



Dynamique des habitats forestiers en Nouvelle-Calédonie

Rapport d'avancement (convention n° C 315-12)

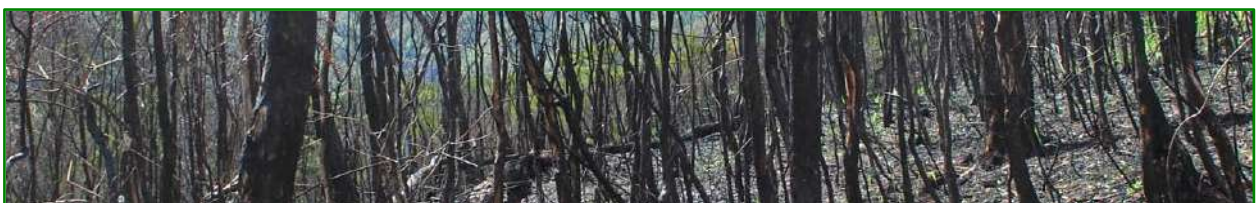
Thomas IBANEZ & Philippe BIRNBAUM

IAC / UMR AMAP Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées, centre IRD de Nouméa, B.P. A5. 98848, Nouméa.

Ce rapport fait état des travaux menés en 2012 (concernant notamment la méthodologie de recherche et l'identification des sites de travaux), dans le cadre de la convention n° C 315-12 entre la Province Sud et l'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), relative à la collaboration de recherche visant à conserver et à restaurer les écosystèmes de forêts humides, protégées au titre du code de l'environnement.

Les objectifs finaux sont notamment la détermination d'indicateurs de qualité des milieux forestiers : des espèces indicatrices d'un stade de la dynamique forestière, des espèces indigènes ou introduites facilitatrices ou bloquantes de la dynamique forestière après passage du feu. Pour garantir la cohérence des résultats, ces travaux doivent être menés à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie sur un minimum de 24 mois. Ces travaux sont donc cofinancés par les provinces Nord (61,3%) et Sud (19,3%) ainsi que le WWF (19,3%).

Ce rapport comprend deux parties, une première générale fait état des démarches et travaux entrepris dans le cadre de cette convention et une deuxième partie présente un focus sur le développement méthodologique réalisé.



I Rapport général

Contexte Néo-Calédonien

LA NOUVELLE-CALÉDONIE (NC) fait partie des dix premiers points chauds de biodiversité ou ‘Hotspots’ – zones présentant à la fois des concentrations d’espèces, des taux d’endémismes et de degrés de menace exceptionnels – décrits par Myers (1988). La flore de NC est particulièrement exceptionnelle, elle regroupe près de 3300 espèces avec un taux d’endémisme proche de 75 % (Morat *et al.* 2012). La NC tient ainsi la première place du classement mondial du nombre d’espèces endémiques par unité de surface (Kier *et al.* 2010).

Les forêts denses humides (FDH) sont les écosystèmes les plus riches de NC (Morat *et al.* 2012), mais aussi les plus menacés. Jaffré *et al.* (1998) estiment que plus de 50 % des FDH originelles ont d’ores et déjà disparu au profit de formations secondaires, principalement les maquis sur sols ultramafiques (UM) et savanes à Niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*) sur sols non-UM (auxquels il faut ajouter les fourrés secondaires à Gaïac, *Acacia spirorbis* ou à Faux mimosa, *Leucaena leucocephala*). Les incendies et les activités minières (sur sols UM), associés aux espèces invasives, favorisant directement et/ou indirectement la fragmentation des habitats forestiers, sont aujourd’hui les principales menaces pesant sur la biodiversité calédonienne (Jaffré *et al.* 1998; Pascal *et al.* 2008).

L’acquisition d’une connaissance taxonomique (*e.g.* Morat *et al.* 2012) et des aires de répartition des espèces sont des étapes cruciales pour la mise en place de mesures de gestion et de conservation de la flore indigène (statuts IUCN, création de réserves, etc.). Cependant, il semble tout aussi important d’acquérir une connaissance écologique, ou le taxon n’est plus qu’une entité dans un ensemble fonctionnel, l’habitat forestier. La caractérisation de ces habitats forestiers et l’étude de leurs dynamiques – *évolution dans le temps et dans l’espace des compositions et des structures des populations et des communautés qui constituent des espaces boisés, sous l’influence de perturbations naturels et/ou anthropiques* – sont incontournables afin d’appréhender au mieux leurs mécanismes de résilience et d’optimiser les mesures de gestion et de restauration.

Vers une connaissance écologique de la végétation

LA CONNAISSANCE ECOLOGIQUE de la végétation en Nouvelle-Calédonie est très déséquilibrée. La caractérisation et l’étude des dynamiques de végétation sur sols UM (FDH et maquis) sont de loin les plus avancées en raison de leurs originalités et leurs degrés extrêmes de menaces (*e.g.* Enright *et al.* 1999; Enright *et al.* 2001; Jaffré *et al.* 1997a; McCoy *et al.* 1999; Perry and Enright 2002a; Perry and Enright 2002b; Perry *et al.* 2001; Read *et al.* 1995; Read *et al.* 2006; Rigg *et al.* 2002). A l’inverse, la caractérisation et l’étude des dynamiques sur sols non-UM (FDH et savanes) sont très peu étudiés (voir Jaffré and Veillon 1995; Jaffré *et al.* 1997b) en dépit d’une superficie plus importante et d’un intérêt non négligeable en terme de conservation (voir Veillon 1993).

Face à ce constat, de récents travaux de thèse ont porté sur les dynamiques des FDH et des savanes sur sols non-UM en réponse aux incendies (Ibanez 2012). Ces travaux combinant approche paysagère (Ibanez *et al.* 2012a), analyse de structure et de composition des communautés (Ibanez *et al.* submitted-a; Ibanez *et al.* submitted-b) et approche fonctionnelle (Ibanez *et al.* 2012b), ont ouvert un nouveau champ de recherche sur la réponse des habitats forestiers aux incendies. Les savanes à Niaoulis sont des formations secondaires maintenues par une fréquence élevée d’incendies. Une diminution de cette fréquence d’incendie peut permettre une recolonisation forestière selon différentes trajectoires de succession. Des espèces marqueurs des états précoces de ces dynamiques ont été identifiées.

L’objectif de ce postdoc en partie cofinancé par la Province Sud (cofinancements Province Nord et WWF-NC) est d’accompagner la transition d’une connaissance taxonomique de la végétation vers une connaissance écologique des habitats en poursuivant les travaux de recherches sur les dynamiques de transition entre FDH et savanes et en les élargissant aux dynamiques de successions entre les habitats forestiers de la NC.

Actions entreprises

TROIS ACTIONS MAJEURES ont été entreprises au cours du démarrage de ce postdoctorat, (i) la mise en place d’une méthodologie permettant de caractériser et d’analyser rapidement la structure, la composition et la dynamique de formations à caractère mono-dominant, (ii) l’analyse de la structure et de la composition des parcelles du réseaux NC-PIPPN (*New Caledonian Plant Inventories and Permanent Plots Network*), et (iii) la mise en place d’un stage de Master 2 portant sur l’étude des cycles sylvigénétiques en FDH de moyenne altitude sur sols non-UM.

(i) En Nouvelle-Calédonie, beaucoup d’espèces présentent un caractère agrégatif allant parfois jusqu’à former des populations très peu diversifiées qualifiées de mono-dominantes (une seule espèce représente plus de

50 % des individus constituant la canopée, Connell and Lowman 1989), qui tranchent avec les diversités élevées couramment observées dans les forêts mixtes calédoniennes. Les espèces du genre *Nothofagus*, en sont l'exemple le plus connu et le plus étudié en NC (e.g. Chatain *et al.* 2009; Read *et al.* 1995; Read *et al.* 2006), alors que les autres modèles de mono-dominance n'ont retenu que peu d'attention en NC. Au cours du lancement de ce post doctorat une méthodologie a été développée afin de décrire, analyser et comparer la dynamique de certains de ces modèles de mono-dominance et comprendre leurs déterminants écologiques, leurs trajectoires et leurs évolutions potentielles (formations secondaires facilitant ou bloquant la succession forestière ?).

La mise en application de cette méthode a débuté sur une population de *Codia makeanea* (*C. makeanea*) au Parc des Grandes Fougères (PGF, voir suite du document). En effet, différentes espèces de *Codia* (e.g. *C. makeanea* au PGF, *C. albicans* autour de l'Aoupinié, *C. incrassta* autour du Panié), forment des populations mono-dominantes qui semblent initier des phases de recolonisation des savanes à Niaoulis par la forêt. Cette méthode sera appliquée prochainement à l'étude de populations de Chêne gomme (*Arillastrum gummiferum*) dans le grand sud Calédonien en collaboration avec Fabian Carriconde (IAC) qui coordonne un projet de recherche sur le rôle des mycorhizes dans le maintien de ces formations mono-dominantes. En 2013, cette méthode sera vraisemblablement appliquée à l'étude d'un modèle non indigène considéré comme potentiellement invasif et nuisible (*Albizia moluccana*) afin de tester si celui-ci diffère réellement des modèles indigènes de formation mono-dominantes.

(ii) L'étude des dynamiques des FDH en NC manque cruellement de références en terme de structure (densité, aire basale, hauteur de la canopée, stratification) et de composition (fond floristique commun) des FDH. Le réseau de parcelles NC-PIPPN mis en place depuis plusieurs années par le Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées constitue une source importante de données pour évaluer ces paramètres. Il est constitué aujourd'hui de 205 parcelles (116 en PS et 89 en PN), de 20 m x 20 m, dans lesquelles tous les individus ayant un diamètre à hauteur de poitrine (DBH) supérieur ou égal à 5 cm ont été inventoriés, identifiés, numérotés et mesurés. L'analyse de la structure et de la composition des parcelles situées en PN a été effectuée et ce travail est en cours pour les parcelles situées en PS. Ces travaux feront l'objet d'une publication de référence pour la suite de nos recherches.

(iii) L'analyse préliminaire du réseau de parcelles NC-PIPPN a montré que le protocole utilisé dans ce réseau (approche taxonomique et faible taille des parcelles entre autres) ne nous permettait pas de rendre compte précisément des états dynamiques des FDH. Un stage de Master 1 réalisé au sein de l'équipe en 2012 a néanmoins montré l'intérêt d'inféoder à ces parcelles, des marqueurs de la dynamique au travers de groupes floristiques pour évaluer l'état dynamique global des peuplements. Cette étudiante poursuivra son travail en Master 2 (Janvier – Juillet 2013) dans le but de caractériser et d'étudier les cycles sylvigénétiques des FDH de moyenne altitude sur sols non-UM. Le principal objectif de ce stage est d'identifier les états de la dynamique qui composent ces forêts en identifiant des marqueurs structuraux et floristiques (groupes fonctionnels d'espèces) sur des parcelles de plus grande ampleur.



Panorama d'un sous-bois de forêt mono-dominante à *C. makeanea* (Parc des Grandes Fougères)

II Focus

Méthode d'analyse des populations à caractère mono-dominant: Evolutions des peuplements à *Codia makeanea* au Parc des Grandes Fougères

Introduction

LA MONO-DOMINANCE semble être un caractère partagé par différentes espèces en NC (e.g. *Nothofagus spp.*, *Acacia spirorbis*, *Arillastrum gummiferum*, *Carpolepis laurifolia*, *Albizia moluccana*, *Aghatis spp.*) et notamment par certaines espèces du genre *Codia*. Les individus appartenant à ces espèces forment des populations denses et ne se retrouvent que très rarement isolés. Sur les versant de l'Aoupinié, les populations à *C. albicans* forment des 'bourrelets cicatriciels' aux niveaux des zones de transition entre la savane et la FDH et sur les zones de crêtes. Ces populations semblent être une alternative aux populations pionnières mixtes trouvées dans les mêmes conditions (Ibanez *et al.* submitted-b). D'autres observations de terrain ont montré que d'autres *Codia* (*C. mackeanea* au PGF et *C. incrassata* autour du Panié) semblent montrer ces mêmes caractères (pionnier et agrégatif).

Les *Cunoniaceae* auxquelles appartient le genre *Codia* sont reconnues pour être des espèces à caractère pionnier (e.g. Gutiérrez *et al.* 2008; Lusk 1999), cependant à notre connaissance seules les espèces du genre *Codia* forment des populations à caractère mono-dominant. L'objectif de ce travail est d'une part de décrire ces peuplements et de comprendre leurs origines et leurs évolutions (la présence de ces peuplements est-elle liée à des perturbations, à des situations stationnelles, au hasard ? ces peuplements évoluent-ils rapidement vers des faciès plus forestier ou cette évolution nécessite-t-elle une nouvelle perturbation ?), et d'autre part de comprendre les mécanismes écologiques qui conduisent à cette mono-dominance (voir cadre conceptuel, Fig. 1). Ce focus est avant tout d'ordre méthodologique. Il a pour objectif de présenter la démarche mise en place dans le cadre de ce post doctorat au travers d'une étude de cas des populations de *C. mackeanea* au Parc des Grandes Fougères.

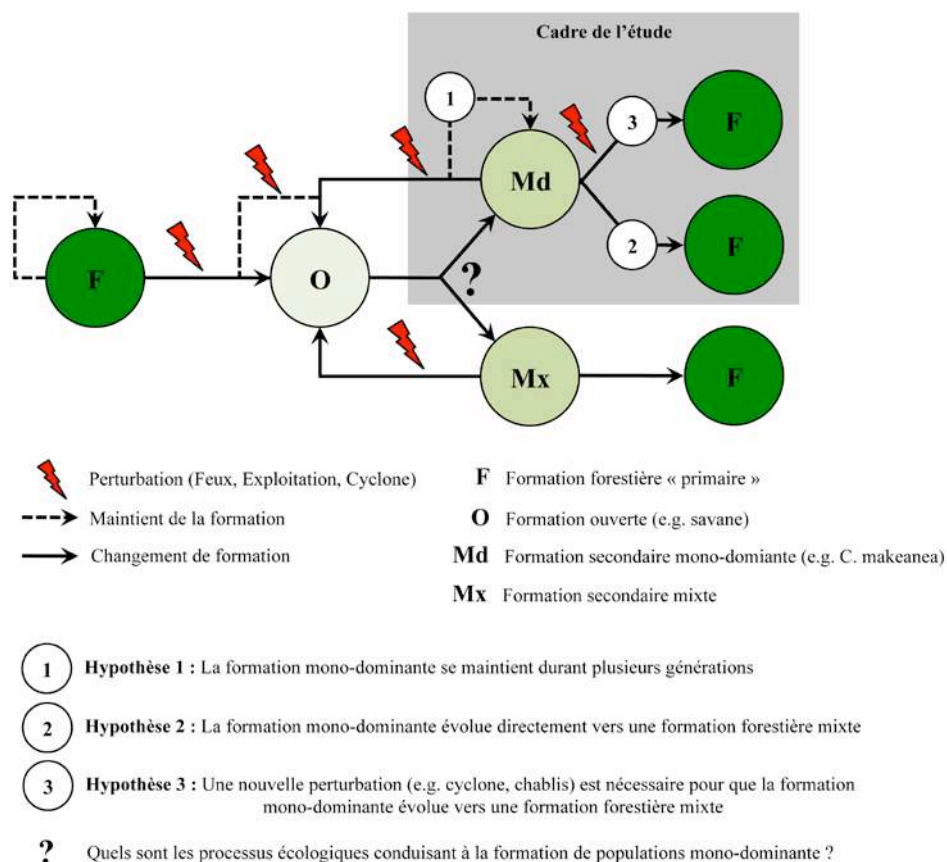


Fig. 1 Cadre conceptuel de l'étude (lire de gauche à droite). Différents chemins pouvant mener au retour d'un état forestier « primaire » suite à une perturbation.

Méthodes

Site d'étude

L'étude de cas des populations de *C. makeanea* s'est déroulée au Parc des Grandes Fougères (PGF), réserve localisée au-dessus de la commune de Farino. Cette réserve est principalement constituée de FDH sur sols volcano-sédimentaires. Des traces de perturbations, savanes maintenues par les incendies ou encore grumes, souches et chemins de débardage témoignent d'une exploitation forestière récente.

Différents peuplements de *C. makeanea* ont été repérés le long de la piste montant au « Pic Vincent » : plusieurs 'bourrelets cicatriciels' successifs entre savanes et forêts de talwegs et un peuplement plus important, inclus dans une matrice forestière qui fait l'objet de cette étude. Une zone d'étude de 300 x 400 m (située entre env. 400 et 500 m d'altitude) comprenant à la fois le peuplement de *C. makeanea* mais aussi des formations mixtes secondaires et « primaires » a été établie autour de ce peuplement (Fig. 2).

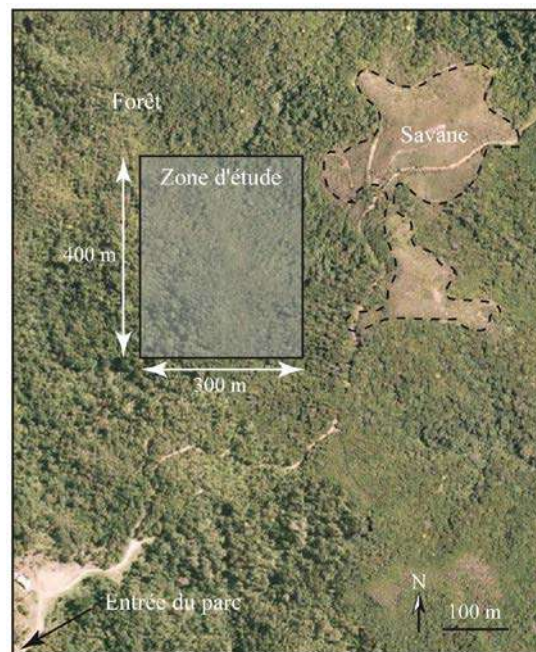


Fig. 2 Localisation de la zone d'étude

Échantillonnage

La caractérisation des formations végétales et l'étude de leurs dynamiques sont souvent biaisés par une sélection subjective des zones à inventorier motivée par une vision idéaliste du modèle étudié. La mise en place d'un échantillonnage aléatoire permet de se libérer de ce biais et d'extraire un modèle statistique indépendant d'un état prédéfini.

Pour sélectionner les points à échantillonner, le contour approximatif de la population de *C. mackeania* a été relevé sur le terrain grâce à la fonction 'track' du GPS puis affinée par photo-interprétation sur *Google earth* (Fig. 3A). Ce contour a ensuite été importé dans un système d'information géographique (SIG, ArcGis) pour préparer un échantillonnage aléatoire stratifié. La réalisation de cet échantillonnage peut être découpé en trois étapes, (i) création (sous SIG) d'une grille régulière d'une dimension totale de 300 m x 400 m subdivisée selon une maille de 20 m englobant la population de *C. mackeania* (Fig. 3B), (ii) exportation de la grille, (iii) élimination d'un point sur deux, puis sélection aléatoire de 8 points à l'extérieur du peuplement de *C. mackeania* et de 47 points à l'intérieur du peuplement via un logiciel de traitement statistique (R). Finalement 37 points ont fait l'objet d'un relevé floristique (Fig. 3C).

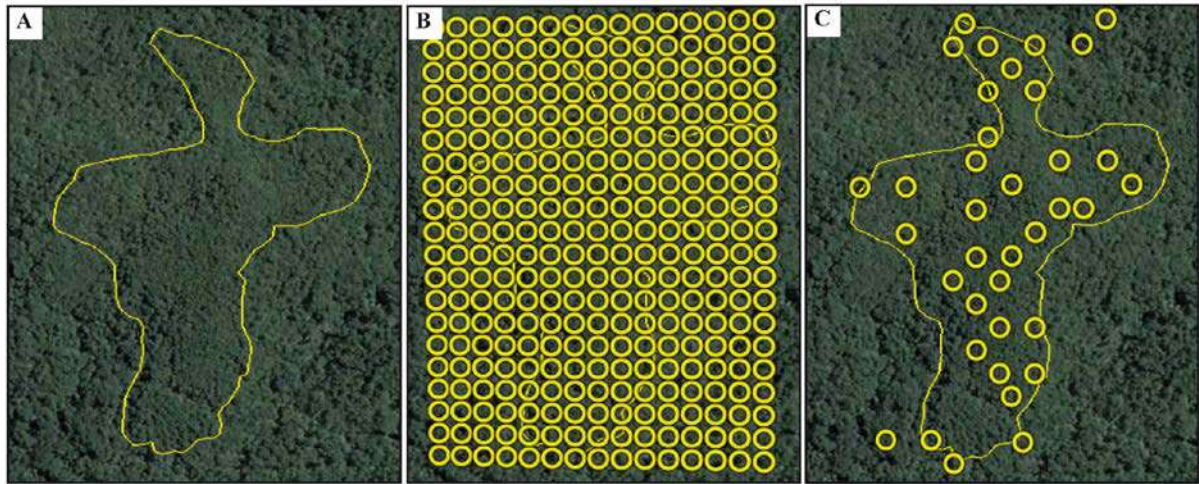


Fig. 2 Échantillonnage aléatoire stratifié d'un peuplement à *C. makeanea* au Parc des Grandes Fougères, (A) contour du peuplement, (B) grille régulière englobant le peuplement et (C) points échantillonnés après sélection aléatoire dans la grille régulière (la zone représentée fait 300 m x 400 m).

Relevés floristiques et structuraux

Dans un rayon de 10 m autour de chaque point d'échantillonnage retenu (soit env. 314 m²), tous les individus présentant un DBH \geq 10 cm ont été inventoriés et mesurés ainsi que ceux d'un DBH \geq 2 cm dans un rayon de 2 m (soit env. 12 m²). Dans ce même rayon de 2 m, le recouvrement globale (en % par rapport à la surface totale) de la litière, des herbacées et des fougères a été estimé et le nombre de plantules et de jeunes plants a été compté (en séparant plantules de *C. makeanea* et autres) Enfin la hauteur de la canopée a été évaluée en mesurant la hauteur de deux arbres représentatifs de la hauteur moyenne.

Analyses

Différentes statistiques peuvent rendre compte de la dominance d'une espèce dans un peuplement. Une espèce peut être dominante en termes de densité de tige (densité relative), ou bien de recouvrement au sol (dominance relative). Ces deux statistiques peuvent être moyennées pour donner une valeur globale de la dominance de l'espèce (valeur d'importance),

$$\text{Densité relative (Dens-R)} = \text{Nb. de tiges appartenant à } C. \text{ makeanea} / \text{Nb. total de tiges}$$

$$\text{Dominance relative (Dom-R)} = \text{Aire basale de } C. \text{ makeanea} / \text{Aire basale totale}$$

$$\text{Valeur d'importance (IV)} = (\text{Dens-R} + \text{Dom-R}) / 2$$

Un score de 0 indique que l'espèce est absente tandis qu'un score de 1 indique que tous les individus sont de la même espèce. Une espèce est dite mono-dominante lorsque elle représente au moins 50 % des individus constituant la canopée (i.e. Dens-R \geq 0.5, Connell and Lowman 1989).

L'un des caractères les plus importants de la mono-dominance en termes de dynamique forestière est son degré de persistance. Connell and Lowman (1989) identifient ainsi deux types de mono-dominance, (i) dominance de Type I où la mono-dominance persiste sur plusieurs générations, bloquant ainsi la mise en place d'une forêt mixte, et (ii) dominance de Type II où la dominance est état transitoire sur une seule génération, laissant place rapidement à une forêt mixte.

L'observation dans le temps de l'évolution réelle d'une ou de plusieurs populations sur plusieurs décennies (approche diachronique) est difficile. Ainsi, celle-ci s'étudie au travers de la variabilité spatiale des populations (approche synchronique), dans laquelle sont différenciés les phases de la dynamique à partir de différents marqueurs.

La composition spécifique et notamment la présence ou l'absence de certaines espèces est un premier indicateur de ces états dynamiques. Par exemple, la présence de Niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*), espèce ne pouvant pousser qu'en milieu ouvert (car intolérante à l'ombrage, ref), dépérissant avec la fermeture du milieu (Ibanez 2012), est un bon indicateur de la fermeture récente d'un milieu ouvert (e.g. savane). A l'inverse, la

présence d'espèces forestière (e.g. *Dysoxylum*, *Cryptocarya*) peut tolérante à l'excès de lumière indique que le milieu est resté fermé depuis longtemps.

La distribution des classes de diamètres, mesurés à hauteur de poitrine (DBH) est un second marqueur. Elle renseigne sur la transition générationnelle au sein d'un peuplement ou d'une population. La lecture de ces distributions repositionne les différentes phases de la dynamique sur un axe temporel et permet de proposer un modèle probable de la dynamique observée (*i.e.* succession). Si beaucoup d'individus sont repartis dans les petites classes de DBH suivis d'une décroissance exponentielle (distribution en « L »), cela signifie que cette population se renouvelle. Dans les conditions actuelles de l'environnement, elle va certainement perdurer. Au contraire, si les petites classes de DBH sont déficitaires, cela témoigne d'une population qui ne se renouvelle plus et qui s'inscrit dans une phase transitoire.

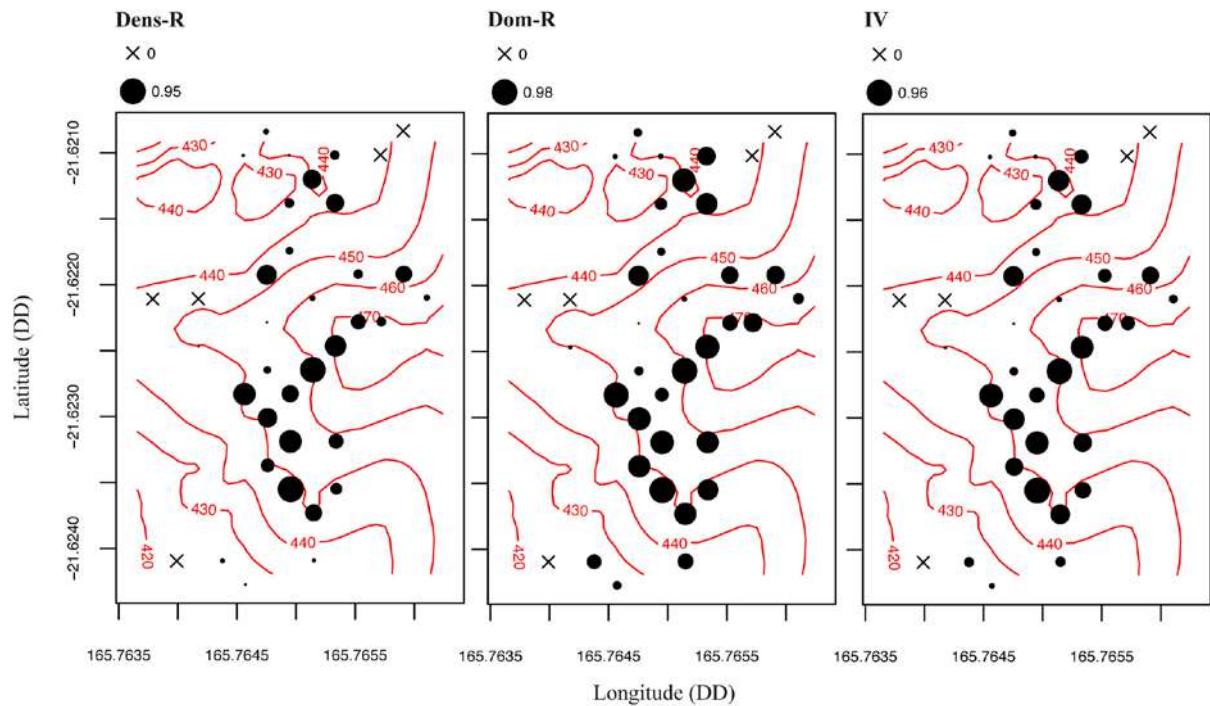


Fig. 3 Répartition spatiale de la dominance de *C. makeanea* (Dens-R = densité relative, Dom-R = dominance relative, IV = valeur d'importance). Les points sont proportionnels à la dominance de *C. makeanea* (valeurs maximales présentées au-dessus des graphiques), une croix indique une absence de *C. makeanea*, les lignes rouges représentent les lignes de niveaux (écart entre deux lignes = 10 m).

Résultats préliminaires

Mono-dominance de *C. makeanea*

Sur les 37 points d'échantillonnage 1738 individus appartenant à env. 117 espèces ont été inventoriés (voir Annexe). *C. makeanea* (*CM* par la suite) présent dans 32 de ces points d'échantillonnages représente plus de 35 % (623 individus) de cet inventaire. Sa densité relative (Dens- R_{CM}) lorsqu'il est présent autour d'un point d'échantillonnage (Fig. 3), varie entre 0.01 et 0.95 (en moyenne 0.40 +/- 0.27), sa dominance relative (Dom- R_{CM}) varie entre 0.03 et 0.98 (en moyenne 0.56 +/- 0.28) et sa valeur d'importance (IV $_{CM}$) varie entre 0.03 et 0.98 (en moyenne 0.56 +/- 0.28). Selon la définition de la mono-dominance (Dens- $R_{CM} \geq 0.50$) de Connell and Lowman (1989), *CM* est mono-dominant sur 37.5 % des points d'échantillonnage où il est présent.

La Dens- R_{CM} est corrélée au DBH $_{CM}$ moyen. Plus ce DBH $_{CM}$ est faible plus la Dens- R_{CM} est importante (test de corrélation de Pearson, coef. cor. = - 0.52, p.value < 0.01). *CM* peut atteindre des DBH important (env. 70 cm), cependant les trois quarts des individus inventoriés avaient un DBH inférieur à environ 30 cm. Ainsi, la mono-dominance de *CM* est liée à un grand nombre de tiges dans les petites classes de DBH (DBH \leq 20 cm, Fig. 3). Le nombre d'individus appartenant à ces classes de DBH chute drastiquement lorsque l'on passe de zones où *CM* est largement mono-dominant (Dens- $R_{CM} \geq 0.75$), à des zones où cette mono-dominance est plus faible ($0.50 \leq$ Dens- $R_{CM} < 0.75$) et encore davantage lorsque l'on passe à des zones où *CM* n'est plus mono-dominant (Dens- $R_{CM} < 0.50$, Fig. 3). En revanche, on retrouve dans ces dernières zones des individus à fort DBH (> 50 cm) que l'on ne retrouve pas dans les zones où *CM* est mono-dominant.

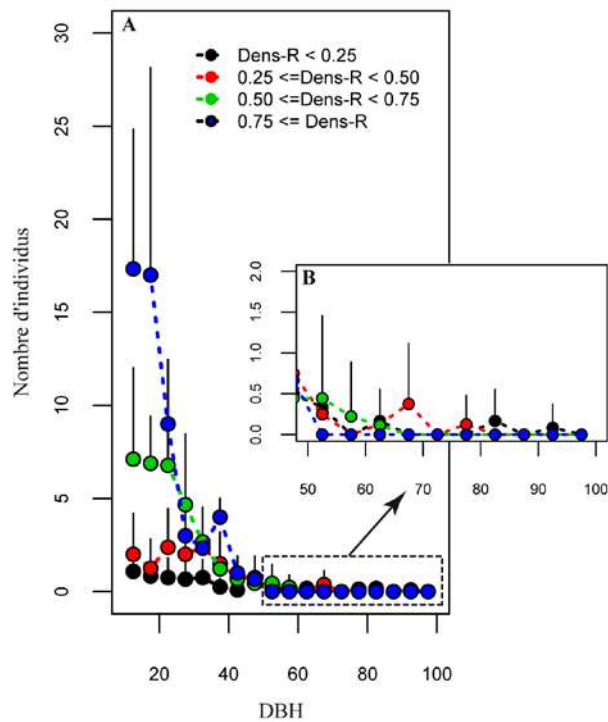


Fig. 4 (A) Distribution de *C. makeanea* dans différentes classes de diamètres ([10 -15[, [15 -20[,..., [95 -100[) pour différentes densités relatives ($Dens-R_{CM}$), (B) zoom sur la queue de distribution. Les effectifs pour les classes de densités relatives croissantes les effectifs sont de 68, 111, 281 et 163 individus pour 12, 8, 9 et 3 points d'échantillonnages, respectivement (les barres représentent + un écart-type).

Succession

Parmi les 128 espèces inventoriées, seules 12 espèces autre que *CM* (ordonnées par effectif décroissant: *Calophyllum caledonicum*, *Diksonia thyrsopteroides*, *Cupaniopsis petiolulata*, *Melaleuca quinquenervia*, *Burretiokentia vieillardii*, *Garcinia virgata*, *Weinmannia serrata*, *Plerandra gabriellae*, *Cryptocarya pseudoaristata*, *Myodocarpus pinnatus*, *Fagraea berteriana*, *Guioa glauca*), sont présentes sur au moins 10 points d'échantillonnages. La distribution spatiale des 9 espèces les plus représentées (Fig. 5), montre que certaines semblent avoir des répartitions agrégatives (e.g. *Calophyllum caledonicum*, *Melaleuca quinquenervia*, *Weinmannia serrata*, *Burretiokentia vieillardii*), alors que d'autres semblent avoir des répartitions plus diffuses (e.g. *Cupaniopsis petiolulata*, *Garcinia virgata*, *Plerandra gabriellae*).

Parmi ces 9 dernières espèces *Calophyllum caledonicum*, *Cupaniopsis petiolulata* et *Weinmannia serrata* ont une distribution significativement corrélée à celle de *CM* (Fig. 6). Leurs $Dens-R$, $Dom-R$ et IV augmentent linéairement lorsque ces mêmes valeurs diminuent pour *CM*. Au-delà de ces corrélations, il faut noter une forte décroissance de ces valeurs pour *CM* en comparaison avec la faible croissance de celles-ci pour *Calophyllum caledonicum*, *Cupaniopsis petiolulata* et *Weinmannia serrata*. D'autre part, l'effet « dent de scie » observé autour de ces croissances pourrait s'expliquer par le caractère agrégatif de ces espèces.

Discussion

Ces résultats bien que préliminaires nous permettent d'affiner nos hypothèses. Les populations de *C. makeanea* constitueraient une mono-dominance de Type II (Connell and Lowman 1989), marquant une phase transitoire d'une seule génération conduisant à la reconstitution de formations mixtes sans qu'une nouvelle perturbation soit nécessaire.

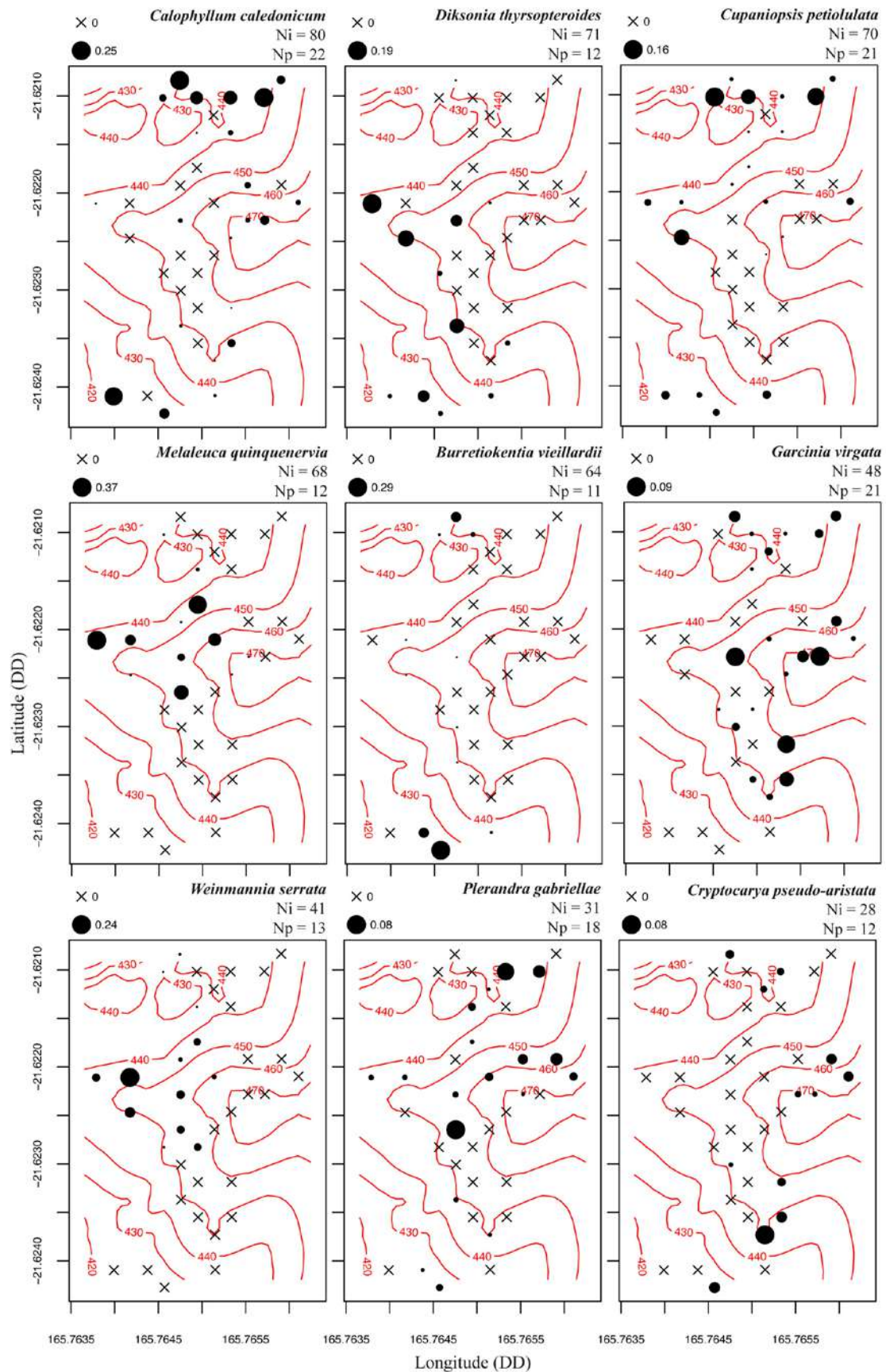


Fig. 5 : Répartitions spatiales des neuf espèces les plus représentées en termes d'individus (après *C. makeanea*). Les diamètres des points sont proportionnels à l'importance relative de l'espèce (IV). L'IV maximale de chaque espèce est indiquée au-dessus de chaque carte (Ni = nombre total d'individu appartenant à l'espèce considérée, Np = nombre de points d'échantillonnages où l'espèce a été inventoriée).

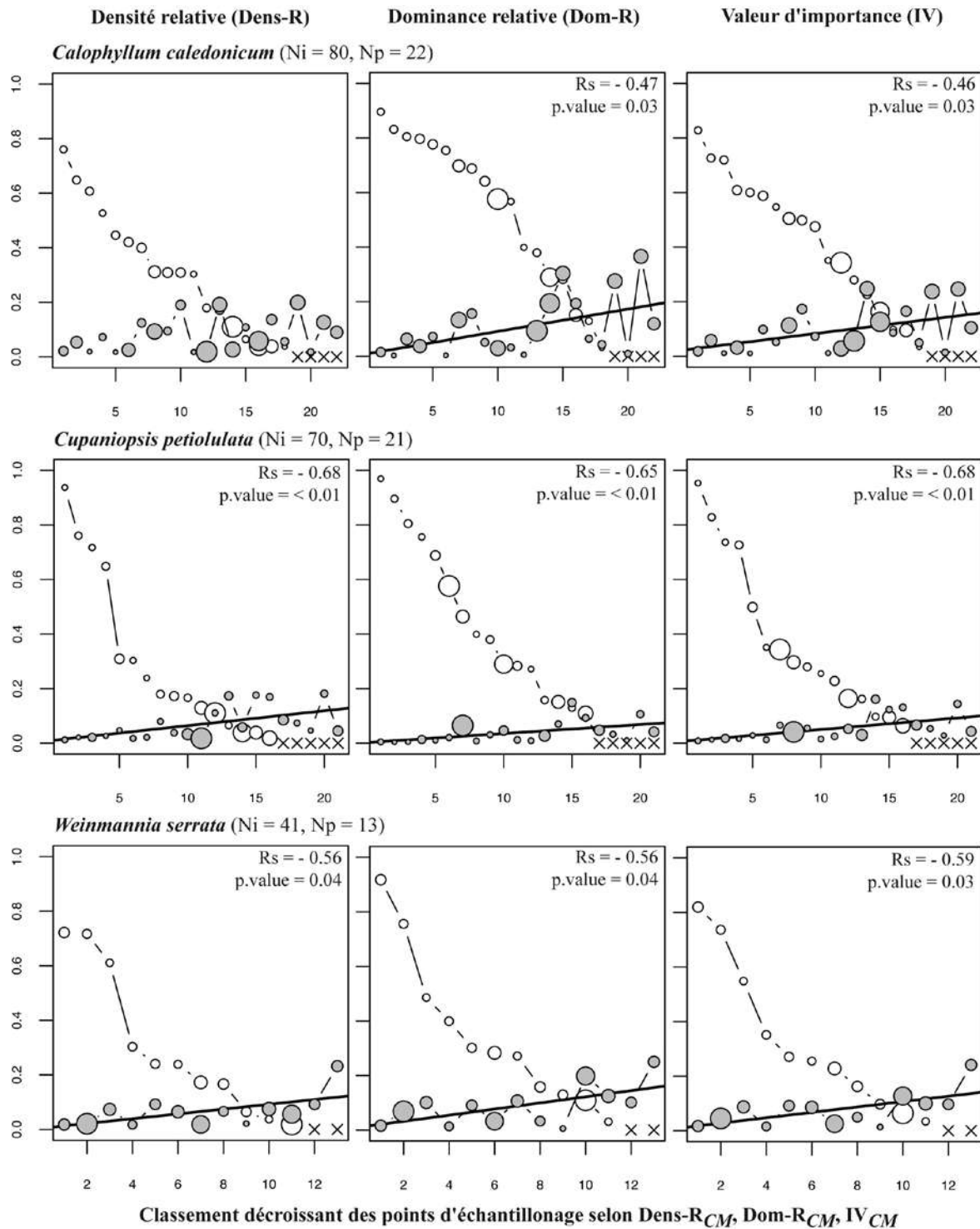


Fig. 6 Evolution de la dominance relative (R-Dom), de la densité relative (R-Dens) et de la valeur d'importance (IV) de trois espèces (points gris) en fonction de celles de *C. makeanea* (points blanc). Les points sont classés en ordonnées selon des valeurs croissantes de R-Dom, R-Dens et IV de *C. makeanea*. Le diamètre des points est proportionnel au diamètre moyen de l'espèce concernée dans chaque point d'échantillonnage. Les droites représentent des relations linéaires significatives (au seuil de 5 %) entre les valeurs de R-Dom, R-Dens et IV de l'espèce concernée et de *C. makeanea*. Les test de Spearman (corrélations sur les rangs) ont été effectués pour chaque paire de valeurs, les coefficients de corrélation de Spearman (Rs) et leurs p.value sont indiqués quand la p.value < 0.05.

Cette hypothèse est soutenue d'une part, par le non renouvellement de la population de *CM* (déficits observés dans les faibles classes de DBH et la pauvreté du nombre de plantules en sous-bois), et d'autre part, par l'enrichissement progressif en autres espèces (e.g. *Calophyllum caledonicum*, *Cupaniopsis petiolulata* et *Weinmannia serrata*).

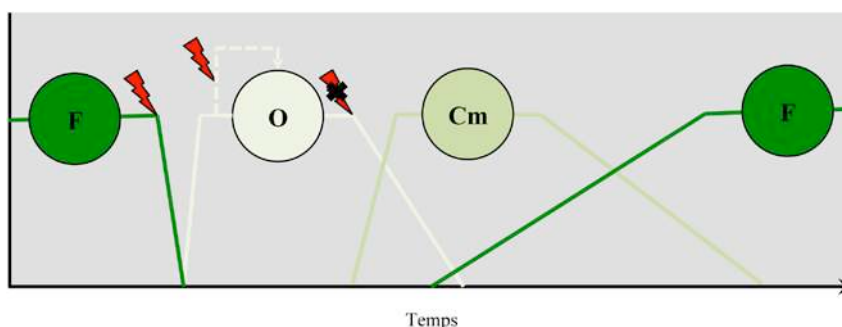


Fig. 6 Modèle de succession le plus vraisemblable à la fin de cette étude préliminaire (les couleurs et les cercles représentent les différents états dynamiques présenté Fig. 1, les pentes traduisent la vitesse des changements d'états). A la suite d'une perturbation la forêt (F) laisse place à une formation ouverte (O, e.g. savane) maintenue par des perturbation répétées (e.g. incendies). Lorsque la fréquence des perturbations devient assez faible le milieu ouvert est colonisé massivement par *C. makeanea* formant des populations mono-dominantes (Cm). Cette mono-dominance s'estompe rapidement laissant place à une recolonisation plus lente d'espèces forestières.

Différentes hypothèses ont été avancées pour expliquer les cas de mono-dominance observés sous les tropiques (e.g. Connell and Lowman 1989; Peh *et al.* 2011; Torti *et al.* 2001). Bien que la mono-dominance de *CM* soit certainement liée à une combinaison de différents facteurs écologiques, ces premiers résultats montrent qu'elle est certainement liée à une colonisation massive et rapide d'un milieu ouvert. En effet ces résultats soulignent l'importance des tiges de faible DBH dans la mono-dominance de *CM* et en parallèle, la présence de *Melaleuca quinquenervia* indique une fermeture récente du milieu. Nous émettons l'hypothèse que la dominance de *CM* décroît ensuite rapidement par une mortalité des tiges de faibles DBH, laissant place à une population constituée de quelques tiges de diamètres plus importants. La recolonisation par des espèces plus forestière semble toutefois plus lente (Fig. 6).

Perspectives

Ces travaux préliminaires nous permettent d'émettre des hypothèses quant au modèle de succession le plus vraisemblable. Afin de renforcer la pertinence d'un modèle de succession, des efforts d'analyses et de collectes de données supplémentaires sont nécessaires. Néanmoins, la méthodologie mise en place dans cette étude se révèle suffisamment robuste pour déceler les différentes phases de la dynamique dans la structure spatiale des populations.

La composante spatiale est ici seulement appréhendée par des cartes. Elle nécessite des analyses plus fines afin de l'extraire de la réponse des différentes espèces à la dominance de *C. makeanea*. Le lien avec la topographie mérite aussi d'être analysé. En effet les *Codia* se retrouvent souvent sur les crêtes, plus exposées aux perturbations (cyclones, incendies), et la recolonisation semble se faire de manière marginale depuis les forêts de talwegs. Cette hypothèse de recolonisation marginale, pourrait être testée de deux manières, (i) par l'analyse de la répartition de la dominance de *CM* par rapport aux crêtes et aux talwegs, et (ii) par la mise en place et l'analyse de transects depuis la savanes jusque la forêt de talweg traversant des « *bourrelets cicatriciels* » à *CM*.

Nous émettons l'hypothèse que l'un des processus menant à la mono-dominance de *CM* repose sur colonisation massive du milieu. D'autres Cunoniaceae à caractère pionnier et présentes de manière importante sur la zone d'étude (e.g. *Weinmannia serrata*) ne constituent pas de telles formations mono-dominantes. Une étude comparative de traits (dispersion, croissance) pourrait permettre de déterminer quels sont ceux qui permettent à *CM* de former des populations mono-dominantes.

Enfin, dans la zone d'étude, des zones de recolonisation mixtes ont été relevées sans pour autant qu'il y ait de différences apparentes (topographie, sol) avec les zones voisines de recolonisation mono-dominantes à *CM*. Un tel constat a été aussi observé sur l'Aoupinié avec *C. albicans* (Ibanez 2012). Une approche par télédétection à plus large échelle pourrait nous permettre de comprendre quels sont les facteurs dirigeant la répartition de ces formations mono-dominantes (e.g. Degagne *et al.* 2009).

Remerciements

Nous remercions la Province Nord, la Province Sud et le WWF Nouvelle-Calédonie pour le cofinancement de ce post doctorat, l'équipe du Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées et particulièrement Céline Chambrey, Vanessa Hequet et Hervé Vandrot pour leurs aide lors des relevés de terrain et pour l'identification des différentes espèces. Nous sommes aussi très reconnaissant au personnel du Parc des Grandes Fougères pour son accueil et la mise à disposition de ses infrastructures.

Annexe : Liste des espèces inventoriées dans la zone d'étude

Famille	Espèces
<i>Anacardiaceae</i>	<i>Euroschinus vieillardii</i> Engl.
<i>Annonaceae</i>	<i>Xylopia vieillardii</i> Baill. <i>Meiogyne</i> Miq.
<i>Apocynaceae</i>	<i>Alstonia costata</i> (G.Forst.) R. Br.
<i>Aquifoliaceae</i>	<i>Ilex sebertii</i> Pancher & Sebert
<i>Araliaceae</i>	<i>Schefflera pancheri</i> Baill. <i>Schefflera candelabrum</i> Baill. <i>Polyscias bracteata</i> (R.Vig.) Lowry <i>Plerandra pancheri</i> (Baill.) Lowry, G.M. Plunkett & Frodin ined. <i>Plerandra gabriellae</i> (Baill.) Lowry, G.M. Plunkett & Frodin, ined.
<i>Araucariaceae</i>	<i>Agathis moorei</i> (Lindley) Masters
<i>Areceaceae</i>	<i>Chambeyronia</i> Vieillard <i>Burretiokentia vieillardii</i> (Brongn. & Gris) Pic. Serm.
<i>Calophyllaceae</i>	<i>Calophyllum caledonicum</i> Vieill. ex Planch. & Triana
<i>Celastraceae</i>	<i>Maytenus fournieri</i> (Pancher & Sebert) Loesn. <i>Dicarpellum</i> (Loes.) A.C.Smith
<i>Clusiaceae</i>	<i>Montrouziera cauliflora</i> Planch. & Triana <i>Garcinia virgata</i> Vieill. ex Guillaumin <i>Garcinia puat</i> (Montrouz.) Guillaumin <i>Garcinia neglecta</i> Vieill. <i>Garcinia balansae</i> Pierre
<i>Cunoniaceae</i>	<i>Weinmannia serrata</i> Brongn. & Gris <i>Pancheria ternata</i> Brongn. & Gris <i>Pancheria brunhesii</i> Pamp. <i>Geissois polyphylla</i> Lécarré ex Guillaumin <i>Cunonia austrocaledonica</i> Brongn. ex Guillaumin <i>Codia mackeeana</i> H.C.Hopkins & B.Fogliani <i>Acsmithia austrocaledonica</i> (Brongn. & Gris) Hoogland
<i>Cyatheaceae</i>	<i>Sphaeropteris novaecaledoniae</i> (Mett.) R.M.Tryon
<i>Dicksoniaceae</i>	<i>Dicksonia thyrsopteroides</i> Mett.
<i>Ebenaceae</i>	<i>Diospyros olen</i> Hiern <i>Diospyros fasciculosa</i> (F. Muell.) F. Muell.
<i>Elaeocarpaceae</i>	<i>Sloanea ramiflora</i> Tirel

- Elaeocarpus toninensis* Baker f.
Elaeocarpus angustifolius Blume
- Ericaceae* *Styphelia* cf. *cymbulae* (Labill.) Spreng.
- Euphorbiaceae* *Baloghia montana* (Müll. Arg.) Pax
- Fabaceae* *Archidendropsis streptocarpa* (E. Fourn.) I.C.Nielsen
- Gentianaceae* *Fagraea berteriana* A.Gray ex Benth.
- Hernandiaceae* *Hernandia cordigera* Vieill.
- Icacinaceae* *Apodytes clusiifolia* (Baill.) Villiers
- Lauraceae* *Cryptocarya velutinosa* Kosterm.
Cryptocarya R.Br.
Cryptocarya pseudo-aristata
Cryptocarya pluricostata Kosterm.
Cryptocarya elliptica Schltr.
- Loganiaceae* *Geniostoma erythrosperma* Baill.
- Meliaceae* *Dysoxylum* Blume
Dysoxylum rufescens Vieill. ex Pancher & Sebert
Dysoxylum roseum DC.
Dysoxylum macranthum DC.
Anthocarpa nitidula (Benth.) T. D. Penn. ex Mabb.
- Monimiaceae* *Hedycarya cupulata* Baill.
- Moraceae* *Ficus racemigera* Bureau
- Myodocarpaceae* *Myodocarpus pinnatus* Brongn. & Gris
Myodocarpus fraxinifolius Brongn. & Gris
Myodocarpus cf. *vieillardii* Brongn. & Gris / *simplicifolius* Brongn. & Gris
Delarbrea harmsii R. Vig.
- Myrtaceae* *Syzygium wagapense* Brongn. & Gris
Syzygium macranthum Brongn. & Gris
Syzygium cf. *frutescens* Brongn. & Gris
Syzygium balansae (Guillaumin) J. W. Dawson
Syzygium arboreum (Baker f.) J. W. Dawson
Piliocalyx wagapensis Brongn. & Gris
Piliocalyx Brongn. & Gris
Piliocalyx bullatus Brongn. & Gris
Melaleuca quinquenervia (Cav.) S.T. Blake
Carpolepis laurifolia (Brongn. & Gris) J. W. Dawson
- Oleaceae* *Chionanthus* L.
- Phyllanthaceae* *Glochidion billardierei* Baill.
- Picrodendraceae* *Austrobuxus* cf. *carunculatus* (Baill.) Airy Shaw
- Pittosporaceae* *Pittosporum Banks* ex Gaertn.
- Podocarpaceae* *Podocarpus sylvestris* J. Buchholz

- Primulaceae* *Tapeinosperma vieillardii* Hook. f.
Rapanea arborea M. Schmid
Myrsine discocarpa (M. Schmid) Ricketson & Pipoly
Myrsine citrifolia (Mez) Ricketson & Pipoly
Myrsine arborea (M. Schmid) Ricketson & Pipoly
- Proteaceae* *Vrotia leptophylla* (Guillaumin) L.A.S. Johnson & B.G. Briggs
Stenocarpus trinervis (Montr.) Guillaumin
Sleumerodendron austrocaledonicum (Brongn. & Gris) Viot
Kermadecia Brongn. & Gris
Kermadecia sinuata Brongn. & Gris
Kermadecia rotundifolia Brongn. & Gris
- Rhizophoraceae* *Crossostylis* J.R.Forst. & G.Forst.
Crossostylis multiflora Brongn. & Gris
Crossostylis grandiflora Pancher ex Brongn. & Gris
- Rubiaceae* *Gardenia oudiepe* Vieill.
Comptonella oreophila (Guillaumin) T. Hartley
- Santalaceae* *Amphorogyne spicata* Stauffer & Hürl.
- Sapindaceae* *Storthocalyx* Radlk.
Podonophelium Baill.
Harpullia austrocaledonica Baill.
Guioa villosa Radlk.
Guioa ovalis Radlk.
Guioa glauca (Labill.) Radlk.
Gongrodiscus Radlk.
Elattostachys apetala (Labill.) Radlk.
Cupaniopsis sylvatica Guillaumin
Cupaniopsis Radlk.
Cupaniopsis petiolulata Radlk.
Cupaniopsis myrmoctona Radlk.
Cupaniopsis macrocarpa Radlk.
- Sapotaceae* *Pycnandra glaberrima* Swenson & Munzinger
Pycnandra comptonii (S. Moore) Vink
Planchonella endlicheri (Montrouz.) Guillaumin
- Symplocaceae* *Symplocos montana* (Vieill.) Brongn. & Gris
Symplocos arborea (Vieill.) Brongn. & Gris
- Violaceae* *Agatea* A.Gray
- Winteraceae* *Zygogynum pomiferum* Baill.
-

Références

- Chatain A, Read J, Jaffre T (2009) Does leaf-level nutrient-use efficiency explain Nothofagus-dominance of some tropical rain forests in New Caledonia? *Plant Ecology* **201**(1), 51-66.
- Connell JH, Lowman MD (1989) Low-diversity tropical rain forests - Some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist* **134**(1), 88-119.
- Degagne RS, Henkel TW, Steinberg SJ, Fox Iii L (2009) Identifying Dicycme corymbosa Monodominant Forests in Guyana Using Satellite Imagery. *Biotropica* **41**(1), 7-15.
- Enright NJ, Ogden J, Rigg LS (1999) Dynamics of forests with Araucariaceae in the western Pacific. *Journal of Vegetation Science* **10**(6), 793-804.
- Enright NJ, Rigg L, Jaffre T (2001) Environmental controls on species composition along a (maquis) shrubland to forest gradient on ultramafics at Mont Do, New Caledonia. *South African Journal of Science* **97**(11-12), 573-580.
- Gutiérrez AG, Aravena JC, Carrasco-Farias NV, Chistie DA, Fuentes M, Armesto JJ (2008) Gap-phase dynamics and coexistence of a long-lived pioneer and shade-tolerant tree species in the canopy of an old-growth coastal temperate rain forest of Chiloe´ Island, Chile. *Journal of Biogeography* **35**, 1674-1687.
- Ibanez T (2012) Dynamique des forêts denses humides et des savanes en réponse aux incendies en Nouvelle-Calédonie. Rainforest and savanna dynamics in response to fires in New Caledonia. Université Aix-Marseille, Aix en Provence
- Ibanez T, Borgniet L, Mangeas M, Gaucherel C, Géraux H, Hély C (2012a) Rainforest and Savanna Landscape Dynamics in New Caledonia: Towards a Mosaic of Stable Rainforest and Savanna states? *Austral Ecology*, doi: 10.1111/j.1442-9993.2012.02369.x.
- Ibanez T, Curt T, Hély C (2012b) Low tolerance of New Caledonian secondary forest species to savanna fires. *Journal of Vegetation Science*, 10.1111/j.1654-1103.2012.01448.x.
- Ibanez T, Munzinger J, Gaucherel C, Curt T, Hély C (submitted-a) Inferring savanna-rainforest boundary dynamics from vegetation structure and composition: A case study in New Caledonia.
- Ibanez T, Munzinger J, Géraux H, Gaucherel C, Hély C (submitted-b) Mono-dominated and co-dominated early secondary succession patterns in New Caledonia. *Biotropica*.
- Jaffré T, Bouchet P, Veillon JM (1998) Threatened plants of New Caledonia: Is the system of protected areas adequate? *Biodiversity and Conservation* **7**(1), 109-135.
- Jaffré T, Veillon JM (1995) Structural and floristic characteristics of a rain forest on schist in New Caledonia : a comparaison with an ultramafic rain forest. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., B, Adansonia, 4è sér.* **17**, 201-226.
- Jaffré T, Veillon JM, Pascal M (1997a) The ecology of ultramafic and metalliferous areas. ORSTOM, Noumea.
- Jaffré T, Veillon JM, Rigault F, Dagostini G (1997b) Impact des feux de brousse sur la flore et les groupement végétaux de Nouvelle Calédonie. ORSTOM, Nouméa.
- Kier G, Kreft H, Lee TM, Jetz W, Ibsch PL, Nowicki C, Mutke J, Bearthlott W (2010) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *PNAS* **106**(23), 9322-9327.
- Lusk CH (1999) Long-lived light-demanding emergents in southern temperate forests: the case of *Weinmannia trichosperma* (Cunoniaceae) in Chile. *Plant Ecology* **140**, 111-115.
- McCoy S, Jaffré T, Rigault F, Ash JE (1999) Fire and succession in the ultramafic maquis of New Caledonia. *Journal of Biogeography* **26**(3), 579-594.

- Morat P, Jaffre T, Tronchet F, Munzinger J, Pillon Y, Veillon JM, Chalopin M (2012) The taxonomic reference base "Florical" and characteristics of the native vascular flora of New Caledonia. *Adansonia* **In press**.
- Myers N (1988) Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *Environmentalist* **8**(3), 187-208.
- Pascal M, Richer de Forges BR, Le Guyader H, Simberloff D (2008) Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. *Conservation Biology* **22**(2), 498-499.
- Peh KSH, Lewis SL, Lloyd J (2011) Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *Journal of Ecology* **99**(4), 891-898.
- Perry GLW, Enright NJ (2002a) Humans, fire and landscape pattern: understanding a maquis-forest complex, Mont Do, New Caledonia, using a spatial 'state-and-transition' model. *Journal of Biogeography* **29**(9), 1143-1158.
- Perry GLW, Enright NJ (2002b) Spatial modelling of landscape composition and pattern in a maquis-forest complex, Mont Do, New Caledonia. *Ecological Modelling* **152**(2-3), 279-302.
- Perry GLW, Enright NJ, Jaffre T (2001) Spatial modelling of landscape-scale vegetation dynamics, Mont Do, New Caledonia. *South African Journal of Science* **97**(11-12), 501-509.
- Read J, Hallam P, Cherrier JF (1995) The anomaly of monodominant tropical rain-forests - some preliminary-observations in the *Nothofagus*-dominated rain-forests of New-Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* **11**, 359-389.
- Read J, Jaffre T, Ferris JM, McCoy S, Hope GS (2006) Does soil determine the boundaries of monodominant rain forest with adjacent mixed rain forest and maquis on ultramafic soils in New Caledonia? *Journal of Biogeography* **33**(6), 1055-1065.
- Rigg LS, Enright NJ, Perry GLW, Miller BP (2002) The role of cloud combing and shading by isolated trees in the succession from maquis to rain forest in New Caledonia. *Biotropica* **34**(2), 199-210.
- Torti SD, Coley PD, Kursar TA (2001) Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *American Naturalist* **157**(2), 141-153.
- Veillon JM (1993) Protection of Floristic Diversity in New Caledonia. *Biodiversity Letters* **1**(3/4), 88-91.