

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

en cohabilitation avec :

UNIVERSITE D'ORLEANS  
UNIVERSITE PARIS I – UNIVERSITE PARIS IV - UNIVERSITE PARIS VII  
ECOLE NORMALE SUPERIEURE DE FONTENAY-SAINT-CLOUD  
INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

**DEA ENVIRONNEMENT**  
**TEMPS, ESPACES, SOCIETES (ETES)**  
**(Gestion de la biodiversité et développement durable)**

ANNEE UNIVERSITAIRE 1997-1998

**MEMOIRE DE STAGE**

Vincent BORGIS

**Distribution et dissémination du palmier *Aphandra natalia*  
(Balslev et Henderson) Barfod, dans une forêt primaire  
d'Amazonie équatorienne**

Option1 : Ecologie, gestion des milieux, biodiversité

Responsable du stage : M. F. KAHN (ORSTOM)

Fonds Documentaire ORSTOM  
Cote: Ax 18135 Ex:



**DEA ENVIRONNEMENT  
TEMPS, ESPACES, SOCIETES (ETES)  
(Gestion de la biodiversité et développement durable)**

**MEMOIRE DE STAGE**

**Distribution et dissémination du palmier *Aphandra natalia*  
(Balslev et Henderson) Barfod, dans une forêt primaire  
d'Amazonie équatorienne**

**Vincent BORGIS**

Sous la responsabilité scientifique de **M. F. KAHN**

Laboratoire d'accueil : **Mission ORSTOM de Quito**

**Station de Biodiversité Tiputini de l'Université San Francisco de Quito**

Présenté le 8 Septembre 1998, devant le jury composé de : **M. J.M. BETSCH**

**M. J.P. DELEAGE**

**M. P.M. FORGET**

**M. F. KAHN**

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote :

Ex :

Option1 : Ecologie, gestion des milieux, biodiversité

## Résumé:

**Mots clés : Palmiers, Distribution, Régénération, Dispersion, Stratégie démographique.**

*Aphandra natalia* (Balslev et Henderson) Barfod (Palmae, Phytelephantoideae) est endémique de l'Amazonie occidentale. Majoritairement présent en Equateur, il a également été recensé dans le Nord du Pérou et dans l'état d'Acre au Brésil. *A. natalia* est un palmier de sous-bois de taille moyenne avec de grandes feuilles. Ce palmier présente un intérêt économique important au niveau régional. Ses fibres sont exploitées pour la confection de balais et l'albumen de ses graines, à maturité est une source d'ivoire végétal. L'ethnobotanique de ce palmier a été bien étudiée, mais peu d'études ont été faites sur sa biologie en forêt primaire.

L'étude présentée a été effectuée en Amazonie équatorienne, dans la Station de Biodiversité Tiputini, en bordure du Parc National Yasuni.

L'étude des peuplements de ce palmier en forêt primaire montre qu'il se développe quasi exclusivement dans les zones de terre ferme et principalement sur les plateaux (sols argileux bien drainés). Son motif de distribution est caractérisé par une fréquence faible et une densité élevée. Les structures du peuplement montrent que la régénération de ce palmier est favorisée par la lumière et ce fait par vagues successives.

L'analyse de la biologie reproductive de *A. natalia* souligne que les individus femelles produisent un nombre relativement modéré de graines qui sont disséminées à courte et moyenne distance par des rongeurs, notamment les écureuils *Sciurus igniventris* et *Sciurus spadiceus*. La répartition des graines et des plantules est très nettement agrégative. Ceci ne suffit pas à expliquer le taux de parasitisme élevé (>40%), dû à des scolytes.

Ainsi la stratégie démographique du palmier se rapproche d'une stratégie K :

- proportion importante d'individus adultes ( $\approx 30\%$  des individus) ;
- nombre de graines produites par individu relativement faible ;
- espèce se développant dans un milieu constant et prévisible ;
- dissémination à courte et moyenne distance.

Par ailleurs *A. natalia* abrite de nombreux insectes qui vivent entre la gaine des feuilles et le stipe, dans les fibres comme le font d'autres groupes de palmiers de sous-bois qui développent le même type biologique.

## Abstract:

**Key words: Palms, Distribution, Regeneration, Dispersion, Demographic strategy.**

*Aphandra natalia* (Balslev & Henderson) Barfod (Palmae, Phytelephantoideae) is native to western Amazon. Mostly found in Ecuador, this palm has also been described in northern Peru as well as in the state of Acre in Brazil. *A. natalia* is an understory palm, medium-sized with large leaves. This palm is economically important at a regional scale. Its fibers are used for brooms, and the endosperm of seeds appears to be a potential source for vegetable ivory when mature. The ethnobotany of this palm in open areas, but few studies occur about its ecology in primary forest.

This study took place in Ecuadorian Amazon, in the Tiputini Biodiversity Station, next to the Yasuni National Park.

The analysis of the populations in a primary rain forest shows that this palm occurs nearly only in "terra firme" forests, especially on plateaus (clayey, well-drained soils). A low frequency and a fairly high density characterize its distribution's pattern. The communities structures underline the fact that light favors this palm regeneration, which is made by successive waves.

The reproductive biology shows that the female trees produce few seeds that are dispersed on a short and medium distance by rodents such like the squirrels *Sciurus igniventris* and *Sciurus spadiceus*. The seedlings spatial distribution occurs to be clearly contagious, which is not sufficient to explain the high level of seeds pested (> 40%) by Scolitidae.

It appears that the demographic strategy of this palm is close to a K strategy:

- high rate of adults among the communities ( $\approx 30\%$  of the individuals);
- rather low number of seeds produced per female;
- specie that occurs in a constant type of ecosystem;
- dispersion in a short and medium distance range.

Moreover *A. natalia* is an habitat for many insects that live between the leaf sheath and the trunk, as other groups of understory palms, which develop the same biological model, do.

## Remerciements.

Je tiens ici à remercier Francis Kahn pour m'avoir permis de fouler le sol de la forêt amazonienne. Merci donc pour m'avoir permis de travailler dans ce lieu enchanteur pour le meilleur et pour le pire.

Mes pensées vont également à tout le personnel de la Station de Biodiversité Tiputini, les guides qui m'ont accompagné et tous les gens qui ont su m'accueillir avec chaleur, dans la moiteur de la forêt.

Merci à P.M. Forget pour ses conseils dans l'interprétation des résultats.

Merci à E. Thiebaut pour ses rappels en statistiques.

Merci à P. Araujo pour avoir commencé à m'aider dans l'identification des insectes, prend garde aux scorpions...

Enfin merci à ma famille et à tous mes amis qui me suivent de près ou de loin. Merci à Julia pour être là, merci à mes parents de continuer à me sponsoriser (désolé je viens de manquer le train pour aller au mariage), merci à Marco et Géraud pour y être allé et en être revenu, merci et bravo à François pour l'avoir fait, merci à Y-M pour ses truaneries et son aide pour compter les graines, merci à Edgard, Christophe, Mathieu, Sophie, et en tout honneur à Pilsener.

# SOMMAIRE

## Première partie : Introduction

p. 1

### 1.Introduction générale

### 2.Objectifs de l'étude

p.2

## Deuxième partie : Histoire naturelle du palmier

p.3

### 1.Présentation botanique du palmier *Aphandra natalia*

#### 1.1 Description de l'appareil végétatif

#### 1.2. Description de l'appareil reproducteur

#### 1.3. Ecologie

#### 1.4. Distribution géographique

p.4

### 2. Utilisations du palmier

#### 2.1. Exploitation des fibres

#### 2.2. Autre potentialités économiques

p.5

## Troisième partie : Méthodologie

p.6

### 1.Présentation du site d'étude

#### 1.1. Localisation géographique et présentation de la station

#### 1.2. Caractéristiques morpho-édaphiques de la région

#### 1.3. Données climatiques

#### 1.4. Description de la végétation

p.8

### 2.Etude du peuplement et méthodes

#### 2.1 Définition des différentes classes en fonction des critères morphologiques

#### 2.2. Choix des parcelles et type de sol

#### 2.3. Méthodes d'étude du peuplement

p.9

### 3.Méthodes d'étude de la biologie reproductive

#### 3.1. Evaluation du nombre de graines viables produites par palmier femelle

#### 3.2. Analyse du taux de parasitisme des graines et identification des parasites

p.10

### 4.Méthodes d'étude de la dissémination

#### 4.1. Capture et observation des disséminateurs

#### 4.2. Analyse des marques de dents laissées sur les graines

#### 4.3. Cartographie des graines et des plantules

p.11

### 5.Méthodes d'étude du rôle du palmier comme réservoir d'entomofaune

## Quatrième partie :Résultats

p.12

### 1.Résultats de l'étude du peuplement

#### 1.1. Densité du peuplement

1.2. Proportion de mâles et de femelles	
1.3. Représentativité de chaque classe d'individus	
1.4. Pourcentage de survie lors du passage d'une classe à l'autre	p.13
1.5. Répartition spatiale des individus	
<b>2.Résultats sur l'étude de la biologie reproductive</b>	p.20
2.1. Taille et poids moyen des graines	
2.2. Evaluation du nombre de graines viables produites par palmier femelle	
2.3. Parasitisme des graines	p.21
<b>3.Résultats sur l'étude de la dissémination</b>	
3.1. Analyse des disséminateurs	
3.2. Distribution des graines et des plantules	p.22
<b>4.Rôle du palmier comme réservoir d'entomofaune</b>	

<b>Cinquième partie : Conclusions et discussion</b>	p.24
---	------

<b>1.Distribution et structure de peuplement</b>	
<b>2.Biologie reproductive</b>	p.25
<b>3.Mode de dissémination</b>	
<b>4.Conclusion générale</b>	p.26

<b>Bibliographie</b>	p.27
----------------------	------

**Annexes**

## Liste des illustrations (par ordre d'apparition)

Photos a, b, c, d :	p.2 bis
Photos e,f,g,h :	p.3 bis
Figure 1 :	p.4 bis
Figure 2 :	p.5 bis
Figure 3 :	p.7
Tableau 1 et Figure 4 :	p.7 bis
Figure 5 :	p.8 bis
Tableaux 2 et 3 :	p.12
Tableau 4 et Figures 6, 7, 8 et 9 :	p.12 bis
Tableau 5 :	p.13
Figure 10 :	p.14
Figure 11 :	p.15
Figure 12 :	p.16
Figure 13 :	p.17
Figure 14 :	p.18
Figure 15 :	p.19
Tableaux 7, 8 et 9 :	p.20
Tableau 10 :	p.21
Figure 16 :	p.21 bis
Tableau 11 et Figure 17 :	p.23
Annexe I	p.I
Annexe II	p.II
Tableaux 1, 2 et 3 de l'Annexe II	p.III

# PREMIERE PARTIE :

## INTRODUCTION

### 1. Introduction générale

En zone tropicale, les palmiers comptent parmi les plantes les plus utilisées. Les espèces *Cocos nucifera* et *Elaeis guineensis* (plus connus sous les noms de cocotier et de palmier à huile) constituent une des plus grandes sources mondiales de matière grasse.

Les palmiers occupent également une place privilégiée dans la vie des populations locales (MOUSSA et KAHN, 1997). Leurs utilisations sont nombreuses et variées (KAHN, 1997 ; RIOS et PEDERSEN, 1997 ; SIST, 1989(c)) :

- source d'alimentation (fruits, cœurs de palmiers, choux palmiste,...),
- produits pharmacologiques,
- matériaux de construction,
- production d'huile végétale à partir de l'albumen des graines,
- production de fibres.

Les palmiers marquent la vie des populations amazoniennes au point que certaines ethnies doivent leurs noms aux palmiers qui peuplent leur territoire. En Equateur, l'ethnie Achuar tire son nom du palmier *Mauritia flexuosa*, aguaje en langage vernaculaire, abondamment présent sur leurs terres. Les Achuar appartiennent à la même famille ethnique que les Shuar, mais ils sont connus comme le peuple du palmier aguaje : "achu Shuar, la gente de la palmera aguaje" (DESCOLA, *In* : PAYMAL et SOSA, 1993).

De nombreuses études ont été entreprises au cours des 20 dernières années sur la biologie des palmiers, et particulièrement sur les palmiers néotropicaux. Ces palmiers sont des éléments importants de la structure des écosystèmes forestiers. Ils dominent le sous-bois de la plupart des forêts de terre ferme <sup>1</sup>, et la canopée des forêts de bas-fond. Ils ont su développer une adaptation radiative importante qui leur permet d'être présents dans tous les types d'écosystèmes forestiers (GRANVILLE, 1992 ; KAHN, 1986 (a) ; KAHN et GRANVILLE, 1992). Ils s'avèrent donc être d'excellents marqueurs biologiques des écosystèmes (KAHN, 1986 (c)). Des clés existent qui permettent, en fonction des populations de palmiers rencontrées, de pouvoir déterminer le type d'écosystème présent et le type de drainage des sols.

La meilleure connaissance de la biologie des palmiers, permettra sans doute de mieux mettre à profit ces plantes. Celles-ci représentent une extraordinaire opportunité de valorisation de l'écosystème amazonien. Les palmiers représentent une alternative à la déforestation. Leur importance économique associée à leur large spectre d'adaptation, les placent aux rangs des espèces susceptibles d'être utilisées dans les programmes de reforestation. Leur exploitation, que ce soit en réserves extractivistes, en systèmes agroforestiers, voir même en plantations, permettrait de valoriser les forêts tout en respectant les exigences biologiques de ces écosystèmes fragiles. Les zones marécageuses peuvent être mises en valeur grâce à l'utilité des palmiers qui y poussent en peuplements naturels (KAHN, 1991). De nombreux palmiers peuvent être utilisés en systèmes agroforestiers (PEDERSEN et BASLEV, 1990). Penser que la mise en place de tels systèmes d'exploitations dans les pays amazoniens contrera la déforestation à une échelle nationale reste encore illusoire. Les

1 : Forêt de terre ferme, du portugais *terra firme*, désigne les forêts qui ne sont jamais inondées par les crues des rivières, elles peuvent être sur sols argileux ou sableux.



Photo a : Plantule



Photo b : Adulte avec de nombreuses fibres



Photo c : Adulte avec un stipe bien développé.  
On observe le manchon dense de fibres sous la couronne.



Photo d : Sub-adulte. Les feuilles sont dressées.  
On observe l'indumentum rouge sur le pétiole de la dernière feuille.

revenus potentiels liés aux palmiers ne sont rien face à ce que rapporte l'exploitation pétrolière ou minière. Cependant à une échelle régionale ils peuvent fournir aux populations locales une source de revenus non négligeable et contribuer au maintien de la forêt.

En Equateur de nombreux travaux ont été faits dans les 10 dernières années sur l'ethnobotanique des palmiers amazoniens, et leur potentialité à intégrer des systèmes extractivistes. Parmi les palmiers endémiques de l'amazonie occidentale 2 espèces de la sous-famille des *Phytelephantoideae* ont une importance économique notable : *Phytelephas aequatorialis* et *Aphandra natalia*.

C'est sur le second que nous avons travaillé au cours de cette étude.

## 2. Objectifs de l'étude

Les travaux qui ont déjà été effectués sur *A. natalia* traitent essentiellement de l'extraction des fibres des gaines foliaires (PEDERSEN et BALSLEV, 1990 ; PEDERSEN, 1992 ; PEDERSEN, 1993) et ,à moindre degré, de sa pollinisation (ERVIK, 1993). L'intérêt économique de ce palmier a été bien exploré par les travaux cités précédemment, mais les données sur l'écologie de ce palmier en forêt primaire sont inexistantes dans la littérature scientifique. Nous nous proposons au cours de ce travail d'aborder :

sa répartition spatiale,  
son mode de régénération,  
et son mode de dissémination.

La meilleure connaissance du comportement écologique de ce palmier en forêt primaire, la compréhension des facteurs qui favorisent sa présence et son développement, l'étude de son mode de dissémination sont autant de données qui permettront de mieux cerner sa tolérance à la déforestation et son potentiel pour la domestication.

## DEUXIEME PARTIE : HISTOIRE NATURELLE DU PALMIER

### 1. Présentation botanique du palmier *Aphandra natalia*

Le palmier *Aphandra natalia* (Balslev et Henderson) Barfod, appartient à la sous-famille des Phytelphantoideae. Il fut décrit pour la première fois par Balslev et Henderson en 1987 qui le classèrent dans le genre *Ammandra*. En 1991, suite à l'analyse des caractères morphologiques des fleurs mâles, Barfod le plaça dans un nouveau genre, *Aphandra*, dont il est l'unique espèce.

#### 1.1. Description de l'appareil végétatif

*A. natalia* est un palmier monocaule qui suit le model architectural de Corner (HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON, 1978):

il possède un axe végétatif unique (monocaule) ; ,

il est pléonante (les inflorescences sont produites par des bourgeons latéraux).

C'est un palmier de taille moyenne à stipe érigé (KAHN et GRANVILLE, 1992).

Son stipe, court (< 10 m de haut), cylindrique, de diamètre 20 cm avec des internoeuds de 5 cm, est sombre et laisse apparaître nettement les cicatrices foliaires. Il est inerme et recouvert dans sa partie supérieure par les fibres des gaines foliaires.

Les feuilles, glabres et inermes, sont dressées et se courbent dans leur tiers apical. Le pétiole des feuilles adultes mesure de 2 à 2,5 m, sa largeur peut atteindre de 10 à 15 cm à la base et de 4 à 6 cm dans sa partie centrale. Il est comprimé dorsi-ventralement, bombé sur la face abaxiale et concave sur la face adaxiale.

Le rachis, d'un vert plus vif que le pétiole, mesure de 4 à 5 m de long. Il porte, surtout quand les feuilles sont jeunes, un indumentum qui forme des traces brunes nombreuses sur la face abaxiale, plus éparées sur la face adaxiale.

Les feuilles imparipennées ont de 90 à 120 paires de folioles. Celles-ci sont fusiformes et non acuminées ; elles se situent dans un plan horizontal et s'insèrent sur la face adaxiale du rachis.

Celles de la base sont alternées et partent dans plusieurs directions. Elles mesurent de 50 à 70 cm de long pour une largeur de 0,5 à 2 cm et sont espacées de 10 à 15 cm.

Les folioles médianes sont opposées et perpendiculaires au rachis. De 100 à 120 cm de long pour 6 à 8 cm de large, elles sont espacées de 2 à 5 cm.

Les folioles apicales sont opposées, elles mesurent de 40 à 60 cm de longueur pour une largeur de 1 à 2 cm. La nervation centrale est proéminente (d'après BALSLEV et HENDERSON, 1987 ; BARFOD, 1991 ; KAHN, 1997).

La gaine foliaire, de couleur vert pâle à jaune est ouverte dans la partie opposée au pétiole et porte de longues fibres sur ses bords. La couronne a la forme d'un entonnoir et les feuilles sont disposées en spirales. Les gaines des feuilles mortes persistent dans la partie supérieure du stipe, sous la couronne, formant un manchon fibreux dense (KAHN et GRANVILLE, 1992).

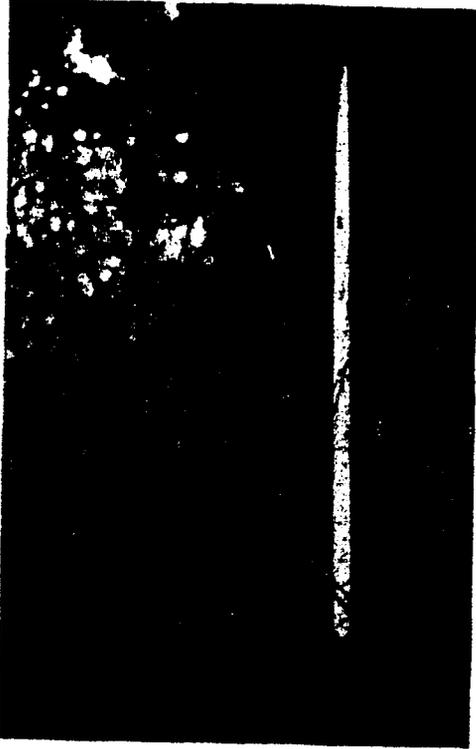


Photo e: Infrutescence

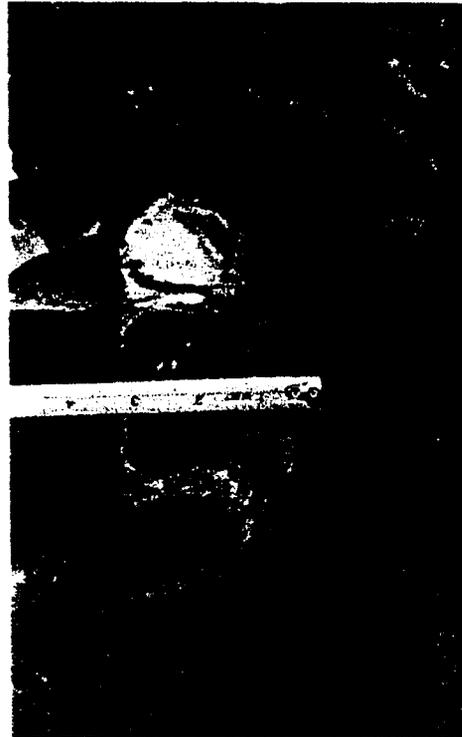


Photo f: Section transversale d'un fruit



Photo g : Fruit avec son épicaarpé rougeux

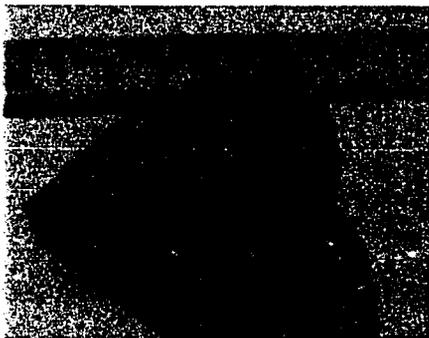


Photo h : Graine

## 1.2. Description de l'appareil reproducteur

*A. natalia* est un palmier dioïque. Les inflorescences sont interfoliaires.

Les inflorescences mâles, pendantes, sont des épis recouverts de groupes de fleurs. Le pédoncule inflorescentiel mesure de 80 à 100 cm de long. Le rachis de l'épi, blanc crémeux, est long de 100 à 170 cm pour un diamètre de 4 à 5 cm. Il porte de 200 à 300 groupes de fleurs jaunes. Ceux-ci sont éparses dans la partie distale et de plus en plus denses vers la partie apicale. La préfeuille mesure de 80 à 150 cm de long. De couleur jaune-marron sur la face extérieure et jaune-crème sur sa face interne, elle est coriace et très nettement carénée sur sa face extérieure.

Les inflorescences femelles sont dressées entre les bases des feuilles. Le pédoncule inflorescentiel mesure de 30 à 45 cm de long pour 5 à 8 cm de large. La préfeuille est dressée, persistante et nettement carénée. Elle est longue de 40 à 50 cm pour une largeur de 6 cm à la base et de 10,5 cm à l'apex où elle devient bifide. Sa couleur est jaune-marron vers l'extérieur et jaune-crème sur la face intérieure (d'après BARFOD, 1991).

Les infrutescences sont portées à l'extrémité d'un court pédoncule dressé mesurant de 10 à 20 cm. Elles sont de forme sphérique et pèsent de 4 à 8 kg. Les fruits, piriformes, mesurent de 6 à 12 cm de long (dans leur plus grande longueur) pour un diamètre de 4 à 10 cm.

Leur épicarpe est marron, coriace, rugueux et épais de 2 à 5 mm.

Le mésocarpe de couleur jaune à orangé est charnu.

L'endocarpe est marron à noir et très dur.

Les graines, piriformes, possèdent un albumen gélatineux qui devient solide et très dur à maturité. De couleur blanche, il peut constituer une source d'ivoire végétal.

## 1.3. Ecologie

L'écologie du palmier *A. natalia* a été très peu étudiée. Les seules données disponibles traitent de son écologie en forêt secondaire, en zone ouverte (clairière) ou en peuplements artificiels (plantations) (ERVIK, 1993 ; PEDERSEN, 1992)

*A. natalia* est un palmier de sous-bois. Il est particulièrement fréquent sur les plateaux et les pentes sur sols bien drainés de terre ferme (PEDERSEN, 1992). De ce fait, il occupe le même type d'habitat que d'autres *Phytelephantoideae* comme *Ammandra dasyneura* ou *Phytelephas aequatorialis*. Mais tous les individus de cette sous-famille n'ont pas la même écologie puisque *Phytelephas tenuicaulis* se trouve préférentiellement dans les bas-fonds, sur sols alluviaux périodiquement inondés (várzeas) (KAHN, 1997).

Les individus isolés sont rares, en général le peuplement est dense. Sa fréquence en forêt secondaire est faible avec une densité importante (KAHN et GRANVILLE, 1992 ; IUCN/SSC, 1996). Même si c'est un palmier de sous-bois *A. natalia* se développe bien dans les forêts perturbées et les zones ouvertes, capacité utilisée pour son exploitation en plantations (PEDERSEN, 1992, PEDERSEN, 1993). Par ailleurs les espèces de palmiers de sous-bois qui peuvent se développer en zone ouverte sont capables de survivre à des déforestations massives (IUCN/SSC, 1996).

## 1.4. Distribution géographique

*A. natalia* est une espèce endémique de l'Amazonie occidentale. Elle est présente dans la partie sud-est de l'Equateur, entre 200 et 800 m d'altitude (BORCHSENIUS et SKOV, 1997) et peut subsister jusqu'à 1000m en systèmes agroforestiers (PEDERSEN, 1992). Bien que ce soit en Equateur qu'elle soit la plus abondante, elle est également présente dans le Nord du Pérou et au Brésil dans l'état d'Acre près de la frontière péruvienne (PEDERSEN, 1992).

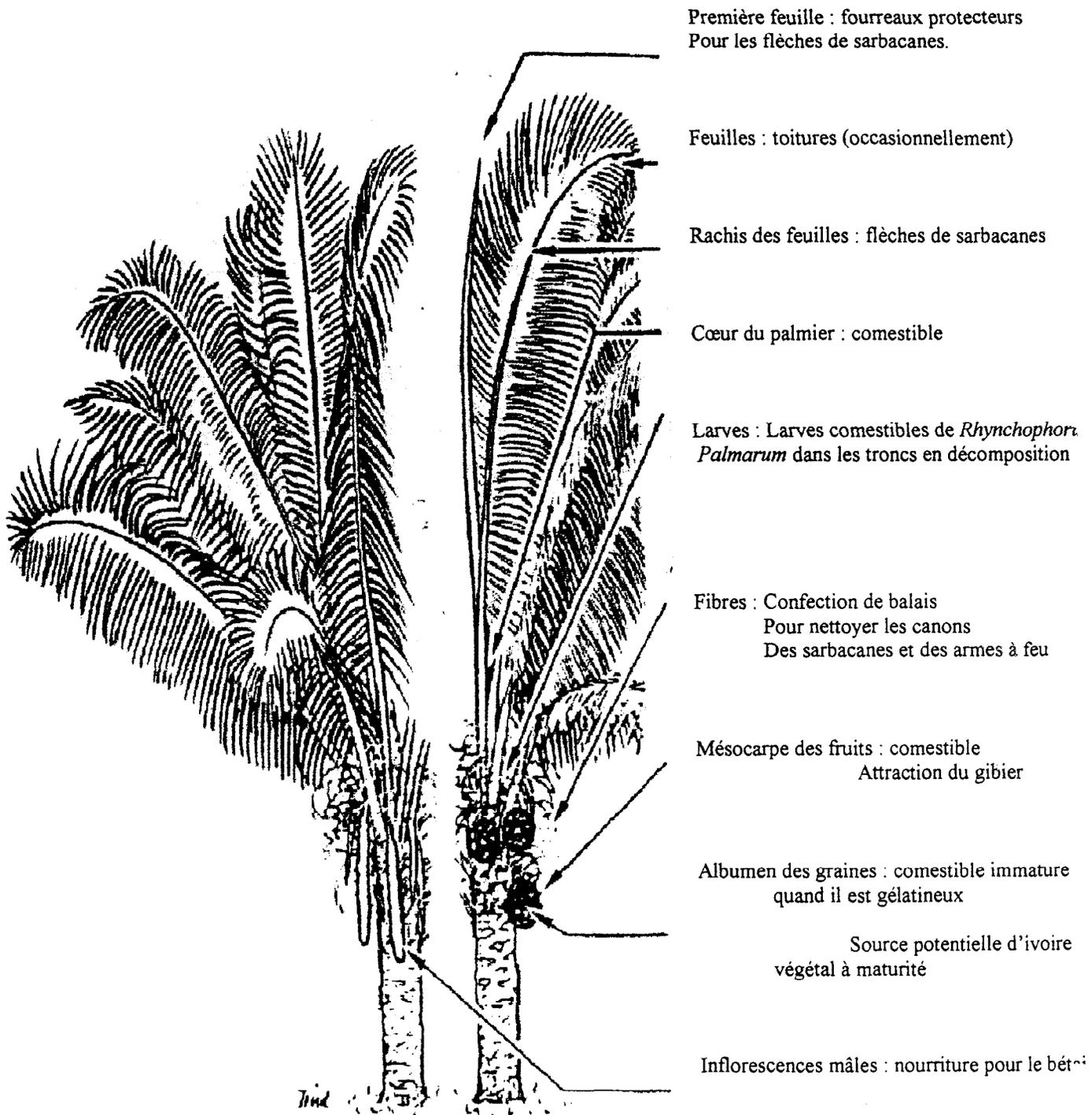


Figure 1: Les différentes parties utiles du palmier et leurs utilisations  
A gauche un individu mâle et à droite un individu femelle  
D'après PEDERSEN, 1992

## 2. Utilisations du palmier *Aphandra natalia*

Le palmier *Aphandra natalia* est un palmier multi-usage qui trouve de nombreuses utilités auprès des populations locales (cf Fig. 1).

### 2.1. Exploitation des fibres

Les fibres de la gaine des feuilles représentent la principale source de revenu provenant de ce palmier. Ces fibres sont utilisées dans la confection de balais qui sont vendus dans tout le pays. Pour cette raison, *A natalia* est un des palmiers les plus importants au plan économique en Equateur (PEDERSEN et BALSLEV, 1990 ; PEDERSEN, 1992).

Avant d'être utilisées commercialement pour fabriquer des balais les fibres étaient utilisées par les populations locales comme liens pour attacher le bétail, ce qui est une raison pour lesquelles les palmiers étaient laissés en grand nombre dans les pâturages après la déforestation.

Il existe une seule manière de récolter les fibres. Elle oblige à couper les feuilles à leur base. Lors de ce travail, la faible taille du stipe se révèle alors être un atout pour les ouvriers. De plus lorsque le palmier est exploité en peuplement naturel, la forte densité des peuplements limite le temps perdu pour aller d'un individu à l'autre, ce qui là encore est avantageux (PEDERSEN, 1993).

Une moyenne d'environ 11 feuilles sont récoltées par palmier, et de 5 à 7 feuilles sont laissées afin de permettre au palmier de continuer à se développer. Si trop de feuilles sont coupées, la base tendre des jeunes feuilles se trouvera exposée et le méristème sera vulnérable aux attaques des ravageurs comme *Rhynchophorus palmarum* L qui peuvent entraîner la mort du palmier (PEDERSEN, 1992).

Ainsi, en plantations, de 1,5 à 6,5 kg de fibres sont récoltés par palmier. Et la récolte s'effectue tous les 1 an et demi sur un même individu. Le kilo de fibres se vendait sur les marchés 1,1 US\$ en 1991. Le salaire d'un ouvrier, en comptant le temps passé à nettoyer et préparer les fibres avant de les vendre, revenait alors à 20,6 US\$ par jour de travail, soit environ 10 fois plus que le salaire minimum officiel (de 50 US\$ par mois) (PEDERSEN, 1993).

### 2.2. Autres potentialités économiques

Outre l'exploitation des fibres, *A. natalia* peut présenter une source de revenus grâce à ses fruits comestibles, qui sont vendus sur les marchés locaux. L'albumen des graines, à maturité, constitue une source d'ivoire végétal et peut à ce titre être commercialisé. La commercialisation des albumen n'est que peu répandue, contrairement à *Phytelephas equatorialis* dont l'exploitation, très bien développée, prend des proportions industrielles et l'ivoire est vendu à un prix élevé dans les boutiques de touristes ou bien exporté en Europe sous forme de boutons de mercerie (BARFOD, BERGMANN et PEDERSEN, 1990).

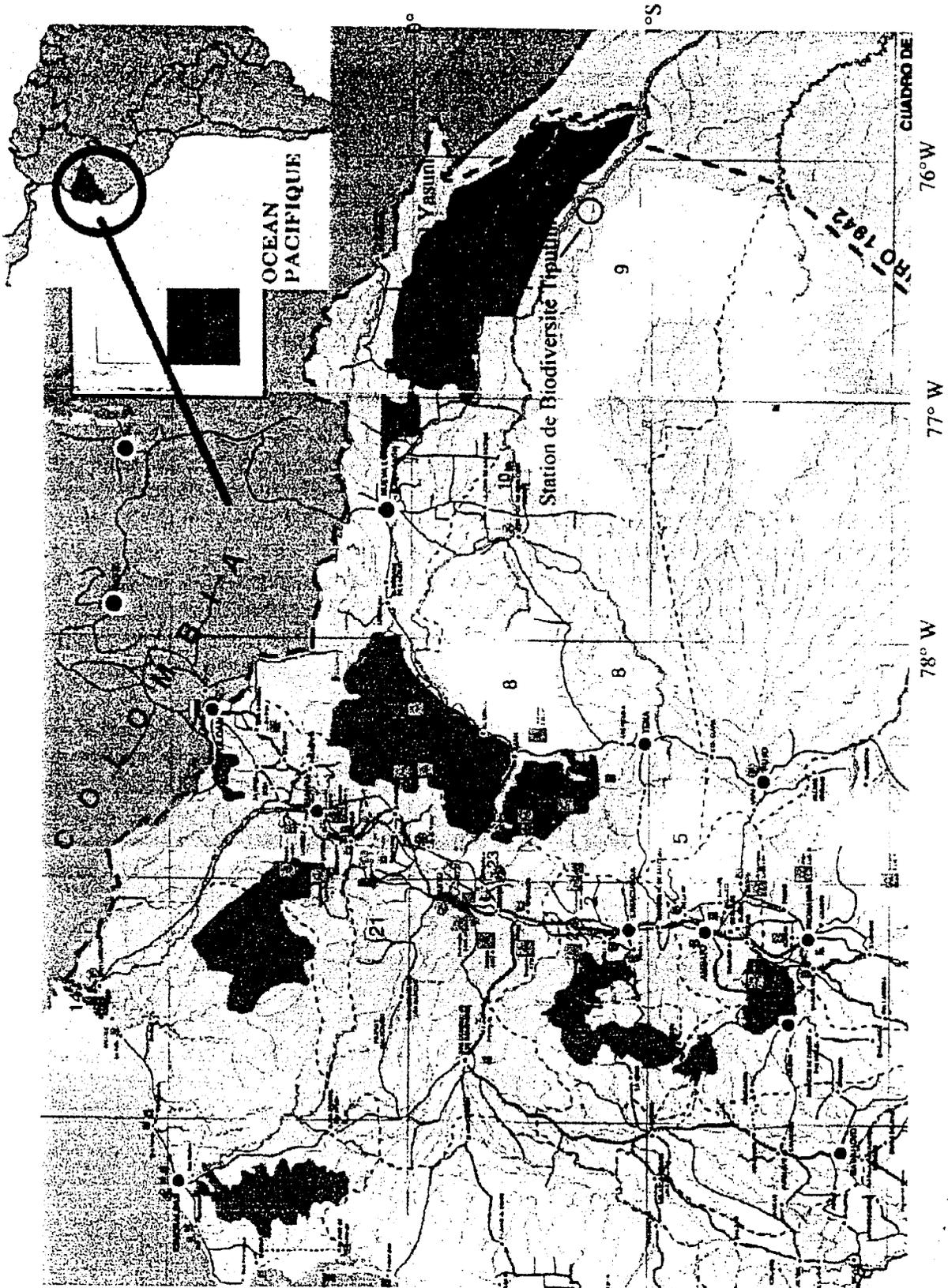


Figure 2: Localisation de la station sur la carte de l'Equateur.  
source: CETUR Reg. 2579

# TROISIEME PARTIE : METHODOLOGIE

## 1. Présentation du site d'étude

### 1.1. Localisation géographique et présentation de la station

Le travail de terrain s'est déroulé du 31 avril au 16 juin, du 23 juin au 30 juin et du 20 au 24 juillet 1998 dans la Station de Biodiversité Tiputini de l'Université San Francisco de Quito (0°38' S ; 76° 09' W).

La station est située environ 300 km à l'est/sud-est de Quito sur la rive Ouest du fleuve Tiputini, en bordure du parc national Yasuni, dans la province du Napo (*cf* Fig.2). Le village le plus proche de la station se trouve à environ 60 km, soit un peu plus de 3 heures de trajet. Le domaine de la station est situé sur un ancien territoire Huaorani. Par sa population très peu dense (environ 600 personnes), son mode de vie traditionnel de chasseurs cueilleurs, et par son obstination à refuser le contact avec les autres cultures (parfois en allant jusqu'à tuer), cette ethnie a permis de préserver le milieu des perturbations anthropiques (DAVIS et YOST, 1983).

Le territoire de la station s'étend sur 650 ha couverts de forêts tropicales humides. Autour du campement principal, un réseau de sentiers d'une trentaine de kilomètres permet de se déplacer à travers la forêt.

### 1.2. Caractéristiques morpho-édaphique de la région

Les sols de la région sont du type AQUIC DYSTROPEPTS (sols "bleus") en bordure du fleuve Tiputini et des OXIC ou des TYPIC DYSTROPEPTS (sols "rouges") plus en avant dans les terres et sur les zones de collines.

Les sols "rouges" sont des sols argileux profonds, caractérisés par une très faible fertilité et une très haute teneur en aluminium. Les horizons altéritiques dominent ; la teneur en matière organique est importante.

Les sols "bleus" sont des sols limoneux, compacts, mouchetés, possédant une forte teneur en aluminium. Ils sont peu fertiles avec un drainage faible. (*cf* Fig.3).

### 1.3. Données climatiques

La station est équipée d'une station météorologique automatisée, cependant les données, en cours de traitement à l'Université de Boston, ne peuvent être disponibles pour le moment, aussi nous présenterons les données climatiques issues de la station météorologique du village de Nuevo Rocafuerte, situé à environ 90 km à l'est / nord-est de la station, en aval du fleuve Tiputini. Les mesures d'humidité relative sont extraites d'études menées dans le parc Yasuni, sous le même type de couvert que celui rencontré dans la station.

La région située en zone équatoriale ne présente pas de variation nette saison sèche / saison des pluies comme c'est le cas dans les zones tropicales. La température est quasi-constante toute l'année. La moyenne de température annuelle est de 26,2 °C, avec un écart de température qui va de 25 °C pour le mois le moins chaud (juillet) jusqu'à 26,è °C pour les mois les plus chauds (novembre, décembre). L'amplitude des variations journalières de température est plus élevée, puisque l'on peut noter jusqu'à 15 °C d'écart entre les températures minimales et maximales sur le même mois de janvier (*cf* Fig.4).

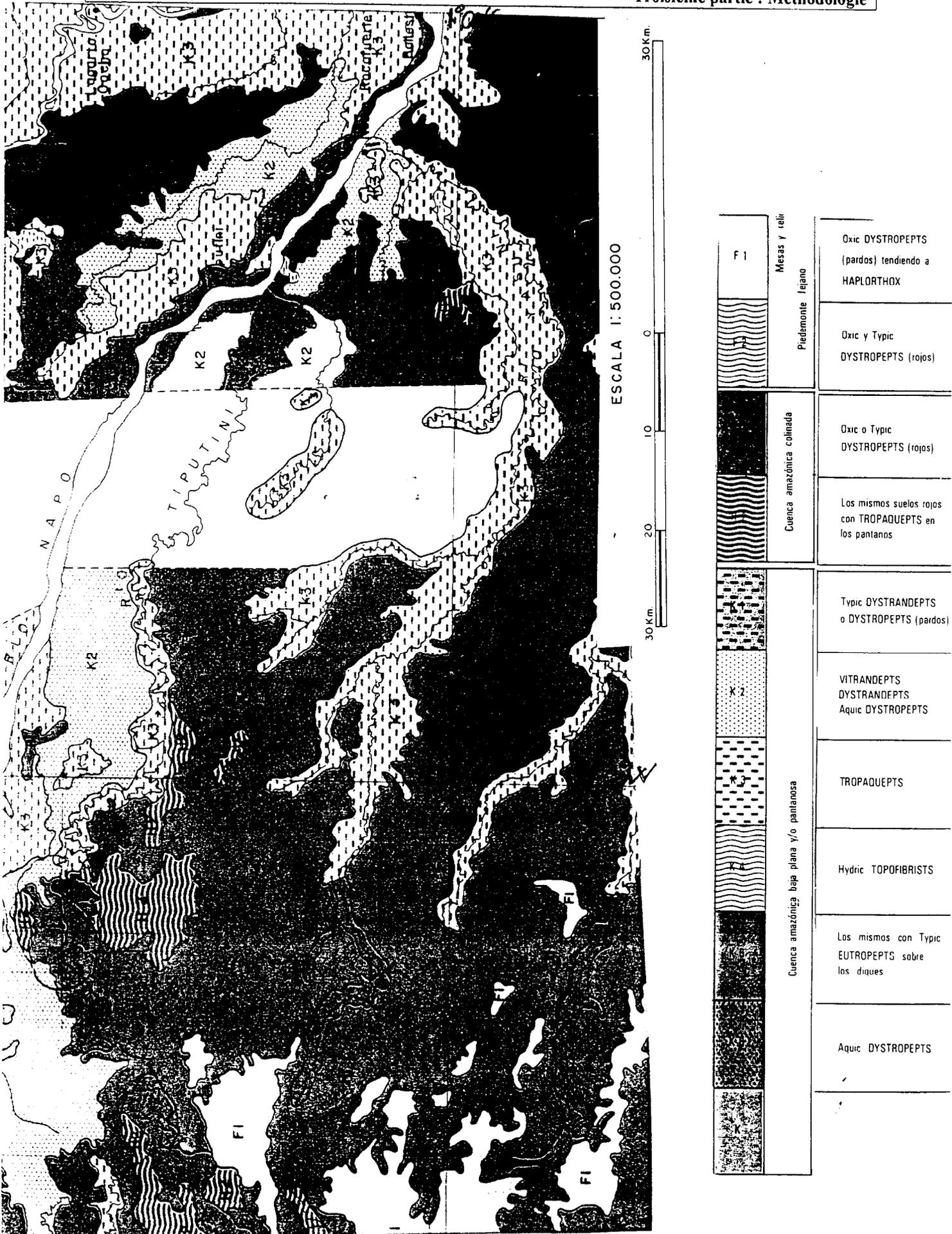
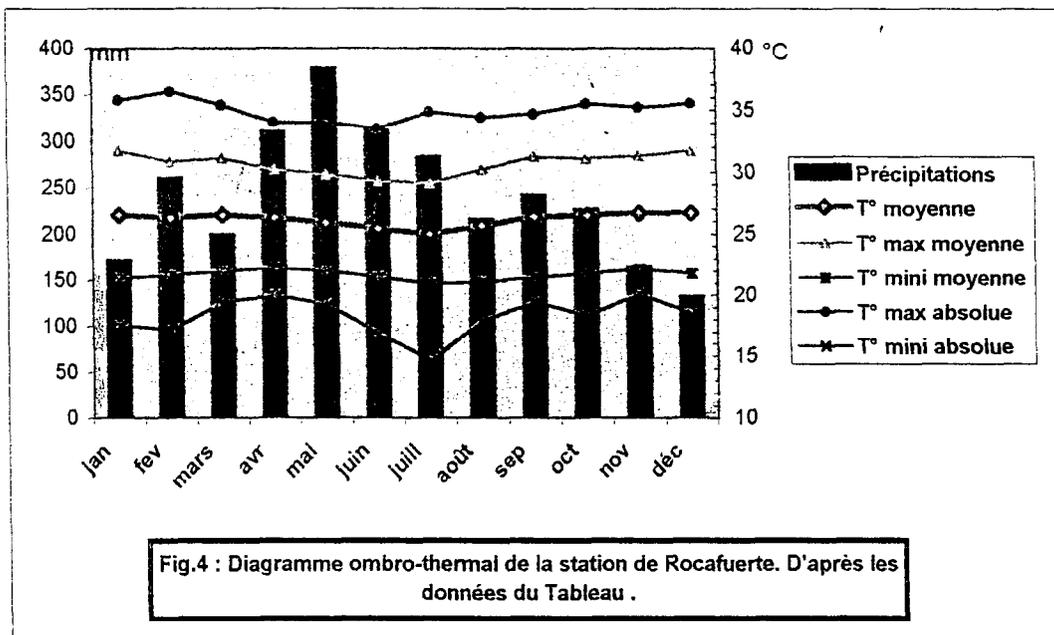


Figure 3 : Carte morpho-édaphique de la région. Source ORSTOM-PRONAREG, 1983.

Tableau:1 Précipitations et températures de la station météorologique de .  
Nuevo Rocafuerte. Années 1982 à 1989. Sources: INAMHI\*.

\* : INAMHI signifie Instituto Nacional de Meteorologia e Hidrologia.

	Précipitations (mm)	T. moy (°C)	T.max absol (°C)	T. max moy (°C)	T. mini absol (°C)	T. mini moy (°C)
jan	170,6	26,5	35,8	31,7	17,6	21,4
fev	258,8	26,3	36,5	30,8	17,2	21,7
mars	197,8	26,5	35,4	31,1	19,5	22
avr	308,9	26,3	34	30,2	20	22,3
mai	376,7	25,9	34	29,8	19,3	22
juin	310,3	25,4	33,5	29,3	16,9	21,5
juill	281,6	25	34,8	29,1	14,7	21
août	214,2	25,7	34,4	30,2	18	21,1
sep	240,6	26,4	34,7	31,2	19,5	21,5
oct	224,6	26,5	35,5	31,1	18,4	21,8
nov	163,3	26,7	35,2	31,3	20,2	22,2
déc	130,5	26,7	35,5	31,7	18,5	21,8



Les précipitations sont très marquées. La moyenne annuelle est de 2877,9 mm. Les valeurs des précipitations moyennes mensuelles varient entre 130,5 mm (pour le mois de décembre) et 376,7 mm pour le mois le plus pluvieux (mois de mai). Les mois d'avril à juillet sont des mois plus humides.

L'humidité relative de l'air est quasiment de 100 %, que ce soit au niveau du sol ou à 6 m d'altitude (données provenant de BALSLEV et al., 1987).

#### 1.4. Description de la végétation

La partie occidentale de l'Amazonie est la plus riche en biodiversité floristique (GENTRY, 1982 et 1989), elle est également la plus diversifiée en espèces de palmiers (KAHN, MEJIA et CASTRO, 1988). Cette diversité très importante, s'explique par le fait que la région se situe à l'écotone entre la flore amazonienne et sub-andine (KAHN et GRANVILLE, 1992 ; KAHN, 1993).

La biodiversité en palmiers est un bon indicateur de cette richesse floristique puisque sur les 39 genres de palmiers endémiques de la région amazonienne 34 (87,2%) sont présents dans la région occidentale contre 22 (56,4%) et 20 (51,3%) respectivement dans les parties centrales et orientales (KAHN et de GRANVILLE, 1992). Sur la seule zone de l'Amazonie équatorienne 24 genres représentant 70 espèces ont été recensés (BALSLEV et BARFOD, 1987 ; BARFOD, 1991).

La végétation présente sur la zone est du type forêt tropicale humide primaire, majoritairement de terre ferme avec des zones de forêt inondable aux alentours du fleuve. La biodiversité en palmiers sur le site de la station est élevée puisque 34 espèces réparties en 19 genres ont été inventoriées sur le site d'étude (cf Annexe I).

La faune présente également une biodiversité très importante : plus de 500 espèces d'oiseaux et 12 espèces de primates sont visibles ainsi que des jaguars, tapirs et autres caïmans.

## 2. Etude du peuplement et méthodes

### 2.1. Définition des différentes classes en fonction des critères morphologiques

Quatre classes d'individus ont été définies sur la base des caractères morphologiques:

- **Plantules :** ✓ taille de l'axe pétiole + rachis inférieure à 1,5 m.
- **Juveniles :**
  - ✓ taille de l'axe pétiole + rachis comprise entre 1.5 m et 5 m
  - ✓ diamètre du pétiole à la base inférieure 5 cm
  - ✓ faible carénage sur le pétiole
  - ✓ quasi inexistence de fibres sur la gaine des feuilles
- **Sub-adultes :**
  - ✓ taille de l'axe pétiole + rachis supérieure à 5 m
  - ✓ diamètre du pétiole à la base supérieure à 5 cm
  - ✓ carénage très marqué sur le pétiole et présence d'un indumentum blanc, cireux, sur la face abaxiale
  - ✓ présence importante de fibres sur la gaine des feuilles
- **Adultes :** ✓ mêmes caractères morphologiques que les sub-adultes mais trace de pièces reproductives.



Les mâles étaient reconnaissables aux bractées pédonculaires coriaces qui restent dans leurs fibres ou sont présentes à leur pied.

Les femelles étaient reconnaissables car elles portaient les infrutescences ou des restes de pédoncules inflorescentiels.

## 2.2. Choix des parcelles et type de sol

Sur les 650 ha que représente le territoire de la station nous n'avons rencontré que trois zones peuplées d'*A. natalia*. A chaque fois ces zones étaient situées sur des plateaux, en terre ferme sur des sols argileux bien drainés.

La première zone se situe en bordure d'une lagune (cf Fig. 5), dans cette zone nous avons effectué deux parcelles : une en bordure d'une micro-falaise délimitant la zone de terre ferme de la zone de terre inondable, l'autre en terre ferme sur un sol en pente.

La deuxième zone est située sur un plateau, loin des cours d'eau. Une seule parcelle a été effectuée dans cette zone.

La troisième zone est située autour d'une colline de terre ferme, non loin d'un petit cours d'eaux noires. Ici également nous n'avons effectué qu'une seule parcelle sur le sommet de la colline dans une zone de transition plateau / pente.

Le peuplement a été étudié dans des parcelles de 50 m X 25 m (surface de 0,125 ha).

## 2.3. Méthodes d'étude du peuplement

Dans chaque parcelle tous les individus de la plantule à l'adulte ont été inventoriés, le nombre de feuilles portées a été noté. Chaque individu a été localisé dans la parcelle selon un système de coordonnées (x ; y) et rangé dans une des quatre classes définies au cours des reconnaissances des sites d'études.

A partir de ces données nous avons donc pu réaliser une cartographie du peuplement qui nous a permis de voir le type de répartition des individus et la position des juvéniles et des plantules par rapport aux palmiers mères.

Les obstacles de taille importante (trunks morts, volis importants, souches, arbres vivants de DBH<sup>(1)</sup> > 60 cm, ainsi que les arbres qui occupaient une surface au sol de diamètre > 1 m) présents dans la zone de la parcelle et à proximité ont également été localisés afin de pouvoir étudier la corrélation éventuelle entre la présence de palmiers et la présence d'obstacles au sol.

Par ailleurs nous avons étudié la représentativité de chaque classe d'individus afin de voir le pourcentage de survie lors du passage d'une classe à l'autre.

Nous avons également regardé le rapport entre le nombre d'individus adultes mâles et femelles pour le comparer avec ceux trouvés dans la littérature scientifique dans d'autres types d'écosystèmes.

Nous avons ensuite comparé l'âge et la densité de peuplement dans chaque parcelle en les rapportant au type de végétation présente et à la topographie des parcelles. Ceci dans le but de dégager quels sont les facteurs favorisant la présence du palmier et sa dynamique de régénération.

## 3. Méthodes d'étude de la biologie reproductive

Lors du travail de terrain, aucun palmier mâle ou femelle n'a été observé en fleur, nous nous sommes donc uniquement intéressé à l'étude de la biologie reproductive de ce pal-

1 : Diameter at Breast Height par convention hauteur à 1,3 m du sol

mier sans aborder son mode de pollinisation, qui n'a été que peu décrit dans la littérature scientifique (ERVIK, 1993).

### 3.1. Evaluation du nombre de graines viables produites par palmier femelle

Pour chaque palmier femelle présent dans les parcelles, le nombre d'infrutescences a été noté. Un palmier ne porte pas toutes ses infrutescences en même temps. Les infrutescences situées dans la partie basale du stipe sont mûres avant celles situées plus en hauteur ; aussi le nombre d'infrutescences noté correspond aux d'infrutescences visibles et à celles dont restait le pédoncule infrutescentiel.

A partir de 5 infrutescences nous avons évalué le nombre moyen de fruit par infrutescence. Puis nous avons ouvert tous les fruits récoltés afin de connaître le nombre moyen de graines par fruit ainsi que le pourcentage de graines avortées et viables. Les graines avortées ont été identifiées par leurs dimensions (taille et poids) très nettement inférieures aux dimensions moyennes d'une graine.

La taille et le poids moyen d'une graine ont été déterminés à partir de 3 échantillons de 60 graines chacun (1 échantillon prélevé dans la parcelle 1, un autre dans la parcelle 2, et le dernier dans la parcelle 3). Les graines ont été prises au hasard, elles ont été mesurées dans leur plus grande longueur à l'aide d'un pied à coulisse (gradué en 1/10 mm), et pesées sur une balance électronique (précision 1/100 g, que nous avons arrondi à 0,5 g).

### 3.2. Analyse du taux de parasitisme des graines et identification des parasites

Le taux de parasitisme des graines a été évalué à partir de 4 échantillons de 50 graines chacun, prises au hasard (1 échantillon prélevé dans chacune des 4 parcelles). Les graines ont été placées dans des récipients individuels et laissées pendant un mois dans des conditions d'humidité et de température similaires à celles du terrain afin de laisser les parasites se développer. Après cette période les graines ont été ouvertes une par une afin de voir si elles étaient parasitées. L'identification des parasites a été effectuée à l'Escuela Politecnica Nacional cependant il n'a pas été possible de descendre plus bas que la famille.

A partir de toutes ces données nous avons pu estimer le nombre moyen de graines produit par un palmier femelle et leur pourcentage de survie. Ceci nous permettra de discuter de la stratégie de reproduction du palmier *Aphandra natalia* et de la comparer aux stratégies déjà connues d'autres palmiers.

## 4. Méthodes d'étude de la dissémination.

### 4.1. Capture et observation des disséminateurs

Afin d'étudier le mode de dissémination du palmier nous avons placé 5 pièges de type "Tomahawk" (fabriqué par la marque Sherman) durant 40 nuits. A l'intérieur des pièges étaient placés des fruits mûrs. Vu le faible nombre de fruits mûrs rencontrés sur les palmiers, nous avons coupé des infrutescences immatures et les avons laissées au soleil afin d'accélérer leur maturation.

Les pièges ont été camouflés à l'aide de feuilles mortes et de branchage et ont été placés soit à côté de palmiers femelles, soit dans des zones où la densité de graines trouvées au sol était importante. Les fruits étaient lavés à l'eau, puis placés dans les pièges en utilisant des gants afin de faire disparaître l'odeur humaine. Les pièges étaient armés dans l'après-midi vers 16 heures et relevés le lendemain matin vers 9 heures.

Par ailleurs, nous avons effectué un affût nocturne en disposant des fruits sur le sol dans notre périmètre d'observation afin de tenter d'identifier les disséminateurs et d'observer leur comportement.

#### **4.2. Analyse des marques de dents laissées sur les graines**

L'analyse des disséminateurs et l'importance relative de chaque espèce dans la dynamique de dispersion ont également été étudiées en comparant les marques de dents laissées sur les graines avec des crânes de rongeurs prêtés par le département de biologie de l'Escuela Politecnica Nacional. La largeur des marques de dents et l'espacement entre les incisives laissés sur les graines ont ainsi été comparés avec ceux de différents rongeurs présents dans la zone d'étude.

#### **4.3. Cartographie des graines et des plantules**

Nous avons choisi une parcelle de 10m X 10m (adjacente à la parcelle de 50 X 25 m de la zone 2). Dans cette parcelle se trouvaient 2 individus femelles, éloignés de plus de 20 m d'autres femelles. Nous avons localisé les graines et les plantules ainsi que les obstacles au sol (selon les mêmes critères que pour les parcelles de 50 m X 25 m). Les graines germées ont été notées afin de pouvoir déterminer le pourcentage de germination. Cette cartographie a permis de connaître le type de répartition des graines (agrégative ou non), et d'autre part de voir s'il existe une corrélation entre la présence des obstacles et des graines.

Elle permet aussi d'étudier le déplacement des graines par rapport au palmier mère. Nous avons, pour compléter cette analyse, déposé au pied de palmiers femelles des fruits mûrs dont les graines avaient été auparavant marquées à la peinture. Le déplacement des graines a été marqué en coordonnées polaires.

### **5. Méthodes d'étude du rôle du palmier comme réservoir d'entomofaune**

Le palmier *Aphandra natalia* possède une quantité importante de fibres qui forment un manchon dense autour du stipe sous la couronne. Ces fibres abritent une faune d'insectes diversifiée. Pour l'étudier, nous avons coupé les feuilles du palmier à leur base. Ainsi coupées, elles ont été posées sur un drap blanc placé sur le sol afin de voir les insectes qui s'en échappaient. Ceux-ci ont été collectés et placés dans de l'alcool à 60°, puis ont été analysés à Quito dans le laboratoire d'entomologie de la Escuela Politecnica Nacional.

La politique de la station visant à limiter un maximum les perturbations infligées au milieu, il ne nous a été possible que de couper un seul palmier, donnant ainsi une valeur moins significative aux résultats obtenus.

## QUATRIEME PARTIE : RESULTATS

### 1. Résultats de l'étude du peuplement

#### 1.1. Densité de peuplement

Le palmier a toujours été trouvé en peuplement dense, aucun individu isolé n'a été observé. Dans chacune des 4 parcelles cartographiées, la densité de peuplement est élevée (>128 individus/ha) avec des variations d'une parcelle à l'autre. Le tableau 2 reprend les différentes densités observées.

**Tableau 2 : Densités d'individus dans les 4 parcelles**

	Plantules (par ha)	Juveniles (par ha)	Sub-adultes (par ha)	Femelles (par ha)	Mâles (par ha)	Adultes+Sub -adultes
Parcelle 1	592	64	104	16	120	240
Parcelle 2	352	168	136	0	16	152
Parcelle 3	672	624	400	40	168	608
Parcelle 4	168	128	96	8	24	128

La différence entre les densités d'individus dans les 4 parcelles, sera discutée ultérieurement en tenant compte du type de végétation rencontrée.

Comme nous l'avons déjà dit, nous n'avons rencontré le palmier que dans trois zones, ce qui souligne sa faible fréquence en forêt de terre ferme sur sol argileux.

#### 1.2. Proportion de mâles et de femelles

Les individus mâles sont plus nombreux que les individus femelles (*cf.* Tab.3). En effet, sur l'ensemble des adultes inventoriés dans les 4 parcelles, 86% ( $\pm 10,8\%$ ) sont des mâles. Aussi, si la densité en adultes + sub-adultes est importante (282 individus/ha en moyenne sur les 4 parcelles), la densité de femelles est comparativement faible, puisque elle atteint une valeur de 16 individus / ha (moyenne des 4 parcelles).

**Tableau 3 : Proportions d'individus mâles et femelles dans chaque parcelle**

	Mâles		Femelles	
	effectif	%	effectif	%
Parcelle 1	15	88,2	2	11,8
Parcelle 2	2	100	0	0
Parcelle 3	21	80,8	5	19,2
Parcelle 4	3	75	1	25
Moyenne		86 $\pm$ 10,8 %		14 $\pm$ 10,8 %

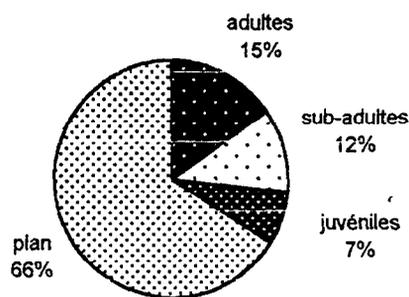
#### 1.3. Représentativité de chaque classe d'individus

La proportion d'adultes et de sub-adultes est globalement élevée. Cette proportion varie de 22% (adultes + sub-adultes) dans la parcelle 2, à 32% dans la parcelle 3 (*cf.* Fig. 6 à 9 et Tab. 4). Les plantules sont les plus représentées dans chaque parcelle mais dans des proportions très inégales. Ainsi, les parcelles 1 et 2 présentent des proportions de plantules

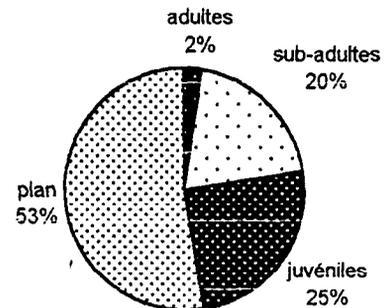
Tableau 4: Nombre d'individus par classe et par parcelle

Parcelle1		Parcelle2		Parcelle3		Parcelle4	
adultes	17	adultes	2	adultes	26	adultes	4
sub-adultes	13	sub-adultes	17	sub-adultes	50	sub-adultes	12
juvéniles	8	juvéniles	21	juvéniles	78	juvéniles	16
plan	74	plan	44	plan	84	plan	21
n	112	n	84	n	238	n	53

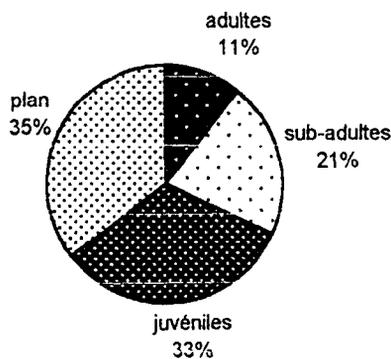
Représentativité de chaque classe dans la parcelle 1



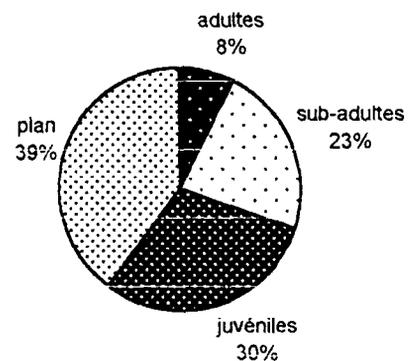
Représentativité de chaque classe dans la parcelle 2



Représentativité de chaque classe dans la parcelle 3



Représentativité de chaque classe dans la parcelle 4



Figures 6 à 9 : Représentativité de chaque classe dans les parcelles 1 à 4

élevées (respectivement 66 et 53%) alors que les parcelles 3 et 4 ne présentent que 35 et 39% de plantules. Nous observons une disparité dans la représentativité de chaque classe entre les parcelles. Cette disparité traduit des stades différents dans le développement de la population. Le peuplement de la parcelle 1 apparaît être le plus jeune, alors que celui de la parcelle 3 est le plus âgé. Cette parcelle présente une faible proportion d'individus jeunes et une proportion importante d'adultes. De plus, dans cette même parcelle, 6 des 26 adultes recensés présentaient un stipe de plus 7 m de haut, taille importante pour ces palmiers.

#### 1.4. Pourcentage de survie lors du passage d'une classe à l'autre

Les pourcentages de survie lors du passage d'une classe à l'autre varient d'une parcelle à l'autre (cf. Tab. 5). Aux vues de ces résultats il n'est pas possible de considérer qu'il existe un stade critique dans le cycle biologique du palmier.

**Tableau 5 : Taux de survie lors du passage d'une classe à l'autre**

	Passage de la plantule au juvénile (%)	Passage du juvénile au sub-adulte (%)	Passage du sub-adulte à l'adulte (%)
Parcelle 1	16	162	131
Parcelle 2	48	81	12
Parcelle 3	93	64	52
Parcelle 4	76	75	33

#### 1.5. Répartition des individus

Les cartographies montrent que les individus ne se répartissent pas selon des axes privilégiés. Leur distribution spatiale a été analysée avec un test  $\chi^2$  de conformité, où la distribution observée a été comparée à une distribution théorique attendue sous une loi de Poisson. Au risque de 5%, toutes les parcelles présentent une distribution agrégative des individus et ceci, quelle que soit la classe d'individus considérée.

Dans les parcelles à faible densité comme la parcelle 2 ou 4 (cf. Fig. 12 et 15), les individus se répartissent préférentiellement dans les zones perturbées. Ce phénomène est moins net dans les parcelles 1 et 3 (cf. Fig. 10 et 13). Même si l'on observe des plantules à proximité des obstacles, leur présence n'est pas significativement liée à la présence de ceux-ci.

Dans la parcelle 3 (cf. Fig. 13), la densité d'individus est plus faible dans la zone de pente que dans la zone de plateau.

La distance de la plantule au palmier femelle le plus proche, effectuée dans les parcelles 1 et 3, (cf. Tab. 6 et Fig. 11 et 14) est sensiblement la même dans les 2 parcelles. Elle est de 10,4 m pour la parcelle 1 et de 9,26 m pour la parcelle 3. Les résultats sont globalement similaires avec les juvéniles. Dans la parcelle 1 la distance moyenne à l'adulte femelle le plus proche est de 7,7 m et de 9,85 m dans la parcelle 3.

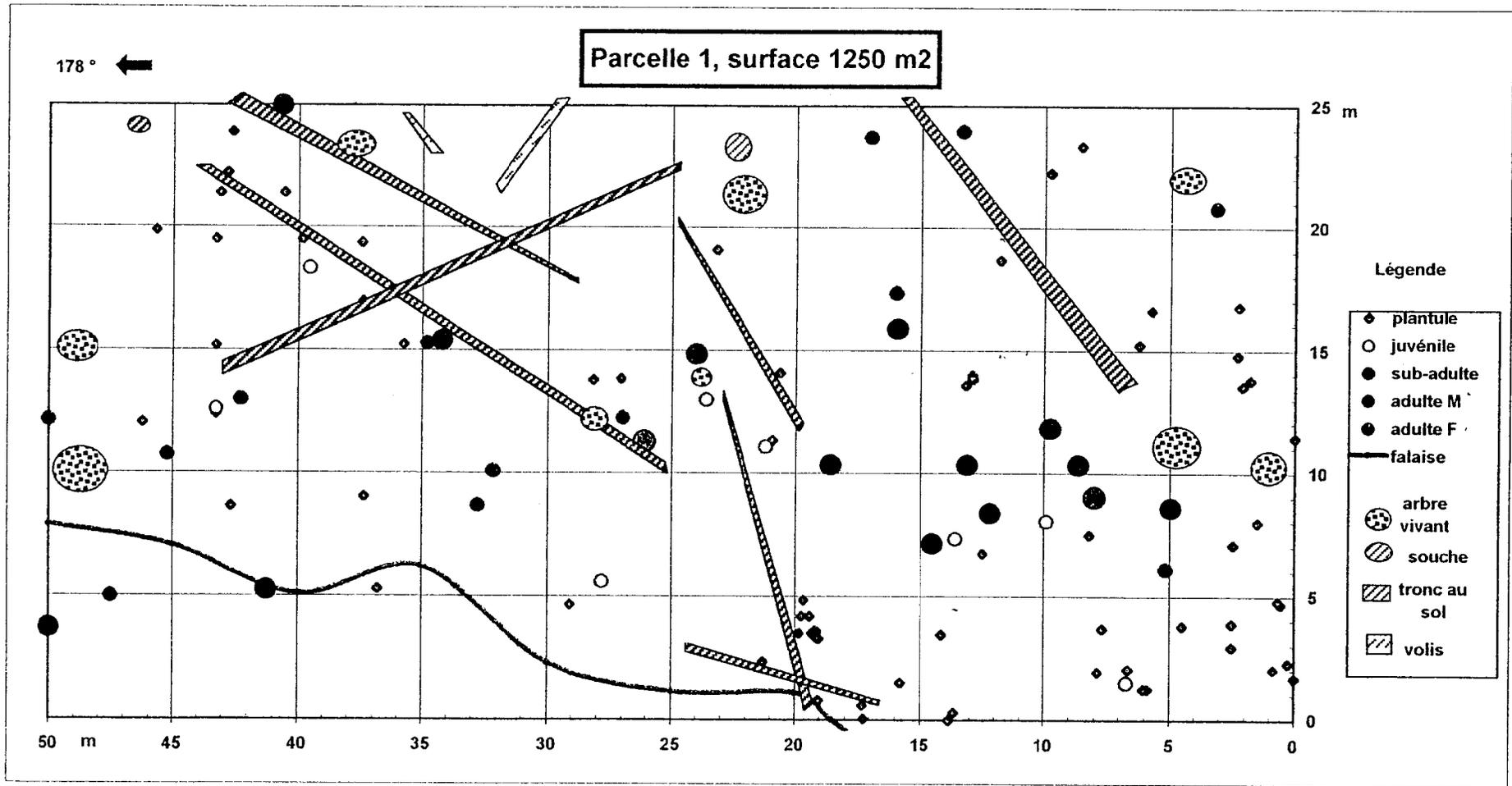


Figure 10 : Cartographie des individus de la plantule à l'adulte dans la parcelle 1

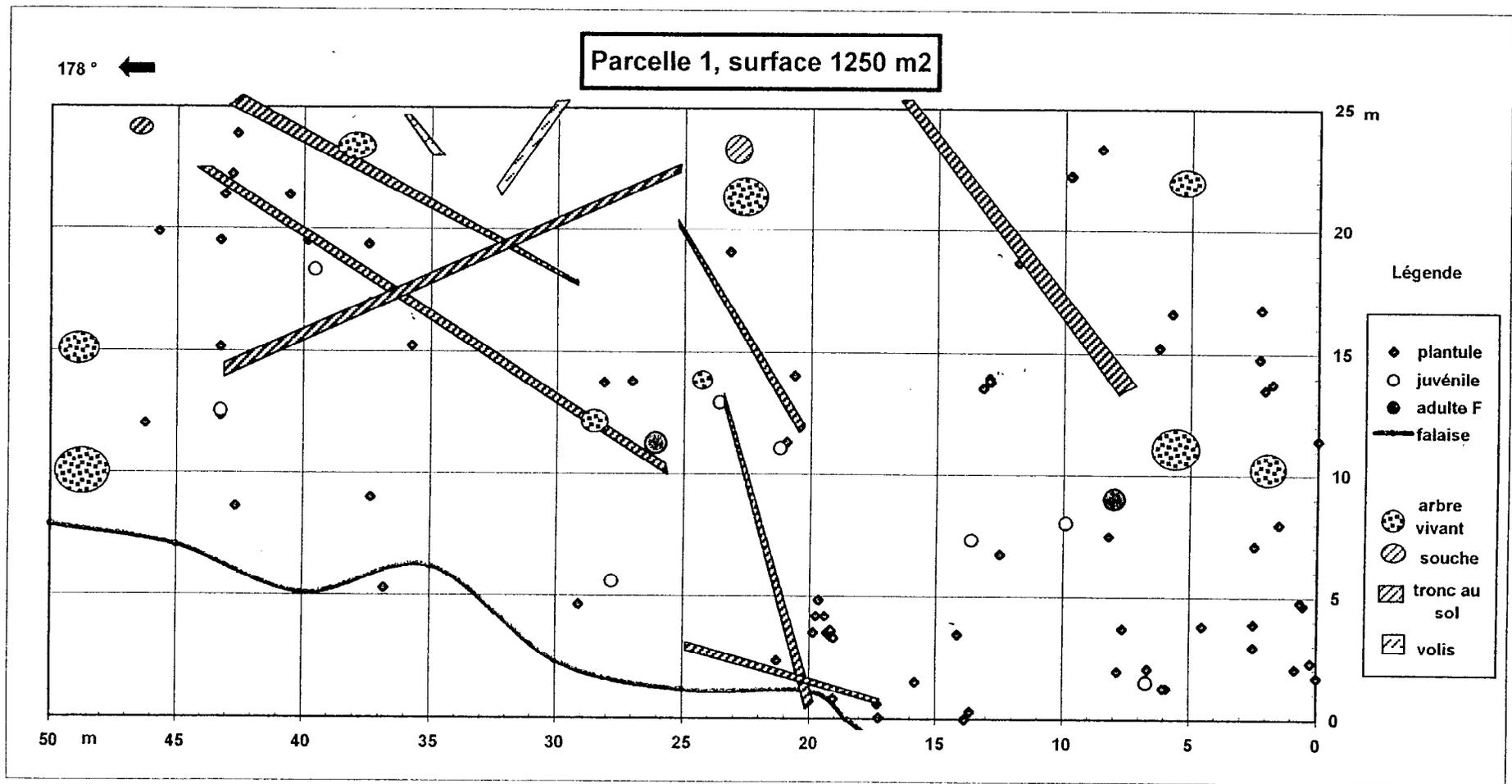


Figure 11: Cartographie des plantules, juvéniles et femelles dans la parcelle 1

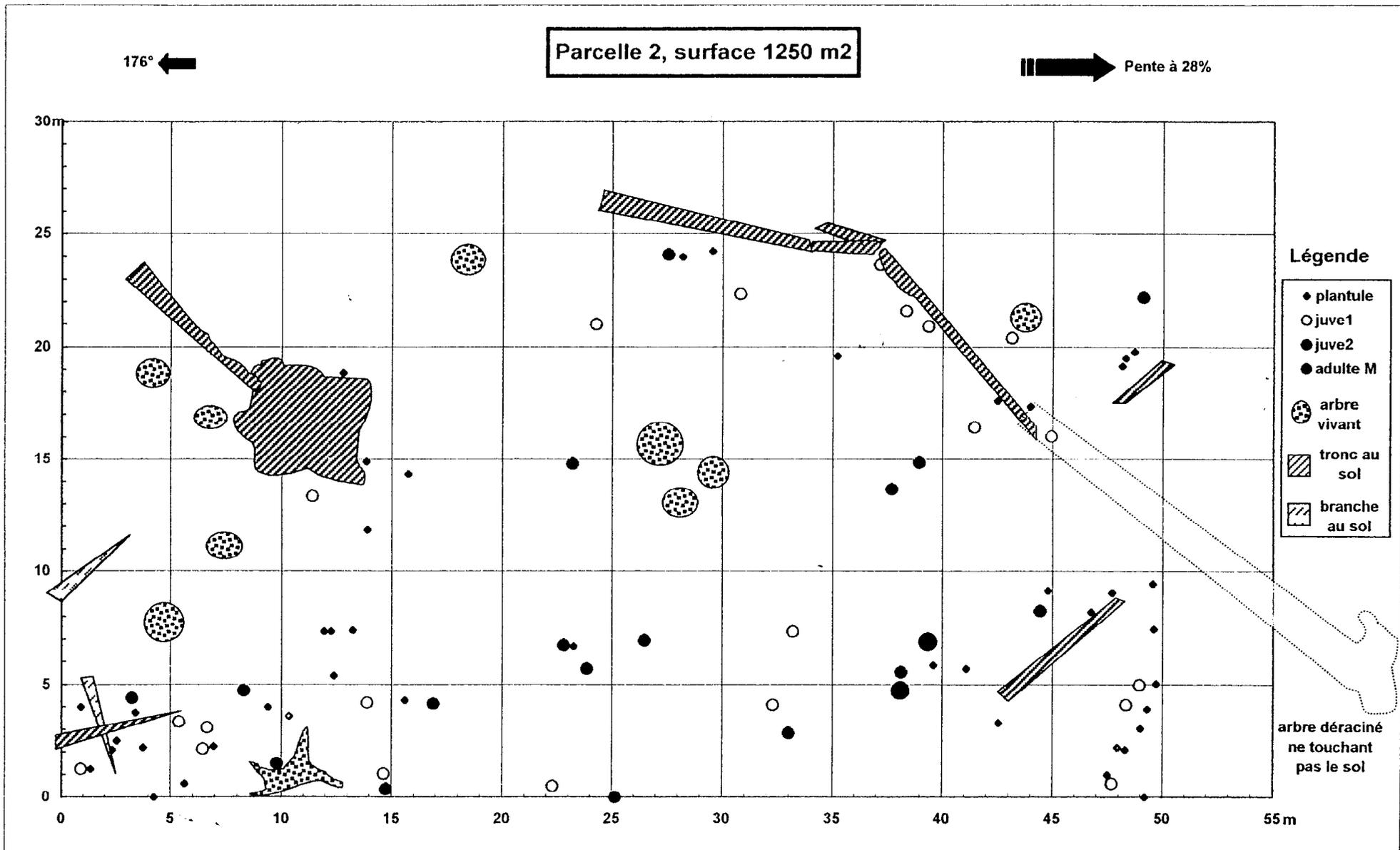


Figure 12: Cartographie des plantules à l'adulte dans la parcelle 2

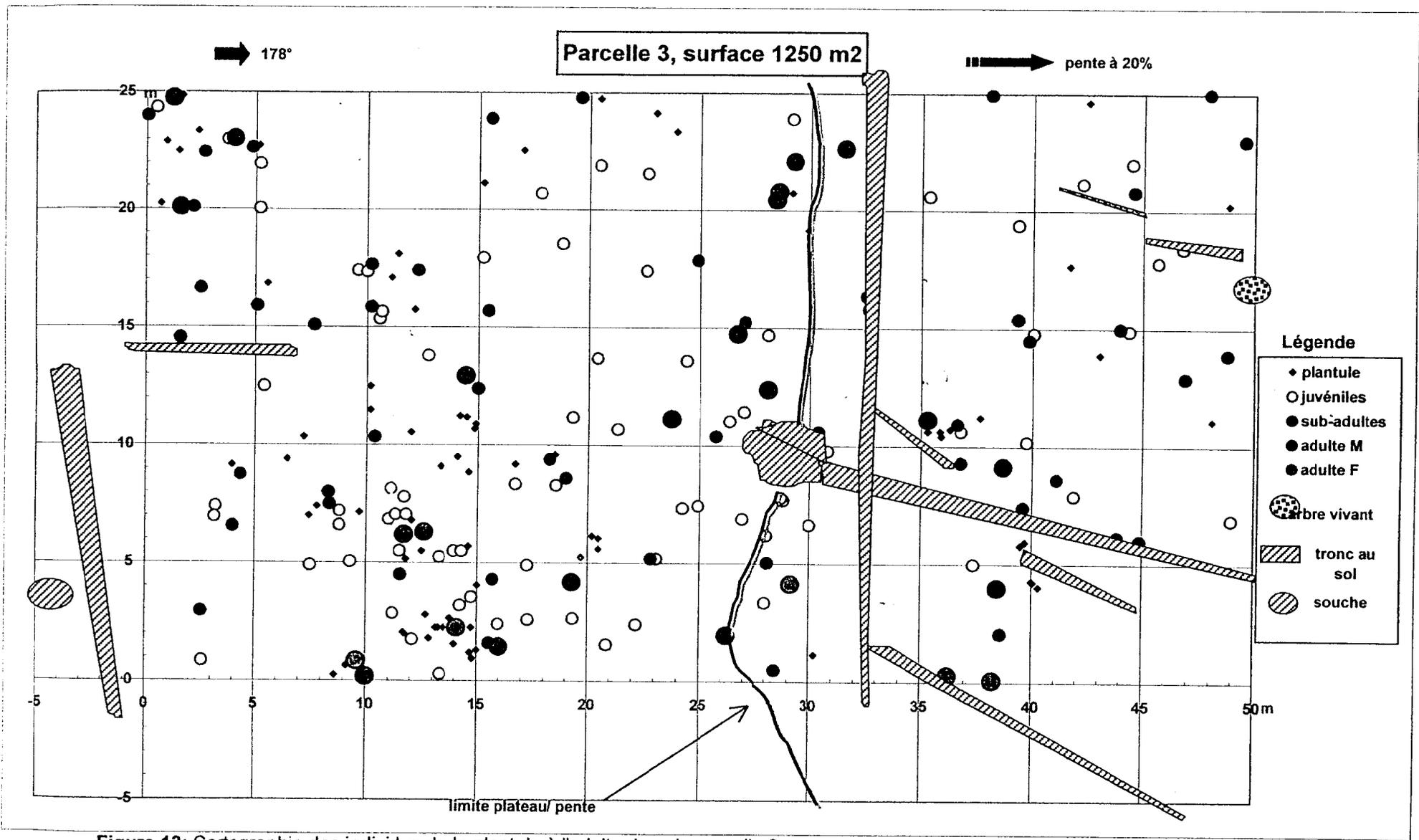
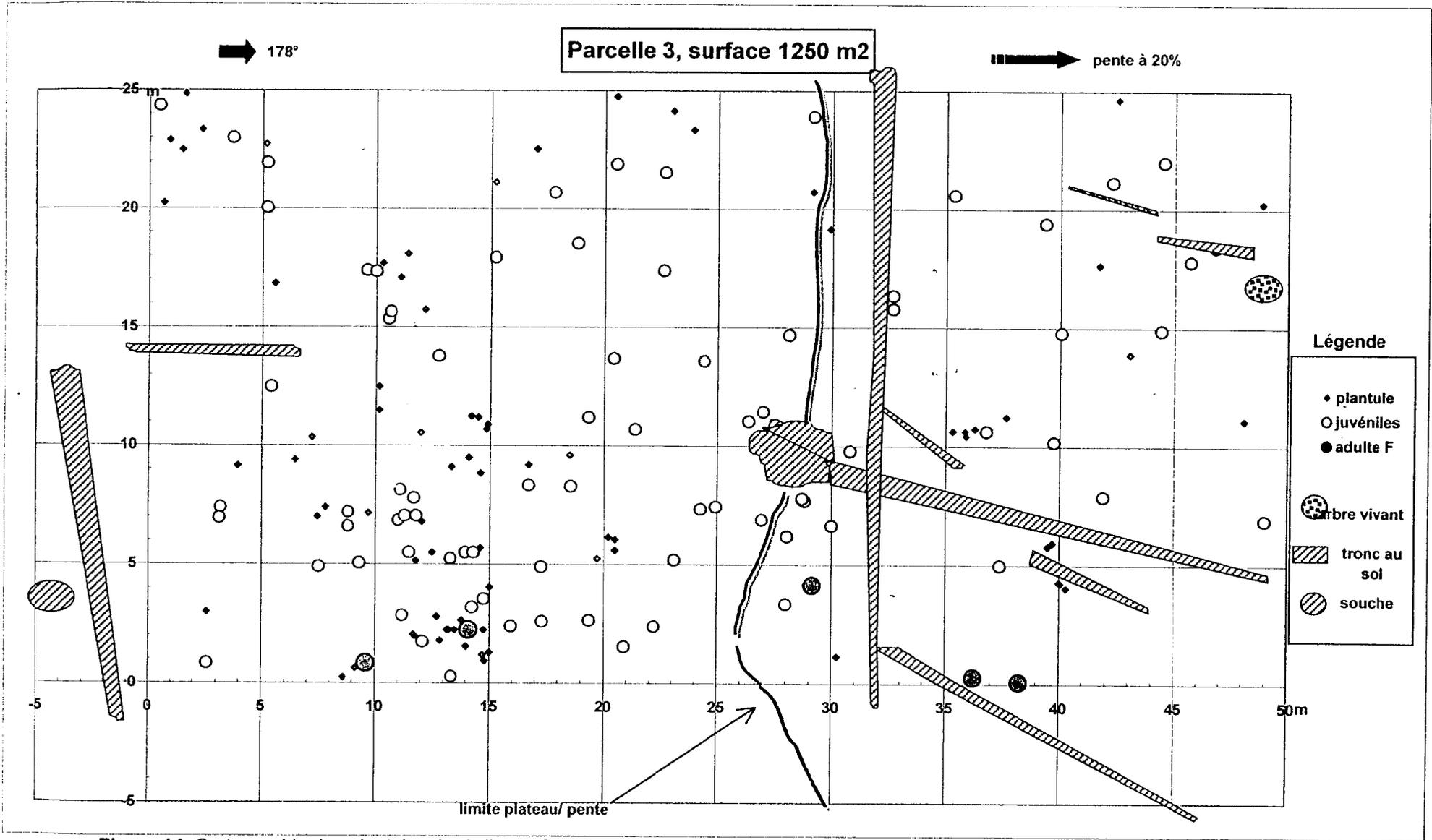


Figure 13: Cartographie des individus de la plantule à l'adulte dans la parcelle 3



**Figure 14:** Cartographie des plantules, juvéniles et femelles dans la parcelle 3

Parcelle 4, surface 1250 m2.

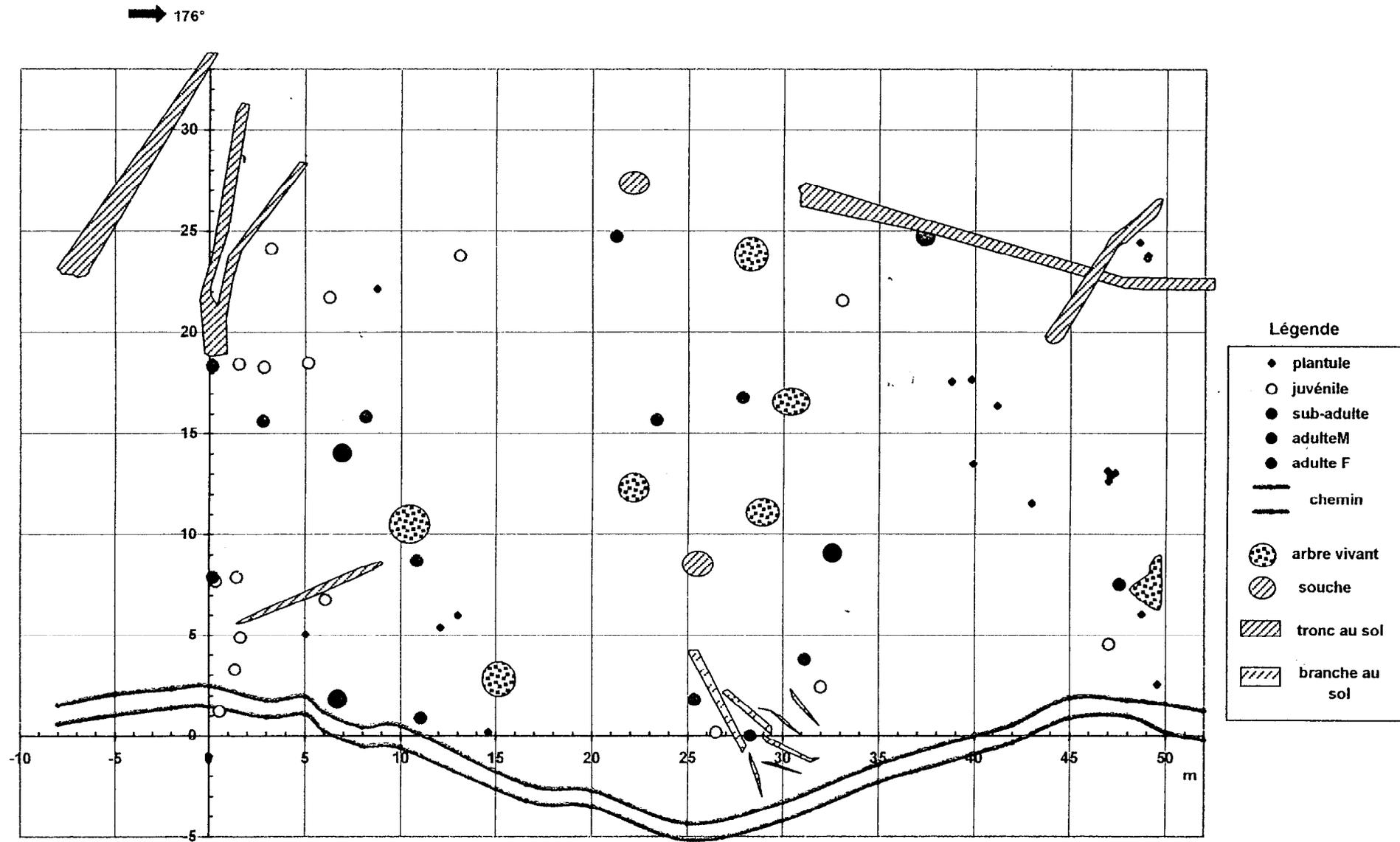


Figure 15: Cartographie des individus de la plantule à l'adulte dans la parcelle 4

## 2. Résultats sur l'étude de la biologie reproductive

### 2.1. Taille et poids moyen des graines

Sur les 180 graines récoltées, certaines étaient vides ou très fortement attaquées par les parasites, ce qui leur conférait un poids nettement plus faible. Ces graines n'ont pas été prises en compte dans le calcul du poids moyen. Elles ont cependant été comptabilisées pour établir la taille moyenne d'une graine (cf. Tab. 7).

Le poids frais moyen d'une graine est de  $25,1 \pm 2,8$  g.

La taille moyenne d'une graine (dans sa plus grande longueur) est de  $46,3 \pm 3,7$  mm.

La variabilité entre les différentes graines est très faible que ce soit en taille ou en poids.

**Tableau 7 : Poids frais moyen et taille moyenne des graines**

		Moyenne	Ecart-type	N
Poids frais (g)	Echantillon 1	26,5	2,7	56
	Echantillon 2	24,4	2,9	45
	Echantillon 3	24	2,1	47
	<b>Moyenne</b>	<b>25,1</b>	<b>2,8</b>	<b>148</b>
Taille (mm)	Echantillon 1	46,7	2,5	60
	Echantillon 2	46,5	4,1	60
	Echantillon 3	45,6	4,1	60
	<b>Moyenne</b>	<b>46,3</b>	<b>3,7</b>	<b>180</b>

### 2.2. Evaluation du nombre de graines viables produites par palmier femelle

Le nombre moyen d'infrutescences par palmier femelle, évalué à partir des 18 individus femelles inventoriés dans les 4 parcelles, est de 2,25 (cf. Tab.8).

**Tableau 8 : Nombre d'infrutescences recensées par palmier femelle dans les 4 parcelles**

	Palmier 1	Palmier 2	Palmier 3	Palmier 4	Palmier 5	Palmier 6	Palmier 7	Palmier 8	Moyenne
n	3	4	0	1	1	3	4	2	<b>2,25</b>

Chaque infrutescence produit une moyenne de 29 fruits. Le poids moyen d'un fruit est de 208,4 g ( $\pm 83,0$  g). Le nombre moyen de graines viables par fruit est de 4,16 ( $\pm 1,7$ ) (cf. Annexe II).

Le nombre moyen de graines produites par infrutescence est d'environ 120 graines ( $119,4 \pm 35,8$ ). Le taux d'avortement des graines au cours de la maturation est faible. Il atteint une valeur moyenne de 4,2%. Cependant, une des infrutescences présentait un taux d'avortement beaucoup plus élevé (11,8%). Aussi, même si le taux d'avortement apparaît faible, il n'est pas homogène. Le tableau 9 reprend ces résultats.

**Tableau 9 : Nombre de graines produites par infrutescence et taux d'avortement des graines**

	Nombre de fruits	Graines viables		Graines avortées	
		effectif	%	effectif	%
Infrutescence 1	28	100	97,1	3	2,9
Infrutescence 2	28	115	98,3	2	1,7
Infrutescence 3	31	177	97,8	4	2,2
Infrutescence 4	28	82	88,2	11	11,8
Infrutescence 5	30	123	97,6	3	2,4
<b>Moyenne</b>	<b>29</b>	<b>119,4 <math>\pm</math> 35,8</b>	<b>95,8 <math>\pm</math> 4,3</b>	<b>4,6 <math>\pm</math> 3,6</b>	<b>4,2 <math>\pm</math> 4,3</b>

En multipliant le nombre moyen d'infrutescences par palmier mère par le nombre de graines viables par infrutescence, nous obtenons une production moyenne de 268,65 graines

par individu. Ce chiffre est faible. Si l'on effectue le même calcul, en prenant chaque palmier individuellement, les résultats vont de 0 graine à 708 graines viables produites.

### 2.3. Parasitisme des graines

Le taux moyen de graines parasitées est élevé : 41% ( $\pm 9\%$ ) (cf. Tab. 10). Ce taux est relativement constant d'une parcelle à l'autre. Il varie de 34% (dans la parcelle 2) à 54% (dans la parcelle 1).

**Tableau 10** : Taux de parasitisme des graines

	Graines parasitées	
	Effectif (sur 50 graines)	%
Parcelle 1	27	54
Parcelle 2	17	34
Parcelle 3	20	40
Parcelle 4	18	36
Moyenne		41 $\pm$ 9

Les graines sont parasitées à 95% par des scolytes (Coleoptera : Scolytidae). Il n'a pas été possible d'aller plus loin que l'identification de la famille. Les autres parasites trouvés sont des vers, blancs, de 2 à 3 mm de long, qu'il n'a également pas été possible d'identifier. Aucun Bruchidae, ni Curculionidae, parasites fréquents des graines de palmiers (COUTURIER et KAHN, 1989 et 1992 ; DELOBEL et al., 1995), n'ont été observés.

Les scolytes observés parasitent les graines en y creusant des galeries. Ils transportent sur les poils de leur corps des spores de champignons. Ce sont ces champignons qui se nourrissent de l'albumen de la graine pour leur développement ; les scolytes, eux, se nourrissent de ces champignons (ARAUJO, comm.perso.). La quantité de scolytes présents par graine peut-être très élevée (jusqu'à plusieurs centaines d'individus). Les scolytes attaquent les graines par leur partie pointue, lorsque la graine est vidée ils ressortent en perçant le tégument de la graine au niveau du port germinatif. De nombreuses graines montrent des traces d'attaque superficielle de scolytes mais ne sont pas parasitées.

## 3. Résultats sur l'étude de la dissémination

### 3.1. Analyse des disséminateurs

Les graines trouvées au sol présentent des marques de dents très visibles sur le tégument. Nous n'avons pas observées de graines croquées par les disséminateurs.

Le taux de capture des disséminateurs avec les pièges est très faible (0,5%). Un seul animal a été capturé (un rat arboricole), rendant le résultat insignifiant. Par ailleurs, lors de l'affût nocturne aucun animal n'a pu être observé.

Les marques de dents laissées sur le tégument des graines sont similaires à celles que peuvent laisser les écureuils *Sciurus spadiceus* et *Sciurus igniventris*. Nous avons également observée des infrutescences, placées en hauteur, qui étaient consommées à même le palmier, appuyant ainsi les résultats précédents. Vu la grande quantité de rongeurs de cette taille présents dans la zone d'étude (plus d'une quinzaine), il est cependant difficile de conclure que ces écureuils sont les seuls responsables. Les agoutis (*Dasyprocta sp.*) et les pacas (*Agouti paca*), observés dans la zone, peuvent être écartés avec confiance des consommateurs potentiels de fruits. Les marques de dents observées sont trop étroites pour être dues à ces animaux.

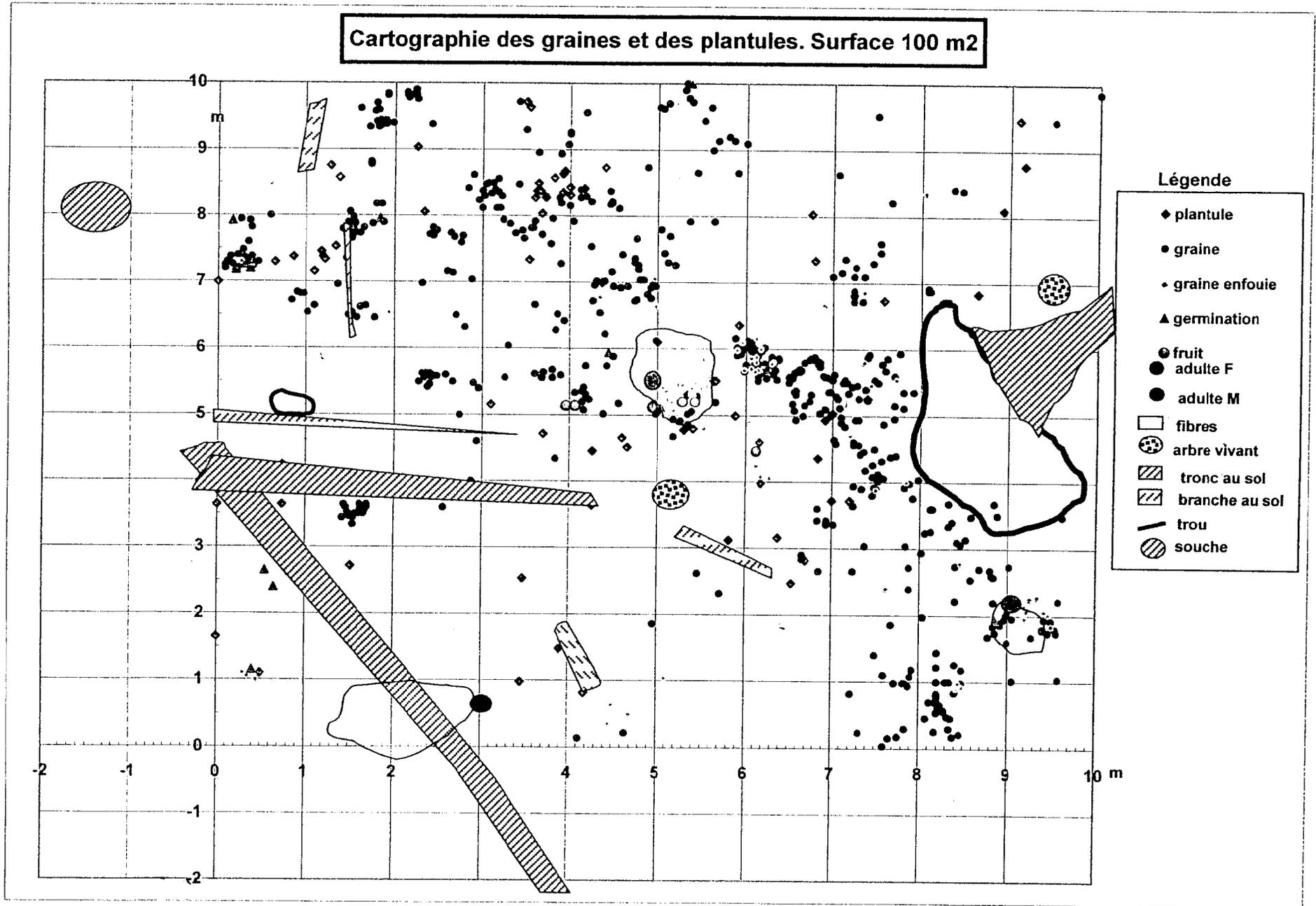


Figure 16: Cartographie des graines, germinations et plantules

### 3.2. Distribution des graines et des plantules

La densité de graines et de plantules observée dans la parcelle d'étude est élevée. Sur une surface de 100 m<sup>2</sup>, 641 graines, 68 plantules et 18 germinations ont été recensées (cf. Fig. 16). Le taux de germination est faible il est de 11,8% (calcul effectué en rapportant le nombre de plantules et de germinations au total des graines + germinations + plantules).

Peu de graines sont enfouies (11,8%). La majorité des graines enfouies sont des graines tombées à la verticale du palmier mère et qui se sont enfouies dans le tapis de fibres tombées au sol.

La répartition des graines, des plantules et des germinations est très fortement agrégative. Cette répartition a été testée avec un test  $\chi^2$  de conformité, au risque 5%. La distribution observée a été comparée à une distribution théorique attendue sous une loi de Poisson (cf. Tab. 1, Annexe III).

Nous n'avons pas relevé de corrélation entre la présence d'obstacles et la présence de graines. Ceci est également valable pour les plantules et les germinations.

Que ce soit pour les graines, les germinations ou les plantules, la densité d'individus n'est pas significativement plus élevée à proximité des palmiers mères que dans le reste de la parcelle (cf. Fig. 16). La distance moyenne à l'adulte femelle le plus proche est peu élevée (cf. Tab. 2, Annexe III). Elle varie de 2,64 m ( $\pm 1,72$ ) pour les graines, à 4,38 m ( $\pm 2,1$ ) pour les germinations.

Le tableau 11 et la figure 17 présentent la distribution des distances des graines, germination et plantules par rapport à l'adulte le plus proche. La répartition des individus se fait majoritairement dans la partie supérieure de la parcelle (cf. Fig. 16).

Parmi les 70 graines que nous avons marquées et posées au pied des palmiers, seul le déplacement de 20 graines a pu être analysé. Les autres graines n'ont pas été déplacées, pour 15 d'entre elles (les fruits n'ayant pas été consommés), ou bien n'ont pas été retrouvées (35 graines).

Sur ces 20 graines la distance moyenne de déplacement est de 1,63 m ( $\pm 0,76$ ). Elle varie de 58 cm à 2,94 m. Le déplacement des graines a été effectué selon un axe privilégié (cf. Tab. 3, Annexe V).

## 4. Rôle du palmier comme réservoir d'entomofaune

Le recensement de la faune présente sur le palmier a été effectué sur un individu mâle, ayant un stipe de 1,7 m. Aucune faune n'a été trouvée dans les fibres qui entourent le stipe du palmier. Tous les insectes collectés sur le palmier ont été trouvés entre le stipe et à la partie adaxiale de la base des feuilles, dans une zone où règnent obscurité et humidité. Plus d'une trentaine d'espèces animales ont ainsi été prélevées. Toutes sont des espèces d'insectes. Parmi elles de nombreux prédateurs, aux rangs desquels de nombreux Arachnides, et Chilopodes. Les résultats de l'inventaire des espèces présentes ne nous ont toujours pas été envoyé à ce jour ; il nous est donc impossible de savoir si les individus présents habitent le palmier ou bien ne sont que des visiteurs occasionnels.

**Tableau 11:** Répartition des individus par classe de distance (distance à l'adulte le plus proche)

distance(m)	germinations		plantules		graines	
	n	%	n	%	n	%
0;1	3	16,7	8	11,8	123	19,2
1;2	1	5,5	14	20,6	179	27,9
2;3	1	5,5	8	11,8	105	16,4
3;4	1	5,5	11	16,2	64	10
4;5	1	5,5	11	16,2	88	13,7
5;6	9	50	14	20,6	54	8,4
6;7	2	11,1	2	2,9	28	4,4
7;8	0	0	0	0	0	0

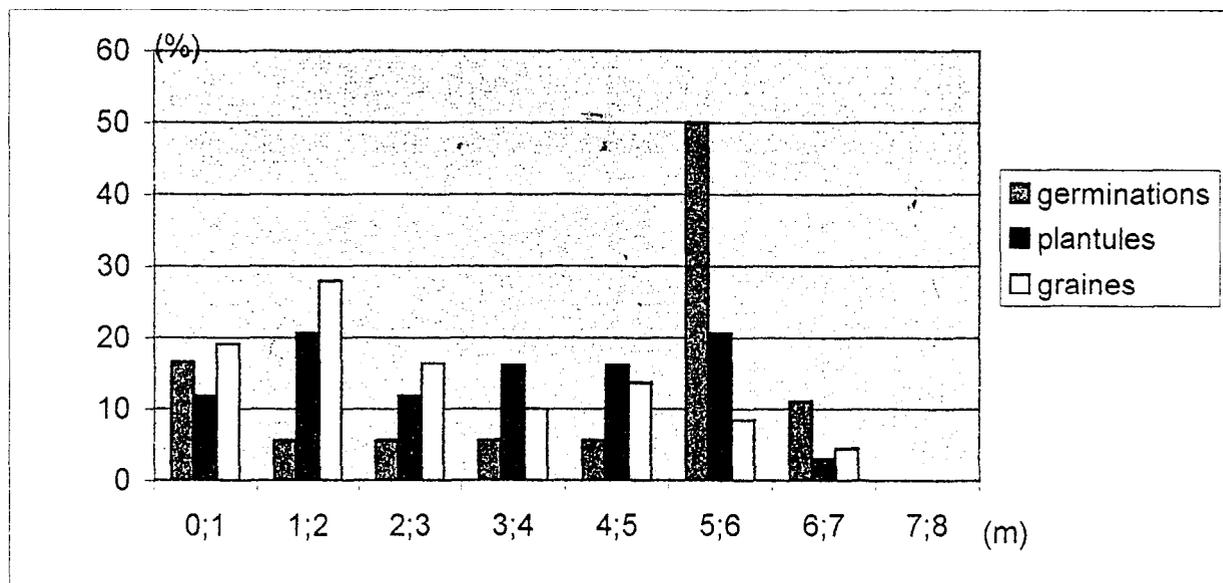


Figure 17: Distribution des individus en fonction de leur distance à l'adulte le plus proche

# CINQUIEME PARTIE : CONCLUSIONS ET DISCUSSION

## 1. Distribution et structure de peuplement

Le palmier *Aphandra natalia*, en forêt primaire, se rencontre exclusivement en forêt de terre ferme sur sols argileux bien drainés, principalement sur les plateaux. Le palmier est présent uniquement en peuplements denses.

La proportion d'individus âgés (adultes + sub-adultes) est élevée. Par ailleurs la représentativité des classes d'individus, qui montre des structures verticales de peuplement disparates d'une parcelle à l'autre, laisse penser que le palmier se régénère par vagues successives. Cependant des études plus poussées nécessiteraient d'être entreprises afin de confirmer cette hypothèse et de comprendre quel est le mécanisme déclencheur de cette vague de régénération.

Les individus mâles sont beaucoup plus fréquents que les individus femelles. Les proportions obtenues diffèrent de celles trouvées chez ERVIK, qui observait, en peuplement naturel en zone ouverte, 60% de mâles et 40% de femelles (contre 86% et 14% ici). Outre la petite taille de notre échantillon (49 individus), cette différence est difficilement explicable. Il serait bon de chercher s'il existe des facteurs induisant une masculinisation des individus ou bien voir si cette différence ne s'explique pas par une mortalité plus élevée chez les femelles, et si oui quelles en sont les causes.

La densité en individus varie d'une parcelle à l'autre. Les parcelles 1 et 3 sont des parcelles situées en zones perturbées. Dans ces parcelles l'intensité lumineuse est plus importante que dans le sous-bois des zones moins perturbées comme les parcelles 2 et 4. Par ailleurs la parcelle 1 est située en bordure d'une micro-falaise de 3 m, ce qui permet également une meilleure pénétration de la lumière.

La parcelle 2 est située en pente (28%). Les arbres de la canopée ne sont pas très hauts et forment une voûte dense, rendant son sous-bois très ombrageux. La végétation herbacée y est très peu représentée.

La parcelle 4, est située sur un plateau, son sous-bois est également ombrageux, mais moins que dans la parcelle 2. La végétation herbacée (principalement des Ericaceae et des Heliconiaceae) est très dense, particulièrement dans les zones les plus lumineuses, où l'on rencontre également une forte densité de lianes héliophiles.

La faible densité dans les parcelles 2 et 4, laisse penser que la lumière est un facteur favorisant le développement des individus en augmentant leur chance de survie. L'influence positive de la lumière dans le développement d'*Aphandra natalia* a déjà été mise en évidence. (PEDERSEN, 1993). Par ailleurs la faculté de ce palmier à pousser en plantations dans des zones ouvertes, et les caractères xéromorphes de ses feuilles (BARFOD, 1991) sont des indices qui permettent de renforcer l'hypothèse selon laquelle la lumière joue un rôle dans le développement des peuplements.

La faible densité en individus dans la parcelle 4, malgré les zones de forte intensité lumineuse montre que les plantules sont concurrencées par la végétation herbacée et les lianes héliophiles dans la conquête des zones lumineuses. Le temps de germination lent du palmier (2 ans en moyenne) avantage la végétation herbacée dont le développement est plus rapide, et le peuplement dense.

Les résultats obtenus sur la structure des peuplements viennent compléter les connaissances déjà acquises en zone ouverte et en forêt secondaire. Les structures rencontrées sont similaires à celles précédemment décrites sous d'autres types de couvert. Aussi même si *Aphandra natalia* est un palmier de sous-bois, il est adapté aux zones perturbées à forte intensité lumineuse, ce qui confirme le fait qu'il puisse subsister dans des zones déforestées.

## 2. Biologie reproductive

Les résultats obtenus montrent un faible taux d'avortement des graines. Le nombre de graines produites par individu femelle est assez faible. Cependant la méthode d'estimation du nombre moyen d'infrutescences par palmier femelle n'est que peu fiable. En effet, les bourgeons reproducteurs sont interfoliaires, de ce fait un palmier est susceptible autant d'infrutescences qu'il a de feuilles. En admettant que tous ces bourgeons ne sont pas viables, les chiffres réels devraient être supérieurs à ceux obtenus. De plus la non fiabilité de notre méthode réside dans le fait que les palmiers ne portent pas tous leurs fruits en même temps. Lors des observations sur le terrain, sur un même individu, des infrutescences avaient déjà mûri et leurs fruits avaient été consommés (seul restait le pédoncule infrutescentiel) alors que d'autres n'en étaient qu'au début de leur maturation. L'observation des palmiers sur une période plus longue aurait permis de connaître avec exactitude le nombre d'infrutescences produites par individu. Enfin, le temps de maturation d'une infrutescence est estimé à 2 ans (PEDERSEN, 1993), ce qui explique qu'en 2 mois il n'a pas été possible de comptabiliser toutes les infrutescences portées par un individu.

Les principaux parasites des graines sont des scolytes. Aucun Bruchidae ni Curculionidae, parasites fréquents des graines de palmiers n'ont été observés. Des études antérieures sur *Phytelephas macrocarpa*, un autre Phytelephantoideae, menées en Amazonie péruvienne, avaient montré que les graines de ce palmier n'étaient pas parasitées par les Bruchidae. Il pourrait être intéressant de savoir si ces résultats peuvent être généralisés à l'ensemble des Phytelephantoideae.

## 3. Mode de dissémination

Le poids élevé des graines indique que le mode de dissémination est zoochore, comme dans la majorité des espèces de palmiers en Amazonie. La distribution spatiale des juvéniles et des plantules, mais aussi des graines, confirme l'action de disséminateurs. Les prédateurs de fruits sont des rongeurs. L'identification de ces prédateurs reste cependant peu précise. Le faible taux de capture avec les pièges peut s'expliquer par le faible nombre de pièges utilisés. En effet, lors des campagnes de piégeage, ce sont plusieurs centaines de pièges qui sont placés chaque nuit. Dans ses travaux de 1998, SCARIOT relate qu'il utilisait 454 pièges par nuit. De plus, le piégeage a été effectué en saison des pluies, à une époque où beaucoup de fruits sont disponibles pour les animaux.

Par ailleurs cette étude omet l'analyse des prédateurs de graines qui jouent un rôle important dans la dissémination de celles-ci. En effet, les graines sont certainement consommées par les animaux (FORGET, comm. perso.). Vu la dureté de l'albumen, les graines ne peuvent être consommées qu'au moment de la germination, lorsque l'albumen se ramollit. Il con-

viendrait donc d'étudier le comportement de ces consommateurs de graines pour voir leur rôle dans la dissémination. Parmi les graines que nous avons marquées et déposées au pied de palmiers femelles, une quarantaine n'ont pas été retrouvées, il conviendrait de recommencer cette expérience en utilisant une technique autre afin de pouvoir localiser plus facilement les graines, notamment pour voir si elles ne sont pas enfouies. FORGET et al. ont montré, chez le palmier *Scheelea zonensis* que le comportement des rongeurs prédateurs de graines variait selon les époques de l'année. Or nous avons vu qu'*Aphandra natalia* avait une période de fructification répartie sur plusieurs mois, comme *S. zonensis* ; il serait intéressant d'étudier l'évolution du comportement des rongeurs au cours du temps, afin de voir si leur action dans le transport et la prédation des graines varie en fonction de la disponibilité en fruits et en graines dans le sous-bois.

#### 4. Conclusion générale

Aux vues des résultats précédents, la stratégie démographique d'*Aphandra natalia* se rapproche d'une stratégie de type K :

- La proportion d'individus âgés (adultes + sub-adultes) est importante ( $\approx 30\%$  des individus).
- Malgré les incertitudes dans l'évaluation du nombre d'infrutescences produites par individu femelle, le nombre de graines produites est faible, la fécondité apparaît donc comme mesurée.
- L'espèce est présente dans un milieu constant et prévisible.
- Le développement est lent, le temps de germination est élevé, ce qui ne sont pas des aptitudes colonisatrices.
- La dissémination se fait à courte et moyenne distance.

Ce type de stratégie démographique est fréquent chez les palmiers de sous-bois. PLIST dans ses travaux (PLIST, 1989 (a), (b) et (c)), observait des stratégies similaires pour les palmiers de sous-bois, notamment chez *Astrocaryum sciophyllum*. Les stratégies de type r étant plus fréquentes chez les palmiers arborescents.

Les observations réalisées débouchent sur peu de conclusions définitives. L'absence de travaux sur la biologie du palmier *Aphandra natalia* nous a obligés à débiter de zéro. C'est au cours du traitement des données, que des axes privilégiés de recherche se sont dessinés. De nombreuses hypothèses ont été émises dans ce travail, l'étude approfondie de ces questions, qui nécessitera des observations plus longues, mérite d'être entreprise afin de mieux connaître la biologie de ce palmier qui présente un intérêt économique important.

## BIBLIOGRAPHIE.

- BALSLEV, H. & BARFOD, A.S.** -1987- Ecuadorean palms- an overview. *Opera Botanica*, 92, p.: 17-35.
- BALSLEV, H. & HENDERSON, A.** -1987- A new *Ammandra* (Palmae) from Ecuador. *Systematic Botany*, 12 (4), p.: 501-504.
- BALSLEV, H. & al.** -1987- Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in amazonian Ecuador. *Opera Botanica*, 92, p.: 37-57.
- BARFOD, A.S.** -1991- A monographic study of the subfamily Phytelephantoideae (Arecaceae). *Opera Botanica*, 105, p.: 1-73.
- BARFOD, A.S. & BERGMANN, B. & PEDERSEN, H.B.** -1990- The vegetable ivory industry : Surviving and doing well in Ecuador. *Economic Botany*, 44 (3), p.:293-300.
- BORCHSENIUS, F. & SKOV, F.** -1997- Ecological amplitudes of ecuadorian palms. *Principes*, 41 (4), p.: 179-183.
- COUTURIER, G. & KAHN, F.** -1989- Bugs of *Lincus* spp. Vectors of Marchitezand Hartrot (oil palm and coconut diseases) on *Astrocaryum* spp., amazonian native palms. *Principes*, 33 (1), p.: 19-20.
- COUTURIER, G. & KAHN, F.** -1992- Notes on the insect fauna on two species of *Astrocaryum* (Palmae, Cocoeae, Bactridinae) in peruvian Amazonia, with emphasis on potential pests of cultivated palms. *Bull. Inst. fr. études andines*, 21 (2), p.: 715-725.
- DAVIS, E. W. & YOST, J. A.** -1983- The ethnobotany of the Waorani of Eastern Ecuador. *Bot. Mus. Leaflet*, 29 (3), p.: 159-211.
- DELOBEL, A. & al.** -1995- Trophic relationships between palms and bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in peruvian Amazonia. *Amazoniana*, 13 (3 / 4), p.: 209-219.
- ERVIK, F.** -1993- Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* and *Aphandra natalia* in Ecuador. In : W. BARTHLOTT, C. M. NAUMANN, K. SCHMIDR-LOSKE and K.-L. SCHUCHMANN (Ed.), Animal-plant interactions in tropical environments. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, p.: 7-12.
- FORGET, P.M. & MUNOZ, E. & LEIGH, E.G. Jr.** -1994- Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 26 (4), p.: 420-426.
- GENTRY, A.H.** -1982- Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.*, 15, p.: 1-84.
- GENTRY, A.H.** -1989- Norwest South America. In : D. CAMPBELL, H.D. HAMMOND (Ed.), Floristic inventory of tropical forests. New York Botanical Garden, New York, p.: 392-400.
- GRANVILLE, J. J. de** -1992- Life forms and growth strategies of guianan palms as related to their ecology. *Bull. Inst. fr. études andines*, 21 (2), p.: 533-548.
- HALLE, F. & OLDEMANN, R.A.A. & TOMLINSON P.B.** -1978- Tropical trees and forests : an architectural analysis. SPRINGER VERLAG (Ed.), Berlin.
- IUCN/SSC Palm Specialist Group.** -1996- Status Survey and Conservation Action Plan. Palms : Their conservation and sustained utilization. Edited by D. JOHNSON. p.: 32-33.
- KAHN, F.** -1985- The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17 (3), p.: 210-216.
- KAHN, F.** -1986 (a)- Adaptation en forêt tropicale humide: le cas des palmiers amazoniens. *Naturalia monegasca*. -Colloque international sur l'arbre. p.: 171-189.

- KAHN, F.** -1986 (b)- Les palmiers des forêts tropicales humides du bas Tocantins (Amazonie brésilienne). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 41, p.: 3-13.
- KAHN, F.** -1986 (c)- Life forms of amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica*, 18 (3), p.: 214-218.
- KAHN, F.** -1988- Ecology of economically important palms in peruvian Amazonia. *Advances in Economic Botany*, 6, p.: 42-49.
- KAHN, F.** -1991- Palms as key swamp forest resources in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 38, p.: 133-142.
- KAHN, F.** -1993- Richesse en genres et en espèces de palmiers des forêts amazoniennes: phytogéographie, diversité et évolution. Actes du colloque international de phytogéographie tropicale. Paris. p.: 151-160.
- KAHN, F.** -1997- Les palmiers de l'Eldorado. ORSTOM (Ed.), Collection Didactiques, Paris. 252 pages.
- KAHN, F. & de GRANVILLE, J.J.** -1992- Palms in forest ecosystems of Amazonia. *Ecological Studies*, vol. 95. SPRINGER VERLAG (Ed.), Berlin. 226 pages.
- KAHN, F. & MEJIA, K.** -1990- Palm communities in wetland forest ecosystems of peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 33 /44, p.: 169-179.
- KAHN, F. & MEJIA, K.** -1991- The palm communities of two "Terra Firme" forests in peruvian Amazonia. *Principes*, 35 (1), p.: 22-26.
- KAHN, F. & MEJIA, K. & CASTRO (de), A.** -1988- Species richness and density of palms in Terra Firme forests of Amazonia. *Biotropica*, 20 (4), p.: 266-269.
- MOUSSA, F. & KAHN, F.** -1997- Trois palmiers pour trois capitales amazoniennes. *Bull. Inst. fr. études andines*, 26 (1), p.: 1-9.
- PAYMAL, N. & SOSA, C.** -1993- Mundos Amazonicos ; Pueblos y culturas de la Amazonia ecuatoriana. Fundacion SINCHI SACHA (Ed.), Quito. 205 pages.
- PEDERSEN, H.B.** -1992- Uses and management of *Aphandra natalia* (Palmae) in ecuador. *Bull. Inst. fr. études andines*, 21 (2), p.: 741-753.
- PEDERSEN, H.B.** -1993- Extractivism in Ecuador with special emphasis on management and economic exploitation of native palms. PhD dissertation, Institute of Biology, University of Aarhus, Denmark.
- PEDERSEN, H.B. & BASLEV, H.** -1990- Ecuadorean palms for agroforestry. *AAU Reports*, 23, p.: 1-122.
- RIOS, M. & PEDERSEN, H.B.** -1997- Uso y manejo de recursos vegetales. Memorias del segundo simposio ecuatoriano de etnobotánica y botánica económica. Ediciones Abya-Yala. Quito- Ecuador.
- SCARIOT, A.** -1998- Seed dispersal and predation of the palm *Acrocomia aculeata*. *Principes*, 42 (1), p.: 5-8.
- SIST, P.** -1989 (a)- Demography of *Astrocaryum sciophilum*, an understory palm of french Guiana. *Principes*, 33 (3), p.: 142-151.
- SIST, P.** -1989 (b)- Peuplement et phénologie des palmiers en forêt guyanaise (piste de St Elie). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 44, p.: 113-151.
- SIST, P.** -1989 (c)- Stratégies de régénération de quelques palmiers en forêt guyanaise. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6. 297 pages.
- SIST, P. & PUIG, H.** -1987- Régénération, dynamique des populations et dissémination d'un palmier de Guyane française: *Jessenia bataua* (Mart.) Burret subsp. *Oligocarpa* (Griseb. & H. Wendl.) Balick. *Bull. Mus. Nam. Hist. Nat., Paris, 4e sér., 9, section B, Adansonia*, n°3, p.: 317-336.

# ANNEXES

**TIPUTINI BIODIVERSITY STATION**  
**List of Palms at Tiputini**

**Source:** Copied from email message (in Spanish) sent from Francis Kahn. Distributed by Nelson A. Zabala, USFQ, on 9/9/96.

**Note:** Unidentified palms are to be confirmed by collection during Kahn's next visit.

**List of Palms**

19 genera

34 species

*Aiphanes schultzeana* Burret  
*Aphandranatalia* (Balslev et Henderson) Barfod  
*Astrocaryum chambira* Burret  
*Astrocaryum murumuru* Burret  
*Attalea maripa* (Audret) Drube  
*Bactris concinna* Martius  
*Bactris maraja* Martius  
*Bactris riparia* Martius  
*Bactris* sp. 1  
*Chamaedorea pauciflora* Martius  
*Chamaedorea pinnatifrons* (Jacquin) Oersted  
*Chamaedorea linearis* (Ruiz et Pavon) Martius  
*Desmoncus mitis* Martius  
*Desmoncus polyacanthos* Martius  
*Euterpe precatoria* Martius  
*Geonoma camana* Trail  
*Geonoma deversa* (Poiteau) Kunth  
*Geonoma macrostachys* Martius var. *macrostachys*  
*Geonoma* cf. *laxiflora* Martius  
*Geonoma leptospadix* Trail  
*Geonoma pisicauda* Dammer  
*Geonoma pycnostachys* Martius  
*Geonoma* cf. *tamandua* Trail  
*Hyospathe elegans* Martius  
*Iriarte adeltoidea* Ruiz et Pavon  
*Mauritia flexuosa* L.F.  
*Oenocarpus bataua* (Martius) Burret  
*Oenocarpus mapora* Karsten  
*Phytelephas tenuicalis* Barfod  
*Prestoea schultzeana* (Burret) Moore  
*Scheelea butyracea* (Mitis ex L.f.) Karsten ex Wendland  
*Scheelea insignis* (Martius) Karsten  
*Socratea exorrhiza* (Martius) Wendland  
*Wettinia maynensis* Spruce

**Likely Found at Tiputini, but not seen (occur in P.N. Yasuni)**

*Aiphanes ulei*  
*Astrocaryum jauari*  
*Chelyocarpus ulei*  
*Pholidostachys synanthera*

Tableau montrant le poids des fruits et le nombre de graines viables par fruit

Poids fruit (g)	n graines viables
42	1
44	1
47	1
48	1
50	1
53	1
61	1
107	2
112	2
123	2
160	3
167	3
168	3
206	4
213	4
217	4
230	4
243	5
252	5
255	5
263	5
275	5
295	6
300	6
304	6
305	6
314	6
354	7
108	2
157	3
161	3
166	3
167	3
171	3
179	3
188	3
193	4
198	4
199	4
202	5
202	4
202	5
203	4
211	4
213	4
216	4
219	5
228	5
231	5
232	5
232	5
235	5
237	5
238	5
238	5
250	5
255	5
255	5
257	5
257	5
257	5
258	5
259	6

Poids fruit (g)	n graines viables
260	5
260	5
260	5
263	5
263	5
263	6
266	6
269	6
270	5
284	6
290	6
291	6
299	6
301	6
305	6
308	6
317	6
318	6
318	6
319	6
331	6
351	7
360	7
361	7
36	
40	1
50	1
51	1
54	1
83	2
99	2
101	2
105	1
105	2
112	2
123	2
143	3
147	3
148	3
150	3
170	3
186	4
189	4
189	4
201	4
203	5
203	4
240	5
240	5
255	5
257	5
266	5

201,3015873	3,984126984	Moyenne
73,20092431	1,529200334	Ecart-type

**Tableau 1:** Exemple de la méthode utilisée pour tester la distribution des individus.

Nombre moyen de graines par carré = 6,41  
Variance = 107,3

nbre de graines par m2.	frequence obs.	freq.theorique
0	35	0,16
1	8	1,05
2	5	3,38
3	7	7,22
4	5	11,57
5	7	14,83
6	1	15,85
7	2	14,51
8	2	11,63
9	1	8,28
10	1	5,31
11 et +	26	6,21

Les classes 0, 1 et 2 sont regroupées en seule classe afin d'avoir 80% des effectifs théoriques > 5 (règle de Cochran).

On obtient donc 10 classes.  
nombre de ddl = 10 - 1 - 1 = 8

$\chi^2$  calc = 523  
 $\chi^2$  seuil = 2,73

**Tableau 2:** Distance moyenne des graines, germinations et plantules à l'adulte femelle le plus proche (en mètres).

	effectif	moyenne	écart-type
Graines	641	2,64	1,72
Germinations	18	4,38	2,11
Plantules	68	3,23	1,77

**Tableau 3:** Mesures du déplacement des graines par rapport au pied femelle.

Le déplacement est noté en distance et en cap.

distance (m)	cap (°)
0,46	158
0,46	160
0,58	160
0,58	162
0,68	200
1,18	206
1,2	208
1,62	210
1,72	204
1,64	200
1,84	196
1,92	196
1,78	188
2,14	184
2,22	182
2,4	182
2,44	182
2,46	182
2,28	174
2,94	186

## Résumé:

**Mots clés : Palmiers, Distribution, Régénération, Dispersion, Stratégie démographique.**

*Aphandra natalia* (Balslev et Henderson) Barfod (Palmae, Phytelephantoideae) est endémique de l'Amazonie occidentale. Majoritairement présent en Equateur, il a également été recensé dans le Nord du Pérou et dans l'état d'Acre au Brésil. *A. natalia* est un palmier de sous-bois de taille moyenne avec de grandes feuilles. Ce palmier présente un intérêt économique important au niveau régional. Ses fibres sont exploitées pour la confection de balais et l'albumen de ses graines, à maturité est une source d'ivoire végétal. L'ethnobotanique de ce palmier a été bien étudiée, mais peu d'études ont été faites sur sa biologie en forêt primaire.

L'étude présentée a été effectuée en Amazonie équatorienne, dans la Station de Biodiversité Tiputini, en bordure du Parc National Yasuni.

L'étude des peuplements de ce palmier en forêt primaire montre qu'il se développe quasi exclusivement dans les zones de terre ferme et principalement sur les plateaux (sols argileux bien drainés). Son motif de distribution est caractérisé par une fréquence faible et une densité élevée. Les structures du peuplement montrent que la régénération de ce palmier est favorisée par la lumière et ce fait par vagues successives.

L'analyse de la biologie reproductive de *A. natalia* souligne que les individus femelles produisent un nombre relativement modéré de graines qui sont disséminées à courte et moyenne distance par des rongeurs, notamment les écureuils *Sciurus igniventris* et *Sciurus spadiceus*. La répartition des graines et des plantules est très nettement agrégative. Ceci ne suffit pas à expliquer le taux de parasitisme élevé (>40%) dû à des scolytes.

Ainsi la stratégie démographique du palmier se rapproche d'une stratégie K :

- proportion importante d'individus adultes ( $\approx 30\%$  des individus) ;
- nombre de graines produites par individu relativement faible ;
- espèce se développant dans un milieu constant et prévisible ;
- dissémination à courte et moyenne distance.

Par ailleurs *A. natalia* abrite de nombreux insectes qui vivent entre la gaine des feuilles et le stipe, dans les fibres comme le font d'autres groupes de palmiers de sous-bois qui développent le même type biologique.

---

## Abstract:

**Key words: Palms, Distribution, Regeneration, Dispersion, Demographic strategy.**

*Aphandra natalia* (Balslev & Henderson) Barfod (Palmae, Phytelephantoideae) is native to western Amazon. Mostly found in Ecuador, this palm has also been described in northern Peru as well as in the state of Acre in Brazil. *A. natalia* is an understory palm, medium-sized with large leaves. This palm is economically important at a regional scale. Its fibers are used for brooms, and the endosperm of seeds appears to be a potential source for vegetable ivory when mature. The ethnobotany of this palm in open areas, but few studies occur about its ecology in primary forest.

This study took place in Ecuadorian Amazon, in the Tiputini Biodiversity Station, next to the Yasuni National Park.

The analysis of the populations in a primary rain forest shows that this palm occurs nearly only in "terra firme" forests, especially on plateaus (clayey, well-drained soils). A low frequency and a fairly high density characterize its distribution's pattern. The communities structures underline the fact that light favors this palm regeneration, which is made by successive waves.

The reproductive biology shows that the female trees produce few seeds that are dispersed on a short and medium distance by rodents such like the squirrels *Sciurus igniventris* and *Sciurus spadiceus*. The seedlings spatial distribution occurs to be clearly contagious, which is not sufficient to explain the high level of seeds pested (> 40%) by Scolitidae.

It appears that the demographic strategy of this palm is close to a K strategy:

- high rate of adults among the communities ( $\approx 30\%$  of the individuals);
- rather low number of seeds produced per female;
- species that occurs in a constant type of ecosystem;
- dispersion in a short and medium distance range.

Moreover *A. natalia* is an habitat for many insects that live between the leaf sheath and the trunk, as other groups of understory palms, which develop the same biological model, do.