

## NOTE BRÈVE

MODES DE COLONISATION DE LA SAVANE ARBORÉE  
PAR DES PLANTES DE FORÊT TROPICALE SÈCHE  
EN NOUVELLE-CALÉDONIEAurélie BOCQUET<sup>1,2</sup>, Céline CHAMBREY<sup>1</sup>, Géraldine DERROIRE<sup>1</sup> & Jacques TASSIN<sup>1,3</sup>

SUMMARY. — *Modalities of colonization of woody savannah by dry forest plants in New Caledonia.* — Dry forests are the most endangered tropical forests in the world. Fortunately, they sometimes show some ability to colonize abandoned lands. Such a colonization potential has been investigated in the south of New Caledonia (Pacific Ocean). We analyzed the composition of the vegetation from transects from dry forest to proximate woody savannah, where an extension of the forest had been observed from the analysis of old aerial pictures. Three transects were followed in each of the four studied sites. Among 52 observed species, six were observed in more than 50% of the plots belonging to colonized sites. Among these six species, four provided suckers: *Croton insularis*, *Elastostachys apetala*, *Emmenosperma pancherianum* and *Halfordia kendac*. Ornithochory and barochory represented the dominant modes of seed dispersal of the colonizing species. Consequently, we conclude that fire control and bird conservation are relevant components of the conservation strategy of dry forest in New Caledonia.

---

Les forêts tropicales sèches constituent la formation végétale la plus menacée au monde (Janzen, 1988). C'est en Nouvelle-Calédonie qu'elles apparaissent le plus en péril (Gillespie & Jaffré, 2003), avec une aire totale de 4 500 ha qui ne dépasse pas 1 % de leur superficie d'origine (Bouchet *et al.*, 1995). Cette formation reste menacée par les feux et les espèces envahissantes, et tout particulièrement le Cerf rusa (*Cervus timorensis*) (Gargominy *et al.*, 1996 ; De Garine-Wichatitsky *et al.*, 2005). On y dénombre 407 espèces de plantes phanérogames, dont 243 sont endémiques de la Nouvelle-Calédonie, et 60 ne se rencontrent qu'en forêt sèche (Gillespie & Jaffré, 2003).

Dans le monde, les forêts sèches sont souvent connectées avec les savanes (Pennington *et al.*, 2000). En Nouvelle-Calédonie, les savanes arborées à Niaouli (*Melaleuca quinquenervia*), qui dérivent pour la plupart de pâtures gérées de manière très extensive, jouxtent fréquemment les reliques de forêt sèche. Or l'examen diachronique de l'évolution de paysages incluant la forêt sèche montre que cette dernière peut s'étendre au détriment de la savane arborée à Niaouli, à la faveur d'une réduction significative de la fréquence des feux (Mahé, 2004).

---

<sup>1</sup> IAC, Montravel, BP 10001, 98800 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

<sup>2</sup> Université Paris 12, 61 avenue du Général de Gaulle, 94010 Créteil, France

<sup>3</sup> CIRAD, UPR 37, Campus International de Baillarguet, TA 10, 34398 Montpellier Cedex 5, France

La connaissance des modes de colonisation de la sorte mis en œuvre par des espèces de forêt sèche sans l'intervention directe de l'homme apparaît déterminante pour mettre au point des procédés de restauration écologique (Vieira & Scario, 2006). D'une part la multiplication végétative est signalée par d'autres auteurs comme mécanisme de reconquête d'espaces abandonnés (Janzen, 2002 ; Kennard *et al.*, 2002). D'autre part la prédominance de l'anémochorie dans la dispersion des semences est fréquemment relevée (Gentry, 1995). Qu'en est-il en Nouvelle-Calédonie, dans le cadre de la colonisation de la savane arborée à Niaouli par des espèces végétales de forêt sèche ?

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude conduite pour répondre à cette question a été réalisée aux environs de Nouméa, au sud de la Nouvelle-Calédonie. Une analyse diachronique reposant sur la photo-interprétation de couvertures aériennes datées de 1976 et 2003 a permis de sélectionner quatre sites de forêt sèche (Pointe Maa, Monts Ndoué, Tina, Ouen Toro) pour lesquels une extension spatiale de la forêt s'est manifestée entre ces deux dates (Mahé, 2004).

Sur chacun de ces sites, quatre transects parallèles, distants de 25 m, ont été positionnés de manière orthogonale à la lisière entre la forêt sèche considérée et la savane arborée à Niaouli. Chaque transect recouvrait trois placettes circulaires de 4 m de rayon (soit environ 50 m<sup>2</sup>) dont les deux plus extrêmes étaient situées à 30 m de la lisière, l'une en savane arborée, l'autre en forêt sèche. La placette centrale était positionnée de manière tangente à la lisière, côté forêt sèche, et correspondait de ce fait au front de colonisation de la forêt sur la savane. Dans chaque placette, chaque espèce a été identifiée, et le taux de recouvrement ainsi que la capacité ou non de cette espèce à drageonner ont été notés.

Parallèlement les modes de dispersion des semences rattachés à chaque espèce observée ont été identifiés. Ce même travail a été étendu à un ensemble de 292 espèces ligneuses indigènes présentes en forêt sèche. Il s'est alors basé sur l'examen direct de fruits selon les critères proposés par Van der Pijl (1982). Les fruits ont été collectés à la faveur d'un suivi phénologique réalisé par ailleurs sur 4 sites de forêt sèche répartis sur l'ensemble de l'île (Chambrey *et al.*, 2005). Quatre catégories de dispersion ont été retenues : autochorie, barochorie, anémochorie et zoochorie.

## RÉSULTATS

Sur l'ensemble des placettes, 52 espèces végétales indigènes ont été dénombrées (Tab. I). Parmi celles-ci, 43 (82,7 %) étaient présentes sur le front de colonisation et apparaissaient donc comme colonisatrices des savanes. En outre, 31 (72,1 %) étaient également observées au sein de la savane. Six d'entre elles (11,5 %), toutes présentes dans au moins 50 % des placettes en lisière, présentaient la capacité de drageonner : *Croton insularis*, *Diospyros fasciculosa*, *Elattostachys apetala*, *Emmenosperma pancherianum*, *Halfordia kendac* et *Premna serratifolia*. Parmi celles-ci, quatre espèces arbustives étaient présentes dans toutes les placettes situées en lisière : *C. insularis*, *E. apetala*, *E. pancherianum* et *H. kendac*. En outre, *C. insularis* et *E. apetala* se sont révélés les plus dynamiques puisque sur les sites dits de Pointe Maa et des Monts Ndoué, leur taux de recouvrement moyen atteignait respectivement 43,7 % et 37,5 % en zone de lisière. À l'inverse, neuf espèces (17,3 %) sont demeurées absentes du front de colonisation et sont apparues dès lors inféodées au milieu intérieur de la forêt sèche : *Codiaeum peltatum*, *Cupaniopsis globosa*, *Delarbraea paradoxa*, *Drypetes deplanchei*, *Homalium deplanchei*, *Olea paniculata*, *Ormocarpum orientale*, *Phyllanthus tennetus* et *Pleurostyliya opposita*. Enfin 11 espèces présentes dans le front de colonisation sont restées absentes du milieu intérieur des forêts étudiées.

Parmi les 41 espèces observées en lisière, 26 (63,4 %) sont ornithochores, 16 (39,0 %) sont barochores, 6 (14,6 %) sont anémochores, et 2 (4,9 %) sont autochores. Ces chiffres sont sensiblement différents de ce qui est observé au sein des 273 espèces de forêt sèche plus largement étudiées, dont les valeurs sont respectivement les suivantes : 47,5 %, 25,0 %, 18,7 % et 8,7 %. L'ornithochorie et la barochorie apparaissent donc plus utilisées parmi les espèces présentes au sein du front de colonisation que pour l'ensemble de la flore indigène de la forêt sèche (Fig. I).

TABLEAU I

Caractérisation des espèces rencontrées dans l'étude : milieux concernés (nombre de sites où l'espèce a été observée, pour un maximum de 4) et traits de vie liés à la multiplication végétative et au mode de dispersion des semences. F-S : forêt sèche (milieu intérieur) ; LIS : lisière ; SAV : savane à Niaouli ; DRA : aptitude à drageonner ; ANE : anémochorie ; ORNI : ornithochorie ; BAR : barochorie ; AUT : autochorie.

Nom botanique	Milieu				Traits de vie				
	F-S	LIS	SAV	DRA	ANE	ORNI	BAR	AUT	
<i>Achronychia laevis</i>	3	4	2			x	x		
<i>Acacia spirorbis</i>	4	4	3		x			x	
<i>Alectryon carinatum</i>	2	1	2				x		
<i>Alphitonia neocaledonica</i>	2	3	2				x		
<i>Alyxia tisserantii</i>	3	4	0			x			
<i>Arytera arcuata</i>	4	4	2				x		
<i>Arytera</i> sp.	4	2	1				x		
<i>Celastrus paniculatus</i>	0	1	0				x		
<i>Codiaeum peltatum</i>	1	0	0		x		x	x	
<i>Croton insularis</i>	4	4	2	x			x		
<i>Cupaniopsis globosa</i>	1	0	1				x		
<i>Cupaniopsis glomeriflora</i>	3	1	1				x		
<i>Cupaniopsis trigonocarpa</i>	2	1	0				x		
<i>Delarbrea paradoxa</i>	3	0	0			x			
<i>Delarbrea</i> sp.	0	2	2				x		
<i>Dianella adenanthera</i>	0	3	0		x				
<i>Diospyros fasciculosus</i>	3	2	1	x		x			
<i>Dodonaea viscosa</i>	3	2	3		x				
<i>Drypetes deplanchei</i>	3	0	0			x			
<i>Dysoxylum bijugum</i>	4	2	1			x			
<i>Elattostachys apetala</i>	4	4	0	x		x	x		
<i>Emmenosperma pancherianum</i>	1	4	0	x		x	x		
<i>Ficus obliqua</i>	0	1	0			x			
<i>Fontainea pancheri</i>	0	2	1			x			
<i>Gardenia urvillei</i>	3	1	1			x			
<i>Glochidion billardieri</i>	4	4	1			x			
<i>Halfordia kendac</i>	4	4	0	x		x			
<i>Homalium deplanchei</i>	1	0	0		x				
<i>Jasminum didymum</i>	3	1	2	x		x			
<i>Jasminum simplicifolium</i>	4	1	2			x			
<i>Malaisia scandens</i>	4	3	1	x		x	x		
<i>Melaleuca quinquenervia</i>	0	4	3	x		x			
<i>Olea paniculata</i>	1	0	0		x				
<i>Ormocarpum orientale</i>	1	0	1				x		
<i>Panicum decompositum</i>	4	4	3		x				
<i>Phyllanthus deplanchei</i>	0	1	1			x		x	
<i>Phyllanthus tennetus</i>	0	0	3			x			
<i>Pittosporum brevispinum</i>	3	2	2			x			
<i>Planchonella cinerea</i>	1	2	0				x		
<i>Pleurostyliya opposita</i>	3	0	1				x		
<i>Premna serratifolia</i>	3	2	0	x		x			
<i>Psydrax odorata</i>	3	2	1			x			
<i>Pseuderanthemum repandum</i>	3	1	0				x		
<i>Rapanea novocaledonica</i>	0	2	0			x			
<i>Rhamnella vitiensis</i>	1	3	1			x	x		
<i>Santalum austrocaledonicum</i>	1	2	0			x			
<i>Scleria</i> sp.	0	2	1		x				
<i>Secamone elliptica</i>	2	3	1		x				
<i>Syzygium pendulinum</i>	3	1	0			x			
<i>Ventilago pseudocalyculata</i>	1	2	0			x			
<i>Ventilago</i> sp.	0	2	2			x			
<i>Wikstroemia indica</i>	2	3	0	x		x			

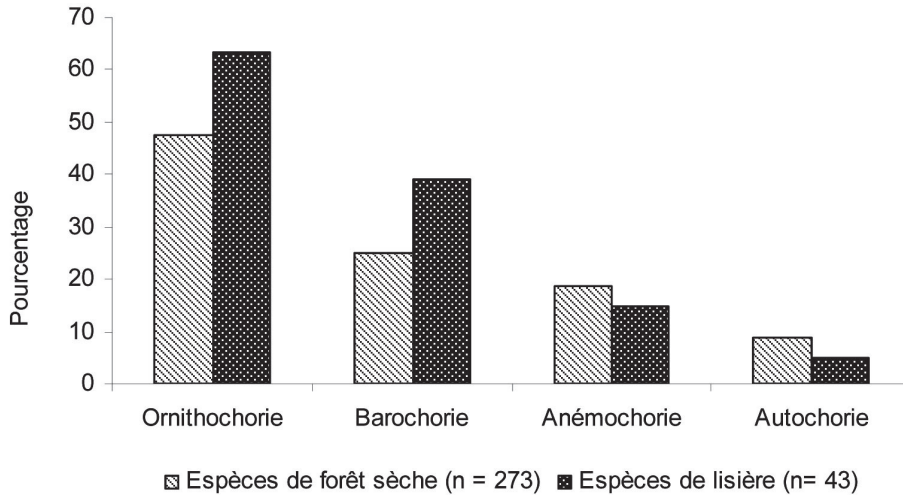


Figure 1. — Distribution des modes de dispersion au sein des espèces de forêt sèche (273 espèces étudiées) et des espèces relevées en lisière dans le cadre de l'étude (43 espèces observées). Les espèces présentes sur le front de colonisation sont davantage ornithochores ou barochores que ne le sont l'ensemble des 273 espèces de forêt sèche étudiées.

## DISCUSSION

L'étude confirme la capacité de la forêt tropicale sèche à coloniser une savane. Ce point est conforme aux résultats de travaux semblables réalisés dans d'autres pays : Costa Rica (Guariguata *et al.*, 1997), Porto Rico (Aide *et al.*, 1995, 2000 ; Colón & Lugo, 2006) ou Colombie (Ruiz *et al.*, 2005). Dans notre cas d'étude, la forêt a progressé localement sur des bandes atteignant 20 m de largeur en moins de 27 ans, ce qui témoigne d'un processus rapide, mais moins rapide cependant que ce qui a été rapporté par exemple au Costa Rica en l'absence totale de feux (Janzen, 2002). Néanmoins, dans notre cas d'étude, nous ne pouvons certifier l'absence de feux au cours de la colonisation de la forêt sèche lors de la période 1976-2003.

La composition floristique du front de colonisation diffère très peu de celle du milieu intérieur, mais quelques espèces arbustives dominent, notamment *Croton insularis*, *Elattostachys apetala*, *Emmenosperma pancherianum* et *Halfordia kendac*. Il s'agit d'espèces disposant de caractéristiques leur permettant de s'installer et de croître rapidement malgré la compétition des espèces herbacées présentes dans la savane colonisée (Aide *et al.*, 1995). En outre, *C. insularis* n'est jamais consommé par le Cerf rusa et bénéficie de ce fait d'une forme de sélection liée à l'herbivorie d'un mammifère invasif (De Garine-Wichatitsky *et al.*, 2003). Leur aptitude au drageonnage apparaît de fait comme un procédé efficace pour assurer la propagation de l'espèce en présence d'un tapis herbacé.

Le rôle des oiseaux dans la dispersion des semences d'espèces végétales de forêt sèche colonisatrices d'espaces abandonnés ou de prairies gérées de manière très extensive a été souligné par d'autres auteurs traitant de la forêt sèche (Holl, 1998 ; Aide *et al.*, 2000 ; Vieira & Scariot, 2006). De manière globale, la proportion d'espèces à dispersion ornithochore rencontrées en forêt sèche calédonienne apparaît plus importante que dans d'autres pays (Justiniano & Fredericksen, 2000 ; Griz & Machado, 2001 ; Vieira & Scariot, 2006). L'insularité qui prévaut en Nouvelle-Calédonie pourrait expliquer cette différence, les procédés de dispersion sur de courtes distances prenant souvent le pas sur les procédés de dispersion sur de longues distances dans les îles tropicales (Cadet, 1977).

Cette étude fait donc apparaître simultanément l'importance majeure du contrôle des feux et de la conservation de l'avifaune pour la préservation de la forêt sèche en Nouvelle-Calédonie.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions la Direction des Ressources Naturelles, les mairies de Nouméa et de Païta, ainsi que Natalie Dommergue-Schmidt, pour nous avoir autorisé l'accès aux sites étudiés. Cette étude a été réalisée dans le cadre du Programme de Conservation de la Forêt Sèche en Nouvelle-Calédonie, et du Programme Forêts de l'Institut Agronomique de Nouvelle-Calédonie.

## RÉFÉRENCES

- AIDE, T.M., ZIMMERMAN, J.K., HERRERA, L., ROSARIO, M. & SERRANO M. (1995). — Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *For. Ecol. Manage.*, 77: 77-86.
- AIDE, T.M., ZIMMERMAN, J.K., PASCARELLA, J.B., RIVERA, L. & MARCANO-VEGA, H. (2000). — Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecol.*, 8: 328-338.
- BOUCHET, P., JAFFRÉ, T. & VEILLON, J.-M. (1995). — Plant extinction in New Caledonia: protection of sclerophyll forests urgently needed. *Biodiversity Conserv.*, 4: 415-428.
- CADET, T. (1977). — *La végétation de l'île de la Réunion : étude phytoécologique et phytosociologique*, Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille III.
- CHAMBREY, C., DERROIRE, G., PAIN, A. & TASSIN, J. (2005). — *Diagnostic, récoltes, multiplication et expérimentations en appui à la restauration écologique*. IAC, Programme Forêt Sèche, Nouméa.
- COLÓN, S.M. & LUGO, A.E. (2006). — Recovery of a subtropical dry forest after abandonment of different land uses. *Biotropica*, 38: 354-364.
- DE GARINE-WICHATITSKY, M., DUNCAN, P., LABBÉ, A., SUPRIN, B., CHARDONNET, P. & MAILLARD, D. (2003). — A review of the diet of Rusa Deer *Cervus timorensis rusa* in New Caledonia: are the endemic plants defenceless against this introduced, eruptive ruminant? *Pac. Conserv. Biol.*, 9: 136-143.
- DE GARINE-WICHATITSKY, M., SOUBEYRAN, Y., MAILLARD, D. & DUNCAN, P. (2005). — The diets of introduced Rusa Deer (*Cervus timorensis rusa*) in a native sclerophyll forest and a native rainforest of New Caledonia. *N. Z. J. Zool.*, 32: 117-126.
- GARGOMINY, O., BOUCHET, P., PASCAL, M., JAFFRÉ, T. & TOURNEUR, J.-C. (1996). — Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 51: 375-402.
- GENTRY, A.H. (1995). — Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 145-194, in: S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- GILLESPIE, T.W. & JAFFRÉ, T. (2003). — Tropical dry forests in New Caledonia. *Biodiv. Conserv.*, 12: 1687-1697.
- GRIZ, L.M.S. & MACHADO, I.C.S. (2001). — Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the Northeast of Brazil. *J. Trop. Ecol.*, 17: 303-321.
- GUARIGUATA, M.R., CHAZDON, R.L., DENSLow, J.S., DUPUY, J.M. & ANDERSON, L. (1997). — Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecol.*, 132: 107-120.
- HOLL, K.D. (1998). — Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecol.*, 6: 253-261.
- JANZEN, D.H. (1988). — Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137, in: E.O. Wilson (ed). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.
- JANZEN, D.H. (2002). — Tropical dry forest: area de conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica. Pp. 559-583 in: M. Perrow & A.J. Davy (eds). *Handbook of Ecological Restoration*, Vol. II. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- JUSTINIANO, M.J. & FREDERICKSEN, T.S. (2000). — Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32: 276-281.
- KENNARD, D.K., GOULD, K., PUTZ, F.E., FREDERICKSEN, T.S. & MORALES, F. (2002). — Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *For. Ecol. Manage.*, 162: 197-208.
- MAHÉ, J. (2004). — *Etude diachronique de la dynamique de trois paysages à forêt sèche*. IAC, Programme Forêt Sèche, Nouméa.
- PENNINGTON, R.T., PRADO, D.E. & PENDRY, C.A. (2000). — Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.*, 27: 261-273.
- RUIZ, J., FANDIÑO, M.C. & CHAZDON, R.L. (2005). — Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37: 520-530.
- VAN DER PIJL, L. (1982). — *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne.
- VIEIRA, D.L.M. & SCARIOT, A. (2006). — Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecol.*, 14: 11-20.