

*Rapport de stage effectué au centre ORSTOM de Tahiti
au titre de Volontaire à l'Aide Technique*

LES INVASIONS BIOLOGIQUES EN MILIEU INSULAIRE:
LE CAS DE *Miconia calvescens*, A TAHITI

Hélène GAUBERT*

* Centre ORSTOM de Tahiti - B.P. 529 PAPEETE, Polynésie
Française

REMERCIEMENTS

Au terme de ce travail, il m'est agréable de remercier toutes les personnes qui ont participé à sa réalisation par leur aide, leurs conseils et leurs encouragements et plus particulièrement:

L'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement (ORSTOM) qui a accepté l'affectation quelque peu inhabituelle, d'une femme au titre de Volontaire à l'Aide Technique.

Le Territoire de la Polynésie Française et plus spécialement le Ministère et la Délégation à l'Environnement sans l'appui desquels ce travail n'aurait jamais eu lieu.

Messieurs C. Monnet et B. Boccas, ancien et actuel Directeurs de l'Orstom de Tahiti, qui ont accepté de m'accueillir dans leur Centre.

J'exprime ma reconnaissance à J. Florence avec lequel j'ai eu de nombreuses discussions et sans l'aide duquel je n'aurais jamais pu mener ce travail à son terme. J'ai apprécié sa haute compétence scientifique et sa disponibilité.

J'adresse mes remerciements les plus sincères à l'ensemble du personnel du centre et plus particulièrement à Catherine, Corinne, Emile, Jean-Claude, Josiane, Lisette, Lydia, Maeva, Maguy, Michel, Olga, Pierre, Raymond, Richard, Témari et Téva dont la disponibilité n'a d'égale que leur gentillesse.

Toute ma reconnaissance et toute ma gratitude vont à Albert, Chantal et Léon pour leur efficacité et leur constante bonne humeur.

SOMMAIRE

Introduction générale.....	page 1
CHAPITRE I: La Dissémination de <i>Miconia calvescens</i>	
1. Introduction	page 5
2. Matériel et Méthodes	page 6
2.1. La phénologie de la floraison et de la fructification	page 6
2.1.1. Site d'étude	page 6
2.1.2. Méthodologie	page 10
2.2. L'agent disséminateur	page 11
2.3. La banque de graines	page 12
2.3.1. Site d'étude	page 12
2.3.2. Méthodologie	page 23
3. Résultats	page 23
3.1. Phénologie de la floraison et de la fructification	page 23
3.1.1 A l'échelle de l'arbre	page 24
3.1.2. A l'échelle de la sous-station	page 26
3.2. L'agent disséminateur	page 28
3.3. La banque de graines	page 31
4. Discussion	page 32
Mâturation différée des fruits	page 32
Rôle des disséminateurs	page 33
Dissémination et banque de graines	page 34
5. Conclusion	page 35
CHAPITRE II: Impact de <i>Miconia calvescens</i> sur la communauté des espèces végétales indigènes	
1. Introduction	page 39
2. Matériel et Méthodes	page 39
3. Résultats	page 40

3.1. Caractérisations des suivis floristiques tous relevés confondus	page 40
3.1.1. La station peu envahie	page 40
3.1.2. La station moyennement envahie	page 44
3.1.3. La station très envahie	page 46
3.2. Caractérisations des suivis floristiques en fonction des 5 relevés	page 51
3.2.1.	page 51
3.2.2.	page 53
3.2.3.	page 54
4. Discussion - Conclusion	page 58
Conclusion générale	page 64
Propositions et perspectives	page 68

Les invasions biologiques en milieu insulaire: le cas de *Miconia calvescens*, à Tahiti

INTRODUCTION GENERALE

De nombreuses études démontrent que les invasions biologiques par des plantes étrangères peuvent altérer la dynamique des populations et la structure des communautés des écosystèmes indigènes infestés (Elton 1958, Mooney et Drake 1986).

Les milieux insulaires demeurent parmi les écosystèmes les plus vulnérables à de tels phénomènes (Elton 1958). Les assemblages d'espèces qu'on rencontre sur les îles ne sont pas un échantillon aléatoire de la source continentale (Blondel 1986). Il existe un tri parmi les candidats à la colonisation. L'implantation durable des immigrants est d'autant plus probable que les populations réussissent à acquérir les caractères suivants (Blondel 1986):

- une diminution du nombre d'espèces qui se traduit par l'existence de nouveaux assortiments d'espèces au sein desquels les interactions interspécifiques sont modifiées par une diminution des pressions de compétition et de prédation. Pour Carlquist (1974), cette réduction crée une "disharmonie", à l'origine d'une plus grande fragilité des îles face aux invasions (cf aussi Drawin 1859, Loope et Mueller-Dombois 1989).

- une prime à la petite taille: les meilleurs candidats à la colonisation sont les petites espèces parce que la petite taille leur permet de construire des populations numériquement abondantes donc moins vulnérables à l'extinction

- un élargissement des niches, c'est-à-dire de la gamme des ressources exploitées par chaque espèce. Tout se passe comme si les espèces qui ont réussi leur implantation sur une île tirent parti, non seulement de leurs ressources propres mais aussi de celles qui, sur le continent, seraient exploitées par des compétiteurs

- une tendance à la sédentarité qui peut aller jusqu'à la disparition de fonctions aussi importantes que la dispersion passive à grande distance. La déficience marquée des potentialités de reproduction et de dispersion des diaspores en milieu insulaire (Carlquist 1974), est bien illustrée en Polynésie française par le genre *Bidens* (Composées) qui, avec 29 espèces endémiques montre un éventail complet entre les espèces dont les fruits possèdent encore des capacités de dispersion et celles dont les akènes sont totalement dépourvus de pubescence et d'arêtes (Florence, en prép.).

- une diminution de la fonction prédatrice qui se comprend puisque les prédateurs sont en moyenne de grandes espèces qui ont besoin de vastes espaces pour être représentées sous des effectifs viables. Les prédateurs souffrent d'un handicap à la colonisation des espaces exigus. La diminution de la fonction prédatrice se traduit par un écrêtement et un écrasement des pyramides écologiques.

Tous ces caractères expliquent pourquoi les communautés insulaires qui ont évolué en vase clos pendant longtemps sont particulièrement vulnérables aux moindres accidents. Parmi ces derniers, les plus redoutables sont les activités humaines et les nombreuses introductions, tant dans le monde végétal qu'animal, qui s'en sont suivies. En effet, un taux de remplacement limité, l'absence d'une "zone de réserve" d'une surface suffisante pour fournir les éléments réparateurs s'opposent à la reconstitution de l'écosystème attaqué. De plus, l'appauvrissement spécifique (Blondel 1986) lié à l'isolement ne permet pas toujours une occupation de toutes les niches écologiques potentielles des îles les plus éloignées: il en résulte des "vides" qui pourront être comblés volontairement ou accidentellement par des introductions souvent désastreuses.

L'exemple actuellement le plus "spectaculaire" en Polynésie française, d'introductions néfastes est celui de *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae). Cette espèce introduite en 1937, s'est rapidement naturalisée dans les forêts primaires et secondaires.

Depuis environ 5 ans, elle occupe les 2/3 de l'île (carte 1 Birnbaum, 1990) et constitue une véritable menace pour l'écosystème tahitien.

Son mode architectural de développement limite fortement les rayons lumineux. S'il faut environ 4 à 5% de luminosité relative pour un développement normal des espèces autochtones, Birnbaum (1989) note sous une couverture monospécifique, une luminosité équivalente à 0,5-0,8% n'autorisant la régénération que de *Miconia*. De plus, il semble qu'une compétition élevée, au niveau de l'eau et des éléments nutritifs absorbés par son système racinaire, réduise la régénération des autres espèces indigènes.

La quantité impressionnante de graines produites (environ 360.000 graines par arbre), la capacité de réitérer végétativement et la plasticité morphologique en cas de stress lui confèrent un avantage certain dans la régénération et l'occupation de l'espace, aboutissant alors dans certaines parties de l'île, à une forêt monospécifique (Birnbaum 1990).

Birnbaum (1990) estime que d'ores et déjà un quart des espèces endémiques de Tahiti est menacé (cf tableau 1, extrait Birnbaum 1989). Il note également qu'en l'absence d'un véritable pivot, le réseau de racines superficielles et tentaculaires est responsable d'une déstabilisation des sols.

Carte 1: (extraite de Birnbaum, 1989), représentation de *Miconia calvescens* sur l'île de Tahiti, à partir de vues aériennes.

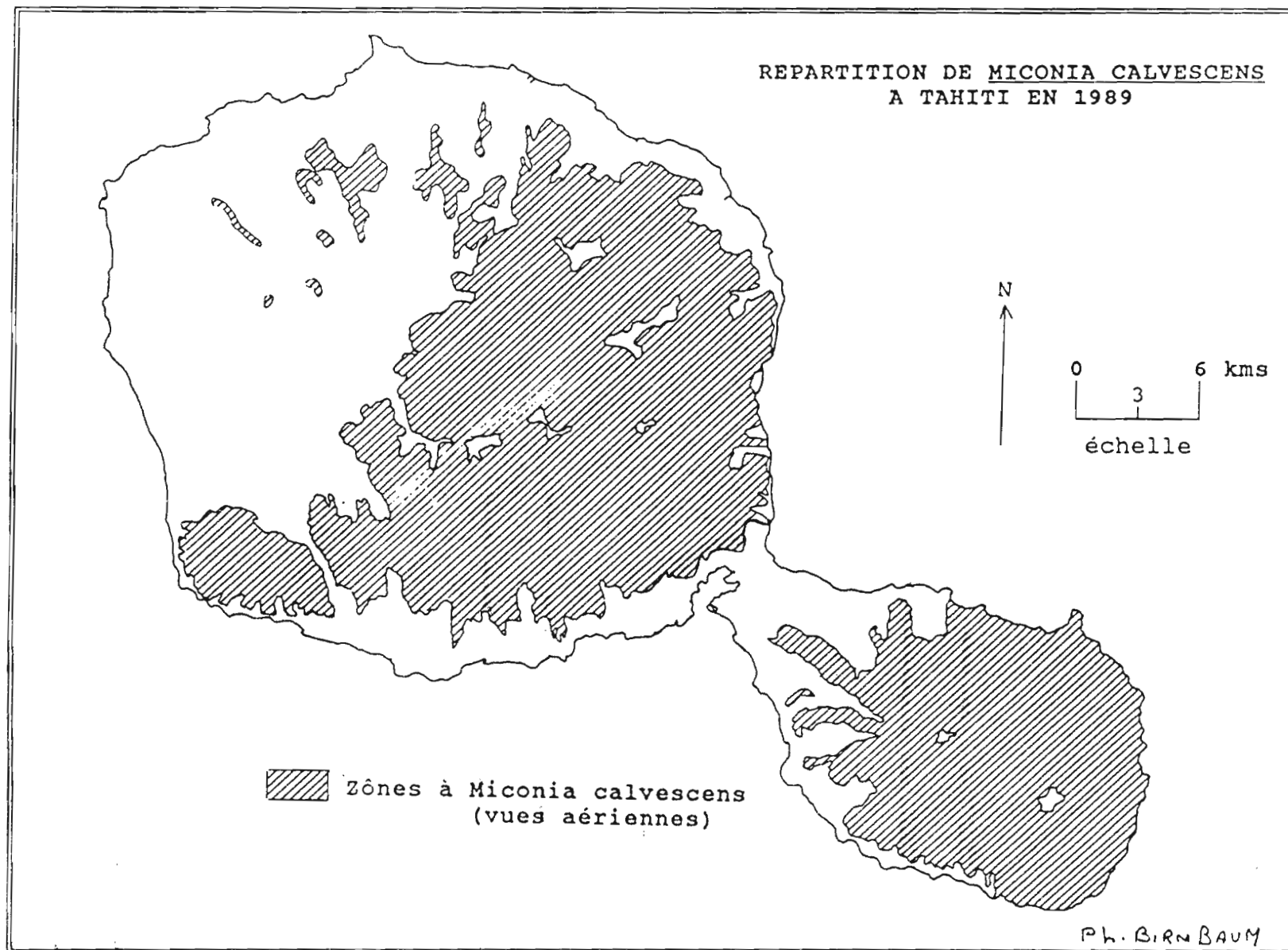


Tableau 1: (extrait de Birnbaum 1989), liste des espèces endémiques de Tahiti directement menacées par *Miconia*.

Meryta mauruensis	+
Fitchia tahitensis	+
Glochidion grayanum	+
Cyrtandra glabra	+
Cyrtandra taitensis	+
Astronidium ovalifolium	+
Ophiorrhiza solandri	+
Ophiorrhiza subumbellata	+
Psychotria lepiniana	+
Psychotria tahitensis	+
Euodia brachiata	+
Santalum insulare var. insulare	+
Cyathea epaleata	+
Cyrtandra bidwillii	++
Cyrtandra biflora	++
Cyrtandra connata	++
Cyrtandra vairiae	++
Sclerotheca arborea	++
Sclerotheca oreades	++
Myrsine ronuiensis	++
Pisonia graciliscens	++
Ophiorrhiza tahitensis	++
Psychotria sp.	++
Psychotria speciosa	++
Psychotria trichocalyx	++
Melicope leguminosa	++
Antrophyum strictum	++
Tectaria papillosa	++
Tectaria tenuifolia	++
Polyscias tahitensis	+++
Cyrtandra geminiflora	+++
Calanthe tahitensis var. deltoidea	+++
Calanthe tahitensis var. tahitensis	+++
Phaius tahitensis	+++

+ menacées, ++ en danger, +++ exterminées

Il est désormais urgent de mettre en place un projet d'éradication ou de contrôle de cette ~~peste~~ végétale afin de préserver l'écosystème tahitien, qui comme tout écosystème insulaire, est un véritable laboratoire de l'évolution.

La lutte contre *M. calvescens* doit s'articuler autour de recherches appliquées et de recherches fondamentales pour obtenir des résultats fiables et sans danger pour l'écosystème insulaire. Cependant, toute démarche visant à lutter efficacement contre cette peste, passe par une meilleure connaissance de sa biologie.

C'est en partie ce que je me propose de faire dans la présente étude en abordant deux volets:

a) La dissémination de *Miconia* sous trois de ses aspects:

- la plante
- l'agent disséminateur
- la banque de graines dans le sol.

b) son impact sur la dynamique des communautés végétales indigènes

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIRNBAUM P., 1989 - *Miconia calvescens* DC. Une Melastomataceae perturbatrice de l'Ecosystème tahitien. Rapport préliminaire et perspectives scientifiques d'une lutte biologique. Rapport de stage I, ORSTOM.

BIRNBAUM P., 1990 - Exigences et tolérances de *Miconia calvescens* à Tahiti. De la population à l'individu. Rapport e stage II, ORSTOM.

BLONDEL J., 1987 - *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, New York, Milan, 221p.

CARLQUIST S., 1974 - *Island Biology*. Columbia University Press, New York, 660p.

DARWIN C., 1859 - *Origin of species*. Traduite de la sixième édition C. Reiwald et Cie (eds), par E. Barbier, Maspero, Paris (1980), 665p.

LOOPE L.L. et MUELLER-DOMBOIS D., 1989 - Characteristics of invaded islands with special reference to Hawai. In *Biological invasions: a Global Perspective*, Drake et al. (eds). SCOPE, published by Wiley J. & Sons Ltd.

MOONEY H.A. et DRAKE J.A. (Eds), 1986 - *Biological Invasions of North America and Hawai*. Springer-Verlag, New York.

La dissémination de *Miconia calvescens*:

Biologie de la reproduction (phénologie de la floraison et de la fructification); rôle des oiseaux dans la dissémination et la germination; la banque de graines.

GAUBERT H. et VARNEY A.
ORSTOM BP 529 Papeete Tahiti

1. INTRODUCTION

Introduite à Tahiti en 1937 par Harrison Smith comme plante ornementale, *Miconia calvescens* s'est rapidement naturalisée dans les forêts secondarisées. Plus récemment, après le passage du dernier cyclone de 1983, elle s'est répandue dans la forêt primaire d'altitude dont elle menace l'intégrité. Elle occupe aujourd'hui les 2/3 de l'île (cf carte 1 Birnbaum, 1990).

Cette espèce dont les fruits sont de petites baies (2mm de diamètre, Birnbaum 1990) noirâtres, peuvent être attractifs pour les oiseaux (cf Wheelwright 1988, Snodderly 1989, Willson et Thompson 1982, Willson et Melampy 1983, Janson 1983). Les plantes à fruits charnus et les vertébrés qui disséminent leurs graines sont liés par un ensemble de relations mutuelles (Howe & Smallwood 1982, Herrera 1985). Wheelwright & Orians (1982) et Howe (1984) suggèrent que souvent la coévolution entre les deux groupes est un phénomène diffus intéressant des niveaux taxonomiques supérieurs à l'espèce.

C'est la nature de cette relation et ses conséquences directes que nous nous proposons d'étudier, en abordant la dissémination de cette espèce envahissante, sous trois de ses aspects:

La Plante

Afin de mieux appréhender la phénologie des ressources alimentaires disponibles pour un consommateur potentiel, nous avons étudié la biologie de la reproduction de *Miconia calvescens* à travers la phénologie de sa floraison et de sa fructification.

L'agent disséminateur

Il s'agit d'identifier les consommateurs (donc les disséminateurs potentiels) des fruits de cette peste végétale et de mesurer leur contribution à sa dispersion.

La banque de graines

Le résultat de la relation plante-oiseau peut être appréhendé à travers la banque de graines dans le sol, donc le

potentiel de régénération, de *Miconia* par rapport aux autres espèces indigènes présentes.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. La phénologie de la floraison et de la fructification

Birnbaum (1990) estime qu'il existe environ 4 saisons de floraison par an

2.1.1. Site d'étude

Etudier la phénologie de la floraison et de la fructification équivaut à mesurer qualitativement la disponibilité alimentaire de *Miconia* pour un éventuel consommateur et de ce fait ses capacités à la dispersion.

Il s'agit notamment de savoir si la dissémination de cette espèce est continue ou discontinue, homogène, le long de l'année, équivalente entre des sous-stations où le degré d'envahissement est différent.

Pour cela, nous avons choisi de travailler dans un même type de communauté végétale, dans la vallée de *Hitiaa* (latitude 17°38'S; longitude 149°21'O, au Nord-Est de l'île, cf carte 2), mais à trois altitudes différentes.

Ces trois altitudes sont représentatives d'un envahissement faible, moyen et fort.

Les profils écologiques et floristiques de ces trois sous-stations altitudinales sont:

* *Hitiaa* 1 (représentant la sous-station peu envahie: 20% de recouvrement)

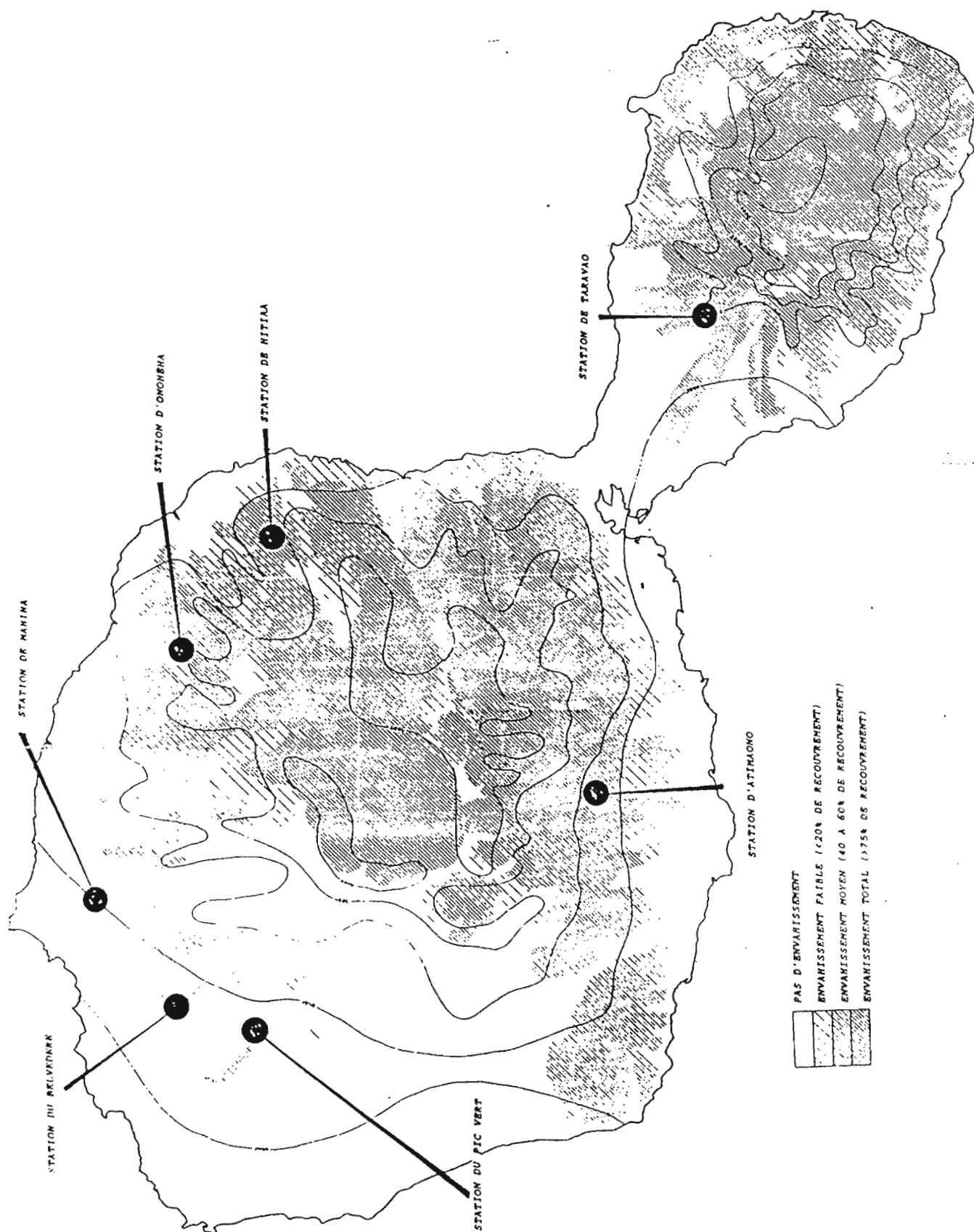
Altitude : 620 m
Pente : 2 %
Exposition : 40°
Sol nu : 30 %
Litière moyennement abondante

Strate arborescente 6-8 m
Recouvrement : 60 %

<i>Crossostylis biflora</i>	4
<i>Weinmannia parviflora</i>	4
<i>Astronidium glabrum</i>	2

Strate arborescente 3-5 m
Recouvrement : 30 %

<i>Cyathea affinis</i>	3
<i>Glochidion manono</i>	2
<i>Miconia calvescens</i>	1
<i>Psidium cattleianum</i>	+



Carte 2: (extraite de Birnbaum, 1990), représentation de *Miconia calvescens* sur l'île de Tahiti, en fonction de son degré d'envahissement et localisation des 7 stations étudiées.

Strate arbustive 1-3 m
Recouvrement : 20 %

<i>Crossostylis biflora</i>	3
<i>Cyathea affinis</i>	3
<i>Glochidion manono</i>	+
<i>Miconia calvescens</i>	+

Ensemble lianescent ligneux

<i>Freycinetia impavida</i>	1
-----------------------------	---

Strate herbacée

Recouvrement : 20 %

<i>Asplenium nidus</i>	3
<i>Tectaria hymenodes</i>	3
<i>Marattia fraxinea</i>	2
<i>Miconia calvescens</i>	1
<i>Dryopteris dicksonioides</i>	+
<i>Rubus rosifolius</i>	+
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	+

Epiphytes et saxicoles

<i>Ctenopteris contigua</i>
<i>Elaphoglossum samoense</i>
<i>Elaphoglossum tahitense</i>
<i>Eria setchellii</i>
<i>Hymenophyllum polyanthos</i>
<i>Leucostegia pallida</i>
<i>Peperomia grantii</i>
<i>Trichomanes minutum</i>
<i>Trichomanes taeniatum</i>

* **Hitiaa 2** (représentant la sous-station moyennement envahie:
60% de recouvrement)

Altitude : 545 m
Pente : 30 %
Exposition : 320°
Sol nu : 70 %
Litière rapidement décomposée

Strate arborescente 6-10 m
Recouvrement : 75 %

<i>Metrosideros collina</i>	4
<i>Astronidium glabrum</i>	3
<i>Miconia calvescens</i>	3
<i>Fagraea berteriana</i>	2

Neonauclea forsteri 2
Weinmannia parviflora 2

Strate arbustive 3-5 m
Recouvrement : 50 %

Miconia calvescens 4
Crossostylis biflora 3
Cyathea affinis 3

Strate arbustive 1-3 m
Recouvrement : 30 %

Miconia calvescens 3
Cyrtandra apiculata 2

Ensemble lianescent ligneux

Freycinetia impavida 3

Strate herbacée
Recouvrement : 30 %

Asplenium nidus 3
Blechnum patersonii 3
Elatostemma sessile 3
Miconia calvescens 3
Sphaerostephanos subpectinatus 2
Bolbitis lonchophora +
Asplenium affine +
Leucostegia pallida +
Angiopteros evecta +
Tectaria decurrens +

Epiphytes et saxicoles

Ctenopteris contigua
Elaphoglossum samoense
Elaphoglossum tahitense
Eria setchellii
Grammitis tahitensis
Hymenophyllum polyanthos
Lycopodium phlegmaria
Peperomia grantii
Peperomia hombronii
Spathoglottis plicata
Trichomanes endlicherianum

* **Hitiaa 3** (représentant la sous-station très envahie: 90 % de recouvrement)

Altitude : 525 m
Pente : 100 %
Exposition : 20 °
Sol nu : 80 %, quelques blocs
Peu de litière

Strate arborescente 6-8 m
Recouvrement : 100 %

<i>Miconia calvescens</i>	5
<i>Astronidium glabrum</i>	3
<i>Psidium cattleianum</i>	3
<i>Metrosideros collina</i>	3
<i>Weinmannia parviflora</i>	3
<i>Glochidion manono</i>	2

Strate arborescente 3-5 m
Recouvrement : 20 %

<i>Cyathea affinis</i>	3
<i>Miconia calvescens</i>	3
<i>Psidium cattleianum</i>	2

Strate arbustive 1-3 m
Recouvrement : 10 %

<i>Miconia calvescens</i>	3
<i>Alstonia costata</i>	2
<i>Pandanus tectorius</i>	2
<i>Cyrtandra apiculata</i>	1
<i>Freycinetia impavida</i>	+

Strate herbacée
Recouvrement : 40 %

<i>Blechnum patersonii</i>	3
<i>Miconia calvescens</i>	3
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	3
<i>Angiopteris evecta</i>	1
<i>Blechnum orientale</i>	+
<i>Elatostemma sessile</i>	+

Epiphytes et saxicoles

Elaphoglossum samoense
Elaphoglossum tahitense
Hymenophyllum polyanthos
Peperomia grantii
Spathoglottis plicata

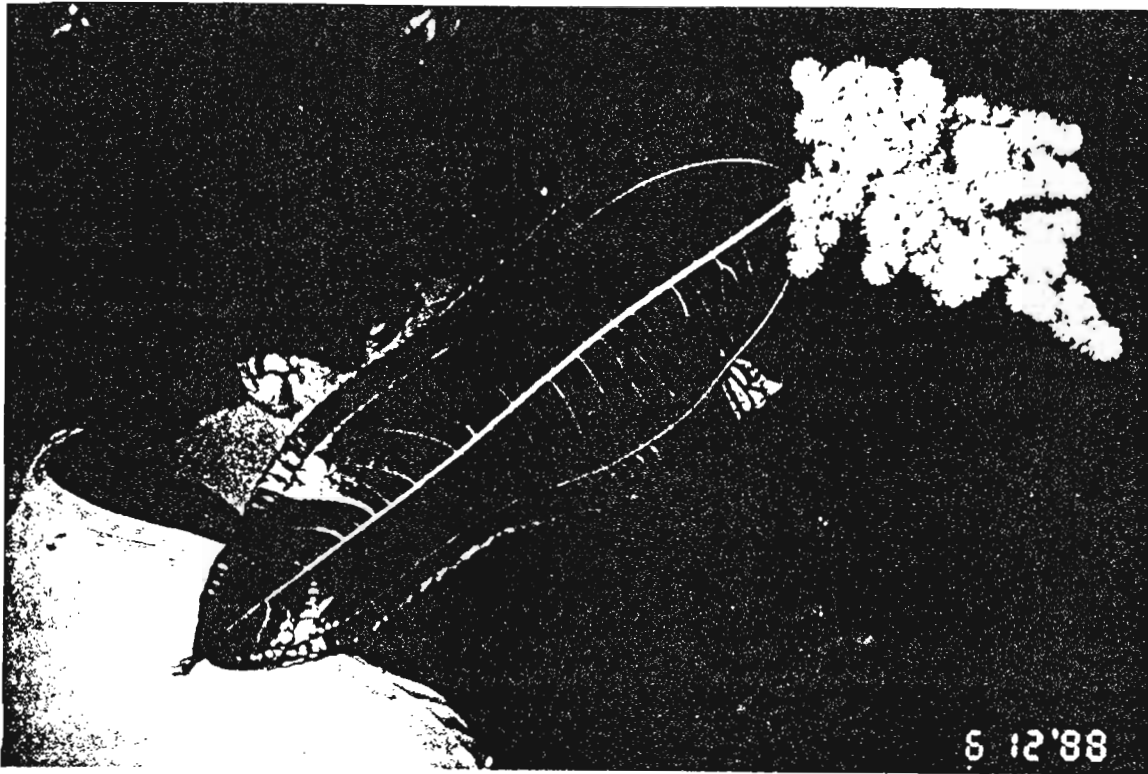


Photo 1: le traité de Chainé 1989), inflorescence en grappe à fleurs blanches de *Miconia calvescens*.



Photo 2: Représentation d'un panicule où les fruits sont au stade de maturation avancée (fruit rose ou stade 6) et de fin de maturation (fruit grenat ou stade 7)

2.1.2. Méthodologie

Concernant la phénologie de la floraison et de la fructification, deux types de données ont été récoltés:

a) à l'échelle de l'individu (de l'arbre)

b) à l'échelle de la sous-station étant définie au sein de la même communauté végétale par le degré d'envahissement qui la caractérise (envahissement faible, moyen ou fort)

a) Pour chaque sous-station, nous avons choisi au hasard 10 arbres répartis sur une superficie d'environ 400 m .

Ces arbres ont été différenciés à l'aide d'un ruban rouge afin de les repérer lors de chaque visite. Les inflorescences terminales, localisées à la canopée, sont architecturées en panicules de cymes sessiles et un pied adulte peut porter 2 à 10 panicules (Birnbaum, 1989).

Birnbaum (1990) montre que ces inflorescences provoquent une croissance par relais (Annexe 1, extraite de Birbaum 1990).

Au niveau de chaque arbre, un axe a été identifié, non pas en fonction de critère biologique particulier (exposition, par exemple) mais en fonction de son aire de visibilité. En effet, l'observation se faisant obligatoirement à l'aide d'une paire de jumelles et la croissance rapide des feuilles nous ont amenés à choisir un rameau où les panicules étaient parfaitement apparents. C'est le relais des inflorescences de cet axe que nous avons suivi régulièrement, à raison d'une fois tous les quinze jours. A chaque visite, a été noté le stade phénologique du panicule concerné.

Le panicule étant composé d'une grappe de fruits, le stade phénologique correspondant a été déterminé comme étant celui où plus de 50% des fruits sont au même stade de maturation.

Huit stades ont été définis et notés de 1 à 8:

- 1: stade de bourgeon floral
- 2: stade de bourgeon foral prêt à l'éclatement (l'apex blanc étant apparent)
- 3: stade de fleur (photo 1, extraite de Chaine 1988)
- 4: stade de fin de floraison ou fleur tombée
- 5: stade de fruit immature ou fruit vert
- 6: stade de fruit en phase de maturation ou fruit rose (photo 2)
- 7: stade de fin de maturation ou fruit grenat (photo 2)
- 8: stade final où les fruits sont tombés mais où le squelette du panicule est encore visible sur l'arbre

Nous avons déterminé deux stades supplémentaires. Il s'agit des stades 0 et 9:

0 correspond à la disparition du panicule et 9 à un stade de "mauvaise santé" de l'inflorescence: un stade de pourriture

Ces deux évènements peuvent intervenir à n'importe quel moment du cycle de reproduction, qu'il s'agisse du bourgeon floral, de la fleur ou du fruit.

b) Nous avons noté le stade moyen de la sous-station, comme étant celui où plus de 50% des panicules sont au même stade de maturation.

Les relevés ont débuté fin juillet 1990 pour s'achever fin mars 1991, soit durant 8 mois.

Les tests statistiques que nous avons utilisés, ont été:

- l'Analyse de Variance à 1 et 2 facteurs,

- le test non paramétrique de comparaisons multiples de moyennes, le test H de Kruskal-Wallis suivi d'un test a posteriori de Newman-Keuls de comparaison de moyennes multiples prises 2 à 2. Ce test a pour avantage d'identifier les mesures responsables de la différence significative observée.

Toutes les analyses de données ont été effectuées à partir du logiciel P.C.S.M.

2.2. L'agent disséminateur

Il s'est agi:

- d'identifier les consommateurs (donc les disséminateurs potentiels) des fruits de *Miconia* par des observations directes sur le terrain. Ces dernières ont été complétées par la suite, par des points d'écoute, dont le principe consiste à noter, immobilisé en un endroit donné, tous les oiseaux entendus ou vus dans un rayon de 100m environ pendant 20mn.

Ainsi, à chaque espèce observée correspond son abondance.

- de réaliser des captures des oiseaux consommateurs.

Les points d'écoutes, précédemment cités, ont été effectués dans les zones où nous avons réalisé ces captures.

L'ensemble de ces expérimentations a été répété dans trois stations: deux au nord de l'île, **Mahina** et **Belvédère** et une sur la presqu'île, **Taravao** (pour le profil écologique et floristique de ces dernières, se reporter au paragraphe 2.3., et à la carte 2). Le choix des stations a été uniquement fonction de leur accessibilité, la pose d'un filet japonais de 2,5m de haut sur 6m de long étant délicate.

- de récolter les excréments, (l'oiseau capturé a été placé dans un sac de tissu, à l'obscurité pendant 15 minutes: un oiseau stressé défèque), de prélever les graines digérées, de les compter et de les faire germer en laboratoire.

Afin de tester l'impact de la digestion de l'oiseau consommateur sur le pourcentage et la vitesse de germination de *Miconia*, nous avons réparti sur du coton imbibé d'eau, le même nombre de graines, extraites:

- d'une part, des fèces

- d'autre part, de fruits cueillis à proximité du dispositif de capture. Les captures et la cueillette des baies ont été effectuées le même jour.

Le test de Mann et Whitney a été retenu pour comparer le nombre de graines ayant germé et le test de Kolmogorov-Smirnov pour comparer leur vitesse de germination.

Le résultat de la relation plante-oiseau peut être vu à travers la banque de graines dans le sol.

2.3. La banque de graines

2.3.1. Site d'étude

Nous avons évalué la banque de graines dans le sol, donc le potentiel de régénération, de *Miconia* et des autres espèces indigènes présentes, dans sept stations (cf carte 2). Pour *Hitiaa*, *Taravao*, *Atimaono* et *Onohea*, et pour chacune d'entre elles, 3 stades d'envahissement ont été envisagés:

- peu ou pas d'invasion (5 à 20% de recouvrement)
- invasion moyenne (50 à 70% de recouvrement)
- invasion totale (>75% de recouvrement)

Quant aux trois dernières stations choisies (*Pic vert*, *Mahina* et *Belvédère*, cf carte 2), elles ne représentent chacune qu'un seul stade d'envahissement, respectivement faible, moyen et fort.

Les profils écologiques et floristiques de ces 7 stations sont:

1. *Onohea* (Latitude: 17°35'S; longitude 149°24'O)

1.1. *Onohea 1* (représentant la sous-station peu envahie: - de 5% de recouvrement)

Altitude : 225m
Pente : 40 %
Exposition : 340°
Sol nu : 25 %, blocs en surface
Litière peu abondante, rapidement
décomposée

Strate arborescente 12-15 m
Recouvrement 30 %

<i>Aleurites moluccana</i>	3
<i>Neonauclea forsteri</i>	3
<i>Rhus taitensis</i>	3

Strate arbustive 3-5 m
Recouvrement 70 %

<i>Crossostylis biflora</i>	3
<i>Psidium guajava</i>	3
<i>Cyrtandra apiculata</i>	2
<i>Tarenna sambucina</i>	2
<i>Boehmeria virgata</i>	+
<i>Neonauclea forsteri</i>	+
<i>Rhus taitensis</i>	+
<i>Spathodea campanulata</i>	+

Strate lianescente ligneuse 2-10 m
Recouvrement 5 %

<i>Freycinetia impavida</i>	2
-----------------------------	---

Strate herbacée
Recouvrement 75 %

<i>Etilingera cevuga</i>	5
<i>Angiopteris evecta</i>	3
<i>Rubus rosifolius</i>	3
<i>Bolbitis lonchophora</i>	1
<i>Davallia epiphylla</i>	1
<i>Elatostemma sessile</i>	1
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	1
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	1
<i>Centhosteca lappacea</i>	+
<i>Ctenitis sciaphila</i>	+
<i>Deparia petersenii</i>	+
<i>Diplazium harpeodes</i>	+
<i>Discorea pentaphylla</i>	+
<i>Disocorea bulbifera</i>	+
<i>Macropiper latifolium</i>	+
<i>Miconia calvescens</i>	+
<i>Microsorium silvaticum</i>	+
<i>Phymatosorus nigrescens</i>	+

Epiphytes et saxicoles

<i>Arachniodes aristata</i>
<i>Asplenium nidus</i>
<i>Asplenium tenerum</i>
<i>Elaphoglossum tahitense</i>
<i>Eria rostiflora</i>

Ophioglossum pendulum
Peperomia societatis
Procris pedunculata
Spathoglottis plicata
Trichomanes bipunctatum
Trichomanes humile

1.2. **Onohea 2** (représentant la sous-station moyennement envahie: 60% de recouvrement)

Altitude : 375m
Pente : 5 %
Exposition : 10°
Sol nu : 80 %
Litière rapidement décomposée

Strate arborescente 8-12 m
Recouvrement 20 %

<i>Metrosideros collina</i>	2
<i>Psidium cattleianum</i>	2
<i>Weinmannia parviflora</i>	2
<i>Crossostylis biflora</i>	+
<i>Persea americana</i>	+
<i>Spathodea campanulata</i>	+

Strate arborescente 5-7 m
Recouvrement 100 %

<i>Miconia calvescens</i>	5
<i>Cyathea affinis</i>	+
<i>Psidium cattleianum</i>	+
<i>Psidium guajava</i>	+

Strate arbustive 1-4 m
Recouvrement 60 %

<i>Miconia calvescens</i>	4
<i>Psidium guajava</i>	2
<i>Psidium cattleianum</i>	1

Strate herbacée
Recouvrement 30 %

<i>Christella parasitica</i>	1
<i>Kyllinga nemoralis</i>	1
<i>Mariscus cyperinus</i>	1
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	1
<i>Angiopteris evecta</i>	+
<i>Blumea sinuata</i>	+
<i>Centosteca lappacea</i>	+
<i>Deparia petersenii</i>	+
<i>Elephantopus mollis</i>	+

Nephrolepis hirsutula +
Phyllanthus urinaria +

Epiphytes et saxicoles

Ctenopteris contigua
Davallia epiphylla
Elaphoglossum samoense
Eria setchellii
Ophioglossum pendulum

1.3 Onohea 3 (représentant la sous-station très envahie: 95% de recouvrement)

Altitude : 350m
Pente : 25 %
Exposition : 345°
Sol nu : 80 %, blocs en surface
Litière peu abondante

Strate arborescente 10-15 m
Recouvrement 80 %

Aleurites moluccana 3
Metrosideros collina 3
Weinmannia parviflora 2
Neonauclea forsteri 1
Rhus taitensis 1
Crossostylis biflora 1

Strate arbustive 4-8 m
Recouvrement 50 %

Cyathea affinis 3
Psidium cattleianum 3
Psidium guajava 2
Meryta cf. lanceolata +

Strate herbacée
Recouvrement 20 %

Sphaerostephanos subpectinatus 2
Angiopteris avecta +
Chingia longissima +
Dryopteris dicksonioides +
Trichomanes dentatum +
Zingiber zerumbet +

Epiphytes et saxicoles

Asplenium nidus
Ctenopteris contigua

Davallia epiphylla
Elaphoglossum samoense
Elaphoglossum tahitense
Hymenophyllum polyanthos
Leucostegia pallida
Microsorium silvaticum
Nephrolepis hirsutula
Ophioglossum pendulum
Peperomia societatis
Psilotum complanatum
Spathoglottis plicata
Trichomanes endlicherianum
Trichomanes maximum
Vittaria elongata

2. **Taravao** (Latitude 17°47'S; longitude 149°15'O)

2.1 **Taravao 1** (représentant la sous-station peu envahie: 5% de recouvrement)

Altitude : 610 m
Pente : 15 %
Exposition : 190°
Sol nu: 5 %
Litière peu abondante

Strate arborescente 5-7 m
Recouvrement : 80 %

<i>Psidium cattleianum</i>	5
<i>Commersonia bartramia</i>	3
<i>Metrosideros collina</i>	3
<i>Cinchona sp.</i>	2
<i>Miconia calvescens</i>	2

Strate arbustive 1-3 m
Recouvrement : 50 %

<i>Psidium cattleianum</i>	5
<i>Miconia calvescens</i>	+
<i>Chinchona sp.</i>	+
<i>Cyathea affinis</i>	+

Strate herbacée
Recouvrement : 10 %

<i>Blechnum orientale</i>	2
<i>Cyathea affinis</i>	+

2.2 **Taravao 2** (représentant la sous-station moyennement envahie: 50% de recouvrement)

Altitude : 600 m
Pente : 10 %
Exposition : 265°
Sol nu : 80 %
Litière peu abondante

Strate arborescente 6-8 m
Recouvrement : 100 %

Psidium cattleianum 5
Miconia calvescens 4

Strate arbustive 1-3 m
Recouvrement : 30 %

Psidium cattleianum 4
Miconia calvescens 3
Cyathea affinis +

Strate herbacée
Recouvrement : 10 %

Angiopteris evecta +
Tectaria hymenodes +
Psidium cattleianum +

Epiphytes et saxicoles

Arachniodes aristata
Hymenophyllum polyanthos
Ophioglossum pendulum
Trichomanes minutum

2.3 **Taravao 3** (représentant la sous-station très envahie: 85% de recouvrement)

Altitude : 635 m
Pente : 75 %
Exposition : 200°
Sol nu : 90 %, blocs en surface
Litière peu abondante

Strate arborescente 6-8 m
Recouvrement : 100 %

Miconia calvescens 5
Psidium cattleianum +

Strate arbustive 1-3 m
Recouvrement : 70 %

<i>Miconia calvescens</i>	4
<i>Persea americana</i>	+
<i>Pisonia umbellifera</i>	+
<i>Psidium cattleianum</i>	+

Strate herbacée
Recouvrement : 15 %

<i>Miconia calvescens</i>	2
<i>Bolbitis lonchophora</i>	+
<i>Psidium cattleianum</i>	+
<i>Persea americana</i>	+

3. **Atimaono** (Latitude 17°45'S; longitude 149°27'O)

3.1 **Atimaono 1** (représentant la sous-station peu envahie: 5% de recouvrement)

Altitude : 110m
Pente : 75 %
Exposition : 265°
Sol nu : 20 %, blocs en surface
Pas de litière

Strate arborescente 15-20 m
Recouvrement : 30 %

<i>Mangifera indica</i>	3
<i>Rhus taitensis</i>	3

Strate arborescente 6-8 m
Recouvrement : 100 %

<i>Hibiscus tiliaceus</i>	5
---------------------------	---

Strate arbustive 1-3 m
Recouvrement : 10 %

<i>Miconia calvescens</i>	2
<i>Cyclophyllum barbatum</i>	1

Ensemble lianescent

<i>Merremia peltata</i>	2
-------------------------	---

Strate herbacée

Recouvrement : 80 %

<i>Zingiber zerumbet</i>	5
<i>Angiopteris evecta</i>	3
<i>Diplazium harpeodes</i>	3
<i>Miconia calvescens</i>	2

3.2 **Atimaono 2** (représentant la sous-station moyennement envahie: 50% de recouvrement)

Altitude : 65 m
Pente : 5 %
Exposition : 265°
Sol nu : 15 %, nombreux blocs en surface

Strate arborescente 15-20 m

Recouvrement : 30 %

<i>Paraserianthes falcataria</i>	3
----------------------------------	---

Strate arborescente 8-10 m

Recouvrement : 100 %

<i>Hibiscus tiliaceus</i>	5
---------------------------	---

Strate arbustive 1-3 m

Recouvrement : 25 %

<i>Miconia calvescens</i>	4
---------------------------	---

Strate herbacée

Recouvrement : 30 %

<i>Musax paradisiaca</i>	3
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	3
<i>Cyrtococcum oxyphyllum</i>	2

Saxicole

<i>Asplenium nidus</i>	
------------------------	--

3.3 **Atimaono 3** (représentant la sous-station très envahie: 95% de recouvrement)

Altitude : 100 m
Pente : 60 %
Exposition : 260°
Sol nu : 60 %, quelques blocs
Peu de litière

Strate arborescente 6-8 m
Recouvrement : 100 %

<i>Miconia calvescens</i>	5
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	3

Strate arbustive 1-3 m
Recouvrement : 30 %

<i>Miconia calvescens</i>	4
---------------------------	---

Strate herbacée
Recouvrement : 20 %

<i>Miconia calvescens</i>	3
<i>Zingiber zerumbet</i>	3
<i>Centosteca lappacea</i>	2
<i>Christella parasitica</i>	2
<i>Oplismenus compositus</i>	2
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	1

4. **Hitiaa** (cf & 2.1.1)

5. **Pic Vert** (Latitude 17°35'S; longitude 149°33'O;
représentant la station peu envahie: 5% de
recouvrement)

Altitude : 905 m
Pente : 100 %
Exposition : 195°
Sol nu : 70 %
Litière pratiquement absente

Strate arborescente 10-12 m
Recouvrement : 40 %

<i>Spathodea campanulata</i>	4
------------------------------	---

Strate arbustive 2-4 m
Recouvrement : 90 %

<i>Tecoma stans</i>	5
<i>Miconia calvescens</i>	3
<i>Cyathea affinis</i>	+
<i>Cyathea medullaris</i>	+
<i>Psychotria taitensis</i>	+

Strate arbustive 1-2 m

Recouvrement : 30 %

<i>Tecoma stans</i>	3
<i>Cyrtandra</i> sp.	1
<i>Lantana camara</i>	1
<i>Astronidium glabrum</i>	+
<i>Ophiorrhiza subscorpioidea</i>	+

Strate herbacée

Recouvrement : 30 %

<i>Angiopteris evecta</i>	3
<i>Elatostemma sessile</i>	3
<i>Rubus rosifolius</i>	3
<i>Bolbitis lonchophora</i>	2
<i>Asplenium nidus</i>	+
<i>Lantana camara</i>	+
<i>Spathodea campanulata</i>	+
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	+
<i>Stachytarpheta urticifolia</i>	+
<i>Tecoma stans</i>	+

6. **Mahina** (Latitude 17°31'S; longitude 149°29'O
représentant la station moyennement envahie:
40% de recouvrement)

Altitude : 150m
Pente : 80 %
Exposition : 350 °
Sol nu : 60 %
Litière moyennement fournie

Strate arborescente 20-25 m

Recouvrement : 100 %

<i>Paraserianthes falcataria</i>	5
----------------------------------	---

Strate arborescente 5-7 m

Recouvrement : 30 %

<i>Miconia calvescens</i>	3
<i>Xylosma suaveolens</i>	3

Strate arbustive 1-3 m

Recouvrement : 20 %

<i>Psidium guajava</i>	3
<i>Miconia calvescens</i>	2
<i>Persea americana</i>	2

Strate herbacée

Recouvrement : 50 %

<i>Nephrolepis hirsutula</i>	4
<i>Blechnum orientale</i>	3
<i>Stachytarpheta urticifolia</i>	1

Ensemble lianescent herbacé

<i>Discorea bulbifera</i>	1
<i>Passiflora suberosa</i>	+

7. **Belvédère** (Latitude 17°34'S; longitude 149°32'O
représentant la station très envahie:
80% de recouvrement)

Altitude : 690 m
Pente : 20 %
Exposition : 310°
Sol nu : 80 %
Très peu de litière

Strate arborescente 8-15 m

Recouvrement : 25 %

<i>Spathodea campanulata</i>	3
------------------------------	---

Strate arborescente 5-8 m

Recouvrement : 100 %

<i>Miconia calvescens</i>	5
<i>Spathodea campanulata</i>	3
<i>Tecoma stans</i>	3
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	+

Strate arbustive 2-4 m

Recouvrement : 10 %

<i>Spathodea campanulata</i>	3
<i>Miconia calvescens</i>	1
<i>Psidium guajava</i>	1
<i>Tecoma stans</i>	1

Ensemble lianescent ligneux

<i>Freycinetia impavida</i>	+
-----------------------------	---

Strate herbacée

Recouvrement : 10 %

<i>Arachniodes aristata</i>	3
<i>Miconia calvescens</i>	3
<i>Davallia epiphylla</i>	1
<i>Zingiber zerumbet</i>	1
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	+

Epiphytes

Davallia solida

2.3.2. Méthodologie

Pour chacune de ces 7 stations, nous avons effectué, au hasard, quatre prélèvements (50cm X 50cm, sur une mince épaisseur de sol) sur une superficie d'environ 400m .

60 échantillons de sol, ont été au total prélevés.

Ces prélèvements ont été, par la suite, tamisés au format de 1 mm. Seul 1/3 environ du sol tamisé a été réparti régulièrement, dans un bac à germination de 30 X 30cm, en une fine couche (5 mm d'épaisseur) pour que l'exposition à la lumière soit maximale.

Afin de tester l'effet du tamisage sur l'émergence éventuelle des plantules des différentes espèces présentes, nous avons constitué 4 bacs témoins, non tamisés. Ces 4 bacs ont été constitués de la façon suivante: 4 des 60 prélèvements (50 X 50cm) précédents ont été séparés en 2, une moitié a été tamisée, l'autre non.

Ces 64 bacs ont été installés sous une ombrière où la luminosité simulée correspond à celle que l'on peut rencontrer dans une forêt bien envahie par *Miconia*.

Les tests statistiques utilisés, ont été:

- le test non paramétrique **H de Kruskal-Wallis** suivi d'un test a posteriori de **Newman-Keuls**

- le test non paramétrique de comparaison de deux moyennes: le **test de Mann et Whitney**

3. RESULTATS

3.1. *Phénologie de la floraison et de la fructification*

De la fin juillet 1990 à la fin du mois de mars 1991, 17 relevés ont été réalisés.

3.1.1. A l'échelle de l'arbre

Les tableaux 2, 3 et 4 représentent les stades phénologiques des 10 arbres considérés (en colonne) pour les 17 relevés (en ligne) respectivement des sous-stations, peu, moyennement et très envahies.

De même, les figures 1, 2 et 3 représentent pour les 10 stades phénologiques déterminés (de 0 à 9), la durée de passage (en jours) d'un stade de maturation à un autre. Ces durées ont été déterminées à partir des données extraites des tableaux 2, 3 et 4. Elles ont été calculées pour chacun des 10 arbres considérés en respectant l'ordre chronologique des 17 relevés effectués. Comme pour les 3 tableaux précédents, les figures 1, 2 et 3 correspondent respectivement aux sous-stations, peu, moyennement et très envahies.

Nous rappelons que le stade 0 a été défini comme correspondant à la disparition totale du panicule. Il a été assimilé, de ce fait, à une phase dite de "repos" ou d'"attente" entre la fin d'une saison de reproduction et la suivante.

a) *La station peu envahie*

Le tableau 2 complété par une analyse de variance à 1 facteur montre qu'il existe une variabilité interindividuelle dans le déroulement de la reproduction, significative au seuil de 6 % (Annexe 2).

Ce résultat signifie que le déclenchement de la reproduction n'est pas synchrone entre les arbres d'un même voisinage.

La figure 1 montre également l'existence d'une telle variabilité; la durée des différents stades phénologiques, le nombre de saisons de floraisons (entre 2 et 3) et de phases dites d'"attente" (entre 0 et 2) ainsi que leur durée (13 à 127 jours), variant suivant les arbres.

Un arrêt entre deux saisons de floraison ne constitue pas une phase obligatoire dans le déroulement de la reproduction de *Miconia*. En effet, l'axe de l'arbre n°6 ne se caractérise par aucune phase de "repos". De même, entre les 3 saisons qui se succèdent sur l'arbre 3, n'intervient qu'une seule phase d'"attente".

Regardons désormais l'arbre dans sa totalité. Lors de chaque relevé, nous avons noté de façon anédoctique, le stade phénologique de **tous** les panicules (en dehors de celui suivi régulièrement), que peut porter un même individu, pris au hasard.

Les résultats de cette observation sont décrits dans le tableau 5.

Tableau 2: Relevés de différents stades phénologiques (entre 0 et 9), caractérisant les 10 arbres (en colonne) de la station peu arborée par *Miconia*, aux 17 périodes effectuées.

RELEVÉS N° ARBRE	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15	T16	T17
1	5	5	6	6	6	6	7	8	9	0	0	0	1	4	5	0	0
2	5	5	6	6	0	0	0	1	3	5	6	6	6	7	7	0	0
3	5	6	7	1	4	6	6	7	7	7	0	0	0	1	2	4	5
4	2	5	5	5	6	6	7	7	7	8	0	0	0	0	1	4	5
5	3	5	5	6	6	6	7	7	7	8	0	0	0	0	0	0	1
6	2	4	5	5	5	6	6	6	1	4	5	6	6	0	0	0	0
7	4	5	5	6	0	0	0	1	2	4	5	0	0	0	0	0	1
8	5	5	6	6	6	7	0	0	1	4	5	6	6	6	8	0	0
9	5	5	6	6	0	1	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	2
10	5	5	6	6	6	0	0	0	1	4	5	6	6	6	7	8	0

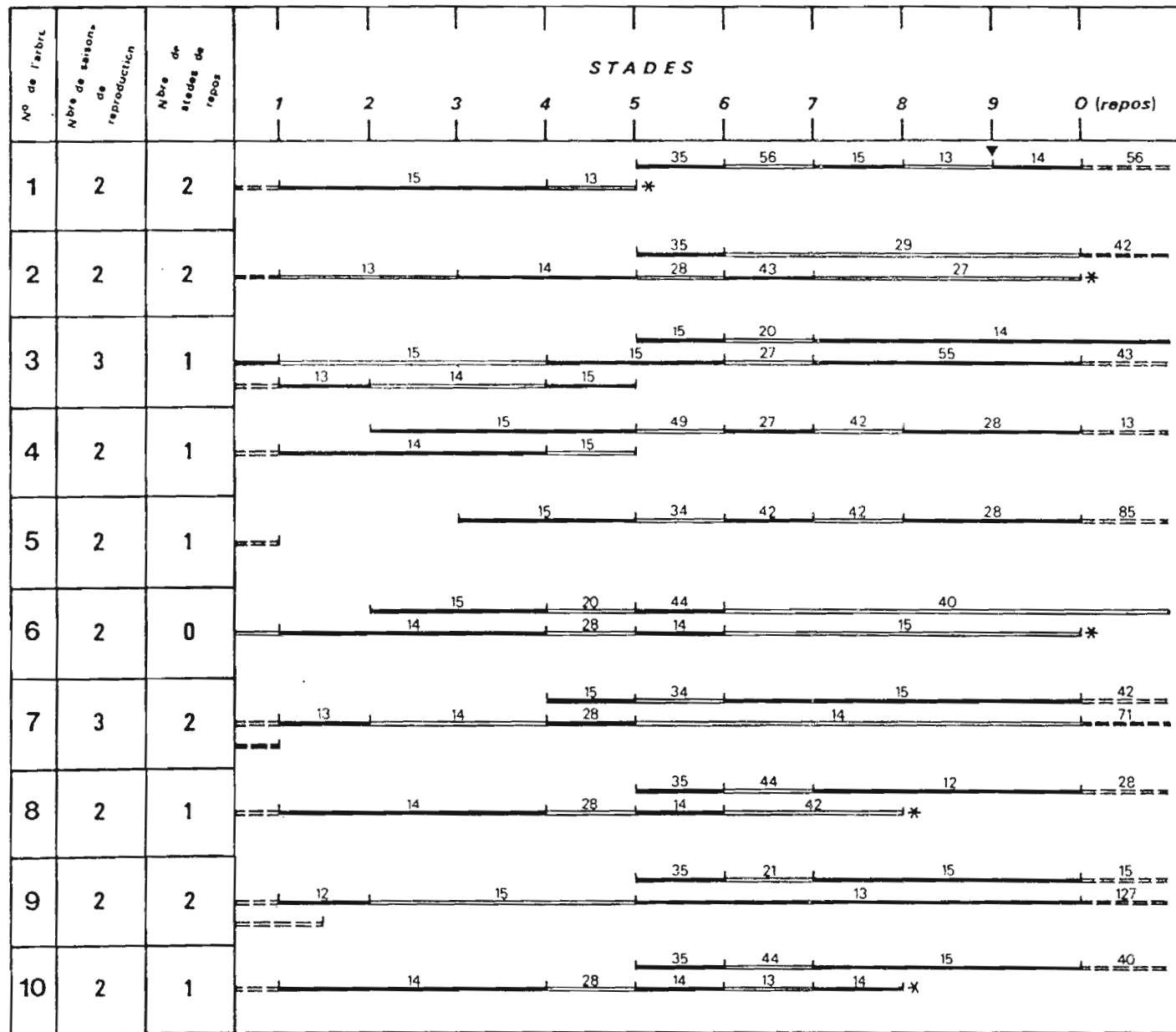
Tableau 3: Relevés des différents stades phénologiques (entre 0 et 9), caractérisant les 10 arbres (en colonne) de la station moyennement envahie par *Miconia*, aux 17 périodes effectuées.

RELEVÉS N° ARBRE	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15	T16	T17
1	5	6	6	6	7	7	8	9	1	4	5	6	6	6	7	0	0
2	6	7	1	3	4	5	5	6	6	7	0	0	0	1	2	4	5
3	6	6	1	3	5	6	6	7	0	0	0	0	0	0	0	0	1
4	5	5	5	6	6	7	0	0	0	0	1	3	5	5	5	6	6
5	5	7	1	3	5	7	7	0	0	0	0	0	1	4	5	6	6
6	6	6	1	3	5	7	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
7	4	6	6	6	6	7	7	7	8	8	0	0	1	3	5	6	6
8	4	6	6	6	6	7	7	7	7	8	0	0	0	0	0	0	0
9	3	4	5	5	6	7	8	0	0	0	0	0	0	1	2	4	5
10	4	6	6	7	8	9	9	0	0	0	0	0	1	4	5	5	6

Tableau 4: Relevés des différents stades phénologiques (entre 0 et 9), caractérisant les 10 arbres (en colonne) de la station très envahie par *Miconia*, aux 17 périodes effectuées.

RELEVÉS N° ARBRE	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15	T16	T17
1	3	5	6	6	8	0	0	0	0	0	0	0	1	2	4	5	6
2	8	8	1	3	4	6	8	8	0	0	0	0	0	1	2	4	6
3	8	8	8	0	0	0	0	0	1	4	9	0	0	1	2	4	6
4	8	1	3	9	0	0	0	0	1	4	9	0	0	0	0	0	1
5	3	5	5	5	6	6	7	1	3	4	0	0	0	0	0	0	1
6	7	7	8	1	2	0	0	1	3	4	5	5	6	6	9	9	0
7	8	8	8	0	0	0	0	0	0	0	1	3	5	6	9	0	0
8	1	4	5	5	5	6	6	6	7	0	0	0	0	0	0	0	1
9	8	8	1	3	5	5	6	7	1	4	0	0	0	0	0	0	0
10	6	7	1	3	5	5	6	7	2	4	5	6	7	0	0	0	0

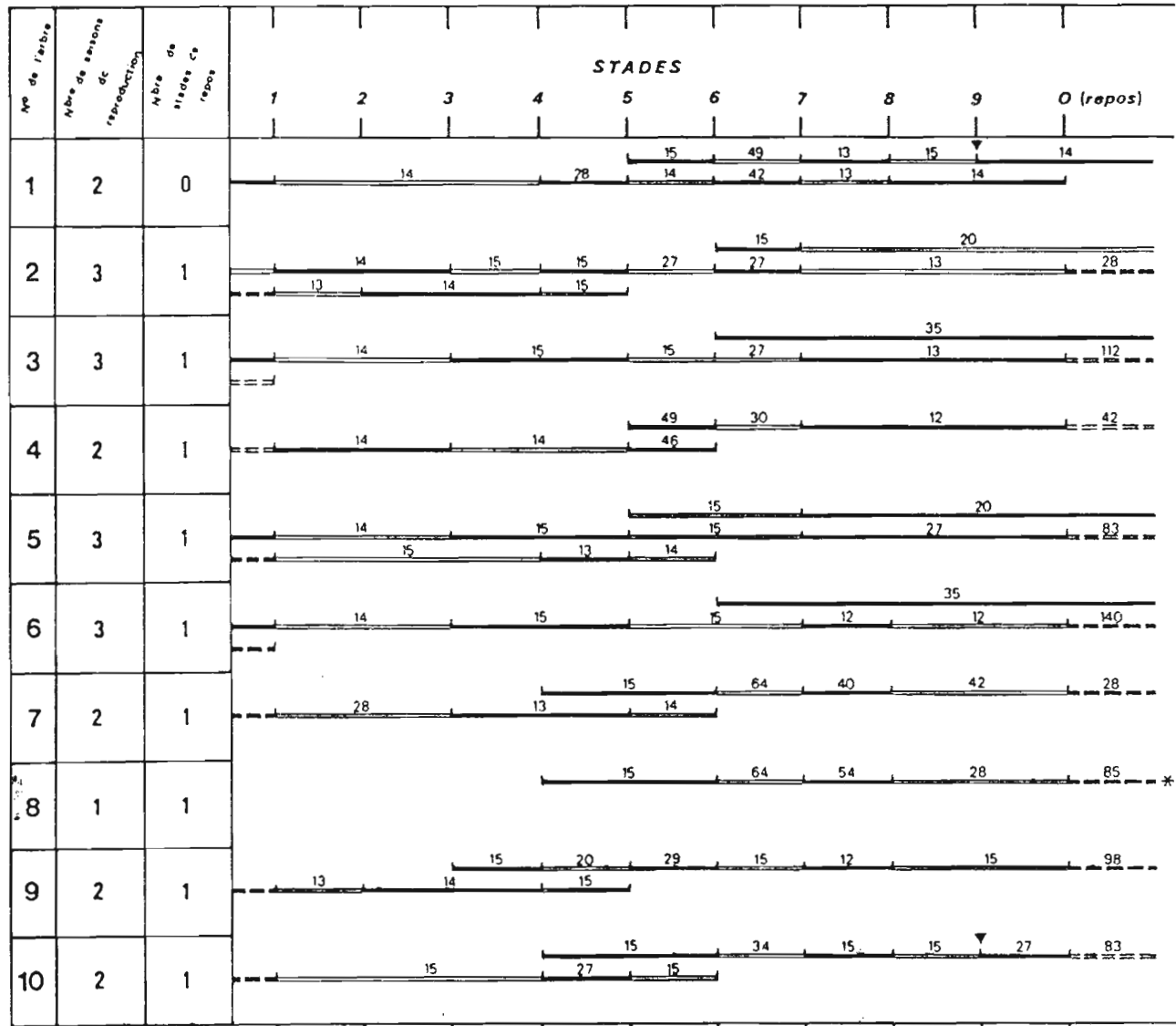
* disparition de panicule
 ▼ panicule pourri (1)
 15 nombre de jours



STATION PEU ENVAHIE

Figure 1: Représentation de la durée (en jours) des différents stades phénologiques (entre 0 et 9) pour chacun des 10 arbres de la station peu envahie. Cette représentation respecte l'ordre chronologique des 17 relevés effectués. Sont également notés dans cette figure les nombres de saisons de reproduction et de stades de repos pour les 10 arbres de la station.

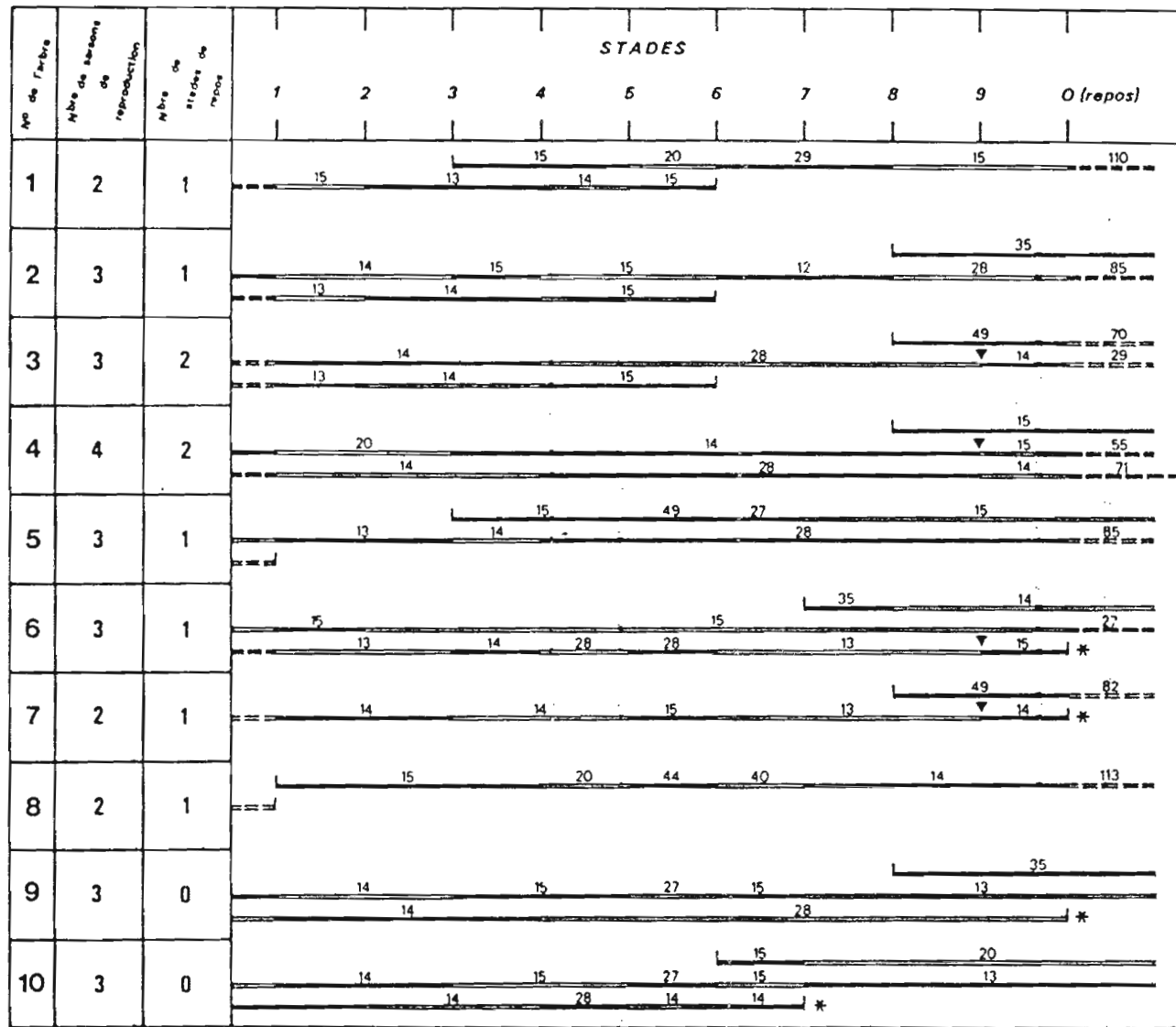
* disparition de pucelle
 ▼ pucelle pourri (2)
 15 nombre de jours



STATION MOYENNEMENT ENVAHIE

Figure 2: Représentation de la durée (en jours) des différents stades phénologiques (entre 0 et 9) pour chacun des 10 arbres de la station moyennement envahie. Cette représentation respecte l'ordre chronologique des 17 relevés effectués. Sont également notés dans cette figure les nombres de saisons de reproduction et de stades de repos pour les 10 arbres de la station concernée.

* disparition de panicule
 ▼ panicule pourri (A)
 15 nombre de jours



STATION TRÈS ENVAHIE

Figure 3: Représentation de la durée (en jours) des différents stades phénologiques (entre 0 et 9) pour chacun des 10 arbres de la station très envahie. Cette représentation respecte l'ordre chronologique des 17 relevés effectués. Sont également notés dans cette figure les nombres de saisons de reproduction et de stades de repos pour les 10 arbres de la station

Tableau 5: Représentation des stades phénologiques et de leur nombre, de tous les panicules (autres que celui suivi régulièrement) que peut porter un même arbre choisi au hasard parmi les 10 caractérisant la station peu envahie. Cette représentation concerné les 17 relevés effectués.

Arbre	Relevés	Stade du Panicule Observé	Stade phénologique des autres Panicules et leur nombre dans la ss-station peu envahie
1	T1	5	1 Panicule au stade 5 1 " " " 1 2 " " " 7
3	T2	6	1 Panicule au stade 1 1 " " " 5 4 " " " 6
5	T3	6	1 Panicule au stade 8 2 " " " 5 1 " " " 6 1 " " " 1
3	T4	1	1 Panicule au stade 6 1 " " " 7 2 " " " 8 2 " " " 2
9	T5	0	1 Panicule au stade 5 2 " " " 6
8	T6	7	1 Panicule au stade 6 2 " " " 1 1 " " " 8 1 " " " 5
1	T7	6	1 Panicule au stade 8 2 " " " 5 1 " " " 6 1 " " " 1
4	T8	7	1 Panicule au stade 1 1 " " " 5 1 " " " 6 4 " " " 7 1 " " " 8
1	T9	9	1 Panicule au stade 3 1 " " " 1 1 " " " 8
8	T10	4	1 Panicule au stade 7 4 " " " 6 3 " " " 4
2	T11	6	2 Panic. au stade 1 2 " " " 6
10	T12	6	1 Panicule au stade 6 9 " " " 1 2 " " " 3
6	T13	6	1 Panicule au stade 5 2 " " " 6 10 " " " 2 2 " " " 4
5	T14	0	1 Panicule au stade 7 2 " " " 6 1 " " " 1
8	T15	8	1 Panicule au stade 5 3 " " " 2 1 " " " 1 3 " " " 6
4	T16	4	1 Panicule au stade 1 2 " " " 0 2 " " " 4
3	T17	5	1 Panicule au stade 5 3 " " " 2 1 " " " 1

Ils révèlent l'absence de toute synchronisation dans la reproduction des panicules d'un même arbre. Prenons l'exemple de l'individu n°4 où 5 stades phénologiques différents coexistent.

A cette variabilité intra-individuelle, peut se rajouter celle notée à l'échelle même de l'inflorescence. En effet, il nous a été possible d'observer un panicule dont une séparation "quasi physique" en son milieu limitait une moitié constituée par des fruits au stade de fleurs (stade 3) et une autre constituée par des fruits mûrs (ou stade 6).

b) La station moyennement envahie

Les résultats trouvés dans le paragraphe précédent à savoir l'existence d'une variabilité inter et intra-individuelle, sont ici confirmés.

Le tableau 3 complété par une analyse de variance à un facteur montre une variabilité entre les arbres, significative à 1'/. . . (cf Annexe 3).

La figure 2 décrit également une telle variabilité: la durée des différents stades de maturation, le nombre de saisons de floraison (entre 1 et 3) et la durée de la phase dite d'"attente" (de 28 à 140 jours) variant suivant les arbres.

Comme précédemment, le relais entre une saison de fructification et la suivante, peut être différé ou immédiat. On peut illustrer le premier cas de figure par les arbres 4, 7, 9 et 10 et le deuxième cas par les individus 1, 2, 3, 5 et 6.

En revanche, le nombre d'arrêts entre deux saisons paraît ici plus constant (1 arrêt).

Le tableau 6 montre l'existence d'une reproduction "anarchique" entre les panicules d'un même arbre.

c) La station très envahie

Une analyse de variance à 1 facteur (Annexe 4) effectuée sur les données extraites du tableau 4 ne montre aucune variabilité inter-individuelle significative ($P < 0,63$) dans le déroulement de la reproduction.

Pourtant, l'examen détaillé des résultats du tableau 4, fait apparaître une toute autre conclusion. Comme dans les deux cas précédents, il semble n'exister aucune synchronisation entre les stades phénologiques des différents arbres. L'existence d'un grand nombre de "0" (ou "stade repos") et de "9" (stade de "pourriture") pourrait avoir masqué cette variabilité.

Ces disparitions et pourriture de panicules, qui interviennent (figure 3) à des phases aussi différentes que le bourgeon floral (arbre 6), la fleur (arbre 4) ou le fruit (arbres 3, 4, 5 et 9), pourraient être synonymes d'un mauvais état de "santé" de cette sous-station.

Tableau 6: Représentation des stades phénologiques et de leur nombre, de tous les panicules (autres que celui suivi régulièrement) que peut porter un même arbre choisi au hasard parmi les 10 caractérisant la station moyennement envahie. Cette représentation concerne les 17 relevés effectués.

Arbre	Relevés	Stade du Panicule Observé	Stade phénologique des autres Panicules et leur nombre dans la ss-station moyennement env.
2	T1	6	1 Panicule au stade 6 1 " " " 3 2 " " " 4 2 " " " 1 2 " " " 0
6	T2	6	1 Panicule au stade 7 5 " " " 6 4 " " " 5
3	T3	1	1 Panicule au stade 0 1 " " " 8 1 " " " 7
9	T4	5	1 Panicule au stade 1 2 " " " 7 4 " " " 5
10	T5	8	1 Panicule au stade 0 2 " " " 5
8	T6	7	1 Panicule au stade 5 2 " " " 0 1 " " " 7
3	T7	6	1 Panicule au stade 9 3 " " " 5 1 " " " 6 1 " " " 1 3 " " " 0
1	T8	9	1 Panicule au stade 1 1 " " " 0 1 " " " 7
5	T9	0	1 Panicule au stade 3 3 " " " 1 1 " " " 7 1 " " " 6 1 " " " 5
6	T10	0	1 Panicule au stade 7 2 " " " 8 1 " " " 4 2 " " " 5 1 " " " 1
9	T11	0	1 Panicule au stade 1 4 " " " 5
8	T12	6	1 Panicule au stade 3 1 " " " 1 4 " " " 6
10	T13	1	1 Panicule au stade 4 1 " " " 6 1 " " " 7 1 " " " 5
1	T14	6	1 Panicule au stade 3 4 " " " 1 1 " " " 6
3	T15	0	1 Panicule au stade 7 6 " " " 5 2 " " " 2
4	T16	6	1 Panicule au stade 1 1 " " " 5 1 " " " 4
8	T17	0	1 Panicule au stade 1 2 " " " 0 6 " " " 4

L'apparition de 4 panicules pourris, soit 40% de l'échantillon étudié, (tableau 4 et figure 3) et les observations transcrites dans le tableau 7, sembleraient confirmer cette hypothèse. Les résultats du tableau 7 montrent que sur les 17 relevés effectués, 10 (soit dans 60% des cas) se caractérisent par l'existence d'au moins une inflorescence pourrie.

La connaissance du facteur responsable d'une telle mortalité sera primordiale dans les moyens à mettre en place pour lutter contre cette espèce.

La figure 3 montre comme dans les deux sous-stations précédentes, une variabilité dans la durée des différents stades phénologiques, le nombre de saisons de floraison (entre 2 et 4), de phases de repos (entre 0 et 2) et leur durée (de 27 à 113 jours), suivant les individus.

Le tableau 7 révèle l'existence d'une reproduction "désordonnée" et "asynchrone" entre les panicules d'un même arbre.

En conclusion, il apparaît que:

- le déroulement de la reproduction de *Miconia* est un phénomène extrêmement complexe

- les connaissances acquises à ce jour (mettant en avant une forte variabilité inter et intra-individuelle) ne nous autorisent pas à définir une règle caractérisant la phénologie de la floraison et de la fructification de cette espèce, dans son ensemble.

3.1.2. A l'échelle de la sous-station

Nous rappelons qu'un stade moyen a été défini, par sous-station, comme étant celui où plus de 50% de l'ensemble des panicules sont au même stade de maturation.

Les figures 4, 5 et 6 décrivent la phénologie moyenne de la floraison et de la fructification, respectivement des sous-stations peu, moyennement et très envahies.

Ces trois figures montrent qu'à l'échelle de la sous-station, il n'existe **jamais** de phase dite de "repos" ou d'"attente" entre deux saisons de reproduction (cf photo 3, extraite de Chaîne 1988).

Cela signifie qu'**en permanence**, il y a production de fruits de *Miconia* et donc source de nourriture potentielle pour ses consommateurs.

On explique cela aisément, par la forte variabilité inter et intra-individuelle démontrées dans le paragraphe précédent.

En ce qui concerne la sous-station peu envahie (figure 4), on note que dans 13 relevés sur 17 (soit 76% des cas), les fruits sont au stade 5 (ou mûrs) c'est-à-dire non seulement

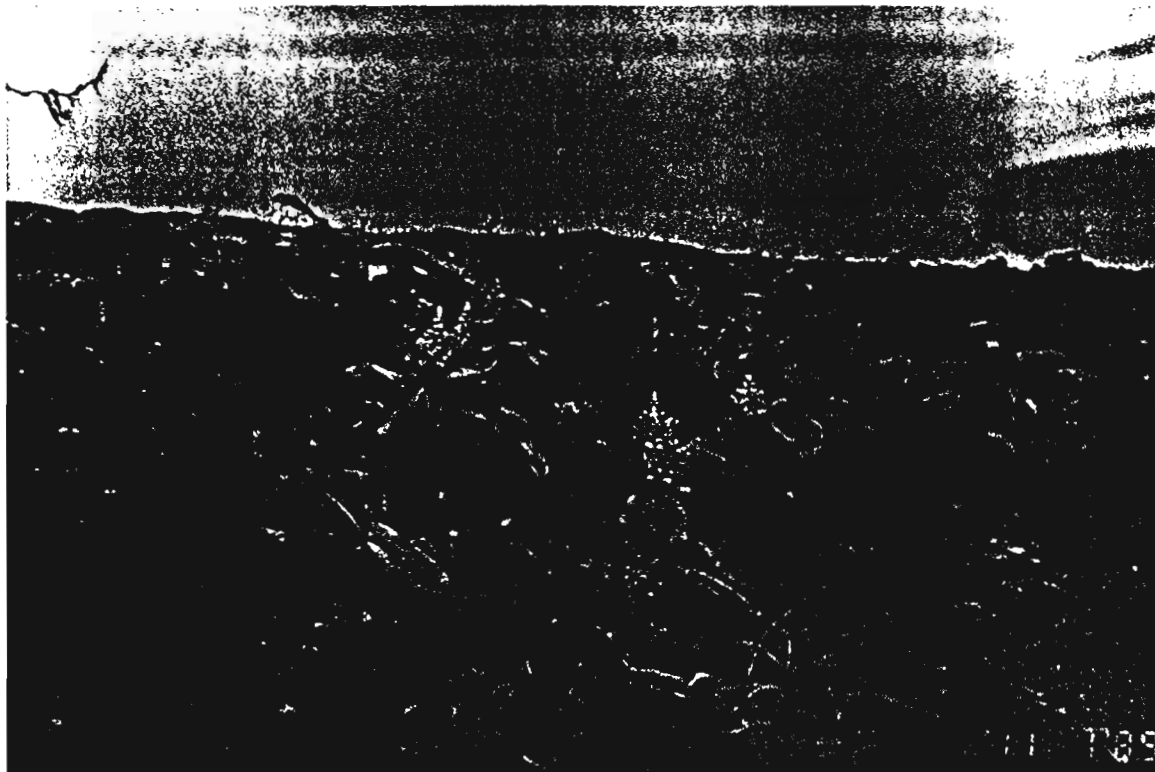


Photo 3: (extraite de Chainé 1986), représentation de deux jeunes oiseaux adultes de *Miconia calvescens* portant des parasites avec des fleurs blanches (stade 3) au centre et des groupes de fruits de couleur rouge violacé (stade 2) à gauche.

Tableau 7: Représentation des stades phénologiques et de leur nombre, de tous les panicules (autres que celui suivi régulièrement) que peut porter un même arbre choisi au hasard parmi les 10 caractérisant la station très envahie. Cette représentation concerne les 17 relevés effectués.

Arbre	Relevés	Stade du Panicule Observé	Stade phénologique des autres Panicules et leur nombre dans la ss-station très envahie
10	T1	6	4 Panic. au stade 1 3 " " " 9
6	T2	1	1 Panicule au stade 1 1 " " " 9
9	T3	5	1 Panicule au stade 1 2 " " " 5 2 " " " 4 3 " " " 8 1 " " " 1
7	T4	0	1 Panicule au stade 1 1 " " " 8 1 " " " 5
4	T5	0	1 Panicule au stade 5 1 " " " 6 4 " " " 9 2 " " " 1
6	T6	0	1 Panicule au stade 9 1 " " " 6
3	T7	0	1 Panicule au stade 3 2 " " " 8 1 " " " 1 1 " " " 9
1	T8	0	1 Panicule au stade 1
5	T9	3	1 Panicule au stade 3 3 " " " 1 1 " " " 5
10	T10	4	1 Panicule au stade 4 2 " " " 8 3 " " " 7
2	T11	0	1 " " " 9 2 " " " 1 2 " " " 8 1 " " " 6 1 " " " 4
9	T12	0	1 Panicule au stade 6 1 " " " 9 3 " " " 0
6	T13	6	1 Panicule au stade 5 1 " " " 1 1 " " " 6 3 " " " 9
2	T14	5	1 Panicule au stade 7 3 " " " 8 4 " " " 5 2 " " " 3
4	T15	0	1 Panicule au stade 7 5 " " " 9
8	T16	0	2 Panic. au stade 9 3 " " " 0
7	T17	0	1 Panicule au stade 4 1 " " " 5

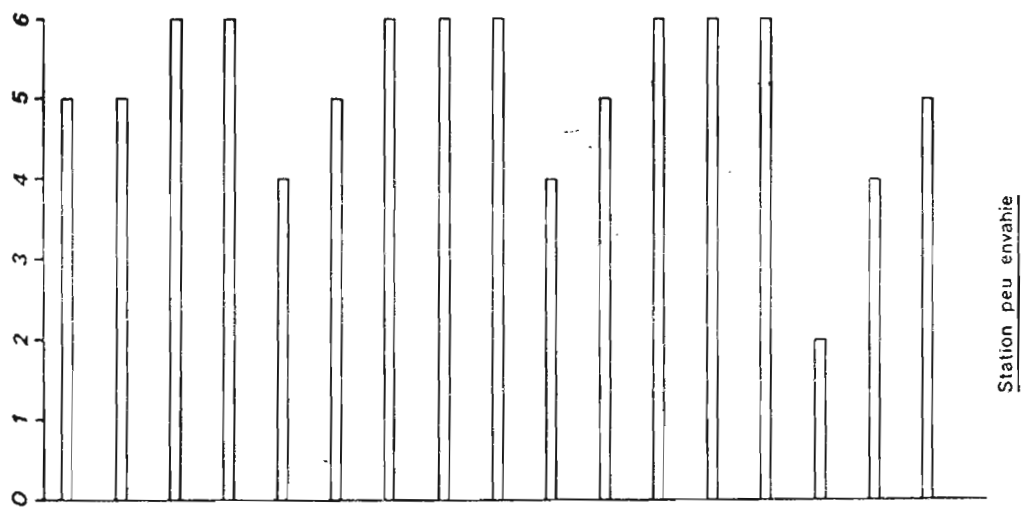


Fig. 4

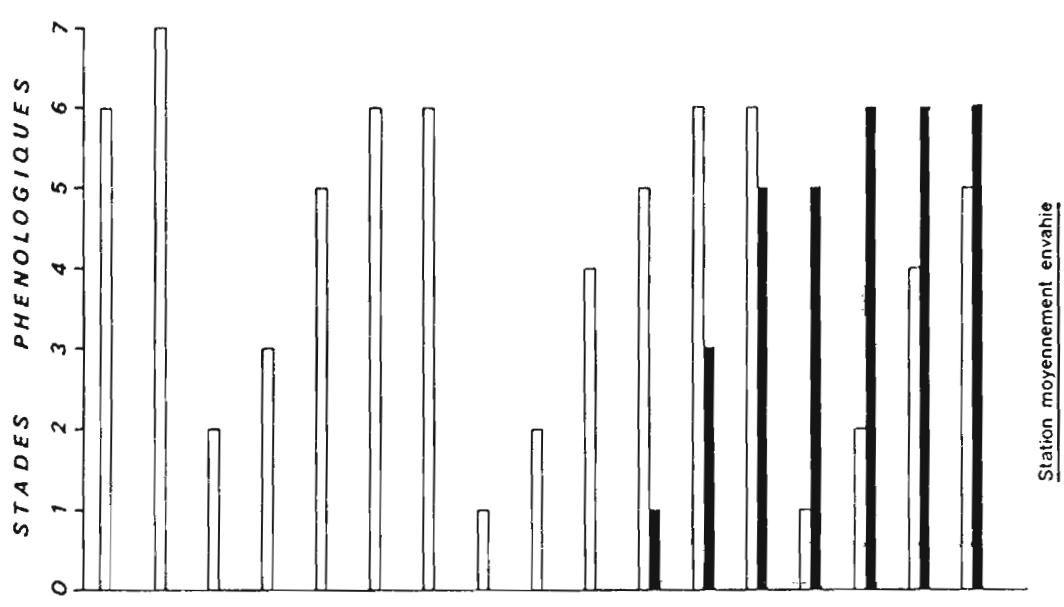
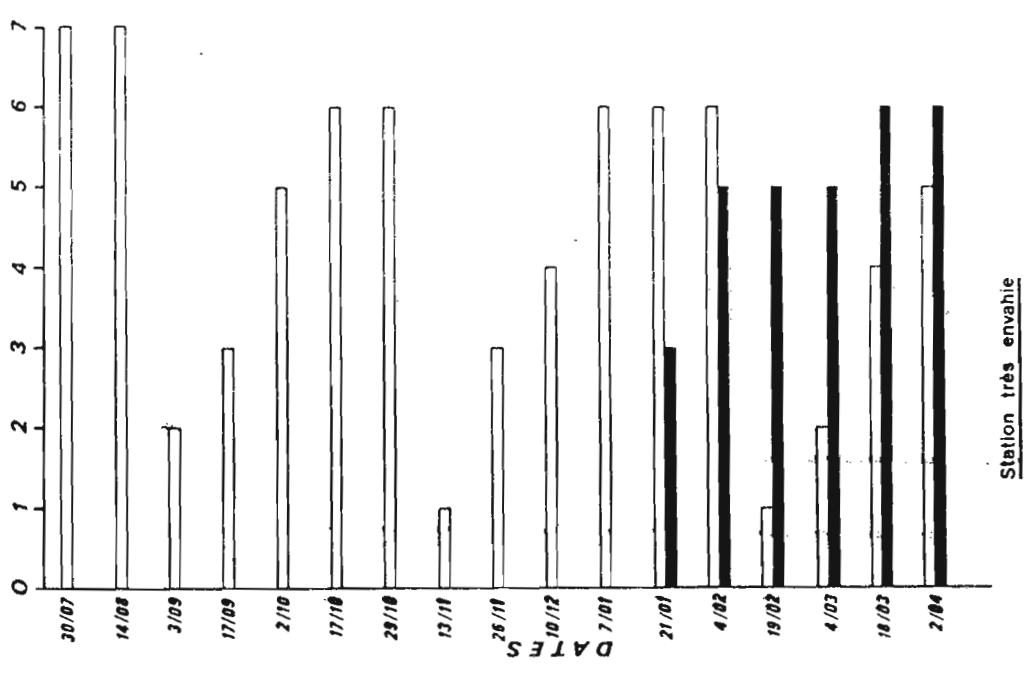


Fig. 5



stade moyen 1
stade moyen 2

Fig. 6

Figures 4, 5 et 6: Représentation du (ou des deux, suivant les cas) stade phénologique moyen, respectivement de la station peu, moyennement et très envahies, noté aux 17 dates comprises entre le 30 juillet 1990 et le 2 avril 1991.

consommables mais également dont les graines sont susceptibles de germer. Des expériences menées en laboratoire de mise en germination, réalisées une seule fois mais sur plusieurs fruits (5), ont permis de montrer que des graines issues de fruits de type 5 germent.

Une présence prolongée de fruits mûrs sur l'arbre peut s'expliquer de la façon suivante:

- les stades de début de floraison (à savoir 1, 2, 3 et 4) se succèdent relativement rapidement. Les figures 1, 2 et 3 montrent qu'ils peuvent s'échelonner entre environ 3 semaines et 1 mois et demi (et ce quel que soit le stade d'envahissement).

- une longue maturation des fruits. Les résultats des figures 1, 2 et 3 montrent qu'elle peut être de 80 jours soit le double de temps par rapport aux 4 premiers stades.

Alors que la sous-station peu envahie se caractérise par un seul stade phénologique moyen (figure 4), les sous-stations moyennement et très envahies (figures 5 et 6), elles, se caractérisent par deux stades moyens, en fin de relevés (de 11 à 17). Là encore, nous avons un exemple de l'extrême complexité de la reproduction de *Miconia*.

En considérant l'existence de ces deux stades moyens, les sous-stations moyennement et très envahies se caractérisent dans 70% des cas (12 relevés sur 17) par des fruits de type 5. Cela signifie, comme pour la première sous-station, une production quasi permanente de fruits consommables et dont les graines ont un fort pouvoir de germination.

La figure 7 représente les stades phénologiques moyens notés aux 17 relevés, pour les sous-stations peu, moyennement et très envahies. Il a été fait ici, abstraction de l'apparition d'un deuxième stade moyen en fin de relevés, pour les deux dernières stations.

Cette figure complétée par une analyse de variance à 2 facteurs (degré d'envahissement et relevés) montre la similitude (Annexe 5) de la phénologie moyenne de la floraison et de la fructification des trois sous-stations. De plus, un test de kruskal-Wallis (Annexes 6 et 7) réalisé sur le nombre de saisons de floraison et de phases dites d'"attente" ne montre aucune différence significative entre les sous-stations peu, moyennement et très envahies.

Ce résultat pourrait corroborer les observations réalisées à une plus grande échelle (celle de l'île) d'une synchronisation du déclenchement de la reproduction, entre un site d'étude et un autre.

Il existerait donc, une **homogénéité** "spatiale" dans le déroulement de la reproduction de *Miconia* à l'échelle de l'île et une **hétérogénéité** à l'échelle de l'arbre.

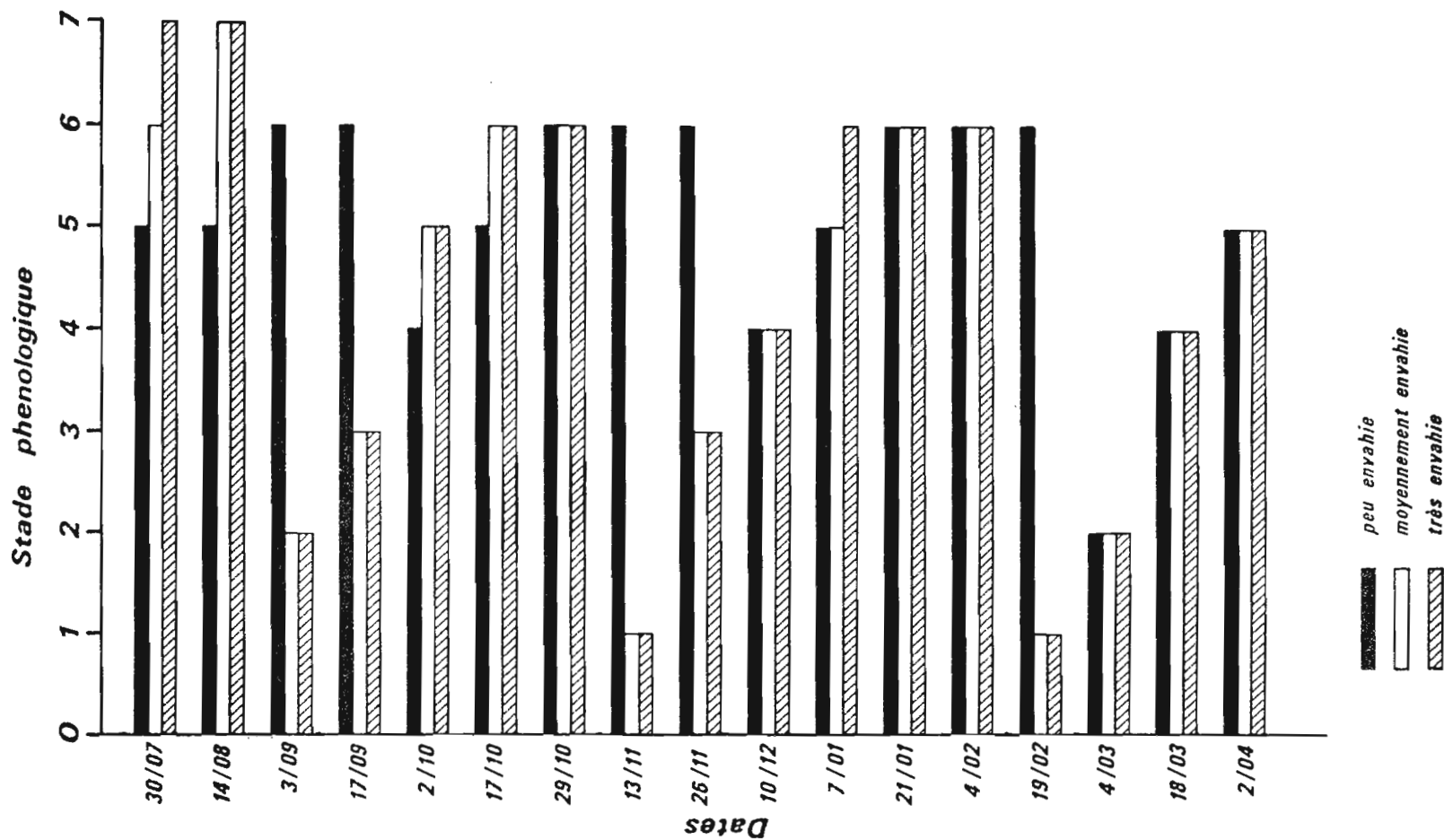


Figure 7: Représentation du stade phénologique moyen, des stations peu, moyennement et très envahies, noté aux 17 dates comprises entre le 30 juillet 1990 et le 2 avril 1991.

Cette extrême complexité montre la nécessité de mettre en place un programme de recherche pluridisciplinaire où la génétique des populations devrait occuper une place importante.

3.2. L'agent disséminateur

La liste des oiseaux observés dans un peuplement de *Miconia* et leur abondance ont été:

AU BELVEDERE

ESPECE	ABONDANCE
Vini à lunettes (nom tahitien)	
Zosterops à poitrine grise (nom français)	+++
<i>Zosterops lateralis</i> (nom latin)	
Merle des Molluques	
<i>Acridotheres tristis</i>	1
Vini	
Astrild à bec de corail	2
<i>Estrilda astrild</i>	
Bulbul à ventre rouge	
<i>Pycnonotus cafer</i>	5
Vini	
Munie à poitrine brune	1
<i>Lonchura castaneothorax</i>	
'Ope'a	
Hirondelle de Tahiti	2
<i>Hirundo tahitica</i>	

A MAHINA

ESPECE	ABONDANCE
<i>Zosterops lateralis</i>	+++
<i>Estrilda astrild</i>	3
<i>Pycnonotus cafer</i>	3
<i>Acridotheres tristis</i>	4
'U'upa	
Ptilope de la Société	2
<i>Ptilinopus purpuratus</i>	

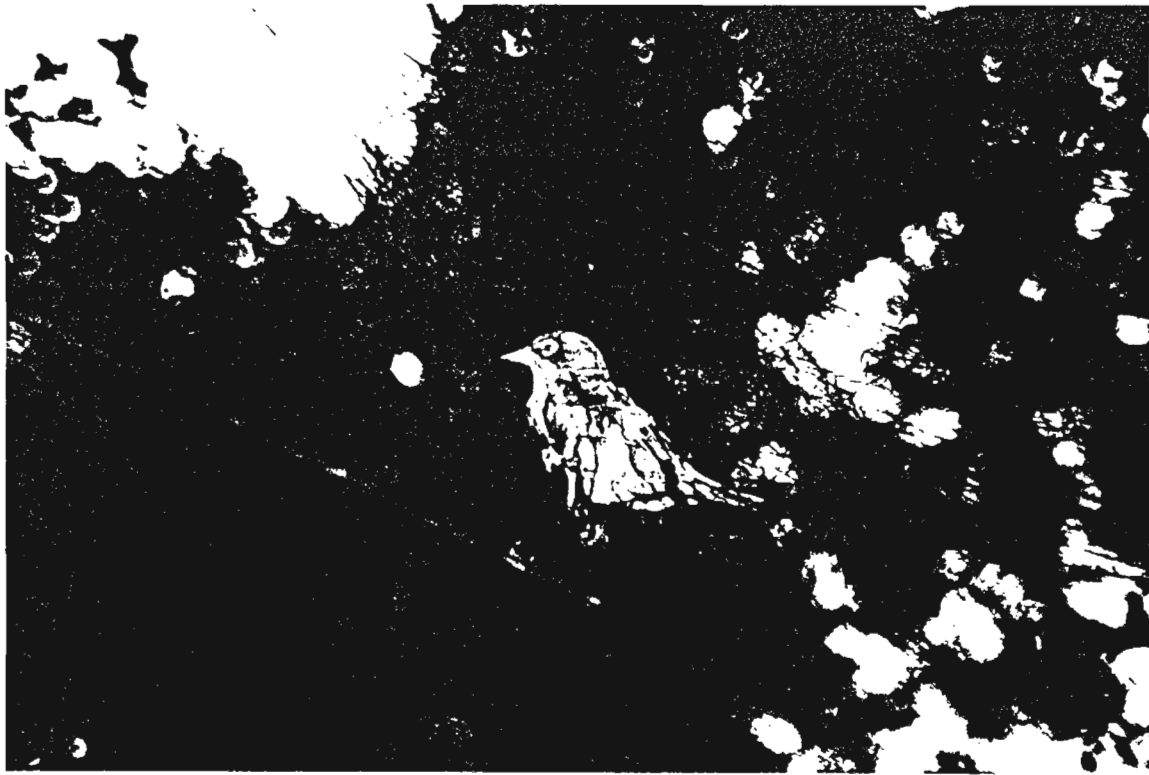


Photo 4: Un *Zosterops lateralis* capturé au filet.

Ruro 'Otatare
Martin-chasseur vénéré 1
Halcyon venerata

A TARAVAO

ESPECE	ABONDANCE
<i>Zosterops lateralis</i>	+++
<i>Pycnonotus cafer</i>	1
<i>Acridotheres tristis</i>	1
<i>Ptilinopus purpuratus</i>	1
<i>Lonchura castaneothorax</i>	2

A l'exception de l'Hirondelle de Tahiti qui est exclusivement insectivore, du Martin-chasseur qui se nourrit principalement d'invertébrés, les autres espèces rencontrées sont des disséminateurs potentiels de *Miconia*. En effet, ils sont tous au minimum granivores.

Quels sont les oiseaux disséminateurs de *Miconia* parmi ceux rencontrés?

La pose d'un filet japonais nous a permis de capturer 3 espèces de Vini: 38 *Zosterops* à lunettes, 5 *Astrild* à bec de corail, 4 *Munie* à poitrine brune. Les crottes récoltées et analysées révèlent que seul le *Zosterops lateralis* se nourrit de fruits de cette espèce et ce, presque exclusivement.

En ce qui concerne le Ptilope de la Société dont nous avons repéré un couple nicheur, aucune trace d'une consommation des baies de cette espèce envahissante n'a été décelée. Ce résultat a été obtenu en installant à 6-7m de l'endroit où nichait le couple, une bâche en plastique suffisamment grande pour recueillir les excréments des deux partenaires, se reliant pour couvrir et nourrir leurs jeunes.

Enfin, nous avons pu recueillir les fèces de Bulbul (au nombre de 5) et de Merle (au nombre de 4) après que ces derniers les aient éliminés au sortir d'un peuplement de *Miconia*. Nous avons comptabilisé 430 graines dans les excréments de Bulbul (soit 86 graines en moyenne par oiseau) et 0 graine dans ceux de Merle.

Le Zosterops lateralis (photo 4)

Définir avec précision l'abondance du *Zosterops* à poitrine grise est délicate. Ces oiseaux extrêmement mobiles (Thibault et Monnet, en prép.) se déplacent par bandes, dont le nombre d'individus peut varier entre 3 et plusieurs dizaines. Ils ne

sont pas territoriaux et leurs aller et venues incessants rendent difficile voire impossible leur individualisation.

Nous nous sommes cependant intéressés à l'étude de cet oiseau, pour deux raisons: c'est l'espèce numériquement la plus abondante en Polynésie (Thibault et Monnet en prép.; Falla et al. 1981) et surtout, elle a été introduite en 1937 (date de l'introduction de *Miconia*) à partir d'un stock d'oiseaux provenant de Tasmanie (Guild 1938, Holyoak et Thibault 1984, Jouanin 1962, King 1958).

Nous l'avons dit précédemment, 38 individus ont pu être capturés.

Le tableau 8 résume les résultats obtenus à partir des expérimentations de germination réalisées en laboratoire.

Nous avons récolté au total 2053 graines pour 38 *Zosterops* à lunettes capturés, soit une moyenne de 54,3 graines par oiseau. 433 graines ayant été attaquées par des champignons, le succès de germination a été calculé à partir de 1620 graines restantes.

Le tableau 8 montre qu'il existe deux catégories de graines: de **petites** et de **grosses** graines. Les premières ne germent jamais. Ce sont en fait des graines avortées. Elles représentent 30,5% de l'échantillon récolté: 494 contre 1126 grosses graines.

Sur les 1126 graines précédentes, 649 issues des crottes de *Zosterops* ont germé contre 686 issues de fruits cueillis à proximité des captures (soit respectivement 58 et 61% de succès de germination).

Les graines ne germent pas en bloc. La germination, en effet, reste étalée sur plusieurs mois pouvant aller jusqu'à 7 mois.

Le test U de Mann et Whitney (Annexe 8) réalisé sur le nombre de graines ayant germé et le test de Kolmogorov-Smirnov (Annexe 9) sur la vitesse de germination, montrent qu'il n'existe aucune différence significative entre des graines issues d'excréments de *Zosterops* et celles issues de fruits.

Les graines de *Miconia* sont disséminées par les oiseaux sans que ces derniers aient un effet significatif sur leur germination.

Ce résultat va à l'encontre de ce qu'estiment certains auteurs. Ces derniers pensent qu'un des avantages dont pourrait bénéficier la plante, dans le cas d'une dispersion par ornithochorie, serait l'amélioration de la capacité de germination des graines et l'accroissement de leur vitesse de germination (Ridley 1930; Turcek 1961; Van der Pijl 1982).

La courte durée du transit, de quelques minutes à 1/2 heure d'après Herrera (1984), Turcek (1961) et Sorensen (1984), limite fortement le rôle thermique et la scarification

Tableau 8: Date de capture des disséminateurs des baies de *Miconia*.
 Nombre de *Zosterops* attrapés et de graines de *Miconia*
 récoltées par jour de capture: proportion de petites
 graines (graines avortées) et de grosses graines (graines
 viables). Nombre moyen de graines par *Zosterops* capturé.
 Nombre total de petites et de grosses graines ayant germé,
 provenant des fèces de *Zosterops* et des fruits cueillis à
 proximité des captures. Date de mise en germination des
 graines issues des excréments et des fruits et date
 d'apparition de la première plantule.
 Au Belvédère: (1); Mahina (2) et Taravao (3).

DATE DE CAPT.	NBRE ZOST. CAPT.	NBRE TOTAL GRAI.	NBRE TOTAL PETI. GRAI.	NBRE TOTAL GROS. GRAI.	NBRE GRAI. PAR ZOST.	NOMBRE TOTAL GRAINES GERME				DATE MISE GERMINATION		DATE APPARITION PLANTULES	
						Zosterops		Fruit		Zost.	Fruit	Zost.	Fruit
						Pet. Grai.	Gros. Grai.	Pet. Grai.	Gros. Grai.				
13/8 ¹	5	433	223	210	86,6	Attaque par des champignons				Arrêt de l'expérimentation			
26/9	2	38	4	34	19	0	32	0	22	26/9	26/9	15/10	28/10
16/11	1	200	0	200	200	0	155	0	161	23/11	23/11	8/12	8/12
7/12	2	310	0	310	155	0	154	0	210	11/12	11/12	24/12	25/12
14/12	1	22	15	7	22	0	2	0	1	17/12	17/12	1/01	1/01
22/2	2	431	229	202	215,5	0	48	0	59	7/03	7/03	12/03	12/03
15/3	3	53	0	53	17,7	0	47	0	33	21/03	21/03	10/04	10/04
6/9 ²	2	85	39	46	42,5	0	30	0	0	7/09	7/09	26/09	-
17/10	1	24	11	13	24	0	6	0	6	20/10	20/10	11/11	11/11
19/10	3	1	0	1	0,33	0	1	0	1	20/10	20/10	9/11	9/11
24/10	1	0											
30/11	4	0											
12/12	4	0											
14/1	1	0											
20/2	1	1	0	1	1	0	1	0	1	22/2	22/2	7/03	8/03
4/10 ³	3	84	3	81	28	0	56	0	65	5/10	5/10	18/10	18/10
17/10	1	222	113	109	222	0	80	0	64	22/10	22/10	13/11	13/11
12/11	1	149			149		7		0	11	1		

chimique de la digestion (Debussche 1985) et explique certainement le résultat observé.

3.3. La banque de graines

Le tableau 9 représente le nombre total de graines de *Miconia* et des autres espèces présentes, ayant germé dans le sol prélevé dans sept stations. Nous rappelons que pour quatre d'entre elles (Onohea, Atimaono, Taravao et Hitiaa), 3 sous-stations ont été déterminées en fonction d'un degré d'envahissement faible, moyen et fort.

Figure également dans ce tableau, le nombre total de germinations des bacs dont le sol n'a pas été tamisé et qui ont de ce fait servi de témoins.

Comme on pouvait s'y attendre, il existe une différence importante de la banque de graines dans le sol entre une station peu envahie (en moyenne 80 graines) et très envahie (3300 graines). L'ordre de grandeur entre ces deux extrêmes est d'environ 40. Cet écart est considérablement diminué entre une station moyennement (2300 graines en moyenne) et très envahie. (3300); la différence n'est plus que d'environ 1000 graines, soit un ordre de grandeur de 1,4.

Le tableau 9 complété par trois tests de Kruskal-Wallis (Annexes 10, 11 et 12) montre qu'il existe une différence significative du nombre de graines de *Miconia* stockées dans le sol, entre les 5 stations testées et ce, quel que soit le degré d'envahissement considéré.

Le test de Newmann-Keuls (Annexes 13, 14, 15) réalisé à la suite des tests H a permis de constater que:

- les 5 stations peu envahies se caractérisent par une banque de graines différente. **Onohea** étant la station où le stock est le plus faible et **Hitiaa** le plus fort.

- les stations moyennement envahies de **Mahina** et d'**Atimaono** ont un stock de graines équivalent. Il en est de même pour **Onohea** et **Hitiaa**. Seule la station de **Taravao** a une banque de graines différente de toutes les autres.

- les 5 stations très envahies différent totalement entre elles. **Onohea** et **Hitiaa** sont les deux stations où le stock de graines dans le sol est le plus élevé (entre environ 4000 et 5000 graines) et **Atimaono** et **Taravao**, les deux stations où il est le plus faible (entre environ 2000 et 2500 graines, soit 2 fois moins). Si l'on se reporte à l'histoire de l'invasion de *Miconia*, (cf carte 3, extraite de Birnbaum 1990) **Taravao** et **Atimaono** correspondent aux deux premières zones d'introduction. Ce sont de ce fait les stations les plus anciennement envahies.

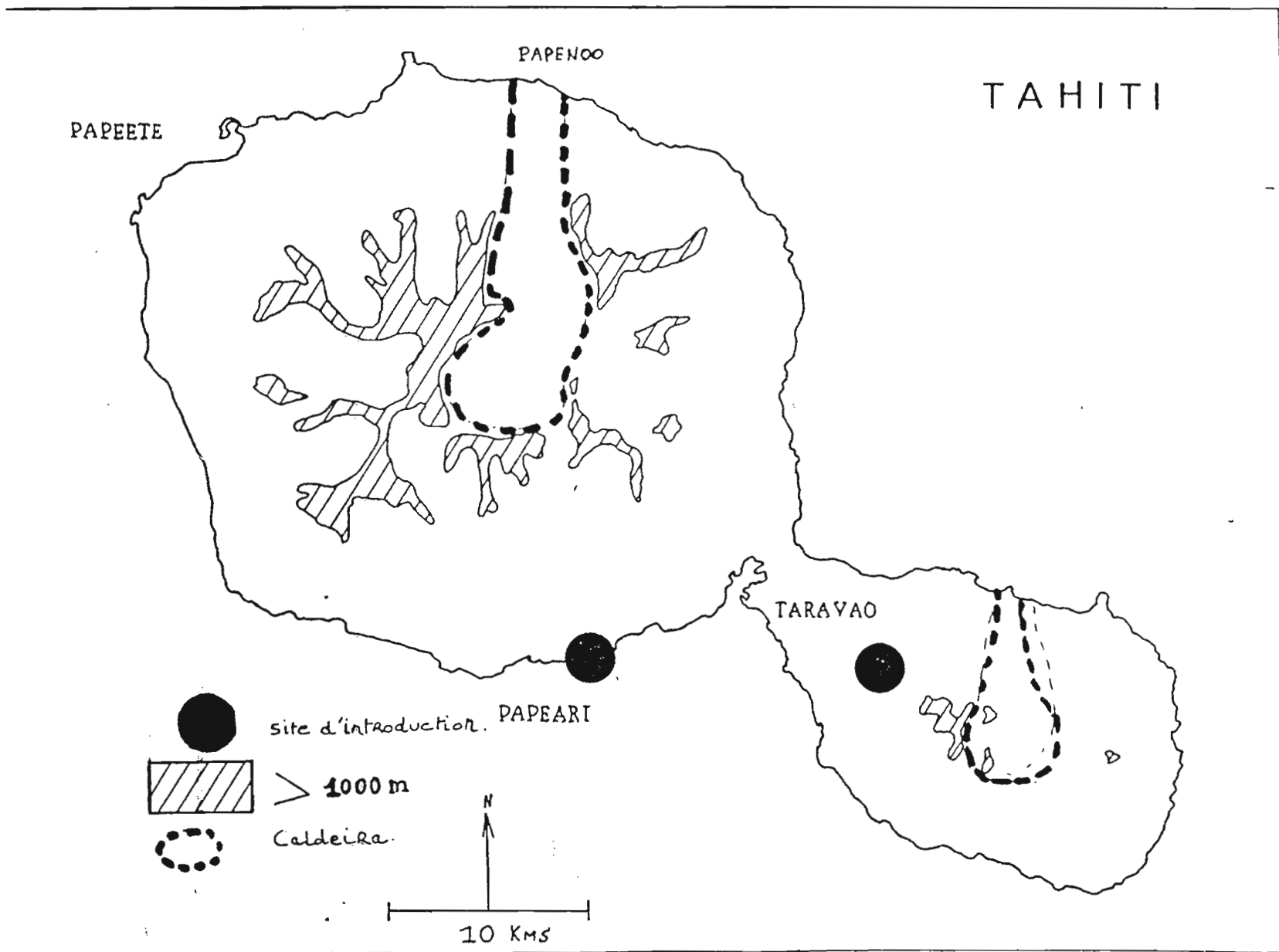
Comment peut-on alors expliquer que la banque de graines y soit la plus faible?

Tableau 9: Nombre de graines de *Miconia* et des autres espèces (de A à H) contenues dans le sol des 4 échantillons des stations du Fic Vert, Mahina, Belvédère et des 3 sous-stations (peu, moyennement et très envahies) d'Onoheha, Atimaono, Taravao et Hitiaa. Figure également le nombre de graines de *Miconia* et des autres espèces recensées (de A à J) dans le sol de bacs témoins non tamisés.

STATION	BAC 1		BAC 2		BAC 3		BAC 4		BAC TEMOIN	
	Miconia	Autres	Miconia	Autres	Miconia	Autres	Miconia	Autres	Micon.	Autres
PIC VERT (1)	24	0	31	0	33	0	21	0	BT/B4 38	BT/B4 3G 2D 2F 1K
MAHINA (2)	84	1A	119	0	73	0	134	0		
BELVEDERE (3)	3806	1A 1H	3344	0	3646	0	2892	3D 2A		
ONOHEHA (1)	11	0	19	1A 1B	22	11A 1C	18	2G 2B	BT/B1 24	BT/B1 3E 1B 1G
ONOHEHA (2)	3990	0	3036	5A 2B	3860	0	3884	1C		
ONOHEHA (3)	4303	0	3819	0	4244	0	4388	3A		
ATIMAONO (1)	63	1A	69	0	87	0	73	0		
ATIMAONO (2)	113	0	143	0	115	1A	100	0	BT/B4 93	BT/B4 1G 10I 1D 1F
ATIMAONO (3)	1796	0	2036	0	1842	2B	1292	2B		
TARAVAO (1)	98	1F 5G 3H	147	3E	119	3E	87	0	BT/B4 103	BT/B4 0
TARAVAO (2)	1378	0	1355	0	1803	0	1249	0		
TARAVAO (3)	2538	1D	2342	0	2104	0	2025	1A		
HITIAA (1)	161	0	169	0	189	0	186	4D		
HITIAA (2)	3192	0	3634	2A	3469	0	3068	7D		
HITIAA (3)	5312	3D	4989	1D	4596	0	5146	0		

(1): invasion faible (5 à 20% de recouvrement)
(2): " moyenne (40 à 60% ")
(3): " forte (> 75% ")

Carte 3: (extraite de Birnbaum 1990)



Plusieurs hypothèses peuvent être proposées:

- la nature du sol et ses contraintes physico-chimiques.
- une production de fruits et donc de graines plus faible, relative à l'âge plus avancé des deux populations, ce qui signifierait un effort de reproduction âge-dépendant.
- un début de manifestation de "mauvais état de santé" des deux populations.

Les observations réalisées sur le terrain et notamment à Taravao tendraient à écarter les deux dernières hypothèses. En effet, cette station paraît tout à fait "saine" et le nombre d'inflorescences et d'infrutescences produites demeure parmi les plus élevés entre les sept stations étudiées. Reste alors à tester la première hypothèse par des analyses physico-chimiques adaptées au problème posé.

Quant aux graines des autres espèces (tableau 10), un test de Mann et Whitney (Annexes 16 et 17) révèle l'absence d'un effet significatif du tamisage sur leur émergence. Cette non-signification du test tient à la petite taille de l'échantillon; l'examen détaillé du tableau 10 montrant une apparente différence entre le nombre d'espèces et d'individus provenant de bacs où le sol a été tamisé et ceux où il ne l'a pas été. Il faudrait recommencer le test sur un plus grand échantillon.

8 espèces différentes ont été recensées dans les bacs tamisés. Il nous a été impossible de déterminer la classification taxonomique de ces espèces du fait de leur mortalité précoce. Mortalité que l'on peut attribuer à une faible luminosité. Nous rappelons que la lumière simulée sous ombrière était équivalente à celle que l'on peut enregistrer sous une forêt bien envahie par *Miconia*. Birnbaum (1989) note que sous une couverture monospécifique, une luminosité équivalente à 0,5-0,8% n'autorise la régénération que de *Miconia*.

On peut néanmoins estimer que, effet du tamisage et de la luminosité mis à part, la régénération des espèces indigènes est très faible voire négligeable comparativement à celle de *Miconia* (2ème partie de ce rapport), et ce quel que soit le degré d'envahissement.

4. DISCUSSION

Mâturation différée des fruits

La phénologie de la floraison chez *Miconia* consiste en un étalement sur 3 semaines à 1 mois 1/2 de la production de fleurs, à l'échelle d'un individu. La fructification est également asynchrone et étalée sur 2 à 3 mois.

Tableau 10: Nombre d'espèces et nombre d'individus contenus dans le sol des bacs tamisés et non tamisés (ou bacs témoins).

BAC OU SOL TAMISE	BAC TEMOIN	BAC OU SOL TAMISE	BAC TEMOIN
Nombre d'espèces		Nombre d'individus	
0	4	0	8
2	3	12	5
0	4	0	13
0	0	0	0

On estime qu'il existe environ 4 saisons de floraison par an. En raison d'une forte variabilité inter et intra-indivuelle, ces périodes de reproduction se succèdent sans interruption à l'échelle de l'arbre. Cela a pour conséquence directe, la production, à l'échelle de la station, "quasi permanente" de fruits consommables et à fort pouvoir germinatif tout au long de l'année.

Du fait de leurs caractéristiques (taille, couleur, cf Wheelwright 1988, Snodderly 1989, Willson et Thompson 1982, Willson et Melampy 1983, Janson 1983), les fruits de *Miconia*, sont attractifs pour des oiseaux frugivores, qui ont donc la possibilité de les consommer et de ce fait de les disperser quasiment en permanence.

Cependant, une disponibilité alimentaire en continu peut avoir comme contre-effet (Thébaud 1989):

- une augmentation du gaspillage de fruits. Howe et Estabrook 1977, montrent que la satiété des frugivores à un instant donné, augmente ce gaspillage. De son côté, Janzen (1977) révèle qu'un fruit abîmé est plus vulnérable à une attaque par des insectes ou des agents microbiens, perturbant alors la dissémination des graines.

- une limitation des déplacements et de ce fait de la dissémination.

Gorchov (1988) montre que la proportion de graines qui sera déposée loin sera d'autant plus grande que la recherche de nourriture sera importante.

En raison de la grande mobilité (Thibault et Monnet, en prép.) et du caractère non-territorial du *Zosterops* à poitrine grise, on peut exclure un tel contre-effet.

Rôle des disséminateurs

Dans cette étude, la consommation des baies de cette peste végétale est liée pour l'essentiel à 2 espèces: le Bulbul et surtout le *Zosterops* à lunettes. Le rôle des oiseaux dans le transport non aléatoire des graines vers des sites privilégiés de germination et de croissance a été mis en avant par Howe et Smallwood (1982). Leur hypothèse repose sur l'observation que (Thébaud 1989):

- les arbustes à fruits charnus sont souvent concentrés dans les trouées plutôt que dans les sous-bois

- les captures aux filets d'oiseaux frugivores reflètent souvent ces concentrations (cf aussi Blake et Hoppes 1986; Debussche et Isenmann, sous presse). Cela signifie qu'un des avantages pour les plantes à être disséminées par des frugivores pourrait résider dans la "pluie de graines" dirigée vers les milieux favorables dont la répartition irrégulière est imprévisible dans l'espace et dans le temps (cf Murray, 1988).

Dissémination et banque de graines

La densité des graines stockées dans le sol des stations très envahies peuvent atteindre plus de 5000 graines pour une superficie de 900cm .

La dissémination par les oiseaux peut-elle être responsable de densités aussi importantes? La dissémination à longue distance peut être considérée comme un phénomène marginal. Hoppes (1988) en zone tempérée, ainsi que Cheke et al. (1979), Uhl et Clark (1983), Thébaud (1989) en zone tropicale, ont mis l'accent sur les très faibles "pluies de graines" occasionnées par les oiseaux disséminateurs sous un couvert forestier.

Si on considère le nombre moyen de graines de *Miconia*, contenues dans un fèces d'oiseau, à savoir 54,3 graines, les résultats du paragraphe 3.2., révèlent que 30% d'entre elles sont des graines avortées. Reste alors environ 38 graines viables. Les expérimentations de mise en germination montrent que sur l'échantillon étudié, 58% germent. Des 38 graines précédentes vont donc apparaître 22 plantules. Ce qui paraît négligeable par rapport à la quantité impressionnante de graines produites par un pied adulte, d'une valeur minimale de 360.000 graines (cf Birbaum 1989).

De plus, les observations relatives au nombre de visites effectuées par les oiseaux à 2 individus-mères porteurs d'infrutescences dont la majorité était en fin de maturation, laissent à penser qu'effectivement les oiseaux n'ont pas constitué le moteur essentiel de l'invasion de cette peste végétale à Tahiti. En effet, nous avons réalisé 6 heures (3 X 2 heures) d'observations dans une station où *Miconia* représentait 60% de recouvrement; les autres espèces étant pour la majorité des arbres fruitiers comme le Goyavier de Chine ou un arbre d'ornementation le Tulipier du Gabon. Une cinquantaine d'oiseaux a été observée dont une quarantaine de Zosterops à lunettes, 5 Bulbul et 3 Merles. Aucun oiseau n'a été vu dans *Miconia*. De même, aucune tentative d'approche n'a été notée. En revanche, le Goyavier de Chine et le Tulipier du Gabon, ont été souvent fréquentés. 16 individus ont été notés dans le Goyavier et 23 dans le Tulipier.

En présence d'autres arbres plus attractifs, *Miconia* est délaissé par les oiseaux. Il ne constitue donc pas une nourriture de choix.

Ainsi, tout porte à penser que la part prise par les oiseaux dans l'ampleur de ce que l'on observe aujourd'hui, à savoir une implantation quasi totale de cette peste sur l'île de Tahiti, est minime.

Thébaud (1989) montre que la plupart des graines qui sont déposées en forêt ne proviennent pas d'une dissémination par les oiseaux (Thébaud 1989). En particulier, dans les zones à fortes pentes et à forte pluviosité, les eaux de pluie qui ruissellent peuvent disperser de grandes quantités de graines (Ridley 1930). Les graines de *Miconia* qui sont petites (1mm) et légères peuvent ainsi être déplacées et s'accumuler dans

les dépressions ou dans les anfractuosités avant de s'infiltrer dans le sol avec l'eau de pluie.

En revanche, le rôle que l'on pourrait attribuer aux oiseaux disséminateurs serait, du fait de leur grande mobilité, notamment du *Zosterops* à lunettes (plusieurs centaines de kilomètres au-dessus de la mer, Thibault et Monnet, en prép.), d'avoir permis le transport régulier de graines à longue distance et déterminé leur installation dans des sites éloignés les uns des autres, divers et variés et répartis sur l'ensemble de l'île.

Thibault et Monnet (en prép.) notent que le *Zosterops lateralis* introduit en 1937, est très abondant et présent dans tous les types d'habitats, régions anthropisées (jardins, cultures), forêts secondaires dans les vallées et forêts des nuages jusqu'aux plus hautes altitudes. Ils ajoutent que c'est la seule espèce terrestre fréquemment rencontrée au-dessus de 1500m d'altitude et jusqu'aux plus hauts sommets de l'île (2241m).

Le *Zosterops* a commencé à devenir très abondant dans les années 70 et depuis, ses effectifs et la colonisation de nouvelles îles autour de Tahiti, ne cessent d'augmenter. Doit-on y voir un parallèle avec l'invasion de *Miconia*? La propagation de cette espèce pourrait avoir provoqué une explosion démographique du *Zosterops* aboutissant à une sursaturation de la population de Tahiti, avec l'obligation d'aller coloniser de nouveaux espaces. Thibault et Monnet (en prép) montrent effectivement que la saturation des effectifs d'une île peut intervenir relativement rapidement.

5. CONCLUSION

Les nombreuses capacités compétitrices de cette espèce envahissante:

- quantité importante de graines produites (environ 360.000 graines par arbre) et disséminées quasiment **en permanence**

- nombre impressionnant de graines stockées dans le sol
- capacité à réitérer végétativement
- plasticité morphologique en cas de stress
- germination des graines dans des conditions limites de milieu: de luminosité, par exemple (0,5 à 0,8%, Birnbaum 1989) ou voire en toute absence d'hydratation. En effet, nous avons pu obtenir la germination de graines de *Miconia* laissées volontairement sans être arrosées pendant plus de trois mois et demi. Il a suffi de 10 jours pour qu'après avoir réparti 100 graines, sur du coton imbibé d'eau, 80% d'entre elles germent.

et l'ampleur de son extension (plus des 2/3 de l'île de Tahiti sont aujourd'hui atteints) font de cette espèce un exemple "exceptionnel" d'invasion biologique. Un exemple qui met en avant, l'urgence de la mise en place d'un projet d'éradication ou de contrôle de cette peste végétale afin de préserver l'écosystème tahitien, qui comme tout écosystème insulaire, est un véritable laboratoire de l'évolution.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIRNBAUM P., 1989 - *Miconia calvescens* DC. Une Melastomataceae perturbatrice de l'Ecosystème tahitien. Rapport préliminaire et perspectives scientifiques d'une lutte biologique. Rapport de stage I, ORSTOM.

BIRNBAUM P., 1990 - Exigences et tolérances de *Miconia calvescens* à Tahiti. De la population à l'individu. Rapport de stage II, ORSTOM.

BLAKE J.G. et HOPPES W.G., 1986 - Influence of resource abundance on use of treefall gaps by birds in an isolated woodlot. *Auk*: 328-340.

CHAINE M., 1988 - Etude de la richesse floristique des communautés végétales envahies par *Miconia calvescens* DC dans 6 zones-test de l'île de Tahiti. Rapport de stage, ORSTOM.

CHEKE A.S., NANAKORN W. et YANKOSES C., 1979 - Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical forest in northern Thailand. *Biotropica*, 11: 88-95.

DEBUSSCHE M., 1985 - Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines de plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 6 (20), 4: 365-374.

FALLA R.A., SIBSON R.B. et TURBOTT E.G., 1981 - *Collins guide to the birds of New-Zealand*. Collins, Auckland.

GORCHOV D.L., 1988 - Does asynchronous fruit ripening avoid satiation of seed dispersers? A field test. *Ecology*, 69: 1545-1551.

GUILD E., 1938 - Tahitian aviculture. *Acclimatation of foreign birds. Avic. Mag.*, 3: 8-11.

HERRERA C.M., 1984 - Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609-617.

HERRERA C.M., 1985 - Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44: 132-141.

HOLYOAK D.T. et THIBAUT J.C., 1984 - Contribution à l'étude des oiseaux de Polynésie orientale. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* (série A), 127: 1-209.

HOPPES W.G., 1988 - Seedfall of several species bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology*, 69: 320-329.

HOWE H.F., 1984 - Constraints on the evolution of mutualism. *Am. Nat.*, 123: 764-777.

- HOWE H.F. et ESTABROOK G.F., 1977 - On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.*, 111: 817-832.
- HOWE H.F. et SMALLWOOD J., 1982 - Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13, 201-228.
- JANSON C.H., 1983 - Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- JANZEN D.H., 1977 - Why fruits rot, seeds mold and meat spoils. *Am. Nat.*, 111: 691-713
- JOUANIN C., 1962 - *Zosterops lateralis* (Latham) à Tahiti. *Ois. Rev. fr. Orn.*, 32: 280-281.
- KING J.E., 1958 - Some observations on the birds of Tahiti and the Marquesas islands. *Elepaio*, 19: 14-17.
- MURRAY K.G., 1988 - Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs*, 58: 271-298.
- RIDLEY H.N., 1930 - *The dispersal of plants throughout the world*. Reeve & Co, Ashford, Great Britain, 744p.
- SNODDERLY D.M., 1979 - Visual discriminations encountered in food foraging by a neotropical primate: implications for the evolution of color vision. In *The Behavioral significance of color* (ed E.H. Burt). Garland Press, New York: 238-281.
- SORENSEN A.E., 1984 - Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preference in european blackbirds (*Turdus merula*). *J. An. Ecology*, 53: 545-557.
- THEBAUD C., 1989 - Contribution à l'étude des plantes étrangères envahissantes à la Réunion. Rapport IRAT, Réunion.
- THIBAUT J.C. et MONNET C., en prép. - Le *Zosterops* à poitrine grise, *Zosterops lateralis* (Latham) en Polynésie: un oiseau introduit devenu colonisateur actif.
- TURCEK F., 1961 - *Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze*. Vydavatel'stvo Slovensky Akademie vied, Bratislava, 330p.
- UHL C. et CLARK K., 1983 - Seed ecology of selected amazon basin successional species. *Botanical Gazette*, 144: 419-425.
- van der PIJL L., 1982 - *Principles of dispersal higher plants*. 3rd ed. Springer-Verlag, Berlin.
- WHEELWRIGHT N.T., 1988 - Fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the Tropics and Temperate Zone. *Tree*, (vol. 3), 10: 270-274.

WHEELWRIGHT N.T. et ORIANIS G.H., 1982 - Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.* 119: 402-413.

WILLSON M.F. et THOMPSON J.N., 1982 - Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are "green". *Can J. Bot.*, 60: 701-713.

WILLSON M.F. et MELAMPY M.N., 1983 - The effect of bicolored fruit displays on fruit removal by avian frugivores. *Oikos* 41: 27-31.

Impact de *Miconia calvescens* sur la communauté des espèces végétales indigènes

GAUBERT H. et FLORENCE J.
ORSTOM, BP 529 Papeete-Tahiti

1. INTRODUCTION

Miconia calvescens DC. (Melastomataceae) dont l'introduction à Tahiti remonte à 1937, s'est rapidement naturalisée dans les forêts primaires et secondaires. Depuis 1983, date du passage des derniers cyclones, elle occupe les 2/3 de l'île (cf carte 1, Birnbaum 1990).

Son mode architectural de développement, une compétition élevée, au niveau de l'eau et des éléments nutritifs absorbés par son système racinaire, la quantité impressionnante de graines produites (environ 360.000 graines par arbre) en continu, la capacité de réitérer végétativement et la plasticité morphologique en cas de stress lui confèrent un avantage certain dans la régénération et l'occupation de l'espace, aboutissant alors dans certaines parties de l'île, à une forêt monospécifique.

Birnbaum (1990) estime que d'ores et déjà un quart des espèces endémiques de Tahiti est menacé (cf tableau 1, extrait de Birnbaum 1989). Il note également qu'en l'absence d'un véritable pivot, le réseau de racines superficielles et tentaculaires est responsable d'une déstabilisation des sols.

Nous nous proposons donc de mesurer l'impact de *Miconia* sur la dynamique des espèces végétales indigènes en comparant leur potentiel de régénération. Ne pouvant suivre l'évolution temporelle de l'envahissement de cette peste végétale, depuis son stade initial jusqu'à son stade ultime (forêt monospécifique), nous avons travaillé, au sein d'une même communauté végétale, à 3 altitudes différentes, représentatives chacune d'un stade peu, moyennement et très envahi.

2. MATERIEL ET METHODES

Il s'est agi:

- d'effectuer des relevés floristiques dans un quadrat de 100m X 10m.

- à l'intérieur de ce quadrat, de compter les plantules de *Miconia* et des différentes espèces indigènes, présentes sur un transect (échantillonnage systématique) de 100m sur 1m. Ce transect a été divisé en 100 carrés de 1m de superficie, suivi régulièrement (tous les mois et demi), dans 3 sous-stations correspondant à 3 degrés d'envahissement :

* pas ou peu d'invasion (< 5% de recouvrement): station témoin)

* envahissement moyen (60% de recouvrement)

* envahissement total (95% de recouvrement)

Ont été notées comme plantules toutes les régénérations ne dépassant pas 50cm de haut.

Le transect a été orienté perpendiculairement à la pente de façon à ce que l'entraînement des graines de *Miconia* par lessivage du sol, ait été homogène tout au long de l'échantillon.

Ce dispositif a été installé dans la forêt primaire d'altitude de la vallée de **Onohea** (cf carte 2, extraite de Birnbaum 1990).

Les suivis ont débuté en septembre 1990 et se sont achevés en mars 1991, soit 5 relevés au total.

Les traitements statistiques que nous avons utilisés dans cette étude, ont été:

- l'Analyse Factorielle des Correspondances simples ou AFC suivie d'une classification automatique hiérarchique ascendante du moment d'ordre deux
- l'Analyse en Composantes Principales ou ACP suivie d'une classification automatique hiérarchique ascendante du moment d'ordre deux

Ces analyses multivariées ont été réalisées à partir du logiciel STATITCF

- l'Analyse de Variance à 1, 2 et 3 facteurs, suivie d'un test a posteriori: le test de **Newman-Keuls**
- le test non paramétrique de **corrélation de Spearman**.

Ces analyses ont été effectuées à partir du logiciel P.C.S.M.

3. RESULTATS

La Vallée de **Onohea** (17°35'S et 149°24'O) correspond à une zone représentative d'une invasion par *Miconia*, relativement jeune (Birnbaum 1990).

Un chablis étant survenu un mois après le début de l'étude, dans la zone des 30 derniers mètres du transect de la station très envahie, nous avons été obligés de ramener le suivi floristique des trois sous-stations à 70m et non plus 100m.

3.1. Caractérisations des suivis floristiques tous relevés (5 périodes) confondus

3.1.1. La station peu envahie (- de 5% de recouvrement, photo 5)

Le relevé floristique et le profil écologique de cette station sont:

Altitude : 225m
Pente : 40 %
Exposition : 340°
Sol nu : 25 %, blocs en surface
Litière peu abondante, rapidement décomposée



Photo 5: Représentation de la sous-station peu envahie de la vallée d'Onches.

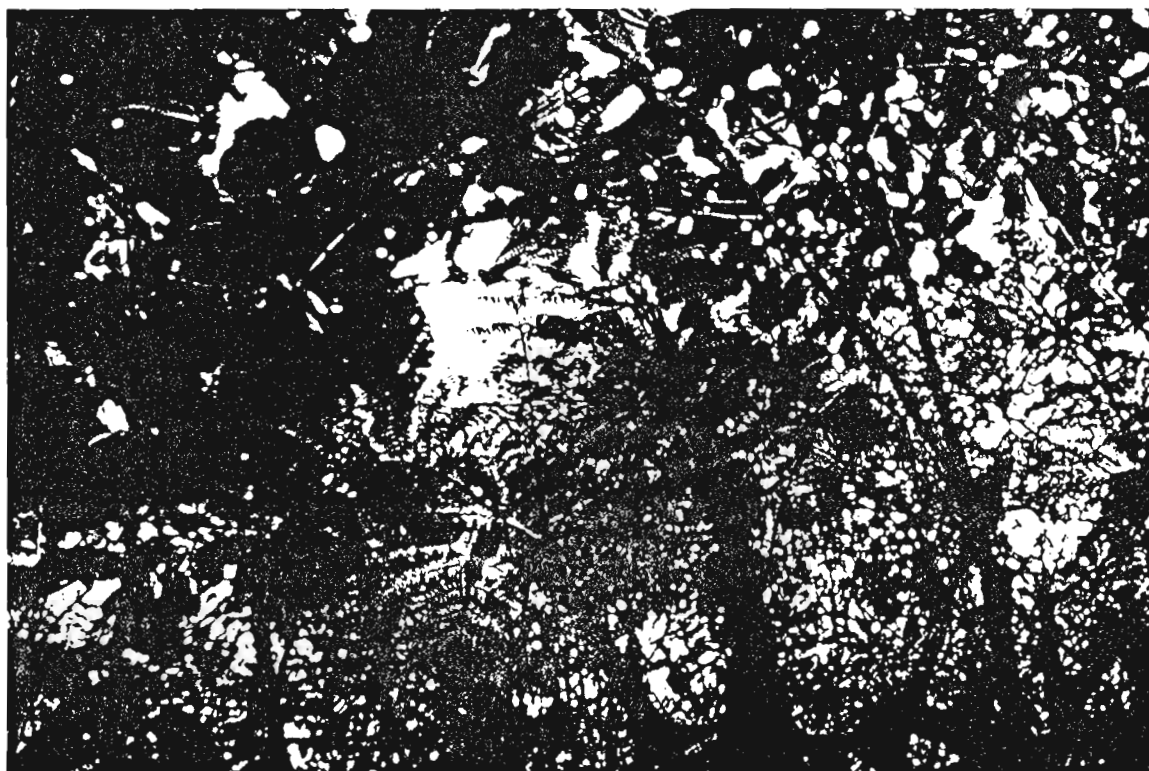


Photo 6: Représentation de la sous-station moyennement envahie de la

Strate arborescente 12-15 m
Recouvrement 30 %

<i>Aleurites moluccana</i>	3
<i>Neonauclea forsteri</i>	3
<i>Rhus taitensis</i>	3

Strate arbustive 3-5 m
Recouvrement 70 %

<i>Crossostylis biflora</i>	3
<i>Psidium guajava</i>	3
<i>Cyrtandra apiculata</i>	2
<i>Tarenna sambucina</i>	2
<i>Boehmeria virgata</i>	+
<i>Neonauclea forsteri</i>	+
<i>Rhus taitensis</i>	+
<i>Spathodea campanulata</i>	+

Strate lianescente ligneuse 2-10 m
Recouvrement 5 %

<i>Freycinetia impavida</i>	2
-----------------------------	---

Strate herbacée
Recouvrement 75 %

<i>Etlingera cevuga</i>	5
<i>Angiopteris evecta</i>	3
<i>Rubus rosifolius</i>	3
<i>Bolbitis lonchophora</i>	1
<i>Davallia epiphylla</i>	1
<i>Elatostemma sessile</i>	1
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	1
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	1
<i>Centhosteca lappacea</i>	+
<i>Ctenitis sciaphila</i>	+
<i>Deparia petersenii</i>	+
<i>Diplazium harpeodes</i>	+
<i>Discorea pentaphylla</i>	+
<i>Discorea bulbifera</i>	+
<i>Macropiper latifolium</i>	+
<i>Miconia calvescens</i>	+
<i>Microsorium silvaticum</i>	+
<i>Phymatosorus nigrescens</i>	+

Epiphytes et saxicoles

<i>Arachniodes aristata</i>
<i>Asplenium nidus</i>
<i>Asplenium tenerum</i>
<i>Elaphoglossum tahitense</i>
<i>Eria rostiflora</i>

Ophioglossum pendulum
Peperomia societatis
Procris pedunculata
Spathoglottis plicata
Trichomanes bipunctatum
Trichomanes humile

A l'intérieur du transect de 70m de long, nous avons recensé 57 espèces au total (tableau 11). Il s'agit de:

ESPECE	ABONDANCE (nombre de plantules)	ABREVIATION
<i>Adenostemma viscosum</i>	1	AV
<i>Ageratum conyzoides</i>	2	ACO
<i>Alocasia macrorrhizos</i>	7	AM
<i>Angiopteris evecta</i>	78	AE
<i>Antrophyum reticulatum</i>	4	AR
<i>Arachnioides aristata</i>	23	AA
<i>Asplenium nidus</i>	39	AN
<i>Asplenium tenerum</i>	62	AT
<i>Boehmeria virgata</i>	7	BV
<i>Bolbitis lonchophora</i>	976	BL
<i>Centosteca lappacea</i>	10	CL
<i>Coffea arabica</i>	222	CAF
<i>Ctenitis sciaphila</i>	13	CS
<i>Cyrtandra apiculata</i>	50	CA
<i>Cyrtococcum oxyphyllum</i>	6	COX
<i>Davallia epiphylla</i>	9	DE
<i>Davallia solida</i>	8	DS
<i>Davallia sp.</i>	2	DSP
<i>Deparia petersenii</i>	73	DPT
<i>Dioscorea bulbifera</i>	3	DB
<i>Diplazium harpeodes</i>	42	DH
<i>Elatostema sessile</i>	255	ES
<i>Elephantopus mollis</i>	2	EM
<i>Etlingera cevuga</i>	306	EC
<i>Freycinetia impavida</i>	33	FIM
<i>Lantana camara</i>	1	LCA
<i>Lomogramma tahitensis</i>	4	LT
<i>Lygodium reticulatum</i>	50	LR
<i>Macropiper latifolium</i>	196	ML
<i>Malaxis resupinata</i>	42	MR
<i>Miconia calvescens</i>	814	MIC
<i>Microsorium sylvaticum</i>	2	MS
<i>Neonuclea forsteri</i>	113	NEO
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	17	NH
<i>Omalanthus nutans</i>	2	ON
<i>Ophioglossum pendulum</i>	4	OP
<i>Peperomia societatis</i>	5	PS
<i>Phyllanthus urinaria</i>	1	PU
<i>Phymatosorus longissimus</i>	1	PLO
<i>Plesioneuron sp.</i>	1	PLS
<i>Procris pedunculata</i>	1	PP
<i>Psidium cattleianum</i>	345	PC

<i>Pteris comans</i>	1	PCO
<i>Rubus rosifolius</i>	1738	RR
<i>Spathoglottis plicata</i>	46	SPL
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	7	SS
<i>Stachytarpheta urticifolia</i>	1	SU
<i>Weinmannia parviflora</i>	2	WP

Les espèces dont nous n'avons pu déterminer ni le genre, ni même la famille pour certaines d'entre elles, ont été notées de la façon suivante:

Aspléniacée 2	123	AS2
Aspléniacée 3	4	AS3
Fougère 4	1	FG4
Indéterminée 11	8	I11
Indéterminée 12	7	I12
Indéterminée 13	7	I13
Indéterminée 14	36	I14
Rubiacee	1	RUB
Thélyptéridacée	1	THE

En comparant le nombre de plantules (donc le potentiel de régénération) des différentes espèces notées dans le transect à la présence des espèces mères recensées dans le quadrat, nous nous apercevons que:

- des trois espèces constituant la strate arborescente, seul *Neonauclea forsteri* s'est régénéré (113 plantules).

- il en est de même de la strate arbustive où seuls *Cyrtandra apiculata* et *Boehmeria virgata* sont présents à l'état de plantules (50).

Les espèces végétales arborescentes et arbustives caractéristiques de ce type de communauté végétale ont donc, d'une façon générale, un faible pouvoir de régénération.

- en revanche, on retrouve toutes les espèces de la strate herbacée (principalement les fougères) et les espèces épiphytes et saxicoles, à l'état de plantules.

Il est important de noter que *Miconia*, seulement classé dans la strate herbacée comme étant peu abondant (+), fait partie des espèces ayant le plus fort taux de régénération (814 plantules).

On peut expliquer ce phénomène de deux façons:

* une fois germé, il existe une compétition interspécifique élevée entre les plantules des espèces de la strate herbacée (cf Kunziker 1955, Loisel 1966, bien représentées nous l'avons vu) et celles de *Miconia*, qui empêcherait cette dernière de dépasser le stade de germination.

* nous assistons à la phase initiale de la colonisation de cette station par cette peste végétale.

3.1.2. La station moyennement envahie (60% de recouvrement, photo 6)

Elle se caractérise par le profil écologique et le relevé floristique suivants:

Altitude : 375m
Pente : 5 %
Exposition : 10°
Sol nu : 80 %
Litière rapidement décomposée

Strate arborescente 8-12 m
Recouvrement 20 %

<i>Metrosideros collina</i>	2
<i>Psidium cattleianum</i>	2
<i>Weinmannia parviflora</i>	2
<i>Crossostylis biflora</i>	+
<i>Persea americana</i>	+
<i>Spathodea campanulata</i>	+

Strate arborescente 5-7 m
Recouvrement 100 %

<i>Miconia calvescens</i>	5
<i>Cyathea affinis</i>	+
<i>Psidium cattleianum</i>	+
<i>Psidium guajava</i>	+

Strate arbustive 1-4 m
Recouvrement 60 %

<i>Miconia calvescens</i>	4
<i>Psidium guajava</i>	2
<i>Psidium cattleianum</i>	1

Strate herbacée
Recouvrement 30 %

<i>Christella parasitica</i>	1
<i>Kyllinga nemoralis</i>	1
<i>Mariscus cyperinus</i>	1
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	1
<i>Angiopteris evecta</i>	+

<i>Blumea sinuata</i>	+
<i>Centosteca lappacea</i>	+
<i>Deparia petersenii</i>	+
<i>Elephantopus mollis</i>	+
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	+
<i>Phyllanthus urinaria</i>	+

Epiphytes et saxicoles

<i>Ctenopteris contigua</i>
<i>Davallia epiphylla</i>
<i>Elaphoglossum samoense</i>
<i>Eria setchellii</i>
<i>Ophioglossum pendulum</i>

Dans le transect de 70m de long, nous avons noté 50 espèces au total (tableau 12):

ESPECE	ABONDANCE (nombre de plantules)	ABREVIATION
<i>Angiopteris evecta</i>	67	AE
<i>Asplenium horridum</i>	1	AH
<i>Asplenium nidus</i>	4	AN
<i>Bolbitis lonchophora</i>	12	BL
<i>Centosteca lappacea</i>	46	CL
<i>Colocasia esculenta</i>	1	CE
<i>Cordyline terminalis</i>	1	COT
<i>Crossostylis bibflora</i>	12	CB
<i>Cyathea affinis</i>	2	CYA
<i>Cyrtandra apiculata</i>	50	CA
<i>Cyrtandra sp.</i>	2	CYS
<i>Davallia epiphylla</i>	3	DE
<i>Davallia solida</i>	3	DS
<i>Deparia petersenii</i>	7	DPT
<i>Dioscorea pentaphylla</i>	1	DB
<i>Diplazium harpeodes</i>	9	DH
<i>Elaphoglossum samoense</i>	1	ELS
<i>Elaphoglossum tahitense</i>	6	ET
<i>Elatostema sessile</i>	15	ES
<i>Elephantopus mollis</i>	14	EM
<i>Freycinetia impavida</i>	19	FIM
<i>Leucostegia pallida</i>	63	LP
<i>Lindsaea propinqua</i>	1	LPR
<i>Lygodium reticulatum</i>	1	LR
<i>Macropiper latifolium</i>	1	ML
<i>Miconia calvescens</i>	3621	MIC
<i>Neonauclea forsteri</i>	1	NEO
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	25	NH
<i>Ophioglossum pendulum</i>	3	OP
<i>Oplismenus compositus</i>	14	OC
<i>Peperomia societatis</i>	1	PS
<i>Plesioneuron sp.</i>	4	PLS
<i>Plesioneuron tahitense</i>	5	PLT

<i>Psidium cattleyanum</i>	9	PC
<i>Rubus rosifolius</i>	28	RR
<i>Spathoglottis plicata</i>	4	SPL
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	19	SS
<i>Stachytarpheta urticifolia</i>	1	SU
<i>Trichomanes dentatum</i>	1	TD
<i>Vittaria elongata</i>	1	VE
<i>Zingiber zerumbet</i>	400	ZZ

Les espèces indéterminées ont été notées de la façon suivante:

<i>Aspléniacée 1</i>	2	AS1
<i>Indéterminée 06</i>	5	I06
<i>Indéterminée 07</i>	11	I07
<i>Indéterminée 08</i>	7	I08
<i>Indéterminée 09</i>	2	I09
<i>Indéterminée 10</i>	4	I10
<i>Myrtacée</i>	1	MYT
<i>Rubiacee</i>	1	RUB
<i>Thélyptéridacée</i>	1	THL

Comme dans le cas de la station peu envahie, les espèces (autres que *Miconia*) de la strate arborescente et arbustive ont un faible pouvoir de régénération, puisqu'aucune d'entre elles, n'est présente au stade de plantules. Il n'en est pas de même des espèces de la strate herbacée et des épiphytes et saxicoles qui, de nouveau, sont bien représentées dans le transect.

La régénération importante des espèces de la strate herbacée et l'abondance de *Miconia* dans la strate arbustive tendraient à laisser penser qu'une densité élevée de plantules de la strate herbacée ne nuit pas au développement et à la prolifération de cette peste végétale.

Ce résultat, s'il s'avérait être vérifié, priviligerait entre les deux hypothèses proposées au paragraphe 3.1.1., celle d'un début de propagation et d'envahissement de la station peu envahie.

3.1.3. La station très envahie (95% de recouvrement, photos 7 et 8)

Elle se caractérise par:

Altitude : 350m
Pente : 25 %
Exposition : 345°
Sol nu : 80 %, blocs en surface
Litière peu abondante

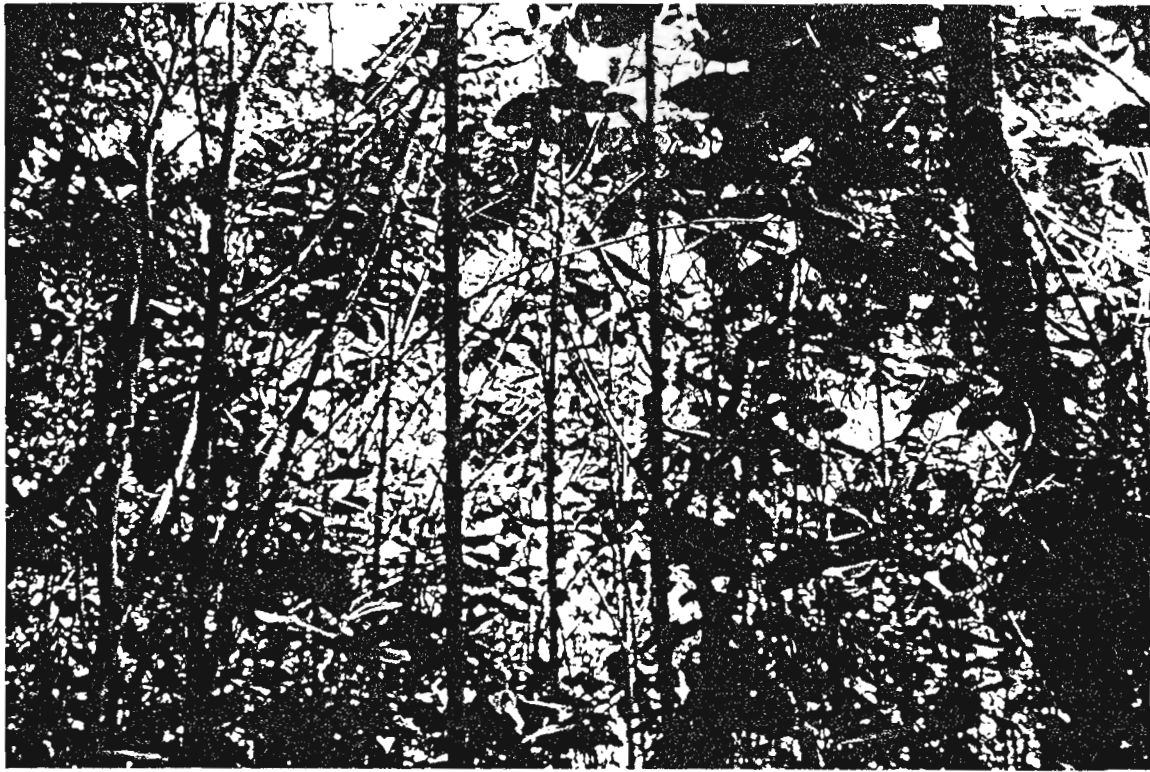


Photo 7: Représentation de la sous-station très envahie de la vallée d'Onohea.



Photo 8: Représentation d'une partie du transect de la sous-station très envahie de la vallée d'Onohea.

Strate arborescente 10-15 m

Recouvrement 80 %

<i>Aleurites moluccana</i>	3
<i>Metrosideros collina</i>	3
<i>Weinmannia parviflora</i>	2
<i>Neonauclea forsteri</i>	1
<i>Rhus taitensis</i>	1
<i>Crossostylis biflora</i>	1

Strate arbustive 4-8 m

Recouvrement 50 %

<i>Cyathea affinis</i>	3
<i>Psidium cattleianum</i>	3
<i>Psidium guajava</i>	2
<i>Meryta cf. lanceolata</i>	+

Strate herbacée

Recouvrement 20 %

<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	2
<i>Angiopteris aevta</i>	+
<i>Chingia longissima</i>	+
<i>Dryopteris dicksonioides</i>	+
<i>Trichomanes dentatum</i>	+
<i>Zingiber zerumbet</i>	+

Epiphytes et saxicoles

<i>Asplenium nidus</i>
<i>Ctenopteris contigua</i>
<i>Davallia epiphylla</i>
<i>Elaphoglossum samoense</i>
<i>Elaphoglossum tahitense</i>
<i>Hymenophyllum polyanthos</i>
<i>Leucostegia pallida</i>
<i>Microsorium silvaticum</i>
<i>Nephrolepis hirsutula</i>
<i>Ophioglossum pendulum</i>
<i>Peperomia societatis</i>
<i>Psilotum complanatum</i>
<i>Spathoglottis plicata</i>
<i>Trichomanes endlicherianum</i>
<i>Trichomanes maximum</i>
<i>Vittaria elongata</i>

Dans ce transect, nous avons recensé au total 30 espèces (tableau 13), à savoir:

ESPECE	ABONDANCE (nombre de plantules)	ABREVIATION
<i>Angiopteris evecta</i>	26	AE
<i>Asplenium nidus</i>	1	AN
<i>Centosteca lappacea</i>	129	CL
<i>Christella parasitica</i>	49	CP
<i>Crossostylis bibflora</i>	9	CB
<i>Ctenopteris contigua</i>	1	CC
<i>Cyrtococcum oxyphyllum</i>	1	COX
<i>Deparia petersenii</i>	7	DPT
<i>Kyllinga nemoralis</i>	288	KN
<i>Mariscus cyperinus</i>	285	MCY
<i>Metrosideros collina</i>	1	MEC
<i>Miconia calvescens</i>	5384	MIC
<i>Nephrolepis hirsutula</i>	3	NH
<i>Psidium cattleyanum</i>	2	PC
<i>Phyllanthus urinaria</i>	12	PU
<i>Rubus rosifolius</i>	186	RR
<i>Spathodea campanulata</i>	2	SC
<i>Spathoglottis plicata</i>	5	SPL
<i>Sphaerostephanos subpectinatus</i>	7	SS
<i>Stachytarpheta urticifolia</i>	190	SU
<i>Weinmannia parviflora</i>	9	WP

Les espèces que nous n'avons pu déterminer ont été notées de la façon suivante:

Fougère 1	1	FG1
Fougère 2	1	FG2
Fougère 3	1	FG3
Indéterminée 01	1	I01
Indéterminée 02	1	I02
Indéterminée 03	3	I03
Indéterminée 04	2	I04
Indéterminée 05	2	I05
Rubiacée	1	RUB

S'appliquent ici encore les conclusions décrites dans les 2 paragraphes précédents, à savoir:

- faible pouvoir de régénération des espèces de la strate arborescente et arbustive à l'exception de *Weinmannia parviflora*.

- présence importante des espèces de la strate herbacée et des espèces épiphytes et saxicoles, à l'état de plantules.

Une Analyse Factorielle des Correspondances simples a été effectuée sur les 95 espèces rencontrées dans les trois stations différemment envahies (figure 8).

Le plan constitué par les deux premiers facteurs explique 100% de l'inertie totale. Il oppose très distinctement les trois stations en fonction de leur degré d'envahissement.

Cette AFC a été complétée, par la suite, par une classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre deux, réalisée sur les 95 coordonnées factorielles des axes 1 et 2. Cette classification définit trois groupes. Les espèces qui les constituent sont classées en fonction de leur plus grande abondance. 45 espèces sur les 95 notées sont plus abondantes dans la station peu envahie et composent le premier groupe, 33 le sont dans la station moyennement envahie et enfin 17 le sont dans la dernière station.

Si l'on reprend les tableaux 11, 12 et 13), on assiste à un appauvrissement de la richesse spécifique de la station très envahie par rapport à celle peu envahie. En effet, on passe de 57 à 30 espèces (soit environ deux fois moins d'espèces).

15 d'entre elles sont communes aux deux stations. Il s'agit de:

Angiopteris evecta
Asplenium nidus
Centosteca lappacea
Cyrtococcum oxyphyllum
Deparia petersinii
Miconia calvescens
Nephrolepis hirsutula
Psidium cattleyanum
Phyllanthus urinaria
Rubus rosifolius
Spathoglottis plicata
Sphaerostephanos subpectinatus
Stachytarpheta urticifolia
Weinmannia parviflora
Rubiacee

A l'exception de *Psidium cattleyanum* et de *Weinmannia parviflora*, ces espèces appartiennent à la strate herbacée.

Les stations peu et moyennement envahies ont en commun 26 espèces, à savoir:

Angiopteris evecta
Asplenium nidus
Bolbitis lonchophora
Centosteca lappacea
Cyrtandra apiculata
Davallia epiphylla
Davallia solida
Deparia petersenii
Diplazium harpeodes
Elatostema sessile
Elephantopus mollis
Freycinetia impavida

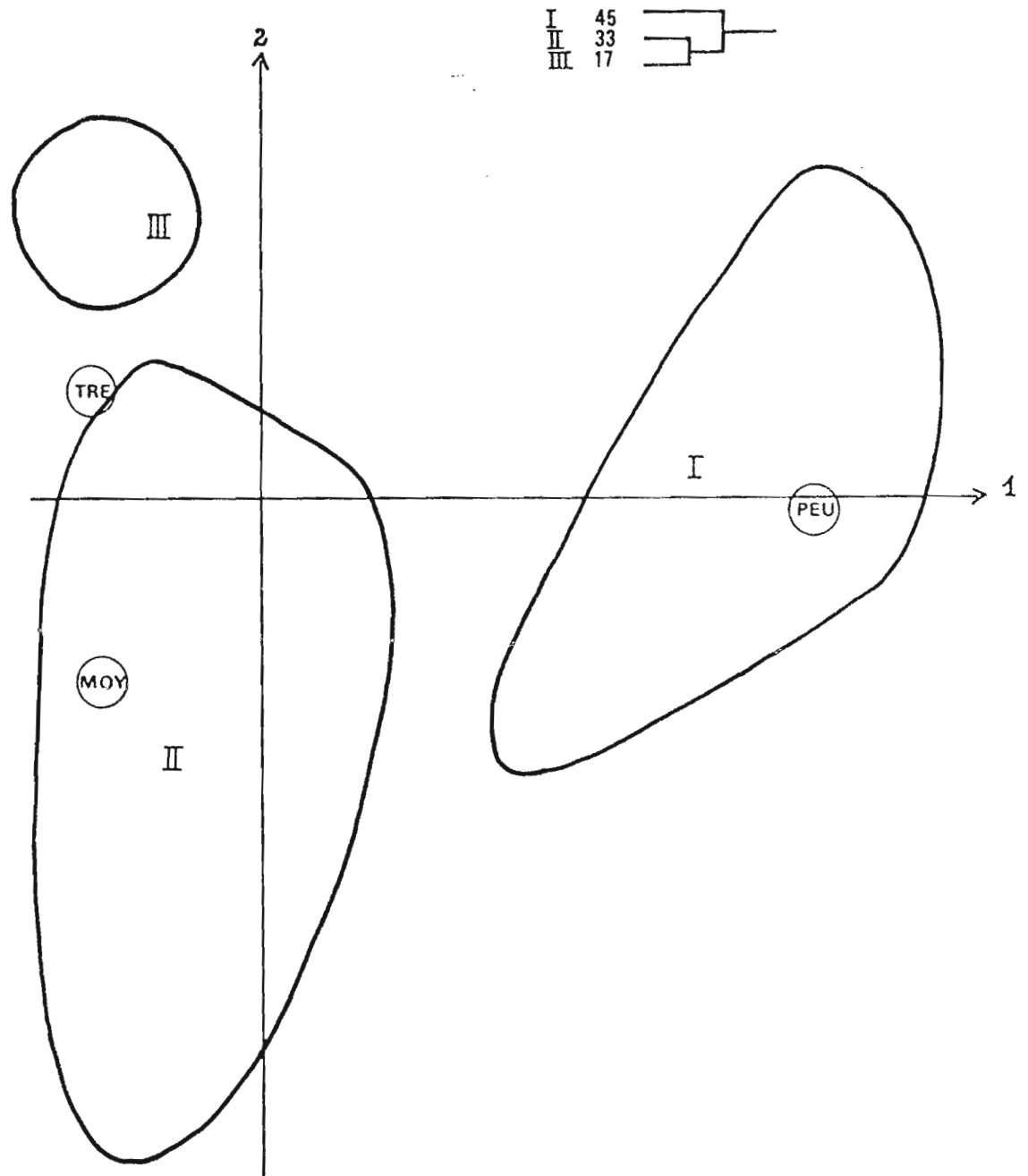


Figure 8: Analyse Factorielle des Correspondances réalisée sur la densité (enregistrée aux 5 temps) des 95 espèces recensées au total dans les trois sous-stations (peu, moyennement et très envahies) de la Vallée d'Onohea. Représentations du premier plan factoriel (Axes 1 et 2) et de l'arbre issu de la classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre deux.

Lygodium reticulatum
Macropiper latifolium
Miconia calvescens
Neonauclea forsteri
Nephrolepis hirsutula
Ophioglossum pendulum
Peperomia societatis
Plesioneuron sp.
Psidium cattleyanum
Rubus rosifolius
Spathoglottis plicata
Sphaerostephanos subpectinatus
Stachytarpheta urticifolia
Rubiacée

Là encore, à l'exception de *Cyrtandra apiculata*, de *Neonauclea forsteri* et de *Psidium cattleyanum*, les autres espèces caractérisent la strate herbacée.

L'appauvrissement est nettement moins marqué entre ces deux stations. Les richesses spécifiques sont de 57 espèces pour la station peu envahie et 50 pour celle moyennement envahie.

Existerait-il, de la part des espèces indigènes, un seuil de tolérance à *Miconia* (< 60% de recouvrement) en deçà duquel, leur pérennité ne serait pas menacée?.

Enfin, les trois stations précédentes ont en commun 12 espèces, constitutives, pour l'essentiel, de la strate herbacée. Il s'agit de:

Angiopteris evecta
Asplenium nidus
Centosteca lappacea
Deparia petersinii
Miconia calvescens
Nephrolepis hirsutula
Psidium cattleyanum
Rubus rosifolius
Spathoglottis plicata
Sphaerostephanos subpectinatus
Stachytarpheta urticifolia
Rubiacée

Suivant les espèces, leur abondance diffère significativement entre les trois stades d'envahissement (tests de Krushal-Wallis, Annexe 18), sans pour autant qu'il y ait une corrélation entre le degré d'invasion et leur densité. Prenons par exemple, le cas d'*Angiopteris evecta*, le test H (Annexe 18) révèle une différence significative du nombre d'individus entre les trois stations. Or, c'est dans la station moyennement envahie que cette espèce est la plus abondante. Il en est de même pour *Nephrolepis hirsutula*.

Ces 12 espèces n'ont pas une mortalité différentielle suivant la densité de *Miconia* (tests H, Annexe 19). Elles sont donc indifférentes à son envahissement.

3.2. Caractérisations des suivis floristiques en fonction des 5 périodes ou relevés

3.2.1. La station peu envahie

a) la densité

Afin de caractériser l'abondance (nombre d'individus) des 57 espèces recensées, en fonction des 5 relevés: **T1**= mi-septembre 1990; **T2**= fin octobre; **T3**= mi-décembre; **T4**= fin janvier; **T5**= mi-mars 1991, nous avons effectué une Analyse Factorielle des Correspondances simples (ou AFC) suivie d'une classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre 2. Les résultats de ces analyses sont représentées sur la figure 9).

Le plan constitué par les deux premiers facteurs représente 85,3% de l'inertie totale. Nous nous limiterons à la seule explication de ces deux axes.

L'axe 1 oppose les espèces (côté des valeurs positives) dont la densité la plus élevée se situe aux temps T1 et T2 à celles (côté des valeurs négatives) où elle se situe au temps T5.

Quant à l'axe 2, il différencie les espèces (côté des valeurs positives) où la plus forte densité est enregistrée au temps T3.

Cette AFC complétée par une classification automatique, réalisée sur les 57 coordonnées factorielles des axes 1 et 2, permet d'identifier trois groupes. Deux d'entre eux sont très proches, il s'agit des groupes I et II. Ces derniers se caractérisent par une plus forte densité des espèces qui les constituent, en fin de relevés (à T3 pour le groupe I et à T4 et T5 pour le groupe II). Quant au groupe III, composé seulement de 7 espèces (soit 12% de l'échantillon), il se distingue par une plus forte abondance en début d'étude (aux périodes T1 et T2).

Ces 2 analyses démontrent donc que les 5 périodes ne sont pas équivalentes en ce qui concerne l'apparition et l'abondance des espèces qui composent le transect.

On peut néanmoins signaler que 88% des espèces apparaissent, en plus grande quantité, à partir de la mi-décembre c'est-à-dire plutôt en fin d'étude.

b) la mortalité

Le même type d'analyses que celle décrites précédemment, a été réalisé pour caractériser l'évolution des taux de mortalité des 57 espèces du transect, en fonction du temps (4 périodes, cf figure 10).

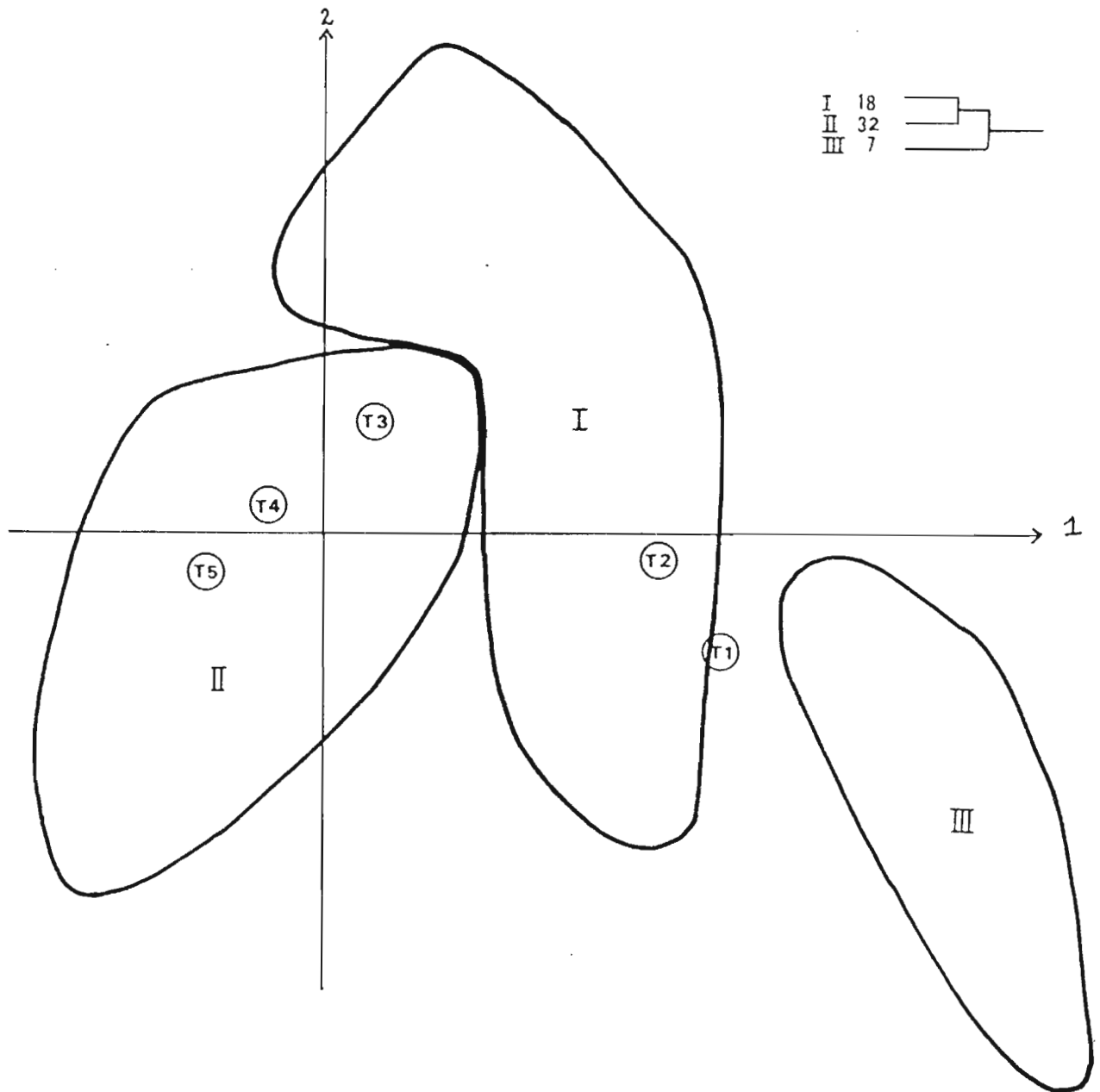


Figure 9: Analyse Factorielle des Correspondances réalisée sur la densité (enregistrée aux 5 temps) des 57 espèces recensées dans la sous-station peu envahie de la Vallée d'Onohea. Représentations du premier plan factoriel (Axes 1 et 2) et de l'arbre issu de la classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre deux.

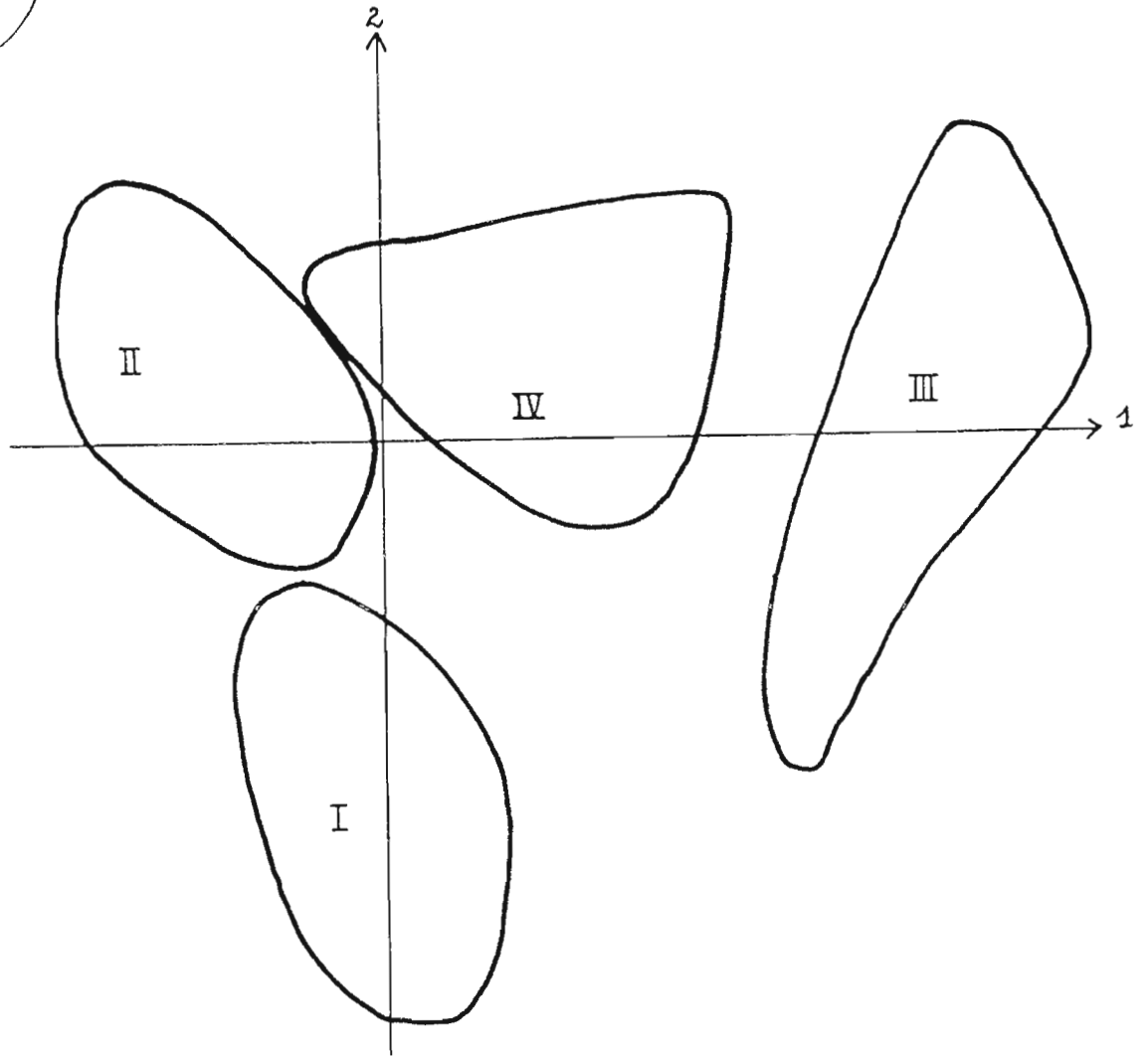
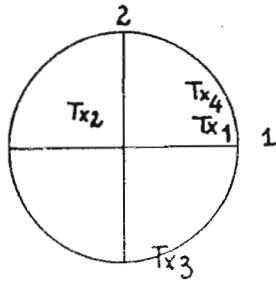


Figure 10: Analyse en Composantes Principales réalisée sur la mortalité (enregistrée aux 4 temps) des 57 espèces recensées dans la sous-station peu envahie de la Vallée d'Onoheä. Représentations du premier plan factoriel (Axes 1 et 2), du cercle de corrélations et de l'arbre issu de la classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre deux.

La seule différence réside dans l'application d'une Analyse en Composantes Principales (ou ACP) et non pas d'une Analyse Factorielle des Correspondances (ou AFC).

Le plan constitué par les 2 premiers axes explique 72,3% de l'inertie totale. Seuls, ces deux axes seront considérés.

L'axe 1 détermine (du côté des valeurs positives) les espèces dont les taux de mortalité sont élevés surtout aux temps T2 et T5. Les espèces se regroupant du côté des valeurs négatives, se caractérisent par des taux de mortalité faibles quelle que soit la période considérée.

L'axe 2 détermine (du côté des valeurs négatives) les espèces dont le plus fort taux de mortalité est enregistré au temps T4. Les espèces qui se localisent du côté des valeurs positives, ont des taux de mortalité faibles quel que soit le relevé.

La classification automatique qui vient compléter cette analyse, permet d'identifier 4 groupes proches de deux en deux. L'ensemble constitué par les groupes I et II (41 espèces, soit 72% de l'échantillon) se caractérise par des taux de mortalité plutôt faibles et celui constitué par les groupes III et IV, par des taux de mortalité élevés (> 50%).

Les espèces du groupe I ont des taux de mortalité faibles, à l'exception de la période T4. Celle du groupe II, ont des taux faibles quelle que soit la période.

Le groupe III est constitué d'espèces dont les taux de mortalité sont élevés (proches de 100%), surtout aux périodes T2 et T5. Les espèces du groupe IV ont des taux de mortalité élevés quel que soit le relevé.

Les 4 périodes ne sont donc pas équivalentes bien que les différences observées ne soient pas significatives (cf fin paragraphe 3.2.3.). Les relevés T2 et T3 sont ceux où on enregistre les taux de mortalité (en moyenne respectivement 12,5 et 14%) et le nombre d'espèces touchées (respectivement 13 et 19) les plus faibles. Les périodes T4 et T5 correspondent à celles où ils sont les plus élevés (taux de mortalité: 21,5 et 19,5%, nombre d'espèces concernées: 25 et 22).

72% des espèces (groupes I et II) enregistrent des taux de mortalité plutôt faibles (voire nuls) durant les 6 mois d'observations. Il s'agit par exemple de *Neonauclea forsteri*, de *Cyrtandra apiculata*, d'*Angiopteris evecta*, toutes trois représentant les espèces les plus abondantes, respectivement de la strate arborescente, arbustive et herbacée.

Quant aux autres espèces (28%), elles connaissent des taux de mortalité plutôt élevés, pouvant être de 100% et ce, quelle soit la période.

3.2.2. La station moyennement envahie

a) la densité

Une AFC a été réalisée sur les abondances des 50 espèces composant le transect.

Les deux premiers axes expliquent 91,8% de l'inertie totale. Ce fort pourcentage réside dans le fait que 2 espèces: *Miconia calvescens* et *Zingiber zerumbet* sont présentes à des densités très élevées et ce à tous les relevés (leur abondance moyenne étant respectivement de 2200 individus et de 215). Leur qualité de représentation et leur contribution relative, de ce fait maximales, annulent celles des autres espèces. Aussi, les avons-nous éliminées de l'analyse. Désormais, l'AFC, suivie d'une classification automatique, portera sur 48 espèces.

Le plan constitué par les deux premiers facteurs (figure 11) de la nouvelle AFC, représente 77,2% de l'inertie totale. Seuls ces deux axes seront expliqués.

L'axe 1 oppose les espèces (côté des valeurs positives) dont la densité la plus élevée se situe au temps T1 à celles (côté des valeurs négatives) où elle se situe au temps T5.

Quant à l'axe 2, il oppose les espèces (côté des valeurs positives) où la plus forte densité est enregistrée au temps T3 et à celles (côté des valeurs négatives) où elle se situe au temps T4.

Cette AFC complétée par une classification automatique, réalisée sur les 48 coordonnées factorielles des axes 1 et 2, permet d'identifier trois groupes. Le groupe I est constitué d'espèces (30 soit 62% de l'échantillon) dont les densités sont élevées et ce quelle que soit la période considérée. Le groupe II est composé d'espèces dont la plus forte abondance est enregistrée au temps T1. Quant aux espèces du groupe III, elles se caractérisent par une plus forte densité au temps T4.

Comme précédemment, ces 2 analyses démontrent que les 5 périodes ne sont pas équivalentes en ce qui concerne l'apparition et l'abondance des espèces qui composent le transect.

On peut cependant remarquer que 62% des espèces sont présentes à des densités élevées, tout au long des 6 mois d'observations.

b) la mortalité

Nous avons effectué une Analyse en Composantes Principales (ou ACP) pour caractériser l'évolution des taux de mortalité des 50 espèces du transect; en fonction du temps (4 périodes, cf figure 12).

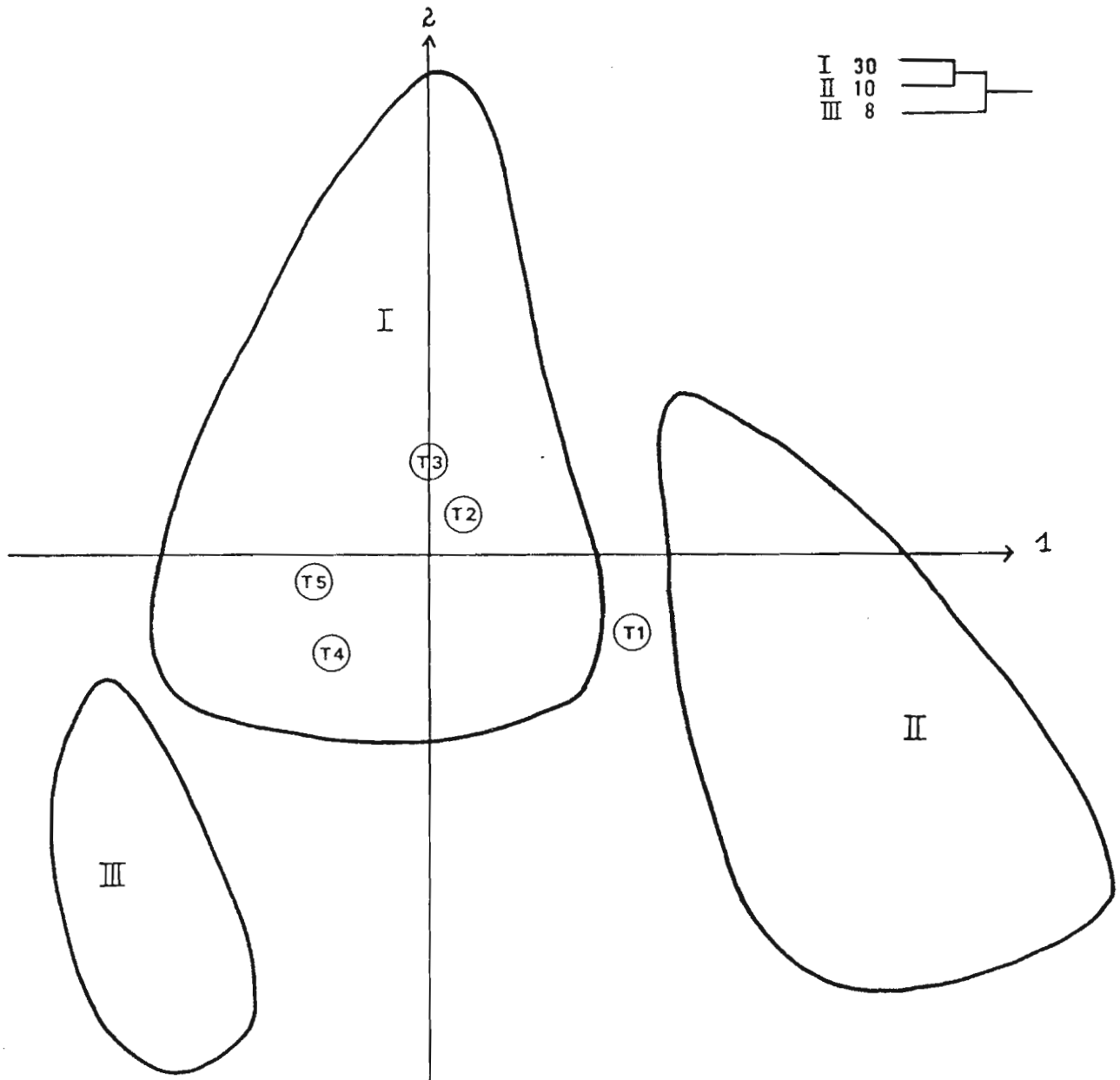


Figure 11: Analyse Factorielle des Correspondances réalisée sur la densité (enregistrée aux 5 temps) des 50 espèces recensées dans la sous-station moyennement envahie de la Vallée d'Onohea.
 Représentations du premier plan factoriel (Axes 1 et 2) et de l'arbre issu de la classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre deux.

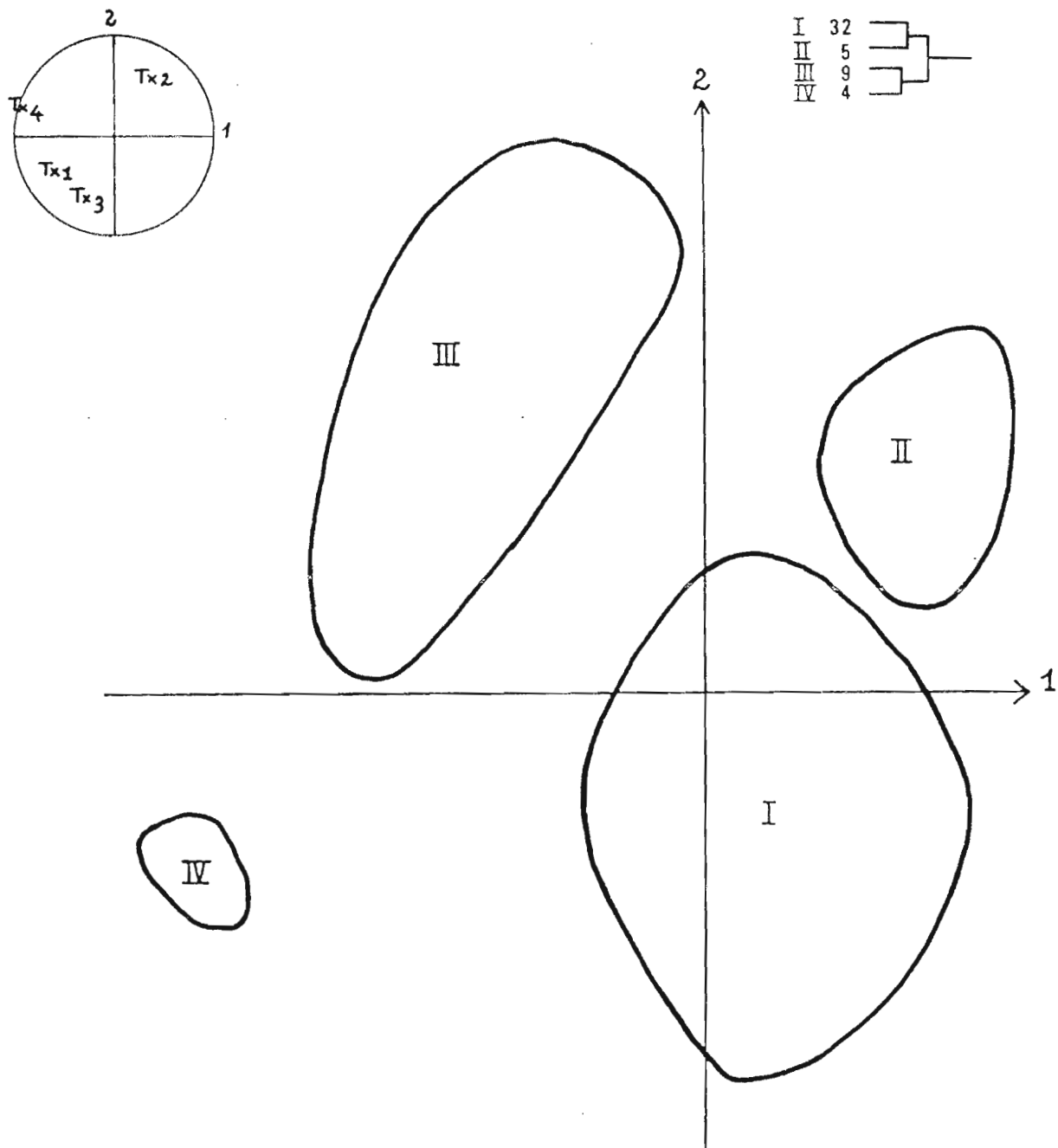


Figure 12: Analyse en Composantes Principales réalisée sur la mortalité (enregistrée aux 4 temps) des 50 espèces recensées dans la sous-station moyennement envahie de la Vallée d'Onohea. Représentations du premier plan factoriel (Axes 1 et 2), du cercle de corrélations et de l'arbre issu de la classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre deux.

Le plan constitué par les 2 premiers axes explique 71,4% de l'inertie totale. Seul, ce premier plan factoriel sera expliqué.

L'axe 1 détermine (du côté des valeurs positives) les espèces dont les taux de mortalité sont faibles quelle que soit la période. Les espèces se regroupant du côté des valeurs négatives, se caractérisent par des taux de mortalité élevés, surtout à la période T5.

L'axe 2 détermine (du côté des valeurs négatives) les espèces dont le plus fort taux de mortalité est enregistré à la période T3. Les espèces qui se localisent du côté des valeurs positives ont des taux de mortalité élevés surtout à la période T4.

La classification automatique effectuée, permet d'identifier 4 groupes, proches de deux en deux. L'ensemble constitué par les groupes I et II (37 espèces, soit 74% de l'échantillon) se caractérise par des taux de mortalité plutôt faibles et celui constitué par les groupes III et IV, par des taux de mortalité élevés (> 75%).

Les espèces du groupe I ont des taux de mortalité faibles, voire nuls, quelle que soit la période considérée. Celles du groupe II ont également des taux faibles à l'exception de la période T3.

Le groupe III est constitué d'espèces dont les taux de mortalité sont élevés (proches de 100%), surtout aux périodes T2, T4 et T5. Il en est de même des espèces composant le groupe IV, mais aux périodes T3 et T5.

Les 4 périodes ne sont donc pas équivalentes bien que les différences observées ne soient pas significatives (cf fin du paragraphe 3.2.3.).

Les relevés T2, T3 et T4 sont ceux où on enregistre les taux de mortalité (en moyenne, respectivement 13, 16 et 16,3%) et le nombre d'espèces concernées (respectivement 12, 18 et 20) les plus faibles. La période T5 correspond à celle où ils sont les plus élevés (taux de mortalité: 28%, nombre d'espèces touchées: 25).

Une part importante des espèces (74%) de ce transect, enregistrent des taux de mortalité plutôt faibles (voire nuls) durant les 6 mois d'observations.

Quant aux autres espèces (26%), elles connaissent des taux de mortalité élevés (> 75%) et ce quelle que soit la période considérée.

3.2.3. La station très envahie

a) la densité

Une AFC a été réalisée sur les abondances des 30 espèces composant le transect.

Les deux premiers axes expliquent 96,4% de l'inertie totale. Ce fort pourcentage réside dans le fait que 4 espèces: *Kyllinga nemoralis*, *Mariscus cyperinus*, *Miconia calvescens* et *Rubus rosifolius* sont présentes à des densités élevées (leur abondance moyenne étant respectivement de 122 individus, 127, 3149 et 60). Leur qualité de représentation et leur contribution relative, de ce fait maximales, annulent celles des autres espèces. Comme dans le cas précédent, nous les avons éliminées de l'analyse. Désormais, l'AFC, suivie d'une classification automatique, portera sur 26 espèces et non plus 30.

Le plan constitué par les deux premiers facteurs de la nouvelle AFC, représente 90,4% de l'inertie totale.

L'axe 1 (figure 13) détermine, du côté des valeurs positives, les espèces dont la densité la plus élevée est enregistrée au temps T2. Celles se regroupant du côté des valeurs négatives, se caractérisent par des densités élevées quelle que soit la période considérée.

Quant à l'axe 2, il oppose les espèces (côté des valeurs positives) dont la plus forte abondance se situe au temps T3 à celles (côté des valeurs négatives) où elle se situe au temps T5.

Cette AFC complétée par une classification automatique, réalisée sur les 26 coordonnées factorielles des axes 1 et 2, permet d'identifier quatre groupes. Le groupe I est constitué d'espèces dont les densités sont élevées quelle que soit la période considérée. Le groupe II est composé d'espèces présentes uniquement aux périodes T4 et/ou T5, à de faibles densités. Les espèces du groupe III sont présentes à des densités plutôt faibles à l'exception des périodes T1 et T2. Celles du groupe IV ne sont présentes qu'au temps T1 et à une faible densité.

Les 5 périodes ne sont donc pas équivalentes.

Il faut cependant signaler que **seulement 35% des espèces** sont présentes, dans le transect, à des densités élevées, tout au long des 6 mois d'observations. Ce pourcentage est presque 2 fois plus faible que celui de la station moyennement envahie (62%).

b) la mortalité

Une ACP a été réalisée sur les pourcentages de mortalité des 30 espèces du transect.

Le plan constitué par les 2 premiers axes (figure 14) explique 74,9% de l'inertie totale. Nous nous limiterons donc à l'explication de ces deux facteurs.

L'axe 1 détermine (du côté des valeurs positives) les espèces dont les taux de mortalité sont élevés surtout au

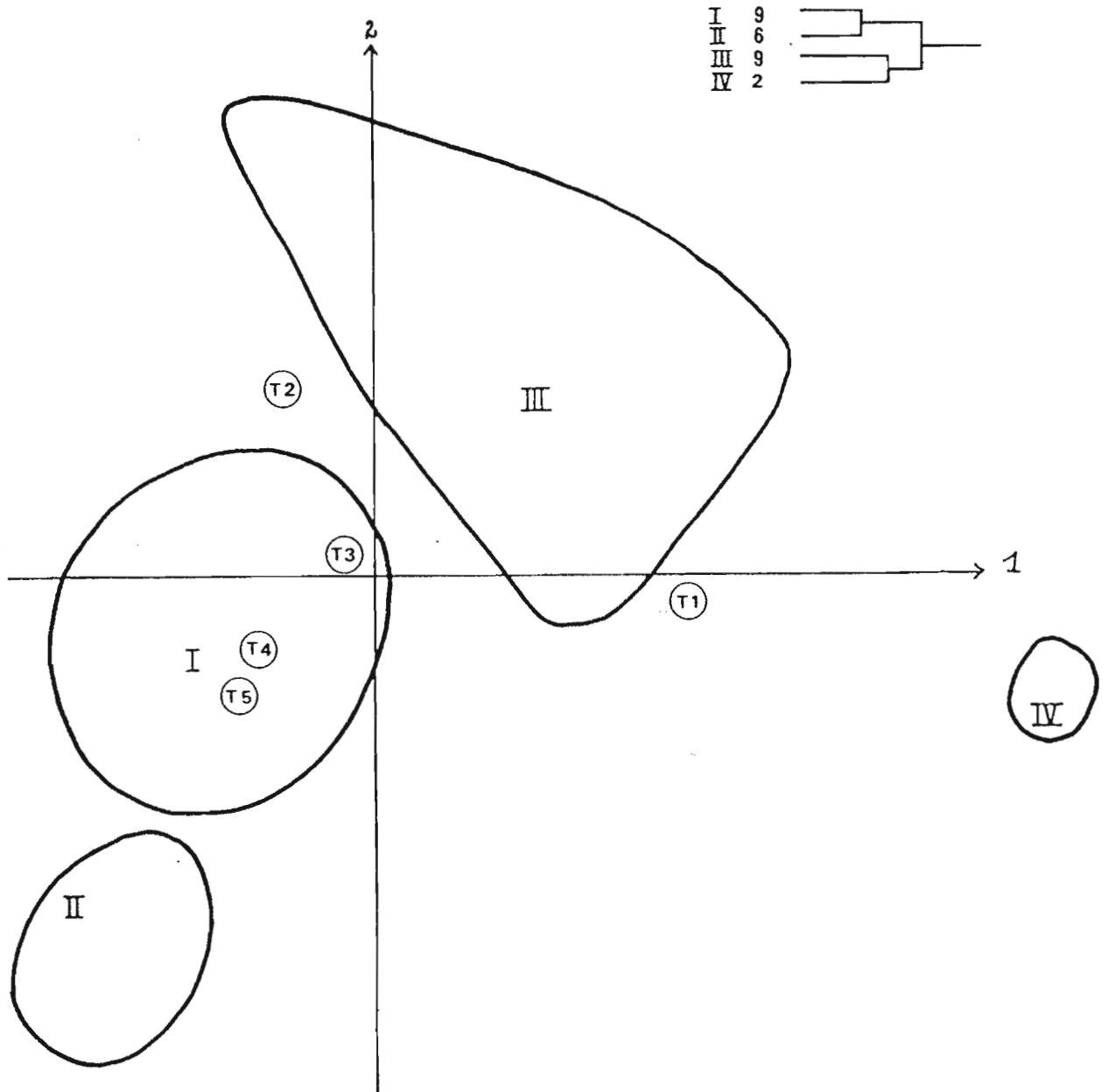
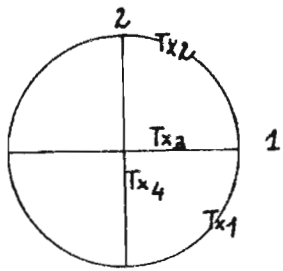


Figure 13: Analyse Factorielle des Correspondances réalisée sur la densité (enregistrée aux 5 temps) des 30 espèces recensées dans la sous-station très envahie de la Vallée d'Onohea. Représentations du premier plan factoriel (Axes 1 et 2) et de l'arbre issu de la classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre deux.



I	20	
II	6	
III	4	

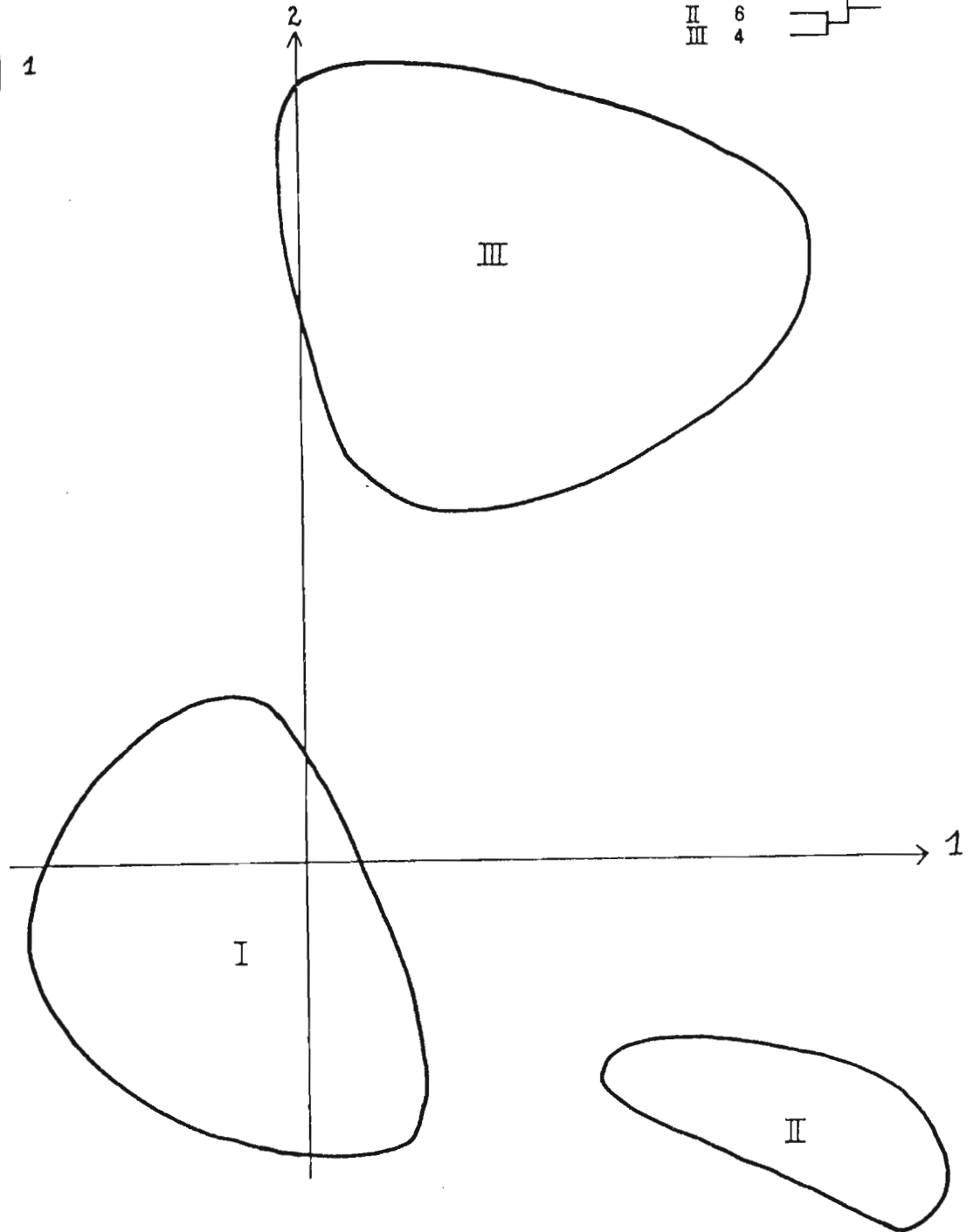


Figure 14: Analyse en Composantes Principales réalisée sur la mortalité (enregistrée aux 4 temps) des 30 espèces recensées dans la sous-station très envahie de la Vallée d'Onohea. Représentations du premier plan factoriel (Axes 1 et 2), du cercle de corrélations et de l'arbre issu de la classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre deux.

temps T2. Les espèces se regroupant du côté des valeurs négatives, se caractérisent par des taux de mortalité plutôt faibles quelle que soit la période.

L'axe 2 détermine (du côté des valeurs positives) les espèces dont le plus fort taux de mortalité est enregistré à la période T3. Les espèces qui se localisent du côté des valeurs négatives ont des taux de mortalité faibles quel que soit le relevé.

La classification automatique effectuée, permet d'isoler 3 groupes. Le groupe I est composé d'espèces (20, soit 67% de l'échantillon) dont les taux de mortalité sont faibles quelle que soit la période. Les espèces du groupe II et III ont des taux de mortalité élevés, surtout au temps T2 (pour le groupe II) et T3 (pour le groupe III).

Les 4 périodes ne sont donc pas équivalentes bien que les différences observées ne soient pas significatives (cf fin du paragraphe 3.2.3.). T5 correspond à la période où les taux de mortalité (en moyenne 4,5%) et le nombre d'espèces touchées (7) sont les plus faibles. Viennent ensuite les périodes T3 et T4 (taux de mortalité: 13 et 13,3%; nombre d'espèces concernées: 11 et 10, respectivement). La période où la mortalité est en moyenne la plus élevée est T2 (23%). En revanche, le nombre d'espèces concernées demeure identique à celui des 2 périodes précédentes, à savoir 12.

67% des espèces (groupe I) enregistrent des taux de mortalité plutôt faibles (voire nuls) durant les 6 mois d'observations. Il s'agit par exemple de *Metrosideros collina*, de *Crossostylis biflora*, toutes deux représentant les espèces parmi les plus abondantes de la strate arborescente.

Quant aux autres espèces (33%), elles connaissent des taux de mortalité plutôt élevés, particulièrement en début de relevés.

Pour résumer les résultats obtenus à partir de ces 2 (densité, mortalité) X 3 (stations peu, moyennement et très envahies) analyses multivariées, on peut dire que:

- Il n'existe pas de période particulière où on enregistre une plus forte abondance des espèces constituant le transect; les 5 relevés connaissant tous des densités élevées et ce quel que soit le degré d'envahissement par *Miconia*.

- En revanche, il n'en est pas de même pour la mortalité, même si les différences observées ne sont pas significatives (cf fin de ce paragraphe). 28% et 26% des espèces des stations **peu et moyennement envahies**, se caractérisent par des taux de mortalité élevés aux temps T2, T3, T4 et T5.

Les périodes T4 et T5 (pour la station peu envahie) et seulement T5 (pour la station moyennement envahie) correspondent cependant, à celles où on enregistre les plus forts taux de mortalité.

La station **très envahie** se distingue des deux précédentes. En effet, 33% des espèces du transect: *Deparia peterseni*, *Psidium cattleyanum*, *Centosteca lappacea*, *Weinmannia parviflora*, *Spathoglottis plicata*, *Stachytarpheta urinaria* et les Indéterminées I01, I02, I03 et I04, ont des taux de mortalité élevés seulement aux périodes T2 et T3; la période T2 étant celle où on enregistre les plus forts taux. Or, dans les stations peu et moyennement envahies, ces mêmes espèces, à l'exception des 4 Indéterminées, se caractérisent par de faibles taux de mortalité.

Comment peut-on expliquer:

- d'une part, une forte mortalité en fin de relevés pour les stations peu et moyennement envahies et en début d'étude pour la station très envahie

- d'autre part, que certaines espèces connaissent une faible ou une forte mortalité, suivant les stations considérées?

Nous rappelons que ces trois stations ont été choisies dans le même secteur, donc dans le même type de communauté végétale, à des altitudes comprises entre 225 et 375m. Plus particulièrement, les stations moyennement et très envahies se situent à 100m, à peine, l'une de l'autre.

Les contraintes du milieu étant de ce fait identiques, on peut supposer que l'altération des propriétés de la communauté: *productivité, processus géomorphologiques, cycles biogéochimiques et hydrologiques* (cf MacDonald et al. 1989); de la structure de la végétation, (Hobbs 1989, Vitousek 1990, MacDonald et al. 1989), etc..., induite par l'invasion quasi totale de *Miconia*, a rendu plus vulnérable la survie de certaines espèces sous certaines conditions climatiques plutôt que d'autres; les règles fondamentales de l'ancien équilibre ayant été profondément modifiées.

Enfin d'une façon générale, des analyses de variance à 2 et 3 facteurs suivies de tests de Newman-Keuls et un test de corrélation de Spearman ont permis de montrer que:

- Il existe un effet significatif ($P < 5\%$, Annexe 20) du degré d'envahissement sur le nombre d'espèces; la station très envahie se différenciant significativement des deux autres (Annexe 21). En effet, le nombre d'espèces y est significativement inférieur. En revanche, aucune corrélation n'a été mise en évidence entre le stade d'invasion et le nombre d'individus par espèce (Annexe 22)

- Il n'existe pas de différence (Annexe 23) des taux de mortalité entre: les 3 stations diversement envahies; les 4 périodes au sein de la même station; *Miconia* et les autres espèces recensées dans chaque transect.

En conclusion, nous dirons que la station très envahie se distingue significativement des stations peu et moyennement

envahies (en revanche, jamais distinctes), pour un grand nombre de paramètres envisagés dans cette étude.

4. DISCUSSION - CONCLUSION

L'installation d'une espèce dans une formation végétale résulte de la succession de trois phases, qui sont:

- L'arrivée des diaspores.

La probabilité de présence d'une graine est fonction de la distance au semencier (Spring et al. 1974; Debussche et al. 1985), dont l'influence est modulée par:

* le mode de dissémination de la plante mère (Van der Pijl 1972, Grime 1981). La Zoochorie paraît assurer une distribution des graines vers des sites favorables à leur germination (Davidson et Morton 1981, Debussche 1985, et cf chapitre précédent) et permet parfois leur transport sur de longues distances (Darwin 1859, Carlquist 1974, Porter 1976, Snow 1981).

* le nombre de propagules émises (Gadgil et al. 1981, Solbrig et Simpson 1974, Werner 1979). Nous avons vu dans le chapitre précédent combien ces dernières étaient nombreuses

* la structure de la végétation (Debussche et al. 1982, MacDonnel et Stiles 1983).

Dans le premier chapitre, nous avons montré la réussite de cette première étape (cf banque de graines, paragraphe 3.3.).

- La germination des graines.

Les quantités de graines susceptibles de germer dépendent non seulement de leurs caractéristiques physiologiques (viabilité, dormance) mais aussi des paramètres environnementaux (Barholonew 1970, Jeanne 1979) et de l'intensité de la prédation (Janzen 1969, 1971). Selon Birnbaum (1990), toutes les graines de *Miconia* contenues dans un fruit sont photosensibles; la stratégie germinative de cette espèce étant extrêmement efficace grâce à un étalement temporel de la germination (pouvant être de 6 mois et plus).

Les résultats que nous avons obtenus dans cette étude corroborent ceux de Birnbaum (1990) à l'exception du fait que seulement 58% des graines récoltées et non pas la totalité, sont susceptibles de germer.

De plus, Birnbaum (1990) ajoute que "le double mode de dispersion (ornithochore et barochore) associé au double mode de germination (immédiat et différé) apporte à l'espèce un avantage certain dans la colonisation d'espace nouveau et le maintien de la population. Cette capacité germinative, en totale opposition avec la perte de dispersabilité des espèces insulaires indigènes (Carlquist 1974), confère à *Miconia* un avantage important dans la compétition interspécifique".

- La survie des plantules.

Elle est déterminée par les conditions stationnelles, la compétition intra et inter-spécifique (Connel et Slatyer 1977, Grime 1979), la prédation (Janzen 1970, Caswell 1978) et les perturbations (processus physiogéographiques, ...).

La compétition avec d'autres espèces, en particulier celles de la strate herbacée (Hunziker 1955, Loisel 1966), la compétition pour l'eau et les éléments nutritifs du sol (Tschinkel 1976), l'intensité lumineuse, contrarient le développement des semis et sont à l'origine de leur forte mortalité durant les premières années (Spring et al. 1974, Hett et Loucks 1976, Debussche et al. 1982).

En ce qui concerne une compétition élevée avec les espèces de la strate herbacée (Hunziker 1955, Loisel 1966), les résultats décrits dans ce chapitre montrent que *Miconia* y paraît "indifférent".

De plus, il semble qu'une compétition élevée au niveau de l'eau et des éléments nutritifs absorbés par son système racinaire réduise la régénération des autres espèces indigènes. Enfin, son mode architectural de développement limite fortement les rayons lumineux. S'il faut environ 4 à 5% de luminosité relative pour le développement normal des espèces autochtones, on note sous une couverture monospécifique de *Miconia*, une luminosité équivalente à 0,5-0,8% n'autorisant la régénération que de cette dernière.

Devant:

* le succès total de la succession de ces trois phases d'implantation

* le faible pouvoir de reproduction des espèces indigènes arborescentes et arbustives (cf paragraphes 3.1.1., 3.1.2., 3.1.3.)

* l'appauvrissement spécifique (cf paragraphes 3.1.1., 3.1.2, 3.1.3.) consécutif à l'invasion par *Miconia*

* une hypothétique altération des propriétés (productivité, cycle de ses nutriments, caractéristiques hydrologiques, etc..., cf Hobbs 1989, Ramakrishnan et Vitousek 1989, Vitousek 1990) de la communauté envahie, de sa composition (cf paragraphes 3.1.1., 3.1.2., 3.1.3.) et de la structure de sa végétation

on comprend mieux le danger que cette peste représente pour l'écosystème tahitien. Cependant, s'il existe réellement, de la part des espèces indigènes, un seuil de tolérance à *Miconia* (cf paragraphe 3.1.3.), en deçà duquel elles seraient susceptibles de se perpétuer, on peut espérer pouvoir maîtriser cette peste dans des zones "relativement" infestées. En attendant de trouver la solution (bactériologique, fongique, microbienne, etc...) qui permettrait d'éradiquer définitivement cette espèce, il s'agirait de maintenir *Miconia*

dans des proportions ne dépassant pas 50 à 60% de recouvrement, qu'il s'agisse de la strate arborescente, arbustive ou herbacée. Cela pourrait être envisagé, par exemple, sous forme d'éclaircies (en coupant et en empoisonnant les arbres de plus de 5cm de diamètre et par arrachage des jeunes plants), comme le pratiquent les forestiers.

Un autre espoir résiderait dans la confirmation d'une "auto-dégradation" des stations quasi monospécifiques. En effet, les photos 9 et 10, prises en fin d'étude (mi-mars), dans une certaine zone de la station d'Onohéa très envahie, montrent des pieds adultes non seulement "défoliés" mais également décimés. Connaître les facteurs, **extrinsèques**: attaque microbienne, fongique ou **intrinsèques**: dégénérescence ou sénescence (liée à l'âge, par exemple), responsables de la mortalité de cette plante est primordial et aurait des conséquences directes sur la gestion des moyens à mettre en place pour lutter efficacement contre l'invasion de cette peste végétale.

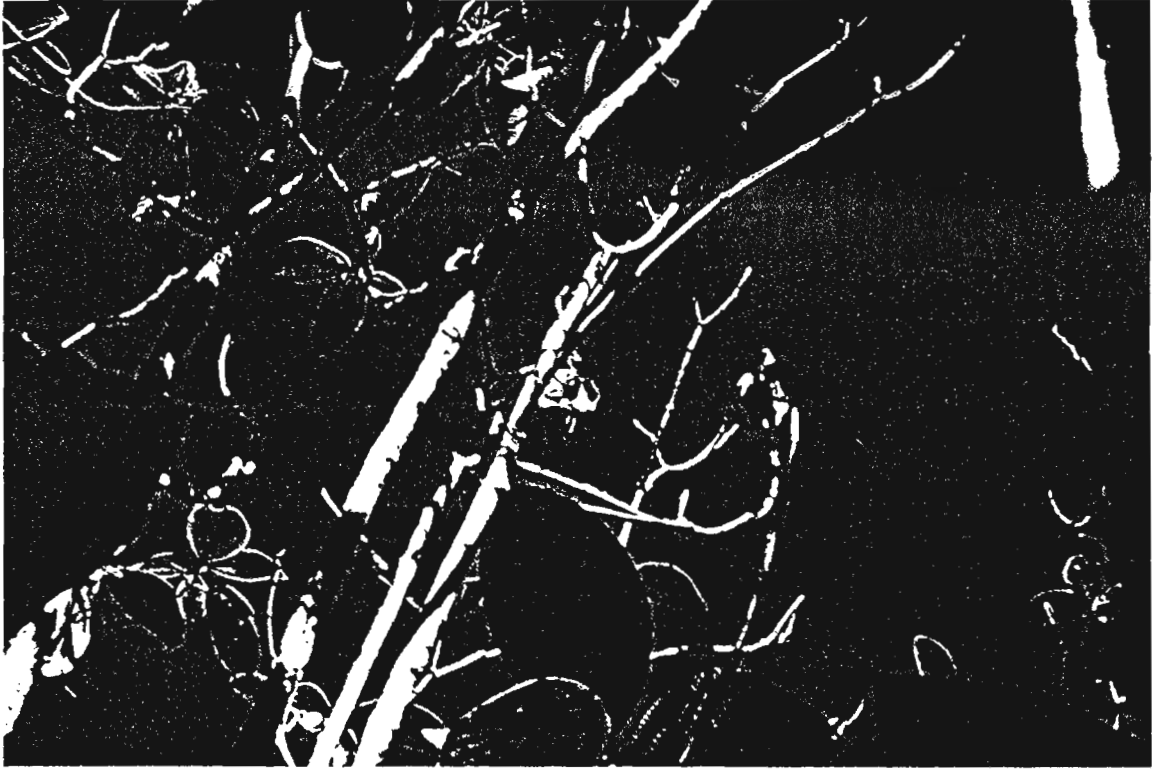


Photo 9: Station très envahie de la Vallée d'Onohea. Décimage et défoliation de quelques pieds-mères de *Miconia*.



Photo 10: Station très envahie de la Vallée d'Onohea. Décimage

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARHOLONNEW B., 1970 - Bare zone between California shrub and grassland communities: the role of animals. *Science*, 170: 1210-1212.
- BIRNBAUM P., 1989 - *Miconia calvescens* DC. Une Melastomataceae perturbatrice de l'Ecosystème tahitien. Rapport préliminaire et perspectives scientifiques d'une lutte biologique. Rapport de stage I, ORSTOM.
- BIRNBAUM P., 1990 - Exigences et tolérances de *Miconia calvescens* à Tahiti. De la population à l'individu. Rapport de stage II, ORSTOM.
- CARLQUIST S., 1974 - *Island Biology*. Columbia University Press, New York, 660p.
- CASWELL H., 1978 - Predator mediated coexistence: a none equilibrium model. *Am. Nat.*, 112: 127-154.
- CONNEL J.H. et SLATYER R.O., 1977 - Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111: 1119-1144.
- DARWIN C., 1859 - *Origin of species*. Traduite de la sixième édition C. Reiwald et Cie (eds), par E. Barbier. Maspero, Paris (1980), 665p.
- DAVIDSON D.W. et MORTON S.R., 1981 - Myrmecochory in some plants (F. Chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia*, 50: 357-366.
- DEBUSSCHE M., 1985 - Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines de plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 6 (20), 4: 365-374.
- DEBUSSCHE M., ESCARRE J. et LEPART J., 1982 - Ornithology and plant succession in mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio*, 48: 255-266.
- DEBUSSCHE M., LEPART J. et MOLINA J., 1985 - La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux: rôle de la structure de la végétation et impact sur la succession en région méditerranéenne. *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, 6 (1): 65-80.
- GADGIL M. et SOLBRIG O.T., 1972 - The concept of r and K selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 106: 14-31.
- GRIME J.P., MASON G., CURTIS A.V., RODMAN J., BAND S.R. et NOWFORTH M.A.G., 1981 - A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.*, 69: 1017-1059.

- HETT J.M. et LOUCKS O.L.**, 1976 - Sugar mapple (*Acer saccharum* marsh) seedling mortality. *J. Ecol.*, 59: 507-520.
- HOBBS R.J.**, 1989 - The nature and effects of disturbance relative to invasions. In *Biological Invasions: a Global Perspective*, Drake et al. (eds). SCOPE, published by Wiley & Sons Ltd.
- HUNZIKER T.**, 1955 - Observations sur le rajeunissement naturel du pin d'Alep dans la région de Font-Froide au nord de Montpellier. *J. Forest. Suisse*, 106: 59-64.
- JEANNE R.L.**, 1979 - A latitudinal gradient in rate of ant predation. *Ecology*, 60: 1211-1224.
- JANZEN D.H.**, 1969 - Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23: 1-27.
- JANZEN D.H.**, 1970 - Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, 104: 504-521.
- JANZEN D.H.**, 1971 - Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 465-492.
- LOISEL R.**, 1966 - Germination du pin d'Alep au niveau de certaines associations végétales de basse-Provence. *Bul. Soc. Bot. Fr.*, 113, 5-6: 324-330.
- MacDONALD I.A.W., LOOPE L.L., USHER M.B. et HAMANN O.**, 1989 - Wildlife conservation and the invasion of nature reserves by introduced species: A Global Perspective. In *Biological Invasions: a Global Perspective*, Drake et al. (eds). SCOPE, published by Wiley & Sons Ltd.
- MacDONNELL M.J. et STILES E.W.**, 1983 - The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia*, 56: 109-116.
- RAMAKRISHNAN P.S. et VITOUSEK P.M.**, 1989 - Ecosystem-level processes and the consequences of biological invasions. In *Biological Invasions: a Global Perspective*, Drake et al. (eds). SCOPE, published by Wiley & Sons Ltd.
- SNOW D.W.**, 1981 - Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13: 1-14.
- SOLBRIG O.T. et SIMPSON B.B.**, 1974 - Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *J. Ecol.*, 62: 473-486.
- SPRING P.E., BREWER M.L., BROWN J.R. et FANNING M.E.**, 1974 - Population ecology of loblolly pine (*Pinus taeda*), in an old community. *Oikos*, 25: 1-6.
- van der PIJL L.**, 1982 - *Principles of dispersal in higher plants*. 3rd edition. Springer-Verlag, Berlin.

VITOUSEK P.M., 1990 - Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57: 7-13.

WERNER P.A., 1979 - Competition and coexistence of similar species. In *Topics in plant population biology*, Solbrig O.T., Jain S., Johnson G.B., Raven P.H. (eds). Columbia University Press, New York: 287-310.

CONCLUSION GENERALE

Miconia calvescens DC. trouve son origine en Amérique Centrale et du Sud, mais la variété horticole à feuilles rouges présente à Tahiti, trouve son aire de répartition naturelle au Mexique et au Guatemala. Néanmoins, elle est citée dans les flores consacrées au Belize, au Pérou, au Brésil, au Paraguay, au Nord du Chili, au Costa Rica ou en Equateur (Birnbaum, 1989). Dans aucun de ces ouvrages, elle n'est décrite comme perturbatrice de l'écosystème. En revanche, elle s'échappe aisément des jardins au Sri Lanka et à Hawaii (Birnbaum, 1989).

Qu'est-ce qui rend un écosystème plus fragile qu'un autre? Ou encore, qu'est-ce qu'un bon "envahisseur"?

Myers 1983, Ewel 1986, Oriens 1986 et Crawley 1987, proposent que chaque invasion biologique réussie représente une interaction étroite entre l'espèce envahissante et son milieu; l'"envahisseur" ayant la capacité d'altérer les caractéristiques de l'écosystème concerné: sa productivité, ses contraintes physiogéographiques et hydrologiques, la structure trophique du sol ou la fréquence et l'intensité des perturbations.

Les espèces qui sont capables de modifier les propriétés d'un écosystème changent de ce fait les règles fondamentales de l'existence de tous les organismes qui le constituent (Vitousek et Walker 1989).

Comment reconnaître un bon "envahisseur"?

Selon Vitousek et Walker (1989), un bon envahisseur est une espèce qui se caractérise par:

- une production massive de fruits
- une aptitude à la dispersion élevée (zoochorie, anémochorie, barochorie) et donc à la colonisation de nouveaux espaces
- une croissance rapide
- une relative plasticité face à des conditions extrêmes de milieu.

Non seulement *Miconia calvescens* répond à l'ensemble de ces critères:

- quantité impressionnante de graines, au minimum 360.000 (pour plus de détails, cf Birnbaum 1989), produites, disséminées en permanence (cf chapitre précédent, paragraphe 3.1.2.) et stockées massivement dans le sol (cf paragraphe 3.3.)
- vitesse de croissance élevée
- tolérance à de nombreuses contraintes du milieu (cf Birnbaum 1989).

mais elle se caractérise en plus par:

- un mode architectural de développement qui limite fortement la pénétration des rayons lumineux. BIRNBAUM (1989)

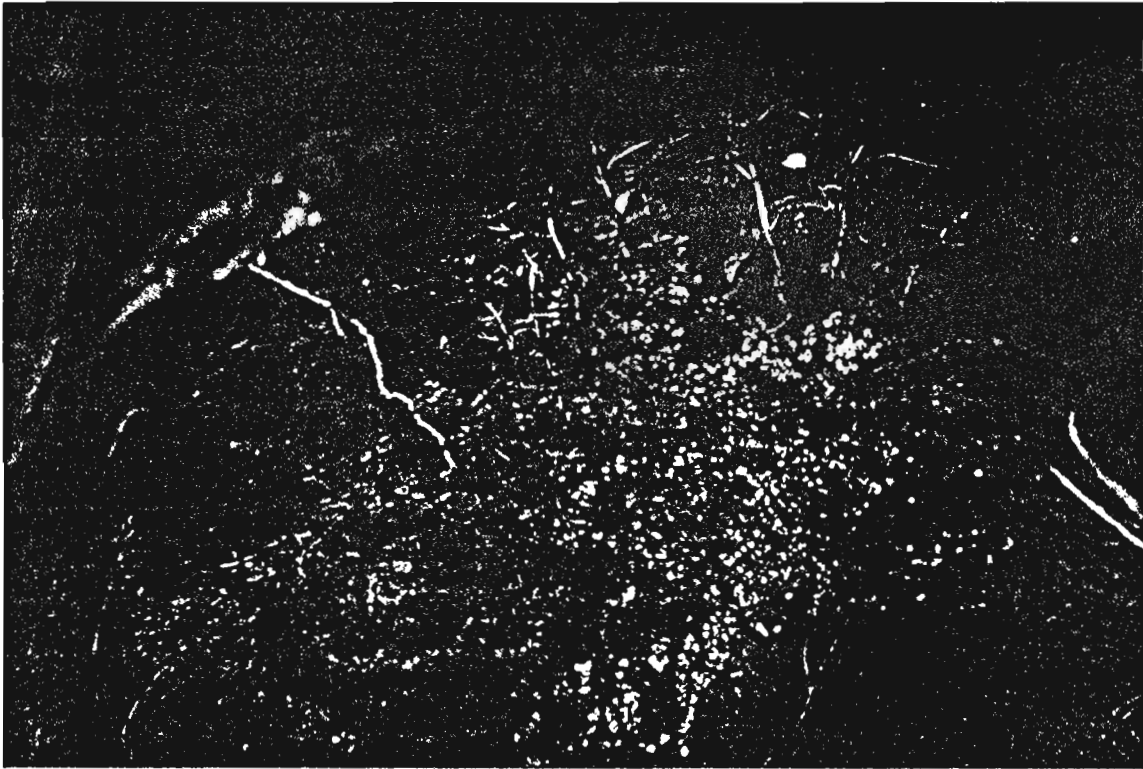


Photo 11: Plantules de *Miconia* se comportant en saxicoles.



Photo 12: Pied adulte de *Miconia* se comportant en saxicole.

note sous un recouvrement quasi total, une luminosité équivalente à 0,5-0,8% n'autorisant la régénération que de *Miconia* lui-même.

- une capacité à se réitérer végétativement
- une plasticité morphologique en cas de stress (Birnbaum 1989)
- un système racinaire superficiel et tentaculaire induisant une compétition élevée pour l'eau et les éléments nutritifs du sol et lui permettant aisément de se comporter en terrestre, épiphyte ou saxicole (cf photos 11 et 12).

qui lui confèrent un avantage certain dans la régénération et l'occupation de l'espace, pouvant aboutir, comme dans certaines parties de l'île de Tahiti, à une forêt monospécifique.

De plus, *Miconia* a bénéficié, à Tahiti, d'un facteur abiotique exceptionnel lui fournissant un avantage supplémentaire dans la colonisation d'espaces nouveaux (Birnbaum 1989). En effet, le passage des derniers cyclones de 1983, a perturbé une grande partie de la communauté des espèces végétales indigènes: ouverture de la canopée, chablis, etc... laissant ainsi de vastes espaces prêts à être recolonisés.

Naveh (1975) classe les plantes en trois groupes suivant leurs réponses après perturbation:

- Les espèces à régénération par graines obligatoire ("obligatory seeders"), capables de se développer, rapidement par l'importance de la banque de graines du sol.

- Les espèces à régénération végétative obligatoire ("obligatory resprouters") aptes à rejeter de souche.

- Les espèces, dont *Miconia*, utilisant l'un ou l'autre des deux modes de régénération ("facultative resprouters").

Les semis sont issus, dans ce cas, non seulement du stock de graines présentes dans le sol, avant la perturbation, mais aussi des graines produites par les rejets des toutes premières années suivant la perturbation.

En déterminant cette dernière catégorie, l'auteur laisse sous-entendre que l'efficacité de chacune des deux stratégies de reproduction mises en jeu (reproduction sexuée et asexuée), est moindre par rapport à ce qu'elle devrait être, si elles intervenaient chacune séparément.

Or, toute l'originalité de *Miconia* réside dans le fait que les deux modes (végétatif et sexué) par lesquels elle se reproduit, sont performants (photos 13 et 14, extraites de Birnbaum, 1990). Et c'est en cela qu'elle constitue, un exemple exceptionnel et un modèle d'étude, de choix.

La dynamique d'implantation et de développement de cette peste peut être rattachée à trois modèles proposés par Connell et Slatyer (1977): "facilitation", "tolérance", "inhibition". Finegan (1984) montre que ces mécanismes sont interdépendants et peuvent affecter successivement ou simultanément le même individu au cours de son cycle de vie

- Modèle de "facilitation"

Certaines modifications de la végétation et du milieu peuvent jouer un rôle dans l'augmentation du flux de semences et l'établissement des semis, en particulier chez les espèces ornithochores (Mac Arthur et Mac Arthur 1961, Karschon 1971, Blondel et al. 1973).

Dans le cadre de notre étude, le cyclone de 1983 aurait donc joué ce rôle.

- Modèle de tolérance

Les semis de *Miconia* possèdent une grande tolérance vis à vis des conditions de milieu (par exemple, la lumière, cf Birnbaum 1990).

Il nous a même été possible d'observer l'apparition de jeunes plantules à partir de graines laissées volontairement sans être réhydratées pendant plus de trois mois et demi.

Les photos 12 et 13 montrent également cette "incroyable" capacité à s'adapter à des situations de milieu extrêmes.

Dans ce modèle, les traits d'histoire naturelle des espèces (Colinaux 1973, Drury et Nisbet 1973) ont un rôle prépondérant.

- Modèle d'"inhibition"

Nous avons vu dans le chapitre précédent que cette peste exerçait une influence directe sur les espèces végétales indigènes, sur leur nombre et sur leur équilibre au sein de la communauté qu'elles constituent. Birnbaum (1989) signale que dans l'état actuel des choses, un quart de la flore indigène de Tahiti est menacé de disparaître. Cependant, cette influence ne semble intervenir qu'au delà d'un certain seuil (en moyenne 50% de recouvrement); les espèces autochtones semblant manifester une certaine tolérance à l'égard de *Miconia* (cf chapitre précédent, paragraphe 3.1.3.)

Cette espèce, nous le voyons, constitue un véritable danger pour les écosystèmes infestés.

Quelles peuvent être les propositions de gestion et de protection que l'on peut suggérer, après 14 mois d'étude?

1. Sur l'île de Tahiti

Vue l'ampleur des dégâts (les 2/3 de l'île sont aujourd'hui fortement infestés, cf Birnbaum 1990), il semble qu'aucune proposition concrète de protection (par arrachage, recépage, etc...) puisse être envisagée. En effet, seuls des moyens de lutte du type contrôle biologique seront susceptibles de pouvoir éradiquer définitivement cette espèce.

Dans le cadre d'une telle étude, 2 axes de recherche peuvent être d'ores et déjà, mis en place. Il s'agit de déterminer les facteurs responsables:

- d'une part de la pourriture d'inflorescences et d'infrutescences, provoquant leur dégénérescence et leur disparition, notée dans la Vallée de *Hitiaa* (cf chapitre 1,



Photo 13: Reproduction sexuée de *Miconia calvescens* (plantules constituant un véritable tapis de régénération).



Photo 14: (extraite de Birnbaum 1990), un tronc de *Miconia calvescens* tombé au sol accidentellement, montre rapidement une cohort d'axes et de racines réitérés.

paragraphe 3.1.3.) et dont la sous-station très envahie paraît être la plus touchée.

- d'autre part, de la défoliation et du décîmage, aboutissant là encore à la mort de l'individu concerné, de pieds adultes de la station très envahie de la Vallée d'Onohea (cf chapitre 2, paragraphe 3.2.3.)

On voit parfaitement l'importance de la découverte de ces facteurs "naturels" et "intégrés" dans l'écosystème tahitien, c'est-à-dire sans risque pour son équilibre. En effet, toute introduction de pathogènes étrangers liée à la mise en place d'un programme de lutte biologique, est délicate car difficilement contrôlable.

En ce qui concerne, les 34 espèces ou variétés endémiques de Tahiti, menacées de disparaître, il faudrait envisager la mise en place d'un programme de conservation, par la création par exemple, de zones "refuges". Ainsi:

- dans les stations encore "intactes" dans lesquelles subsistent les espèces menacées, il faudrait maintenir une surveillance accrue pour les protéger contre une invasion par *Miconia* qui leur serait fatale.

- dans le cas où ces zones "refuges" seraient "relativement" infestées et où il existerait effectivement un seuil de tolérance des espèces indigènes vis à vis de *Miconia*, il faudrait lancer une campagne d'"éclaircies" (par arrachage, recépage, etc...) afin de maintenir cette peste à un taux "acceptable" par les espèces indigènes.

Ces zones dites de "refuges", surveillées et protégées, serviraient de "Réservoirs" pour la pérennité du potentiel de conservation .

2. Sur les îles avoisinantes: notamment Raiatéea, où le degré d'infestation est moindre; seules des zones d'invasion extrêmement localisée et ponctuelle ont été découvertes (les résultats d'une mission effectuée en Mai 1991, feront prochainement l'objet d'un rapport)

Sur ces îles, il faudrait conduire une stratégie globale de contrôle et de gestion, sur deux fronts:

- Lutter sur toutes les zones infestées
- Interdire toute nouvelle introduction

Comment lutter efficacement contre *Miconia*:

- * par arrachage des jeunes plants
- * par recépage des gros pieds à la tronçonneuse puis badigeonnage de la section à l'aide d'un herbicide systémique
- * par le transport des pieds arrachés et des tiges vers un endroit où ils devront être brûlés.
- * par la recherche et l'élimination systématiques des pieds isolés, qui peuvent constituer des foyers potentiels d'invasion

Un tel programme ne pourra être réellement efficace que s'il est intégré dans une politique de long terme de contrôle et de gestion. Il s'agirait notamment de définir des plans de gestion détaillés (inspirés du rapport de MacDonald, 1989):

* Ceux-ci devront inclure des cartes à grande échelle (1/40000ème) sur lesquelles sera indiquée la répartition de *Miconia*

* Le plan de gestion inclura aussi un calendrier détaillé pour la réalisation des différents objectifs de la lutte contre cette peste végétale. Le système de suivi nécessaire pour évaluer le succès de la gestion doit être précisé dans le plan.

* Le plan doit être revu chaque année et les objectifs qui n'ont pu être atteints, doivent être modifiés, soit en augmentant les crédits alloués à la lutte pour la suite du programme, soit en révisant les objectifs.

* Après cinq ans, le plan devrait être examiné avec recul afin d'évaluer si les objectifs globaux de protection ont été atteints.

Enfin, il faudrait améliorer la prise de conscience du public, en proposant:

* Une campagne d'information auprès des écoles, des associations de bénévoles et des médias. Elle devra être suivie et répétée.

* La distribution de brochures, qui est un bon moyen de développer la prise de conscience du public.

PROPOSITIONS ET PERSPECTIVES

L'étude des documents actuellement disponibles sur *M. calvescens* montre que les connaissances sur cette plante restent assez fragmentaires, aussi bien en ce qui concerne la biologie de la plante que l'effet de cette espèce sur son environnement.

Plusieurs niveaux d'approche restent donc à considérer:

1. *Miconia* dans son aire de répartition

La variété horticole à feuilles rouges présente à Tahiti a été introduite à partir du Sri Lanka par Harrison Smith. Une incertitude demeure quant à son existence dans l'aire d'origine de l'espèce, qui s'étend depuis le Mexique jusqu'au Paraguay, en passant par le Nord de l'Amérique du Sud.

Un premier travail devra donc consister à consulter les herbiers des pays concernés. Il est important et urgent de résoudre ce problème de répartition géographique de cette variété horticole puisque la continuité du programme en dépend directement.

2. *Miconia* en Polynésie

En ce qui concerne les îles de Polynésie touchées par *Miconia* (ou susceptibles de l'être), il faudrait constituer un document permettant de détecter les zones envahies, à partir des techniques dont on peut disposer: télédétection, photographies aériennes et survols en hélicoptère, complétés par des observations sur le terrain.

3. *Miconia* et ses îles

Trois îles de Polynésie sont touchées par l'invasion de *Miconia*: Tahiti, Moorea et Raiatea.

Si on estime qu'à l'heure actuelle, 2/3 de Tahiti sont envahis par cette espèce (cf Birnbaum 1990), en revanche Raiatea ne semble être que ponctuellement atteinte. La situation extrême d'envahissement de ces deux écosystèmes insulaires est intéressante. En effet, elle autorise une étude comparative entre deux stades d'invasion: un stade "initial" et un stade "final", qui aboutira certainement à une meilleure compréhension des processus d'invasion biologique.

Dans ces deux îles, il s'agit d'étudier:

3.1. L'AUTOÉCOLOGIE DE L'ESPECE

Définition des paramètres climatiques, pédologiques, biotiques

3.2. LA BIOLOGIE DE L'ESPECE

a) *Aspects de la phase sexuée*

- **Biologie de la reproduction**

Il s'agit de déterminer:

L'âge de la maturité sexuelle

La durée de vie

Le Système de reproduction et de pollinisation (Auto-fécondation ou allofécondation; Identification du ou des pollinisateurs)

La Fécondité âge-dépendante

La Fécondité densité-dépendante

Le Succès de reproduction âge-dépendant

Le Succès de reproduction densité-dépendant

- Dissémination

Il faut identifier les agents disperseurs:

* Oiseaux ou autres espèces animales: identification des espèces consommatrices de *M. calvescens*, récolte et analyse de leurs fientes et régurgitats

* Vent, pluie et produits de l'érosion: installation de capteurs de graines dans différentes stations envahies par *M. calvescens* pour apprécier le rôle du vent. Quantification du nombre de graines de cette espèce transportées par les cours d'eau après les pluies. Quantification du nombre de graines présentes dans les alluvions accumulées au bas des cours d'eau après les fortes pluies.

- Dormance

Le délai entre la chute d'un fruit et la germination des graines devra être déterminé.

- Germination et croissance

Il s'agit de déterminer les facteurs limitants ou optimaux de la germination des graines et de la croissance, d'un point de vue physiologique (facteurs trophiques) et phytoécologique (in situ et en labo).

- Morphologie

Le système architectural et le mode de croissance de cette espèce devront être définis.

b) Aspects de la phase asexuée

Il s'agit de décrire les systèmes de reproduction végétative et leur efficacité dans diverses situations édaphiques. On peut en outre se demander s'il existe une différence dans la contribution aux générations suivantes (en termes de densité et de modèle architectural) entre des individus issus d'une reproduction asexuée et ceux issus d'une reproduction sexuée.

On devra également déterminer les facteurs limitants et optimaux de la croissance et de la morphologie.

c) Mode et vitesse de Propagation

Le mode (horizontal, vertical, par reproduction sexuée ou par voie végétative) et la vitesse de propagation d'un front d'invasion devront être suivis. En menant une telle étude, on ne doit pas oublier de prendre en compte la modification de la richesse floristique des communautés végétales dans une optique éventuelle de prévention des zones touchées par une surveillance visant à maintenir un taux d'occupation acceptable.

3.3. LA SYNECOLOGIE DE L'ESPECE

Il s'agit d'évaluer avec précision l'impact de *M. calvescens* sur son environnement:

a) **Effet sur les sols:** analyses adaptées à la caractérisation des sols (analyse physico-chimique) dans les communautés végétales envahies; installation de capteurs de sol. *Miconia*, en raison de son système racinaire superficiel et tentaculaire, pourrait provoquer un déchaussement des sols ayant pour conséquences des glissements de terrain favorisés par le relief abrupt de Tahiti.

b) **Effet sur la végétation en place: compétition interspécifique**

Plusieurs questions se posent:

- Eventuelle allélopathie? Les graines de *M. calvescens* fabriquent-elles des substances chimiques inhibitrices du développement des graines des autres espèces indigènes?.

- Du point de vue de la physiologie de la nutrition: existe-t-il une concurrence d'une part, entre les plantules de *Miconia* et celles des autres espèces indigènes et d'autre part, entre les pieds adultes de cette peste et ceux des autres espèces?.

- Au niveau du système racinaire: occupation du sol et extension du système racinaire par rapport à celui des autres espèces.

c) **Capacité de régénération de la végétation autochtone après coupe de *M. calvescens***

d) **Etude de la microflore** dont la flore fongique au niveau racinaire et de la **microfaune** dont l'entomofaune, associées à *Miconia* pour rechercher des éléments permettant la mise au point d'une méthode de lutte biologique. En effet, compte tenu de l'extension de la plante à Tahiti et du caractère souvent inaccessible des zones qu'elle occupe, la meilleure méthode de lutte serait sans doute la lutte biologique.

4. *Miconia* dans son aire d'origine

Tous les points précédents (autoécologie, biologie et synécologie de l'espèce) pourraient y être développés

Il nous paraît évident que le lancement d'un programme de recherche pluridisciplinaire ambitieux sur *Miconia calvescens* est souhaitable et possible. Il répondrait à un double objectif scientifique et pratique.

Au plan strictement scientifique tout d'abord, nous sommes confrontés à un cas typique et exemplaire d'invasion biologique

dans une série d'écosystèmes clos constituée par les diverses îles évoquées plus haut. Dans chacun de ces écosystèmes insulaires, le niveau de l'invasion se situe en outre à un stade différent: situation idéale pour entreprendre une étude comparative dont les conclusions nous éclaireraient sans doute sur les voies à utiliser pour contrôler l'extension de cette nuisance.

Au plan pratique ensuite, nous avons à résoudre un problème majeur de protection de la flore de l'écosystème des îles hautes polynésiennes. La finalité du programme devra être clairement affichée: il s'agit avant tout de mettre au point une méthode de contrôle de cette peste végétale.

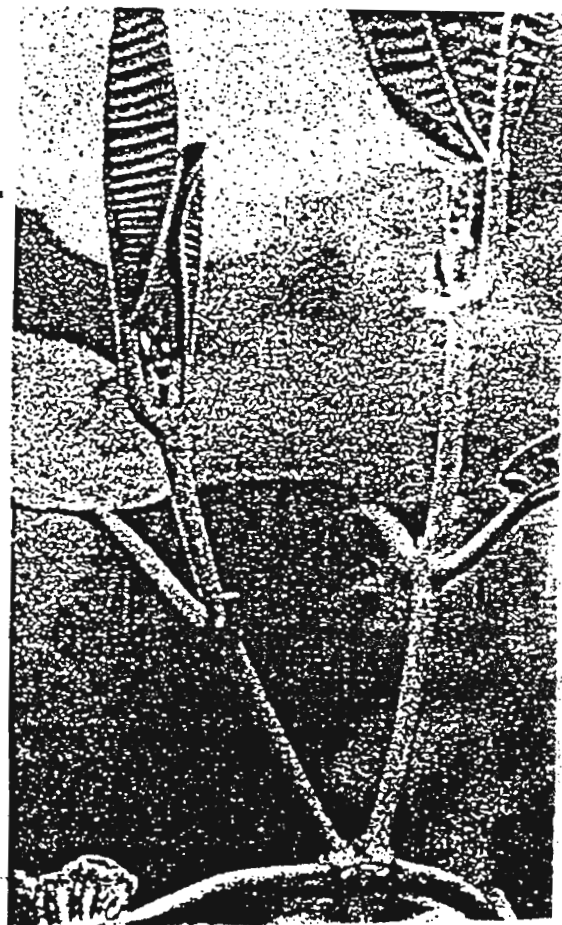
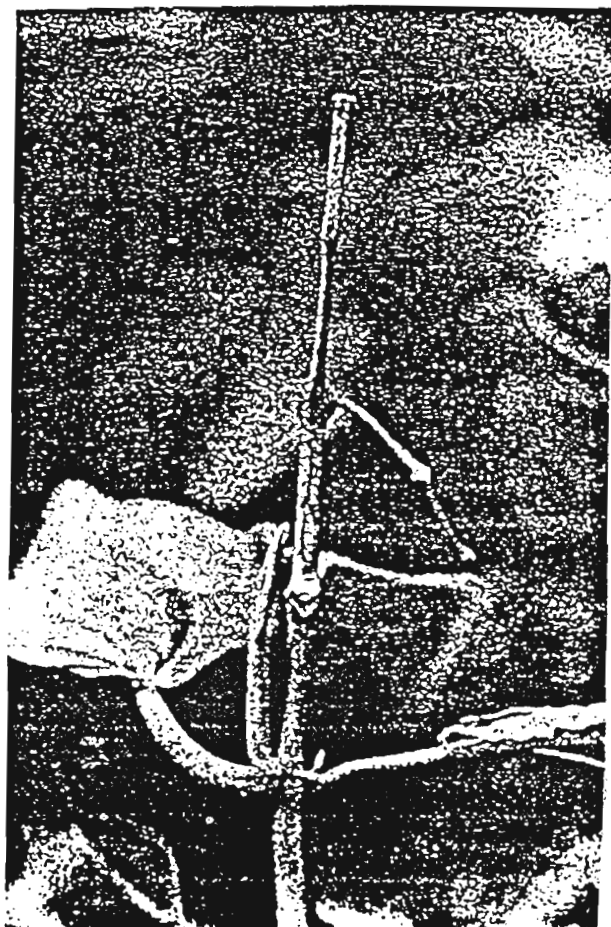
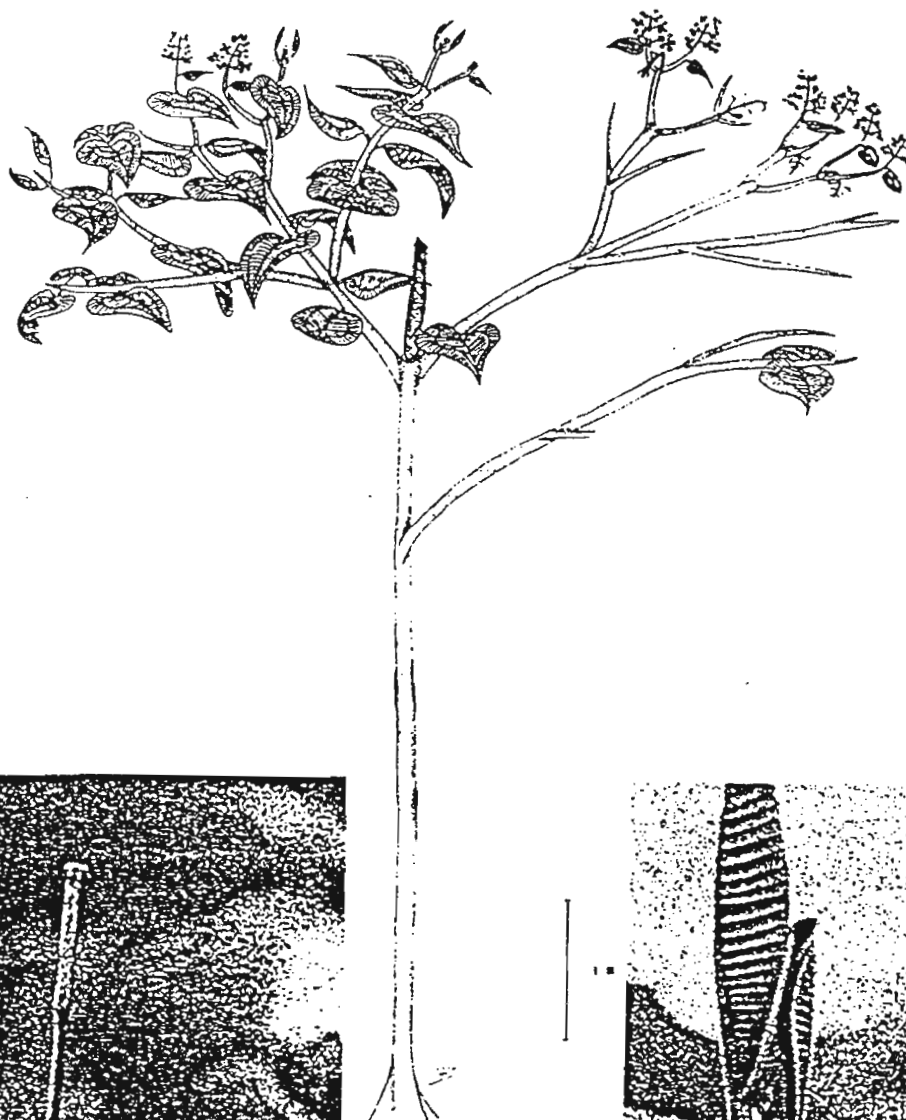
Ces objectifs ne pourront être envisagés que si nous sortons de la logique actuelle des études parcellaires confiées successivement à des chercheurs isolés. L'intérêt du sujet mériterait que l'on tente de rassembler une équipe pluridisciplinaire qui prendrait simultanément en compte les diverses approches proposées dans ce rapport. Une telle équipe devrait être animée par un chercheur senior de profil "phytoécologiste", chargé du pilotage scientifique du programme et assisté par un groupe de trois ou quatre étudiants chercheurs (doctorants ou stagiaires de DEA) prenant en compte les différentes approches. Seul un effort de ce niveau permettra de faire progresser suffisamment la connaissance pour espérer déboucher sur une méthode d'éradication, ou tout au moins sur une méthode de contrôle, de *Miconia calvescens* en Polynésie française.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIRNBAUM P., 1989 - *Miconia calvescens* DC. Une Melastomataceae perturbatrice de l'Ecosystème tahitien. Rapport préliminaire et perspectives scientifiques d'une lutte biologique. Rapport de stage I, ORSTOM.
- BIRNBAUM P., 1990 - Exigences et tolérances de *Miconia calvescens* à Tahiti. De la population à l'individu. Rapport de stage II, ORSTOM.
- BLONDEL J., FERRY C. et FROCHOT B., 1973 - Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda* 41: 63-84.
- CONNEL J.H. et SLATYER R.O., 1977 - Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111: 1119-1144.
- CRAWLEY M.J., 1987 - What makes a community invasible? In A. J. Gray, M.J. Crawley et P.J. Edwards (eds). *Colonization, succession and stability*. Blackwell scientific, Oxford, England: 429-453.
- DRURY W.H. et NISBET I.C.T., 1973 - Succession. *J. Arnold Arboretum*, 54: 331-368.
- EWEL J.J., 1986 - Invasibility: lessons from South Florida. In H.A. Mooney and J. Drake (eds). *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, NewYork, USA: 214-230.
- FINEGAN B., 1984 - Forest succession. *Nature*, 321 (n°5990): 109-114.
- KARSCHON R., 1971 - Lignotuber occurrence in *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. and its phylogenetic significance. *Flora*, 160 (5): 495-510.
- MacDONALD I.A.W., 1989 - Stratégie de recherche et de gestion pour le contrôle à long terme des pestes végétales à la Réunion. Rapport de mission, Direction Régionale de l'ONF de la Réunion.
- MacARTHUR R.H. et MacARTHUR J.W., 1961 - On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- MYERS R.L., 1983 - Site susceptibility to invasion by the exotic tree *Melaleuca quinquenervia* in southern Florida. *J. Appl. Ecology*, 20: 645-658.
- NAVEH Z., 1975 - Degradation and rehabilitation of mediterranean landscapes. *Landscape planning*, 2: 133-146.

ORIANIS G.H., 1986 - Site characteristics favoring invasions. In *H.A. Mooney and J. Drake (eds)*. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, NewYork, USA: 133-148.

Annexe 1: (extraite de Binbaum 1990), représentation de la croissance de l'arbre adulte par relais. L'inflorescence définit la croissance du bourgeon apical des axes secondaires.



Annexe 2: Analyse de la variance à un facteur, réalisée sur les stades phénologiques des 10 arbres de la station peu envahie, relevés aux 17 périodes

ANALYSE DE LA VARIANCE AVEC MESURES REPETEES

- un facteur avec mesures répétées.

Sans covariant.

Analyse de 10 mesures (critères) :

CRITERES (Y)

- (1) IND 1
- (2) IND 2
- (3) IND 3
- (4) IND 4
- (5) IND 5
- (6) IND 6
- (7) IND 7
- (8) IND 8
- (9) IND 9
- (10) IND10

Elimination des manquants.

ANALYSE DE LA VARIANCE :

source de variation	somme des carrés des écarts	d.d.l.	carré moyen	F p
inter-individus	248.2941	16		
intra-individus mesures	1094.2000 115.0824	153 9	12.7869	F= 1.880 p= 0.05
résidus	979.1176	144	6.7994	
totale	1342.4941	169		

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les moyennes des mesures ($p > 0.0500$).

Annexe 3: Analyse de la variance à un facteur, réalisée sur les stades phénologiques des 10 arbres de la station moyennement envahie, relevés aux 17 périodes

ANALYSE DE LA VARIANCE AVEC MESURES REPETEES

un facteur avec mesures répétées.

ans covariant.

analyse de 10 mesures (critères) :

CRITERES (Y)

- 1) IND 1
- 2) IND 2
- 3) IND 3
- 4) IND 4
- 5) IND 5
- 6) IND 6
- 7) IND 7
- 8) IND 8
- 9) IND 9
- 10) IND 10

ANALYSE DE LA VARIANCE :

source de variation	somme des carrés des écarts	d.d.l.	carré moyen	F	p
inter-individus	599.9765	16			
intra-individus	358.4000	153			
mesures	154.9647	9	17.2183	F=	3.5248
				p<	0.0001
résidus	703.4353	144	4.8850		
totale	1458.3765	169			

les moyennes des mesures diffèrent significativement dans leur ensemble p (<= 0.0500).

Annexe 4: Analyse de variance à un facteur, réalisée sur les stades phénologiques des 10 arbres de la station très envahie, relevés aux 17 périodes

ANALYSE DE LA VARIANCE AVEC MESURES REPETEES

- un facteur avec mesures répétées.

Sans covariant.

Analyse de 10 mesures (critères) :

CRITERES (Y)

- (1) IND 1
- (2) IND 2
- (3) IND 3
- (4) IND 4
- (5) IND 5
- (6) IND 6
- (7) IND 7
- (8) IND 8
- (9) IND 9
- (10) IND10

Elimination des manquants.

ANALYSE DE LA VARIANCE :

source de variation	somme des carrés des écarts	d.d.l.	carré moyen	F p
inter-individus	309.2118	16		
intra-individus mesures	1299.5000 60.5941	153 9	6.7327	F= 0.782 p= 0.6340
résidus	1238.9059	144	8.6035	
totale	1608.7118	169		

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les moyennes des mesures ($p > 0.0500$).

Annexe 5: Analyse de variance à deux facteurs (A = degré d'envahissement et B = dates) réalisée sur les stades phénologiques moyens des stations peu, moyennement et très envahies.

ANALYSE DE LA VARIANCE SUR SERIES INDEPENDANTES

deux facteurs croisés.

Critère Y : (3) STADE PHEN
 Facteur A : (1) DEGRE ENV
 Facteur B : (2) RELEVES

Élimination des manquants.

Avec test de Newman-Keuls :

- au seuil 0.05 sur les moyennes de A (si l'effet du facteur A est significatif au seuil α).
- au seuil 0.05 sur les moyennes de B (si l'effet du facteur B est significatif au seuil α).

ANALYSE DE LA VARIANCE :

source de variation	somme des carrés des écarts	d.d.l.	carré moyen	F	p
Facteur A	8.5098	2	4.2549	F=	2.3961
				p=	0.1050
Facteur B	91.2941	16	5.7059	F=	3.2133
				p=	0.0020
Résidus	56.8235	32	1.7757		
Total	156.6275	50			

En tenant compte du facteur B, il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les moyennes du facteur A ($p > 0.0500$).

En tenant compte du facteur A, les moyennes du facteur B diffèrent significativement dans leur ensemble ($p < 0.0500$).

Annexe 6: Test de Kruskal-Wallis réalisé sur le nombre de saisons de reproduction caractérisant chacun des 10 arbres des stations peu, moyennement et très envahies.

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (2) NBRE DE SAISONS DE REPROD

Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 30
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std maximum
1	10	123.00	2.00	2.20	0.4
2	10	142.50	2.00	2.30	0.4
3	10	199.50	3.00	2.80	0.6

H = 5.1944 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

GRAND ECHANTILLON : il y a plus de 3 groupes
et/ou chaque groupe a plus de 5 éléments.

d.d.l. = 2
p = 0.0740

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries (p > 0.0500).

Annexe 7: Test de Kruskal-Wallis réalisé sur le nombre de phases de "repos" caractérisant chacun des 10 arbres des stations peu, moyennement et très envahies.

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (2) NBRE DE PHASE REPOS
Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 30
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	10	185.00	1.00	1.30	0.67
2	10	133.00	1.00	0.90	0.32
3	10	147.00	1.00	1.00	0.67

$H = 2.6918$ (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

GRAND ECHANTILLON : il y a plus de 3 groupes
et/ou chaque groupe a plus de 5 éléments.

d.l. = 2
 $p = 0.2600$

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries ($p > 0.0500$).

Annexe 1: Test de Mann et Whitney réalisé sur le nombre de graines
avant germé issues des excréments de *Zosterops* et des fruits
cueillis à proximité des captures.

TEST U de MANN-WHITNEY

Comparaison non paramétrique de deux séries indépendantes.

Critère : (2) POURCENTAGE GERMINA
Facteur : (1) ZOST FRUIT

nombre d'individus valides = 24
nombre d'individus manquants = 0

	1	2
nombre de valides	N1= 12	N2= 12
somme des rangs	R1= 157.00	R2= 143.00
médiane	51.650	44.800
moyenne	51.192	46.675
déviati on standard	26.144	25.757
minimum	0.0	0.0
maximum	94.1	80.5

U = 65.0000

ECHANTILLON DE TAILLE MOYENNE (8 < N2 <= 20) :

Situation unilatérale : p > 0.0500
Situation bilatérale : p > 0.1000

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les
deux séries (p > 0.0500 en situation bilatérale).

Annexe 9: Test de Kolmogorov réalisé sur les dates d'apparition de la 1ère germination, issue des exoréments de *Zosterops* et des fruits cueillis à proximité des captures.

TEST de KOLMOGOROV-SMIRNOV

Comparaison non paramétrique de deux séries indépendantes.

Critère : (2) DATE GERMIN EN JOURS
 Facteur : (1) ZOST FRUIT

Nombre d'individus valides = 24 (n1 = 12 ; n2 = 12)
 Nombre d'individus manquants = 0

groupe1 : 1 groupe2 : 2

		fréquences cumulées		fréquences cumulées		n1-n2
		n1	%1	n2	%2	
5,	8[1	8.33	1	8.33	0
8,	11[1	8.33	1	8.33	0
11,	14[4	33.33	3	25.00	1
14,	17[7	58.33	6	50.00	1
17,	20[7	58.33	6	50.00	1
20,	23[12	100.00	11	91.67	1
23,	26[12	100.00	11	91.67	1
26,	29[12	100.00	11	91.67	1
29,	32[12	100.00	11	91.67	1
32,	35[12	100.00	12	100.00	0

PETIT ECHANTILLON : (n1 = n2 (<= 40))

Situation unilatérale : H1 : groupe1 > groupe2
 groupe1 - groupe2 : Dmax = 1 ; p > 0.0500

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les deux séries (p > 0.0500 en situation unilatérale).

Situation bilatérale :
 groupe1 - groupe2 : Dmax = 1 ; p > 0.0500

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les deux séries (p > 0.0500 en situation bilatérale).

Annexe 10: Test de Kruskal Wallis réalisé sur le nombre de graines de *Miconia* contenues dans le sol des 5 stations peu envahies (Pic Vert, Onoheha, Atimaono, Taravao et Hitiaa).

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (2) BANQ MICONIA

Facteur : (1) STATION

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 20
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 5

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. sta. maximum
1	4	25.00	27.50	27.25	5.25
2	4	11.00	18.50	17.50	4.25
3	4	42.50	71.00	73.00	10.20
4	4	57.50	108.50	112.75	26.25
5	4	74.00	177.50	176.25	13.40

H = 17.9742 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

GRAND ECHANTILLON : il y a plus de 3 groupes
et/ou chaque groupe a plus de 5 éléments.

d.d.l. = 4
p = 0.0010

Les séries diffèrent significativement dans leur ensemble (p <= 0.0500).

Annexe 11: Test de Kruskal Wallis réalisé sur le nombre de graines de *Miconia* contenues dans le sol des 5 stations moyennement envahies (Mahina, Onoheha, Atimaono, Taravao et Hitiaa).

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

critère : (2) BANQ MICONIA
facteur : (1) STATION

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 20
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 5

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1				102.50	28.73
	4	16.00	101.50	73	134
2				3690.00	446.26
	4	70.00	3872.00	3026	3990
3				117.75	18.10
	4	20.00	114.00	100	143
4				1446.25	244.38
	4	42.00	1366.50	1249	1803
5				3340.75	257.53
	4	62.00	3330.50	3068	3634

H = 16.7429

GRAND ECHANTILLON : il y a plus de 3 groupes
et/ou chaque groupe a plus de 5 éléments.

d.l. = 4
p = 0.0020

les séries diffèrent significativement dans leur ensemble ($p \leq 0.0500$).

Annexe 12: Test de Kruskal Wallis réalisé sur le nombre de graines de *Miconia* contenues dans le sol des 5 stations très envahies (Belvédère, Onoheha, Atimaono, Taravao et Hitiaa).

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (2) BANQ MICONIA

Facteur : (1) STATION

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 20
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 5

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std maximum
1	4	42.00	3495.00	3422.00 2892	401.9 380
2	4	58.00	4273.50	4188.50 3319	253.1 43
3	4	11.00	1819.00	1741.50 1292	317.2 20
4	4	25.00	2223.00	2252.25 2025	233.1 253
5	4	74.00	5067.50	5010.75 4596	306.3 53

H = 18.0714

GRAND ECHANTILLON : il y a plus de 3 groupes
et/ou chaque groupe a plus de 5 éléments.

d.d.l. = 4

p = 0.0010

Les séries diffèrent significativement dans leur ensemble (p <= 0.0500).

Annexe 13: Test de Newman-Keuls effectué à la suite du test de
Kruskal-Wallis décrit en annexe 10

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

Comparaison de 5 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

effectif d'un groupe = 4

Sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

Sous-ensemble 1	2	somme des rangs =	11.0000
Sous-ensemble 2	1	somme des rangs =	25.0000
Sous-ensemble 3	3	somme des rangs =	42.5000
Sous-ensemble 4	4	somme des rangs =	57.5000
Sous-ensemble 5	5	somme des rangs =	74.0000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre
les groupes suivants :

2	et	1
2	et	3
2	et	4
2	et	5
1	et	3
1	et	4
1	et	5
3	et	4
3	et	5
4	et	5

Annexe 14: Test de Newman-Keuls effectué à la suite du test de Kruskal-Wallis décrit en annexe 11

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

Comparaison de 5 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

- effectif d'un groupe = 4

Sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

Sous-ensemble	1		
	1	somme des rangs =	16.0000
	3	somme des rangs =	20.0000
Sous-ensemble	2		
	4	somme des rangs =	42.0000
Sous-ensemble	3		
	5	somme des rangs =	62.0000
	2	somme des rangs =	70.0000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre les groupes suivants :

1	et	4
1	et	5
1	et	2
3	et	4
3	et	5
3	et	2
4	et	5
4	et	2

Annexe 15: Test de Newman-Keuls effectué à la suite du test de
Kruskal-Wallis décrit en annexe 12

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

comparaison de 5 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

effectif d'un groupe = 4

sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

sous-ensemble 1	3	somme des rangs =	11.0000
sous-ensemble 2	4	somme des rangs =	25.0000
sous-ensemble 3	1	somme des rangs =	42.0000
sous-ensemble 4	2	somme des rangs =	58.0000
sous-ensemble 5	5	somme des rangs =	74.0000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre
les groupes suivants :

3	et	4
3	et	1
3	et	2
3	et	5
4	et	1
4	et	2
4	et	5
1	et	2
1	et	5
2	et	5

Annexe 16: Test de Mann et Whitney réalisé sur le nombre d'espèces contenues dans le sol des bacs tamisés et non tamisés (ou bacs témoins).

TEST U de MANN-WHITNEY

Comparaison non paramétrique de deux séries indépendantes.

Critère : (2) NB ESP AUTRES QUE MIC

Facteur : (1) TAMISE NONTAMISE

nombre d'individus valides = 8

nombre d'individus manquants = 0

	1	2
nombre de valides	N1= 4	N2= 4
somme des rangs	R1= 12.50	R2= 23.50
médiane	0.00	3.50
moyenne	0.50	2.75
déviat ion standard	1.00	1.89
minimum	0	0
maximum	2	4

U = 2.5000

PETIT ECHANTILLON (N2 <= 8) :

Situation unilatérale : p = 0.0785

Situation bilatérale : p = 0.1570

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les deux séries (p > 0.0500 en situation bilatérale).

Annexe 17: Test de Mann et Whitney réalisé sur le nombre d'individus contenus dans le sol des bacs tamisés et non tamisés (ou bacs témoins).

TEST U de MANN-WHITNEY

comparaison non paramétrique de deux séries indépendantes.

Critère : (2) NB INDIVIDUS AUT MIC
Facteur : (1) TAMSE NONTAMISE

nombre d'individus valides = 8
nombre d'individus manquants = 0

	1	2
nombre de valides	N1= 4	N2= 4
somme des rangs	R1= 14.50	R2= 21.50
médiane	0.00	6.50
moyenne	3.00	6.50
écart standard	6.00	5.45
minimum	0	0
maximum	12	13

U = 4.5000

PETIT ECHANTILLON (N2 <= 8) :

Situation unilatérale : p = 0.2070
Situation bilatérale : p = 0.4140

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les deux séries (p > 0.0500 en situation bilatérale).

Annexe 13: Test de Kruskal Wallis réalisé sur la densité de chacune des 12 espèces communes aux trois sous-stations peu, moyennement et très envahies.

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (2) AE

Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. standard maximum
1	5	41.00	34.00	34.80 28	5.1 42
2	5	64.00	50.00	48.20 39	5.67 48
3	5	15.00	14.00	14.00 9	3.32 17

H = 12.0415 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

p < 0.0090

Les séries diffèrent significativement dans leur ensemble (p <= 0.0500).

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

Comparaison de 3 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

- effectif d'un groupe = 5

Sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

Sous-ensemble 1	3	somme des rangs =	15.0000
Sous-ensemble 2	1	somme des rangs =	41.0000
Sous-ensemble 3	2	somme des rangs =	64.0000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre les groupes suivants :

3 et 1
3 et 2
1 et 2

Annexe 18 (SUITE)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
 comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

critère : (3) AN
 facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
 nombre d'individus manquants = 0
 nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	5	58.50	4.00	9.60	13.26
2	5	43.50	2.00	2.00	0.71
3	5	18.00	1.00	0.60	0.55

$\chi^2 = 8.7933$ (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p < 0.0090$

Les séries diffèrent significativement dans leur ensemble ($p \leq 0.0500$).

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

comparaison de 3 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

- effectif d'un groupe = 5

sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

sous-ensemble 1		
3	somme des rangs =	18.0000
sous-ensemble 2		
2	somme des rangs =	43.5000
1	somme des rangs =	58.5000

au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre les groupes suivants :

3 et 2
 3 et 1

Annexe 18 (SUITE)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (4) CL
Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std maximum
1	5	40.00	0.00	0.00	0.00
2	5	40.00	0.00	0.00	0.00
3	5	40.00	0.00	0.00	0.00

H = **** (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments

p = ****

Annexe 18 (suite)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

critère : (5) DPT
facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	5	62.00	34.00	30.00	27.54
2	5	34.50	2.00	2.60	1.52
3	5	23.50	1.00	1.60	2.07

H = 8.0080 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p < 0.0090$

Les séries diffèrent significativement dans leur ensemble ($p \leq 0.0500$).

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

comparaison de 3 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

- effectif d'un groupe = 5

Sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

Sous-ensemble 1		
3	somme des rangs =	23.5000
2	somme des rangs =	34.5000
Sous-ensemble 2		
1	somme des rangs =	62.0000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre les groupes suivants :

3 et 1
2 et 1

Annexe 18 (SUITE)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (6) NH
Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std maximum
1	5	40.00	7.00	7.20	2.3
2	5	65.00	18.00	17.60	4.1
3	5	15.00	0.00	1.20	1.6

H = 12.6582 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p < 0.0090$

Les séries diffèrent significativement dans leur ensemble ($p \leq 0.0500$).

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

Comparaison de 3 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

- effectif d'un groupe = 5

Sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

Sous-ensemble 1			
3	somme des rangs =		15.0000
Sous-ensemble 2			
1	somme des rangs =		40.0000
Sous-ensemble 3			
2	somme des rangs =		65.0000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre les groupes suivants :

3 et 1
3 et 2
1 et 2

Annexe 18 (SUITE)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

critère : (10) PC
facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	5	40.00	0.00	0.00 0	0.00 0
2	5	40.00	0.00	0.00 0	0.00 0
3	5	40.00	0.00	0.00 0	0.00 0

= **** (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

ETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

= ****

Annexe 18 (suite)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (7) RUB
Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	5	32.50	0.00	0.40	0.50
2	5	47.50	1.00	0.80	0.80
3	5	40.00	1.00	0.60	0.50

H = 1.5556 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p > 0.1020$

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries ($p > 0.0500$).

Annexe 18 (suite)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (8) SPL
facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	5	65.00	28.00	24.40 8	10.31 33
2	5	30.00	2.00	2.00 0	1.41 4
3	5	25.00	1.00	1.80 1	1.30 4

$\chi^2 = 9.7615$ (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

Petit Echantillon : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p < 0.0090$

Les séries diffèrent significativement dans leur ensemble ($p \leq 0.0500$).

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

comparaison de 3 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

- effectif d'un groupe = 5

sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

sous-ensemble 1					
	3			somme des rangs =	25.0000
	2			somme des rangs =	30.0000
sous-ensemble 2					
	1			somme des rangs =	65.0000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre les groupes suivants :

3 et 1
2 et 1

Annexe 18 (SUITE)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (9) SS
Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	5	20.00	3.00	2.60	1.67
2	5	62.50	10.00	10.00	3.2
3	5	37.50	6.00	5.00	2.55

H = 9.2405 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p < 0.0090$

Les séries diffèrent significativement dans leur ensemble ($p \leq 0.0500$).

COMPARAISON MULTIPLE NON PARAMETRIQUE : TEST DE NEWMAN-KEULS

Comparaison de 3 groupes, au seuil $\alpha = 0.05$

- effectif d'un groupe = 5

Sous-ensembles de groupes non différenciables statistiquement

Sous-ensemble 1		
1	somme des rangs =	20.0000
3	somme des rangs =	37.5000
Sous-ensemble 2		
2	somme des rangs =	62.5000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre les groupes suivants :

1 et 2
3 et 2

Annexe 18 (suite)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (11) SU
facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 15
nombre d'individus manquants = 0
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	5	40.00	0.00	0.00 0	0.00 0
2	5	40.00	0.00	0.00 0	0.00 0
3	5	40.00	0.00	0.00 0	0.00 0

H = **** (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

, = ****

Annexe 19: Test de Kruskal Wallis réalisé sur la mortalité de chacune des 12 espèces communes aux trois sous-stations peu, moyennement et très envahies.

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (2) AE
Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 12
nombre d'individus manquants = 1
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. stc maximum
1	4	21.50	9.700	10.325	7.6
2	4	22.00	8.500	2.9	19.
3	4	34.50	17.000	8.975	2.2
				7.0	17.
				16.050	7.1
				6.7	23.

H = 2.0939 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments

p > 0.1040

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries (p > 0.0500).

Annexe 19 (suite)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (3) AN
Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 12
nombre d'individus manquants = 1
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	4	37.50	61.250	53.350	38.500
2	4	22.50	0.000	12.500	25.000
3	4	18.00	0.000	0.000	0.000

= 5.6770 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

p = 0.0540

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries (p > 0.0500).

Annexe 19 (suite)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (4) DPT

Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 12
nombre d'individus manquants = 1
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	4	28.00	3.850	14.250 0.0	23.60 49.3
2	4	24.50	0.000	16.750 0.0	33.50 67
3	4	25.50	0.000	25.000 0.0	50.000 100

H = 0.1770 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p > 0.1040$

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries ($p > 0.0500$).

Annexe 19 (SUITE)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (5) NH
Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

Nombre d'individus valides = 12
Nombre d'individus manquants = 1
Nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	4	25.50	0.000	6.250 0.0	12.500 25.0
2	4	34.50	5.700	4.625 0.0	3.354 7.1
3	4	18.00	0.000	0.000 0.0	0.000 0.0

= 3.7351 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p > 0.1040$

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries ($p > 0.0500$).

Annexe 19 (SUITE)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (6) RUB

Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 12
nombre d'individus manquants = 1
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1				0.000	0.000
	4	26.00	0.000	0.0	0.0
2				0.000	0.000
	4	26.00	0.000	0.0	0.0
3				0.000	0.000
	4	26.00	0.000	0.0	0.0

H = **** (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

p = ****

Annexe 19 (suite)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (7) SPL
facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 12
nombre d'individus manquants = 1
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std. maximum
1	4	25.50	0.000	12.500	25.000
2	4	20.00	0.000	0.000	0.000
3	4	32.50	25.000	31.250	37.500

H = 2.6167 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

$p > 0.1040$

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries ($p > 0.0500$).

Annexe 19 (suite)

TEST H de KRUSKAL-WALLIS

Analyse de la variance à un facteur sur les rangs :
comparaison non paramétrique de plusieurs séries indépendantes.

Critère : (3) SS

Facteur : (1) DEGRE ENVAHISSEMENT

Avec test de Newman-Keuls (seulement si le test H est significatif).

nombre d'individus valides = 12
nombre d'individus manquants = 1
nombre de groupes = 3

	effectif	Σ des rangs	médiane	moyenne minimum	dev. std maximum
1	4	27.00	0.000	25.000 0.0	50.00 100.0
2	4	31.00	12.500	14.575 0.0	17.16 33
3	4	20.00	0.000	0.000 0.0	0.00 0.0

H = 2.0542 (valeur de H corrigée du fait des ex-aequo)

PETIT ECHANTILLON : il y a 3 groupes et chaque groupe a, au plus, 5 éléments.

p > 0.1040

Il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les séries (p > 0.0500).

Annexe 20: Analyse de variance à deux facteurs (degré d'envahissement et temps) réalisée sur le nombre d'espèces autres que *Miconia*

ANALYSE DE LA VARIANCE SUR SERIES INDEPENDANTES

Deux facteurs croisés.

Critère Y : (3) NB TOT ESP
 Facteur A : (1) DEGRE ENV
 Facteur B : (2) RELEVES

Elimination des manquants.

avec test de Newman-Keuls :

- au seuil 0.05 sur les moyennes de A (si l'effet du facteur A est significatif au seuil α).
- au seuil 0.05 sur les moyennes de B (si l'effet du facteur B est significatif au seuil α).

ANALYSE DE LA VARIANCE :

source de variation	somme des carrés des écarts	d.d.l.	carré moyen	F p
Facteur A	1011.7333	2	505.8667	F= 22.8726 p< 0.0001
Facteur B	158.2667	4	39.5667	F= 1.7890 p= 0.2230
Résidus	176.9333	8	22.1167	
Total	1346.9333	14		

En tenant compte du facteur B, les moyennes du facteur A diffèrent significativement dans leur ensemble ($p \leq 0.0500$).

En tenant compte du facteur A, il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les moyennes du facteur B ($p > 0.0500$).

Annexe 21: Test de Newman-Keuls effectué à la suite de l'analyse de variance à deux facteurs décrite en annexe 20.

POUR LE FACTEUR A :
COMPARAISON MULTIPLE DE MOYENNES : TEST DE NEWMAN-KEULS

Comparaison de 3 moyennes, au seuil $\alpha = 0.05$

- variation résiduelle = 22.1167 avec 8 d.d.l.
- effectifs associés à chaque moyenne = 5
- erreur standard d'une moyenne : $s = 2.1032$

Sous-ensembles de moyennes non différenciables statistiquement

Sous-ensemble	1		
	3	moyenne =	19.6000
Sous-ensemble	2		
	2	moyenne =	35.2000
	1	moyenne =	38.4000

Au seuil $\alpha = 0.05$, il existe une différence statistiquement significative entre les groupes suivants :

3 et 2
3 et 1

Annexe 22: Corrélation de Spearman entre le degré d'envahissement et le nombre d'individus par espèce (autre que *Miconia*) recensés dans les trois sous-stations de la Vallée d'Onohea

CORRELATION des RANGS de SPEARMAN

Etude de l'intensité de la liaison entre deux variables ordinales ou quantitatives.

Variable 1 : (1) D° ENVAHISSEMENT

Variable 2 : (2) NB MOY IND/ESP SANS MICON

Nombre de paires valides = 15

Nombre de paires manquantes = 0

Nombre d'ex-aequo sur X = 15 ; nombre d'ex-aequo sur Y = 0

Corrélation des rangs : rho (corrige pour les ex-aequo) = -0.1512

GRAND ECHANTILLON : N > 10

test d'égalité à zéro de rho : t = -0.5514 avec 13 d.d.l.

Unilatéral : p = 0.2953 ; bilatéral : p = 0.5907

Il n'existe pas de liaison statistiquement significative entre les deux variables : elles sont indépendantes (p > 0.0500 en situation bilatérale).

Annexe 23: Analyse de variance à 3 facteurs (degré d'envahissement, temps et différenciation entre *Miconia* et les autres espèces) réalisée sur la mortalité des espèces recensées dans les trois transects.

ANALYSE DE LA VARIANCE SUR SERIES INDEPENDANTES

Trois facteurs croisés.

Critère Y : (4) MORTALITE
 Facteur A : (1) DEGRE ENV
 Facteur B : (2) RELEVES
 Facteur C : (3) MIC PAS MIC

ANALYSE DE LA VARIANCE :

source de variation	somme des carrés des écarts	d.d.l.	carré moyen	F	p
Facteur A	0.0084	2	0.0042	F=	0.438
				p=	0.667
Facteur B	0.0178	3	0.0059	F=	0.619
				p=	0.629
Facteur C	0.0008	1	0.0008	F=	0.0878
				p=	0.772
Interaction A x B	0.0655	6	0.0109	F=	1.1363
				p=	0.440
Interaction A x C	0.0041	2	0.0021	F=	0.2154
				p=	0.812
Interaction B x C	0.0040	3	0.0013	F=	0.1396
				p=	0.9320
Interaction A x B x C	0.0577	6	0.0096		
Total	0.1585	23			

Il n'existe pas d'interaction statistiquement significative entre les facteurs A et B ($p > 0.0500$).

Il n'existe pas d'interaction statistiquement significative entre les facteurs A et C ($p > 0.0500$).

Il n'existe pas d'interaction statistiquement significative entre les facteurs B et C ($p > 0.0500$).

En tenant compte des facteurs B et C, il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les moyennes du facteur A ($p > 0.0500$).

En tenant compte des facteurs A et C, il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les moyennes du facteur B ($p > 0.0500$).

En tenant compte des facteurs A et B, il n'existe pas de différence statistiquement significative entre les moyennes du facteur C ($p > 0.0500$).