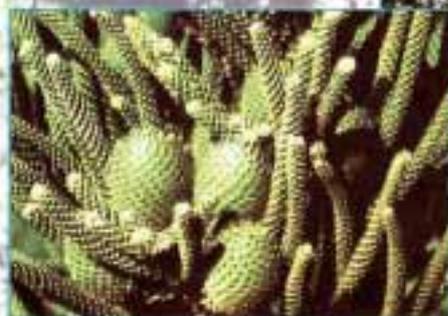
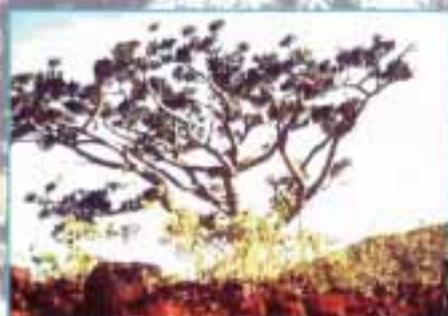


Revue des Araucariaceae de Nouvelle-Calédonie

Joseph MANAUTÉ
Tanguy JAFFRÉ
Jean-Marie VEILLON
Mai-Lan KRANITZ



Revue des Araucariaceae de Nouvelle-Calédonie

Joseph MANAUTÉ ¹

Tanguy JAFFRÉ ²

Jean-Marie VEILLON ³

Mai-Lan KRANITZ ⁴

¹ *Province Sud, direction des ressources naturelles, service des parcs et réserves terrestres,
BP 3718, 98 846 NOUMÉA CEDEX, Nouvelle-Calédonie*

² *Institut de recherche pour le développement, Laboratoire de Botanique
et d'Écologie Végétale Appliquées, BP A5, 98 845, NOUMÉA CEDEX Nouvelle-Calédonie*

³ *BP 492, 98 845 NOUMÉA CEDEX, Nouvelle-Calédonie*

⁴ *Royal Botanic Garden, Edinburgh
20A Inverleith Row, Edinburgh EH3 5LR, SCOTLAND, Great Britain*

Conception, mise en page, fabrication, maquette de couverture

Jean Pierre Mermoud

Scans et calibrations des photos

Noël Galaud

Relecture

Isabelle Perin

Photos : 1^{ère} de couverture

Fond : *Araucaria columnaris*, îlot Porc Épic (© IRD / T. Jaffré)

1 : *Agathis ovata*, Col de Yaté (© IRD / T. Jaffré)

2 : *Araucaria columnaris*, Goro (© IRD / T. Jaffré)

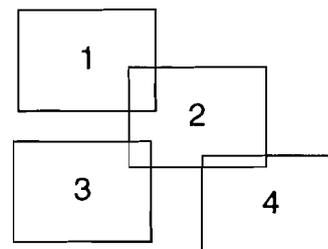
3 : *Araucaria montana* (cônes femelles), Kouaoua (© IRD / T. Jaffré)

4 : *Araucaria montana*, massif du Koniambo (© IRD / T. Jaffré)

4^{ème} de couverture

Fond : *Araucaria columnaris*, îlot Porc Épic (© IRD / T. Jaffré)

Maquis minier dominé par *Araucaria montana* et *Gymnostoma glaucescens*, Menazi, Kouaoua (© IRD / T. Jaffré)



© IRD/Province Sud, Nouméa, juin 2003

1^{er} tirage, avril 2004

SOMMAIRE

Résumé	4
Abstract	5
Introduction	6
Distinction des espèces	6
Distinction des <i>Araucaria</i>	7
Affinités inter-spécifiques chez les <i>Araucaria</i>	8
Distinction des <i>Agathis</i>	12
Affinités inter-spécifiques chez les <i>Agathis</i>	13
La place des Araucariaceae dans la flore de Nouvelle-Calédonie	14
Distribution des espèces de la famille des Araucariaceae en Nouvelle-Calédonie	14
Les Araucariaceae de la forêt dense sempervirente humide d'altitude	14
Les Araucariaceae de la forêt humide sempervirente de basse et moyenne altitudes	14
Sur roches acides	15
Sur roches ultramafiques	15
Les Araucariaceae des forêts littorales sur calcaires	17
Les Araucariaceae communes à la forêt dense humide et au maquis sur roches ultramafiques	17
Statut de conservation des Araucariaceae néo-calédoniennes	19
Discussion / Conclusion	22
Bibliographie	24
Annexes	27

RÉSUMÉ

La Nouvelle-Calédonie abrite 18 espèces de la famille des Araucariaceae, toutes endémiques, représentant 45 % des espèces de cette famille à l'échelon mondial. Elles sont réparties en deux genres, *Agathis* et *Araucaria*, comprenant respectivement 5 et 13 espèces. La révision de la famille des Araucariaceae pour la Nouvelle-Calédonie a fait l'objet d'un chapitre de la Flore des Gymnospermes, qu'il conviendrait de compléter à partir des récoltes et des observations, morphologiques et écologiques, postérieures à l'édition de cet ouvrage.

En raison du nombre élevé d'espèces, de l'importance de plusieurs d'entre elles pour la production de bois d'œuvre, la famille des Araucariaceae représente un élément important de la flore de Nouvelle-Calédonie. Toutefois, bien des interrogations subsistent quant à l'identification de certaines espèces du genre *Araucaria*, en raison notamment du polymorphisme des caractères végétatifs. En outre, s'il est admis que la famille des Araucariaceae s'est diversifiée depuis la mise en place des roches ultramafiques il y a 39 millions d'années, les études de génétique moléculaire n'ont toutefois pas encore permis d'élucider l'origine et la phylogénie des différentes espèces.

Quatre des cinq espèces d'*Agathis* sont essentiellement forestières, seul *A. ovata* se développe également dans des maquis miniers. Deux espèces sont strictement associées aux substrats ultramafiques (*A. lanceolata* et *A. ovata*), deux à des roches acides (*A. corbassonii* et *A. montana*), et une espèce est répartie sur les deux types de substrats (*A. moorei*).

Les espèces du genre *Araucaria* se trouvent en forêt et dans le maquis, le plus souvent sur fortes pentes ou sur des crêtes exposées aux vents dominants. Dix espèces ne se rencontrent pas en dehors des zones de roches ultramafiques. Une espèce (*A. mon-*

tana) se développe à la fois sur roches ultramafiques et sur roches acides et une autre (*A. schmidii*) essentiellement sur roches acides. Une seule espèce (*A. columnaris*) se trouve principalement dans des forêts littorales sur calcaires. Parmi les espèces rencontrées sur roches ultramafiques, trois (*A. subulata*, *A. biramulata* et *A. bernieri*) sont essentiellement forestières, tandis que les sept autres se rencontrent en forêt et dans le maquis. Ces distributions traduisent une nette affinité des *Araucaria* pour les sites exposés et pour les substrats issus de roches ultramafiques qui constituent, bien souvent, des zones refuges où la compétition interspécifique est moins rude, avantageant les espèces spécialisées, adaptées aux fortes contraintes du milieu. Dans le maquis, *Agathis ovata* et les différentes espèces d'*Araucaria* semblent pouvoir se régénérer de manière continue. Toutefois, bien que les individus de grande taille résistent relativement bien aux feux, le processus de régénération est souvent contrarié par des incendies qui détruisent les plantules et les jeunes plants. En forêt, les *Araucaria* et les *Agathis* dominent la voûte, et les recrûs ne se développent qu'à la faveur de trouées provoquées par des chablis, ce qui témoigne des affinités héliophiles des deux genres.

Les cinq espèces du genre *Agathis* et douze espèces du genre *Araucaria* sont inscrites sur la liste des espèces à statut précaire, ou Liste rouge de l'IUCN. La régression continue des populations de plusieurs espèces met en péril leur intégrité génétique. Aussi est-il proposé de modifier et de renforcer le classement de certaines d'entre elles par rapport aux critères IUCN 2000.

Mots clés: Araucariaceae, *Araucaria*, *Agathis*, écologie, phylogénie, Nouvelle-Calédonie

ABSTRACT

New Caledonia has 18 species of the family Araucariaceae, all endemic and representing 45% of the family at the world level. There are 5 species of *Agathis* and 13 species of *Araucaria* in New Caledonia. This manuscript provides complementary information from recent collections, morphological and ecological observations of both families which have been previously described in a chapter of « La flore des Gymnospermes ».

Araucariaceae represent a prominent element in the flora of New Caledonia due to their high diversity. Furthermore several species are important as sources of timber. Questions still remain about the identity of some species of *Araucaria*, owing to variations in vegetative characters. Araucariaceae have diversified following the emplacement of ultramafic massifs 39 million years ago. Molecular genetic studies have not yet been able to fully elucidate the origin and phylogeny of the species.

Four of the five species of *Agathis* are essentially forest trees, with only *A. ovata* found in maquis minier (ultramafic scrub). Two species (*A. lanceolata* and *A. ovata*) are strictly associated with ultramafic substrates, two (*A. corbassonii* and *A. montana*) are found on acidic sedimentary and metamorphic rock substrates, and one species (*A. moorei*) occurs on both types of substrate.

Araucaria species are found in forest and maquis, most often on steep slopes or on windy ridge lines. Ten species are not found outside ultramafic rocks. One species (*A. montana*) is found on both ultramafic and acidic rocks, and one species (*A. schmidii*) is confined to acidic metamorphic and sedimentary rocks. Only one species (*A. columnaris*) is found principally on coastal limestone. Among the species found on ultramafic rocks, three (*A. subulata*, *A. biramulata* and *A. bernieri*) are restricted to forest, while the seven others are found both in forest and

maquis. These distributions indicate a distinct affinity of *Araucaria* for exposed sites and for ultramafic substrates, which very often represent a refuge where interspecific competition is less severe, thus advantaging these specialised species, adapted to extreme environments. In maquis, *Agathis ovata* and several of the *Araucaria* species seem to have the capacity for continuous regeneration. Despite that big individual trees are comparatively resistant to fire, seedling and sapling regeneration is frequently destroyed by fires. *Araucaria* and *Agathis* are emergent trees in forest, and regeneration generally occurs only in gaps, depending on the light requirements of the two genera.

All 5 species of *Agathis* and 12 of the 13 species of *Araucaria* are considered threatened and are on IUCN's Red List. The populations of several species continue to decline, imperilling their genetic integrity. This study proposes to reclassify their status to reflect their critical situation.

Keywords : Araucariaceae, *Araucaria*, *Agathis*, ecology, phylogeny, New Caledonia

INTRODUCTION

Le groupe des conifères rassemble, en Nouvelle-Calédonie, un total de 43 espèces, toutes endémiques, et constitue un élément tout à fait remarquable de la flore, à laquelle il confère une part de son originalité. En effet, « aucune autre région au monde d'une aussi petite superficie, ne possède une flore de conifères aussi riche et aussi originale » (Jaffré, 1995). Cette originalité tient aussi à la présence de conditions édaphiques très particulières; aussi, très souvent, la distribution des espèces de conifères est fortement liée au type de substrat, comme l'illustre le tableau joint en annexe I. Les conifères ne représentent que 1,31 % des espèces de la flore des plantes vasculaires de Nouvelle-Calédonie, dont le total s'élève à 3261 (Jaffré *et al.*, 2001) mais ils constituent plus de 7 % des 598 espèces (Mabberley, 1998) du groupe des conifères de la planète. Au sein de ce groupe, la famille des Araucariaceae possède un total de 40 espèces, dont 18, toutes endémiques, appartiennent à la flore de Nouvelle-Calédonie, soit 45 % du total mondial. Elles se répartissent entre les genres *Agathis* (5 espèces sur 20 à l'échelon mondial) et *Araucaria* (13 espèces sur 19 à l'échelon mondial). Les espèces des deux genres sont présentées dans le tableau 1, synthèse des données systématiques actuelles. Le troisième genre monospécifique de la famille, *Wollemia*, absent de Nouvelle-Calédonie, se trouve uniquement en Australie. La Nouvelle-Calédonie apparaît donc comme un centre de diversité et d'endémisme pour la famille des Araucariaceae.

Plusieurs espèces de cette famille ont une importance économique, comme source de bois d'œuvre (Nasi, 1982; Sarlin, 1954) et écologique, en raison de la fréquence des différentes espèces qui se développent dans des groupements végétaux et sur des substrats variés, allant de groupements pionniers à des forêts denses humides. Il convient aussi de souligner le caractère esthétique des peuplements d'*Araucaria* qui confèrent un cachet très original et surprenant à certains paysages

néo-calédoniens. En outre, *Araucaria columnaris* largement planté à proximité des villages et des habitations, possède une valeur culturelle et symbolique dans la tradition Kanak (Watt, *in* Farjon *et al.*, 1999).

Comparativement à ces particularités (richesse, originalité, intérêt économique, patrimonial et culturel), peu de travaux ont été, à ce jour, consacrés aux Araucariaceae de Nouvelle-Calédonie.

Le présent travail a pour but de présenter les connaissances actuelles sur les Araucariaceae de Nouvelle-Calédonie et de préciser les zones d'ombres ou d'incertitudes, qui nécessiteront des recherches complémentaires. En outre, il doit permettre de mieux comprendre la diversité des espèces, les affinités entre elles, la place et le rôle de chacune dans la flore néo-calédonienne et enfin de préciser leurs statuts au plan de la conservation.

DISTINCTION DES ESPÈCES

En Nouvelle-Calédonie, les Araucariaceae sont toutes arborescentes. Les *Agathis* font partie des arbres les plus volumineux des forêts (*Agathis lanceolata* est le plus imposant du genre, avec un tronc pouvant faire plus de 2,5 m de diamètre pour une hauteur de l'ordre de 40 m). *A. corbassonii* et *A. moorei* atteignent une hauteur moyenne de 25 m, voire 30-40 m dans les stations les plus favorables, tandis que *A. montana* n'excède pas 20 m. *A. ovata*, est le moins élancé du genre avec une hauteur moyenne de 10 à 20 m, mais peut cependant dépasser 25 m dans les forêts les mieux abritées.

Les espèces du genre *Araucaria* sont caractérisées par des diamètres moins importants, mais plusieurs espèces (*Araucaria bernieri*, *A. laubenfelsii*, *A. subulata*, *A. columnaris*) atteignent couramment des hauteurs de 50 m (*A. columnaris* enregistre le record avec plus de 60 m de haut, chez certains individus aux îles Loyauté et à l'île des

Pins). *A. humboldtensis* et *A. scopulorum* sont, à la différence des autres Araucariaceae, des arbres de petites tailles, n'excédant pas 15 m.

La distinction des espèces se fonde sur les descriptions données dans la Flore des Gymnospermes pour la Nouvelle-Calédonie (de Laubenfels, 1972), à partir d'un matériel végétal moins abondant que celui dont il est possible de disposer actuellement et qui montre une variabilité morphologique, dépendant des localités de récolte et des conditions stationnelles, plus grande que celle initialement

moléculaire, dont les premiers résultats permettent de révéler des affinités entre espèces, qui demeuraient floues, au regard des seules analyses morphologiques.

Distinction des *Araucaria*

Tous les *Araucaria* néo-calédoniens montrent une germination épigée et des plantules munies de quatre cotylédons ainsi que de feuilles en forme d'écailles fréquemment étroites durant leur stade juvénile. Ils sont classés dans la section *Eutacta*. Par ailleurs, les graines des espèces de cette section, ainsi

Tableau 1. Noms des différentes espèces néo-calédoniennes des genres *Agathis* et *Araucaria*.

Genre <i>Araucaria</i>	Genre <i>Agathis</i>
<i>Araucaria bernieri</i> Bucholz	<i>Agathis corbassonii</i> de Laubenfels
<i>Araucaria biramulata</i> Bucholz	<i>Agathis lanceolata</i> (Lindley ex Sebert & Pancher) Warburg
<i>Araucaria columnaris</i> (Forster) Hooker	<i>Agathis montana</i> de Laubenfels
<i>Araucaria humboldtensis</i> Bucholz	<i>Agathis moorei</i> (Lindley) Masters
<i>Araucaria laubenfelsii</i> Corbasson	<i>Agathis ovata</i> (Moore ex Vieillard) Warburg
<i>Araucaria luxurians</i> (Brongniart & Gris) de Laubenfels	
<i>Araucaria montana</i> Brongniart & Gris	
<i>Araucaria muelleri</i> (Carrière) Brongniart & Gris	
<i>Araucaria nemorosa</i> de Laubenfels	
<i>Araucaria rulei</i> Mueller	
<i>Araucaria schmidii</i> de Laubenfels	
<i>Araucaria scopulorum</i> de Laubenfels	
<i>Araucaria subulata</i> Vieillard	

prise en compte. Pour le genre *Araucaria*, la distinction des différentes espèces peut s'appuyer également sur les caractères architecturaux (Veillon, 1980), mais l'utilisation des critères retenus se heurte aussi à des variations stationnelles, notamment dans le cas des individus matures qui peuvent produire des réitérations à la suite de traumatismes.

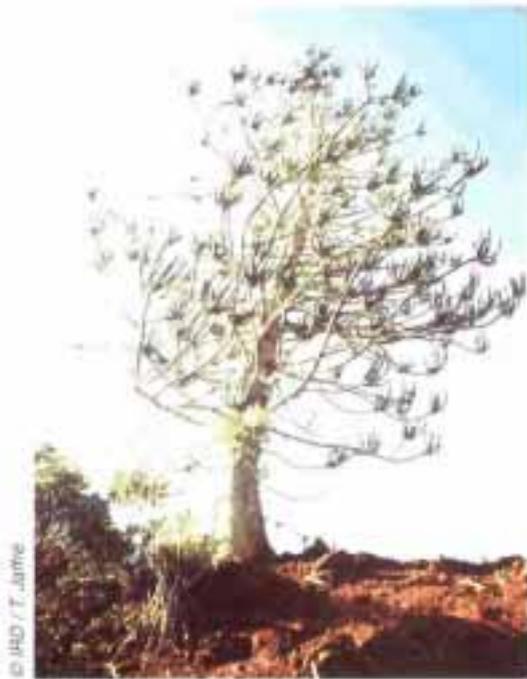
Aussi, avons nous tenté de regrouper et d'analyser ensemble, les caractères architecturaux (Veillon, 1980), ainsi que les caractères morphologiques des rameaux et des organes foliaires (de Laubenfels, 1972).

Par ailleurs, il sera tenu compte des derniers travaux en matière de phylogénie, basés sur l'utilisation des outils de la biologie

que celles d'*A. cunninghamii* de la section *Intermedia*, possèdent deux ailes plus ou moins développées. La présence de ces ailes est un caractère primitif, qui tend à disparaître au cours de l'évolution.

Une première distinction des espèces est proposée selon une méthode pratique de reconnaissance des *Araucaria* ; elle est basée sur des caractéristiques morphologiques rapprochées des modèles architecturaux¹ (Hallé *et al.*,

¹ **Architecture d'une plante**: conception globale de la structure macroscopique de la plante, intégrant les variations de cette structure lors de la réalisation progressive du programme génétique de développement. L'étude architecturale d'un végétal donne la primauté aux axes végétatifs, aériens et souterrains, à leur mode de croissance, à leur agencement spatial et à leur éventuel polymorphisme. Feuilles et structures sexuelles n'ont, dans cette conception, qu'une importance restreinte, liée à leur position topographique et non à leur structure propre.



© IRD / T. Jahné

Araucaria rulei (Kouaoua).



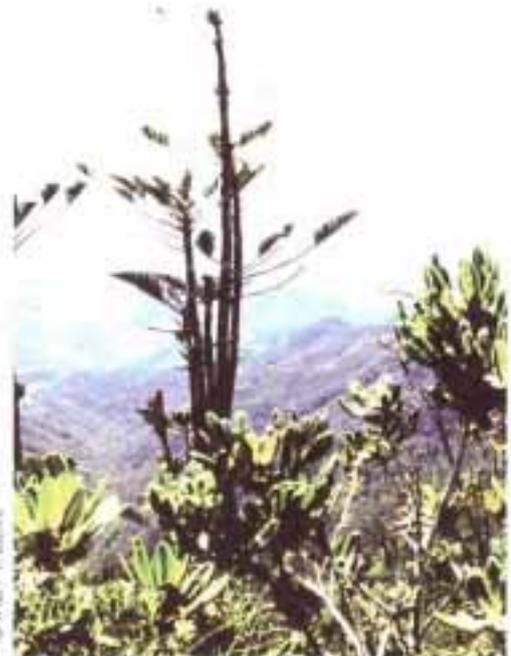
© IRD / T. Jahné

Araucaria rulei (Bouakaine, Canala).



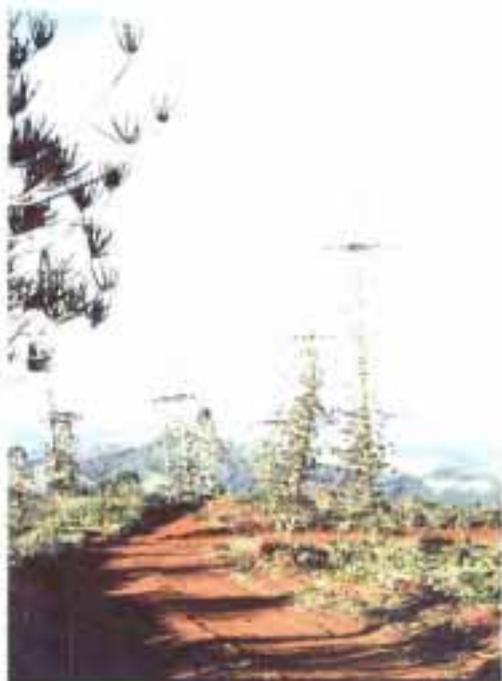
© IRD / T. Jahné

Araucaria nemorosa (Port Boisé).



© IRD / T. Jahné

Araucaria humboldtensis
(Mont Humboldt).



© IRD / T. Jahné

Araucaria montana (Koniambo).



© IRD / T. Jahné

Araucaria montana (Nekandi, Kouaoua) et *Metrosideros nitida* (Myrtaceae).

1970) pour les stades juvéniles et adultes et permet de regrouper les 13 espèces selon deux types de modèles de croissance en analysant la variation de comportement de croissance des branches adultes (Veillon, 1980).

- Modèle de Massart ou type colonnaire :

branches présentant une croissance horizontale et des caractéristiques classiques des axes plagiotropes. *A. humboldtensis* reproduit en permanence ce modèle dans son intégralité, alors que *A. bernieri*, *A. columnaris*, *A. luxurians*, *A. nemorosa*, *A. schmidii*, *A. scopulorum*, *A. subulata*, bien que présentant ce modèle au début de leur existence, manifestent des modifications architecturales par la suite ;

Enfin, trois groupes peuvent être distingués sur la base d'une analyse des caractères architecturaux et morphologiques, tels que le type d'insertion des branches, d'implantation des ramilles et de forme des cimes (Tableau 2).

Une analyse plus détaillée des caractères architecturaux et morphologiques, prenant en considération le type de branchaison, la forme de l'inter-étage et la forme des cimes *e.g.*, permet de scinder les trois groupes principaux en groupes secondaires, voire d'isoler certaines espèces. Le terme « conifer » utilisé ci-après signifie « se reporter à ».

Tableau 2. Différences architecturales des trois principaux groupes d'*Araucaria*.

Groupe	Hauteur	Branches sur les pseudo verticilles	Implantation des ramilles	Cime
I	30 à 60 m	5 à 7, plagiotropes dans la zone apicale du tronc Plus de 7, plagiotropes dans des zones âgées avec répétitions partielles	Disposition hélicoïdale à l'extrémité des branches âgées (extrémité ébouriffée)	Forme variable
II	20 à 30 m	4 à 5, orthotropes	Disposition hélicoïdale à l'extrémité des branches adultes	Forme variable
III	10 à 60 m	5 à 7, plagiotropes dans la zone apicale du tronc Plus de 7, plagiotropes dans des zones âgées avec répétitions partielles	Disposition sur 2 plans formant un dièdre sur les branches jeunes et adultes	Toujours tabulaires sur des individus âgés

- Modèle de Rauh ou type candélabre :

branches présentant une croissance verticale ou une tendance verticale, parfois masquée par un affaissement. On observe ainsi des axes orthotropes dont les extrémités, en croissance, conservent l'orientation verticale. *A. muelleri* et *A. rulei* reproduisent ce modèle dans son intégralité durant toute leur existence. *A. biramulata*, *A. laubenfelsii* et *A. montana* sont conformes à ce modèle au début de leur développement, puis présentent des modifications architecturales. Par ailleurs, seul *A. biramulata* produit, très tôt et naturellement, des ramilles portant des ramifications de faible développement. Ce caractère ayant été observé chez d'autres espèces, il semblerait qu'il ne soit pas propre à *A. biramulata*.

Ainsi, *A. nemorosa*, *A. luxurians* et *A. columnaris* font partie du groupe I, mais la paire *A. luxurians/A. columnaris* constitue un sous-groupe (Tableau 3). Dans le groupe II, on retrouve quatre espèces appariées, *A. muelleri/A. rulei*, faisant partie d'un premier sous-groupe et *A. laubenfelsii/A. montana*, faisant partie d'un second sous-groupe, comprenant aussi *A. biramulata* (Tableau 4). Dans le groupe III, *A. schmidii* se dissocie des paires, *A. bernieri/A. subulata* et *A. humboldtensis/A. scopulorum* faisant chacune partie d'un sous-groupe (Tableau 5).

**Affinités inter-spécifiques
chez les *Araucaria***

La prise en compte des caractéristiques morphologiques (de Laubenfels, 1972), architecturales (Veillon, 1980) et écologiques

Tableau 3. Les espèces appartenant au groupe I.

	Nombre de branches	Taille des branches	Inter-étages	Cime des arbres âgés	Confer
1	5 à plus de 7	1 à 2 m		Toujours tabulaire	2 et 2*
1*	5 à plus de 7	2 à 3 m	Irréguliers	Toujours arrondie	<i>A. nemorosa</i>

Sous-groupe	Taille de l'arbre	Taille des branches	Inter-étages	Confer
2	Jusque 60 m	1 à 2 m	Irréguliers, le port est colonnaire	<i>A. columnaris</i>
2*	Jusque 30 m	2 à 3 m	Réguliers	<i>A. luxurians</i>

Tableau 4. Les espèces appartenant au groupe II.

Sous-groupe	Nombre de branches	Taille des branches	Nombre de génération de branches	Cime des arbres âgés	Confer
1	Toujours 4	Jusqu'à 4 m	Une seule	Toujours arrondie	2 et 2*
1*	4 à 5	Jusqu'à 2,5 m	Plusieurs réitérations partielles disposées en pseudo-verticilles sur les branches âgées	Toujours tabulaire	3 et 3*

Sous-groupe 1.

	Réitérations	Taille des ramilles	Imbrication des feuilles écailles	Cônes mâles	Port	Confer
2	Aucune réitération partielle sur les branches	50 cm	Très lâche sur l'axe	Jusque 25 cm	Candélabre	<i>A. muelleri</i>
2*	Quelques réitérations partielles sur les branches	30 à 40 cm	Très resserrée sur l'axe	15 cm max.	Conique régulier, tronc blanchâtre	<i>A. rulei</i>

Sous-groupe 1*.

	Branches par pseudo verticille	Implantation des branches sur le bourrelet d'insertion	Ramilles	Confer
3	4	Partie supérieure		4 et 4*
3*	5	Sur toute la périphérie, bourrelet bien développé	Normalement ramifiées	<i>A. biramulata</i>

Report 4 et 4*.

	Feuilles écailles	Imbrication après la chute du cône	Prolongement de la ramille mâle des feuilles écailles	Confer
4	A sommet aigu	Ouverte sur l'axe	Par un article-relais	<i>A. laubenfelsii</i>
4*	A sommet arrondi	Serrée sur l'axe	Par deux articles-relais	<i>A. montana</i>

Tableau 5. Les espèces appartenant au groupe III.

	Taille des arbres	Type de port	Réitérations partielles isolées sur les branches	Confer
1	Jusque 60 m	Colonnaire	Nombreuses	2 et 2*
1*	10 à 20 m		Peu nombreuses à rares	4 et 4*

Sous-groupe 1.

	Taille des arbres	Cône femelle	Ramilles	Feuilles écailles	Confer
2	Jusque 60 m	12 x 9 cm			3 et 3*
2*	Jusque 30 m	Quasi sphérique	Courtes, 20 cm	Subulées (4-6 x 2 mm), imbrication dense	<i>A. schmidii</i>

Report 3 et 3*.

	Tailles des ramilles	Feuilles en écailles adultes	Imbrication sur les axes	Cônes femelles	Confer
3	Courtes (20 à 30 cm)	Petites, triangulaires et carénées (2-3,5 x 1,5-2 mm)	Serrée	Jeunes, de couleur glauque	<i>A. bernieri</i>
3*	Longues (30 à 50 cm)	Subulées (4-6 x 2-2,5mm)	Ouverte		<i>A. subulata</i>

Report 4 et 4*.

	Nombre de génération de branches	Réitérations partielles	Port	Confer
4	Une seule, groupée dans le tiers supérieur du tronc	Aucune	Élagage précoce des branches adultes	<i>A. humboldtensis</i>
4*	Au moins deux	Quelques unes	Colonnaire	<i>A. scopulorum</i>

(Jaffré, 1995 ; Nasi, 1982) permet la comparaison de chaque espèce avec chacune des 12 autres et l'attribution, pour chacune des trois caractéristiques retenues, d'un indice de similarité ou d'affinité entre espèces. Ces indices compris entre 1, pour la plus forte affinité et 4 pour la plus faible, sont rassemblés dans le tableau 6.

Des caractéristiques morphologiques assez comparables s'observent chez *A. luxurians*, *A. biramulata* et *A. laubenfelsii*, ainsi que chez *A. muelleri*, *A. laubenfelsii* et *A. luxurians*. Les affinités architecturales les plus fortes sont enregistrées entre *A. bernieri*, *A. humboldtensis* et *A. schmidii*, entre *A. montana*, *A. biramulata* et *A. laubenfelsii* entre *A. luxurians* et *A. columnaris*, ainsi qu'entre *A. subulata* et *A. schmidii*, tandis que les affinités écologiques les plus proches se trouvent entre *A. humboldtensis*, *A. laubenfelsii* et *A. muelleri*.

Il ressort qu'*Araucaria montana* et *A. laubenfelsii* ont de très fortes affinités structurales et écologiques et des différences morphologiques peu tranchées. La séparation

morphologique de ces espèces est en effet basée, d'une part, sur l'incurvation plus prononcée et une taille légèrement plus petite des écailles chez *A. montana* que chez *A. laubenfelsii*, et d'autre part, sur les caractères de l'apex de ces écailles, sensiblement arrondi chez *A. montana* et plutôt pointu chez *A. laubenfelsii*. Toutefois ces caractères n'apparaissent pas nettement et de manière constante en raison du polymorphisme foliaire, fréquent chez la plupart des espèces du genre *Araucaria*.

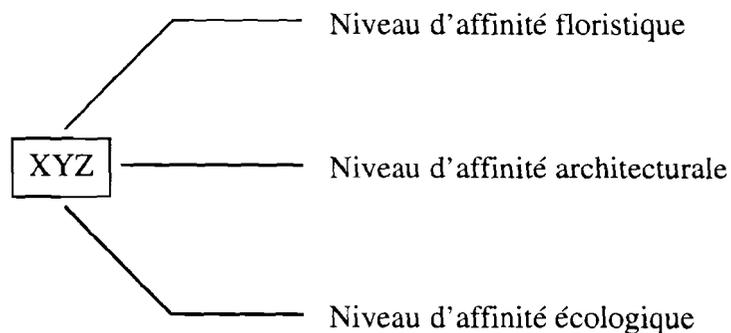
Les tableaux 2 à 5 ne rendent pas compte des difficultés parfois rencontrées sur le terrain pour différencier certaines espèces. C'est le cas notamment au sommet du massif du Kopéto où, à proximité de populations homogènes d'*A. montana* et d'*A. rulei*, se trouvent des individus possédant des caractères morphologiques intermédiaires entre les deux espèces. La possibilité de croisements entre elles n'est pas à exclure. Des formes intermédiaires entre *A. columnaris* et *A. nemorosa* ont été également observées dans la baie de Port Boisé ou des populations des deux espèces se côtoient.

Tableau 6. Les niveaux d'affinités entre les espèces d'*Araucaria* de Nouvelle-Calédonie.

	<i>A. bernieri</i>	<i>A. biramulata</i>	<i>A. columnaris</i>	<i>A. humboldtensis</i>	<i>A. laubenfelsii</i>	<i>A. luxurians</i>	<i>A. montana</i>	<i>A. muelleri</i>	<i>A. nemorosa</i>	<i>A. rulei</i>	<i>A. schmidii</i>	<i>A. scopulorum</i>
<i>A. biramulata</i>	443											
<i>A. columnaris</i>	424	444										
<i>A. humboldtensis</i>	413	443	434									
<i>A. laubenfelsii</i>	443	223	444	431								
<i>A. luxurians</i>	424	144	414	434	144							
<i>A. montana</i>	443	313	444	432	211	244						
<i>A. muelleri</i>	443	233	444	431	132	144	233					
<i>A. nemorosa</i>	424	444	424	434	344	324	444	344				
<i>A. rulei</i>	444	334	444	434	234	344	334	424	444			
<i>A. schmidii</i>	414	444	424	434	444	424	444	444	424	444		
<i>A. scopulorum</i>	423	443	424	433	443	424	443	443	424	444	424	
<i>A. subulata</i>	412	443	424	433	443	424	443	443	424	444	414	423

D'après Mai-Lan KRANITZ, 2001

Niveaux d'affinités morphologiques :



Niveau d'affinité 1 : très fort 2 : fort 3 : faible 4 : très faible

© IRD / T. Jaffré



Araucaria laubentfelsii, cônes mâles (Mont Do).

© IRD / T. Jaffré



Araucaria muelleri (plateau de Goro).

© IRD / T. Jaffré



Araucaria bernieri (Mont Dzumac).

© IRD / T. Jaffré



Araucaria scopulorum (Cap Bocage, Houailou).

© IRD / T. Jaffré



Araucaria laubentfelsii, recrû en lisière de forêt (Mont Do).

© J. Monauit



Araucaria schmidii et *Agathis montana* (Mont Panié).

La phylogénie des Araucariaceae n'est pas encore clairement élucidée. Pour le genre *Araucaria* l'étude menée sur le gène chloroplastique *RbcL* (Setoguchi *et al.*, 1998) a mis en évidence la monophylie des espèces d'*Araucaria* néo-calédoniennes. Cependant, le gène étudié n'évolue pas suffisamment rapidement ici pour être informatif sur l'évolution du clade après sa divergence d'avec *A. heterophylla* (Ile de Norfolk), qui est l'espèce la plus proche des *Araucaria* du pays.

Malgré tout, il est intéressant de noter la forte ressemblance entre *A. heterophylla* et *A. columnaris*. Cependant, l'île de Norfolk étant géologiquement très récente (-3 millions d'années), l'hypothèse d'une origine « île de Norfolk » pour les *Araucaria* néo-calédoniens est à exclure. L'espèce la plus proche après *A. heterophylla* est *A. cunninghamii* qui présente une variété en Australie et une en Papouasie Nouvelle-Guinée (*A. cunninghamii* var *papuana*). L'analyse du gène *RbcL* semble donc faire prévaloir une origine australienne pour l'ancêtre des *Araucaria* du pays. Cette hypothèse est confortée par le fait que la Nouvelle-Calédonie faisait autrefois partie de la frange est de l'Australie (-80 millions d'années). Cependant, la présence initiale néo-calédonienne du genre *Araucaria* n'est pas établie (vicariance). Aussi, l'hypothèse de sa présence issue d'une dispersion après la séparation de la Nouvelle-Calédonie du Gondwana persiste. Par ailleurs, aucun fossile néo-calédonien d'*Araucaria* ne permet de dater l'arrivée du genre sur le territoire.

Des études menées par un des auteurs (M.L.K.), sur la portion de génome chloroplastique *TrnS-FM*, ne permettent pas pour l'instant de résoudre totalement la relation entre les espèces néo-calédoniennes, même si un premier regroupement comprenant *A. columnaris*, *A. nemorosa* et *A. luxurians* (trois espèces ayant la particularité d'être essentiellement présentes à faible altitude, souvent à proximité du littoral) a pu être mis en évidence. Il convient en effet de considérer ce résultat avec circonspection car l'ADN chloroplastique est généralement d'origine uniquement paternelle chez les conifères, donc transmise par le pollen (Ennos *et al.*, 1999). Le pollen d'*Araucaria* étant transporté par le vent, la possibilité d'hybridation n'est pas à exclure. Aussi est-il possible que les premiers résultats obtenus traduisent un rapprochement géographique plutôt que des affinités génétiques entre les espèces citées. D'autres études approfondies sont en cours et devraient valider ou infirmer les premiers résultats.

Distinction des *Agathis*

Depuis l'édition de la Flore (de Laubenfels, 1972), aucune autre étude morphologique n'a été réalisée sur les espèces néo-calédoniennes du genre *Agathis*. La clé de détermination des espèces est essentiellement basée sur des différences de diamètre et de longueur des cônes à pollen, ainsi que sur des différences observées au niveau du feuillage. Ainsi, deux groupes ont été distingués (Tableau 7).

Tableau 7. Différences morphologiques des deux principaux groupes d'*Agathis*.

Groupe	Diamètre cône mâle	Ecorce	Écaille à graine	Feuilles	Confer
I	8-10 mm	S'exfoliant ou en écailles	Sans protubérance	Etroites ou plus ou moins effilées au sommet	2 et 2*
II	10-15 mm	Blocs rectangulaires grossiers	Avec une lèvre saillante	Émoussées au sommet	<i>A. ovata</i>

Report 2 et 2*.

	Feuilles du feuillage adulte	Largeur des feuilles	Face inférieure des feuilles	Confer
2	Ovales lancéolées	8-20 mm	Non glauque	3 et 3*
2*	Linéaires	6-11 mm	Glauque	<i>A. corbassonii</i>

© IRD / J.-M. Veillon



Agathis montana et *Araucaria schmidii* (Mont Panié).

© IRD / T. Jaffré



Agathis ovata (col de Yaté).

© J. Manauwé



Agathis corbassonii (Mont Panié).

© IRD / T. Jaffré



Agathis ovata (Mont Dzumac).

© IRD / T. Jaffré



Agathis lanceolata (Parc provincial de la Rivière Bleue).

Report 3 et 3*.

	Longueur des cônes à pollen	Largeur des microsporophylles	Confer
3	4-5 mm	Environ 2 mm	<i>A. montana</i>
3*	Inférieur à 3 cm	Environ 1 mm	4 et 4*

Report 4 et 4*.

	Feuilles du feuillage adulte	Pédoncule du cône à pollen	Paires de bractées stériles	Microsporophylles	Écaille à graine	Confer
4	6-7 x 1,2 cm	Long et fin	8	Plates	Grande et en forme de coin	<i>A. moorei</i>
4*	7-8 x 1,6-2 cm	Court et épais	4	Bossues	Petite et fortement festonnée	<i>A. lanceolata</i>

Toutefois, cette clé montre ses limites en utilisation sur le terrain, notamment lorsque l'on considère la variabilité de couleur du feuillage et de la longueur des feuilles, par exemple dans le cas où les espèces sont plantées hors de leurs stations d'origine. Par ailleurs, la production des cônes à pollen et à graines n'est pas forcément annuelle.

Affinités inter-spécifiques chez les *Agathis*

Seules les comparaisons effectuées par de Laubenfels (1972) à partir d'observations d'herbiers, permettent de relever un certain nombre de liens de parenté entre les différentes espèces d'*Agathis*.

Agathis montana serait étroitement apparenté à *A. obtusa* (Vanuatu) et ressemble à *A. dammara* (îles des Moluques) et à *A. flavescens* (Malaisie et Bornéo).

Agathis corbassonii présente des affinités avec *A. macrophylla* (îles Santa Cruz et Fidji), mais il en diffère cependant par ses feuilles et ses cônes mâles, plus petits.

Agathis moorei n'est étroitement apparenté à aucune autre espèce, la plus proche étant *A. dammara* qui porte des écailles à graines assez grandes et anguleuses.

L'espèce la plus proche d'*Agathis lanceolata* est *A. robusta* (Australie), notamment en

raison de ses microsporophylles bossues. Il a en outre, certaines affinités avec *A. dammara*.

L'espèce la plus proche d'*Agathis ovata* serait *A. macrophylla* de Fidji, en raison de la similarité des cônes mâles, et du revers glauque des feuilles. Le cône femelle d'*Agathis ovata* rappelle par contre celui d'*A. australis* de Nouvelle-Zélande.

La distinction des espèces d'*Araucaria* et d'*Agathis* est fondée sur l'observation d'échantillons trop peu nombreux et incomplets, en ce qui concerne notamment les cônes mâles et femelles, à des stades identiques de maturité. De ce fait, les clés de détermination demeurent incomplètes et dans certains cas insuffisantes pour une détermination sûre, comme semble le montrer l'analyse morphologique et structurale comparative, ainsi que les premières données de phylogénie moléculaire. Une révision taxonomique des deux genres s'imposerait donc en regard, notamment, de leur importance botanique, écologique et économique.

LA PLACE DES ARAUCARIACEAE DANS LA FLORE DE NOUVELLE-CALÉDONIE

Distribution des espèces de la famille des Araucariaceae en Nouvelle-Calédonie

Nous examinerons successivement les espèces représentées dans les différentes formations végétales reconnues dans l'Atlas de Nouvelle-Calédonie (Morat *et al.*, 1981): forêt dense sempervirente humide d'altitude, forêt humide sempervirente de basse et moyenne altitudes, faciès littoral des forêts sur calcaires, puis nous passerons en revue les espèces qui se développent à la fois en forêt dense humide et dans le maquis minier. L'analyse s'appuie sur les données rassemblées dans la Flore (Laubenfels, 1972), complétées par Nasi (1982), Jaffré *et al.* (1987) et par nos propres observations.

Les Araucariaceae de forêt dense sempervirente humide d'altitude

Cette catégorie de forêt, appartenant aux « forêts montagnardes » (Nasi *et al.*, 2002) abrite trois espèces: *Agathis montana* et *Araucaria schmidii*, cantonnées au massif du Panié sur roches acides et *Araucaria humboldtensis* sur roches ultramafiques dans le Grand massif du Sud.

Agathis montana, se développe entre 900 et 1 600 m d'altitude sur les sommets ou en contrebas de la chaîne du Panié (Mont Panié, Mont Colnett et Mont Ignambi). Au-dessus de 1 200 m d'altitude, dans des zones recevant une pluviométrie annuelle supérieure à 3 500 mm et souvent plongées dans les nuages. Il constitue la strate supérieure, arborescente monospécifique, de 10 à 15 m de hauteur, des forêts de sommets. La strate arborescente moyenne, plurispécifique, de 3 à 8 m de hauteur, est composée d'arbres tortueux de taille réduite, aux troncs faiblement développés. *A. montana* est associé à une flore relativement pauvre en Angiospermes, comprenant toutefois plusieurs espèces du genre *Metrosideros*, des

représentants de deux familles endémiques (Paracryphiaceae, Phellinaceae), ainsi que des espèces de groupes appartenant au fonds floristique gondwanien (Sphenostemonaceae, Trimeniaceae, Winteraceae, Cunoniaceae). Les bryophytes, lichens et Hymenophyllaceae sont relativement abondants. Entre 900 à 1 200 m d'altitude, la forêt étant sensiblement plus haute et diversifiée, *A. montana* n'est généralement plus représenté que par des pieds isolés et ne forme plus, comme au-dessus de 1 200 m, de véritables peuplements.

Araucaria schmidii demeure cantonné aux pentes escarpées, bordant le plateau sommital du Mont Panié, au-dessus de 1 400 m, où il surcime des forêts basses très exposées aux vents.

Araucaria humboldtensis, appartient à la flore des maquis d'altitude et surcime localement des forêts basses (6 à 15 m de haut), entre 800 et 1 600 m d'altitude. Ces forêts sur roches ultramafiques occupent plusieurs sommets du Grand massif du Sud (Humboldt, Kouakoué, Montagne des Sources). Elles sont riches en conifères (*Callitris*, *Podocarpus*, *Prumnoptis*) comprenant plusieurs espèces du genre *Metrosideros* et des espèces orophiles de familles variées: *Apiopetalum velutinum* (Araliaceae), *Hibbertia baudouinii* (Dilleniaceae), *Endiandra neocaledonica* (Lauraceae). Les bryophytes, lichens et Hymenophyllaceae sont très abondants, formant au-dessus de 1 200 m un faciès particulier de la forêt d'altitude, le faciès à lichens et à Hymenophyllaceae, qui ne se développe vraiment que sur roches ultramafiques (Jaffré, 1980; Morat *et al.*, 1981; Viro, 1956).

Les Araucariaceae de la forêt humide sempervirente de basse et moyenne altitude

Plusieurs espèces, à large distribution altitudinale (de 300 à plus de 1 000 m) sont ici considérées comme appartenant principalement aux forêts de basse et moyenne altitude.

Elles ne sont toutefois pas des orophiles vraies, puisqu'elles sont capables de s'installer naturellement à basse altitude à condition que la pluviométrie soit suffisamment importante (plus de 2 000 mm par an).

Sur roches acides

Agathis corbassonii, ou « kaori rouge », (entre 300 et 700 m d'altitude) et *A. moorei*, ou « kaori blanc » (entre 250 et 1 000 m), forment souvent de petites populations qui surciment la forêt et se rencontrent plus rarement à l'état d'individus isolés. Ils se développent dans des forêts qui occupent des secteurs recevant une pluviométrie annuelle supérieure à 1 500 mm. Ces forêts couvrent les flancs de montagnes, leurs sommets et les pentes escarpées, notamment en fond de bassin versant. Elles abritent des arbres de tailles modestes (20 à 25 m pour un diamètre du tronc inférieur à 1 m), appartenant à des espèces de familles variées (Araliaceae, Cunoniaceae, Guttiferae, Myrtaceae, Proteaceae et Sapotaceae), exploitées pour leur bois, tout comme les kaoris. Elles ont une flore bien diversifiée, souvent riches en fougères arborescentes et en palmiers. *A. corbassonii* et *A. moorei* apparaissent bien intégrés dans ce type de forêt où ils cohabitent avec de nombreuses espèces d'angiospermes. *A. corbassonii* ne se trouve que sur roches acides tandis que *A. moorei* se développe naturellement sur roches acides et sur roches ultramafiques.

Sur roches ultramafiques

Les roches ultramafiques sont à l'origine de sols excessivement pauvres en certains éléments majeurs (P, K, Ca) et anormalement riches en certains métaux (Ni, Mn, Co, Cr), pouvant se révéler toxiques pour les plantes, ainsi qu'en magnésium dans le cas des sols peu évolués (Becquer *et al.*, 2002 ; Brooks, 1987 ; Jaffré, 1974 ; Jaffré, 1980). Le pH et la composition minérale des sols sur roches ultramafiques est variable selon qu'il s'agit de sols bruns hypermagnésiens à pH faiblement acides ou neutres, se développant à la

base des massifs et les sols très évolués de nature latéritique (sols oxydiques ou ferrallitiques ferritiques) à pH plus ou moins acide et très pauvres en argiles et donc dépourvus de capacité d'échange. L'analyse chimique moyenne de ces deux catégories de sols est donnée dans le tableau 8.

La majorité des Araucariaceae se développe en forêt de basse et moyenne altitudes, mais a de grandes amplitudes altitudinales. En outre, plusieurs espèces se rencontrent également dans le maquis. Ces dernières seront traitées séparément.

Les deux espèces du genre *Agathis* qui se développent exclusivement en forêt, *A. moorei* et *A. lanceolata*, ont une amplitude altitudinale très large (250 à 1 000 m pour la première, 200 à 1 100 m pour la seconde). Contrairement à *A. moorei*, *A. lanceolata* est strictement localisé aux substrats ultramafiques, fréquemment en dessous de 800 m d'altitude. Les deux espèces se rencontrent généralement en petites populations et plus rarement sous forme d'individus isolés, qui dans les deux cas dominant la voûte de la forêt.

A. lanceolata existe principalement dans les forêts de la partie sud de la Grande Terre, mais possède des populations excentrées dans les massifs du Boulinda et du Mé Ori. *A. moorei* est dispersé dans les parties Centre et Nord de la Grande Terre. Planté dans le Grand massif du Sud, il se régénère naturellement. Ces deux espèces se développent dans des forêts qui possèdent de nombreuses espèces exploitées pour leurs bois : *Montrouziera cauliflora*, *Calophyllum caldonicum* (Guttiferae), *Hernandia cordigera* (Hernandiaceae), plusieurs *Araucaria* et diverses Araliaceae, Myrtaceae, Proteaceae et Sapotaceae.

Parmi les espèces du genre *Araucaria*, trois seulement, toutes sur roches ultramafiques, sont presque exclusivement

Tableau 8. Composition chimique moyenne des deux catégories de sols sur roches ultramafiques et d'une catégorie de sol sur roche acide.

		pH	%o	%	Bases échangeables me / 100 g				Éléments totaux %					
			N	P	K ²⁺	Ca ²⁺	Mg ⁺	Na ⁺	Fe	Mn	Ni	Cr	Co	SiO ₂
I	Moyenne	6,75	2,04	< 0,02	0,21	1,57	36,9	0,38	14,7	0,36	0,50	1,04	0,05	33,3
	Extrêmes	6,40	1,36		0,06	0,16	18,0	0,18	6,2	0,13	0,29	0,05	0,03	12,8
		7,00	2,95	-	0,47	2,37	55,2	0,89	25,0	0,92	0,88	2,55	0,10	46,6
II	Moyenne	4,91	0,60	< 0,02	0,04	0,64	0,40	0,06	48,9	0,33	0,27	5,16	4,91	0,91
	Extrêmes	4,4	0,40	-	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	34,0	0,13	0,08	2,15	4,40	0,50
		5,8	1,28	-	0,13	1,12	2,0	0,15	56,0	0,64	0,52	12,48	5,80	2,12
III	Moyenne	4,18	-	0,04	0,28	0,71	1,59	0,20	4,60	0,03	0,05	< 0,01	< 0,01	66,5
	Extrêmes	3,65	-	0,07	0,16	0,19	0,40	0,08	4,03	0,01	0,03	-	-	38,9
		5,17	-	0,03	0,42	2,96	2,58	0,31	8,53	0,07	0,08	-	-	83,6

I: Sol brun hypermagnésien sur roches ultramafiques (serpentinites)/moyenne calculée sur 6 analyses

II: Sol ferrallitique ferritique (oxydique) sur roches ultramafiques (péridotites)/moyenne calculée sur 6 analyses

III: Sol fersiallitique sur schistes/moyenne calculée sur 10 analyses

I et II: D'après Jaffré, 1976

III: Résultats non publiés

forestières: *A. bernieri* (100-700 m d'altitude), *A. subulata* (300-1 000 m) et *A. biramulata* (150-1 100 m). Elles occupent généralement des pentes escarpées et des éboulements dans de profondes vallées ou ravins. *A. subulata* se rencontre essentiellement dans le sud de la Grande Terre, à partir de 500 m et jusqu'à 900 m, tandis que *A. biramulata*, plus fréquent dans le Grand massif du Sud se trouve aussi dans plusieurs massifs de la côte ouest où il occupe des fonds de talwegs fortement pentus et peu accessibles. *Araucaria bernieri* est le plus abondant dans le Grand massif du Sud, où il pousse souvent associé à *Agathis lanceolata*. Deux populations sont également signalées dans le Nord (massifs de Tiébaghi et de Poum). Dans le massif du Sud, *A. bernieri* s'observe parfois en lisière de forêt, marquant dans ce cas une régression de cette dernière.

Les Araucariaceae des forêts littorales sur calcaires

Araucaria columnaris est une des composantes arborescentes des forêts littorales basses, qui occupent sur une largeur de 30 à 200 m, à proximité de la mer, des corniches calcaires formées par d'anciens récifs coralliens soulevés. Ce type de forêt (Morat *et al.*, 2001), qui ne contient pas d'autres conifères, ni de représentants de groupes floristiques ancestraux, se développe principalement aux Îles Loyauté et à l'île des Pins. *A. columnaris* forme des populations denses, dominant une forêt basse exposée aux vents dominants. Des populations naturelles, de moindre importance, se trouvent également sur la Grande Terre, sur roches sédimentaires dans la baie des Tortues près de Bourail, et sur roches ultrabasiqes et basiques associées dans l'extrême sud de la Grande Terre (Baie de Port Boisé, Baie Nord) et sur plusieurs îlots entre l'Île des Pins et Nouméa. Schmid (1981) souligne que « cette espèce dont les populations naturelles se trouvent uniquement sur des falaises calcaires ou péridotitiques, principalement à proximité de la mer, n'est pas vraiment une plante littorale: elle est avant tout colonisatrice des parois rocheuses, mais

sa localisation quasi exclusive aux côtes méridionales et orientales exposées aux vents dominants montre bien le rôle du climat dans sa répartition ». Les forêts dominées par *Araucaria columnaris* sont parmi les formations végétales les plus spectaculaires de Nouvelle-Calédonie. Largement planté et se développant parfaitement hors de son habitat, cet *Araucaria* est devenu la « marque déposée » de la Nouvelle-Calédonie (de Laubenfels, 1972).

Les Araucariaceae communes à la forêt dense humide et au maquis sur roches ultramafiques

Une seule espèce du genre *Agathis* et 7 espèces du genre *Araucaria* se développent à la fois dans les maquis et dans les forêts denses humides. Le terme de « maquis minier » est particulier à la Nouvelle-Calédonie, appliqué aux formations sempervirentes, sclérophylles et héliophiles associées à des roches ultramafiques (Jaffré, 1980; Morat *et al.*, 1986). Elles comprennent aussi bien des ligneux à port buissonnant qu'une combinaison ligno-herbacée avec une strate herbacée formée de Cyperaceae. Ces maquis peuvent être localement dominés par une strate plus ou moins dense d'*Araucaria spp.* et d'*Agathis ovata*. Toutes les espèces de ce groupe, à l'exclusion de *Araucaria montana*, sont strictement localisées à des sols issus de roches ultramafiques.

Agathis ovata (150-1 150 m), *Araucaria laubenfelsii* (400-1 300 m), *A. montana* (300-1 350 m), *A. muelleri* (150- 1 000 m) et *A. rulei* (150-1 200 m) se développent dans des conditions écologiques assez proches. Ils occupent les pentes rocheuses, les plateaux latéritiques avec cuirasses ou grenailles et les bassins abrités. *Araucaria montana* pousse essentiellement sur les crêtes sommitales et les plateaux, alors que *A. rulei* et *Agathis ovata* préfèrent les plateaux intermédiaires et les terrasses qui interrompent çà et là les piémonts pentus.

Agathis ovata, appelé « kaori de montagne » ou « kaori nain », croît en bosquets clairsemés, en forêt ou dans le maquis, de 160 à 800 m d'altitude dans l'extrême sud de la Grande Terre et vers 800 m sur les pentes nord-est du Ménazi (région de Kouaoua sur la côte est). Il présente une silhouette d'arbre rabougri le long des crêtes et se présente comme un bel arbre, dominant la voûte, dans les forêts denses humides. Dans le maquis, en l'absence d'incendie, sa régénération continue se traduit par la présence de nombreux recrûs d'âges différents (Enright & Goldblum, 1998). Toutefois, sa régénération est souvent contrariée par les feux répétés qui détruisent les plus jeunes individus. Aussi, bien souvent, les peuplements les mieux conservés s'observent-ils sur des sols rocailleux, dont le couvert herbacé discontinu est peu favorable à la progression du feu.

En milieu forestier fermé, la régénération d'*A. ovata* est discontinue. En effet, le développement des jeunes plants nécessite une ouverture dans la voûte, permettant la pénétration de la lumière. Ce phénomène a été également observé pour d'autres *Agathis* en Nouvelle-Zélande (Ogden & Stewart, 1995) et aux îles Salomon (Whitmore, 1966).

L'examen de la croissance d'*A. ovata* montre des cernes qui pourraient être annuelles. Leur comptage laisse penser que les individus les plus imposants sont âgés d'environ 400 ans dans le maquis et de 500 ans en forêt (Enright & Goldblum, 1998). Ces valeurs témoignent de la longévité de cette espèce. Ce serait également une caractéristique d'*A. lanceolata*, qui possède les plus gros arbres des forêts de Nouvelle-Calédonie.

Araucaria laubenfelsii atteint de grandes tailles (plus de 20 m) dans les forêts d'altitude. Il est ponctuellement commun, notamment dans les montagnes du sud (entre la Couvelée et la Ouinné), au Mont Do et au nord sur le massif du Kaala. Il se rencontre dès 400 m sur les versants est, les plus humides (Kouakoué), et à partir de 900 m sur

les versants ouest, moins arrosés (Mont Kaala). Une étude de la structure des populations d'*A. laubenfelsii* dans le maquis et la forêt du Mont Do (Rigg, 1998, Rigg *et al.*, 1998) révèle que cet *Araucaria* se régénère abondamment et de manière continue dans le maquis et en forêt immature, mais moins abondamment en milieu forestier fermé. Toutefois, la présence ponctuelle de discontinuités dans l'histogramme des classes de diamètres dans le maquis, serait due, comme en témoignent les traces de feux à la base de certains grands arbres, à la destruction, certaines années, des recrûs par incendie. En milieu forestier fermé, le développement des jeunes plants nécessite une ouverture de la voûte, pouvant être occasionnée par des chablis. Les incendies qui règlent les phases de régénération dans le maquis, peuvent également faire reculer progressivement la forêt, épargnant seulement les grands pieds d'*A. laubenfelsii*, qui résistent assez bien aux feux. Les incendies ont ainsi un rôle majeur dans la distribution paysagère des populations de cette espèce.

L'analyse des conditions de milieu sur le sommet du Mont Do (Enright *et al.*, 2001) et une modélisation du paysage actuel (Perry, 2001 ; Perry *et al.*, 2001), formé par une mosaïque complexe de maquis et de lambeaux de forêt, suggèrent que cette montagne a été, avant la présence humaine, recouverte d'une forêt qui pourrait se reconstituer, en l'absence d'incendies sur une période de 100 à 200 ans. Cette succession secondaire débute par l'installation d'une espèce arborescente à longue durée de vie, créant les conditions favorables à l'implantation d'espèces plus sciaphiles, sans passer par un stade arbustif d'espèces pionnières cicatricielles ; elle est inhabituelle en Nouvelle-Calédonie et ne concerne que des populations d'*Agathis ovata* ou d'*Araucaria*. Le processus de régénération d'*Araucaria laubenfelsii*, analysé sur le massif du mont Do, et décrit également pour *Araucaria hunsteinii* en Nouvelle-Guinée (Enright, 1982 ; Enright *et al.*, 1999), semble pouvoir être extrapolé

aux autres espèces du genre *Araucaria*, qui se développent dans les maquis miniers de Nouvelle-Calédonie.

Araucaria montana est l'espèce dont l'aire de distribution est la plus étendue. Présente sur les plateaux et les crêtes des principaux massifs de la Grande Terre, elle est plus fréquente sur roches ultramafiques que sur roches acides. Elle forme des peuplements plus ou moins denses, dominant le plus souvent des maquis buissonnants et parfois des forêts basses. Sur les massifs les plus à l'ouest, *A. montana* se trouve au-dessus de 800 m, alors qu'à l'est, sur le piémont oriental du Mont Panié, où il bénéficie d'une pluviométrie plus élevée, il descend à 300 m d'altitude.

Araucaria muelleri forme de petites populations relictuelles, dans le maquis sur cuirasse ou sur sols érodés de hauts versants dans l'extrême sud de la Grande Terre, de 150 à 600 m d'altitude. Il constitue aussi, en population monospécifique, la strate supérieure de forêts denses, sur les hauts de versants, à 750 m, dans le secteur de la Montagne des Sources et à 1 000 m dans les Monts Koghis.

Araucaria rulei forme généralement des populations peu denses, souvent dégradées, dans des maquis sur grenailles ou cuirassés, dans la plupart des massifs de roches ultramafiques, de la région de Thio jusqu'au massif de Tiébaghi au nord. Le groupement végétal auquel il appartient a fait l'objet d'une étude floristique et pédologique sur le massif du Boulinda (Jaffré *et al.*, 1974) ; il montre que les plus belles populations d'*A. rulei* se trouvaient préférentiellement sur des croupes ou des plateaux, recouverts d'un sol ferrallitique ferritique gravillonnaire désaturé, profond, en contrebas des crêtes sommitales, dans des situations topographiques favorables au piégeage du nickel et à la formation de minerai en profondeur.

Seuls *Araucaria nemorosa* (0 à 50 m), *A. scopulorum* (0 à 200 m) et *A. luxurians* (0 à 200 m) poussent dans les maquis et dans les forêts denses humides de basse altitude. Le premier se trouve, sur sols oxydiques, dans un secteur recevant plus de 2 000 mm de pluie par an, tandis que les deux derniers se développent dans des régions dont la pluviométrie moyenne annuelle est inférieure à 2 000 mm et le plus souvent sur sols hypermagnésiens issus de serpentinites.

Araucaria scopulorum occupe les terrains rocheux sur fortes pentes et les crêtes escarpées dominant la mer sur le versant est de la Grande Terre, jusqu'à 300 m (régions de Thio, Houailou). Une population a été recensée dans l'extrême nord, près de Poum (de Laubenfels, 1972). *A. scopulorum* a été peu signalé en forêt, mais ceci résulte vraisemblablement d'une réduction extrême des forêts dans les secteurs où subsiste cette espèce.

A. luxurians se développe près de la mer, sur des falaises et des crêtes à basse altitude, en peuplements souvent denses, principalement dans le sud, sur les deux côtes de la Grande Terre. Toutefois, deux récoltes citées dans la Flore proviennent des îles Bélep.

Araucaria nemorosa n'est connu que de sept populations restreintes, situées dans l'extrême sud de la Grande Terre, entre le bas de la Réserve botanique provinciale de Forêt Nord (Mont Kwa Néie), Port Boisé, et la frange littorale située au sud-ouest (Ko Mwa Nürri) (Waters, 2001). Sur ces deux derniers sites, il est en mélange avec *A. columnaris*.

STATUT DE CONSERVATION DES ARAUCARIACEAE NÉO-CALÉDONIENNES

Toutes les espèces de la famille des Araucariaceae de Nouvelle-Calédonie sont endémiques et la plupart d'entre elles ont, soit une aire de répartition restreinte, soit une distribution fragmentée. Les effectifs de toutes les espèces sont actuellement en diminution à cause des incendies répétés et de l'extension des exploitations minières.

La liste rouge des conifères de l'UICN (Global Red List of Conifers, Farjon *et al.*, 1999) qui affine un premier travail (Jaffré *et al.*, 1998), s'appuie sur les critères de définition et de classification des espèces à statuts précaires, définis par l'UICN (1994).

Sur les 30 espèces de conifères, inscrites dans cette liste, 17 appartiennent à la famille des Araucariaceae. Leurs statuts de conservation, selon les critères IUCN, sont indiqués dans le tableau 9.

Araucaria nemorosa est défini comme en situation de danger critique (CR) ou risque extrême d'extinction dans un futur immédiat considérant sa très faible distribution (une seule localité de moins de 10 km² – Port Boisé: critère B1) et, dont la surface et la qualité de l'habitat sont en déclin continu

(Critère 2c). L'analyse des populations d'*Araucaria nemorosa* (Waters *et al.*, 2001) a montré la présence de 7 sous-populations sur lesquelles pèsent de très fortes menaces en raison du faible recrutement des individus au stade semi-mature vers le stade mature, ceci justifiant l'attribution du critère de menace CR B1+ 2c pour cette espèce. Elle n'est, pour l'heure, incluse dans aucun périmètre de protection. Les projets de développement font émerger des risques, tels que la déforestation irraisonnée, les incendies non maîtrisés en périphérie des sites industriels (cf. incendie dans la vallée à l'ouest de la Capture en 2002), la dégradation des habitats par l'accroissement de la fréquentation du public, qui constituent une menace pour la préservation des habitats. Par voie de conséquence, la survie des sous-populations d'*A. nemorosa* est remise en cause. Avec le temps et l'action

Tableau 9. Statuts de conservation des Araucariaceae néo-calédoniennes menacées.

Taxon	Statut	Critère	Proposition statutaire
Agathis			
<i>A. corbassonii</i>	VU	B1 + 2c	
<i>A. lanceolata</i>	LRcd		
<i>A. montana</i>	LRcd		VU
<i>A. moorei</i>	VU	B1 + 2c	
<i>A. ovata</i>	LR cd		
Araucaria			
<i>A. bernieri</i>	LRcd		
<i>A. biramulata</i>	LRcd		
<i>A. humboldtensis</i>	LRcd		
<i>A. laubenfelsii</i>	LRcd		
<i>A. luxurians</i>	EN		
<i>A. montana</i>	LR	B1 + 2c	VU
<i>A. muelleri</i>	LRcd		EN
<i>A. nemorosa</i>	CR	B1 + 2c	
<i>A. rulei</i>	EN	C1	
<i>A. schmidii</i>	VU	D2	
<i>A. scopulorum</i>	EN	B1 + 2c	
<i>A. subulata</i>	LRcd		

Statuts d'après Farjon *et al.*, 1999

(Signification des catégories et critères IUCN en ANNEXE II)

de l'Homme, les habitats naturels du Grand Sud sont, de nos jours, morcelés et appauvris en formations forestières. La préservation de ces habitats originaux représente un enjeu majeur de conservation, que l'aménagement du territoire dans cette région devra intégrer.

Araucaria rulei (EN C1) est dispersé en petites populations sur sols et roches ultramafiques dans le nord-ouest de la Grande Terre ainsi que dans les régions de Thio (Camp des Sapins) et Tontouta dans le sud. Leur recul est estimé actuellement à plus de 40 % du fait de l'expansion des activités minières liées à l'exploitation du nickel alors que la régénération est aléatoire et leur croissance lente.

Par ailleurs, *Araucaria nemorosa* et *A. rulei* apparaissent dans la liste restreinte des espèces menacées (Short list, Farjon & Page, 1999), établie en tenant compte de la catégorie des menaces qui pèsent sur elles et en intégrant des critères tels que l'importance écologique (espèce clé d'un écosystème), la diversité génétique exprimée par une espèce donnée et la distinction phylogénétique (un genre monospécifique a une probabilité plus grande de disparaître, qu'un genre pluri-spécifique, des espèces distinctes ont une probabilité plus grande de disparaître qu'une seule et même espèce - pour une même surface de répartition).

Araucaria luxurians et *A. scopulorum* sont classés en danger (EN B1 + 2c). Le premier est confiné à quelques sites côtiers sur roches ultramafiques près de zones d'habitation, où son déclin est continu à cause des incendies et de l'activité minière. Le second est restreint à deux ou trois petites populations sur la côte est de la Province Nord, à proximité d'habitations où le risque d'incendie est fort. Pour l'heure, ces deux espèces ne sont pas incluses dans un périmètre de protection.

Agathis corbassonii, *A. moorei* et *A. lanceolata* ont autrefois subi une forte

régression de leurs populations du fait de l'exploitation forestière. Les deux premières espèces, qui ne se trouvent, pour l'heure, dans aucun périmètre de protection, sont classées vulnérables (VU B1 + 2c), en plus du fait qu'elles ne sont dans aucun périmètre de protection, tandis que *A. lanceolata* protégé dans le Parc provincial de la Rivière Bleue et dans la Réserve Botanique Intégrale de la Montagne des Sources, est classée LR cd. Ce classement n'est toutefois pas suffisant pour une réelle conservation de la diversité génétique populationnelle de l'espèce. Il serait en effet nécessaire de protéger intégralement toutes les reliques forestières possédant encore des individus de cette espèce.

La plupart des espèces du genre *Araucaria*, à l'image d'*A. laubenfelsii*, ont de bons pouvoirs de reproduction. Toutefois les peuplements d'*A. rulei*, d'*A. muelleri*, et d'*A. montana*, se régénèrent mal et semblent actuellement régresser, en raison des incendies répétés. En outre, ils sont souvent menacés par l'exploitation minière. En 1994, *A. rulei* a été classé EN du fait de sa forte régression qui s'est aggravée par l'ouverture de nouvelles exploitations minières. Aussi, la multiplication en pépinière d'*Araucaria rulei* du massif de Tiébaghi s'est-elle révélée nécessaire et a été mise en œuvre par la société minière Le Nickel. A l'heure actuelle, les populations d'*Araucaria muelleri* dans les maquis du Grand massif du Sud sont également très menacées, ce qui nécessiterait une révision du statut IUCN de cette espèce, son inscription dans la catégorie des espèces en danger (EN) et, comme cela est envisagé par la Société minière Goro Nickel, une multiplication en pépinière, pour une réintroduction dans les zones épargnées par l'exploitation des latérites nickélifères.

Les populations d'*Araucaria montana*, très fragmentées sont de plus en plus menacées par les incendies répétés (région de Kouaoua) et par l'exploitation minière (Kopéto, Koniambo, Kouaoua, Thio). Aussi

l'intégrité de la diversité génétique de cette espèce apparaît-elle aujourd'hui menacée. Cela justifie son classement, au moins, dans la catégorie des espèces vulnérables (VU), et probablement dans un proche avenir, dans celle des espèces menacées.

Les Araucariaceae néo-calédoniennes colonisent des milieux ouverts et hostiles (pentes escarpées et ensoleillées, thalwegs, crêtes sommitales, falaises). Ce sont alors des populations clairsemées sur des zones ouvertes qui se trouvent généralement et naturellement où les sols sont médiocres.

L'humidité et les températures compensent alors la faible fertilité (notamment sur sol ultramafique). Les menaces en sont ainsi plus redoutables, et varient selon les types de sols et la localisation géographique où se développent les Araucariaceae :

- ◆ expansion de l'exploitation minière et risques d'incendie dans les zones sur roches ultramafiques ;
- ◆ incendies et coupes excessives dans les zones littorales et à proximité d'habitations ;
- ◆ extension des zones urbanisées (notamment sur les littoraux).

La situation est d'autant plus grave dans le cas d'espèces menacées non incluses dans des périmètres de protection, pour la survie desquelles des mesures urgentes de conservation sont nécessaires (cas d'*Araucaria nemorosa* et d'*A. rulei*).

La Nouvelle-Calédonie est considérée comme un des principaux « points chauds » (hot spots) de la planète en regard de sa forte biodiversité et des menaces qui pèsent sur elle (Myers, 1998 ; Myers *et al.*, 2000). La famille des Araucariaceae, en raison de sa diversité et de la situation de précarité de plusieurs de ses espèces, en est une parfaite illustration.

DISCUSSION / CONCLUSION

Les études consacrées aux espèces de la famille des Araucariaceae de Nouvelle-Calédonie, demeurent relativement modestes, au regard de leur importance au sein de la flore et de certaines formations végétales du pays, ainsi qu'au regard de l'intérêt sylvicole et économique qu'elles représentent. En outre, les différentes espèces du genre *Araucaria* contribuent à donner à certains paysages néo-calédoniens un caractère très original, le plus remarquable étant sans doute celui des récifs coralliens soulevés, surmontés d'une frange de pins colonnaires (*Araucaria columnaris*) des îles Loyauté et de l'île des Pins. Cette originalité mériterait d'être davantage valorisée lors des campagnes de communication touristique, les *Araucaria* ayant vocation à devenir l'une des « signatures » du milieu naturel terrestre de la Nouvelle-Calédonie, ainsi le logo du Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie comprend une silhouette d'*Araucaria*. Cela implique des directives en matière d'étude et de conservation, ainsi que des opérations de promotion, notamment dans le contexte d'aménagements paysagers en milieu littoral et urbain.

Les *Agathis* et plusieurs *Araucaria* ont fait l'objet d'exploitations forestières qui ont pratiquement épuisé les peuplements les plus accessibles, entraînant par là même, une érosion de la diversité génétique qu'ils renfermaient. Les espèces dont les populations sont essentiellement cantonnées à des ravins et à des sites escarpés ont, quant à elles, principalement régressé sous l'effet d'incendies répétés. Les décapages miniers ont pour leur part largement détruit des populations d'*Araucaria rulei* et d'*A. montana* dans les maquis des principaux massifs miniers (Thio, Kouaoua, Boulinda, Kopéto, Koniambo, Taom, Tiébaghi, etc.)

Bien que l'intérêt sylvicole des espèces néo-calédoniennes des genres *Agathis* et *Araucaria* soient reconnu, les plantations de

ces espèces sont encore peu nombreuses. Ceci tenant, en partie, au manque de connaissances sur la phénologie et la biologie reproductive de plusieurs d'entre elles, ce qui constitue un obstacle à la prévision des approvisionnements en semences et en jeunes plants.

Ces lacunes ont amené les forestiers à privilégier, assez paradoxalement, les plantations d'un conifère exotique, *Pinus caribaea*, au point que le plateau central de l'Île des Pins (le « pin » désignant ici l'emblématique *Araucaria columnaris*) se trouve désormais largement couvert de plantations de pins des Caraïbes, ce qui ne manque pas de provoquer une sensation quelque peu équivoque lorsque l'on atterrit, pour la première fois, sur l'île.

Quelques incertitudes subsistent sur la distinction de quelques espèces du genre *Araucaria*, en raison notamment de variations morphologiques entre différentes populations isolées. Ces incertitudes devraient pouvoir être levées par l'analyse moléculaire des variations génétiques populationnelles. Les résultats attendus dans ce domaine seront aussi très utiles pour définir des programmes de conservation de la diversité génétique au sein des espèces à distribution fragmentée. Ces variations génétiques pourraient représenter des différences fonctionnelles, d'ordre biologique, physiologique ou écologique, se traduisant par des propriétés particulières qui mériteraient d'être recherchées et éventuellement valorisées.

La régénération de la plupart des espèces des genres *Agathis* et *Araucaria* ne s'effectue en forêt, qu'au bénéfice de trouées permettant la pénétration de quantités de lumière nécessaires au développement des plantules et des jeunes plants. Une espèce du genre *Agathis* (*Agathis ovata*) et plusieurs espèces du genre *Araucaria* se régénèrent abondamment dans le maquis. Ces espèces se comportent alors en véritables espèces pionnières à longue durée de vie, favorisant la reconstitution de la forêt. Cette propriété des *Araucaria* et d'*Agathis ovata* mériterait d'être mise à

profit pour la reconstitution du couvert forestier de secteurs dégradés par les feux. Certains bas de pentes, sont couverts d'espèces pré-forestières (*Araliaceae*, *Cunoniaceae*, etc.), témoignant d'une possibilité d'évolution progressive de la végétation. Cependant, elle se trouve souvent « bloquée » à ce stade en raison de l'impossibilité d'enrichissement en espèces forestières (les porte-graines se trouvant dans des reliques de forêt à trop grande distance). Ainsi, ces bas de pentes seraient vraisemblablement des sites favorables pour réaliser des plantations d'*Araucariaceae*. Les secteurs ainsi traités, pourraient être, une fois le milieu forestier reconstitué, enrichis en espèces forestières diverses. Elles comprendraient notamment les plus fortement menacées de disparition, ou tout au moins menacées d'une érosion de leurs potentialités génétiques, en raison de l'extrême réduction de leurs habitats.

La régression des populations d'*Araucariaceae*, surtout celle des *Agathis*, est largement due au recul des forêts denses humides. Pour plusieurs espèces du genre *Araucaria*, ainsi que pour *Agathis ovata*, la régression des populations forestières peut être compensée par un accroissement des populations dans le maquis. Ce processus ne s'exerçant toutefois que dans la mesure où l'action destructrice des incendies n'intervient pas avec une forte récurrence, ce qui est malheureusement le cas actuellement, sauf au sein de zones protégées (cas des populations d'*Araucaria laubenfelsii* sur le sommet du Mont Do). En effet, cette évolution progressive se trouve contrariée par la destruction des plantules et des jeunes plants, avant qu'ils n'aient acquis une résistance suffisante au feu (écorce protectrice) et un pouvoir de cicatrisation des troncs blessés par les flammes.

La mise en réserve de nouveaux sites dotés d'habitats riches en *Araucariaceae*, ainsi que la multiplication des différentes populations de chaque espèce, devient une urgente nécessité, pour la sauvegarde de la

diversité génétique des populations qui subsistent encore dans des sites menacés par l'activité minière et industrielle. Les espèces les plus directement concernées étant *A. rulei*, *A. montana*, *A. muelleri*, *A. nemorosa*, et à un degré moindre *A. scopulorum*.

On reconnaît aux Araucariaceae un assez bon pouvoir de régénération, une réelle rusticité et une adaptation à des conditions de milieux peu favorables au développement de nombreuses espèces végétales (sols carencés en éléments majeurs et enrichis en certains métaux). Ces capacités leur confèrent un réel avantage, en terme de compétition inter-spécifique, dans un archipel où ces milieux sont largement représentés. Toutefois, force est de constater que les Araucariaceae sont, d'une manière générale, en forte régression. Une inversion de cette tendance actuelle ne sera possible que par la protection d'un plus grand nombre de sites abritant ces espèces, et par des opérations de reboisement, à partir des différentes populations d'espèces, et notamment de celles qui ne subsistent plus qu'à l'état de relique, dans des habitats dégradés, qui bien souvent ne permettent plus leur régénération.

BIBLIOGRAPHIE

BECQUER T., RIGAUULT F., JAFFRÉ T., 2002 — Nickel bioavailability assessed by ion exchange resin in the field. *Comm. Soil. Sci. Plant Anal*; 33 (3-4): 429-450.

BROOKS R. R., 1987 — *Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach*. Discorioides Press, Portland, Oregon. 454 p.

ENNOS R., SINCLAIR W. T., HU X.-S., LANGDON A., 1999 — Using organelle markers to elucidate the history, ecology and evolution of plant population. In : Hollingsworth P. M, Bateman R. M. and Gornall R. J. (eds.), *Molecular systematics and plant evolution*, p. 1-19.

ENRIGHT N. J., 1982 — The ecology of *Araucaria* species in New Guinea. II. Pattern in the distribution of young and mature individuals and light requirement of seedlings. *Australian Journal of Ecology*, 7: 39-48.

ENRIGHT N. J., GOLDBLUM D., 1998 — Stand structure of the emergent conifer *Agathis ovata* in forests and maquis, Province Sud, New Caledonia. *Journal of Biogeography*, 25: 641-648.

ENRIGHT N. J., OGDEN J., RIGG L. S., 1999 — Dynamics of forest with Araucariaceae in the Western Pacific. *Journal of Vegetation Science*, 10: 793-804.

ENRIGHT N. J., RIGG L., JAFFRÉ T., 2001 — Environmental controls on species composition along a (maquis) shrubland to forest gradient on ultramafics at Mont Do, New Caledonia. *South African Journal of Science*, 97: 573-580.

FARJON A., PAGE C. N. (compil.), 1999 — Status Survey and Conservation. Action Plan. IUCN/SSC Conifers special Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. ix +121 p.

- HALLÉ F., OLDEMAN R. A. A., 1970 —
Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris.
- IUCN, 1994 —
IUCN Red List Categories. IUCN, Gland.
- JAFFRÉ T., 1976 —
Composition chimique et conditions de l'alimentation minérale des plantes sur roches ultrabasiques (Nouvelle-Calédonie). *Cahiers Orstom, Série Biologie*, 11 : 53-63.
- JAFFRÉ T., 1980 —
Étude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. Orstom, Paris. (*Travaux et Documents*, 124), 273 pages.
- JAFFRÉ T., 1995 —
Distribution and ecology of the conifers of New Caledonia. In : N.J. Enright and R.S. Hill (eds), *Ecology of the Southern conifer*. Melbourne University Press, Melbourne: 171-196.
- JAFFRÉ T., LATHAM M., 1974 —
Contribution à l'étude des relations sol-végétation sur le massif de roches ultrabasiques de la côte Ouest de la Nouvelle-Calédonie : le Boulinda. *Adansonia*, 14(3) : 311-336.
- JAFFRÉ T., MORAT P., VEILLON J.-M., RIGAULT F., DAGOSTINI G., 2001 —
Composition et caractéristiques de la flore indigène de la Nouvelle-Calédonie. IRD, Nouméa. (Doc. Sci. Tech. II, 4), 121 p.
- JAFFRÉ T., VEILLON J.-M., CHERRIER J.-F., 1987 —
Sur la présence de deux Cupressaceae, *Neocallitropsis pancheri* (Carr.) Laubenf. et *Libocedrus austrocaledonica* Brongn. et Gris dans le massif de Paéoua et localités nouvelles de gymnospermes. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4ème sér., sect. B, *Adansonia*, 9(3) : 273-288.
- LAUBENFELS, D. J., 1972 —
Gymnospermes. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Tome 4*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 80-143.
- MABBERLEY D. J., 1998 —
The Plant-Book (Second edition). Cambridge University Press, Cambridge.
- MORAT P., JAFFRÉ T., VEILLON J.-M., MACKEE H. S., 1986 —
Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4ème sér., sect. B, *Adansonia*, 6(2) : 133-182.
- MORAT P., JAFFRÉ T., VEILLON J.-M., 2001 —
The flora of New Caledonia's calcareous substrates. *Adansonia*, sér. 3, 23(1): 109-127
- MYERS N., 1998 —
Threatened biotas: hot spots in tropical forest. *The Environmentalist*, 8: 107-208.
- MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C.G., DA FONSECA G.A.B., KENT J., 2000 —
Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 854-858.
- NASI R., 1982 —
Essai pour une meilleure connaissance et une meilleure compréhension des Araucariacées dans la végétation calédonienne. École Nationale des Ingénieurs des travaux des Eaux et Forêts, Nogent-sur-Vernisson, 134 p. + annexe.
- NASI R., JAFFRÉ T., SARRAILH J. M., 2002 —
Les forêts de montagne de Nouvelle-Calédonie. *Bois et Forêts des Tropiques*, 274 (4) : 5-18.
- OGDEN J., STEWART G. H., 1995 —
Community dynamics of the New Zealand conifers. In : N.J. Enright, Hill S. (eds.), *Ecology of the Southern conifers*. Melbourne University Press, Melbourne: 81-119.
- PERRY G. W., 2001 —
Spatial modelling of landscape-level vegetation dynamics, Mont Do, New Caledonia. Ph.D. Thesis, University of Melbourne.

- PERRY G. W., ENRIGHT N. J., JAFFRÉ T., 2001 —
Spatial modelling of landscape-scale vegetation dynamics, Mont Do, New Caledonia. *South African journal of Science*, 97: 501-509.
- RIGG L., 1998 —
The regeneration, dynamics of *Araucaria laubenfelsii* in maquis and rainforest, Mt Do, New Caledonia. Ph.D.Thesis, University of Melbourne.
- RIGG L. S., ENRIGHT N. J., JAFFRÉ T., 1998 —
Stand structure of the emergent conifer *Araucaria laubenfelsii*, in maquis and rainforest, Mont Do, New Caledonia. *Australian Journal of Ecology*, 23: 528-538.
- SARLIN P., 1954 —
Bois et forêts de la Nouvelle-Calédonie. CTFT, Nogent-sur-Marne.
- SCHMID M., 1981 —
Fleurs et plantes de Nouvelle-Calédonie. Les Éditions du Pacifique, Nouméa
- SETOGUCHI H., OSAWA T. A., PINTAUD J.-C., JAFFRÉ T., VEILLON J.-M., 1998 —
Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on *trbcL* genes sequences. *American Journal of Botany*, 85 (11): 1507-1516.
- VEILLON J.-M., 1980 —
Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre *Araucaria*. *Candollea*, 35 : 609-640
- VIROT R., 1956 —
La végétation canaque. Paris, Muséum national d'Histoire naturelle. (Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série 3, Botanique ; 7), 400 p.
- WATERS T., GALLEY C. A., PALMERS A., TURVEY S. T., WILKINSON N. M., 2001 —
Preliminary report of the Oxford University Expedition to New Caledonia. Unpublished report.
- WATT A., 1999 —
Conifers of New Caledonia: Regional action plan. In : Farjon A., Page C.N. (compil.), Status Survey and Conservation. Action Plan. IUCN/SSC Conifers special Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. ix +121p.
- WHITMORE T. C., 1966 —
The social status of *Agathis* in a rain forest in Melanesia. *Journal of Ecology*, 54: 285-301.

ANNEXE I. Distribution des conifères de Nouvelle-Calédonie en fonction du substrat.

	Substrat		Substrat
ARAUCARIACEAE		PODOCARPACEAE	
<i>Agathis corbassonii</i>	A	<i>Acmopyle pancheri</i>	A-U
<i>Agathis lanceolata</i>	U	<i>Dacrycarpus vieillardii</i>	U
<i>Agathis montana</i>	A	<i>Dacrydium araucarioides</i>	U
<i>Agathis moorei</i>	A-U	<i>Dacrydium balansae</i>	U
<i>Agathis ovata</i>	U	<i>Dacrydium guillauminii</i>	U
<i>Araucaria bernieri</i>	U	<i>Dacrydium lycopodioides</i>	U
<i>Araucaria biramulata</i>	U	<i>Falcatifolium taxoides</i>	A-U
<i>Araucaria columnaris</i>	A-C-U	* <i>Parasitaxus ustus</i>	A-U
<i>Araucaria humboldtensis</i>	U	<i>Podocarpus decumbens</i>	U
<i>Araucaria laubenfelsii</i>	U	<i>Podocarpus gnidioides</i>	U
<i>Araucaria luxurians</i>	U	<i>Podocarpus longefoliolatus</i>	U
<i>Araucaria montana</i>	A-U	<i>Podocarpus lucienii</i>	A-U
<i>Araucaria muelleri</i>	U	<i>Podocarpus novaecaledonia</i>	U
<i>Araucaria nemorosa</i>	U	<i>Podocarpus polyspermus</i>	A-U
<i>Araucaria rulei</i>	U	<i>Podocarpus sylvestris</i>	A-U
<i>Araucaria schmidii</i>	A	<i>Prumnopitys ferruginoides</i>	A-U
<i>Araucaria scopulorum</i>	U	<i>Retrophyllum comptonii</i>	A-U
<i>Araucaria subulata</i>	U	<i>Retrophyllum minor</i>	U
CUPRESSACEAE		TAXACEAE	
<i>Callitris neocaledonica</i>	U	* <i>Austrotaxus spicata</i>	A-U
<i>Callitris sulcata</i>	U		
<i>Libocedrus austrocaledonica</i>	U		
<i>Libocedrus chevalieri</i>	U		
<i>Libocedrus yateensis</i>	A-U		
* <i>Neocallitropsis pancheri</i>	U		

* genre endémique

D'après de Laubenfels, 1972 ; Jaffré, 1995, observation de *Austrotaxus spicata* par H.S. Mackee sur le Mé Maoya.

A : roches acides

U : roches ultramafiques

C : roches calcaires

ANNEXE II. Catégories et critères IUCN (1994) pour les taxons inscrits sur la liste rouge.

Critères	Gravement menacé (CR)	Menace d'extinction (EN)	Vulnérable (VU)	Insuffisamment documenté (DD)	Faible risque	
					(LR)	(LRcd)
Réduction de population constatée ou projetée sur 10 ans	> 80 %	> 50 %	> 20 %	?	< 20 %	
Zone d'occupation	< 10 km ² - 1 seul site - en déclin	< 500 km ² - 5 sites au plus - en déclin	< 2 000 km ² - 10 sites au plus - en déclin	?	> 2 000 km ²	Taxon
Population fragilisée (nbre d'individus matures)	< 250 - déclin constaté (25 % sur 3 ans) - fragmentation (< 50)	< 2500 - déclin constaté (20 % sur 5 ans) - fragmentation (< 250)	< 10 000 - déclin constaté (15 % sur 10 ans) - fragmentation (< 1000)	?	< 10 000	rare
Population réduite (nbre d'individus matures)	< 50	< 250	< 1000	?	> 1000	dans réserve