

UNIVERSITE DE PARIS VI, *Pierre et Marie Curie*
UNIVERSITE DE PARIS XI (Paris Sud), *Orsay*
INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE, *Paris-Grignon*

DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES
EN ECOLOGIE GENERALE
et production végétale

- Filière B : Ecologie des populations et des peuplements -

MENTION BOTANIQUE TROPICALE

MEMOIRE

de

Jean-Christophe PINTAUD

**ETUDE DE L'ECOLOGIE D'UN PEUPLEMENT
DE PALMIERS
EN FORET DENSE HUMIDE SUR ROCHES
ULTRABASIQUES ET SUR PENTES
DANS LE SUD DE LA NOUVELLE-CALEDONIE**

Stage effectué au laboratoire de Botanique du Centre ORSTOM de Nouméa
(UR 3HC Biodiversité végétale en Nouvelle-Calédonie)

L'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération

Directeur de stage : **Mr Tanguy JAFFRE** (*Botanique, ORSTOM Nouméa*)
Tuteur de Stage : **Mr Henri PUIG** (*Paris VI*)
Responsable de la filière : **Mr Robert BARBAULT** (*Paris VI*)

Soutenu le 8 Septembre 1994
devant la Commission d'Examen :

MM **Jean CLOBERT** (*Paris VI*) Président
Alain LACOSTE (*Paris XI*) Examineur
Henri PUIG (*Paris VI*) Examineur

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord Henri PUIG grâce à qui cette aventure néo-calédonienne a pu voir le jour alors que j'étais en Maîtrise de Biologie des Organismes et des Populations à Toulouse et recherchais les moyens de faire épanouir ma passion pour la Botanique en général et les palmiers en particulier dans le monde intertropical.

Ma gratitude va également à Tanguy JAFFRE qui m'a chaleureusement accueilli dans son Laboratoire et m'a donné les moyens de réaliser ce travail dans les meilleures conditions.

Jean-Marie VEILLON pour sa part, m'a été d'une aide inestimable pour l'identification de toutes ces plantes néo-calédoniennes que j'ai pu découvrir et dont j'ai rapporté un millier de photos et quelques centaines d'échantillons d'herbier.

Je tiens également à remercier toutes les personnes de l'ORSTOM qui m'ont encouragé et soutenu dans mes projets et notamment Bernard DENIS et Jean-Paul LESCURE à la Direction Générale.

Au Laboratoire de Phanérogamie du Museum National d'Histoire Naturelle, j'ai pu préparer activement mon stage en étudiant et classant les quelques mètres cubes d'échantillons de grande valeur des palmiers néo-calédonniens avec l'aide de Mr DARRIEULAT. Je remercie en outre Philippe MORAT, Catherine TIREL et Mr JOLINON pour l'accueil sympathique qu'ils m'ont réservé.

A Kew Gardens, la Mecque (ou plutôt le Paradis) de la Botanique et des botanistes, mes vifs remerciements vont à John DRANSFIELD qui m'a également apporté son soutien et son enthousiasme communicatif dans la préparation du stage. Le monticule de tirés à parts et d'ouvrages qu'il m'a gracieusement offerts constituent l'essentiel de ma bibliographie.

Enfin, je remercie les associations FOUS de PALMIERS (Chapitre français de l'International Palm Society) et CHAMBEYRONIA (Nouvelle-Calédonie) pour leur aide et leur soutien dans la préparation et au cours du déroulement du stage.

PLANCHES

Planche 1 : Situation géographique	p 3
Planche 2 : Caractères du milieu : roches apparentes	p 5
Planche 3 : Fiche floristique et structurale de la parcelle 2	p 7
Planche 4 : Fiche floristique et structurale de la parcelle 3	p 8
Planche 5 : Notations effectuées sur le milieu	p 14
Planche 6 : Caractères du milieu : matière organique	p 15
Planche 7 : Structure des populations en classes de diamètre	p 16
Planche 8 : Structure des populations en parcelles 2 & 3 en classes de stades de développement	p 17
Planche 9 : Tableaux III & IV	p 18
Planche 10 : Faciès rocheux : <i>Campecarpus</i> et <i>Actinokentia</i> dominants	p 23
Planche 11 : Faciès colluvionné : <i>Cyphokentia</i> dominant	p 24
Planche 12 : Croissance des troncs	p 30
Planche 13 : Croissance en diamètre chez <i>Basselinia</i> et <i>Cyphokentia</i>	p 31
Planche 14 : Caractères du milieu : Recouvrement de la litière et du s-étage	p 32
Planche 15 : Caractères du milieu : Recouvrement de la canopée	p 33

SOMMAIRE

INTRODUCTION	p 1
CHAPITRE I : <u>LE SITE D'ETUDE</u>	
1) Situation géographique	p 4
2) Conditions climatiques	p 4
3) Géologie et conditions édaphiques	p 6
4) La végétation et la flore	p 9
5) Choix, localisation et présentation des parcelles	p 9
CHAPITRE II : <u>SYSTEMATIQUE ET DESCRIPTION DES PALMIERS DE LA VALLEE DE LA RIVIERE BLEUE</u>	
1) Systématique	p 10
2) Description des espèces	p 10
CHAPITRE III : <u>ANALYSE DES STRUCTURES DE PEUPEMENTS EN RELATION AVEC LES CARACTERES DU MILIEU EN FORET DENSE SUR PENTE</u>	
<i>Matériel et méthodes</i>	p 13
1) Le peuplement de palmiers en milieu érodé-rocheux	p 19
2) Le peuplement en milieu colluvionné	p 20
3) Le peuplement en milieu intermédiaire	p 21
4) Le peuplement en bas de pentes	p 21
5) Le peuplement dans la forêt de transition	p 22
<i>CONCLUSION SUR L'ECOLOGIE DES PALMIERS SUR PENTES</i>	p 22
CHAPITRE IV : <u>ANALYSE DE CARACTERES BIODEMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS</u>	
1) Structure et dynamique des populations	p 25
2) Croissance des individus en diamètre sur 8 ans	p 27
3) Analyse de quelques caractères de la distribution des populations de <i>Basselinia</i> et de <i>Cyphokentia</i> en parcelle 3	p 29
CONCLUSION	p 34
BIBLIOGRAPHIE	
ANNEXES	
1 Supplément à l'analyse de l'écologie des peuplements de palmiers	
2 Liste annotée des espèces citées	
3 Formules mathématiques utilisées	
+ Cartes 1 à 10 : distribution des populations en parcelles 2 et 3 (sous pochette)	

INTRODUCTION

La Nouvelle-Calédonie abrite 32 espèces de palmiers, tous endémiques, appartenant à 17 genres dont 16 endémiques, parmi lesquels 15 sont mono- ou bispécifiques. Seul le genre *Basselinia* comprend 11 espèces en deux sections.

"Compte tenu de l'exiguïté du Territoire (19000 km²), une telle diversification de formes originales constitue certainement l'ensemble le plus remarquable connu dans le Monde." (MORAT, 1986)

Toutes les espèces sont présentes en forêt dense humide, à toutes les altitudes (de 0 à 1600 m) et 29 y sont strictement inféodées, 3 autres transgressent dans les maquis miniers, dérivés de la forêt dense.

Une analyse de la répartition des différentes espèces en fonction de l'altitude, des substrats géologiques et des secteurs phytogéographiques de l'archipel a déjà été réalisée (JAFFRE & VEILLON, 1989), mais aucune étude détaillée de l'écologie des palmiers néo-calédoniens -qui peuvent être très abondants en forêt- n'a encore été entreprise.

Pour commencer un tel travail, il a semblé opportun, durant le stage de D.E.A, dont la partie terrain s'est déroulée de Avril à Juillet 1994, de reprendre certaines des parcelles déjà définies en 1986 par le Laboratoire de Botanique, dans l'une des forêts du Parc Provincial de la Rivière Bleue et de bénéficier ainsi des données déjà disponibles.

En effet, dix parcelles de 2500 m², 5 sur alluvions et 5 sur pentes avaient alors fait l'objet d'une étude floristique et structurale complète afin de comparer globalement les forêts dans ces deux types de conditions édapho-topographiques. (JAFFRE & VEILLON, 1990)

Le Parc Provincial de la Rivière Bleue a l'avantage d'inclure des forêts denses de type variés, à la fois relativement bien conservées et faciles d'accès, et de surcroît très riches en palmiers.

Nous avons décidé, avec Tanguy JAFFRE, de limiter la présente étude à la forêt sur pentes, qui correspond à un niveau de macro-homogénéité caractérisé par des conditions de sol, de topographie et une composition floristique bien définies. Cette forêt, dont le sous-bois est dominé par les palmiers, s'est avérée être la plus favorable à une recherche sur l'écologie de ces arbres.

En effet, il est vite apparu que les différentes espèces de palmiers présentaient une réponse convergente et positive (fortes densités de toutes les espèces) vis-à-vis des facteurs liés à cette macro-homogénéité.

Il s'agit de la *luminosité*, plus importante que sur alluvions en raison des chablis fréquents sur pentes, et du *drainage*, satisfaisant, qui s'oppose à l'hydromorphie des alluvions.

Par contre, des réponses différenciées selon les espèces s'observent pour le niveau d'hétérogénéité immédiatement inférieur qui concerne les variations édaphiques dues à l'érosion et au colluvionnement.

Le but premier de mon travail est donc l'étude de l'organisation du peuplement de palmiers (structure et distribution des populations) dans les différents faciès édaphiques (rocheux, colluvionné, intermédiaire) de la forêt sur pentes, de façon à mettre en évidence un type de peuplement associé à chaque faciès et à préciser les préférences écologiques de chaque espèce.

De plus, la première étude (JAFFRE & VEILLON, 1990) avait soulevée la question de la grande abondance des palmiers sur la plupart des parcelles sur pentes, en liaison possible avec l'ouverture temporaire du milieu, consécutive à des exploitations forestières modérées et anciennes.

Ce problème, qui concerne en fait surtout les alluvions et les colluvions de bas de pentes, n'a cependant pas pu être abordé de façon méthodique ici en raison de l'absence de situation de référence (forêt "vierge") et par ailleurs comparable, clairement identifiée dans le secteur. En effet, les traces des coupes se confondent avec les chablis naturels.

Le choix de la forêt sur pentes vient aussi du fait que celle sur alluvions, plus sombre et soumise à des contraintes édaphiques sévères ne montre qu'une faible densité en palmiers.

Quant à la très belle forêt sur colluvions de bas de pentes, elle se trouve dans une situation nettement plus complexe, où se mêlent colluvionnement, alluvionnement des creeks¹, hydromorphie et influence anthropozoogène : exploitation forestière ancienne et lieu de prédilection des cochons introduits. Enfin, il était plus difficile qu'en Amérique ou en Asie (KHAN & de GRANVILLE, 1992, DRANSFIELD 1984) de comparer les peuplements de palmiers dans les différents grands types de forêt de la vallée car - fait majeur ici - on est toujours en présence du même assemblage de 6 ou 7 espèces, de 100 à 900 m d'altitude, du bord de la rivière aux crêtes boisées qui surplombent son haut bassin.

Les variations du milieu, quelle que soit l'échelle, induisent seulement des changements dans la structure et non dans la composition floristique du peuplement de palmiers.

Il est donc possible d'étudier l'ensemble des espèces dans une seule forêt.

La présente recherche porte par conséquent sur l'**écologie d'un peuplement**, ensemble de populations (d'espèces appartenant ici à une même unité taxonomique) et faisant partie d'une même biocénose.

Le *peuplement*, défini dans une optique écologique doit être une entité pourvue d'une structure et d'un fonctionnement (BARBAULT 1992), plus accessible à l'analyse que la biocénose entière (très complexe) mais autorisant des développements supérieurs à l'étude d'une seule population.

Le peuplement en question est constitué de 6 espèces de palmiers poussant en forêt dense humide sur pente, appartenant tous à la sous-famille des *Arecoideæ*, tribu des *Areceæ*. (UHL & DRANSFIELD 1987)

Ils relèvent du même modèle de croissance, caractérisé par la monocaulie, la monopodie (inflorescences axillaires) et la mégaphilie (DRANSFIELD 1978, HALLE *et al.*, 1978). En outre, l'anatomie du tronc et des racines - lignifiées - est très originale en raison de l'absence de cambium. (TOMLINSON, 1990)

Ce sont tous des arbres de taille modérée (6 à 15 m) occupant à l'âge adulte le sous-bois ou la sous-canopée.

En raison de tous ces caractères communs, ils constituent manifestement une entité ayant une signification écologique.

De plus, compte tenu de leur singularité (ils sont immédiatement repérables à tous les stades de leur développement), de leur homogénéité morphologique, du lien phylogénique qui les unit et de l'existence de repères de croissance (nœuds et entrenœuds), ils constituent un groupe idéal pour une étude de peuplement.

Le présent travail s'articule autour de deux objectifs :

- *Caractériser la structure du peuplement dans les différents faciès de la forêt sur pentes en comparant plusieurs parcelles représentatives de cette hétérogénéité.* Cette approche a pu être étendue aux formations en marge de la forêt sur pentes grâce aux extensions des parcelles. Elle est en outre complétée par des observations sur l'écologie de ces espèces dans l'ensemble des formations végétales de la vallée.

- *Puis, analyser les caractères biodémographiques des populations sur deux parcelles aux conditions bien tranchées (l'une, rocheuse, l'autre colluvionnée) afin de préciser le comportement de chaque espèce dans le milieu étudié.*

L'accent sera mis sur les paramètres relatifs à la croissance, la régénération, la dynamique des populations, en comparant les données actuelles avec celles, nombreuses, recueillies en 1986.

Les deux objectifs ci-dessus feront l'objet des chapitres III et IV, à la suite de deux chapitres plus généraux sur le site d'étude et la présentation des espèces.

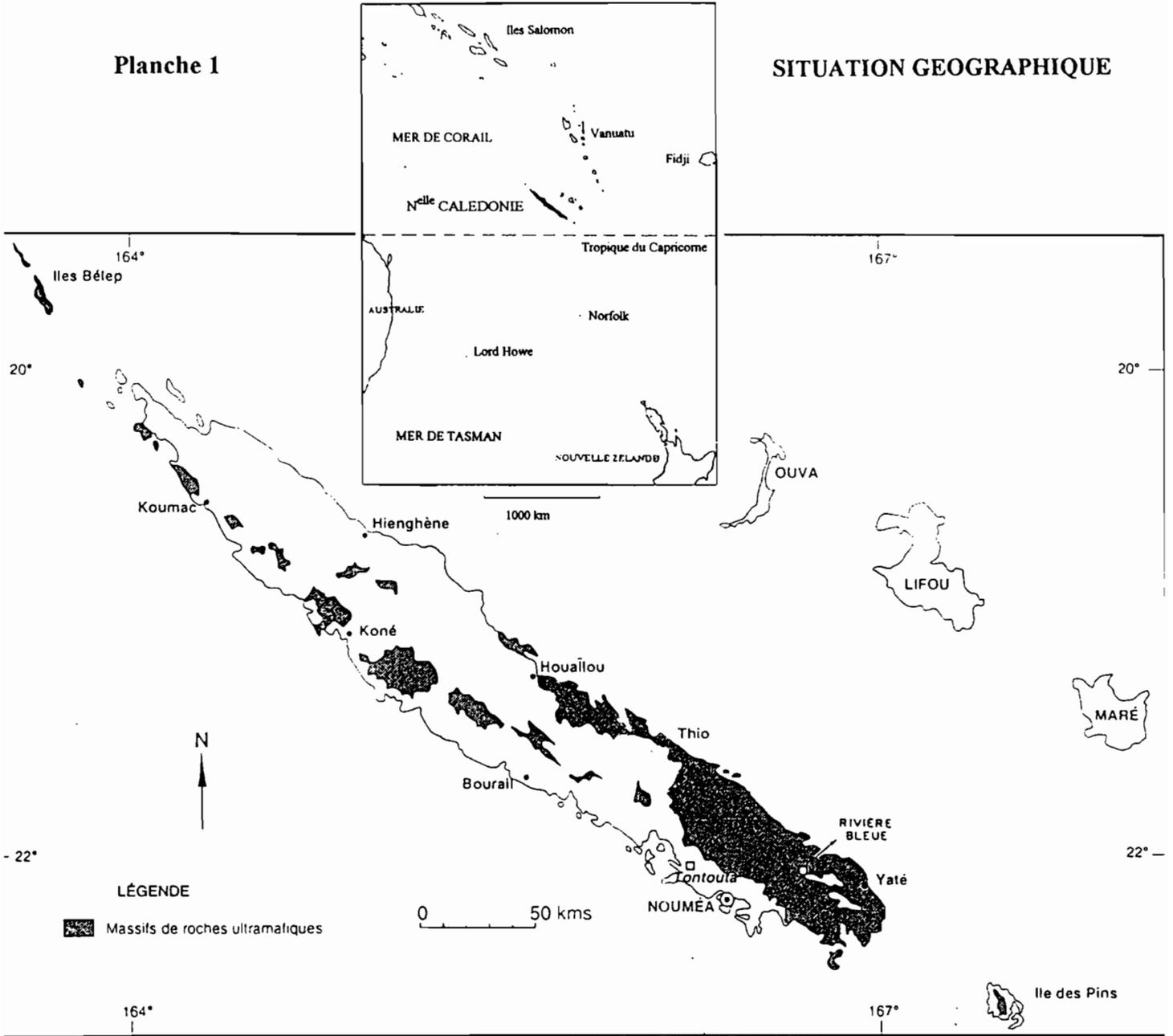
Les points « Matériel et méthodes », « Résultats », et « Discussion » seront précisés spécifiquement pour chaque question abordée.

Une conclusion générale synthétisera l'ensemble des résultats.

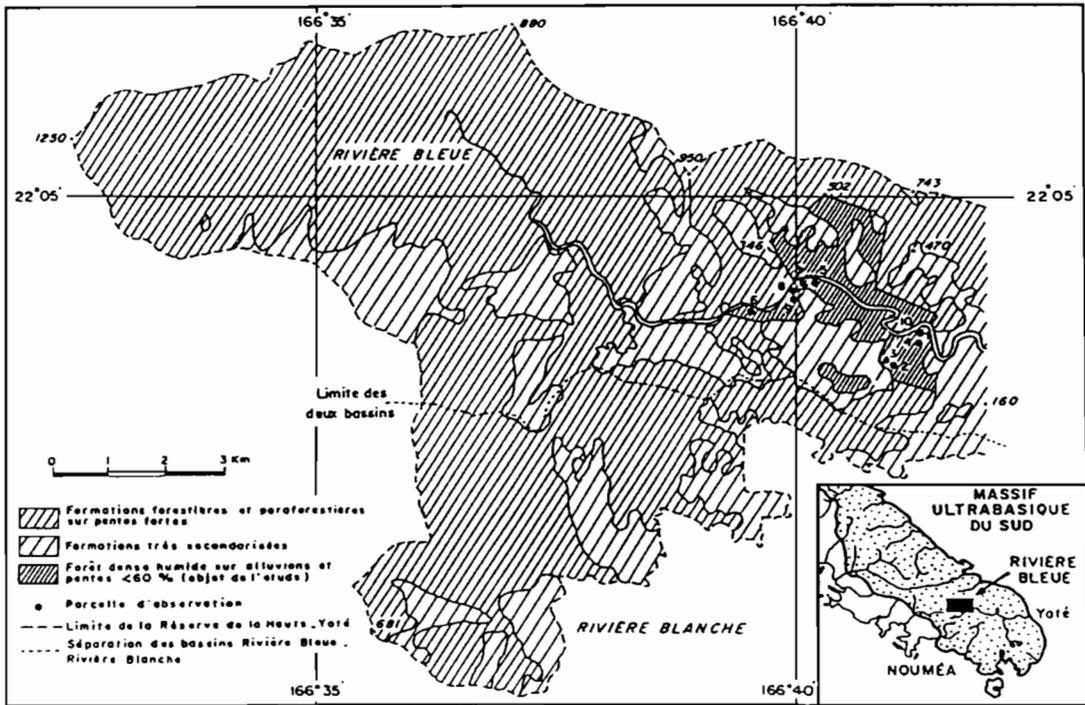
¹Anglicisme néo-calédonien pour les ruisseaux, nombreux et au débit intermittent qui occupent chaque talweg.

Planche 1

SITUATION GEOGRAPHIQUE



LÉGENDE
 ■ Massifs de roches ultramafiques



CHAPITRE I

LE SITE D'ETUDE

1°) SITUATION GEOGRAPHIQUE.

La Grande Terre, île principale de l'archipel néocalédonien (16980 km²), s'étire dans l'Océan Pacifique Sud sur 400 km du NW au SE, n'excédant guère 50 km de large, entre 20 et 22° de latitude Sud et 164 et 167° de longitude Est. La côte de l'Australie est située à 1500 km à l'ouest. (*Planche 1*)

Elle doit à sa forte insularité (elle est isolée de l'Australie depuis 80 MA) et à son ancienneté (elle est émergée depuis 100 MA) (PARIS, 1981) la grande originalité de sa flore (76% d'endémisme spécifique, JAFFRE, 1980) et de sa faune.

La forêt de pente étudiée (22°05'S, 166°40'E), se trouve dans le Parc Provincial de la Rivière Bleue, à 60 km à l'est de Nouméa, au centre du massif péridotitique du Sud de la Grande Terre. (*Planche 1*)

Elle occupe, entre 160 et 250 m d'altitude, les bas versants de la moyenne vallée de la Rivière Bleue (rive droite) avant que celle-ci ne se jette dans le lac de retenue du barrage de Yaté.

Il s'agit d'une forêt relictuelle de fond de vallée préservée des incendies qui ont transformé le reste des collines avoisinantes en maquis minier ou formations paraforestières. Sa superficie est de l'ordre de 150 ha et elle occupe des pentes moyennes de 40 à 60 %. (JAFFRE & VEILLON, 1990)

Comme la plupart des forêts de basse et moyenne altitude, elle a fait l'objet d'une exploitation forestière sélective, peu intense, depuis le début du siècle. Toute exploitation a cependant cessé depuis le début des années 50.

Mais si les traces des coupes s'effacent, la forêt n'en montre pas moins les marques de cette anthropisation, avec le développement des espèces cicatricielles. Ceci n'a cependant pas affecté de façon majeure la structure et la composition floristique qui restent proches de celles d'une forêt primaire.

2°) CONDITIONS CLIMATIQUES

Le climat du massif du Sud est de type tropical humide océanique, tempéré par l'alizé et la situation méridionale.

Il s'articule autour de 4 saisons :

- *La saison chaude et humide*, de la mi-Novembre à la mi-Avril, période des dépressions tropicales voire des cyclones.
- *Une période de transition* de la mi-Avril à la mi-Mai marquée par un rafraîchissement, l'espacement des perturbations et la diminution des pluies.
- *La saison fraîche*, de la mi-Mai à la mi-Septembre, avec des précipitations modérées, souvent nocturnes et un temps souvent nuageux en Juillet et Aout.
- *Une saison de transition* de la mi-Septembre à la mi-Novembre, avec peu de pluie et une remontée des températures (Atlas de la Nouvelle-Calédonie).

Les données de la station forestière de Ouénarou, voisine du site d'étude, font état d'une température moyenne annuelle à découvert de 21°C et d'une pluviométrie de 3181 mm par an avec 215 jours de pluie. Le maximum mensuel est de 428 mm en Février, le minimum de 63 mm en Septembre.

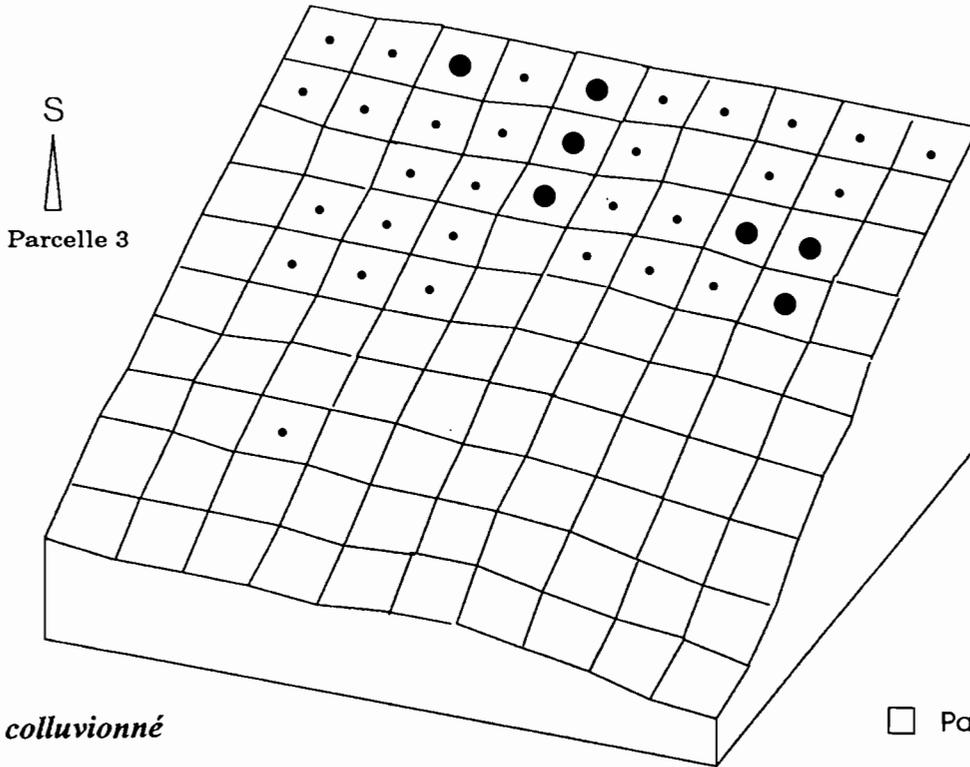
En sous-bois, milieu fortement tamponné, les températures moyennes mensuelles vont de 14°C en Juillet à 22°C en Janvier, avec des minima de l'ordre de 11° et de maxima de 25°C. L'humidité relative varie de 60 à 90%. (JAFFRE & VEILLON, 1990).

Il n'y a généralement pas de déficit hydrique.

La durée du jour varie de 14h30 en été à 11 h en hiver mais la luminosité devient rapidement faible en sous-bois quand le soleil disparaît.

Caractères du milieu

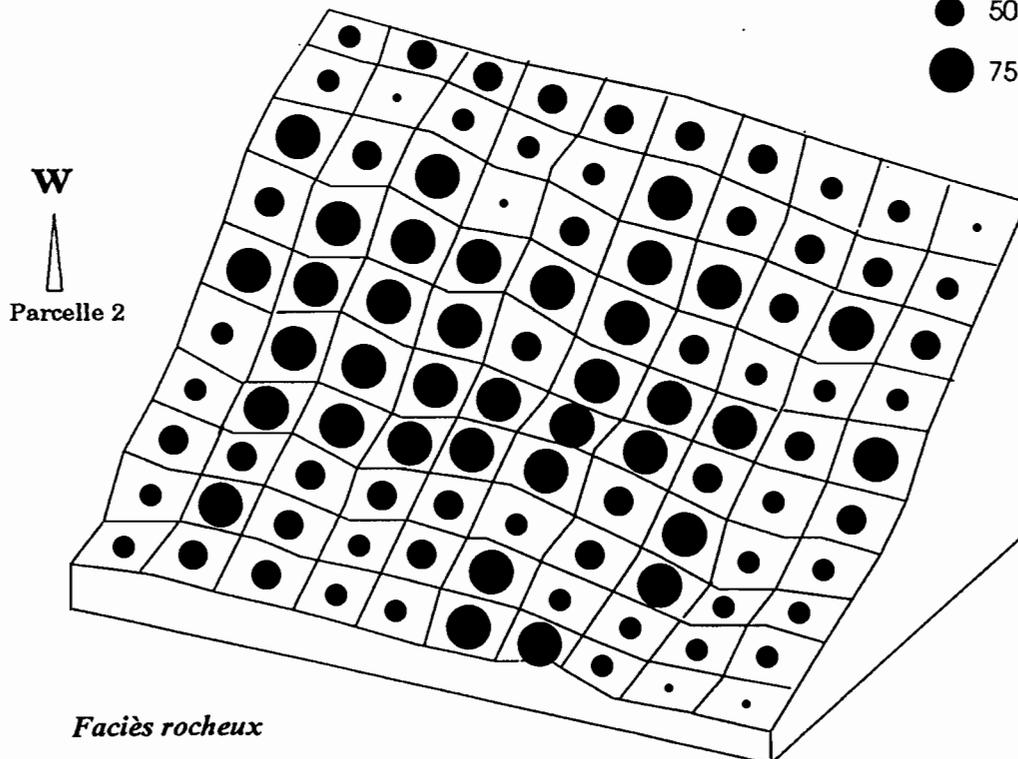
ROCHE APPARENTE



Faciès colluvionné

Légende

- Pas de roche
- Quelques pierres ou un rocher
- 20 - 50 % de roche
- 50 - 75 % de roche
- 75 - 100 % de roche



Faciès rocheux

3°) GEOLOGIE ET CONDITIONS EDAPHIQUES

Le site appartient au massif péridotitique du Sud qui culmine à 1618 m au mont Humbolt et encore 1250 m aux monts Dzumacs qui dominent la haute Rivière Bleue.

Les roches ultrabasiqes (ou ultramafiques), essentiellement des péridotites, se sont mises en place vers -38 MA à la fin de l'Eocène lorsqu'une écaille de la croûte océanique du bassin des Iles Loyauté fut lentement charriée sur le socle continental calédonien au point de le recouvrir en presque totalité. Puis un soulèvement progressif accompagné de fractures est intervenu, donnant prise à l'érosion. De fait, actuellement, les roches ultrabasiqes n'occupent plus que 5500 km² soit un peu moins du tiers de l'Île. Cela reste néanmoins l'une des plus importantes formations émergées de ce type dans le Monde. (JAFFRE 1976, 1980, 1987, MORAT *et al.* 1986, PARIS 1981).

Les processus d'altération et d'érosion sur pentes donnent lieu à un sol ferrallitique ferritique (oxydique), rouge, peu profond et bien drainé.

Il s'agit d'un sol remanié dont on peut distinguer deux faciès distincts :

_ Un faciès érodé, très rocheux avec de gros blocs de péridotites fracturées.

_ un faciès colluvionné, sans roche apparente, avec un sol plus épais, accumulé à la suite de l'érosion des pentes amonts.

Entre les deux, tous les intermédiaires existent.

Le tableaux I donne la composition chimique du sol de la parcelle 2 (érodée) et de la parcelle 3 (colluvionnée).

Le sol de la parcelle 2 se distingue par une plus forte concentration en nickel et en magnésium due à l'influence plus marquée du cortex d'altération de la roche mère, mais ce sont surtout les caractères physiques qui distinguent ces deux faciès de sol.

TABLEAU I : Analyse de l'horizon supérieur du sol (10 premiers cm)
parcelle 2 (P2) : rocheuse ; Parcelle 3 (P3) : colluvionnée. (Planche 2)

	P2	P3	Bases échangeables meq/100g	
			P2	P3
pH	4,6	4,5		
C %	30,90	48,00		
N %	2,02	2,89		
C/N	15,3	16,6		
Eléments totaux %				
Ca	0,03	0,04	0,56	0,81
Mg	0,42	0,39	1,46	0,32
K	0,01	0,01	0,07	0,12
Na	0,01	0,01	0,05	0,06
Somme			2,14	1,31
Fe	46,04	37,67		
Ni	0,87	0,57		
Cr	3,05	2,34		
Co	0,08	0,05		
Mn	0,47	0,28		
Capacité d'échange	9,1	11,5		
Tx de saturation %	23,5	11,4		

Ces sols dérivés de roches ultrabasiqes sont très pauvres en éléments minéraux essentiels, sauf le magnésium (en excès), et par contre riches en métaux lourds (Ni, Mn, Cr). Ils impriment à la végétation des conditions de croissance extrêmement contraignantes et très sélectives. De fait, près de la moitié des espèces

présentes sont endémiques du massif du sud et différenciées sur place, (radiation adaptative) et aucune espèce allochtone ne parvient à s'implanter. (JAFFRE *et al.*, 1987). Notons enfin que si la roche mère est de nature ultrabasiqes, son altération aboutit à des sols très acides.

Planche 3

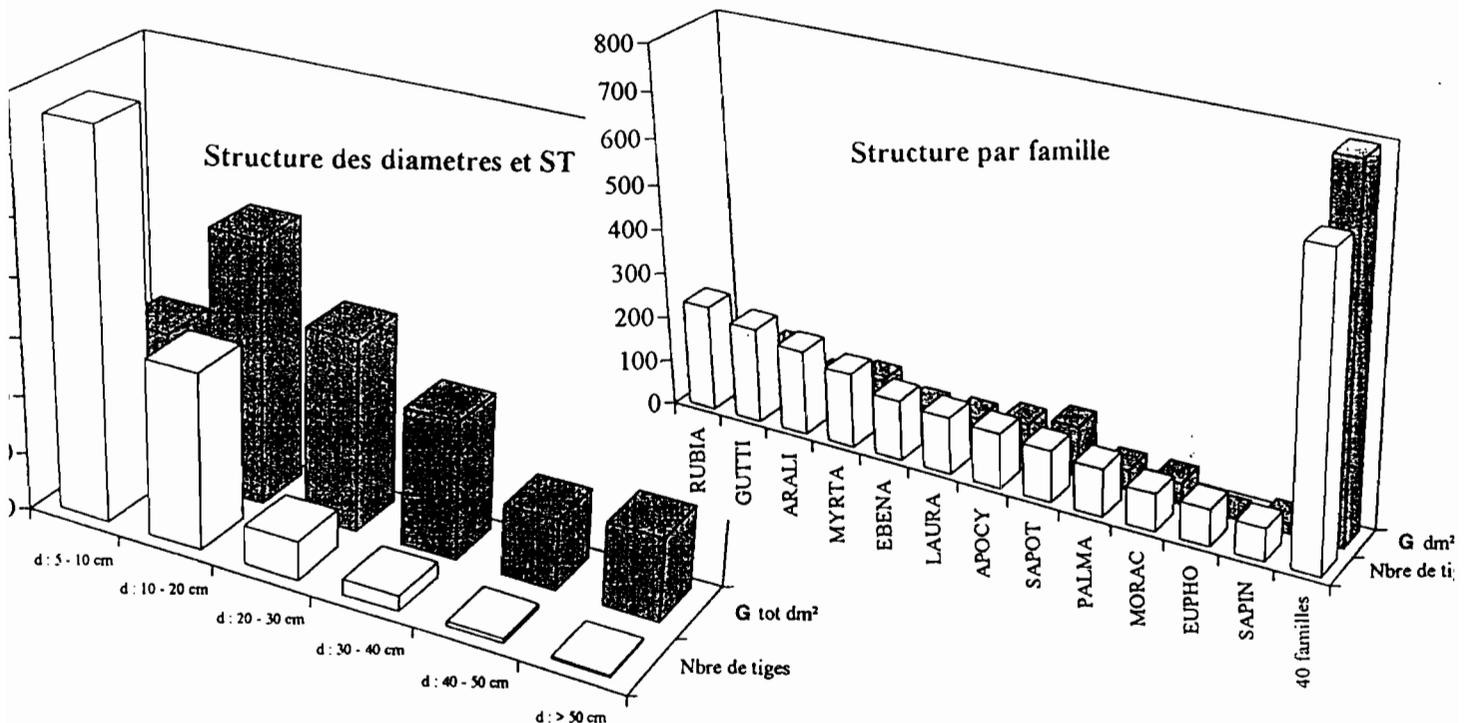
FICHE STRUCTURALE ET FLORISTIQUE DE LA PARCELLE 2 (2500 m²)

Données de 1986

Nb de tiges de plus de 5 cm dbh	1074
densité rapporté à l'hectare	4296
Surface terrière totale (m ²)	16,00
G rapportée à l'hectare	64,02
Nb d'espèces	203
Nb de genres	130
Nb de familles (exclus fougères et épiphytes)	64

G = Surface terrière

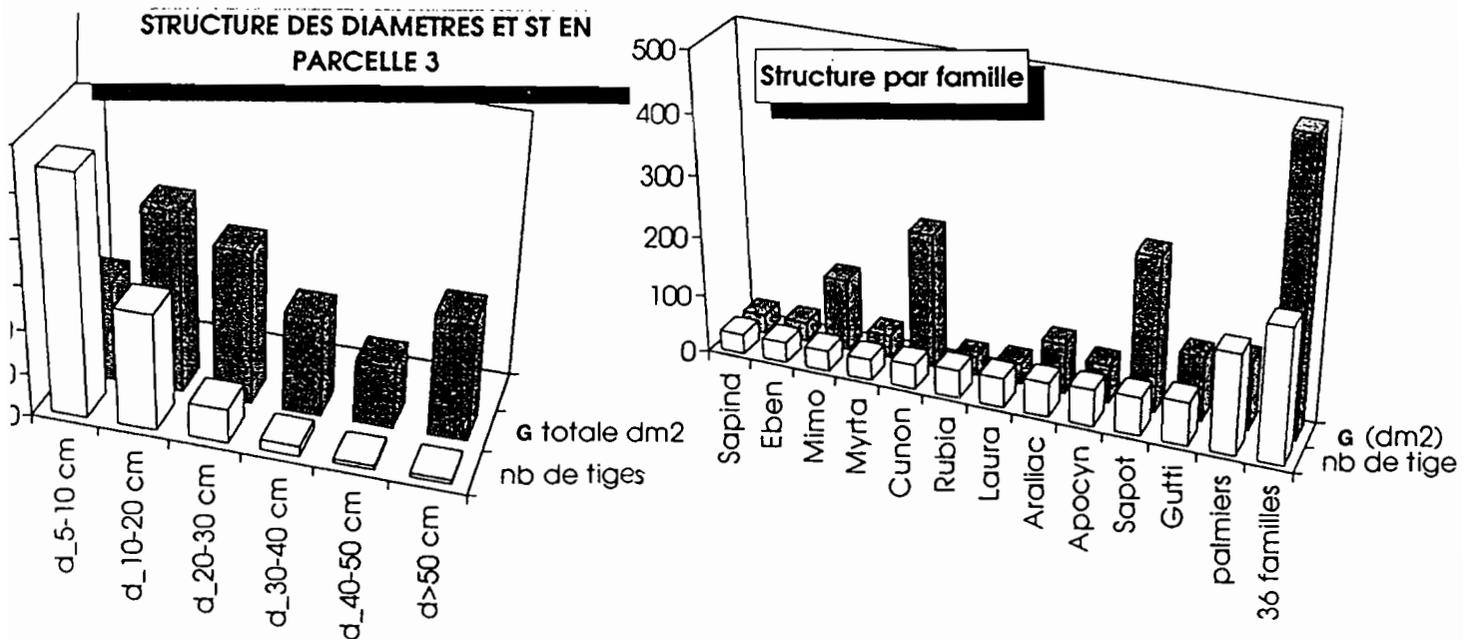
dbh = Diameter at breast height (1,30 m)

**LISTE DES ARBRES DE PLUS DE 40 cm DE DBH EN PARCELLE 2**

FAMILLE	GENRE ET ESPECE	DIAMETRE cm
Anacardiaceae	<i>Semecarpus neocaledonica</i>	48,06
Apocynaceae	<i>Cerberiopsis candelabra</i>	41,53
Apocynaceae	<i>Cerberiopsis candelabra</i>	44,88
Burseraceae	<i>Canarium oleiferum</i>	45,52
Burseraceae	<i>Canarium oleiferum</i>	57,30
Burseraceae.	<i>Canarium oleiferum</i>	92,30
Flindersiaceae	<i>Flindersia fourneri</i>	42,34
Flindersiaceae	<i>Flindersia fourneri</i>	58,56
Icacinaceae	<i>Gastrolepis austrocaledonica</i>	46,18
Icacinaceae	<i>Gastrolepis austrocaledonica</i>	53,47
Leg. Mimosaceae	<i>Archidendropsis granulosa</i>	41,32
Sapotaceae	<i>Bureavella wakere</i>	41,06

Planche 4
FICHE STRUCTURALE ET FLORISTIQUE DE LA PARCELLE 3 (2500 m²)
Données de 1986

Nb de tiges de plus de 5 cm dbh	923
densité rapporté à l'hectare	3692
Surface terrière totale (m²)	16,36
G rapportée à l'hectare	65,44
Nb d'espèces	209
Nb de genres	138
Nb de familles (exclus fougères et épiphytes)	64



LISTE DES ARBRES DE PLUS DE 40 CM DE DBH EN PARCELLE 3

FAMILLE	GENRE ET ESPECE	DIAMETRE cm
Araucariaceae	<i>Agathis lanceolata</i>	46.48
Araucariaceae	<i>Agathis lanceolata</i>	52.37
Araucariaceae	<i>Agathis lanceolata</i>	77.67
Leg. Mimosaceae	<i>Archidendropsis granulosa</i>	43.45
Leg. Mimosaceae	<i>Archidendropsis granulosa</i>	43.93
Leg. Mimosaceae	<i>Archidendropsis granulosa</i>	54.12
Euphorbiaceae	<i>Austrobuxus pauciflorus</i>	43.29
Burseraceae	<i>Canarium oleiferum</i>	53.80
Cunoniaceae	<i>Codia arborea</i>	44.31
Cunoniaceae	<i>Codia arborea</i>	44.57
Cunoniaceae	<i>Codia arborea</i>	49.66
Cunoniaceae	<i>Codia arborea</i>	58.25
Cunoniaceae	<i>Codia arborea</i>	77.35
Flindersiaceae	<i>Flindersia fourieri</i>	47.43
Icacinaceae	<i>Gastrolepis austrocaledonica</i>	73.22
Dilleniaceae	<i>Hibbertia lucens</i>	43.29
Sapotaceae	<i>Pycnantra sp</i>	53.48
Sapotaceae	<i>Pycnantra sp</i>	57.30

4°) LA VEGETATION ET LA FLORE.

(Planches 3 et 4)¹

La végétation du site relève de la forêt dense humide sempervirente (MORAT *et al.*, 1981, 1984), variante sur roche ultrabasique et sur pente.

La canopée, à peu près jointive mais laissant largement filtrer la lumière ("canopée claire") se situe vers 20-25 m avec des émergents de 30-35 m (surtout les conifères *Agathis lanceolata* et *Araucaria bernieri*, et quelques feuillus : *Syzygium* (Myrtacées), *Cerberiopsis* (Apocynacées)...). Les arbres de plus de 40 cm de dbh sont rares, les contreforts aussi et il y a peu de très gros sujets.

Le sous-bois d'arbustes et de jeunes est dense et très riche, avec une grande abondance de tiges de 1 à 10 cm de diamètre et de nombreuses formes monocauls convergentes.

Tout ceci explique les densités de tiges très élevées : environ 4000 de plus de 5 cm dbh à l'hectare.

Les lianes sont présentes mais pas exubérantes, les épiphytes discrets (fougères, orchidées).

Il n'y a pas de strate cypéracéenne (contrairement aux formations paraforestières et aux maquis, JAFFRE, 1980). Le sol est recouvert de litière ou plus ou moins nu ou rocheux. Les herbacées sont des fougères et des orchidées terrestres, les premières localement abondantes (*Blechnum*, *Orthiopteris*), les secondes toujours rares.

Les chablis sont nombreux et fréquents sur ces pentes, avec pour conséquence des ouvertures dans la canopée, des accumulations de bois pourrissant au sol qui retiennent en outre la litière, et une sylvigénèse active.

La flore est très riche, avec plus de 200 espèces ligneuses par parcelles de 2500 m² et plus de 95 % d'endémisme néo-calédonien.

Les Lauracées, Araliacées, Palmiers dominent le sous-bois, les Sapotacées, Guttifères, Légumineuses, Cunoniacées, Myrtacées, Apocynacées sont les plus importants dans la canopée.

A noter aussi, essentiellement dans le sous-bois, les représentants de nombreuses familles primitives : Annonacées, Athérospermatacées, Chloranthacées, Monimiacées, Pipéracées,

Wintéracées, de 2 familles endémiques (Oncothécacées et Phéllinacées) et la présence des Conifères dans toutes les strates (9 espèces). (JAFFRE & VEILLON, 1990)

5°) CHOIX, LOCALISATION ET PRESENTATION DES PARCELLES.

5 parcelles de 2500 m² (50 x 50 m) ont été définies dans la forêt sur pentes en 1986. Leur surface correspond à l'aire minimale dans cette forêt. (JAFFRE & VEILLON, 1990, fig 1 ci-dessous)

Chaque parcelle est située dans une zone aussi homogène que possible vis à vis des conditions édapho-topographiques.

Géographiquement, elles sont réparties en deux ensembles : la parcelle 2 (rocheuse) et la parcelle 3, (colluvionnée) sont distantes de 20 à 70 m et situées à 500 m de l'entrée de la forêt. Les parcelles 7,8 et 9 (intermédiaires) sont situées 3 km plus loin, à 500 m de la fin de la forêt dense *sensu stricto*. (Planche 1)

Chaque parcelle est divisée en 25 placettes (A à Y) de 10 x 10 m au moyen de ficelles de polypropylène dégradable. Elles sont entourées d'une extension périphérique (Z) de 20 m de large, soit 5600 m² où n'ont été notés au premier passage (1986) que les arbres de plus de 10 cm dbh.

Les parcelles 2 et 3 sont en outre divisées en sous-placettes de 5 x 5 m (ce qui correspond à un niveau de micro-homogénéité) pour une étude plus fine et pour la cartographie des individus.

Leurs extensions se chevauchent légèrement. (carte 10)

Enfin, un transect de 100 m sur 20 m situé au milieu de la forêt entre les deux groupes de parcelles, a été tracé.

Il passe par les alluvions d'un creek, les colluvions de bas de pente plat et la pente érodée, et a servi à mettre en évidence les variations de structure du peuplement liées à ces changements de sol et de topographie.

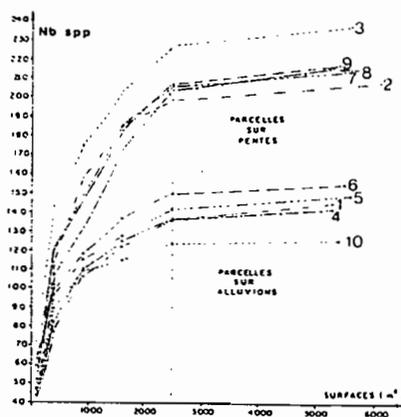


Fig. 1 - L'arbre avec aspect pour les différentes parcelles

¹Ces deux planches seront commentées dans le chapitre III, à propos de la description des parcelles concernées.



PLANCHE

A

1

2

3

1- **Lever de Soleil sur la Rivière Bleue.** (à gauche, un *Nothofagus codonandra*, Fagacées)

2- **Vue générale de la forêt dense de la vallée de la Rivière Bleue**

depuis le maquis ligno-herbacé à *Myodocarpus* (Araliacées).

- 1er plan : formation paraforestière à *Gymnostomma deplancheanum* (Casuarinacées).

- En bas à droite, formation à *Casuarina collina* de remplacement de la forêt sur alluvions, noyée par le barrage de Yaté.

- Derrière, plaine alluviale (150 m) couverte de forêt dense.

- Forêt dense également sur les bas de pentes.

- Au fond : la Montagne Bleue (940 m), maquis ligno-herbacé sur les pentes moyennes et forêt à *Araucaria laubenfelsii* sur la crête.

3- **Lisière de la forêt de la Rivière Bleue,** avec *Gymnostoma weibianum*, *Nothofagus codonandra*. Au fond, pointements d'*Araucaria laubenfelsii* sur les crêtes.

CHAPITRE II

SYSTEMATIQUE ET DESCRIPTION DES PALMIERS DE LA VALLEE DE LA RIVIERE BLEUE

1°) SYSTEMATIQUE

7 espèces de palmiers, de la sous-famille des *Arecoideæ*, tribu des *Areceæ* (UHL & DRANSFIELD 1987) habitent cette vallée.

ARECOIDEÆ

Palmiers monoïques à feuilles pennées et fleurs disposées en triades d'une fleur femelle centrale et de deux fleurs mâles latérales.

C'est le plus grand groupe de palmiers, distribution pantropicale, 123 genres.

ARECEÆ

Inflorescences axillaires, portant une préfeuille et une bractée pédonculaire, cette dernière incluse dans la préfeuille où l'excédant peu dans le bouton inflorescentiel. Fleurs femelles à sépales et pétales imbriquées, staminodes généralement présentes, gynécée pseudomonome (par réduction de 2 des 3 carpelles), uniovulé. Fruits non pourvus de 3 pores germinatifs.

C'est la principale tribu de la sous-famille, même distribution.

Au sein des *Areceæ*, les palmiers de la Rivière Bleue se classent en 2 groupes.

Actinokentia et *Chambeyronia*, très voisins, appartiennent à la petite sous-tribu australasienne des *Archontophanicinæ* (7 genres) (fig. 2 p 12). Ce type de répartition est commun à nombre de taxa de forêt dense humide qui se sont répandus et diversifiés dans le Pacifique Sud-Ouest à la fin du Crétacé-début du Tertiaire avant que des ponts ne se créent avec la Malésie au Miocène. (HOLLOWAY, 1979).

Basselinia, *Brongnartikentia*, *Campecarpus* et *Cyphokentia* font parti d'un ensemble hétérogène, encore mal compris (DRANSFIELD, comm. pers.), de palmiers à fruits pourvus d'un endocarpe operculé.

Les relations entre ces différents genres sont assez obscures.

2°) DESCRIPTION DES ESPECES¹

Pour établir la structure de populations, il a d'abord fallu définir des stades de développement comparables d'une espèce à l'autre (ASH, 1988, SIST 1989, VANDERMEER, 1977) et ayant une réalité biologique.

Ceux-ci sont définis ici sur la base de ruptures morphologiques.

La **plantule (P)** est caractérisée par ses éophylles² bifides, bien différentes des feuilles adultes.

Un problème se pose cependant pour *Basselinia pancheri* dont les juvéniles gardent longtemps des feuilles bifides. Dans ce cas, ont été notés comme plantules les individus dont les lobes des éophylles ne comptent pas plus de 4 nervures, à l'image des autres espèces.

Le terme de plantule ne concerne donc ici que des individus très jeunes, de l'année ou de 2-3 ans maximum.

Le **juvénile acaule (J1)** est caractérisé par l'apparition des feuilles pennées (sauf chez *B. pancheri*), se rapprochant progressivement du type adulte dont elles peuvent encore sensiblement différer chez les individus très jeunes.

Le **juvénile caulescent (J2)** est caractérisé par l'apparition du tronc. C'est une étape importante, coûteuse en énergie et qui ne sera jamais atteinte par nombre de J1 (de GRANVILLE, 1978). le J2 possède des feuilles de type adulte, sauf en ce qui concerne l'abscission chez certaines espèces.

L'**adulte (A)** est caractérisé par l'apparition de la sexualité. Celle-ci se manifeste à une taille précise pour une espèce et des conditions lumineuses données. Dans les descriptions qui suivent, le premier chiffre pour la taille du tronc concerne la hauteur d'apparition des

¹ Les caractères des juvéniles et des plantules, mis en évidence pour les besoins de l'étude, sont présentés pour la première fois. Pour plus de précisions sur les adultes, voir MOORE & UHL, 1984.

² feuilles de jeunesse

inflorescences dans la forêt étudiée, et le second, la taille maximale atteinte.

ACTINOKENTIA

Genre endémique des massifs ultrabasiques du Sud et du Centre. 2 espèces, dont la suivante à la Rivière Bleue.

Actinokentia divaricata

A : -Tronc : mince, lisse, grisâtre, 7-10 cm dbh, 4- 8 m de hauteur, nœuds peu apparents. Racines adventives épaisses souvent visibles à la base alors un peu élargie.

-Manchon³ : bien marqué, lisse, étroit, rougeâtre

-Feuilles, 3 à 5, rouge vif au début, finalement caduques, *arquées*, régulièrement pennées, *pétiole arrondi, rougeâtre*, légèrement canaliculé à la face supérieure. Pinnules à une *nervure médiane et marges renforcées*, ramenta⁴ médifixes sur la nervure médiane, face inférieure.

-inflorescences : infrafoliaires, petites (25-40 cm), courtement pédonculées, à ramifications divariquées. Fruits ellipsoïdes, 2 x 1 cm, pourpres.

J2 : *manchon absent*, les feuilles étant marcescentes et la gaine pourrissant à même le tronc.

J1 : identifiable par les caractères des pinnules de type adulte.

P : éophylles bifides, lancéolées, à marge non renforcées et sans ramenta. Ces deux derniers caractères encore présents chez les jeunes J1

CHAMBEYRONIA

Genre endémique, 2 espèces, dont la suivante, répandue sur toute la Grande Terre.

Chambeyronia macrocarpa

A : -Tronc : *robuste*, finement ridé, gris, 20-25 cm dbh, 6-18 m de hauteur, nœuds peu apparents. Racines adventives épaisses visibles à la base élargie en plateau.

-Manchon : bien marqué, lisse, assez large, de couleur variable

-Feuilles, 10, *rouge vif au début*, finalement caduques, étalées, régulièrement pennées, *pétiole concave* à la face supérieure.

³Tube plus ou moins renflé et allongé, au sommet du tronc, formé par les gaines des feuilles

⁴écailles scarieuses, brunes, de 0,5-1 cm

Pinnules à une *nervure médiane et marges renforcées*), ramenta médifixes.

-Inflorescences infrafoliaires, 80 cm, nettement pédonculées. Fruit ovoïde, *gros*, 4 x 2,5 cm, rouge.

J1 et petits J2 singuliers par leurs pinnules longuement ovales, bien plus larges que chez l'adulte, vert très foncé.

BASSELINIA

Genre endémique, 11 espèces, dont deux à la Rivière Bleue..

Basselinia pancheri

A : -Tronc : moyen, finement ridé longitudinalement, gris, 10-12 cm dbh, 5- 10 m, nœuds apparents mais non proéminents.

Racines adventives, fines, boursouflées formant un petit cône à la base non élargie.

-Manchon marqué, fortement nervé, étroit, violacé.

-Feuilles, 8, vert foncé, marcescentes ou caduques, *incomplètement et irrégulièrement divisées*, *pétiole plat* à la face supérieure, couvert *d'écailles blanchâtres*. Lobes plurinerves, ramenta basifixes ou médifixes.

-Inflorescences infrafoliaires, 30-60 cm, courtement pédonculées, à ramifications divariquées. Fruit réniforme, 8 mm, noir brillant.

J2 pouvant avoir un tronc très mince, 2-3 cm dbh. J1 à feuilles bifides puis peu divisées.

P à éophylles bifides, *vert foncé et pédoncule blanchâtre*.

Espèce à large amplitude écologique sur roche ultrabasique dans le Sud et le Centre-Ouest.

Basselinia gracilis

A : -Tronc *grêle*, bambusifforme, violacé ; 2 cm dbh, 2-6 m de hauteur ; entrenœuds lisses, nœuds proéminents. *Nombreux rejets basaux*, c'est la seule espèce cespiteuse présente, mais avec toujours une seule tige principale.

-Manchon marqué, étroit, noirâtre, couvert d'écailles crustacées.

-Feuilles, 5-7, petites, plus ou moins régulièrement divisées. *Pétiole plat* à la face supérieure, *piqueté d'écailles noirâtres*. Ramenta médifixes peu nombreux sur les nervures, à la face inférieure des pinnules.

-Inflorescences infrafoliaires, 40 cm, courtement pédonculées, raides, couvertes d'écailles grises. Fruit globuleux, 5-6 mm, noir. J2 identique à l'adulte. J1 très cespiteux. P à éophylles bifides, vert clair, *déjà cespiteuses et piquetées d'écailles noires*.

Espèce polymorphe, très répandue sur toute la Grande Terre.

BRONGNARTIKENTIA

Genre endémique. 2 espèces dont une à la Rivière Bleue.

Brongnartikentia vaginata

A : -Tronc peu épais, brunâtre lisse puis gris et finement ridé, 6-7 cm dbh, 4-7,5 m de hauteur ; nœuds peu proéminants puis peu apparents.

Racines adventives moyennement épaisses, boursouflées, formant un petit cône à la base.

-Manchon absent, gaines fendues jusqu'à la base, brun-violacé.

-Feuilles, 5-6, sur 3 rangs, arquées, vert foncé, régulièrement divisées. Pétiole à section ronde, d'abord couvert, ainsi que le rachis, d'écaillés blanchâtres. Pinnules larges, ovales-acuminées, vert foncé bronzé, sans ramentum ni nervure principale distincte. (Nervures toutes égales).

-inflorescences interfoliaires, longuement pédonculées et pendantes. Fruit ellipsoïde, 1,5 cm.

J2 identique.

J1 reconnaissable aux caractères des feuilles.

P à éophylles bifides, vert foncé bronzé.

Endémique du massif périodotitique du Sud.

CAMPECARPUS

Genre monospécifique, endémique du massif du Sud.

Campecarpus fulcitus

A : -Tronc : assez épais (11-13 cm x 4-8,5 m), vert, à nœuds très marqués, monté sur échasses de 0,5-1,5 m.

-Manchon lisse, bien marqué, moyennement renflé. (Feuilles caduques dès leur mort)

-Feuilles, 6-10, sur 5 rangs, récurvées, vert clair, régulièrement divisées. Pétiole concave dessus. Ramenta médifixes sur la nervure médiane, face inférieure.

-Inflorescences infrafoliaires, nombreuses, courtement pédonculées. Fruits ovoïdes, noirs, 2,8 cm.

J2 sans manchon, les feuilles étant marcescentes et les gaines pourissant sur l'arbre.

J1 reconnaissables par leurs folioles à une seule nervure (médiane) apparente et leur rachis et pétiole piquetés d'écaillés pelletées,

noirâtres, comme chez *Basselinia gracilis* ; ils ont déjà de petites échasses.

Entre les deux, stade de transition J1-2 caractérisé par un tronc court à croissance très lente (entrenœuds de 0,3 à 2 cm).

P à éophylles larges, bifides, vert clair et pétiole piqueté d'écaillés noires.

CYPHOKENTIA

Genre monospécifique endémique, dispersé dans une grande partie de l'Ile.

Cyphokentia macrostachya

A : -Tronc robuste (15-18 cm x 5-10 m), gris, finement ridé longitudinalement, à nœuds peu apparents, élargi en ogive puis en plateau à la base. Racines rarement apparentes.

-Manchon bien marqué, cylindrique, blanchâtre.

-Feuilles, 10-15, longues, étalées, légèrement retombantes, régulièrement divisées. Pétiole très concave à la face supérieure. Folioles trinerves, ramenta médifixes.

-Inflorescences infrafoliaires, courtement pédonculées, 90 cm. Fruit ovoïde, 1,5 cm.

J2 identique.

J1 toujours reconnaissable à ses folioles trinerves, mais pétiole à section ronde et ramenta absents chez les jeunes sujets.

Plantules à éophylles bifides, lobes très étroits.

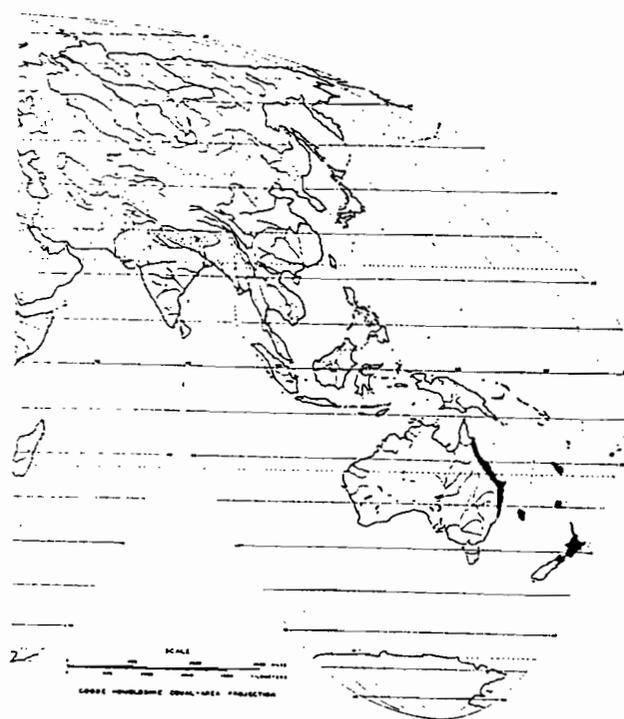


Fig 2 : Distribution des *Archontophanicinae* (extrait de *Genera palmarum*)

CHAPITRE III

ANALYSE DES STRUCTURES DE PEUPELEMENTS EN RELATION AVEC LES CARACTERES DU MILIEU EN FORÊT DENSE SUR PENTE

Materiel et méthodes

Les 5 parcelles sur pentes, qui sont bien représentatives de la variabilité édapho-topographique de la forêt, sont étudiées. Dans chacune est établie la structure des populations en prenant en compte les individus de plus de 1,30 m de hauteur et 5 cm dbh. (Planche 7 et tableau IV pl.9).

Dans les parcelles 2 et 3, voisines et très contrastées, tous les individus de la plantule à l'adulte sont pris en compte pour la structure des populations (planche 8) et cartographiés. (cartes 1 à 9).

Lorsque cela présente un intérêt, l'indice de dispersion classique I_d , (Chessel, 1978) sera calculé.

$I_d = V/m$ est le rapport de la moyenne à la variance du nombre d'individus contenus dans NB blocs définis dans la parcelle. Sous l'hypothèse H_0 d'une répartition aléatoire, suivant alors une loi de Poisson, on a $V = m$ et $I_d = 1$.

Si $I_d > 1$: la répartition est agrégative

Si $I_d < 1$, la répartition tend à être régulière.

Lorsque I_d est voisin de 1, on teste sa signification par la quantité $(NB - 1)I_d$, qui, sous H_0 , suit une distribution de Khi 2 à $NB - 1$ degrés de liberté, pour autant que $m > 5$.

I_d est un moyen simple et rapide de tester globalement une répartition spatiale.

L'indice sera calculé, lorsque les densités s'y prêtent, pour les tailles de bloc suivantes :

5	10	15	20	25
4	9	14	19	24
3	8	13	18	23
2	7	12	17	22
1	6	11	16	21

Taille 25

Taille 12

	11	12	
10		9	8
	6		7
5		4	3
	1		2

Taille 9

Taille 3V

Taille 3H

	7	8	9
	4	5	6
	1	2	3

	1	2	3

		3
		2
		1

En outre, dans ces deux parcelles, 8 caractères du milieu (planches 2, 5 & 6) ont été répertoriés dans 100 sous-placettes.

Il s'avère que ce sont les caractères physiques du sol qui distinguent essentiellement les parcelles et permettent d'interpréter les variations du peuplement entre parcelles. (Tableau II, planche 6).

Les autres caractères, y compris la pente, agissent à une échelle plus fine, notamment sur la régénération.

Planche 5

NOTATIONS EFFECTUEES SUR LE MILIEU

dans les 100 sous-placettes (25 m²) des parcelles 2 & 3
(inspiré de BARITEAU, 1993)

MATIERE ORGANIQUE

I. Litière : recouvrement (appréciation de l'abondance de la litière)

- 0 : (nulle) nulle ou quelques traces.
1 : (peu abondante) présente mais laissant de grandes plages de sol visible.
2 : (moyenne) présente mais laissant de petites plages de sol visible (diamètre < 20 cm)
3 : (abondante) présente et couvrant totalement le sol.
4 : (très abondante) présente avec plusieurs couches.

II Litière : composition

- 0 : de feuillus dominant
1 : mélange feuilles-palmes
2 : palmes dominantes

III Branches et troncs morts : abondance

- 0 : pas 1 : qq fragments de petite taille
2 : un gros tronc ou plusieurs fragments
3 : plusieurs troncs enchevêtrés

ROCHE

IV Roche apparente

- 0 : pas
1 : qq pierres ou un rocher
2 : 20-50 % de roche
3 : 50-75 % de roche
4 : 75-100 % de roche

TOPOGRAPHIE

V Pente moyenne

- 0-10° : faible (f) 20-30° : forte (F)
10-20° : moyenne (M) 30-40° : très forte (FF)

VEGETATION

VI Composition du sous-étage (< 3 m)

- 0 : absence de sous-étage
1 : palmiers dominants
2 : mélange feuillus-palmiers
3 : mélange feuillus-*Blechnum*
4 : mélange palmiers-*Blechnum*
5 : feuillus dominants
6 : mixage
7 : *Pandanus* (*P. bernardii*, *P. balansae*, *P. reticulatus*) dominants

VII Recouvrement du sous-étage (< 3 m)

- (concerne les juvéniles acaules)
0 : 0-5 % 2 : 20-50 % 4 : 75-100 %
1 : 5-20 % 3 : 50-75 %

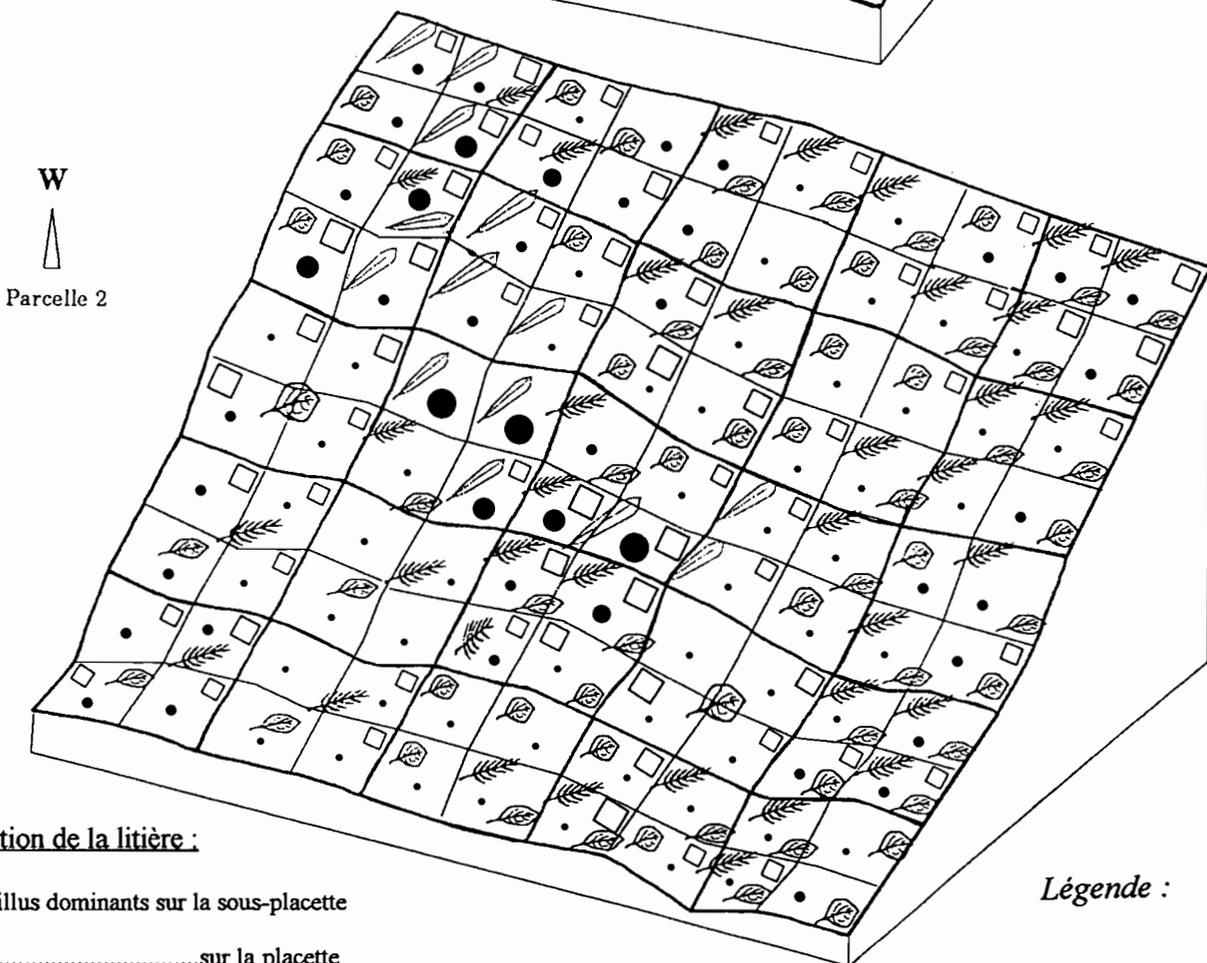
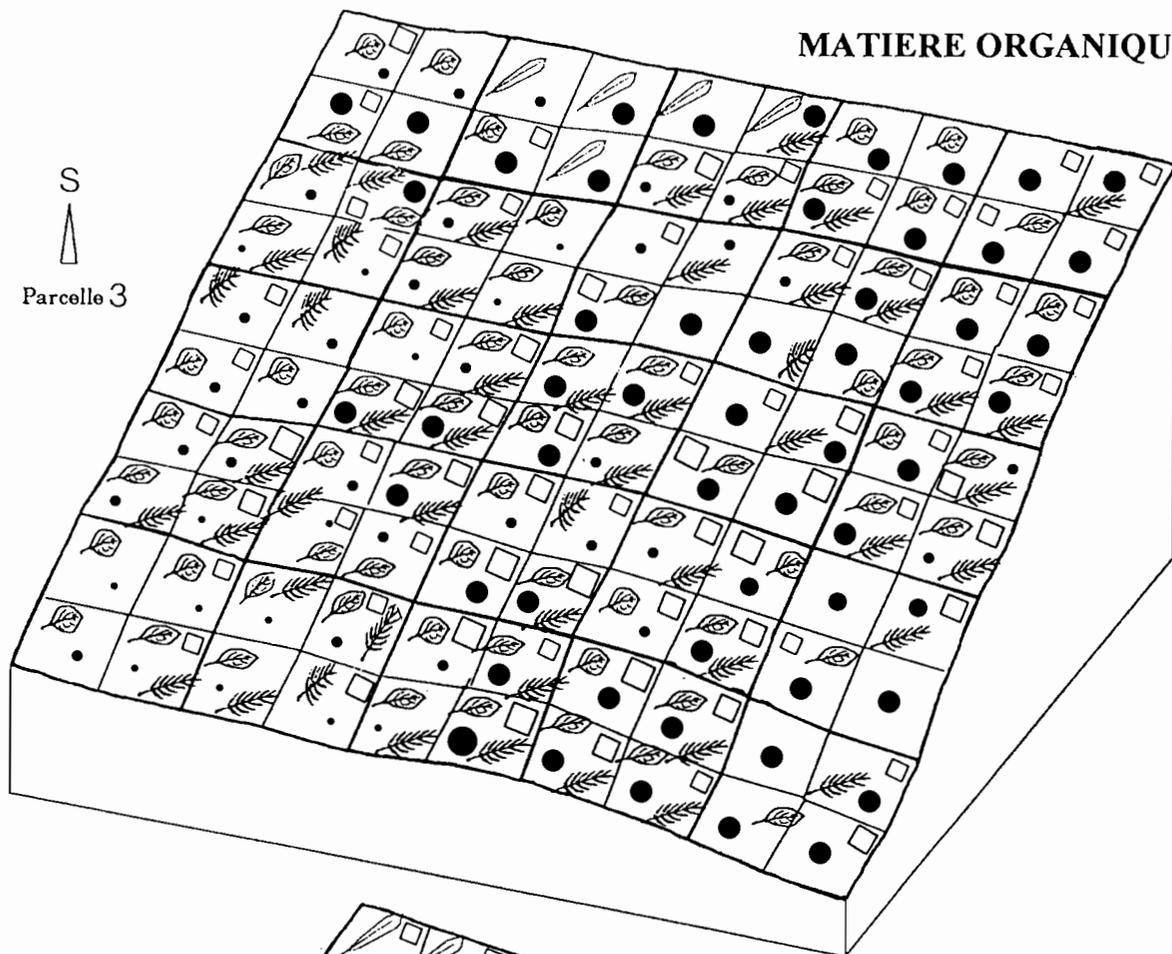
VIII : recouvrement de la canopée

- (concerne les gds J2 et A)
0 : complète dense 1 : complète claire
2 : une ouverture < 20 % 3 : de 20-50 %
4 : Canopée absente ou très fragmentaire

Tableau II. Résultats des notations en parcelles 2 et 3. (exprimés en nb = % de sous-placettes)

Notations	P2	P3	Obs.	Notations	P2	P3	Obs.	
I. % Lit.	1	56	14	IV. Roche	0	0	différence à cause de la roche app	
	2	34	31		1	5		29
	3	7	54		2	29		7
	4	3	1		3	30		0
II. Compo litière	0	49	31	VII. % sous-étage	4	36	différence car plus de palmiers en 3	
	1	50	63		0	3		1
	2	1	6		1	32		17
III. Troncs morts	0	38	32		2	30		34
	1	35	38	3	28	46		
	2	19	21	4	5	2		
	3	8	9	VI. Comp sous-étage	1	6	26	palmiers juvéniles dominant le s-étage en P 3
V. Pente	f	11	10		2	29	38	
	M	46	44		3	0	9	
	F	41	46		4	0	2	
	FF	2	0		5	61	6	
			6		2	19		
			7		2	0		

MATIERE ORGANIQUE



Composition de la litière :

-  Feuillus dominants sur la sous-placette
- sur la placette
-  Litière de *Cerberiopsis candelabra*
-  Mélange de feuilles et de palmes sur la sous-placette
- sur la placette
-  Palmes dominantes

Recouvrement de la litière :

- Nulle
- peu abondante
- moyenne
- abondante
- Très abondante

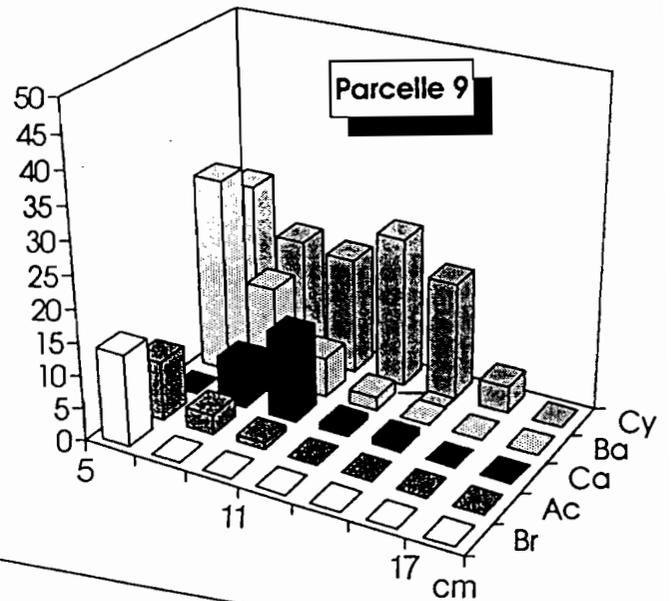
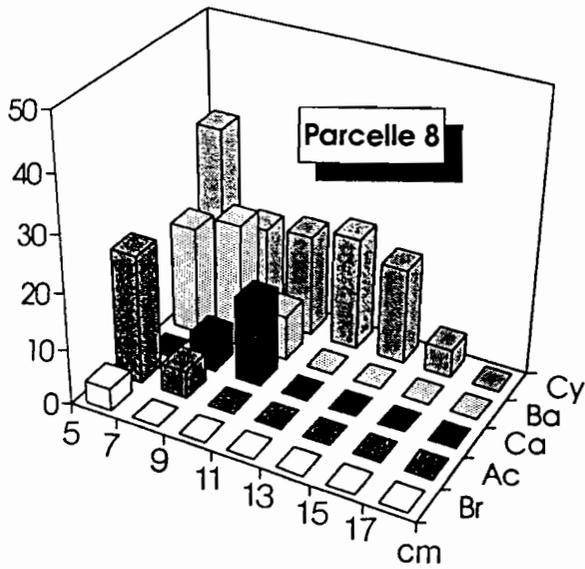
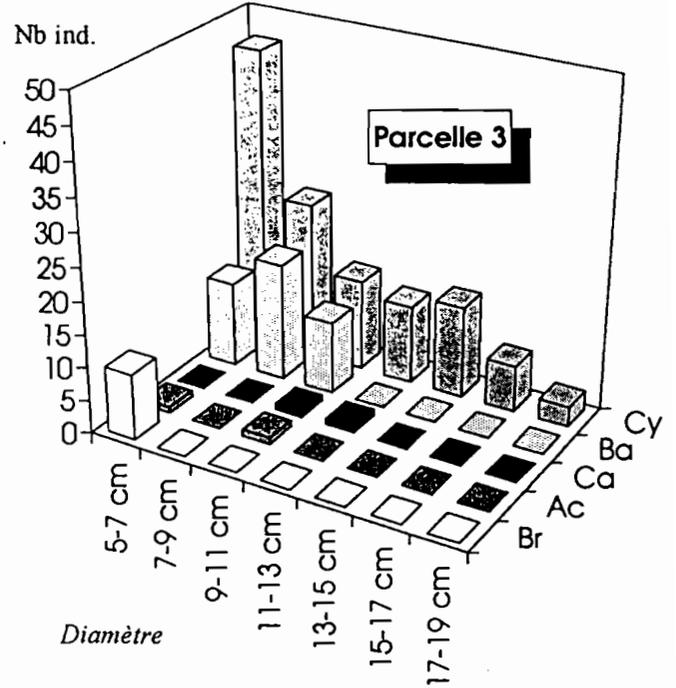
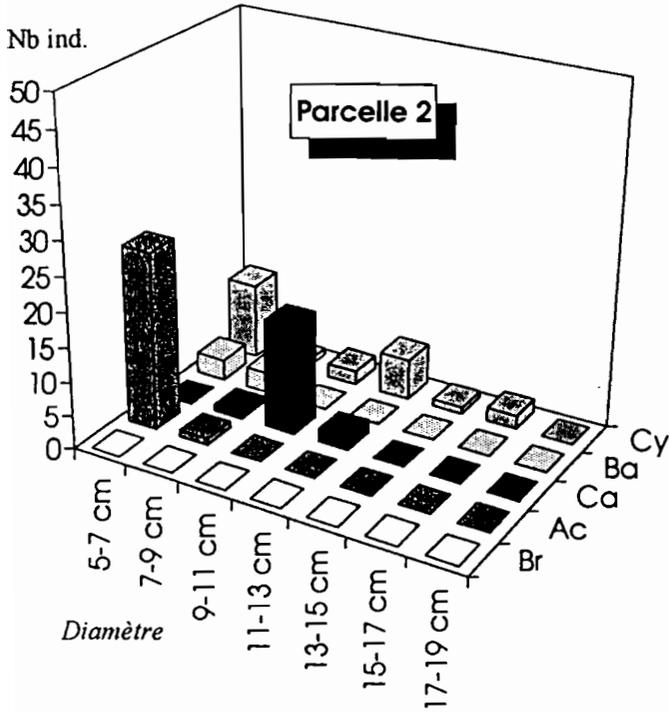
Branches et troncs morts :

- Pas
- Qq fragments
- Un gros tronc ou plusieurs fragments
- Plusieurs troncs enchevêtrés

Légende :

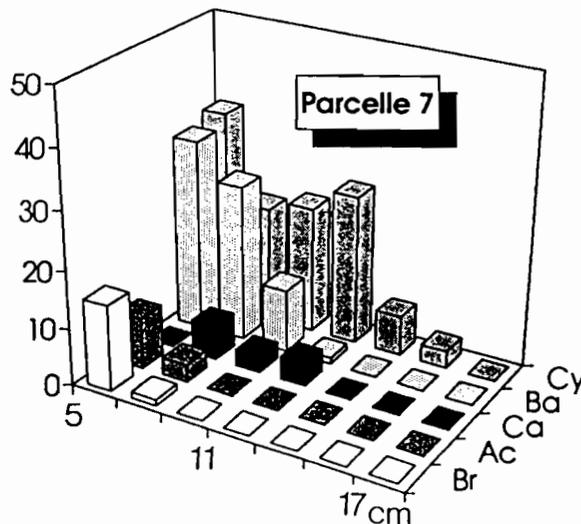
STRUCTURE DES POPULATIONS EN CLASSES DE DIAMETRE
DANS LES DIFFERENTES PARCELLES

Parcelle 2 très rocheuse, P 3 presque totalement colluvionnée, P 7,8 et 9 intermédiaires



Légende :

- Cy = *Cyphokentia*
- Ba = *Basselinia*
- Ca = *Campecarpus*
- Ac = *Actinokentia*
- Br = *Brongniartikentia*



Structure des populations de palmiers en parcelles 2 et 3 en classes de stades de developpement

Ac = *Actinokentia divaricata*
 Ba = *Basselinia pancheri*
 Br = *Brongniartikentia vaginata*
 Ca = *Campecarpus fulcitus*
 Cy = *Cyphokentia macrostachya*

P : plantules
 J1 : juvéniles acaules
 J2 : juvéniles caulescents
 A : Adultes reproducteurs

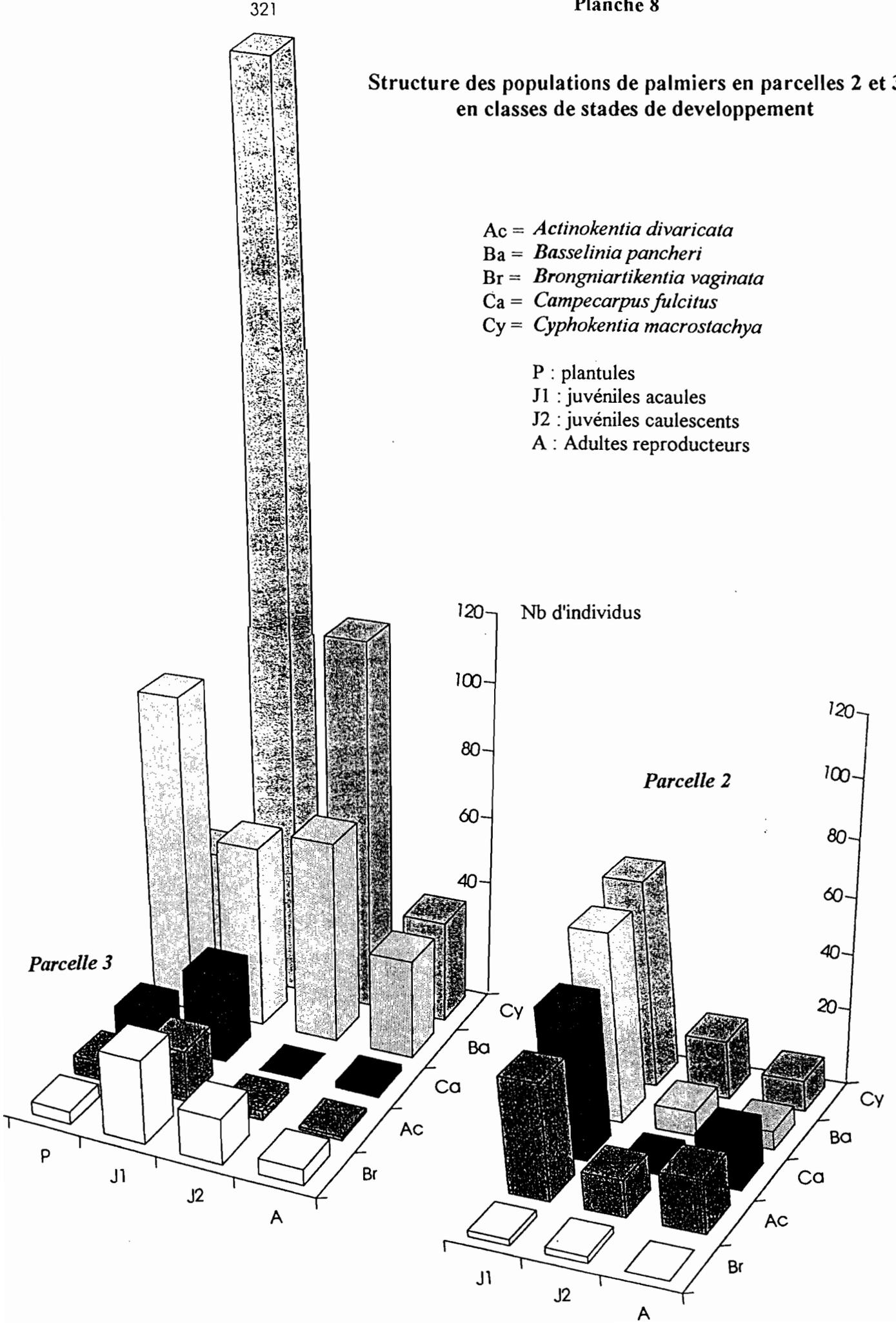


PLANCHE 9

Tableau III

Comparaison de peuplements de palmiers dans divers milieux d'Amazonie et insulaires (seules régions documentées)

LOCALISATION	TYPE DE MILIEU	Surface de la parcelle (m ²)	AUTEUR	Nb Total d'individus tous stades confondus ¹ rapporté à 1ha ²	Nb ³ de genres	Nb spp ³
Guyane	Crête drainée	5000	SIST, 1988	1432	7	14
id	Bas fond	2400	id	3337	7	11
E Amazonie	Terre ferme	7200	KAHN, 1992	897	8	12
C. Amazonie	Terre ferme	7200	id	3230	9	11
Pérou	Terre ferme	7100	id	9865	15	29
Pérou	Terre ferme	5000	id	7676	21	34
Seychelles	Terre ferme	6500	SAVAGE 83	2123	5	5
Nouvelle-Calédonie	Pente rocheuse	2500	Présente étude	1244	5	5
Nouvelle-Calédonie	Pente, colluvions	2500	id	3504	5	6

¹ Il n'est pas possible de pousser plus avant la comparaison car les différents auteurs n'ont pas défini de la même façon les classes de stades de développement.

² Pour les besoins de la comparaison. Il s'agit alors de densités théoriques pour une parcelle fictive de 1 ha ayant la structure de peuplement de celles réellement étudiées. Dans la forêt de la rivière Bleue, par exemple, il serait bien difficile de trouver une surface homogène de 1 ha.

³ En Amazonie, le nombre de genres et d'espèces est susceptible d'être plus élevé sur 1 ha que sur 2400 ou 5000 m², ce qui n'est pas le cas aux Seychelles ou en Nouvelle-Calédonie.

Tableau IV

Structure du peuplement de palmiers en forêt dense sur pente à la Rivière Bleue (Nombre d'individus par espèce pour les stades précisés, pour ou rapporté à 2500 m²)

Espèces :	Ac	Ba.	Br	Ca	Cy	Total	H'	E
Parcelle 2 (hors P)	67	76	4	67	97	311	2,06	0,89
Parcelle 2 (J2 > 1,3x.05 + A)	27	6	0	18	23	74	1,84	0,92
Parcelle 2 (ts les J2 + A)	29	14	2	19	29	93	2,05	0,88
Parcelle 2 (adultes)	17	6	0	16	10	49	1,90	0,95
1000 m ² bas P2 (ts J2 et A)	27	12	5	45	65	154	1,93	0,83
Parcelle 3 (adultes)	1	31	5	2	32	71	1,54	0,66
Parcelle 3 (tous stades)	26	251	49	39	508	873	1,56	0,67
Parcelle 3 (hors plantules)	20	151	45	29	468	713	1,46	0,63
Parcelle 3 (J2 > 1,3x.05 + A)	2	42	10	2	120	176	1,25	0,54
Parcelle 3 (ts les J2 + A)	4	94	19	2	147	266	1,42	0,61
1000 m ² bas P7 (ts J2 + A)	12	92	15	2	152	273	1,48	0,64
Parcelle 7 (J2 > 1,3x.05 + A)	12	72	16	13	113	226	1,76	0,76
Parcelle 8 (J2 > 1,3x.05 + A)	28	49	4	21	110	212	1,80	0,78
Parcelle 9 (J2 > 1,3x.05 + A)	13	53	14	22	108	210	1,84	0,79

Pour l'ensemble des parcelles sur pente, H' = 5,76 (calculé pour le nb de tiges > 5 cm), valeur très élevée, et E = 0,84. H' : Indice de Shannon, E = équitabilité. (Annexe 3)

1°) LE PEUPELEMENT DE PALMIERS EN MILIEU ERODE-ROCHEUX : Parcelle 2

a) Description de la parcelle

La parcelle 2 présente le cas extrême de l'enrochement pouvant exister dans cette forêt (planche 2 p 5).

Les deux tiers supérieurs sont occupés par de gros blocs de péridotite et le sol est fréquemment limité aux fractures de ces rochers et aux interstices existant entre eux.

La pente est forte, jusqu'à 40°. Cette parcelle n'a pas fait l'objet d'exploitation.

La forêt y est caractérisée par un sous-bois dense de tiges de faible diamètre et peu de gros arbres. (Planche 3 p 7)

L'Apocynacée pionnière *Cerberiopsis candelabrum* y est assez abondante et ces grands arbres produisent une épaisse litière à décomposition très lente qui empêche toute régénération sous leur couvert.

Dans le tiers supérieur, la forêt dense passe à la forêt de transition vers le maquis paraforestier situé en amont. Cette formation de transition, plus basse commence à peu près sur une rupture de pente.

Elle est caractérisée par un enrichissement en *Pandanus*, l'apparition d'espèces de maquis et notamment des Cypéracées et d'une Myrtacée arborescente, *Tristaniopsis reticulata* qui s'y développe en abondance.

Cette formation tend à évoluer en forêt dense dans la succession progressive faisant suite à un incendie.

b) Résultats

Dans cette parcelle, les palmiers se situent au 9^{ème} rang des familles pour le nombre de tiges de plus de 5 cm (74 tiges soit 6,9 % du total). Ils représentent seulement 3,1 % de la surface terrière totale (Planche 3 p7).

L'ensemble du peuplement comporte 311 individus, hors plantules, peu nombreuses.

Les espèces dominant par leurs adultes sont *Actinokentia* (17 pieds) et *Campecarpus* (16 pieds).

En revanche, si l'on considère tous les individus caulescents, *Cyphokentia* et *Actinokentia* arrivent au premier rang (29 individus), puis *Campecarpus* (19) et *Basselinia* (14). (Tableau IV planche 9).

Mis à part *Brongniartikentia* dont il n'existe que 4 individus (jeunes) dans cette parcelle, les juvéniles acaules dominant dans les différentes populations. Ces J1 représentent de 57% chez *Actinokentia* à 81 % chez *Basselinia*, de l'effectif total hors plantules de chaque espèce (Planche 8).

Analyse des répartitions :

Cyphokentia (Carte 1) : l'ensemble de la population est concentrée dans le bas, moins rocheux, de la parcelle et les adultes sont cantonnés dans le coin droit colluvionné.

Basselinia (Carte 3) : Les adultes sont très peu nombreux (6), dispersés dans les 2/3 inférieurs de la parcelle.

Les J2, guère plus nombreux (8) sont globalement dispersés mais avec un agrégat local.

La répartition des J1 est clairement agrégative pour toutes les tailles de blocs, la plus significative étant T 3H (Id = 9,69) en raison de la concentration de juvéniles dans le haut de la parcelle, au niveau de la rupture de pente, dans la forêt de transition. Il n'y a pas d'adultes dans cette zone, mais ils sont nombreux 10 à 20 m plus haut.

Les autres J1 sont agrégés autour des adultes plus bas dans la parcelle.

Campecarpus (carte 5) : l'essentiel de la population est agrégée dans le coin en bas à gauche, qui est une zone moyennement enrochée.

Actinokentia (Carte 7) est dispersé dans toute la parcelle. Les adultes ont une distribution régulière (Id = 0,41 pour T 3H et T 3V). Les J1 ont une répartition aléatoire (Id T3H = 2,71 et Id T 3V = 1,13, inférieurs à la valeur critique pour une aggrégation significative de Id = 3 au seuil de confiance 5% avec 2 degrés de liberté).

c) Discussion

Dans cette parcelle, le peuplement est réduit, et principalement concentré dans le bas moins rocheux et plus colluvionné. Dans cette partie, les palmiers juvéniles constituent un élément codominant ou quelquefois dominant de la strate basse du sous-bois, tandis que *Campecarpus*, à tendance rupicole, forme un remarquable agrégat d'adultes dans une zone rocheuse.

En effet, cette espèce produit des racines échasses qui s'insinuent dans les moindres

anfractuosités de rochers et élèvent le tronc au dessus du sol très accidenté où les autres espèces ont du mal à s'implanter.

Ceci constitue un aspect semble-t-il non signalé de la biologie des plantes à échasses. Jusqu'à présent, les auteurs ayant étudié l'écologie de palmiers à échasses, en Amérique, ont mis en relation cette particularité avec l'hydromorphie du milieu (*Socratea exorrhiza*) ou avec la faible luminosité (*Socratea durissima*). Dans ce second cas, les échasses permettent d'élever le palmier dans le sous-bois en faisant l'économie d'un tronc dans un premier temps. (HOGAN, 1986, SCHATZ *et al.*, 1985)

Cependant, *Campecarpus* est peu abondant dans les zones totalement enrochées, peu propices pour la plupart des espèces.

Seul *Actinokentia* est indifférent aux variations du milieu, présent à l'état d'individus dispersés, dans toute la parcelle.

C'est une espèce qui trouve son optimum en limite de forêt dense (forêt de transition, zones enrochées où n'existe qu'une forêt plus basse et plus claire), c'est à dire dans les conditions de la parcelle 2.

Il est possible que ce palmier qui n'a que 3 à 5 feuilles ait besoin de plus de lumière que les autres.

2°) LE PEUPELEMENT EN MILIEU COLLUVIONNE : Parcelle 3

a) Description de la parcelle

Cette parcelle, moyennement pentue, peu accidentée, est presque totalement colluvionnée, sauf dans le haut où quelques rochers apparaissent. (planche 2 p 5)

Il se peut qu'elle n'ait pas été exploitée. La présence en nombre, et sous forme d'individus de toute tailles, des espèces pionnières *Codia arborea* (Cunoniacées), *Myodocarpus fraxinifolius* (Araliacées) et *Archidendropsis gramulosa* (Mimosoïdées) pouvant fort bien être liée aux perturbations naturelles.

En effet, cette parcelle est affectée par de nombreux et fréquents chablis.

Elle est entièrement incluse dans la forêt dense sur pente mais la forêt de transition commence juste au dessus.

Le sous-bois présente une densité de tiges moins grande qu'en parcelle 2 (planche 4). Par contre, les palmiers acaules, essentiellement *Cyphokentia*, dominant complètement la strate basse du sous-bois (planche 6 p 13, Tableau II)

alors que les adultes ferment localement la sous-canopée.

b) Résultats

Les palmiers se situent au premier rang des familles pour le nombre de tiges de plus de 5 cm (176 tiges soit 19,1 % du total et 9,2 % de la surface terrière.) (planche 4 p8)

L'ensemble du peuplement comprend 876 individus au total et 713 hors plantules, très peu nombreuses sauf pour *Basselinia pancheri* (100 plantules). (Planche 9, tableau IV)

En ce qui concerne les adultes, deux espèces codominent : *Cyphokentia* (32 pieds) et *Basselinia pancheri* (31pieds), les autres espèces n'ont que 1 à 5 adultes.

En revanche, au niveau des juvéniles, *Cyphokentia* est considérablement plus abondant que toutes les autres espèces, avec 321 J1 et 115 J2.

Mais pour toutes les espèces, les juvéniles représentent plus de la moitié de la population.

(Planche 8)

Analyse des répartitions

Cyphokentia (carte 2) : Les adultes évitent complètement la partie rocheuse en haut. Dans le reste, bien colluvionné, leur répartition est régulière. (Id T3V = 0,41).

La répartition des J2 est aléatoire pour toutes les tailles de blocs. Ceux-ci sont tout aussi abondants dans le haut, quelque peu rocheux que dans le bas colluvionné.

La répartition des J1 est nettement *aggrégative*. Ce caractère est maximal à l'échelle des placettes (id = 5,39, valeur critique pour 24 ddl = 1,39) et diminue lorsque la taille de bloc augmente. En effet, les J1 sont dispersés dans toute la parcelle.

Basselinia pancheri (carte 4) : les adultes et les J2 sont dispersés dans toute la parcelle, avec des *aggrégats* locaux à l'échelle de la placette.

La répartition des J1 est totalement aléatoire et les plantules sont *aggrégées*.

Campecarpus (carte 6) : il n'y a que 2 adultes dans la parcelle, installés sur les plus gros blocs rocheux que l'on puisse y trouver. Les 27 juvéniles, tous acaules (J1), sont assez dispersés mais cependant plus concentrés en contrebas des 2 adultes.

Actinokentia (carte 8) : la population, très limitée (avec un seul adulte sur la parcelle), est

surtout cantonnée dans la partie haute, rocheuse, où l'on trouve tous les individus caulescents et plus de la moitié des J1. Ils sont certainement issus des adultes situés juste au dessus de la parcelle.

Brongnartikentia (carte 9) : les individus sont relativement peu nombreux (49), répartis plus ou moins dans toute la parcelle, avec deux agrégats très denses autour de 2 adultes.

c) Discussion

Le peuplement est dense et les palmiers constituent l'élément dominant du sous-bois de cette parcelle.

Cependant, la diversité du peuplement de palmiers est moindre qu'en parcelle 2, car, si les mêmes espèces sont présentes, trois d'entre elles (*Actinokentia*, *Brongnartikentia* et *Campecarpus*) sont en nombre très réduit tandis que *Cyphokentia* à lui seul représente 60% des individus et *Basselinia pancheri* 30 %.

De fait l'indice de Shannon, qui est une mesure de la diversité (Krebs, 1989) montre les valeurs les plus faibles dans cette parcelle, ($H' = 1,25$ à $1,56$ suivant les calculs contre $1,84$ à $2,06$ en parcelle 2), de même pour l'équitabilité ($E = 0,54$ à $0,67$ en P3 et $0,83$ à $0,95$ en P2). (Tableau IV pl. 9)

Les 1000 m² du bas de la parcelle 7 (tableau IV planche 9) présentent presque exactement la même structure de peuplement. P3 et P7 sont distantes de 3 km, mais les conditions édaphiques sont très semblables. (P2 est à 40 m en moyenne de P3).

3°) LE PEUPELEMENT EN MILIEU INTERMEDIAIRE (mi-rocheux, mi-colluvionné) : Parcelles 7, 8 et 9

a) Description des parcelles

Ces trois parcelles sont voisines et montrent des conditions de milieu très semblables.

Leur pente est de l'ordre de 50 %, le sol est une mosaïque de zones érodées rocheuses et de plaquages de colluvions.

Comme elles sont près de la piste, elles ont sans doute été exploitées dans le bas. La présence de la Rhamnacée pionnière *Alphitonia neocaledonica* est un signe évident de secondarisation.

Par rapport aux parcelles 2 et 3 dont elles mêlent les caractères, on note en plus des colluvions épaisses où dominant en sous-bois la fougère semi-arborescente *Orthiopteris firma*.

b) Résultats et discussion

La structure des peuplements dans les trois parcelles est très semblable. (planche 7 et tableau IV)

Les palmiers y sont très abondant. Ici encore, ils constituent la première famille en nombre de tiges de plus de 5 cm (plus de 20%). Ils sont plus nombreux encore que dans la parcelle 3 (de 210 à 230 tiges > 5 cm contre 176 en parcelle 3).

En effet, le peuplement est beaucoup plus équilibré. Il n'y a guère moins de *Cyphokentia* (110 contre 120) mais plus de *Basselinia* et des populations relativement importantes des 3 espèces minoritaires.

La diversité du milieu accroît celle du peuplement.

4°) LE PEUPELEMENT EN BAS DE PENTE (cartes : extension en bas des parcelles)

a) Le milieu

Il s'agit d'une zone presque plate, totalement recouverte de colluvions épaisses et par endroits, d'alluvions des creeks qui la traversent. Certaines zones sont hydromorphes. Ces bas de pente facile d'accès ont été exploités, les souches sont encore visibles.

La forêt y est de belle venue et le sous-bois moins dense que sur pentes.

b) Le peuplement de palmiers adultes

Il est largement dominé par *Cyphokentia* (bas des cartes 1 et 2), qui y atteint son maximum de densité.

Basselinia présente là une distribution plus ou moins aléatoire mais en densité très inférieure.

Actinokentia est peu abondant, en sujets isolés.

Brongnartikentia est présent sous forme d'individus dispersés. C'est une espèce qui est généralement en densité faible sur pentes et bas de pente, avec parfois de petits agrégats locaux. Comme *Basselinia pancheri*, sa distribution est peu influencée par les variations du milieu en forêt dense car il a une amplitude écologique assez large sur roches ultrabasiques. Il est



B



PLANCHE
B

1 2
3 4

1- Intérieur de la forêt dense sur pentes rocheuses.

avec *Campecarpus fulcitus*, dont le tronc est fortement annelé et *Actinokentia divaricata* (Juvénile acaule à droite).

2- Racines échasses de *Campecarpus fulcitus*.

Cette espèce essentiellement rupicole est capable d'insinuer ses racines dans les moindres enfractuosités entre les rochers et de s'élever au dessus de sols très accidentés.

3- Juvénile acaule de *Basselinia pancheri* dans la forêt dense sur colluvions de bas de pente.

4- Plantule de *Campecarpus fulcitus* avec ses éophylles bifides et ses rachis piquetés d'écailles noires.

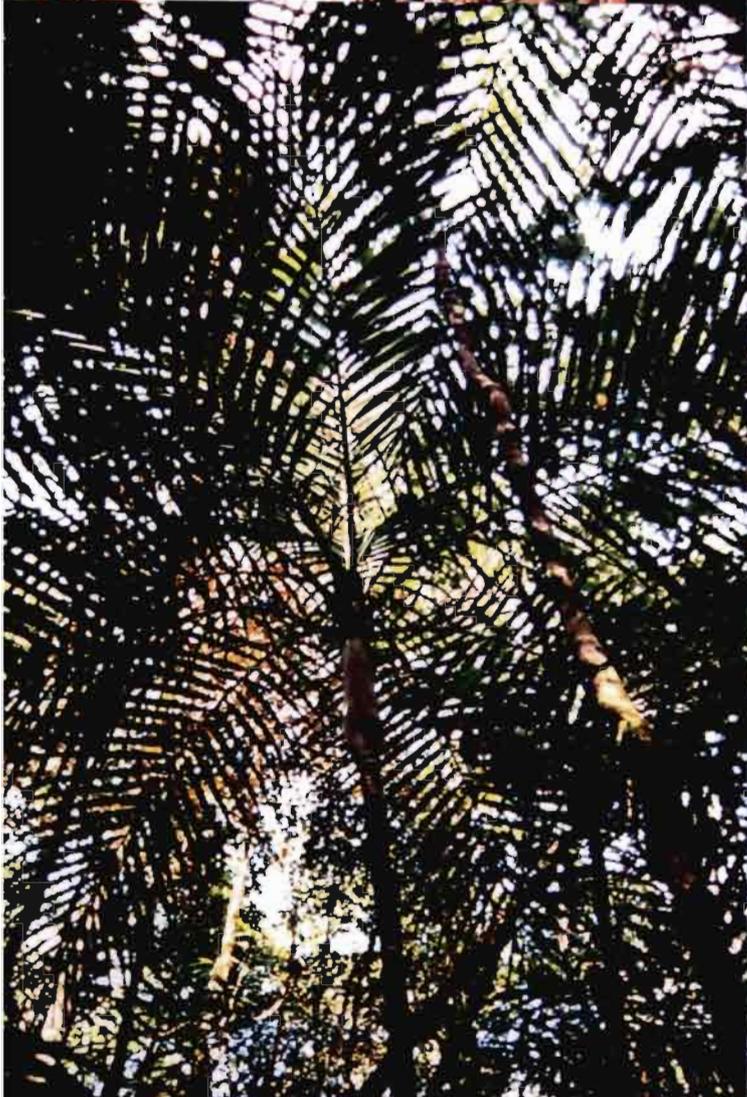


PLANCHE
C

1 2
3 4

1- *Cyphokentia macrostachya* : base du tronc élargie en plateau.

2- *Cyphokentia macrostachya* : inflorescences et pruine blanche caractéristique.

3 & 4 : *Cyphokentia macrostachya* : les grands individus ferment localement la sous-canopée de la forêt dense sur pentes colluvionnées.

capable de prospérer à découvert, en maquis, mais toujours à proximité de la forêt.

En revanche, une espèce qui n'est pas présente sur pente (si ce n'est par 3 plantules en parcelle 3), *Basselinia gracilis*, se développe en agrégats locaux et éloignés, ou sous forme d'individus isolés.

Enfin, *Campecarpus* existe en sujets isolés ou en agrégats dans des zones hydromorphes et dans le lit rocheux des creeks.

5°) LE PEUPELEMENT DANS LA FORET DE TRANSITION

Cartes : extensions en haut des parcelles

Actinokentia y est relativement abondant dans la frange qui jouxte la forêt dense (carte 8, au dessus de la parcelle 3).

Basselinia, y est souvent présent en plus grande densité que partout ailleurs (haut de la carte 3). Cette espèce est la seule à sortir vraiment de la forêt, elle persiste dans le maquis paraforestier au dessus (Il s'agit d'une formation à flore de maquis minier (MORAT *et al.*, 1986) mais qui s'est fermée, transformée en forêt basse et qui pourra évoluer vers la forêt dense par l'intermédiaire de la forêt de transition) (JAFFRE, 1980). Par ailleurs *B. pancheri* se retrouve dans des maquis ouverts, mais alors en très petit nombre.

Les adultes des autres espèces sont très peu nombreux dans la forêt de transition.

En revanche, il est intéressant de noter la dynamique de la régénération des palmiers dans ce milieu.

En descendant du maquis paraforestier vers la forêt dense, on trouve successivement et s'ajoutant aux précédents:

- une population de *Basselinia* de toutes tailles
- puis de jeunes *Campecarpus* mêlés d'*Actinokentia* adultes
- enfin, des juvéniles acaules de *Cyphokentia macrostachya* à proximité de la forêt dense.

Cette espèce est la plus inféodée à la forêt dense, spécialement sur colluvions, et est la dernière à en coloniser les marges.

CONCLUSION SUR L'ECOLOGIE DES PALMIERS SUR PENTES

Trois faciès peuvent être distingués en fonction de la répartition des adultes.

— Un faciès rupicole avec *Campecarpus* et *Actinokentia* dominants (planche 10)

— Un faciès colluvionné avec *Cyphokentia* dominant (planche 11)

— Un faciès intermédiaire où toutes les espèces sont bien représentées : *Cyphokentia* et *Basselinia* majoritaires, *Actinokentia*, *Brongnartikentia* et *Campecarpus* minoritaires. Mais il y a un partage partiel de l'espace en liaison avec la mosaïque du milieu.¹

Cyphokentia d'une part, *Actinokentia* et *Campecarpus* d'autre part, respectivement sur colluvions et roches, *Basselinia* et *Brongnartikentia*, dont l'amplitude écologique est plus grande, à distribution plus ou moins aléatoire.

Sur les pentes, les palmiers sont très abondants et dominant le sous-bois sauf lorsque l'enrochement est presque total (Parcelle 2).

Cependant, il faut prendre en compte la dynamique de cette forêt et de ses espèces constituantes, c'est-à-dire ne pas s'en tenir qu'à la distribution des adultes.

Trois aspects sont à considérer :

- 1- La sylvigénèse très active sur pente avec les nombreux chablis
- 2- Localement, l'évolution de la forêt à la suite d'exploitations anciennes.
- 3- La dynamique très active de reconstitution de la forêt dense à partir de la forêt de transition, dans une zone anciennement brûlée, juste en amont des parcelles voire même dans le haut de celles-ci.

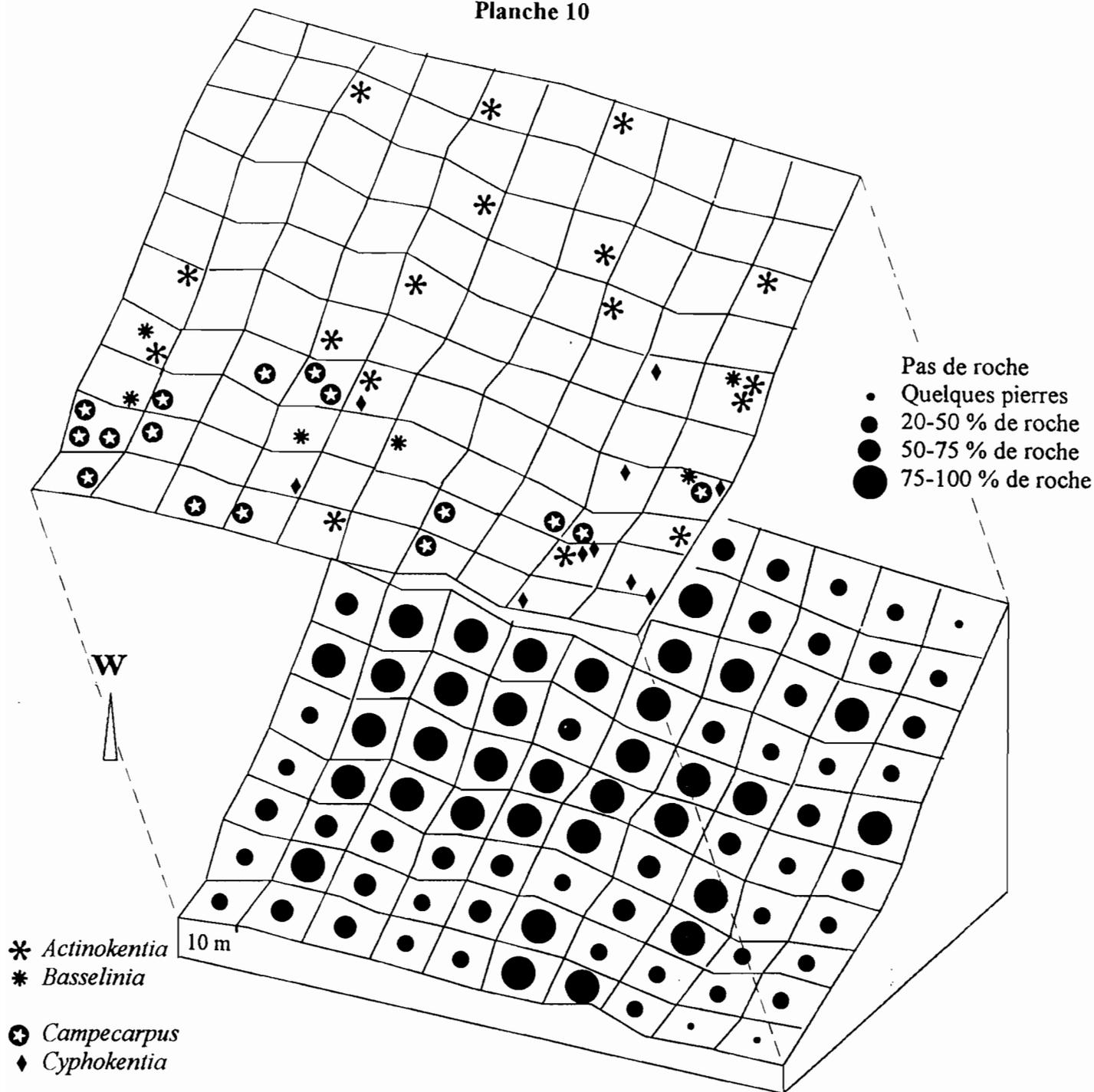
Ainsi, les juvéniles de *Cyphokentia* en parcelle 3 (carte 2) ne montrent aucune rupture au niveau du passage de la zone colluvionnée à la zone rocheuse, contrairement aux adultes. Il est fort probable que des J2 deviennent un jour adultes dans le haut de la parcelle et que l'on soit en présence d'une recolonisation. Celle-ci est manifeste dans la forêt de transition juste au dessus où *Cyphokentia* n'est représenté que par des J1, d'ailleurs assez nombreux.

La concentration de juvéniles de *Basselinia pancheri* en haut de la parcelle 2 (carte 3) pourraient être interprétée de la même façon, mais comme il n'y a que de très jeunes individus, on peut supposer aussi qu'il existe une limitation à la poursuite du développement.

En tous les cas, les trois processus précités sont en relation avec une situation d'augmentation de luminosité, temporaire (dans le cas des chablis) ou prolongée (forêt de transition) dont les palmiers semblent tirer parti.

¹Par exemple, la distribution de *Cyphokentia* et d'*Actinokentia* en parcelle 3 (cartes 2 & 8) sont remarquablement complémentaires

Planche 10



Faciès rocheux : *Campecarpus* et *Actinokentia* dominants

Cartographie de la roche apparente et du peuplement de palmiers en parcelle 2 (représentation des adultes uniquement)

L'essentiel du peuplement est concentré dans la partie basse de la parcelle, la moins enrochée et la seule à être partiellement colluvionnée.

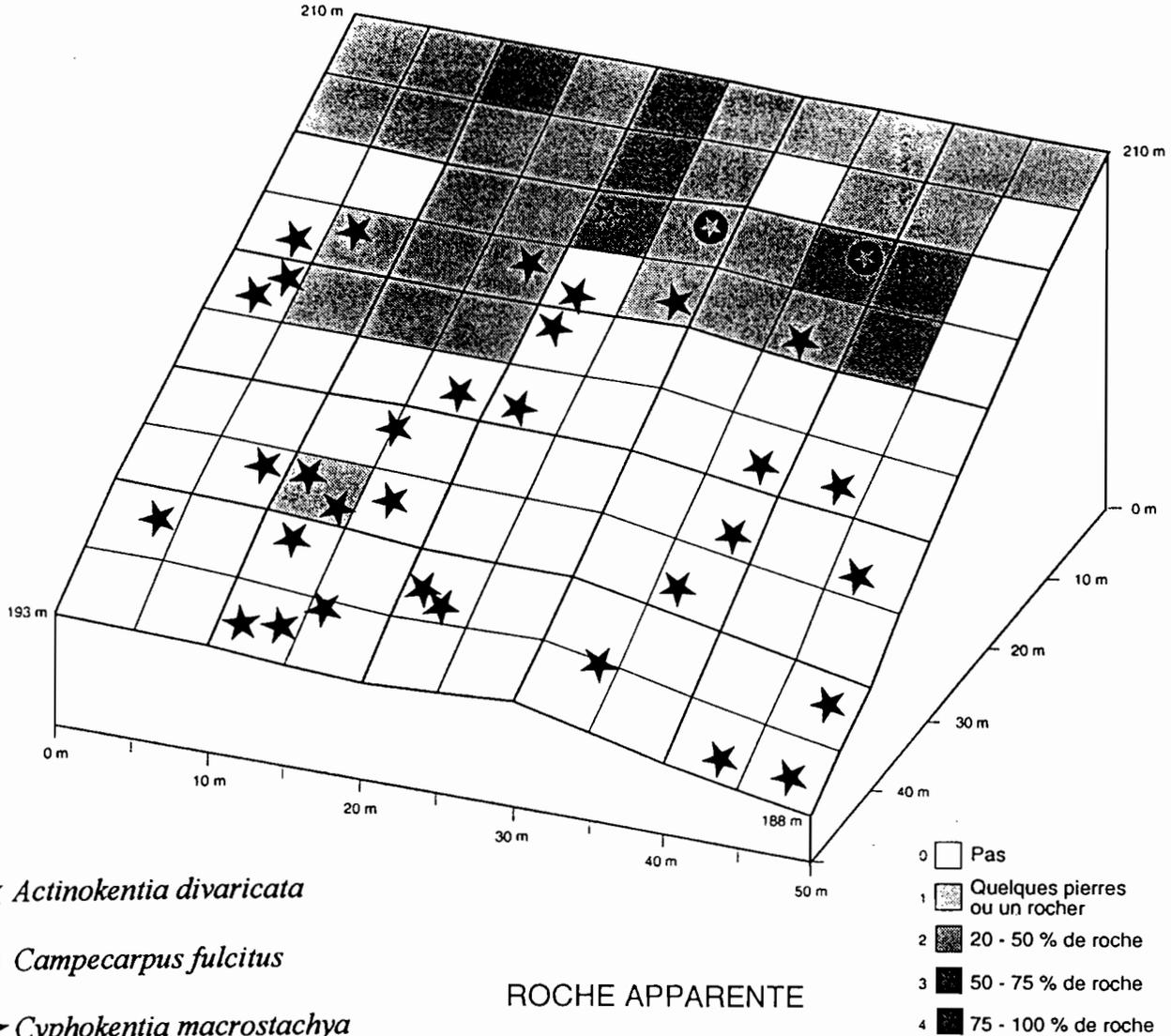
Dans la partie supérieure très accidentée, le sol meuble est rare et le peuplement très réduit.

Seul *Actinokentia* est à léatoirement dispersé et ne montre donc pas de réponse aux variations du milieu dans la parcelle.

Campecarpus, à caractère rupicole, forme des agrégats dans des placettes enrochées

Cyphokentia, spécialiste des sols colluvionnés, est très peu représenté et seulement sur colluvions

PARCELLE 3



☆ *Actinokentia divaricata*

⊛ *Campecarpus fulcitus*

★ *Cyphokentia macrostachya*

ROCHE APPARENTE

- 0 □ Pas
- 1 □ Quelques pierres ou un rocher
- 2 □ 20 - 50 % de roche
- 3 □ 50 - 75 % de roche
- 4 □ 75 - 100 % de roche

Facies colluvionné : *Cyphokentia* dominant

Répartition des espèces caractéristiques des différents faciès de la forêt dense sur pente en parcelle 3

Cartographie des adultes

Cyphokentia macrostachya, palmier caractéristique et dominant du faciès colluvionné
81 % des adultes poussent dans des sous-placettes (25 m²) totalement colluvionnées

Campecarpus fulcitus, espèce surtout rupicole sur pente et donc caractéristique du faciès rocheux, n'est représenté sur cette parcelle, essentiellement colluvionnée, que par 2 adultes, installés sur de gros blocs rocheux.

Actinokentia divaricata, plutôt spécialiste des marges de la forêt dense primaire, n'est représenté que par un seul adulte.

CHAPITRE IV

ANALYSE DES CARACTERES BIODEMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS en parcelles 2 et 3

1°) STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

a) Structure des populations

- *Cyphokentia macrostachya*

La structure de la population de cette espèce est remarquable par le déséquilibre existant entre le nombre de plantules (40 en P3) et de J1 (321 en P3) ainsi qu'entre celui de J2 (115) et d'adultes (32). (Planche 8 p 17)

La rareté des plantules semble due à la prédation des graines par les rats introduits anciennement (rat de polynésie, *Rattus exulans*) ou plus récemment (rat commun, *Rattus rattus*).

En effet, tous les fruits tombés à terre observés étaient rongés et dépourvus de leur graine.

Par ailleurs, le parasitisme des graines est faible ou nul. Deux insectes parasites à l'état larvaire des graines de palmiers ont été observés dans cette forêt, dont un scolyte, mais le taux de parasitisme sur une dizaine d'infructescences disséquées reste compris entre 0 et 10%.

De plus, 50 % des adultes présentaient des manifestations de la reproduction durant la période d'étude et 33 % des infructescences.

Un paramètre important pour statuer sur le cas des plantules (SIST, 1989) demeure cependant inconnu : le taux de germination, toutes les graines étant encore vertes durant la période d'étude.

Mais un faible nombre de plantules arrivant à se développer chaque année doit être suffisant pour assurer une excellente régénération. A en juger par le rythme de production foliaire chez les jeunes individus (une feuille par an chez les jeunes J2 notés en 1986), et la grande différence de taille entre les plus petits et les plus grands J1, on peut penser que la phase acaule est très longue. Les observations sur un palmier d'Australie, *Oraniopsis appendiculata*, font état d'une phase acaule de 40 à 50 ans. (UHL & DRANSFIELD, 1987).

Si la phase acaule de *Cyphokentia macrostachya* dure ainsi plusieurs décennies, il suffit de très peu de plantules passant au stade J1 chaque année pour expliquer l'existence de 321 juvéniles acaules en parcelle 3.

Les J1 sont en densité identique dans la zone un peu rocheuse en haut de la parcelle 3 où il n'y a pas d'adultes, et en aval, sur colluvions pures où les adultes sont distribués de façon régulière, (carte 2) ce qui suppose une dissémination active.

En effet, cette espèce, comme les autres possède une dissémination en partie barochore et en partie ornithochore. Les oiseaux responsables sont le pigeon Notou (*Ducula goliath*) et la pèruche de la Chaîne (*Eurymphicus cornutus* subsp. *cornutus*). Ces deux espèces ont pu être observées en train de consommer des fruits de palmiers, sans plus de précision sur leur comportement alimentaire.

Il y a environ 3 fois moins de J2 que de J1, donc le passage d'un stade à l'autre est une étape critique.

En effet, cela se traduit par la production d'un tronc, coûteux en énergie.

Les études classiques sur l'écologie des palmiers d'Amérique (de GRANVILLE, 1978, VANDERMEER, 1975), montrent que ce passage doit se faire, pour les palmiers caulescents de grande taille, à l'occasion d'une ouverture de la forêt. Celle-ci apporte le supplément d'énergie nécessaire aux J1 suffisamment développés pour commencer à édifier un tronc, faute de quoi ils restent acaules et finissent par mourir.

Il n'y a pas d'évidence manifeste de ce phénomène dans les parcelles étudiées où l'on rencontre de très récents J2 (2 à 4 entrenoeuds) dominés par une canopée fermée.

Dans ces conditions de milieu, des mesures de luminosité en parcelle 7, à l'aide d'un photomètre quantique donnent les résultats suivants :

-luminosité reçue par les plus petits J1 (50 cm) : de 1,23 à 1,85 % de la luminosité incidente

-luminosité reçue par les plus grands J1 (2 m) : de 2,27 à 3,01 % de la luminosité incidente

(mesures prises par temps uniformément nuageux au niveau des couronnes de *Cyphokentia* acaules sous canopée continue, avec une référence en plein découvert).

Au court du développement du J1, il y a un doublement de la luminosité reçue, peut-être suffisant pour passer au stade suivant sans modification de la structure de la forêt.

Cependant, en parcelle 3, les adultes ne représentent que 27 % de l'effectif des J2, donc plus des 2/3 de ceux-ci périssent avant d'atteindre 5 m de hauteur, si toutefois la population est en équilibre.

-*Basselinia pancheri*

En parcelle 3, cette espèce présente des plantules relativement nombreuses (100), qui constituent la classe de stade de développement au plus fort effectif. C'est la seule espèce dans ce cas, les quatre autres n'ont que très peu de plantules.

Les plantules de *Basselinia pancheri* sont fortement agrégées au milieu et en bas de la parcelle 3, avec 23 individus sur 25 m² dans une placette et 6 autres poussant ensemble dans la même placette. (carte 4)

Les raisons de cette agrégation restent inconnues.

Il est à noter par ailleurs que la seconde espèce du genre, *Basselinia gracilis* présente 3 plantules en parcelle 3, alors qu'elle n'existe à l'état adulte que dans les bas de pente à plus de 100 m de là. (Il s'agit d'espèces ornithichores)

Toujours en parcelle 3, on remarque qu'il y a légèrement plus de J2 que de J1, donc le passage de l'un à l'autre ne doit pas être problématique. Cette espèce s'élève dans les 2 premiers mètres sur un tronc pouvant être très fin, de 2 cm de diamètre et 4 cm à 3 m de hauteur, d'où une dépense d'énergie inférieure à celle de *Cyphokentia* qui développe d'emblée un tronc de 4 à 7 cm de diamètre.

En parcelle 2, les J2 et adultes sont limités à quelques unités alors que les J1 sont nombreux (62).

Il est possible que la population soit en expansion dans cette parcelle, et qu'elle colonise notamment la forêt de transition en haut.

(carte 3)

-*Campecarpus fulcitus*

La structure de la population de cette espèce est marquée par un déficit de J2 (parcelle 2), car ce stade est lentement et rarement atteint. Les adultes sont beaucoup plus nombreux sans doute en raison de leur longévité. (Planche 8 p17)

Le développement de *Campecarpus* est assez particulier.

Le J1 croît très lentement sur des racines échasses atteignant à ce stade 50 cm.

Puis, un tronc commence à apparaître, mais avec des entrenœuds extrêmement courts, télescopés, qui donnent à ce petit tronc (de 20 à 80 cm de hauteur), un aspect ridé. C'est le stade de transition J1-2.

Les palmiers à ce stade doivent être très âgés. Quelques exemplaires notés en 1986 n'ont absolument pas changé d'aspect et les feuilles d'alors, desséchées, sont encore présentes.

De rares sujets montrent finalement un accroissement très rapide, avec des entrenœuds qui passent de 1 à 18 cm de longueur sur moins de 2 m de hauteur. (stade J2). Cette croissance qui a débuté brusquement se maintient à un rythme élevé jusque vers 4 m de hauteur, puis ralentit, de sorte que les adultes (plus de 5 m) ne produisent plus que des entrenœuds de 3 à 5 cm de long. (planche 12)

Pendant ce temps, les racines échasses naissent de plus en plus haut sur la base du tronc qui se nécrose et se trouve de plus en plus surélevé. Les racines échasses à l'âge adulte peuvent atteindre 1,5 m.

Leur croissance est de 5 mm par semaine.

En parcelle 3, on constate la plus grande densité de J1 en bas des 2 adultes, ce qui doit résulter de l'effet conjugué de la barochorie et de la pente. Mais nombre de plantules et J1 se trouvent 40 à 50 m plus bas, dans une zone dépourvue d'adultes, ce qui laisse supposer un transport plus actif.

Comme il n'y a que de très jeunes individus dans toute cette zone colluvionnée, on peut penser que *Campecarpus* ne soutient pas la concurrence des autres espèces dans ce milieu. Il semble ne pouvoir se développer

correctement sur pente qu'en milieu rocheux où la concurrence est diminuée et où il se trouve avantagé par ses racines échasses qui lui permettent de s'implanter sur un sol très accidenté.

Il serait intéressant de suivre le devenir des plantules et J1 en parcelle 3. Si la structure actuelle du peuplement devait s'y maintenir (étant en équilibre avec les conditions du milieu), ces jeunes individus devraient finir par disparaître.

b) Dynamique des populations sur 8 ans.

(seuls les individus de plus de 5 cm dbh sont pris en compte, en parcelles 2 et 3)

Les populations d'*Actinokentia* et de *Brongniartikentia* ont perdu deux adultes et n'ont recruté aucune tige dans la classe de diamètre supérieur à 5 cm. Compte tenu des effectifs relativement faibles de ces deux populations, on peut considérer la situation comme à peu près stable d'autant qu'il y a quelques grands J2.

Campecarpus ne montre aucun changement. Les 21 individus caulescents répertoriés en 1986 sont toujours là, et aucun J1-2 n'est passé au stade J2.

Cyphokentia, avec 2 morts et 2 recrues sur 177 individus caulescents montre une dynamique à peine observable sur la période.

Basselinia pancheri montre le renouvellement des populations le moins lent, avec 6 morts et 7 recrues sur 108 individus caulescents.

Dans tous les cas, l'intervalle de temps ou l'effectif pris en compte pour l'étude de la dynamique de ces populations sont insuffisants. Cependant, ces populations semblent stables pour les individus caulescents et la régénération est bonne (nombreux J1) en dépit d'un nombre réduit de plantules.

Les densités élevées de palmiers observées sur pentes semblent donc devoir se maintenir et être en équilibre avec les conditions actuelles du milieu.

2°) CROISSANCE DES INDIVIDUS EN DIAMETRE SUR 8 ANS.

a) Matériel et méthodes

Les palmiers caulescents (juvéniles et adultes) de plus de 5 cm dbh ont été mesurés à 1,30 m de hauteur à l'aide d'un mètre souple (mesure des périmètres), en 1986 puis remesurés en

1994, sur deux parcelles de 2500 m². (P2 et P3)

En outre, les individus de 2 à 5 cm de diamètre ont été mesurés sur deux colonnes de 500 m² dans chaque parcelle.

A la remesure, ont été considérés comme significatifs, les accroissements de plus de 0,5 cm de diamètre. Ceci tient compte de la différence éventuelle de hauteur de mesure aux deux passages, mais celle-ci a un effet quasiment négligeable sur le diamètre car les troncs sont très cylindriques.

L'erreur possible tient essentiellement à la possibilité d'effectuer la mesure sur le bourrelet d'un nœud ou sur un entrenœud. (Au deuxième passage, toutes les mesures ont été effectuées sur les entrenœuds, ce qui paraît le plus naturel.).

Les croissances de -0,3 à + 0,5 cm de diamètre ont été considérées comme nulles. Aucune croissance négative significative n'a été notée sauf dans deux cas d'erreur manifeste, exclus de l'analyse.

b) Résultats

Aucun des 28 *Actinokentia*, des 21 *Campecarpus* et des 9 *Brongniartikentia* mesurés ne présente de croissance sur ces 8 ans. (Planche 12)

En revanche, 23% des 141 *Cyphokentia* et 30% des 56 *Basselinia* montrent une croissance significative (> 0,5 cm) sur cette période. (Planches 12 et 13)

Pour *Cyphokentia*, ces accroissements s'échelonnent entre 0,5 et 2,5 cm de diamètre. La moitié d'entre eux sont inférieurs à 0,8 cm. Ces accroissements faibles concernent tous les diamètres. Les accroissements les plus forts concernent surtout les diamètres intermédiaires. Du reste, 43% des individus de la classe intermédiaire de 8-11 cm présentent un accroissement contre 18,8% dans la classe inférieure et 5,9% dans la classe supérieure.

Pour *Basselinia*, les accroissements s'étalent entre 0,5 et 2,2 cm de diamètre et moins d'un tiers sont inférieurs à 0,8 cm. Les accroissements supérieurs à 1 cm concernent exclusivement les diamètres intermédiaires et les phénomènes de croissance concernent près de la moitié de la classe 5-8 cm de diamètre.

Les individus de 4 à 8 cm de diamètre s'étant épaissis ont eu une croissance en diamètre supérieure à 0,6 cm .

c) Discussion

Les palmiers sont des ligneux dépourvus de cambium et l'édification d'un tronc capable de supporter l'appareil végétatif et reproducteur adulte s'effectue par des moyens originaux (RICH, 1986, TOMLINSON, 1990, WATERHOUSE & QUINN, 1978) :

- par le biais d'une phase d'établissement acaule qui amène la couronne de feuille et le méristème terminal à la taille définitive, ce qui autorise alors une croissance en hauteur avec un diamètre de tronc constant et suffisant pour supporter l'arbre adulte.

- grâce à une expansion cellulaire continue au cours de la croissance en hauteur qui assure l'augmentation du diamètre du tronc.

- dans tous les cas, une lignification soutenue augmente la résistance de l'arbre avec l'âge.

L'anatomie des troncs des palmiers néo-calédoniens n'a jamais été étudiée mais on peut supposer que ces caractères généraux restent valables sur le Territoire.

Tous les palmiers étudiés présentent une croissance en épaisseur avec l'âge:

diamètre des troncs :	initial	maximal
<i>Brongnartikentia vaginata</i>	4 cm	7 cm
<i>Actinokentia divaricata</i>	4,5 cm	7,5 cm
<i>Campecarpus fulcitus</i>	8,5 cm	11,5 cm
<i>Basselinia pancheri</i>	2 cm	11 cm
<i>Cyphokentia macrostakya</i>	4,5 cm	18 cm

Brongnartikentia et *Actinokentia* sont des espèces grêles de sous-bois, sans doute à croissance lente et montrant un accroissement en diamètre limité, ce qui peut expliquer que la croissance en épaisseur ne s'observe pas sur 8 ans.

Campecarpus est assez typique des espèces à phase d'établissement longue (accompagnée ici d'une élévation sur des racines échasses en l'état acaule) et qui développe un tronc d'emblée de bon diamètre, lequel présente en plus une légère croissance en épaisseur avec l'âge.

Basselinia pancheri et *Cyphokentia macrostachya* montrent une croissance en hauteur relativement précoce (alors qu'ils

possèdent une couronne de feuilles modeste) et une forte croissance en diamètre avec l'âge, que l'on peut observer sur 8 ans.

Cependant, les phénomènes de croissance en épaisseur semblent irréguliers et brusques chez ces deux espèces.

La majorité des individus, quelle que soit leur taille, ne présentent aucune croissance décelable sur la période d'étude.

Les cause déterminant l'épaississement de certains sujets n'ont pu être élucidés. En effet, leur situation dans le milieu ne semble en rien les distinguer de ceux qui ne croissent pas en diamètre. Dans les parcelles étudiées, la canopée reste claire et la distribution des croissances ne suit pas l'état d'ouverture actuel de la canopée (relevé dans les sous-placettes, planche 15) lequel peut varier rapidement dans ces forêts sur pente.

Le test du coefficient de corrélation de rangs de Spearman (SIEGEL & CASTELLAN, 1988) donne une valeur de $z = 0,72$ (voir annexe 3), associée à une probabilité de 0,24, ce qui reste en accord avec l'hypothèse d'indépendance des séries de données sur le recouvrement de la canopée et des valeurs de croissance (seuil : $p = 0,05$).

En revanche, la croissance en diamètre est en liaison avec la croissance en hauteur.

Les individus qui ont le plus fort accroissement en diamètre ont également les derniers entrenœuds plus longs que chez les autres individus, ce qui signifie une croissance en hauteur plus importante pour un rythme de production foliaire égal. Mais il est possible que ces individus en croissance aient en plus un rythme de production foliaire accéléré. ASH (1988), note ce type de relations pour *Balaka microcarpa*, un palmier de forêt dense à Fiji. Pour notre part, cette relation n'a pas pu être testée en raison de l'inaccessibilité des entrenœuds supérieurs.

En revanche, tous les individus caulescents de moins de 10 m ont été mesurés en hauteur, de la base du tronc à la base de la dernière gaine vivante, au cm près, au moyen d'une perche graduée.

Cela devrait permettre par la suite de prendre en compte la croissance en hauteur, beaucoup plus significative que l'accroissement en épaisseur chez les palmiers.

Il est concevable par contre que les individus de taille intermédiaire montrent les départs en croissance les plus nombreux (près de la

moitié des sujets) que l'importance de et les épaisissements en valeur absolue les plus importants : ils ont déjà un diamètre autorisant un accroissement pouvant dépasser 1,6 cm de diamètre, ils se situent à un niveau suffisamment élevé du sous-bois pour bénéficier de toute l'énergie nécessaire et n'ont pas encore atteint l'état adulte, reproducteur, relativement stationnaire.

Basselinia présente ainsi typiquement une courbe de croissance en fonction du diamètre en cloche, laquelle est beaucoup moins nette chez *Cyphokentia*. (planche 13)

3°) ANALYSE DE QUELQUES CARACTÈRES DE LA DISTRIBUTION DES POPULATIONS DE *BASSELINIA* ET *CYPHOKENTIA* EN PARCELLE 3

Ces deux espèces présentent des densités élevées qui se prêtent bien à l'analyse des structures spatiales, en relation avec les caractères du milieu.

a) *Basselinia pancheri* (carte 4)

Les adultes et juvéniles caulescents sont dispersés dans toute la parcelle, avec des agrégats locaux à l'échelle de la placette, mais sont plus concentrés à droite de la parcelle. Cette particularité se traduit par des valeurs très différentes de $Id\ T3V^1$ et $Id\ T3H$. Pour les adultes, $Id\ T3V = 2,94$, $Id\ T3H = 0,23$ et pour les J2, $Id\ T3V = 6,5$ et $Id\ T3H = 0,6$. En fait, ces *Basselinia* sont plus concentrés dans une partie à litière plus abondante et sous-bois plus dense, à droite de la parcelle. (planche 14).

De fait le test du coefficient de corrélation de rangs de Spearman donne une liaison significative au seuil de 4% entre le recouvrement du sous-bois et les densités de *Basselinia* dans les sous-placettes ($z = 1,78$) et une liaison significative au seuil de 3% pour le recouvrement de la litière ($z = 1,83$, voir annexe 3).

Dans une placette au centre droit de la parcelle, il y a une importante agrégation de J2. Il s'agit d'une placette encombrée d'une importante accumulation de matière organique (bois pourrissant et retenant beaucoup de litière), où la régénération est actuellement très faible (très peu de plantules et de J1, toutes espèces confondues). Les J2 datent sans doute d'avant le

chablis qui a affecté cette placette ou sont contemporains de celui-ci. Ils en ont peut-être bénéficié.

b) *Cyphokentia* (carte 2)

Chez cette espèce, on a remarqué (chapitre III) un éclaircissement drastique de la population d'un stade à l'autre.

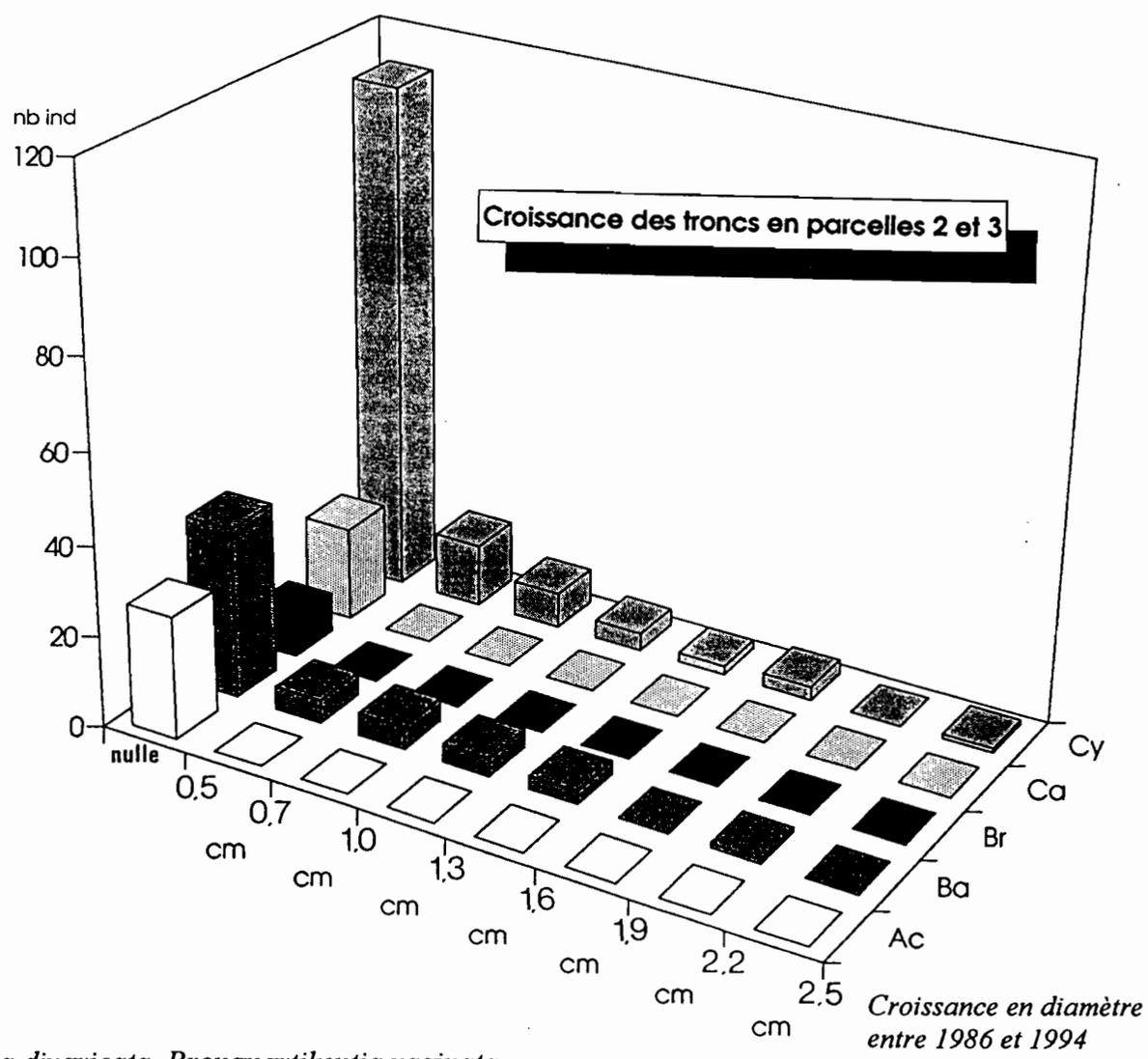
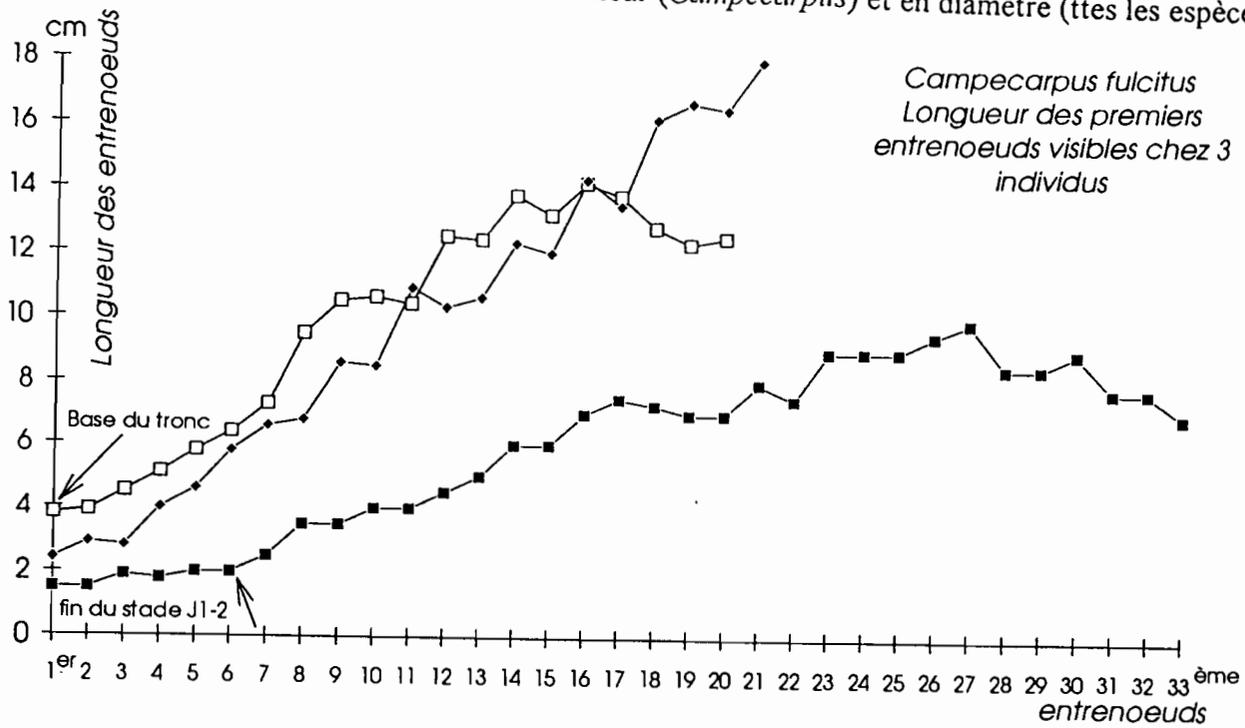
Les 321 J1 ont un comportement agrégatif, les 115 J2 sont répartis de façon aléatoire et les 32 adultes sont régulièrement distribués dans la partie bien colluvionnée.

SIST, (1989) avait déjà noté ce phénomène dans le genre *Astrocaryum* en Guyane.

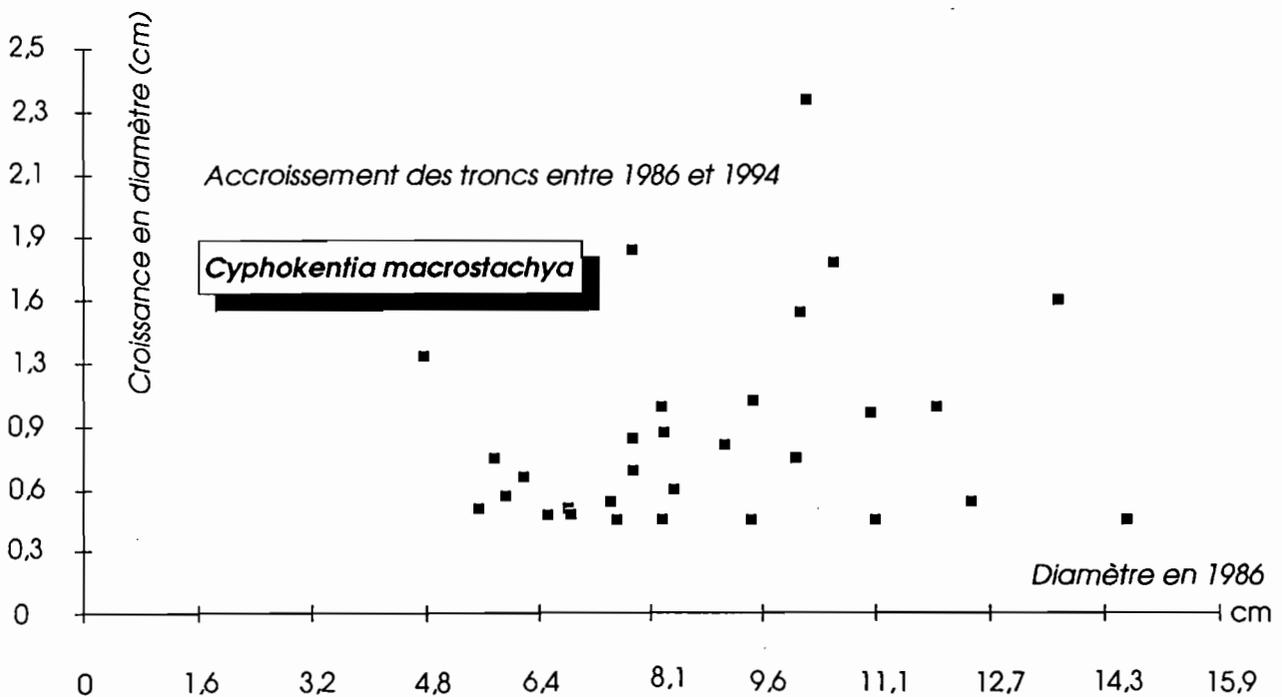
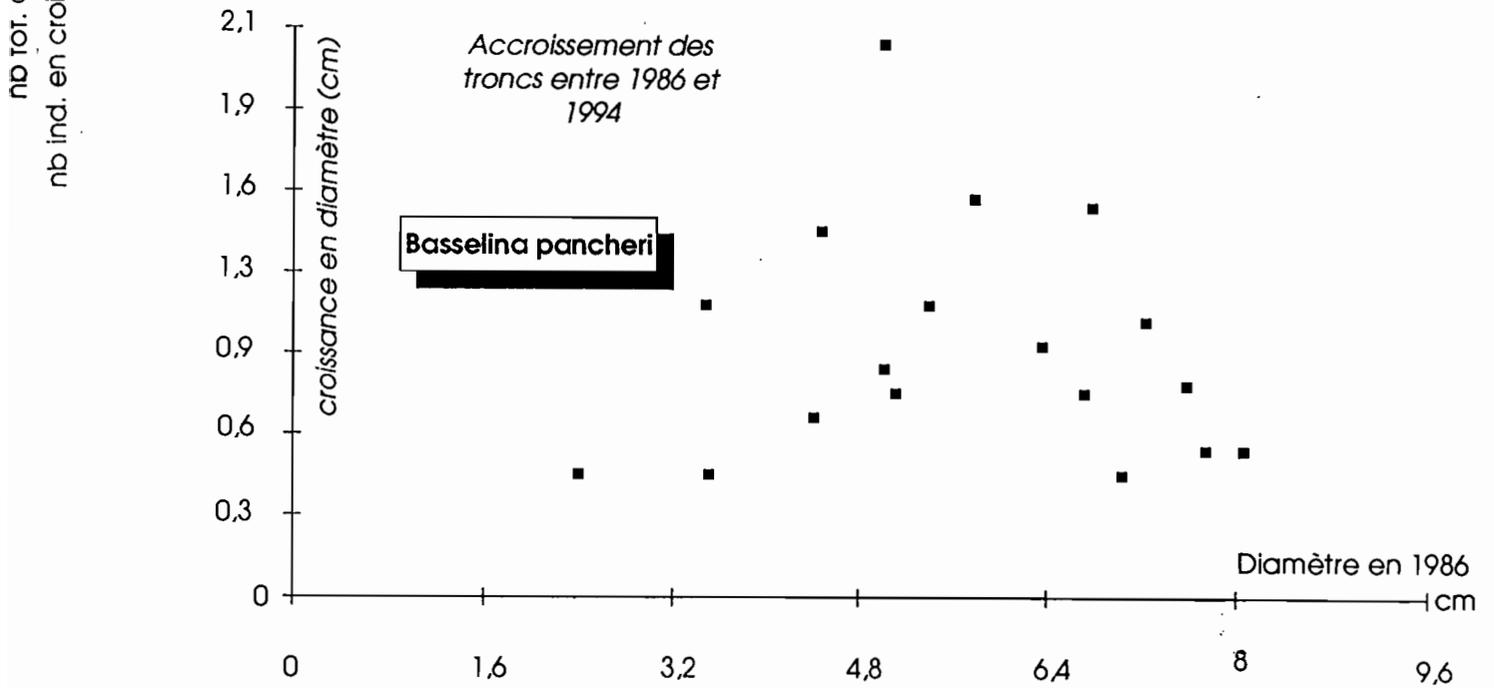
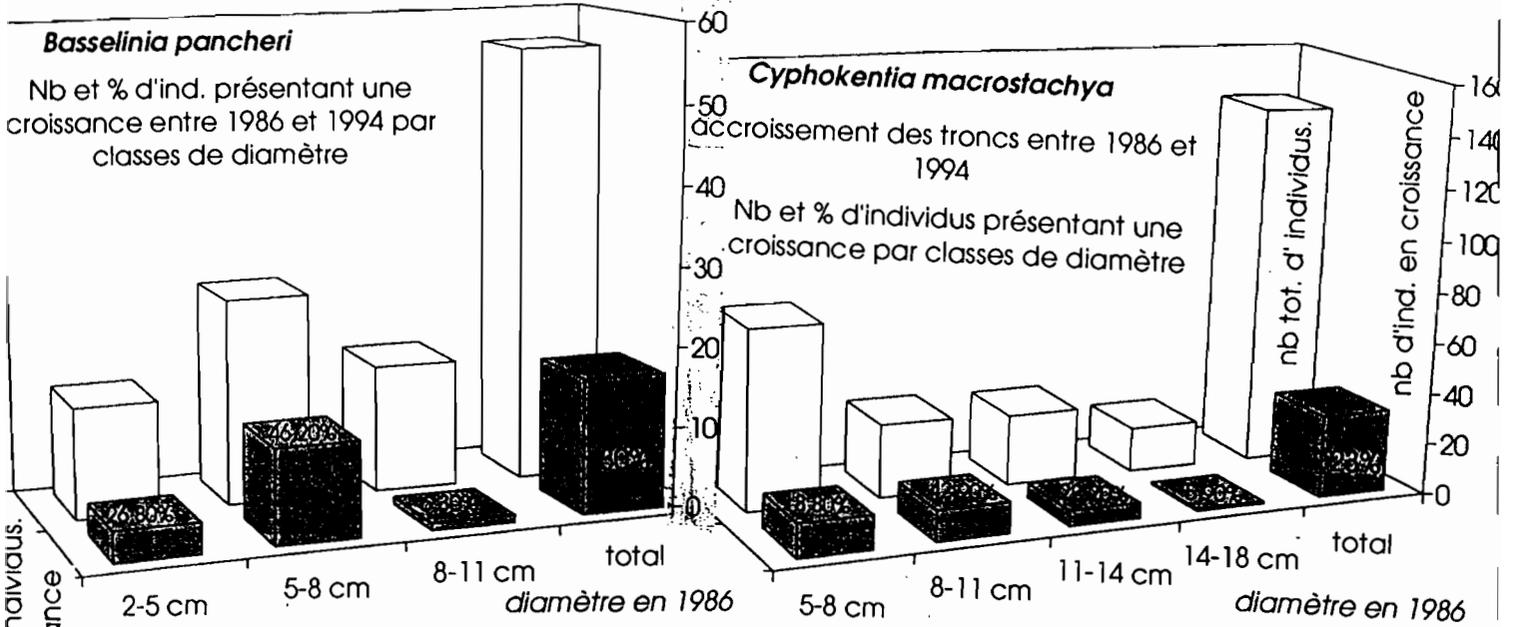
L'agrégativité des J1 peut être liée au mode de dissémination (accumulation de graines à proximité des adultes ou sous des perchoirs d'oiseaux frugivores).

Puis, avec la mortalité subséquente due au passage critique du stade J1 au stade J2 et à la concurrence intra- et interspécifique, on aboutit à un équilibre dans lequel les adultes se trouvent être peu nombreux et régulièrement distribués, comme c'est le cas pour la majorité des espèces arborescentes de forêt dense.

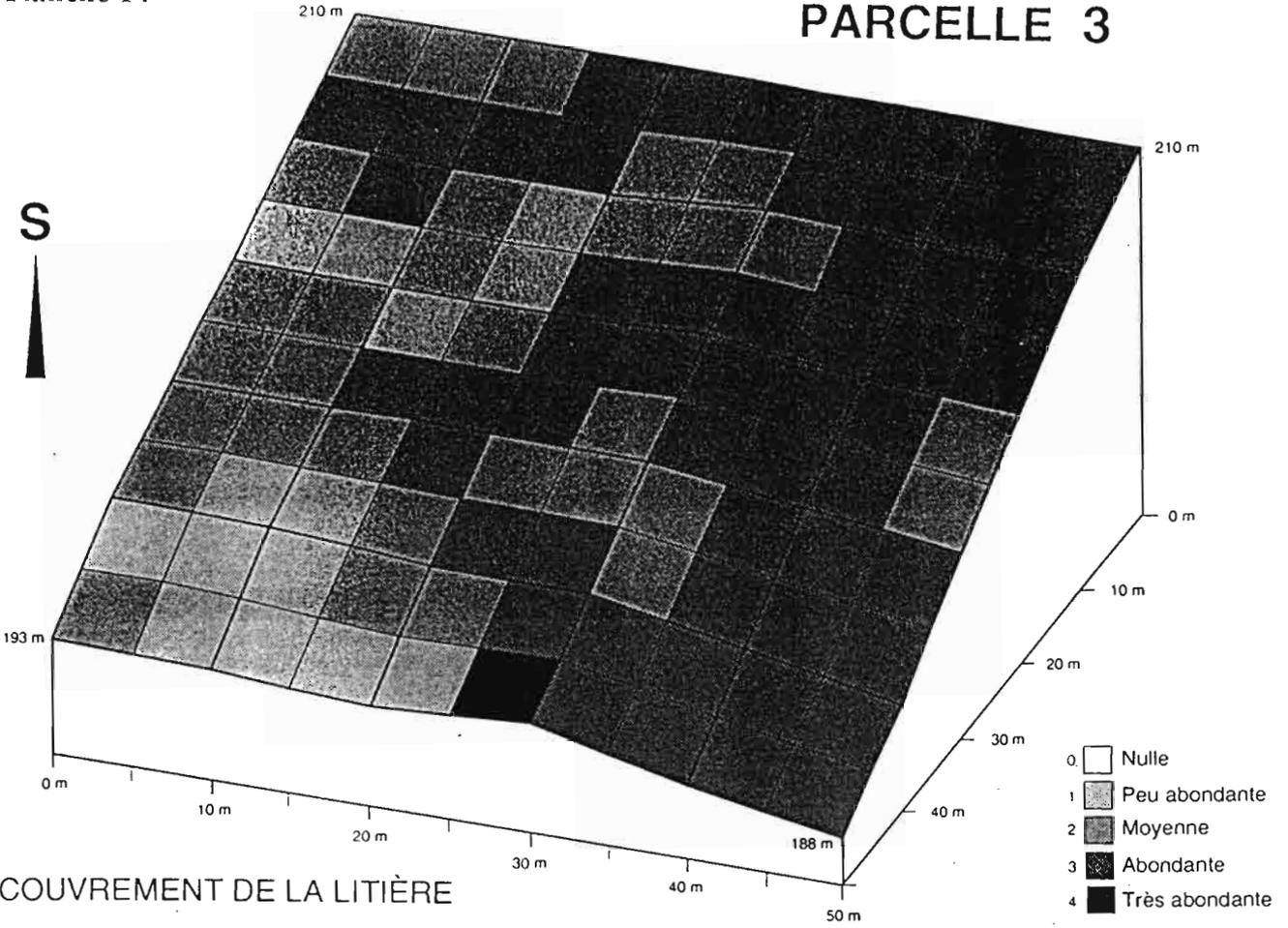
¹Voir début du chapitre précédant



Lctinokentia divaricata, *Brongnartientia vaginata* et *Campecarpus fulcitus* ne montrent aucune croissance en diamètre sur 8 ans.
 Une minorité d'individus de *Basselinia pancheri* et de *Cyphokentia macrostachya* s'épaississent, parfois fortement.

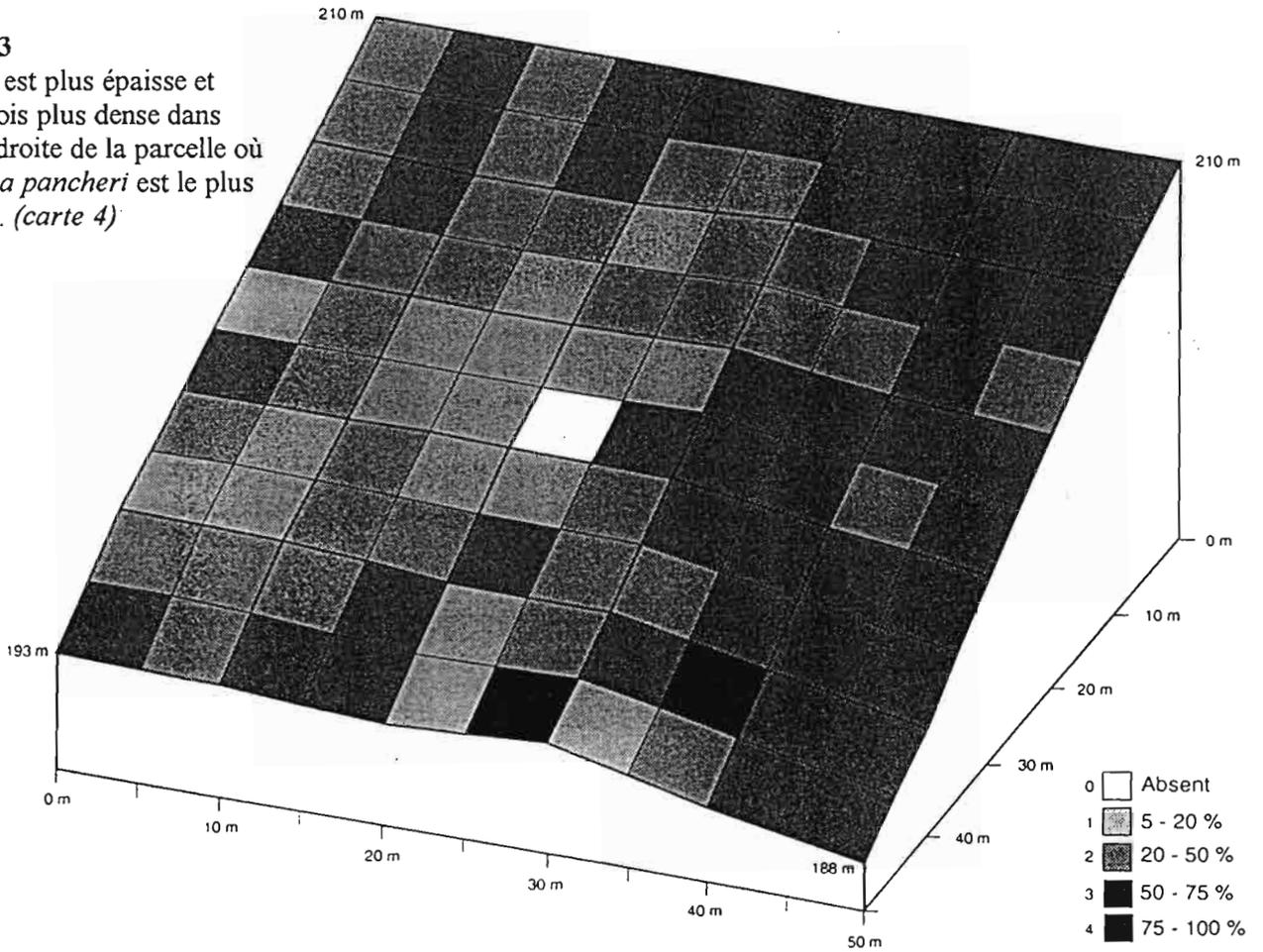


PARCELLE 3



Parcelle 3

La litière est plus épaisse et le sous-bois plus dense dans la partie droite de la parcelle où *Basselinia pancheri* est le plus abondant. (carte 4)

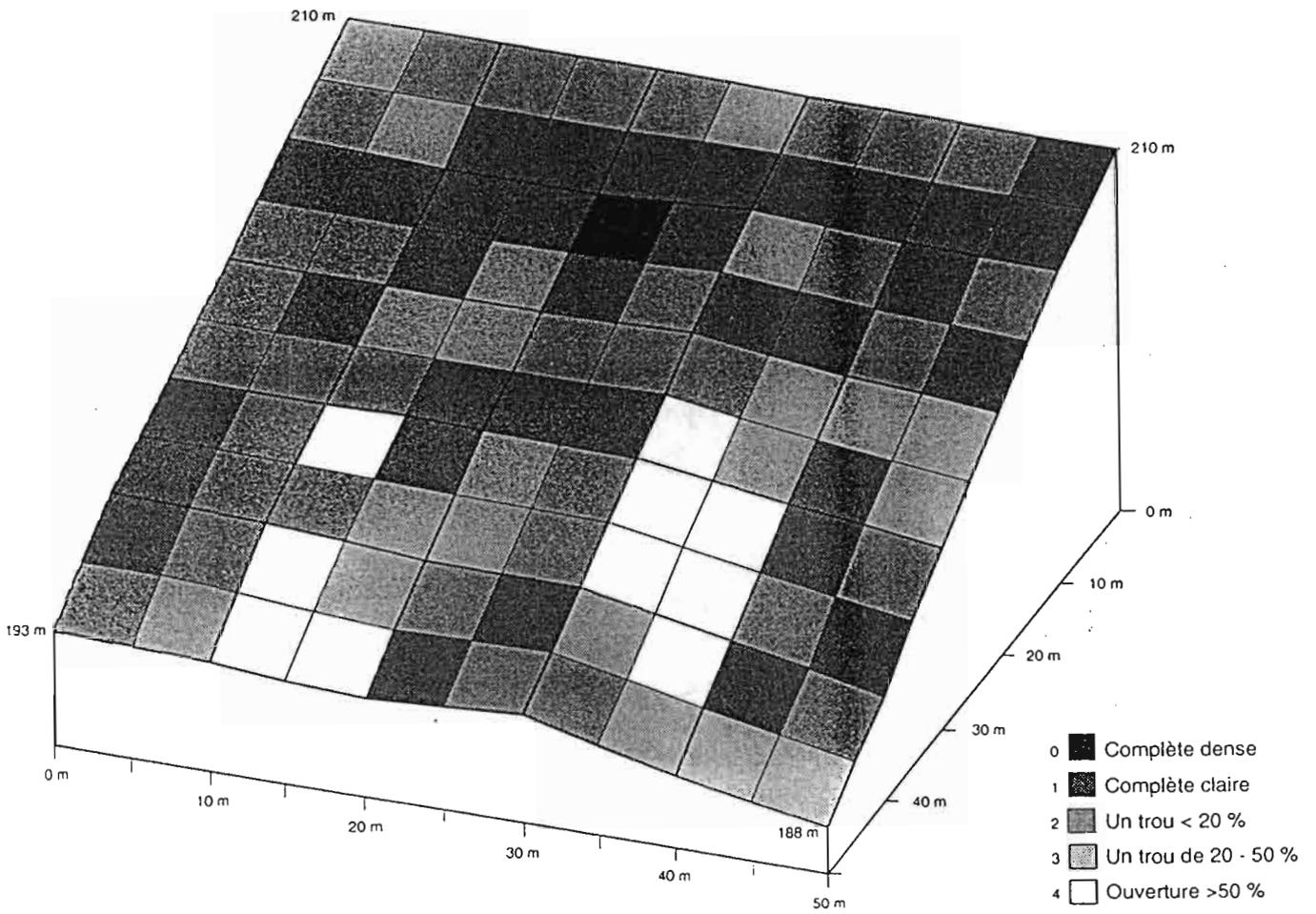


RECouvrement du sous-étage (< 3 m)

Planche 15

Caractères du milieu : recouvrement de la canopée

PARCELLE 3



RECOUVREMENT DE LA CANOPÉE

CONCLUSION

et perspectives

Notre étude a permis de mettre en évidence des structures de peuplements caractéristiques des différents faciès (colluvionné, rocheux et intermédiaire) de la forêt sur pente, ce qui était son but.

Par là même, nous montrons que la répartition d'au moins une partie des espèces végétales de la forêt dense humide sur pentes est avant tout liée aux variations des caractères physiques du sol.

On remarque aussi que les palmiers étudiés réagissent fortement et de façon caractéristique à ces variations au sein d'un type précis de forêt, alors qu'ils sont présents dans toutes les formations forestières de la vallée. Cette ubiquité n'est donc pas synonyme d'indifférence vis à vis des variations du milieu dans cet ensemble d'écosystèmes forestiers. Chaque espèce a des préférences écologiques que l'on a pu cerner.

De plus, les palmiers colonisent activement la forêt de transition et paraissent assurer une contribution majeure au retour de celle-ci à la forêt dense, dans la succession végétale faisant suite à un incendie. Leur dynamique et leur rôle dans cet écosystème mériteraient d'être précisés.

En tout cas, ce comportement colonisateur en marge de la forêt dense étaye l'idée formulée lors de la première étude de ces parcelles (JAFFRE & VEILLON, 1990) suivant laquelle les palmiers sont ici des espèces héliophiles cicatricielles.

A l'appui de ce point de vue, on notait les densités maximales en palmiers sur ces pentes soumises à de fréquents chablis, et dans les bas de pente qui ont été éclaircies par exploitation.

La forêt sur alluvions a été pareillement exploitée mais les conditions édaphiques très sévères semblent responsables des faibles densités en palmiers. Une analyse plus fine des relations entre la nature physico-chimique du sol et les structures de populations serait utile.

Cependant, les traces des exploitations anciennes s'effacent, la forêt s'est régénérée, la canopée refermée et l'influence de cette anthropisation est actuellement faible, la forêt paraissant se rapprocher de l'homéostasie.

En effet, l'étude de la dynamique des populations semble indiquer que les structures de peuplements de palmiers mises en évidence dans la forêt sur pentes sont stables et en équilibre avec les conditions actuelles du milieu. Le rôle des coupes anciennes sur l'existence de grandes densités de palmiers dans le secteur n'est donc pas si évident, mais il faudrait étudier des forêts comparables réellement primaires pour trancher la question.

En outre, si les palmiers semblent être des espèces de sous-bois relativement héliophiles, il n'a pas été possible de mettre en relation, à l'échelle individuelle, l'augmentation de la luminosité reçue et la rapidité de croissance ou la progression dans le développement. Il faut dire que de tels rapprochements sont difficiles à établir avec des espèces à croissance très lente voire sporadique et cela nécessiterait un suivi régulier sur une plus longue période.

L'étude de la structure des populations a en outre montré un déséquilibre entre un très faible nombre de plantules et une très forte densité en juvéniles, ces derniers assurant malgré tout une excellente régénération. Pour mieux comprendre ce paradoxe, il faudrait étudier le comportement des prédateurs, parasites et disséminateurs, faire des essais de germinations et un suivi de la croissance et du taux de mortalité aux différents stades.

Dans une optique plus large, il serait très intéressant de comparer l'écologie de ce peuplement avec ceux situés à plus haute altitude dans le Massif du Sud et aussi dans le massif du Panié, au Nord-Est de l'Ile, dont la flore de palmiers est riche et très remarquable par son haut degré d'endémisme et les vicariances édaphiques et géographiques existant entre les deux massifs.

Cela soulève aussi un passionnant problème de systématique phylogénique : l'origine et la différenciation de cette étonnante flore de palmiers néo-calédoniens et donc l'étude des relations existant entre les différents genres et avec les autres palmiers du Pacifique Sud-Ouest, lesquelles demeurent encore pratiquement inconnues.

BIBLIOGRAPHIE

(limitée à la littérature citée)

ASH (J.), 1988. Demography and production of *Balaka microcarpa* Burret (*Arecaceae*) a tropical understorey palm in Fiji. *Australian Journal of Botany*, 36, pp 67-80.

BARBAULT (R.), 1992. *Ecologie des peuplements*. Masson, Paris. 273 p

BARITEAU (M.), 1993. *La régénération naturelle avant et après exploitation sur le dispositif d'expérimentation sylvicole de Paracou en Guyane française*. Thèse de doctorat de l'Université de Paris 6. 263p

CHEssel (D.), 1978. Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce in LEGAY et TOMASSONE, *Journal de la société française de biométrie*, 1, pp 45-136.

COLLECTIF, 1981. Eléments généraux du climat. Planche 11. *Atlas de Nouvelle-Calédonie et dépendances*. ORSTOM, Paris. (non paginé)

de GRANVILLE (J.-J.), 1978. *Recherches sur la flore et la végétation guyanaise*. Thèse de doctorat de l'USTL, Montpellier.

DRANSFIELD (J.), 1978. Growth forms of rain forest palms. in TOMLINSON (P.B.) & ZIMMERMANN (M.H.) (eds.) : *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York. pp 247-258

DRANSFIELD (J.), 1984. The palm flora of Gunung Mulu National Park. in JERMY (A.C.) (ed.) : *Studies on the flora of Gunung Mulu National Park, Sawarak*. Forest department, Kuching, Sawarak. pp 41-75

HALLE (F.), OLDEMAN (R.A.A.) & TOMLINSON (P.B.), 1978. *Tropical trees and forests : an architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin.

HOGAN (K.P.), 1986. Plant architecture and population ecology in the palms *Socratea durissima* and *Scheelea zonensis* on Barro Colorado Island, Panama. *Principes*, 30 (3), pp 105-107.

HOLLOWAY (J.D.), 1979. *A survey of the Lepidoptera, Biogeography and ecology of New Caledonia*. Ed. W. Junk, the Hague. 588p

JAFFRE (T.), 1976. Composition chimique et conditions de l'alimentation minérale des plantes sur roches ultrabasiqes en Nouvelle-Calédonie. *Cahiers ORSTOM, Série Biologie*, 11, pp 53-63.

JAFFRE (T.), 1980. *Etude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiqes en Nouvelle-Calédonie*. Travaux et Documents de l'ORSTOM N°124, ORSTOM, Paris.

JAFFRE (T.), MORAT (P.), VEILLON (J.M.), 1987. Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du tertiaire : la végétation et la flore des roches ultrabasiques. *Bulletin M.N.H.N. Paris, 4^e série, 9, section B, Adansonia N° 4* pp 365-391.

JAFFRE (T.) & VEILLON (J.-M.), 1989. Morphology, distribution and ecology of palms in New Caledonia. in DOWE (J.L.) ed., *Palms of the South West Pacific*. Ed. Milton, PACSOA, pp158-169.

JAFFRE (T.) & VEILLON (J.-M.), 1990. Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Bulletin M.N.H.N. Paris, 4^e série, 12, section B, Adansonia N°3-4*, pp 243-273.

KAHN (F.), 1986. Les palmiers des forêts tropicales humides du Bas Tocantins. (Amazonie brésilienne). *Revue d'Ecologie*, 41, pp 3-13.

KAHN (F.), 1986. Adaptation en forêt tropicale humide : le cas des palmiers amazoniens. *Naturalia Monspeliensia, Hors Série, l'Arbre*, pp 171-189.

KAHN (F.), 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica*, 18, pp 214-218.

KAHN (F.), 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian Terra Firme forests. *Experientia*, 43, pp 251-259.

KAHN (F.) & CASTRO (A.), 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17 (3), pp 210-216.

KAHN (F.) & de GRANVILLE (J.-J.), 1992. *Palms in forests ecosystems of Amazonia*. Springer Verlag, Berlin. 226 p

KAHN (F.) & MEJIA (K.), 1991. The palm communities of two Terra Firme forests in peruvian Amazonia. *Principes*, 35, pp 22-26.

KAHN (F.), MEJIA (K.) & CASTRO (A.), 1988. Species richness and density of palms in Terra Firme forests of Amazonia. *Biotropica*, 20 (4), pp 266-269.

KREBS (C.J.), 1989. *Ecological methodology*. Ed Harper-Collins, New York. 654 p

MOORE (H.E.) and UHL (N.W.), 1984. The indigenous palms of New Caledonia. *Allertonia*, 3 (5), pp 312-402.

MORAT (P.), 1986. Le palmier que l'on croyait perdu. *L'univers du vivant*, Janv.-Fev.

MORAT (P.), JAFFRE (T.), VEILLON (J.M.) & MacKEE (H.S.), 1981. Les formations végétales. Planche 15 in *Atlas de la Nouvelle Calédonie*, ORSTOM, Paris. (non paginé)

MORAT (P.), VEILLON (J.-M.) & MacKEE (H.S.), 1984. Floristic relationships of New Caledonian rain forest. in RADOVSKY, RAVEN & SOHMER (eds) : *Biogeography of the tropical Pacific*. Ed. Association of systematics collections and Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, special publication N° 72, pp 71-128.

MORAT (P.), JAFFRE (T.), VEILLON (J.-M.) & MacKEE (H.S.), 1986. Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du M.N.H.N.* Paris, 4ème Série, 8, Section B, *Adansonia*, N°2, pp133-182.

PARIS (J.-P.), 1981. *Géologie de la Nouvelle-Calédonie. Un essai de synthèse.* BRGM, Orléans. 278 p

RICH (P.M.), 1986. Mechanical architecture of arborescents rain forest palms. *Principes* 30 (3), pp 117-131.

SAVAGE (A.J.P.) & ASHTON (P.S.), 1983. The population structure of the double coconut and some others Seychelles palms. *Biotropica* 15 (1), pp 15-25.

SCHATZ (G.E.), WILLIAMSON (G.B.), COGSWELL (C.M.) & STAM (A.C.), 1985. Stilt roots and growth of arboreal palms. *Biotropica*, 17 (3), pp 206-209.

SIEGEL (S.) & CASTELLAN (N.J.); 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences.* Ed. McGrawHill, New York. 400 p

SIST (P.), 1989. *Stratégies de régénération de quelques palmiers en forêt guyanaise.* Thèse de l'Université de Paris 6.(292 p)

SIST (P.), 1989. Démography of *Astrocaryum sciophilum*, an understory palm of French Guiana. *Principes*, 33, pp 142-151.

SIST (P.), 1989. Peuplement et phénologie des palmiers en forêt guyanaise (piste de Saint-Elie). *Revue d'écologie*, 44, pp 113-151.

TOMLINSON (P.B.), 1990. *The structural biology of palms.* Oxford University Press. (477p)

UHL (N.W.) & DRANSFIELD (J.), 1987. *Genera Palmarum.* Ed. Allen Press, Lawrence, Kansas. 610 p

VANDERMEER (J.H.), STOUT (J.) & MILLER (G.), 1975. Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima* and *Iriartea gigantea* under various conditions in a natural rainforest in Costa Rica. *Principes*, 18, pp 148-154.

VANDERMEER (J. H.), 1977. Notes on density dependence in *Welfia georgii*, a lowland rainforest species in Costa Rica. *Brenesia*, 10/11, pp 9-15.

WATERHOUSE (J.T.) & QUINN (C.J.), 1978. Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunninghamiana*. *Botanical journal of the Linnean Society*, 77, pp 73-93.

ANNEXES

ANNEXE 1

Concernant l'étude de l'écologie des peuplements de palmiers

SUPPLEMENT

* NOTES SUR L'ÉCOLOGIE DES PALMIERS DANS LES AUTRES FORMATIONS FORESTIÈRES DE LA VALLÉE DE LA RIVIÈRE BLEUE.

1°) DANS LA FORÊT SUR ALLUVIONS

Toutes les espèces déjà citées sur pentes sont présentes, avec, en plus *Chambeyronia macrocarpa*, mais les densités des 7 populations sont basses.

La faible abondance de *Cyphokentia* et de *Basselinia* peut être liée au caractère peu lumineux de cette forêt (peu de chablis, forêt plus haute, à canopée plus dense) et au sol très contraignant. En effet, outre l'hydromorphie sans doute accentuée par les remontées épisodiques du lac de barrage en aval, le sol montre une forte concentration en métaux lourds et un déséquilibre Ca/Mg très prononcé. Il est possible que la faible régénération soit due aux perturbations apportées par le lac de barrage.

D'ailleurs, cette forêt régresse, soit par érosion des berges, soit par excès d'hydromorphie. Dans ce dernier cas, elle cède la place à une formation monospécifique de *Casuarina collina*.

Dans les deux situations, on trouve en abondance *Actinokentia* aux marges de la forêt, comme sur pente.

2°) LE PEUPELEMENT DANS LA HAUTE VALLÉE DE LA RIVIÈRE BLEUE.

Cette zone est couverte d'une forêt dense à *Agathis ovata* sur fortes pentes et sol rocheux.

Dans le bas des pentes, on trouve de grands exemplaires de *Chambeyronia macrocarpa*.

Cyphokentia disparaît rapidement et *Campecarpus* devient dominant, jusque dans la forêt à *Araucaria laubenfelsii* sur crêtes très enrochées vers 800-900 m.

Les autres espèces sont toujours présentes.

** COMPARAISON AVEC LES PEUPELEMENTS ÉTUDIÉS AILLEURS DANS LE MONDE.

Tableau III planche 9 p18

Il est difficile d'établir de telles comparaisons, car les milieux concernés sont très différents et les protocoles des auteurs variables.

Cependant, il est possible d'en tirer quelques idées.

1°) Richesse floristique

La richesse du peuplement étudié est identique à celle du peuplement des Seychelles. (SAVAGE & ASHTON, 1983)

Les Palmiers des archipels Seychellien et Néocalédonien ont des points communs. Ils sont très marqués par l'insularité (100 % d'endémisme) et diversifiés en genres monospécifiques ou paucispécifiques endémiques.

Dans les deux cas, le peuplement comporte une espèce à racines échasses.

En Amérique du Sud, les peuplements sont plus riches, et ce caractère s'accroît fortement d'Est en Ouest. (KAHN *et al.*, 1988)

Sur le piémont andin, on arrive à des valeurs très élevées, jusqu'à 21 genres et 34 espèces sur une parcelle de 5000 m². (Tableau III).

Le rapport Nb d'espèces/Nb de genres ne dépasse jamais 2, ce qui confirme la tendance à la diversification au niveau générique dans la famille. (Ceci est d'autant plus significatif que la conception des genres par les systématiciens modernes des palmiers est minimaliste).

2°) Formes biologiques

Aux Seychelles et en Nouvelle-Calédonie, les formes biologiques sont peu diversifiées et le peuplement comporte toujours les mêmes espèces.

Il en est tout autrement en Amérique.

Les espèces sont biologiquement très diversifiées (lianes, espèces acaules, espèces à échasses etc..., KAHN, 1986) et les peuplements sont différents, à la fois taxonomiquement et architecturalement dans les différents écosystèmes forestiers, qu'ils peuvent servir à caractériser. (KAHN, 1987, KAHN *et al.* 1985, 1992)

3°) Densités

Les densités sont très variables d'un milieu à l'autre en un lieu donné (du simple à plus du double entre les parcelles 2 et 3 mitoyennes) et entre les régions.

En Amérique, les densités, comme la richesse, augmentent d'Est en Ouest, avec des valeurs beaucoup plus élevées qu'ailleurs au Pérou. (KAHN & MEJIA, 1991)

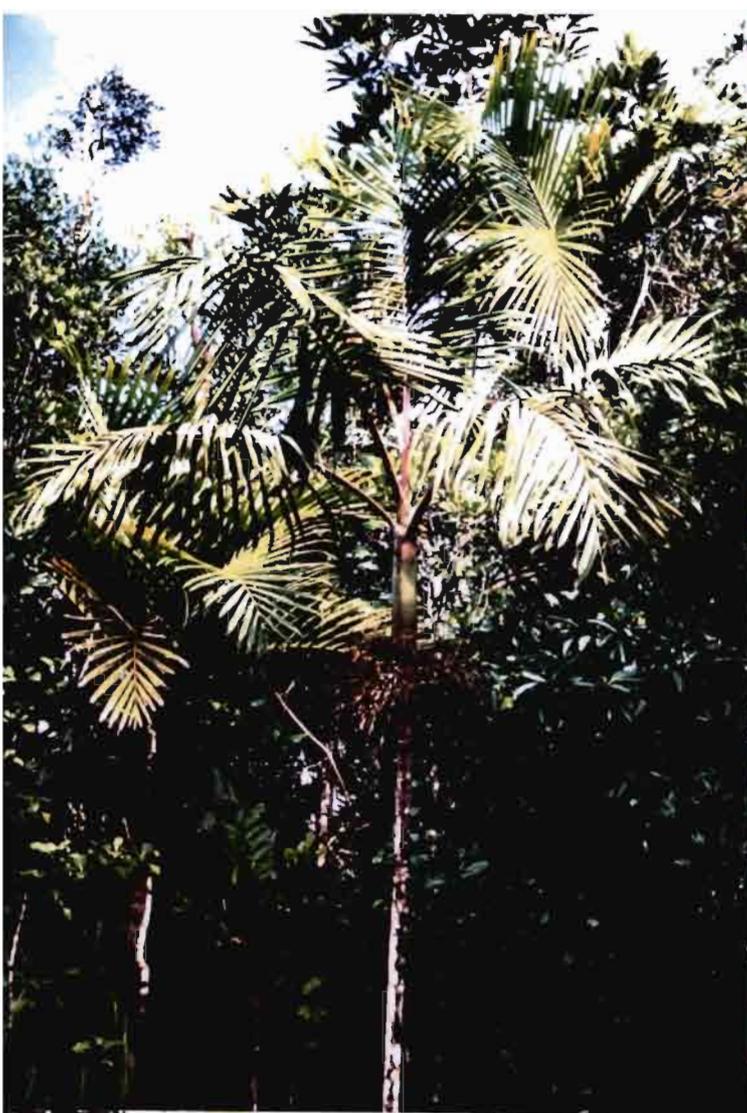


PLANCHE
D

1 2
3 4

1- **Lisière de la forêt sur alluvions en régression par excès d'hydromorphie (lac de barrage)**

Actinokentia divaricata persiste en avant du front de régression et constitue l'élément principal de cette lisière.

2- *Basselinia pancheri* avec une inflorescence infrafoliaire. Le manchon violacé et veiné est caractéristique.

3 & 4 : *Brongnartikentia vaginata* dans le maquis en avant de la forêt dense de moyenne altitude (500 m).



PLANCHE
E

1
2
3

1- **Vue générale de la forêt dense intacte de la vallée de la Pourina**, mitoyenne de celle de la Rivière Bleue, depuis la crête séparant les deux bassins (900 m).

2- **Intérieur de la forêt de crête à *Araucaria laubenfelsii*** (900 m)
Campecarpus fulcitus domine le sous-bois, sur substrat très rocheux.

3- **Lisière de la forêt de moyenne altitude (500 m)**, avec *Actinokentia divaricata*, *Cyathea albifrons* et *C. vieillardii*.

ANNEXE 2 : Liste commentée des espèces citées
(hors planches 3 & 4 : voir JAFFRE & VEILLON, 1990)

<i>Genre espèce Auteur(s)</i>	<i>Fam</i>	<i>Distribution</i>	<i>Ecologie</i>
<i>Alphitonia neocaledonica</i> (Schlechter) Guillaumin	Rham	N.-C	Pionnier U.-B.
<i>Codia arborea</i> Brongniart ex Guillaumin	Cuno	N.-C	Pionnier U.-B.
<i>Cerberiopsis candelabra</i> Vieillard	Apoc	N.-C	Pionnier surtout U.-B
<i>Myodocarpus fraxinifolius</i> Brongniart & Gris	Aral	N.-C	Pionnier U.-B.
<i>Actinokentia divaricata</i> (Brongniart & Gris) Dam.	Arec	N.-C	FDH sur roches U.-B.
<i>Balaka microcarpa</i> Burret	Arec	Fiji	FDH
<i>Basselinia gracilis</i> (Brongniart & Gris) Vieillard	Arec	N.-C	FDH toutes roches
<i>Basselinia pancheri</i> (Brongniart & Gris) Vieillard	Arec	N.-C	FDH sur roches U.-B.
<i>Brongniartikentia vaginata</i> (Brongniart) Beccari	Arec	N.-C	FDH sur roches U.-B
<i>Campecarpus fulcitus</i> (Brongniart) Wendl. ex Becc.	Arec	N.-C	FDH sur roches U.-B
<i>Chambeyronia macrocarpa</i> (Brong.) Vieill. ex Bec	Arec	N.-C	FDH toutes roches
<i>Cyphokentia macrostachya</i> Brongniart	Arec	N.-C	FDH toutes roches
<i>Oraniopsis appendiculata</i> (F.M. Bailey) Dransf.	Arec	Australie	FDH
<i>Socratea durissima</i> (Orsted) Wendl.	Arec	Amer. centrale	FDH terre ferme
<i>Socratea exorrhisa</i> (Martius) Wendl.	Arec	Amer. Sud	FDH bas-fonds
<i>Agatis lanceolata</i> Lindley ex Warburg	Arauc	N.-C	FDH sur roches U.-B.
<i>Agathis ovata</i> Warburg	Arauc	N.-C	FDH sur roches U.-B.
<i>Araucaria bernieri</i> Buchholz	Arauc	N.-C	FDH sur roches U.-B.
<i>Araucaria lauberfelsii</i>	Arauc	N.-C	FDH sur roches U.-B.
<i>Casuarina collina</i> Poisson	Casua	N.-C	ts sols, tt végétations
<i>Tristaniopsis reticulata</i> Dawson	Myrt	N.-C	Forêt transition U.-B

FDH = Forêt dense humide
U.-B; = roches ultrabasiqes
N.-C = Nouvelle-Calédonie

ANNEXE 3

Formules mathématiques utilisées

INDICE DE SHANNON :

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

N = somme des effectifs des S espèces

n_i = l'effectif de la population de l'espèce i

$p_i = n_i/N$

Equitabilité E :

$$E = \frac{H'}{\log S}$$

COEFFICIENT DE CORRELATION DE RANGS DE SPEARMAN

(dans le cas de multiples égalités de rangs)

$$r_s = \frac{(N^3 - N) - 6 \sum d_i^2 - (T_x + T_y)/2}{[(N^3 - N)^2 - (T_x + T_y)(N^3 - N) + T_x T_y]^{1/2}}$$

$$T_x = \sum_{i=1}^g (t_i^3 - t_i)$$

g = nb de groupements de rangs égaux

t_i = nb de rangs égaux dans le groupement i

N = effectif total des individus (sous-placettes ici) classés selon deux variables X et Y

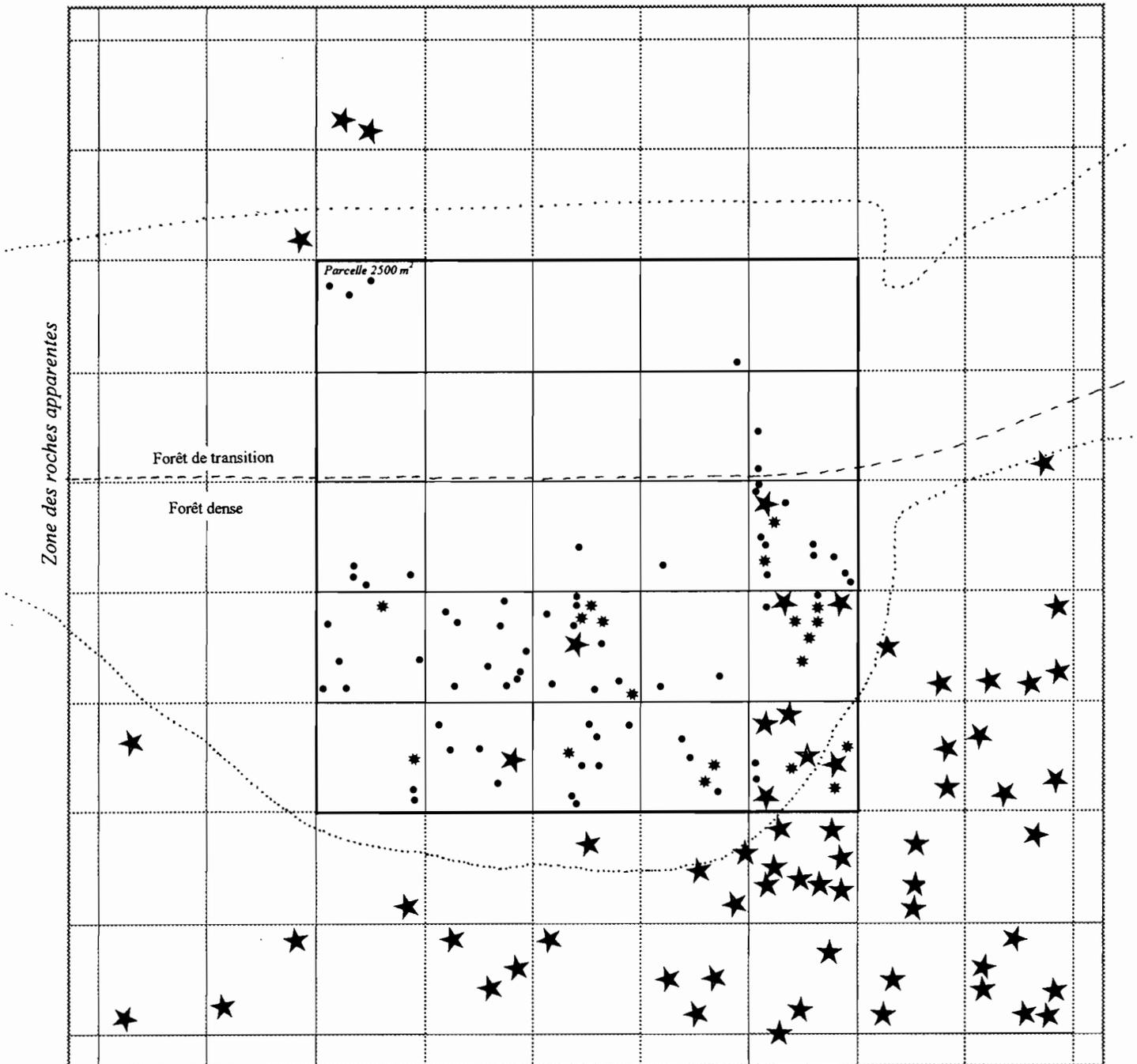
d_i : différence de rangs entre les 2 variables pour un individu

On teste r_s par la quantité $z = r_s \sqrt{N-1}$ qui sous H_0 (indépendance des 2 variables) suit une loi normale, pour autant que $N > 25$.

Carte 1

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 2

Cyphokentia macrostachya Brongniart



extension : 5600 m² : cartographie des adultes uniquement

10 m

LEGENDE :

..... entre ces deux lignes :
zone des roches apparentes
(indépendamment de toute
..... limite de formation végétale)

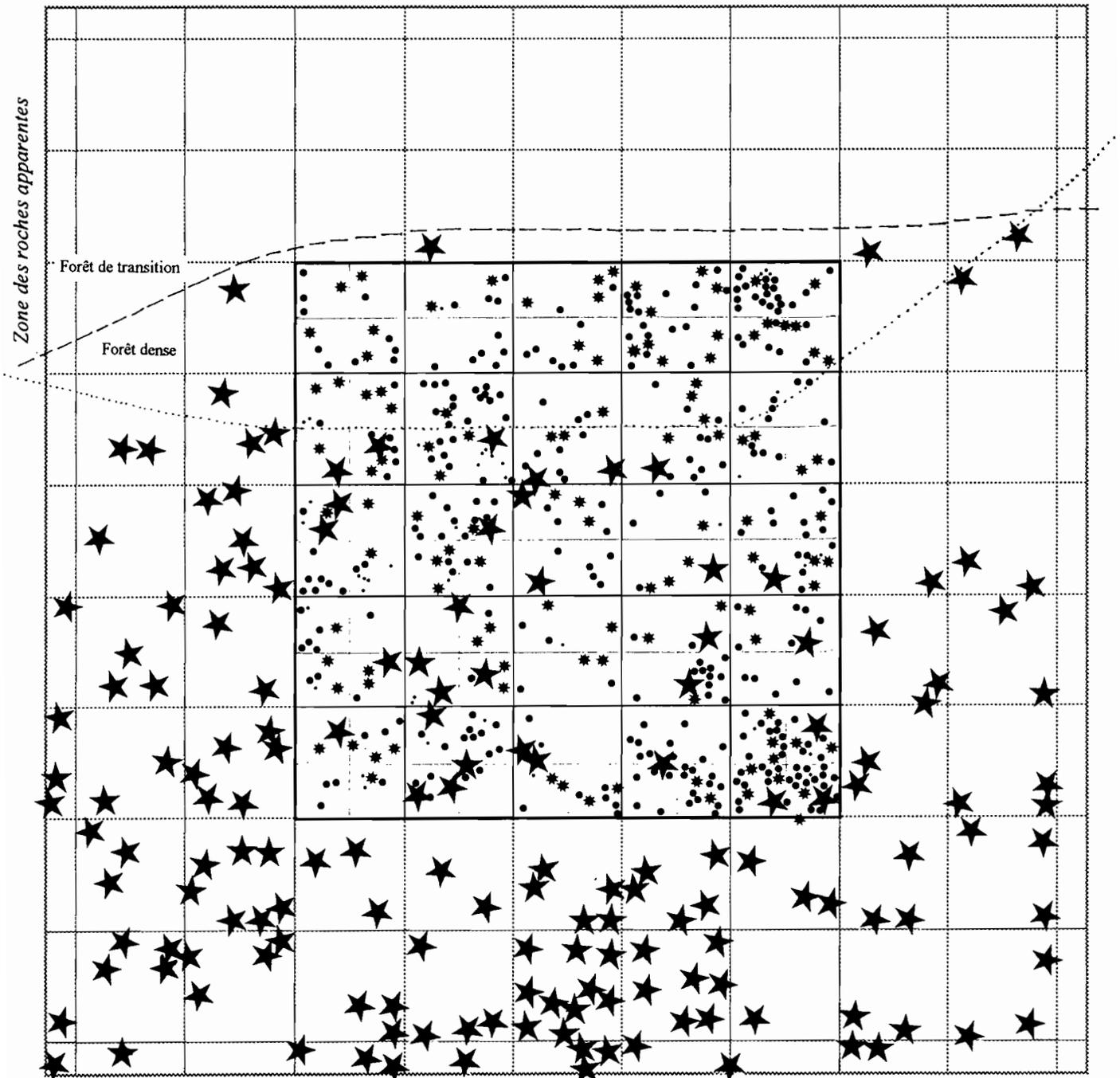
----- Limite entre la forêt dense (en bas)
et la forêt de transition (en haut)

- Juveniles 1 (Acaules)
- * Juveniles 2 (Caulescents)
- ★ Adultes (Reproducteurs)

Carte 2

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 3

Cyphokentia macrostachya Brongniart



10 m

LEGENDE :

- Plantules (Eophylles bifides)
- Juveniles 1 (Acaules)
- * Juveniles 2 (Caulescents)
- ★ Adultes (Reproducteurs)

Parcelle : 2500 m²
Cartographie de tous les stades

Extension périphérique : 5600 m²
Cartographie des adultes uniquement

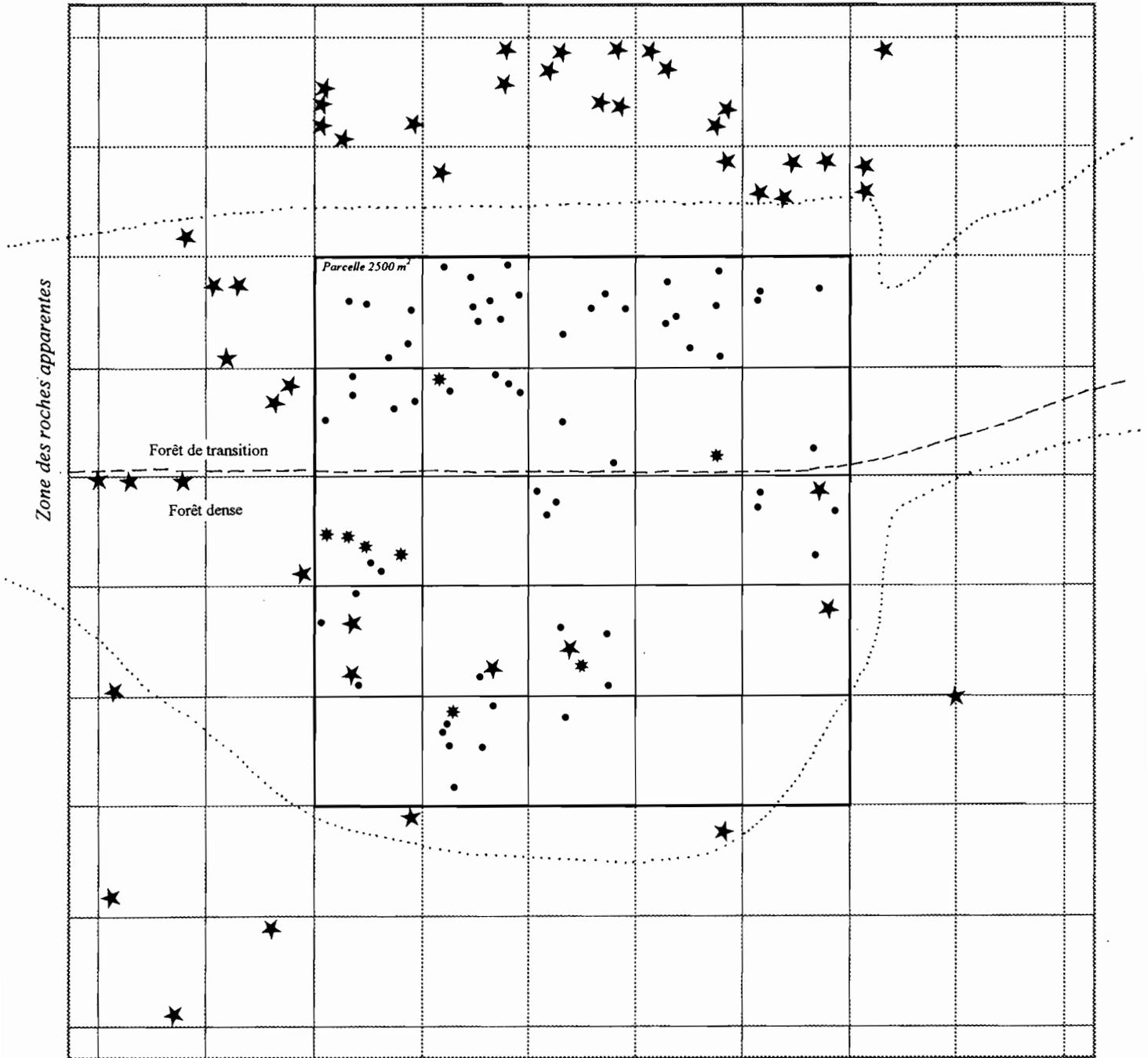
..... au dessus de cette ligne :
zone des roches apparentes
(indépendamment de toute
limite de formation végétale)

----- Limite entre la forêt dense (en bas)
et la forêt de transition (en haut)

Carte 3

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 2

Basselinia pancheri (Brongniart & Gris) Vieillard



extension : 5600 m² : cartographie des adultes uniquement

10 m

LEGENDE :

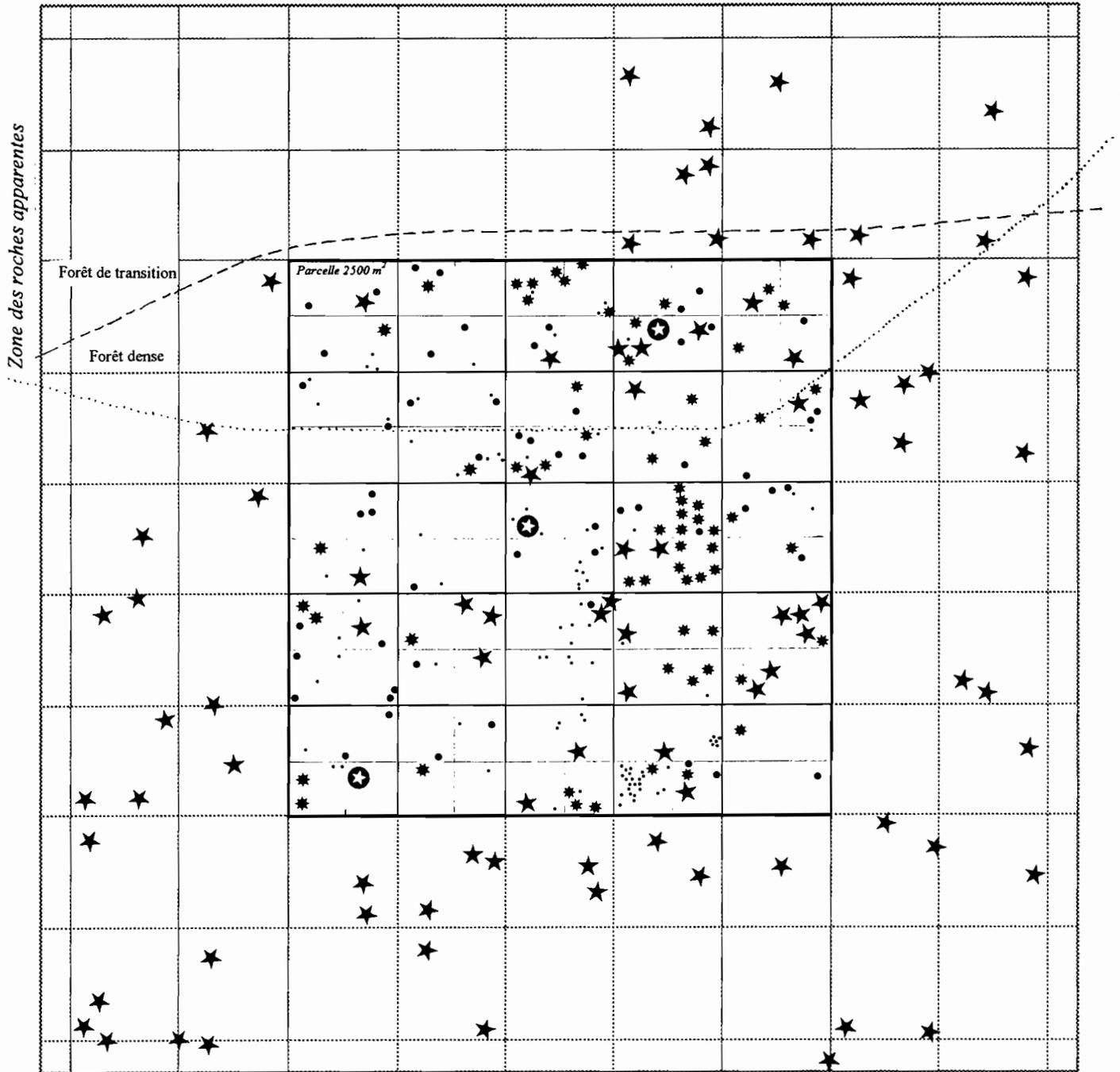
Basselinia pancheri :

- entre ces deux lignes :
zone des roches apparentes
(indépendamment de toute
limite de formation végétale)
- Limite entre la forêt dense (en bas)
- Juveniles 1 (Acaules)
- * Juveniles 2 (Caulescents)
- ★ Adultes (Reproducteurs)

Carte 4

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 3

Basselinia pancheri (Brongniart & Gris) Vieillard
& *Basselinia gracilis* (Brongniart & Gris) Vieillard



extension : 5600 m²

10 m

LEGENDE :

..... au dessus de cette ligne :
zone des roches apparentes
(indépendamment de toute
limite de formation végétale)

----- Limite entre la forêt dense (en bas)
et la forêt de transition (en haut)

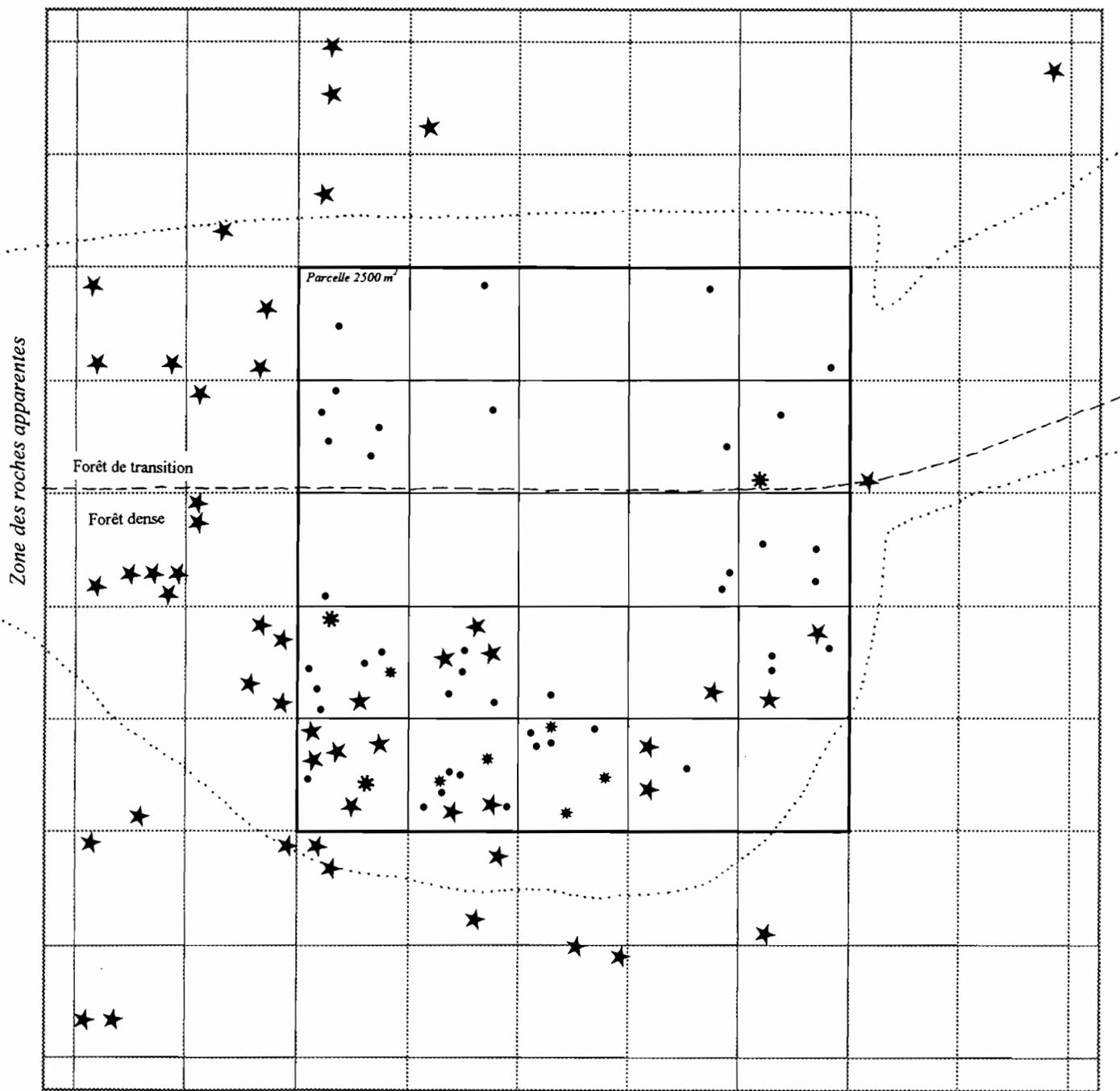
Basselinia pancheri :

- Plantules (Eophylles bifides)
- Juveniles 1 (Acaules)
- * Juveniles 2 (Caulescents)
- ★ Adultes (Reproducteurs)
- ⊕ *Basselinia gracilis* (plantules)

Carte 5

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 2

Campecarpus fulcitus (Brongniart) Wendland ex Beccari



extension : 5600 m² : cartographie des adultes uniquement

10 m

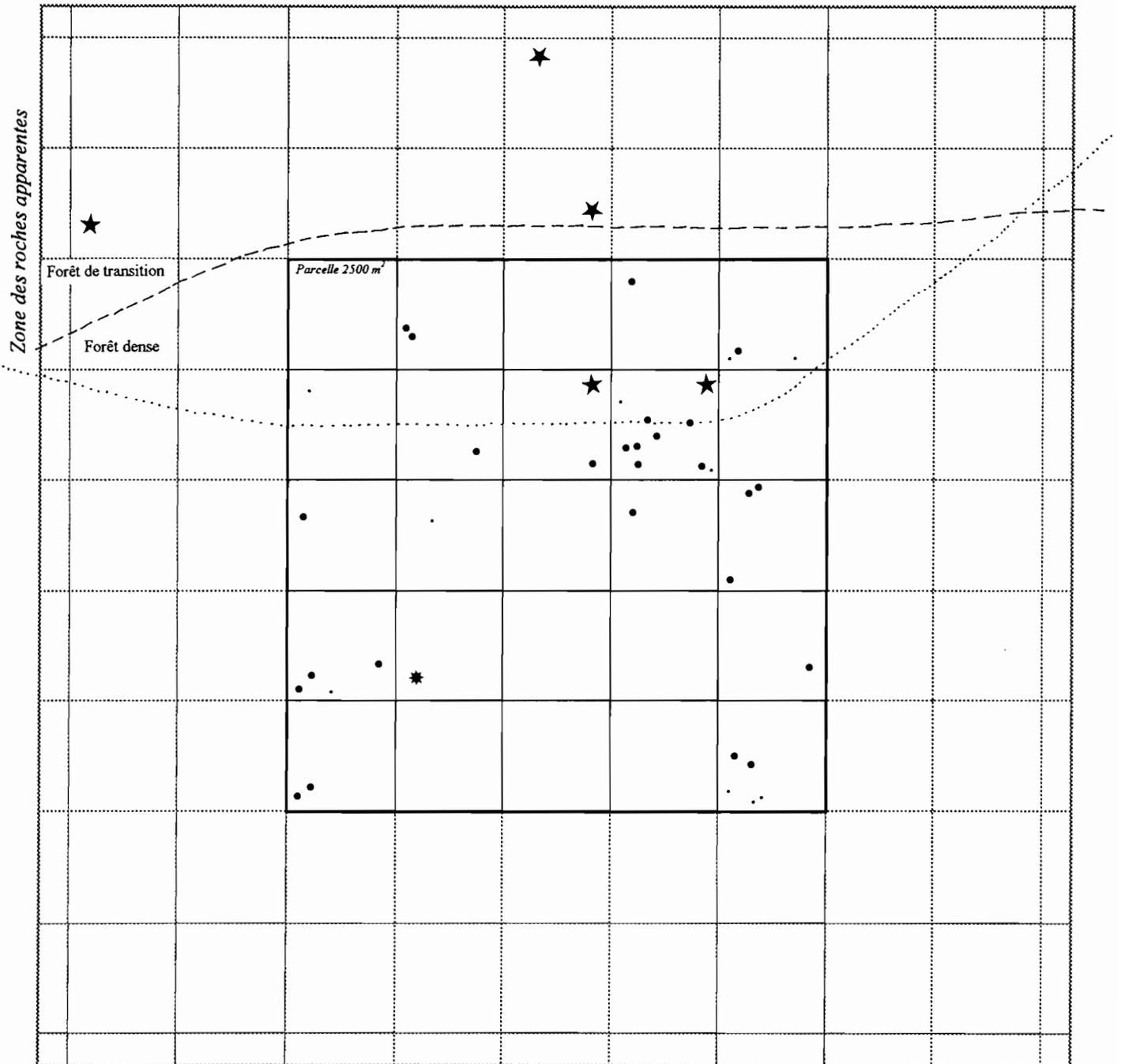
LEGENDE :

- | | |
|--|-----------------------------|
| entre ces deux lignes : | • Juveniles 1 (Acaules) |
| zone des roches apparentes | * J1-2 (transition) |
| (indépendamment de toute | * Juveniles 2 (Caulescents) |
| limite de formation végétale) | ★ Adultes (Reproducteurs) |
| ----- Limite entre la forêt dense (en bas) | |
| et la forêt de transition (en haut) | |

Carte 6

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 3

Campecarpus fulcitus (Brongniart) Wendland ex Beccari



extension : 5600 m² : cartographie des adultes uniquement

10 m

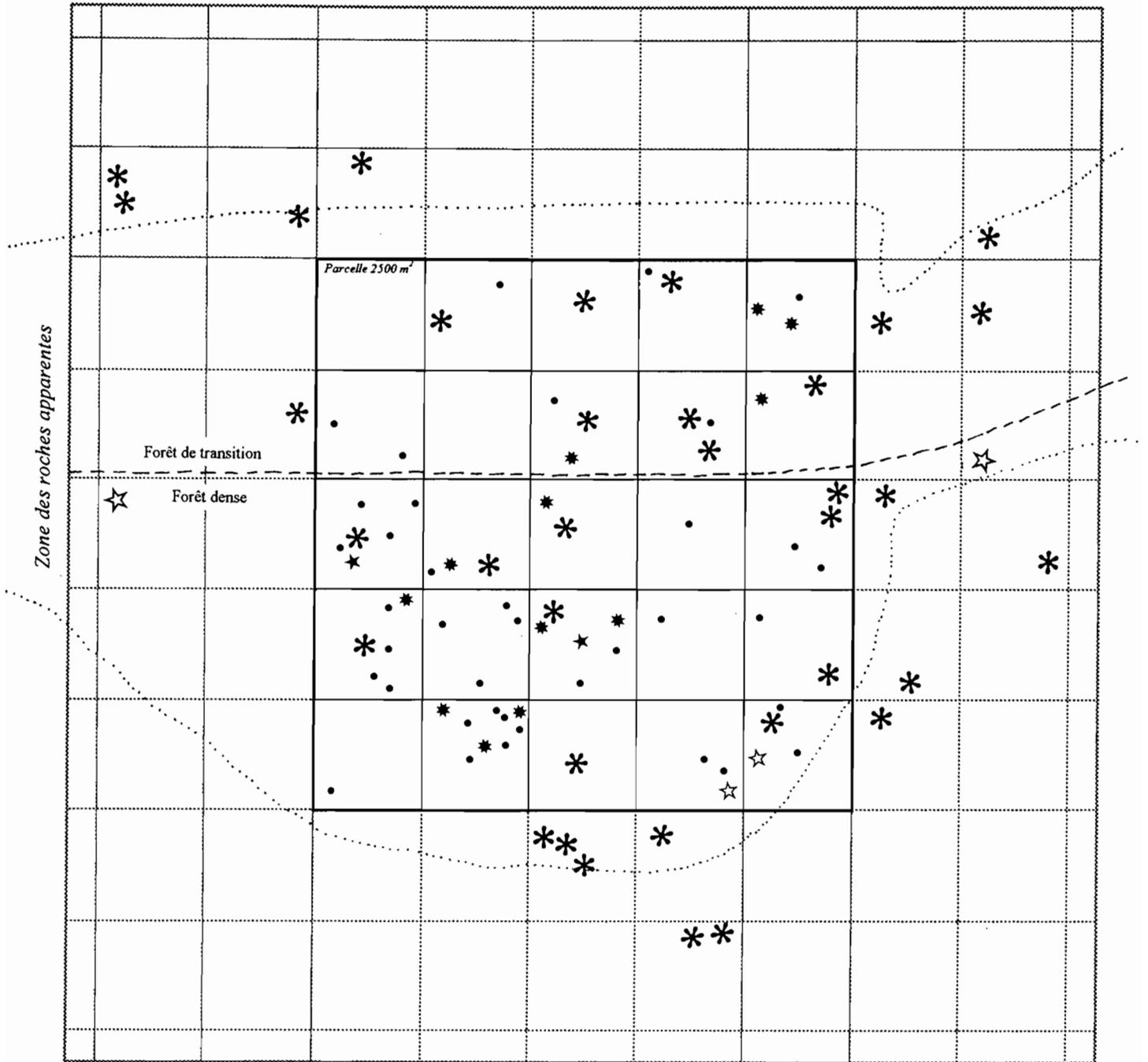
LEGENDE :

- au dessus de cette ligne :
zone des roches apparentes
(indépendamment de toute
limite de formation végétale)
- Limite entre la forêt dense (en bas)
et la forêt de transition (en haut)
- Plantules
- Juveniles 1 (Acaules)
- * J1-2 (transition)
- * Juveniles 2 (Caulescents)
- ★ Adultes (Reproducteurs)

Carte 7

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 2

Actinokentia divaricata (Brongniart & Gris) Dammer
&
Brongnartikentia vaginata (Brongnart) Beccari



extension : 5600 m² : cartographie des adultes uniquement

10 m

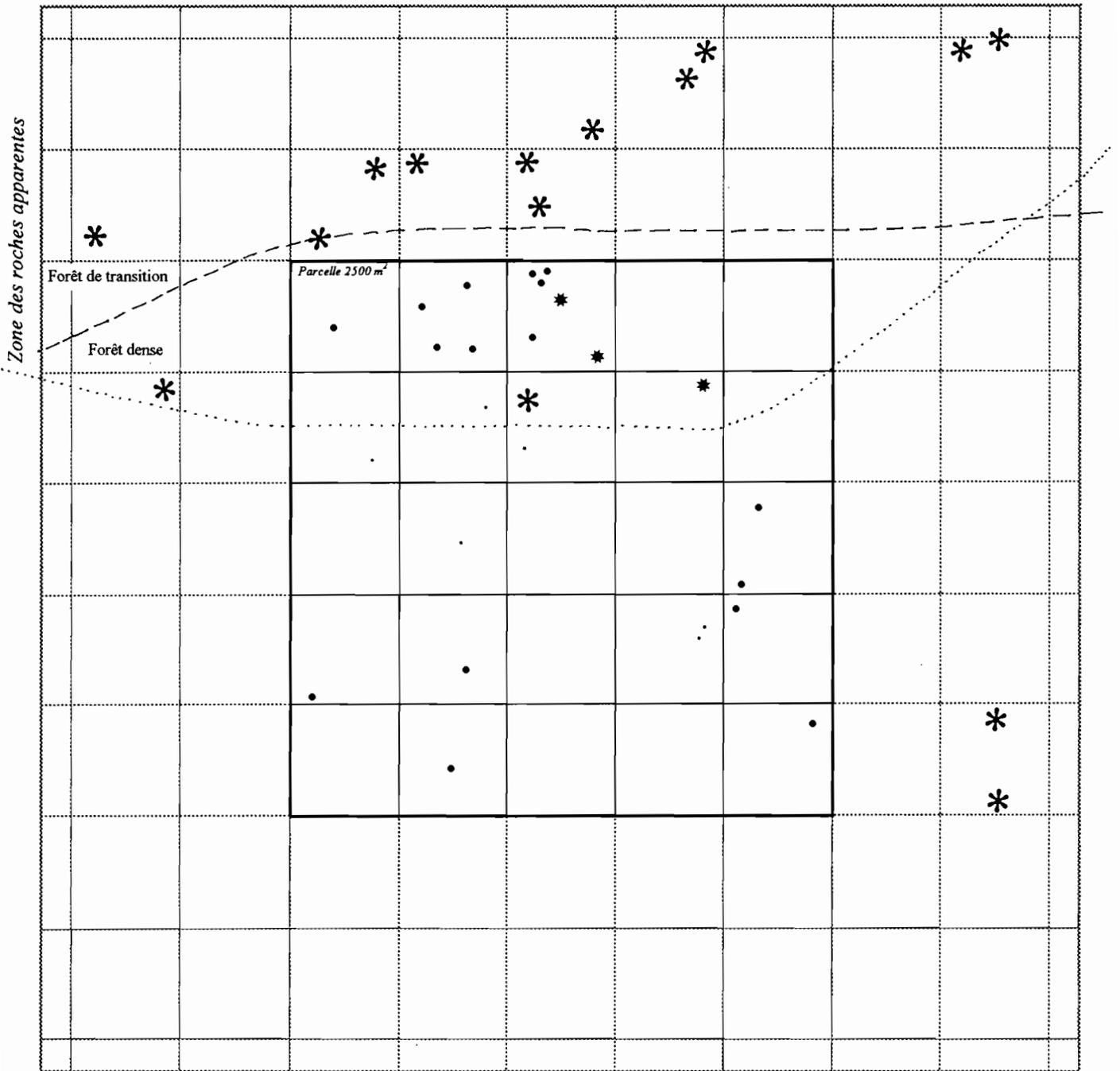
LEGENDE :

<i>Actinokentia divaricata</i>		<i>Brongnartikentia vaginata</i>	
Juveniles 1 (Acaules)	: •	Juveniles 1 (Acaules)	: ★
Juveniles 2 (Caulescents)	: *	Juveniles 2 (Caulescents)	: ☆
Adultes (Reproducteurs)	: ✱	Adultes (Reproducteurs)	: ☆

Carte 8

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 3

Actinokentia divaricata (Brongniart & Gris) Dammer



extension : 5600 m² : cartographie des adultes uniquement

10 m

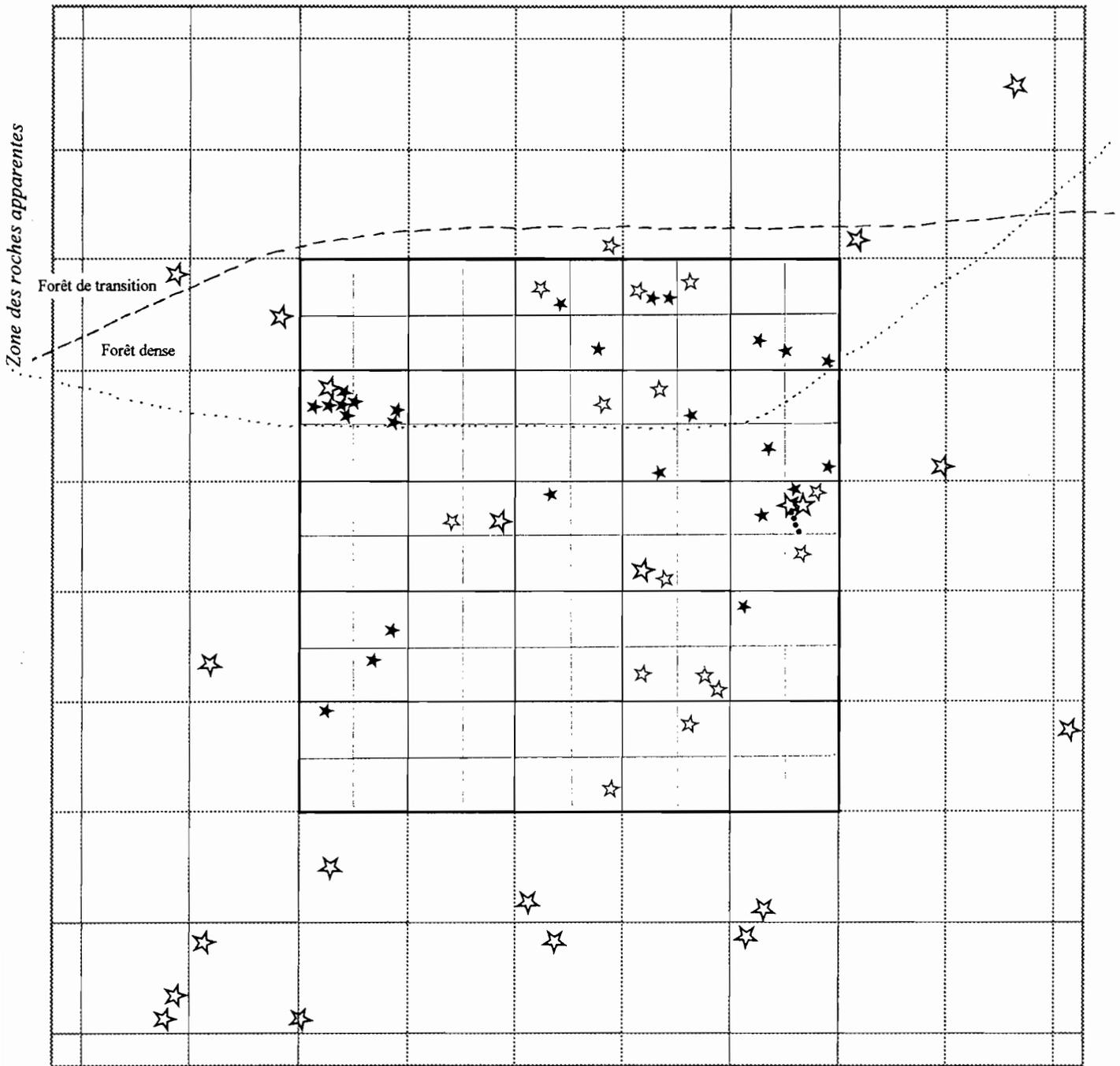
LEGENDE :

- au dessus de cette ligne :
zone des roches apparentes
(indépendamment de toute
limite de formation végétale)
- Limite entre la forêt dense (en bas)
et la forêt de transition (en haut)
- Plantules
- Juveniles 1 (Acaules)
- * Juveniles 2 (Caulescents)
- * Adultes (Reproducteurs)

Carte 9

CARTOGRAPHIE DES INDIVIDUS PARCELLE 3

Brongniartikentia vaginata (Brongniart) Beccari



10 m

LEGENDE :

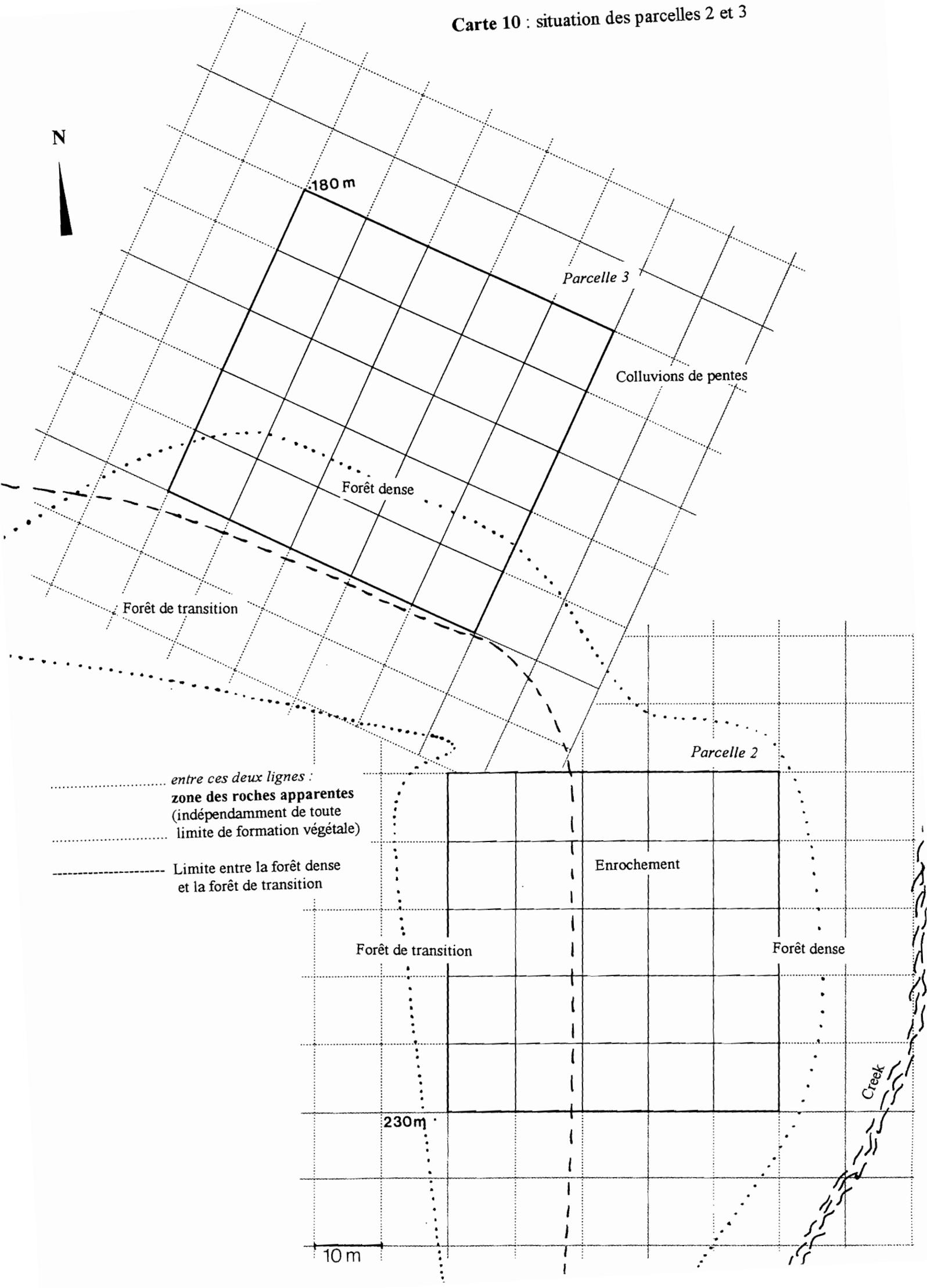
- Plantules (Eophylles bifides)
- ★ Juveniles 1 (Acaules)
- ☆ Juveniles 2 (Caulescents)
- ☆ Adultes (Reproducteurs)

Parcelle : 2500 m²
Cartographie de tous les stades

Extension périphérique : 5600 m²
Cartographie des adultes uniquement

..... au dessus de cette ligne :
zone des roches apparentes
(indépendamment de toute
limite de formation végétale)

Carte 10 : situation des parcelles 2 et 3



N

180 m

Parcelle 3

Colluvions de pentes

Forêt dense

Forêt de transition

Parcelle 2

entre ces deux lignes :
zone des roches apparentes
(indépendamment de toute
limite de formation végétale)

Limite entre la forêt dense
et la forêt de transition

Enrochement

Forêt de transition

Forêt dense

230 m

Creek

10 m