deplancheanum et *Codia spatulata* sont deux espèces parmi les plus fréquentes dans l'inventaire CORIFOR (avec un nombre d'individus répertoriés de 129 et 99). A l'opposé, *Austrobuxus huerlimanii*, *Diospyros viellardii*, *Hibbertia pancherii* et *Syzygium multipetalum* étaient inventoriés moins de dix fois. *Polyscias pancheri*, *Scaevola cylindrica*, *Styphelia pancheri*, *Syzygium pancheri* sont les espèces présentes dans les placettes ou fragments forestiers mais absentes dans l'inventaire CORIFOR.

3.3.2.2 Teneur en eau initiale (TEi) et isothermes de sorption

La teneur en eau initiale (TEi) des graines est la première mesure réalisée afin de préciser l'état hydrique initial. Il s'agit d'une caractéristique physiologique de l'espèce. La TEi s'échelonne de 10 à 70 % du poids frais (Figure 22). *Scaevola cylindrica*, *Alphitonia neocaledonica* et *Hibbertia lucens* présentent des TEi de 10 % alors que *Syzygium multipetalum*, *Syzygium pancheri* et *Diospyros viellardii* ont les TEi les plus élevées (respectivement 47.39, 49.91 et 50% du poids frais).

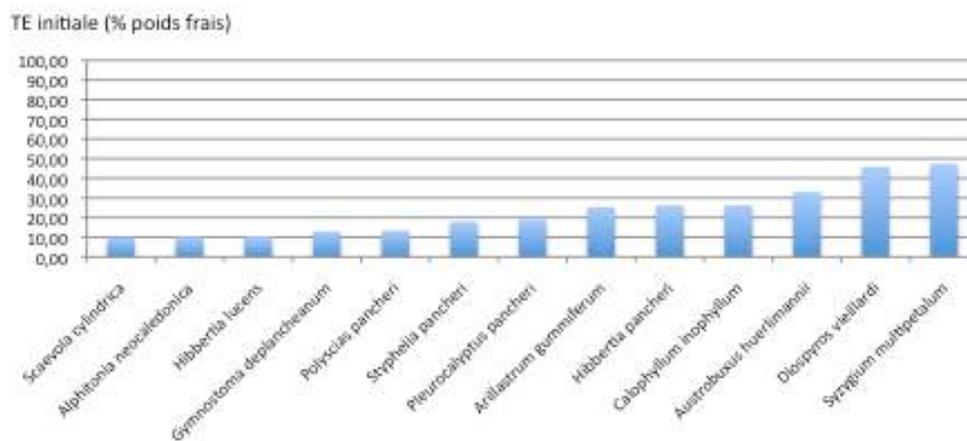


Figure 22 : Teneur en eau initiale exprimée en pourcentage du poids frais pour les graines de 13 espèces.

Les isothermes de sorption permettent d'établir la relation entre les humidités relatives de l'atmosphère (RH) et la TE des graines à l'équilibre dans ces RH. Le protocole mis en place pour la dessiccation des graines est performant. Les isothermes de sorption de deux lots de graines de *Scaevola cylindrica* résultant de deux tests de dessiccation menés en parallèle sont très proches (Figure 23).

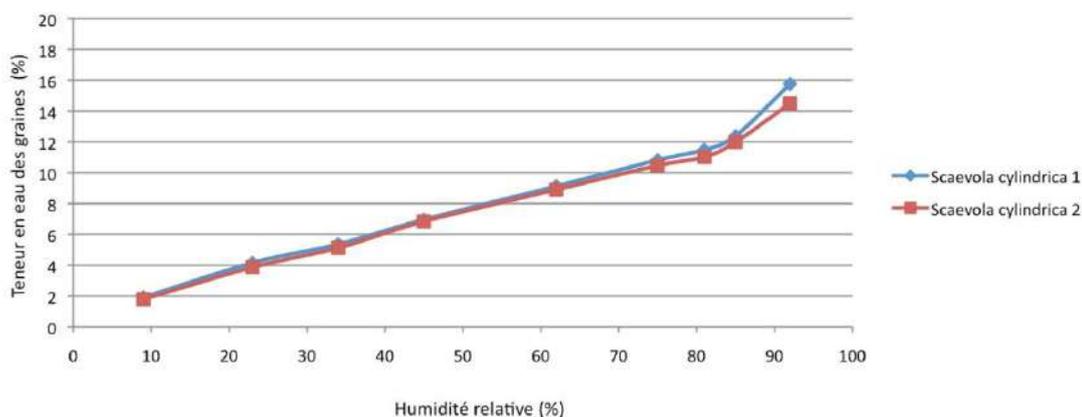


Figure 23 : Isothermes de sorption pour l'espèce *Scaevola cylindrica* après dessiccation des graines dans des atmosphères à humidité relative contrôlée. Les deux isothermes correspondent à deux expérimentations indépendantes.

La figure 24 présente les isothermes de sorption pour 10 espèces. Une variabilité est observée entre les isothermes de différentes espèces. Pour RH9%, la TE est de moins de 3% pour les espèces *Gymnostoma deplancheanum* (0,7 %), *Scaevola cylindrica* (1,91 %), *Polyscias pancheri* (2,22 %), *Hibbertia pancheri* (2,53 %), *Styphelia pancheri* (2,38%), et *Pleurocalyptus pancheri* (2,94 %) ; seul *Syzygium multipetalum* a une valeur au-dessus de 5 %. Pour RH92%, la variabilité observée des TE mesurées est beaucoup plus importante avec la valeur minimale de 10,8 % pour *Gymnostoma deplancheanum* et les valeurs maximales de 34,91 % pour *Diospyros vieillardii* et 41,14 % pour *Syzygium multipetalum*.

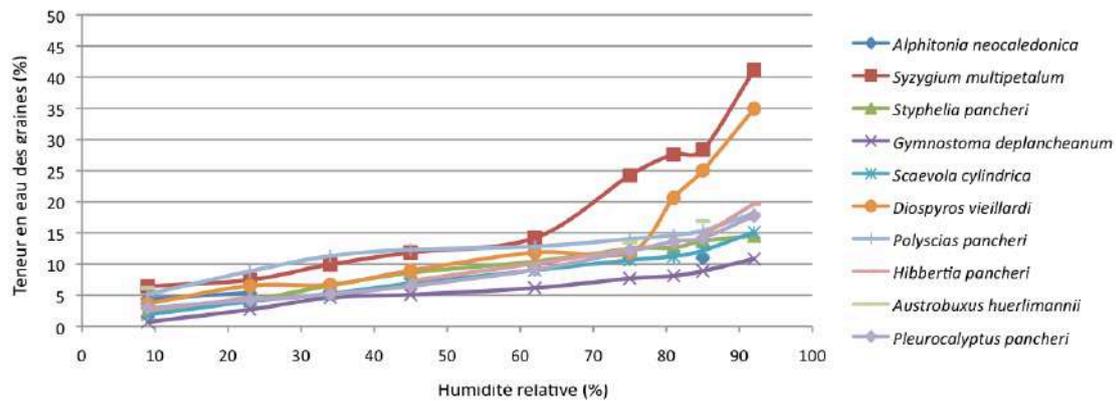


Figure 24 : Isothermes de sorption pour dix espèces testées après dessiccation des graines dans des atmosphères à humidité relative contrôlée.

3.3.2.3 Germination des espèces

Des tests de contrôle (sans aucune phase de dessiccation) ont été réalisés sur les espèces. Le taux de germination est propre à chaque espèce et montre une grande variabilité. *Calophyllum caledonicum* et *Syzygium multipetalum* ont des taux de germination de 100 %, *Diospyros vieillardii*, *Austrobuxus huerlimannii*, *Scaevola cylindrica*, *Alphitonia neocaledonica* et *Syzygium pancheri* entre 50 et 90 % ; 6 espèces, *Gymnostoma deplancheanum*, *Hibbertia pancheri*, *Hibbertia lucens*, *Pleurocalyptus pancheri*, *Polyscias pancheri*, *Styphelia pancheri*, ont des taux de germination inférieur à 25 %.

3.3.2.4 Quantification de la tolérance à la dessiccation par la méthode du RH50

La figure 25 illustre trois espèces au comportement différent vis à vis de la tolérance à la dessiccation.

Syzygium multipetalum : le taux de germination du contrôle est de 100%. Le taux de germination (exprimé par rapport au contrôle) est de 52% pour RH 92%, correspondant à une TE des graines de 41,14%. La germination est nulle pour RH 62 %, correspondant à une TE des graines égale ou inférieure à 14%. La dessiccation a un effet significatif sur la capacité de germination des graines.

Diospyros vieillardii : le taux de germination du contrôle est élevé (87%). Le taux de germination (exprimé par rapport au contrôle) est de 81,5% pour RH 92% (correspondant à une TE des graines de 35%) et proche de 50 % pour RH 85% (correspondant à une TE des graines de 27%). Le taux de germination baisse significativement pour les graines dont la TE est de 25 %, 20 %, correspondant respectivement à RH 81% et RH 75%. La germination est nulle pour RH 62%, correspondant à une TE des graines égale ou inférieure à 12%. La dessiccation a un effet significatif sur la capacité de germination des graines.

Scaevola cylindrica : le taux de germination du contrôle est élevé (70%). Le taux de germination (exprimé par rapport au contrôle) est toujours supérieur à 60%. Ainsi, il est de 75 % pour RH 9%, correspondant à des graines dont la TE est de 6 %. La dessiccation n'a pas d'effet négatif sur la capacité de germination des graines de *Scaevola cylindrica*.

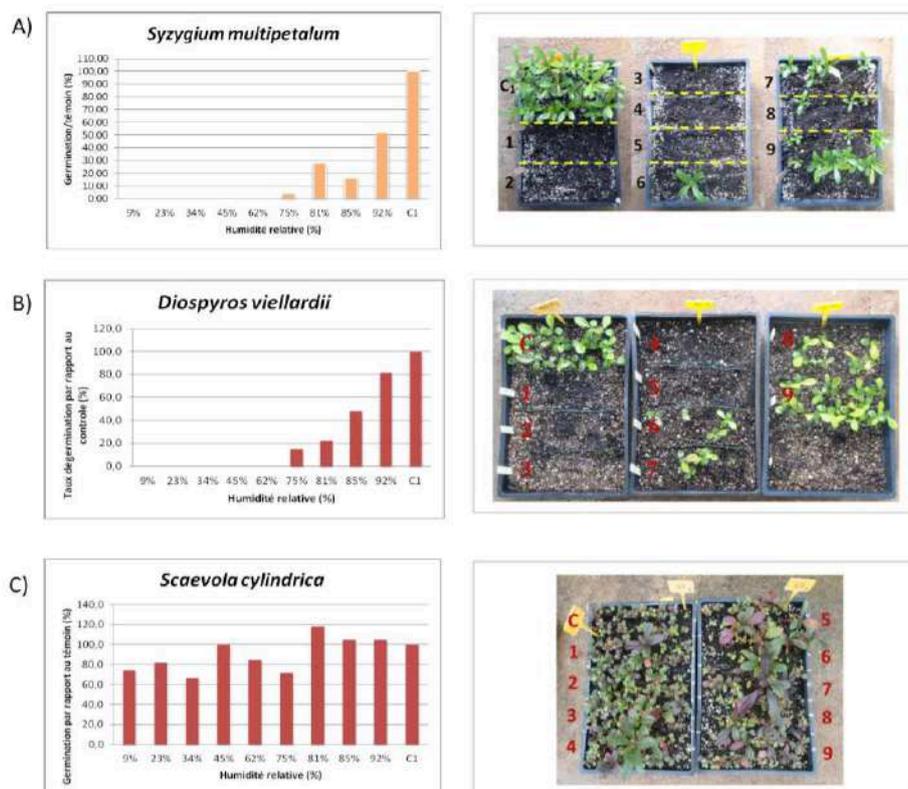


Figure 25 : Germinations des graines de *Syzygium multipetalum* (A), *Diospyros viellardii* (B), *Scaevola cylindrica* (C), exprimées en pourcentage du taux de germination du contrôle (C1) après dessiccation dans des atmosphères à humidité relative contrôlée. Les lots de graines notés de 1 à 9 correspondent à des taux de dessiccation préalables de 9%, 23%, 34%, 45%, 62%, 75%, 81%, 85%, 92%, respectivement. C1 correspond au témoin semé après récolte.

La valeur RH50 correspond à l'humidité relative pour laquelle il y a perte de 50% du pouvoir germinatif initial des graines (calculé par rapport au taux de germination du contrôle). Cette valeur permet de classer les espèces pour leur sensibilité à la dessiccation (Figure 26).

On note huit espèces tolérantes à la dessiccation, dont la RH50 est inférieure à RH 9%, (indiquant donc que le taux de germination exprimé par rapport au témoin) est supérieur à 50 % pour les graines déshydratées à RH 9%). Il est de plus possible de classer ces huit espèces tolérantes à la dessiccation en fonction de leur pourcentage de germination à RH 9%.

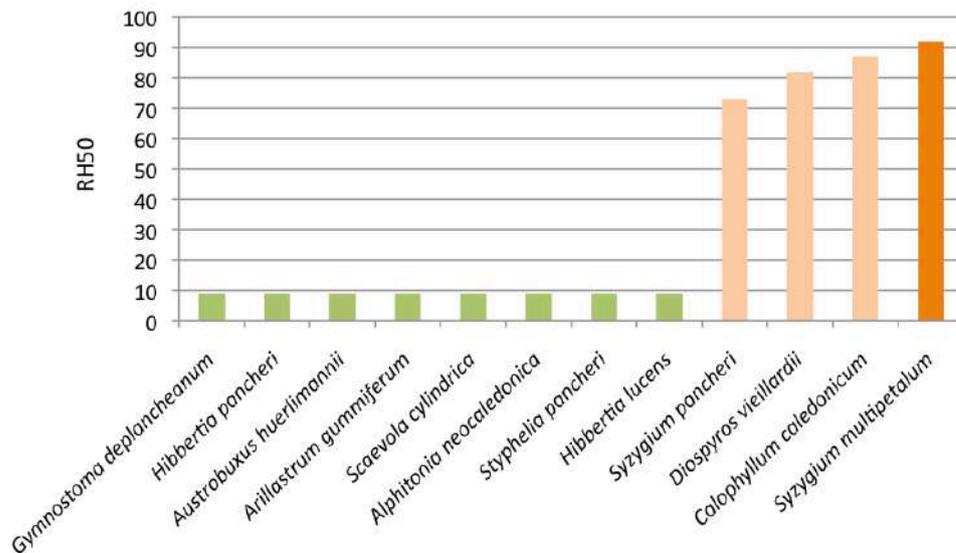


Figure 26 : Quantification de la tolérance à la dessiccation par la valeur RH50 pour 12 espèces après analyse de leur taux de germination en fonction du contrôle. RH50 correspond à l'humidité relative pour laquelle 50 % de la viabilité initiale des semences est perdue. En vert, espèces dont la RH50 est inférieure à 9% - espèces tolérantes. En orange clair, espèces dont la RH50 est comprise entre 9% et 92% - espèces sensibles. En orange foncé, espèce dont la RH50 est supérieure à 92% - espèce très sensible.

Trois espèces montrent une sensibilité à la dessiccation avec une RH50 comprise entre RH 65% et RH 85%. Il s'agit dans l'ordre de *Syzygium pancheri*, *Diospyros viellardii* et *Calophyllum caledonicum*. La TE des graines mesurées après équilibre à RH 92% pour *Syzygium multipetalum* était de 41%, démontrant l'extrême sensibilité à la dessiccation de cette espèce.

3.3.3. DISCUSSION

3.3.3.1. La collecte de fruits, première contrainte du programme

Les missions de prospection nous ont confrontées bien souvent à une absence de graines. Les périodes de fructification sont souvent peu renseignées et on ne peut se baser que sur les dates de récolte de planches d'herbier portant des fruits. Ainsi l'absence ou la faible abondance de fruit était fréquente. Leur accessibilité était également un problème.

Les missions de terrain se sont donc aussi focalisées sur les fragments forestiers associés aux placettes, et non au strict périmètre des placettes, afin de maximiser le marquage d'arbres ou d'arbustes en fructification. Des espèces marquées lors des missions de terrain sont ainsi répertoriées dans la composition floristique des points d'inventaire élaborée par T2. Pour les espèces les moins abondantes, des espèces ont été répertoriées. Mais il était difficile d'une part de les localiser, et d'autre part de récolter des graines en quantité ; c'est le cas par exemple de l'espèce *Zygogynum pomiferum* où un seul fruit a pu être récolté. En revanche, l'espèce *Austrobuxus huerlimanni*, répertoriée une seule fois dans T2, était présente de nombreuses fois dans nos prospections. Cela peut s'expliquer par le fait qu'il s'agit d'arbustes au diamètre généralement inférieur à 10 cm.

Des espèces marquées pour la présence de fruits dans les zones fragmentées forestières associées aux points d'inventaires ne sont pas recensées dans l'inventaire. C'est le cas par exemple des espèces *Cupaniopsis oedipodia*, *Dacrydium araucarioides*, *Garcinia amplexicaulis*, *Scaevola cylindrica*, *Styphelia pancheri*, *Syzygium pancheri*. Ces espèces

ont été cependant recensées dans la caractérisation taxonomique des lambeaux forestiers du Grand Sud calédonien (Rapport de Convention DRN Province Sud, N°6024-60/2005, 2008), avec un recensement pour certaines dans la zone du Pic du Grand Kaori (*Scaevola cylindrica*, *Syzygium pancheri*).

3.3.3.2. La germination des graines, deuxième contrainte du programme

Une bonne germination des lots de graines est une étape indispensable pour la réalisation du programme de recherche. Notre étude a caractérisé le taux de germination de chaque espèce, mais aussi la rapidité et l'homogénéité de germination. Notre étude montre ainsi que les espèces *Austrobuxus huerlimanni*, *Diospyros vieillardii*, *Calophyllum caledonicum*, *Syzygium multipetalum* sont des espèces qui présentent un très bon taux de germination, une germination rapide et homogène. L'espèce *Scaevola cylindrica*, au bon taux de germination de 70%, se différencie cependant par une grande hétérogénéité de la germination (279 jours entre la première et dernière levée). En revanche les très faibles taux de germination obtenus pour *Polyscias pancheri* ou *Pleurocalyptus pancheri* n'ont pas permis d'obtenir de résultats relatifs à la dessiccation.

3.3.3.3 Des espèces différentes au regard de la tolérance à la dessiccation

La tolérance à la dessiccation de chaque espèce est quantifiée par la variable RH50. Une espèce, dont la perte de variabilité initiale n'est pas supérieure à 50 % pour l'humidité relative la plus faible (RH 9%), est considérée comme tolérante à la dessiccation. Le classement des espèces selon leur RH50 fait apparaître un écart de sensibilité entre les espèces tolérantes et la première espèce sensible dont la valeur RH50 est 65%. La non présence de valeurs intermédiaires est due principalement au faible nombre d'espèces testées. Un programme de recherche mené en parallèle sur l'acquisition de données relatives à la tolérance à la dessiccation des graines d'espèces de la flore calédonienne (programme DESSICAL – Financement GOPS) a révélé des espèces de la flore calédonienne avec des valeurs de RH50 de 15%, 16%, 29%, 55% (Marron et al. 2014). Ces observations suggèrent l'existence d'un continuum de la tolérance à la dessiccation entre espèces pour la flore calédonienne, comme suggéré pour d'autres flores (Berjak and Pammenter 1994; Dussert et al. 1999; Sun, 1999). Il est fort probable que des espèces répertoriées dans le programme CORIFOR révéleront une sensibilité moyenne à la tolérance à la dessiccation.

3.3.4. CONCLUSION

Nos analyses mettent en avant en premier lieu une variabilité au niveau du pourcentage de germination, mais aussi de l'homogénéité de la germination, indépendamment de la dessiccation. Notre étude sur la tolérance à la dessiccation des graines met ensuite en relief une variabilité existante pour ce trait fonctionnel entre des espèces constitutives de fragments forestiers. Quand certaines espèces tolèrent un très fort taux de dessiccation des graines, le cas par exemple, de *Gymnostoma deplancheanum*, *Hibbertia pancheri*, *Scaevola cylindrica*, *Alphitonia neocaledonica* et *Austrobuxus huerlimanni*, d'autres espèces en revanche sont très sensibles et ne tolèrent pas une faible dessiccation.

La combinaison des deux critères (germination et tolérance à la dessiccation) permettra de définir les espèces les plus adaptées à une recolonisation potentielle entre deux fragments forestiers. Les contraintes hydriques seront *a priori* plus sévères entre deux fragments forestiers qu'au sein d'un fragment. Le critère de tolérance à la dessiccation sera donc à privilégier pour que la graine d'une espèce puisse germer dans des conditions hydriques moins favorables que celle du biotope d'origine.

Les résultats de la tâche T3 contribueront significativement au travail de synthèse (T5) relatif à la caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle, et l'identification des corridors forestiers à maintenir ou à mettre en place.

3.4. MESURE DES FLUX DE GÈNES

3.4.1. OBJECTIFS, ORGANISATION, ET DESCRIPTION DES TRAVAUX

Comme dans de nombreuses régions tropicales ou subtropicales, les régions qui sont insulaires affichent un nombre élevé de différents biotopes avec de nombreuses espèces endémiques. En raison de leur taille et leur isolement, les îles sont particulièrement vulnérables aux divers impacts humains comme la fragmentation de l'habitat, le changement climatique ou les espèces exotiques envahissantes (Caujapé-Castells *et al.*, 2010 ; Gillespie *et al.*, 2008).

La fragmentation est l'une des principales causes de perte de biodiversité, particulièrement en milieu forestier tropicale (Lowe *et al.*, 2005) et dans les petites îles océaniques (Gillespie *et al.*, 2008). La fragmentation de la forêt a plusieurs effets en termes de démographie et niveaux de diversité. Au niveau intra-spécifique cela induit (i) une réduction du nombre global d'individus, (ii) des massifs réduits à de petites parcelles, (iii) l'isolement spatial des individus aussi bien en intra-population qu'en inter-populations. Ces changements touchent également les processus génétiques qui sont essentiels au maintien des espèces, à leur capacité à s'adapter aux changements climatiques et environnementaux : la reproduction, la dérive génétique, flux génétique et la sélection (Jeunes *et al.*, 1996). La fragmentation entraîne la diminution de la diversité génétique en raison de l'isolement des parcelles des forêts, la réduction du nombre d'individus reproducteurs au sein des populations, une consanguinité plus élevée, l'isolement de patches forestiers, et de plus faible flux de gènes. Malgré une littérature bien documentée sur les effets génétiques causés par la fragmentation, les prédictions sont toujours difficiles (Lowe *et al.*, 2005 ; Jeunes *et al.*, 1996). Récemment, (Ortego *et al.*, 2010) montrent que la fragmentation a réduit les flux de gènes de cohortes plus jeune au regards des niveaux de diversités constatés chez les individus reproducteurs adultes, générant ainsi une différenciation génétique entre classe d'âge.

Des effets de la fragmentation peuvent avoir des conséquences plus dramatiques sur des espèces rares ou endémiques qui ont des tailles des populations naturellement petites, aires de distribution restreintes, et sont souvent à habitat spécialisé (Falk et Holsinger, 1991). Par conséquent, la fragmentation de la forêt peut entraîner à long terme l'extinction de ces espèces rares ou endémiques.

La Nouvelle-Calédonie fait partie des régions les plus riches en espèces dans le monde avec, comme corollaire, une concentration exceptionnelle des espèces endémiques dont certaines sont aujourd'hui menacées (Myers *et al.*, 2000). Parmi elles, les espèces confinées aux substrats ultramafiques, sont particulièrement sensibles aux impacts de la fragmentation forestière et font face à des risques considérables d'extinction. Il y a très peu d'études de génétiques des populations sur ces espèces endémiques (Bottin *et al.*, 2005 ; Caujapé-Castells *et al.*, 2008a ; Caujapé-Castells *et al.*, 2008b ; Caujapé-Castells *et coll.*, 2010).

Dans ce contexte, il est apparu crucial d'entreprendre des études de biologie, d'écologie, et de génétique des populations afin de mieux comprennent le rôle des activités humaines sur l'érosion de la biodiversité et, par conséquent, de participer à l'élaboration de stratégies de gestion en conservation.

3.4.1.1 Concept scientifique

En raison de la fragmentation de l'habitat, la plupart des espèces d'arbres forestiers du milieu minier de Nouvelle-Calédonie croissent dans de petites populations avec des individus isolés à travers un paysage très fragmenté. Un besoin urgent de développer des programmes de conservation apparaît afin de préserver les processus évolutifs et écologiques (Moritz, 2002). Depuis les dernières décennies, les biologistes de la conservation mettent en évidence l'importance cruciale de maintenir écologiquement fonctionnel les habitats pour une espèce donnée à l'échelle du paysage (Lindenmayer *et al.*, 2008) et de maintenir la connectivité entre les différentes parcelles reliques. En outre, les arbres isolés peuvent jouer un rôle écologique en reliant les parcelles restantes pour une espèce donnée (Manning *et al.*, 2006) et à ce titre peuvent être considérés comme de véritables tremplins pour les flux de gènes (Cascante *et al.*, 2002).

Dans le cadre de ce projet, nous nous proposons d'explorer les effets de la réduction de taille des populations et l'isolement des et/ou individus, dus à la fragmentation forestière, sur la diversité génétique d'une espèce endémique menacée d'extinction.

Ce projet vise à :

1. caractériser par une approche démo-génétique la population de l'espèce modèle choisie sur un site déterminé,
2. estimer les flux de gènes à l'intérieur et entre les populations de l'espèce modèle à travers le paysage fragmenté,
3. participer à la définition de protocoles communs permettant la conservation d'espèces en danger et plus généralement au maintien des milieux.

Choix de l'espèce modèle

Les conifères sont un élément important de la flore calédonienne. La famille des *Araucariaceae* est représentée par deux genres, du genre *Araucaria* et le genre *Agathis*. Dans le genre *Agathis*, 5 espèces sont identifiées (Manauté *et al.*, 2003). *Agathis ovata* (C More ex Vieill) Warb (Kaori de montagne) est l'une d'entre elles. C'est un arbre forestier avec un tronc qui peut atteindre une hauteur de 10 à 25 m (Jaffré., 1995). Cette espèce se trouve principalement dans le sud de la Grande Terre, mais elle est aussi connue depuis son centre-est (Jaffré, 1995). Localisé en altitude entre 150 m à 1150 m, elle est strictement inféodée au substrat ultramafique (Jaffré, 1995). *A. ovata* a été exploité dans le passé pour son bois. Il est actuellement considéré comme une espèce menacée et est classé en danger (EN) sur la liste UICN sur la base de la réduction de la taille de ses populations essentiellement due à la fragmentation de son habitat (Jaffré *et al.*, 2010). C'est au sein de cette espèce que l'on trouve les plus vieux arbres de Nouvelle-Calédonie daté à ce jour. L'âge de l'un d'entre eux a été évalué à plus de 1500 ans par Enright *et al.* (2003). Les populations de cette espèce sont donc porteuses d'une histoire propre qui peut témoigner des variations environnementales et impacts subis par les milieux qui les accueillent, à travers la lecture de la variabilité des pools de gènes échangés en leur sein tout au cours de leur vie. *A. ovata* à la particularité de croître dans des milieux allant de la forêt fermée au maquis ouvert, démontrant ainsi une capacité à résister aux différentes perturbations induites par la fragmentation des massifs forestiers (activités minières, feux, ..). C'est pourquoi, elle constitue un modèle de choix pour notre étude.

Le modèle *Agathis ovata*

C'est une gymnosperme de la famille des Araucariaceae qui comporte une vingtaine d'espèces monoïques réparties dans la région mélanésienne du Pacifique. En Nouvelle-Calédonie cinq espèces sont présentes et endémiques au territoire : *A. corbassonii*, *A. lanceolata*, *A. montana*, *A. moorei*, et *A. ovata*.

Les *A. ovata* peuvent atteindre une grande taille (25m). Ils sont concentrés dans le sud de la Grande terre sur substrats ultramafiques en forêts humides ou dans les maquis. Cette espèce est classée en danger (EN) suivant les statuts UICN.

Ce projet, de par les résultats acquis, a aussi vocation à contribuer à la protection d'espèces rares et/ou menacées, ainsi qu'à la conservation et restauration des milieux, dans un souci de bonne gestion du patrimoine environnemental de la Nouvelle-Calédonie.

3.4.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.4.2.1. Relevés de terrain et échantillonnages

La parcelle choisie pour cette étude se situe sur le Mont Dzumac (Figure 27A). Ce choix est justifié par le fait qu'une étude antérieure a déjà permis de dater certains individus d'*Agathis ovata* qui s'y situent dont le plus âgé qui a été daté de plus de 1500 ans (par Enright et al., 2003).

Au vu de l'abondance des individus juvéniles sur le terrain, une stratégie de relevés (taille, diamètres DBH et/ou collet, position géographique) a été définie. Elle consiste à l'échelle de la parcelle à inventorier tous les individus de 2 m de hauteur et plus ($h \geq 2\text{m}$ ou \geq à 5cm de diamètre, taille minimum observée sur le terrain pour des individus arborant des fruits) et pour deux sous-parcelles (Figure 27B), d'étendre ces relevés aux individus de moins de 2 m de hauteurs jusqu'aux juvéniles identifiables. Pour les diamètres DBH, lorsqu'un embranchement est positionné en dessous des 1m30 de la prise de mesure, et donc qu'il y a présence de plus d'un tronc/branche, c'est le diamètre théorique calculé à partir de la somme des surfaces des sections de branches à 1m30 qui est retenue comme mesure. Les récoltes de matériels frais ont eux été effectués de manière exhaustive pour les individus considérés matures ($h > 2\text{m}$ ou $d > 5\text{cm}$) et à 40% pour les autres.

Un deuxième échantillonnage en laboratoire a dû être effectué, à partir des récoltes faites, par contraintes de temps et de moyens pour conduire les analyses de génétypage. En ce qui concerne le groupe des individus de 2 m et plus, seuls ceux supérieurs ou égaux à 4m de hauteur (ou 10 cm de diamètres) ont été traités (assimilables aux plus âgés et donc aux reproducteurs potentiellement les plus impliqués à l'échelle de l'existence de la population d'*A. ovata* sur le site).

D'autres sites à *A. ovata* que le Mont Dzumac, ainsi que d'autres espèces d'*Agathis* du territoire, ont également été échantillonnés afin de permettre la mise au point des outils de laboratoires nécessaires à la conduites de l'étude.

3.4.2.2. Acquisition et analyses de données en laboratoire

La caractérisation de la variabilité génétique au niveau intra-spécifique oblige, au préalable, à un développement de marqueurs moléculaires polymorphes *ad hoc*. Différents locus ADN d'organelles cellulaires au du noyau, issus de la littérature, ont été testés à partir d'un échantillon réduits élaboré à partir des différentes espèces d'*Agathis* récoltées à l'échelle du territoire.

- Choix des marqueurs moléculaires

Différents marqueurs de la littérature (chloroplastiques, nucléaires, mitochondriaux) ont été testés, et d'autres élaborés pour cette études sur la base de locus microsatellites identifiés.

En ce qui concerne les microsatellites, dont la partie identification a été traitée dans les laboratoires de l'UMR AGAP au Cirad de Montpellier, deux approches ont été testées, à partir d'ADN extraits de différentes espèces d'*Agathis*, dont *A. ovata*. L'une sur la base d'un criblage de di- et tri-nucléotides répétés en vu de constituer une banque d'ADN enrichie en motifs microsatellites polymorphes, et l'autre à partir de moyens de séquençage à haut débit.

- Extraction d'ADN et PCR

Le broyage du matériel végétal a été réalisé à partir 40mg de matière sèche. Les extractions d'ADN sont réalisées à l'aide du kit d'extraction d'ADN génomique de plante : Dneasy Plant Mini Kit QIAGEN® suivant la technique de Doyle et Doyle (1990). L'amplification par PCR pour le génotypage est réalisée à l'aide d'amorces spécifiques (marquées par fluorochrome) au locus microsatellite ciblé.

- Génotypage des individus

Le profil allélique de chaque individu a été obtenu par l'analyse des tailles de fragments microsatellites sur génotypeur à capillaire (3130xl genetic analyzer®, Applied Biosystems®). Les produits PCR sont dilués au 125ième et mis en présence d'un marqueur de taille co-migrant (GeneScan™-500 LIZ, Applied Biosystems).

- Lecture des données

Les données issues du génotypage sont analysées à l'aide du logiciel GeneMapper® Software V4.0 (Applied Biosystems®). Elles sont présentées sous forme d'électrophorégrammes. On peut ainsi définir le profil allélique de chaque individu pour chaque locus étudié.

- Analyse des données

Diversité génétique de la population a été étudiée au travers d'analyses classiques de génétique des populations (fréquences alléliques, indices de diversité, indices de distance génétique, ...) à partir des profils alléliques individuels, obtenus grâce au logiciel GenAlex6.501. Ces résultats donnent une information sur la structuration de la population et sa diversité génétique.

Les liens de parenté et les flux de gènes ont été analysés en utilisant le logiciel Cervus (Marshall et al., 1998). C'est un programme destiné aux analyses de parenté à grande échelle utilisant des marqueurs co-dominants. Les analyses se basent sur les rapports de vraisemblance (LOD score) entre présence de lien, ou absence de lien, pour des parents potentiels avec une descendance identifiée. Les valeurs s'acquièrent par la comparaison des profils alléliques pour identifier les

parents les plus probables. Plus le chiffre obtenu est grand, plus la probabilité de parenté de ces individus est forte.

Pour la partie concernant l'étude de structuration de la population, elle a été menée par approche bayésienne. Cette approche est réalisée à l'aide du logiciel Structure 2.3 (Falush et al, 2007). Cette analyse permet d'obtenir le nombre (K) de groupe le plus probable dans lesquels se répartissent les individus étudiés. Ce nombre se détermine grâce à la distribution du DeltaK en fonction de K (Evanno et al, 2005). Le nombre K retenu est celui pour lequel le DeltaK est maximal. Ensuite une représentation graphique donne la répartition des individus étudiés selon le K le plus probable. Pour cela les paramètres suivants sont sélectionnés : période de burning : 200 000 itérations, chaîne de Markov par la méthode de Monte Carlo : 400 000 itérations, puis 10 répétitions sont réalisées par groupes testés. Le modèle utilisé est un modèle avec admixture où le génome de chaque individu correspond à une fraction de chacune des K populations. La structuration obtenue est représentée par un pourcentage d'appartenance de chaque individu à ces K groupes.

Une AMOVA (Analyse des Variances Moléculaires), qui a pour but d'estimer la part de variabilité inter et intra-population (Excoffier et al. 1992), a aussi été conduite à l'aide du logiciel Arlequin (Schneifer et al., 2000). Cette analyse nous informe également sur le degré global de structuration (Fst) de l'ensemble des données analysées.

Les analyses statistiques, type courbes de régression, ont été effectuées à l'aide du logiciel XLSTAT Version 2008.4.01 d'Addinsoft (<http://www.xlstat.com>).

Toutes les représentations graphiques ont été réalisées à l'aide du logiciel QGIS (<http://www.qgis.org/>).

3.4.3. RÉSULTATS

3.4.3.1. Relevés de terrain et échantillonnages

La surface total du site du mont Dzumac est de 34,7 ha sur laquelle 5 types de milieu peuvent être observés (Figure 27A) : des lambeaux de forêt, du para-forestier, du maquis à *Mélaleuca*, du maquis à fougère, du maquis ouvert, ce qui témoigne d'une hétérogénéité dans les états actuels du site et suggère des évolutions distinctes au sein même de ce dernier. L'ensemble des différents types de maquis présents se caractérise par une dominance à *A. ovata*.

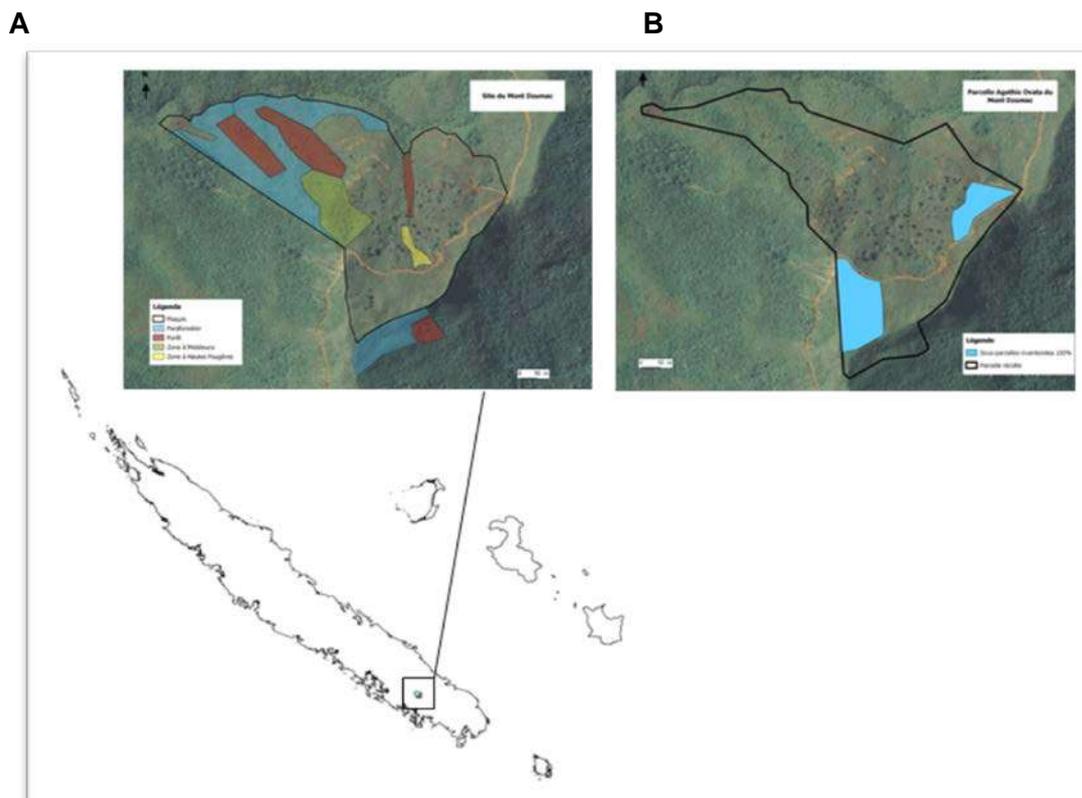


Figure 27 : Description de la parcelle du Mont Dzumac (A) et sous-parcelle d'Agathis Ovata inventoriées jusqu'aux juvéniles (B)

A partir de ce site, 3693 individus ont été répertoriés, 3647 *A. ovata*, dont 2338 ont été échantillonnés pour les analyses en laboratoire, et 46 *A. lanceolata* (Tableau 3).

Tableau 3 : Liste des inventaires et récoltes d'*Agathis* sur le site du mont Dzumac

Total des individus recensés sur le site du mont Dzumac : 3693							
A ovata : 3647							A. lanceolata : 46
Récoltés : 2338				Non récoltés : 1309			
Maquis : 2205			Para-forestier :	Forêt :	Maquis : 1309		
	autres :	Haut de Parcelle :	Parcelle Est :			Haut de Parcelle :	Parcelle Est :
	1401	605	199	52	81		
indiv h<2m ou Ø<5cm	0	557	153	34	5	813	496
indiv h≥2m ou Ø≥5cm	1401	48	46	18	76	0	0

A noter que deux zones particulières (Figure 27B), l'une au sud (haut de parcelle : HP) et l'autre à l'est (PE), de ce site ont subi un inventaire complet jusqu'aux juvéniles. Elles représentent 8% de la surface totale du site, soit 2,85 ha. D'autres récoltes d'*Agathis* ont aussi été effectuées sur l'aire de répartition de l'espèce (Tableau 4, Figure 28) pour les besoins des analyses génétiques prévues.

Tableau 4 : Liste des récoltes d'*Agathis* hors site du mont Dzumac

	Nb individus	Nb sites	Nom des sites	Nb total d'individus	Nb d'extrait d'ADN	Nb individus génotypé	Nb total d'individus génotypés
<i>Agathis ovata</i>	120	9	Col de Yaté / Chute de la Madeleine / Montagne des Sources / Mont Dzumac (autre que le site d'étude) / Kouaoua / Thio / Pic du Grand Kaori / Côte Kwé	185	82	75	104
<i>Agathis montana</i>	45	1	Mont Panié		45	13	
<i>Agathis lanceolata</i>	2	6	Pic du Grand Kaori / Mont Nengoné / Déversoir Sud / Côte Nengoné / Le Trou / Base vie de Goro		2	14	
<i>Agathis moorei</i>	18	1	Pic du Grand Kaori		18	2	

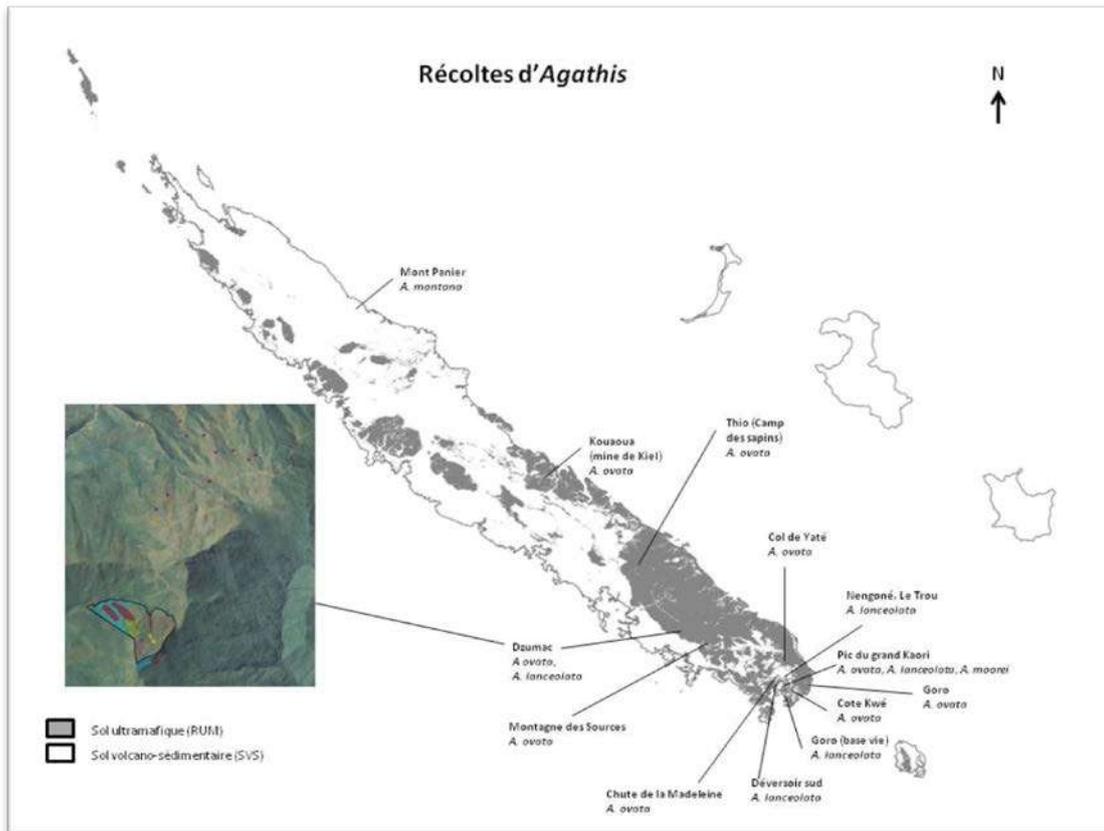


Figure 28 : Carte des récoltes d'Agathis

Dans l'encart sont positionnées les récoltes hors site du mont Dzumac. A l'occasion des différentes prospections de terrain effectuées, il est apparu que seuls les arbres de plus de 2 m, ou supérieur 5 cm de diamètre, porté des fruits. De fait, ce stade de croissance marque l'état de maturité sexuelle pour l'espèce *A. ovata*.

3.4.3.2. Description de la population d'*Agathis ovata* sur le site du mont Dzumac

À partir des histogrammes des effectifs par taille et/ou diamètre, des *A. ovata* du site du mont Dzumac (Figure 29), une chute importante, poste maturité, des effectifs est observable ce qui réduit considérablement les effectifs de reproducteurs potentiels. Cette perte d'effectif est plus graduée par la suite jusqu'à atteindre des seuils de représentativité nuls ou réduits 1 à 2 représentants pour les classes de diamètre les plus élevées. Il apparait également, de manière répétée, des baisses marquées d'effectifs pour certaines classes. Ainsi, l'enveloppe de chacun de ces histogrammes admet un pourtour accidenté, non lissé, et donc difficilement rapproché du seul fait de l'expression de la mortalité naturelle au cours du temps. Des événements particuliers, à effet délétère pour des individus des classes concernées, ont aussi marqué ponctuellement de leur empreinte la dynamique démographique de la population étudiée. L'activité anthropique, pour les périodes les plus récentes, ou certains phénomènes naturels, comme les feux et les cyclones, pourraient être liés à ces événements.

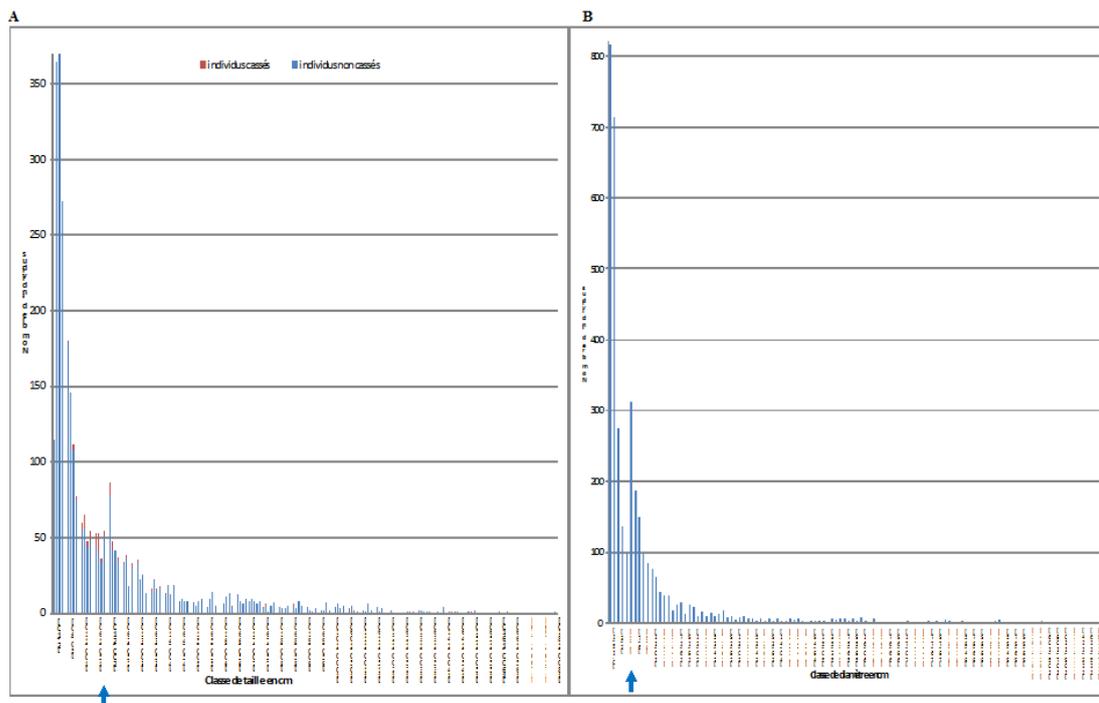
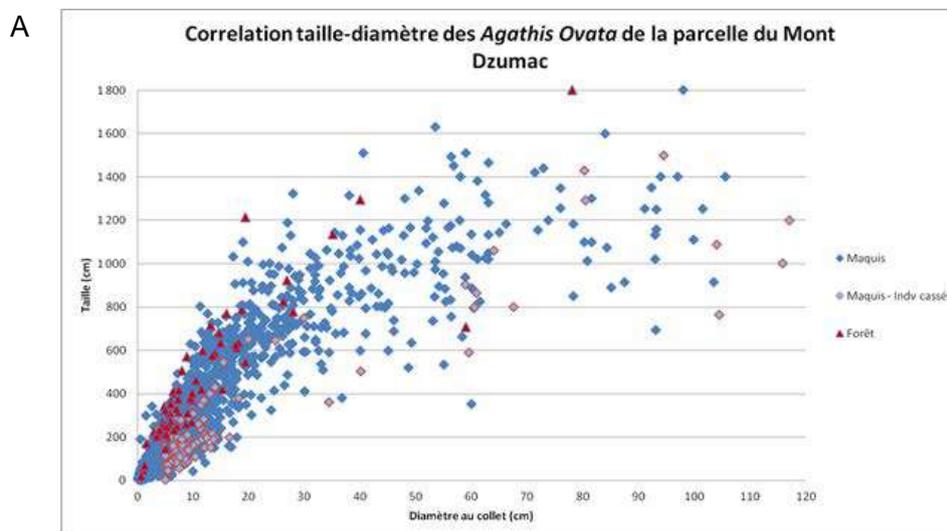


Figure 29 : Distribution en A) classes de hauteur et B) classes de diamètre au collet, des individus d'*Agathis ovata* matures de la parcelle de Dzumac. La flèche en bleu marque la limite du complément d'inventaire conduit sur les parcelles PH et PE (jusqu'aux juvéniles)

Au niveau croissance des *A. ovata*, il apparaît que la taille des individus (non cassés) est assez bien corrélée avec leur diamètre jusqu'à des stades déjà avancés, aux alentours de 6 m de hauteur (Figure 30).



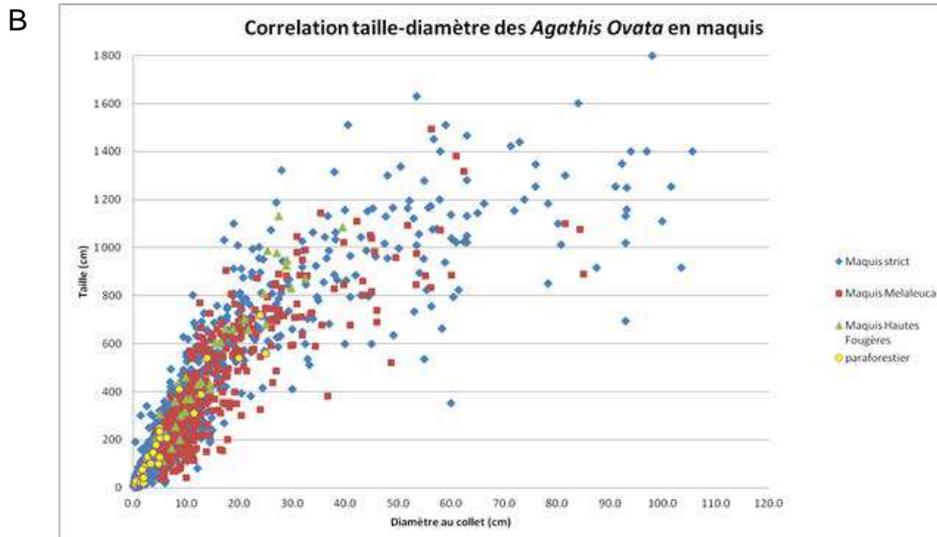


Figure 30 : Corrélation taille – diamètre des *A. ovata* du mont Dzumac en fonction des milieux colonisés ; A) maquis versus forêt, B) en fonction des différents types de maquis rencontrés

De plus, une différence dans la relation taille-diamètre est observable entre les individus de forêt et ceux de maquis (Figure 30A). En effet, en forêt la croissance semble être plus contrainte vers plus de hauteur, à la conquête de la canopée sans doute en réponse à une compétition vis-à-vis de la lumière, qu'en maquis.

A contrario, de ce qui se passe pour les individus présents en maquis, et ce quel que soit le type de maquis considéré. Toutefois, en maquis une autre structuration géographique semble émergée. Elle serait relative à l'ancienneté des individus qu'on y trouve, avec une chronologie qui référencerait les zones à maquis ouverts comme les plus anciennes, viendrait ensuite celles à *Mélaeuca*, puis celles à hautes fougères, pour enfin définir comme les plus jeunes les zones para-forestières, aux regards de l'ensemble des tailles et diamètres qui caractérisent chacune de ces sous populations (Figure 30B).

Enfin, une comparaison des corrélations, via l'étude des régressions non linéaires calculées ($\text{hauteur} = pr_1 * \text{diamètre} / (pr_2 + \text{diamètre})$), entre d'une part la hauteur des individus et d'autre part leur diamètre au collet, sur l'ensemble des relevés effectués, soit 2246 individus, ou à hauteur d'homme (DBH), pour un sous-échantillonnage de 252 individus, a été faite (Figure 31).

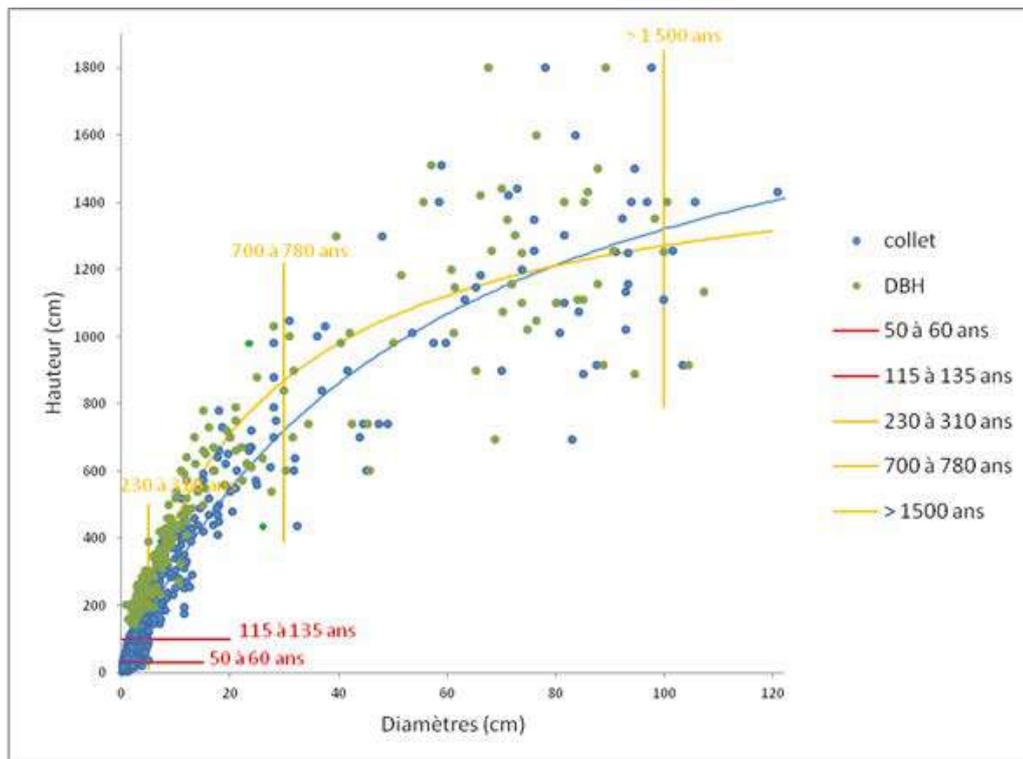


Figure 31 : Comparaison des corrélations hauteurs x diamètres en fonction des mesures opérées : collet versus DBH

DBH : Hauteur en cm = $1584,3 \cdot \text{dbh en cm}$ (252 mesures) / ($24,7 + \text{dbh en cm}$ (252 mesures)), $R^2=0,895$, $pr_1=45,232$ et $pr_2=1,641$.

Collet : Hauteur en cm = $2049,6 \cdot \text{collet en cm}$ (2246 mesures) / ($55,2 + \text{collet en cm}$ (2246 mesures)), $R^2=0,941$, $pr_1=28,215$ et $pr_2=1,324$.

Des résultats importants peuvent être tirés de cette étude comparative.

Si les DBH sont généralement moins importants que les relevés de diamètre effectués au collet pour un individu donné, du fait du modèle conique des fûts admettant une base large et une cime pointue, il arrive que l'inverse se produise et devienne particulièrement marqué aux stades les plus âgés de l'arbre comme il est possible de l'observer (Figure 31). Cela est dû à l'existence d'embranchements à des hauteurs basses, *ante* ou proches des 1m30 de hauteur qui caractérisent la mesure du DBH. A ces occasions, le tronc de l'arbre gonfle sous l'effet de l'embranchement pour donner naissance à plusieurs branches filles et le diamètre à cette position peut alors être supérieur à celui mesuré au collet. Il en est de même lorsque le DBH, en présence de plusieurs branches à 1m30, est approximé par le calcul du diamètre théorique qui caractériserait la somme des surfaces de chacune des branches observée. Hors en milieu ouvert il n'est pas rare de rencontrer des arbres à embranchements bas. Dès lors, des analyses, comme celles des dynamiques de croissance, qui sont opérées à partir des DBH perdent de leur fiabilité.

Les cinétiques des deux courbes de régression (Figure 31) s'infléchissent au cours du temps et marquent ainsi un inversement dans les dynamiques de croissance. En effet, avec le temps les morphologies se transforment et il apparaît un élargissement des troncs plus important aux regards de l'augmentation des tailles en hauteur. Ce phénomène est plus prononcé dans le cas des mesures du DBH que dans celles du collet, ce qui dans le cas de notre étude va jusqu'à admettre un croisement entre les deux courbes de régression (Figure 31) au niveau des tranches d'âges les plus anciennes.

En affichant dans la Figure 31 les principales correspondances mises en avant par Enright *et al.* (2003) entre l'âge des individus et leur croissance (hauteur ou diamètre) il apparaît que la population du site du mont Dzumac admette des individus très âgés qui atteindraient bien plus de 2000 ans. De fait, l'histoire de cette population s'inscrirait dans un pas de temps d'au moins 2 millénaires et par conséquent, au travers la lecture chronologique des stigmates qui caractérisent la distribution de ses effectifs par classe de diamètres (cf. Figure 29), il devient alors envisageable de retracer dans le temps les différents événements subits.

3.4.3.3. Mise au point des marqueurs moléculaires

Des différents tests pratiqués, (ADNcp, ADNn, ADNt, microsatellites) c'est l'approche microsatellite via le séquençage haut débit qui a donné les meilleurs résultats. C'est donc à partir de locus variables nouvellement identifiés (microsatellites) que l'étude sur la diversité génétique d'*A. ovata* a été conduite.

Sur un total de 32 034 contigs (fragment de séquences) identifiés, 10 718 locus à motif microsatellites ont été reconstruits à partir d'ADN extrait d'*A. ovata*. Ils sont constitués de motifs homogènes (non coupés par une portion de séquence non répétées), ou hétérogènes (incluant une ou plusieurs parties de séquence non répétées), de di ou tri-nucléotides, et admettent de 4 à 16 répétitions. Une première analyse des données, à partir d'un sous échantillon de l'ensemble des récoltes faites, a permis d'évaluer leur taux de variabilité et de ne retenir que ceux qui semblaient les plus efficaces pour l'étude à conduire.

C'est ainsi que 5 locus, à motif homogène (indemne de portion de séquence non variables) di- ou tri-nucléotidiques répétées, Ov_167 (TA)₂₃, Ov_146 (TTA)₁₅, Ov_156 (TC)₁₉, Ov_174 (AT)₁₇ et Ov_1810 (TA)₂₀, ont été sélectionnés pour la suite des analyses. Ces cinq *loci* présentent un nombre d'allèle allant de 9 à 25 (Tableau 5), et par locus, les distributions des fréquences alléliques, observées pour la population du mont Dzumac, apparaissent équilibrées.

Tableau 5 : Diversité allélique des 5 locus choisis (A) et fréquence allélique par locus (B)

A		
Locus	Nb d'allèle	Nb allèle rare
Ov_167	25	0
Ov_1810	23	7 (4 avec seulement 1 individu)
Ov_146	9	1
Ov_156	14	4 (3 avec seulement 1 individu)
Ov_174	17	4 (3 avec seulement 1 individu)

B									
167		146		156		174		1810	
nom	fréq	nom	fréq	nom	fréq	nom	fréq	nom	fréq
169	0.111	123	0.022	121	0.030	95	0.002	108	0.076
171	0.014	126	0.188	123	0.000	97	0.098	110	0.117
177	0.246	129	0.195	125	0.002	99	0.348	112	0.027
179	0.086	132	0.360	127	0.000	101	0.030	118	0.000
181	0.021	135	0.036	131	0.165	103	0.166	120	0.001
185	0.091	138	0.000	133	0.296	105	0.000	122	0.006
187	0.005	141	0.043	135	0.224	111	0.002	124	0.031
189	0.006	144	0.151	137	0.040	113	0.002	126	0.007
191	0.016	147	0.004	139	0.053	115	0.039	128	0.100
193	0.163			141	0.000	117	0.157	130	0.150
195	0.065			143	0.003	119	0.097	132	0.315
197	0.021			145	0.054	121	0.043	134	0.094
199	0.009			147	0.132	123	0.011	136	0.011
201	0.003			159	0.001	125	0.003	138	0.001
203	0.006					127	0.000	144	0.000
205	0.039					129	0.001	146	0.018
207	0.013					131	0.000	150	0.006
209	0.005							152	0.015
211	0.003							154	0.020
213	0.020							156	0.003
215	0.043							158	0.000
217	0.003							162	0.000
219	0.004							168	0.001
221	0.002								
223	0.004								

De plus, le taux de polymorphisme atteint à l'aide de ces marqueurs permet de différencier chacun des individus du site.

Par ailleurs, et à partir d'un sous-échantillonnage de l'ensemble des *Agathis* à l'échelle du territoire, il a été possible de tester la robustesse des marqueurs moléculaires (*loci*) retenus (cf. Figure 28 & Tableau 6). Les espèces concernées sont *A. montana*, *A. lanceolata*, *A. ovata* et *A. moorei*. Il s'avère que toutes les espèces testées se différencient les unes des autres à partir du jeu de marqueurs utilisé et des allèles propres à chacune d'entre elles ont aussi été identifiés.

Tableau 6 : Les premiers loci retenus à l'échelle des *Agathis* néo-calédoniens.

	Effectif testé	Loci testés								
		Ov_140	Ov_122	Ov_167	Ov_931	Ov_143	Ov_146	Ov_156	Ov_174	Ov_1810
<i>A.ovata</i>	5	V.	V.	V. - allèles propres à l'espèce	V.	V. - allèles propres à l'espèce				
<i>A.montana</i>	13	N.V	V. - allèles propres à l'espèce	V.	V.	Null	V. - allèles propres à l'espèce	V. - allèles propres à l'espèce	Null	N. V. - allèles propres à l'espèce
<i>A.moorei</i>	2	Null	Null	Null	N.V	N. V.	Null	N. V.	N. V.	Null
<i>A.lanceolata</i>	14	V.	Null	V. - allèles propres à l'espèce	Null	Null	V. - allèles propres à l'espèce	V. - allèles propres à l'espèce	Null	V. - allèles propres à l'espèce

* N.V. : locus non variable

** V. : locus variable

*** Null. : Individus de l'espèce n'accroche pas à ce locus

3.4.3.3. Diversité génétique et structuration

A la lecture des données génétiques de bases (Tableau 7) il apparaît que les 5 locus étudiés sont polymorphes et que l'hétérozygotie observée (H_o) pour chacun d'eux est légèrement inférieure à celle attendue (H_e), excepté pour le locus 156 qui se révèle conforme au théorique. Ce léger déficit en hétérozygotes, pour les 4 locus en déséquilibre, est aussi confirmé au niveau de leur l'index de fixation (F) qui apparaissent positifs tout en restant relativement faibles. Ce qui pourrait signifier qu'en période de reproduction de l'autofécondation en quantité non négligeable puisse avoir lieu.

Cependant, aux regards des résultats acquis pour le locus 156, il semblerait que la population soit bien à l'équilibre de Hardy-Weinberg, et que les faibles excès d'homozygotes observés soient plus dû à un problème d'identification d'allèles (présence d'allèles nuls non détectés) pour les 4 autres locus qu'à un problème de consanguinité avérée. Du coup, la diversité observée dans ce travail ne serait qu'une sous-estimation de la diversité réelle.

Tableau 7 : Données génétiques de bases pour la population d'*A. ovata* du mont Dzumac

- a) Taille des échantillons (N), nombre d'allèles (Na), nombres effectifs d'allèles (Ne), Hétérozygotie observée (H_o), hétérozygotie attendue (H_e), et attendue non biaisée (uHe), index de fixation (F)

Population	Locus	N	Na	Ne	Ho	He	uHe	F
Dzumac	167	1188	25.000	8.018	0.663	0.875	0.876	0.242
	146	1188	9.000	4.354	0.524	0.770	0.771	0.320
	156	1188	14.000	5.253	0.816	0.810	0.810	-0.007
	174	1188	17.000	5.083	0.718	0.803	0.804	0.106
	1810	1188	23.000	6.135	0.705	0.837	0.837	0.158

- b) Moyennes et écarts-types (SE) de l'ensemble des locus pour chaque population

Pop	N	Na	Ne	Ho	He	uHe	F
-----	---	----	----	----	----	-----	---

Dzumac	Moyennes	1188	17.600	5.769	0.685	0.819	0.819	0.164
	SE	0	2.926	0.630	0.047	0.018	0.018	0.056

c) Pourcentage de loci polymorphes

Population	%P
Dzumac	100.00%

Na = nombre d'allèles différents

Ne = nombre effectif d'allèles (= $1 / (\text{Sum } \pi^2)$)

Ho = Hétérozygotie observée (= No. of Hets / N)

He = Hétérozygotie attendue (= $1 - \text{Sum } \pi^2$)

uHe = Hétérozygotie attendue non biaisée (= $(2N / (2N-1)) * \text{He}$)

F = index de Fixation (= $(\text{He} - \text{Ho}) / \text{He} = 1 - (\text{Ho} / \text{He})$)

Où π est la fréquence du $i^{\text{ème}}$ allèle pour la population et $\sum \pi^2$ est la somme des carrés des fréquences alléliques de la population.

L'analyse de la dynamique de colonisation du site par les allèles de chaque locus (Figure 32) confirme le résultat précédent. En effet, tout au long de l'histoire, avoisinant les deux millénaires, les différents allèles qui caractérisent aujourd'hui la diversité génétique de la population d'*A. ovata* du mont Dzumac, se sont accumulés de manière constante depuis le(s) premier(s) individu(s), qui ne sont pas forcément les plus anciens encore présents. La courbe des effectifs cumulés d'allèles (Figure 32) arbore effectivement une croissance constante dans le temps et même si la mortalité, naturelle comme accidentelle, des individus du site s'est exprimée elle aussi sur la même période, cette dynamique allélique ne semble pas être influencée par celle des effectifs. Pour preuve, l'apparente indépendance de la courbe des effectifs cumulés d'allèles vis-à-vis de celle des effectifs en individus qui pourtant explosent au niveau des temps plus contemporains. Ce résultat est aussi à lier aux questions de flux de gènes entre populations puisqu'il sous-entend un apport constant en ressource génétiques exogènes au cours du temps (graines ou pollen).

Par ailleurs, en comparant les chronologies d'apparition d'allèles entre le milieu forestier et celui du maquis, il apparaît une antériorité du maquis sur la forêt. Seuls 3 individus de forêt sont porteurs d'allèles nouveaux, tous locus confondus, qui sont par la suite diffusés également en milieu de maquis, alors que tous les autres allèles sont d'abord apparus en maquis.

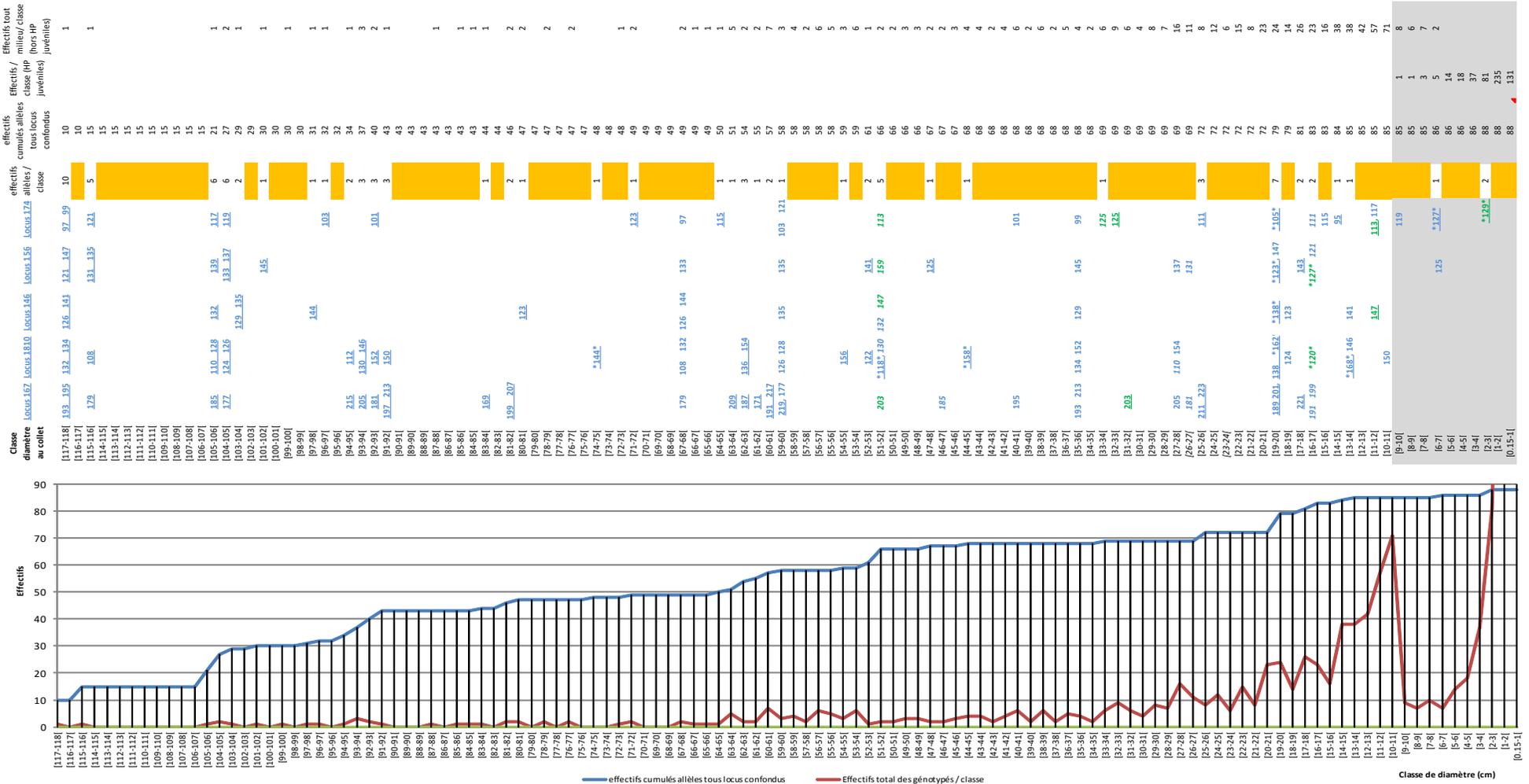


Figure 32 : Chronologie d'apparition des allèles en fonction des milieux forêt ou maquis de la population d'A. ovata du mont Dzumac. Les allèles sont en bleu lorsque observés pour la première fois en maquis, en vert si forêt. Ils sont surlignés pour les relevés maquis et non surlignés pour ceux de forêt

Une analyse de la structuration de la diversité génétique exprimée à l'échelle du site pour la population d'*A. ovata* a également été effectuée. C'est une approche bayésienne qui a été conduite. En se cantonnant à certaines tranches d'âges particulières (>10cm de diamètre et/ou 4m de hauteur, ou encore >20cm de diamètre), des structurations apparaissent. Cependant, ces entités « d'affinités génétiques » restent éphémères et s'estompent avec le temps puisque en tenant compte de l'ensemble de la population dans son état actuel aucune structuration n'apparaît.

D'autres approches (AMOVA, Fst) ont aussi été conduites en tenant compte de la structuration géographique précédemment identifiée en fonction des croissances différenciées observées au niveau des différents types de maquis. Seules de faibles structurations significatives (Fst) ont pu ainsi être mises en évidence et il apparaît que la diversité est portée à 97,17% dans les sous-populations et seulement à 2,83% entre elles ces dernières.

Tableau 8 : Distribution de la diversité génétique (AMOVA) et calcul des distances génétiques (Fst) entre populations

AMOVA	Degrés de liberté	Somme des carrés	Variation	% de variation
entre les populations	3	55,766	0,05893 va	2,83
Dans les populations	2306	4667,994	2,02428 vb	97,17
Total	2309	4723,760	2,08322	

Fst = 0,02829 et p-value (va & Fst)= 0

Pairwise Fst	Maquis strict	Maquis à fougère	Maquis à Melaleuca	Para-forestier
Maquis strict	0			
Maquis à fougère	0,02317	0		
Maquis à Melaleuca	0,02946	0,01537	0	
Para-forestier	0,01720	0,04395	0,04658	0

Tous les Fst sont significatifs à au moins 2%.

Il n'apparaît donc pas de fortes contraintes à la circulation des flux de gènes à l'échelle du site du mont Dzumac.

3.4.3.4. Liens de parenté et flux de gènes

Des recherches de liens de parenté (identification d'un couple de parents potentiel) et « paternité » (identification d'un des parents potentiels), entre les juvéniles de la sous-parcelle HP et les adultes génotypés de la parcelle, a été effectuée afin d'estimer les distances potentielles caractérisant les flux de gènes pour *A. ovata* et pouvoir définir la part du local dans la régénération de la population du site du mont Dzumac par rapport à celle qui viendrait de l'extérieur.

Les résultats acquis (Tableau 9) montrent que seulement 14% des juvéniles de la sous-parcelle HP n'admettent aucun parent probable parmi les adultes génotypés de la parcelle du mont Dzumac.

Tableau 9 : Parents potentiels des juvéniles de la sous-parcelle HP

	1188 individus génotypés sur les 5 locus	
	526 juvéniles (<2m/5cm)	662 adultes (>2m/5cm)
Analyse de parenté	222 juvéniles ont un couple de parent potentiel dans la parcelle soit 42% - 1 individu a un couple vraisemblable à 95% - 0 individu a un couple vraisemblable à 85% - 208 individus ont un couple le plus vraisemblable - 13 ont un couple potentiel mais non vraisemblable	
Analyse de paternité	453 juvéniles ont un parent potentiel dans la parcelle soit 86% - 5 individus ont un parent vraisemblable à 95% - 41 individus a un parent vraisemblable à 85% - 403 individus ont un parent le plus vraisemblable - 1 a un parent potentiel mais non vraisemblable	
	73 juvéniles n'ont aucun parent potentiel dans la parcelle soit 14%	

A noter que les distances de parenté au sein de la parcelle du mont Dzumac peuvent atteindre 700m et admettent une moyenne de 200m (Figure 33). En élargissant l'étude de « paternité », pour l'ensemble des individus de la parcelle, aux autres individus des sites extérieurs 6 autres géniteurs potentiels ont été identifiés (Tableau 10 et Figure 33).

Tableau 10 : Géniteurs potentiels hors parcelle du mont Dzumac

(Hors parcelle d'étude)	Nombre d'individus génotypés	Nombre d'individus assignés à un individu de la parcelle
Côte Kwé (64 km)	1	1
Dzumac hors parcelle (2 km)	10	4
Montagne des Sources (18 km)	1	1
Kouaoua (102 km)	5	0
Pic du Grand Kaori (49 km)	1	0
TOTAL	18	6

Ces 6 géniteurs potentiels supplémentaires se réfèrent à 39 individus de la population de référence (1188 individus). Parmi ces 39 individus :

- 18 ont un parent hors parcelle vraisemblable à 95%
- 11 ont un parent hors parcelle vraisemblable à 85%
- 10 ont un parent hors parcelle le plus vraisemblable
- 4 ont également été déjà assignés à un couple de parents potentiel de la parcelle et les 35 restants à au moins un parent potentiel dans la parcelle.

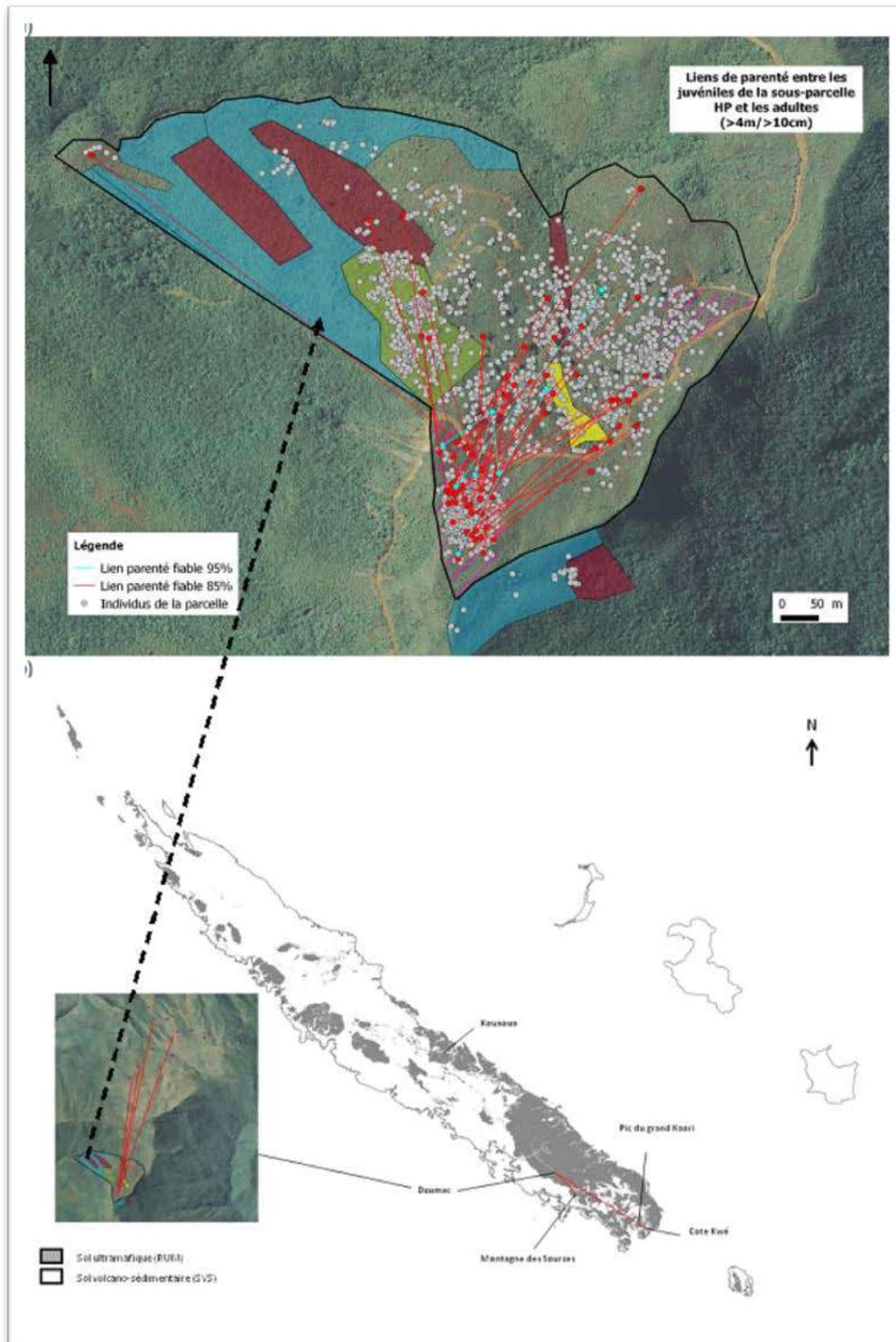


Figure 33 : Échantillon des liens de parenté entre individus de la parcelle du Mont Dzumac (A) ; Liens de parenté décelés à l'échelle du territoire (B)

3.5. CONNECTIVITÉS STRUCTURELLES ET FONCTIONNELLES

Les tâches précédentes ont permis de déterminer selon différentes approches techniques, écologiques et biologiques les composantes structurelles (T1) et fonctionnelles (T2, T4) de la connectivité. La tâche 3 n'ayant pas pu être menée à son terme, les résultats concernant cette partie n'ont pas pu être exploités dans le cadre de cette étude. La méthodologie mise en place consiste, dans un premier temps, d'estimer le degré de connectivité des patches détectés au sein de la tâche en utilisant des algorithmes adaptés, provenant du logiciel « Conefor », et du package R « Grainscape ». Cette étape permet de déterminer l'isolement de certaines parcelles au regard des échanges possibles entre les fragments forestiers.

Le processus de fragmentation forestière est la transformation d'une grande étendue de forêt en une multitude de fragments de forêts de plus petites tailles et isolés les uns des autres par une matrice de végétation différente de l'originale. Outre la réduction de leur habitat et leur exposition à des effets de bord, l'isolation affecte les populations végétales en limitant les échanges de graines, de pollen ou de gènes dont les principaux vecteurs sont les animaux (voir Fahrig 2003; Ewers & Didham 2006). La connectivité traduit la capacité de déplacements d'animaux entre les différents fragments forestiers (Taylor et al. 1993), et donc la capacité d'échange entre les populations occupant les différents fragments.

Le degré de connectivité entre les fragments forestiers va être déterminé par le nombre, la taille, la forme et la distribution des fragments forestiers dans le paysage ainsi que la nature de la matrice. Deux principaux paramètres vont déterminer le degré de connectivité entre deux fragments forestiers, (i) la distance qui les sépare de bordure à bordure et (ii) la nature de la matrice qui les sépare. (i) Deux fragments auront théoriquement une connectivité plus élevée s'ils sont proches l'un de l'autre. Cependant, le seuil de distance au-dessous duquel deux fragments forestiers vont être considérés comme connectés dépend de l'organisme étudié. Par exemple, si l'on considère qu'un animal est capable de parcourir une distance de 100m entre deux fragments forestiers, alors tous les fragments distants d'une distance inférieure ou égale à 100m seront considérés comme connectés. (ii) Deux fragments sont d'autant plus connectés que la matrice qui les sépare est favorable au déplacement de l'animal considéré, c'est à dire que le coût de déplacement y est plus faible que dans le reste de la matrice. Par exemple, si l'on considère une espèce forestière, son coût de déplacement peut être fixé à 1 au sein des fragments forestiers, c'est-à-dire que le coût de déplacement est égal à la distance à parcourir. Dans d'autres milieux comme le maquis par exemple, et suivant les espèces considérées, ce coût peut sensiblement augmenter. À l'extrême, un milieu infranchissable sera donc associé à un coût de déplacement infini.

À l'échelle du paysage, la connectivité peut être mesurée d'une manière simple par le nombre de groupes de fragments forestiers directement ou indirectement interconnectés, le nombre de connexions, la connectivité étant d'autant plus élevée que ce nombre de groupe est faible et que le nombre de connexions est élevé. Cette connectivité augmente avec le seuil de distance et diminue avec le coût de déplacement dans la matrice et peut être améliorée par la présence de corridors écologiques. Les corridors écologiques sont des éléments du paysage qui connectent les fragments forestiers entre eux. Ils peuvent être de différente nature, (i) fragments forestiers allongés reliant un ou plusieurs autres fragments, (ii) fragments forestiers servant de tremplins entre d'autres fragments ou encore, (iii) de matrice de végétation favorable au déplacement des animaux.

Dans le Grand Sud néo-calédonien, les fragments forestiers sont inclus dans une matrice allant du sol nu à des formations arborées telles que les formations para-forestières à *Gymnostoma*.

Nous pouvons émettre l'hypothèse que la connexion entre deux patchs forestiers séparés par une formation arborée est plus élevée que si ces mêmes fragments étaient séparés par une formation végétale ayant une structure plus éloignée de celle de la forêt telle que du maquis. Si cette hypothèse est vérifiée, alors les formations arborées constituent des corridors entre les fragments forestiers.

L'objectif de cette étude est double. Il s'agit (i) d'analyser l'importance relative des différents fragments pour la connectivité à l'échelle paysage mais aussi en tant que réservoir de biodiversité et (ii) d'analyser l'importance des formations boisées dans la connectivité du paysage. Ces analyses permettront d'identifier les principaux corridors écologiques et de prioriser les enjeux de conservation des formations forestières et autres formations boisées pour le maintien ou la restauration de la connectivité à l'échelle du paysage.

3.5.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.5.1.1. Zone d'étude et cartographie

L'emprise de la zone d'étude retenue est située entre la plaine des lacs et la mine de Goro VALE et couvre une surface d'environ 65 km² (Figure 34). La carte de végétation utilisée dans cette étude est issue de la fusion de la carte des forêts produite par digitalisation à l'échelle 1:3000 et de la carte des formations arborées produite par une méthode de classification automatique basée sur la détection des couronnes d'arbres (Cf. tâche 1 et 2). Cette zone comprend 95 fragments forestiers couvrant environ 3.5 km² et dont 52 fragments ont fait l'objet d'un ou plusieurs inventaires botaniques (93 inventaires au total). Les formations arborées ne chevauchant pas les fragments forestiers couvrent quant à elles une surface d'environ 5 km². Ces formations arborées sont principalement des formations para- ou pré-forestière à *Gymnostoma* (voir McCoy et al. 1999).

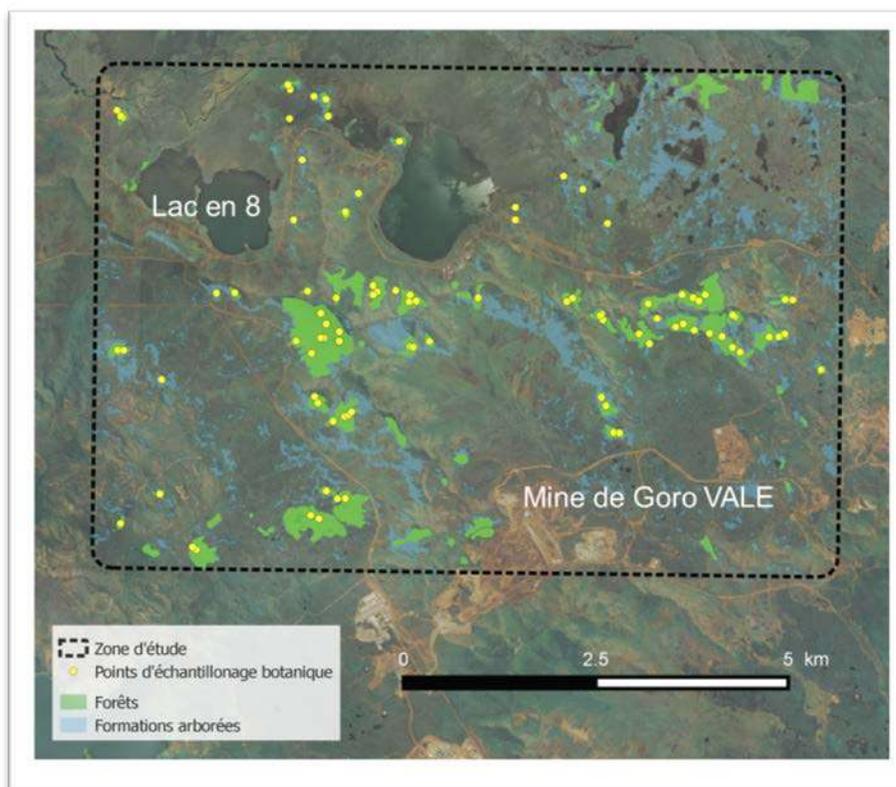


Figure 34 : Zone d'étude pour l'analyse de connectivité

3.5.1.2. Importance relative des fragments forestiers

Le logiciel Conefor (<http://www.conefor.org/>) a été utilisé afin de « quantifier l'importance des fragments forestiers pour le maintien et l'amélioration de la connectivité à l'échelle du paysage ». Conefor calcule différents indices de connectivité à l'échelle du paysage mais aussi différents indices permettant de mesurer l'importance relative de chaque fragment dans cette connectivité. Parmi les différents indices proposés, nous avons retenu l'indice BC_IIC qui combine BC « Betweenness Centrality » et IIC pour « Integral Index of Connectivity » pour caractériser l'importance relative des fragments forestiers pour la connectivité à l'échelle du paysage (voir Pascual-Hortal & Saura 2006). L'indice, BC mesure à quel point un fragment forestier est central, c'est-à-dire combien de connexions entre différents fragments forestiers dépendent de la présence de ce fragment. L'indice BC_IIC permet de prendre en compte l'aire des fragments connectés, c'est-à-dire qu'un fragment aura un indice d'autant plus élevé qu'il connecte des fragments de grande taille.

Conefor prend comme données d'entrée de modèle, les centroïdes des fragments forestiers, l'aire des fragments, ainsi que les distances bord à bord entre toutes les paires de fragments forestiers. Une extension QGIS (Conefor inputs) permet de générer directement ces données sur QGIS à partir d'une couche vectorielle des fragments forestiers. Enfin, pour calculer les indices de connectivité et l'importance relative des différents fragments, une valeur seuil de distance au-delà de laquelle deux fragments ne sont plus considérés comme connectés doit être spécifiée. Dans un premier temps, différents scénarii ont été évalués en fixant cette distance à 50 m, 100 m, 200 m, 500 m et 1000 m.

3.5.1.3. Importance de la matrice

Pour mesurer l'importance des formations arborées (autre que forêt) dans la connectivité du paysage nous avons utilisé le package R *Grainscape* (Galpern et al. 2012) qui permet de calculer des indices de connectivité en faisant varier les coûts de déplacement dans la matrice. La donnée d'entrée étant un raster (ici de 10 m de résolution) à partir duquel les coûts de déplacement minimaux d'un fragment à un autre sont calculés en ajoutant les coûts affectés à chaque classe de végétation. Dans *Conefor* le coût de déplacement est uniforme dans la matrice et est fixé à 1, c'est à dire le coût lié à la distance. Ici nous fixons un coût de déplacement différent en forêt, formation arborée et maquis. De la même manière que dans *Conefor*, un coût de déplacement limite doit être spécifié au-delà duquel deux fragments ne sont plus considérés comme connectés. Dans un premier temps différents scenarii ont été évalués en fixant le coût de déplacement à 1 en forêt et en faisant varier le coût de déplacement en formation arborée et en maquis entre 1 et 10 et analyser l'impact sur la connectivité à l'échelle du paysage. Le coût de déplacement limite a aussi été fixé à 50 m, 100 m, 200 m, 500 m et 1000 m.

3.5.2. RÉSULTATS

Nos résultats illustrent bien la variabilité de la connectivité et de l'importance des différents fragments en fonction des différents paramètres de coûts et de seuils définis. La distance bord à bord reliant les fragments à leurs plus proches voisins varie de 5 m pour les fragments les plus proches à près de 1200 m pour le fragment le plus isolé. Cette distance reste cependant inférieure à 500 m pour 95 % des fragments (Figure 35). Si l'on fixe un coût de déplacement uniforme dans le paysage étudié (coût = 1), le nombre de groupes de fragments diminue de façon exponentielle (*i.e.* la connectivité augmente) lorsque l'on augmente le seuil de distance à partir duquel deux fragments ne sont plus considérés connectés (Figure 36). Ce nombre de groupe atteint 1, *i.e.* tous les fragments sont directement ou indirectement-connectés, lorsque ce seuil de distance dépasse 1200 m. En parallèle, le nombre de connexions augmente de façon plus linéaire.

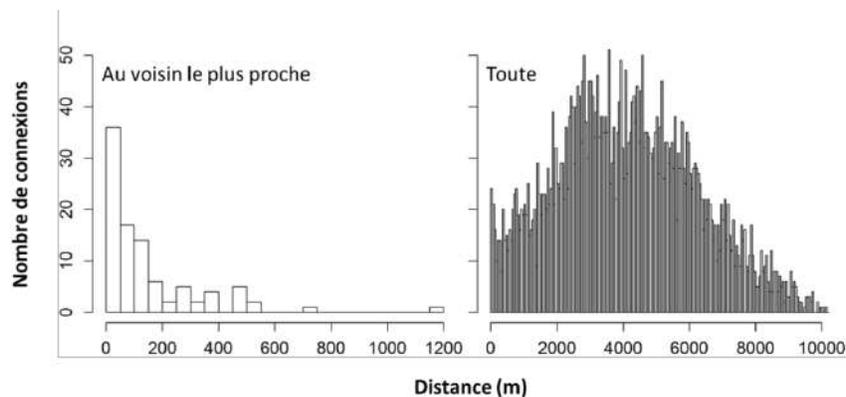


Figure 35 : Histogrammes de distribution des distances bord à bord séparant les fragments. L'histogramme de gauche représente les distances au plus proche voisin, celui de droite toutes les inter-distances.

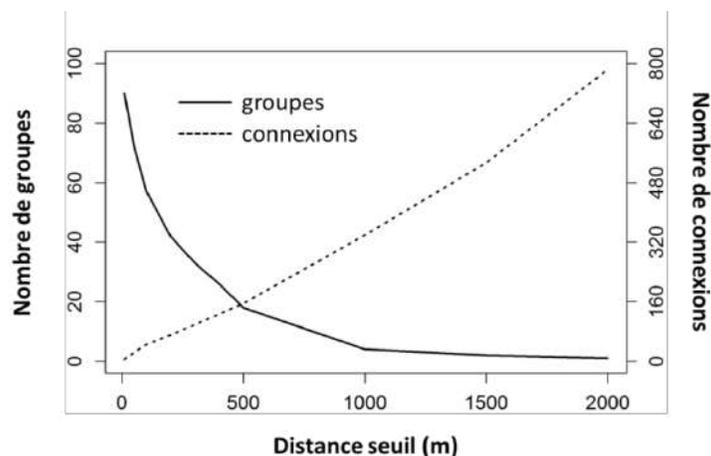


Figure 36 : Indices de connectivité à l'échelle du paysage en fonction du seuil de distance au-dessous de laquelle deux fragments forestiers sont considérés connectés. Calculs réalisés sous l'hypothèse d'un coût de déplacement homogène fixé à 1.

La figure 37 illustre la formation de ces groupes de fragments interconnectés lorsque l'on augmente le seuil de distance. Par exemple, pour un seuil de distance de 500 m, on obtient 18 groupes de fragments dont quatre groupes importants qui s'interconnectent lorsque l'on augmente le seuil de distance à 1000 m. D'autre part, l'importance des fragments forestiers pour la connectivité à l'échelle du paysage est indépendante de la taille des fragments et varie en fonction du seuil de distance fixé. On remarque notamment que certains petits fragments n'ayant « aucune importance » jusque-là, deviennent d'une importance majeure lorsque l'on augmente le seuil de distance à 1000 m.

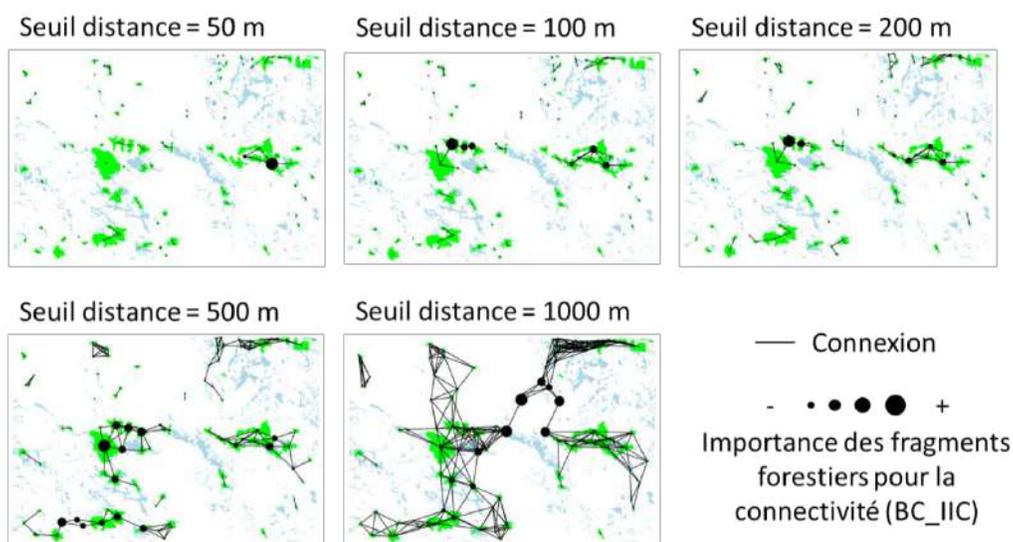


Figure 37 : Carte de connectivité dans le paysage selon différents seuils de distance au-dessous desquels les fragments forestiers sont considérés comme connectés. Les points représentent les centroïdes des fragments forestiers et les segments les connexions entre les fragments. La taille des points est proportionnelle à l'importance des fragments pour la connectivité dans le paysage (BC_IIC). Calculs réalisés sous l'hypothèse d'un coût de déplacement homogène fixé à 1.

La variabilité de l'importance de chaque fragment en fonction du seuil de distance fixé est présentée par la figure 38. On remarque que pour des courtes distances ($ca < 500$ m) ou pour des distances élevées ($ca > 3500$ m), la différence d'importance entre les fragments est relativement faible. Cette dernière augmente considérablement autour de 1000 m où 11 petits fragments permettant d'interconnecter les quatre grands ensembles décrits précédemment. Ces fragments constituent des « zones tremplins » facilitant la connectivité écologique au sein du paysage étudié. Plus globalement, nous n'avons pas pu mettre en valeur de relation robuste entre la taille ou la forme des fragments et leur importance dans la connectivité.

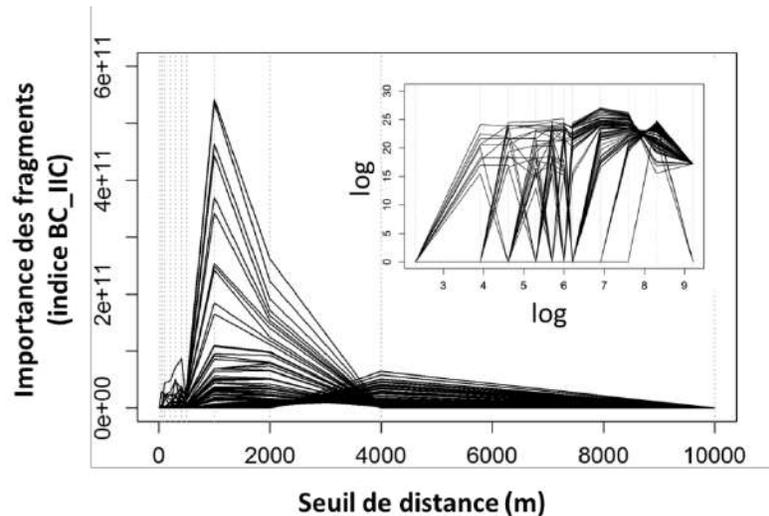


Figure 38 : Variation de l'importance de chaque fragment forestier pour la connectivité du paysage en fonction du seuil de distance choisi. Chaque ligne représente un fragment, les lignes en pointillés gris représentent les seuils auxquels l'importance des fragments a été évaluée et l'encadré représente les résultats en échelle log-log. Calculs réalisés sous l'hypothèse d'un coût de déplacement homogène fixé à 1.

Les résultats précédents se basent sur un scénario qui ne s'applique que pour les échanges liées aux vents ou assurées par un vecteur animal capable de traverser uniformément et sans préférence tous les types d'habitats (e.g. chauve-souris, grands oiseaux). Dans ces cas, le coût de déplacement des vecteurs de dispersions en maquis, en formation arborée ou en forêt est identique et égale à 1. Dans le cas d'une connectivité assurée par des vecteurs sensibles à la distinction des habitats (e.g. les oiseaux forestiers qui ne s'aventurent pas dans les maquis), le coût devient variable et diffère de la distance métrique. Si l'on fait varier les coûts de déplacement en maquis et en formation arborée de 1 à 10, on constate alors que le degré de connectivité devient très variable (Figure 39). Le maquis étant dominant dans le paysage étudié, la connectivité augmente d'autant plus vite que le coût de déplacement en maquis est bas. Cependant l'hypothèse la plus probable est que le coût de déplacement des vecteurs de dispersion pour passer d'un fragment forestier à un autre est toujours plus faible dans les formations arborées que dans les maquis, *i.e.* au-dessus de la diagonale médiane sur les graphiques (Figure 39). La figure 40 illustre des scénarios où le coût de déplacement en maquis a été fixé comme 10 fois supérieur à celui en forêt, *i.e.* que le maquis est une « barrière » à la connectivité entre les fragments forestiers. Dans ce scénario, la présence de formations arborées à plus faible coût de déplacement permet de nouvelles connexions.

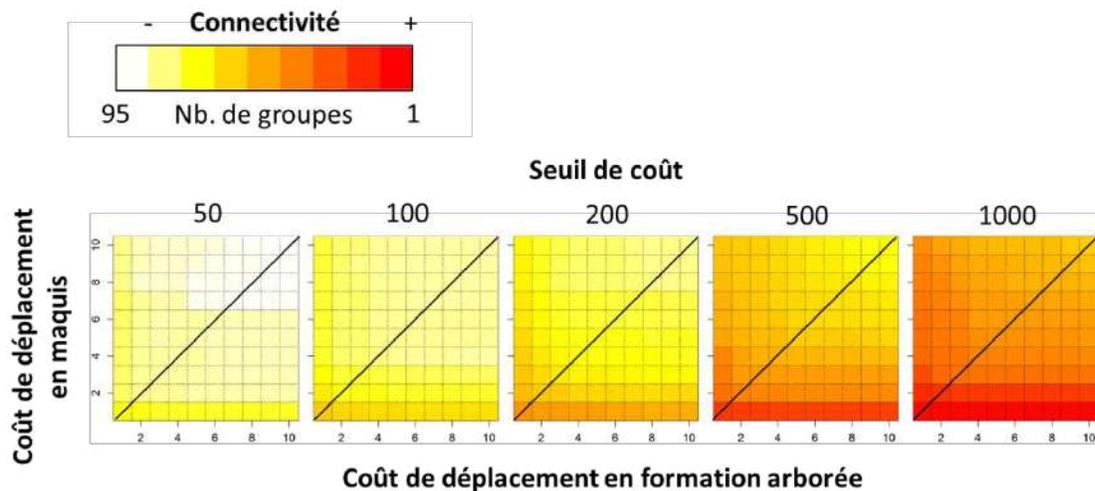


Figure 39 : Variation de la connectivité (Nb. de groupes) en fonction du coût attribué au déplacement en maquis (Axe Y), en formation arborée (Axe X) et du seuil de coût au-dessous duquel deux fragments sont considérés comme connectés. Le coût de déplacement en forêt est fixé à 1, c'est-à-dire le coût de la distance.

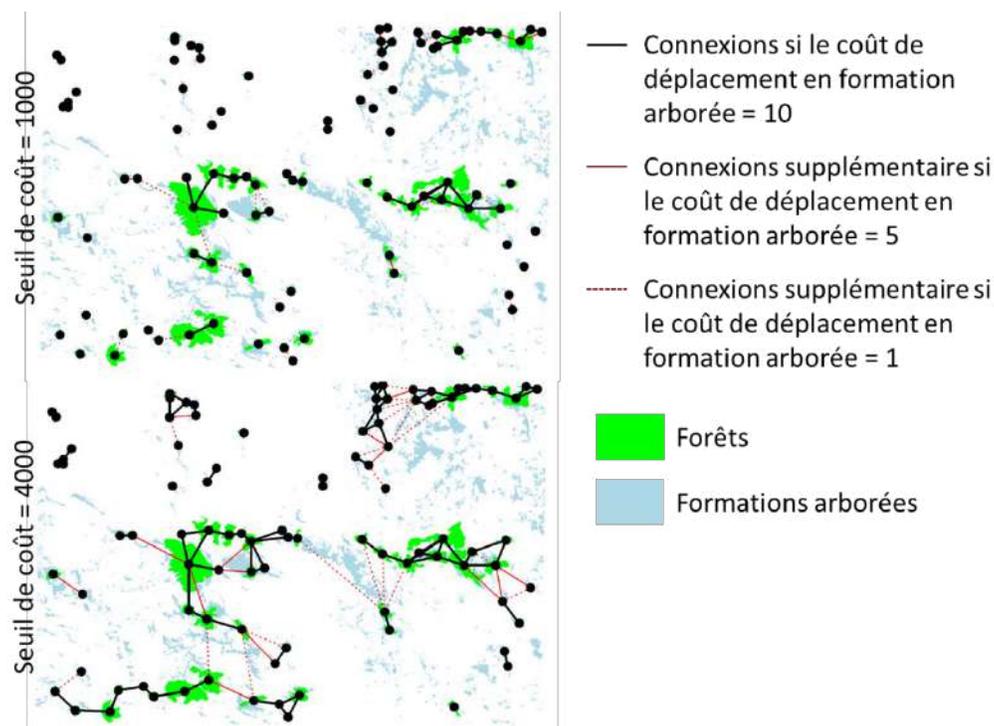


Figure 40 : Exemples de variabilité de la connectivité entre les fragments forestiers selon différents scénarios de coût de déplacement en formations arborées (en excluant les déplacements en maquis).

4. CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS

Les résultats du projet Corifor permettent de mieux comprendre l'organisation et l'évolution des paysages fragmentés du Grand Sud calédonien. Au-delà de la zone géographique du projet, nos conclusions peuvent s'appliquer à d'autres paysages fragmentés. Les points qui ressortent de ces travaux permettent de dresser les lignes majeures des recommandations pour une gestion de ces fragments forestiers en accord avec les principes écologiques fondamentaux :

- 1) La difficulté voire l'impossibilité de délimiter, au travers de l'analyse de la canopée, les classes de végétation telles qu'elles ont été définies depuis le sol. Si les grandes catégories (sol nu, formations arbustives, formations arborées) se distinguent au travers des paramètres structuraux (densité, hauteur), les sous-unités de végétation (maquis ligno-herbacé, formations para- ou pré-forestières, forêts humides sempervirentes...) dont les définitions reposent davantage sur la composition floristique sont difficilement perceptibles par télédétection. Le pouvoir de résolution entre les deux formations arborées reste peu soutenu de sorte qu'il est difficile de distinguer sans confusion la classe forêt, constituée de houppiers hétérogènes, de celle des formations arborées hétérogènes. Cette difficulté est d'autant plus élevée que les transitions entre ces différentes sous-unités de végétation sont graduelles.

Les formations para-forestières mono-dominées par *Gymnostoma deplancheanum* sont perceptibles du fait de la texture uniforme de leur canopée qui s'écarte de celle hétérogène des forêts humides. En revanche, le passage entre ces deux états est progressif, l'assemblage de plusieurs espèces génère une texture de canopée qui devient indiscernable de celle de la forêt humide. C'est notamment le cas dans de nombreux points de nos inventaires dans lesquels, en plus du *Gymnostoma deplancheanum*, on retrouve des espèces plus forestières (*Apodytes clusiifolia*, *Archidendropsis granulosa*, *Arillastrum gummiferum*, *Diospyros olen*, *Pleioluma lasiantha*, *Stenocarpus trinervis*, *Storckiella pancheri*, *Syzygium macranthum*). En utilisant les fonctions radiométriques et/ou structurelles mises à disposition dans les méthodes de classification par télédétection ou en utilisant la photo-interprétation sur des images à très haute définition (< 1m), il est impossible de distinguer des limites précises dans ce gradient continu qui s'étend depuis les formations dominées par *Gymnostoma deplancheanum* jusqu'aux formations mixtes.

- 2) Les inventaires montrent que la composition floristique des arbres évolue notamment en fonction de la taille, de la forme et de la position des fragments forestiers. Au cœur des plus grands fragments situés sur le flanc des montagnes, le nombre d'espèces est élevé et la part des espèces dispersées par le vent est faible (< 25%).

A l'inverse, lorsqu'ils sont petits, découpés et distribués dans la plaine des lacs la richesse est faible et la part des espèces dispersées par le vent devient majoritaire (> 75%). La structure et la composition de ces petits fragments sont de même nature que celles des zones de lisières des grands fragments forestiers.

- 3) Les populations d'*Agathis ovata* qui se situent dans un environnement de maquis isolé montrent un polymorphisme élevé qui atteste d'un brassage génétique très actif. L'isolement de cette population n'est donc que visuel. Les individus sont issus de parents diversifiés qui n'appartiennent pas exclusivement à la population étudiée. Cette

hétérogénéité montre que ces populations d'*Agathis* sont peu sensibles à la fragmentation des ensembles forestiers.

- 4) La connectivité entre les populations d'arbres de différents fragments forestiers varie en fonction des vecteurs de dispersion.

La connectivité entre les populations d'espèces anémochores (dispersées par le vent) dépend principalement de la distance de dispersion qui varie en fonction de la performance des appendices 'volants' de chaque propagule, de la force et de la direction du vent.

La connectivité entre les populations d'espèces dispersées par les animaux dépend du comportement des disperseurs et notamment de leur capacité à se déplacer dans les milieux non forestier. Il n'existe donc pas un seul modèle de connectivité mais autant que de modes et de comportements de dispersion. Néanmoins, plus la distance entre deux fragments forestiers sera courte, plus la connectivité entre les populations sera globalement élevée et ce indépendamment des modes de dispersion.

- 5) Nous identifions deux types principaux de corridors écologiques pouvant participer à une meilleure connectivité entre fragments forestier à l'échelle du paysage qu'il faudrait conserver et renforcer :

- i) des fragments « tremplins » qui indépendamment de leur faible taille et de leur faible richesse spécifique participent à la connectivité entre les plus grands fragments et

- ii) des formations arborées « para-forestières » qui peuvent participer à améliorer la connectivité entre les fragments forestiers en facilitant le déplacement des disperseurs.

4.1. MAQUIS ET FORÊTS, UN DESTIN COMMUN ?

En s'intéressant à la dynamique de la fermeture des maquis en complément de ce qui se passe au sein des lambeaux forestiers persistants, notre approche permet d'évaluer le temps et les différentes phases qui peuvent conduire à la conversion d'un maquis en forêt. Les résultats acquis au cours de cette étude permettent de suggérer que les maquis dominée par *A. ovata*, estimés à plus de 2 000 ans sur le site étudié, constituent un système à longue durée de vie en connectivité avec les autres populations d'*Agathis* situées à plus ou moins longue distance et en co-existence avec les autres faciès de végétation.

La physionomie du site du mont Dzumac, où se retrouvent 4 faciès distincts, révèle la superposition de différentes histoires et de phases de perturbations. Cependant, la complexité du site et l'incohérence apparente, par exemple au sujet de l'impossibilité de pouvoir relier la croissance en hauteur des *Agathis* avec la fermeture du milieu, ne permettent pas de tirer de conclusions claires quant aux dynamiques évolutives du système en place. Cependant l'analyse des histogrammes d'effectifs en fonction des classes de diamètre ou de hauteur, permet de bien visualiser les différents événements qui ont marqué l'histoire de la population d'*Agathis* et qui prennent naissance avant les activités anthropiques modernes comme déjà évoqué par Enright and Goldblum (1998).

Cette espèce modèle, choisie du fait de sa durée de vie et de sa prédominance dans les milieux ouverts, est une espèce héliophile à longue durée de vie. Même si elle se rencontre

occasionnellement au niveau des lisières forestières, elle n'a jamais été rencontrée dans les cœurs de forêts ni sur le site du mont Dzumac ni dans les inventaires forestiers exhaustifs réalisés dans la zone de Goro. Par ailleurs, nos résultats montrent que les dynamiques de colonisation des *Agathis* dans les maquis sont antérieures à celles des lisières forestières. Les *Agathis* qui se situent dans les lisières seraient donc plus probablement des descendants d'individus déjà présents dans les maquis et marqueraient le caractère ubiquiste de l'espèce, tolérante aux milieux pré-forestiers (Enright and Goldblum, 1998). Par ailleurs, nos résultats montrent que la maturité sexuelle des *A. ovata* serait atteinte à un âge d'environ 200 ans, et qu'une forte mortalité s'exerce dans les stades précoces de la vie.

Ce schéma rappelle le modèle général proposé par Enright et al. (1999) pour d'autres *Araucariaceae* du Pacifique, dans lequel le fonctionnement de ces peuplements mono-dominés par *Agathis* est assuré par le rythme des perturbations majeures et que leur co-existence avec les angiospermes n'est possible qu'au rythme de ces phases de perturbations. L'espèce héliophile, *A. ovata*, s'inscrit dans ce modèle qui pourrait conduire à la fermeture d'un milieu ouvert en milieu fermé et qui de fait, pourrait assurer un lien dans la succession écologique entre différents habitats distincts.

Cependant les étapes de la succession restent à définir car les perturbations actuelles et notamment la récurrence des feux faussent très certainement la trajectoire écologique naturelle de ces populations inscrites dans une très longue durée. En effet, du fait de sa relative tolérance aux feux dans les stades avancés (Enright et al., 2003), l'espèce *Agathis ovata* pourrait trouver un avantage compétitif dans ces perturbations répétitives vis-à-vis des angiospermes moins tolérantes. Ainsi et au lieu de suivre strictement le modèle des *Araucariaceae* héliophiles (Enright et al., 1999), la récurrence des feux permettrait de maintenir un état perturbé favorable à l'installation de nouvelles populations d'*Agathis* plutôt qu'une trajectoire organisée autour d'une seule population qui conduirait à la fermeture du milieu. De plus, l'absence d'*Agathis ovata* dans les milieux forestiers, et notamment de vieux sujets qui témoigneraient de très anciennes ouvertures, laissent supposer que la conversion d'un maquis à *Agathis ovata* ne conduit pas directement au stade de la forêt, sans qu'il n'y ait des étapes intermédiaires.

4.2. FORMATIONS ARBORÉES, FORÊTS ET AUTRES CLASSES PARAFORÊTIÈRES

La définition de la classe « forêt dense humide » est l'objectif commun demandé à la fois par les législateurs et les mineurs dans le but de délimiter, sur des critères objectifs, la frontière des espaces à protéger. La limite de ces forêts humides constitue donc un enjeu majeur, au centre des décisions législatives. Sa mesure est confiée aux scientifiques, en attendant de leur part, une réponse quantitative impartiale, reproductible et valide quelles que soient les échelles considérées. Ce besoin repose notamment sur les délibérations inscrites dans le code de l'environnement de la province Sud qui décrit la forêt dense humide sempervirente comme une formation végétale patrimoniale, caractérisée par i) une pluviométrie annuelle supérieure à 1500 millimètres, ii) une strate arborescente haute et dominante à feuillage persistant et iii) la présence d'espèces appartenant à une liste de familles botaniques forestières ou un milieu présentant un faciès dominé par des espèces reconnues d'intérêt pour la conservation (Code de l'environnement, avril 2016). Sur le terrain, l'application de ces définitions est plus complexe.

Si les deux premiers critères sont accessibles depuis les systèmes d'informations géographiques et les acquisitions aéroportées, le troisième critère qui repose sur la composition floristique est impossible à appréhender sans une vérification précise sur site.

Tout d'abord, il est difficile de définir une forêt par son seul cortège floristique tant la diversité beta est forte, c'est-à-dire que la similarité floristique de proche à proche est faible. Deux parcelles de forêts situées à proximité peuvent être aussi différentes, d'un point de vue floristique, que deux parcelles très éloignées. À titre d'exemple, la comparaison floristique de 27 placettes de 0,04 ha déployées sur le seul site de « forêt Nord » par l'IRD révèle une similarité floristique moyenne de seulement 16% dans l'intervalle [0-55%].

Par ailleurs, la présence d'une seule espèce appartenant à une liste de familles forestières suffirait à considérer la formation végétale arborée comme une forêt dense humide d'intérêt patrimonial. Cette définition est difficilement applicable. Une forêt qui contient des individus de *Gymnostoma deplancheanum* et/ou de *Codia discolor* sera d'abord considérée comme une formation para-forestière, indépendamment de la présence de quelques pieds de Houps, de Kaoris ou de Tamanous. C'est ainsi que dans nos inventaires forestiers contenant des *Gymnostoma*, l'abondance relative varie de 2 à 67% de l'effectif tandis que le reste des individus appartient à 147 autres espèces. Ainsi dans la pratique, c'est davantage la présence d'une espèce non-forestière qui aboutit à déclasser la forêt humide en une formation para-forestière. Pourtant, il n'existe pas une flore des forêts qui soit totalement distincte de celle des formations para-forestières ni de celle des maquis ; ces flores sont transgressives (Birnbaum et al., 2015). Sur les substrats ultramafiques, environ 300 espèces co-existent à la fois dans les maquis et dans les forêts humides (Isnard et al., 2016). Plus on cherchera à définir des limites nettes sur le terrain, moins la composition floristique sera donc discriminante. C'est davantage la structure qui évolue entre ces deux états extrêmes, passant d'une végétation basse distribuée dans un plan (maquis) à une végétation haute et stratifiée (forêt).

Telle qu'elle est exprimée dans le code de l'environnement, la définition de la forêt humide sempervirente repose sur un état statique de la végétation, une sorte d'instantané qu'il conviendrait de conserver. Pourtant les forêts sont des ensembles dynamiques. En l'absence de perturbations, la majeure partie des formations végétales de la zone de Vale et plus généralement celles du grand Sud Calédonien retournerait, à plus ou moins long terme, dans l'état de forêt humide en suivant une séquence écologique qui débute depuis le sol nu, la végétation herbacée, le maquis, la formation para-forestière jusqu'à la forêt humide haute et tridimensionnelle. Cette progression n'est pas linéaire dans le temps et le temps de conversion des formations para-forestières en forêts humides dépend principalement de l'enrichissement floristique (Figure 41).

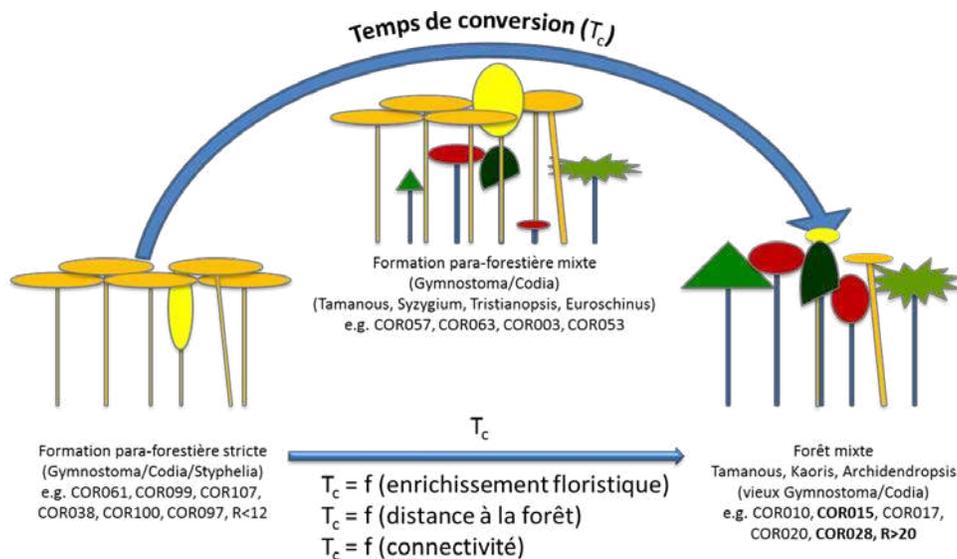


Figure 41 : Le temps de conversion entre les formations para-forestières et la forêt mixte dépend de l'enrichissement floristique, lui-même dépendant de la connectivité (= distance) au réservoir forestier. Les inventaires Corifor contiennent toutes les phases intermédiaires qui témoignent d'une transition graduelle depuis les formations para-forestières strictes, dominées par le couple *Gymnostoma/Codia* jusqu'aux forêts mixtes et diversifiées qui peuvent parfois contenir encore les stigmates de cette phase dynamique au travers de vieux et gros *Gymnostoma/Codia* sénescents dans la canopée.

D'un point de vue écologique, la superclasse « *formation arborée* », basée sur les seuls critères structure (densité et hauteur), devient la classe la plus pertinente pour délimiter l'ensemble des forêts en considérant que la variabilité floristique est i) une composante intrinsèque de l'organisation des forêts calédoniennes et ii) le reflet de leur état dynamique. Une formation arborée contient alors les deux classes suivantes :

- Les forêts denses humides du présent (e.g. la forêt humide sempervirente actuelle, c'est-à-dire les fragments appartenant au Groupe 1, cf. tâche 2)
- Les forêts denses humides du futur (e.g. les lisières, les formations para-forestières & secondaires, c'est-à-dire les fragments appartenant au Groupe 2, cf. tâche 2)

Ces deux classes représentent les composantes élémentaires de la dynamique forestière. La conversion d'une forêt du futur en une forêt du présent dépend principalement de l'enrichissement floristique et donc essentiellement de la distance qui sépare ces deux ensembles. Les îlots de la plaine évoluent peu vers le stade forêt du fait de leur faible connectivité avec les grands ensembles forestiers (T_c serait alors maximal). Pourtant nos inventaires ne montrent pas de distinction entre leur composition floristique et celle des lisières de forêts qui représentent à l'inverse, les secteurs dans lesquels la conversion est la plus active (T_c est minimal), les espèces forestières gagnant du terrain de proche en proche. Nous suggérons que ces deux formations arborées, dominées par le couple *Gymnostoma/Codia*, soient indiscernables. Elles constituent les forêts du futur dont la conversion en forêt humide sempervirente dépend prioritairement de leur connectivité avec le réservoir forestier, c'est-à-dire majoritairement de sa distance. Cette distance au réservoir forestier comme l'élément le plus déterminant de la succession, s'accorde avec plusieurs autres modèles dynamiques présents

en Nouvelle-Calédonie dont les savanes à Niaouli ou les fronts à *Codia Mackeana* qui bordent des forêts mixtes et constituent de véritables pépinières pour la progression des forêts (Ibanez 2013, Ibanez et Birnbaum, 2014).

La lisière est inhérente à la forêt. Elle représente l'interface entre i) un milieu ouvert, sec et ensoleillé et ii) un milieu forestier sombre et tamponné. Cette lisière constitue une zone de forte compétition entre les espèces sciaphiles (littéralement « qui aiment l'ombre ») et les espèces héliophiles (littéralement « qui aiment le soleil »). La suppression de cette lisière provoque inexorablement sa régénération au dépend du cœur de la forêt (Figure 42).

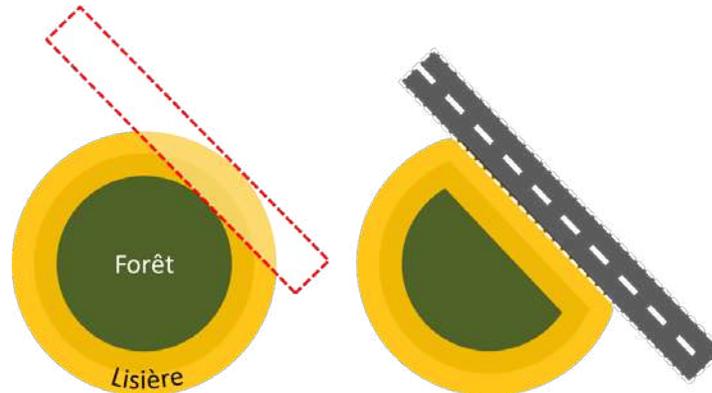


Figure 42 : Les lisières sont inhérentes à la forêt, leur suppression, par exemple pour le passage d'une route, entraîne inexorablement leur régénération au dépend du cœur de la forêt

Au gré de leur réduction progressive, ce sont les forêts du présent qui disparaissent dans leur totalité. Inclure ces lisières dans les mesures de protection revient à considérer les forêts humides selon une perspective expansive, en favorisant à la fois le maintien et la progression de la forêt. Outre la difficulté de délimiter objectivement la frontière entre ces classes dynamiques du fait de leur recouvrement, l'utilisation de la superclasse « *formation arborée* » se justifie pour protéger les forêts humides en appliquant une stratégie de conservation basée sur une volonté d'expansion et de reconstitution des forêts originelles. Dans cette perspective, il est urgent de considérer ces lisières forestières, quelle que soit leur composition floristique actuelle, comme des forêts en devenir dont il convient d'entretenir, de favoriser et d'accroître la connectivité avec le cœur forestier. Nous suggérons de ne plus distinguer ces « *forêts du futur* » des forêts humides sempervirentes actuelles puisqu'elles sont les garantes de leur maintien et de leur expansion.

4.2. PROTÉGER : UNE DÉFINITION OU UNE STRATÉGIE ?

L'élargissement des mesures de conservation à l'ensemble des formations arborées aboutit à protéger de plus vastes superficies que celles actuellement concernées. Cependant et au-delà de la définition des classes, il nous semble que la meilleure stratégie de conservation de cet écosystème devrait reposer sur une gestion intégrée des forêts dans le paysage plutôt que d'appliquer une classification binaire (formations arborées/non-arborées). En effet, un petit lambeau de forêt humide isolé dans la plaine des lacs ne peut pas bénéficier de la même valeur écologique qu'un massif étendu de forêt (e.g. les forêts de la Kwé, la forêt Nord, le pic du grand kaori) qui représente à la fois un réservoir et un refuge pour de nombreux organismes. De la

même manière, un maquis arbustif ou une formation para-forestière n'auront pas le même devenir selon qu'ils sont totalement isolés des forêts ou qu'ils se situent à la périphérie d'un cœur de forêt humide. La définition des enjeux de conservation doit donc prendre en compte la disposition des ensembles de végétation dans le paysage et la connectivité entre les formations arborées.

Dans cette perspective, l'état dynamique actuel d'un fragment forestier se conjugue avec sa position dans le paysage pour définir un potentiel évolutif qu'il convient de conserver. Il ne s'agit plus de conserver tous les fragments de forêt mature isolés dans le paysage mais plutôt de conserver des ensembles de végétation qui présentent, dans le paysage, une probabilité élevée de conversion en forêts humides sempervirentes. Le modèle de connectivité établi dans la tâche 5 permet de simuler différents scénarios de conservation selon les coûts de déplacement d'un fragment à l'autre. En plus de ces coûts qui constituent l'ossature des corridors écologiques, il convient d'associer le potentiel de conversion des habitats dans les mesures de conservation. La conservation des liens est une priorité qui doit être combinée au potentiel de conversion dans le but de définir une stratégie de conservation basée sur le maintien et le développement de grands ensembles forestiers dynamiques.

Dans l'objectif de définir des corridors écologiques entre les îlots forestiers, l'enrichissement biologique et le maintien de la richesse floristique constituent les objectifs principaux qui dictent les recommandations à transmettre aux gestionnaires. Pour tendre vers cet objectif, il est donc nécessaire de maintenir la connectivité entre les plus grands fragments forestiers tout en favorisant l'enrichissement des îlots les plus pauvres d'un point de vue floristique. Cette stratégie de conservation doit bien entendu être confrontée aux coûts économiques et non plus seulement aux seuls coûts de déplacements. Nous proposons un exemple qui illustre une telle stratégie de conservation (Figure 43). Dans ce schéma, il n'est plus question de protéger l'une ou l'autre des classes de végétation mais bien de mettre l'accent sur la conservation intégrale de grands ensembles, ou massifs de végétation. La priorité est de conserver et de renforcer ces quatre grands massifs au sein desquels tout devrait être mis en œuvre pour intensifier la conversion forestière, c'est-à-dire éviter les défrichements, maintenir les connexions entre les formations arborées et intensifier la végétalisation des maquis et des sols nus dégradés, en y ajoutant par exemple les topsoils ou en y concentrant les travaux de restauration écologique. Par ailleurs les corridors écologiques qui relient ces grands massifs devraient être protégés et renforcés, notamment les plus courts comme ceux qui relient le massif 1 et le massif 2. Ces « corridors écologiques » sont de deux natures, il s'agit d'une part de fragments « tremplins » et d'autre part de matrice de végétation potentiellement favorable aux déplacements des animaux forestiers. Nous portons ainsi l'attention sur l'importance de certains petits fragments et de certaines formations boisées (*Gymnostoma*) dans le maintien ou l'amélioration de la connectivité. Au-delà de ces grands massifs et corridors, les mesures de conservation standards pourraient s'appliquer aux autres petits ensembles forestiers plus isolés dont le coût pour rétablir leur connectivité avec les ensembles forestiers est proportionnellement plus élevé.

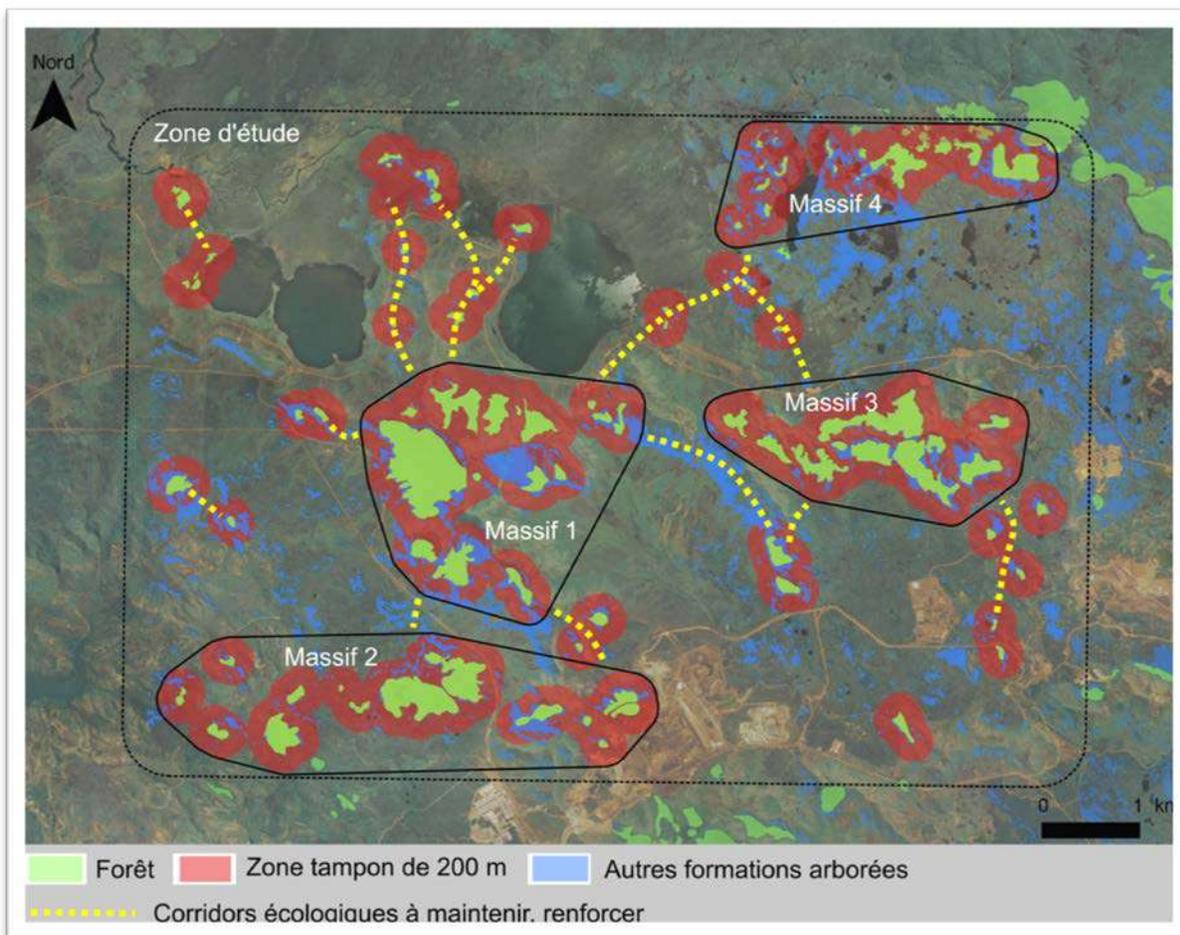


Figure 43 : Exemple d'une organisation des enjeux de conservation prenant en compte les capacités de conversion au sein de quatre grands massifs forestiers à conserver intégralement et de corridors entre îlots forestiers à maintenir et/ou renforcer

4.3. SYNTHÈSE DES RECOMMANDATIONS POUR UNE MEILLEURE GESTION DES FORÊTS

- (1) Recréer les grands ensembles forestiers historiques en favorisant la reconnexion entre les fragments forestiers par restauration passive et active
- (2) Limiter les effets de bords qui affectent la composition et la richesse des forêts et favoriser la recolonisation naturelle en incluant les formations arborées situées en périphérie des fragments forestiers dans les plans de gestion
- (3) Évaluer l'importance de la nature de la matrice de végétation dans la connectivité entre les fragments forestiers, notamment celle de type « maquis para-forestiers »
- (4) Évaluer et prendre en compte la dette d'extinction dans les études d'impacts et les plans de gestion
- (5) Sortir d'une vision binaire et statique « forêt » / « non-forêt » dont la limite est impossible à établir sur des critères floristiques. Une superclasse « formation arborée », prenant en compte les forêts du présent et celles du futur, basée sur les seuls critères de structure serait plus pertinente pour délimiter l'ensemble des forêts
- (6) Passer d'une vision forêt centrée à une vision paysagère. La valeur d'un fragment forestier, d'un maquis para-forestier, d'un maquis ligno-herbacé ou même d'un sol nu dépend de sa position dans le paysage et de sa potentielle trajectoire de succession

5. PERSPECTIVES

Nos résultats mettent en avant la complexité de la notion de connectivité et la variabilité des modèles de corridors écologiques au regard des vecteurs de dispersion. Des études portant sur le comportement de déplacement des principaux vecteurs de graines, de pollen ou autre propagules permettraient d'affiner l'analyse de cette connectivité et surtout de paramétrer les modèles.

Lors d'une réunion de restitution, la difficulté de cette paramétrisation ainsi que le besoin d'acquisition de nouvelles données sur le comportement des principaux disperseurs ont été mis en avant. Le Notou (*Ducula Goliath*), ou Carpophage géant, semble être un premier modèle pertinent. Il s'agit d'un oiseau strictement forestier et connu comme étant un important disperseur de la flore forestière (voir Carpenter et al. 2003). De plus une littérature substantielle sur les comportements alimentaires et de déplacement du Notou ou d'espèces proches existe d'ores et déjà en Nouvelle Calédonie et dans le Pacifique. Des études précises sur ses capacités réelles de dispersion et ses habitudes de vol, permettraient notamment de paramétrer les modèles pour de nombreuses espèces comportant des fruits charnus à une seule graine.

Malgré la complexité de la notion de connectivité et le manque d'analyse de modèles réels, nous avons déjà identifié des éléments de paysage potentiellement clefs pour le maintien ou la restauration de la connectivité. Ces modèles de connectivité pouvaient aussi être utilisés à des fins de restauration en identifiant les zones dégradées clefs à revégétaliser dans le but d'accroître la connectivité.

Par ailleurs, une question majeure qui ressort de ce programme de recherche concerne la perception actuelle de cette fragmentation dans le temps. Quelle est l'importance de la dette d'extinction liée à la fragmentation du paysage ? Combien de temps faudra-t-il pour payer cette dette ? Quel serait le temps nécessaire pour que les quatre grands massifs soient re-connectés ?

L'impact de la fragmentation est continu et nous ne disposons pas d'une horloge nous indiquant à quelle étape nous en sommes de la dette d'extinction dont l'impact a été évalué dans d'autres études à plusieurs siècles (Helm et al 2006; Kolk et Naaf 2015; Vellend et al 2006). Étant donné le degré élevé de la fragmentation et l'abondance relative des espèces rares dans notre inventaire (plus de 40% étaient représentés par moins de cinq arbres), nous pensons que, en dehors des effets de réduction/progression des lisières, les fragments les plus isolés seront les plus impactés par la dette d'extinction.

Près de notre zone d'étude, Kettle et al. (2007) ont montré que la fragmentation des forêts a déjà une incidence sur la population de *Araucaria nemorosa* (un conifère très menacé) au travers de la diminution de la richesse allélique et de l'augmentation de la consanguinité des juvéniles. Ce processus va probablement diminuer l'adaptation des populations futures adultes et augmenter leur risque d'extinction (Reed et Frankham 2003).

Au-delà de l'étude génétique menée sur *Agathis ovata*, une espèce héliophile en mesure de refermer le maquis, il serait pertinent d'évaluer l'état génétique de la population des espèces rares et menacées de notre inventaire telles que *Acmopyle pancheri*, *Agathis lanceolata*, *Quintinia media*, *Pandanus lacuum*, *Planchonella lathila*, *Vrotia francii* ou encore *Zanthoxylum sarasinii*.

Au sein même du modèle *Agathis ovata*, et dans un but de compléter les résultats, certains travaux mériteraient d'être élargis et/ou approfondis. Élargis en ce qui concerne le génotypage des individus et pouvoir disposer des profils alléliques de tous les reproducteurs de la parcelle, soit de tous les individus de plus de 2 m afin de mieux assoir les études sur la diversité génétique, sa structuration, ainsi que celle sur la recherche de parenté.

De même, compléter le génotypage d'individus extérieurs au site du mont Dzumac permettrait de mieux connaître la diversité génétique de l'espèce à l'échelle de son aire de distribution. Au niveau du genre, il n'a pas été possible d'avoir des résultats pour tous les échantillons récoltés. Un travail supplémentaire s'avère donc nécessaire pour mieux calibrer l'outil moléculaire élaboré et pouvoir mieux apprécier les différences qui peut exister entre les différents taxons du genre *Agathis*.

6. BIBLIOGRAPHIE

- Berjak, P. & Pammenter, N.W. 1994. Recalcitrance is not an all-or-nothing situation. *Seed Science Research* 4:263–264
- Birnbaum, P., T. Ibanez, R. Pouteau, H. Vandrot, V. Hequet, E. Blanchard, and T. Jaffré. 2015. Environmental correlates for tree occurrences, species distribution and richness on a high-elevation tropical island. *AoB Plants* 7: plv075
- Bottin L., Verhaegen D., Tassin J., Olivieri I., Vaillant A., & J.M. Bouvet 2005 Genetic diversity and population structure of an insular tree, *Santalum austrocaledonicum* in New Caledonian archipelago. *Molecular Ecology*, **14**, 1979-1989
- Cascante A., Quesada M., Lobo J.J., & Fuchs E.A. 2002 Effects of Dry Tropical Forest Fragmentation on the Reproductive Success and Genetic Structure of the Tree *Samanea saman*. *Conservation Biology*, 16, 137-147
- Caujapé-Castells J., Marrero-Rodríguez Á., Baccarani-Rosas M., Cabrera-García N., & Vilches-Navarrete B. 2008a Population genetics of the endangered Canarian endemic *Atractylis arbuscula* (Asteraceae): implications for taxonomy and conservation. *Plant Syst Evol*, **274**, 99-109.
- Caujape-Castells J, Naranjo-Suarez J, Santana I, Baccarani-Rosas M, Cabrera-Garcia N, Marrero M, Carque E, & Mesa R 2008b Population genetic suggestions to offset the extinction ratchet in the endangered Canarian endemic *Atractylis preauxiana* (Asteraceae). *PI Sys Evol*, **273**, 191-199
- Caujapé-Castells J., Tye A., Crawford D.J., Santos-Guerra A., Sakai A., castor K., Lobin W., Vincent Florens F.B., Moura M., Jardim R., Gómes I. & Kueffer C. 2010 Conservation of oceanic island floras: Present and future global challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 107-129
- Carpenter, R.J., Read, J. & Jaffré, T. 2003. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 351-65
- Doyle J.J. & Doyle J.L. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* **12**: 13-15
- Dugain, F. 1953. Premières observations sur l'érosion en Nlle-Calédonie. *Agr. Tropic* **8** :466-75
- Dussert, S., Chabrillange, N., Engelmann, F. & Hamon, S. 1999. Quantitative estimation of seed desiccation using a quantal response model: application to nine species of the genus *Coffea* L. *Seed Science Research* **9**:135-144
- Edwards, K., Johnstone, C. & Thompson, C. 1991. A simple and rapid method for the preparation of genomic plant DNA for PCR analysis. *Nucleic Acids Res* 19: 134
- Enright N.J. and Goldblum D. 1998 Stand structure of the emergent conifer *Agathis ovata* in forest and maquis, Province Sud, New Caledonie. *Journal of Biogeography*, **25**, 641-648

- Enright N.J., Ogden J. & Rigg L.S. 1999 Dynamics of forests with *Araucariaceae* in the western Pacific. *Journal of Vegetation Science* **10**: 793-804
- Enright N.J., Miller B.P. & Perry G.L.W. 2003. Demography of the long-lived conifer *Agathis ovata* in maquis and rainforest, New Caledonia. *Journal of Vegetation Science* **14**: 625-36
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J 2005 Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* **14**:2611–2620
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**:479–491.
- Ewers, R.M. & Didham, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**(1):117-142
- Falk D.A. & Holsinger K.F. 1991 *Genetics and conservation of rare plants* Oxford University Press, New York
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**: 487-515.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK 2007 Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Mol Ecol Notes*, **7**, 574–578
- Fulbert, F. 1905. Plan du terrain, section de Yaté, territoire de Kuébuni, terrain minier. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, 1 feuille, échelle de 1:10000^{ème}
- Fulbert, F. 1905. Plan du terrain, section de Yaté, territoire de Touaourou, terrain minier. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, 1 feuille, échelle de 1:10000^{ème}
- Fulbert, F. 1905. Plan du terrain, section de Prony, territoire de Koué, terrain minier. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, 1 feuille, échelle de 1:10000^{ème}
- Fulbert, F. 1906. Plan du terrain, section de Prony, territoire de Goro, terrain minier. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, 1 feuille, échelle de 1:10000^{ème}
- Fulbert, F. 1906. Plan du terrain, section de Yaté, plaine des lacs, terrain minier. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, 2 feuilles (n° 26 et n°27), échelle de 1:10000^{ème}
- Galpern, P., Manseau, M. & Wilson, P. 2012. Grains of connectivity: analysis at multiple spatial scales in landscape genetics. *Molecular Ecology* **21**: 3996-4009
- Gillespie R.G., Claridge E.M. & Roderick G.K. 2008 Biodiversity dynamics in isolated island communities: Interaction between natural and human-mediated processes. *Molecular Ecology*, **17**, 45-57
- Grob, T.R. 1908. Plan du terrain, plaine des lacs. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, 1 feuille
- Gomez, C., Mangeas, M., Petit, M., Corbane, C., Hamon, P., Hamon, S., De Kochko, A., Le Pierres, D., Poncet, V., Despinoy, M. 2010. Use of high-resolution satellite imagery in an

integrated model to predict the distribution of shade coffee tree hybrid zones, *Remote Sensing of Environment*, Volume 114, Issue 11, p. 2731-2744, ISSN 0034-4257,

- Hagner, O. 1990. Computer aided forest stand delineation and inventory based on satellite remote sensing, in *Proc. From SNS/IUFRO Workshop Umeå 26–28 Feb. 1990: The Usability Remote Sens. Forest Inventory and Planning*, pp. 94–105.
- Heckel, 1892. Coup d'oeil sur la flore générale de la Baie de Prony. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 2, 101-163.
- Helm A, Hanski I, Partel M. 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecological Letters*. **9**(1):72-77
- Ibanez, T. & Birnbaum, P. 2014. Monodominance at the rainforest edge: case study of *Codia mackeeana* (Cunoniaceae) in New Caledonia. *Aust. J. Bot.* **62**(4):312-321
- Ibanez, T., Munzinger, J., Gauchere, C., Curt, T. & Hély, C. 2013. Inferring savannah-rainforest boundary dynamics from vegetation structure and composition: A case study in New Caledonia. *Aust. J. Bot.* **61**(2):128-138
- Isnard, S., L'Huillier, L., Rigault, F. & Jaffré, T. 2016. How did the ultramafic soils shape the flora of the New Caledonian hotspot? *Plant Soil* **403**(1):53-76
- Jaffré, T., Veillon, J.M. 1995. Structural and floristic characteristics of a rain forest on schist in New Caledonia : a comparison with an ultramafic rain forest. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., B, Adansonia*, 4^e sér. **17**:201-226
- Jaffré T. 1995 Distribution and ecology of the conifers of New Caledonia. *Ecology of the Southern Conifers* (ed. By N.J. Enright and R.S. Hill), pp 171-196. Melbourne University Press, Melbourne.
- Jaffré T., Munzinger J. & Lowry II P.P. 2010. - Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. *Biodiversity and Conservation* **19**: 1485-1502.
- Kettle CJ, Hollingsworth PM, Jaffre T, Moran B, Ennos RA. 2007. Identifying the early genetic consequences of habitat degradation in a highly threatened tropical conifer, *Araucaria nemorosa* Laubenfels. *Molecular Ecology* **16**(17):3581-3591
- Kolk J, Naaf T. 2015. Herb layer extinction debt in highly fragmented temperate forests - Completely paid after 160 years? *Biological Conservation* **182**:164-172
- Leckie, D.G., Gougeon, F. A., Walsworth, N. & Paradine, D. 2003. Stand delineation and composition estimation using semi-automated individual tree crown analysis. *Remote Sens. Environ.*, vol. 85, no. 3, pp. 355–369
- Lindenmayer D., Hobbs R.J., Montague-Drake R., Alexandra J., Bennett A., Burgman M., Cale P., Calhoun A., Cramer C., Cullen P., Driscoll D., Fahrig L., Fischer J., Franklin J., Haila Y., Hunter M., Gibbons P., Lake S., Luck G., MacGregor C., McIntyre S., Nally R.M., Manning A., Miller J., Mooney H., Noss R., Possingham H., Saunders D., Schmiegelow F., Scott M., Simberloff D., Sisk T., Tabor G., Walker B., Wiens J., Woinarski J. & Zavaleta E. 2008 A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol lett*, **11** (1), 78-91

- Lowe A.J., Boshier D., Ward M., Bacles C.F.E. & Navarro C. 2005 Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity*, **95** (4), 255-273
- Lowry, P. P. 1998. Diversity, endemism, and extinction in the flora of New Caledonia : a review. In C. -I Peng & Lowry II, P. P., Rare, Threatened, and Endangered Floras of Asia and the Pacific. Institute of Botany, Academia Sinica, Monogr. Ser. No. 16, 181-206
- Manauté J., Jaffré T., Veillon J.M., Kranitz M.L. 2003 Revue des *Araucariaceae* de Nouvelle-Calédonie. IRD/Province Sud, Nouméa
- Manning A.D., Fischer J. & Lindenmayer D.B. 2006 Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation*, **132**, 311-321
- Marron, M., Pain, A., Chambrey, C., Toublanc-Lambault, O., Davezies, M., Gâteblé, G., Fogliani, B. & Marmey, P. 2014 Screening of New Caledonia flora species for seeds desiccation tolerance. In: *IAC (ed) 2nd Conference of SERA : From large to small islands*, Nouméa, New Caledonia, p 122
- Marshall T.C., Slate J., Kruuk L.E.B. & Pemberton J.M. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* **7**: 639-655.
- Martin, J. 1884. Territoire de la baie du Sud, plan du terrain comprenant les mines entre la baie des Carénages et port Boisé. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, 3 feuilles, échelle de 1:20000^{ème}
- Martin, J. 1885. Région de la baie Nord, Prony. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, 1 feuille, échelle de 1:10000^{ème}
- McCoy, S., Jaffré, T., Rigault, F. & Ash, J.E. 1999. Fire and succession in the ultramafic maquis of New Caledonia. *Journal of Biogeography* **26**: 579-594.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**(6772):853-858
- Moritz C. 2002 Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Syst Biol*, **51** (2), 238-254
- Ortego J, Bonal R, Muñoz A (2010) Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: the case of the Mediterranean holm oak (*Quercus ilex*, L.). *Journal of Heredity*, **101**, 717-726
- Pascual-Hortal, L. & Saura, S. 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* **21**: 959-967.
- Ratzel, N. 1897. Plan, territoire minier de port boisé. Service topographique, Nouvelle-Calédonie, échelle de 1:10000^{ème}
- Reed DH, Frankham R (2003) Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conserv. Biol.* **17**(1):230-237

- Richer de Forges, B & Pascal M. 2008. La Nouvelle-Calédonie, un « point chaud » de la biodiversité mondiale gravement menacé par l'exploitation minière. *Journal de la Société des Océanistes*, 126-127:95-112
- Sarlin, P. 1949. Les forêts de la Nouvelle-Calédonie. *Bois et forêts des tropiques* **12** : 393-407
- Sarlin, P. 1954. Bois et forêts de la Nouvelle-Calédonie. *In: tropical C. t. f. (ed)*. Centre technique forestier tropical, Nogent-sur-Marne,
- Sebert, H. 1874. Notice sur les bois de la Nouvelle-Calédonie, suivi de considérations générales sur les propriétés mécaniques des bois et sur les procédés employés pour les mesurer. Arthus Bertrand, Paris
- Schneifer S., Roessli D., and Excoffier L. 2000 Arlquin ver 2000 - A software for population genetics data analysis. URL: <http://anthro.unige.ch/arlequin>
- Stevenson, J. Dodson, J. R. & Prosser, I. P. 2001. A late Quaternary record of environmental change and human impact from New Caledonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **168** : 97-123.
- Stevenson, J. & Hope, G. 2005. A comparison of late Quaternary forest changes in New Caledonia and northeastern Australia. *Quaternary Research* **64** : 372 – 383.
- Sun, W.Q. 1999. Dessiccation sensitivity of recalcitrant seeds and germinated orthodox seeds : can germinated orthodox seeds serve as a model system for studies of recalcitrance ? In: Marzalina M. KKC, Jayanthi N., Tsan F.Y. and Krishnapillay B. (ed) IUFRO *Seed Symposium* 1998, Kuala Lumpur, pp 29-42
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573.
- Utard, S. 2015. Etude diachronique des fragments forestiers du Grand Sud Calédonien. Mémoire de master, Agrocampus Angers, 26p.
- Valette, 2006. Chroniques des terres rouges. Le grand Sud calédonien. Alan Sutton (eds), collection passé simple, 208 p.
- Vellend M, Verheyen K, Jacquemyn H., Kolb, A., van Calster H., Peterken G. & Hermy, M. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87(3):542-548
- Wang, Z., & Boesch, R. 2007. Color- and Texture-Based Image Segmentation for Improved Forest Delineation, *in IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, vol. 45, no. 10, pp. 3055-3062.

7. PRODUCTION

Ibanez, T., Hequet, V. Jaffré, T. & Birnbaum, P. (submit 2016) How fragmentation affects tree species richness? A critical case study in the biodiversity hotspot of New Caledonia. Soumis à Landscape Ecology

Birnbaum, Ph. & Mangeas, M. 2014. Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages fragmentés sur sols ultramafiques. Rapport intermédiaire 1 Projet CoRiFor, convention CNRT/IAC/CIRAD/IRD

Birnbaum Ph., Mangeas, M., Ibanez, T. Hequet, V. Gomez, C. Despinoy, M. 2014. Structural and functional connectivity in fragmented landscapes: Insights into conservation and restoration of New Caledonian forests. Proceedings of the 2nd Conference of SERA "From large to small islands", 17-21 November, Noumea, New Caledonia

Marron M, Pain A, Chambrey C, Toublanc-Lambault O, Davezies M, Gâteblé G, Fogliani B, Marmey P (2014) Screening of New Caledonia flora species for seeds desiccation tolerance. In: IAC (ed) 2nd Conference of SERA : From large to small islands, Nouméa, New Caledonia, p 122

CNRT "Nickel et son environnement"

Tome Nickel et Environnement

Rapport scientifique

Edition 2016

