

# ADMIRE

## Partenariat pour l'Analyse des DynaMIques de REforestation et de la résilience forestière

par Philippe Birnbaum

Cirad-Amap / IAC

Province Nord



*Décembre 2023*

## Contexte

Le projet ADMIRE s'inscrit dans la lignée des travaux menés en partenariat entre l'IAC, le Cirad et la province Nord et notamment l'*Atlas de la forêt de Nouvelle-Calédonie* dans lequel est abordé la fragmentation de la couverture forestière comme un indicateur de la déforestation future.

Dans le projet ADMIRE, l'accent est mis sur l'identification des paramètres biologiques et environnementaux qui concourent à la construction d'une structure forestière, étape indispensable de la succession écologique. L'hypothèse testée dans ce travail s'appuie sur le fait que cette première étape critique ne peut être réalisée que par un nombre limité d'espèces qui possèdent des propriétés biologiques et écologiques rares pour un arbre, notamment celles de supporter l'aridité et se développer dans des zones ouvertes soumises à des conditions environnementales très contraignantes (ensoleillement, température, sécheresse, vent). Lorsque ces espaces sont nus, seules ces quelques espèces peuvent initier un retour de conditions plus tamponnées qui se retrouvent dans la forêt de cœur. En effet, les travaux menés par le laboratoire Amap ont montré que bien que la forêt de lisière soit située dans la continuité de la forêt de cœur, les conditions environnementales sont radicalement différentes. Elles exercent un filtre environnemental intense sur les espèces alors qu'elles sont moins contraignantes dans la forêt de cœur. Le projet Reliques a montré que l'écart de température entre 0 et 100 m de la lisière est d'environ 3 °C tout au long de l'année. Mais au-delà de cette moyenne, la température ne dépasse jamais 24 °C tout au long de l'année à 100 m de la lisière tandis que le thermomètre peut atteindre 41 °C au mois de février en dehors de la forêt. Cet écart gigantesque, qui s'exerce sur une distance réduite, engendre une modification profonde de la flore qui se répercute dans la composition floristique, mais également dans la structure de la végétation. En parallèle, cette forêt de lisière se situe au centre de la dynamique. Elle constitue une structure de végétation qui offre un cadre favorable à la régénération naturelle et permet, de fait, à la forêt de gagner du terrain. Le projet ADMIRE vise à comprendre les mécanismes qui favorisent l'expansion de la forêt de lisière.

Comment cette forêt de lisière s'installe-t-elle et évolue-t-elle ? Quelles sont les propriétés des espaces et des espèces qui facilitent l'émergence de la succession écologique au sein de ces lisières.

Dans cette convention, le focus est porté sur les espaces qui montrent un succès dans les processus de la succession. Nous chercherons à définir s'il existe des conditions environnementales favorables à ce processus de succession écologique. La régénération a-t-elle autant de probabilité de se produire si les conditions sont arides, si le substrat est ultramafique ou encore si le milieu est très humide ? Nous chercherons à identifier les espèces qui participent à cette reconstruction forestière et définir quels sont les mécanismes biologiques qui leur confèrent un avantage sélectif

pour remplir cette fonction écologique.

## La régénération, un potentiel général

La régénération est un processus lent bien plus complexe à observer que la déforestation. Il ne s'agit pas d'un changement brutal d'état, mais d'une progression lente en lien avec la succession forestière. Notre travail s'est concentré sur le succès de la régénération, c'est-à-dire sur la conversion observée d'un espace nu en un couvert forestier. Dans l'atlas, nous avons identifié de nombreuses zones sur lesquelles la succession écologique a opéré depuis 50 ans. Mais pour réaliser une analyse à grande échelle nous avons utilisé le modèle TMF ([Vancutsem et al., 2020](#)) qui permet d'explorer la relation entre la capacité de régénération et les conditions environnementales.

Si la déforestation est assez facile à détecter sur une image satellite avec une évolution binaire du pixel qui passe de forêt à non-forêt, la régénération est plus complexe puisqu'il faut suivre l'évolution des pixels sur plusieurs années avant de conclure que le verdissement observé n'est pas lié à l'agriculture ou une année exceptionnelle. Dans le modèle TMF, la détection de la régénération repose sur un changement d'état observé sur un intervalle de 3 ans minimum. Néanmoins, il reste difficile, sur une période aussi courte, de définir précisément ce qui relève d'une jeune forêt en régénération ou d'une formation broussailleuse voire même d'une plantation. Dans ce modèle, il faut donc considérer la régénération comme la densification de végétation sur un espace dénudé. Ce modèle permet de vérifier s'il existe des variations spatiales de la régénération qui pourraient notamment être expliquées par des variables environnementales.

Le modèle TMF distingue deux classes d'âge dans la transition entre non-forêt et forêt :

- Jeune reforestation observée depuis 3-9 ans (507.8 km<sup>2</sup>)
- Vieille reforestation observée au-delà de 10 ans (399.5 km<sup>2</sup>)

Globalement, la régénération s'exprime quelle que soit la classe d'altitude et de pluviométrie selon une distribution fidèle à celle du territoire. Elle intervient dans les trois milieux de vie (sec, humide, très humide). Cependant, elle est plus fréquente dans le milieu de vie humide (75 %) par rapport à la place occupée par ce milieu de vie en province Nord (60 %). Au contraire, elle est très inférieure dans le milieu de vie sec (10 %) à la place de ce milieu de vie (26 %). Elle est d'autant plus fréquente que le milieu se situe à proximité du milieu humide. Dans la plaine des milieux secs, la régénération suit globalement les cours d'eau tandis qu'elle s'intensifie à proximité du milieu humide ([Figure 1](#)).



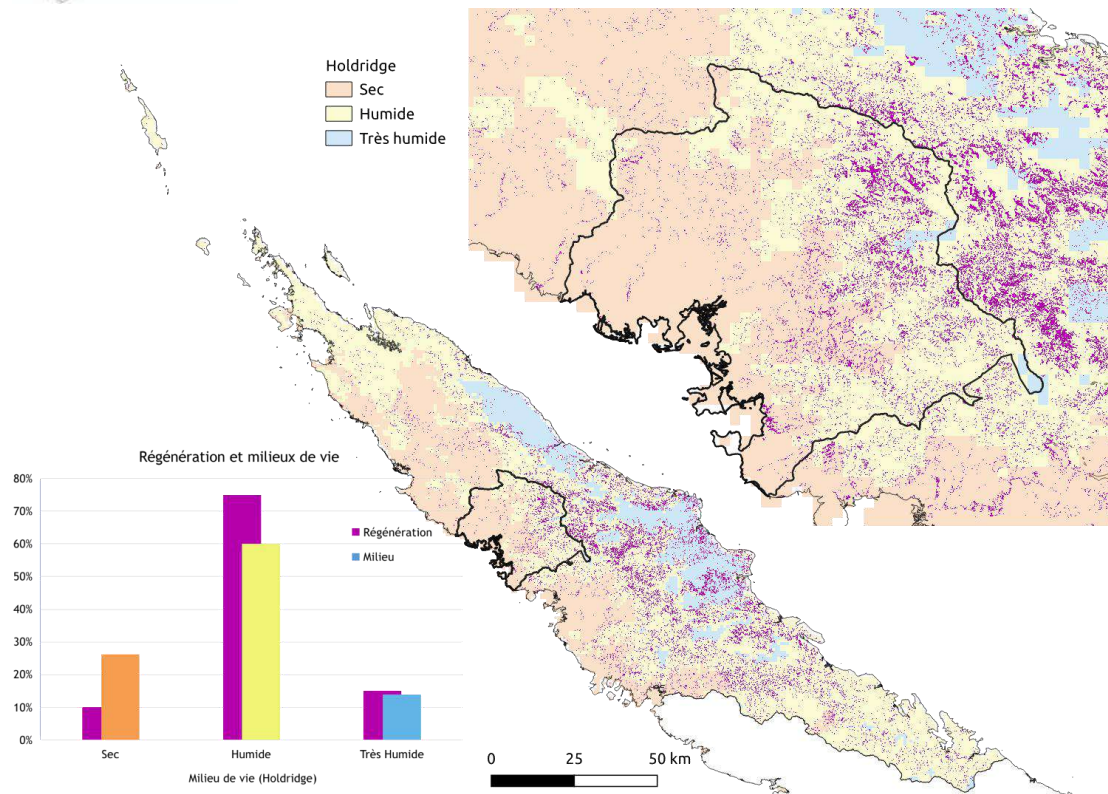


Figure 1 : Distribution de la régénération (rose) en province Nord et par milieu de vie (Holdridge).

Par ailleurs, la distribution géographique de la régénération n'est pas aléatoire (Figure 2). La régénération suit un processus que l'on peut qualifier d'agrégatif ou expansif. La jeune forêt prend naissance au voisinage de la plus ancienne, elle progresse de proche en proche. Cette propriété vient confirmer ce que nous avons déjà observé sur une analyse diachronique (1976-2020) réalisée sur le Mt Tchingou. La reconquête forestière s'initialise dans la continuité des fragments existants de sorte qu'il est plus correct de parler de la progression forestière que de la naissance d'une nouvelle forêt.

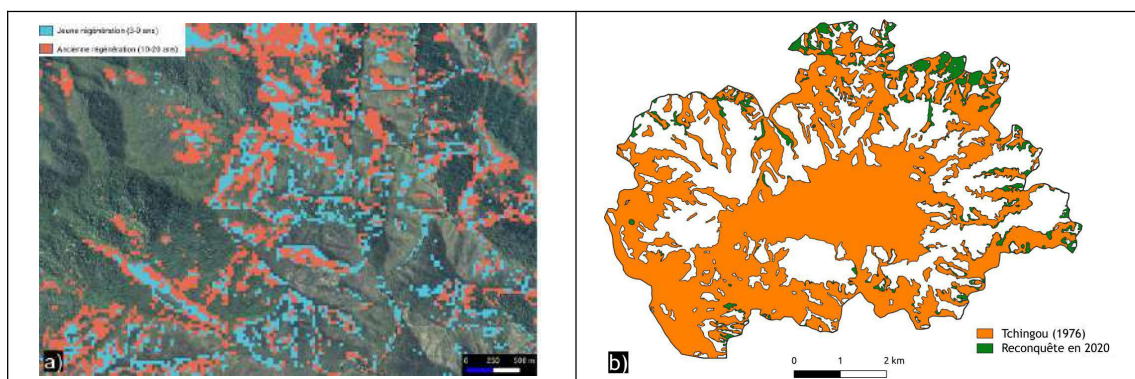


Figure 2 : Exemple de distribution de la jeune et ancienne régénération (a) et évolution diachronique de la forêt sur le Mt Tchingou (b) en 50 ans.

En province Nord, le taux moyen de régénération est de 7,2 %, mais ce taux varie considérablement d'une commune à l'autre, depuis la commune de Poum (1,2 %) jusqu'à celle de Poindimié (15,8 %, [Figure 3](#)). Ce taux de régénération doit être pris dans sa globalité. Il ne faut certainement pas considérer ces taux d'une manière indépendante ni en valeur absolue, mais plutôt s'en servir pour voir des tendances globales. Sa distribution par commune s'accorde assez bien avec les hypothèses sur le rôle majeur de la fragmentation comme frein à la dynamique forestière, et dans ce cas plus précisément dans la capacité de régénération naturelle. Nous constatons une corrélation robuste entre le taux de régénération et l'indice de fragmentation (meff cbc) décliné pour chaque commune. L'indice de fragmentation actuelle est un bon indicateur pour évaluer à la fois la capacité de régénération naturelle, sur la période 2000-2020, et le risque de déforestation dans le futur, sur la période 2050-2100 (cf. [Birnbaum et al., 2022](#)). Ce travail confirme que la forêt des milieux sec est particulièrement menacée, surtout lorsqu'elle se situe loin d'un réservoir forestier.

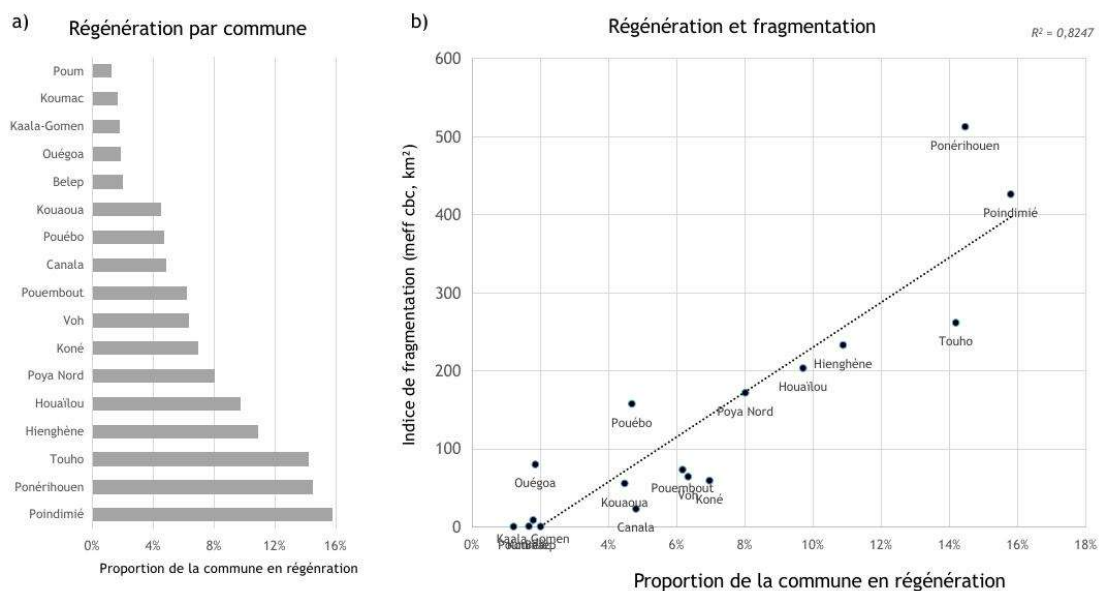


Figure 3 : Le taux de régénération global (sur la période 2000-2020) varie considérablement selon la commune (a) et cette variance est très corrélée à l'indice de fragmentation (b).

## Les traits fonctionnels au service de la régénération

Pour progresser de proche en proche et coloniser de nouveaux milieux, la forêt compte sur une guildes d'espèces d'arbres, en mesure d'établir le trait d'union entre les espaces déjà forestiers et les espaces à conquérir. Cette guildes d'espèces dites « pionnières » possède des propriétés qui autorisent cette colonisation. Ces espèces sont tolérantes aux conditions d'ensoleillement. Elles supportent les variations quotidiennes de température ou encore l'asymétrie des vents. A l'opposé, ces espèces ne supportent pas les conditions du sous-bois, avec une température et une humidité constante toute l'année, un ensoleillement réduit et une forte compétition inter-spécifique. Ce grand écart entre les conditions environnementales qui règnent entre l'intérieur et l'extérieur de la forêt engendre des communautés végétales distinctes. Il constitue un véritable moteur de la succession écologique.

Une fois installées dans ces milieux ouverts, ces espèces pionnières créent elles-mêmes des conditions environnementales qui ne leur sont plus favorables. Génération après génération, on assiste alors au remplacement de cette flore héliophile (qui aime la lumière) par une flore plus ombrophile (qui aime l'ombre). Nous avons observé ce processus dans la reconquête de la savane à Niaouli par la forêt ([Ibanez et Birnbaum, 2014](#)). L'espèce *Codia mackeeana* crée le trait d'union entre ces deux compartiments. L'espèce s'installe et se développe dans la savane à niaoulis, à la frontière de la forêt, et crée une canopée forestière qui en retour constitue un espace à la fois peu propice à son développement ni à celui du Niaouli, mais favorable au développement des espèces plus forestières ([Figure 4](#)). En une seule génération, le *C. mackeeana* crée une nouvelle lisière forestière et augmente ainsi la superficie occupée par le couvert forestier sur le milieu extérieur. L'expansion de la forêt se fait ainsi selon une force centrifuge tandis que son enrichissement floristique suit le gradient inverse, centripète.

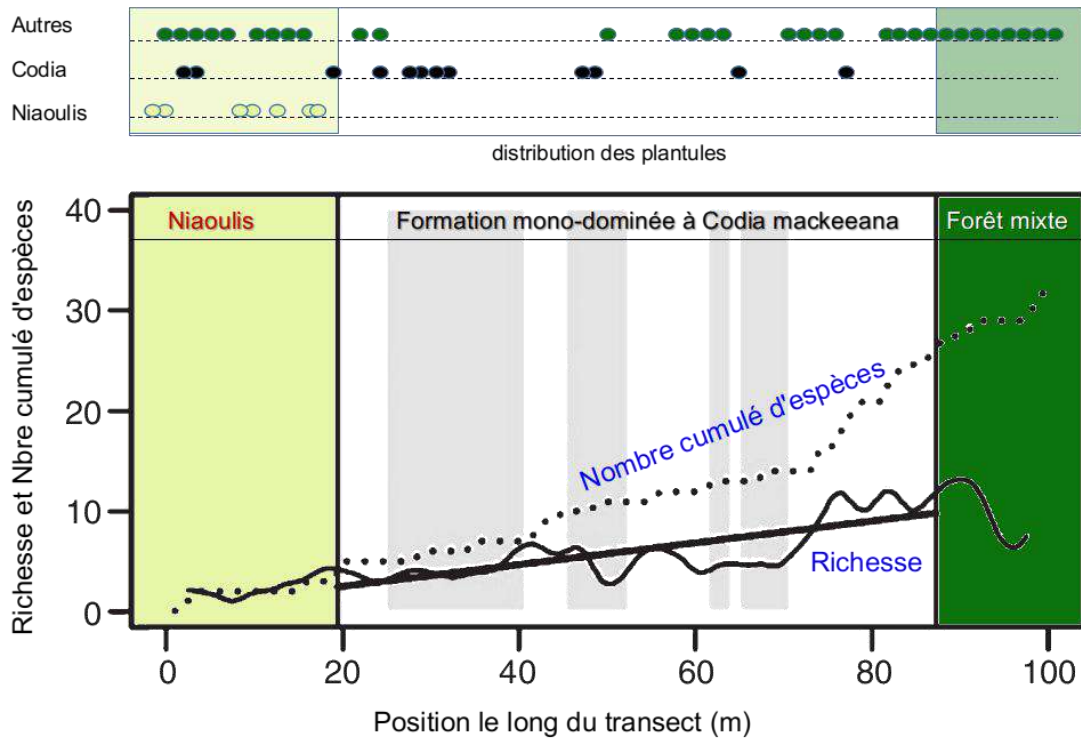


Figure 4 : Distribution de la richesse et du nombre d'espèces cumulées pour les arbres (DBH  $\geq$  10 cm) et répartition des plantules de Niaoulis, de Codia et des autres espèces forestières le long d'un transect qui s'étend depuis la savane à Niaouli jusqu'à la forêt mixte, en traversant un cordon forestier mono-dominé à *Codia mackeeana* (adapté de Ibanez et Birnbaum, 2014).

Dans ce projet, nous cherchons à évaluer l'évolution de la composition floristique en fonction des étapes de la succession forestière. Notre hypothèse de travail est que la succession forestière induit une modification des filtres environnementaux ce qui se traduit par un changement floristique. L'objectif est d'identifier des candidats, tel que le *Codia mackeeana*, qui sont des facilitateurs du retour de la forêt sur des zones dégradées. Le profil biologique de cette espèce dévoile des caractéristiques qui expliquent en partie sa position dans cette succession écologique. Le *Codia mackeeana* possède des petites feuilles coriaces qui minimisent l'évapotranspiration et une densité de bois élevée qui permet de lutter contre l'embolie. Cette double propriété lui permet de mieux tolérer les périodes d'aridité de sorte qu'elle est plus compétitive que les espèces forestières pour coloniser ces milieux de lisières. Par ailleurs, son fruit indéhiscent dispersé par le vent constitue un autre avantage pour la capacité de migration. Ces trois propriétés biologiques dessinent le portrait-robot d'une espèce pionnière, en mesure de se développer dans les milieux héliophiles, mais peu adaptées au milieu forestier sombre.

Notre hypothèse est que l'enrichissement floristique suit un processus séquentiel dicté par l'existence de ces filtres environnementaux qui exercent une sélection non pas directement sur les espèces, mais sur leurs traits fonctionnels. En d'autres termes, dans la jeune forêt, on s'attend à une gamme très réduite de traits



fonctionnels dictés principalement par les conditions arides. Au contraire, dans une forêt plus mature, on s'attend à une augmentation de la diversité des traits fonctionnels. Pour évaluer cette hypothèse, nous avons étudié la distribution des traits fonctionnels (feuilles et bois) en fonction de l'âge d'une forêt.

Notre zone d'étude se situe en province Nord, à moins de 10 km du village de Pouembout, entre le plateau de Tia et le Pic Tiaoué (Figure 5). Elle s'étend sur une superficie de 200 ha, se distribue entre 100 et 250 m d'altitude et entre 1000 et 1500 mm de précipitations annuelles (Blanchard et al. 2019).

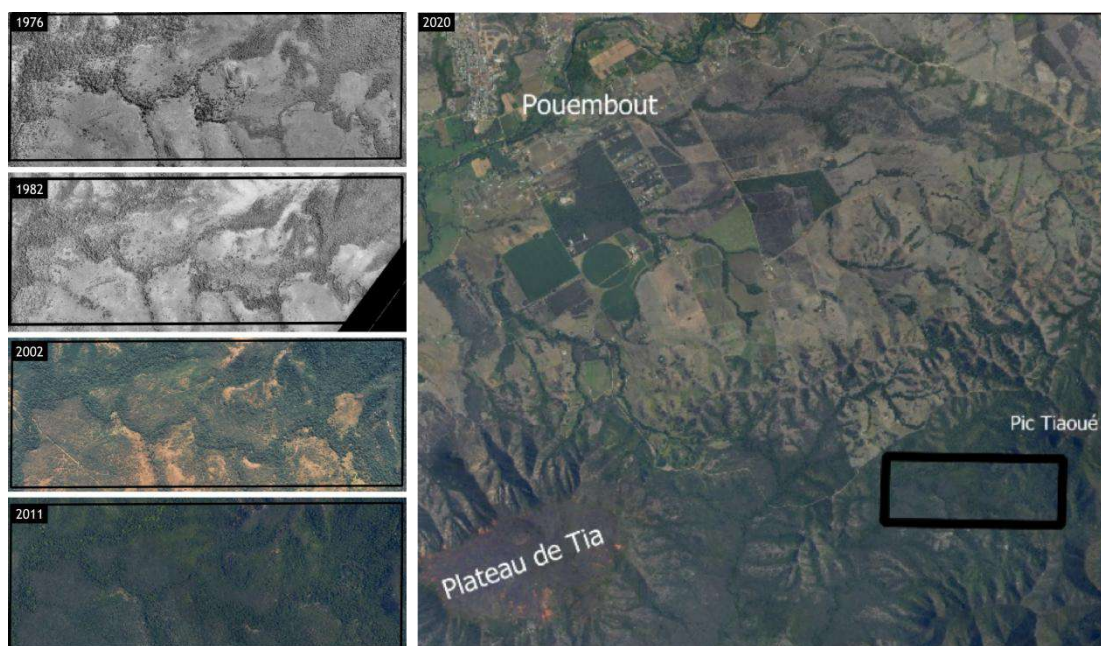


Figure 5 : Evolution de la couverture aérienne sur la zone d'inventaire entre le plateau de Tia et le Pic Tiaoué.

Le paysage est recouvert d'une forêt sclérophylle (ou sèche) en cours de régénération avec de nombreux fragments distribués dans la plaine. Ces fragments de la forêt ont été délimités à partir des changements de la couverture forestière observés au cours du temps sur les orthophotographies aériennes prises entre 1976 et 2011 (disponibles sur le site [georep.nc](http://georep.nc)). La forêt déjà présente sur les images de 1976 est considérée comme une ancienne forêt (AF), tandis que celle apparue ultérieurement est considérée comme une forêt en cours de régénération (FR), découpée en trois tranches d'âge en fonction des périodes où elle devient visible sur les images : 1982 (FR1), 2002 (FR2) ou 2011 (FR3).

Au sein de ce paysage constitué de multiples phases de la succession, nous avons installé 40 parcelles de forme circulaire de 11,28 m de rayon (~400 m<sup>2</sup>) conformément aux placettes du réseau NC-PIPPN (*New Caledonian Plant Inventories and Permanent Plots Network*). Pour chaque parcelle, tous les individus de plus de 5 cm de DBH (à 1m30) ont été identifiés au niveau de l'espèce. À partir du centre de



chaque parcelle, des sous-parcelles de 5,60 m de rayon (100 m<sup>2</sup>) ont été placées dans lesquelles tous les individus de plus de 1 cm de DBH ont également été mesurés et identifiés (Figure 6).

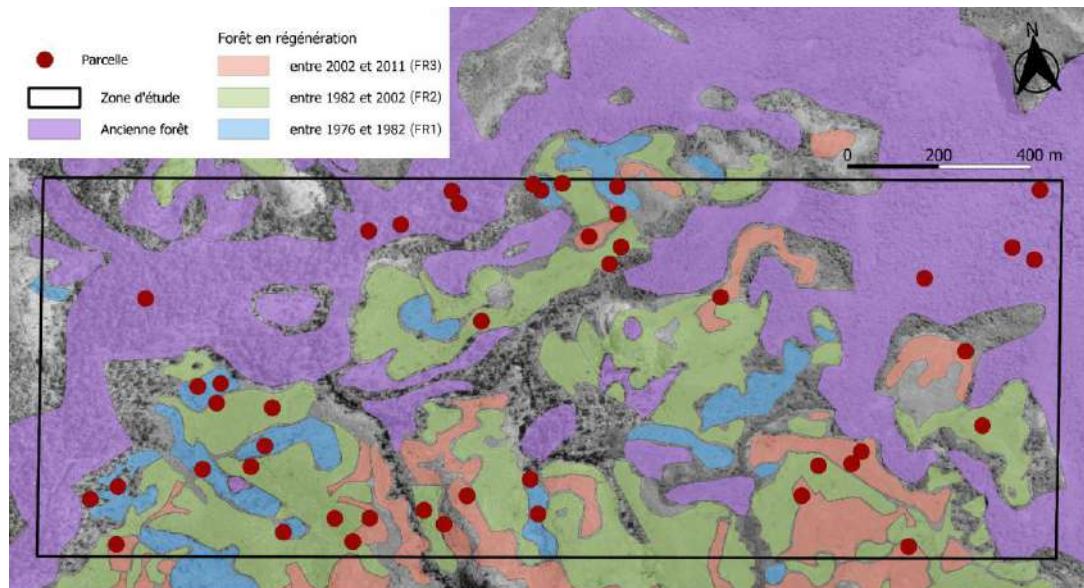


Figure 6 : Répartition du nombre de parcelles dans les différents âges et distances au réservoir forestier.

Les herbacées, les arbustes et les lianes ont été exclus des 4 943 individus relevés. Seuls, sont retenus, les individus appartenant à la liste des espèces d'arbres de Nouvelle-Calédonie (i.e. plantes arborescentes capables d'atteindre un DBH  $\geq$  10 cm, Birnbaum et al., 2023). Au total, 4 128 individus forment notre jeu de données, regroupant 84 espèces, pour 68 genres et 34 familles. Parmi ces espèces, 48 ont été recensées uniquement dans l'ancienne forêt (AF), 14 étaient uniquement présentes dans la forêt en régénération (FR), et 22 se trouvaient dans les deux classes de forêt; elles sont considérées dans cette étude, comme des espèces ubiquistes (U).

Sans surprise, les espèces ubiquistes sont les plus abondantes (47 % des occurrences, 26 % des espèces) suivi des espèces inféodées à la forêt en régénération (42 % des occurrences, 17 % des espèces) et enfin les espèces inféodées la forêt ancienne (AF, 11 % des occurrences, 57 % des espèces). Quatre espèces représentent à elles seules plus de 73 % des individus du jeu de données : l'*Acacia spirorbis* (ou Gaïac) et le *Leucaena leucocephala* (ou Faux mimosa) qui se rencontrent exclusivement dans la forêt en régénération (FR), ainsi que le *Gardenia urvillei* (ou Tiaré de forêt sèche) et le *Lepidocupania arcuata*, ubiquistes qui se retrouvent dans les divers fragments indépendamment de l'âge de la forêt. Globalement, la forêt ancienne présente une plus grande diversité d'espèces que la forêt en régénération qui est largement dominée par les quatre espèces les plus abondantes (*Acacia spirorbis*, *Lepidocupania arcuata*, *Gardenia urvillei*, *Leucaena leucocephala*). Dans la forêt en régénération, les petits arbres sont plus abondants

(68 occurrences par espèce pour DBH < 5 cm) que les plus âgés (45 individus par espèce pour DBH > 5 cm) tandis que cette densité par espèce chute à seulement 8,5 individus par espèces dans la forêt ancienne (Figure 7).

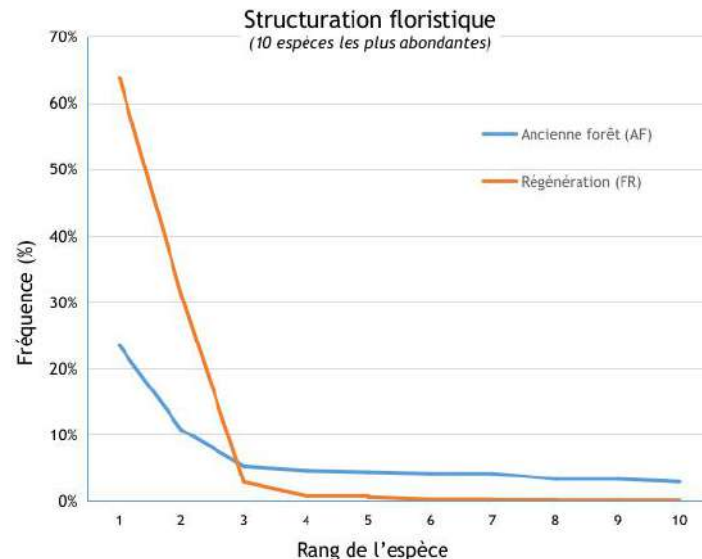


Figure 7 : Structure floristique des 10 espèces les plus abondantes dans la forêt ancienne et la forêt en régénération. Dans la forêt en régénération, une espèce *Acacia spirorbis* (ou Gaïac) représente à elle seule près de 64 % des occurrences. L'espèce la plus abondante de l'ancienne forêt, *Codiaeum peltatum*, représente seulement 23 % des occurrences.

Cette transformation de la structure floristique révèle la manière dont les fragments forestiers s'enrichissent avec le temps. La régénération se met en place grâce à quelques espèces ultra-dominantes. Ces espèces, indigènes ou introduites, forment les 3/4 du peuplement durant les premiers stades d'installation d'une nouvelle forêt. Ce phénomène d'oligarchie s'amenuise avec l'âge de la forêt qui s'enrichit par l'arrivée de nombreuses espèces forestières, chacune en petit nombre. En moins de cinquante ans, la forêt se transforme considérablement passant de peuplements mono-dominés à un peuplement dont la structure floristique rappelle déjà la forêt dite primaire, c'est-à-dire qu'elle est caractérisée par quelques espèces oligarchiques et une multitude d'espèces rares (Birnbaum et al., 2023). Au-delà d'une augmentation de la diversité, nous constatons une évolution rapide au profit de la flore indigène. En effet, si *Leucaena leucocephala* et *Tecoma stans* sont très abondants dans la forêt en régénération (FR), ces deux espèces introduites deviennent rares voire absentes de l'ancienne forêt (AF). Inversement, nous notons l'arrivée d'espèces indigènes héliophiles telles que *Diospyros fasciculosa* et *Cupaniopsis trigonocarpa* dans l'ancienne forêt alors qu'elles sont rares voire absentes de la jeune forêt.

Pour chaque espèce, nous avons collecté et mesuré quatre traits fonctionnels (feuilles et bois) en suivant les protocoles standardisés recommandés par

(Pérez-Harguindeguy et al. 2013) :

- La surface foliaire (LA = *leaf area*, cm<sup>2</sup>) représente la surface d'une unité photosynthétique. Ce trait est un bon indicateur de la tolérance d'une espèce à l'ensoleillement et à l'aridité. Les feuilles exposées à la lumière directe et à l'aridité sont généralement plus petites que celles qui sont situées à l'ombre (Nardini et al. 2014; Moles 2018).
- La surface foliaire spécifique (SLA = *specific leaf area*, m<sup>2</sup>/kg) est le rapport entre la surface et le poids des feuilles. Bien que le SLA soit lié à la durée de vie et à la capacité photosynthétique des feuilles, il est aussi un indicateur privilégié de la stratégie d'acquisition des ressources. Les espèces ayant un SLA élevé maximisent la superficie foliaire par rapport au poids ce qui indique une présence importante d'eau. Ces plantes sont très sensibles à l'aridité et plus tolérantes à l'ombre.
- La teneur en matière sèche des feuilles (LDMC = *leaf dry matter content*, mg/g) est le ratio entre le poids sec des feuilles et le poids frais. Les feuilles plus denses et contenant moins d'eau sont plus résistantes à la dessiccation et permettent le fonctionnement de la photosynthèse dans des conditions arides (Wright et al. 2004) Le LDMC est une autre approximation de la capacité de photosynthèse et de la résistance à la sécheresse, souvent corrélé négativement avec le SLA.
- La densité de bois (WD = *wood density*, g/cm<sup>3</sup>) représente le poids sec sur le poids frais d'une carotte de bois (entre 2 et 10 cm) prélevée à environ 1,3 m du sol. Ce trait reflète l'investissement en carbone par unité de volume de la tige (Chave et al. 2009). Une faible densité de bois est généralement associée à une croissance rapide et à une capacité hydrique élevée. Au contraire, une densité élevée de bois représente davantage une croissance lente et un investissement dans la structure afin d'augmenter la résistance mécanique et réduire les risques d'embolie gazeuse, conséquence du phénomène de cavitation. Les espèces à densité élevée sont plutôt considérées comme résistantes à l'aridité (Poorter et al. 2010).

Une analyse en composantes principales (ACP) confirme les tendances de ces quatre traits (Figure 8). La variance des valeurs de traits fonctionnels est expliquée à 44,5 % par l'axe 1 (principalement la LDMC), et à 30,2 % par l'axe 2 (principalement le LA). L'axe 1 est négativement corrélé avec le LDMC ( $\rho = -0,66$ ) et le WD ( $\rho = -0,50$ ) mais positivement corrélé avec le SLA ( $\rho = 0,53$ ). L'axe 2 est négativement corrélé avec le SLA ( $\rho = -0,5$ ) et la densité de bois ( $\rho = -0,4$ ), mais positivement corrélé avec la surface foliaire (LA) ( $\rho = 0,75$ ). La densité de bois (wd) est ainsi corrélée négativement avec la superficie foliaire (LA), de même que la surface foliaire spécifique (SLA) est négativement corrélée avec le taux de matière sèche (LDMC).

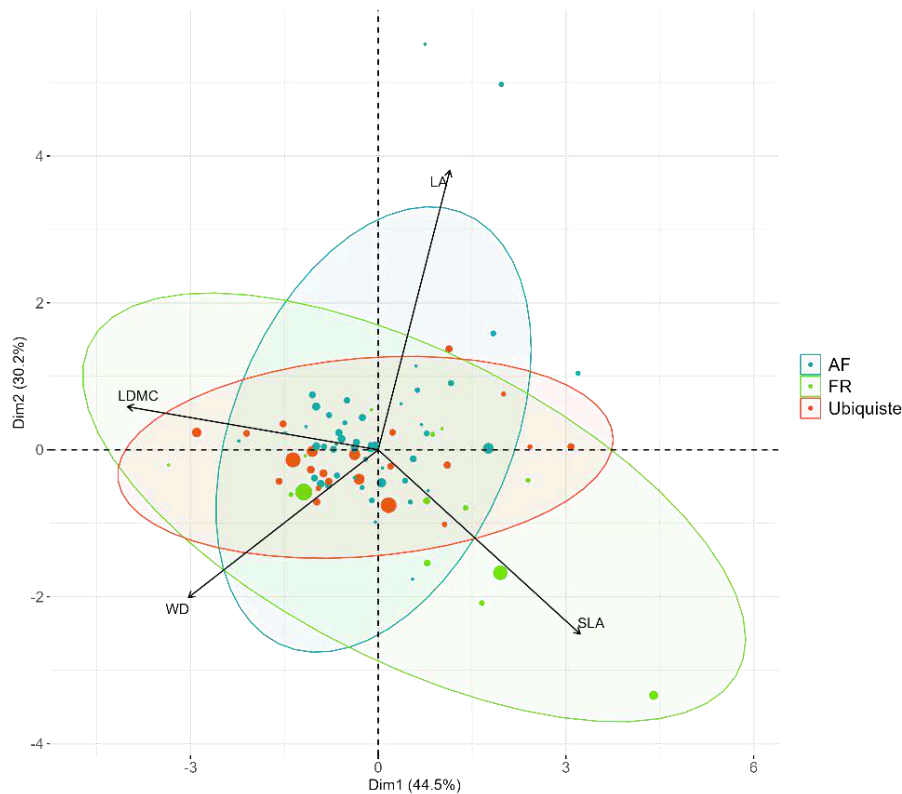


Figure 8 : Analyse en composantes principales (ACP) des quatre traits fonctionnels moyens par rapport à la distribution des abondances des espèces. Les quatre traits fonctionnels sont : la surface foliaire spécifique (SLA), la proportion de matière sèche des feuilles (LDMC), la surface foliaire (LA) et la densité de bois (WD). Les groupes d'espèces sont : présentes uniquement en ancienne forêt (AF), présente uniquement en forêt en régénération (FR), présente dans les deux types de forêt (Ubiquiste).

La distribution des espèces est peu stratifiée le long de ces axes avec une valeur moyenne de traits située au centre de l'analyse. Néanmoins, les espèces de la forêt en cours de régénération (FR) sont davantage axées dans la partie inférieure droite de l'ACP, avec une valeur de LDMC et de LA plus faible. Cette structuration tend à révéler l'existence d'un filtre environnemental fort dans les premiers stades de la régénération qui exerce une sélection sur la tolérance des espèces aux conditions arides. Les espèces qui possèdent un faible taux de matière sèche dans les feuilles et une superficie foliaire réduite (i.e. petites feuilles coriaces, comme le *Codia mackeeana*) sont positivement sélectionnées dans les premiers stades de la régénération.

Au-delà de la distribution des espèces, nous posons l'hypothèse que leur abondance dans la communauté doit permettre de mieux refléter la dynamique forestière. En d'autres termes, nous cherchons à savoir si les communautés des premiers stades de la succession sont dominées par des individus appartenant à la guildes des espèces pionnières. Pour caractériser la composition fonctionnelle des communautés d'arbres, nous avons calculé la valeur moyenne de chaque trait, pondérée par l'abondance des



espèces (CWM, *community-weighted mean*). Ce paramètre peut être considéré comme la valeur fonctionnelle moyenne de la communauté (Figure 9).

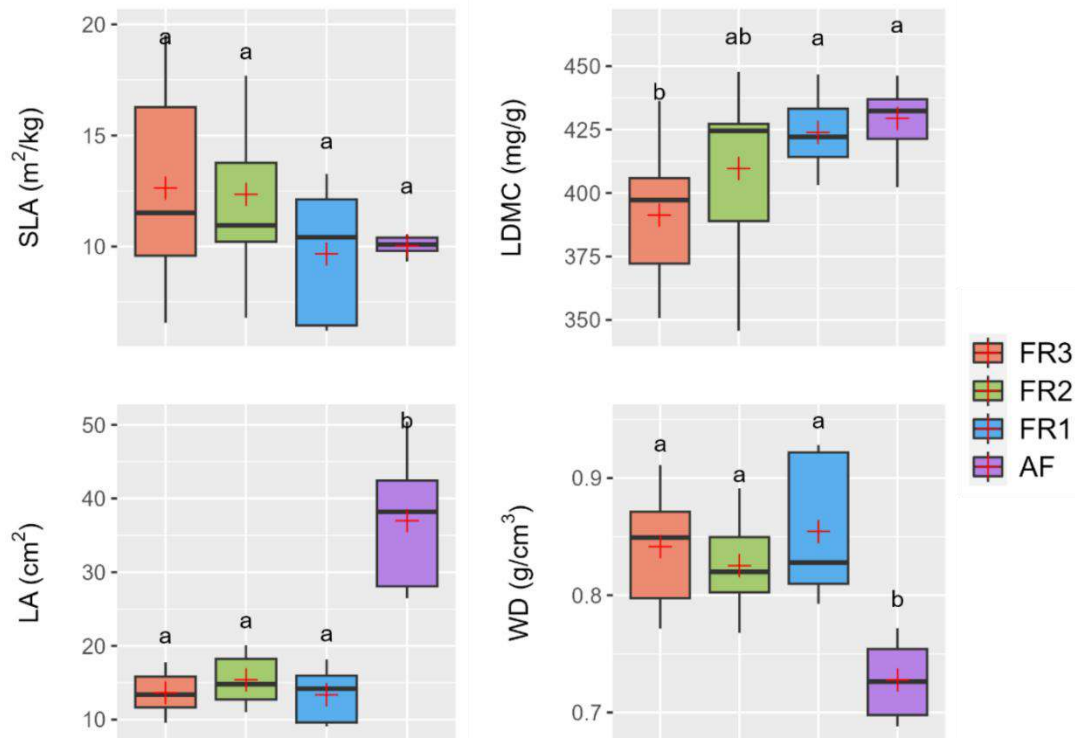


Figure 9 : Composition fonctionnelle des communautés selon l'âge de la forêt : Ancienne forêt (AF) et forêt en cours de régénération (FR1 : 1976-1982; FR2 : 1982-2002; FR3 : 2002-2011). SLA = surface foliaire spécifique, LDMC = proportion de matière sèche foliaire, LA = surface foliaire, WD = densité de bois. Les moyennes ont été comparées à l'aide du test de Dunn. Les groupes présentant des lettres différentes ont des moyennes significativement différentes au seuil de 0,05. La moyenne de chaque groupe est représentée par une croix rouge.

Les communautés présentes dans l'ancienne forêt diffèrent assez nettement de celles qui sont en cours de régénération :

- La valeur moyenne de la superficie foliaire (LA) diffère peu selon l'âge de la régénération (FR = 14,1 cm<sup>2</sup>). En revanche, elle se distingue significativement de la valeur moyenne plus élevée obtenue dans la forêt ancienne (AF = 37 cm<sup>2</sup>).
- La valeur moyenne du SLA ne varie pas statistiquement en fonction de l'âge de la forêt, mais la variance est très élevée dans la forêt en régénération tandis qu'elle est très faible dans la forêt ancienne.
- La valeur moyenne de la teneur en matière sèche (LDMC) évolue avec l'âge de la forêt. Les communautés AF et FR1 ont une valeur de LDMC (Respectivement 429,5 mg.g<sup>-1</sup> et 423,9 mg.g<sup>-1</sup>), supérieure aux communautés FR3 (391,3 mg.g<sup>-1</sup>) (p-value < 3.10<sup>-3</sup>). Les communautés FR2 ont un LDMC (409,6 mg.g<sup>-1</sup>) significativement pas différent de celui des FR3 ni de celui des FR1.
- La densité de bois (WD) moyenne montre un patron opposé à celui du LA. Elle

diffère peu avec l'âge de la régénération (FR = 0,84 g.cm<sup>-3</sup>) mais est significativement supérieure à celle de ces communautés anciennes (AF = 0,73 g.cm<sup>-3</sup>).

Le filtre environnemental agit sur la sélection des espèces et sur leur abondance. Il évolue avec l'âge de la forêt. Deux variables (LA et WD) différencient très nettement les communautés qui se développent dans la forêt ancienne. La superficie foliaire (LA) moyenne et sa variance sont plus élevées tandis que la densité de bois (WD) est nettement plus faible dans cette ancienne forêt. Par ailleurs, la progression forestière se lit dans l'augmentation du taux moyen de matière sèche des feuilles (LDMC) et la diminution concomitante de sa variance ainsi que celle de la surface spécifique des feuilles (SLA).

Les individus appartenant à des espèces aux petites feuilles coriaces sont nettement avantagés dans les environnements arides de sorte que leur abondance augmente. Au contraire, les conditions moins arides et plus ombrées de la forêt ancienne (AF) autorisent l'installation d'espèces ayant des propriétés fonctionnelles plus variées au point que la structure se transforme. Les espèces qui présentent de grandes feuilles et une faible densité de bois sont cette fois avantagées.

## La richesse potentielle, au cœur de la conservation

Conservation et régénération sont des concepts qui s'associent lorsqu'il s'agit de protéger l'environnement forestier. Conserver sans favoriser la régénération, c'est finalement lutter contre l'expansion de la forêt et régénérer sans lutter contre la fragmentation, c'est se confronter à des risques élevés de déforestation. Dans l'objectif de définir les zones d'intérêt pour la conservation et la régénération naturelle, il convient de disposer d'une vision de la distribution de la richesse floristique afin de mieux orienter les mesures de gestion. Cette projection permet à la fois de définir les zones potentiellement les plus riches qui peuvent être conservées et/ou restaurées, mais également de définir les espèces locales qui possèdent les traits fonctionnels favorables à la régénération.

Pour cela, nous avons construit un modèle de richesse potentiel basé sur la distribution actuelle des espèces d'arbres. Ce modèle correspond au même schéma que celui utilisé dans l'Atlas pour définir les zones de forêt de cœur et de conservation prioritaire. Cependant, il est enrichi de nombreuses espèces, passant d'un modèle regroupant 562 espèces à un modèle plus complet basé sur 1281 espèces d'arbres. Pour chacune de ces espèces, nous avons compilé la somme des occurrences incluses dans les bases de données du laboratoire AMAP, notamment l'herbier (NOU) et le réseau des parcelles permanentes (NC-PIPPN). Seules les espèces disposant d'un minimum de 4 occurrences ont été conservées. Le modèle de richesse étant calculé sur une maille de 1 ha, une seule occurrence par espèce est conservée pour chaque hectare. Au final, notre jeu de données compte 136 808 occurrences pour 1112 espèces d'arbres avec une répartition géographique et spécifique hétérogène (Figure 10).

La distribution du nombre d'occurrences par espèce est proche d'une courbe log-normale avec une médiane à 63 occurrences et une moyenne de 120 occurrences par espèce. Près de 90 % des espèces (1019 espèces) ont moins de 250 occurrences tandis que seulement 9 espèces ont plus de 1000 occurrences. D'autre part, 180 espèces (i.e. > 15 %) ont moins de 20 occurrences.

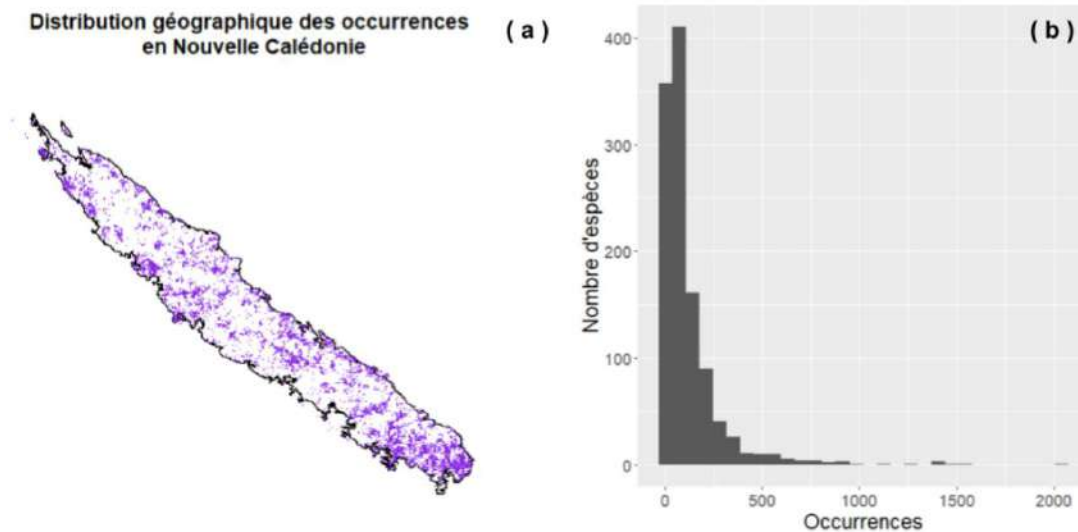


Figure 10 : Distribution géographique (a) et spécifique (b) du jeu d'occurrence.

Pour chacune de ces occurrences, nous avons collecté sept variables environnementales (pluviométrie, pente, altitude, index d'humidité, ensoleillement moyen, substrat et distance à la côte est) ce qui permet de dresser pour chaque espèce un profil de sa niche environnementale réalisée (= tolérances environnementales). Le modèle de distribution de chaque espèce (*Species Distribution Model*, SDM) est obtenu en projetant ce profil environnemental à l'échelle de la Grande-Terre. Chaque SDM est créé en utilisant le package R SSDM (Schmitt et al., 2017) qui accepte en entrée les coordonnées d'occurrences (longitude, latitude) et les sept variables environnementales (raster).

Pour chaque espèce, un SDM d'ensemble (ESDM) a été réalisé en se basant sur neuf modèles indépendants : modèle linéaire généralisé (GLM), modèle additif généralisé (GAM), splines de régression adaptative multivariée (MARS), modèle boosté généralisé (GBM), analyse de classification d'arbres (CTA), entropie maximum (MAXENT), machine à vecteurs de support (SVM) et réseau de neurones artificiels (ANN). Des pseudo-absences ont été générées en suivant les recommandations de Barbet-Massin et al. (2012). Enfin, nous avons fixé les paramètres des SDM de la même manière que Pouteau et al. (2019).

soit :

- 10 répétitions pour chaque modèle.
- Une partition des occurrences en utilisant 70 % des occurrences pour calibrer le modèle et 30 % pour évaluer la qualité prédictive.
- Un filtre qui exclut les SDM ayant un AUC (aire sous la courbe) inférieur à 0.75.

Finalement, la carte de probabilité de présence a été convertie en carte binaire de présences/absences par la méthode SES (*sensitivity-specificity equality*), seuil fixé pour chacun des modèles en se basant sur une égalité entre l'indice de sensibilité et l'indice de spécificité. Se référer à Schmitt et al. (2017) pour plus d'informations sur



les paramètres par défaut de chaque modèle et les méthodes sous-jacentes.

Il est important de retenir que la probabilité de présence d'une espèce ne prend en compte que des paramètres en lien avec les conditions environnementales. Il ne s'agit donc pas d'une carte de distribution réelle de l'espèce, mais plus exactement une carte de distribution des conditions environnementales actuelles qui sont favorables au développement de l'espèce. De nombreux facteurs, tels que la capacité de dispersion, la compétition inter-spécifique ou encore les perturbations, viennent modifier la distribution réelle d'une espèce. Par exemple, si l'*Agathis montana* n'est connu que du sommet du Mt Panié en Nouvelle-Calédonie, les conditions environnementales favorables à son développement se retrouvent en revanche bien au-delà du Mt Panié. Sa distribution géographique est notamment limitée par sa capacité de dispersion. Afin de réduire ce biais, nous appliquons un filtre de dispersion autour de chaque occurrence. Ce filtre est basé sur la distance moyenne de 20 km observée entre toutes les occurrences d'une même espèce (Pouteau et al., 2019). Ainsi, nous projetons l'aire de distribution potentielle d'une espèce dans un rayon de seulement 20 km autour de chaque point d'occurrence. Ce filtre permet de limiter l'étendue de la tolérance environnementale aux seuls environnements dans lesquels l'espèce est connue.

La distribution des superficies potentielles occupées par chaque espèce (aires de distribution potentielle) a une forme proche d'une distribution log-normale avec une médiane à 2 252 km<sup>2</sup> et une moyenne à 2 569 km<sup>2</sup> (représentant environ 14 % et 15 % de la surface totale de la Grande Terre, respectivement, Figure 11). Plus de 90 % des espèces (1003) ont une aire de distribution potentielle inférieure à 5 000 km<sup>2</sup> (soit environ 30 % de la Grande-Terre), alors que seules cinq espèces couvrent une aire de distribution supérieure à 10 000 km<sup>2</sup> (env. 60 % de la Grande Terre).

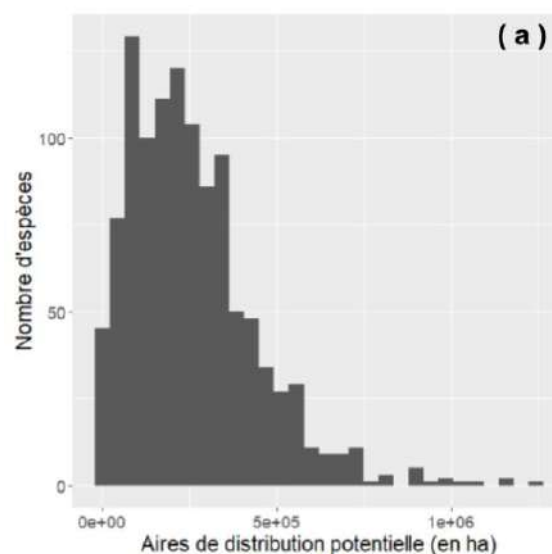


Figure 11 : Distribution des aires de distribution potentielle de 1112 espèces d'arbres.

La somme des aires de distribution potentielle de chaque espèce (SDM) produit un S-SDM (*Stacked Species Distribution Model*) qui permet de prédire la richesse, c'est-à-dire le nombre potentiel d'espèces qui peut subsister sur une unité de surface (ici 1 ha). Nous avons utilisé deux méthodes pour produire la carte de la diversité potentielle : bSSDM qui additionne les présences/absences des espèces dans chaque cellule de 1 ha et pSSDM qui produit une carte en additionnant les probabilités de présence brutes des espèces sur chaque cellule. Alors que le modèle bSSDM produit une richesse moyenne de 168 [2 - 677] espèces/ha, le modèle plus restrictif pSSDM aboutit à une distribution plus réaliste (en conformité avec la réalité observée, de la richesse avec une moyenne de 133 [16 - 357] espèces/ha). Cependant, si les valeurs prédites de la richesse diffèrent selon les modèles, sa distribution géographique est peu affectée par le choix du modèle (Figure 12).

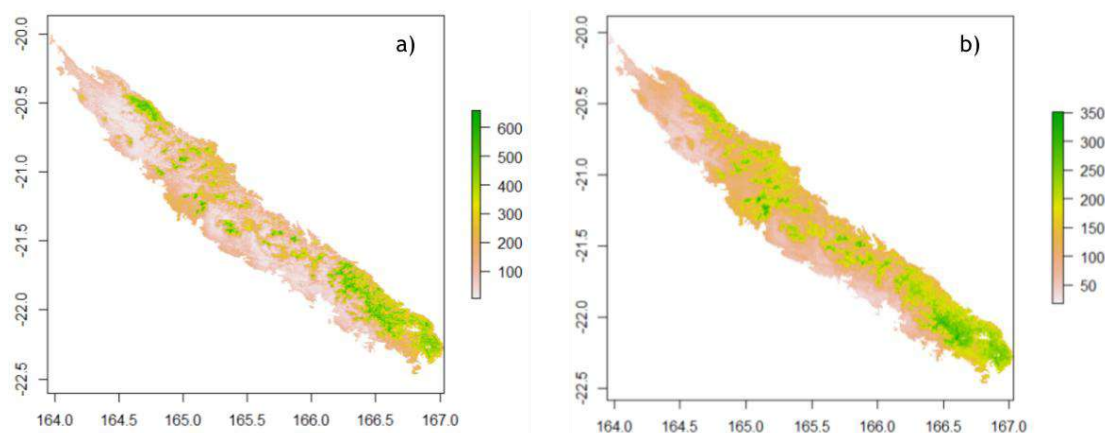


Figure 12 : Distribution potentielle de la richesse selon le modèle bSSDM (a) et pSSDM (b).

La distribution potentielle de la richesse à l'échelle de la Grande-Terre montre très clairement le potentiel de richesse de plusieurs massifs, dont le Mt Panié, le Mt Auoupinié et les massifs ultramafiques (Figure 13). Là encore, il ne s'agit pas d'une mesure précise et absolue du nombre d'espèces réellement observé sur le terrain, mais plutôt d'une évaluation du potentiel environnemental à concentrer des espèces différentes. Une zone située sur une exploitation minière peut ainsi être classée comme présentant un fort potentiel de richesse même s'il n'existe plus de forêt aujourd'hui. En réalité, l'interprétation de cette distribution potentielle de la richesse n'a de sens que lorsqu'elle est croisée avec d'autres sources cartographiques.

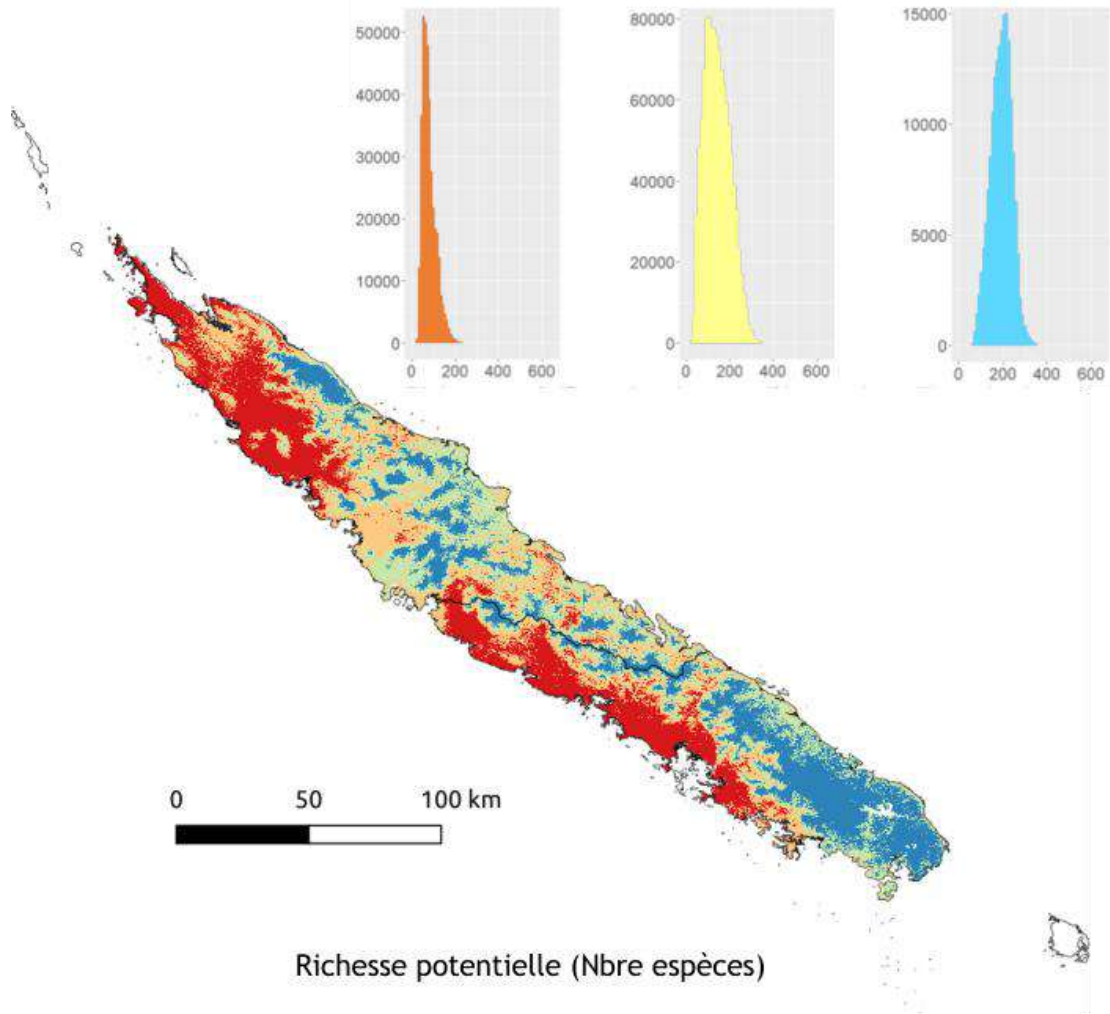


Figure 13 : Distribution potentielle de la richesse selon le modèle pSSDM et répartition selon la classification de Holdridge.

## Perspectives

La couverture forestière est en expansion ; elle progresse de proche en proche et de manière centrifuge depuis la lisière forestière. Ce phénomène s'observe dans tous les milieux. La vitesse de la succession écologique semble très rapide et très marquée avec une diminution de la dominance des espèces pionnières et introduites au profit d'une plus grande diversité d'espèces autochtones. Nos travaux montrent que ces observations réalisées sur le terrain vont dans le sens de l'observation à grande échelle réalisée à partir du modèle TMF. La forêt de lisière est bel et bien un moteur de la dynamique forestière à partir de laquelle la forêt recolonise les espaces dénudés dans tous les milieux de vie grâce à une cohorte d'espèces pionnières très spécialisées.

Contrairement aux idées reçues, les formations mono-dominées (*Acacia spirorbis*, *Casuarina collina*, *Codia mackeeana*, *Gymnostomma deplancheanum*) ne forment pas des peuplements « bloquants ». Dès lors qu'elles sont situées à proximité d'une zone forestière, ces formations constituent de véritables tremplins vers l'expansion de la forêt et son enrichissement floristique. Cette hypothèse va dans le sens des remarques et recommandations émises par le projet Recosynth portant sur l'évaluation de l'efficacité des projets de végétalisation menés sur les secteurs miniers en Nouvelle-Calédonie depuis plus de 30 années (Amir et al., 2018).

Ces travaux viennent conforter l'hypothèse d'établir une stratégie de reforestation en se basant sur la forêt existante plutôt que de chercher à installer une nouvelle couverture forestière dans un environnement isolé. Par ailleurs, là encore la lutte contre la fragmentation apparaît comme un objectif majeur pour favoriser la régénération naturelle et réduire le risque de déforestation dans le futur.

Avec le nouveau modèle de distribution potentielle, et un portrait-robot des espèces en capacité de participer aux premiers stades de la régénération, la dernière partie de cette convention sera dédiée à la définition des secteurs prioritaires qu'il convient d'intégrer dans une gestion des espaces naturels. Outre les aires protégées à mettre en place notamment sur le substrat ultramafique (Birnbaum et al., 2023), certains secteurs sont aujourd'hui des zones de forêt à la fois très menacées par le risque de déforestation et qui concentrent tous les ingrédients favorables à sa régénération naturelle (densité de forêt, richesse potentielle, capacité de régénération). Notre objectif sera d'orienter les politiques de conservation pour établir une stratégie de gestion des espaces forestiers qui intègre la dimension de la régénération naturelle.



## Références

- Amir, H., Fogliani, B., Gensous, S., Durrieu, G., L'Huillier, L., Saintpierre, D., et al. (2018). Analyse et synthèse des expérimentations et actions de restauration écologique réalisées sur sites miniers en Nouvelle-Calédonie depuis 30 ans (Rapport scientifique final, Programme « RECO SYNTH »).
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert C. H. and Thuiller W. (2012) - Selecting pseudo-absences for species distribution models : How, where and how many ? *Methods in ecology and evolution*, 3(2) :327–338.
- Birnbaum, P., Hequet, V., Girardi, J., Vandrot, H., Mangeard, T., Ibanez, T., Blanchard, E., Pouteau, R., Blanchard, G., Justeau-Allaire, D., Vieilledent, G., & Cassan, J.-J. (2022). Atlas de la forêt—Province Nord—Nouvelle-Calédonie. Editions Province Nord.
- Birnbaum, P., Ibanez, T., Blanchard, G., Justeau-Allaire, D., Hequet, V., Eltabet, N., Vieilledent, G., Barbier, N., Barrière, R., & Bruy, D. (2023). Forest and tree species distribution on the ultramafic substrates of New Caledonia. *Botany Letters*, 170(3), 412–424.
- Blanchard, G., Munoz, F., Ibanez, T., Hequet, V., Vandrot, H., Girardi, J., & Birnbaum, P. (2019). Regional rainfall and local topography jointly drive tree community assembly in lowland tropical forests of New Caledonia. *Journal of Vegetation Science*, 30(5), 845–856.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S. et al. 2009. Towards a Worldwide Wood Economics Spectrum. *Ecology Letters* 12(4): 351-66.
- Ibanez, T., & Birnbaum, P. (2014). Monodominance at the rainforest edge: Case study of *Cordia mackeeana* (Cunoniaceae) in New Caledonia. *Australian Journal of Botany*, 62(4), 312–321.
- Moles, A. T. 2018. Being John Harper: Using Evolutionary Ideas to Improve Understanding of Global Patterns in Plant Traits éd. David Gibson. *Journal of Ecology* 106(1): 1-18.
- Nardini, A., Öunapuu-Pikas, E. et Savi, T. 2014. When Smaller Is Better: Leaf Hydraulic Conductance and Drought Vulnerability Correlate to Leaf Size and Venation Density across Four *Coffea Arabica* Genotypes. *Functional Plant Biology* 41(9): 972.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A. et al. 2010. The Importance of Wood Traits and Hydraulic Conductance for the Performance and Life History Strategies of 42 Rainforest Tree Species. *New Phytologist* 185(2): 481-92.
- Pouteau, R., Munoz, F., & Birnbaum, P. (2019). Disentangling the processes driving tree community assembly in a tropical biodiversity hotspot (New Caledonia). *Journal of Biogeography*, 46(4), 796–806.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, et al. 2013. New Handbook for Standardised Measurement of Plant Functional Traits Worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3): 167.
- Schmitt, S., Pouteau, R., Justeau, D., Boissieu, F. de, & Birnbaum, P. (2017). ssdm: An R package to predict distribution of species richness and composition based on stacked species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(12), 1795–1803.
- Vancutsem, C., Achard, F., Pekel, J.-F., Vieilledent, G., Carboni, S., Simonetti, D., Gallego, J., Aragao, L., & Nasi, R. (2020). Long-term (1990-2019) monitoring of tropical moist forests dynamics. bioRxiv, 2020.09.17.295774.
- Wright, I. J., Reich, P.B. Westoby, M. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum.



*Nature 428(6985): 821-27.*