



**HAL**  
open science

# Les Psychotria (Rubiaceés) endémiques de Tahiti (Polynésie Française) menacés par l'invasion de *Miconia calvescens* (Mélastomatacées): Statut, répartition, écologie, phénologie et protection

Jean-Yves Meyer, Jacques Florence, Valérie Tchung

## ► To cite this version:

Jean-Yves Meyer, Jacques Florence, Valérie Tchung. Les Psychotria (Rubiaceés) endémiques de Tahiti (Polynésie Française) menacés par l'invasion de *Miconia calvescens* (Mélastomatacées): Statut, répartition, écologie, phénologie et protection. *Revue d'Écologie*, 2003, 58 (2), pp.161-185. hal-03529977

**HAL Id: hal-03529977**

**<https://hal.science/hal-03529977v1>**

Submitted on 17 Jan 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LES *PSYCHOTRIA* (RUBIACÉES) ENDÉMIQUES DE TAHITI (POLYNÉSIE FRANÇAISE) MENACÉS PAR L'INVASION DE *MICONIA CALVESENS* (MÉLASTOMATACÉES) : STATUT, RÉPARTITION, ÉCOLOGIE, PHÉNOLOGIE ET PROTECTION

Jean-Yves MEYER<sup>1</sup>, Jacques FLORENCE<sup>2</sup> & Valérie TCHUNG<sup>3</sup>

SUMMARY

*Psychotria* L. (Rubiaceae) is one of the most diverse genera in the tropical rainforests, including those of the Pacific Islands, and more particularly French Polynesia with 23 endemic species, including 7 described species localized in the island of Tahiti. All these Tahitian endemic species are directly threatened by the invasion of *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae), an alien tree introduced as an ornamental plant in 1937 which covers now two-thirds of the island. The past and current status, distribution, and habitats of the *Psychotria* in Tahiti are described. The study of the phenology of four *Psychotria* species was conducted, and the negative impact of the dense covers of *Miconia calvescens* on the reproductive capacity (or fertility) of two of them was demonstrated. An *in situ* and *ex situ* conservation project is proposed in order to save these endemic species from a probable extinction.

RÉSUMÉ

*Psychotria* L. (Rubiacées) est l'un des genres les plus diversifiés dans les forêts tropicales humides, dont celles des îles du Pacifique, et plus particulièrement de la Polynésie française qui compte 23 espèces endémiques, dont 7 espèces décrites localisées à Tahiti. Ces espèces endémiques tahitiennes sont toutes directement menacées de disparition par l'invasion de *Miconia calvescens* DC. (Melastomatacées), un arbre introduit comme plante ornementale en 1937 et qui recouvre actuellement deux-tiers de l'île. Cette étude décrit le statut, la répartition et les habitats actuels et passés des *Psychotria* à Tahiti. Nous avons étudié la phénologie de quatre espèces de *Psychotria* et montré l'impact des couverts denses de *Miconia calvescens* sur la capacité de reproduction (ou fertilité) de deux d'entre elles. Un projet de conservation *in situ* et *ex situ* est proposé afin de sauvegarder ces espèces endémiques d'une extinction probable.

---

<sup>1</sup> Délégation à la Recherche, Ministère de la Culture, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, B.P. 20981 Papeete, Tahiti, Polynésie française.

<sup>2</sup> IRD, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

<sup>3</sup> I.U.F.M. du Pacifique, Antenne de Polynésie française, B.P. 4520 Papeete, Tahiti, Polynésie française.

## INTRODUCTION

L'invasion biologique par des espèces introduites (dites allochtones, exogènes, étrangères, ou « exotiques ») constitue actuellement l'une des principales menaces pour la biodiversité des îles océaniques (IUCN, 2000), notamment celles de l'océan Pacifique (SPREP, 2000). Les écosystèmes insulaires, véritables laboratoires de l'évolution où l'endémisme est particulièrement élevé (Carlquist, 1974 ; Paulay, 1994 ; Vitousek *et al.*, 1995), sont reconnus comme étant plus fragiles et plus sensibles aux perturbations anthropiques en raison notamment d'un isolement prolongé, de leur petite surface terrestre, des faibles effectifs des populations d'espèces insulaires et d'une diversité génétique restreinte (Brockie *et al.*, 1988 ; Loope & Mueller-Dombois, 1989 ; Vitousek, 1989). Bien que de nombreux exemples de plantes envahissantes (dites invasives, ou envahisseuses) aient été décrits aux îles Hawaii (Smith, 1985 ; Stone *et al.*, 1992), Galápagos (Schofield, 1973 ; Lawesson, 1990), Juan Fernández (Swenson *et al.*, 1997), Mascareignes (Lavergne *et al.*, 1999 ; Lorence & Sussman, 1986, 1988 ; MacDonald *et al.*, 1991 ; Strahm, 1999 ; Strasberg, 1995) ou Seychelles (Gerlach, 1993 ; Fleischmann, 1997), leurs conséquences directes sur les espèces végétales indigènes ou endémiques, telles que la diminution, l'extirpation voire l'extinction de leurs populations, sont encore peu documentées (Vitousek *et al.*, 1987 ; Loope & Medeiros, 1994 ; Strahm, 1993) ou restent encore anecdotiques (Cronk & Fuller, 1995 ; Daelher & Carino, 1999). Or, plus que l'abondance et l'extension d'une espèce envahissante, c'est son impact direct sur les milieux naturels qui traduit la gravité réelle de l'invasion et qui doit orienter les priorités en matière de lutte.

*Miconia calvescens* DC. (syn. *Miconia magnifica* Triana, Mélastomatacées) est considérée comme la plante envahissante la plus agressive en Polynésie française (Fosberg, 1992 ; Meyer, 1996a ; Mueller-Dombois & Fosberg, 1998 ; Whitaker, 1998) et à Hawaii (Medeiros *et al.*, 1997 ; Loope, 1998), et constitue une menace potentielle pour toutes les autres îles tropicales du Pacifique (Meyer, 2000). Ce petit arbre, pouvant atteindre 16 m de hauteur dans sa zone d'origine en Amérique tropicale, a été introduit comme plante ornementale à Tahiti en 1937 en raison de ses grandes feuilles (jusqu'à 80 cm de longueur) à revers lie-de-vin. Il occupe actuellement environ 2/3 de la surface de l'île (soit plus de 70 000 ha) et touche également les îles voisines de Moorea (plus de 1 200 ha) et Raiatea (plus de 240 ha) (Meyer, 1996a ; 1998a). En raison d'une reproduction prolifique (plusieurs millions de graines produites annuellement par arbre reproducteur) et de la dissémination active de ses petites baies par des oiseaux frugivores (Gaubert, 1992 ; Meyer, 1998b), cette « peste végétale » a envahi la majorité des zones mésophiles et hygrophiles de Tahiti (où la pluviométrie dépasse 2 000 mm/an), du niveau de la mer jusqu'à 1 300 m d'altitude, c'est-à-dire jusqu'en forêt naturelle humide de montagne (ou forêt de nuages) où se trouve la majorité des plantes endémiques. En formant un couvert dense monospécifique accompagné d'une diminution drastique de la lumière incidente en sous-bois (entre 0,4 et 0,6 %) et d'une accumulation de feuilles en litière (Meyer, 1994), *Miconia calvescens* représente une menace directe et sérieuse pour la diversité végétale et l'intégrité des forêts tahitiennes. Entre 40 et 70 espèces végétales strictement endémiques de Tahiti (sur les 107 que compte l'île) sont considérées comme directement menacées par son invasion (Meyer & Florence, 1996), et à terme 60 % des plantes endémiques des îles de la Société seraient menacées (Florence, 1996). Parmi ces plantes en danger d'extinction, les espèces de petite taille (herbacées, arbrisseaux et arbustes) inféodées aux sous-bois

des forêts naturelles humides sont les plus touchées, et plus particulièrement celles du genre *Cyrtandra* J. R. & J. G. A. Forster (Gesneriacées), *Ophiorrhiza* L. (Rubiacees), Myrsine (Myrsinacées), *Psychotria* L. (Rubiacees) et *Sclerotheca* A. DC. (Campanulacées) (Meyer & Florence, *loc. cit.*).

Cette étude a trois objectifs principaux : (1) établir le statut et la répartition actuels et passés des *Psychotria* endémiques de Tahiti ; (2) apporter des éléments sur l'écologie (notamment les habitats) et la phénologie (saisons de floraison et de fructification) de ces espèces ; (3) évaluer l'impact de *Miconia calvescens* sur quelques espèces de *Psychotria* en comparant leur capacité de reproduction (ou fertilité) dans des zones peu, moyennement ou fortement envahies. Cette étude a également pour perspective la proposition d'un programme de conservation *in situ* et *ex situ* des *Psychotria* endémiques de Tahiti.

## LE GENRE *PSYCHOTRIA*

*Psychotria* L. est un genre pantropical taxinomiquement complexe (Fosberg & Sachet, 1991), comprenant selon les auteurs, entre 800 et 1 500 espèces (Mabberley, 1997), plus de 1 650 (Moulton, 1989 *in* Wright, 1991), voire au moins 2 000 (Smith, 1988). Il est considéré comme l'un des genres les plus importants de la famille des Rubiacées et l'un des plus diversifiés de tous les genres néotropicaux (Taylor, 1996) avec pas moins de 700 espèces en Amérique tropicale, dont plus de 100 sont trouvées au Panama (Gentry, 1996), et une vingtaine dans l'île de Barro Colorado (Leigh, 1999). *Psychotria* est également l'un des genres les plus riches en espèces dans le Pacifique Sud (Darwin, 1979) avec, par exemple, 115 espèces en Papouasie-Nouvelle-Guinée, 85 espèces en Nouvelle-Calédonie et 76 espèces aux Fidji. De même, la Polynésie (région ethno- et bio-géographique regroupant les archipels des Cook, Hawaii, Pitcairn, Polynésie française, Samoa, Tonga) possède plus de 50 espèces de *Psychotria* (Tableau I). Le nombre le plus élevé d'espèces

TABLEAU I

*Nombre de Psychotria dans quelques îles ou archipels du Pacifique.*

Iles ou archipels du Pacifique	Nombre	Source
Papouasie Nouvelle-Guinée	115	Mabberley, 1997
Nouvelle-Calédonie	85	Sohmer, 1990
Fidji	76	Smith, 1988
Polynésie française	23	« Base de données botaniques Nadeaud »
Samoa	20	Whistler, 1986
Etats Fédérés de Micronésie	17	Fosberg <i>et al.</i> , 1993
Hawaii	11	Wagner <i>et al.</i> , 1999
Tonga	5	Yuncker, 1959

dans cette région est trouvé en Polynésie française qui compte 23 espèces endémiques (Tableau II), auquel il faudrait ajouter au moins 12 espèces nouvelles encore non décrites, dont 6 sont localisées dans les îles de la Société (3 à Tahiti, 1 à Moorea, 2 à Raiatea, données non publiées) et 6 aux Marquises (D. Lorence, comm. pers., 1999). Absent des îles basses de l'archipel des Gambier et des atolls des Tuamotu, le genre *Psychotria* comprend 11 espèces endémiques dans les îles volcaniques hautes de la Société, 9 aux Marquises, et 3 aux Australes (d'après la « base de données botaniques Nadeaud », Fig. 1). *Psychotria* représente ainsi, avec le genre *Cyrtandra* (Gesnériacées) qui comprend 30 espèces endémiques décrites, l'un des groupes les plus diversifiés en Polynésie française.

TABLEAU II

Liste et statut de conservation des 23 espèces décrites de *Psychotria* endémiques de Polynésie française (d'après la « Base de données botaniques Nadeaud »)

Espèces par archipel	Ile(s)	Statut de conservation UICN (d'après FLORENCE, 1996)
<b>Marquises</b>		
<i>P. adamsonii</i> Fosberg	Ua Pou	DD
<i>P. bowermanae</i> Fosberg	Nuku Hiva	LR
<i>P. hivaoana</i> Fosberg	Hiva Oa	DD
<i>P. lebronnecii</i> Fosberg var. <i>lebronnecii</i>	Hiva Oa, Fatu Hiva	DD
<i>P. lebronnecii</i> Fosberg var. <i>tahuatensis</i>	Tahuata	DD
<i>P. marchionica</i> Drake	Hiva Oa	NE
<i>P. mumfordiana</i> F. Brown	Hiva Oa	DD
<i>P. taupotini</i> F. Brown	Nuku Hiva	LRlc
<i>P. tovana</i> F. Brown	Nuku Hiva	LRlc
<b>Société</b>		
<i>P. atricaulis</i> Fosberg	Huahine	LR
<i>P. cookei</i> J. Moore	Raiatea	DD
<i>P. franchetiana</i> (Drake) Drake	Tahiti, Moorea	DD
<i>P. grantii</i> Fosberg	Tahiti	CR
<i>P. lepiniana</i> (Drake) Drake (= <i>P. cernua</i> Nadeaud)	Tahiti	VU
<i>P. marauensis</i> Fosberg & Florence	Tahiti	VU
<i>P. raiateensis</i> J. Moore	Raiatea	VU
<i>P. speciosa</i> J. G. Forster	Tahiti	CR
<i>P. tahitensis</i> (Drake) Drake	Tahiti	CR
<i>P. temehaniensis</i> J. Moore	Raiatea	LRlc
<i>P. trichocalyx</i> (Drake) Fosberg	Tahiti	CR
<b>Australes</b>		
<i>P. raivavaensis</i> Fosberg	Raivavae	VU
<i>P. rapensis</i> F. Brown	Rapa	VU
<i>P. tubuaiensis</i> Fosberg	Tubuai	DD

Catégories UICN (1994) : CR = gravement menacé ; VU = Vulnérable ; LR = Faible risque ; LRlc = Risque mineur ; DD = Données déficientes ; NE = Non évalué.

Les *Psychotria* présentent un intérêt scientifique à la fois écologique, évolutif et biogéographique. Ils contribuent de façon significative à la diversité floristique de la végétation des sous-bois des forêts naturelles humides américaines, africaines,

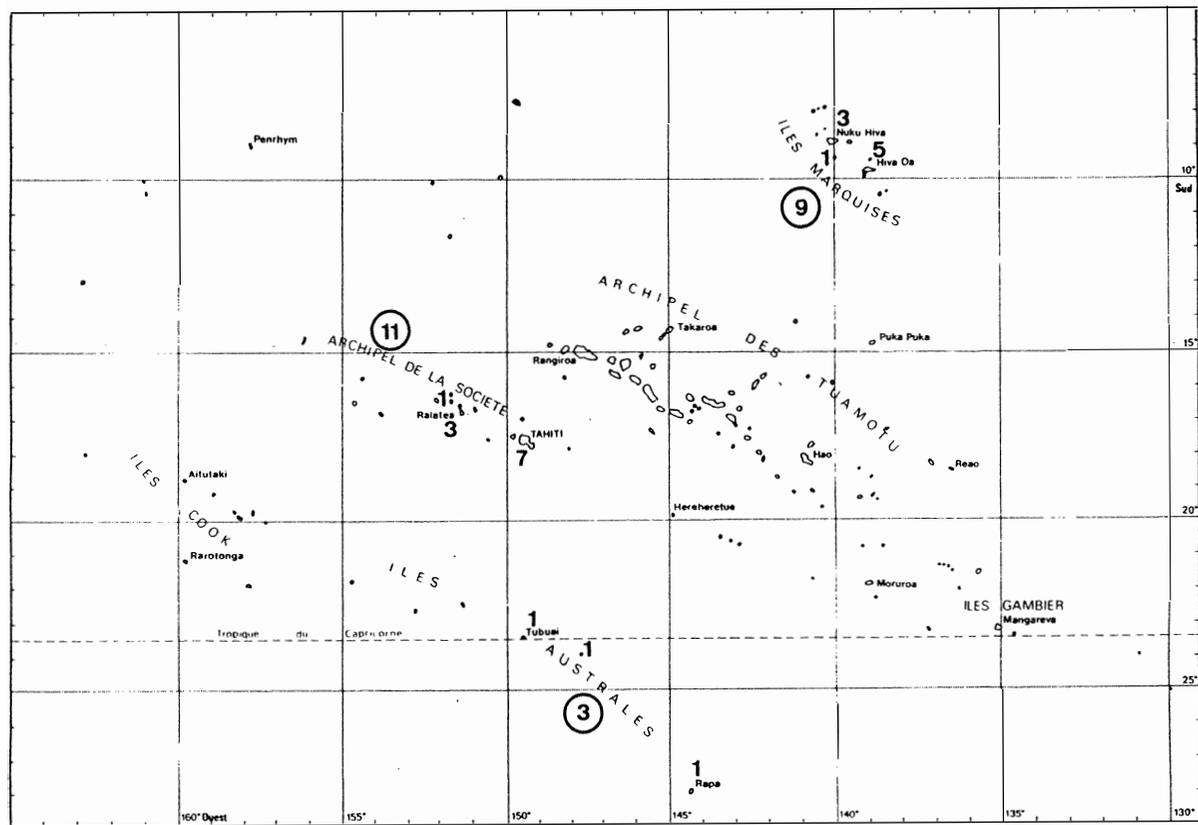


Figure 1. — Distribution des espèces de *Psychotria* décrites en Polynésie française et nombre total par archipel.

et australasiennes (Sohmer, 1988 *in* Nepokroeff *et al.*, 1999). Dans les îles du Pacifique, le genre possède un nombre élevé d'espèces restreintes à un archipel voire à une seule île et constitue un excellent exemple de radiation évolutive en milieu insulaire terrestre. Ce phénomène de spéciation explosive à partir d'une ou de quelques espèces fondatrices (ou ancêtres) et parfois suivi d'adaptations écologiques marquées (ou phénomène de radiation adaptative), a été plus particulièrement étudié dans les îles du Pacifique chez les Composées (Carlquist, 1974 ; Stuessy & Ono, 1998). Une étude phylogénétique des *Psychotria*, basée sur l'analyse moléculaire utilisant l'ADNr, a été récemment menée à l'échelle mondiale (Nepokroeff *et al.*, 1999), et inclut deux espèces endémiques de Tahiti que nous avons fournies.

Il faut signaler également que certaines espèces de *Psychotria* d'Australie et d'Amérique du Sud sont connues pour contenir des alcaloïdes dans l'écorce des troncs, ou dans les fruits (Nepokroeff, *op. cit.*), ou des composés bio-actifs comme des benzoquinones (Solis *et al.*, 1995), et que d'autres espèces du Pacifique sont utilisées en médecine traditionnelle dans les îles Samoa et Tonga (Whistler, 1992) et en Nouvelle-Calédonie (Sévenet *et al.*, 1991)

Avec 12 espèces menacées sur un total de 23 décrites, la Polynésie française figure, avec la Jamaïque (qui comprend 14 espèces menacées sur un total de 41, Asprey & Robins, 1953), parmi les pays possédant le plus d'espèces menacées de *Psychotria* au monde d'après la liste des arbres menacés compilée par le World Conservation Monitoring Centre (Oldfield *et al.*, 1998) (Tableau III).

TABLEAU III

*Nombre et proportion de Psychotria menacés dans le monde*

Pays	Nombre d'espèces menacées (Oldfield <i>et al.</i> 1998)	%
Jamaïque	14	34 % (14/41)
Polynésie française	12	52 % (12/23)
Tanzanie	10	-
Sri Lanka	8	-
Kenya	5	-
Pérou	5	-
Inde	4	-
Hawaii	3	27 % (3/11)
São Tome & Principe	2	-
Cuba	1	-
Nouvelle-Calédonie	1	1 % (1/85)
Total	65	

LE SITE D'ÉTUDE

L'île océanique de Tahiti (17°38' lat. S, 149°30' long. W) est localisée dans le Pacifique Sud, à plus de 5 000 km<sup>2</sup> des côtes continentales les plus proches. Avec une surface terrestre de 1 045 km<sup>2</sup> et un sommet culminant à 2 241 m (mont Oro-

hena), elle est la plus grande et la plus haute de Polynésie française, Territoire français d'Outre-Mer regroupant 118 îles pour une superficie totale de 3 521 km<sup>2</sup> dispersées sur une zone économique exclusive de 5 millions de km<sup>2</sup> d'océan. La forme de l'île résulte de la juxtaposition de deux cônes volcaniques (Tahiti Nui mesurant 30 km de diamètre, et Tahiti Iti ou presque île de Taïarapu, 15 km de diamètre) soudés par l'isthme de Taravao, considéré comme ayant constitué un troisième volcan (Brousse, 1993). Tahiti est également l'île habitée la plus jeune de l'archipel de la Société (Tahiti Nui est âgée de 600 000 à 1,35 million d'années ; Tahiti Iti, d'environ 400 000 ans) et se situe à environ 130 km à l'ouest d'un point chaud volcanique encore en activité. Le climat est de type tropical océanique avec alternance d'une saison chaude et humide avec des pluies parfois torrentielles de décembre à mars, et une saison sèche et plus fraîche d'avril à novembre. La pluviométrie moyenne est de 1 700 mm/an au niveau de la mer mais peut atteindre 10 m au centre de l'île et sur la presque île de Taïarapu (Tahiti Iti). Les versants situés au vent peuvent avoir des valeurs de précipitation deux à trois fois plus fortes que ceux situés sous le vent (Pasturel, 1993).

Tahiti possède le plus grand nombre de plantes vasculaires indigènes (495 espèces) et le plus grand nombre de plantes endémiques (224 espèces) de toutes les îles de Polynésie française (Florence, 1993), soit un taux d'endémisme de 45 %. 107 des 224 endémiques sont strictement localisées à l'île. Environ 70 % des plantes endémiques de Tahiti sont localisées dans les forêts humides d'altitude (ou forêts de nuages) et dans les maquis sommitaux situés au delà de 1 500 m d'altitude (Florence, 1983 ; Meyer & Florence, 1996). Ces séries de végétation sont encore préservées des activités humaines (urbanisation, cultures intensives, plantations de Pin des Caraïbes *Pinus caribaea* et de la légumineuse arborée *Paraserianthes (Albizia) falcataria*, barrages hydro-électriques, incendies) qui ont provoqué la secondarisation de toute la frange littorale, des collines sèches et des vallées humides de basse altitude, ainsi que des pentes et des plateaux de moyenne altitude (Fosberg, 1992).

Tahiti comprend 7 espèces endémiques de *Psychotria* (d'après la « base de données botaniques Nadeaud », Tableau II), 6 d'entre elles étant strictement localisées à l'île (elles sont dites endémiques insulaires) et une espèce (*P. franchetiana*) étant trouvée à la fois à Tahiti et dans l'île voisine de Moorea située à environ 20 km au nord (endémique archipélaire). *P. speciosa* Forster a été historiquement la première espèce à être découverte, lors du second voyage de James Cook en 1771, puis décrite par le botaniste Georg Forster en 1786 (Fosberg, 1937). *P. marauensis* Fosberg & Florence est l'espèce la plus récemment découverte et décrite à Tahiti, en 1982 (Fosberg, 1983). Depuis, et grâce aux prospections botaniques que nous avons effectuées dans les dix dernières années, au moins 3 espèces nouvelles sont à signaler pour Tahiti, mais restent encore inédites. En raison d'un relief montagneux élevé (avec 10 sommets au dessus de 1 500 m) et particulièrement escarpé, qui avait frappé Charles Darwin lors de son séjour en novembre 1835 (« *j'avais vu dans les Cordillères [des Andes] des montagnes bien plus considérables, mais rien qui puisse se comparer à celles-ci du point de vue aspérité du terrain* », Darwin, 1852), la flore de l'île de Tahiti, particulièrement étudiée à partir du XIX<sup>e</sup> siècle (Guillemin, 1837 ; Nadeaud, 1873 ; Drake Del Castillo, 1886-1892, 1893) et ce jusque dans les années 1990 (Florence, 1993, 1997), n'est donc pas encore totalement connue et décrite.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### ETUDE DU STATUT ET DE LA RÉPARTITION ACTUELS ET PASSÉS DES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

Cette étude est basée sur des observations personnelles et des collectes d'échantillons menées sur le terrain dans l'ensemble de l'île de Tahiti entre 1982 et 2002, ainsi que sur la consultation des spécimens de *Psychotria* des herbiers de Polynésie française (PAP), Paris (P), et du Bernice P. Bishop Museum à Honolulu (BISH). L'altitude, la localisation (grâce à un G.P.S. ou une carte topographique) et le type d'habitat de chaque population de *Psychotria* rencontrée sur le terrain ont été notés, ainsi que la série de végétation et les espèces végétales dominantes.

### ETUDE DE LA PHÉNOLOGIE DE QUELQUES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

La phénologie de quatre espèces (*P. franchetiana*, *P. marauensis*, *P. speciosa*, et *P. tahitensis*) a été étudiée à partir d'observations personnelles effectuées sur le terrain sur l'île de Tahiti entre 1998 et 2002, ainsi que d'après les spécimens de *Psychotria* consultés dans les herbiers de Polynésie française (PAP) et de Paris (P) et également d'après les principales flores publiées (Nadeaud, 1873 ; Drake Del Castillo, 1886-1892, 1892). Trois stades phénologiques ont été définis : fleurs (stade regroupant les boutons floraux, les fleurs épanouies et les fleurs fanées) ; fruits verts immatures ; fruits mûrs (de couleur rouge, orange ou violacée).

### ETUDE DE L'IMPACT DE *MICONIA CALVESCENS* SUR DEUX ESPÈCES DE *PSYCHOTRIA* À TAHITI

L'impact de *Miconia calvescens* sur la capacité de reproduction (ou fertilité) de deux espèces de *Psychotria* (*P. speciosa* et *P. tahitensis*) a été étudié de façon quantitative. Nous avons sélectionné plusieurs populations de *P. speciosa* et *P. tahitensis* dans trois localités différentes sur l'île de Tahiti : le sentier surplombant la vallée de la Tuauru (appelé « sentier des Mille Sources ») et le sentier menant au mont Aorai dans le nord-ouest de l'île ; le sentier du plateau de Taravao menant au mont Atara dans la presque île de Tairapu (Tahiti Iti). Ces sites ont été essentiellement choisis pour leur relative facilité d'accès (moins d'une heure de route, suivie de 30 à 120 minutes de marche) et parce qu'ils présentaient un degré d'invasion par *Miconia calvescens* différent. Dans ces sites, plusieurs stations d'étude de surface variant entre 5 et 25 m<sup>2</sup>, englobant la superficie totale des populations de *Psychotria*, ont été définies. Le diamètre à la base et la hauteur totale de tous les individus ont été mesurés ; pour chaque individu reproducteur, le nombre de tiges ou axes reproducteurs (portant des inflorescences et/ou des infrutescences), le nombre total de tiges, ainsi que le nombre total de fleurs et de fruits ont été notés. Dans chaque station, la densité de *Miconia calvescens* en canopée (ou recouvrement en canopée) a été mesurée en utilisant un densiomètre sphérique (« spherical densiometer », Lemmon, 1957), instrument de mesure communément utilisé pour quantifier le couvert forestier, aisément transportable et maniable dans des conditions de terrain difficiles (e.g. pluviométrie élevée, pentes fortes). Trois classes de densité de *Miconia calvescens* en canopée ont été définies : faible (25-50 %), moyenne (50-75 %) et

forte (> 75 %). En raison de la topographie accidentée des stations (pente > 100 %, parfois localisées en bordure de cascade ou de falaise), il nous a été impossible d'installer des parcelles d'étude d'une taille supérieure (100 m<sup>2</sup> par exemple) et d'y calculer, par exemple, la densité de *Miconia calvescens* en mesurant le nombre et le diamètre de tous les individus présents.

## RÉSULTATS

### DESCRIPTION DES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

Comme la plupart des espèces des régions africaine, australasienne et néotropical, les *Psychotria* endémiques de Tahiti (décrits sous le nom de *Uragoga* par E. Drake Del Castillo, 1886-1892) sont des petits arbres, arbustes ou arbrisseaux de 1 à 4 m de haut (plus rarement 5 m) caractérisés par des feuilles opposées-décussées et entières. Les espèces tahitiennes sont également le plus souvent caractérisées par des stipules interpétiolaires formant une calyptra (pileuse ou glabre) entourant le bourgeon terminal. Le limbe est en général elliptique avec un apex acuminé et la présence de domaties (pileuses ou glabres) à l'aisselle des nervures secondaires sur la face inférieure. Les fleurs, disposées en cymes ou en panicules de cymes terminales ou axillaires, sont hermaphrodites avec une corolle tubulaire possédant 4 ou 5 lobes, (plus rarement 6) de couleur blanche parfois teintée de rose ou de mauve. Les fruits sont des drupes ovoïdes ou elliptiques, rouges, orange ou violacées à maturité, et contiennent 2 graines protégées par un endocarpe dur (appelées pyrènes, vraisemblablement une adaptation à la frugivorie). Les espèces présentes à Tahiti sont probablement la résultante d'au moins deux introductions indépendantes au cours du temps (entre 400 000 ans et 1,35 million d'années), contre une seule aux Marquises (Wagner, 1991), et l'on peut distinguer deux grands groupes : les espèces à inflorescences condensées à grandes fleurs et gros fruits, et celles à inflorescences lâches à petites fleurs et petits fruits, avec une exception notable, *P. marauensis*, qui possède des inflorescences comprimées et des petites fleurs et petits fruits (Tableau IV).

### HABITATS DES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

Les *Psychotria* endémiques de Tahiti sont trouvés presque exclusivement en sous-bois de forêt mésophile et hygrophile où les précipitations moyennes annuelles dépassent 2 000 mm. La répartition altitudinale des espèces est généralement comprise entre 600 et 1 200 m, certaines étant trouvées plus rarement à basse altitude (jusqu'à 50 m pour *P. tahitensis*) ou à haute altitude (jusqu'à 1 550 m pour *P. grantii*) (Tableau V). Bien que confinées aux sous-bois, les *Psychotria* de Tahiti ne sont pas des espèces typiquement sciaphiles car, contrairement aux forêts tropicales continentales, la structure des forêts insulaires polynésiennes, et de l'île de Tahiti en particulier, diffère par la faible hauteur de son couvert végétal ou canopée (généralement 7-10 m de haut, plus rarement à 15-20 m dans les fonds de vallée et sur les plateaux, Fosberg, 1992 ; Florence, 1993), une stratification plus faible, l'absence ou la faible représentation de certains groupes écologiques (comme les lianes ligneuses). Ainsi, le pourcentage de lumière incidente arrivant au sol dépasse 1,5 à 3 % en sous-bois de forêt naturelle à Tahiti (Meyer, 1994).

TABLEAU IV

Caractéristiques des *Psychotria* endémiques de Tahiti

Espèces	Hauteur (m)	Taille des feuilles (cm)	Type de cyme (nombre de fleurs)	Taille des fleurs (longueur du tube en cm)
<i>P. franchetiana</i> (Drake) Drake	2-3,5(4-5)*	(7-10 x 13-20)*/ 7-11 x 18-25	condensée	grandes (> 2)
<i>P. grantii</i> Fosberg	2,5(4)**	(5,5 x 12)**	lâche (3-9)**	petites (> 0,5)**
<i>P. lepiniana</i> (Drake) Drake	1(4-5)*	(3-5 x 8-15)*	-	petites (0,5-1)*
<i>P. marauensis</i> Fosb. & Florence	1,5-3	(5 x 9-10)**/6 x 11	condensée (2-6)**	petites (1,1-1,5)**
<i>P. speciosa</i> J. G. Forster	(2)*/1,5-4	(6-8 x 10-15)*/ 7-11 x 12-25	condensée (3-7)*	grandes (6-7)*
<i>P. speciosa</i> var. nov. ?	2-5	5-10 x 11-22	condensée (1-3)	grandes (4-5)
<i>P. tahitensis</i> (Drake) Drake	(3-4)*/1,5-5	(6-7 x 18-20)*	lâche (9-15)* 2-49	petites (0,5)*
<i>P. trichocalyx</i> (Drake) Fosberg	(4-5)*	5 x 13	condensée	grandes (6-7)*
<i>P. sp. nov. 1</i>	< 1	-	condensée	grandes (> 5)
<i>P. sp. nov. 2</i>	1-2	5-12 x 13-27	-	-

Espèces	Forme des fruits	Taille des fruits (longueur en cm)	Nombre de fruits/ infrutescence	Couleur du fruit mûr
<i>P. franchetiana</i>	ovoïde*, rugueux*	Gros	1-2	rouge
<i>P. grantii</i>	ellipsoïde**	petits (0,9-1)**/1,2	-	rouge
<i>P. lepiniana</i>	ovoïde à 4 côtes saillantes	petits	-	-
<i>P. marauensis</i>	ovoïde à ellipsoïde**	petits (0,5-1)**/ 1,2-1,5	1-5	rosé**, rouge vif
<i>P. speciosa</i>	ovoïde à ellipsoïde	gros (1)*/1,5-2	1-4	orange
<i>P. speciosa</i> var. nov. ?	ellipsoïde	gros (2-3)	1-4	orange
<i>P. tahitensis</i>	ovoïde	petits 0,5-1,2	1-18	rouge
<i>P. trichocalyx</i>	-	gros	1-3	violacé
<i>P. sp. nov. 1</i>	ovoïde à ellipsoïde	gros	< 10	rouge vif
<i>P. sp. nov. 2</i>	-	-	-	-

\* données d'après Nadeaud (1873) et Drake Del Castillo (1893, 1886-92)

\*\* données d'après Fosberg (1937, 1983)

- donnée inconnue

TABLEAU V

*Habitats, répartition et nombre de localités connues des Psychotria dans l'île de Tahiti*

Espèces	Altitude (m)	Série de végétation	Type de végétation (espèces dominantes)
<i>P. franchetiana</i>	(600-800)*/830-900	H	Forêt secondaire à <i>Alstonia-Cyathea-Miconia</i>
<i>P. grantii</i>	970-1225/(1200-1550)**	H	Forêt ripicole à <i>Cyathea-Weinmannia</i>
<i>P. lepiniana</i>	630/(800-1000)*	M, H	Forêt secondaire à <i>Neonauclea-Tecoma</i>
<i>P. marauensis</i>	820-1250/(800-1475)**	M, H	Forêt de nuages à <i>Alstonia-Cyathea-Streblus</i>
<i>P. speciosa</i>	730-1200/(1000)*/ (1220)**	H	Forêt à <i>Alstonia-Cyathea-Weinmannia</i>
<i>P. speciosa</i> var. nov.	815-950	M	Forêt secondaire à <i>Cyathea-Neonauclea-Spathodea</i>
<i>P. tahitensis</i>	45-1250/(1000)*/ (1250)**	M, H	Forêt à <i>Crossostylis-Cyathea-Metrosideros-Neonauclea</i>
<i>P. trichocalyx</i>	920/(800-1200)*	H	Forêt secondaire à <i>Alstonia-Cyathea-Miconia</i>
<i>P. sp. nov. 1</i>	1050	H	Forêt de nuages à <i>Alstonia-Cyathea-Streblus</i>
<i>P. sp. nov. 2</i>	920-950	H	Forêt secondaire à <i>Alstonia-Cyathea-Miconia</i>

Espèces	Nord-ouest	Nord-est	Sud-ouest	Sud-est	Presqu'île (Tahiti Iti)	Nombre de localités
<i>P. franchetiana</i>				VAI	TAI*, TAR	3
<i>P. grantii</i>	FAU, TUA	OROH2		FAA		4
<i>P. lepiniana</i>	OROH1*, FAU		OROF*		TAR*	4
<i>P. marauensis</i>	AOR, MAR, PIC		TAH			4
<i>P. speciosa</i>	AOR, FAU, MAR*, TUA	OROH2, VIR, PAP1	OROF*	FAA	TAI*, TAR, RON	12
<i>P. speciosa</i> var. nov.	AOR					1
<i>P. tahitensis</i>	AOR, MAR, PIC	MAU, PAP1, PAP2, OROH2, VIR	OROF	FAA, MAP, VAI	PIR*, TAR	14
<i>P. trichocalyx</i>	MAR*				TAI*, TAR	3
<i>P. sp. nov. 1</i>		MAU, VIR				2
<i>P. sp. nov. 2</i>					TAR	1

\*données d'après Nadeud (1873) et Drake Del Dastillo (1893, 1886-92).

\*\*données d'après Fosberg (1937, 1983).

Série de végétation : M = Mésophile (1500-2000 mm/an) ; H = Hygrophile (> 2000 mm/an).

Localités : AOR = Aorai ; FAA = Faatautia (Hitiaa) ; FAU = Faufiru ; MAP = Mapuaura (Faone) ; MAR = Marau ; MAU = Mauru ; OROF = Orofero ; OROH1 = étages inférieurs de l'Orohena ; OROH2 = crête sud de l'Orohena ; PAP1 = basse vallée de Papenoo (Tupa, Faaiti) ; PAP2 = haute vallée de Papenoo (Maroto) ; PIC = Pic Vert (Tipaerui) ; PIR = flancs de la vallée de Pirae ; RON = Ronui ; TAH = mont Tahiti ; TAI = mont Tairapu ; TAR = Taravao (Hamoā, Atara) ; TUA = Tuauru ; VAI = Vaihiria (col Urufaa) ; VIR = Viriviriterai

Les habitats occupés préférentiellement par les *Psychotria* de Tahiti sont souvent en bordure de rivière dans les fonds des grandes vallées (ou forêts ripicoles), ou en bordure de torrent dans les talwegs et les vallons suspendus d'altitude, plus rarement sur les hauts-plateaux. Parfois observés en formation sous-crétale, les *Psychotria* tahitiens ne sont jamais trouvés sur des crêtes et des pics montagneux, en formation complètement ouverte et exposée, à la différence de certaines espèces de l'archipel de la Société (Moorea, Raiatea et Bora Bora), ou des Marquises (obs. pers.).

#### RÉPARTITION ET ABONDANCE DES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

Les espèces de *Psychotria* endémiques de Tahiti possèdent un nombre limité de localités actuellement répertoriées, variant de une à 14, avec des populations d'effectif très faible (Tableau VI et Fig. 2) ; 8 des 10 espèces étudiées ne sont connues que de 4 localités au plus.

TABLEAU VI

#### Statut de conservation (UICN) des *Psychotria* menacés par *Miconia calvenscens*

Espèces	Nombre de localités connues	Menaces (par ordre d'importance)	Nouvelle proposition de statut de conservation UICN (par rapport au statut défini in Florence 1996)
<i>P. franchetiana</i>	3	invasion par <i>Miconia calvenscens</i> ; captages d'eau et canalisations ; invasion par <i>Psidium cattleianum</i>	<b>CR (DR)</b>
<i>P. grantii</i>	4	invasion par <i>Miconia calvenscens</i> ; broutage par les chèvres sauvages	<b>CR</b>
<i>P. lepiniana</i>	3	invasion par <i>Tecoma stans</i>	<b>VU</b>
<i>P. marauensis</i>	3	invasion par <i>Miconia calvenscens</i> ; terrassements ; invasion par <i>Lantana camara-Tecoma stans</i>	<b>CR (VU)</b>
<i>P. speciosa</i>	12	invasion par <i>Miconia calvenscens</i> ; invasion par <i>Rubus rosifolius-Spathodea campanulata</i>	<b>CR</b>
<i>P. speciosa</i> var. nov. ?	2	invasion par <i>Miconia calvenscens</i> ; invasion par <i>Spathodea campanulata-Tecoma stans</i>	<b>CR</b>
<i>P. tahitensis</i>	14	invasion par <i>Miconia calvenscens</i> ; invasion par <i>Syzygium jambos</i>	<b>CR</b>
<i>P. trichocalyx</i>	3	invasion par <i>Miconia calvenscens</i> ; invasion par <i>Spathodea campanulata-Tecoma stans</i>	<b>CR</b>
<i>P. sp. nov. 1</i>	2	invasion par <i>Miconia calvenscens</i>	<b>VU</b>
<i>P. sp. nov. 2</i>	1	invasion par <i>Miconia calvenscens</i>	<b>CR</b>

– *P. franchetiana* (Drake) Drake a été décrit pour la première fois en 1886 et collecté sur la presqu'île de Taïarapu (Tahiti Iti) entre 600 et 800 m. Nous l'avons redécouvert en 1997 dans cette même localité, au dessus du plateau de Taravao sur le sentier menant au mont Atara, entre 830 et 900 m d'altitude. Les deux populations résiduelles de *P. franchetiana* actuelles, dont le nombre total d'individus a été comptabilisé en 1999 à 20 pieds dont 4 reproducteurs, se trouvent en forêt complètement envahie par *Miconia calvenscens* (Tableau VII) avec une densité atteignant 7 individus par m<sup>2</sup> (Meyer, 1994). Quelques individus de cette espèce notés en 1982 au col Urufaa vers 870 m d'altitude, au-dessus du lac Vaihiria, en forêt dégradée à *Miconia calvenscens*-*Psidium cattleianum* (Myrtacées) n'ont pas été retrouvés ;

– *P. trichocalyx* (Drake) Fosberg a été collecté au siècle dernier dans deux localités (presqu'île de Taïarapu vers 900 m d'altitude, et mont Marau). Quelques individus isolés de cette espèce ont été retrouvés dans la presqu'île de Taïarapu en 1982 vers 970 m, et en 1997 sur le sentier menant au mont Atara entre 900 et 920 m d'altitude, en forêt humide d'altitude complètement dégradée par *Miconia calvenscens*.

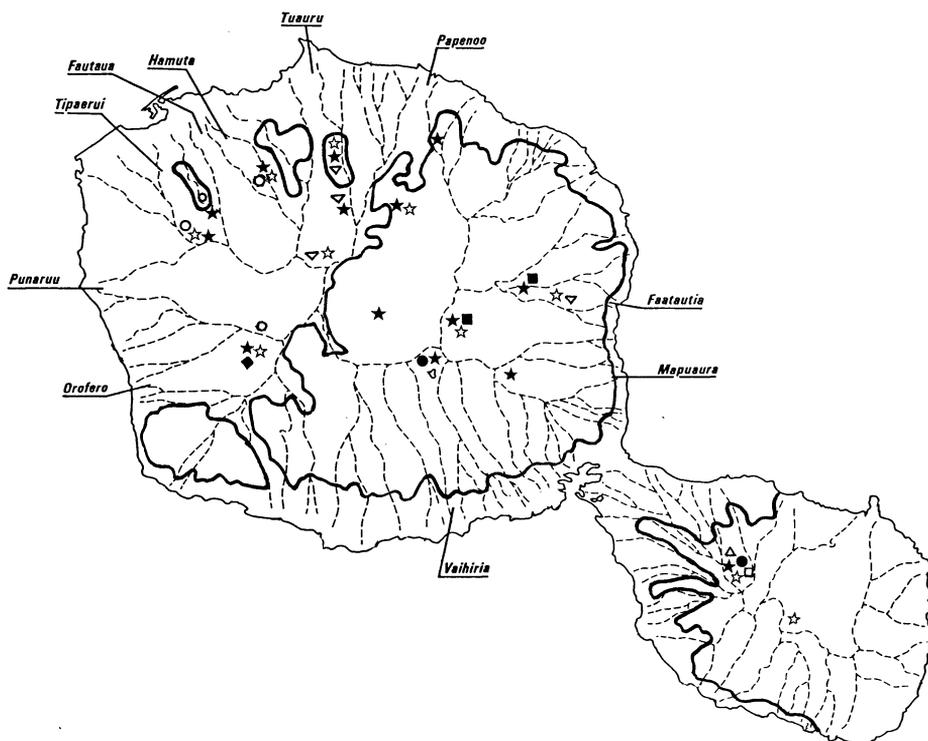


Figure 2. — Localisation des populations connues des espèces de *Psychotria* à Tahiti, et aire de répartition de *Miconia calvenscens* (trait gras).

● = *P. franchetiana* ; ▽ = *P. grantii* ; ◆ = *P. lepiniana* ; ○ = *P. marauensis* ; ☆ = *P. speciosa* ; ★ = *P. tahitensis* ; □ = *P. trichocalyx* ; ■ = *P. sp. nov 1* ; △ = *P. sp. nov. 2*.

TABLEAU VII

Structure des populations de *Psychotria franchetiana*, *P. tahitensis* et *P. speciosa* dans les trois sites étudiés en 1999

Espèces	Localités	Très jeunes plants (< 1 m)	Juvéniles	Reproducteurs	Total individus
<i>P. franchetiana</i>	TAR	0	16	4	20
<i>P. tahitensis</i>	AOR	3	9	8	20
	TUA	4	6	5	15
	TAR	3	13	8	24
<i>P. speciosa</i>	AOR	19	13	3	35
	TAR	7	24	10	41

AOR = sentier du mont Aorai ; TUA = sentier des Mille Sources (vallée de la Tuauru) ; TAR = sentier du mont Atara (plateau de Taravao).

– *P. lepiniana* (Drake) Drake est une espèce extrêmement rare, collectée au siècle dernier dans deux localités situées entre 800 et 1 000 m d'altitude (Taravao et les étages inférieurs de l'Orohena). L'espèce a été retrouvée en 1987 sur le plateau d'Orofero vers 630 m d'altitude, et collectée ensuite en 2002 vers 725 m ;

– *P. grantii* Fosberg a été découvert vers les années 1930 sur le versant sud du mont Orohena, plus haut sommet de l'île, vers 1 200 m et jusqu'à 1 550 m d'altitude. L'espèce a été retrouvée sur le sentier de l'Orohena au dessus du captage des « Mille Sources » vers 1 225 m d'altitude en 1987. Un second site a été repéré en 1988 dans la vallée de la haute Faatautia (côte est) vers 970 m. Quelques individus stériles ont été également notés en 1998 et 1999 lors d'une expédition botanique hélicoptérée sur les hauts-plateaux de Faufiru, à plus de 1 100 m d'altitude (Meyer & Jaÿ, 2000). Ce dernier site est également en voie de colonisation par *Miconia calvescens* dont les graines semblent être dispersées par les chèvres sauvages.

– *P. marauensis* Fosberg & Florence, initialement découvert et décrit au mont Marau entre 800 et 1 475 m (Fosberg, 1983), et signalé en 1990 sur l'épaulement sud-ouest du mont Tahiti à Punaauia (côte ouest) vers 700 m d'altitude, a été retrouvé en 1999 sur le sentier menant au mont Aorai vers 900 m d'altitude. Le nombre total d'individus observés n'y dépasse pas la vingtaine. La population basse du mont Marau (entre 780 et 870 m) est en cours de colonisation par *Miconia calvescens*, espèce qui était absente du site en 1982. Une troisième population composée de deux individus non reproducteurs a été découverte en 2002 sous le Pic Vert (côte ouest) vers 900 m dans une zone complètement envahie par *Miconia calvescens* ;

– un couple d'individus stériles d'une espèce inédite (*P. sp. nov. 1*, caractérisé par une calyptra recouverte de longs poils rougeâtres) initialement découverte sur le haut-plateau de Viriviriterai a été retrouvée lors d'une prospection botanique dans les vallons en contrebas du mont Mauru en 1997 vers 1 050 m (Meyer & Florence, 1998), ce qui porte à deux le nombre de stations connues.

– une deuxième espèce encore non décrite de *Psychotria* (*P. sp. nov. 2*, arbrisseau lianescent caractérisé par des branches décombantes) a été découverte en 1997 au dessus du plateau de Taravao sur le sentier menant au mont Atara entre 920 et 950 m d'altitude, avec une unique population composée de 10 à 15 individus non reproducteurs.

Les espèces qui ont pu être étudiées ici quantitativement, *Psychotria speciosa* et *P. tahitensis*, sont respectivement connues dans 12 et 14 localités réparties dans toute l'île de Tahiti en dessous de 1 250 m d'altitude. Elles constituent les espèces de *Psychotria* endémiques « les moins rares ». Durant l'étude quantitative menée en 1999 sur 3 sites différents dans l'île de Tahiti (sentier du mont Aorai, sentier du mont Atara et sentier de la vallée de la Tuauru), un total de 76 individus de *P. speciosa* (dont 13 pieds reproducteurs) et 59 individus de *P. tahitensis* (dont 21 reproducteurs) ont été comptabilisés (Tableau VII). Quelques populations d'une variété (ou espèce) nouvelle voisine de *Psychotria speciosa*, caractérisée par des fruits à long pédoncule, ont été récemment découvertes en 1999 sur le sentier de l'Aorai entre 820 m et 950 m d'altitude. Plusieurs espèces de *Psychotria* peuvent être trouvées dans le même site à Tahiti : c'est le cas de *P. marauensis*, *P. speciosa* et *P. tahitensis* sur le sentier du mont Aorai, ou *P. franchetiana*, *P. trichocalyx*, *P. speciosa* et *P. sp. nov.* 2 sur le sentier du mont Atara dans la presqu'île de Tairapu.

SUIVI DE LA PHÉNOLOGIE ET DE LA FERTILITÉ DE *PSYCHOTRIA SPECIOSA*  
ET *P. TAHITENSIS* ; DONNÉES PONCTUELLES POUR *P. FRANCHETIANA*  
ET *P. MARAUENSIS*

Les résultats obtenus (Fig. 3) montrent que *P. tahitensis* fleurit et fructifie plusieurs fois dans l'année (floraison « continue » ou « sub-annuelle » *sensu* Newstrom *et al.*, 1994), alors que *P. speciosa* possède une saison de floraison courte, restreinte entre décembre et février (floraison « annuelle » *sensu* Newstrom *et al.*, *loc. cit.*). Nadeaud (1873) avait également noté pour la première fois la présence de fleurs chez *P. speciosa* en décembre 1857. De même, la floraison de *P. franchetiana*, qui n'a été observée qu'aux mois de mai 1982, 1998, 1999 et en juin 2002 dans deux sites de Tahiti, semble extrêmement courte et synchrone. La floraison de *P. marauensis*, également annuelle, s'étale entre décembre et mai.

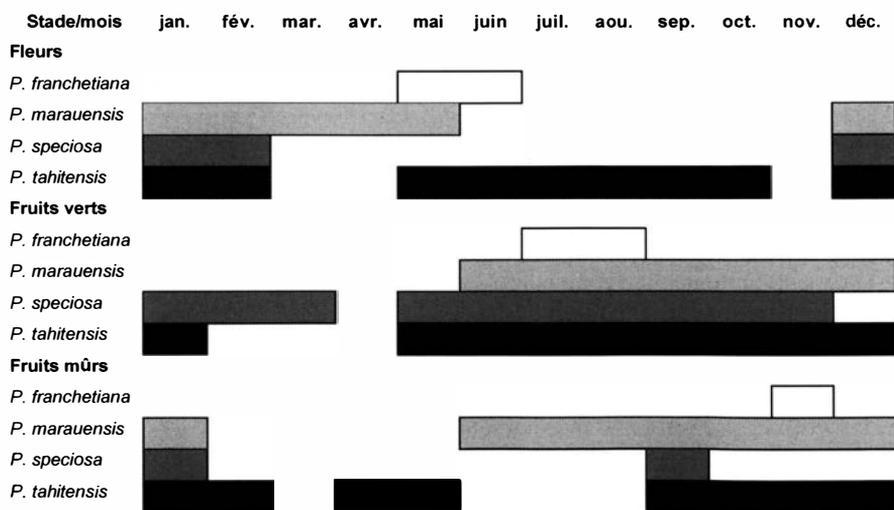


Figure 3. — Phénologie de la floraison et fructification de 4 espèces endémiques de *Psychotria* à Tahiti.

période de temps entre le stade de bouton floral et celui de fleur fanée, ne dure que quelques jours chez *P. tahitensis* (obs. pers.). La capacité de reproduction (ou fertilité) de *P. tahitensis* est supérieure à celle de *P. speciosa*. Nous avons comptabilisé en juillet 1999 jusqu'à 98 tiges reproductrices (soit 16 % du nombre total de tiges), ainsi que 213 fleurs et 555 fruits sur un seul pied reproducteur de *P. tahitensis* (diamètre à la base de 11,8 cm et 4 m de hauteur) en forêt naturelle peu envahie par *Miconia calvescens*. Le plus grand nombre de fruits trouvés pour *P. speciosa* (diamètre à la base de 4,9 cm et 3,5 m de hauteur) était de 18, avec 122 tiges reproductrices (12 % du total).

IMPACT DE *MICONIA CALVESCENS* SUR LA REPRODUCTION DE *PSYCHOTRIA SPECIOSA* ET *P. TAHITENSIS* À TAHITI

Les résultats obtenus (Fig. 4) soulignent une diminution statistiquement significative du pourcentage de tiges reproductrices (nombre de tiges reproductrices/nombre total de tiges) pour *P. speciosa* (test de Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ) lorsque le recouvrement en canopée de *Miconia calvescens* augmente. Cette espèce ne peut apparemment pas se reproduire lorsque le couvert est fermé, comme c'est le cas dans un sous-bois d'un couvert très dense de *Miconia calvescens*. De même, une tendance à la décroissance du pourcentage de tiges reproductrices pour *P. tahitensis* (mais statistiquement non significative) est observée. On note également (Fig. 5) une diminution importante de la production en fleurs (nombre moyen de fleurs/diamètre à la base) des individus reproducteurs de *P. tahitensis* dans les sites à forte densité de *Miconia calvescens* en canopée (test de Kruskal-Wallis,  $p = 0,075$ ). Les résultats statistiquement non significatifs et/ou présentant une forte variabilité sont en grande partie liés au faible nombre d'individus étudiés (par station et par traitement). En effet, la principale difficulté de cette étude réside dans la rareté des *Psychotria* à Tahiti, souvent localisés dans des forêts humides d'altitude difficile d'accès.

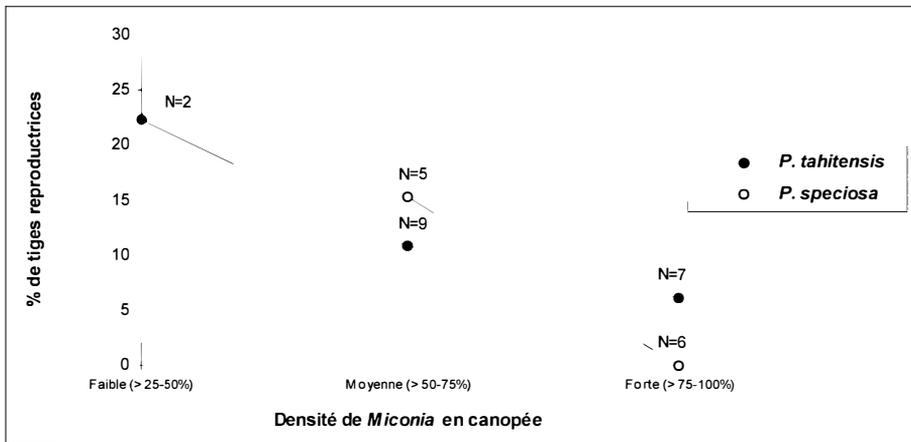


Figure 4. — Effet de la densité de *Miconia* en canopée sur le % de tiges reproductrices de deux espèces de *Psychotria* à Tahiti (plantes ayant atteint l'âge reproducteur, diamètre à la base > 2 cm). *P. tahitensis* : test de Kruskal-Wallis (Faible/Forte),  $H = 1,49$ ,  $p = 0,22$  ; *P. speciosa* : test de Kruskal-Wallis (Moyenne/Forte),  $H = 8,18$ ,  $p = 0,042$ .

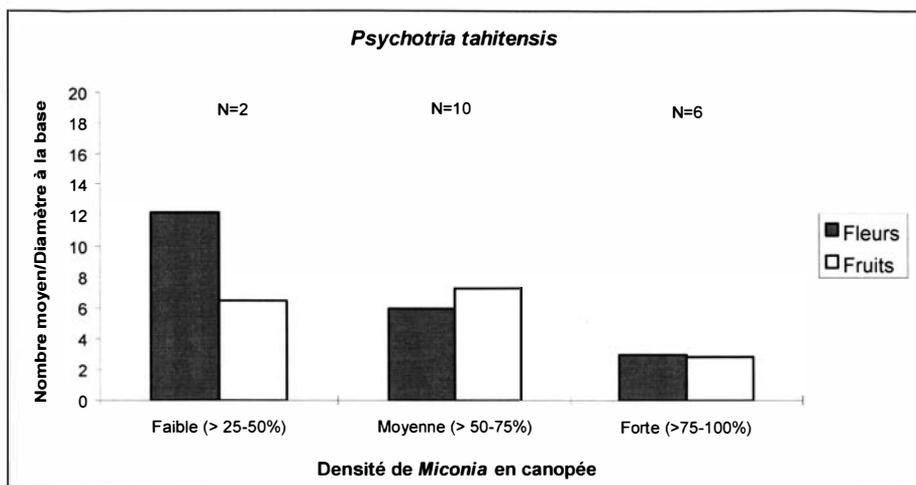


Figure 5. — Effet de la densité de *Miconia* en canopée sur la production de fleurs et de fruits de *Psychotria tahitensis* (plantes ayant atteint l'âge reproducteur, diamètre à la base > 2 cm). Nombre de fleurs/Diamètre à la base : test de Kruskal-Wallis (Faible/Forte),  $H = 3,15$ ,  $p = 0,075$ .

## DISCUSSION

### STATUT DE CONSERVATION ET RÉPARTITION ACTUELS DES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

Contrairement aux *Psychotria* endémiques de l'archipel des Marquises, décrits et étudiés dans les années 1930 (Brown, 1935 ; Fosberg, 1939), et dont une révision est actuellement en cours (D. Lorence, comm. pers., 2000), il n'y a pas de révision récente des *Psychotria* dans les îles de la Société, comme le signalait déjà F. R. Fosberg (1937). La seule clé d'identification récemment publiée (Welsh, 1998) n'est pas satisfaisante de l'avis même de cet auteur (« *status of the Tahitian species is tentative* », Welsh, *loc. cit.* : 245). Celui-ci décrit 7 espèces pour Tahiti, dont *P. cernua* Nadeaud passée en synonymie de *P. lepiniana* Drake (Drake), et *P. forsteriana* A. Gray. qui est en fait une espèce des îles Samoa et Tonga (Whistler, 1986). Des problèmes d'identification de certains *Psychotria* de Tahiti subsistent encore, et des espèces inédites sont encore à décrire.

Cette étude démontre que les 7 espèces de *Psychotria* endémiques décrites à Tahiti (dont 6 sont strictement localisées dans cette île) et les trois espèces nouvelles sont actuellement présentes dans un faible nombre de sites (entre une et 14 localités), et peuvent être donc toutes considérées comme rares (Tableau VI). Une estimation du nombre total de populations de *Psychotria* sur toute l'île reste difficile voire impossible en raison de leur localisation à moyenne et haute altitude (en général entre 600 et 1 200 m) et de la grande difficulté du terrain.

La rareté des *Psychotria* à Tahiti peut être attribuée à des causes naturelles, comme des habitats spécialisés (ou micro-habitats), une taille des populations faible en relation avec une fertilité réduite, et éventuellement une dissémination des

propagules déficiente : en effet, la dispersion des fruits de *Psychotria* en Australasie, en Asie du sud-est, et dans les forêts néotropicales est effectuée par des oiseaux frugivores, spécialisés ou non (Snow, 1981). Au Panama, par exemple, ce sont plus de 11 espèces d'oiseaux qui consomment et dispersent les fruits de *Psychotria* (en particulier les espèces des genres *Pipra* et *Manacus*) (Poulin *et al.*, 1999). A Tahiti, si les espèces de *Psychotria* à petits fruits peuvent être consommés et disséminés par le Ptilope de la Société (*Ptilinopus purpuratus* Gmelin, Colombidés), un oiseau endémique frugivore non spécialisé, les espèces à gros fruits comme *P. speciosa* n'ont pas d'agent disperseur actuel, en raison de l'extinction du Carpophage du Pacifique (*Ducula pacifica aurorae* Gmelin, Colombidés) observé pour la dernière fois à Tahiti en 1972 (Holyoak & Thibault, 1984). Contrairement aux carpophages auparavant observés jusqu'à 1 000 et 1 200 m d'altitude, les ptilopes, bien répandus dans les régions boisées, sont absents des forêts montagnardes et trouvés seulement en dessous de 1 000 m d'altitude (Holyoak & Thibault, *loc. cit.*). La disparition du carpophage, ainsi que la raréfaction des ptilopes à Tahiti, sont attribués à l'introduction du Busard de Gould (*Circus approximans* Peale) vers 1885, un rapace qui a depuis colonisé toute l'île, du niveau de la mer jusqu'aux plus hauts sommets.

Y a-t-il eu diminution, extirpation, ou extinction des populations de *Psychotria* à Tahiti depuis leur découverte et leur description il y a plus d'un siècle ? Les étiquettes d'herbier des premiers échantillons collectés au XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles ne précisent pas l'abondance ni le statut (rare, commun, abondant) de ces espèces. De même, les descriptions de la végétation de Tahiti de la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle ne contiennent que des citations laconiques : les *Psychotria* étaient présents dans les formations de vallées entre 300 et 1 000 m d'altitude (« *Here are to be found characteristic trees, epiphytes (including orchids, and ferns) [...] Ophiorrhiza, Psychotria, Ixora [...]* », Setchell, 1926 : 256) ; « *en haut des vallées et sur les pentes de 900 m à 1 500 m abondent : les petites fougères, [...], des arbres de taille petite ou moyenne et des arbustes comme [...] Psychotria spp., Ophiorrhiza spp.* », Papy, 1951-54 : 278), et dans les forêts de nuages au dessus de 1 000 m (« *such genera as Myrsine, Fuchsia, Sclerotheca [...] Psychotria [...] occur prominently* », Fosberg, 1992 : 239). Le seul cas d'extirpation peut être attribué à la population de *Psychotria tahitensis* collecté dans la vallée de la Fautau par Quayle en 1921-23, et non retrouvée depuis, une extinction locale due vraisemblablement à l'invasion biologique par les arbres introduits *Syzygium jambos* (L.) Alston (Myrtacées) et *Adenanthera pavonina* L. (Légumineuses) qui forment actuellement des couverts denses entre 100 et 400 m d'altitude dans cette vallée (obs. pers.).

L'apparition des premiers couverts denses monospécifiques de *Miconia calvescens* à Tahiti remonte aux années 1970 (Meyer, 1994, 1998a). La plupart des sites où les différentes espèces de *Psychotria* sont actuellement trouvées se situent dans l'aire de recouvrement de *Miconia calvescens* (Fig. 2), c'est-à-dire entre 10 et 1 300 m, en zone mésophile et hygrophile où la pluviométrie annuelle dépasse 2 000 mm. La majorité des populations actuellement connues de *P. franchetiana*, *P. tahitensis*, *P. speciosa*, *P. trichocalyx* sont localisées en sous-bois de forêts dégradées ou complètement envahies par cette plante envahissante ; les populations de *P. grantii* et *P. marauensis* sont situées dans des forêts en voie de colonisation par *M. calvescens* et de secondarisation par d'autres plantes envahissantes comme *Lantana camara* L. (Verbénacées) et *Tecoma stans* (L.) A. L. Jussieu ex Kunth (Bignonacées) ainsi que sous la pression d'autres menaces anthropiques, comme des terrassements et la construction de routes en montagne. Nous considérons donc

toutes ces espèces comme gravement menacées de disparition (catégorie CR selon l'UICN). Le statut de *P. lepiniana* est difficilement évaluable en raison de son extrême rareté, cette espèce n'ayant pas été observée depuis une vingtaine d'année (Tableau VI).

#### PHÉNOLOGIE ET BIOLOGIE FLORALE DES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

Les précipitations importantes lors de la saison chaude et humide entre décembre à mars (appelée également « saison des pluies ») pourraient déclencher ou favoriser la mise en fleurs à Tahiti chez trois espèces à floraison annuelle : *P. speciosa*, *P. marauensis* et *P. franchetiana*. Dans les forêts néotropicales, les *Psychotria* peuvent fleurir et fructifier tout au long de l'année, mais avec parfois des saisons de reproduction bien marquées (Levey, 1988). Les pics de fructification, d'octobre à décembre au Panama (Poulin *et al.*, 1999) et de novembre à décembre pour 7 espèces de *Psychotria* au Mexique (Paz *et al.*, 1999), sont concentrés en fin de saison des pluies. De nombreuses espèces de *Psychotria* fleurissent au début de la saison des pluies, ou en réponse aux fortes pluies, par exemple *P. furcata* qui fleurit en synchronie au début de chaque saison des pluies (Wright, 1991). Le déclenchement de la mise en fleurs est attribué à une baisse de la température pendant la pluie plutôt qu'à l'augmentation de l'humidité selon certains auteurs (*in* Wright, 1991). La variabilité interspécifique de la phénologie et de la biologie florale des espèces de *Psychotria* de Tahiti, au même titre que les espèces des forêts néotropicales (Gentry, 1992), pourrait expliquer leur sympatrie.

#### IMPACT DE *MICONIA CALVESCENS* SUR LES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

Les résultats quantitatifs obtenus lors de cette étude montrent que la fertilité (exprimée en nombre de tiges reproductrices et en nombre de fleurs et fruits) de deux espèces de *Psychotria* endémiques de Tahiti diminue avec la densité de *Miconia calvenscens* en canopée. Ils confirment une observation qualitative faite sur des individus de *P. tahitensis* qui ne fleurissent qu'en lisière de forêt à *Miconia calvenscens*, ou sur des individus de *P. speciosa* situés en sous-bois de forêt monospécifique à *Miconia calvenscens* que nous n'avons jamais vus en fleur ou en fruit depuis 1998.

A cet impact sur la fertilité pourrait s'ajouter un effet négatif des couverts denses de *Miconia calvenscens* sur la germination et la croissance des plantules et jeunes pieds en sous-bois. En effet, lors de notre étude qualitative de 1999, nous avons noté un très faible nombre de plantules de *P. speciosa* dans les stations où le couvert de *Miconia calvenscens* en canopée est fort comme sur le site de Taravao (Tableau VII), et une reproduction végétative importante par rejet de racines. Une étude précédente (Gaubert, 1992) effectuée entre 1990 et 1991 dans des forêts humides de basse altitude (vers 220 m) avait montré la faible régénération (calculée en abondance de plantules de taille inférieure à 50 cm) d'espèces arborescentes et arbustives indigènes ou endémiques dans des couverts de *Miconia calvenscens* très envahis (recouvrement en canopée estimé à 95 %).

Certaines espèces de *Psychotria* des forêts néotropicales peuvent germer, croître et se reproduire en sous-bois ombragé (Leigh, 1999 ; Richards, 1996). D'autres se développent de préférence dans des habitats plus ouverts et éclairés, comme les

trouées et les lisières de forêt : ainsi, *P. aubletiana* forme des fourrés denses dans les habitats ouverts et éclairés dans les forêts de nuages en Colombie (Amezquita, 1998). Chez cette espèce, les trouées dans la canopée favorisent la croissance des pieds juvéniles et des adultes, en initiant la production de fleurs et de fruits (Amezquita, *loc. cit.*). Les plantules de *P. aubletiana* ont une croissance deux fois plus rapide dans les trouées de lumière qu'en forêt dense et produisent une quantité de feuilles plus grande. Les *Psychotria* de Tahiti trouvés principalement en sous-bois de forêt naturelle humide, mais où la lumière incidente arrivant au sol dépasse 1,5 à 3 % (Meyer, 1994) semble présenter un comportement proche de ces espèces néotropicales inféodées aux trouées forestières.

Les couverts denses de *Miconia calvescens*, en éliminant la couverture arbustive et herbacée, favorisent l'érosion du sol et les glissements de terrain et éboulements sur pentes fortes, entraînant la destruction de populations de *Psychotria* (obs. pers.), ou la recolonisation des habitats par des plantes introduites envahissantes à croissance rapide et pionnières comme *Cecropia peltata* L. (Cécropiacées), *Lantana camara* L. (Verbénacées), *Tecoma stans* (L.) A. L. Jussieu ex Kunth et *Spathodea campanulata* P. Beauv. (Bignoniacées). Parmi les autres menaces sur les *Psychotria* de Tahiti (Tableau VI) figurent : l'invasion par *Syzygium jambos* (L.) Alston et *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtacées) dans les zones les plus humides ; le percement récent de routes et les terrassements au Mont Marau (*P. marauensis*, *P. speciosa*) ; les barrages hydro-électriques dans la vallée de la Papenoo et la Faatautia ; les chèvres sauvages qui consomment les apex de *Psychotria sp.* sur les hauts-plateaux de Faufiru (Meyer & Jaÿ, 2000).

#### LUTTE CONTRE *MICONIA CALVESCENS* ET PROTECTION DES *PSYCHOTRIA* À TAHITI

Le projet de sauvegarde des *Psychotria* endémiques de Tahiti s'inscrit dans la continuité d'un programme d'étude et de lutte contre *Miconia calvescens*, commencé en 1988 conjointement par le Territoire et l'IRD (ex ORSTOM), et qui se poursuit avec le soutien financier du Ministère de la Santé et de la Recherche du Gouvernement de Polynésie française (contrat de développement Etat-Territoire 1994-1999). Les axes de ce programme consistent en un renforcement de la recherche scientifique, de la législation, de l'information et la prévention, de l'action sur le terrain et d'un suivi sur un long terme (Meyer, 1999). Parmi les méthodes de lutte appliquées en Polynésie française, les luttes manuelle et chimique (ponctuelle par traitement des souches d'arbres coupés) ne sont applicables que sur de faibles surfaces et dans des zones facilement accessibles (Meyer & Malet, 1997). Un programme de lutte biologique est mené en collaboration avec le Hawaii Department of Agriculture, et un premier agent de lutte biologique (un champignon pathogène *Colletotrichum gloeosporioides* f.sp. *miconiae*) a été introduit à Tahiti en avril 2000, avec succès (Meyer & Killgore, 2000), mais son impact sur les couverts denses de *Miconia calvescens* ne sera observé qu'à long terme.

Nous proposons donc des mesures urgentes de conservation *in situ*, en contrôlant de façon régulière et intensive *Miconia calvescens* dans des zones naturelles de fort intérêt floristique (stations à *Psychotria* et contenant également d'autres espèces endémiques rares comme *Ophiorrhiza spp.*, *Cyrtandra spp.*, *Myrsine spp.* et *Sclerotheca spp.*), et de conservation *ex situ* en collectant des graines ou des boutures pour leur propagation en jardins et conservatoires botaniques nationaux et internationaux. La conservation *in situ* d'espèces menacées reste la seule solution viable

à long terme face aux invasions par des espèces introduites (Lorence & Sussman, 1986). Les programmes d'élimination de plantes envahissantes dans des zones de petite surface, comme la lutte contre *Psidium cattleianum* (Myrtacées) dans des réserves naturelles à l'île Maurice et à Rodrigues (Strahm, 1988 ; 1993) ou l'élimination de plusieurs plantes introduites sur des aires de fort intérêt écologique (« Special Ecological Areas ») dans les parcs nationaux à Hawaii (Tunison, 1991), ont montré leur efficacité si les efforts sont continus et menés sur un long terme.

Un renforcement de la législation, en proposant le classement de tous les *Psychotria* en espèces protégées selon la délibération relative à la protection de la nature en vigueur en Polynésie française depuis 1995, est également proposé. Les *Psychotria* seront alors légalement protégés, au même titre que 19 autres plantes endémiques rares et remarquables (Meyer, 1996b), et leurs habitats théoriquement préservés.

## CONCLUSION

*Psychotria* est l'un des genres les plus diversifiés dans les forêts tropicales des îles du Pacifique, et notamment de la Polynésie française qui compte 23 espèces endémiques décrites, dont 7 dans la seule île de Tahiti. Cette étude montre la rareté et la fragilité actuelles des *Psychotria* de Tahiti, avec des espèces inféodées aux sous-bois de forêts naturelles gravement menacées par les couverts monospécifique denses formés par *Miconia calvescens*, un arbre ornemental introduit en 1937. Bien qu'aucune extinction de *Psychotria* n'ait été encore constatée à Tahiti suite à cette invasion biologique d'une ampleur exceptionnelle, cette étude souligne la diminution des populations, voire leur extirpation, dans certains sites. *Miconia calvescens* a en effet un impact direct sur les *Psychotria*, en diminuant leur capacité de reproduction, et probablement en inhibant leur germination et en ralentissant leur croissance. D'autres *Psychotria* endémiques de Polynésie française, au statut encore mal connu (classés DD selon les catégories UICN), sont également gravement menacés par des plantes introduites envahissantes telles que les Myrtacées *Psidium cattleianum* Sabine (cas de *P. tubuaiensis* à Tubuai et *P. rapensis* à Rapa, archipel des Australes) ou *Syzygium cumini* (L.) Skeels (cas de *P. cookei* à Raiatea, archipel de la Société).

En Polynésie française, comme dans toutes les îles océaniques, l'augmentation croissante du nombre d'introduction d'espèces et de cas d'invasions biologiques provoque des changements biologiques rapides avec le déclin d'espèces indigènes et endémiques. Des extinctions contemporaines d'espèces endémiques ont déjà été observées en Polynésie française, comme les escargots arboricoles du genre *Partula* (Partulidés) décimés dans l'île de Moorea après l'introduction de l'escargot carnivore *Euglandina rosea* en 1975-1977 (Murray *et al.*, 1988 ; Coote *et al.*, 1999), ou les monarchidés (oiseaux insectivores appartenant au genre *Pomarea*, Monarchidés) menacés par l'introduction du Rat noir (*Rattus rattus*) dans les îles de la Société et aux Marquises (Thibault & Meyer, 2001). Les programmes de recherche orientés sur la biologie de la conservation s'avèrent aujourd'hui plus que nécessaires dans les milieux insulaires afin d'essayer d'enrayer l'érosion de leur biodiversité.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Clyde Imada et Chris Puttock de l'herbier du Bernice P. Bishop Museum à Honolulu (Hawaii, USA), et Mme Véronique Mu-Liepman, conservateur au Musée de Tahiti et des Iles (Tahiti, Polynésie française), pour l'accès et la consultation des spécimens d'herbier ; David H. Lorence (National Tropical Botanical Garden, Hawaii, USA) pour la communication de données non publiées sur les *Psychotria* des Marquises ; le professeur Claude Payri pour l'accueil dans son laboratoire d'Ecologie marine de l'Université de Polynésie française. Le premier auteur tient à rendre hommage à Edouard Suhas et à Priscille Frogier, respectivement ancien et actuel Délégué à la Recherche (Ministère de la Santé et de la Recherche, Gouvernement de Polynésie française), pour leur intérêt et leur soutien dans ce programme de recherche. Cette étude a été financée par le Contrat de Développement Etat-Territoire 1994-1999 (chapitre Etude-Lutte contre Miconia).

## REFERENCES

- AMEZQUITA, P. (1998). — Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a tropical understory shrub. *Biotropica*, 30: 126-129.
- ASPREY, G.F. & ROBINS, R.G. (1953). — The vegetation of Jamaica. *Ecol. Monogr.*, 23: 359-412.
- BROKIE, R.E., LOOPE, L.L., USHER, M.B. & HAMANN, O. (1988). — Biological invasions of island nature reserves. *Biol. Cons.*, 44: 9-36.
- BROUSSE, R. (1993). — La géologie des îles hautes. Planches 28-29-30, in : *Atlas de la Polynésie française*. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- BROWN, F.B.H. (1935). — *Flora of South-eastern Polynesia. III. Dicotyledons*. Bernice P. Bishop Museum Bulletin 130, Honolulu.
- CARLQUIST, S. (1974). — *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- COOTE, T., LOEVE, E., MEYER, J.-Y. & CLAKE, D. (1999). — Extant populations of endemic partulids on Tahiti, French Polynesia. *Oryx*, 33: 215-222.
- CRONK, Q.C.B. & FULLER, J.L. (1995). — *Plant Invaders. The Threat to Natural Ecosystems*. Chapman & Hall, London.
- DAEHLER, C.C. & CARINO, D.A. (1999). — Threats of invasive plants to the conservation of biodiversity. Pp. 21-27, in: C.-H. Chou, G.R. Waller & C. Reinhardt (eds.) *Biodiversity and Allelopathy : from Organisms to Ecosystems in the Pacific*. Proceedings of PSA Symposium, Academia Sinica, Taipei.
- DARWIN, C.R. (1852). — *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle*. J. Murray, London.
- DARWIN, S.P. (1979). — A Synopsis of the Indigenous Genera of Pacific Rubiaceae. *Allertonia* 2(1): 1-44.
- DRAKE DEL CASTILLO, E. (1886-1892). — *Illustrationes Florae Insularum Maris Pacifici*. Masson, Paris.
- DRAKE DEL CASTILLO, E. (1893). — *Flore de la Polynésie française. Description des plantes vasculaires qui croissent spontanément ou qui sont généralement cultivées aux îles de la Société, Marquises, Pomotou, Gambier et Wallis*. Masson, Paris.
- FLEISCHMANN, K. (1997). — Invasion of alien woody plants on the islands of Mahé and Silhouette, Seychelles. *J. Veg. Sc.*, 8: 5-12.
- FLORENCE, J. (1983). — De Cuzent à nos jours. Esquisses du paysage botanique actuel. Pp. 167-171, in : *Archipel de Tahiti. Recherches sur les principales productions végétales*. Editions Haere Po No Tahiti, Papeete.
- FLORENCE, J. (1987). — Endémisme et évolution de la flore de Polynésie Française. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 112 : 370-380.
- FLORENCE, J. (1993). — La végétation de quelques îles de Polynésie française. Planches 54-55, in : *Atlas de la Polynésie française*. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- FLORENCE, J. (1996). — *Statut IUCN des plantes vasculaires endémiques de Polynésie française et recommandations de protection*. Rapport non publié, Délégation à l'Environnement, Papeete.
- FLORENCE, J. (1997). — *Flore de la Polynésie française*. Volume 1. Editions de l'ORSTOM, Collection Faune et Flore tropicale 34, Paris.
- FLORENCE, J. & LORENCE, D.H. (1997). — Introduction to the Flora and Vegetation of the Marquesas Islands. *Allertonia* 7(4): 226-237.

- FOSBERG, F.R. (1937). — Some Rubiaceae of Southeastern Polynesia. *Occ. Pap. B. P. Bishop Mus.*, 13: 280-281.
- FOSBERG, F.R. (1939). — *Psychotria* (Rubiaceae) in the Marquesas Islands. *Notul. Syst.*, 8: 161-173.
- FOSBERG, F.R. (1983). — Two new species of *Psychotria* from the Society Islands. *Candollea*, 38: 455-458.
- FOSBERG, F.R. (1992). — Vegetation of the Society Islands. *Pacific Science*, 46: 232-250.
- FOSBERG, F.R. & SACHET, M.-H. (1991). — Studies in Indo-Pacific Rubiaceae. *Allertonia* 6(3): 191-278. National Tropical Botanical Garden, Lawai.
- FOSBERG, F.R., SACHET, M.-H. & OLIVER, R.L. (1993). — *Flora of Micronesia 5: Bignoniaceae-Rubiaceae*. Smithsonian Contr. Bot., Washington D.C.
- GAUBERT, H. (1992). — *Les invasions biologiques en milieu insulaire : le cas de Miconia calvescens à Tahiti*. Rapport non publié, Centre ORSTOM de Tahiti.
- GENTRY, A.H. (1992). — Tropical forest biodiversity: distribution patterns. *Oikos*, 63: 19-28.
- GENTRY, A.H. (1996). — *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru)*. The University of Chicago Press, Chicago.
- GERLACH, J. (1993). — Invasive Melastomataceae in Seychelles. *Oryx*, 27: 22-26.
- GUILLEMIN, J.A. (1837). — *Zephyrtis taitensis*. *Énumération des plantes découvertes par les voyageurs dans les Iles de la Société principalement dans celle de Tahiti*. Imprimeur Paul Renouard, Paris.
- HOLYOAK, D.T. & THIBAUT, J.-C. (1984). — Contribution à l'étude des Oiseaux de Polynésie orientale. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. (Zoologie)* 127. Paris.
- IUCN (1994). — *IUCN Red List Categories*. Gland.
- IUCN (2000). — *IUCN Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss caused by Alien Invasive Species*. Gland.
- LAVERGNE, C., RAMEAU, J.-C. & FIGIER, J. (1999). — The invasive woody weed *Ligustrum robustum* subsp. *walkerii* threatens native forests on La Réunion. *Biological Invasion*, 1: 377-392.
- LAWESSON, J.E. (1990). — Alien plants in the Galápagos islands, a summary. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 32: 15-20.
- LEIGH, E.G., Jr. (1999). — *Tropical Forest Ecology. A view from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, New York.
- LEMMON, P.E. (1957). — A new instrument for measuring forest overstory density. *J. Forestry*, 55: 667-668.
- LEVEY, D.J. (1988). — Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.*, 58: 251-269.
- LOOPE, L.L. (1998). — Exotic and invasive species. Pp. 257-258, in: P. Calow (ed.). *The Encyclopedia of Ecology and Environmental Management*. Blackwell, Oxford.
- LOOPE, L.L. & MEDEIROS, A.C. (1994). — Impacts of biological invasions on the management and recovery of rare plants in Haleakala National Park, Maui, Hawaiian Islands. Pp. 143-158, in: M.L. Bowles & C.J. Whelan (eds.) *Restoration of Endangered Species*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LOOPE, L. L. & MUELLER-DOMBOIS, D. (1989). — Characteristics of invaded islands with special references to Hawaii. Pp. 257-279, in: J.A. Drake, H.A. Mooney, F. Di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson (eds.) *Biological Invasion: a Global Perspective*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- LORENCE, D.H. & SUSSMAN, R.W. (1986). — Exotic species invasion into Mauritius wet forest remnants. *J. Trop. Ecol.*, 2: 147-162.
- LORENCE, D.H. & SUSSMAN, R.W. (1988). — Diversity, density, and invasion in a Mauritian wet forest. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 25: 187-204.
- MABBERLEY, D.J. (1997). — *The Plant-Book. A portable dictionary of the vascular plants*. Second Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- MCDONALD, I.A. W., THEBAUD, C., STRAHM, W.A. & STRASBERG, D. (1991). — Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarenes). *Environmental Conservation*, 18: 51-62.
- MEDEIROS, A.C., LOOPE, L.L., CONANT, P. & MCELVANEY, S. (1997). — Status, ecology and management of the invasive plant *Miconia calvescens* (Melastomataceae) in the Hawaiian islands. *Bishop Museum Occasional Papers*, 48: 23-36.
- MEYER, J.-Y. (1994). — *Mécanismes d'invasion de Miconia calvescens DC. en Polynésie française*. Thèse de doctorat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- MEYER, J.-Y. (1996a). — Status of *Miconia calvescens* (Melastomataceae), a dominant invasive tree in the Society islands (French Polynesia). *Pacific Science*, 50: 66-76.
- MEYER, J.-Y. (1996b). — *Espèces et Espaces menacés de la Société et des Marquises*. Contribution à la Biodiversité de Polynésie française N° 1-5. Délégation à l'Environnement/Délégation à la Recherche, Papeete.

- MEYER, J.-Y. (1998a). — Epidemiology of the invasion by *Miconia calvenscens* and reasons for a spectacular success. Pp. 4-26, in: J.-Y. Meyer & C.W. Smith (eds.) *Proceedings of the First Regional Conference on Miconia Control*. Gouvernement de Polynésie française/University of Hawaii at Manoa/ Centre ORSTOM de Tahiti, Papeete.
- MEYER, J.-Y. (1998b). — Observations on the reproductive biology of *Miconia calvenscens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean). *Biotropica*, 30: 609-624.
- MEYER, J.-Y. (1999). — Gestion de l'invasion par *Miconia calvenscens* (Melastomataceae) en Polynésie française. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest, Nlle Série*, n° spécial, 19 : 329-340.
- MEYER, J.-Y. (2000). — Preliminary review of the invasive plants in the Pacific islands (SPREP Member Countries). Pp. 85-114, in: G. Sherley (Ed.) *Invasive Species in the Pacific a Technical Review and Draft Regional Strategy*. South Pacific Regional Environment Programme, Apia.
- MEYER, J.-Y. & FLORENCE, J. (1996). — Tahiti's native flora endangered by the invasion of *Miconia calvenscens* DC (Melastomataceae). *J. Biogeogr.*, 23: 775-783.
- MEYER, J.-Y. & FLORENCE, J. (1998). — *Exploration du Mont Mauru (Tahiti, Hitia'a)*. Contribution à la Biodiversité de Polynésie française N° 6 : Sites Naturels d'Intérêt Ecologique I. Délégation à la Recherche, Papeete.
- MEYER, J.-Y. & JAY, H. (2000). — *Prospection des hauts-plateaux de Faufiru ou Fare Aro (Tahiti, Mahina)*. Contribution à la Biodiversité de Polynésie française N° 7 : Sites Naturels d'Intérêt Ecologique II. Délégation à la Recherche, Papeete.
- MEYER, J.-Y. & KILLGORE, E. (2000). — First and successful release of a biocontrol pathogen agent to combat the invasive alien tree *Miconia calvenscens* (Melastomataceae) in Tahiti. *Aliens*, 12: 8.
- MEYER, J.-Y. & MALET, J.-P. (1997). — *Management of the alien invasive tree Miconia calvenscens DC. (Melastomataceae) in the islands of Raiatea and Tahaa (Society Islands, French Polynesia): 1992-1996*. University of Hawai'i Cooperative National Park Resources Studies Unit, Tech. Rep. 111, Honolulu.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & FOSBERG, F.R. (1998). — *Vegetation of the Tropical Pacific Islands*. Springer Verlag, New York.
- MURRAY, J., MURRAY, E., JOHNSON, M.S. & CLARKE, B.C. (1988). — The extinction of *Partula* on Moorea. *Pacific Science*, 42: 150-153.
- NADEAUD, J. (1873). — *Enumération des plantes indigènes de l'île de Tahiti*. Librairie de la Société Botanique de France, Paris.
- NEPOKROEFF, M., BREMER, B. & SYTSMA, K. (1999). — Reorganization of the Genus *Psychotria* and Tribe Psychotrieae (Rubiaceae) inferred from ITS and rbcL sequence data. *Syst. Bot.*, 24: 5-27.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. (1994). — A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26: 141-159.
- OLDFIELD, S., LUSTY, C. & MCKINVEN, A. (1998). — *The World list of threatened trees*. World Conservation Press.
- PAPY, H.R. (1951-1954). — *Tahiti et les îles voisines. La végétation des îles de la Société et de Makatea (Océanie Française). 2<sup>e</sup> partie*. Travaux du laboratoire forestier de Toulouse, t. V, 2<sup>e</sup> sect., vol. I, art. III, Toulouse.
- PASTUREL, J. (1993). — La climatologie des îles. Planches 42-43, in *Atlas de la Polynésie française*. Editions de l'ORSTOM, Paris.
- PAULAY, G. (1994). — Biodiversity on oceanic islands its origin and extinction. *Am. Zool.*, 34: 134-144.
- PAZ, H., MAZER, S.J. & MARTINEZ-RAMOS, M. (1999). — Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology*, 80: 1594-1606.
- POULIN, B., WRIGHT, S.J., LEFEBVRE, G. & CALDERON, O. (1999). — Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. *J. Trop. Ecol.*, 15: 213-227.
- RICHARDS, P.W. (1996). — *The Tropical Rain Forest*. Second Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHOFIELD, E.K. (1973). — Galápagos flora: the threat of introduced plants. *Biol. Cons.*, 5: 48-51.
- SETCHELL, W.A. (1926). — Phytogeographical notes on Tahiti. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 12: 241-290.
- SÉVENET, T., PUSSET, J., BOURRET, D. & POTIER, P. (1991). — *Etudes sur les plantes médicinales de Nouvelle-Calédonie, 1967-1991*. ORSTOM/CNRS, Bayeux.
- SMITH, A.C. (1988). — *Flora Vitiensis Nova. A New Flora of Fiji. Volume 4*. Pacific Tropical Botanical Garden, Hawaii.

- SMITH, C.W. (1985). — Impact of alien plants on Hawaiian native biota. Pp. 180-250, in: C.P. Stone & J.M. Scott (eds.). *Hawai'i terrestrial ecosystems preservation and management*. University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu.
- SNOW, D.W. (1981). — Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13: 1-14.
- SOHMER, S.H. (1990). — Elements of Pacific phytodiversity. Pp. 293-304, in: P. Baas et al. (eds.) *The plant diversity of Malesia*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SOLIS, P.N., LANG'AT, C., GUPTA, M.P., KIRBY, G.C., WARHURST, D.C. & PHILLIPSON, J.D. (1995). — Bio-active compounds from *Psychotria camponutans*. *Planta Medica*, 61: 62-65.
- SPREP (2000). — *Invasive Species in the Pacific: a Technical Review and Draft Regional Strategy*. Technically edited by G. Sherley, South Pacific Regional Environment Programme, Apia.
- STONE, C.P., SMITH, C.W. & TUNISON, J.T. (eds). (1992). — *Alien plant invasions in native ecosystems of Hawaii: Management and research*. University of Hawaii Press for University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu.
- STRAHM, W.A. (1988). — The Mondrain Reserve and its conservation management. *Proceedings of the Royal Society of Arts and Science, Mauritius*, 5: 139-177.
- STRAHM, W.A. (1993). — *The conservation and restoration of the flora of Mauritius and Rodrigues*. PhD Thesis, University of Reading.
- STRAHM, W.A. (1999). — Invasive species in Mauritius: examining the past and charting the future. Pp. 325-347, in: O.T. Sandlung, P.J. Schei & A. Viken (eds.) *Invasive species and biodiversity management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- STRASBERG, D. (1995). — Processus d'invasion par les plantes introduites à la Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques. *Ecologie*, 26 : 169-180.
- STUESSY, T.F. & ONO, M. (eds). (1998). — *Evolution and speciation of island plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SWENSON, U., STUESSY T.F., BAEZA M. & CRAWFORD, D.J. (1997). — New and historical plant introductions, and potential pests in Juan Fernandez Islands, Chile. *Pacific Science*, 51: 233-253.
- TAYLOR, C.M. (1996). — Overview of the Psychotriaceae (Rubiaceae) in the Neotropics. *Opera Botanica Belgica*, 7: 261-270.
- THIBAUT, J.-C. & MEYER, J.-Y. (2001). — Contemporary extinction and population decline of the monarchs (*Pomarea spp.*) in French Polynesia, South Pacific Ocean. *Oryx*, 35: 73-80.
- TUNISON, J.T. (1991). — Strategies and successes in controlling alien plants in an Hawaiian National Park. Pp. 335-376, in: T.D. Center, R.F. Doren, R.L. Hofstetter, R.L. Myers & L.D. Whiteaker (eds.). *Proceedings of the Symposium on exotic pest plants*. US Department of the Interior & National Park Service, Washington, D.C.
- VITOUSEK, P.M. (1989). — Diversity and biological invasions of oceanic islands. Pp. 181-189, in: E.O. Wilson (ed.) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington.
- VITOUSEK, P.M., LOOPE, L.L. & STONE, C.P. (1987). — Introduced species in Hawaii: biological effects and opportunities for ecological research. *TREE*, 2: 224-227.
- VITOUSEK, P.M., LOOPE, L.L. & ADSERSEN, H., (eds). (1995). — *Islands. Biological diversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin.
- WAGNER, W.L. (1991). — Evolution of waif floras: a comparison of the Hawaiian and Marquesan archipelagoes. Pp. 267-284, in: E.C. Dudley (ed.). *The unity of evolutionary biology*. Proceedings of the Fourth International Congress of Systematics and Evolutionary Biology, Dioscorides Press, Portland.
- WAGNER, W.L., HERBST, D.R. & SOHMER, S.H. (1999). — *Manual of the flowering plants of Hawaii*. Revised Edition. University of Hawai'i Press/Bishop Museum Press, Honolulu.
- WELSH, S. (1998). — *Flora Societensis. A Summary revision of the flowering plants of the Society Islands*. E.P.S. Inc., East Orem.
- WHISTLER, W.A. (1986). — A revision of *Psychotria* (Rubiaceae) in Samoa. *Journal of the Arnold Arboretum*, 67: 341-370.
- WHISTLER, W.A. (1992). — *Polynesian herbal medicine*. National Tropical Botanical Garden, Lawai.
- WHITTAKER, R.J. (1998). — *Island biogeography. Ecology, evolution and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- WRIGHT, S.J. (1991). — Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology*, 72: 1643-1657.
- YUNCKER, T.G. (1959). — *Plants of Tonga*. Bernice P. Bishop Museum Bulletin 220. Kraus Reprint Co., New York 1971.