

LA VÉGÉTATION DES ROCHES ULTRAMAFIQUES OU TERRAINS MINIERS

Tanguy JAFFRÉ et Laurent L'HUILLIER

1. LA FLORE

- 1.1. Caractéristiques, richesse et endémicité de la flore des terrains miniers
- 1.2. Origine de la flore

2. LES FORMATIONS VÉGÉTALES

- 2.1. Les forêts denses humides
- 2.2. Les maquis miniers

3. ADAPTATION DES PLANTES AUX CONDITIONS DE NUTRITION MINÉRALE

- 3.1. L'adaptation des espèces aux carences du sol en phosphore, en potassium et en azote
- 3.2. L'adaptation aux faibles teneurs du sol en calcium
- 3.3. L'adaptation des plantes aux teneurs excessives en magnésium du sol
- 3.4. L'adaptation des plantes aux teneurs élevées du sol en éléments potentiellement toxiques Ni, Mn, Cr et Co

4. ADAPTATION DES PLANTES DU MAQUIS À LA SÈCHERESSE

5. RÔLE DE LA COUVERTURE VÉGÉTALE

6. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

7. CONCLUSION

Comme dans d'autres régions du monde, la végétation des substrats issus de roches ultramafiques (souvent appelée « serpentine vegetation » en langue anglaise) se distingue en Nouvelle-Calédonie de la végétation de l'ensemble des autres substrats géologiques, par sa composition floristique globale, ainsi que par la physionomie de ses groupements ouverts et secondaires. Le contraste qu'on observe sur la côte ouest entre le couvert végétal secondaire des roches volcano-sédimentaires et celui des roches ultramafiques est à cet égard tout à fait saisissant (figure 3.1). La végétation des substrats ultramafiques est spécialisée et adaptée à des conditions édaphiques particulières héritées de la roche mère (Brooks 1987, Jaffré 1996). Elle est en outre la plus diversifiée du pays, à cause des variations importantes des caractéristiques chimiques et physiques des sols, de la topographie, de la pluviométrie, de l'altitude (du niveau de la mer à 1 618 m) et des stades d'évolution, ainsi que de l'isolement géographique de plusieurs massifs, favorisant des phénomènes de spéciations allopatriques (Jaffré 1992, Jaffré *et al.* 1987, Schmid 1982).



© SLN / B. Pelletier

Figure 3.1 : Zone de contact entre roches volcano-sédimentaires (savane en premier plan) et un massif de roches ultramafiques (maquis en second plan) (côte ouest).

1. LA FLORE

La flore de la Nouvelle-Calédonie comprend environ 3 350 espèces de plantes vasculaires autochtones et son taux d'endémisme est de 74 % (Morat *et al.* 2010). Ces valeurs varient sensiblement en fonction des révisions taxonomiques et du statut accordé (autochtone ou introduite) aux espèces à large répartition géographique (Jaffré *et al.* 2001⁹). Elle est reconnue comme une des flores les plus originales de la planète. D'ailleurs le classement de la Nouvelle-Calédonie parmi les 25 zones prioritaires (« hotspots ») pour la préservation de la biodiversité terrestre planétaire est en grande partie dû aux particularités de sa flore (Myers 1998, Myers *et al.* 2000, Lowry *et al.* 2004, Kier *et al.* 2009).

En outre, la flore des terrains miniers contribue pour une part majeure à la richesse et surtout à l'originalité de celle du pays, qui est de ce fait également reconnue comme un des principaux « hotspots » mondiaux des flores métallophytes (plantes capables de se développer sur des sols riches en certains métaux phytotoxiques) (Whiting *et al.* 2004).

1.1. Caractéristiques, richesse et endémisme de la flore des terrains miniers

La flore des terrains miniers rassemble approximativement 2 150 espèces de plantes vasculaires autochtones et a un taux d'endémisme proche de 82 %. Bien qu'elle n'occupe que 29 % de la superficie de l'archipel, elle est plus riche et plus originale que la flore de l'ensemble des autres substrats géologiques (2 120 espèces, taux d'endémisme 61 %). En outre, environ 1 160 espèces, dont 1 100 endémiques, ne se trouvent que sur terrains miniers. Ainsi la flore strictement liée à ces terrains représente-t-elle 35 % de la flore autochtone de l'archipel et 45,5 % de sa flore endémique totale (Jaffré *et al.* 2009^{ab}).

Au sein des grands groupes botaniques

Cette diversité floristique est répartie de manière inégale entre les grands groupes de la classification botanique (tableau 3.1).

Tableau 3.1 : Nombre d'espèces et taux d'endémisme au sein des grands groupes botaniques sur substrats ultramafiques et sur l'ensemble des autres substrats.

| | Substrats ultramafiques | | Autres substrats | |
|------------------------|-------------------------|---------------|------------------|---------------|
| | Nb d'espèces | Endémisme (%) | Nb d'espèces | Endémisme (%) |
| Ptéridophytes | 175 | 41 | 225 | 35 |
| Monocotylédones | 360 | 57 | 440 | 34 |
| Dicotylédones | 1 575 | 91,5 | 1 435 | 73 |
| Gymnospermes | 42 | 100 | 18 | 94 |

Les ptéridophytes et les monocotylédones ont leurs taux d'endémisme les plus élevés sur substrats ultramafiques mais ont moins d'espèces sur ces derniers que sur l'ensemble des autres substrats. Chez les dicotylédones, aussi bien le nombre d'espèces que les taux d'endémisme sont les plus élevés sur substrats ultramafiques (Jaffré *et al.* 2009^a). La différence est encore plus marquée au sein des gymnospermes qui, avec un total de 46 espèces (45 conifères endémiques et une espèce indigène du genre *Cycas*), ont 42 espèces (toutes des conifères) sur roches ultramafiques et 18 espèces (dont l'unique *Cycas*) sur les autres substrats. Aussi apparaît-il que les conifères déjà exceptionnellement bien représentés à l'échelon du territoire, avec plus de 7 % du total des espèces de ce groupe sur la planète, le sont encore davantage à l'échelon des terrains miniers, d'autant plus que 28 espèces (62 % du total) leur sont strictement liées (figures 3.2 à 3.7). Cette affinité des conifères de Nouvelle-Calédonie pour les terrains miniers est attribuée à leur prédisposition à se développer dans des conditions de milieux extrêmes et contrastées, tant du point de vue climatologique qu'édaphique (Jaffré 1995, Manauté *et al.* 2004).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.2 : *Agathis ovata* (Araucariaceae).



© IAC / L. L'Huillier

Figure 3.3 : *Araucaria rulei* (Araucariaceae).



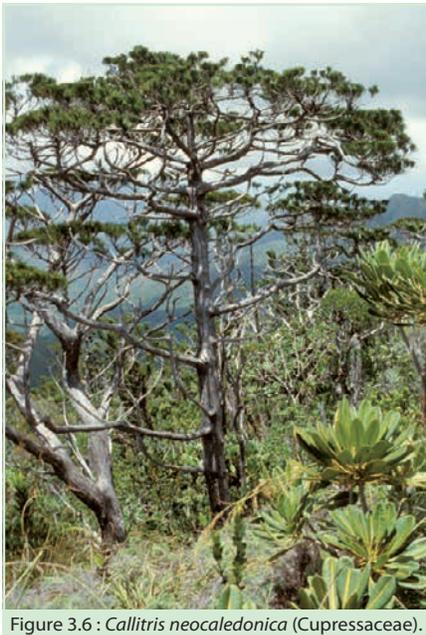
© IAC / L. L'Huillier

Figure 3.4 : *Neocallitropsis pancheri* (Cupressaceae).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.5 : *Podocarpus novaecaledoniae* (Podocarpaceae).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.6 : *Callitris novaecaledoniae* (Cupressaceae).



© IRD / F. Rigault

Figure 3.7 : *Podocarpus gnidioides* (Podocarpaceae).

À l'échelon des familles et des genres

La flore des substrats ultramafiques se répartit en moins de familles et de genres que la flore de l'ensemble des substrats différents (environ 150 familles et 550 genres contre 185 familles et 740 genres). Ces valeurs témoignent du pouvoir sélectif des substrats ultramafiques. Signalons à cet égard que l'espèce emblématique *Amborella trichopoda* (de la famille endémique monospécifique des Amborellaceae), qui représente à elle seule le groupe frère de toutes les autres plantes à fleurs actuelles (Qiu *et al.* 1999), n'a pas été recensée sur terrains miniers. Il en est de même de *Trimenia neocaledonica* de la famille primitive des Trimeniaceae. En revanche, la famille endémique des Oncothecaceae (2 espèces) se trouve uniquement sur terrains miniers et celle des Phellinaceae (14 espèces) sur différents substrats géologiques, tout comme la plupart des familles primitives (Annonaceae, Atherospermataceae, Chloranthaceae, Monimiaceae, Piperaceae, Winteraceae...) (figures 3.8 à 3.10).



© IRD / J. Munzinger

Figure 3.8 : *Oncotheca balansae* (Oncothecaceae).



© IRD / J. Munzinger

Figure 3.9 : *Phelline comosa* (Phellinaceae).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.10 : *Zygogynum pancheri* (Winteraceae).

Les familles les plus riches en espèces de la flore des terrains miniers comprennent, dans l'ordre, avec plus de 180 espèces, les Myrtaceae et les Orchidaceae, suivies, avec plus de 130 espèces, par les Euphorbiaceae *sensu lato*¹ et les Rubiaceae. Viennent ensuite, avec plus de 50 espèces, les Cunoniaceae, Sapotaceae, Apocynaceae, Rutaceae, Cyperaceae, Araliaceae *sensu lato*, puis, avec plus de 20 espèces, les Fabaceae, Sapindaceae, Salicaceae, Lauraceae, Proteaceae, Elaeocarpaceae, Primulaceae, Pittosporaceae, Pandanaceae, Dilleniaceae, Palmae et Lamiaceae.

Toutefois les familles les plus caractéristiques, sur-représentées sur roches ultramafiques, par rapport à l'ensemble des autres substrats (en nombre total d'espèces comme en nombre d'espèces leur étant strictement liées), comprennent notamment, avec au moins 10 espèces, les Araucariaceae, Apocynaceae, Araliaceae, Argophyllaceae, Casuarinaceae, Cunoniaceae, Dilleniaceae, Euphorbiaceae *sensu lato*, Ericaceae, Lauraceae, Myrtaceae, Podocarpaceae, Proteaceae, Rutaceae, Salicaceae, Santalaceae, Sapotaceae, Thymelaeaceae et, avec moins d'espèces, la famille des Cupressaceae et celle des Nothofagaceae dont les espèces du genre *Nothofagus* dominent fréquemment les forêts. Au sein des ptéridophytes, seule la famille des Schizaeaceae, dont toutes les espèces se développent sur terrains miniers et dont 5 sur 9 y sont strictement liées, entre aussi dans cette catégorie.

Les familles des Clusiaceae, Cyperaceae, Ebenaceae, Fabaceae, Primulaceae, Orchidaceae, Pandanaceae, Sapindaceae, qui ont pour la plupart plus de 50 % de leurs espèces sur ce substrat, avec une forte proportion d'espèces ubiquistes et souvent un plus grand nombre d'espèces en dehors des terrains miniers, ne sont pas caractéristiques des substrats ultramafiques. Elles peuvent cependant posséder des genres qui leur sont largement associés. C'est le cas de *Costularia* et *Schoenus* (Cyperaceae), *Stortocalyx* (Sapindaceae), *Nephrodosmus* (Fabaceae), *Montrouziara* (Clusiaceae), ainsi que celui des genres *Acianthus* et *Dendrobium* chez les Orchidaceae (figures 3.11 et 3.13).

¹ Les familles *sensu lato* sont celles valides avant la nouvelle classification par APG3 2009.

Figure 3.11 : *Montrouziera gabriellae* (Clusiaceae).

© IRD / T. Jaffré

Figure 3.12 : *Greslania circinata* (Poaceae).

© IRD / F. Rigault

Figure 3.13 : *Dendrobium* sp. (Orchidaceae).

© IAC / L. L'Huilier

Les familles des Elaeocarpaceae, Lamiaceae, Pittosporaceae, Palmae et Rubiaceae, bien représentées sur substrats ultramafiques, rassemblent sensiblement le même nombre d'espèces sur l'ensemble des autres substrats.

Plusieurs familles, possédant en Nouvelle-Calédonie de nombreuses espèces pan-tropicales (Asteraceae, Convolvulaceae, Poaceae, Malvaceae, Moraceae, Solanaceae, Urticaceae), sont peu représentées sur substrats ultramafiques et apparaissent globalement peu pré-adaptées aux conditions de milieux réalisées sur ces substrats. Toutefois les trois espèces endémiques du genre *Greslania* (Poaceae) (figure 3.12) et environ le tiers des espèces du genre *Acropogon* (Malvaceae) sont strictement associées aux terrains miniers.

Le taux d'endémisme des genres présents sur substrats ultramafiques dépasse 15 %, tandis qu'il n'atteint pas 10 % pour la flore des autres substrats réunis. De plus, environ 40 genres endémiques sont strictement liés aux terrains miniers, contre 5 (actuellement répertoriés) uniquement en dehors (Jaffré *et al.* 2009^a). Les genres endémiques appartiennent majoritairement à la forêt et à l'ensemble forêt et maquis.

Parmi les genres ayant 20 espèces et plus dans la flore de la Nouvelle-Calédonie, les genres *Phyllanthus* (Phyllanthaceae), *Cunonia* et *Pancheria* (Cunoniaceae), *Planchonella* (Sapotaceae), *Dendrobium* (Orchidaceae), *Hibbertia* (Dilleniaceae), *Alyxia* (Apocynaceae), *Xanthostemon* (Myrtaceae) et *Xylosma* (Salicaceae) ont leur plus grand nombre d'espèces sur terrains miniers (figures 3.14 à 3.19). L'inverse s'observe pour les genres *Diopyros* (Ebenaceae), *Tapeinosperma* (Primulaceae), *Ficus* (Moraceae) et *Acropogon* (Malvaceae). Avec sensiblement le même nombre d'espèces sur substrats ultramafiques et sur substrats différents figurent les genres *Psychotria* (Rubiaceae), *Syzygium*, *Eugenia* et *Gossia* (Myrtaceae), *Pittosporum* (Pittosporaceae), *Oxera* (Lamiaceae), *Dubouzetia*, *Elaeocarpus* (Elaeocarpaceae), *Baloghia* (Euphorbiaceae), *Cupaniopsis* (Sapindaceae), *Schefflera*, *Polyscias* (Araliaceae), *Bulbophyllum* (Orchidaceae), *Atractocarpus* (Rubiaceae)

(figures 3.20 à 3.28). Avec un plus petit nombre d'espèces, mais une forte présence sur terrains miniers, il convient également de citer les genres *Bikkia* (Rubiaceae), *Cloezia*, *Metrosideros*, *Tristaniopsis* (Myrtaceae), *Codia* (Cunoniaceae), *Exocarpos* (Santalaceae), *Gymnostoma* (Casuarinaceae), *Grevillea*, *Beauprea* (Proteaceae), *Styphelia*, *Dracophyllum* (Ericaceae) (figures 3.29 à 3.35)...



Figure 3.14 : *Phyllanthus virgultiramus* (Phyllanthaceae).

© Cirad-IAC / M. Ducousso



Figure 3.16 : *Hibbertia altigena* (Dilleniaceae).

© IRD / C. Grignon



Figure 3.15 : *Pancheria confusa* (Cunoniaceae).

© Cirad-IAC / M. Ducousso



Figure 3.17 : *Cunonia atrorubens* (Cunoniaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.18 : *Planchonella crassinervia* (Sapotaceae).

© IRD / J. Munzinger



Figure 3.19 : *Xanthostemon ruber* (Myrtaceae).

© IAC / L. L'Huillier



© Cirad-IAC / M. Ducouso

Figure 3.20 : *Psychotria calorhamnus* (Rubiaceae).



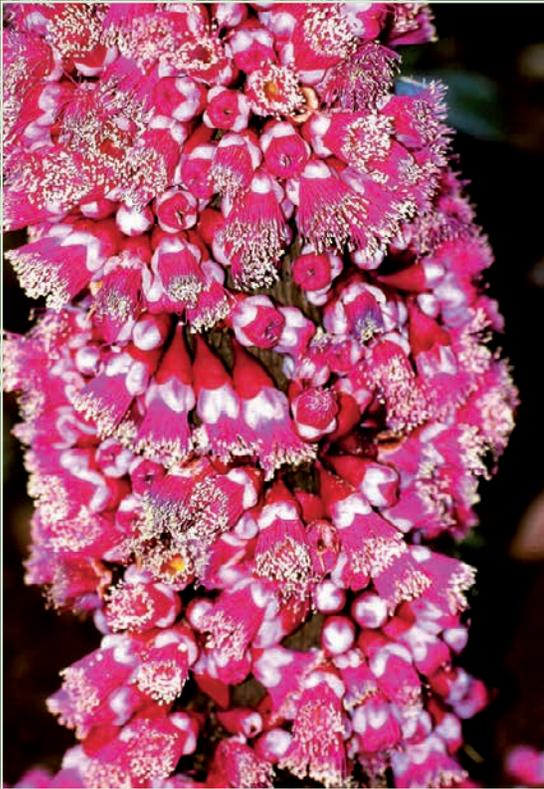
© Cirad-IAC / M. Ducouso

Figure 3.21 : *Pittosporum kaalense* (Pittosporaceae).



© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.22 : *Oxera gmelinoides* (Lamiaceae).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.23 : *Syzygium acre* (Myrtaceae).



© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.24 : *Elaeocarpus alaternoides* (Elaeocarpaceae).



© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.25 : *Baloghia deplanchei* (Euphorbiaceae).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.27 : *Dubouzetia campanulata* (Elaeocarpaceae).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.26 : *Polyscias pancheri* (Araliaceae).



Figure 3.28 : *Atractocarpus heterophyllus* (Rubiaceae).

© Cirad-IAC / M. Ducoussou



Figure 3.29 : *Bikkia campanulata* (Rubiaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.30 : *Codia montana* (Cunoniaceae).

© Cirad-IAC / M. Ducoussou



Figure 3.31 : *Metrosideros nitida* (Myrtaceae).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.32 : *Tristaniopsis guillainii* (Myrtaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.33 : *Grevillea gillivrayi* (Proteaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.34 : *Styphelia pancheri* (Ericaceae).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.35 : *Dracophyllum verticilatum* (Ericaceae).

© Cirad-IAC / M. Ducoussou

Globalement, les différences observées entre la flore des terrains miniers et celle des autres substrats géologiques traduisent une importante diversification des groupes spécialisés et pré-adaptés aux conditions des milieux ultramafiques et une exclusion relative des groupes moins adaptés, mieux représentés sur les autres substrats (Jaffré 1980, Jaffré *et al.* 1987, Pillon 2008, Pillon *et al.* 2009). Toutefois la présence, dans toutes les familles et tous les genres d'une certaine importance dans la flore néo-calédonienne, d'espèces adaptées aux substrats ultramafiques traduit la possibilité d'acquisition secondaire, au cours de phénomènes de spéciation, de caractères adaptatifs aux conditions de milieu sur ces substrats. À l'opposé, comme souligné pour le genre endémique *Codia* (Pillon *et al.* 2009), un groupe initialement adapté aux terrains miniers peut engendrer de nouvelles espèces ayant perdu cette particularité.

1.2. Origine de la flore

Jusqu'à cette dernière décennie, l'origine de la flore de la Nouvelle-Calédonie s'expliquait principalement par son histoire géologique. Le socle géologique calédonien est un fragment du Gondwana, qui se trouvait proche du Queensland (Australie), au Trias. Il en a été séparé lors de l'expansion de la mer de Tasman et se trouve dans sa position actuelle depuis environ 65 millions d'années. La faune et la flore de la Nouvelle-Calédonie étaient considérées comme résultant majoritairement de l'évolution, sur place, d'un stock gondwanien, dans des conditions d'isolement et de relative stabilité climatique (Lowry 1996, Morat 1993, Raven & Axelrod 1974). Celui-ci aurait subsisté, en dépit des transgressions marines du Paléocène et de l'Éocène inférieur, sur des terres refuges, en permanence ou tour à tour émergées, avoisinant le bâti calédonien. Cet héritage gondwanien direct expliquait donc parfaitement la plus grande affinité floristique de la Nouvelle-Calédonie avec l'Australie, suivie de la Nouvelle-Guinée, et des affinités moindres avec la Malaisie, l'Asie, Fidji et les Nouvelles-Hébrides (Morat *et al.* 1994, Morat *et al.* 1995).

Désormais, il semble acquis que la submersion du socle calédonien et de la ride de Norfolk ait été totale (Pelletier 2006). De plus, les connaissances acquises en phylogénie moléculaire (Bartish *et al.* 2005, Setoguchi *et al.* 1998, Swenson *et al.* 2001) plaident en faveur d'un peuplement post-Éocène de la Nouvelle-Calédonie (Grandcolas *et al.* 2008, Murienne *et al.* 2005), correspondant à la phase d'émergence du manteau péridotitique.

Le peuplement des substrats ultramafiques, comme celui de l'ensemble de l'archipel, se serait donc fait, depuis moins de 37 millions d'années, à partir d'espèces transportées à grandes distances, provenant des terres plus ou moins éloignées, dont certaines d'origine gondwanienne, comme l'Australie, n'ayant pas subi de submersion totale. En revanche, les flores gondwaniennes sur leurs terres d'origine ont été l'objet d'extinctions d'espèces au cours des périodes glaciaires. Celles-ci ont eu moins d'effet sur la flore de la Nouvelle-Calédonie, qui aurait gardé durant le Pléistocène des zones forestières refuges (Pintaud *et al.* 2001), permettant la conservation des taxa d'origine gondwanienne.

La flore importée, qui pour s'installer sur substrats ultramafiques devait posséder des caractéristiques de nutrition particulières, a ensuite subi une importante diversification, résultant de processus de spéciation par radiation adaptative. Ainsi s'expliquent la sélection et l'enrichissement d'une flore spécialisée sur ces substrats. Les phénomènes d'endémisme au sein de cette flore se sont trouvés accentués par la fragmentation des massifs de roches ultramafiques et par la diversification des conditions édaphiques résultant des évolutions géomorphologiques et pédologiques (Jaffré 1980, Jaffré *et al.* 1987, Pintaud & Jaffré 2001, Schmid 1982).

Le rôle de filtre joué par les substrats ultramafiques, en raison de leur nature particulière, a aussi, à une époque plus récente, protégé cette flore spécialisée de la concurrence des espèces introduites invasives (graminées diverses, *Lantana camara*, *Psidium guajava*, *Leucaena leucocephala*, etc.), inaptes (le pin des Caraïbes faisant exception) à se développer sur de tels substrats (Jaffré 1980, Morat *et al.* 1986). Le contraire a eu lieu sur roches sédimentaires, conduisant à l'installation de la savane et de fourrés secondaires, caractérisés par une flore banale et appauvrie (Jaffré *et al.* 1994^b, Jaffré *et al.* 2001^c).

2. LES FORMATIONS VÉGÉTALES

Elles sont regroupées en deux formations principales, l'une arborescente appartenant à la forêt dense humide, et l'autre, incluant l'ensemble des groupements non forestiers, appelés localement « maquis des terrains miniers » (figure 3.36). À ces derniers peuvent être rattachés les groupements végétaux des zones humides du sud de la Grande Terre (Jaffré 1980, Morat *et al.* 1981).



Figure 3.36 : Reliques de forêts (dans talwegs) et maquis, région de Yaté.

© IRD / C. Grignon

L'étendue des forêts et des maquis a varié au cours des époques géologiques. Des incendies d'origine naturelle ont très probablement sévi durant des millions d'années, favorisant des épisodes d'extension des formations héliophiles (maquis) et d'une flore associée, au détriment des forêts. Si cela reste une hypothèse tout à fait vraisemblable pour les temps les plus anciens, des études palynologiques sur des sédiments lacustres, datant du Pléistocène (40 000 ans BP) (Hope & Pask 1986), ont bien mis en évidence, dans le massif du Sud, l'existence de plusieurs épisodes de destruction de forêts par des incendies, suivis de leur reconstitution au bout de plusieurs siècles.

2.1. Les forêts denses humides

2.1.1. Généralités

Ce sont les formations végétales les plus complexes et les plus diversifiées. Les différentes strates de la forêt constituent une variété d'habitats pour la flore des plantes non vasculaires (mousses, lichens, champignons), ainsi que pour la faune. Elles se développent dans des zones recevant en moyenne entre 1 500 et 5 000 mm de pluie par an et ont été classées en fonction de l'altitude en deux grandes catégories : les forêts denses humides de basse et de moyenne altitude et les forêts denses humides d'altitude (Morat *et al.* 1981) (figures 3.37 et 3.38). Comme une étude récente l'a montré sur roches sédimentaires (Jaffré *et al.* 2008), il conviendrait aussi vraisemblablement de définir, en fonction des conditions climatologiques et hydriques, une catégorie « forêt mésophile » au sein de l'ensemble « forêts denses humides de basse altitude » sur roches ultramafiques.



Figure 3.37 : Forêt de Saille (Thio).

© IRD / C. Grignon



Figure 3.38 : Forêt du Ningua (Thio).

© IAC / L. L'Huillier

Bien que son extension exacte ne soit pas connue, il est vraisemblable que la forêt dense humide constituait la formation végétale la plus répandue sur tous les massifs miniers avant l'arrivée de l'homme (3 500-4 000 ans). Ces forêts initiales ont fortement

reculé sous l'action des incendies répétés d'origine anthropique, qui sévissent régulièrement au cours des années sèches. Plus récemment, les reliques forestières des talwegs, naturellement protégées des feux, ont aussi régressé à cause du stockage préférentiel des stériles miniers dans ces zones (figure 3.39). Localement, les forêts rivulaires de basse altitude, qui avaient survécu aux incendies, ont été détruites par l'effet conjugué de l'engrèvement du lit des rivières par des déblais miniers des exploitations anciennes et de l'aggravation des crues, les débits hydriques des cours d'eau n'étant plus régulés par un couvert végétal suffisant des reliefs (Bird *et al.* 1984, Dupon 1986).

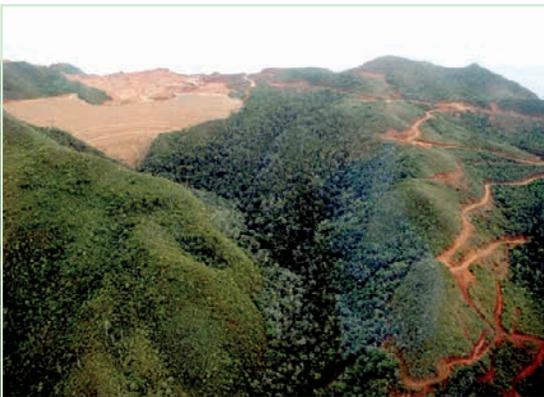


Figure 3.39 : Verse K10 sur le Kopéto : l'extension prévue en aval de cette verse n'a pas été réalisée pour épargner un des tout derniers fragments de forêt à caractère primaire sur le massif.

© IRD / T. Jaffré

Les forêts denses sur substrats ultramafiques et tout particulièrement celles situées à basse et à moyenne altitude, qui ont le plus fortement régressé, font actuellement partie des écosystèmes les plus menacés de Nouvelle-Calédonie. Leur réduction et leur fragmentation extrême, qui ont été probablement accompagnées d'extinctions brutales d'espèces ou de populations d'espèces animales et végétales, sont de nature à entraîner aujourd'hui une perte de la biodiversité globale forestière par érosion génétique des espèces réparties en petites populations isolées (figures 3.40 et 3.41). En effet, les populations d'espèces à effectifs trop réduits pour assurer la pérennité de leur intégrité génétique au travers de leurs descendances sont susceptibles de subir une perte de vitalité et de capacité d'adaptation, se traduisant par un dépérissement progressif à chaque nouvelle génération. De tels phénomènes ont été mis en évidence, en Nouvelle-Calédonie, chez *Araucaria nemorosa* (Kettle *et al.* 2007, 2008). Davantage d'études génétiques populationnelles seraient nécessaires pour identifier et analyser l'ampleur des phénomènes d'érosion génétique au sein des forêts sur les différents massifs miniers (cf. encadré de L. Maggia en fin de chapitre).



Figure 3.40 : Relique de forêt de talweg.

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.41 : Relique de forêt d'*Arillastrum gummiferum*.

© IAC / L. L'Huilier

Les forêts denses humides sur roches ultramafiques rassemblent environ 1 380 espèces de plantes vasculaires dont 82 % sont endémiques de la Nouvelle-Calédonie (Jaffré *et al.* 2009^{ab}). Elles constituent la formation végétale la plus riche en espèces par unité de surface. Des moyennes de 209 et de 138 espèces de phanérogames, par parcelle de 0,25 ha, ont été respectivement enregistrées dans la forêt sur pente et sur alluvions dans le parc provincial de la rivière Bleue (Jaffré & Veillon 1990), tandis que moins de 55 espèces sont recensées, pour une même superficie, dans les différentes catégories de maquis voisins.

De même que dans la flore forestière totale de l'archipel, les familles des Orchidaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae *sensu lato*, Myrtaceae et Apocynaceae sont, avec plus de 50 espèces chacune, parmi les plus riches des forêts sur terrains miniers. Quelques groupes sont assez nettement sur-représentés sur ce substrat par rapport à leur importance dans la flore forestière totale de l'archipel, ce sont les gymnospermes (toutes familles confondues), ainsi que les familles des Euphorbiaceae et des Myrtaceae. L'inverse s'observe notamment pour les Fabaceae, Moraceae, Pandanaceae, Primulaceae, Rubiaceae et Sapindaceae. Toutefois de nombreuses familles, comprenant les Apocynaceae, Araliaceae *sensu lato*, Cunoniaceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Lauraceae, Palmae, Proteaceae, Salicaceae, Sapotaceae, Rutaceae, ainsi que les fougères arborescentes (Cyatheaceae et Dicksoniaceae) ont sensiblement le même nombre d'espèces sur les deux catégories de substrats (Jaffré *et al.* 1997^b).

Les différences dans la distribution des familles sur terrains miniers et sur autres substrats apparaissent ainsi moins importantes entre les flores forestières qu'entre les flores totales. Ces résultats témoignent d'une atténuation en forêt des différences entre les deux catégories de milieux (Jaffré 1996).

Les forêts sur roches ultramafiques abritent plusieurs espèces renommées en raison de leur biologie originale. Ce sont *Parasitaxus usta*, le seul conifère parasite connu (Feild & Brodribb 2005), *Cerberiopsis candelabra*, une des très rares espèces monocarpiques du groupe des dicotylédones (Veillon 1971, Read *et al.* 2006^b, 2008), *Daenikera corallina* (Santalaceae), parasite racinaire du genre *Amphorogyne* (autre Santalaceae) (Schmid 1981) (figures 3.42 à 3.44), plusieurs espèces fortement accumulatrices de nickel (appartenant parfois à des genres partagés avec le maquis), au sein des genres *Geissois* (Jaffré *et al.* 1979^a), *Homalium*, *Xylosma* (Jaffré *et al.* 1979^b), *Hybanthus*, *Psychotria* (Jaffré & Schmid 1974), *Phyllanthus* (Kersten *et al.* 1979), *Argophyllum*, *Baloghia*, *Pancheria* (Jaffré 1980), *Pycnandra (ex-Sebertia)* (Jaffré *et al.* 1976), ou accumulatrices de manganèse (Mn > 5 000 ppm), appartenant aux genres *Alyxia*, *Maytenus* (Jaffré 1978, Fernando *et al.* 2008), *Gossia*, *Grevillea*, *Virotia* (Jaffré 1979), *Beaupreopsis*, *Exocarpos*, *Garcinia* (Jaffré 1980), *Apiopetalum*, *Pancheria* et *Polyscias* (Jaffré 1980 et non publié).



Figure 3.42 : *Parasitaxus usta* (Podocarpaceae).



Figure 3.43 : *Daenikera corallina* (Santalaceae).

Les forêts denses des terrains miniers, qui ont été largement exploitées, notamment dans le massif du Sud, renferment de nombreuses espèces de bois d'œuvre (tableau 3.2), dont le kaori (figure 3.45) .

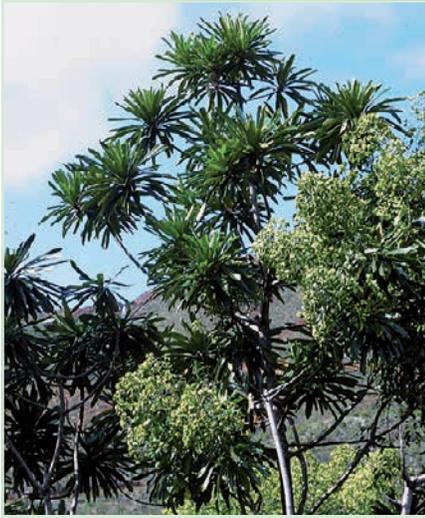


Figure 3.44 : *Cerberiopsis candelabra* (Apocynaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.45 : Kaori *Agathis lanceolata* (Araucariaceae) (Kouakoué, 400 m).

© IRD / F. Rigault

Tableau 3.2 : Espèces de bois d'œuvre des forêts sur substrats ultramafiques.
(D'après Cherrier 1983, Jaffré *et al.* 1994^b, Sarlin 1954)

| Espèces | Familles | Noms communs |
|--|----------------|--------------------|
| <i>Agathis lanceolata</i> | Araucariaceae | kaori |
| <i>Alphitonia neocaledonica</i> | Rhamnaceae | pomaderris |
| <i>Apodites clusiifolia</i> | Icacinaceae | faux ralia |
| <i>Araucaria</i> spp. | Araucariaceae | araucarias |
| <i>Archidendrops granulosa</i> | Fabaceae | acacia noir |
| <i>Arillastrum gummiferum</i> | Myrtaceae | chêne gomme |
| <i>Calophyllum caledonicum</i> | Clusiaceae | tamanou |
| <i>Canarium oleiferum</i> | Burseraceae | bois absinthe |
| <i>Carpolepis laurifolia</i> | Myrtaceae | faux teck |
| <i>Cryptocarya macrocarpa</i> | Lauraceae | fausse citronnelle |
| <i>Cryptocarya transversa</i> | Lauraceae | moustiquaire |
| <i>Dysoxylum rufescens</i> | Meliaceae | phatea |
| <i>Flindersia fourneri</i> | Rutaceae | chêne blanc |
| <i>Gastrolepis austrocaledonica</i> | Stemonuraceae | thi |
| <i>Hernandia cordigera</i> | Hernandiaceae | bois bleu |
| <i>Neoguillauminia cleopatra</i> | Euphorbiaceae | faux noyer |
| <i>Planchonella wakere</i> | Sapotaceae | yayouc |
| <i>Pycnanandra acuminata (ex-Sebertia)</i> | Sapotaceae | sève bleue |
| <i>Pycnanandra balansae (ex-Niemeyera)</i> | Sapotaceae | marronnier |
| <i>Retrophyllum comptonii</i> | Podocarpaceae | podocarpe |
| <i>Schefflera</i> spp. | Araliaceae | ralias |
| <i>Sloanea montana</i> | Elaeocarpaceae | (sloanea) |
| <i>Storckiella pancheri</i> | Leguminosae | frêne |
| <i>Syzygium</i> spp. | Myrtaceae | goyas |
| <i>Syzygium wagapense</i> | Myrtaceae | bois barre à mine |

2.1.2. Les forêts denses humides de basse et de moyenne altitude

Elles se développent en dessous de 800-1 000 m d'altitude dans des zones recevant des précipitations annuelles moyennes comprises entre 1 500 et 3 500 mm (figures 3.46 à 3.48). Elles ont une hauteur comprise généralement entre 15 et 25 m. Elles ne subsistent le plus souvent qu'au-dessus de 500 m d'altitude, sur des sommets, des flancs escarpés de montagnes. En dessous de 500 m, elles couvrent rarement des versants entiers, restant localisées aux talwegs et hauts versants, dont les sols ferrallitiques plus ou moins érodés ou colluvionnés sont souvent recouverts d'éboulis rocheux, ainsi qu'à quelques secteurs privilégiés, bien exposés aux alizés ou le long des cours d'eau (Morat *et al.* 1981). Le sous-bois est généralement riche en palmiers et Pandanaceae (figures 3.47 à 3.49).



Figure 3.46 : Sous-bois de la forêt de Yaté, barrage.

© IRD / C. Grignon

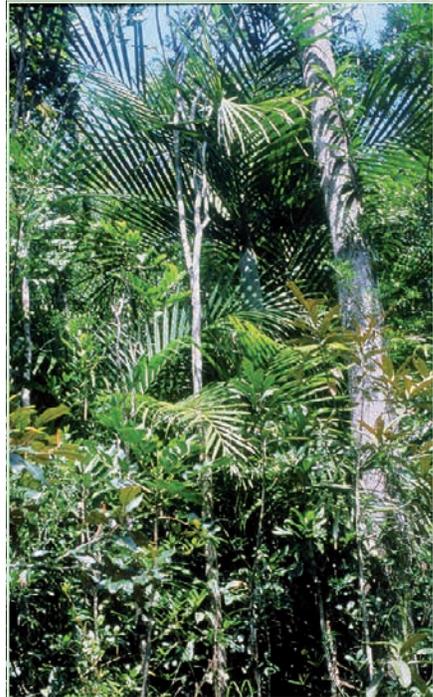


Figure 3.47 : Sous-bois de la forêt de la rivière Bleue.

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.48 : Sous-bois de forêt galerie (Sud).

© IRD / C. Grignon



Figure 3.49 : *Pandanus balansae* (Pandanaceae).

© IRD / C. Grignon

Ces forêts constituent un ensemble dont la composition floristique varie en fonction de la situation topographique, de la pluviométrie, de la nature du sol et du degré de secondarisation, amenant à distinguer de nombreuses catégories (Barrabé 2005, Grignon 2006, Grignon *et al.* 2009, Jaffré & Veillon 1990, Jaffré *et al.* 2001^a, Jaffré *et al.* 2004, Munzinger *et al.* 2007, 2008^a, Oddi 2004). De plus, certaines espèces, par leur abondance (*Arillastrum gummiferum* ou « chène gomme »), par leurs floraisons spectaculaires (*Metrosideros nitida*, aux floraisons écarlates), par leur aptitude à former des peuplements à strate arborescente monospécifique (*Cocconerion* spp., *Gymnostoma* spp., *Dacrydium balansae*, *Nothofagus* spp.) ou par leur port caractéristique (*Agathis* spp., *Araucaria* spp., *Cerberiopsis candelabra*), créent autant de faciès particuliers assez représentatifs des forêts sur terrains miniers (Jaffré 1980, Jaffré *et al.* 2004, Morat *et al.* 1981, Papineau 1989, Read *et al.* 1995, 2000, Schmid 1981, Virot 1956) (figures 3.50 à 3.54).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.50 : Forêt dominée par *Metrosideros nitida* (Myrtaceae).



© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.51 : Forêt dominée par *Araucaria bernieri* (Araucariaceae).



© CIRAD-IAC / M. Ducouso

Figure 3.52 : Forêt à *Nothofagus codonandra* (Nothofagaceae).



© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.53 : Forêt à *Arillastrum gummiferum* (Myrtaceae).



© IRD / F. Rigault

Figure 3.54 : Forêt à *Agathis lanceolata* (Araucariaceae).



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.55 : Forêt littorale (Grand Sud).

Les forêts de talwegs demeurent les plus fréquentes, mais occupent le plus souvent des surfaces limitées à quelques hectares ou dizaines d'hectares. Les forêts sur sols bruns hypermagnésiens, les forêts des plateaux ferrallitiques gravillonnaires ou cuirassés, celles de piedmonts ou sur alluvions, ainsi que les forêts littorales (figure 3.55), toutes initialement moins étendues que les forêts de pentes et de talwegs, sont aujourd'hui très localisées et réduites.

En raison de leur caractère résiduel et de leur extrême fragmentation, les forêts des terrains miniers dans leurs ensemble nécessiteraient des mesures de protection et de restauration. Ces dernières viseraient à reconstituer des massifs forestiers plus étendus, ainsi qu'à créer des corridors forestiers reliant les reliques de forêts entre elles. Le but étant de constituer des unités forestières plus vastes, régulant mieux les débits hydriques et abritant des populations d'espèces végétales et animales associées, de taille viable.

2.1.3. Les forêts denses humides d'altitude



© IRD / C. Grignon

Figure 3.56 : Forêt d'altitude (pente du mont Humboldt, 1 250 m).

Elles se développent le plus souvent au-dessus de 900-1 000 m, dans des zones recevant des précipitations généralement supérieures à 3 500 mm par an, mais se trouvent aussi à partir de 700-800 m, notamment sur la façade orientale, la plus arrosée. Il s'agit de forêts basses (de 8 à 15 m), fréquemment surcimées par des espèces du genre *Araucaria* et passant souvent de manière imperceptible à des maquis hauts (figures 3.56 et 3.57).



Figure 3.57 : Forêt dense humide d'altitude (Kouakoué).

© IRD / C. Grignon

La flore est marquée par l'abondance des ptéridophytes, des conifères (*Acropyle*, *Callitris*, *Dacrydium*, *Libocedrus*, *Podocarpus*) et des espèces des genres *Metrosideros* (Myrtaceae) et *Cunonia* (Cunoniaceae), ainsi que par la présence de plusieurs espèces altimontaines appartenant à des familles variées : *Platyspermation crassifolium* (Alseuosmiaceae), *Apiopetalum velutinum* (Apiaceae), *Hibbertia baudouinii* (Dilleniaceae), *Endiandra neocaledonica* (Lauraceae), *Freycinetia* spp. (Pandanaceae), *Paracryphia alticola* (Paracryphiaceae), *Phelline* spp. (Phellinaceae), *Strasburgeria robusta* (Strasburgeriaceae) (Nasi *et al.* 2002) (figures 3.58 à 3.61)...



Figure 3.58 : *Platyspermation crassifolium* (Alseuosmiaceae).

© IRD / T. Jafré



Figure 3.59 : *Freycinetia* sp. (Pandanaceae).

© IRD / C. Grignon



Figure 3.60 : *Paracryphia alticola* (Paracryphiaceae).

© IRD / J. Munzinger



Figure 3.61 : *Strasburgeria robusta* (Strasburgeriaceae).

© CIRAD-IAC / M. Ducouso et IRD / L. Barrabé

L'accentuation de certains caractères de ces forêts, liée en partie aux conditions microclimatiques (stagnation des masses nuageuses), crée un faciès original, la « forêt à mousses », dite « forêt à mousse » (Jaffré 1980) (figures 3.62 à 3.64). D'une hauteur de l'ordre de 6 à 10 m, celle-ci se caractérise par un appauvrissement de la flore phanérogamique au profit d'une flore cryptogamique. La flore phanérogamique comprend des épiphytes (nombreuses Orchidaceae et *Astelia neocaledonica* de la famille des Asteliaceae) et des espèces ligneuses appartenant notamment aux genres *Metrosideros* (Myrtaceae), *Dracophyllum* (Ericaceae), *Quintinia* (Paracryphiaceae), *Weinmania* (Cunoniaceae), *Freycinetia* (Pandanaceae). Les lichens, bryophytes et Hymenophyllaceae, appartenant à de nombreuses espèces encore mal inventoriées, recouvrent les troncs et les branches des arbres, ainsi que le sol. Celui-ci est un ranker organique, d'une épaisseur de plusieurs dizaines de centimètres, reposant le plus souvent directement sur le substrat rocheux peu altéré (Latham 1975^a).



Figure 3.62 : « Forêt à mousses » (mont Humboldt).

© IRD / C. Grignon



Figure 3.63 : « Forêt à mousses » (mont Humboldt).

© IRD / C. Grignon



Figure 3.64 : Détail de « forêt à mousses », avec *Astelia neocaledonica* (Asteliaceae) (mont Humboldt).

© IRD / C. Grignon

2.2. Les maquis miniers

2.2.1. Généralités

Ils regroupent un ensemble de groupements végétaux à strate dominante inférieure à 5-6 m, sclérophylles (à feuilles dures et coriaces), sempervirents (dont les feuillages ne se renouvellent pas simultanément à une époque de l'année) et héliophiles (de pleine lumière) (figure 3.65). Ils présentent une grande variété physiologique structurale et floristique, sont parfois dominés par une strate lâche d'*Araucaria* ou d'*Agathis ovata* (figures 3.66 à 3.68) et possèdent de nombreuses formes de transition avec la forêt. Ils se développent du bord de mer, dans les zones les plus sèches de la côte ouest, aux plus hauts sommets (1 618 m) recevant plus de 3 000 mm de pluie par an. La grande majorité d'entre eux résultent de la destruction de la forêt par des incendies répétés et représentent des stades variés de la succession secondaire post-incendie (Barrière *et al.* 2007, 2008, Dagostini *et al.* 1997, Enright *et al.* 2001, Jaffré 1974, 1980, Jaffré *et al.* 1994^b, Jaffré *et al.* 2003, Morat *et al.* 1986, Virot 1956).

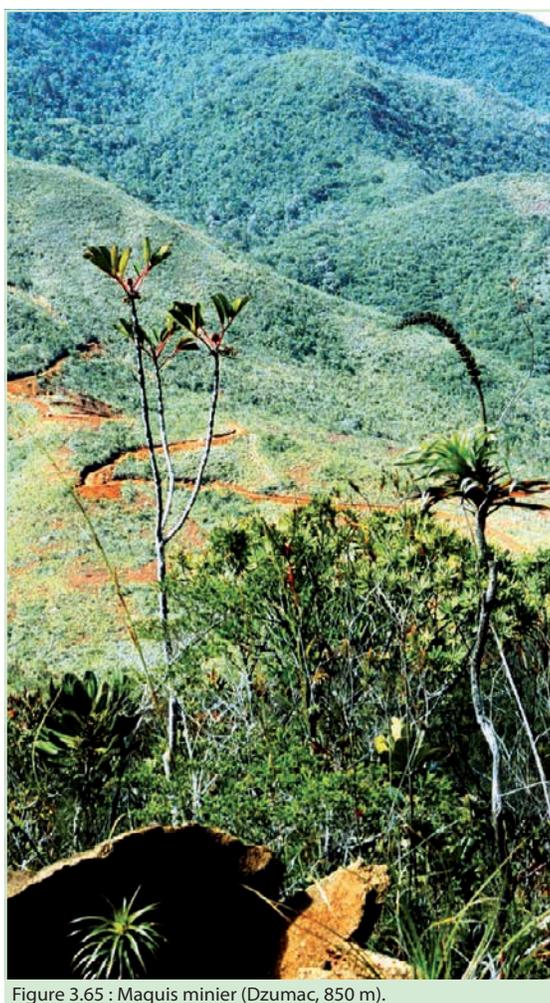


Figure 3.65 : Maquis minier (Dzumac, 850 m).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.66 : Maquis arbustif dominé par *Araucaria rulei* (Poro).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.67 : Maquis ligno-herbacé dominé par *Agathis ovata* (Dzumac).

© CIRAD-IAC / M. Ducousso



Figure 3.68 : Maquis dégradé surcîmé par *Araucaria montana* (Koniambo).

© CIRAD-IAC / M. Ducousso

Seuls quelques maquis des zones exposées à haute altitude et des zones côtières les plus sèches de la côte ouest pourraient être des formes dégradées par le feu de maquis primaires (Jaffré 1980). Ces derniers pouvant être aussi assimilés à des « forêts sèches rabougries », résultant de mauvaises conditions d'alimentation minérale qui viennent s'ajouter, sur sols bruns hypermagnésiens de la base des massifs, aux mauvaises conditions d'alimentation hydrique (Jaffré 2003). C'est le cas de certains « maquis littoraux » tels que ceux de Vavouto, Gatope, cap Deverd, Tinip, Paagoumène (figures 3.69 et 3.70)...



Figure 3.69 : Maquis de zone aride sur sol brun hypermagnésien (Vavouto).



Figure 3.70 : *Austrobuxus carunculatus* (Picodendraceae), vestige d'une végétation forestière basse, « maquis » ou « forêt sèche rabougrie » sur serpentinites (Vavouto).

L'ensemble des maquis, occupant plus de 80 % des terrains miniers, rassemble environ 1 140 espèces de plantes vasculaires, dont le taux d'endémisme est de 89 %. La richesse stationnelle calculée sur des parcelles homogènes de 0,1 hectare est très variable, allant de 35 espèces pour un maquis buissonnant à *Tristaniopsis guillainii* sur sol gravillonnaire du massif du Boulinda à 118 espèces pour un maquis haut sur sol brun hypermagnésien de la vallée de la Tontouta (Jaffré 1992).

Parmi les familles les plus caractéristiques du maquis minier, dont les principales sont traitées en détail dans le chapitre 7, figurent, par nombre décroissant d'espèces, les Myrtaceae avec plus de 130 espèces, suivies, avec environ 100 espèces, par les Euphorbiaceae *sensu lato* (incluant 57 espèces du genre *Phyllanthus* et 9 espèces de la famille des Picodendraceae), puis, avec plus de 50 espèces, les Rubiaceae, Apocynaceae, Cunoniaceae, Rutaceae, et enfin, avec plus de 20 espèces, les Orchidaceae, Sapotaceae, Fabaceae, Proteaceae, Salicaceae, Araliaceae, Sapindaceae, Dilleniaceae, Lauraceae et Pittosporaceae. À ces familles principales il convient d'ajouter quelques autres (Ericaceae, Celastraceae, Casuarinaceae, Argophyllaceae, Thymelaeaceae, Simaroubaceae et Santalaceae), moins fournies en espèces, mais parfois très caractéristiques en raison de la forte proportion de leurs espèces, certaines très abondantes, inféodées aux maquis miniers (Jaffré 1980, Jaffré *et al.* 2009^b).

La famille des Poaceae, habituelle des végétations ouvertes, est très faiblement représentée dans les maquis miniers, dont la composante herbacée est constituée principalement de Cyperaceae. Toutefois trois espèces du genre endémique *Greslania* (sous-famille des Bambuseae ou bambous) sont fréquentes dans certains maquis du massif du Sud et quelques espèces appartenant aux genres *Aristida*, *Cymbopogon*, *Schizachyrium* et *Setaria* se rencontrent dans des maquis de basse altitude sur serpentinites.

Du point de vue phytogéographique, les affinités floristiques (évaluées à partir d'un indice basé sur la distribution géographique des genres) de la flore des maquis avec l'Australie sont encore plus accentuées que celles observées pour la flore totale de la Nouvelle-Calédonie. Cela pourrait tenir à une certaine parenté entre les flores sclérophyllées des maquis calédoniens et des « heathlands » sur sols pauvres d'Australie (Morat *et al.* 1986, Morat *et al.* 1994).

Bien que d'origine secondaire, les maquis ont une flore originale (89 % d'endémisme) et ne contiennent pas, contrairement aux végétations secondaires sur les autres substrats géologiques, d'espèces introduites (graminées diverses, *Lantana camara*, *Leucaena leucocephala*, *Psidium guajava*, etc.). Cela est lié aux caractéristiques particulières des substrats ultramafiques, qui jouent le rôle de barrière écologique vis-à-vis des espèces non adaptées aux conditions édaphiques de ces substrats (Jaffré 1980).

Les maquis miniers, décrits ci-après, sont classés sur une base physionomique et pédologique en quatre grands groupements sur sols bien drainés, complétés par un cinquième sur sols hydromorphes (Jaffré 1980).

2.2.2. Les maquis arbustifs, à strate herbacée réduite, sur sols bruns hypermagnésiens



Figure 3.71 : Maquis arbustif sur sol brun hypermagnésien (Poro).

© IRD / T. Jaffré.

Ils sont situés le plus souvent en dessous de 350 m d'altitude, possèdent une flore diversifiée et spécialisée, formée d'espèces qualifiées de « magnésicoles » (adaptées aux fortes concentrations du sol en magnésium), qui doivent aussi résister à des déficits hydriques sévères en période sèche à cause de la faible épaisseur et de la forte rétention en eau du sol (figure 3.71).

Les espèces les plus caractéristiques, qui diffèrent selon les zones géographiques et les conditions microclimatiques liées au relief environnant et à l'altitude, comprennent : *Alstonia deplanchei*, *Cerberiopsis obtusifolia*, *Ochrosia mulsantii* (Apocynaceae), *Deplanchea sessilifolia* (Bignoniaceae), *Gahnia aspera*, *Fimbristylis ovata* (Cyperaceae), *Hibbertia deplancheana* (Dilleniaceae), *Diospyros revolutissima* (Ebenaceae), *Austrobuxus carunculatus*, *Baloghia drimiflora*, *Cleistanthus stipitatus*, *Longetia buxoides*, *Phyllanthus montrouzieri*, *P. peltatus*, *P. poumensis* (Euphorbiaceae sensu lato), *Archidendropsis lentiscifolia*, *Arthroclianthus* spp., *Cassia artensis*, *Storckiella pancheri* ssp. *pancheri* (Fabaceae), *Xanthostemon carlii*, *X. multiflorus*, *X. pubescens* (Myrtaceae), *Pittosporum collinum*, *P. croceum*, *P. poumense* (Pittosporaceae), *Grevillea meisneri*, *Stenocarpus milnei* (Proteaceae), *Bikkia artensis*, *Cyclophyllum deplanchei*, *Morinda deplanchei*, *Psychotria calorhamnus*, *Tarenna microcarpa* (Rubiaceae), *Oxanthera neocaledonica*, *Zanthoxylum pancheri* (Rutaceae), *Planchonella contermina*, *Pycnandra deplanchei*, *Pycnandra filipes* (Sapotaceae), *Soulamea muelleri*, *S. pancheri* (Simaroubaceae) (figures 3.72 à 3.79)...



Figure 3.72 : *Cerberiopsis obtusifolia* (Apocynaceae).



Figure 3.73 : *Deplanchea sessilifolia* (Bignoniaceae).



Figure 3.74 : *Archidendropsis lentiscifolia* (Fabaceae).



Figure 3.75 : *Arthroclianthus* sp. (Fabaceae).



Figure 3.76 : *Storckiella pancheri* ssp. *pancheri* (Fabaceae).



Figure 3.77 : *Grevillea meisneri* (Proteaceae).



Figure 3.78 : *Cyclophyllum deplanchei* (Rubiaceae).



Figure 3.79 : *Oxanthera neocaledonica* (Rutaceae).

Ces maquis peuvent être subdivisés en plusieurs unités selon le degré d'anthropisation, qui se traduit par une plus grande ouverture du couvert végétal ou par la dominance d'espèces grégaires à caractère invasif (*Acacia spirorbis*, *Casuarina collina*, *Croton insularis*).

Les maquis des zones les plus sèches se distinguent aussi par une flore plus spécialisée (Jaffré 2003), tandis que ceux des zones moins arides, souvent rivulaires, portent des maquis hauts fréquemment dominés par *Gymnostoma chamaecyparis* (figure 3.80).



Figure 3.80 : Groupement à *Gymnostoma chamaecyparis* (Casuarinaceae), sur sol brun hypermagnésien (Tontouta).

© IAC / L. L'Huillier

Les maquis arbustifs sur sols bruns hypermagnésiens sont les plus riches en espèces, les plus originaux et les plus diversifiés (Jaffré 1980), et possèdent le plus grand nombre d'espèces à distribution restreinte. La basse vallée de la Tontouta, avec un total de 438 espèces dont 252 endémiques et 17 endémiques locales, en est une illustration (Jaffré *et al.* 2003).

Ces maquis ne sont pas directement touchés par l'extraction minière, mais le sont de manière indirecte (ouverture de routes, implantation d'infrastructures industrielles et urbaines). Ils ont également régressé sous l'effet des incendies répétés, qui les ont largement transformés en maquis floristiquement appauvris dominés par des espèces grégaires (*Acacia spirorbis*, *Croton insularis*, *Rhamnella vitiensis*...).

2.2.3. Les maquis ligno-herbacés sur sols ferrallitiques remaniés par érosion ou colluvionnement



Figure 3.81 : Maquis ligno-herbacé (pic du Pin).

© IRD / T. Jaffré



© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.82 : Maquis ligno-herbacé (Kopéto).

Ils sont les plus communs et ont, à la même altitude, une composition floristique relativement homogène sur l'ensemble des massifs. Ils résultent de l'impact des feux répétés, et s'apparentent souvent, du point de vue physiognomique, à de la « savane cyperacéenne arbustive » (figures 3.81 et 3.82). La strate herbacée est formée de Cyperaceae cespiteuses des genres *Costularia* et *Schoenus*, et de *Lepidosperma perteres*, possédant des rhizomes, qui devient abondante après le passage du feu. Lorsque les feux sont

répétés, il y a prolifération de la fougère aigle (*Pteridium esculentum*), dont l'abondance traduit un stade de dégradation extrême du maquis qui prend l'allure d'une lande et peut être qualifié de « maquis landiforme ». La strate arbustive est constituée d'espèces héliophiles, dont la majorité rejette de souche après le passage du feu. C'est le cas notamment de *Perypterygia marginata* (Celastraceae), *Garcinia amplexicaulis*, *Montrouzieria spharoidea* (Clusiaceae), *Codia nitida*, *C. spatulata*, *Cunonia macrophylla*, *Pancheria alaternoides*, *P. ferruginea* (Cunoniaceae), *Hibbertia pulchella*, *H. trachyphylla* (Dilleniaceae), *Cloezia artensis*, *Tristaniopsis glauca* (Myrtaceae), *Grevillea exul* (Proteaceae)... Un plus petit nombre d'espèces, comprenant *Styphelia cymbulae*, *Cyathopsis floribunda*, *Dracophyllum ramosum* (Ericaceae), *Myodocarpus* spp., *Polyscias dioiscus* (Araliaceae), et plusieurs Cyperaceae cespiteuses des genres *Costularia* et *Schoenus* se renouvellent seulement à partir de semences (Jaffré *et al.* 1998^b) (figures 3.83 à 3.85).



© CIRAD-IAC / M. Durcouso

Figure 3.83 : *Montrouzieria spharoidea* (Clusiaceae).

© IRD / Y. Pillon

Figure 3.84 : *Pancheria alaternoides* (Cunoniaceae).

© IRD / C. Grignon

Figure 3.85 : *Dracophyllum ramosum* (Ericaceae).

Sur les crêtes et les pentes escarpées, les conditions édaphiques très défavorables, associant pauvreté du sol, risque de toxicité en Ni et déficit hydrique, favorisent l'installation d'un maquis plus spécialisé. Il se caractérise par la présence d'un cortège floristique composé notamment de *Costularia pubescens*, *Schoenus juvenis*, *S. neocaledonicus* (Cyperaceae), *Cyathopsis albicans*, *C. floribunda* (Ericaceae), *Ficus asperula* (Moraceae), *Melaleuca dawsonii*, *Myrtastrum rufo-punctatum* (Myrtaceae) et *Normandia neocaledonica* (Rubiaceae) (figures 3.86 à 3.89).



Figure 3.86 : *Cyathopsis albicans* (Ericaceae).

© IAC / L. L'Huilier

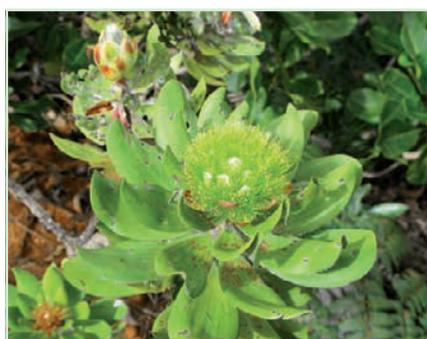


Figure 3.87 : *Melaleuca dawsonii* (Myrtaceae).

© IAC / L. L'Huilier



Figure 3.88 : *Myrtastrum rufo-punctatum* (Myrtaceae).

© IAC / L. L'Huilier



Figure 3.89 : *Normandia neocaledonica* (Rubiaceae).

© IAC / L. L'Huilier

Les maquis ligno-herbacés, qui se sont largement étendus, au détriment de la forêt, depuis l'arrivée de l'homme, constituent aujourd'hui la composante la plus vaste, mais également la moins diversifiée de l'ensemble des maquis miniers de basse et de moyenne altitude. Leur devenir se pose en termes de possibilité d'évolution vers des groupements plus denses. Il serait vraisemblablement possible de les faire évoluer par des apports d'espèces locales améliorantes. Ces espèces sont à rechercher parmi celles retenues pour la restauration des sites miniers dégradés (chapitre 7).

Un faciès altitudinal des divers maquis miniers se développe au-dessus de 900-1 000 m dans des zones recevant des précipitations annuelles moyennes supérieures à 3 500 mm (figures 3.90 et 3.91). Il se distingue principalement par la présence d'espèces altimontaines incluant : *Apiopetalum velutinum* (Apiaceae), *Myodocarpus crassifolius* (Araliaceae), *Montrouzieria verticillata* (Clusiaceae), *Codia albifrons*, *Cunonia alticola*, *C. bullata*, *C. pseudoverticillata*, *C. rotundifolia*, *Pancheria humboldtiana*, *P. multijuga* (Cunoniaceae), *Libocedrus chevalieri* (Cupressaceae), *Hibbertia altigna*,



Figure 3.90 : Maquis d'altitude (Humboldt).

© IRD / C. Grignon.



Figure 3.91 : Maquis d'altitude (Humboldt, 1600 m).

© IRD / F. Rigault

H. nana (Dilleniaceae), *Dracophyllum alticola*, *D. mackeeanum* (Ericaceae), *Logania imbricata* (Loganiaceae), *Metrosideros humboldtiana*, *M. tetrasticha* (Myrtaceae), *Earina deplanchei* (Orchidaceae), *Greslania circinata*, *G. montana* (Poaceae), *Beauprea montisfontium*, *Beaupreopsis paniculata*, *Eucarpha deplanchei* (Proteaceae), *Bikkia pachyphylla* (Rubiaceae), *Soulamea pelletieri* (Simaroubaceae), *Xeronema moorei* (Xeronemataceae), *Xyris pancheri* (Xyridaceae) (figures 3.92 à 3.99)... Cette catégorie de maquis ainsi que les forêts d'altitude, dont l'ensemble occupe moins de 350 km², avec environ 250 km² dans le seul massif du Sud, possèdent une flore très originale et renferment de nombreuses espèces à distribution restreinte inscrites sur la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN (Jaffré *et al.* 1998^a, Munzinger *et al.* 2008^b).



Figure 3.92 : *Codia albifrons* (Cunoniaceae).

© IRD / Y. Pillon



Figure 3.93 : *Cunonia rotundifolia* (Cunoniaceae).

© IRD / C. Grignon



Figure 3.94 : *Libocedrus chevalieri* (Cupressaceae).

© IRD / F. Rigault



Figure 3.95 : *Metrosideros humboldtiana* (Myrtaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.96 : *Metrosideros tetrasticha* (Myrtaceae).

© IRD / F. Rigault



Figure 3.97 : *Beauprea montisfontium* (Proteaceae).

© IRD / F. Rigault



Figure 3.98 : *Bikkia pachyphylla* (Rubiaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.99 : *Xeronema moorei* (Xeronemataceae).

© IRD / T. Jaffré

2.2.4. Les maquis arbustifs à buissonnants sur sols ferrallitiques gravillonneux ou cuirassés



Figure 3.100 : Maquis buissonnant sur sol cuirassé (plaine des Lacs).

© IRD / T. Jaffré

Ils sont situés le plus souvent entre 400 et 900 m d'altitude sur les massifs isolés et en dessous de 400 m dans le massif du Sud. Ils sont généralement dépourvus de strate herbacée (figures 3.100 à 3.102). Ils peuvent être surcimés par une strate arborescente d'*Araucaria*. La strate arbustive est souvent composée d'espèces grégaires des familles des Myrtaceae (*Tristaniopsis capitulata*, *T. guillainii*, *T. macphersonii*), des Cunoniaceae (*Codia montana*, *C. spatulata*), des Casuarinaceae (*Gymnostoma deplancheanum*), associées à un certain nombre d'espèces caractéristiques : *Lomandra insularis* (Asparagaceae), *Polyscias pancheri* (Araliaceae), *Pancheria confusa* (Cunoniaceae), *Hibbertia pancheri* (Dilleniaceae), *Dracophyllum involucreatum*, *D. verticillatum*, *Styphelia veillonii* (Ericaceae), *Gossia alaternoides*, *Eugenia rubiginosa*, *Syzygium kriegei*, *S. n'goyense* (Myrtaceae), *Garnieria spathulaefolia*, *Grevillea gillivrayi*, *Stenocarpus comptonii* (Proteaceae), *Dacrydium araucarioides* (Podocarpaceae), *Gardenia aubryi*, *Tarenna hexamera* (Rubiaceae), *Boronella pancheri*, *Myrtopsis selingii* (Rutaceae), *Elaphanthera baumannii*, *Exocarpos phyllanthoides*, *E. spathulatus* (Santalaceae), *Beccariella baueri*, *B. sebertii* (Sapotaceae), *Solmsia calophylla* (Thymelaeaceae) (figures 3.103 à 3.110)...



Figure 3.101 : Maquis buissonnant sur sol gravillonneux (Boulinda).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.102 : Maquis arbustif dégradé sur cuirasse (Goro).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.103 : *Lomandra insularis* (Asparagaceae).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.104 : *Boronella pancheri* (Rutaceae).

© CIRAD-IAC / M. Ducousso



Figure 3.105 : *Dacrydium araucarioides* (Podocarpaceae).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.106 : *Garnieria spathulalefolia* (Proteaceae).

© CIRAD-IAC / M. Ducousso



Figure 3.107 : *Gardenia aubryi* (Rubiaceae).

© IRD / T. Jafré



Figure 3.108 : *Tarenna hexamera* (Rubiaceae).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.109 : *Beccariella sebertii* (Sapotaceae).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.110 : *Solmsia calophylla* (Thymelaeaceae).

© IAC / L. L'Huillier

Leur composition floristique varie en fonction de leur situation géographique et de la densité de la strate arbustive, qui reflète différents stades d'évolution. L'abondance des espèces de la famille des Myrtaceae, aux feuilles riches en essences facilement inflammables, et la présence d'une abondante litière mal décomposée au sol favorisent les incendies en saison sèche. Comme dans le groupement précédent, la majorité des espèces ligneuses – hormis celles des genres *Dacrydium*, *Dracophyllum*, *Styphelia*, *Gymnostoma*, *Polyscias* – rejettent de souche (McCoy *et al.* 1999). Elles sont adaptées à l'extrême pauvreté du sol et à la texture graveleuse de l'horizon supérieur, dépourvu de capacité d'échange et de réserve hydrique. Autant de conditions défavorables à l'implantation de germinations et au développement des plantules.

Ces types de maquis sont globalement relativement pauvres en espèces, mais sont floristiquement moins homogènes que les maquis ligno-herbacés. Leur flore comprend notamment plusieurs espèces endémiques locales. Comme les maquis ligno-herbacés, ils se sont étendus depuis l'arrivée de l'homme mais occupent des surfaces moins importantes sur les massifs isolés de la côte ouest car ils demeurent cantonnés à des zones relativement planes. Ils sont plus importants dans le grand massif du Sud où, en l'absence d'incendies, ils évoluent naturellement vers des formations préforestières dominées par une strate arbustive haute à *Gymnostoma deplancheanum*. L'évolution vers de la forêt semble toutefois entravée par le manque d'apports naturels de semences d'espèces forestières.

2.2.5. Les maquis paraforestiers et préforestiers



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.111 : Maquis paraforestier à *Gymnostoma deplancheanum* (Sud).

Ce sont des maquis plus hauts et plus denses que ceux des catégories précédentes, dont ils sont souvent des faciès plus évolués, n'ayant pas subi l'action d'incendies récents ou étant placés dans une situation plus favorable, telle qu'en zone de piedmont bénéficiant de meilleures conditions d'alimentation hydrique et d'apports humifères et d'éléments minéraux fins transportés par les eaux de ruissellement, ainsi que de cendres à la suite des incendies affectant les versants (figures 3.111 et 3.112). Ils sont extrêmement diversifiés et sont souvent dominés par des peuplements de *Gymnostoma* (Casuarinaceae), par des espèces des genres *Alstonia* (Apocynaceae), *Polyscias* (Araliaceae), *Codia*, *Geissois* et *Pancheria* (Cunoniaceae), *Myodocarpus* (Myodocarpaceae), *Storthocalyx* (Sapindaceae), par *Garcinia hennecartii* (Clusiaceae), *Hibbertia lucens* (Dilleniaceae), *Litsea triflora* (Lauraceae), *Dysoxylum* spp. (Meliaceae), *Eugenia stricta*, *Metrosideros nitida* (Myrtaceae), *Alphitonia neocaledonica* (Rhamnaceae) (figures 3.113 à 3.116)... Les maquis paraforestiers, dont l'évolution semble figée (probablement en raison de l'absence d'apports de semences forestières), se distinguent des maquis préforestiers dont l'évolution vers la forêt est perceptible à l'échelle humaine.



Figure 3.112 : Maquis paraforestier de bas de pente (Goro).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.113 : *Codia discolor* (Cunoniaceae).

© IRD / Y. Pillon et IAC / L. L'Huillier



Figure 3.114 : *Geissois pruinosa* (Cunoniaceae).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.115 : *Myodocarpus involuocratus* (Myodocarpaceae).

© IAC / L. L'Huillier



Figure 3.116 : *Dysoxylum canalense* (Meliaceae).

© IRD / T. Jaffré

L'intérêt de ces maquis, qui ont une flore relativement riche, majoritairement composée d'espèces à répartition assez large, réside surtout dans leur capacité à évoluer vers des formations plus forestières. Pour certains maquis, l'évolution est possible selon un processus naturel de succession secondaire, en l'absence toutefois d'incendies, pour d'autres, qui semblent figés, l'évolution vers des formations plus hautes et plus denses nécessiterait un enrichissement en espèces préforestières et arborescentes.

2.2.6. Les groupements végétaux des zones humides du sud de la Grande Terre



Figure 3.117 : Zone humide (Sud).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.118 : Maquis ligno-herbacé en zone humide (Sud).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.119 : Maquis rivulaire (Sud).

© IAC / L. L'Huillier

Principalement représentés dans l'extrême sud de la Grande Terre, sur environ 250 km², ils peuvent être assimilés, en dehors de quelques liserés rivulaires arbustifs sur alluvions ou sur cuirasse, à du « maquis ligno-herbacé des zones humides » (figures 3.117 à 3.119). Ce sont des groupements végétaux très spécialisés, dont toutes les espèces sont adaptées aux conditions d'hydromorphie du sol et certaines à des périodes de submersion. La strate herbacée est constituée de Cyperaceae (*Machaerina juncea*, *Costularia xyrioides*, *Chorizandra cymbaria*, *Gahnia novocaledonensis*, *Schoenus brevifolius*, *Tricostularia guillauminii*). Les espèces les plus caractéristiques de la strate arbustive comprennent *Pancheria communis*, *Cunonia deplanchei*, *C. purpurea* (Cunoniaceae), *Styphelia longistylis*, *Dracophyllum balansae*, *D. cosmelioides* (Ericaceae), *Cloezia buxifolia*, *C. aquarum*, *Melaleuca gnidioides*, *M. brongniartii* (Myrtaceae), *Xyris pancheri*, *X. neocaledonica* (Xyridaceae) (figures 3.120 à 3.123).



Figure 3.120 : *Pancheria communis* (Cunoniaceae).

© IRD / Y. Pillon



Figure 3.121 : *Cunonia deplanchei* (Cunoniaceae).

© IRD / Y. Pillon



Figure 3.122 : *Dracophyllum balansae* (Ericaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.123 : *Melaleuca brongiartii* (Myrtaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.124 : *Codia nitida* (Cunoniaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.125 : *Xanthostemon aurantiacus* (Myrtaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.126 : *Stenocarpus umbelliferus* (Proteaceae).

© IAC / L. L'Huillier

Les zones à hydromorphie temporaire se distinguent par la présence, et souvent l'abondance, dans la strate arbustive, de *Codia nitida* (Cunoniaceae), *Dracophyllum ramosum* (Ericaceae), *Cloezia artensis*, *Xanthostemon aurantiacus* (Myrtaceae), *Grevillea gillivrayi*, *Stenocarpus umbelliferus* (Proteaceae) et *Homalium kanaliense* (Silicaceae) (figures 3.124 à 3.126). La strate herbacée est caractérisée par *Costularia stagnalis* et *C. comosa*, associées à d'autres Cyperaceae plus ubiquistes (*Lepidosperma perteres*, *Costularia arundinacea*).



© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.127 : *Retrophyllum minus* (Podocarpaceae).

© IRD / T. Jaffré

Figure 3.128 : *Dacrydium guillauminii* (Podocarpaceae).

Les berges des rivières de cette zone abritent quelques arbustes, notamment *Pandanus viscidus* (Pandanaceae), *Serianthes petitiiana* (Leguminosae), *Gymnostoma leucodon* (Casuarinaceae), et deux conifères très rares, *Retrophyllum minus* (bois bouchon) et *Dacrydium guillauminii*, ce dernier conifère étant l'un des plus rares de la planète (figures 3.127 et 3.128).

Bien qu'assez homogènes sur l'ensemble de leur étendue, les maquis ligno-herbacés des zones humides renferment plusieurs espèces à distribution restreinte, inscrites sur la liste rouge des espèces menacées d'extinction de l'IUCN. Leur conservation au cœur de secteurs riches en minerais latéritiques demeure un sujet d'autant plus préoccupant qu'il est ardu. Elle nécessitera la prise de mesures conservatoires adéquates, prenant en compte les plantes vasculaires mais également la faune et la flore des zones aquatiques qui parsèment le secteur. Une meilleure connaissance de la répartition et de la structure génétique populationnelle des espèces (cf. Herbert *et al.* 2002, sur le genre *Retrophyllum*) ainsi qu'une connaissance approfondie des conditions de milieux et des exigences et tolérances écologiques des espèces seraient nécessaires pour définir les solutions les mieux appropriées, tenant compte des exigences économiques et environnementales. La restauration écologique de zones humides pourrait être aussi envisagée, sur la base de connaissances approfondies et d'essais expérimentaux préliminaires.

3. ADAPTATION DES PLANTES AUX CONDITIONS DE NUTRITION MINÉRALE

Le contraste entre la flore des savanes sur roches sédimentaires, métamorphiques ou basaltiques et celle des maquis sur substrats ultramafiques illustre parfaitement le comportement très différent des espèces de ces deux catégories de substrats. Les espèces des maquis miniers – pourtant capables de se développer, avec une croissance accrue en conditions expérimentales et sans compétition interspécifique, sur les sols « ordinaires » propices au développement de la savane – ne sont pas compétitives sur ces sols et sont éliminées au profit d'espèces communes. Ces dernières sont, en revanche, inaptes à se développer sur substrats ultramafiques, dont les espèces sont dotées de caractéristiques biologiques et physiologiques particulières leur permettant de s'approvisionner en éléments minéraux nécessaires à leur développement à partir de sols pauvres. Certaines espèces sont, en outre, capables de résister à l'intoxication par des métaux, présents en quantités assimilables excessives dans certains sols. Les différences de composition minérale foliaire des espèces illustrent la diversité des comportements nutritionnels (tableau 3.3).

Tableau 3.3 : Composition minérale foliaire¹ de quelques espèces représentatives des maquis miniers (classées par familles), d'après Jaffré (1980, et non publié). (Cf. chapitre 7 pour d'autres espèces.)

| Genre espèce | Sol ² | N (%) | P (%) | K (%) | Ca (%) | Mg (%) | Mn (ppm) | Ni (ppm) | SiO ₂ (%) |
|--|------------------|-------|-------|-------|--------|--------|----------|----------|----------------------|
| <i>Alstonia deplanchei</i> (n = 8) | B | 1,76 | 0,034 | 1,34 | 1,13 | 0,69 | 105 | 37 | 0,49 |
| | | 0,23 | 0,006 | 0,33 | 0,14 | 0,12 | 46 | 10 | 0,18 |
| <i>Alyxia poyaensis</i> (n = 20) | FC | 0,58 | 0,018 | 0,62 | 1,81 | 0,33 | 3968 | 19 | 0,12 |
| | | 0,23 | 0,007 | 0,25 | 0,82 | 0,18 | 4045 | 26 | 0,08 |
| <i>Rauvolfia semperflorens</i> (n = 12) | B | 1,03 | 0,027 | 0,98 | 0,77 | 0,50 | 34 | 122 | 0,32 |
| | | 0,26 | 0,005 | 0,37 | 0,37 | 0,21 | 33 | 108 | 0,11 |
| <i>Myodocarpus fraxinifolius</i> (n = 12) | FF | 0,98 | 0,035 | 1,00 | 1,05 | 0,22 | 239 | 30 | - |
| | | 0,40 | 0,012 | 0,30 | 0,29 | 0,14 | 166 | 38 | - |
| <i>Polyscias pancheri</i> (n = 6) | FF | 0,86 | 0,025 | 0,44 | 0,72 | 0,34 | 5479 | 22 | 0,03 |
| | | 0,09 | 0,003 | 0,14 | 0,24 | 0,14 | 1756 | 24 | 0,01 |
| <i>Araucaria montana</i> (n = 2) | FF | 0,66 | 0,031 | 0,27 | 2,03 | 0,23 | 315 | 52 | 0,27 |
| | | 0,08 | 0,000 | 0,13 | 0,38 | 0,08 | 134 | 14 | 0,20 |
| <i>Araucaria muelleri</i> (n = 10) | FF | 0,45 | 0,016 | 0,37 | 1,17 | 0,14 | 143 | 4 | 0,05 |
| | | 0,05 | 0,003 | 0,09 | 0,27 | 0,05 | 72 | 4 | 0,05 |
| <i>Gymnostoma chamaecyparis</i> (n = 18) | B | 0,91 | 0,023 | 0,38 | 0,77 | 0,21 | 508 | 23 | 0,12 |
| | | 0,09 | 0,009 | 0,10 | 0,33 | 0,18 | 566 | 16 | 0,05 |
| <i>Gymnostoma deplancheanum</i> (n = 28) | FF | 0,76 | 0,016 | 0,45 | 1,06 | 0,25 | 306 | 30 | 0,21 |
| | | 0,21 | 0,008 | 0,21 | 0,32 | 0,11 | 355 | 20 | 0,39 |
| <i>Gymnostoma poissonianum</i> (n = 12) | B | 0,90 | 0,021 | 0,53 | 0,82 | 0,23 | 128 | 20 | - |
| | | 0,07 | 0,008 | 0,16 | 0,24 | 0,07 | 122 | 8 | - |
| <i>Maytenus fournieri</i> (n = 12) | B | 0,92 | 0,044 | 1,02 | 0,89 | 0,92 | 11528 | 138 | 0,38 |
| | | 0,25 | 0,015 | 0,33 | 0,28 | 0,25 | 8245 | 147 | 0,29 |
| <i>Peripterygia marginata</i> (n = 20) | FF | 0,89 | 0,024 | 0,62 | 1,77 | 0,48 | 38 | 165 | 0,34 |
| | | 0,13 | 0,005 | 0,19 | 0,54 | 0,23 | 21 | 140 | 0,25 |
| <i>Garcinia amplexicaulis</i> (n = 71) | FF | 0,69 | 0,020 | 0,54 | 0,67 | 0,20 | 3299 | 57 | 0,04 |
| | | 0,17 | 0,005 | 0,26 | 0,19 | 0,10 | 2888 | 49 | 0,04 |
| <i>Montrouzieria sphaeroidea</i> (n = 41) | FF | 0,74 | 0,019 | 0,68 | 1,46 | 0,37 | 91 | 31 | 0,08 |
| | | 0,09 | 0,004 | 0,22 | 0,35 | 0,16 | 76 | 29 | 0,08 |

Tableau 3.3 (suite).

| Genre espèce | Sol ² | N (%) | P (%) | K (%) | Ca (%) | Mg (%) | Mn (ppm) | Ni (ppm) | SiO ₂ (%) |
|--|------------------|--------------|----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|----------------------|
| <i>Codia discolor</i> (n = 42) | FF | 0,59 0,20 | 0,021 0,009 | 0,45 0,28 | 0,83 0,45 | 0,29 0,16 | 338 468 | 118 143 | 1,21 1,27 |
| <i>Codia montana</i> (n = 68) | FF | 0,78 0,27 | 0,024 0,012 | 0,37 0,10 | 0,61 0,17 | 0,32 0,13 | 745 697 | 240 257 | 2,23 2,27 |
| <i>Codia nitida</i> (n = 24) | FF | 0,54 0,08 | 0,016 0,003 | 0,51 0,11 | 0,96 0,27 | 0,34 0,09 | 302 187 | 233 82 | 3,31 1,75 |
| <i>Cunonia macrophylla</i> (n = 12) | FF | 0,30 0,15 | 0,011 0,003 | 0,31 0,13 | 1,01 0,31 | 0,28 0,14 | 1799 1516 | 21 14 | 0,11 0,09 |
| <i>Geissois pruinosa</i> (n = 46) | FF | 0,89 0,13 | 0,035 0,009 | 1,11 0,42 | 1,04 0,31 | 0,59 0,21 | 230 317 | 6117 2748 | 3,07 1,44 |
| <i>Pancheria alaternoides</i> (n = 62) | FF | 0,57 0,10 | 0,016 0,013 | 0,31 0,08 | 0,62 0,26 | 0,35 0,11 | 422 542 | 308 283 | 0,61 0,56 |
| <i>Pancheria billardierei</i> (n = 28) | FF | 0,70 0,11 | 0,024 0,004 | 0,33 0,12 | 1,40 0,31 | 0,36 0,10 | 2650 1536 | 46 37 | 0,14 0,09 |
| <i>Pancheria communis</i> (n = 14) | FH | 0,45 0,09 | 0,012 0,002 | 0,25 0,07 | 0,53 0,11 | 0,32 0,06 | 128 155 | 285 122 | 0,36 0,24 |
| <i>Pancheria hirsuta</i> (n = 13) | FF | 0,50 0,10 | 0,015 0,005 | 0,27 0,10 | 1,66 0,22 | 0,27 0,08 | 3398 2106 | 78 43 | 0,21 0,15 |
| <i>Costularia comosa</i> (n = 17) | FF | 0,74 0,16 | 0,023 0,006 | 0,51 0,08 | 0,11 0,04 | 0,14 0,04 | 71 47 | 48 57 | 3,79 2,47 |
| <i>Costularia nervosa</i> (n = 21) | FF | 0,44 0,16 | 0,019 0,010 | 0,34 0,16 | 0,10 0,07 | 0,07 0,03 | 565 450 | 43 41 | 9,14 5,74 |
| <i>Gahnia aspera</i> (n = 14) | B | 0,86 0,22 | 0,032 0,010 | 0,53 0,15 | 0,19 0,12 | 0,18 0,08 | 56 41 | 23 14 | 10,47 2,77 |
| <i>Lepidosperma perteres</i> (n = 57) | FF | 0,44 0,16 | 0,013 0,012 | 0,72 0,23 | 0,22 0,07 | 0,09 0,04 | 1052 679 | 36 34 | 3,94 2,12 |
| <i>Machaerina deplanchei</i> (n = 14) | B | 0,67 0,18 | 0,021 0,005 | 0,58 0,19 | 0,20 0,10 | 0,18 0,08 | 118 79 | 29 26 | 10,57 4,09 |
| <i>Schoenus juvenis</i> (n = 16) | FE | 0,54 0,12 | 0,013 0,003 | 0,38 0,18 | 0,07 0,05 | 0,15 0,05 | 254 197 | 66 67 | 17,62 4,47 |
| <i>Schoenus neocaledonicus</i> (n = 22) | FE | 0,49 0,14 | 0,016 0,004 | 0,57 0,12 | 0,16 0,05 | 0,21 0,10 | 103 123 | 73 110 | 12,84 6,54 |
| <i>Hibbertia pulchella</i> (n = 36) | FF | 0,86 0,13 | 0,022 0,004 | 0,52 0,15 | 0,88 0,16 | 0,17 0,05 | 137 82 | 90 88 | 9,73 4,67 |
| <i>Hibbertia trachyphylla</i> (n = 14) | FF | 0,85 0,20 | 0,028 0,012 | 0,39 0,10 | 0,93 0,23 | 0,35 0,19 | 58 38 | 239 216 | 18,55 5,46 |
| <i>Cyathopsis albicans</i> (n = 6) | FE | 0,61 0,06 | 0,014 0,001 | 0,38 0,15 | 1,70 0,32 | 0,16 0,08 | 49 23 | 41 22 | 0,42 0,35 |
| <i>Dracophyllum involucreatum</i> (n = 5) | FC | 0,58 0,11 | 0,016 0,002 | 0,24 0,04 | 0,72 0,10 | 0,07 0,01 | 1338 893 | 16 8 | 0,02 0,01 |
| <i>Dracophyllum ramosum</i> (n = 12) | FF | 0,46 0,08 | 0,018 0,009 | 0,26 0,10 | 0,69 0,27 | 0,14 0,07 | 245 158 | 107 117 | 0,07 0,04 |
| <i>Serianthes calycina</i> (n = 2) | FF | 2,83 0,04 | 0,066 0,004 | 0,60 0,06 | 2,30 0,35 | 0,30 0,03 | 227 40 | 76 11 | 3,64 0,33 |
| <i>Storckiella pancheri</i> (n = 1) | - | 2,60 - | 0,07 - | 0,78 - | 0,21 - | 0,21 - | - - | 31 - | 0,40 - |
| <i>Joinvillea plicata</i> (n = 2) | FF | 1,55 - | 0,070 - | 1,29 - | 0,20 - | 0,19 - | 197 - | 8 - | 2,06 - |
| <i>Scaevola beckii</i> (n = 37) | FF | 0,73 0,06 | 0,020 0,002 | 1,10 0,20 | 0,73 0,19 | 0,25 0,06 | 842 404 | 49 31 | 0,12 0,06 |
| <i>Scaevola montana</i> (n = 33) | Mixtes | 1,32 0,17 | 0,046 0,007 | 1,21 0,42 | 1,30 0,30 | 0,64 0,23 | 201 222 | 37 55 | 0,07 0,06 |

| Genre espèce | Sol ² | N (%) | P (%) | K (%) | Ca (%) | Mg (%) | Mn (ppm) | Ni (ppm) | SiO ₂ (%) |
|---|------------------|--------------|----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|----------------------|
| <i>Oxera neriifolia</i> (n = 8) | FF | 1,72 0,02 | 0,061 0,018 | 1,08 0,02 | 1,44 0,60 | 0,82 0,29 | 201 188 | 36 30 | 0,57 0,45 |
| <i>Geniostoma celastrinum</i> (n = 19) | B | 1,06 0,23 | 0,027 0,007 | 0,30 0,13 | 0,49 0,26 | 1,45 0,55 | 71 70 | 60 39 | 1,59 0,92 |
| <i>Cloezia artensis</i> (n = 50) | FF | 0,82 0,10 | 0,024 0,006 | 0,73 0,28 | 1,01 0,38 | 0,53 0,19 | 148 131 | 250 260 | 0,20 0,19 |
| <i>Eugenia stricta</i> (n = 9) | FF | 0,73 0,05 | 0,021 0,004 | 0,50 0,19 | 2,27 0,76 | 0,10 0,03 | 90 35 | 23 8 | 0,15 0,08 |
| <i>Myrtastrum rufo-punctatum</i> (n = 6) | FE | 0,62 0,12 | 0,017 0,006 | 0,38 0,09 | 0,55 0,14 | 0,62 0,10 | 14 3 | 34 14 | 0,12 0,09 |
| <i>Tristaniopsis calobuxus</i> (n = 9) | FF | 0,69 0,07 | 0,020 0,003 | 0,47 0,10 | 0,80 0,18 | 0,13 0,08 | 583 330 | 22 22 | 0,29 0,41 |
| <i>Tristaniopsis glauca</i> (n = 24) | FF | 0,60 0,10 | 0,024 0,014 | 0,52 0,15 | 0,83 0,32 | 0,15 0,07 | 387 276 | 33 36 | 0,15 0,18 |
| <i>Tristaniopsis guillainii</i> (n = 30) | FF | 0,72 0,13 | 0,024 0,008 | 0,49 0,16 | 0,84 0,23 | 0,21 0,07 | 908 569 | 62 58 | 0,18 0,12 |
| <i>Xanthostemon aurantiacus</i> (n = 13) | FF | 0,64 0,07 | 0,020 0,003 | 0,71 0,09 | 1,43 0,21 | 0,17 0,06 | 129 69 | 29 37 | 0,31 0,34 |
| <i>Xanthostemon multiflorus</i> (n = 8) | B | 0,67 0,14 | 0,027 0,006 | 0,37 0,14 | 1,32 0,22 | 0,32 0,12 | 27 10 | 27 33 | 3,28 1,18 |
| <i>Xanthostemon ruber</i> (n = 4) | B | 0,68 0,06 | 0,022 0,002 | 0,44 0,12 | 0,89 0,13 | 0,32 0,06 | 20 4 | 14 2 | 2,13 0,40 |
| <i>Austrobuxus carunculatus</i> (n = 8) | B | 0,94 0,17 | 0,040 0,006 | 0,52 0,15 | 1,26 0,23 | 0,49 0,15 | 88 101 | 21 23 | 2,34 1,07 |
| <i>Longetia buxoides</i> (n = 13) | B | 0,73 0,12 | 0,025 0,014 | 0,69 0,20 | 0,82 0,27 | 0,27 0,10 | 129 56 | 26 21 | 0,23 0,18 |
| <i>Phyllanthus aeneus</i> (n = 17) | FF | 1,08 0,17 | 0,040 0,010 | 1,30 0,18 | 1,57 0,63 | 0,40 0,14 | 671 565 | 1187 565 | 0,35 0,28 |
| <i>Phyllanthus montrouzieri</i> (n = 7) | B | 0,94 0,18 | 0,031 0,003 | 1,20 0,27 | 0,91 0,16 | 0,38 0,15 | 138 26 | 823 201 | 1,67 0,59 |
| <i>Phyllanthus peltatus</i> (n = 9) | B | 0,77 0,25 | 0,034 0,007 | 1,00 0,17 | 1,51 0,44 | 0,38 0,09 | 277 131 | 1600 895 | 0,84 0,61 |
| <i>Grevillea exul ssp. exul</i> (n = 39) | FF | 0,86 0,15 | 0,032 0,007 | 0,50 0,14 | 0,62 0,20 | 0,21 0,09 | 2833 1477 | 130 124 | 0,08 0,17 |
| <i>Grevillea gillivrayi</i> (n = 36) | FF | 0,80 0,15 | 0,029 0,014 | 0,37 0,15 | 0,87 0,38 | 0,25 0,12 | 3296 2554 | 24 24 | 0,05 0,06 |
| <i>Grevillea meisneri</i> (n = 13) | B | 0,75 0,18 | 0,037 0,015 | 0,29 0,07 | 0,42 0,22 | 0,33 0,15 | 2590 1398 | 19 14 | 0,21 0,10 |
| <i>Stenocarpus milnei</i> (n = 16) | B | 0,81 0,19 | 0,027 0,007 | 0,52 0,14 | 0,32 0,12 | 0,16 0,08 | 1489 1031 | 19 12 | 0,87 0,42 |
| <i>Stenocarpus umbelliferus</i> (n = 44) | FF | 0,69 0,14 | 0,023 0,004 | 0,27 0,09 | 0,28 0,08 | 0,11 0,04 | 1082 729 | 15 11 | 0,39 0,44 |
| <i>Alphitonia neocaledonica</i> (n = 67) | FF | 1,03 0,21 | 0,030 0,010 | 0,63 0,18 | 1,02 0,60 | 0,27 0,13 | 367 221 | 54 50 | 0,17 0,15 |
| <i>Dodonaea viscosa</i> (n = 17) | B | 1,27 0,29 | 0,054 0,013 | 0,83 0,29 | 0,64 0,18 | 0,65 0,21 | 91 89 | 74 47 | 0,19 0,15 |
| <i>Soulamea pancheri</i> (n = 4) | B | 0,90 0,10 | 0,034 0,004 | 0,51 0,28 | 1,48 0,44 | 0,55 0,11 | 35 21 | 51 11 | 2,63 0,44 |

¹ Pour chaque espèce, première ligne = moyenne, deuxième ligne = écart-type.

² Sol : B = sol brun hypermagnésien ; FF = sol ferrallitique ferritique ; FC = sol ferrallitique cuirassé ; FH = sol ferrallitique hydromorphe ; FE = sol ferrallitique érodé.

3.1. L'adaptation des espèces aux carences du sol en phosphore, en potassium et en azote

Elle se traduit fondamentalement, pour la plupart des espèces, par une croissance relativement lente, un système racinaire très développé (figure 3.129), possédant parfois des racines spécialisées (racines protéoïdes chez certaines Proteaceae ; figure 3.130) et dauciformes chez les Cyperaceae) (Lambers *et al.* 2007), explorant largement les horizons supérieurs du sol. Ce sont généralement des espèces peu exigeantes en éléments nutritifs, qui peuvent être qualifiées d'« espèces oligotrophes » ou d'« espèces frugales ». Cette caractéristique s'exprime au travers des concentrations foliaires très faibles en phosphore, en potassium et bien souvent en azote de la majorité des espèces des terrains miniers. Cela est illustré dans le tableau 3.4 qui donne les teneurs foliaires de ces trois éléments pour un grand nombre d'espèces de plantes arbustives des maquis et des forêts sur substrats ultramafiques, ainsi que les teneurs les plus courantes de ces trois éléments chez les végétaux supérieurs.

Tableau 3.4 : Comparaison des teneurs foliaires en N, P et K des dicotylédones arbustives des maquis et des forêts sur substrats ultramafiques (D'après Jaffré 1980) et des teneurs foliaires les plus courantes en ces trois éléments minéraux chez les plantes à fleurs. (Heller 1969)

| | | N (%) | P (%) | K (%) |
|--|-------------------|-------------|---------------|-------------|
| Maquis | Moyennes | 1,01 | 0,031 | 0,72 |
| | Extrêmes | 0,34 - 2,86 | 0,008 - 0,089 | 0,10 - 2,02 |
| | Nb d'échantillons | n = 255 | n = 275 | n = 277 |
| Forêt | Moyennes | 1,34 | 0,044 | 0,86 |
| | Extrêmes | 0,62 - 2,86 | 0,014 - 0,092 | 0,10 - 2,02 |
| | Nb d'échantillons | n = 118 | n = 139 | n = 146 |
| Teneurs les plus courantes chez les végétaux supérieurs | | 1 - 3 | 0,1 - 0,5 | 2 - 4 |

Il est également à noter que les teneurs en phosphore, potassium et azote sont sensiblement plus élevées chez les espèces forestières, dont les sols sont enrichis en ces éléments grâce aux apports et au recyclage de la matière organique. Les teneurs moyennes en phosphore foliaire sont pratiquement identiques dans les grandes catégories de maquis, tandis que les teneurs en potassium sont plus basses dans le maquis buissonnant sur sol ferrallitique désaturé (0,59 %) que dans le maquis arbustif sur sol brun hypermagnésien (0,81 %). La mobilisation des très faibles quantités de phosphore disponible pour les plantes dans les sols miniers est facilitée par des associations symbiotiques racinaires avec des champignons mycorhiziens et l'alimentation en azote chez certaines espèces par des associations symbiotiques (Casuarinaceae/*Frankia* et Fabaceae/*Rhizobium*), fixatrices de l'azote libre de l'atmosphère (cf. chapitre 5). Il est également vraisemblable, comme cela a été mis en évidence chez des plantes se développant sur des sols pauvres (Aerts & Chatain 2000), que chez certaines espèces des substrats ultramafiques les éléments minéraux foliaires soient fortement résorbés avant la chute des feuilles.

Les teneurs moyennes les plus basses en phosphore et en azote ont été enregistrées chez des espèces nettement sclérophylls des familles des Araucariaceae, Cunoniaceae, Cyperaceae, Ericaceae, Myrtaceae et Proteaceae. Les teneurs en potassium sont sensiblement plus élevées chez les Cyperaceae, comme c'est généralement le cas chez les monocotylédones par rapport aux dicotylédones, mais demeurent les plus faibles chez les espèces des familles des Araucariaceae, Cunoniaceae, Ericaceae, Myrtaceae et Proteaceae.



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.129 : Système racinaire de *Tristaniopsis guillainii* sur sol ferrallitique gravillonnaire (Boulinda).



© Vale / S. McCoy

Figure 3.130 : Racines protéoides de *Grevillea exul* ssp. *rubiginosa* (Sud).

3.2. L'adaptation aux faibles teneurs du sol en calcium

La teneur moyenne en calcium foliaire des arbustes des maquis (1,10 %) se situe dans les valeurs basses de la fourchette des teneurs observées le plus couramment chez les végétaux supérieurs, de 1 à 2 % (Heller 1969). Elle est de 1,55 % pour les espèces des forêts, mais seulement de 1,04 % chez les arbustes des maquis sur sols bruns hypermagnésiens, pour lesquels le rôle de la carence en calcium est le plus souvent évoqué, en relation toutefois avec de fortes concentrations en magnésium (Jaffré 1976, Kruckeberg 1958, Proctor & Woodell 1975).

3.3. L'adaptation des plantes aux teneurs excessives du sol en magnésium

Elle se traduit chez la majorité des espèces par une limitation de l'absorption du magnésium par rapport au calcium, tendant ainsi à rétablir un rapport Ca/Mg > 1 dans la plupart des espèces (Jaffré 1980, Kruckeberg 1958, Walker & Walker 1955) (tableau 3.3). Chez les plantes croissant sur sols hypermagnésiens, les teneurs en magnésium foliaire se situent dans la fourchette des teneurs les plus habituelles chez les végétaux supérieurs, comprises entre 0,1 et 0,70 %. La valeur moyenne du quotient des teneurs Ca/Mg, exprimées en milliéquivalents pour 100 g de matière sèche, s'établit dans ce cas à 1,53 tandis qu'elle est supérieure à 3,5 chez les dicotylédones arbustives des sols ferrallitiques désaturés. Un certain nombre d'espèces appartenant à des familles variées, comprenant notamment *Geniosoma* spp. (Loganiaceae), *Agatea* spp. (Violaceae), *Myrtastrum rufo-punctatum*, *Sannantha* spp. (Myrtaceae), *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), *Maytenus fouteri* (Celastraceae), s'accommodent parfaitement, sur sols hypermagnésiens, d'un rapport Ca/Mg foliaire nettement < 1 (Jaffré 1980).

3.4. L'adaptation des plantes aux teneurs élevées du sol en éléments potentiellement toxiques (Ni, Mn, Cr et Co)

Les teneurs en nickel foliaire des plantes sur les sols d'origine non ultramafique ne dépassent habituellement guère 5 ppm de la matière sèche. Les espèces des terrains miniers de Nouvelle-Calédonie ont des teneurs en nickel comprises entre 0,001 et 0,01 % (soit 10 et 100 ppm) pour 60 % d'entre elles, entre 0,01 % et 0,1 % pour 27 % (Jaffré 1980), soit dans ce cas des teneurs supérieures au seuil de toxicité de la plupart des plantes cultivées (Chapman 1966, L'Huillier *et al.* 1996, L'Huillier 1998) (tableau 3.3). Les premières sont qualifiées de « non accumulatrices » et les secondes d'« hémi-accumulatrices » (Boyd & Jaffré 2009). Une quarantaine d'espèces qualifiées d'« hyperaccumulatrices » (Brooks *et al.* 1977) peuvent avoir des teneurs en nickel > 0,1 % (Jaffré 1980) et neuf d'entre elles, appartenant aux genres *Geissois* (Cunoniaceae), *Homalium* (Silicaceae), *Hybanthus* (Violaceae), *Phyllanthus* (Phyllanthaceae), *Psychotria* (Rubiaceae) et *Sebertia* (Sapotaceae), qualifiées d'« hypernickelophores », ont des teneurs > 1 % (Jaffré & Schmid 1974, Boyd & Jaffré 2009). Les teneurs les plus élevées chez les hypernickelophores ont été relevées dans les tissus foliaires de deux espèces forestières, *Psychotria douarrei* (4,7 %) (Jaffré & Schmid 1976) et *Pycnandra acuminata* (*ex-Sebertia*) (> 20 %) (Jaffré *et al.* 1976), communément appelée « l'arbre à nickel », dont le latex est coloré en vert (figures 3.131 à 3.134). La Nouvelle-Calédonie demeure, avec Cuba (Reeves *et al.* 1999), l'une des régions du monde les plus fournies en espèces hyperaccumulatrices de nickel (Reeves 2003).



Figure 3.131 : *Psychotria douarrei* (Rubiaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.132 : *Pycnandra acuminata* (*ex-Sebertia*) (Sapotaceae), frondaison.

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.133 : *Pycnandra acuminata* (*ex-Sebertia*) (Sapotaceae), fruits.

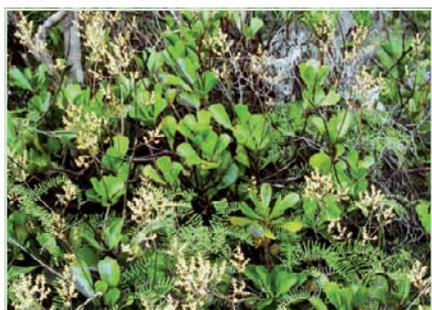
© IRD / T. Jaffré



Figure 3.134 : *Pycnandra acuminata* (*ex-Sebertia*) (Sapotaceae), latex coloré par le nickel (> 20 % ms).

© IRD / T. Jaffré

Les teneurs en manganèse foliaire des végétaux supérieurs sont le plus souvent comprises entre 20 et 500 ppm et peuvent parfois dépasser 0,1 % (tableau 3.3) sans que l'on observe de signes de toxicité. Environ 20 % des espèces des terrains miniers de Nouvelle-Calédonie ont des teneurs en manganèse foliaire > 0,1 %, et 8 % des teneurs > 0,25 %. Des concentrations > 1 % ont été observées chez des espèces des genres *Viotia* (ex-*Macadamia*), *Beaupreopsis* (Proteaceae) (Jaffré 1979), *Alyxia* (Apocynaceae), *Gossia* (ex-*Eugenia*) (Myrtaceae), et chez *Maytenus fournieri* (Celastraceae) et *Garcinia amplexicaulis* (Clusiaceae) (Jaffré 1978, 1980) (figures 3.135 et 3.136). Bien que le manganèse soit surtout assimilable par les plantes sur sol acide, de très fortes concentrations de cet élément ont été enregistrées chez quelques espèces des genres *Gossia*, *Grevillea*, *Maytenus* sur des sols hypermagnésiens au pH basique.



© IRD / T. Jaffré

Figure 3.135 : *Beaupreopsis paniculata* (Proteaceae).



© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.136 : *Garcinia amplexicaulis* (Clusiaceae).

Contrairement au nickel et au manganèse, le chrome n'a jamais été observé à des teneurs élevées dans les tissus aériens des espèces des terrains miniers. La teneur la plus élevée enregistrée dans des feuilles (non souillées par des poussières latéritiques) se rapporte à *Geissois pruinosa* avec une teneur de 430 ppm (Jaffré 1980). Le phénomène de résistance de la plante à l'égard de cet élément aurait principalement son siège au niveau racinaire (Grosman 1958).

Le cobalt, localement à des concentrations anormalement élevées dans les sols des terrains miniers, se trouve à des teneurs ≤ 10 ppm chez 90 % des espèces analysées, et une vingtaine d'entre elles (5 %) ont montré des teneurs ≥ 30 ppm. Cette valeur est supérieure au seuil de toxicité du cobalt signalé chez des espèces cultivées (Chapman 1966). À quelques exceptions près, les teneurs en cobalt les plus fortes ont été enregistrées chez les espèces hyperaccumulatrices de nickel (atteignant 450 ppm chez *Phyllanthus favieri*), montrant ainsi une similitude dans la répartition des teneurs en nickel et en cobalt dans la flore des substrats ultramafiques (Jaffré 1980).

D'une manière générale, la résistance des plantes à la toxicité du milieu réside à la fois dans leurs aptitudes à limiter l'absorption de l'élément toxique du sol et dans leur capacité à tolérer dans leurs tissus la présence de quantités plus ou moins importantes de cet élément, la valeur de cette quantité constituant un seuil de tolérance interne propre à chaque espèce. Ce seuil est, semble-t-il, fonction de la capacité de la plante à minimiser et probablement dans certains cas à anéantir les effets toxiques du métal concerné dans ses tissus. Il a été notamment montré que chez les espèces hyperaccumulatrices de nickel de Nouvelle-Calédonie, cet élément était stocké en grande partie sous forme de complexes organométalliques (Lee *et al.* 1977, Kersten *et al.* 1980) (cf. encadré de M. Lebrun).

MÉCANISMES DE L'HYPERACCUMULATION DES MÉTAUX CHEZ LES PLANTES

Par Michel Lebrun

L'hyperaccumulation de métaux observée chez un nombre très restreint de plantes est un mécanisme d'adaptation particulièrement original et intrigant. Original, car l'exclusion est le comportement massivement lié à la tolérance des plantes à la toxicité des métaux. L'association de la tolérance avec l'accumulation est intrigante et apparaît contradictoire à première vue : favoriser l'accumulation d'un métal toxique plutôt que de l'empêcher. Très peu de résultats permettent de comprendre la signification évolutive et écologique de ce phénomène, ainsi que les mécanismes mis en œuvre. La flore hyperaccumulatrice de métaux, particulièrement abondante en Nouvelle-Calédonie, représente une source potentielle remarquable pour identifier des modèles pertinents afin de contribuer à élucider ce phénomène.

1. L'hyperaccumulation des métaux : un phénomène rare et inexpliqué

Le seuil de 0,1-1 % PS d'accumulation dans les parties aériennes selon les métaux ainsi qu'un rapport d'accumulation parties aériennes/racines > 1 , sans symptôme de phytotoxicité, sont les critères usuels retenus de l'hyperaccumulation. Celle-ci a été observée principalement avec le nickel, le zinc, le cuivre, le manganèse, le cobalt, mais aussi avec des métaux comme le cadmium qui n'ont aucun rôle physiologique. Ce comportement concerne environ 450 espèces au niveau mondial, appartenant à 34 familles, soit 0,2 % des angiospermes. Les plantes sur roches ultramafiques hyperaccumulant le nickel sont très largement majoritaires dans cette liste. L'analyse de milliers d'échantillons a permis d'identifier environ 360 espèces de plantes qui accumulent de 100 à 1000 mg/kg de nickel (Reeves & Baker 2000), dont plusieurs dizaines en Nouvelle-Calédonie. L'exemple le plus extrême est la Sapotaceae endémique de Nouvelle-Calédonie *Pycnandra acuminata* qui contient jusqu'à 26 % (p/p) de nickel dans son latex (Jaffré *et al.* 1976). Cependant, moins de 2 % des plantes poussant sur substrats ultramafiques présentent ce comportement.

Les fonctions écologiques hypothétiques généralement avancées pour expliquer l'hyperaccumulation comprennent : la résistance à la sécheresse, la défense contre la compétition avec d'autres espèces, l'absorption par « inadvertance » de métal et la défense contre la prédation par les insectes ou les pathogènes. L'hypothèse de protection contre les herbivores et les pathogènes est généralement la plus populaire. Cependant, les études sont peu nombreuses et aucune de ces hypothèses n'a reçu à ce jour de confirmation (Kristy *et al.* 2005, Kazakou *et al.* 2008).

2. Les mécanismes de l'hyperaccumulation des métaux : une affaire de Brassicaceae

La famille des Brassicaceae est relativement riche en hyperaccumulateurs de nickel et comprend tous les hyperaccumulateurs de zinc et de cadmium. L'essentiel des études physiologiques et moléculaires a été réalisé sur les plantes de cette famille et particulièrement dans les genres *Alyssum*, *Thlaspi* et l'espèce *Arabidopsis halleri*. Les approches transcriptomiques permises par la proximité phylogénétique de ces espèces avec la plante modèle *Arabidopsis thaliana* (Becher *et al.* 2004, Weber *et al.* 2006) ont permis de mettre en évidence l'importance des mécanismes de transport et de détoxification des métaux dans l'hyperaccumulation. Trois processus physiologiques rendent compte de l'hyperaccumulation des métaux : (i) l'augmentation de l'absorption racinaire, (ii) le transfert et le chargement accru du xylème, (iii) la détoxification/compartimentation dans les parties aériennes.

• • •

L'hyperaccumulation du zinc a fait l'objet du plus grand nombre d'études. L'absorption accrue de zinc par les racines de *Thlaspi caerulescens* semble liée à la surexpression de transporteurs de la famille des ZIP (zinc-regulated transporter, iron-regulated transporter proteins). La surexpression du gène *ZNT1* chez *T. caerulescens* permet d'accroître le transport haute affinité du zinc dans les racines de cette plante et désigne ce gène comme un candidat majeur des processus d'absorption chez les hyperaccumulateurs de zinc (Krämer *et al.* 2007). Aucun transporteur candidat pour l'absorption du nickel n'a été identifié à ce jour chez des plantes hyperaccumulatrices de ce métal.

La translocation des métaux de la racine vers les parties aériennes nécessite un chargement accru du xylème et donc une séquestration plus faible dans la racine. Chez *T. caerulescens*, la chélation du nickel par l'histidine dans la racine réduit la séquestration vacuolaire dans cet organe, permettant ainsi une translocation accrue des racines vers les parties aériennes (Richau *et al.* 2009). Par ailleurs, en réponse à un traitement par le nickel de *T. caerulescens*, une accumulation de nicotianamine (NA) a été observée dans la racine permettant la formation de chélats NA-nickel et le transport vers le xylème de ces complexes (Mari *et al.* 2006). Dans cette plante, le transporteur TcYSL3 (yellow-stripe-like) de la famille des OPT (oligopeptides transporters) est exprimé dans le parenchyme du xylème et est capable de transporter des complexes NA-nickel (Gendre *et al.* 2007). Le transporteur FRD3 de la famille MATE est constitutivement surexprimé chez *A. halleri* et *T. caerulescens* et semble jouer un rôle dans la translocation du zinc (Talke *et al.* 2006). Enfin, la surexpression du gène *HMA4* qui code une ATPase de type P1B localisée sur la membrane plasmique des cellules de la stèle chez *A. halleri* est impliquée dans la translocation du zinc vers les parties aériennes (Hanikenne *et al.* 2008).

Au niveau cellulaire, l'accumulation vacuolaire du métal dans les parties aériennes apparaît comme une modalité générale de la détoxification, mais les mécanismes assurant le passage du xylème à la vacuole, et en particulier les ligands permettant ce transport intracellulaire des métaux, sont inconnus. Les acides organiques interviennent dans le transport xylémique et la séquestration vacuolaire des métaux où ils semblent jouer un rôle de contre-ions. Aucune évidence n'a montré l'implication de molécules présentant des groupements thiols, telles que glutathion, phytochélatines, metallothionéines, dans l'hyperaccumulation. L'histidine et la nicotianamine sont deux ligands que leurs caractéristiques physico-chimiques de complexation, en particulier la stabilité des complexes formés au pH neutre du cytosol, désignent comme des candidats particulièrement intéressants, au moins dans le cas de l'accumulation du nickel. Les mécanismes moléculaires qui permettent l'accumulation du métal dans les vacuoles des feuilles demeurent largement inconnus. Des transporteurs de la famille des CDF/MTP (cation diffusion facilitators/metal transporter proteins) pourraient être impliqués. Chez *A. halleri*, le gène *AhMTP1*, et chez *T. caerulescens*, son homologue *ZTP1* semblent impliqués dans la séquestration vacuolaire du zinc et joueraient ainsi un rôle dans l'hyperaccumulation. Des transporteurs CAX (cation exchanger) de la super-famille CaCA (Ca²⁺/cation antiporters) sont surexprimés chez *A. halleri* et *T. caerulescens* et pourraient être impliqués dans l'accumulation vacuolaire par des activités d'antiport cations/H⁺.

Les résultats fragmentaires des mécanismes moléculaires d'absorption, de transport et de détoxification liés à l'hyperaccumulation semblent faire ressortir qu'une surexpression constitutive des ARNm codant des transporteurs et des protéines impliquées dans la synthèse de complexant de métaux est généralement associée à l'hyperaccumulation (Verbruggen *et al.* 2009, Haydon & Cobbett 2007). Cette observation renforce l'intérêt d'utiliser des approches transcriptomiques afin d'identifier des candidats : transporteurs, enzymes de synthèse de bio-ligands, régulateurs.

• • •

Les avancées récentes dans le domaine de la biologie moléculaire, plus particulièrement les approches –omics, révolutionnent les perspectives dans l'étude de l'adaptation des plantes aux contraintes environnementales. Cette approche permet de mettre en œuvre sur potentiellement n'importe quelle plante une analyse transcriptomique dans des conditions variées d'environnement biotique (symbioses, pathogènes) ou abiotique (environnement hydrique, ionique) et de corrélérer ainsi potentiellement les programmes transcriptionnels aux adaptations de ces plantes aux conditions environnementales (Lister *et al.* 2009).

3. Les plantes hyperaccumulatrices de métaux de Nouvelle-Calédonie comme modèle

La plupart des résultats moléculaires des mécanismes de l'hyperaccumulation ont été obtenus chez les Brassicaceae et le zinc (Roosens *et al.* 2008), ce qui restreint considérablement l'analyse eu égard à la diversité des accumulateurs. La diversité floristique et ses caractéristiques adaptatives représentent une ressource majeure pour l'acquisition de connaissances potentiellement originales sur les mécanismes physiologiques qui sous-tendent les processus adaptatifs sous contraintes édaphiques fortes et contrastées. La connaissance approfondie des déterminants de l'adaptation des plantes est une nécessité pour parvenir à analyser au niveau des populations et des communautés de plantes les forces évolutives ayant permis de structurer les écosystèmes métallicoles (Pauwels *et al.* 2008).

De nombreuses études ont mis en évidence des caractéristiques adaptatives physiologiques communes à la flore des roches ultramafiques : faible exigence en éléments majeurs, absorption et accumulation sélective d'éléments minéraux, sclérophylle, résistance aux métaux, associations symbiotiques (cf. chapitres 5). Les plantes endémiques de ces écosystèmes, naturellement en contact depuis des millions d'années avec de fortes teneurs en métaux, en particulier en nickel, ont développé des adaptations spécifiques à long terme pour se protéger de leur effet toxique, laissant les nutriments disponibles conditionner leur vitesse de croissance. L'adaptation de plantes aux contraintes édaphiques extrêmes des sols ultramafiques, la grande diversité et l'endémisme observés, sans doute permis par l'isolement et l'absence de catastrophes climatiques à l'échelle géologique, font de la Nouvelle-Calédonie un modèle unique de diversité et de conditions environnementales avec un potentiel important pour mettre en évidence des mécanismes adaptatifs originaux liés à la toxicité et à l'hyperaccumulation des métaux et tout particulièrement du nickel. En Nouvelle-Calédonie, environ 2 150 espèces de plantes vasculaires se développent sur des substrats ultramafiques, représentant près des deux tiers de la flore totale de l'archipel, dont près de 82 % sont endémiques. En outre, 1 160 espèces appartiennent exclusivement à la flore des substrats ultramafiques. Le couple de Rubiaceae endémiques de Nouvelle-Calédonie *Psychotria douarrei*, hyperaccumulateur de nickel/*Psychotria baillonii*, tolérant et non accumulateur, s'est imposé comme un modèle partagé par de nombreuses équipes de Nouvelle-Calédonie et fait l'objet d'analyses intégrées par différentes approches écologiques, botaniques, physiologiques, biochimiques et moléculaires.

La connaissance des mécanismes moléculaires de l'hyperaccumulation permet d'envisager d'introduire ces déterminants, par sélection génétique ou transgénèse, dans des plantes à forte biomasse. De telles plantes présenteraient ainsi des capacités élevées de phytoextraction et seraient utilisables pour la restauration des sols faiblement contaminés ou l'extraction de métaux à forte valeur ajoutée (Chaney *et al.* 2007).

4. ADAPTATION DES PLANTES DU MAQUIS À LA SÉCHERESSE

Elle se traduit chez différentes espèces par des caractéristiques morphologiques (réduction de la taille, feuillage sclérophylle, systèmes racinaires très développés, présence d'associations symbiotiques mycorhiziennes), qui sont souvent des adaptations aux mauvaises conditions d'alimentation à la fois hydrique et minérale. La classification des types biologiques de Raunkiaer, appliquée aux maquis du massif du Koniambo, a montré une prédominance des nano et des microphanérophytes, avec un maximum d'espèces ayant de 30 cm à 2,50 m de hauteur. Certains de ces nano et microphanérophytes sont les représentants nains d'espèces qui en forêt, dans de meilleures conditions d'humidité et de fertilité des sols, atteignent 10 à 15 m de hauteur (ex. : *Tristaniopsis guillainii*, *T. calobuxus*, *Codia discolor*, *Alphitonia neocaledonica*, *Hibbertia lucens*, *H. pancheri*, *Styphelia pancheri*, *Carpolepis laurifolia*).

La grande majorité des espèces du maquis ont des feuilles scléreuses, à consistance coriace, à aspect vernissé, et une cuticule épaisse. Autant de caractéristiques sclérophylles qui permettent à la plante de limiter ses pertes hydriques (Read *et al.* 2006). La plupart des espèces ont des feuilles de petite taille, classées entre les nanophylles et les microphylles (surface du limbe comprise approximativement entre 25 et 2 000 mm²). Des feuilles de très petite taille ou leptophylles (surface du limbe inférieure à 25 mm²) se rencontrent notamment chez *Myrtastrum rufo-punctatum*, *Logania imbricata* et plusieurs espèces des genres *Alyxia*, *Cyathopsis*, *Gossia*, *Metrosideros*, *Sannantha* (figures 3.137 à 3.140). Les espèces présentant un tomentum plus ou moins dense, qui favorise aussi la limitation des pertes hydriques, s'observent chez de nombreux genres (*Argophyllum*, *Codia*, *Dubouzetia*, *Guioa*, *Hibbertia*, *Neoschmidia*, *Pancheria*, *Beccariella*, *Solmsia*, *Soulamea*...) (figures 3.141 à 3.143).



Figure 3.137 : *Logania imbricata* (Loganiaceae).

© IRD / F. Rigault



Figure 3.138 : *Alyxia sarasinii* (Apocynaceae).

© IRD / J. Munzinger



Figure 3.139 : *Cyathopsis floribonda* (Ericaceae).

© IRD / T. Jaffré



Figure 3.140 : *Sannantha leratii* (Myrtaceae).

© IAC / L. L'Huillier

Figure 3.141 : *Pancheria ferruginea* (Cunoniaceae).

© IRD / Y. Pillon

Figure 3.142 : *Beccariella sebertii* (Sapotaceae).

© IAC / L. L'Huilier

Figure 3.143 : *Soulamea pelletieri* (Simaroubaceae).

© IRD / T. Jaffré

Les examens de profils pédologiques, dans le massif du Boulinda et dans le massif du Sud, ont permis de constater que les espèces des maquis avaient des systèmes racinaires très développés, la longueur des racines étant souvent 4 à 5 fois supérieure à la hauteur de la partie aérienne. En outre, les espèces arborescentes (*Araucaria* spp., *Arillastrum gummiferum*) ont des systèmes racinaires pivotants très développés, leur permettant de puiser l'eau en profondeur.

5. RÔLE DE LA COUVERTURE VÉGÉTALE

La végétation protège le sol contre l'érosion hydrique de surface, en empêchant l'ablation par réduction de l'énergie des agents érosifs (« effet splash » des gouttes d'eau, arrachement de sédiments par les eaux de ruissellement) (figures 3.144 et 3.145). Elle barre le cheminement de l'eau de pluie et freine son ruissellement, favorisant ainsi son infiltration. Elle est donc le facteur principal de la régulation des débits hydriques et du transport des sédiments, source de pollution, vers les rivières. De plus, la végétation améliore les propriétés physiques et chimiques des sols. C'est notamment le cas pour la végétation feuillue, considérée comme une formation « améliorante » pour les sols. La litière jouant le rôle d'éponge permet la rétention d'une certaine quantité d'eau, tandis que les résidus végétaux décomposés en acides humiques et fulviques associés aux argiles fixent les éléments minéraux du sol et créent des agrégats qui augmentent la porosité, la perméabilité et la rétention en eau du sol. La régulation hydrologique jouée par la végétation a pour effet de diminuer la quantité, la concentration et le débit du ruissellement, et d'augmenter le temps d'écoulement des précipitations. Elle permet donc de limiter l'importance des crues et des transports solides lors des fortes pluies.

Grâce à leurs systèmes racinaires, les végétaux améliorent la cohésion du sol et renforcent ses propriétés mécaniques. Cet effet de renforcement des sols par les systèmes racinaires est particulièrement apparent sur les berges des rivières. La végétation, par la biomasse de matière organique produite par la photosynthèse (assimilation chlorophyllienne), constitue des réservoirs de carbone ainsi que d'azote et d'éléments minéraux. La végétation peut aussi jouer un rôle de régulateur thermique, en atténuant l'échauffement du sol au cours de fortes insulations (Rey *et al.* 2004). En outre, elle constitue l'habitat pour une faune variée, qui participe au fonctionnement de la composante végétale de l'écosystème par le transport des semences et la pollinisation des fleurs, et à la régulation des équilibres biologiques des populations animales entre elles ainsi qu'entre les populations animales et végétales. En l'absence de couverture végétale les sols miniers s'érodent fortement (Figure 3.144 et 3.145).



Figure 3.144 : Phénomène d'érosion (Sud).

© IAC / L. L'Huilier



Figure 3.145 : Ravine d'érosion remontante (lavaka).

© IRD / T. Jaffré

6. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

L'évolution de la végétation sur terrains miniers n'a guère fait l'objet de suivi sur de longues périodes. L'examen de la végétation des anciennes mines de nickel montre néanmoins que la recolonisation végétale est très lente et imparfaite (Jaffré *et al.* 1977). Ainsi, certaines mines abandonnées depuis plus de cinquante ans demeurent entièrement nues. Lorsque quelques touffes de Cyperaceae parviennent à s'implanter, au bénéfice de microsites plus abrités, elles sont trop éparées pour permettre l'amélioration des conditions stationnelles et l'amorce de la succession secondaire, qui normalement se traduit par l'implantation naturelle d'espèces supplémentaires.

La succession secondaire a été décrite dans le cas de maquis incendiés, qui se régénèrent principalement par phénomène d'autosuccession, régi par le rejet de souche (lignotubers ou bulbes ligneux) de la majorité des espèces ligneuses (figures 3.146 à 3.148), et par réimplantation progressive d'autres espèces (Araliaceae, Ericaceae, Cyperaceae cespiteuses) à partir de semences contenues dans le sol ou provenant de la végétation voisine (Jaffré *et al.* 1998^b, McCoy *et al.* 1999). Dans les maquis ligno-herbacés, les plus régulièrement soumis à des incendies, les Cyperaceae cespiteuses des genres *Costularia* et *Schoenus* sont largement détruites par le feu, tandis que *Lepidosperma perteres* (Cyperaceae junciforme) se régénère rapidement et prolifère à partir de rhizomes, devenant dominante après l'incendie (figures 3.151 et 3.152). Peu inflammable, elle empêche toute nouvelle destruction par le feu durant le temps nécessaire à la réinstallation des espèces cespiteuses (plus de dix ans), à condition toutefois qu'il n'y ait pas prolifération de la fougère aigle (*Pteridium esculentum*), très inflammable en période sèche (figure 3.149). L'abondance de cette espèce traduit un stade de dégradation extrême du maquis (figure 3.151).

Dans le grand massif du Sud, la prolifération de la fougère aigle sous les plantations de *Pinus caribaea* s'est traduite par une augmentation du nombre des incendies, qui, très rapprochés, finissent par détruire les lignotubers et empêchent la reconstitution du potentiel séminal du sol. Le phénomène d'autosuccession laisse la place à un stade figé, floristiquement appauvri, de la couverture végétale.



Figure 3.146 : Rejets de souche de *Garcinia amplexicaulis* (Clusiaceae).



Figure 3.147 : Rejets de souche de *Tristaniopsis glauca* (Myrtaceae).



Figure 3.148 : Rejets de souche de *Stenocarpus umbelliferus* (Proteaceae).



Figure 3.149 : Maquis dégradé à *Pteridium esculentum* (fougère aigle).

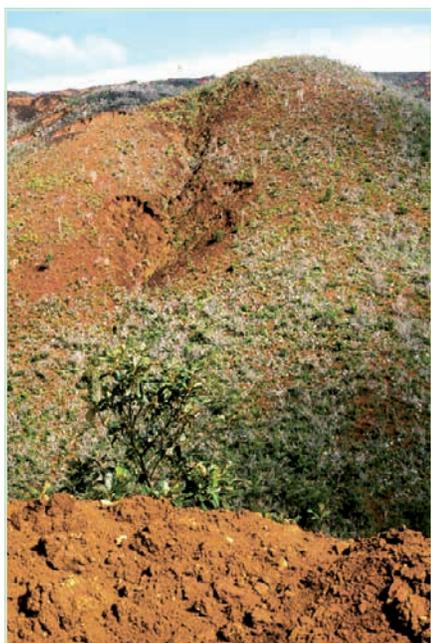
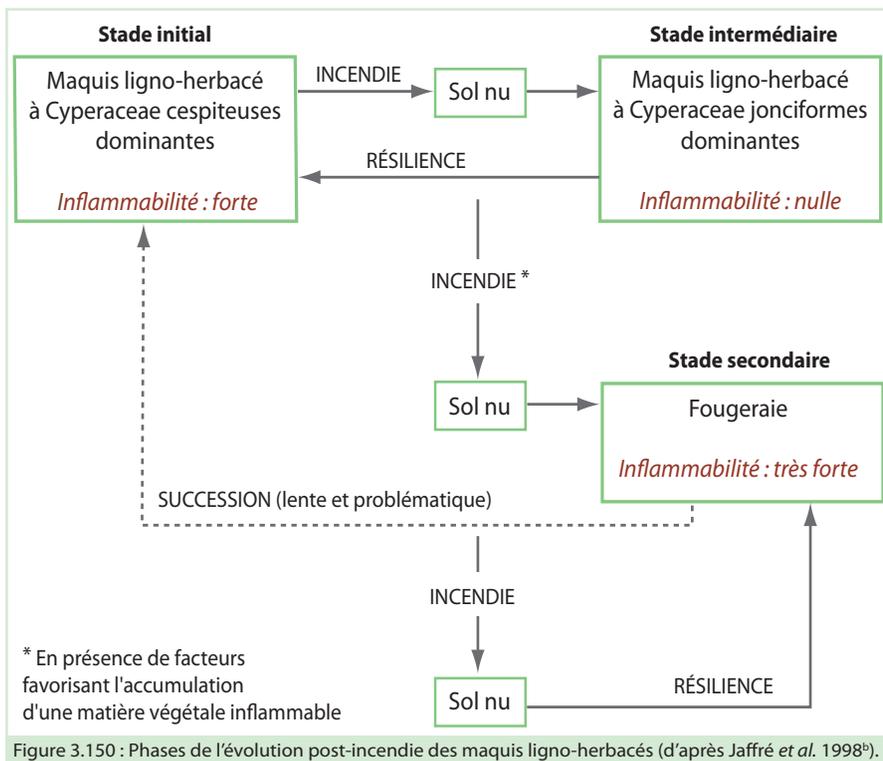


Figure 3.151 : Zone de maquis récemment incendié (Prony).

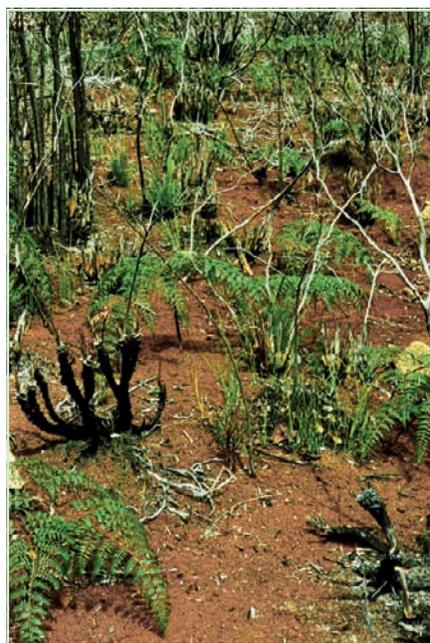


Figure 3.152 : Maquis ligno-herbacé, trois mois après incendie (plaine des Lacs).

Les formations préforestières, dominées, suivant la nature du sol, par différentes espèces du genre *Gymnostoma* de la famille des Casuarinaceae (*G. chamaecyparis* sur sols bruns hypermagnésiens, *G. deplancheanum* sur sols ferrallitiques gravillonnaires ou cuirassés, *G. poissonianum* sur sols ferrallitiques peu évolués d'érosion de basse et de moyenne altitude) (Jaffré *et al.* 1994^a), sont vraisemblablement des stades importants de la succession secondaire sur terrains miniers. Plusieurs autres espèces à comportement moins grégaire sont aussi caractéristiques des formations secondaires préforestières : *Alphitonia neocaledonica*, *Delarbrea* ssp., *Myodocarpus* spp., *Geissois* spp., *Alstonia balansae* et *Pagiantha cerifera*. En milieux plus forestiers, les formations à *Nothofagus* (Read *et al.* 1996, 2008) ainsi que celles à *Cerberiopsis candelabra* (Read *et al.* 2008), les populations de certains palmiers (Pintaud 2006), les fougères arborescentes et des espèces des genres *Codia* (Cunoniaceae), *Macaranga* (Euphorbiaceae) et *Beccariella* (Sapotaceae) (Grignon *et al.* 2009) sont des indicateurs de stades forestiers secondaires, installés à la suite de perturbations causées par des chablis d'origines diverses (chute de vieux arbres, effet de cyclones, exploitation forestière). Des études menées sur le mont Do ont montré qu'en l'absence d'incendies les populations d'*Araucaria* facilitent la succession du maquis vers la forêt en créant de meilleures conditions d'alimentation hydrique et minérale sous leur couvert, jouant ainsi le rôle d'espèce pionnière à longue durée de vie dans le maquis (Enright *et al.* 2001, Rigg *et al.* 1998, Rigg *et al.* 2010) (figure 3.153).



Figure 3.153 : Régénération d'*Araucaria laubenfelsii* en lisière de forêt, sur le mont Do, vingt-cinq ans après incendie.

© IRD / T. Jaffré

7. CONCLUSION

La végétation des terrains miniers de Nouvelle-Calédonie révèle une grande diversité de groupements végétaux, d'espèces végétales et de modes de fonctionnement, ainsi qu'une parfaite adaptation à des conditions de milieux très difficiles pour le développement des plantes. Des études taxonomiques et écologiques associées à des études génétiques seront toutefois encore nécessaires pour affiner les connaissances sur la diversité floristique, l'endémisme et la distribution des espèces, en relation avec la fragmentation des massifs de roches ultramafiques et la diversité des conditions édaphiques. Les études de biologie moléculaire, actuellement en expansion, devraient permettre de comprendre le comportement nutritionnel des espèces des substrats ultramafiques et de définir la base génétique de ces comportements.

Bien que composée d'espèces résistantes à des conditions de milieux fort contraignantes pour le développement des plantes, la flore des terrains miniers n'en demeure pas moins très vulnérable aux effets de l'activité minière, qui détruit les habitats initiaux et crée des conditions de milieux encore plus drastiques pour l'approvisionnement des plantes en nutriments et en eau, ainsi que pour leur reproduction. La revégétalisation des sites miniers dégradés ne peut, en Nouvelle-Calédonie, compte tenu de l'importance de la biodiversité associée aux substrats ultramafiques, s'en tenir à la simple installation d'une couverture végétale protectrice par l'implantation d'un nombre réduit d'espèces robustes sur des sols fortement amendés. Elle doit viser à la reconstitution à terme de la diversité des habitats, abritant une flore et une faune originales et diversifiées, assurant par là même la pérennité des processus biologiques nécessaires à l'évolution des groupements végétaux, ainsi qu'à la survie et à l'évolution des espèces. Les caractéristiques des groupements végétaux initiaux et les propriétés des espèces végétales associées aux substrats ultramafiques sont autant de paramètres à prendre en compte pour l'élaboration de plans de revégétalisation s'inscrivant dans une véritable démarche de restauration écologique.

Cela est d'autant plus justifié que les terrains miniers représentent près du tiers de la superficie du pays, et qu'ils ont, outre leur valeur économique en minerai de nickel – ressource importante mais non renouvelable –, une valeur patrimoniale, ressource potentielle pour l'avenir et durable si elle est convenablement gérée. Ce patrimoine réside dans les sites et les paysages dont la valeur esthétique est indéniable, ainsi que dans l'existence d'une flore unique et d'une biodiversité de renommée internationale.

Les meilleurs moyens de conservation du patrimoine environnemental sur les massifs miniers (esthétique, biologique et régulateur de la ressource en eau) résident dans la protection des formations forestières sur tous les massifs, ainsi que dans la revégétalisation des sites dégradés par des espèces adaptées, afin de favoriser le processus de la succession secondaire vers des formations denses et diversifiées. De plus, l'existence sur les massifs d'une couverture végétale pérenne à prédominance forestière offrira le meilleur rempart aux menaces de pollution des creeks, des plaines en contrebas, vouées à l'agriculture et à l'élevage, et du lagon inscrit au patrimoine mondial de l'Unesco. Elle assurera en outre le stockage d'une quantité non négligeable de CO₂ dans la biomasse végétale.

LES ESPÈCES, LEURS POPULATIONS, LEURS ENVIRONNEMENTS ET LEURS DEVENIRS

– Dynamiques spatiales d'espèces végétales et revégétalisation –

Par Laurent Maggia

Dans ce chapitre, il ne sera pas question de revenir une fois encore sur la grande richesse de la biodiversité néo-calédonienne, mais uniquement de s'attacher aux entités végétales qui la composent, à leur structuration et à leur évolution. L'objectif étant de mieux comprendre le fonctionnement de ces entités et des milieux qui les accueillent, de mieux appréhender les pressions environnementales qu'elles subissent, afin de contribuer à l'élaboration de règles acceptables dans un contexte de gestion durable.

L'espèce

L'usage de certains termes pouvant prêter à confusion, il est nécessaire de cadrer leur définition par rapport au texte qui suit. Ainsi, le vocable « espèce » se rapporte aujourd'hui à des entités biologiques différentes au sein de classifications pas toujours comparables (monde sexué et monde asexué par exemple) et dépendantes des méthodes et outils utilisés pour les définir.

Dans le monde du vivant, la définition la plus communément admise est celle du concept biologique énoncé par Ernst Mayr (1942) : « Une espèce est une population ou un ensemble de populations dont les individus peuvent effectivement ou potentiellement se reproduire entre eux et engendrer une descendance viable et féconde, dans des conditions naturelles. »

Cette définition admet cependant des limites ! En effet, dans l'énoncé présenté ci-dessus, il n'est fait référence qu'à une seule partie du monde du vivant, celle des organismes sexués. De plus, au sein de ce sous-ensemble des organismes sexués, tout est basé sur l'isolement reproductif qui rend impossibles les échanges de pool génétique entre ensembles d'individus. Ce qui, à terme, conduit, d'une part, à l'émergence d'espèces distinctes à partir de groupes isolés les uns des autres et, d'autre part, à la conservation, au sein de chacun des groupes, des caractères qui leur sont propres. Il en découle donc que les individus d'une même espèce partagent un patrimoine génétique commun différenciable de celui d'autres espèces dont ils sont génétiquement isolés du point de vue reproductif.

Différentes causes d'isolement reproductif peuvent être observées, ce sont de véritables barrières biologiques qui témoignent d'évolutions marquées et indépendantes entre deux groupes d'individus se différenciant. Theodosius Dobzhansky les classe en trois types :

- les barrières rendant impossible l'accouplement (barrières pré-copulatoires, ou de pré-pollinisation) ;
- les barrières rendant impossible la fécondation, bien que l'accouplement soit possible (barrières prézygotiques) ;
- et les barrières intervenant après la fécondation (barrières postzygotiques), qui, elles, vont empêcher le zygote hybride de devenir un adulte viable et/ou fécond.

Le dernier type se réfère à des espèces étroitement apparentées, pour lesquelles les barrières sont plus floues, moins définies, en cours d'élaboration. ● ● ●

C'est le cas, notamment, du cheval et de l'âne qui sont deux espèces interfécondes mais dont les descendances hybrides (mulet, bardot) ne le sont pas. Dans le règne végétal, il est difficile d'établir avec certitude la capacité d'un individu à se reproduire avec d'autres types d'individus. Dans de nombreux groupes de végétaux, il existe beaucoup d'espèces qui se croisent librement dans la nature sans que les taxonomistes les regroupent en une seule et même espèce. En Nouvelle-Calédonie, c'est probablement le cas du *Casuarina teres* qui pourrait être le produit hybride de deux autres Casuarinaceae.

Barrières biologiques et facteurs évolutifs

Les facteurs évolutifs liés à la genèse de ces barrières sont très divers. Il y a, par exemple, les facteurs géographiques, lorsque les entités se trouvent trop éloignées les unes des autres pour pouvoir entretenir des flux de gènes. Cela peut être dû à l'émergence de phénomènes physiques terrestres, tels que l'évolution de la géographie (mise en place d'archipels en milieu insulaire, apparition de barrières liée aux cycles orogéniques), ou climatiques (changements climatiques du quaternaire par exemple).

D'autres facteurs peuvent être d'ordre physiologique, comme pour des stades de maturation florale devenus asynchrones du fait d'une distribution spatiale de l'espèce ancestrale disposée le long d'un fort gradient environnemental.

Ou encore, des facteurs relevant de l'écologie des espèces, tels que l'occupation de niches écologiques différentes ou s'étant différenciées au cours du temps, et la capacité de s'adapter pour certains individus à différentes, ou nouvelles, conditions de milieu. Également, la disparition du vecteur de la pollinisation ou la dissémination de graines exceptionnellement trop éloignées de la population d'origine, qui induisent une rupture des flux de gènes entre groupes d'individus éloignés, peuvent illustrer ce dernier type de facteur.

L'espèce peut être ainsi considérée comme l'unité de base du classement du vivant, mais aussi comme la plus grande unité de population au sein de laquelle les flux génétiques sont possibles. C'est bien l'entité de base, constitutive de la biodiversité, dont il est question au début de ce chapitre. Elle ne doit pas être confondue avec l'hybride, niveau supra-spécifique dont il a déjà été question plus haut dans le texte, ni avec l'écotype, niveau infra-spécifique, qui définit une expression différenciée du phénotype pour une même espèce en relation avec des conditions de milieu particulières, des exemples seront donnés plus loin dans le texte.

Le patrimoine génétique, supporté par l'ensemble des individus d'une même espèce à l'échelle de son aire de distribution, caractérise la diversité génétique globale de l'espèce. La distribution de cette diversité génétique, entre et au sein des populations, est consécutive aux traits d'histoire de vie de l'espèce. Elle résulte, comme cité plus haut dans le texte, de multiples facteurs d'origine plus ou moins ancienne, mais aussi de facteurs plus actuels, sur des échelles de temps plus restreintes (quelques générations) et des aires géographiques plus réduites (comme le paysage). Ces facteurs sont étroitement liés à l'activité humaine et peuvent également expliquer une part de la dynamique et de la structure de la diversité génétique d'une espèce. C'est ainsi, notamment, que l'exploitation forestière, l'activité minière ou l'agropastoralisme participent à la fragmentation des forêts et impactent fortement la dynamique de la diversité génétique des peuplements. ● ● ●

Évaluation de la diversité génétique

La caractérisation et le suivi dans le temps des dynamiques de la diversité génétique des peuplements passent par la mesure des flux de gènes qu'ils engendrent, l'analyse de la distribution spatiale de leur diversité et l'analyse du régime de reproduction des espèces dont ils relèvent. L'intégration modélisatrice des réponses apportées par les espèces aux perturbations doit permettre de comprendre leur résilience et d'affiner leurs règles de gestion et de conservation. Pour ce faire et au regard des progrès techniques de la science, l'utilisation combinée des différents outils de description de la diversité (marqueurs moléculaires) devient un impératif incontournable.

Effet combiné de l'insularité et de la taille des populations en Nouvelle-Calédonie

Les milieux insulaires ont été considérés comme de remarquables laboratoires d'étude des questions liées à l'évolution (Emerson 2002). Leur isolement géographique rend difficiles et parfois quasiment impossibles, les échanges de gènes avec l'extérieur, favorisant ainsi fortement les effets de spéciation endémique.

La Nouvelle-Calédonie, connue pour ses richesses biologiques à grande majorité endémiques, affiche une compartimentation très prononcée de ses milieux de par sa géographie (dorsale montagneuse) et sa diversité pédologique (sols ultramafiques variés, sols volcano-sédimentaires...). Ce cloisonnement plus ou moins hermétique ne favorise pas les dynamiques spatiales à grande échelle des espèces végétales locales. Celles-ci se retrouvent le plus souvent confinées dans des espaces réduits limitant d'autant le nombre et la taille de leurs populations. De plus, les activités humaines qui y sont conduites, agropastorales et minières pour l'essentiel, ont un impact néfaste sur la biodiversité. C'est ainsi que les populations en déclin, ou les populations à fortes fluctuations d'effectifs, passent de manière plus ou moins prolongée par de forts goulots d'étranglement.

Ces conditions environnementales soutiennent l'existence :

- 1) d'un effet majeur à l'origine des dynamiques spatiales et temporelles des espèces végétales néo-calédoniennes, l'effet Wahlund (Sten Wahlund 1928) ;
- 2) et d'un effet moindre d'une manière générale mais très important au niveau des espèces en difficulté (déclin ou fortes fluctuations d'effectif), l'effet Allee (Stephens *et al.* 1999).

1) L'effet Wahlund fait référence à la réduction de l'hétérozygotie dans une population du fait de l'existence d'une structure en sous-populations. En effet, si deux ou plusieurs sous-populations présentent des fréquences alléliques¹ qui diffèrent, alors l'hétérozygotie globale s'en trouve réduite, même si les sous-populations elles-mêmes sont à l'équilibre de Hardy-Weinberg². L'existence de sous-populations peut être expliquée par la présence de barrières aux flux de gènes de type géographique, climatique, ou encore par l'activité humaine, lesquelles, à terme, sont susceptibles d'entraîner une dérive génétique au sein de ces sous-populations. ● ● ●

¹ On appelle allèles les différentes versions d'un même gène. Il y a deux allèles, héréditaires de chacun des parents, pour un site donné du génome, appelé locus, chez les organismes diploïdes. Les fréquences alléliques indiquent les proportions que chaque allèle admet pour un locus précis dans une population.

² Proportions liées à une distribution théorique de la diversité génétique pour une population idéale (non soumise à sélection, mutation ou migration, de taille illimitée, acceptant des croisements aléatoires entre les individus de générations non chevauchantes).

Des travaux récents portant sur *Melaleuca quinquenervia* (niaouli), en Nouvelle-Calédonie, (Lhuillier *et al.* 2009^{ab}) démontrent l'existence d'une structuration en sous-populations de l'espèce liée à un effet Wahlund. En effet, les résultats obtenus révèlent une différenciation marquée des populations analysées, peu inféodée au simple facteur d'éloignement par la distance. En revanche, les résultats indiquent la présence d'un excès en homozygotes pour l'ensemble des individus analysés à l'échelle du territoire, alors qu'au sein de chacune des populations l'équilibre de Hardy-Weinberg est mieux respecté. La géographie de la Nouvelle-Calédonie, comme déjà cité plus haut dans le texte, avec une dorsale montagneuse, véritable barrière à la dynamique spatiale de l'espèce, qui traverse le pays dans toute sa longueur, ainsi que la présence de vents dominants, vecteurs de la dispersion des graines, constituent, pour partie au moins, les causes génératrices de cet état de structuration en sous-populations. De même, la pratique régulière de feux de forêts et les défrichements importants (Cherrier 1974), effectués au profit notamment de l'agriculture locale, peuvent être impliqués dans la fragmentation des milieux et donc dans celle des populations de niaoulis.

D'autres travaux effectués notamment sur le santal, *Santalum austrocaledonicum*, mettent en évidence un effet Wahlund sur la structuration actuelle des populations de cette espèce en Nouvelle-Calédonie (Bottin 2005, 2006). L'impact de la fragmentation, anthropique ou naturelle, est un problème majeur pour les écosystèmes forestiers naturels compte tenu des risques d'érosion génétique et de menace de disparition des espèces. L'ouverture des milieux peut avoir un impact différent selon son intensité. Si elle est intense et répétée, on observe un changement de régime de reproduction (écart à la panmixie) et une structuration spatiale plus forte de la diversité génétique pour les espèces à faible dispersion des graines.

Cela a été mis en évidence pour le palissandre, *Dalbergia monticola*, à Madagascar, (Andrianoelina *et al.*, sous presse) et concerne en Nouvelle-Calédonie vraisemblablement de nombreuses populations d'espèces à faibles effectifs.

2) L'effet Allee³, attribué à un écologiste américain du début du XX^e siècle, Warder Clyde Allee, met en avant le fait que chez certaines espèces, en présence de populations à petits effectifs, la survie des individus et leur capacité à se reproduire déclinent notablement. Ce processus, se renouvelant de génération en génération, peut conduire à l'extinction des populations concernées, et par là de l'espèce si cette dernière n'est représentée que par des populations soumises au même phénomène. Ce processus de déclin en cercle vicieux est caractérisé par un seuil en effectifs en dessous duquel l'espèce est en péril.

Sous le vocable « effet Allee », il faut en réalité entendre une somme d'effets qui sont mesurables dans différents domaines de la biologie et de l'écologie. Au niveau international, certains travaux sur des espèces végétales ont révélé l'importance de la taille, ou densité, des populations :

- au niveau des systèmes de reproduction, notamment en ce qui concerne les succès de la pollinisation ou de la fécondation (Hackney & McGraw 2001, Davis *et al.* 2004, Reusch 2003), ou encore de l'augmentation de la disponibilité en partenaires pour la reproduction (Brys *et al.* 2008, Agren *et al.* 1986, Elam *et al.* 2007) ; ● ● ●

³ Hypothèse relative au fait que les individus peuvent tirer des bénéfices d'une augmentation du nombre de conspécifiques (Allee 1931), complétée par celle qui concerne la relation positive qui existe entre la fitness individuelle et la taille ou la densité de la population (Solomon 1958).

- au niveau de la capacité à modifier ou à améliorer de façon collective l'environnement (Marushia & Holt 2008) ;
- de façon indirecte, au niveau génétique, avec l'impact de la démographie sur la dépression de consanguinité, l'hybridation, ou encore avec ce qui est lié au système d'auto-incompatibilité (Wagenius *et al.* 2007).

Différents travaux conduits sur des espèces néo-calédoniennes révèlent l'importance de la taille des populations dans les niveaux de diversité génétique qui les caractérisent, sans avoir réellement testé les hypothèses relatives aux effets Allee. En ce qui concerne des travaux conduits sur l'espèce *S. austrocaledonicum*, indigène de la Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu, l'analyse des diversités intra-population (Bottin 2006) a montré, à l'échelle insulaire de la Nouvelle-Calédonie, une hétérozygotie plus faible et un indice de fixation⁴ plus élevé par rapport aux populations d'espèces de zones continentales. Ils sont en accord avec d'autres études (Frankham 1997, 1998) qui évoquent des causes liées au petit nombre d'individus fondateurs et à la faible taille des populations fonctionnelles. Les très forts écarts aux proportions de Hardy-Weinberg chez certaines populations de *S. austrocaledonicum* (Bottin 2006) pourraient résulter aussi d'une évolution vers l'autofécondation comme déjà évoqué par Barrett (1998).

D'autres travaux relatifs à *Ixora margaretae* (*Captaincookia*), plante endémique des forêts sèches de Nouvelle-Calédonie, mettent en évidence également une menace sur son avenir au regard de la petite taille de ses populations qui entraîne une perte de diversité génétique d'une génération à l'autre (Serret 2007).

D'une manière générale, une baisse d'effectif affecte la survie et l'adaptation des espèces, de manière directe, comme pour les effets Allee liés aux systèmes de reproduction, ou indirecte, via la baisse de variabilité génétique. Ces problèmes se répercutent en retour sur la démographie, créant une rétroaction qui peut avoir des conséquences drastiques pour le destin des petites populations, tel le vortex d'extinction dans lequel peuvent être entraînées les populations en déclin.

L'intérêt de l'approche « génétique des populations » dans les actions de revégétalisation

Parmi les effets négatifs sur l'environnement liés aux activités humaines, et en particulier à celle de l'exploitation minière, la fragmentation des milieux et la perte de diversité génétique et biologique sont les plus connues (Kettle *et al.* 2007, 2008). Pour pallier ces effets, et particulièrement les effets Wahlund et Allee dont il a été question précédemment, il est aujourd'hui préconisé (Tewksbury *et al.* 2002) :

- la mise en préservation, en amont de l'exploitation minière, de sites choisis pour la qualité de la biodiversité qui y est présente (sites nodaux) ;
- ainsi que la mise en place de corridors écologiques les reliant, véritables voies de communication et d'échange entre les sites nodaux.

La production de plants et leur réinsertion se sont également avérées nécessaires pour pouvoir bénéficier d'effectifs conséquents sur le terrain, capables de jouer le rôle de « populations starters ». Il est aussi indispensable de maintenir, voire favoriser, la diversité génétique qui les caractérisera, afin de pouvoir garantir les flux de gènes essentiels à leur survie. ● ● ●

⁴ Indice permettant de mesurer la différenciation des populations à partir du polymorphisme génétique.

La restauration des sites dégradés ou floristiquement appauvris se doit donc également d'être effectuée en respectant au mieux l'état originel des sites concernés en termes de richesse spécifique et de diversité génétique. C'est pourquoi le renforcement en effectifs au sein des populations résiduelles natives doit nécessairement tenir compte de la diversité génétique présente dans la zone d'opération et aux alentours. L'identification génétique de sites semenciers à partir desquels seront prélevées les graines nécessaires aux productions de plants est incontournable, ainsi que la vérification de leur bonne correspondance avec les profils génétiques des zones à reboiser. L'intérêt des travaux scientifiques menant à l'évaluation de la biodiversité d'une unité végétale par une approche estimative de la diversité génétique des espèces qui la composent et des dynamiques qui la gouvernent s'avère essentiel dans ce type d'approche démo-génétique, qui bénéficie d'outils moléculaires de laboratoire bien adaptés.

C'est ainsi que parmi les espèces de milieux miniers néo-calédoniens, certaines espèces pionnières, comme celles du genre *Tristaniopsis*, sont déjà utilisées dans les campagnes de restauration, avec un succès qu'il conviendra d'évaluer sur le long terme. Dans le but d'optimiser leur emploi, il serait souhaitable d'approfondir nos connaissances sur leur dynamique spatiale, et plus particulièrement sur l'effet de l'impact de la fragmentation des milieux sur cette dernière. De même, leur dynamique temporelle devrait être abordée, en mettant en évidence, s'il y a lieu, l'érosion dans le temps de la diversité génétique que les populations naturelles peuvent subir en milieu minier.

D'une manière générale, les travaux évoqués ci-dessus montrent l'importance des approches démo-génétiques, pour une meilleure compréhension des dynamiques des populations, visant à mettre en œuvre les moyens nécessaires pour reconstituer les éléments manquants ou défailants des réseaux écologiques, soit l'ensemble des sites nodaux et corridors qui leur sont associés.

Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie : les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration

Laurent L'HUILLIER

Tanguy JAFFRÉ

Adrien WULFF



Etudes &
Synthèses

Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie :

les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration

Laurent L'HUILLIER
IAC

Tanguy JAFFRÉ
IRD / Amap

Adrien WULFF
IAC / UNC

Avec la collaboration de :

**Michel LEBRUN, Laurent MAGGIA,
Nicolas BARRÉ, Jean CHAZEAU, Hervé JOURDAN,
Hamid AMIR, Marc DUCOUSSO,
Gildas GÂTEBLÉ, Bruno FOGLIANI, Charly ZONGO, Casimir VÉA**

Éditions IAC
BP 73 - 98890 Païta
Nouvelle-Calédonie

© **Institut Agronomique néo-Calédonien**

BP 73, 98890 Païta, Nouvelle-Calédonie

1^{re} édition, 2010

ISBN : 978-2-9523950-8-3

Dépôt légal : 2010

Conception et réalisation : **Tabu** EDITIONS / tabueditions@tabu.nc / Tél. : 24 91 11

Correction : Claudine Bousquet

Photographie de couverture : Laurent L'Huillier

Achevé d'imprimer : Imprimé et relié en Italie, sur papier sans chlore.

Citation de l'ouvrage :

L'Huillier L., Jaffré T. et Wulff A. 2010. *Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie : les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration*. Éditions IAC, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 412 p.

Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit, des pages publiées dans le présent ouvrage, faite sans l'autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie, est illicite et constitue une contrefaçon. Seules sont autorisées, d'une part, les reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective, et, d'autre part, les analyses et courtes citations – qui devront faire référence au présent ouvrage – justifiées par le caractère scientifique ou d'information de l'œuvre dans laquelle elles sont incorporées (loi du 1^{er} juillet 1992 – art. L. 122-4 et L. 122-5 et Code pénal art. 425).

Partenaires institutionnels de l'IAC :



SOMMAIRE

INTRODUCTION 17

CHAPITRE 1

**L'EXPLOITATION DES MINÉRAIS DE NICKEL
EN NOUVELLE-CALÉDONIE** (L'Huillier L. et Jaffré T.) 21

- 1. **IMPORTANCE DE L'EXPLOITATION MINIÈRE ET DE
LA MÉTALLURGIE DU NICKEL EN NOUVELLE-CALÉDONIE.** . . . 22
- 2. **HISTORIQUE DE L'ACTIVITÉ MINIÈRE ET MÉTALLURGIQUE.** . . . 24
- 3. **LES MÉTHODES D'EXPLOITATION DU MINÉRAI DE NICKEL.** . . . 26
- 4. **IMPACTS SUR L'ENVIRONNEMENT.** 28
- 5. **LA RÉGLEMENTATION.** 30
 - 5.1 Code minier 30
 - 5.2 Délibération n° 104 et Fonds Nickel 30
 - 5.3 Code de l'environnement de la province Nord 31
 - 5.4 Code de l'environnement de la province Sud 31

CHAPITRE 2

CONDITIONS DE MILIEU DES TERRAINS MINIERS
(Jaffré T. et L'Huillier L.) 33

- 1. **NATURE ET ORIGINE DU SUBSTRAT GÉOLOGIQUE.** 34
- 2. **GENÈSE ET CARACTÉRISTIQUES DES SOLS
ET DES MINÉRAIS DE NICKEL.** 36
 - 2.1. Les « terres rouges » ou « latérites » 36
 - 2.2. Les sols bruns hypermagnésiens 39
 - 2.3. Les minerais de nickel 40
- 3. **CONDITIONS DE NUTRITION MINÉRALE DES PLANTES.** 40
 - 3.1. Les carences en éléments nutritifs 40
 - 3.2. Teneurs excessives en magnésium 40
 - 3.3. Risques de toxicité en certains métaux 41
- 4. **CONDITIONS D'ALIMENTATION HYDRIQUE DES PLANTES.** . . . 42
 - 4.1 Conditions hydriques liées au climat 42
 - 4.2 Conditions hydriques liées à la nature du sol 44

CHAPITRE 3

LA VÉGÉTATION DES ROCHES ULTRAMAFIQUES OU TERRAINS MINIER (Jaffré T. et L'Huillier L.) 45

| | |
|---|-----------|
| 1. LA FLORE | 46 |
| 1.1. Caractéristiques, richesse et endémicité de la flore des terrains miniers | 47 |
| 1.2. Origine de la flore | 54 |
| 2. LES FORMATIONS VÉGÉTALES | 55 |
| 2.1. Les forêts denses humides | 56 |
| 2.2. Les maquis miniers | 65 |
| 3. ADAPTATION DES PLANTES AUX CONDITIONS DE NUTRITION MINÉRALE. | 81 |
| 3.1. L'adaptation des espèces aux carences du sol en phosphore, en potassium et en azote | 84 |
| 3.2. L'adaptation aux faibles teneurs du sol en calcium. | 85 |
| 3.3. L'adaptation des plantes aux teneurs excessives du sol en magnésium | 85 |
| 3.4. L'adaptation des plantes aux teneurs élevées du sol en éléments potentiellement toxiques Ni, Mn, Cr et Co | 86 |
| 4. ADAPTATION DES PLANTES DU MAQUIS À LA SÈCHERESSE . . | 91 |
| 5. RÔLE DE LA COUVERTURE VÉGÉTALE | 92 |
| 6. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION | 93 |
| 7. CONCLUSION | 97 |

CHAPITRE 4

LA FAUNE DES MILIEUX SUR ROCHES ULTRAMAFIQUES (Barré N., Chazeau J., Jourdan H.) . . . 105

| | |
|---|------------|
| 1. RÔLE DES OISEAUX DANS LA DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION DU MAQUIS | 106 |
| 1.1. Les oiseaux qui fréquentent le maquis. | 106 |
| 1.2. La quête du nectar et la pollinisation | 108 |
| 1.3. La consommation des fruits et la dissémination des semences . . . | 112 |
| 1.4. La capture et le contrôle des insectes phytophages | 114 |
| 1.5. Rôle des oiseaux en maquis minier : conclusion. | 114 |
| 2. L'HERPÉTOFAUNE DES TERRAINS MINIER | 115 |
| 2.1. Isolement et radiation endémique des reptiles | 115 |
| 2.2. Les ressources exploitées par les reptiles des terrains miniers . . . | 116 |
| 2.3. Préservation des milieux et conservation des reptiles. | 117 |

SOMMAIRE

| | |
|--|-------------|
| 3. LES ARTHROPODES DES MASSIFS MINIERS | .118 |
| 3.1. L'intérêt faunistique des milieux sur terrains miniers | 118 |
| 3.2. La guilda des fourmis sur les terrains miniers | 121 |
| 3.3. Caractères des peuplements d'arthropodes des terrains miniers . . . | 125 |
| 3.4. La frontière des milieux sur roches ultramafiques | 126 |
| 3.5. Milieux ultramafiques et invasions biologiques | 127 |
| 4. POUR CONCLURE SUR LA FAUNE DES TERRAINS MINIERS . . . | .128 |

CHAPITRE 5

| | |
|--|-------------|
| LES BACTÉRIES ET LES CHAMPIGNONS DU SOL SUR ROCHES ULTRAMAFIQUES (Amir H. et Ducouso M.) | .129 |
|--|-------------|

| | |
|---|-------------|
| 1. INTRODUCTION | .130 |
| 1.1 Les mycorhizes | 131 |
| 1.2 Les bactéries | 132 |
| 2. LES MYCORHIZES À ARBUSCULES (MA) | .133 |
| 2.1 Rôles des mycorhizes à arbuscules dans le développement des plantes | 134 |
| 2.2 Les mycorhizes à arbuscules dans les écosystèmes miniers de Nouvelle-Calédonie | 134 |
| 3. LES ECTOMYCORHIZES | .135 |
| 3.1 Rôles des ectomycorhizes dans le développement des plantes | 136 |
| 3.2 Les ectomycorhizes des maquis miniers de Nouvelle-Calédonie | 137 |
| 4. ASPECTS TECHNIQUES ET PRATIQUES DE LA MYCORHIZATION CONTRÔLÉE, APPLIQUÉE À LA RESTAURATION ÉCOLOGIQUE DES TERRAINS MINIERS | .138 |
| 5. LES SYMBIOSES FIXATRICES D'AZOTE. | .140 |
| 5.1 Les symbioses à <i>Frankia</i> | 140 |
| 5.2 Les symbioses à <i>Rhizobium</i> | 141 |
| 6. LES BACTÉRIES RHIZOSPHERIQUES STIMULATRICES DE LA CROISSANCE DES PLANTES | .142 |
| 7. INOCULATION CONTRÔLÉE AVEC DES BACTÉRIES SYMBIOTIQUES OU RHIZOSPHERIQUES, APPLIQUÉE À LA RESTAURATION ÉCOLOGIQUE DES TERRAINS MINIERS | .142 |
| 8. PERSPECTIVES | .144 |

CHAPITRE 6

LA RESTAURATION DES SITES MINIERES

(L'Huillier L., Wulff A., Gâteblé G., Fogliani B., Zongo C., Jaffré T.) **147**

| | |
|--|------------|
| 1. INTRODUCTION | 148 |
| 2. HISTORIQUE DE LA REVÉGÉTALISATION | 148 |
| 3. PRINCIPES DE LA RESTAURATION ÉCOLOGIQUE | 150 |
| 4. MÉTHODES APPROPRIÉES POUR LA REVÉGÉTALISATION. | 153 |
| 4.1. Le choix des espèces | 154 |
| 4.2. La multiplication à partir de graines | 162 |
| 4.3. La multiplication asexuée | 196 |
| 4.4. Préparation des substrats à revégétaliser | 206 |
| 4.5. Mise en œuvre et choix des techniques de revégétalisation | 213 |
| 4.6. Suivi, évaluation et indicateurs | 228 |

CHAPITRE 7

ESPÈCES INDIGÈNES UTILISABLES EN REVÉGÉTALISATION

(Wulff A., L'Huillier L., Véa C., Jaffré T.) **231**

| | |
|---|------------|
| 1. INTRODUCTION | 232 |
| 2. FICHES PAR ESPÈCE, CLASSÉES PAR FAMILLE | 233 |
| Araucariaceae | 235 |
| Casuarinaceae | 241 |
| Celastraceae | 245 |
| Cunoniaceae | 249 |
| Cyperaceae | 257 |
| Dilleniaceae | 269 |
| Fabaceae (ou Leguminosae) | 273 |
| Goodeniaceae | 281 |
| Joinvilleaceae | 285 |
| Malpighiaceae | 289 |
| Myodocarpaceae | 293 |
| Myrtaceae | 297 |
| Picrodendraceae | 315 |
| Proteaceae | 321 |
| Rhamnaceae | 329 |
| Sapindaceae | 333 |
| 3. QUELQUES AUTRES FAMILLES, GENRES ET ESPÈCES POTENTIELLEMENT UTILES POUR LA REVÉGÉTALISATION | 337 |

SOMMAIRE

| | |
|--|------------|
| ANNEXES | 345 |
| ANNEXE 1 - RÉGLEMENTATION | 346 |
| ANNEXE 2 - CHARTE DES BONNES PRATIQUES MINIÈRES | 358 |
| ANNEXE 3 - LISTE DES ESSAIS DE REVÉGÉTALISATION SUR SITES MINIERES (PAR LES ORGANISMES DE RECHERCHE) (1971-2010) | 362 |
| ANNEXE 4 - BILAN DES TRAVAUX DE REVÉGÉTALISATION PAR LES COLLECTIVITÉS ET LES MINEURS | 366 |
| ANNEXE 5 - CAHIER DES CHARGES DE PRODUCTION DE PLANTS | 371 |
| ANNEXE 6 - CAHIER DES CLAUSES TECHNIQUES PARTICULIÈRES (CCTP) | 376 |
| ANNEXE 7 - IMPACTS DU CERF SUR LE MAQUIS | 385 |
| ANNEXE 8 - LISTE DES ESPÈCES UTILISABLES EN REVÉGÉTALISATION DES SITES MINIERES | 386 |
| ANNEXE 9 - SCHÉMA RÉCAPITULATIF DES OPÉRATIONS À ENTREPRENDRE POUR UN LOT DE GRAINES D'UNE NOUVELLE ESPÈCE | 390 |
| BIBLIOGRAPHIE | 391 |
| GLOSSAIRE | 404 |
| LISTE DES SIGLES | 409 |
| INDEX | 410 |

SIGLES et ACRONYMES

- ABA** : Acide abscissique.
- AIA** : Acide indole acétique (hormones de bouturage).
- AIB** : Acide indole butyrique (hormones de bouturage).
- Amap** : botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes.
- ANA** : Acide naphthalène acétique (hormones de bouturage).
- APG III** : Angiosperm Phylogeny Group (3^e classification publiée).
- BP** : Before Present (traduit par avant le présent, terme de référence chronologique).
- CEC** : Capacité d'échange cationique.
- Cirad** : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement.
- CNRT** : Centre national de recherche technologique.
- CTFT** : Centre technique forestier tropical (dorénavant intégré dans le Cirad).
- DDEE** : Direction du développement économique et de l'environnement (province Nord).
- DDR** : Direction du développement rural (province Sud).
- Dimenc** : Direction de l'industrie, des mines et de l'énergie de Nouvelle-Calédonie.
- DTPA** : Diéthylène triamine penta acide (chélateur, notamment pour métaux de transition).
- GA3** : Acide gibbérellique de la famille des Gibbérellines (phytohormones).
- Gemini** : Société gestion-exploitation des mines de nickel.
- GPS** : Global Positioning System.
- IAC** : Institut agronomique néo-calédonien.
- IRD** : Institut de recherche pour le développement.
- Isee** : Institut de la statistique et des études économiques.
- ISTA** : International Seed Testing Association.
- IUCN** : Union internationale pour la conservation de la nature.
- KNS** : Koniambo Nickel SAS.
- Live** : Laboratoire insulaire du vivant et de l'environnement.
- méq** : milliéquivalent (1 mmole de K⁺ = 1 méq ; 1 mmole de Ca⁺² = 2 méq).
- MNHN** : Muséum national d'histoire naturelle.
- MTH** : Millions de tonnes humides.
- NMC** : Nickel Mining Company.
- ONG** : Organisation non gouvernementale.
- Orstom** : Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération.
- PIB** : Produit intérieur brut.
- ppm** : partie par million (par ex. mg/kg).
- SLN** : Société Le Nickel.
- SMCB** : Société des mines du cap Bocage.
- SMGM** : Société minière Georges Montagnat.
- SMN** : Société des mines de Nakéty.
- SMP** : Société des mines de Poro.
- SMSP** : Société minière du Sud Pacifique.
- SMT** : Société des mines de Tontouta.
- Step (boues de)** : Station d'épuration.
- Sysmin** : Système pour les minerais (fonds de stabilisation pour les produits miniers des pays liés à l'Union européenne).
- TTC** : Triphényl 2,3,5 tétrazolium chlorure.
- UE** : Union européenne.
- UNC** : Université de la Nouvelle-Calédonie.



Les substrats ultramafiques – ou terrains miniers – à l’origine du minerai de nickel, couvrent près du tiers de la Nouvelle-Calédonie, qui se place parmi les premiers producteurs de ce métal dans le monde. Mais l’exploitation minière à ciel ouvert nécessite d’importants décapages qui génèrent des problèmes d’érosion des sols, de dérèglement des débits hydriques, de pollution des cours d’eau et de perte de biodiversité.

Ces substrats datant de 37 millions d’années portent une flore riche et originale, qui a largement contribué au classement de la Nouvelle-Calédonie comme un des principaux hotspots de biodiversité de la planète. Elle comprend environ 2150 espèces végétales dont 82 % sont endémiques. Ces espèces sont en outre spécialisées, adaptées à des sols très pauvres en plusieurs éléments nutritifs et inversement très riches en magnésium, en nickel et en d’autres métaux. Ces milieux abritent également une faune d’une grande diversité.

Ainsi la Nouvelle-Calédonie est confrontée à un double défi : celui d’exploiter une ressource minière considérable à même d’assurer au pays un développement économique important, et celui de protéger cette biodiversité exceptionnelle au nom des principes fondamentaux édictés mondialement. Dans ce contexte, la conservation des milieux abritant la plus grande part de la biodiversité, ainsi que la restauration des sites dégradés par l’exploitation minière s’imposent comme des nécessités incontournables.

L’ouvrage décrit et illustre tout d’abord la variété des substrats ultramafiques, ainsi que la diversité des écosystèmes et de leurs composantes floristiques, zoologiques et microbiologiques. Le concept de restauration écologique des sites dégradés et les moyens nécessaires pour sa mise en œuvre sont ensuite développés ; puis les modes de collecte, de germination, de conservation des semences et de production de plants d’espèces locales sont décrits, de même que les méthodes de revégétalisation. Enfin près de 100 espèces végétales utiles pour la restauration sont présentées.

Cet ouvrage est destiné à un large public, allant des professionnels du secteur minier (sociétés minières, opérateurs de la revégétalisation, bureaux d’étude...) aux personnels des collectivités impliquées dans la gestion du patrimoine minier et biologique du pays, ainsi qu’aux scientifiques, enseignants, étudiants, et plus largement à toute personne intéressée par les terrains miniers et leur gestion environnementale.



Financement Sysmin 8^e FED
Projet n° 8 PTF NC 08

ISBN : 978-2-9523950-8-3

Tabi
ÉDITIONS



9 782952 395083