

Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre *Araucaria*

JEAN-MARIE VEILLON

RÉSUMÉ

VEILLON, J. M. (1980). Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre *Araucaria*. *Candollea* 35: 609-640. En français, résumé anglais.

Les espèces du genre *Araucaria* endémiques à la Nouvelle-Calédonie, au nombre de 13, ont une architecture conforme aux modèles de Massart et de Rauh, définis par HALLÉ & OLDEMAN (1970). Cependant, une attention particulière est accordée à certaines espèces dont la physionomie offre des variations à l'intérieur de ces modèles. Une description du système racinaire est aussi présentée. Les résultats obtenus sont groupés dans une clé de détermination, utilisable sur le terrain.

ABSTRACT

VEILLON, J. M. (1980). Architecture of species of *Araucaria* from New Caledonia. *Candollea* 35: 609-640. In French, English abstract.

The architecture of the 13 species of *Araucaria*, endemic to New Caledonia, conform to Massart's and Rauh's models, as defined by HALLÉ & OLDEMAN (1970). Special attention is however given to certain species, showing variations within the limit of these models. The root system is also described. The identification key presented is based on the results obtained: it can be used in the field.

Les systématiciens qui se sont intéressés aux *Araucarias* néo-calédoniens: Brongniart & Gris, Bucholz, Carrière, Daniker, Forster, Hooker, Müller, Vieillard, GUILLAUMIN (1948, 1950), GAUSSEN (1970) et LAUBENFELS (1972), fondent leur diagnose essentiellement sur la morphologie des organes sexuels et sur celle des feuilles-écailles qui garnissent les axes. La classification des espèces, qui comporte une part inévitable de subjectivité, est faite en grande partie à partir de spécimens d'herbier, souvent défectueux ou très incomplets, tant en matériel qu'en information.

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967 35(2) 609 (1980)

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire
N° : 88 ex 1
Cote : B
Date : 11 MARS 1981

Il nous est paru souhaitable de rassembler, dans cette note, un ensemble de données de terrain, relatives au comportement des individus à différents stades de leur existence. Chez les *Araucaria* comme chez toute autre espèce, les structures morphologiques externes ainsi que leur variations se réalisent à partir d'un programme génétique de développement, dont les expressions atteignent les axes végétatifs aériens et souterrains, leur mode de croissance et leur agencement spatial. De telles structures globales et macroscopiques constituent ce qu'il est convenu d'appeler désormais "architecture végétale" (HALLÉ & OLDEMAN, 1970; HALLÉ & al., 1978; VEILLON, 1976). Toutefois, plus que la plupart des autres arbres, les *Araucaria* présentent une architecture simple et spectaculaire, d'utilisation aisée pour la reconnaissance des espèces sur le terrain.

C'est à l'époque du Gondwana que le genre *Araucaria* a atteint son maximum d'expansion, dans une zone comprise entre le 20^{me} degré de latitude nord et le 60^{me} degré de latitude sud; les fossiles découverts en Inde, en Afrique, en Amérique et en Australie, en témoignent (AUBRÉVILLE, 1965, 1973). L'aire de répartition des représentants actuels, beaucoup plus restreinte, se confine aux régions suivantes: la Nouvelle-Guinée avec 2 espèces et l'Australie avec 2 espèces, mais l'une d'elle: *A. cunninghamii* D. Don est commune aux deux régions, Norfolk une espèce, la Nouvelle-Calédonie avec 13 espèces et l'Amérique du Sud avec 2 espèces. Ce qui porte à 19 le total des espèces actuelles présentes à travers le monde (voir tableau ci-dessous).

Espèces	Aires de répartition actuelle				
	Amérique du Sud	Norfolk	Australie	Nlle-Guinée	Nlle-Calédonie
<i>A. angustifolia</i> (Bert.) O. Ktze . . .					x
<i>A. araucana</i> (Molina) Koch					x
<i>A. heterophylla</i> (Salisb.) Franco		x			
<i>A. bidwillii</i> Hooker			x		
<i>A. cunninghamii</i> D. Don			x	x	
<i>A. hunsteinii</i> K. Schum.				x	
<i>A. subsp.</i>					x(13)

GUILLAUMIN (1948) mentionne cinq Araucarias: *A. balansae*, *A. cookii*, *A. montana*, *A. muelleri*, *A. rulei*. En 1949, le botaniste américain J. T. Bucholz, de passage dans l'île, fait la découverte de trois nouvelles espèces: *A. bernieri*, *A. biramulata*, *A. humboldtensis*. En 1954, SARLIN (1954) complète la description des 8 espèces connues et, en 1956, VIROT met l'accent sur le milieu écologique. En 1972, LAUBENFELS décrit cinq nouvelles espèces: *A. luxurians*, considéré auparavant comme une variété de *A. columnaris* anciennement *A. cookii*, *A. laubenfelsii*, *A. nemorosa*, *A. scopulorum*, *A. schmidii*, et porté ainsi à treize le nombre d'espèces endémiques, recensées en Nouvelle-Calédonie.



Carte 1. — Répartition géographique des *Araucaria* en Nouvelle-Calédonie.

Fonds Documentaire

N° : 84/80/00098

Cote 3 6 000 23 ex 1

Date 11 MARS 1988

Les *Araucaria* se caractérisent, dans cette île, par une répartition géographique relique qui intéresse les zones côtières, les formations climatiques de basse et de moyenne altitude et certains sommets au-dessus de 1000 m. Ce sont des espèces grégaires qui cependant, à l'inverse de leurs homologues papous (GRAY, 1973) ne forment jamais de massifs forestiers denses. Bien au contraire, elles fuient les espèces environnantes plus compétitives (AUBREVILLE, 1965, 1973), en colonisant en population clairsemée les pentes escarpées et ensoleillées des thalwegs et les crêtes sommitales.

De telles zones ouvertes s'observent fréquemment là où le substrat géologique est ultrabasique. C'est ainsi que la majeure partie des espèces trouve refuge sur les massifs miniers (cf. carte 1), là où des facteurs de température et d'humidité compensent la médiocrité du sol. On peut donc qualifier ces espèces de saxicoles; tout comme *A. columnaris* trouve son optimum écologique sur les rochers calcaires soulevés, ou *A. rulei* sur des cuirasses ferrallitiques. Leur distribution à travers tout le pays peut se résumer comme ci-dessous.

a) *Du littoral à environ 200 m d'altitude*

A. columnaris (Forster) Hooker, le "pin colonnaire" qui est de loin l'espèce la plus répandue. Originaire des stations sur calcaires (île des Pins, Loyauté), il s'observe également au sud de la Grande-Terre sur les falaises ultrabasiques plongeant dans la mer. Abondamment cultivé sur plusieurs types de sols, il présente, de ce fait, quelques variations (GUILLAUMIN, 1950). Les mélanésiens en ont fait le symbole du sexe masculin. Cet arbre peut atteindre exceptionnellement 60 m de hauteur et 1.50 m de diamètre (les mensurations données par GUILLAUMIN, 1950: 100 m de hauteur, et 10 m de tour sont erronées).

A. nemorosa Laubenf.: un arbre de 20-30 m, qui s'observe en mélange avec l'espèce précédente. Il est localisé à l'extrémité sud de la Grande-Terre (Port-Boisé) vers 50 m, sur un promontoir coiffé d'une cuirasse ferrugineuse en voie de démantèlement.

A. luxurians (Brongn. & Gris) Laubenf.: un arbre de 20-30 m, qui croît en petits peuplements, à basse altitude, sur les versants des massifs miniers, dans le sud en particulier. Sa croissance remarquablement régulière, surtout en période de jeunesse, fait de lui une espèce ornementale très appréciée.

A. scopulorum Laubenf.: un arbre de 15-20 m qui se trouve à basse altitude sur certaines pentes péridotitiques, dominant la côte est (Thio-Houaïlou).

b) *Dans les formations forestières de moyenne altitude de 300 à 800 m*

A. biramulata Buchholz, qui est un arbre de 20-30 m, se trouvant çà et là, sur les fortes pentes encadrant les thalwegs sur péridotites.

A. bernieri Bucholz: un arbre de grande taille, atteignant parfois plus de 50 m de hauteur, qui s'observe fréquemment dans les thalwegs et sur leurs rebords, surtout dans le massif péridotitique du sud. Il existe également dans le nord-ouest (Tiébaghi-Poum).

A. subulata Vieill., qui est une espèce voisine de la précédente, poussant en forêt humide, entre 500 et 900 m dans le sud sur péridotites.

A. rulei Müller est un arbre de 20-25 m (et non pas 50 m comme le prétend GUILLAUMIN, 1950), qui pousse en peuplements clairsemés, entre 600 et 900 m. Parfois visible sur des crêtes dénudées, on l'observe plus communément sur les cuirasses ferrugineuses en voie de démantèlement, toujours en zone péridotitique (zones souvent nickelifères). De par sa localisation, c'est une espèce particulièrement menacée par l'exploitation minière. Son aire de répartition s'étend du massif minier du sud (au nord de Nouméa), au centre et au nord-ouest.

c) De 800 à 1500 m

A. mulleri (Carrière) Brongn. & Gris, qui est un arbre de 20-25 m, reconnaissable à ses gros rameaux, se localise au sud du territoire sur péridotites et sur gabbros. On l'observe soit dans les formations forestières humides, entre 800-1000 m, soit assez exceptionnellement dans les maquis sur cuirasse, vers 250 m.

A. humboldtensis Bucholz, qui est un arbre de 15-20 m, croît uniquement dans les formations forestières ou para-forestières du sud, entre 900 et 1400 m.

A. montana Brongn. & Gris: un arbre de 30 m en moyenne, qui est très répandu au centre et au nord du territoire. Il croît isolé ou en peuplements denses, entre 800 et 1200 m, normalement sur les terrains ultrabasiques. Toutefois, il a été signalé dans le nord-est sur les schistes entre 600 et 1000 m.

A. laubenfelsii Corbasson est un arbre de 15 à 20 m, qui s'observe en peuplements parfois denses, entre 700 et 1000 m, dans le massif péridotitique austral, et dans quelques massifs miniers isolés du nord-ouest.

A. schmidii Laubenf.: un arbre de 20-30 m, récemment décrit, qui n'a été observé que sur les crêtes du massif du Panié (nord-est du territoire), vers 1500-1600 m.

L'aire de répartition des espèces endémiques a été résumée sur la carte ci-jointe.

Les 19 espèces actuelles du genre *Araucaria* ont été regroupées en trois sections (GAUSSEN, 1970), *A. bildwillii*, espèce endémique en Australie de l'Est, les deux espèces d'Amérique du Sud; *A. araucana* et *A. angustifolia* (DO AMARAL, 1943) font partie de la section "Columbea". Ces individus ont une germination hypogée, 2-3 cotylédons et des feuilles plates et larges.

Il n'y a qu'un représentant dans la section "Intermedia" *A. hunsteinii*, endémique à la Nouvelle-Guinée. Chez cette espèce, la germination est épigée

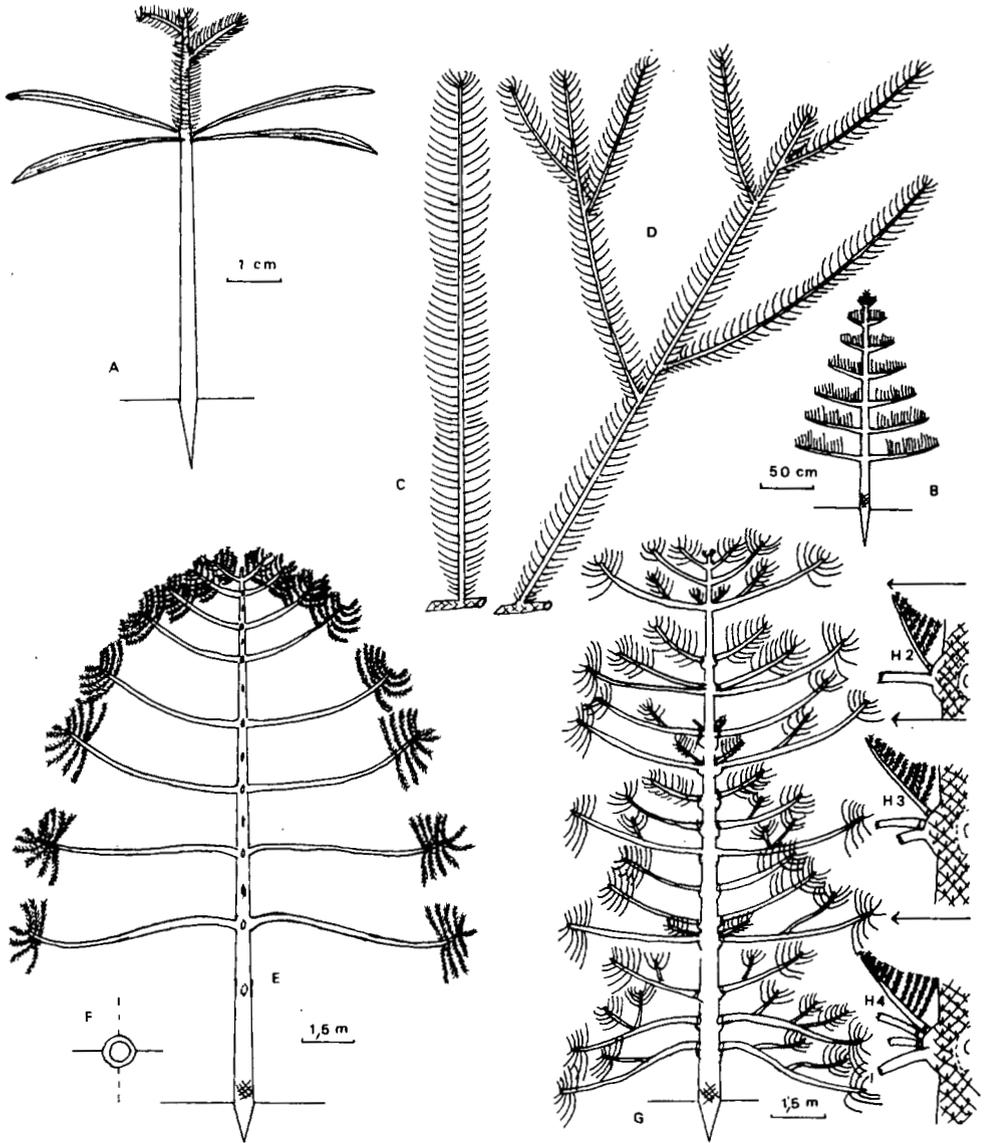


Fig. 1. — **A**, plantule de 2 mois. **B**, forme jeune d'*Araucaria* présentant des ramilles disposées en dièdre. **C**, ramille avec des constrictions au niveau des feuilles en écailles, témoignant d'une activité rythmique de l'apex. **D**, ramille d'*Araucaria biramulata* pourvue de ramifications au niveau des étranglements. **E**, silhouette d'*Araucaria muelleri*. **F**, diagramme symbolisant l'implantation de 4 branches en pseudo-verticille. **G**, silhouette d'*Araucaria montana* (sa physionomie rappelle également celle des *A. biramulata* et *A. laubenfelsii*). **H2**, **H3**, **H4**, détails des 2^{me}, 3^{me} et 4^{me} générations d'axes.

et les plantules, pourvues de 2 cotylédons. La morphologie des feuilles rappelle celle du groupe précédent.

La section "Eutacta" englobe les espèces dont la germination est épigée, les plantules pourvues de 4 cotylédons et des feuilles-écailles, fréquemment étroites (fig. 1, A). Appartiennent à cette section les 13 espèces néo-calédoniennes, et *A. cunninghamii*, présente en Australie et en Nouvelle-Guinée ainsi que *A. heterophylla*, endémique à l'île Norfolk. Les espèces de cette section, ainsi que *A. hunsteinii* de la section précédente possèdent une graine munie de deux ailes plus ou moins développées, alors que dans la section "Colymbea", les graines ne sont pas ailées. D'après GAUSSEN (1970), la présence d'ailes sur les graines constituerait un caractère primitif, l'évolution tendant à les faire disparaître. Les 19 espèces et leur section respective ont été groupées dans le tableau ci-dessous.

Section	Origine				
	Amérique du Sud	Norfolk	Australie	Nlle-Guinée	Nlle-Calédonie
<i>Colymbea</i>	2		1		
<i>Intermedia</i>				1	
<i>Eutacta</i>		1	1	1	13

ARCHITECTURE VÉGÉTATIVE

Les *Araucaria* néo-calédoniens présentent des caractéristiques semblables pour toutes les espèces quant à leur développement depuis le stade juvénile jusqu'au stade de jeune arbre de 3 à 7 m, ainsi qu'à leur fonction sexuée; cette dernière n'intervient pas dans l'expression de leur physionomie. Leur croissance se réalise, pour certains d'entre eux, selon le modèle de Massart et pour d'autres, selon le modèle de Rauh. Au-delà du stade de jeune arbre, certaines espèces appartenant à l'un ou l'autre de ces modèles voient leur physionomie soumise à quelques modifications dues à un nouveau comportement de leurs axes secondaires et tertiaires.

Le système aérien

Des éléments architecturaux, communs à l'architecture de toutes les espèces, s'observent aussi bien dans la croissance de la plantule que dans celle du tronc, aussi bien dans le comportement des branches que dans la distribution des organes sexués. Nous donnerons d'abord ces éléments architecturaux communs, avant de discuter les caractéristiques propres à certaines espèces.

La plantule

La jeune plantule (fig. 1, A) présente un axe hypocotylé de 4-7 cm, surmonté de 4 cotylédons linéaires aciculés. En se développant, la jeune tige se garnit de feuilles-écailles imbriquées, plus ou moins concaves, lancéolées et souples, agencées selon une disposition spiralée (GUILLAUMIN, 1950). Celle-ci, par la suite, se modifie très lentement et tendent vers un élargissement et une forme carennée plus ou moins accentuée selon les espèces, en même temps qu'elles deviennent de plus en plus sclérophylles. Les 3-5 premiers axes secondaires sont courts et se développent rapidement. Leur implantation sur le jeune tronc s'opère de façon alterne et diffuse. A ce stade, les cotylédons n'assurent plus de fonction chlorophyllienne. Ils peuvent néanmoins demeurer quelques temps, à l'état sec, sur l'hypocotyle.

Le tronc

Il se présente comme un monopode orthotrope, édifié par un méristème apical dont le fonctionnement, très tôt, apparaît rythmique. Une telle croissance détermine l'insertion des branches en pseudo-verticilles, séparées par des inter-étages réguliers. Le ralentissement de l'activité du méristème apical, favorise celle des méristèmes latéraux, édificateurs de branches. Ce transfert de dominance (MASSART, 1923) contribue à la formation d'une nouvelle unité de croissance, à la fois sur le tronc et sur les branches. Avec un tel processus, le tronc peut atteindre plusieurs dizaines de mètres, voire 60 m dans le cas de *A. columnaris* (LAUBENFELS, 1972). Quelle que soit l'espèce, la décroissance du tronc des *Araucaria* néo-calédoniens (diminution du diamètre du fût en fonction de sa hauteur) reste forte: 2-4 cm par mètre, alors que chez *A. angustifolia*, celle-ci reste faible, de l'ordre de 1 cm.

Cette édification se fait lentement, surtout chez les espèces croissant en terrain ultrabasique. Il est logique de penser que chaque année, on assiste à la formation d'un pseudo-verticille d'axes secondaires. C'est effectivement le cas normal de *A. columnaris*. Cependant, on a vu chez cette espèce, sur des rejets vigoureux de souche ou de tige, apparaître trois étages dans l'année. Il n'est pas certain par contre, chez les autres espèces, qu'il y ait formation d'un verticille chaque année. Des observations, in situ, faites sur *A. laubenfelsii* adulte, ont permis de constater que le tronc, au cours d'une année, n'a crû que de quelques millimètres (mensuration faites au Mont Do, le 26 juillet 1975, après repérage en juillet 1974).

Les branches secondaires

Dans le genre *Araucaria*, la ramification est constituée d'axes secondaires sylleptiques (HALLÉ & al., 1978) de faible diamètre, insérés en profondeur dans

le tronc. Cette particularité, qui s'observe aussi chez les *Pinus* ou les *Abies*, est absente des *Agathis*. Chez cette autre Araucariacée, l'insertion des branches rappelle celle d'une angiosperme. Sur *Araucaria*, la base de l'axe secondaire est enveloppée d'une excroissance du tissu du tronc, formant un bourrelet circulaire et persistant, siège de nombreux méristèmes latents. Les axes secondaires servent de support à des ramilles, sorte d'axes de troisième ordre, également sylleptiques, garnis de feuilles-écailles dont les fonctions principales sont d'assurer la photosynthèse et la reproduction.

Sur les jeunes plantules, la ramification ne comporte que des axes secondaires à faible développement, munis de feuilles-écailles aciculaires, à phyllotaxie spiralée. Lorsque le tronc atteint 20-30 cm, les axes secondaires sont pourvus de ramilles à feuilles-écailles plus élargies.

A partir de 40-50 cm, les axes secondaires sont insérés en pseudo-verticilles, séparés par des inter-étages dont la longueur varie selon l'espèce, de 3 à 4 cm. Le nombre des branches par étage, varie lui aussi: 4-5 pour *A. muelleri*, *A. rulei*, *A. montana*, *A. laubenfelsii*, *A. biramulata*; 5-7 pour *A. columnaris*, *A. nemorosa*, *A. luxurians*, *A. bernieri*, *A. subulata*, *A. humboldtensis*, *A. scopulorum*, *A. schmidii*. Ce caractère morphologique servira de critère de base dans notre clé de détermination.

Les branches sont formées de plusieurs unités de croissance juxtaposées, conséquence du rythme apical déjà constaté par MASSART (1923). Sur une jeune branche, entièrement garnie de ramilles, les unités de croissance sont visibles, à la fois grâce au tassement vers leur sommet des spires génératrices de feuilles-écailles, et à la différence de longueur des ramilles elles-mêmes: plus grandes vers la base de l'unité de croissance, plus réduites à leur sommet (aspect sinusoïdal).

Au fur et à mesure de la croissance, les branches peuvent avoir deux comportements différents selon les espèces:

- elles peuvent être à croissance horizontale, et présenter les caractéristiques classiques des axes plagiotropes (HIGGINS, 1969; MASSART, 1923). L'arbre se conforme alors au modèle de Massart (HALLÉ & OLDEMAN, 1970; HALLÉ & al., 1978). *A. humboldtensis* reproduit, d'une façon permanente, au cours de son existence, l'intégralité de ce modèle. Les espèces suivantes: *A. bernieri*, *A. columnaris*, *A. luxurians*, *A. nemorosa*, *A. schmidii*, *A. scopulorum*, *A. subulata* ont une architecture conforme au modèle de Massart au cours des premiers temps de leur existence; des modifications architecturales apparaîtront par la suite;
- les branches peuvent présenter au contraire une croissance verticale ou à tendance verticale, parfois masquée par un affaissement. Ce sont alors des axes orthotropes, et leur extrémité en croissance conserve d'ailleurs toujours l'orientation verticale (HALLÉ & OLDEMAN, 1970; HALLÉ & al., 1978). L'architecture de l'arbre est conforme dans ce cas au modèle de Rauh. *A. muelleri* et *A. rulei* reproduisent d'une façon permanente, au cours de leur existence, l'intégralité de ce modèle. Les espèces suivantes: *A. biramulata*, *A. laubenfelsii*, *A. montana* restent conformes, au début de

leur existence, au modèle indiqué, des modifications apparaissent par la suite.

Les ramilles

Sur le jeune plant comme sur le jeune arbre de 4-6 m, les ramilles, dont l'activité apicale est rythmique (fig. 1, C-D), s'insèrent latéralement de façon diffuse, le long de l'axe secondaire, suivant le plan horizontal. Leur développement varie, selon les espèces, de 20 à 50 cm. Lorsqu'elles ont atteint leur allongement maximal, elles s'élaguent et ne sont pas remplacées, quel que soit le comportement de l'axe secondaire. Chez *A. biramulata*, les ramilles portent normalement et tôt, des ramifications de faible développement, issues de quelques méristèmes latéraux actifs (fig. 1, D).

Ainsi tous ces caractères réunis, engendrent chez les jeunes individus un port cône plus ou moins net selon les espèces. Une telle silhouette va se modifier avec l'âge.

La sexualité

Chez les *Araucariaceae*, *Agathis* et *Araucaria*, la sexualité se manifeste sous la forme de cônes unisexués. Ces organes sont produits en position terminale, par des ramilles spécialisées, dans le cas du genre *Araucaria*. Deux possibilités peuvent se présenter selon les espèces:

- la dioécie, réalisée dans *A. angustifolia* (BANDEL & GURGEL, 1967), *A. araucana* (DO AMARAL, 1943);
- la monoécie que l'on constate sur *A. cunninghamii*, *A. hunsteinii*, *A. bidwillii*, *A. heterophylla* (DO AMARAL, 1943), ainsi que sur toutes les espèces néo-calédoniennes. Pour ces dernières, la monoécie avait été remarquée par MOORE en 1894, et vérifiée plus tard par plusieurs auteurs (GAUSSEN, 1970; GUILLAUMIN, 1950; LAUBENFELS, 1972).

La répartition de la sexualité sur un même individu s'établit comme suit: les cônes femelles dans la partie sommitale de l'arbre, sur les pseudo-verticilles de branches les plus récents; les cônes mâles dans les portions moyenne et basale de l'arbre. Entre les parties mâle et femelle, existe une zone de transition, particulièrement nette sur les arbres âgés et dans laquelle plusieurs pseudo-verticilles peuvent porter au niveau d'une même branche, les deux sexes qui restent toutefois séparés: les cônes femelles à l'extrémité apicale de la branche, sur de très jeunes ramilles, les cônes mâles sur les ramilles plus âgées et sur les répétitions partielles (voir plus loin) lorsqu'elles existent (fig. 2, A; photos 14 et 15). L'importance de cette zone de transition varie selon les espèces, voire les individus. Elle s'étend davantage sur les *Araucaria* à port

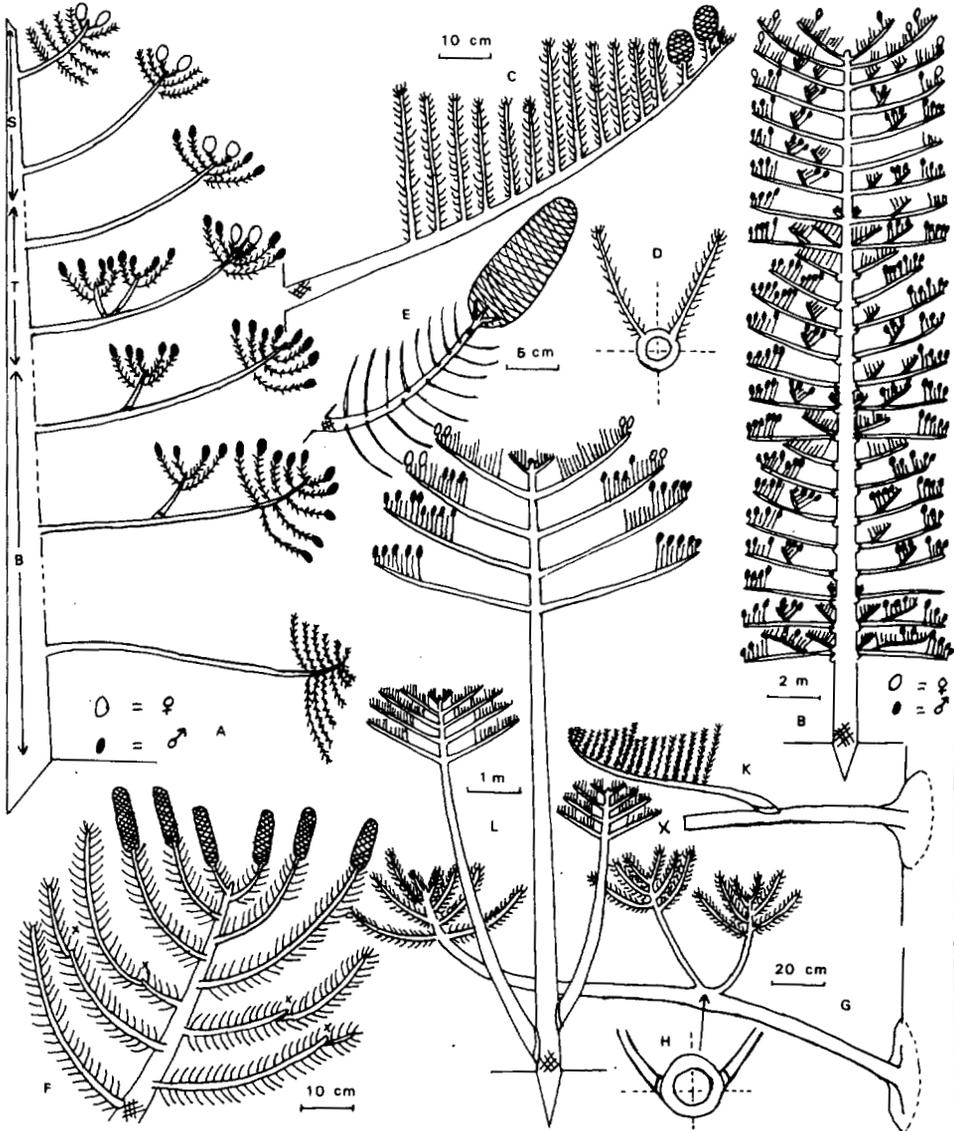


Fig. 2. — A, répartition spatiale de la sexualité chez *A. rulei* (S = zone sommitale; T = de transition; B = basale). B, chez un *Araucaria* colonnaire: *A. bernieri*. C, rameau à ramilles en dièdre portant des cônes femelles. D, position des ramilles en dièdre sur la branche. E, ramille portant un cône mâle avec détail de l'articulation. F, croissance sympodiale des ramilles mâles après la chute de leur cône. G, branche d'une unique génération pourvue de réitérations partielles. H, détail de leur insertion. K, branche décapitée (X) — une réitération partielle la prolonge. L, *A. humboldtensis* avec 2 réitérations complètes issues du tronc.

colonnaire (*A. columnaris*, *A. bernieri*). Selon nos observations, en aucun cas elle n'affecte plus d'une vingtaine de pseudo-verticilles (fig. 2, B).

Les premiers cônes produits par un jeune arbre sont femelles. C'est par exemple le cas chez *A. columnaris*, entre 15 et 20 ans. Ils n'affectent qu'un nombre restreint de ramilles, 4 par exemple, courtes et groupées vers l'extrémité d'une même branche (fig. 2, G); toutes les branches d'un même pseudo-verticille n'en portent pas. Sur des individus plus âgés à port colonnaire, par exemple, les cônes femelles sont plus nombreux et affectent presque tous les pseudo-verticilles de branches situées sur une hauteur comprise entre le sommet jusqu'à 5-8 m en dessous.

Les cônes mâles apparaissent simultanément sur d'autres ramilles, beaucoup plus nombreuses, quel que soit leur degré de développement. Seules les ramilles les plus âgées ayant achevé leur croissance et prêtes à tomber, ainsi que les plus jeunes à peine dégagées de la zone de croissance au sommet de la branche, échappent à la sexualisation mâle.

À l'inverse des cônes femelles, les mâles ne se forment que sur des branches âgées. Sur les jeunes sujets, les premiers cônes femelles ne sont pas pollinisés par les premiers cônes mâles d'un même individu. C'est au moins le cas de *A. columnaris*, *A. muelleri*, *A. laubenfelsii*. La floraison mâle apparaît progressivement au fur et à mesure du vieillissement de l'arbre, et tend à devenir massive.

Une fois sa fonction accomplie, le cône mâle se détache de la ramille au niveau de l'articulation qui le rattache à elle (fig. 2, E). Certaines ramilles, dans la mesure où elles n'auraient pas atteint leur allongement complet au moment de l'apparition des cônes mâles, prolongent leur croissance au moyen d'un mécanisme sympodial (fig. 2, F). Dans ce cas, un ou parfois deux méristèmes latéraux, localisés près de l'articulation, élaborent un ou deux relais qui s'allongent jusqu'à ce que l'ensemble formé par la ramille mère et son relais atteigne la longueur d'une ramille végétative normale (fig. 2, F).

Quel que soit leur sexe, les ramilles n'engendrent qu'un seul cône au cours de leur existence. On peut donc les qualifier de monocarpiques puisque même dans le cas de la formation d'articles de croissance chez la ramille mâle, la mort intervient sans qu'il y ait apparition d'un autre cône, lorsque la longueur normale a été atteinte.

On peut penser que si les ramilles mâles, étant donné leur nombre, devaient disparaître après la chute des cônes, comme dans le cas des ramilles femelles, la fonction chlorophyllienne se trouverait soudainement réduite de $\frac{2}{3}$ au moins de son activité, entraînant, par voie de conséquence, un affaiblissement du métabolisme, voire peut-être la mort de l'arbre.

La périodicité de la floraison: elle varie selon l'âge de l'individu, et dénote un phénomène épisodique ou annuel, et contagieux. Nous avons pu constater à Lifou sur des pins colonnaires de même taille (observations faites au sud de Kedaigne et au Cap des Pins, en octobre 1979), au sein d'une même population, la présence de cônes femelles en nombre variable. Certains arbres en outre, portent uniquement des cônes femelles, très gros, en voie d'éclatement. D'autres individus produisent des cônes femelles identiques en mélange

avec d'autres cônes beaucoup plus petits, situés d'avantage vers l'extrémité des branches apicales. C'est dire que pour ces derniers, la pollinisation s'est faite ultérieurement. La périodicité entre ces deux floraisons femelles serait peut-être espacée d'une année.

A l'intérieur de ces mêmes populations, rares étaient les individus couverts de cônes mâles au moment de ces observations. La périodicité de cette floraison serait plus facile à démontrer. En effet, le caractère contagieux du phénomène s'observe plus aisément: la couleur vert clair des cônes mâles tranche dans le feuillage vert sombre. D'après nos observations, cette périodicité serait plus espacée sur les arbres jeunes. C'est le cas de plusieurs *A. columnaris* âgés de 25 ans, plantés au Centre ORSTOM de Nouméa. Ces derniers ont produit, en septembre-octobre 1978, des cônes mâles pour la première fois, sur les branches situées à mi-hauteur du tronc; cette année à la même époque, ces arbres en étaient entièrement dépourvus. Leur sommet contient par contre de très gros cônes femelles dont l'éclatement ne saurait tarder. Il semble que sur certains individus âgés, à port colonnaire, la périodicité de la floraison mâle soit plus régulière, voire annuelle. C'est le cas d'un *A. columnaris* poussant à Plum (région du sud) et d'un *A. luxurians* à Thio (côte est). Ces individus ont fourni, depuis 1977 date des observations jusqu'à 1979 entre août et octobre, une quantité impressionnante de cônes mâles.

Il n'en va pas de même pour certaines espèces montagnardes, dont la localisation n'offre pas toujours les conditions idéales pour l'observation. C'est ainsi que nous ignorons tout de la périodicité des floraisons chez *A. humboldtensis*, *A. subulata*, *A. scopulorum*, *A. schmidii*. Par contre, le caractère épisodique de la floraison chez *A. muelleri*, *A. bernieri*, *A. montana*, *A. biramulata* doit être retenu, étant donné que plusieurs individus, appartenant à ces mêmes espèces, n'ont rien produit depuis plusieurs années.

La pollinisation a lieu entre juillet et septembre, période durant laquelle les écailles fertiles libèrent leur pollen en grande quantité, à tel point que l'on assiste chez *A. columnaris* en particulier, à des émissions ascendantes remarquables de loin. Ce qui justifie l'expression locale de "sapins qui fument" (région de Moméa). Transporté par le vent, le pollen atteint les jeunes cônes femelles à peine dégagés des ramilles qui les portent, et les féconde. Chez le pin colonnaire, la dissémination des graines a lieu 18 mois environ après la pollinisation, alors que la période requise est de deux ans et huit mois chez *A. angustifolia* (BANDEL & GURGEL, 1967). Après l'éclatement du cône, il subsiste à l'extrémité de chaque ramille femelle, un axe dressé autour duquel sont imbriquées les écailles fertiles, nommé "chandelle" par les forestiers.

Modification de la physionomie sur l'adulte

Les modèles de Massart et de Rauh, engendrent chez les Araucarias néocalédoniens qui les réalisent un port d'une régularité parfaite (HALLÉ & al.,

1978). Pour certaines espèces, cette régularité se trouve être perturbée au-delà du stade de jeune arbre, par l'apport d'éléments nouveaux. Si certains d'entre eux comme l'implantation des ramilles en dièdre ou la présence de réitérations partielles sur les branches modifient peu la physionomie de l'arbre, d'autres par contre, telles que l'installation de cimes emboîtées ou l'apparition de réitérations complètes y provoquent des "perturbations" plus profondes. En fait, elles correspondent à des modifications importantes, dans les limites des modèles architecturaux indiqués, et conduisant à ce que EDELIN (1977) appelle le diagramme architectural. Pour une espèce donnée, le diagramme architectural correspond à la manière par laquelle cette espèce réalise son modèle architectural. Par exemple, l'Euphorbiacée *Cocconerion balansae* Baill. (VEILLON, 1976), et l'*Araucaria muelleri*, faisant partie tous deux des formations forestières de moyenne altitude à la Montagne des Sources, relèvent du même modèle architectural, mais ils le réalisent de façons très différentes: leurs diagrammes architecturaux sont hétérogènes et leurs physionomies le sont aussi.

La disposition des ramilles: la première modification qui se produit chez l'arbuste consiste dans un changement de disposition des ramilles sur la branche. Au cours de leur période de jeunesse, toutes les espèces possèdent des ramilles dont l'insertion le long de la branche suit le plan horizontal, selon deux génératrices. Avec l'âge, l'implantation des ramilles se fait suivant une disposition en dièdre, les deux plans formés par les ramilles étant séparés par un angle mesurant 30 à 45° (fig. 2, D) vers l'extrémité, en s'ouvrant vers la base de la branche jusqu'à former un angle de 90°. Chez les jeunes arbres réalisant le modèle de Rauh, *A. muelleri* et *A. rulei* par exemple, cette disposition est fugace. L'orientation orthotrope de la branche va de pair très tôt avec l'implantation des ramilles en position hélicoïdale. Sur les vieux axes secondaires, la même disposition persiste, malgré l'affaissement de l'ensemble. Ces ramilles deviennent "ébouffées". Celles, situées en dessous de l'axe, s'allongent plus que les autres (fig. 3, C-F). Toutefois, chez *A. biramulata*, *A. columnaris*, *A. nemorosa*, *A. laubenfelsii*, *A. luxurians*, *A. montana*, la disposition en dièdre, visible sur les parties jeunes en particulier dans la région apicale des branches, s'estompe sur les parties âgées de façon plus progressive et plus lente que dans le cas précédent. Des ramilles ébouffées s'observent également sur les vieux axes secondaires. Par contre, sur les espèces suivantes, caractérisées par des ramilles grêles: *A. bernieri*, *A. humboldtensis*, *A. schmidii*, *A. scopulorum*, *A. subulata*, l'implantation en dièdre se réalise de façon permanente. En fin de croissance, l'affaissement des branches âgées ramène les ramilles vers le plan horizontal.

Sur le terrain, ces diverses dispositions des ramilles permettent d'emblée de sérier les espèces en trois groupes. Nous utiliserons ce caractère pour la clé de détermination.

La réitération partielle: l'apparition, chez certaines espèces, de réitérations au sens de OLDEMAN (1972) et HALLÉ & al. (1978), sur les branches adultes,

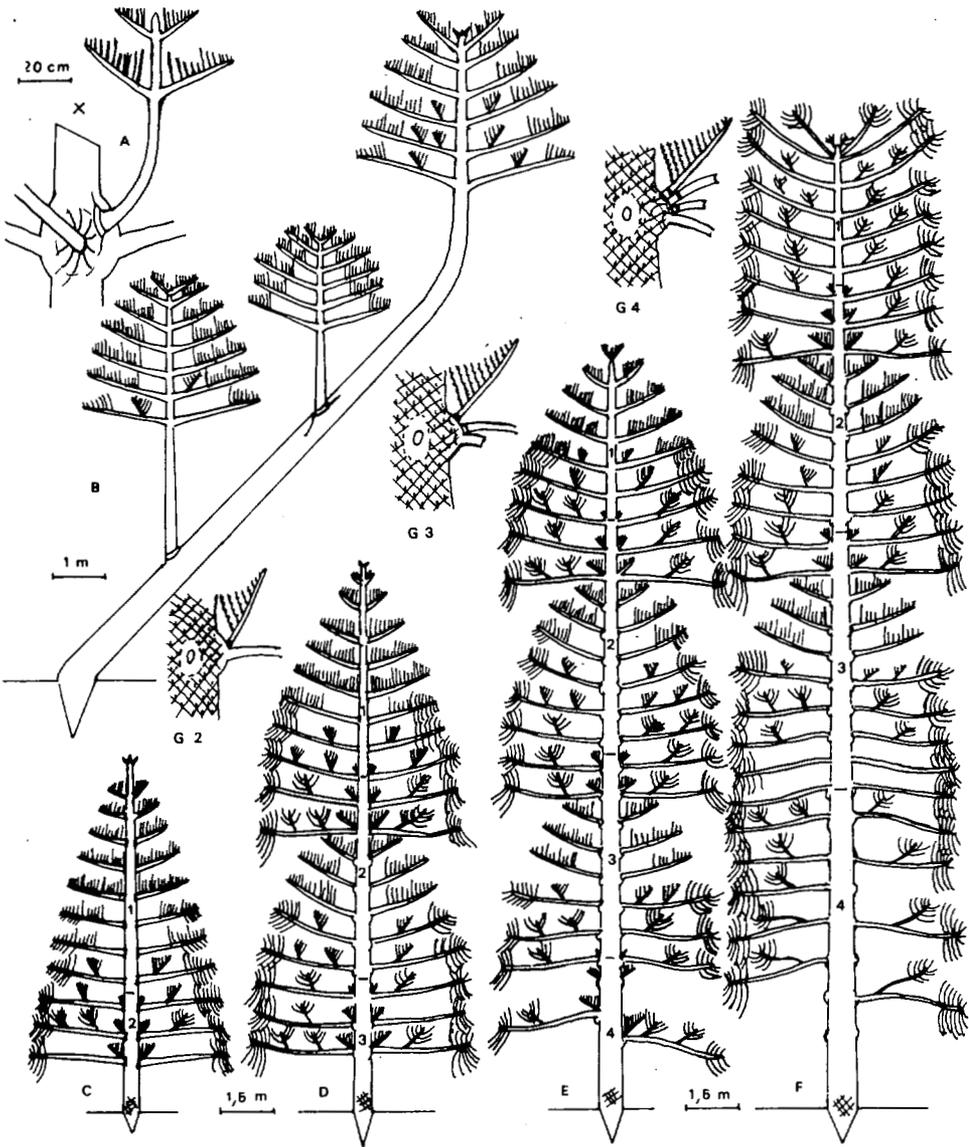


Fig. 3. — A, l'apex du tronc sectionné (X) permet le développement d'une réitération complète du pseudo-verticille d'axes immédiatement sous la section. B, apparition de réitérations complètes sur un tronc penché, mais éloignées de la zone apicale redressée. C, D, E, F, évolution des couronnes emboîtées formées par les générations successives de branches (1-2-3-4) chez *A. columnaris*. G2, G3, G4, détails de l'insertion des branches sur le tronc.

engendre une autre modification dans la physionomie du jeune arbre, sans que la régularité de sa silhouette en soit profondément perturbée. De telles réitérations se développent surtout dans la portion moyenne d'un axe secondaire lorsque celui-ci est affaîssé ou en voie d'affaîssement. Il n'y a jamais de réitérations partielles dans la zone apicale d'une branche, tant que l'apex est actif; par contre, elles prennent place lorsque l'apex disparaît pour des causes traumatiques (MASSART, 1923; fig. 2, K). Elles correspondent à des axes proleptiques (HALLÉ & al., 1978) de deuxième ordre, porteurs de ramilles stériles ou à sexualité uniquement mâle. Leur croissance, jamais importante, prend grossièrement l'orientation de l'axe qui les supporte (fig. 2, A, G, K). Leur fréquence varie selon les individus et en fonction de l'âge de l'axe porteur. Elles sont toutefois nombreuses sur les espèces à port colonnaires: *A. bernieri*, *A. columnaris*, *A. schmidii*, *A. subulata* et sur d'autres comme: *A. luxurians*, *A. nemorosa*, *A. scopulorum*, en nombre plus restreint et disposées fréquemment en pseudo-verticille sur *A. biramulata*, *A. laubenfelsii*, *A. montana*, par contre très rares sur *A. rulei*. De telles réitérations partielles ne s'observent jamais sur *A. muelleri* et *A. humboldtensis*. Chez la première espèce, les axes secondaires ont une longévité importante, favorisant un allongement qui peut dépasser 4 m. Il semble donc que l'activité du méristème apical maintienne l'inhibition des latéraux qui demeurent en latence jusqu'au moment de l'élagage (fig. 1, E). Chez la seconde espèce, les axes secondaires ont par contre un faible allongement, guère plus de 1 m. Leur élagage rapide empêche toute activité possible des latéraux (fig. 2, L).

Des réitérations partielles existent également sur les espèces introduites en Nouvelle-Calédonie comme plantes ornementales: *A. bidwillii*, *A. heterophylla* et *A. cunninghamii* ainsi que sur *A. hunsteinii* (documents F. Hallé, Bulolo-Morobe, District P.N.G., août 1972), et *A. angustifolia* (documents J. M. Walter, Brésil, 1968).

La réitération complète: la régularité de la silhouette est rompue dès l'apparition de réitérations complètes. Elles sont issues de méristèmes proleptiques, uniquement à partir du tronc, et correspondent parfaitement à la définition donnée par OLDEMAN (1972), et HALLÉ & al. (1978). A l'inverse des réitérations partielles, leur présence est toujours liée à des cas traumatiques divers. Elles peuvent apparaître le long du tronc, mais toujours éloignées de la zone apicale (MASSART, 1923). Elles interviennent à ce niveau lorsqu'il y a disparition accidentelle de l'apex, ce qui arrive fréquemment sur les individus exposés au vent ou dans le cas d'une descente de cîme occasionnée par une sécheresse prolongée. Cette décapitation lève l'inhibition de 1 à 5 rejets orthotropes au niveau du pseudo-verticille le plus proche de la cassure (fig. 3, A). Au fur et à mesure du développement, une concurrence se fait sentir au profit d'un seul ou de deux rejets, engendrant chez certains arbres un tronc fourchu.

D'autres causes peuvent engendrer des réitérations complètes. Un déracinement ou une topographie accentuée, par exemple, oblige l'arbre à croître penché, et permet de ce fait l'implantation de tels axes. Il est à remarquer que

lorsque le cas se produit, la zone apicale d'un tel individu croît toujours verticalement (MASSART, 1923; fig. 3, B), ce qui arrive fréquemment pour les espèces habitant des falaises ou les pentes rocheuses, comme par exemple *A. columnaris* et *A. bernieri*.

La présence de rejets situés à la base du tronc de certains individus (fig. 2, L) peut être due à un cas traumatique lié au contexte dans lequel poussent ces individus: falaises ou crêtes rocheuses fortement exposées. Ce cas rare n'a été observé qu'à propos de trois espèces: *A. columnaris* (île des Pins), *A. humboldtensis* (Montagne des Sources), *A. schmidii* (Panié).

Le port colonnaire et les cimes emboîtées: le port cône, caractérisant les individus jeunes et les arbustes, se modifie au cours du développement pour devenir colonnaire. Ce dernier se trouve réalisé particulièrement chez *A. bernieri*, *A. columnaris*, *A. schmidii*, *A. subulata*. Sur de tels arbres âgés, le port colonnaire est dû à l'existence de plusieurs cimes emboîtées (nesting crowns: VEILLON, 1978), résultant de la succession de plusieurs "générations" de branches. Ce mécanisme original, qui n'est actuellement connu qu'en Nouvelle-Calédonie, en Nouvelle-Guinée et à Norfolk, mérite une description approfondie (cf. VEILLON, 1978).

Les figures C, D, E, F, de la figure 3 montrent que dans *A. columnaris*, les branches n'ont qu'une existence de courte durée, entre leur émission au sommet du tronc et leur chute. Ces branches, émises au niveau du méristème apical du tronc, constituent la première cime de l'arbre et nous les qualifierons de "branches de première génération". A mesure qu'elles vieillissent, la base des branches de première génération se trouve englobée dans la croissance en épaisseur du tronc; il se forme ainsi à la base de chacune de ces branches un bourrelet très caractéristique (fig. 3, G2, G3, G4), déjà signalé plus haut. Avant même que la branche de la première génération ne tombe, on voit apparaître, issues de son bourrelet basal, une ou plusieurs branches de deuxième génération, identiques aux précédentes. Ces nouveaux axes peuvent s'implanter sur toute la périphérie du bourrelet, mais ils le font généralement sur la partie supérieure. par la suite, les branches de première génération tombent, et l'ensemble des branches de deuxième génération va constituer une deuxième cime partiellement emboîtée sous la première. A leur tour, les branches de deuxième génération vont s'élaguer pour laisser la place à celles de troisième génération, l'ensemble constituant une troisième cime partiellement emboîtée sous la seconde.

Les cimes emboîtées ne sont clairement visibles que sur des pins colonnaires, poussant en zones abritées. Sur les grands sujets, exposés aux vents régnants, les branches sont souvent brisées et traumatisées, et présentent des allongements irréguliers, masqués par de nombreuses répétitions partielles. L'arbre offre un port cylindrique, flou, où il n'est plus possible de distinguer les cimes successives.

Il est important de noter que les branches des générations successives sont toujours émises sur le même bourrelet initial, entourant la base des branches d'origine, qui s'ovalise considérablement avec la croissance en épaisseur du tronc; ce qui a pour effet de permettre parfois l'implantation d'axes d'une

nouvelle génération entre les premiers axes d'origine: le nombre de branches d'un même pseudo-verticille peut alors doubler. Les générations successives de branches sont ainsi issues du tronc; en conséquence, le numéro d'ordre des axes qui se succèdent n'augmente pas: les ramilles, par exemple, sont toujours des axes de troisième ordre.

En dehors des espèces néo-calédoniennes, la succession de cimes emboîtées se réalise chez *A. heterophylla* (observations faites sur un individu planté) ainsi que chez *A. bidwillii* et *A. hunsteinii*. Il semble que pour les deux dernières espèces (documents F. Hallé), le mécanisme de succession ne s'opère plus au-delà de la troisième génération de branches.

Parmi les Araucarias néo-calédoniens, trois espèces se caractérisent par une seule génération d'axes secondaires: *A. muelleri*, *A. rulei* et *A. humboldtensis*. Chez les deux premières espèces, l'élagage des premiers axes intervient très tard; les branches ont donc la possibilité de s'allonger sur plusieurs mètres. Chez *A. humboldtensis* par contre, il est beaucoup plus rapide. Dans l'un comme dans l'autre cas, les méristèmes proleptiques, localisés au niveau des bourrelets du tronc, susceptibles d'engendrer de nouveaux axes comme pour les autres espèces, demeurent indéfiniment à l'état de latence. Il n'y a qu'une seule génération d'axes secondaires chez *A. angustifolia* qui, à bien des égards, a un comportement voisin de *A. muelleri*, mais chez l'espèce américaine, la spécialisation est plus poussée en ce sens que les axes secondaires qui forment l'unique cime, supportent un seul sexe (BANDEL & GORDEL, 1967).

Quelques observations du système racinaire

Pour compléter notre étude, et dans le but d'établir un parallèle entre les systèmes aérien et souterrain, nous résumons ici quelques observations que nous avons faites sur l'architecture du système racinaire de deux espèces: *A. rulei* et *A. columnaris*. Ces données bien que sommaires, ont été reprises et regroupées dans un contexte plus général par KAHN (1977).

Le système racinaire d'une plantule de 10-15 cm comporte un axe orthotrope, le pivot central, aussi long que l'axe aérien et 3-4 axes plagiotropes, les macrorhizes, insérés en groupe juste en dessous du collet (fig. 4, A). Des axes fins de troisième ordre à fonction d'assimilation, les brachyrhizes, s'insèrent vers l'extrémité des axes plagiotropes. On retrouve ce modèle de base sur des plants plus âgés de 30-50 cm. Toutefois, on distingue, à quelques centimètres sous les premiers axes plagiotropes, un second groupe de macrorhizes en début de croissance. Cette implantation des racines, que l'on peut qualifier de pseudo-verticillation au même titre que pour les axes aériens, dénote peut-être la présence d'un rythme dans le fonctionnement de l'apex du pivot central. A ce stade, les brachyrhizes plus nombreux sont entièrement couverts de nodosités mycorrhiziennes.

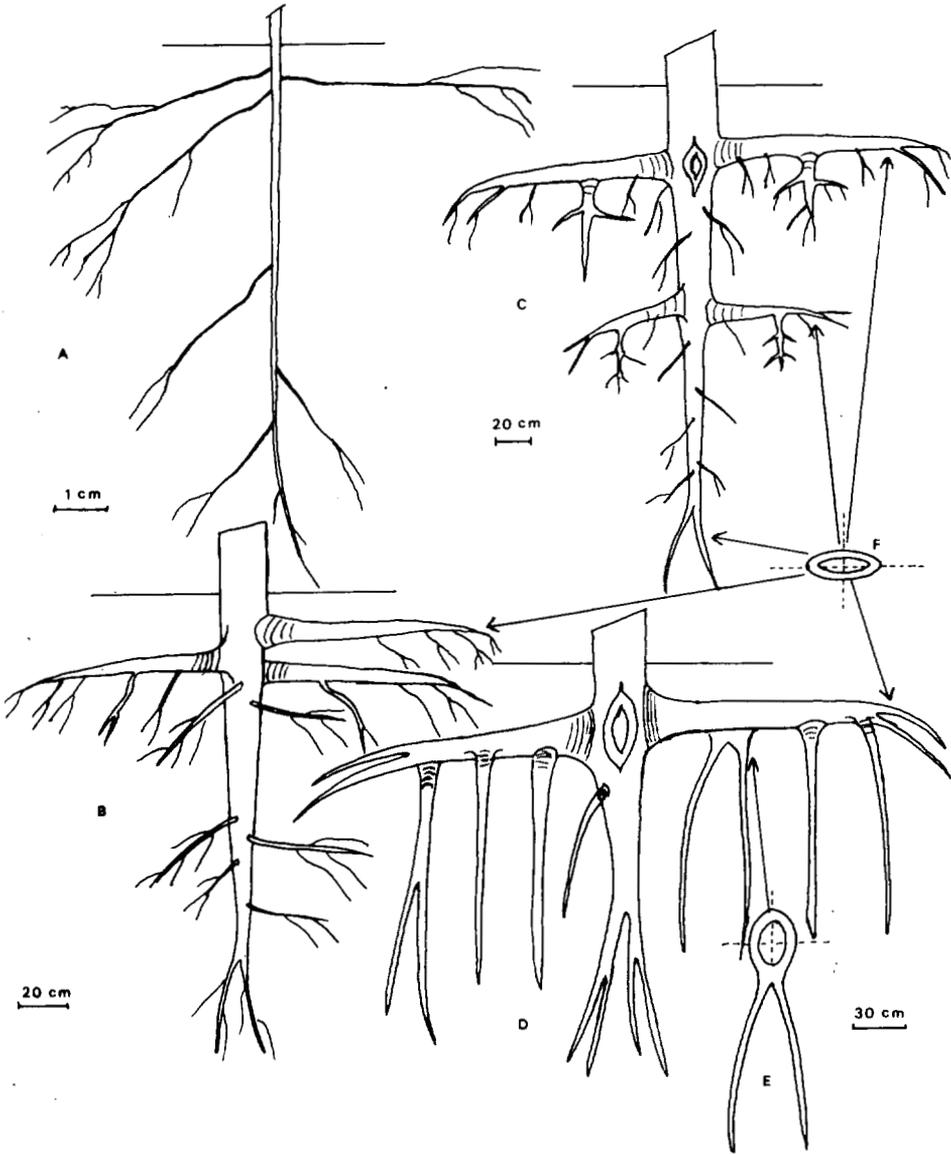


Fig. 4. — Le système racinaire. A, d'une jeune plantule. B, sur *A. rulei*: arbuste 3.5 m à Poro. C, sur *A. rulei*: arbre 20 m dans la Haute-Tontouta. D, sur *A. columnaris*: arbre 30 m dans la région de Houaïlou. E, détail de l'insertion d'un pivot latéral. F, diagramme indiquant la section de l'extrémité des macrorhizes.

Cinq jeunes arbres de 3-4 m, appartenant à l'espèce *A. rulei*, ont été observés dans la région de Poro (côte est) vers 300 m d'altitude, en zone abritée de piémont. Leur système racinaire évolue dans un sol gravillonnaire profond. Leur partie aérienne se conforme strictement au modèle de Rauh. Aucune réitération partielle ou complète n'est à signaler. La partie souterraine présente un pivot central, à section cylindrique de 10 cm de diamètre en dessous du collet. Sur ces cinq exemplaires, l'extrémité du pivot central est fourchue (bifide ou trifide). Il ne nous a pas été possible de définir l'origine de ces fourches: situées à 2 m de profondeur, elles se trouvent au contact d'un sol argileux compact. Les macrorhizes, au nombre de 3-4 par pseudo-verticille, ont également une section cylindrique à leur point d'insertion sur le pivot, et ovale vers l'extrémité (fig. 4, F). Il est à noter une infestation micorrhizienne sur les brachyrhizes de l'extrémité des axes et sur ceux implantés directement sur le pivot central jusqu'à une profondeur de 1-1.5 m (fig. 4, B).

Des travaux d'exploitation minière dans la Haute-Tontouta (région sud) vers 800 m d'altitude ont permis l'observation de la partie souterraine d'un *A. rulei* haut de 20 m, croissant sur un sol ferrallitique gravillonnaire profond sur une pente inférieure à 40% et exposée au sud-est. L'architecture aérienne de cet arbre se conforme parfaitement au modèle de Rauh. On décèle toutefois la présence de quelques réitérations partielles dans la portion médiane de l'arbre, vers la base et l'extrémité des branches.

Le schéma architectural décrit précédemment se trouve modifié par la présence de pivots adventifs insérés vers la partie médiane des racines plagiotropes. Ces derniers supportent à leur tour des macrorhizes et des brachyrhizes de dimensions plus modestes. Leur physionomie calquée sur celle du pivot central permet de conclure à des réitérations complètes (fig. 4, C).

L'architecture souterraine de deux *A. columnaris* a pu être observée, d'abord à l'Île des Pins, sur un individu de 25 m déraciné par le vent et qui poussait sur une dalle corallienne; puis dans la région de Houailou (centre est) sur un individu haut de 25 m lui aussi, déraciné pour des travaux routiers et qui poussait en plaine littorale sur un sol sableux et profond. La partie aérienne réalise le modèle de Massart, modifié par la présence de plusieurs cimes emboîtées. En outre de nombreuses réitérations partielles existent sur les axes secondaires appartenant à diverses générations. Sur l'individu de l'Île des Pins, le système racinaire qui est réduit à un seul pseudo-verticille d'axes possède un pivot central court (moins d'un mètre) et plusieurs réitérations complètes sur les macrorhizes courant en surface. La partie souterraine de l'individu de Houailou se caractérise par un pivot central de 1.5 m et par un pseudo-verticille de macrorhizes près de la surface. Ces derniers sont entièrement hérissés de pivots parallèles (réitérations complètes) (fig. 4, D). Cette architecture souterraine se rapporte à des espèces dont les axes aériens émettent des réitérations. Nous avançons l'hypothèse d'une corrélation entre l'apparition des réitérations aériennes et celles des réitérations souterraines. L'examen des Araucarias sans réitérations aériennes (*A. muelleri* et *A. humboldtensis*) et l'étude comparée chez les Araucarias du type *A. rulei* de système racinaire d'arbres d'âges divers, permettraient de tester notre hypothèse.

Clef des espèces néo-calédoniennes d'Araucarias, fondée sur l'utilisation de caractères de terrain

Dans le souci de faciliter la reconnaissance des diverses espèces sur le terrain, les différents caractères morphologiques fixés définitivement chez l'adulte et issus des structures externes analysées ci-dessus, caractères qui ne sauraient échapper à l'observateur, ont été repris sous forme de clef. Les facteurs écologiques tels que le sol, la climatologie, le régime des vents, la pluviométrie peuvent exercer leur influence sur la hauteur d'un individu, sur la longueur de ses ramilles, sur les dimensions des feuilles-écailles ou l'apparition tardive ou précoce des cônes et leurs dimensions. En aucun cas ils ne sauraient faire apparaître chez une espèce des différences dans les caractères utilisés dans la clef.

L'analyse des structures macroscopiques permet de distinguer chez les Araucarias endémiques, trois groupes à l'intérieur desquels les espèces ont été rapprochées par affinité de caractères.

- Arbres de 20-30 m; dès le stade jeune, pseudo-verticilles composés de 4-5 axes secondaires orthotropes. Implantation des ramilles à l'extrémité des axes secondaires adultes suivant une disposition hélicoïdale . . **Groupe I**
- Arbres de 30-60 m; à pseudo-verticilles composés de 5-7 axes secondaires plagiotropes dans la portion apicale du tronc; à pseudo-verticilles composés de plus de 7 axes secondaires dans la portion âgée du tronc. Ces derniers, plagiotropes, porteurs de nombreuses réitérations partielles, isolées. Implantation des ramilles à l'extrémité des axes secondaires âgés suivant une disposition hélicoïdale (extrémité ébouriffée) . . . **Groupe II**
- Arbre de 10 à 60 m; à pseudo-verticilles composés de 5-7 axes secondaires plagiotropes dans la portion apicale du tronc; pseudo-verticilles composés de plus de 7 axes secondaires dans la portion âgée du tronc. Implantation des ramilles sur les axes secondaires jeunes et adultes suivant deux plans formant un dièdre. Cime des arbres âgées toujours tubulaire **Groupe III**

Groupe I

- 1 Toujours 4 axes secondaires par pseudo-verticille. Ces axes pouvant s'allonger jusqu'à 4 m. Une seule génération d'axes secondaires. Cime des arbres âgés toujours arrondie
- 2 Pas de réitérations partielles sur les branches; ramilles grandes, 50-50 cm. Imbrication des feuilles en écailles très lâche sur l'axe. Cône mâle pouvant atteindre 25 cm. Cime en forme de candélabre. Uniquement localisé dans l'extrême sud de la Grande-Terre (cf. photo 1)
A. muelleri

- 2* Quelques réitérations partielles sur les branches; ramilles plus courtes 30-40 cm; imbrication des feuilles en écailles très resserrée sur l'axe. Cône mâle ne dépassant pas 15 cm, port conique régulier. Tronc blanchâtre (cf. photo 2) **A. rulei**
- 1* 4-5 axes secondaires par pseudo-verticille. Ces axes pouvant s'allonger jusqu'à 2.5 m. Plusieurs générations d'axes. Nombreuses réitérations partielles, elles-mêmes souvent disposées en pseudo-verticilles sur les axes secondaires âgés. Cime des arbres âgés toujours tabulaire
- 3 4 axes secondaires par pseudo-verticille. Implantation des branches des générations successives le plus souvent sur la partie supérieure du bourrelet de l'insertion
- 4 Feuilles en écailles à sommet aigu; imbrication ouverte sur l'axe. Ramille mâle se prolongeant, après la chute du cône, par un seul article-relais; localisé dans le sud de la Grande-Terre, de préférence en altitude (cf. photo 3) **A. laubenfelsii**
- 4* Feuilles en écailles à sommet arrondi. Imbrication serrée sur l'axe; ramille mâle se prolongeant souvent après la chute du cône par deux articles-relais. Réparti sur toute la Grande-Terre (cf. photo 4) **A. montana**
- 3* 5 axes secondaires par pseudo-verticille. Implantation des branches des générations successives sur toute la périphérie du bourrelet de l'insertion; ce dernier particulièrement bien développé. Ramilles normalement ramifiées (cf. photo 5) **A. biramulata**

Groupe II

- 1 Individus âgés à cime tabulaire
- 2 Grand arbre (60 m), axes secondaires 1-2 m; port colonnaire. Inter-étages irréguliers. A basse altitude sur calcaire dans le sud de la Grande-Terre, à l'Île des Pins et aux Loyautés. Plus rarement en terrain ultrabasique (cf. photo 6) **A. columnaris**
- 2* Arbre plus petit (30 m), axes secondaires 2-3 m; inter-étages réguliers. A basse altitude, toujours en terrain ultrabasique (cf. photo 7) **A. luxurians**
- 1* Individus âgés à cime toujours arrondie; tronc pouvant atteindre 30 m, axes secondaires de 2-3 m, inter-étages irréguliers. Localisation ponctuelle dans le sud de la Grande-Terre (Port-Boisé) (cf. photo 8) **A. nemorosa**

Groupe III

- 1 Individus de grande taille à port colonnaire. Axes secondaires pourvus de nombreuses réitérations partielles isolées
 - 2 Arbres pouvant atteindre 60 m. Cônes femelles gros (12×9 cm). Localisés surtout dans le sud de la Grande-Terre sur terrain ultrabasique
 - 3 Ramilles courtes 20-30 cm. Feuilles en écailles adultes petites, triangulaires et carénées ($2-3.5 \times 1.5-2$ mm), à imbrication serrée sur les axes. Jeunes cônes femelles de couleur glauque (cf. photo 9) **A. bernieri**
 - 3* Ramilles longues 30-50 cm. Feuilles en écailles, adultes, subulées ($4-6 \times 2-2.5$ mm) à imbrication ouverte sur les axes (cf. photo 10) **A. subulata**
 - 2* Arbre pouvant atteindre 30 cm. Ramilles courtes, 20 cm. Feuilles en écailles adultes, subulées ($4-6 \times 2$ mm) à imbrication très dense. Cône femelle presque sphérique. Localisé uniquement dans le nord-est de la Grande-Terre sur schistes (cf. photo 11) **A. schmidii**
- 1* Individus de petite taille 10-20 m
 - 4 Une seule génération d'axes secondaires. Ces derniers sont souvent groupés dans le tiers supérieur du tronc. Absence de réitérations. Elagage précoce des axes secondaires adultes. Localisé dans l'extrême sud de la Grande-Terre (cf. photo 12) ... **A. humboldtensis**
 - 4* Au moins deux générations d'axes secondaires. Quelques réitérations partielles. Port colonnaire (cf. photo 13) **A. scopulorum**

Cette note, qui complète la communication faite lors du "Quatrième Cabot Symposium" qui s'est tenu à Harvard Forest, Pethersham (Mass.) les 26-30 avril 1976, n'a pas d'autre prétention que de vouloir apporter quelques données nouvelles sur l'architecture des Araucarias néo-calédoniens. Dans cette optique, elle complète les critères classiques utilisés par D. J. de Laubenfels, dans sa révision du genre. Nous avons essayé de mettre en évidence les principaux caractères architecturaux et, dans certains cas, nous avons tenté une explication de leurs variations, pour une meilleure compréhension de la physionomie de ces arbres. Pour ce faire, nous nous sommes appuyés sur des critères morphologiques pris sur les individus dans leur milieu naturel. La clef a été rédigée dans le but de permettre l'identification des Araucarias sur le terrain, à l'aide des caractères de leur architecture végétative.



Photo 1. — *A. muelleri*. Arbre de 20 m. Montagne des Sources; forêt de moyenne altitude vers 800 m; sur roches ultrabasiqes. Octobre 1979 (cliché J. M. Veillon).

Photo 2. — *A. rulei*. Arbre de 25 m. Haute vallée de Tontouta dominant un maquis ligno-herbacé sur sol ferrallitique colluvionnaire vers 800 m. Octobre 1974 (cliché J. M. Veillon).



Photo 3. — *A. laubenfelsii*. Arbre de 20-25 m, Mont Do; dominant la forêt dense de moyenne altitude sur substrat ultrabasique vers 900 m. Septembre 1974 (cliché J. M. Veillon).

Photo 4. — *A. montana*. Petit arbre de 10 m. Lande sommitale vers 1000 m, sur sol ultrabasique; Mè Maoya. Juillet 1965 (cliché M. Schmid).



Photo 5. — *A. biramulata*. Arbre de 20 m. Prony, secteur de la Rivière Bleue; forêt de thalweg sur éboulis ultrabasiques. Décembre 1974 (cliché J. M. Veillon).

Photo 6. — *A. columnaris*. Arbre de 20-40 m. Lifou, secteur du Cap des Pins; dominant une forêt dense sur calcaire à basse altitude. Octobre 1979 (cliché M. Hoff).



Photo 7. — *A. luxurians*. Jeune arbre de 12 m. planté en août 1966 (propriété L. Veillon). présentant des axes de deuxième génération formant une première cime emboîtée. L'arbre est encore stérile. Thio. Novembre 1979 (cliché J. M. Veillon).

Photo 8. — *A. nemorosa*. Arbre de 15 m (cime arrondie) croissant en mélange avec *A. columnaris*. en forêt littorale humide sur substrat ultrabasique. Port-Boisé. Octobre 1979 (cliché M. Hoff).

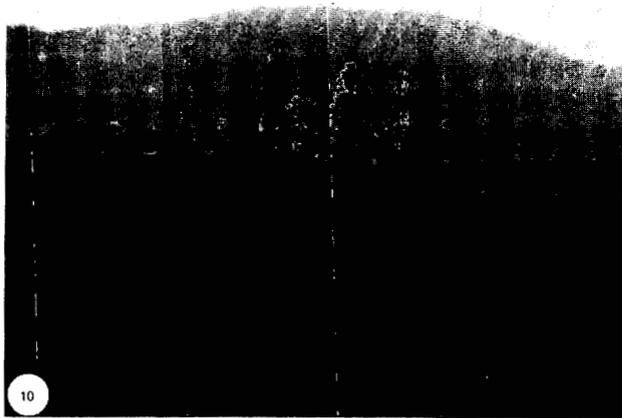
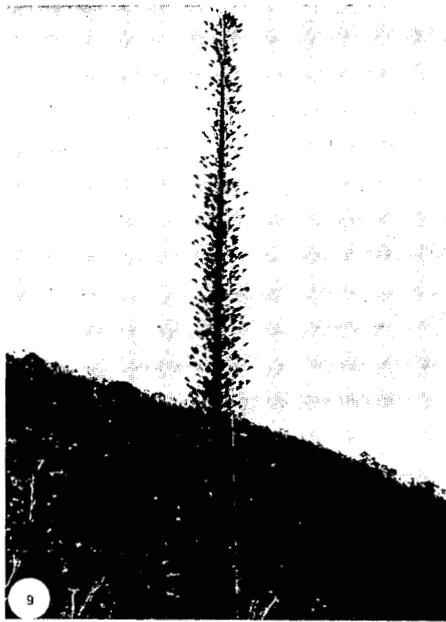


Photo 9. — *A. bernieri*. Arbre de 55 m dominant une forêt de thalweg sur sol ferrallitique gravillonnaire, près du col de Ouénarou. Novembre 1979 (cliché J. M. Veillon).

Photo 10. — *A. subulata*. Arbre de 50 m dominant une forêt dense de moyenne altitude sur substrat ultrabasique. Haute-Quinnée vers 800 m. Mai 1977 (cliché J. M. Veillon)



Photo 11. — *A. schmidii*. Arbre de 30 m dominant une formation arbustive altimontaine humide, sur substrat métamorphique; pente est du Mont Panié vers 1600 m. Décembre 1965 (cliché J. M. Veillon).

Photo 12. — *A. humboldtensis*. Arbre de 15 m en forêt dense humide de moyenne altitude, sur substrat ultrabasique. Montagne des Sources vers 900 m. Novembre 1979 (cliché J. M. Veillon).

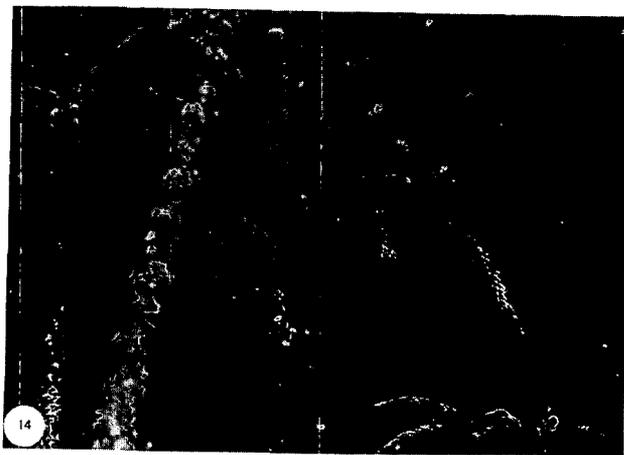


Photo 13. — *A. scopulorum*. Arbre de 20 m dominant un maquis ligno-herbacé clairsemé, sur sol ultrabasique érodé. Thio, région d'Ouroué. Novembre 1979 (cliché J. M. Veillon).

Photo 14. — Extrémité d'un axe secondaire, localisé dans la zone de transition sur un *A. rulei*, présentant les deux sexualités (cliché J. M. Veillon).



Photo 15. — Vue de dessus des réitérations partielles sur un axe d'un *A. rulei* présentant uniquement des ramilles à sexualité mâle (cliché J. M. Veillon).

REMERCIEMENTS

J'adresse mes sincères remerciements à mon ami F. Hallé pour l'aide précieuse qu'il a su m'accorder à l'occasion de cette note, ainsi qu'à tous mes collègues botanistes de Nouméa.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE, A. (1965). Les reliques de la flore des Conifères tropicaux en Australie et en Nouvelle Calédonie. *Adansonia*, sér. 2, 4(5): 481-492.
- (1973). Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace. *Adansonia*, sér. 2, 13(1): 5-35.
- (1973). Distribution des Conifères dans la Pangée — Essais. *Adansonia*, sér. 2, 13(2): 125-133.
- BANDEL, G. & J. T. A. GURGEL (1967). *Proporças do sexo em Pinheiro Brasileiro Araucaria angustifolia (Bert.) O. Ktze*: 209-220. St-Paulo V, 6 (Unico).
- DO AMARAL, J. F. (1943). *Dendrologia Florestal*: 12-18. Lisboa.

- EDELIN, C. (1977). *Sur l'architecture des Gymnospermes*. Thèse U.S.T.L.
- GAUSSEN, H. (1970). *Les Gymnospermes actuelles et fossiles*. fasc. 11: 1-75. Fac. Sci. Toulouse.
- GRAY, B. (1973). Distribution of Araucaria in Papua New Guinea. *Res. Bull.* 1: 1-56.
- GUILLAUMIN, A. (1948). *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle Calédonie et dépendances*. Office de la recherche scientifique, Paris.
- (1950). Forme de jeunesse des Conifères en Nouvelle Calédonie — Notulae systematicae. *Mus. Natl. Hist. Nat.* 14(1): 37-41.
- HALLÉ, F. & R. A. A. OLDEMAN (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*: 78-87, 94-102. Masson & Cie, Paris.
- R. A. E. OLDEMAN & B. TOMLINSON (1978). *Tropical Trees and Forests an architectural analysis*: 191-192, 199, 221-228, 298, 327. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- HIGGINS, M. D. (1969). *Grafting of Hoop Pine in Queensland*. 89 pp. Unpubl. report, Queensland Department of Forestry, Brisbane.
- KAHN, F. (1977). Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense. *Candollea* 32: 322-358.
- LAUBENFELS, D. J. (1972). Araucariaceae. In: A. AUBREVILLE & J.-F. LEROY (éds), *Flore de la Nouvelle Calédonie et dépendances*. *Gymnospermes* 4: 80-126. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris.
- MASSART, J. (1923). La coopération et le conflit des réflexes qui déterminent la forme du corps chez Araucaria excelsa R. Br. *Mém. Acad. Roy. Sci. Belgique Cl. Sci.*, sér. 2, 5(8): 1-33.
- MOORE, C. (1891). Document épistolaire adressé à M. Loyer à Kew, le 4 janvier 1894. *Arch. Roy. Bot. Gardens Kew*: 374.
- OLDEMAN, R. A. A. (1972). L'architecture de la forêt Guyanaise (thèse). *Mém. ORSTOM* 73.
- SARLIN, P. (1954). *Bois et forêts de la Nouvelle Calédonie*: 81-83. Ed. C.T.F.T., Paris.
- VEILLON, J. M. (1976). *Architecture végétative de quelques arbres de l'Archipel néo-calédonien*. 48-59. Thèse U.S.T.
- (1978). *Architecture of the New Caledonian species of Araucaria*. *Tropical Trees as Living Systems*: 233-245. Cambridge University Press.
- VIROT, R. (1956). La végétation canaque. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris)*, Sér. Bot. 7.
- WALTER, J. M. (1972-73-74). Les forêts d'Araucaria du Brésil méridional et des contrées limitrophes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar* 55: 193-196.