

**Caractérisation du peuplement et de la mortalité
d'*Agathis montana* de Laubenfels (Araucariaceae) au
sein de la réserve de nature sauvage du Mont Panié,
Province nord, Nouvelle-Calédonie : approche
architecturale et écologique**



REMERCIEMENTS

Mes plus vifs remerciements se portent vers tous ceux qui m'ont accompagné sur le Mont Panié, et en particulier les guides de Haut-Coulna avec Djaek « Maurice » Wanguene, Yarack « Elodie » Teimpouenne, Yumanu « Rosalie » Poitilinaoute, Démoïn « Bernard » Hatine, Kafeyat « Sylvano » Wanguene, Niaïko « François » Wanguene, de Tao avec Julio Farino, Jojo et de Bas-Coulna avec Foin « Jacob » Hyandodimate et Kalombat « Ronald » Tein.

Une pensée spéciale pour l'équipe de l'association Dayu Biik qui continue son travail de protection, de conservation et de restauration de la réserve du Mont Panié. En espérant que leur travail fasse naître des projets similaires. Merci à Romain Franquet, Djaek « Jean-Jacques » Folger, Selvyna Levy, Thai « André » Boya, au président Poindi « Jonas » Tein, à tout le conseil d'administration et à tous ceux rattaché à l'association pour leur accueil, leur hospitalité et mon intégration.

Un grand merci à Ralf Schroers pour le soutien sur les logiciels de SIG.

Merci à Christian Mille et à l'IAC pour la détermination des insectes collectés.

Une pensée pour Nick Waipara qui a (sur)vécu une semaine sur le Mont Panié. En espérant que les populations d'*Agathis australis* continuent de prospérer...

Merci au laboratoire de botanique et d'écologie végétale appliquées de l'IRD de Nouméa pour leur accueil. Merci en particulier à Philippe Birnbaum pour les conseils et à Thomas Ibanez pour les conseils et l'aide sur les analyses statistiques. Merci également à Michèle Magat pour le dessin de la page de couverture.

Merci à Claude Edelin pour les discussions captivantes concernant l'architecture d'*Agathis montana*.

Bravo à François Tron pour sa détermination dans cette étude.

Enfin, merci à tous ceux qui m'ont hébergé au cours de cette année : Nelly, Romain et Camille, Isabelle et Jenny, Adrien et Evanne.

TABLE DES MATIERES

1. INTRODUCTION	1
2. MATERIEL ET METHODES	5
2.1. Site d'étude	5
2.2. Approche architecturale	5
2.3. Développement d'un indice architectural	6
2.4. Ecologie et dynamique du peuplement	6
2.5. Analyses	8
3. RESULTATS	9
3.1. Approche architecturale	9
3.1.1. Eléments ontogéniques	9
3.1.2. Caractéristiques architecturales des individus « perturbés »	11
3.2. Indice architectural	12
3.2.1. Développement de l'indice architectural	12
3.2.2. L'indice architectural dans le peuplement	13
3.3. Dynamique de population, mortalité et indice architectural	14
3.3.1. Caractéristiques générales	14
3.3.2. Influence des variables environnementales	14
3.3.3. Influences des facteurs endogènes	15
4. DISCUSSION	15
5. CONCLUSION	17

Glossaire

Références bibliographiques

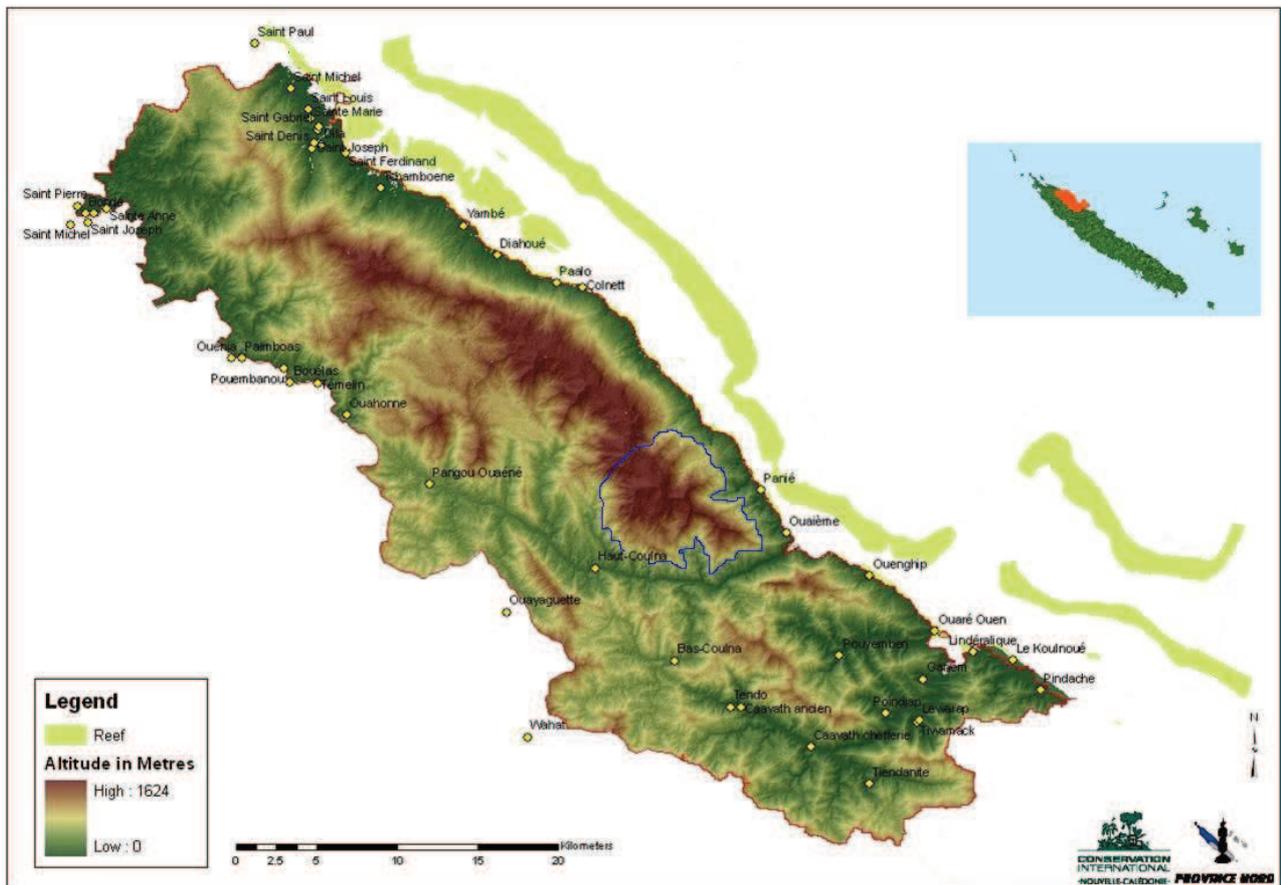
Annexe 1 : Contexte de l'étude

Annexe 2 : Caractéristiques architecturales des stades « plantule » et « juvénile »

Annexe 3 : Dynamique de population - Figure complémentaire

Annexe 4 : Inventaire préliminaire des symptômes et ravageurs d'*Agathis montana*

NB : Les termes suivis d'un astérisque (*) à la première occurrence sont définis dans le glossaire.



Carte 1 : Limite de la réserve de nature sauvage du Mont Panié (trait bleu).

1. INTRODUCTION

Contexte d'étude

La Nouvelle-Calédonie est un archipel, situé au Sud-ouest du Pacifique (20°-23°S ; 164°-167°E), considéré comme l'un des « hotspots » de biodiversité les plus importants de la planète (Myers, 1988 ; Myers *et al.*, 2000 ; Mittermeier *et al.*, 2005). Ce territoire possède une flore d'une exceptionnelle diversité avec plus de 3 200 espèces de plantes vasculaires dont au moins 74 % sont endémiques (Morat *et al.*, 2012) et comprend de nombreux éléments clés pour la compréhension de l'évolution et des radiations biogéographiques de certains groupes (Jaffré *et al.*, 2010). C'est en particulier le cas pour la famille des Araucariaceae qui comporte 13 espèces endémiques d'*Araucaria* présentes sur le territoire sur les 19 espèces recensées dans le monde et cinq espèces endémiques d'*Agathis* (kaori en français) sur les 21 connues dans le monde (Sarrailh, 2008). Les Araucariaceae de Nouvelle-Calédonie représentent ainsi 45 % des espèces de cette famille à l'échelon mondial (Sarrailh, 2008). En Nouvelle-Calédonie, les Araucariaceae sont toutes arborescentes (Manauté *et al.*, 2003).

Agathis montana, ou « kaori du Mont Panié », est une espèce micro-endémique du massif du Panié défini du Nord au Sud par les monts Mandjélia, Ignambi, Colnett et Panié, point culminant de la Nouvelle-Calédonie à 1 629 m d'altitude. C'est une espèce très peu étudiée, en raison notamment de son accessibilité limitée. L'aire de répartition, mal définie, pourrait couvrir 1 000 à 3 000 ha, dont une grande partie se trouve au sein de la Réserve de nature sauvage du Mont Panié (statut UICN : 1b, carte 1) (Tron & Folger, 2011). L'espèce est classée quasi menacée (NT) par l'UICN (Thomas, 2010). *Agathis montana* structure la forêt d'altitude du Mont Panié au Mont Colnett au-delà de 1 200 m d'altitude (Nasi *et al.*, 2002). Sur les plateaux et les pentes douces de la réserve du Mont Panié, l'espèce domine la canopée de façon quasi-monospécifique (Nasi *et al.*, 2002). Spir (2006) recense sur une surface de 1200 m² sur le versant Est du Mont Panié, douze *Agathis montana* de plus de 5 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DBH) à 1 200 m d'altitude et deux individus à 900 m. Sur cette superficie, l'espèce cohabite à 900 m d'altitude avec 94 espèces de plus de 5 cm de DBH et avec 65 espèces à 1 200 m (Spir, 2006).

Depuis une dizaine d'années, les guides de la réserve du Mont Panié constatent une mortalité croissante d'*Agathis montana* ainsi qu'une augmentation des perturbations du sol, notamment des phénomènes d'érosion (Wanguene M. & Farino J., com. pers.). Ces observations, récemment révélées (2009), ont fortement interpellé la population locale. Les responsables de l'Association pour la Conservation en Cogestion du Mont Panié (ACCMP) Dayu Biik et de Conservation International Nouvelle-Calédonie ont alors souhaité une

investigation spécifique sur la mortalité observée des *Agathis montana*.

Agathis et mortalité dans le monde

Un *Agathis*, endémique de Nouvelle-Zélande (*Agathis australis*), connaît depuis le début des années 1970 une mortalité croissante de ces individus. Cette mortalité est majoritairement imputée à deux champignons pathogènes (Waipara, 2010) : (i) *Phytophthora* taxon *Agathis* (PTA) principalement, isolé pour la première fois en 1972 (Gadgil, 1974), et (ii) *Phytophthora cinnamomi*, de manière secondaire, isolé en 1971 (Podger, 1971). Les principaux symptômes associés au PTA sont la pourriture du bois au niveau du collet provoquant de larges lésions basales et un épanchement de résine, un feuillage jaunissant et enfin la mort de l'individu (Waipara *et al.*, 2010). Les symptômes liés à *P. cinnamomi* sont un léger épanchement de résine sur le tronc, une réduction de la taille des feuilles et un éclaircissement du houppier (Hill, 2010). Waipara (2010) parle d'un phénomène de dépérissement des *Agathis australis*.

Notion de dépérissement forestier

La mortalité croissante ou massive d'une espèce d'arbre fait généralement appel à la notion de dépérissement forestier. Les concepts de base du dépérissement forestier ont été définis par deux pathologistes : Sinclair (1964, 1967) et Houston (1967). Sinclair (1964, 1967), en particulier, développa un concept selon lequel un dépérissement met en jeu un système de trois échelons successifs de facteurs : (i) les facteurs prédisposants ou permanents, contribuant à l'affaiblissement général de l'arbre, (ii) les facteurs déclenchants, agissant de façon intense sur une période relativement courte, (iii) les facteurs aggravants, accentuant la perturbation. La notion de dépérissement forestier possède plusieurs définitions dans la littérature. La plus couramment utilisée est celle de Manion en 1981 (in : Landmann, 1994) : « les dépérissements sont définis comme des phénomènes causés par un ensemble de facteurs interagissant et se succédant d'une façon particulière, et qui entraînent une détérioration générale (portant notamment sur l'aspect et la croissance) et graduelle, se terminant souvent par la mort de l'arbre ». Les symptômes visibles à l'œil nu de dépérissement des arbres les plus cités dans la littérature sont : (i) la mortalité de portions de couronne, notamment la perte des rameaux, (ii) la réduction de croissance des différentes catégories d'axes, (iii) le jaunissement généralisé du feuillage, (iv) la microphyllie, (v) le phénomène de descente de cime (Landmann, 1994). Le protocole DEPEFEU, mis en œuvre par le département de la santé des forêts françaises, s'appuie par exemple sur les critères de transparence du houppier,

de la mortalité des organes pérennes et de la répartition de la masse foliaire (Nageleisen, 2005).

Ainsi, la description morphologique des arbres vivants nous renseigne sur l'état sanitaire actuel d'une population. Pour cela, la méthodologie de l'analyse architecturale de l'espèce est appropriée.

Approche architecturale du dépérissement des arbres

L'étude de l'architecture des plantes a commencé dans les années 70, avec les travaux précurseurs de Hallé et collaborateurs (Hallé & Oldeman 1970 ; Hallé *et al.* 1978). Reposant sur une analyse morphologique, son principe consiste à décrire *in situ* l'ensemble des principales formes structurales que suit la plante au cours de son développement, afin d'en déduire par comparaison la dynamique de croissance les reliant au cours du temps (Drénou, 1994). L'architecture d'une plante correspond, à un temps donné, à l'expression d'un équilibre entre des processus de croissance endogènes et des contraintes exogènes exercées par l'environnement (Barthélémy & Caraglio, 2007). L'analyse architecturale consiste à identifier et comprendre ces processus endogènes. Pour cela, il est nécessaire de les séparer de la plasticité de leur expression résultant des influences externes (Barthélémy & Caraglio, 2007). La comparaison entre les structures attendues, résultant des processus endogènes, et les structures observées permet de définir les traits morphologiques relatifs aux contraintes externes, issus par exemple d'un phénomène de dépérissement. La nature et la structuration de ces traits morphologiques au sein de l'organisation de l'individu peuvent permettre d'avancer des hypothèses sur la nature des contraintes externes.

Rôle de la dynamique forestière dans le dépérissement

Mueller-Dombois a mis en avant, dès 1983 (voir aussi Mueller-Dombois, 1986 et 1992) sur *Metrosideros polymorpha*, arbre dominant de la canopée des forêts humides de montagne d'Hawaï, l'importance de la dynamique à l'échelle de la population, de la communauté ou de l'écosystème dans les processus de dépérissement forestier. Il évoque alors trois processus consécutifs dans le dépérissement : (i) la sénescence d'une large cohorte, comme facteur prédisposant, (ii) un facteur endogène (une caractéristique de l'espèce) ou exogène qui peut amorcer le processus de dépérissement, (iii) le dépérissement est accéléré par des agents biotiques. Landmann (1994) estime, par ailleurs, que le concept de Mueller-Dombois peut être interprété comme une variante du modèle de Sinclair, selon lequel une population commencerait à décliner lorsque les facteurs prédisposants auraient atteint un niveau suffisant.

Dynamique de population des Araucariaceae

Enright *et al.* (1999) propose un modèle de dynamique de population des forêts tropicales humides de l'Ouest Pacifique où des Araucariaceae, en mélange avec des Angiospermes, apparaissent comme émergents en canopée. Basé sur trois espèces (*Araucaria hunsteinii* en Nouvelle-Guinée, *Agathis australis* en Nouvelle-Zélande et *Araucaria laubenfelsii* en Nouvelle-Calédonie) et reposant sur six postulats, ce modèle définit que les chablis isolés ne créent pas de trou de lumière assez conséquent en superficie pour permettre aux jeunes Araucariaceae de constituer de nouvelles cohortes abondantes atteignant la canopée. Ainsi, seules des perturbations majeures à l'échelle du paysage permettent aux Araucariaceae de se maintenir à long terme dans le paysage et ce, en patch quasi monospécifique. L'absence de perturbation majeure à l'échelle du paysage pendant 1 000 à 2 000 ans pourrait alors être fatale pour le peuplement d'Araucariaceae vieillissant.

Manauté *et al.* (2003) signalent par ailleurs, qu'en forêt, les recrûs des *Araucaria* et des *Agathis* ne se développent généralement qu'à la faveur de trouées provoquées par des perturbations diverses, témoignant des affinités héliophiles de ces deux genres.

Problématique

La principale problématique qui se pose aujourd'hui à l'échelle locale (population locale, ACCMP Dayu Biik) et nationale (Province nord) sur l'écosystème d'altitude de la réserve de nature sauvage du Mont Panié est la détermination des causes de la mortalité observée des kaoris du Mont Panié. Peu de connaissances sont aujourd'hui capitalisées sur *Agathis montana*. Ce travail constitue donc une première démarche pour (i) caractériser la mortalité observée, et (ii) mieux caractériser le peuplement d'*Agathis montana* au sein de la réserve du Mont Panié, notamment sa dynamique. L'objectif est de déterminer ou d'écarter des causes de la mortalité observée.

Afin de répondre à cet objectif, trois axes d'étude composent cette étude : (i) Déterminer les signes morphologiques caractérisant une perturbation au niveau des individus vivants. Ce travail est nécessairement précédé d'une description générale de l'ontogénèse de l'espèce. (ii) Mettre en place un indice architectural (IA), reflétant l'état sanitaire des individus. La distribution de l'IA au sein du peuplement est également exposée. (iii) Caractériser la dynamique de population et la mortalité du peuplement et considérer les relations existantes entre la dynamique du peuplement de kaori, la mortalité observée et des facteurs exogènes (variables micro-environnementales) et endogènes.

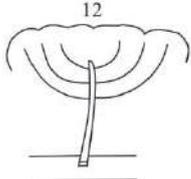
	Phyllotaxie opposée-décussée		Mort d'apex	 <p>12</p> <p>Complexe réitéré total (CRT) Le numéro indique le nombre d'UC qui a édifié le CRT Planches 2, 3 et 5: les A2 dessinés correspondent au nombre d'A2 effectivement en place</p>
	UC défeuillée avec épiderme		Feuille	
	UC défeuillée avec rhytidome		Cicatrice foliaire (schéma)	
	Ramification à symétrie bilatérale		Cicatrice foliaire (dessin)	
	Ramification à symétrie radiale		Chaton mâle	
	Arrêt de croissance ; le numéro indique le nombre de paire de cicatrices de cataphylles		Cône femelle	

Figure 1 : Légende utilisée pour les dessins et schémas.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Site d'étude

Le Mont Panié repose sur une unité géologique composée d'anciennes roches sédimentaires (schistes) partiellement métamorphisées (micaschistes, gneiss) généralement siliceuses et acides (Latham *et al.*, 1978). Les sols sont peu évolués et sont très sensibles à l'érosion lorsque la couverture végétale est éliminée (Nasi *et al.*, 2002). On estime que les précipitations sont au moins de l'ordre de 3500 mm à 5000 mm / an au niveau des crêtes (carte météo France, in: Anonyme, 2012). L'ancienne station météorologique de l'ORSTOM a cependant mesuré à plusieurs reprises des précipitations annuelles supérieures à 10 m (Nasi *et al.*, 2002). Les versants, en particulier les versants Est, sont soumis à des vents violents pouvant atteindre facilement les 180-200 km/h, notamment pendant la saison cyclonique (Veillon, 1976). On note par ailleurs le passage de dix-huit cyclones dans la zone du massif du Panié depuis 1959 (Caudmont & Maitrepierre, 2007). Le microclimat des hautes altitudes du massif du Panié est singulier dû à l'effet Massenerhebung¹ (Nasi *et al.*, 2002). Des brouillards sont fréquents entre 600 m et 1500 m au cours de la journée permettant à des formations montagnardes, appelées oro-néphéliphiles (Virot, 1956) ou forêts denses sempervirentes humides d'altitude (Morat *et al.*, 1981) ou encore « montane cloud forests » de s'installer.

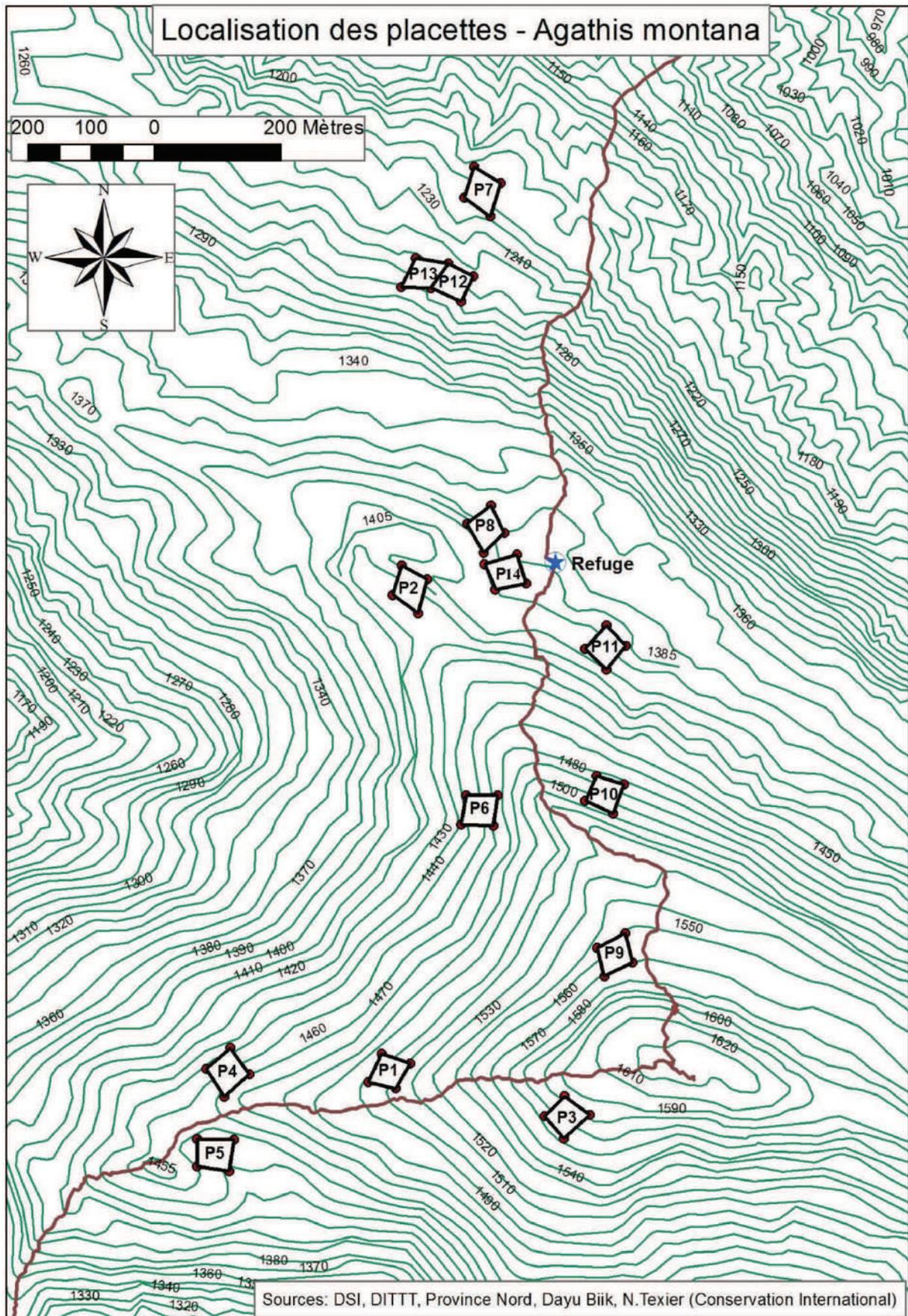
La zone d'étude s'est restreinte aux zones où la végétation arborée est dense et majoritairement structurée par *Agathis montana*, appelée ici « forêt à kaori ». Etablies par des mesures directes sur le terrain, les zones de forêt à kaori se définissent par (i) des pentes inférieures à 35° en moyenne et (ii) une altitude supérieure à 1150 m sur le versant Est et supérieure à 1400 m sur le versant Ouest.

2.2. Approche architecturale

Des observations, accompagnées de dessins et de schémas légendés (figure1), ont été effectuées sur 27 individus, depuis la plantule jusqu'à l'arbre sénescant. Les différentes catégories d'axes aux différents stades de développement ainsi que l'apparition du phénomène de réitération*² dans l'ontogénèse ont été étudiées en particulier. Ces observations ont permis de définir l'unité architecturale* et l'unité minimale* de l'espèce. La description des

¹ Variation de la limite de la flore arborescente entre les montagnes isolées et les massifs montagneux, dû (i) à un gradient de température plus prononcé près des montagnes isolées de 0.8°C par 100 m au lieu de 0.6°C en moyenne, entraînant l'abaissement de l'altitude moyenne de formation des masses nuageuses et (ii) à l'action du vent.

² * mot défini dans le glossaire



Carte 2 : Localisation des placettes aléatoires au sein de la réserve de nature sauvage du Mont Panié.

catégories d'axes et des complexes réitérés s'est appuyée sur les éléments singuliers les distinguant les uns des autres et ne revêt donc pas un caractère exhaustif. La comparaison des structures morphologiques entre les arbres sains et les arbres « perturbés » a permis de dresser une liste de caractères morphologiques liés à des perturbations.

L'examen des arbres sur pied a été effectué grâce à des jumelles (10*40) et aux techniques classiques de grimpe déployées par les élagueurs (baudrier, corde, mousquetons, fausse-fourche). Des complexes réitérés totaux (CRT) ont été prélevés sur trois individus pour une analyse plus fine de leur morphologie.

2.3. Développement d'un indice architectural

A partir des éléments morphologiques caractérisant les individus « perturbés », un indice architectural (IA) reflétant l'état des individus, a été développé. L'IA, qui devait être compréhensible et répétable par les guides locaux, comprend cinq modalités de notation détaillées dans la partie résultat.

L'IA a été testé quantitativement sur 112 individus d'*Agathis montana* ayant un DBH supérieur à 10 cm, en notant le nombre de CRT séquentiels et non séquentiels morts et vivants. Ces observations ont été effectuées sur la totalité de l'individu pour les individus ayant une cime peu développée et sur deux branches maitresses situées en haut de la couronne et orientées vers le Nord et vers le Sud pour ceux dont la cime est plus développée. Suite à l'analyse architecturale et à cause des conditions d'observations difficiles dues à la météorologie, les CRT ont été décomposés en deux groupes : les CRT faisant approximativement plus de 1 m de long ou plus de 5 cm de diamètre à leur base, appelés « grand » CRT et les « petits » CRT ne correspondant pas aux critères précédents.

2.4. Ecologie et dynamique du peuplement

Placettes d'étude

A l'aide du logiciel ArcGis, un quadrillage de carrés de 50 m de côté a été créé dans les zones de forêt à kaori. Quatorze cases situées à une distance inférieure ou égale à 200 m du chemin de randonnée ont été sélectionnées aléatoirement. La zone échantillonnée représente ainsi 3,9 % de la superficie du quadrillage.

La superficie de 2500 m² (50*50 m) pour les placettes relève d'un compromis entre l'effort d'échantillonnage et le nombre d'arbres échantillonnés par placette (une vingtaine d'arbres atteignant la canopée en moyenne).

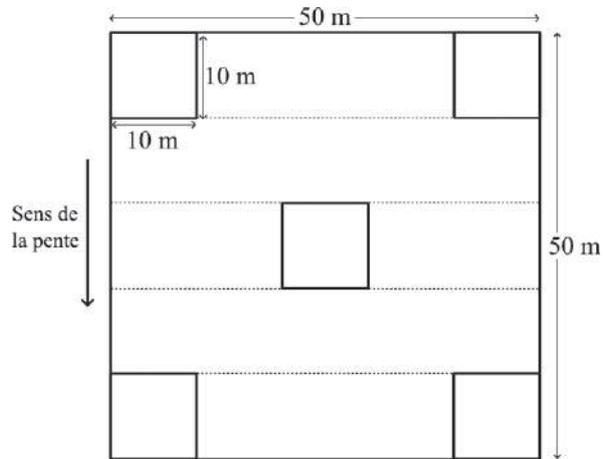


Figure 2 : Schéma d'une placette (50*50m) et des cinq sous-placettes (10*10 m). Les traits en pointillés représentent les bandes perpendiculaires à la pente, matérialisées par de la rue-balise.

Sur le terrain, la délimitation exacte a été ajustée en fonction des conditions de terrain, en excluant si possible les grands ruisseaux (carte 2).

Mesures de terrain

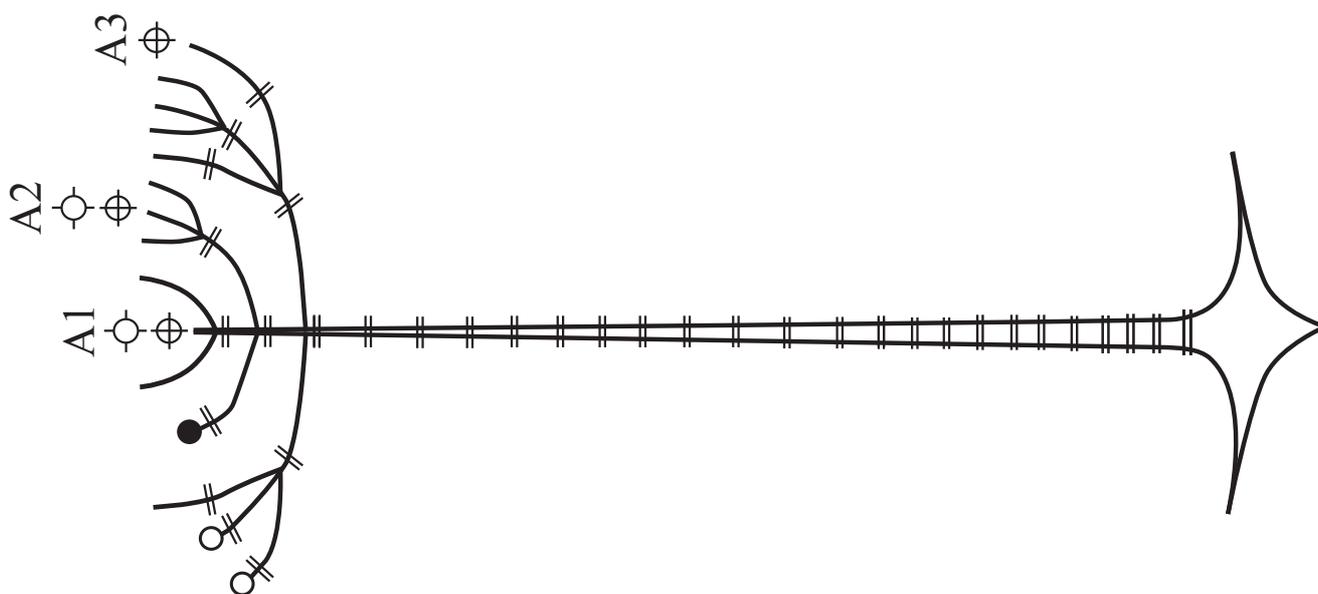
Chaque placette a été subdivisée en cinq bandes de 500 m² (50 * 10 m), orientée perpendiculairement à la pente (figure 2). Les mesures ont été effectuées par trois à six opérateurs entre septembre et octobre 2012.

Pour chaque placette, les coordonnées géographiques et l'altitude moyenne de la placette ont été notés selon la précision du GPS (Garmin, modèle eTrex Dakota 10).

A l'intérieur de chaque placette, tous les individus d'*Agathis montana* (vivants ou morts) ayant un diamètre à hauteur de poitrine (DBH, 130 cm du sol) supérieur à 10 cm ont été étiquetés. Le seuil de 10 cm de DBH a été choisi car, pour ce diamètre, les *Agathis montana* ont débuté la mise en place de leur cime. Le DBH a été calculée à partir de la mesure de la circonférence juste sous l'emplacement de l'étiquette, à 1.30 m du sol, avec un mètre-ruban. Cette circonférence a été transformée en diamètre (DBH) par la formule : circonférence / π . Pour chaque individu, a également été mesuré : (i) la plus forte pente entre deux points situés à 5 m diamétralement opposés du tronc, à l'aide d'un clinomètre, (ii) le pourcentage de sol nu sans mousses, lichens et litière dans les 5 m autour du tronc de l'arbre. Les rochers recouverts de mousse ont également été pris en compte comme sol nu. L'estimation du sol nu peut témoigner d'une érosion récente. La distance de 5 m autour du tronc a été choisie car (i) des racines nourricières se développent dans les 5 m autour du tronc, même pour les plus gros individus, (ii) la projection au sol de la cime de l'arbre possède un diamètre généralement compris entre 10 et 15 m. Enfin, une notation (indice architectural, IA) a été donnée pour chaque individu.

De plus, cinq sous-placettes de 100 m² (10 * 10 m) par placette sont mises en place afin d'évaluer la régénération (quatre sont situées dans les coins et une se situe au centre (figure 2)). Tous les *Agathis montana* inférieurs à 10 cm de DBH sont mesurés à travers leur circonférence à 130 cm du sol (DBH) dans le cas d'individus supérieurs à 140 cm de hauteur, ou leur hauteur totale pour les individus inférieurs à 140 cm de hauteur. Par ailleurs, pour chaque sous-placette est noté (i) l'altitude, (ii) la plus forte pente, mesurée entre deux côtés de la sous-placette, (iii) le pourcentage de sol nu, selon les critères cités *ci-supra*. Afin d'apprécier le caractère supposé héliophile de l'espèce, est évalué le recouvrement (en %) au sol de la strate herbacée (< 1,4 m, incluant la strate muscinale), de la strate arbustive (1,4-8 m) et de la strate arborée (> 8m).

		Axe 1	Axe 2	Axe 3
Structure		Monopodiale		
Croissance I	Modalité	Rythmique		
	Direction I	Orthotrope		
	Direction II	Vertical	Tendance à l'affaissement avec la formation des UC successives	Tendance à un léger affaissement avec la formation des UC successives
	Durée de vie	Indéterminée	Environ 4-5 UC ; maximum 7-8 UC	2 à 4 UC
UC	Longueur	5 à 20 cm environ	1,5 à 3 fois plus long que A1 : 20-25 cm en moyenne ; les UC successives sont de plus en plus courtes	Similaire à A2
Ramification	Modalité	Rythmique		-
	Chronologie	Immédiate		-
	Localisation	A l'aisselle des dernières cataphylles situées à la base de l'UC (basitonie)		-
	Nb d'axes latéraux / UC	4 (parfois 5 à 6)	4	-
	Elagage	UC n-6 à n-2	UC n-4 à n-2	-
Symétrie	Foliaire	Radiale		
	Ramification	Radiale		-
Feuilles	Phyllotaxie	Opposée-décussée		
	Forme	Simple, sub-sessile, lancéolée, à marge entière avec l'apex obtus à arrondi et à base obtuse	Simple, sessile, elliptique à lancéolée à marge entière avec l'apex obtus à arrondi et à base obtuse	Simple, sub-sessile, elliptique à marge entière avec l'apex obtus à arrondi et à base obtuse
	Durée de vie	Encore en place jusqu'à l'UC n-2 à n	Encore en place jusqu'à l'UC n-3 à n-1	Encore en place jusqu'à l'UC n-3 à n-1
Ecorce		Apparition sur l'UC n-4 à n-2	Apparaît parfois sur les plus anciennes UC	Non
Floraison		Non	Terminale, mâle et femelle	Terminale, mâle



Pl.1: Unité architecturale d'*Agathis montana* (tableau récapitulatif et schéma)

Afin d'estimer l'âge d'un arbre adulte de canopée, un échantillon de 150 g de bois de cœur d'un individu mort sur pied et mesurant 80 cm de DBH, a été prélevé et envoyé à GNS Science en Nouvelle-Zélande pour une datation au ^{14}C .

2.5. Analyses

Architecture

Le test de Pearson a été utilisé pour évaluer les corrélations entre les données quantitatives liées à la réitération des individus, leur DBH et leur indice architectural.

Ecologie et dynamique du peuplement

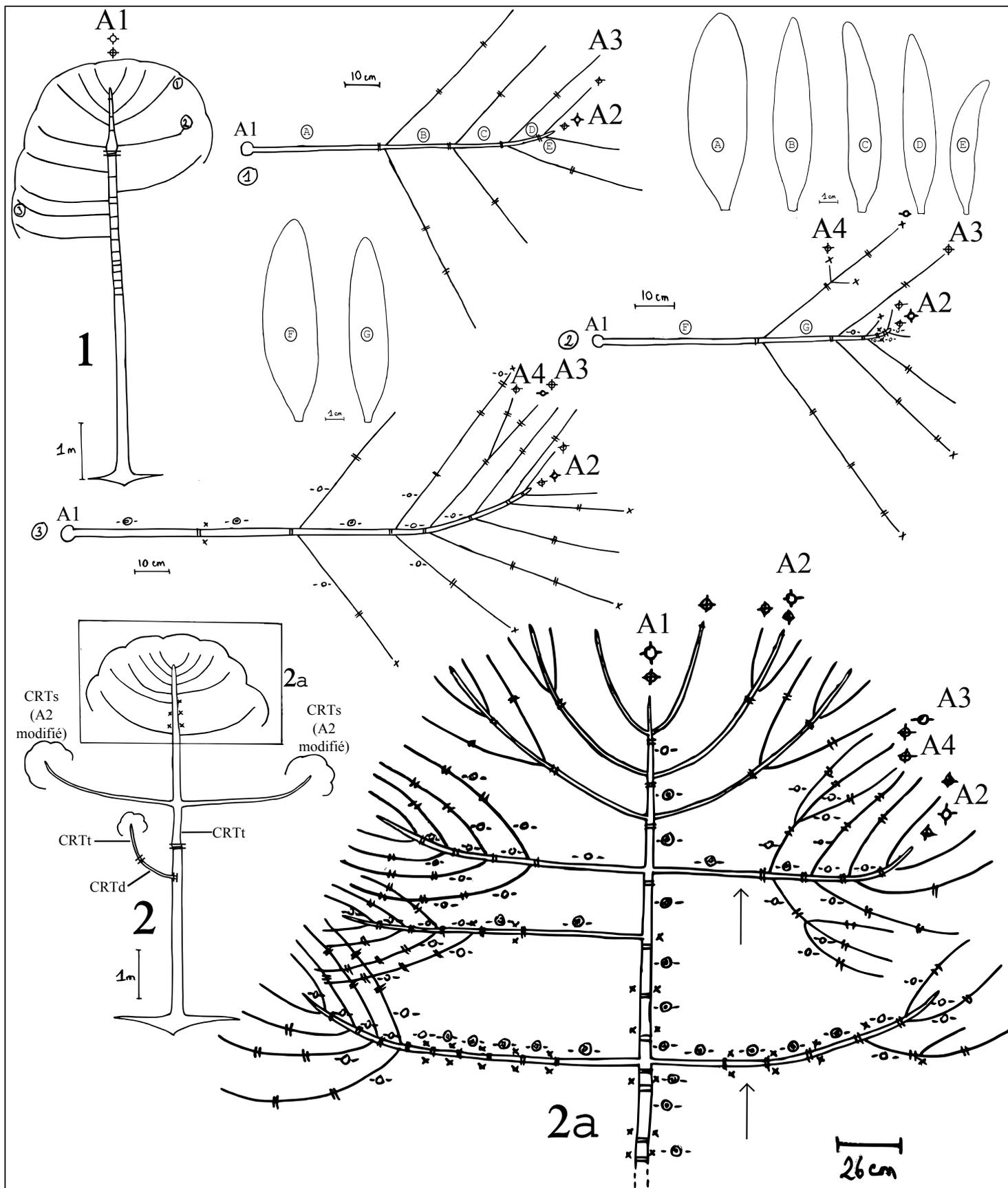
L'exploration statistique des données a été effectuée en utilisant une analyse en composante principale (ACP, package *ade4*, fonction *dudi.pca*).

Les observations ont conduit à classer les arbres inférieurs à 10 cm de DBH dans la strate du sous-bois, ceux compris entre 10 et 30 cm de DBH dans la strate de sous-canopée (5 à 10 m) et ceux de DBH supérieur dans la canopée d'une hauteur comprise entre 10 et 20 m.

Afin de connaître la significativité des corrélations entre les variables environnementales (altitude, pente, sol nu et recouvrement au sol des strates de végétation) et la mortalité observée, la densité des kaoris et l'IA, (i) des tests de corrélation de Pearson ont été effectués sur les données à l'échelle des sous-placettes, (ii) des tests de Spearman ont été effectués sur les données à l'échelle des placettes et (iii) une fonction GLM a été utilisée pour mettre en exergue l'influence de la pente et de la présence de sol nu autour des troncs sur la mortalité observée des individus et l'IA (codes : `glm(mortalité~pente*sol nu,binomial)` ; `glm(IA~pente*sol nu, gaussian)`).

Afin de mettre en exergue les relations entre les facteurs endogènes (DBH, densité et mortalité des différentes strates), (i) des tests de corrélation de Pearson ont été effectués entre le DBH et l'IA et la mortalité et (ii) des tests de Spearman ont été effectués sur les données à l'échelle des placettes (mortalité, densité des strates de régénération, de sous-canopée et de canopée).

L'agrégation géographique de la mortalité et de la densité des individus adultes est évaluée grâce à un test de Mantel (package *ade4*, fonction *mantel.randtest*) en comparant la matrice de distance des points GPS du centre des placettes avec les matrices de distance des densités des individus adultes et les matrices de distance des mortalités et des densité des différentes strates.



Pl.2: Structure d'axes 2 en cours de métamorphose, avec apparition d'un axe 4.

1. Individu à 900 m d'altitude, versant Est. Cet arbre, situé en sous-bois, possède neuf niveaux de branches en place. Certaines de ces branches réalisent un processus de métamorphose, dont les caractéristiques morphologiques deviennent comparables à un A1. 1.1. Les feuilles successives de cet A2 se réduisent en taille et deviennent lancéolées. Les feuilles A, B, C, D et E sont issues de la deuxième insertion foliaire. 1.2. Les feuilles des premières UC de cet A2 se réduisent en taille et en largeur entre la première et la deuxième UC. Les feuilles F et G sont issues de la cinquième insertion foliaire. La troisième UC est caractérisée par une longueur réduite comparée aux UC précédentes. Les UC des A3 se développant sur cette UC sont largement plus longues. Deux A4 se développent selon une disposition bilatérale sur une des UC d'un A3. 1.3. Une écorce s'est mise en place sur les trois premières UC de cet A2. La quatrième UC de l'A2 est subitement beaucoup plus courte que les UC précédentes. Un A4 se développe sur un A3 de la cinquième UC de l'A2.

2. Individu à 1200 m d'altitude, versant Est. L'actuel tronc de cet individu est issu d'un CRT traumatique, marqué par un décrochement de l'axe à sa base. En-dessous de la zone traumatisée un CRT différé s'est développé. Au-dessus du traumatisme, deux A2 sont restés pérennes et sont morphologiquement identiques à des CRT séquentiels. La partie haute de la cime est composée de six niveaux de branches en place (2a). Les deux flèches indiquent les deux A2 qui présentent des A4 selon une disposition bilatérale. Sur ces A2, on note la mise en place d'une écorce sur les premières UC d'une longueur de leur deuxième UC très réduite comparée à la première UC. La longueur des UC successives suivantes est comparable à la longueur de la deuxième UC. La longueur des UC des A3 est largement supérieure à la longueur des UC des A2. CRTs: CRT séquentiel, CRTt: CRT traumatique, CRTd: CRT différé. Les double traits sur les individus sur pied indiquent le début d'un CRT.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team, 2012).

3. RESULTATS

3.1. Approche architecturale

3.1.1. Eléments ontogéniques

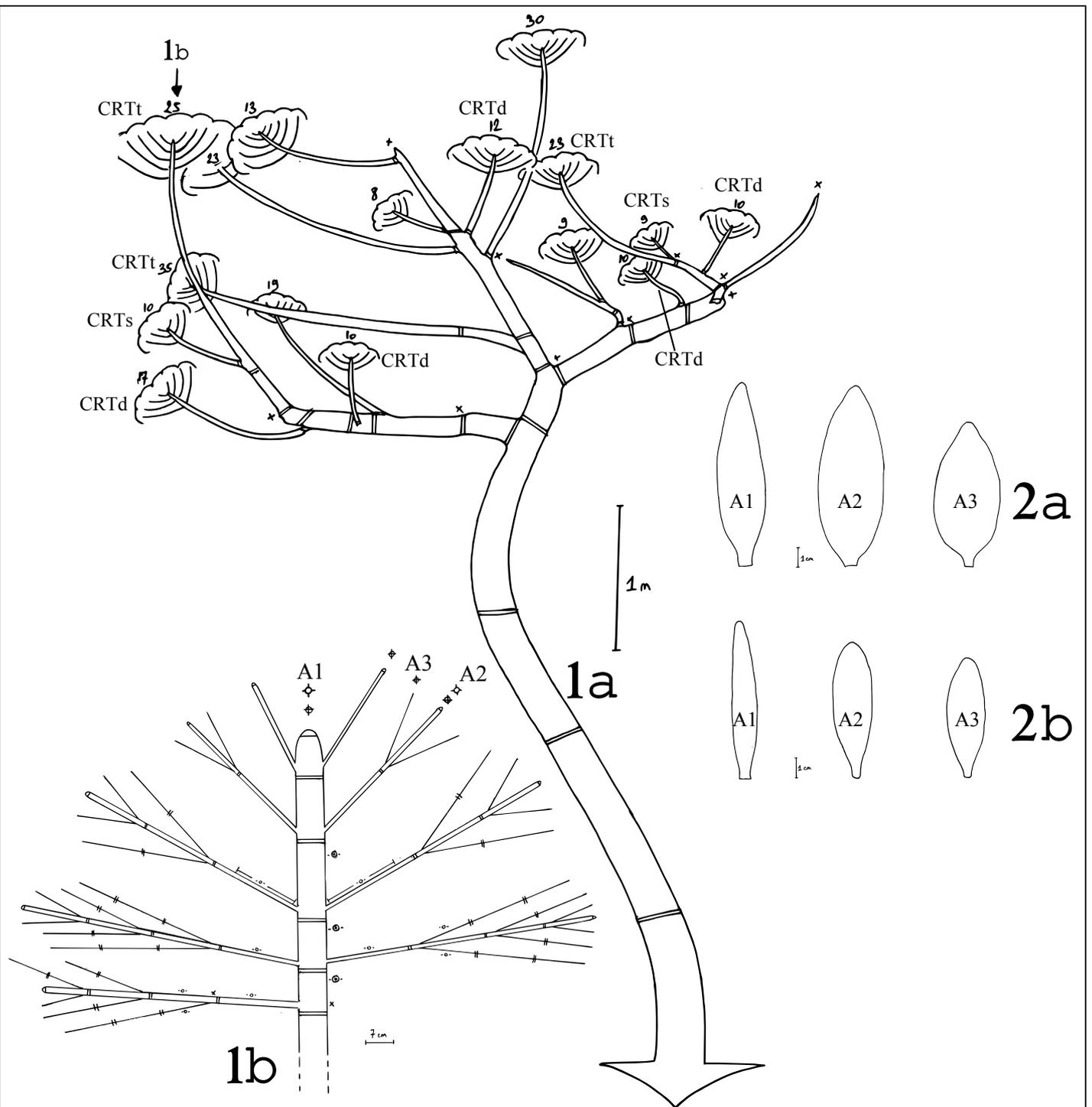
Stades jeunes et unité architecturale

Les stades « plantule » et « juvénile » ainsi que la mise en place des catégories d'axes caractérisant l'unité architecturale de l'espèce sont détaillées en annexe 2. Les premiers stades de vie sont par ailleurs caractérisés par une forte capacité à la réitération traumatique.

L'unité architecturale d'*Agathis montana* (Planche 1 (Pl.1)) est composée de trois catégories d'axes monopodiaux*, orthotropes, à croissance rythmique* et à phyllotaxie opposée-décussée. La ramification des axes est immédiate et basitone*, à croissance rythmique, et se dispose d'une manière opposée-décussée. Les chatons mâles sont portés par l'extrémité des axes 2 (A2) et des axes 3 (A3). Les cônes femelles prennent naissance à l'extrémité des A2, à la place du développement de la deuxième UC. Une fois la floraison exprimée, l'apex des A2/A3 n'est pas repris par un relais sympodial*. Les caractéristiques de la floraison, le développement orthotrope, la croissance rythmique et monopodiale du tronc, des branches et des rameaux permet de rattacher *Agathis montana* au modèle architectural de Rauh.

La mise en place du houppier et l'arbre adulte

Lorsque l'individu émerge du sous-bois, il mesure 5-6 m de hauteur et environ 10 cm de DBH. Les feuilles adoptent alors progressivement leur forme adulte (Pl.3, fig.2a et 2b). Sur deux individus de cette taille (Pl.2), des modifications morphologiques de certains A2 portés par le tronc ont été observées : (i) les feuilles de l'A2 deviennent au fur et à mesure des UC successives plus petites et lancéolées (Pl.2, fig. 1-1 et 1-2), (ii) un nouvel ordre de ramification (A4), monopodial, orthotrope, basitone, à développement immédiat, à croissance rythmique et à phyllotaxie opposée-décussée, apparaît sur quelques A3 de manière bilatérale, avec en parallèle les UC de l'A2 qui deviennent brutalement de plus en plus courtes ; les UC des A3 dépassent alors assez largement les UC de l'A2 (Pl.2, fig. 1-2, 1-3 et 2a), (iii) la mise en place d'une écorce sur les premières UC de l'A2 (Pl.2, fig. 1-3 et 2a). Suite à cette métamorphose, l'A2 peut rester pérenne sur le tronc (Pl.2, fig.2). Il est alors



3	CRT séquentiels		CRT différés	
	Axe 2 modifié	CRT séquentiel	CRT différé	CRT traumatique
Origine et localisation du point de croissance	Apparaît à partir d'un bourgeon à développement immédiat. Il constitue au départ la ramification d'un axe 1.	Apparaît à partir d'un bourgeon latent sur un axe 1. Il se développe sur une zone en croissance, à proximité des anciennes insertions des A2 d'une UC, généralement à 1 à 2 m de l'apex en croissance.	Apparaît à partir d'un bourgeon latent sur un axe 1. Il se développe aléatoirement sur une zone qui n'est pas en croissance, en retrait, parfois fort, des apex des axes.	Apparaît à partir d'un bourgeon latent sur un axe 1. Il se développe juste en retrait du traumatisme de l'axe, aléatoirement sur une UC.

Pl. 3: 1. Individu de 7 m de hauteur, situé en milieu relativement ouvert à 1350 m d'altitude versant Est. L'individu est caractérisé par des apex morts de différentes branches maitresses et le développement de CRT traumatiques. cet individu a été traumatisé à plusieurs reprises. Des CRT séquentiels prennent place dans son houppier soulignant l'expansion de la couronne. Les UC des CRT se développent bien en taille et en diamètre (fig.1b). On note également le développement de CRT différés. CRTs: CRT séquentiel, CRTt: CRT traumatique, CRTd: CRT différé. Les double trait sur l'individu sur pied représentent le début d'un CRT.

2a. Feuilles de la deuxième insertion foliaire d'un individu de 2 m de hauteur sur les axes 1 (A1), 2 (A2) et 3 (A3). 2b. Feuilles de la deuxième insertion foliaire d'un CRT d'un individu adulte (12 m de hauteur), sur les catégories d'axe 1 (A1), 2 (A2), et 3 (A3).

3. Tableau distinguant les CRT en fonction de leur origine et de la localisation de leur croissance.

morphologiquement semblable à un complexe réitéré total (CRT). Cette métamorphose n'a jamais été observée aux hautes altitudes de la réserve du Mont Panié, en partie dû au faible nombre d'individus se trouvant à ce stade précis de développement.

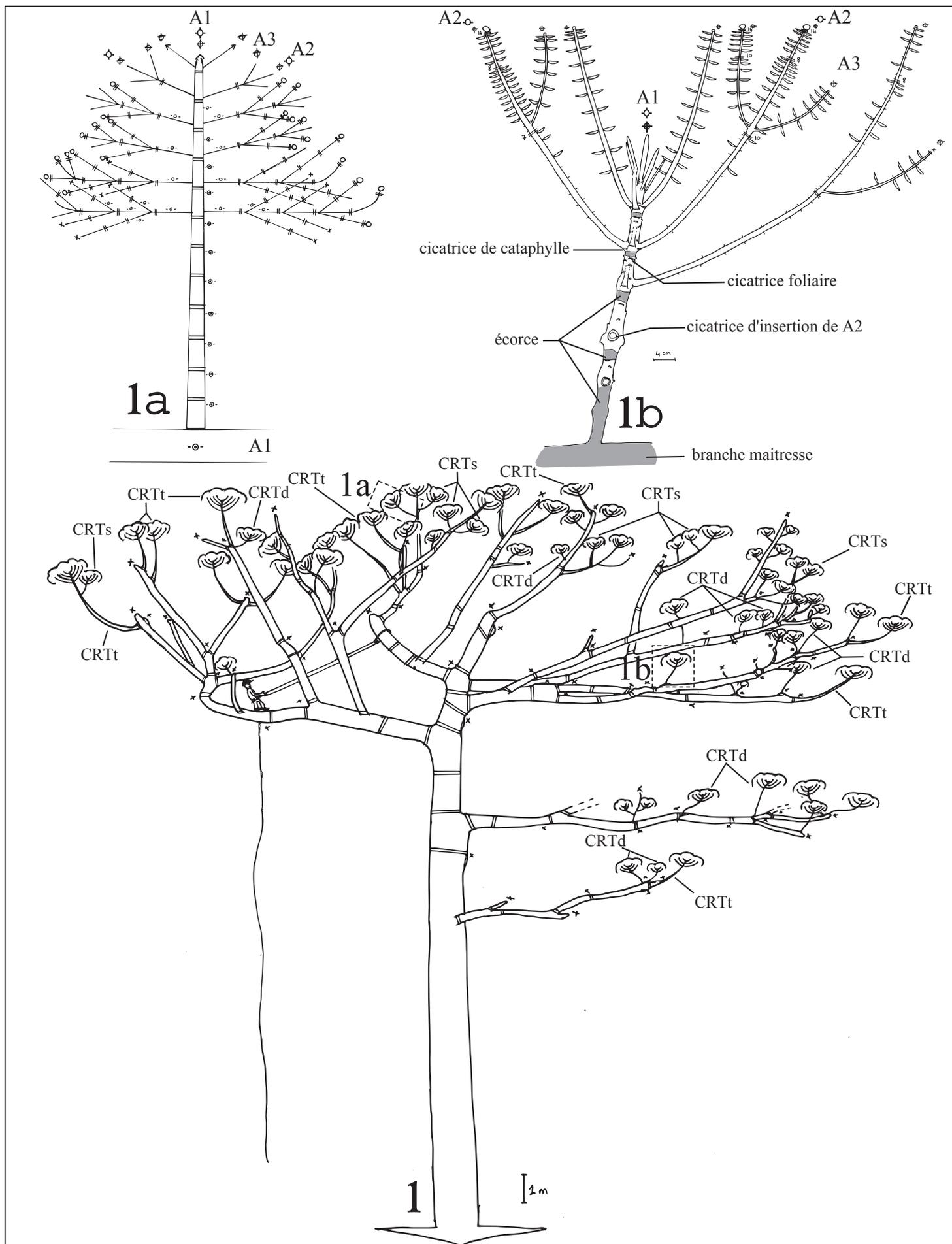
L'édification de la cime des individus s'effectue également par l'apparition de complexes réitérés totaux (CRT) séquentiels à partir de bourgeons latents situés au niveau de cicatrices d'insertions des A2. Ils apparaissent entre un à deux mètres de l'apex du tronc ou de CRT en croissance (Pl.3, fig.1a). A l'apparition du CRT séquentiel, l'A1 est feuillé et met en place deux à quatre A2 basitones, selon une disposition opposée-décussée dès la deuxième voire parfois la première UC. Les A3 apparaissent un peu plus tard, après la formation de trois à cinq UC de l'A1. Ce processus d'édification de la cime se répète jusqu'au stade mature de l'individu.

Les premiers CRT séquentiels mettant en place le houppier sont généralement assez courts (Pl.3, fig.1.a ; Pl.4, fig.1 ; Pl.5, fig.1 et 2). Les suivants sont d'abord plus longs, généralement de deux à trois mètres de long, puis la taille des CRT séquentiels successifs sont de plus en plus courts jusqu'au stade mature (Pl.4, fig.1 ; Pl.5, fig.1 et 2). La longueur des UC de l'A1 des CRT au stade mature est d'environ de 5 à 10 cm, contre 10 à 20 cm de long au début de la mise en place du houppier (Pl.3, fig.1b ; Pl.4, fig.1b).

L'édification de la cime s'accompagne, peu après l'apparition des CRT séquentiels, de l'apparition de CRT différés (Pl.3, fig.1a), morphologiquement identiques aux CRT séquentiels (Pl.4, fig.1b). Ils apparaissent aléatoirement sur des UC d'anciennes parties du houppier qui ne sont pas dans une phase de croissance. Leur apparition s'effectue sur n'importe quelle face de la branche (latérale, supérieure ou inférieure ; Pl.3, fig.1a). Leur longueur dépasse rarement deux mètres avant leur élagage. Ils sont très rarement le siège du développement de CRT séquentiels.

L'arbre sénescant

L'arbre est considéré sénescant* lorsque apparaît les premiers CRT ultimes (voir unité minimale*). Ces CRT possèdent les trois catégories d'axes caractéristiques de l'unité architecturale. Toutefois, les UC de l'ensemble des axes se développent moins (environ 5 cm pour A1 et aux alentours de 15-20 cm maximum pour les premières UC des A2 et A3 ; Pl.5, fig.1a, 2a et 2b), les A2 réalisent au maximum 3-4 UC successives et possèdent un développement plus vertical (Pl.5, fig.2a et 2b), les A3 apparaissent plus sporadiquement, se développant sur les deuxièmes UC des A2 au nombre de un ou deux mais généralement pas sur les UC suivantes (Pl.5, fig.1a, 2a et 2b). Les A3 réalisent rarement plus de 2 UC



Pl. 4: 1. Structure d'un arbre adulte. L'individu présente quelques CRT séquentiels, signe d'une expansion de certaines parties de sa couronne. L'arbre présente des apex de branches morts repris parfois par des CRT traumatiques. Dans la partie haute du houppier, quelques CRT différés se développent. Sur les branches basses de l'individu, on note l'absence de CRT séquentiels, un développement assez important de CRT différés et une mortalité des apex. Ces caractères marquent le dépérissement de ces branches qui s'élaguent progressivement. Aucun CRT ultimes n'a été observé dans le houppier de cet individu. Cet arbre est encore vigoureux sur certaines parties de sa couronne, mais tend vers son stade mature. 1. CRTs: CRT séquentiel ; CRTd: CRT différé ; CRTt: CRT traumatique. Les double traits sur l'individu sur pied représentent le début d'un CRT. 1a. CRT séquentiel présentant une floraison mâle. 1b. CRT différé avec floraison mâle.

successives (Pl.5, fig.1a, 1b, 2a et 2b). Enfin, la floraison n'apparaît que vers les premières UC de A1 (3-4ème UC) et est moins abondante.

A l'apparition des CRT ultimes, l'individu perd peu à peu sa capacité à former de nouveaux CRT séquentiels. La couronne de l'arbre ne se développe plus ni en hauteur ni en largeur. Les apex des branches maitresses meurent et les CRT différés se généralisent, se développant de plus en plus vers le centre de la couronne, sur les faces supérieures des branches (Pl.5, fig.1 et 2). Les CRT différés sont alors caractérisés par un diamètre de leur A1 très inférieur à la branche sur laquelle ils poussent (Pl.5, fig.1 et 2). Leur durée de vie est également réduite (cf. le nombre d'UC composant les CRT des individus de la planche 3, fig.1a (adulte) et de la planche 5, fig.1 (sénescents)). Leur taille globale est ainsi diminuée par rapport aux individus ontogénétiquement plus jeunes.

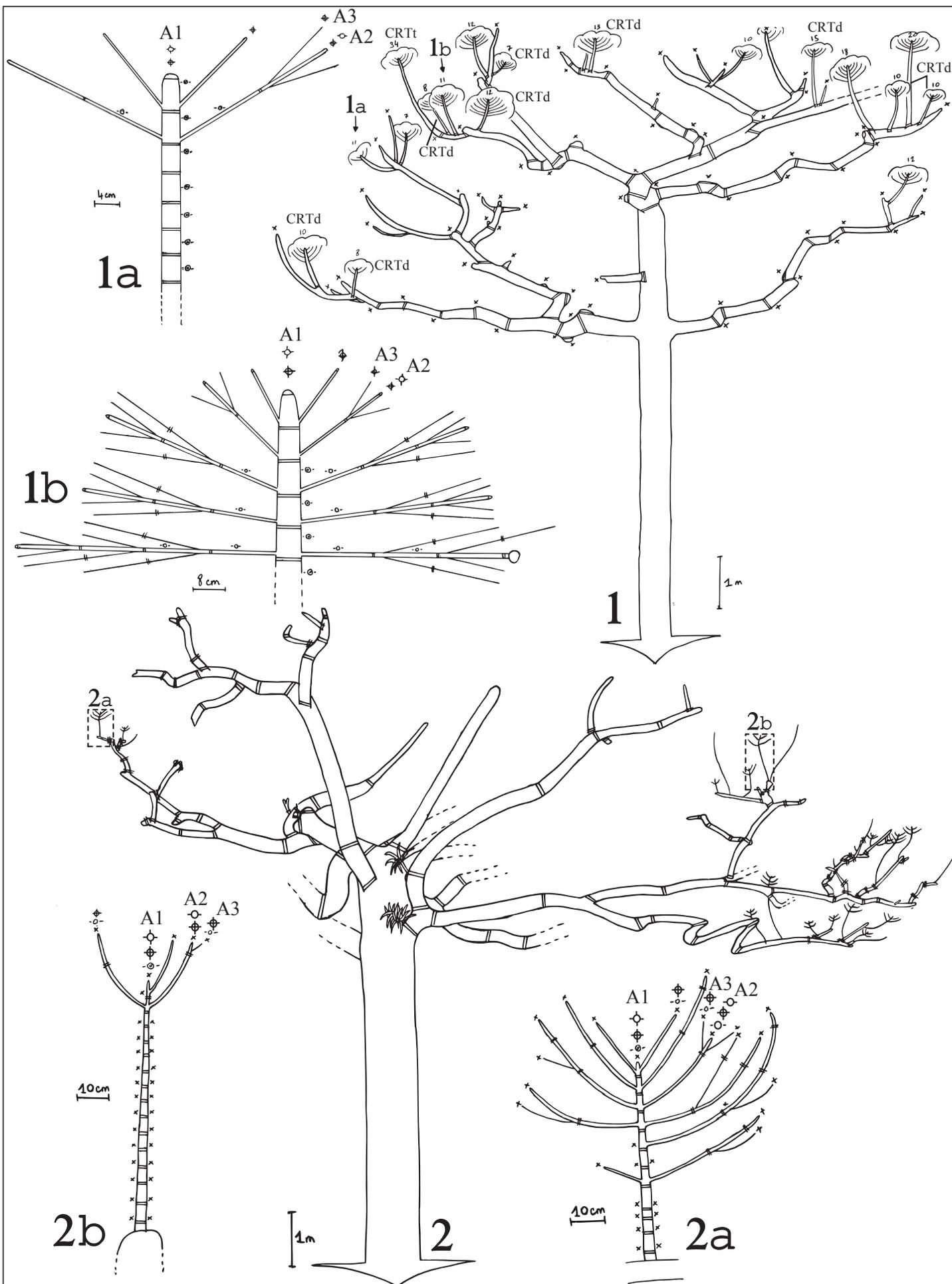
La descente de cime est très progressive : les points de croissance ne se situent pas sur les parties les plus anciennes du houppier (Pl.5, fig.1 et 2).

Dans les stades les plus avancés de la sénescence, la floraison disparaît et certaines branches maitresses meurent complètement avant de s'élaguer en grande partie (Pl.5, fig.2). Finalement, l'arbre perd sa capacité à produire de nouveaux CRT et ceux en place sèchent et meurent (Pl.5, fig.2a et 2b). L'arbre meurt généralement avec une grande partie de son houppier encore en place (Pl.5, fig.2). L'arbre sénescents peut atteindre un âge physiologique très important : l'individu de 80 cm de diamètre daté au ^{14}C aurait entre 1106 et 1317 ans (GNS Science, 2012).

3.1.2. Caractéristiques architecturales des individus « perturbés »

La forte capacité des *Agathis montana* ayant un DBH inférieur à 10 cm à la réitération leur permet de survivre dans beaucoup de situations malgré une végétation de sous-bois parfois très dense. Les caractéristiques architecturales des *Agathis montana* de sous-bois « perturbés » n'a donc pas été discutées par la suite.

Les méristèmes des A1 (tronc, CRT séquentiel) meurent fréquemment dès que l'individu dépasse les cinq à six mètres de hauteur (Pl.3, fig1a, Pl.4, fig.1, Pl.5, fig.1). Des CRT traumatiques prennent alors le relais à partir de bourgeons latents (Pl.3, fig.1a, Pl.4, fig.1). Ils apparaissent aléatoirement sur une des UC proches du traumatisme. Ils sont morphologiquement identiques aux CRT séquentiels. L'ensemble des individus étudiés présentaient un pourcentage important de CRT traumatiques dans leur houppier. Les conditions climatiques difficiles (cyclones, vents violents toute l'année) semblent être à l'origine du développement de ces CRT traumatiques. Leur présence, supposée



Pl. 5: 1. Individu sénescant à 1350 m d'altitude, versant Est. L'individu présente une mortalité très importante de l'apex de ces branches, une multiplication de CRT différenciés dans sa couronne et quelques CRT ultimes (1a). Les CRT se développent dans les parties distales du houppier. 1b. CRT différencié vigoureux avec présence d'une floraison mâle. 2. Arbre mort dans l'année, à 1400 m d'altitude, versant Est. L'individu ne possède que des CRT différenciés dans son houppier qui se sont développés sur les parties plutôt distales de la couronne. Tous les CRT sont ultimes. 2a et 2b. CRT ultimes différenciés.
 CRT: CRT traumatique, CRTd: CRT différencié. Les double traits sur les individus sur pied représentent le début d'un CRT.

majoritairement induite par les conditions naturelles du milieu de vie, n'a donc pas été considérée comme un critère très intéressant pour caractériser les arbres « perturbés ».

Ainsi, les principales caractéristiques des arbres « perturbés » sont (i) une mortalité importante de CRT encore en place et des apex des branches maitresses, (ii) un développement des CRT en retrait des parties distales de la couronne, notamment chez les arbres à la couronne peu développée, (iii) l'absence de CRT séquentiels chez les individus non sénescents, (iv) des UC courtes et fines, (v) rarement plus de quatre niveaux d'A2 sur les CRT, (vi) la réduction du développement des A3 chez les individus non sénescents, (vii) un développement réduit des A2 et A3 et (viii) une défoliation totale des A2 et A3 avant leur décurtation (tableau 1). Par ailleurs, aucun jaunissement généralisé de la couronne n'a été observé.

3.2. Indice architectural

3.2.1. Développement de l'indice architectural

La caractérisation de la sénescence et des CRT ultimes a malheureusement été effectuée après les phases de terrain accordées au développement de l'indice architectural (IA) et à la mise en place des placettes. Ces critères n'ont donc pas été retenus dans les modalités de notation de l'IA.

Modalités de notation

Les critères ont été sélectionnés pour leur facilité d'observation dans les conditions de brouillards denses et fréquents caractérisant la météorologie de l'écosystème d'altitude du Mont Panié. Ainsi, les critères choisis pour caractériser les individus concernent (i) la mortalité des CRT, (ii) la présence de CRT séquentiels et de « grands » CRT (développement supérieur à 1 m de long ou faisant plus de 5 cm de diamètre à la base) dans le houppier et (iii) le nombre de niveaux d'axes 2 présents sur les CRT. Les « grands » CRT correspondent, d'après les critères sélectionnés, soit à des CRT vigoureux, dont les UC se développent bien, soit à des CRT à vie longue.

Score 1 : L'individu arbore un feuillage consistant et relativement épais. Les CRT sont vigoureux (UC bien développées) et au moins 80 % de ceux-ci possèdent plus de 3 niveaux d'A2 en place. Moins de 20 % des apex des branches maitresses sont morts. Plus de 50 % des CRT vivants sont des « grands » CRT ou sont des CRT séquentiels.

Score 2 : Un nombre un peu plus important d'apex de branches maitresses sont morts ainsi que 10 à 20 % de l'ensemble des CRT. Le feuillage est encore bien épais : les CRT possèdent

	Arbre en expansion	Arbre en régression		
		Arbre "perturbé"	Arbre sénescant	
Mortalité de l'apex des branches maitresses	Moins de 30 %	Plus de 30-50 %	Plus de 50 %	
Mortalité des CRT	Faible	Fort	Faible à moyen	
Localisation des points de croissance	Apex des branches maitresses principalement	En retrait, parfois fort, de l'apex des branches maitresses	En retrait de l'apex des branches maitresses	
Présence de CRT séquentiels	Moyen	Faible à nul	Non	
Nombre de CRT par branche maitresse	Moyen	Faible (pas de réaction) à fort (forte réaction)	Faible	
CRT	UC	Moyennement longues à longues (5 à 10 cm pour A1), assez larges (3 à 5 cm pour A1)	Petites (3 à 5 cm pour A1), fines (2-3 cm pour A1)	
	Mise en place de l'écorce	Sur UC n-5 à n-2 de A1	Sur UC n-2 à n de A1	
	Niveaux d'A2 en place	Au moins 4, jusqu'à 8-9	Rarement plus de 4	2 à 6 maximum
	Croissance des A2	4-5 UC successives, jusqu'à 8 UC	Rarement plus de 3-4 UC successives	Rarement plus de 4 UC successives
	Présence des A3	4 par UC de A2	2 à 4 par UC de A2	2 à 4 par UC de A2. Raréfaction (1 ou 2 par UC de A2) ou absence en fin de vie
	Croissance des A3	3 à 5 UC successives	2-3 UC successives	1-2 UC successives
	Défoliation / décurtation	Décurtation avant la défoliation totale des A2/A3	Parfois défoliation totale de A2/A3 avant leur décurtation	Rare défoliation totale de A2/A3 avant leur décurtation

Tableau 1 : Caractéristiques architecturales des arbres dont la cime est en expansion et des arbres dont la cime est en régression (arbre « perturbé » ou arbre sénescant).

	CRTs	CRTV	CRTns	CRTM
Indice architectural	*** -0,46	*** -0,60	*** 0,53	*** 0,68
DBH	-	* (1) 0,22	** (1) -0,28	-

*** p-value<0,001 ; ** p-value<0,01 ; * p-value<0,05

Figure 3 : Significativité du test de Persaon entre le phénomène de réitération et sa mortalité et l'indice architectural et le DBH des individus supérieurs à 10 cm de DBH.

CRTs : Taux de complexes réitérés totaux (CRT) séquentiels au sein du houppier ; CRTV : Taux de « grands » CRT ; CRTns : Taux de « petits » CRT non séquentiels ; CRTM : Taux de mortalité des CRT. (1) Résultat non significatif pour DBH > 30 cm.

encore au moins 3 niveaux d'A2 dans leur grande majorité et les 2 à 3 dernières UC des A2/A3 sont feuillées.

Score 3 : Plus de 50 % de l'apex des branches maitresses sont mortes. La mortalité des CRT est également bien plus importante, avoisinant les 40 %. Certains CRT sont moins feuillés : ils possèdent moins de 3 niveaux d'A2 et/ou les feuilles ne sont présentes que sur la dernière UC formée des A2/A3.

Score 4 : L'apex de quasiment toutes les branches maitresses est mort. Environ 50 % ou plus des CRT sont morts, notamment les « grands » CRT. Très peu voire pas du tout de CRT séquentiels sont présents. On observe dans la plupart des cas le phénomène de descente de cime avec une multiplication de petits CRT se développant de plus en plus vers le centre de l'arbre et un élagage des CRT les plus périphériques. Les CRT les plus développés portent un feuillage peu épais avec des feuilles situées sur les dernières unités de croissance des A2/A3.

Score 5 : L'apex de l'ensemble des branches maitresses est mort. Le houppier s'est considérablement réduit avec l'élagage important de branches maitresses. Un pourcentage très important de CRT différenciés est mort ou s'est déjà élagué. L'individu possède très peu de CRT feuillé, lui donnant un aspect dégarni.

Les scores 1 et 2 caractérisent des individus plutôt vigoureux. Les scores 4 et 5 caractérisent des individus soit sénescents, soit en dépérissement, qui réagissent à la perturbation (score 4) ou non (score 5). Le score 3 est intermédiaire.

Relations quantitatives entre indice architectural, DBH, phénomène de réitération et mortalité des CRT (figure 3)

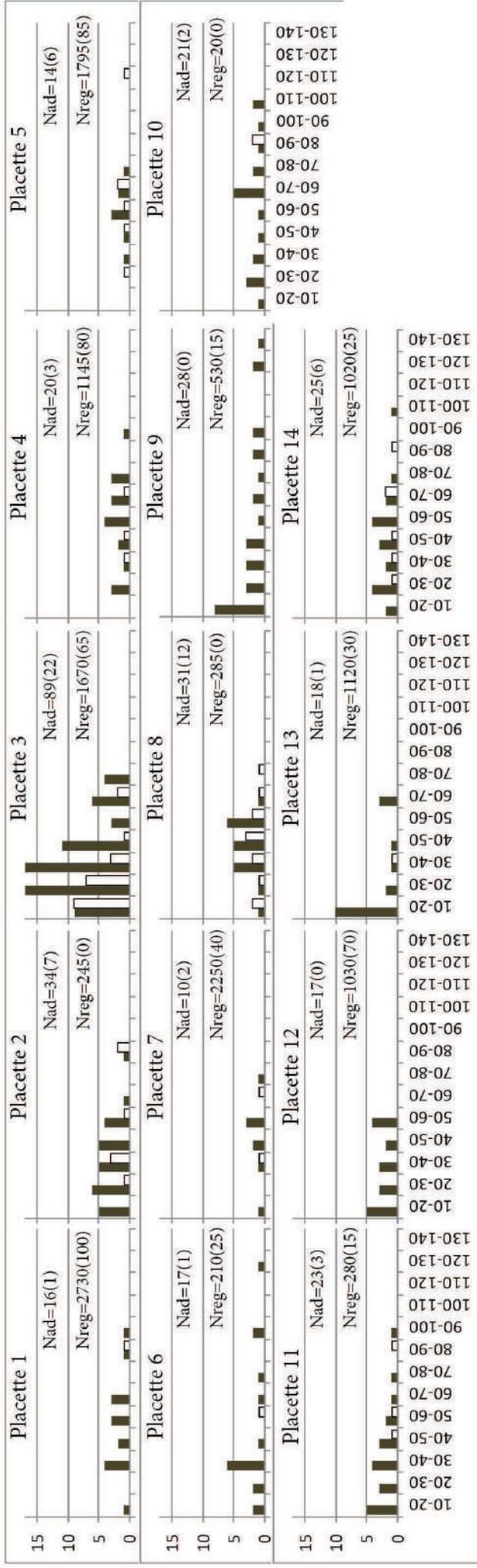
Les relations sont en adéquation avec les modalités de notation de l'IA. Ainsi, un indice faible est corrélé à un pourcentage important de CRT séquentiels et de « grands » CRT au sein du houppier. Un indice élevé est corrélé à une mortalité importante des CRT et à un pourcentage élevé de « petits » CRT au sein du houppier.

Les individus de sous-canopée (DBH<30 cm) ont un taux de « petits » CRT non séquentiels important et un taux de « grands » CRT faible.

3.2.2. L'indice architectural dans le peuplement

Sur l'ensemble des arbres vivants échantillonnés (N=299), 29,8 % possèdent un score de 1, 30,4 % un score de 2, 16,4 % un score de 3, 17 % un score de 4 et 6,4 % possèdent un score de 5.

Figure 4 : Structure de population d'*Agathis montana* au sein des 14 placettes



L'axe des ordonnées représente le nombre d'individu. L'axe des abscisses représente les classes de diamètre (de 10 à 140 cm DBH).

Les barres noires représentent les individus vivants par classe de diamètre, les barres blanches, les individus morts.

Nad indique le nombre d'individu supérieur à 10 cm DBH par placette ; Nreg indique le nombre extraoplé d'individu inférieur à 10 cm DBH par placette. Le premier chiffre indique le nombre d'individus vivants, le chiffre entre parenthèse, le nombre d'individus morts.

3.3. Dynamique de population, mortalité et indice architectural

3.3.1. Caractéristiques générales

2904 *Agathis montana* de moins de 10 cm de DBH ont été mesurés au sein des 70 sous-placettes, soit sur 0,7 ha. 363 *Agathis montana* de plus de 10 cm de DBH ont été mesurés et dans les 14 placettes, soit sur 3,5 ha.

La strate de régénération est globalement bien représentée au sein des placettes, avec en moyenne 1045 ± 787 individus inférieur à 10 cm de DBH (valeurs extrêmes : 20 individus pour la placette 10 et 2730 individus pour la placette 1) pour 26 ± 19 individus supérieurs à 10 cm de DBH (valeurs extrêmes : 10 individus pour la placette 7 et 89 individus pour la placette 3) (figure 4). La répartition des classes de diamètre des individus adultes (DBH > 10 cm) entre les placettes est hétérogène (figure 4). Par exemple, on remarque des effectifs importants dans les petits diamètres pour la placette 3, alors que la placette 5 est caractérisée par une absence d'individus de petits diamètre (10-30 cm de DBH) et seulement quelques individus dans les diamètres moyens (40-70 cm de DBH).

La mortalité de la strate de régénération par placette est en moyenne de $3,3 \pm 2,2$ % et celle des individus adultes est en moyenne de $16,3 \pm 12,9$ % (valeurs extrêmes : 0 % pour les placettes 9 et 12 et 42,9 % pour la placette 5). La mortalité totale touche 18,1 % des individus adultes.

3.3.2. Influence des variables environnementales

La strate de régénération (DBH < 10 cm)

La densité des kaoris au sein des sous-placettes est en moyenne de $37,1 \pm 36,6$ individus. Cette densité est inversement corrélée à la présence de sol nu (figure 5) et positivement corrélée au pourcentage de recouvrement au sol de la strate arbustive, en particulier pour les kaoris supérieurs à 1,4 m (figure 5).

La mortalité par sous-placette est en moyenne de $5,1 \pm 1,6$ %. Cette mortalité est significativement plus faible dans des conditions de recouvrement important de la strate arbustive, en particulier pour les individus inférieurs à 1,4 m de hauteur (figure 5).

Les individus adultes (DBH > 10 cm)

La densité n'est pas influencée par les variables environnementales mesurées à l'échelle des placettes (altitude, proximité géographique des placettes).

	DBH<10 cm				0,1<=DBH<10 cm				<1,4m hauteur			
	Totale	Vivant	Mort	Mortalité	Totale	Vivant	Mort	Mortalité	Totale	Vivant	Mort	Mortalité
Strate	*	*	-	***	**	*	-	-	.	.	-	***
arbustive	0,26	0,27	-	-0,52	0,37	0,37	-	-	0,22	0,23	-	-0,52
Sol nu	***	***	**	.	**	**	-	-	***	***	**	.
	-0,5	-0,5	-0,33	0,22	-0,38	-0,37	-	-	-0,48	-0,48	-0,29	0,21

*** p-value<0,001 ; ** p-value<0,01 ; * p-value<0,05 ; . p-value<0,1

Figure 5 : Significativité du test de Pearson entre la densité (totale, des vivants et des morts) et le taux de mortalité des individus inférieurs à 10 cm de DBH au sein des sous-placettes et le recouvrement au sol de la strate arbustive et le pourcentage de sol nu au sein des sous-placettes.

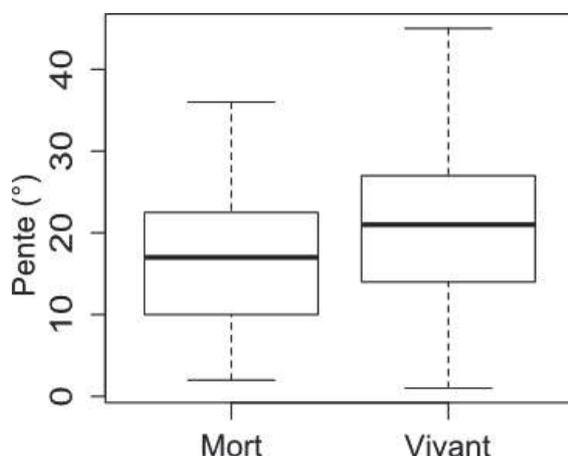


Figure 6 : Distribution de la mortalité des *Agathis montana* > 10 cm de DBH en fonction de la pente. Le trait en gras représente la médiane. Les traits inférieur et supérieur fermant la « boîte » représentent les quartiles. Les traits situés aux extrémités représentent les déciles.

		DBH>=10 cm				10<=DBH<30 cm				DBH>=30 cm			
		Totale	Vivant	Mort	Mortalité	Totale	Vivant	Mort	Mortalité	Totale	Vivant	Mort	Mortalité
DBH<10cm	Totale	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		-0,58	-0,63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Vivant	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		-0,56	-0,61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Mort	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		-0,63	-0,65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Mortalité	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
10<=DBH<30 cm	Totale	/								-	-	-	-
	Vivant	/								-	-	-	-
	Mort	/								**	.	***	*
		/								0,69	0,46	0,85	0,61
	Mortalité	/								*	.	***	**
		/								0,55	-	0,81	0,70

*** p-value<0,001 ; ** p-value<0,01 ; * p-value<0,05 ; . p-value<0,1

Figure 7 : Significativité du test de Spearman entre les densités (totale, des vivants et des morts) et le taux de mortalité des différentes strates d'*Agathis montana*.

La mortalité n'est pas influencée par les variables environnementales mesurées à l'échelle des placettes ni par la présence de sol nu autour de chaque tronc. Elle est légèrement corrélée à la pente : la mortalité est moins importante sur les pentes fortes (figure 6).

L'IA n'est expliqué par aucune variable environnementale.

3.3.3. Influences des facteurs endogènes

La densité des individus adultes n'influence pas la mortalité des individus de la strate de régénération mais influence négativement leur densité (figure 7 et annexe 3).

La densité de la strate de canopée ($DBH > 30$ cm) est positivement corrélée à la mortalité de la strate de sous-canopée ($10 < DBH < 30$ cm) (figure 7). Par ailleurs, la mortalité entre les deux strates est positivement corrélée (figure 7).

Enfin, le diamètre des arbres n'explique pas leur mortalité ni leur IA.

4. DISCUSSION

La mortalité des *Agathis montana* a été caractérisée au niveau de trois strates de végétation (strate de régénération, de sous-canopée et de canopée). En ce qui concerne la strate de régénération, le faible taux de mortalité par sous-placette combiné à sa faible variabilité ne permet pas de discuter solidement de l'influence des variables. Concernant les individus adultes (strate de sous-canopée et de canopée), la mortalité (i) n'est pas agrégative, (ii) elle touche indifféremment toutes les classes de diamètre et (iii) elle ne peut pas être expliquée par les paramètres environnementaux mesurés. Elle est toutefois légèrement moins importante sur les pentes fortes. Par ailleurs, la densité des arbres de canopée influence positivement la mortalité des arbres de sous-canopée.

Au sein de la population échantillonnée, 60 % des arbres vivants sont considérés comme vigoureux (indice architectural 1 et 2) tandis que 24 % sont considérés sénescents ou présentant des signes de dépérissement (indice architectural 4 et 5). Des dynamiques de population hétérogènes caractérisent les placettes, notamment en termes de régénération. Les différentes densités des kaoris adultes ne sont d'ailleurs pas expliquées par la proximité géographique entre les placettes ni par l'altitude. Le faible nombre d'individus supérieurs à 10 cm de DBH par classe de diamètre ne permet pas une interprétation et une comparaison de la structure des individus adultes entre les différentes placettes. La densité de la strate de régénération est (i) inversement corrélée à la densité des kaoris adultes et (ii) est plus importante lorsque le recouvrement au sol de la strate arbustive augmente. Une auto-

corrélation entre la densité des kaoris dont le DBH est compris entre 0,1 et 10 cm et le recouvrement au sol de la strate arbustive est cependant peut être à l'origine de cette corrélation.

Les arbres « perturbés » se caractérisent par la mort des apex des branches maîtresses, la mort des complexes réitérés totaux, le phénomène de descente de cime, la croissance réduite des catégories d'axes, la raréfaction des rameaux et l'absence de jaunissement généralisé du feuillage. Les individus de sous-canopée sont caractérisés par un taux important de « petits » CRT différés dans leur houppier, signalant des difficultés de croissance.

Le développement de CRT différés et l'absence de jaunissement généralisée du feuillage couplés à la mortalité non agrégative des individus permettent d'exclure une attaque subite et massive de ravageurs et/ou de pathogènes comme facteur déclenchant de la mortalité observée (voir aussi annexe 4). Par ailleurs, les observations de terrain ont permis de constater que les individus morts présentaient une dégradation de leur houppier et une pourriture de leur bois à des stades différents. Les individus ne sont donc pas morts à la même période.

La mortalité observée touche aussi bien la strate de régénération que la strate de sous-canopée et la strate de canopée. L'analyse de la dynamique de la population nous a permis de montrer que l'occupation de la canopée par des kaoris probablement millénaires influence largement le développement des individus situés à leur aplomb. D'une part, les kaoris de la strate haute empêchent la strate de régénération de se développer (*i.e.* phénomène de densité-dépendance). Par ailleurs, la strate de régénération montre beaucoup de difficultés pour émerger du sous-bois (*cf.* densité de la strate de régénération *vs.* densité des individus adultes). D'autre part, les individus de la sous-canopée présentent également des difficultés pour atteindre la canopée (*cf.* mortalité/densité-dépendance entre les individus de canopée et de sous-canopée et présence importante de « petits » CRT non séquentiels chez les individus de sous-canopée). Ces observations rejoignent ainsi les constatations de Manauté *et al.* (2003) sur le caractère héliophile du genre *Agathis*. Elles s'accordent aussi en partie avec le modèle développé par Enright *et al.* (1999) sur les Araucariaceae qui signale que les espèces arborescentes de cette famille ont besoin de larges trouées dans la canopée pour se développer et émerger dans la strate haute de la forêt. Enfin, la sénescence des arbres est un des facteurs de la mortalité des individus de canopée.

Les différentes dynamiques de population qui prennent place au sein des placettes et les 60 % des arbres considérés plutôt vigoureux signalent que la mortalité à venir des

individus sera probablement espacée dans le temps et dans l'espace. L'extrême durabilité du bois et le système d'ancrage au sol des kaoris, soumis à des vents violents, permettent à l'arbre mort sur pied de se maintenir en place durant de nombreuses années avant de tomber. Cette longue phase post-mortelle engendre et engendrera un effet d'accumulation dans le paysage qui laisse croire que les arbres meurent de plus en plus.

Un des termes immédiatement évoqué par les responsables de Conservation International pour qualifier les phénomènes de mortalité des kaoris a été le mot « dépérissement ». Encore aujourd'hui, cette notion ne trouve pas de véritable consensus dans la littérature scientifique en termes (i) de marqueurs morphologiques précis du dépérissement (e.g. une détérioration générale et graduelle de l'aspect et de la croissance de l'individu (Manion et al., 1981), l'arrêt de l'expansion des adaptations de l'individu aux contraintes exercées par l'environnement (Hartmann et al., 1991)) et (ii) de son origine : le terme dépérissement fait-il référence à une mortalité importante d'individus quelle qu'en soit l'origine ou induit-il implicitement une cause externe, un facteur exogène ? Dans notre cas, le rôle de la dynamique forestière, mis en évidence par Mueller-Dombois (1983, 1986, 1992), semble caractériser une part importante de la mortalité observée des *Agathis montana* du Mont Panié. Peut-on alors parler d'un phénomène de dépérissement ?

Enfin, en termes de conservation, une des questions actuelles qui se pose est le rôle des cochons féraux, dont l'augmentation de la fréquentation aux hautes altitudes du Mont Panié depuis une vingtaine d'années est évoquée par les populations locales, dans la dégradation de l'écosystème d'altitude et dans la mortalité observée des kaoris. Une des hypothèses expliquant la mortalité plus importante des kaoris en zone peu pentue serait que l'activité fouisseuse des cochons féraux se serait concentrée sur les zones de replat et aurait ainsi perturbée davantage ces zones. Par ailleurs, la présence de sol nu empêche l'installation de la strate de régénération et pourrait ainsi constituer un problème à long terme pour le peuplement.

5. CONCLUSION

L'approche architecturale a mis en exergue un processus lent de dépérissement des arbres, caractérisé par ailleurs par des traits morphologiques très proches du processus de sénescence. Combinée à la mise en évidence d'une mortalité non agrégative et à l'observation qu'elle s'est effectuée à des périodes différentes, cette méthode a permis d'écarter qu'une attaque subite et massive de ravageurs et/ou de pathogènes était la cause de la mortalité observée.

La caractérisation de la mortalité observée et de la dynamique du peuplement a révélée l'influence des kaoris de la strate de canopée dans le développement des individus situés à leur aplomb (*i.e.* limitation du développement de la strate de régénération, difficulté de croissance et mortalité des individus de sous-canopée).

Enfin, le phénomène de sénescence des arbres joue probablement un rôle important dans la mortalité des arbres de canopée. La proportion des individus sénescents dans le peuplement n'a pas été précisée dans cette étude, mais mériterait une évaluation précise afin de mieux caractériser et préciser les causes du phénomène de mortalité en cours.

Le processus de mortalité des *Agathis montana* au sein du Mont Panié a été qualifié de dépérissement. Nous avons vu que ce terme faisait référence à des notions différentes selon les auteurs. Un consensus scientifique est nécessaire pour mieux caractériser ce phénomène, ce qui évitera alors toute ambiguïté dans son utilisation.

GLOSSAIRE

Basitone/mésotone/acrotone (<http://amap.cirad.fr/architecture/glossaire.html>) : Selon le lieu d'apparition des axes latéraux dans l'unité de croissance, la ramification est basitone si les méristèmes édificateurs sont situés à la base, ou acrotone si la ramification concerne ceux placés vers l'apex. La ramification est dite mésotone lorsqu'elle s'effectue entre ces deux extrémités.

Développement monopodial (Drénou, 1994) : Un développement est monopodial lorsqu'il résulte du fonctionnement indéfini des méristèmes édificateurs.

Ramification rythmique (Drénou, 1994) : La ramification rythmique fait apparaître des étages de rameaux, ou branches, régulièrement espacés sur l'axe porteur.

Réitération (<http://amap.cirad.fr/architecture/glossaire.html>) : Même si quelques arbres restent conformes à leur unité architecturale tout au long de leur vie, il est facile de constater dans la nature que, chez la plupart des espèces, l'arbre jeune, pyramidal, entièrement hiérarchisé autour d'un tronc unique, cède la place, à des âges plus avancés, à un arbre plus complexe dont la cime s'arrondit et dont le houppier se structure autour de nombreuses et puissantes branches maîtresses. Cette transformation résulte, le plus souvent, d'une duplication de l'unité architecturale au cours de l'ontogénèse. Définie pour la première fois par Oldeman (1974, 1974) sous le terme de *réitération*, ce mode particulier de duplication peut être de natures diverses et revêtir bien des aspects chez les végétaux (Hallé *et al.*, 1978). Il n'en reste pas moins le processus essentiel par lequel s'édifie la cime de la plupart des arbres (Edelin, 1977, 1984, 1986; Barthélémy *et al.*, 1989, 1991; Sanoja, 1992) au cours d'une *métamorphose architecturale* (Hallé & Ng, 1981; Edelin, 1984). Le terme *complexe réitéré* (CR) désigne quant à lui la structure dupliquée issue du phénomène de réitération. On peut distinguer plusieurs processus de réitération :

Réitération totale : Lorsque la duplication reprend la totalité de l'unité architecturale.

Réitération partielle : Lorsque la duplication ne reprend qu'une partie de l'unité architecturale.

Réitération séquentielle : Réitération inéluctable s'exprimant de façon automatique à partir d'un certain stade de développement. Elle est inscrite en dur dans la séquence de développement de la plante.

Réitération traumatique : Duplication d'une partie ou de la totalité de l'unité architecturale de la plante due à un stimulus extérieur violent laissant un traumatisme apparent.

Relais sympodial (<http://amap.cirad.fr/architecture/glossaire.html>) : La poursuite de la croissance d'un axe est assurée par le fonctionnement d'un ou de plusieurs méristèmes latéraux qui édifieront autant d'axes latéraux ou axes relais.

Sénescence : La sénescence correspond à la dernière étape du développement d'un organisme ou d'un organe (Comfort, 1979; Nooden & Leopold, 1988; Laforest, 1990; Hartman, 1992).

Unité architecturale (<http://amap.cirad.fr/architecture/glossaire.html>) : La formation, par le méristème apical du tronc et des branches, de pousses annuelles de plus en plus vigoureuses

au cours des premières étapes de l'ontogénie, conduit les structures les plus "différenciées" à être "repoussées" à la périphérie de l'arbre. Quel que soit le mode de croissance spécifique, ce phénomène aboutit à un stade architectural relativement stable et fortement hiérarchisé au niveau duquel il est possible de distinguer un nombre fini de catégories d'axes différenciables entre elles par des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles. Le nombre de ces catégories d'axes, leur nature et la manière dont elles s'agencent entre elles définissent alors le «*diagramme architectural*» (Edelin, 1977) ou encore «*l'unité architecturale* » (Barthélémy *et al.*, 1989, 1991) d'une espèce donnée.

Unité de croissance (<http://amap.cirad.fr/architecture/glossaire.html>) : L'unité de croissance (U.C.) correspond à la structure mise en place par la tige au cours d'une phase d'allongement ininterrompue (Hallé & Martin, 1968). Sa détermination requiert la connaissance de l'aspect temporel de l'allongement, c'est-à-dire la cinétique de mise en place des éléments de la tige, elle est matérialisée ou non par des marqueurs morphologiques (écailles foliaires, entrenœuds courts...).

Unité minimale : L'unité minimale correspond à la plus petite expression de l'unité architecturale (complexe réitéré ultime) nécessaire à l'apparition de la sexualité (Barthélémy, 1988).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Anonyme, 2012. Plan de gestion de la réserve de nature sauvage du Mont Panié.

Barthélémy, D. 1988. Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique. Thèse Doct., Physiol., Biol. des organismes et des populations, U.S.T.L. Montpellier II.

Barthélémy, D. & Caraglio, Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.

Barthélémy, D. Edelin, C. Hallé, F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. In : Tropical Forests: Botanical dynamics, speciation and diversity , L.B. Holm-Nielsen and H. Baslev (Eds.), London : Academic Press, 89-100.

Barthélémy, D. Edelin, C. Hallé, F. 1991. Canopy architecture. In : Physiology of trees, A.S. Raghavendra (Ed.), John Wiley and Sons Inc., 1-20.

Caudmont, S. et Maitrepierre, L. 2007. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. Ed. Météo-France – Direction Interrégionale de Nouvelle-Calédonie et de Wallis-et-Futuna.

Comfort, A. 1979. The biology of senescence. New-York : Elsevia, 3rd ed.

Drénou C., 1994. - Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales. Th. Doct. 3^o Cycle, U.S.T.L. Montpellier II.

Edelin, C. 1977. Images de l'architecture des Conifères. Th. Doct. 3 Cycle, Biol. vég. Université Montpellier II.

Edelin, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II.

Edelin, C. 1986. – Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères. In : Comptes Rend. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, Sept. 9-14, 1985, *Naturalia Monspeliensa*; N° hors-série, 1986, p.139-158.

Enright, N.J. Ogden, J. Rigg, L.S. 1999. Dynamics of forests with Araucariaceae in the western Pacific. *Journal of Vegetation Science* 10: 793-804.

Gadgil, P.D. 1974. - *Phytophthora heveae*, a pathogen of kauri. *N.Z. Journal of forestry science* 4 (1) : 59-63.

GNS Science, 2012. - Radiocarbon calibration report for Conservation International New Caledonia.

Hallé, F. & Martin R. 1968. - Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. (Euphorbiaceae - Crotonoïdées). *Adansonia*, série 2, 8, 4 : 475-503.

Hallé, F. Oldeman, R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris : Masson.

Hallé, F. Oldeman, R.A.A. Tomlinson, P.B. 1978. Tropical trees and forests. *Springer Verlag*, Berlin.

Hallé, F. & Ng, F.S.P. 1981. Crown construction in mature dipterocarp trees. *The Malaysian Forester*. Vol. 44, N° 2 & 3 : 222-233.

Hartman, C. 1992. La sénescence des végétaux. Paris: Hermann

Hartman, G. Nienhaus, F., Butin, H. 1991. Les symptômes de dépérissement des arbres forestiers. Paris : Institut pour le Développement Forestier.

Hill, S. 2010. Care for kauri guide. Auckland: Auckland Council Press.

Houston, D .R. 1967. Dieback and decline of northeastern hardwoods. *Trees*, vol. 28: 12-14.

Jaffré, T., Munzinger, J. Lowry, P.P. 2010. Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. *Biodiversity and Conservation* 19: 1485-1502.

Laforest, J. 1990. Introduction à la gérontologie. Croissance et déclin. Paris : Frison-Laroche.

Landmann, G. 1994. Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers. In : Les dépérissements d'arbres forestiers : causes connues et inconnues. *Revue Forestière Française*. Numéro Spécial 5 : 405-415

Latham, M. Ouantin, P. Aubert, G. 1978. Etude des sols de la Nouvelle-Calédonie, Carte pédologique au 1=1 000 000. In: Notice Explicative. ORSTOM, Paris, France.

Manion, P.D. 1981. Tree disease concepts. Englewood Cliffs (N.J.) : Prentice Hall.

Manauté, J. Jaffré, T. Veillon, J-M. Kranitz, M-L. 2003. Revue des Araucariaceae en Nouvelle Calédonie. In Proc. of the Symp. of Dendrology, Aukland : 403-417. (version Française IRD/Province Sud, Nouméa)

Morat P., Jaffré T., Tronchet F., Munzinger J., Pillon Y., Veillon J.-M. & Chalopin M. 2012. Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, sér. 3, 34 (2): 179-221.

Morat, P. Jaffré, T. Veillon, J.-M. Mackeeh, S. 1981. Végétation. Planche 15. In Atlas de la Nouvelle-Calédonie. Paris, France, Orstom.

Mittermeier R. A., Robles Gil P., Hoffmann M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C. G., Lamor eux J. L. & Fonseca G. A. B. 2005. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Threatened Terrestrial Ecoregions. Mexico: CEMEX.

- Mueller-Dombois, D. 1983.** Canopy dieback and successional processes in Pacific forests. *Pacific Scientist*, vol. 37: 317-325.
- Mueller-Dombois, D. 1986.** Perspectives for an etiology of stand-level dieback. *Annual Review of Ecological Systems*, vol. 17. 221-243.
- Mueller-Dombois, D. 1992.** A natural dieback theory, cohort senescence as an alternative to the decline disease theory . In : Forest decline concepts / P .D . Manion, D . Lachance Eds . Saint-Paul (Minn .). *American Phytopathological Society* : 26-37.
- Myers, N. 1988.** Threatened biotas: “hot spots” in tropical forests. *The Environmentalist* 8: 187-208.
- Myers, N. Mittermeier, R. Mittermeier, C.G. Da Fonseca, G. Kent, J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-8.
- Nageleisen, L-M. 2005.** Dépérissement du hêtre : Présentation d’une méthode symptomatologique de suivi. *Revue forestière française*. LVII-2 : 255-262.
- Nasi, R. 1982.** Essai pour une meilleure connaissance et une meilleure compréhension des Araucariacées dans la végétation calédonienne.- Mémoire, Ecole nationale des ingénieurs des travaux des eaux et forêts.
- Nasi, R. Jaffré, T. Sarrailh, J. 2002.** Les forêts de montagne de la Nouvelle-Calédonie. *Bois et Forêts des Tropique*, 4 : 5-18.
- Noodén, L. D.& Leopold, A. C. 1988.** Senescence and aging in plants. San Diego (Californie): Academic Press.
- Oldeman, R.A.A., 1974.** L’architecture de la forêt guyanaise. Paris : O.R.S.T.O.M, Mémoire n° 73.
- Podger, F.D. 1971.** *Phytophthora cinnamomi* in indigenous plant communities in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 9: 625-38.
- R Development Core Team. 2012.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL : <http://www.R-project.org>
- Sanoja, E. 1992.** Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae. Thèse Doct., Physiol. et Biol. des Organismes et des populations, U.S.T.L. Montpellier II.
- Sarrailh, J. Chauvin, J. Litaudon, M. Dumontet, V. Pieters, R. 2002.** Les araucariacées de Nouvelle-Calédonie. *Bois et forêts des tropiques* 274: 73-78.
- Sarrailh, J-M. 2008.** Les Araucariaceae de la Nouvelle-Calédonie. Présentation et clé. *Bois et forêts des tropiques* 298 (4): 89-95.

Sinclair, W.A. 1964. Comparisons of recent declines of white ash, oak, and sugar maple in northeastern woodlands. *Cornell Plant.*, vol. 20 : 62-67.

Sinclair, W.A. 1967. Decline of hardwoods: possible causes. *International Shade Tree Conference Proceedings*, 42 : 17-32.

Spir, I. 2006. Végétation de la réserve spéciale du Mont Panié. Valeur patrimoniale des formations rencontrées et identification des menaces. Mémoire M2 ETAH.

Thomas, P. 2010. *Agathis montana*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 08 June 2012.

Tron, F. Folger, J-J. Diagnostic préliminaire du dépérissement des Kaoris du Mt Panié (*Agathis montana*). Rapport Conservation International et Dayu Biik. Juin 2011.

Virost, R. 1956. La végétation canaque. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, série B, Botanique, 7 : 1-398.

Veillon, J-M. 1976. Architecture végétative de quelques arbres de l'archipel néo-calédonien. Thèse. Montpellier II.

Waipara, N. 2010. Kauri Health And Tracks In The Waitakere Ranges Regional Park. Progress Report.

Waipara, N. Craw, J. Davis, A. Barr, J Sheeran, B. Peart, A. Hill, S. Champion, A. Osborne, B. Lee, P. Brooks, J. Walters, G. Bellgard, S. Beaver, R. 2010. Management of Kauri Die-back. Poster.

WEBOGRAPHIE

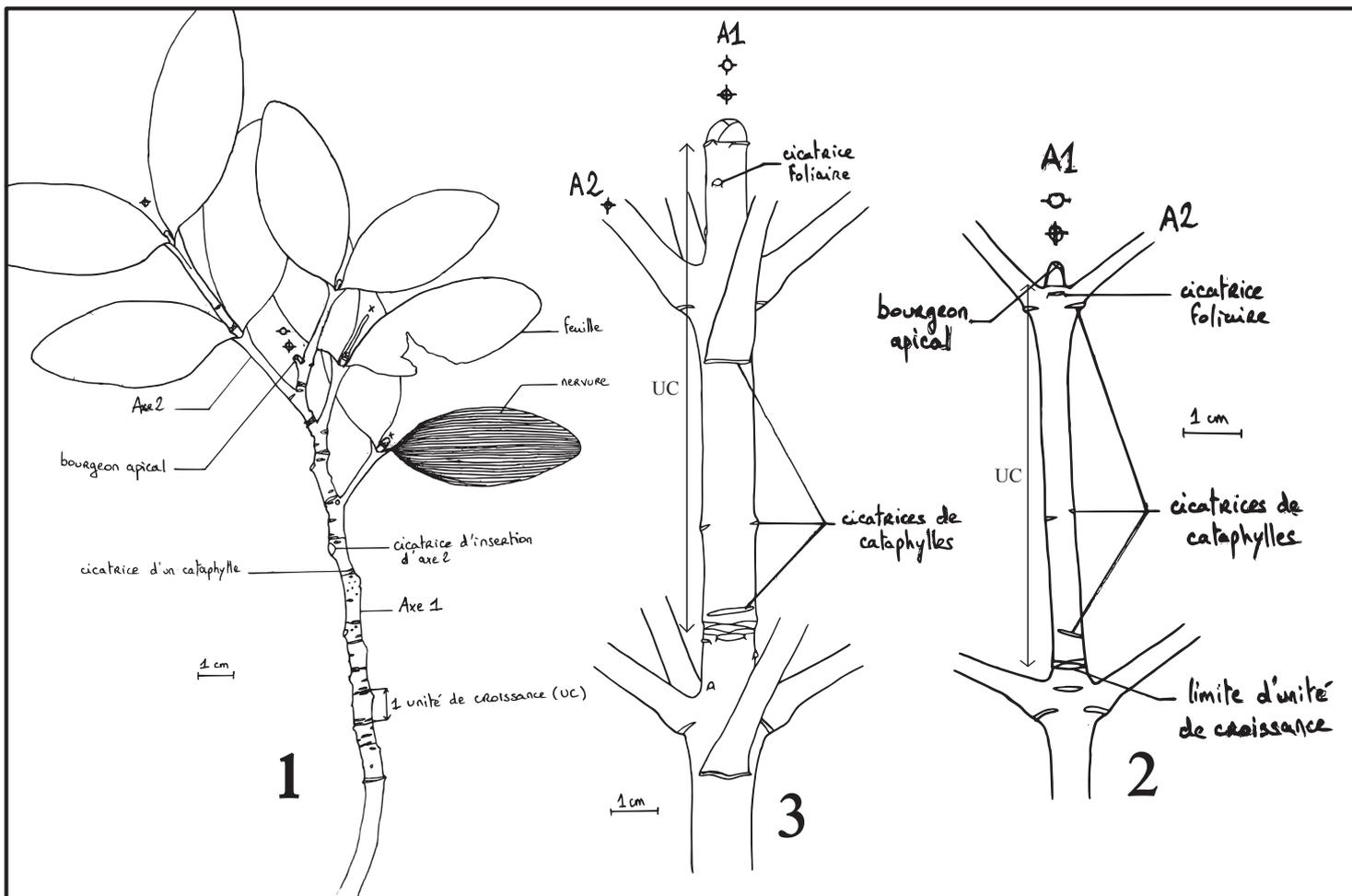
<http://amap.cirad.fr/architecture/glossaire.html>, juin 2013

www.iucnredlist.org, juin 2012

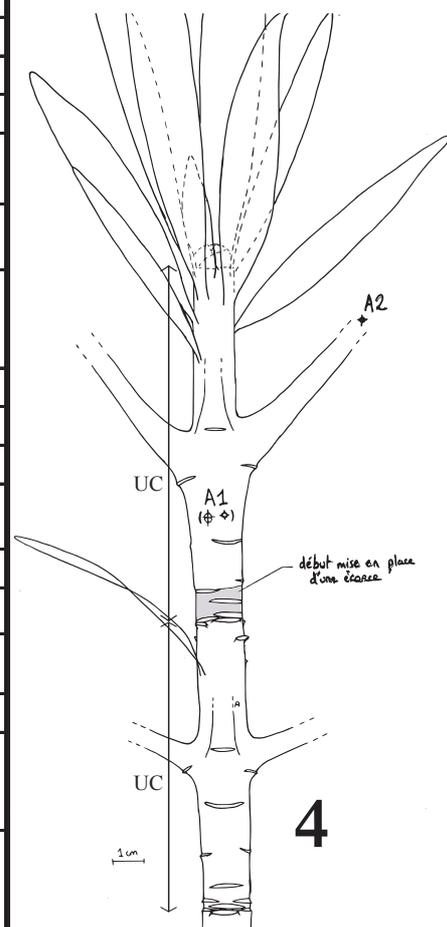
Annexe 1 : Contexte de l'étude

La Province nord est le gestionnaire officiel des espaces protégés de la province Nord. Concernant la réserve de nature sauvage du Mont Panié, la Province nord souhaitait une cogestion participative. Cette cogestion est effectuée avec l'Association pour la Conservation en Cogestion du Mont Panié (ACCMP) Dayu Biik. L'ACCMP Dayu Biik a été chargé de rédiger le plan de gestion de la réserve pour la période 2013-2016. Conservation International Nouvelle-Calédonie a assisté l'ACCMP Dayu Biik dans cette tâche. Dans le cadre de la mise en œuvre de ce plan de gestion et grâce au financement de la convention Province nord – Dayu Biik, l'ACCMP Dayu Biik a commandité à Conservation International Nouvelle-Calédonie la réalisation d'une étude de faisabilité pour la lutte contre le dépérissement d'*Agathis montana*. Cette étude devait être rendue au 31 décembre 2012 ; un avenant a du être mis en place. Ce travail constitue une première base scientifique de l'étude de faisabilité.

Les moyens mis en œuvre par Conservation International pour la réalisation de ce travail consistent à l'accompagnement de guides locaux sur le terrain et à l'expertise de Christian Mille (Institut Agronomique Néo-Calédonien) pour l'identification taxonomique des insectes et pathogènes. De plus, le laboratoire GNS Science a été mis à contribution pour la datation du bois au ^{14}C .



		Axe 1	Axe 2
Structure		Monopodiale	
Croissance I	Modalité	Rythmique	
	Direction I	Orthotrope	
	Direction II	-	Tendance à l'affaissement suite à la formation des UC successives
	Durée de vie	Indéterminée	1 (premiers stades de vie) jusqu'à 5 UC
UC	Longueur	Entre 1 et 5 cm	2 fois plus long que A1 : entre 2 et 10 cm ; les UC successives sont de plus en plus courtes
Ramification	Modalité	Rythmique	-
	Chronologie	Immédiate	-
	Localisation	Acrotone puis mésotone	-
	Nb d'axes latéraux / UC	1 puis 2	-
	Elagage	UC n-5 à n-1	-
Symétrie	Foliaire	Radiale	Radiale
	Ramification	Bilatérale puis radiale	-
Feuilles	Phyllotaxie	Opposée-décussée	
	Forme	Simple, sub-sessile, lancéolée, à marge entière avec l'apex obtus à arrondi et à base obtuse	Simple, sessile, elliptique à marge entière avec l'apex obtus à arrondi et à base obtuse
	Abscission	Immédiate lors des premiers stades de vie puis encore en place jusqu'à l'UC n-2 à n-1	Encore en place jusqu'à l'UC n-2 à n-3 ou pas d'abscission avant la décurtation de l'axe
Ecorce	Apparition sur l'UC n-4 à n-3	Non	



Pl. 1: Structure d'un jeune plant (0 - 1,5 m) d'*Agathis montana*

1. Plantule ; 2. Individu de 50 cm de hauteur ; 3. Individu de 80 cm de hauteur ; 4. Individu de 100 cm de hauteur

Annexe 2 : Caractéristiques architecturales des stades « plantule » et « juvénile »

La plantule

Aucune plantule récemment germée n'a été rencontrée. Les premiers stades de vie de la plante se caractérisent par la présence de deux catégories d'axes monopodiaux*, orthotropes* à croissance rythmique et à phyllotaxie opposée-décussée, dont les caractéristiques sont résumées dans le tableau de la planche 1. Les limites entre les unités de croissance* (UC) des deux catégories d'axes sont marquées par une réduction importante des entre-nœuds.

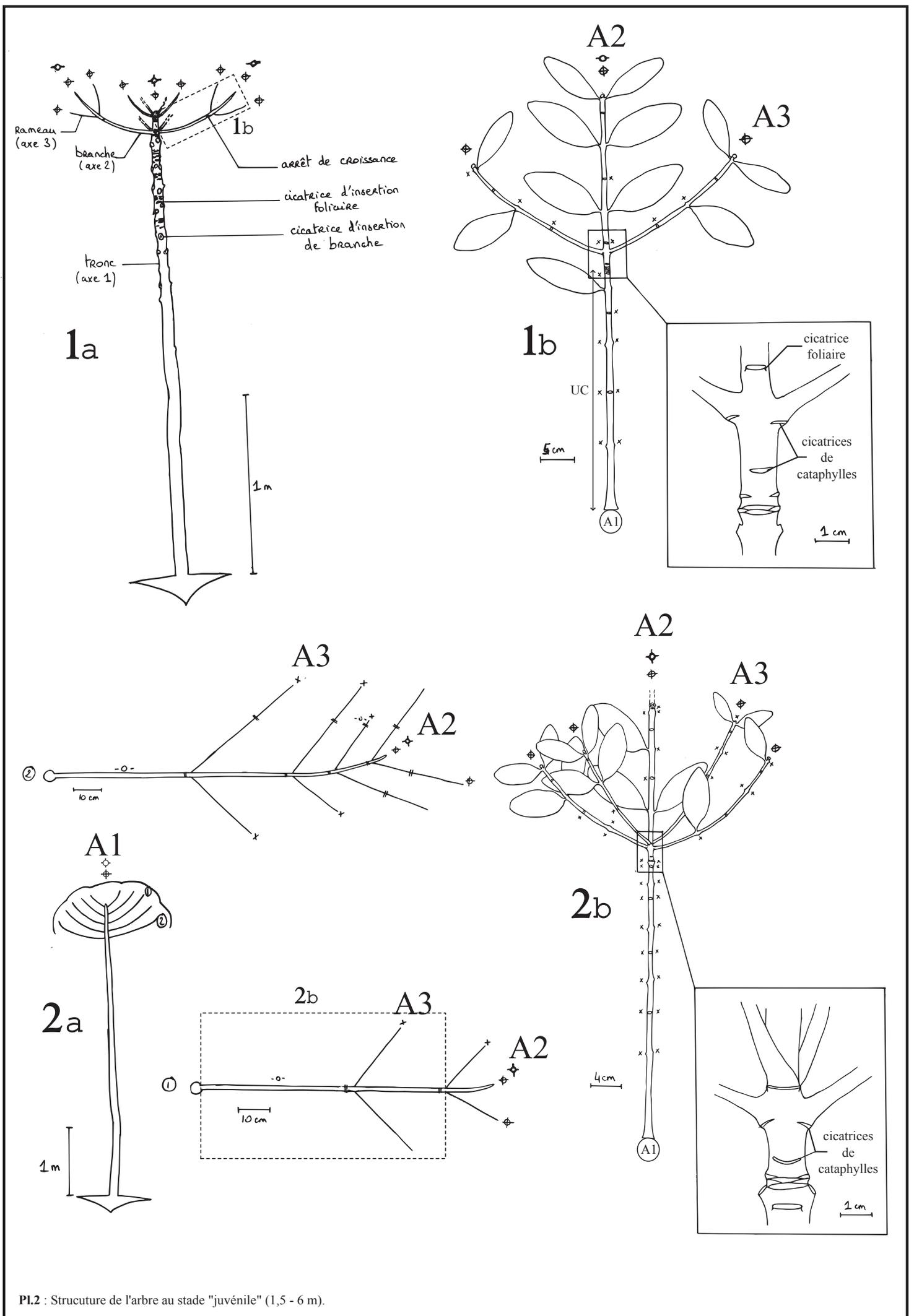
Jusqu'à 50 cm de hauteur environ, l'activité photosynthétique est assurée par les axes 2 (A2) puisque seuls des cataphylles rapidement caducs se développent sur l'A1 (Pl.1, fig.1). La ramification, bilatérale, s'effectue en haut de chaque UC (acrotonie) (Pl.1, fig.1 et 2).

A partir de 50 cm hauteur, l'élongation de l'UC de A1 au-dessus de la ramification devient de plus importante (Pl.1, fig.3), permettant à des feuilles chlorophylliennes de se mettre en place et de persister (Pl.1, fig.4). La ramification devient progressivement mésotone (Pl.1, fig.3 et 4). L'élongation de l'UC au-dessus de la ramification est accompagnée de deux A2 supplémentaires mis en place par UC, selon une disposition opposée décussée (Pl.1, fig.3 et 4).

Stade juvénile

Le stade juvénile se caractérise par l'apparition de la catégorie d'axe 3 (A3), lorsque l'individu atteint environ 1.5 m de hauteur. Les A3 sont monopodiaux, orthotropes, à développement immédiat, à croissance rythmique et à phyllotaxie opposée-décussée. Ils apparaissent de façon basitone sur les A2, d'abord au nombre de un puis, progressivement avec la croissance de la plante, au nombre de quatre insérés de manière opposée-décussée (Pl.2, fig.1b et 2b). Comme pour A1 et A2, les UC des A3 sont séparés par une série d'entre-nœuds courts.

Durant sa phase juvénile, la plante accroît l'élongation des UC de A1, en particulier la partie située au-dessus de la mise en place des A2. La ramification de l'A1 se situe alors vers la base de l'UC (basitonie).



Pl.2 : Structure de l'arbre au stade "juvénile" (1,5 - 6 m).

Annexe 3 : Dynamique de population - Figure complémentaire

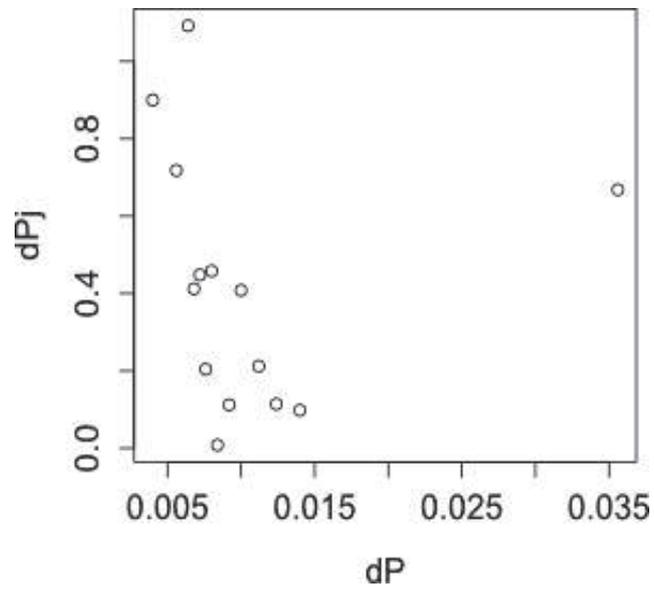


Figure 1 : Densité (par m²) des *Agathis montana* > 10 cm de DBH (dP) en fonction de la densité des *Agathis montana* < 10 cm de DBH (dPj, valeur extrapolée à la placette).

Annexe 4: Inventaire préliminaire des symptômes et ravageurs d'*Agathis montana*.
Version provisoire, novembre 2012 . Texier N., Mille C.

Au niveau des feuilles :

①



L'attaque devient visible par l'apparition d'un cercle jaune-orangé puis orange assez foncé, d'abord visible sur la face supérieure de la feuille. Ce cercle peut alors prendre de l'ampleur ou rester confiné. Par la suite, la coloration du cercle évolue. Le centre devient de plus en plus foncé jusqu'à devenir noir. Un halo orangé entoure la partie centrale. Enfin, le centre se nécrose totalement jusqu'à devenir gris et peut alors se percer. Lorsque le cercle s'étend, il s'étend de manière concentrique. Cependant des décolorations le long des nervures sont également parfois visibles. Les caractéristiques de cette infection semblent également se retrouver sur les tiges sans écorce. Ce symptôme se rencontre assez fréquemment sur les jeunes individus et moins sur les adultes. Il apparaît surtout sur les vieilles feuilles mais peut apparaître assez rapidement (en un an ou moins) sur les feuilles dernièrement formées. Ce symptôme peut se généraliser sur une majorité de la feuille et des feuilles de l'individu. Même généralisé, ce symptôme induit très rarement la mort totale de l'organe infecté et n'induit jamais la mort de l'individu. Deux champignons saprophytes ont été trouvés sur ce type de symptôme par Plant Clinic : *Pestalotiopsis* sp. et pénicilline. Un autre champignon semble présent mais il n'a pas été identifié jusqu'alors.

②



La décoloration marron clair à foncé s'étale sur une bonne largeur de la feuille en débutant par son apex ou un bord. La propagation s'effectue en suivant les nervures de la feuille en direction de sa base. Le front de propagation est marqué par une coloration rougeâtre-marron des tissus, précédée par une ligne noire. Cette attaque peut se généraliser à l'ensemble de la feuille, qui meurt. Elle ne tue cependant pas l'individu entier. Ce symptôme est très fréquent. Il s'est rencontré sur la quasi-totalité des placettes échantillonnées (14 placettes représentant 3.5 ha) dont certaines possédaient un très fort taux de jeunes individus présentant ce symptôme. Espèce présumée : *Glomerella cingulata* (anthracnose)

③



L'attaque débute sur les bords et/ou l'apex de la feuille et se propage le long des nervures. Elle a tendance à se généraliser sur l'ensemble de la feuille. De nombreuses petites villosités marron foncé sont présentes avant la nécrose complète des tissus de la feuille. C'est au centre de ces villosités que les tissus se nécrosent en premier lieu avant de se propager sur le reste des tissus, voire l'ensemble de la feuille, qui meurt. Cette attaque ne fait pas mourir l'individu. Ce symptôme est relativement fréquent dans l'ensemble de la réserve mais il ne semble pas exister de zones où ce symptôme touche sévèrement une forte proportion des jeunes individus. Les caractéristiques de ce symptôme peuvent faire penser à un acte d'herbivorie (Waipara N., com. pers.).

④



Cette infection décolore d'abord les tissus de la feuille en jaune puis en marron quand l'infection est plus prononcée. Puis apparaît de nombreuses villosités de petite taille sur chaque face de la feuille. Au centre de ces villosités, la coloration devient blanche, similaire à une sporulation de mycélium puis disparaît pour laisser apparaître un trou. Une attaque peut s'étaler sur un diamètre de 2 cm incluant de nombreuses villosités mais se généralise pas ou très rarement à l'ensemble de la feuille. L'attaque, débutant systématiquement sur les feuilles, se généralise dans de rares cas sur la tige. Cette infection fragilise l'organe attaqué qui peut mourir précocement, mais ne tue pas l'ensemble de l'individu. Ce symptôme est fréquent mais relativement dispersé. Espèce présumée : *Aecidium fragiforme*

⑤



Ce symptôme se caractérise par une nécrose des tissus de la feuille le long d'une ligne, résultat d'un acte d'herbivorie. Cette attaque est assez fréquente mais aucune zone prospectée n'est parut fortement touchée. Des feuilles présentant ce symptôme ont été mises en eclector en situation *in-situ* en octobre 2012. La récolte et l'identification des insectes n'ont toujours pas été effectuées.

⑥



L'attaque commence par le développement de petits filaments noirs sur la face supérieure de la feuille. Une concentration de ces filaments peut avoir lieu en plaque quasi-concentrique ressemblant à de la suie noire. Lorsque l'on gratte un peu, la plaque de « suie » s'enlève facilement. Cette attaque semble rester superficielle sur la face supérieure des feuilles et est ainsi peu ou pas virulente pour la feuille. Le symptôme est fréquent et dispersé. Il se retrouve de façon plus ou moins intense sur l'ensemble des placettes échantillonnées (14 placettes soit 3.5 ha). Ces symptômes ressemblent à de la fumagine (champignons qui se développent sur le miellat produit par les Hémiptères).

⑦



Le symptôme se caractérise par de petites tâches blanches superficielles sur les faces supérieures des feuilles. Des infections identiques ont été retrouvées sur des feuilles d'autres espèces, comme *Freycinetia* sp. de la famille des Pandanaceae. Ce symptôme est fréquent et dispersé dans la réserve du Mont Panié. Ce symptôme n'est pas virulent.

⑧



Des colorations orange plus ou moins concentriques et plus ou moins grandes en diamètre apparaissent fréquemment sur les faces supérieures des feuilles. Lorsque l'on gratte un peu, la couche colorée s'enlève assez facilement, témoignant de l'implantation principalement superficielle de l'infection. Ce symptôme ne fait pas mourir la feuille.

⑨



Ce symptôme se caractérise par des points noirs concentriques de 1 mm de diamètre en moyenne situés sur la face supérieure des feuilles. Ces points peuvent se généraliser à une bonne partie de la feuille. Ce symptôme est fréquent mais n'est pas virulent.

Au niveau des tiges :

①



Une décoloration et une nécrose des feuilles, vraisemblablement assez rapide, se produit sur les feuilles de la dernière unité de croissance de l'axe 1 et sur les feuilles des axes 2 de cette même UC. Les feuilles sèchent entièrement et sont percées par de petits trous concentriques. Enfin les feuilles se détachent. Les axes 2 se nécrosent complètement avant une propagation prononcée de l'attaque sur l'axe 1. L'infection se propage aux tissus externes de l'axe 1 et descend progressivement. Elle se caractérise par des plaques épaisses marron clair qui s'étalent progressivement sur tout le pourtour de la tige. Ces plaques marron clair sont entourées de tissus marron-noirâtre, sans épaisseur, qui correspondent certainement à la première phase de développement de l'infection. On note la présence de plusieurs plaques qui par la suite se rejoignent pour former de grandes zones de tissus infectés. La coupe longitudinale de l'axe 1 montre que l'infection ne se propage pas tout de suite vers les tissus internes de la tige. Elle reste cantonnée aux tissus corticaux et touche peut-être également le phloème primaire. Le cambium semble épargné. L'attaque débute également au niveau des écailles protectrices les plus jeunes du bourgeon alors que les écailles les plus externes possèdent encore un épiderme vert. A un niveau plus avancé de l'infection, l'apex et le bourgeon sont totalement morts, nécrosés. L'axe 1 est mort sur plusieurs cm voire sur plus d'1 m depuis son apex. Les tissus touchés sont la moelle et les tissus compris entre l'aubier et l'écorce (dont le cambium). La partie externe de l'écorce est plus foncée, presque noire. Hormis cette coloration, les tissus externes avec écorce ne semblent pas être atteints. L'aubier semble totalement épargné. Des réitérats se développent généralement en contrebas de l'attaque permettant à l'individu de continuer sa vie dans un nouvel équilibre. La présence de réitérats est généralement signe de compartimentation de l'infection au sein de l'axe 1, parfois visible de l'extérieur par un trait sur l'écorce, mais ce n'est pas systématique. Ce symptôme semble pouvoir tuer un jeune individu, même si dans la majorité des cas une compartimentation de l'attaque prend place et des réitérats apparaissent en contrebas de la zone infectée. Ce symptôme est assez peu fréquent comparé au nombre de jeunes individus.

②



Ce symptôme se caractérise par des tissus nécrosés au niveau des tiges, sur quelques mm/cm de long et ne faisant pas d'ordinaire le tour complet de la tige. Le centre des tissus nécrosés présentent parfois un petit trou. D'après Plant Clinic, les trous peuvent être liés au dépôt d'œufs d'insectes (sûrement Diptère ou Hyménoptère). La section longitudinale au niveau des tissus atteints montre les tissus corticaux, le phloème et le cambium systématiquement nécrosés. Parfois la moelle est fortement atteinte et a pourri au niveau de ces attaques. La relation tissus externes nécrosés/destruction de la moelle ne semble cependant pas si assurée. Le nombre d'attaque par branche/rameau peut potentiellement être très important. Les caractéristiques de ce symptôme laissent envisager des actes d'herbivorie. Ce symptôme est plus fréquent sur les individus adultes, sur les catégories d'axes 2 et 3. Il peut également se rencontrer sur les tissus sans écorce de l'axe 1. Ce symptôme est fréquent.

Au niveau des cataphylles :

①



Des larves avec des œufs ont été observées sous les cataphylles à la base d'unité de croissance de jeunes individus. Aucune perforation de la tige n'a été observée à ce niveau.

Au niveau des fleurs :

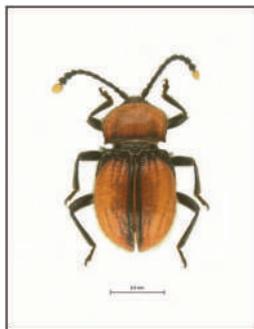
①



Certains chatons mâles présentent des attaques d'insectes, sûrement des cas d'herbivorie, qui ont tendance à « ordonner » le chaton mâle au niveau des tissus nécrosés. Des Coléoptères de la famille des Nemonychidae (Curculionoidea) sont connus pour leur association stricte aux chatons mâles des Araucariaceae et des Podocarpaceae.

Insectes collectés ex-larvae en eclektor :

①



Coléoptère non identifié de la famille des **Endomychidae** LEACH, 1815. Ces insectes se nourrissent de champignons.



②



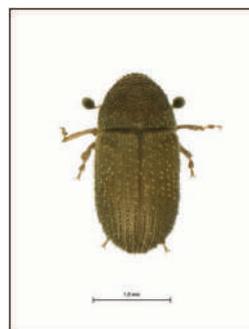
Coléoptère non identifié de la famille des **Curculionidae** LATREILLE, 1802, sans doute de la sous-famille des **Cossoninae** SCHÖNHERR, 1825. Les charançons sont connus pour être phytophages mais les espèces de cette sous-famille est souvent présentes dans les parties mortes des plantes.

③



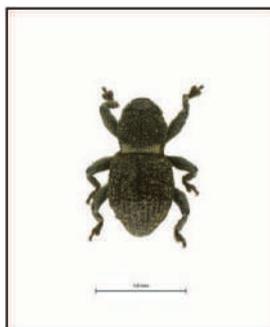
Coléoptère non identifié de la famille des **Curculionidae** LATREILLE, 1802, sans doute de la sous-famille des **Scolytinae** LATREILLE, 1804. Les scolytes sont connus pour leur phytophagie. Ces insectes sont souvent d'importants ravageurs.

④



Coléoptère non identifié de la famille des **Curculionidae** LATREILLE, 1802, sans doute de la sous-famille des **Scolytinae** LATREILLE, 1804. Les scolytes sont connus pour leur phytophagie. Ces insectes sont souvent d'importants ravageurs. Il est possible que cette espèce soit dangereuse pour le Kaori du Mont Panié.

⑤



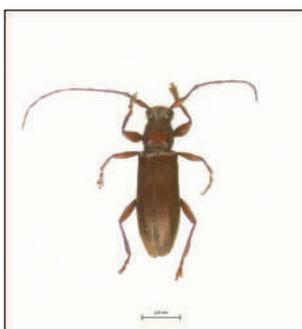
Coléoptère non identifié de la famille des **Curculionidae** LATREILLE, 1802. Ces insectes peuvent être phytophages mais il est difficile de croire qu'un tel insecte soit dangereux.

⑥



Coléoptère non identifié de la famille des **Chrysomelidae** LATREILLE, 1802, de la sous-famille des **Cassidinae** GYLLENHAL, 1813 et de la tribu des **Hispini** GYLLENHAL, 1813. Ces insectes sont phytophages mais souvent associés aux Palmiers.

⑦



Coléoptère non identifié de la famille des **Cerambycidae** LATREILLE, 1802, du genre **Stenellipsis**. Ces insectes sont phytophages mais souvent associés aux végétaux mourants ou morts.

⑧



Stenellipsis rufomarmorata Breuning, 1978 (en cours de confirmation) de la famille des **Cerambycidae** LATREILLE, 1802. Ces insectes sont phytophages mais souvent associés aux végétaux mourants

Résumé

Agathis montana de Laubenfels (Araucariaceae) est un arbre micro-endémique du massif du Panié en Nouvelle-Calédonie. Une mortalité importante de cet arbre au sein de la réserve de nature sauvage du Mont Panié a été évoquée par la population locale en 2009. L'objectif de ce travail était de déterminer des causes expliquant la mortalité observée. Deux approches ont été utilisées : (i) une description des signes symptomatologiques du dépérissement des arbres vivants par l'étude de l'architecture de l'espèce et (ii) la caractérisation de la dynamique de la population sur 14 placettes. La mortalité mesurée sur ces placettes est de 18,1 % des *Agathis* supérieurs à 10 cm de DBH. L'approche architecturale a permis de mettre en exergue un processus lent de dépérissement des arbres et d'exclure une attaque subite de ravageurs et/ou de pathogènes comme moteur de la mortalité observée. L'analyse de la dynamique de population a mis en avant l'influence des *Agathis* présents en canopée sur les *Agathis* situés en-dessous, et notamment sur leur mortalité. Les traits morphologiques caractérisant les arbres « perturbés » et la dynamique du peuplement mettent en perspective le rôle fondamental de la sénescence des arbres dans la mortalité.

Mots clés : Mortalité ; *Agathis* ; Approche architecturale ; Dynamique de population

Abstract

Agathis montana de Laubenfels (Araucariaceae) is a micro-endemic tree in massif of Panié in New Caledonia. High mortality of this tree in the wild nature reserve of Mount Panié was raised by local people in 2009. The objective of this study was to determine causes of the observed mortality. Two approaches were used: (i) a description of the symptomatologic signs of decay in living trees by characterizing the architecture of the species and (ii) the characterization of the population dynamics on 14 plots. Mortality on these plots is 18.1% for *Agathis* greater than 10 cm DBH. The architectural approach highlighted a slow process of dieback and excluded a sudden attack of pests and/or pathogens as main factor of observed mortality. Analysis of the population dynamics highlighted the influence of *Agathis* in canopy on *Agathis* located below, notably on their mortality. Morphological features characterizing the "disturbed" trees and stand dynamics put into perspective the fundamental role of senescence trees in mortality.

Keywords: Mortality; *Agathis*; Architectural approach; Population dynamics