Naturalia monspeliensia - Colloque international sur l'Arbre 1986 - p. 171 à 189

ADAPTATION EN FORÊT TROPICALE HUMIDE :

LE CAS DES PALMIERS AMAZONIENS

par

KAHN Francis

- SOMMAIRE -

Les formes de croissance développées par les palmiers des forêts tropicales humides ont été décrites à diverses reprises, mais leurs relations avec les habitats occupés n'ont été que rarement considérées.

La confrontation des palmiers arborescents héliophiles aux espèces qui tolèrent l'ombre de la forêt nous conduit à discuter la valeur adaptative de plusieurs caractères vis à vis de la lumière comme l'absence ou la présence d'un tronc et la disposition des folioles qui s'agencent dans un même plan ou divergent selon des angles variés à partir du rachis.

Entre les diverses formes biologiques réalisées par les palmiers, deux relations phylogénétiques sont distinguées. La première porte sur le degré de développement du tronc, les feuilles conservant, d'un type biologique à l'autre, des dimensions équivalentes ; elle concerne des espèces dans un même genre et, n'affectant qu'un seul organe de la plante, elle met en jeu des mécanismes adaptatifs. La seconde partie porte sur l'ensemble de la plante, les formes du sous-bois étant des miniatures des formes arborescentes ; cette relation concerne des espèces de genres différents : affectant la plante entière, elle traduit une tendance évolutive profonde de la famille.

- SUMMARY -

Growth forms of palms in tropical rain forests have been already described. However, the relation between life forms and habitats have been rarely considered.

From the comparison between arborescent and shade tolerant understory forms the author discusses the adaptative value of several characteres in regard to light : aerial, well-developed or subterranean, short trunk ; pinnae arranged in one or in several planes.

This comparison draws two phylogenetic relations : on concerns the degree of development of the trunk, with leaves keeping their size from arborescent to acaulescent form. This relation, which confronts species within a genus and affects only one part of the plant, involves adaptive processes. The other affects the whole plant : understory species miniaturize arborescent palms. That relation confronts species between genera and involves more complex processes which must be regarded through the evolutive tendency of the family.

ORSTOM Fonds Documentaire
19 DEC. 1991
N° : 34.933 ex 1
Cote : B M

INTRODUCTION

Les formes biologiques réalisées par les palmiers des forêts tropicales humides ont été décrites à diverses reprises (HOLTTUM, 1955 , CORNER 1966, MOORE 1973, MOORE et UHL 1973, HALLE et al., 1978, DRANSFIELD 1978), mais leurs rapports avec les habitats occupés n'ont été que rarement considérés.

En Amazonie, la richesse spécifique en palmiers est particulièrement élevée dans les forêts dites de "terre ferme" : 2122 palmiers [1] /ha dans les forêts du Bas Rio Negro avec 32 espèces sur 1,2 ha (KAHN et CASTRO, sous presse); 602 palmiers [2] /ha dans celles du Bas Tocantins avec 21 espèces sur 10,56 ha (KAHN, sous presse) ; de 2500 à 3500 palmiers [3] sur le Bas Ucayali (MARMILLOD, 1982) avec 14 genres sur 0,4 ha (KAHN, l.c.). Selon KLINGE et RODRIGUES (1973), les feuilles des palmiers représentent 17 % de la phytomasse foliaire d'une forêt d'Amazonie centrale. Ces travaux montrent également que la richesse spécifique est particulièrement forte en sous-bois des forêts denses sur sol bien drainé, alors qu'elle diminue sur les sols hydromorphes ; par contre, la densité en palmiers est souvent plus forte sur ces derniers. Les autres formations végétales du domaine forestier amazonien (forêts inondées - varzea, igapò - végétation sur sable blanc - campinas du Brésil, chamizale du Pérou - savanes incluses, etc.) sont comparativement très pauvres (tableau 1).

Le présent exposé analysera la morphologie des palmiers en regard à la lumière. La confrontation des grands palmiers héliophiles aux petites espèces des sous-bois mettra en évidense une série de caractères morphologiques propres à chacun de ces groupes écologiques. Deux tendances morphologiques fondamentales seront distinguées chez les palmiers du sous-bois.

La distribution des formes biologiques en rapport à la taxonomie, dans le genre Astrocaryum puis au sein de l'alliance Bactris (définie par MOORE, 1973), nous conduira à entrevoir les mécanismes adaptatifs et les tendances évolutives qui ont permis aux palmiers d'envahir les sous-bois des forêts denses.

En appendice, deux points seront abordés : la disposition distique des feuilles, et les racines échasses chez Iriartea exorrhiza.

---

1. Relation morphologiques entre palmiers arborescents et palmiers du sous-bois

Note préliminaire : Les palmiers arborescents élaborent un tronc élevé qui leur permet de disposer leurs feuilles à la pleine lumière. En forêt de "terre ferme", ils n'excèdent que rarement la hauteur de 25 m et se situent généralement sous les interstices de la voûte entre deux grands arbres. Leur tempérament est héliophile, ils ont besoin de lumière pour élaborer leur tronc (De GRANVILLE, 1978). Sur sol hydromorphe, les palmiers arborescents abondent dans la voûte des végétations (KAHN et CASTRO, sous presse). Nous leur opposons les palmiers du sous-bois qui atteignent la maturité sexuelle à l'ombre des forêts et ne dépassent pas la hauteur de 10 - 12 m.

---

[1], [2], [3] Palmiers de plus de 1 m de hauteur. Chez les espèces multicaules, tous les axes ont été comptés.

TABLEAU I

Distribution des genres de palmiers dans les écosystèmes amazoniens [1]

	FSB	FSH	FI	SI	VSB
Acronomia	–	–	–	+	+
Aiphanes	+	–	–	–	–
Astrocaryum	+	+	+	+	–
Attalea	+	–	–	–	–
Bactris	+++	++	+	+	+
Catoblastus	+	–	–	–	–
Chamaedora	+	–	–	–	–
Chelyocarpus	+	+	–	–	–
Desmoncus	+	+	+	+	–
Elaeis	–	+	+	–	–
Euterpe	–	+	+	–	+
Geonoma	+++	+	–	–	–
Hyospathe	+	+	–	–	–
Iriartea/Socratea	+	+	+	–	–
Iriartella	+	+	–	–	–
Jessenia	–	+	–	–	–
Leopoldinia	–	–	+	–	–
Lepidocaryum	+	+	–	–	–
Manicaria	–	+	–	–	–
Mauritia	–	+	+	+	+
Maximiliana	+	+	–	–	–
Oenocarpus	+	+	+	–	–
Orbignya	+	+	–	–	–
Phytelephas	–	+	+	–	–
Sheelea	+	+	+	–	–
Syagrus	+	–	–	–	+
Wettinia	+	–	–	–	–

FSB : Forêts sur sol généralement bien drainé des plateaux et pentes

FSH : Forêts sur sol hydromorphe (bas-fonds)

FI : Forêts inondées par les fleuves (varzea, igapò)

SI : Savanes incluses, souvent sur sol hydromorphe

VSB : Végétations sur sable blanc (campinas, chamizales)

[1] Ce tableau récapitule nos observations au Brésil, Pérou et en Guyane française, et ne saurait être exhaustif. Il ne prend pas en compte les forêts de montagne (altitude supérieure à 600 m).

Les genres sont considérés présents dans une formation végétale lorsque les espèces s'y trouvent en populations naturelles.

Les genres Bactris et Geonoma, les plus importants en nombre d'espèces, se sont surtout diversifiés dans les forêts sur sol bien drainé (+++).

Les genres de palmiers des forêts amazoniennes (voir note du tableau 1) peuvent être répartis en trois groupes :

- les genres dominés par les espèces arborescentes (Euterpe, Iriartea/ Socratea, Jessenia, Mauritia) ;
- ceux, les plus nombreux, qui sont composés d'espèces du sous-bois (Aiphanes, Bactris, Caloblastus, Chamaedorea, Chelyocarpus, Desmoncus, Geonoma, Elaeis, Hyospathe, Iriartella, Leopoldinia, Lepidocaryum, Manicaria, Phytelephas, Syagrus, Wettinia[1]).
- ceux, enfin, qui ont développé des espèces arborescentes et des espèces du sous-bois (Astrocaryum, Oenocarpus, et l'ensemble Attalea, Maximiliana, Orbignya, Scheelea).

Des relations morphologiques seront tout d'abord établies entre palmiers arborescents et palmiers du sous-bois, dans un même genre, puis généralisées et discutées en considérant les genres spécialisés.

a - Observations dans un même genre :

- le genre Astrocaryum

Le genre Astrocaryum comprend des formes variées, du palmier arborescent au palmier acaule (en fait à tronc souterrain), de l'espèce monocaule à celle qui compose des touffes de nombreux axes (photo 1, 2 et 3).

(1) Les espèces arborescentes présentent :

- un tronc bien développé : 15 à 20 cm de diamètre, 15 à 25 m de haut ;
- de grandes feuilles (5 à 8 m de long), les nombreuses folioles sont toujours insérées dans des plans différents.

Elles sont monocaules (A. aculeatum, A. chambira) ou multicaules (A. vulgare ou A. jauari).

(2) Les espèces du sous-bois réalisent trois formes :

- palmiers à grandes feuilles (4 à 8 m de long), tronc généralement court (rarement plus de 6 m de haut) et de fort diamètre (15 à 20 cm): A. sciophilum, A. macrocalyx, A. murumuru, etc.
- palmiers à grandes feuilles (4 à 8 m de long) et tronc souterrain qui conserve un fort diamètre (15 cm) : A. acaule, A. paramaca, A. sociale, etc..
- palmiers à feuilles plus réduites (2 à 3 m de long) et tronc grêle (diamètre inférieur à 10 cm) et de faible hauteur (3 à 5 m):A. munbaca, A. rodriguesii, etc.

Chez ces trois formes, les feuilles disposent leurs folioles dans un même plan (à de rares exceptions près : espèces acaules du sous-genre Pleiogynanthus, voir § 3).

Les palmiers avec un tronc de fort diamètre, aérien ou souterrain, sont monocaules, ceux qui développent un tronc grêle peuvent être multicaules et élaborent un court rhizome.

[1] Les genres Aiphanes, Catoblastus et Wettinia, qui ne dépassent pas la hauteur de 10 m dans les sous-bois des forêts amazoniennes de plaine, présentent, dans les forêts andines, des espèces héliophiles qui peuvent atteindre de plus fortes dimensions.

- le genre Oenocarpus

Les grands palmiers, comme O. bacaba et O. distichus, présentent des feuilles dont les folioles divergent en plusieurs directions et sont insérées par groupes de deux. O. minor est une espèce du sous-bois, avec un tronc grêle, des feuilles de plus faibles dimensions que celles des espèces arborescentes ; les folioles sont disposées dans un même plan et régulièrement réparties de part et d'autre du rachis. Ce palmier, qui ne dépasse pas la hauteur de 8-10 m, se ramifie à sa base, mais ne produit qu'un seul pied adulte à la fois, contrairement à Oenocarpus multicaulis, espèce arborescente des forêts inondées de l'ouest amazonien, qui constitue des touffes de 4 à 8 palmiers.

- les genres Attalea / Maximiliana / Orbignya / Scheelea

Il s'agit d'un ensemble de genres très voisins et fort discutés (WESSELS BOER, 1965 ; GLASSMANN, 1977) qui regroupent de très grands palmiers comme le babaçu, Attalea (Orbignya) speciosa, et des espèces à tronc souterrain et à grandes feuilles, comme Attalea attaleoides et A. (Orbignya) spectabilis (photo 4). Tous ces palmiers sont monocaules. Les espèces du genre Orbignya, arborescentes et acaules, celles du genre Scheelea présentent toutes des folioles distribuées dans un même plan. Les grands palmiers du genre Maximiliana ont des folioles groupées (4-6) et disposées dans des plans différents. L'espèce acaule du sous-bois, Attalea (ex Maximiliana) attaleoides (au sens de WESSELS BOER, qui serait du genre Scheelea selon GLASSMANN) a des folioles disposées dans un même plan.

b - Généralisation

(1) Cette confrontation, dans un même genre, des formes arborescentes à celles du sous-bois fait ressortir deux relations morphologiques :

- La première n'affecte qu'un seul organe de la plante, le tronc, les feuilles conservant de grandes dimensions chez la forme du sous-bois. Elle se rapporte à des espèces d'un même genre (Astrocaryum, et le complexe Attalea, Maximiliana, Orbignya, Scheelea, ces genres appartiennent tous au groupe Cocosoides).
- La seconde affecte l'ensemble de la plante, l'espèce du sous-bois étant une miniature de l'espèce arborescente (photos 5, 6). Elle est observée dans un même genre (Astrocaryum, Oenocarpus). Cette relation s'établit surtout entre genres différents dans un même groupe[1] de palmiers :

	(arborescent)	(sous-bois)
Lepidocaryoides :	Mauritia	Lepidocaryum
Iriarteoides :	Iriatea (Socratea)	Iriartella, Catoblastus, Wettinia
Arecoides :	Euterpe, Jessenia, Oenocarpus	Hyospathe

Quelques groupes (Geonomoides, Chamaedoreoides, Coryphoides), n'ont pas développé de grands palmiers en Amazonie.

[1] Nous nous référons aux groupes définis par MOORE (1973).

(2) Ces deux relations morphologiques sont complétées par des caractères des feuilles.

Ainsi, de nombreuses espèces du sous-bois se distinguent par la disposition des folioles, régulière et dans un même plan - plusieurs espèces de Bactris, comme B. humilis, font cependant exception à la règle. A l'opposé, de nombreuses espèces arborescentes disposent leurs folioles selon plusieurs plans. Ce caractère ne peut être relié au tempérament héliophile, car plusieurs grands palmiers ont des feuilles bien planes (Jessenia bataua, Orbignya speciosa, Scheelea div. sp.). Il n'en reste pas moins vrai que lorsque les deux caractères se rencontrent dans un même genre, bien défini, les espèces du sous-bois, sciaphiles ou tolérants l'ombre, ont bien leurs folioles disposées dans un même plan[1].

Par ailleurs, les petits palmiers du sous-bois des genres Bactris, Chamaedorea, Geonoma, Hyospathe présentent, pour un bon nombre d'entre eux, des feuilles au limbe entier ou peu divisé. Ces espèces conservent ainsi les caractères juvéniles alors même qu'elles ont acquis la sexualité et sont fort justement qualifiées de néoténiques (GUILLAUMET, 1973 ; De GRANVILLE, 1978).

Toutes les espèces du sous-bois n'ont cependant pas des feuilles juvéniles entières, même lorsqu'elles appartiennent à des genres qui ont développé des formes néoténiques ; c'est par exemple le cas du petit Bactris elegans dont les plantules ont des feuilles nettement pennées.

Ces différences dans la morphologie des feuilles entre formes arborescentes et celles du sous-bois se retrouvent chez plusieurs espèces arborescentes, entre feuilles juvéniles avec des folioles disposées dans un même plan et feuilles adultes avec des folioles disposées dans des plans variés (Oenocarpus, Iriartea pour les palmiers à feuilles pennées, Mauritia pour ceux à feuilles palmées). De même, de nombreuses espèces arborescentes du groupe Cocosoides présentent des feuilles juvéniles entières.

Enfin, deux espèces du sous-bois sont remarquables :

- Syagrus inajai avec des feuilles juvéniles entières de fortes dimensions (jusqu'à 2 m de long) et des feuilles adultes avec de fins folioles distribuées selon deux plans - ce qui est peu fréquent chez les espèces du sous-bois (mais le genre Syagrus comprend surtout des espèces de milieux ouverts) ; une population guyanaise (Saül) se caractérise par la production de feuilles juvéniles durant l'élaboration du stipe et par la réacquisition de feuilles juvéniles entières après la sexualité (De GRANVILLE, 1977) ; n'aurait-on pas là les premiers pas d'une évolution vers la néoténie ?

- Manicaria saccifera avec des feuilles juvéniles pennées, alors que les feuilles adultes sont souvent entières et de grandes dimensions.

Tant les espèces arborescentes que celles du sous-bois développent les deux modèles de croissance rencontrés chez les palmiers amazoniens (modèle de Corner : axe orthotrope à inflorescences latérales ; modèle de Tomlinson : ramification basale).

[1] C'est également le cas au sein du genre Elaeis avec E. guineensis, espèce africaine arborescente, et E. oleifera, espèce sud-américaine à tronc rampant qui, en population naturelle, se rencontre dans le sous-bois de forêts marécageuses ; chez cette dernière, les folioles sont bien disposées dans un même plan.

Cependant, le modèle de Tomlinson, fréquent chez les espèces arborescentes en milieu ouvert - comme l'est aussi le modèle de Corner - est absent chez les espèces des forêts denses sur sol bien drainé. De GRANVILLE (1978) relie ce fait à l'intense compétition pour la lumière qui régne dans ces forêts fermées et ne permet pas aux grands palmiers de développer plusieurs axes par ramification basale.

Les espèces multicaules sont par contre très fréquentes en sous-bois. Elles ne forment cependant pas des touffes de nombreux axes, et se limitent, dans de nombreux cas (Bactris humilis, B. simplicifrons etc.), à la production d'un seul axe adulte avec plusieurs jeunes pousses à sa base.

En fait, la caractéristique des espèces miniaturisées du sous-bois est l'acquisition de rhizomes et plus rarement de stolons, cas d'Iriartella setigera (KAHN 1983). Ces rhizomes contribuent plus à maintenir la taille des populations par multiplication végétative qu'à propager l'espèce ; Lepidocaryum tessmannii est une exception : de longs rhizomes lui permettent d'envahir le sous-bois des forêts péruviennes (KAHN et MEJIA, 1985).

2. Sur les palmiers des milieux ouverts d'Amazonie

Les palmiers arborescents

Toutes les espèces arborescentes forestières peuvent se développer en milieux ouverts : Oenocarpus bacaba, O. distichus, Astrocaryum chambira, Orbignya speciosa sont également fréquentes dans les pâturages et végétations secondaires, Mauritia flexuosa dans les savanes côtières de la Guyane française, etc. Les palmiers sont souvent moins hauts qu'en forêts et ils acquièrent la maturité sexuelle plus précocement. Les espèces multicaules du genre Mauritia, en "savane incluse" sur sol hydromorphe, ne dépassent pas la hauteur de 3-4 m alors qu'à la lisière forestière la même espèce atteint jusqu'à 20 m de haut (photo 7).

Les petits palmiers héliophiles

La grande majorité des petites espèces héliophiles des milieux ouverts d'Amazonie appartient à des genres essentiellement forestiers constitués de formes miniaturisées (Bactris, Desmoncus) ; il peut aussi s'agir d'espèces de sous-bois de forêts peu denses, comme les forêts inondées, qui persistent et se développent à la pleine lumière, souvent après défrichement par l'homme (Phytelephas) ; d'autres, enfin, appartiennent à des genres de milieux plus secs, peu représentés en forêt (Syagrus).

Les espèces du genre Bactris présentent, dans ces milieux ouverts, des inflorescences souvent plus ramifiées que celles du sous-bois et une fructification plus fournie. Par ramification basale, elles constituent des touffes de nombreux stipes. Les espèces ripicoles élaborent, selon la fluctuation du niveau des fleuves (de 6 à 8 m entre les basses et les hautes eaux), un tronc d'une dizaine de mètres de haut. L'espèce cultivée, Bactris gasipaes, peut atteindre 20 m de haut.

En limite du domaine forestier amazonien, dans des zones plus sèches, abondent des palmiers acaules (à tige souterraine) avec des feuilles plus

réduites que celles des espèces arborescentes de même genre, cas de Syagrus et de Acrocomia (en fait Acanthococos considéré comme Acrocomia par MOORE, 1973).

3. Signification adaptative des formes du sous-bois

Pour analyser la signification adaptative des deux principales formes distinguées chez les palmiers du sous-bois - palmiers avec tronc souterrain et grandes feuilles, palmiers miniaturisés -, nous considérerons leur rapport avec la taxonomie au sein du genre Astrocaryum et des genres voisins, Acrocomia, Aiphanes, Bactris et Desmoncus, qui constituent un groupe naturel (TOMLINSON, 1961). Cette démarche, bien que restreinte à un seul groupe de palmiers nous permettra cependant de ne pas limiter la discussion à la seule filiation typologique entre formes, mais bien d'en aborder l'aspect phylogénétique (LEROY, 1974).

Astrocaryum est divisé par BURRET (1934) en deux sous-genres :

- Pleiogynanthus regroupe les espèces qui présentent au moins deux fleurs femelles à la base de la rachille (photo 8). Il s'agit des espèces arborescentes précédemment décrites et de quelques palmiers acaules ; elles se rencontrent dans des milieux ouverts ou dans des formations arborées denses sur sol sableux hydromorphes ou dans des sites périodiquement inondés.

- Monogynanthus regroupe les espèces qui ne présentent qu'une seule fleur femelle à la base de la rachille souvent directement insérée sur le rachis (photo 9). Il s'agit des espèces du sous-bois prédemment décrites ; certaines se rencontrent également dans des végétations périodiquement inondées plus ouvertes.

Ainsi les espèces du sous-genre Pleiogynanthus occupent des milieux plutôt ouverts, celles du sous-genre Monogynanthus occupent des milieux plutôt fermés.

Enfin, si les deux sous-genres présentent des espèces acaules (certes moins nombreuses chez Pleiogynanthus), seul Monogynanthus développe des espèces miniaturisées au tronc grêle et aux feuilles plus petites.

Le genre Acrocomia, avec plusieurs fleurs femelles à la base de la rachille, est à rapprocher du sous-genre Pleiogynanthus. Il comprend de grands palmiers arborescents (BAILEY, 1941), avec cependant quelques formes acaules (ex genres Acanthococos).

Les genres Bactris, Desmoncus et Aiphanes sont à rapprocher du sous-genre Monogynanthus - il n'y a plus ségrégation entre fleurs femelles et mâles le long de la rachille, toutes les fleurs sont insérées sur le rachis, qui peut être très ramifié. Les formes miniaturisées, encore peu nombreuses chez Astrocaryum, deviennent la règle dans ces trois genres qui regroupent surtout des espèces du sous-bois des forêts denses.

Ces considérations nous conduisent aux conclusions suivantes :

1. Les formes à tronc souterrain se sont bien développées dans des genres où dominent de grands palmiers (Acrocomia, Astrocaryum, mais aussi Attalea, Orbignya, Scheelea). Elles se rencontrent dans des milieux fort

contrastés : dans des végétations très ouvertes comme les "campos cerrado" du Brésil (MEDEIROS COSTA et PANIZZA, 1983) ou dans le sous-bois des forêts denses amazoniennes.

Ces palmiers sont des "géophytes" (MANGENOT, 1969). Ils constituent en fait une même réponse morphologique à des contraintes écologiques bien différentes. Dans les "campos cerrados" où le facteur limitant est l'eau, il faut les comprendre comme une adaptation à la sécheresse (RAWITSCHER et RACHID, 1946), alors que dans le sous-bois des forêts tropicales denses humides où le facteur limitant est la lumière, la réduction du tronc traduit une adaptation à des conditions de plus faible énergie lumineuse (KAHN, sous presse). (Soulignons cependant que seul le tronc souterrain est commun aux formes acaules des sous-bois amazoniens et à celles des "campos cerrados". Il s'agit en fait de formes biologiques différentes. En effet, les espèces des milieux secs (Acrocomia/ Acanthococos, Syagrus) tendent à avoir des feuilles petites, afin de réduire les pertes d'eau, ce qui n'est pas le cas des espèces acaules forestières qui, en milieu humide, conservent une grande surface foliaire).

Le passage de la forme arborée à la forme acaule, avec conservation des dimensions foliaires, ne porte que sur un seul organe, le tronc. Il peut être compris par des mécanismes adaptatifs simples : il est en effet concevable que dans une population de palmiers arborescents, certains individus puissent acquérir précocement la sexualité alors qu'ils sont encore dans le sous-bois (phénomène peu fréquent observé chez plusieurs espèces) ; par le jeu de la reproduction différentielle, ce caractère pourra s'imposer et progressivement contribuer à réduire la hauteur du tronc chez l'espèce.

2. La miniaturisation décrite chez Astrocaryum (sous genre Monogynanthus), qui se généralise chez les genres Bactris, Aiphanes et Desmoncus, porte sur toutes les parties de la plante ; il ne s'agit pas d'un mécanisme adaptatif simple, mais d'une tendance évolutive profonde de la famille qui lui aura permis de conquérir le sous-bois des forêts denses. La signification de ce processus est sans doute à rechercher dans la tendance générale à l'involution qui caractérise les Angiospermes (MANGENOT, 1969, 1973).

Que dire maintenant des formes miniaturisées des milieux ouverts ? Ne proviendraient-elles pas de formes forestières tolérantes à l'ombre dans la mesure où ces espèces héliophiles appartiennent à des genres essentiellement miniaturisés et forestiers ?

APPENDICE

1. Sur la disposition distique des feuilles chez les palmiers

Trois espèces présentent une phyllotaxie distique : Oenocarpus distichus, Orania disticha, Wallichia disticha (HALLE et al., 1978, DRANSFIELD 1978). Ce dernier constate que la relation entre la phyllotaxie distique chez les palmiers et l'habitat n'est pas du tout comprise.

Une première observation montre qu'il ne semble pas que le palmier arborescent à phyllotaxie distique ait un habitat distinct du palmier arborescent à phyllotaxie spiralée. Nos inventaires de palmiers dans les forêts du Bas Tocantins se sont révélés être à cheval sur la frontière des aires de distribution de Oenocarpus bacaba (au nord) et de Oenocarpus distichus (au sud). Les espèces cohabitent à la limite commune des deux aires. Elles occupent le même habitat et présentent un même tempérament : les formes juvéniles tolèrent l'ombre du couvert arborescent, elles nécessitent la pleine lumière pour élaborer un tronc et prennent alors un comportement de plantes pionnières.

Une seconde observation montre que la phyllotaxie distique peut apparaître chez une espèce à phyllotaxie spiralée. Nous avons rencontré un palmier distique dans un peuplement de Mauritia flexuosa. Le "monstre" occupe le même habitat que ses congénères.

2. Sur les racines échasses d'Iriartea exorrhiza

DRANSFIELD (1978) note que chez les Iriarteoides une même espèce est distribuée du plateau au bas-fond. Nous avons vérifié ce fait pour Iriartea (Socratea) exorrhiza (KAHN, sous presse ; KAHN et CASTRO, sous presse). L'espèce est néanmoins plus dense sur sol hydromorphe ; WALLACE (1853) a été ainsi amené à conclure qu'elle était inféodée aux sols marécageux.

En forêt dense sur sol drainé, il est clair que l'espèce est distribuée selon les discontinuités de la voûte (ce qui est aussi le cas en forêt marécageuse, mais c'est ici plus net) : chablis, le long de ravines encaissées, sur les pentes à forte déclivité, sur microrelief accidenté, etc. (photo 10).

Iriartea exorrhiza présente en fait un tempérament héliophile et se comporte comme une espèce pionnière. Son abondance sur sol hydromorphe est liée à la plus faible densité du peuplement arborescent qui laisse pénétrer une lumière suffisante pour le développement des plantes héliophiles.

L'indépendance du drainage du sol et le comportement pionnier de cette plante peut être relié au fonctionnement des racines échasses.

(1) Le haut pouvoir de ramification de ces racines dans le sol (KAHN 1977) et leur gros diamètre favorisent l'assimilation de l'eau sur sol bien drainé. De plus, par leur croissance très rapide (jusqu'à 17 cm par jour), elles mettent rapidement en place le système racinaire ; c'est là une caractéristique des arbres pionniers comme Macaranga, Cecropia, etc. (KAHN 1980).

(2) Sur sol hydromorphe ces racines jouent un rôle dans l'assimilation d'oxygène par les nombreux pneumatorhizes qu'elles ont produit. En effet, De GRANVILLE (1975) a montré que l'anatomie de ces petites racines épineuses est caractérisée par un aérenchyme. L'oxygène assimilé est nécessaire à la fonction d'absorption des racines dans les conditions d'asphyxie due à l'hydromorphie du sol. La racine échasse fonctionne alors comme un véritable pneumatophore (OLDEMAN 1969).

Enfin, si les racines échasses ont un rôle dans le support du palmier, il ne semble pas que ce soit là leur signification adaptative : les plus grands palmiers arborescents sont dépourvus de telles structures.

Il faut souligner que la tendance à produire des racines échasses est générale chez les Iriarteoides. Toutes les espèces n'ont cependant pas un comportement de plantes pionnières héliophiles. Les genres Wettinia, Catoblastus, Iriartella ont développé des espèces du sous-bois. Par ailleurs, les espèces arborescentes ne présentent pas toutes un comportement aussi marqué que celui décrit chez Iriartea exorrhiza. Ainsi I. ventricosa est certes une espèce héliophile, mais elle ne se comporte pas en espèce pionnière : le jeune palmier tolère l'ombre des sous-bois, les folioles sont disposées dans un même plan et la production de racines échasses est tardive, contrairement à ce qui se passe chez I. exorrhiza.

Francis KAHN, convention ORSTOM/IIAP Apartado Postal 185 - Iquitos - Pérou.

BIBLIOGRAPHIE

BAILEY L.H., 1941.- Acrocomia. A Preliminary Paper.- Gentes Herbarum, vol. V, fasc. XII : 420 - 476.

BURRET M., 1934.- Die Palmengattung Astrocaryum G.F.W. Meyer. Fedde F. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 35 : 114 - 158.

CORNER E.J.H., 1966.- The Natural History of Palms. Weidenfeld and Nicolson, London.

DRANSFIELD J., 1978.- Growth Forms of Rain Forest Palms. In : Tropical Tress as Living Systems, TOMLINSON P.B. et ZIMMERMANN (eds), Cambridge Univ. Press. : 247-268.

GLASSMANN S.F., 1977.- Preliminary Taxonomic Studies in the Palm Genus Attalea H.B.K. Fieldiana (Botany), vol. 38, n°5 : 31 - 61.

GRANVILLE J.J. de, 1977.- Notes biologiques sur quelques palmiers guyanais. Cah. ORSTOM sér. Biol., vol. XII, n°4 : 347 - 353.

GRANVILLE J.J. de, 1978.- Recherches sur la flore et la végétation guyanaise. Thèse de Doct. d'Etat, Univ. de Montpellier (USTL) : 272 p., 85 fig.

GUILLAUMET J-L., 1974.- Une nouvelle espèce de palmier nain de Madagascar.- Adansonia, sér. 2, 13 (3) : 341 - 349.

HALLE F., OLDEMAN R.A.A. & P.B. TOMLINSON, 1978.- Tropical Trees and Forest. An Architectural Analysis. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

HOLTTUM R.E., 1955.- Growth habits of Monocotyledons. Variations on a Theme.- Phytomorphology, vol.5, n°4 : 399-413.

KAHN F., 1977.- Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide.- Candollea, 32 : 321 - 358.

KAHN F., 1982.- La reconstitution de la forêt tropicale humide (sud-ouest de la Côte d'Ivoire).- Mémoire 97, ORSTOM éd., Paris

KAHN F., 1983.- Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère.- Thèse de Doct. d'Etat, Univ. de Montpellier (USTL) : 426 p.

KAHN F. - Les palmiers des forêts tropicales humides du Bas Tocantins (Amazonie brésilienne). Rev. Ecol. (Terre et Vie). (à paraître).

KAHN F. - Palm Life forms in Relation to Forest Structure and Dynamics Biotropica. (à paraître).

KAHN F. & CASTRO - Palm Community in a Forest of Central Amazonia, Brazil. Biotropica (à paraître).

KAHN F. & MEJIA, 1985.- Notas sobre la Biologìa, ecologìa y utilizaciòn de una pequeña palmera de la Amazonìa Peruana : Lepidocaryum tessmannii Burret. Ronéo. Convenio ORSTOM/IIAP, informe técnico CH-JH, Iquitos.

KLINGE H. & RODRIGUES W.A., 1971.- Materia orgànica e nutrientes na mata de terra firme perto de Manaus. Acta Amazonica, 1 : 69 - 72.

LEROY J-F., 1974.- Recherches sur la phylogénèse du développement. Mise en évidence d'une série de trois états dans le genre Bertiera (Rubiacées). Adansonia sér. 2, 14 (1° : 53 - 59.

MANGENOT G., 1969.- Réflexions sur les types biologiques de plantes vasculaires.- Candollea, 24 (2): 279 - 294.

MANGENOT G., 1973.- Données élémentaires sur l'Angiospermie.- Ann. Univ. Abidjan, sér. E - VI - Fasc. 1 : 233 p., Add. Bibliog. Index.

MARMILLOD D., 1982.- Methodik und Ergebnisse von Untersuchungen Uber Zusammensetzung und Aufbau eines Terrassenwaldes im peruanischen Amazonien.- These Doktorgrades - Georg - August Univ. Gottingen : 198 p.

MEDEIROS COSTA J.T. de & S. PANIZZA, 1983.- Palms of the Cerrado Vegetatio Formation of São Paulo State, Brazil.-Principes, 27 (3) : 118 - 125.

MOORE H.E.Jr., 1973.- The major Groups of Palms and their Distribution.- Gentes Herbarum, vol. 11, Fasc. 2 : 27 - 140.

MOORE H.E.Jr. & N.W. UHL, 1973.- The Monocotyledons : their Evolution and comparative Biology. VI. Palms and the Origin and Evolution of Monocotyledons.- The Quarterly Review of Biology, vol. 48, n°3 : 414 - 438.

OLDEMAN R.A.A., 1969.- Etude biologique des pinotières de la Guyane française. Cah. ORSTOM, sér. Biol., n°10 : 3 - 18.

RAWITSCHER F.K., & M. RACHID, 1946.- Troncos subterranos de plantas brasileiras.- Ann. Acad. Brasil, Ciencias XVIII (4) : 261 - 280.

TOMLINSON P.B., 1961.- Anatomy of the Monocotyledons.- vol. II. Palmae. Clarendon Press, Oxford.

WALLACE A.R., 1853.- Palm trees of the Amazon and their Uses.- John Van Voorst. London.

WESSELS BOER J.G., 1965.- The indigenous Palms of Suriname.- E.J. Brill. Leiden.

LEGENDE DES PHOTOGRAPHIES

Photo 1 : Astrocaryum jauari

Photo 2 : Astrocaryum sociale en sous-bois des forêts d'Amazonie centrale.

Photo 3 : Tronc souterrain d'Astrocaryum sociale

Photo 4 : Tronc souterrain d'Orbignya spectabilis

Photo 5 : Bactris simplicifrons

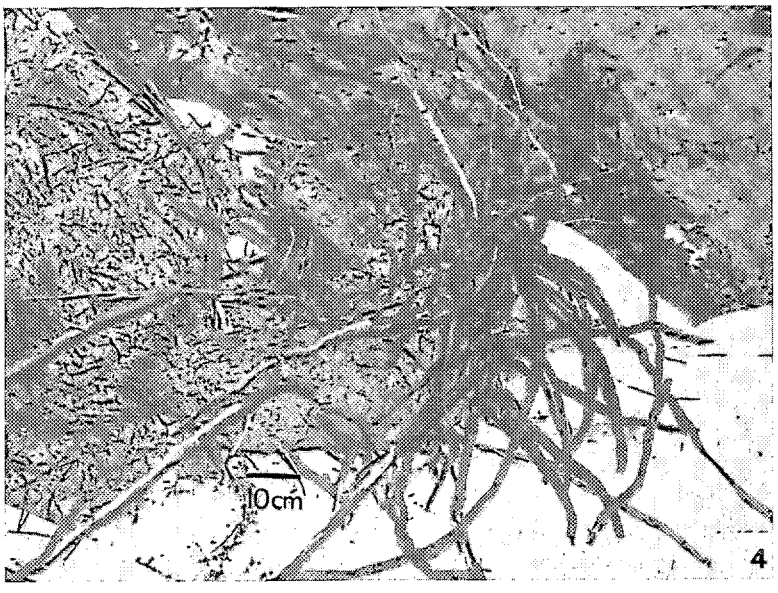
Photo 6 : Hyospathe elegans

Photo 7 : Mauritia aculeata en savane du domaine forestier amazonien

Photo 8 : Astrocaryum vulgare (sous genre Pleiogynanthus) : au moins deux fleurs femelles à la base de la rachille (ici les fruits)

Photo 9 : Astrocaryum paramaca (sous genre Monogynanthus) : les fleurs femelles (ici les fruits) sont directement insérées sur le rachis.

Photo 10 : Iriartea exorrhiza dans une trouée de la voûte des forêts denses.



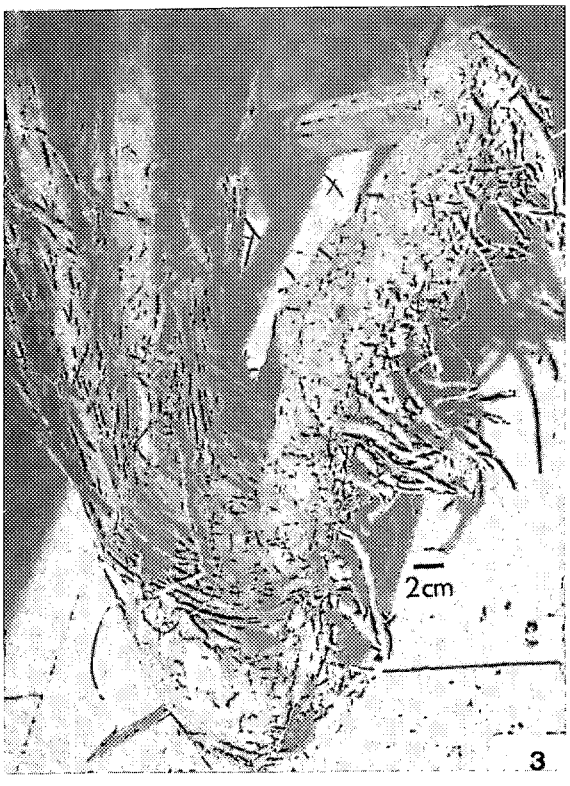


Photo 1 : Astrocaryum jauari

Photo 2 : Astrocaryum sociale en sous-bois des forêts d'Amazonie centrale;

Photo 3 : Tronc souterrain d'Astrocaryum sociale

Photo 4 : Tronc souterrain d'Orbignya spectabilis

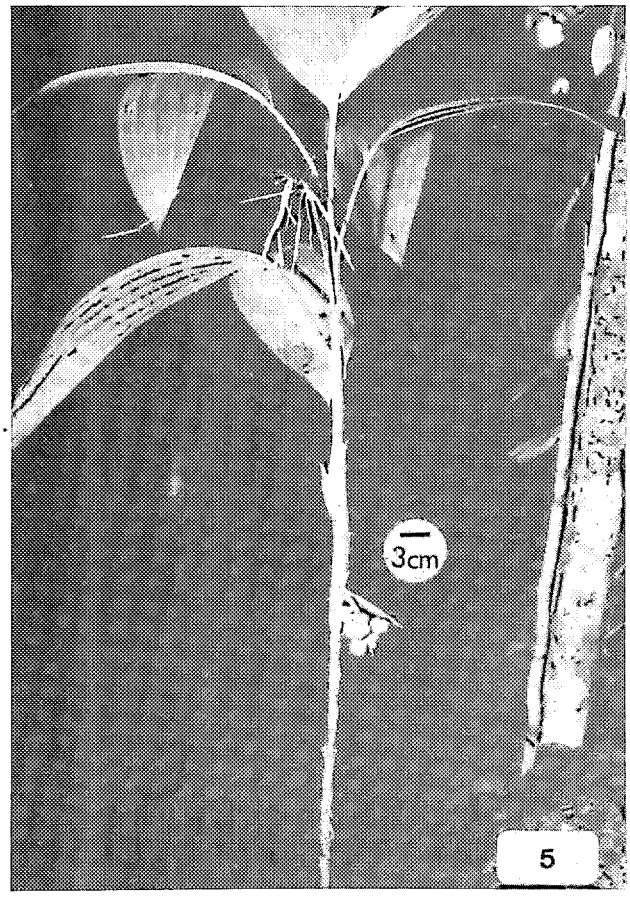
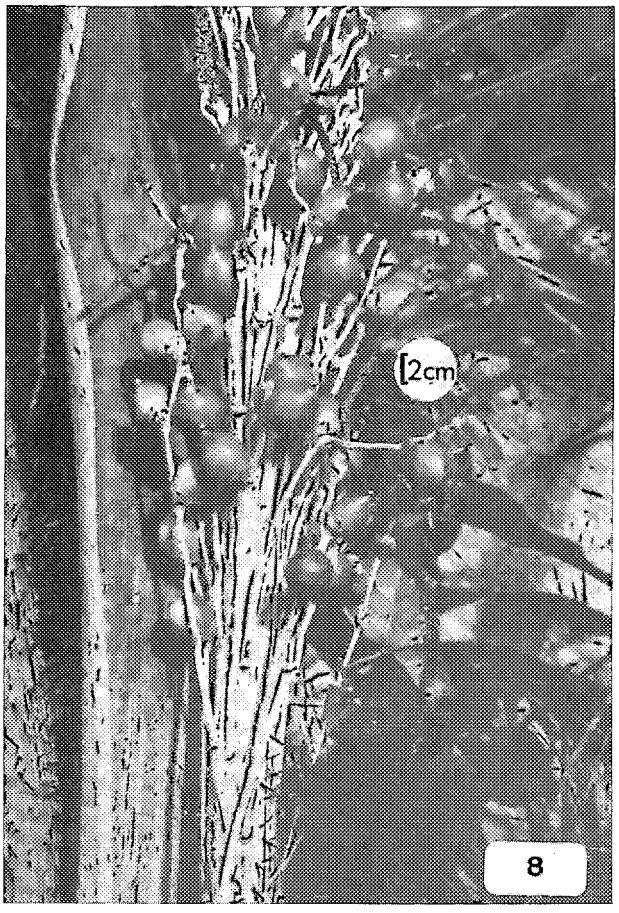


Photo 5 : Bactris simplicifrons. Photo 6 : Hyospathe elegans. Photo 7 : Mauritia aculeata en savane du domaine forestier amazonien.



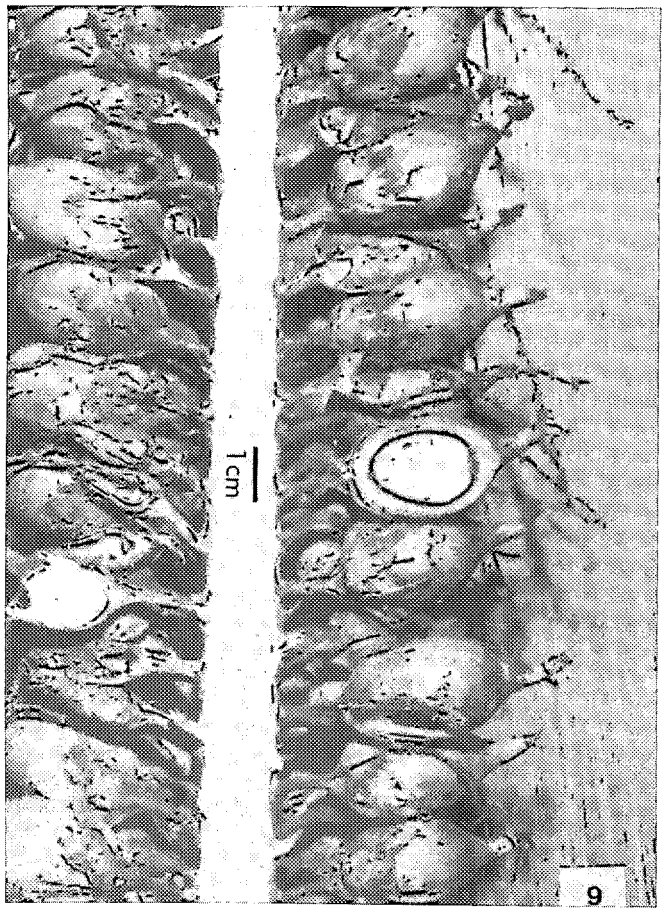


Photo 8 : Astrocaryum vulgare (sous genre Pleiogynanthus) : au moins deux fleurs femelles à la base de la rachille (ici les fruits).
Photo 9 : Astrocaryum paramaca (sous genre Monogynanthus) : les fleurs femelles (ici les fruits) sont directement insérées sur le rachis.
Photo 10 : Iriartea exorrhiza dans une trouée de la voûte des forêts denses.