

LES PALMIERS DES FORETS TROPICALES HUMIDES
DU BAS TOCANTINS (AMAZONIE BRÉSILIENNE)

Francis KAHN

IIAP/CI - Jenaro Herrera, Casilla 784, Iquitos, Peru

Les palmiers marquent le paysage amazonien. En témoignent les écrits et illustrations des naturalistes qui ont exploré ces régions du XVIII^e au début du XX^e siècle — Wallace (1853) n'a-t-il pas consacré un livre entier aux palmiers — et le grand intérêt que leur ont porté de nombreux pionniers de la botanique amazonienne (Barbosa Rodrigues, Drude, Martius, Poiteau, Spruce, Trail...). En témoignent aussi les peintures du théâtre de Manaus et celles de l'aéroport d'Iquitos. Et pourtant, la littérature s'avère très pauvre quand on recherche une estimation de leur fréquence et de leur diversité. Des données sont certes fournies par les nombreux inventaires floristiques et forestiers, mais ceux-ci, en ne considérant le plus souvent que les arbres de diamètre supérieur à 10 cm, ne prennent pas en compte la flore du sous-bois, là en fait où se trouve la grande majorité des palmiers. Les inventaires de Takeuchi (1960) sont fréquemment cités ; ils donnent la densité de la famille sur une surface totale de 0,38 ha (112 palmiers sur 0,16 ha en forêt de terre ferme, et 176 sur 0,22 ha en forêt de dépression). D'autres informations sont obtenues à l'occasion des estimations de phytomasse, ainsi Klinge et Rodrigues (1971) montrent que les feuilles des palmiers représentent 17 % de la phytomasse foliaire d'une forêt d'Amazonie centrale.

Nous présentons ici un recensement des palmiers qui renseignera sur leur richesse spécifique, leur fréquence et leur densité sur plus de 10 hectares de forêts tropicales humides situées dans l'est amazonien. Il sera comparé à deux autres inventaires réalisés respectivement dans les régions centre et ouest de l'Amazonie.

FORETS PROSPECTEES ET SURFACES DES INVENTAIRES

Tous les palmiers sont recensés dans 8 zones forestières réparties sur 200 km le long du fleuve Tocantins, entre les villes de Tucuruí et de Itupiranga (Figure 1). Cette vallée est couverte de sylves pour la plupart dominées par le Noyer du Brésil (*Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl.) qui y atteint la hauteur de 50 m et un diamètre de 25 m. Les Amazoniens nomment ces forêts « castanhais » du nom vernaculaire brésilien de l'espèce, « castanheira do Pará ». Leur composition floristique, leurs structure et dynamique ont été traitées ailleurs (Kahn, 1983).

Le climat de la région est du type tropical humide avec une pluviosité

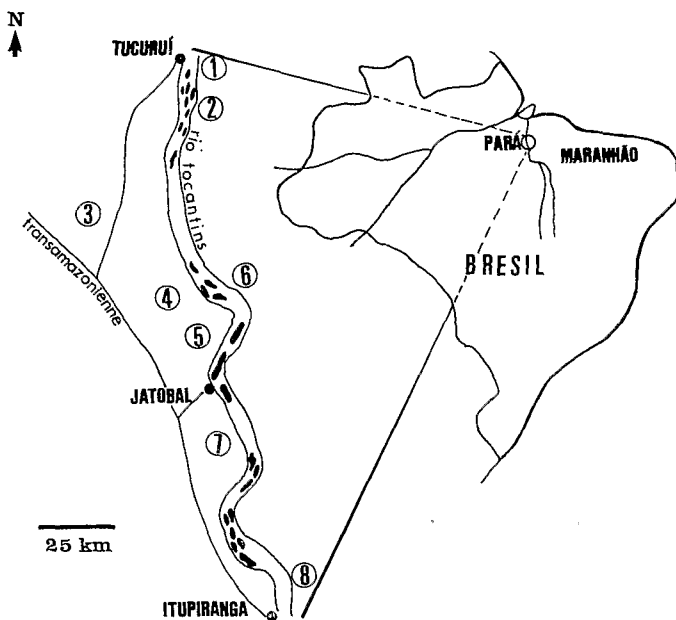


Figure 1. — Les forêts étudiées sur le Bas Tocantins (3,84 ha pour la zone 1 et 0,96 ha pour les autres zones).

annuelle proche de 2.5 m. La période des pluies s'étend de décembre à mai, avec un maximum de janvier à avril. La saison sèche, de juin à novembre, est particulièrement sévère en septembre. La température moyenne annuelle est de 26° C ; les mois les plus chauds correspondent aux mois les plus secs.

Les sols qui supportent ces forêts à *Bertholletia excelsa* sont qualifiés de latosols jaunes et rouges peu fertiles, avec un faible niveau de saturation en bases (Ranzani et Podesta, 1982).

Le recensement porte sur 10,56 ha (88 parcelles de 1 200 m²) : 3,84 ha pour la zone 1, à partir desquels la variation des populations de palmiers en fonction de la topographie a pu être analysée (Kahn, 1984), et 0,96 ha pour les autres zones. Chacune inclut 3/4 de sa surface en forêt de terre ferme (versants et plateaux) et 1/4 en végétation de zone basse : bas-fonds hydro-morphes, ravines plus ou moins encaissées ou dépressions sur sol sableux.

RESULTATS

1. — Identification des espèces et collection

Les espèces ont été déterminées par l'auteur. Les échantillons d'herbier, dont les références suivent, sont déposés actuellement au département d'Ecologie de l'INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus) : *Astrocaryum mumbaca* Mart. (FK 533), *A. vulgare* Mart. (FK 536), *Bactris elegans* Barb. Rodr. (FK 524), *Bactris humilis* (Wallace) Burret (FK 523), *Bacris simplicifrons* Mart. (FK 528), *B. sp 1* (FK 605), *B. sp 2* (FK 591),

TABLEAU I

Diversité, fréquence et densité des palmiers en Amazonie du Pará (Bas Tocantins).

Formes biologiques : Milieux : Surface des inventaires :
 A — palmier arborescent tf — terre ferme * 3,84 ha
 a — palmier du sous-bois H — sols hydromorphes ** 0,96 ha
 mono — monocaule ds — dépression sur sols sableux
 multi — multicaule
 pl — palmier lianescent

	FORETS PROSPECTEES (cf. figure 1)								EFFECTIFS DES PALMIERS SUR 10,56 ha		FORMES BIOLOGIQUES /HAUTEUR A MATURITE (m) / MILIEUX
	1*	2**	3**	4**	5**	6**	7**	8**	h < 1m	h ≥ 1m (≥ 1,0m)	
<i>Astrocaryum mubaca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	638	2380	a, multi/3-10/tf
<i>Astrocaryum</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	+	-	2	a, mono/ ? /tf
<i>Astrocaryum vulgare</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	5 (2)	A, multi/15/ds
<i>Attalea regia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	144	704 (10)	A, mono/15-25/tf, H, ds
<i>Attalea speciosa</i>	-	-	-	-	+	-	+	+	15000/0,48ha	509 (19)	A, mono/15-25/tf, H
<i>Attalea</i> sp	-	-	+	-	-	-	-	-	-	3 (3)	A, mono/15-20/ds
<i>Bactris elegans</i>	+	-	-	-	+	+	-	-	160	395	a, multi/2/tf
<i>Bactris humilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	79	418	a, multi/3/tf
<i>Bactris simplicifrons</i>	+	-	-	-	-	+	+	-	6	15	a, multi/1-2/tf
<i>Bactris</i> sp 1	+	+	+	+	-	-	-	-	23	103	a, multi/2/tf
<i>Bactris</i> sp 2	-	+	-	+	-	-	-	-	54	129	a, multi/2/tf
<i>Bactris</i> sp 3	-	-	+	+	+	+	-	-	11	89	a, multi/4-6/H, ds
<i>Desmoncus macroacanthos</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	2	3	pl, multi/-/ds
<i>Euterpe oleracea</i>	+	-	-	+	+	+	+	+	36	277 (50)	A, multi/15-20/H
<i>Geonoma baculifera</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	12	14	a, multi/1-2/H
<i>Geonoma deversa</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	155	304	a, multi/1-2/tf
<i>Geonoma maxima</i>	+	+	-	-	-	+	-	+	7	83	a, multi/4-8/tf
<i>Iriartea exorrhiza</i>	+	+	-	-	+	+	-	-	22	62 (12)	A, mono/15-25/tf, H
<i>Oenocarpus bacaba</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	623	396 (18)	A, mono/15-25/tf
<i>Oenocarpus distichus</i>	-	-	-	+	-	+	+	+	38	174 (14)	A, mono/15-25/tf
<i>Syagrus inajai</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	121	293	a, mono/6-8/tf
										6358 (128)	
Nombre d'espèces	12	9	10	10	10	12	7	9			

Desmoncus macroacanthos Mart. (FK 540), *Geonoma baculifera* (Poit.) Kunth. (FK 526), *G. deversa* (Poit.) Kunth. (FK 592), *G. maxima* (Poit.) Kunth. (FK 584), *Iriartea exorrhiza* Mart. (FK 535), *Syagrus inajai* (Spruce) Beccari (FK 593).

Cinq espèces arborescentes, *Attalea regia* (Mart.) W. Boer, *Euterpe oleracea* Mart., *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. distichus* Mart. et *Attalea speciosa* Mart., fréquentes et aisément identifiables, n'ont pas été récoltées en herbier, compte tenu des difficultés d'accès aux zones prospectées et de l'impossibilité d'en sortir du matériel volumineux et pesant. *Attalea* sp., rencontré en 3 exemplaires, était stérile. Trois espèces du genre *Bactris* sont restées indéterminées faute de matériel fertile suffisant. Enfin, seuls 2 pieds juvéniles d'*Astrocaryum* sp. furent rencontrés dans le même relevé ; les caractères des feuilles indiquent cependant qu'il s'agit d'une espèce du sous-genre *Monogy-nan:hus* dont les représentants, en forêt de terre ferme, sont des espèces du sous-bois.

2. — Richesse spécifique, formes biologiques et milieux

Vingt et une espèces regroupées en 9 genres ont été recensées (Tableau I) : de 7 à 12 espèces sur les surfaces inventoriées de 0,96 ha ; 12 espèces sur les 3,84 ha de la zone 1.

Ces palmiers comprennent 8 espèces arborescentes, 12 espèces du sous-bois et 1 espèce au port lianescent. Parmi les palmiers arborescents, 5 espèces se rencontrent en forêt de terre ferme (*Oenocarpus bacaba*, *O. distichus*, *Attalea regia*, *Iriartea exorrhiza* et *Attalea speciosa*), les 3 dernières fréquentant aussi les sols hydromorphes, 1 espèce (*Euterpe oleracea*) est inféodée à ces sols gorgés d'eau, et 2 espèces (*Astrocaryum vulgare* et *Attalea* sp.) poussent sur sol sableux dans des végétations basses qu'elles surciment. Parmi les espèces du sous-bois, 10 sont localisées aux forêts de terre ferme et 2 poussent sur sols hydromorphes ou sableux (*Geonoma baculifera* sur les premiers, *Bactris* sp. 3 dans les deux cas). Le Palmier au port lianescent, *Desmoncus macroacanthos*, recensé sur sol sableux, fut également rencontré hors des relevés, en forêt de terre ferme dans les chablis récents.

3. — Fréquence et densité

Le tableau I présente les effectifs cumulés par espèce pour l'ensemble des 8 zones. Pour les espèces qui se ramifient par la base (modèle de Tomlinson défini par Hallé et Oldeman, 1970), tous les axes des touffes ont été comptés. La densité moyenne par hectare est de 602 palmiers de plus de 1 m de hauteur, dont 12 de plus de 10 m et 6 à 7 de plus de 15 m.

Les espèces arborescentes

Attalea regia (Fig. 2) a été rencontré dans les 8 zones forestières prospectées, mais seuls 10 individus adultes (1) pourvus d'un tronc et de hauteur totale supérieure à 10 m ont été dénombrés sur les 10,56 ha.

(1) Le stade adulte est ici défini par l'acquisition de la sexualité comme le propose de Granville (1978) pour les Monocotylédones.



Figure 2. — Le Palmier *Attalea regia*.

Oenocarpus bacaba (Fig. 3) et *O. distichus* se partagent la région étudiée : la première espèce occupe la partie nord, la seconde n'apparaît que dans la partie sud ; les aires des deux palmiers se chevauchent au centre de la région (zone 4, cf. figure 1 et tableau I).

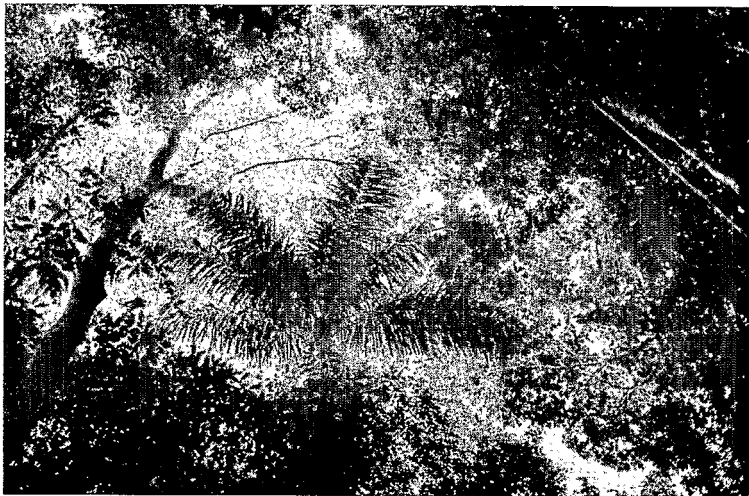


Figure 3. — Le Palmier *Oenocarpus bacaba*.

Attalea speciosa (Fig. 4), le babaçu, n'a été rencontré qu'au sud de la région sur la rive droite du Tocantins ; il remonte plus au nord sur la rive gauche. Surtout fréquent au sud-est, dans l'Etat du Maranhao dont il couvre 46 248 km² (Anonyme, 1981), le babaçu progresse vers le nord à la faveur des



Figure 4. — Le Palmier *Attalea speciosa*.

défrichements, le long de la transamazonienne, et de là, pénètre les forêts primaires. Il fructifie en abondance et possède un haut pouvoir germinatif : 15 000 plantules et juvéniles (< 1 m de haut) ont été dénombrés sur 0,48 ha dans une forêt (zone 7) située dans l'aire de distribution ; leur nombre n'était que de 309/ha (594/1,92 ha) à la limite nord de l'aire (zones 5 et 8), ce qui reste néanmoins bien supérieur aux densités de plantules des autres grands palmiers dont la moyenne la plus élevée est de 82 par hectare pour *Oenocarpus bacaba*. La forte densité du babaçu, qui envahit les niveaux inférieurs de la forêt, peut expliquer la plus faible richesse en palmiers de la zone 7 avec seulement 7 espèces sur 0,96 ha.

Euterpe oleracea (Fig. 5) et *Iriartea exorrhiza* sont assez fréquents avec des densités variables. La première espèce constitue des touffes de 10 à 15 axes, jusqu'à 25 selon Cavalcante (1974).

Enfin, seuls quelques pieds d'*Astrocaryum vulgare* et *Attalea* sp. furent rencontrés.



Figure 5. — Le Palmier *Euterpe oleracea*.

Les espèces du sous-bois

Deux espèces sont présentes dans les 8 forêts prospectées : *Astrocaryum mumbaca* (Fig. 6) et *Bactris humilis* (Fig. 7). *Syagrus inajai* n'est absent que d'une seule forêt. Les autres espèces sont plus localisées, avec de fortes densités comme *Bactris elegans* et *Geonoma deversa*, ou fort rares comme *Astrocaryum* sp.

L'espèce la plus abondante est incontestablement *Astrocaryum mumbaca* avec une moyenne de 286 palmiers par hectare. Elle est totalement absente sur sols hydromorphes ou sableux et sa densité réelle est en fait bien supérieure sur sol drainé (de l'ordre de 350/ha). Cette espèce constitue des touffes qui étagent leurs feuillages jusqu'à 8 m en hauteur. Environ 75 % de la population adulte (1) est regroupée en touffes (Tableau II A). Au-delà de 4 axes, les touffes se raréfient ; les plus fréquentes sont composées de 2 à 3 axes (Tableau II B). *Bactris humilis*, également ramifié à sa base, ne réalise cependant que de rares touffes ; 82 % des palmiers étaient isolés.

DISCUSSION

Cet inventaire de palmiers serait incomplet pour la région étudiée si l'on ne rappelait les espèces qui abondent le long des routes et du fleuve : *Acrocomia sclerocarpa*, *Astrocaryum vulgare*, *Bactris gasipaes*, dont les fruits sont consommés sous les noms respectifs de mucajá, tucuma et pupunha, *Attalea regia* qui, contrairement au recensement forestier, est particulièrement fréquent, à l'état adulte, dans les végétations secondaires ; et sur les rives du fleuve, *Astrocaryum jauari*.

(1) Cette espèce fructifie à partir de 3 m de hauteur (cf. note précédente).



Figure 6. — Le Palmier *Astrocaryum mumbaca*.



Figure 7. — Le Palmier *Bactris humilis*.

TABLEAU II

Répartition en touffes de la population d'*Astrocaryum mumbaca* (sur 10,56 ha).

A - Fréquence de la répartition en touffes

	N PALMIERS (AXES) ISOLÉS	N PALMIERS (AXES) EN TOUFFES
$h < 3m$	1614 (79,4%)	418 (20,6%)
$h \geq 3m$	253 (25,7%)	733 (74,3%)
TOTAL	1867 (61,9%)	1151 (38,1%)

B - Fréquences des touffes en fonction du nombre d'axes

N axes/touffe	2	3	4	5	6	7	8	11
N touffes	162	107	61	27	11	6	1	1

Si la densité moyenne de 602 palmiers par hectare dans ces forêts de l'est amazonien est loin d'être négligeable, elle reste néanmoins bien inférieure à celles des forêts du centre et de l'ouest avec respectivement, par hectare, 2122 palmiers ($h \geq 1 m$) dans la région de Manaus (Kahn et Castro, 1985) et 3 500 palmiers ($h \geq 1,2 m$) près de Jenaro Herrera sur le Bas Ucayali (Marmillod, 1982).

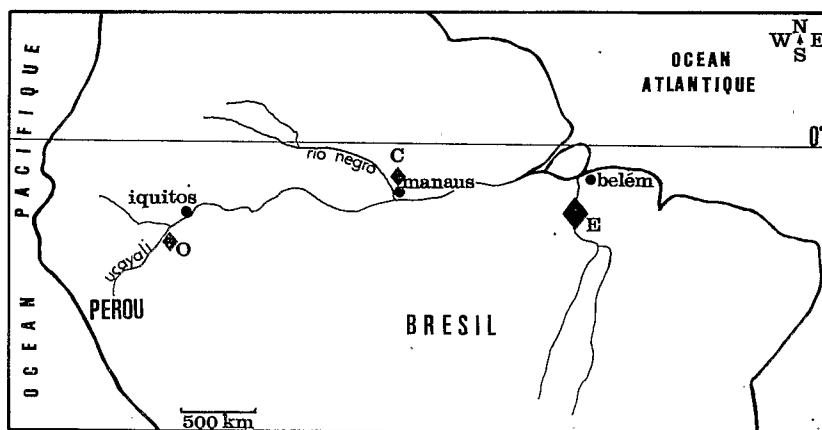


Figure 8. — Localités de nos trois inventaires de palmiers en Amazonie :

- E — à l'est, région du Bas Tocantins ;
- C — au centre, région du Bas Rio Negro près de Manaus (station expérimentale de sylviculture tropicale de l'INPA) ;
- O — à l'ouest, région du Bas Ucayali, à 200 km d'Iquitos (réserve forestière du centre de recherche de Jenaro Herrera).

Il en est de même pour la richesse spécifique qui, de 21 espèces pour 10,56 ha dans l'est, passe à 32 espèces pour 1,2 ha en Amazonie centrale, avec jusqu'à 20 espèces pour 1 200 m² sur les sols drainés des versants (*loc. cit.*). Une comparaison de la richesse générique des trois régions — Bas Tocantins, Bas Rio Negro, Bas Ucayali (Figure 8). — fait ressortir un gradient croissant de la côte atlantique au piémont andin (Tableau III).

TABLEAU III

Richesse en genres de palmiers dans trois forêts amazoniennes.

- * Cf. texte.
 ** Dont 0,48 ha sur sol hydromorphe (Kahn et Castro, ¹⁹⁸⁵ sous-~~presse~~).
 *** Dont 0,2 ha sur sol hydromorphe (données recueillies par l'auteur).

REGIONS	EST Vallée du Tocantins Etat du Pará 10,56 ha *	CENTRE Région de Manaus 1,2 ha **	OUEST Jenaro Herrera, Loreto, Pérou 0,4 ha ***
GENRES			
<i>Astrocaryum</i>	+	+	+
<i>Attalea</i> (1)	+	+	+
<i>Bactris</i>	+	+	+
<i>Chelyocarpus</i>	-	-	+
<i>Desmoncus</i>	+	-	-
<i>Euterpe</i>	+	+	+
<i>Geonoma</i>	+	+	+
<i>Hyospathe</i>	-	-	+
<i>Iriartea</i>	+	+	+
<i>Iriartella</i>	-	+	+
<i>Jessenia</i>	-	+	+
<i>Lepidocaryum</i>	-	-	+
<i>Manicaria</i>	-	+	-
<i>Mauritia</i>	-	+	+
<i>Oenocarpus</i>	+	+	+
<i>Syagrus</i>	+	+	-
<i>Wettinia</i>	-	-	+
Nombre de genres:	9	12	14
Autres genres amazoniens rencon- trés hors des re- levés dans diverses formations végétales	<i>Acrocomia</i> <i>Mauritia</i>	<i>Acrocomia</i> (introduit) <i>Desmoncus</i> <i>Elaeis</i> <i>Leopoldinia</i>	<i>Catoblastus</i> <i>Chamaedorea</i> <i>Desmoncus</i> <i>Elaeis</i> <i>Phytelephas</i>

(1) Le genre *Attalea* est ici compris au sens de WESSELS BOER, et regroupe également les genres *Maximiliana*, *Orbignya*, *Scheelea*, *Markleya*, maintenus par GLASSMAN. *Orbignya* se rencontre dans les trois relevés, *Maximiliana*, à l'est et au centre, *Scheelea* à l'ouest.

RESUME

Vingt et une espèces de palmiers réparties en 9 genres ont été recensées sur 10,56 ha dans des forêts de l'est amazonien, vallée du Tocantins, Etat du Pará. La densité moyenne de palmiers (ou d'axes pour les espèces multicaulées) de hauteur égale ou supérieure à 1 m est de 602 par hectare. Une comparaison

avec deux autres inventaires situés dans le centre et l'ouest de l'Amazonie révèle la pauvreté en espèces et en genres de palmiers et leur faible densité dans ces forêts de la région orientale.

SUMMARY

Twenty one species of palms belonging to 9 genera were identified in a 10.56 ha study area located in the eastern Amazonian forests of the Rio Tocantins valley, State of Para. An average density of 602 per hectare was found for palms (or for axes of multicaulous species) whose height reached 1 m or more. A comparison with two other inventories made in forests of central and western Amazonia emphasizes both the low diversity of species and genera, and the low density of palms in these eastern Amazonian rain forests.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le cadre de la convention internationale ORSTOM/CNRS, France/CNPq, Brésil, et de la convention INPA/Eletronorte (Projeto Tucuruí). La Direction d'Eletronorte m'a aimablement autorisé à publier ces résultats recueillis durant l'année 1981. Je remercie J.-L. Guillaumet qui a bien voulu lire le manuscrit et me faire part de ses critiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME (1981). — *Mapeamento das ocorrências e prospecção do potencial atual do babaçu no Estado do Maranhão*. COPENAT et INAB. Sao Luis.
- CAVALCANTE, P.B. (1972). — *Frutas comestíveis da Amazônia*. 3° éd. 1976, MPEG, Belém.
- GRANVILLE, J.-J. de (1978). — *Recherches sur la flore et la végétation guyanaises*. Thèse d'Etat, Université de Montpellier, 272 pp. 85 fig.
- HALLÉ, F. et OLDEMAN, R.A.A. (1970). — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson Cie, Paris, XII et 178 pp.
- KAHN, F. (1983). — *Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère*. Thèse d'Etat, Université de Montpellier, 426 pp.
- KAHN, F. (1984). — The distribution of palms as a fonction of local topography in Amazonian « terra firme » forests. Convênio ORSTOM-CNRS/CNPq-INPA, Manaus (à paraître in *Experientia*).
- KAHN, F. & CASTRO, A. de (1985). — The Palm community in a forest of central Amazonia, Brazil, *Biotropica*, 17 : 210-216.
- KLINGE, H. & RODRIGUES, W.A. (1971). — Matéria organica e nutrientes na mata de terra firme perto de Manaus. *Acta Amazonica*, 1 : 69-72.
- MARMILLOD, D. (1982). — *Methodik und Ergebnisse von Untersuchungen und Aufbau eines Terrassenwaldes im peruanischen Amazonien*. Dissertation Doktgrades Georg-August Universität, Göttingen, 198 pp.
- RANZANI, G. & PODESTA, J.A.F. (1982). — *Projeto Tucuruí, Convênio INPA-Eletronorte, relatório anual*.
- TAKEUCHI, M. (1960). — A estrutura da vegetação na Amazonia. I. A mata pluvial tropical. *Bol. MPEG, NS, Botânica*, 6 : 1-17.
- WALLACE, A.R. (1853). — *Palm trees of the Amazon and their uses*. John van Voorst, London.