

CONDITIONS D'ÉVOLUTION ET CARACTÉRISTIQUES DU PEUPELEMENT VÉGÉTAL INSULAIRE EN MÉLANÉSIE OCCIDENTALE: NOUVELLE-CALÉDONIE, VANUATU

par

M. SCHMID

Les flores de la Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu (Nouvelles-Hébrides), territoires de superficies équivalentes et plus proches l'un de l'autre que de tout autre ensemble de terres émergées, diffèrent profondément, tant dans leur composition que dans leurs traits évolutifs (endémisme en ce qui concerne les unités taxinomiques de différents niveaux, nombres d'espèces par genres, importance relative des groupes à caractères primitifs). Leur examen comparatif fait ressortir les liens existant entre les caractères du peuplement végétal, l'histoire géologique et l'hétérogénéité de l'environnement, dans une situation d'isolement insulaire de plus ou moins longue durée et de confinement plus ou moins étroit suivant l'étendue et la configuration de l'espace disponible. La flore de la Nouvelle-Calédonie, île continentale ancienne, est remarquable par son originalité et sa richesse; elle comprend une forte proportion d'éléments relictuels, mais la spéciation s'y est montrée très active, surtout à la suite de la surrection des terrains ultrabasiques qui a entraîné l'instauration de conditions édaphiques spécialement contrastées. La flore du Vanuatu, archipel entièrement volcanique, en grande partie très récent, est assez pauvre et compte relativement peu d'éléments qui lui soient propres. La comparaison avec d'autres terres du Pacifique, Hawaii, Fidji, de superficies voisines, Wallis, Futuna, Norfolk, Lord Howe, beaucoup plus petites et, en ce qui concerne la végétation associée aux terrains ultrabasiques, un rapprochement avec les Salomon et Sulawesi (Célèbes), mènent à des réflexions de portée plus générale sur les relations entre spéciation et conditions insulaires, ces relations, apparemment complexes, étant dans bien des cas difficiles à cerner de manière pleinement satisfaisante.

Floristic evolution and characteristics of the insular plant cover in Western Melanesia : New Caledonia, Vanuatu

The floras of New Caledonia and of Vanuatu (New Hebrides), territories of equivalent areas and nearer the one from the other than from any other island or archipelago, deeply differ, as much in their composition as in their evolutive features (endemism ratio of taxonomic unities of different levels, numbers of species by genera, relative importance of the groups with primitive characters). Their comparative examination makes patent the connections between the characters of the vegetation, the geological history, the heterogeneity of the environment, in a situation of long insular isolation and of more or less narrow confinement in terms of extent and configuration of space available. The flora of New Caledonia, which is an old continental island, is remarkable by its originality and its richness; it comprises a high ratio of relictual elements, but speciation has been very active, mainly after the surrection of ultramafic rocks, which induced very contrasted edaphic conditions. The flora of Vanuatu, an entirely volcanic archipelago, for the greatest part very recent, is rather poor and comprises relatively few elements of its own. Comparisons with other Pacific lands, Hawaii, Fiji, which have about the same area, Wallis, Futuna, Norfolk, Lord Howe, which are much smaller, and, concerning the vegetal cover on ultramafic rocks, with the Solomon islands and with Sulawesi (Celebes) lead to remarks of more general scope on the relations between speciation and insular conditions, these relations, apparently complex, being in some cases difficult to analyse.

ORSTOM Fonds Documentaire

15 MAI 1990

N° : 30.070 ex 1

Cote : B 11

III P4

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

Le Pacifique, étant donné le grand nombre et la diversité de situation et de configuration des îles ou archipels qui s'y trouvent disséminés, constitue un domaine privilégié pour l'examen des effets de l'isolement et du confinement insulaires sur la genèse et l'évolution des peuplements végétaux. Il semble que la Nouvelle-Calédonie et le Vanuatu, deux ensembles de terres proches l'un de l'autre et d'étendues comparables, de flores cependant très dissemblables, puissent de ce point de vue prêter à une étude comparative d'un particulier intérêt. Je donnerai d'abord un aperçu de l'histoire géologique, des conditions écologiques et des composantes floristiques propres à chacun de ces territoires, en insistant davantage sur le milieu néo-calédonien qui est mieux connu et doit à sa grande originalité d'avoir retenu plus spécialement l'attention sur le plan mondial. Dans la discussion, en vue d'en étendre la portée, des rapprochements seront faits avec d'autres terres du Pacifique.

Nouvelle Calédonie

La Nouvelle-Calédonie proprement dite ou "Grande Terre" est une île de 16.750 km², de forme allongée (400 x 30-60 km), dont le grand axe est orienté SSE-NNO. L'île des Pins et les îles Belep, dont la superficie totale est de l'ordre de 200 km², se situent sur le même axe, respectivement au nord et au sud, à une cinquantaine de km de la Grande Terre dont elles peuvent être considérées comme des satellites. Les îles Loyauté (1960 km²), à une centaine de km plus à l'est, d'émersion récente et entièrement coralliennes, constituent un domaine distinct, assez pauvre floristiquement qui, au moins pour certaines espèces calcicoles, pourrait avoir servi de relai en direction du Vanuatu qui en est séparé par une fosse marine profonde.

La Grande Terre se trouve par 20°- 22°25 de latitude sud et 163°56 - 167° de longitude est, à 1200 km environ de la côte australienne, à 350 km des îles les plus méridionales du Vanuatu (à 200 km par le relai des Loyauté), à 1400 km de la pointe septentrionale de la Nouvelle-Zélande. On s'accorde à la considérer comme une terre gondwanienne dont l'histoire géologique, assez tourmentée, aurait débuté vers la fin du Primaire. Des phases de métamorphisme et de sédimentation, entrecoupées d'épisodes volcaniques, se succèdent jusqu'à l'Eocène supérieur où commence, il y a environ 40 millions d'années, la mise en place des péridotites. Un mouvement de surrection plus ou moins continu depuis l'Oligocène-Miocène, dont l'importance a varié suivant les secteurs, a entraîné la formation d'un relief faillé avec des surfaces d'aplanissement et des glacis d'érosion de différents âges. Au Crétacé, les liaisons avec le continent australien auraient pu être assez étroites et c'est à ce moment que se serait constitué le fonds floristique dont est issue la végétation actuelle, l'évolution de la flore ayant été par la suite profondément perturbée, sans doute accélérée et amplifiée, par l'émergence des terrains ultrabasiques qui occupent aujourd'hui le tiers de la surface de l'île, formant l'ensemble de sa partie méridionale, affleurant ailleurs en petits massifs isolés qui se succèdent tout au long de la côte ouest et réapparaissent dans les satellites. En dehors des affleurements ultrabasiques, on trouve des schistes plus ou moins métamorphisés dont l'extension est considérable au nord et au centre, des schistes gréseux, des basaltes-dolérites, surtout à l'ouest, enfin quelques passages de

Bulletin de la Société Zoologique de France 112 (1-2)

calcaires francs, localisés dans le nord-ouest, mises à part les franges coralliennes littorales.

Les oscillations du niveau marin sont responsables de la formation d'un lagon, un des plus vastes du Pacifique, qui a réduit considérablement l'étendue des secteurs planitiaires. Les fluctuations du climat, en particulier l'alternance de conditions sèches et de conditions humides, dont témoignent certaines particularités de la couverture pédologique (genèse et démantèlement des cuirasses, présence de nodules de giobertite dans les terrasses anciennes) ont aussi été un facteur de spéciation.

Le point culminant de l'île est à 1628 m, mais 4 sommets se situent au-dessus de 1400 m, et un grand nombre, aussi bien sur terrains schisto-gréseux que sur terrains ultrabasiques, dépassent 1000 m, le relief, au nord comme au sud, étant très heurté et compartimenté par des vallées courtes mais profondes. A l'ouest, où quelques deltas présentent une certaine importance, la sédimentation dans le lagon favorise l'implantation de la mangrove.

Du fait du relief et de l'orientation de l'île par rapport aux vents dominants qui soufflent du sud-est, l'importance des précipitations et le régime thermique varient souvent fortement sur de courtes distances. Si l'humidité est élevée dans les secteurs orientaux, qui reçoivent de 2,5 à 3 m d'eau en année moyenne, peut-être jusqu'à 8 ou 10 m au voisinage de certains sommets, en 150 à plus de 200 jours (saison sèche de septembre à novembre), les secteurs occidentaux, qui reçoivent moins de 2 m, voire moins de 1 m en certains points de la côte, apparaissent relativement secs. La température moyenne annuelle est de 23-24° en bord de mer, mais, du moins à l'ouest, elle peut descendre le matin, en juillet-août, à 4-5° à basse altitude, à 0° vers 1200 m.

L'hétérogénéité des conditions pétrographiques, géomorphologiques et climatiques entraîne celle des conditions édaphiques. Sur les terrains ultrabasiques, on trouve des sols très fortement carencés en P, K et Ca, mais, pour certains d'entre eux, riches en Mg et en métaux lourds, Ni, Co, Cr. Ces sols, en particulier ceux renfermant des éléments toxiques, ne sont colonisables que par des espèces préadaptées qui se sont différenciées localement: dans ce cas, les caractères très spéciaux du milieu renforcent les effets de l'isolement insulaire, la Nouvelle-Calédonie, en ce qui touche aux conditions ayant présidé à l'évolution de sa flore, apparaissant comme un archipel au second degré, formé d'îles ou d'îlots ultrabasiques relativement récents disséminés dans un continuum de roches acides ou neutres. Sur les terrains schisto-gréseux, souvent très siliceux, les sols sont aussi, en général, assez pauvres, ce qui limite l'expansion des espèces les plus dynamiques et par là favorise le maintien ou l'apparition de formes peu compétitives.

La végétation naturelle comprend des forêts denses généralement plus puissantes dans les secteurs bien arrosés mais relativement abrités, exception faite des peuplements d'*Araucaria*, occupant souvent des stations très ventilées, des fourrés, en particulier sur les crêtes, des forêts claires et des maquis entièrement arbustifs ou ligno-herbacés, qui couvrent une grande partie des terrains ultrabasiques, les maquis se trouvant aussi, mais avec une richesse floristique bien moindre, sur des roches siliceuses. Les savanes à *Melaleuca quinquenervia* (Niaouli) et les savanes herbeuses, ces dernières principalement sur basaltes-dolérites, dont l'extension est considérable mais qui ne pénètrent pas dans les secteurs ultrabasiques, sont en grande partie, sinon en totalité, anthropiques.

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

La flore est remarquable tant par sa richesse que par son originalité, aussi bien au niveau familial ou générique qu'au niveau spécifique.

Cinq familles de Dicotylédones et une famille de Ptéridophytes, comprenant au total une vingtaine d'espèces, une centaine de genres, soit 14,5% des genres indigènes, dont 3 de Ptéridophytes, 3 de Gymnospermes, 24 de Monocotylédones (16 genres de Palmiers) et environ 70 de Dicotylédones, comprenant au total 350 à 400 espèces, sont considérés comme endémiques, et 75% des quelque 3500 espèces qui ont été jusqu'à présent recensées seraient propres au Territoire (taux de 45% en ce qui concerne les Ptéridophytes).

Beaucoup des 680 ou 700 genres indigènes ne sont représentés localement que par une seule ou un petit nombre d'espèces; il en est cependant 53 qui comptent de 9 à 19 espèces (au total 618 espèces) et 21 qui en comptent 20 ou davantage (au total 685 espèces). La spéciation, liée à la multiplicité des niches écologiques et à la discontinuité de leurs distributions, atteint son intensité maximale dans le cas du genre *Phyllanthus* qui comprend plus de 100 espèces endémiques.

La proportion élevée d'espèces présentant, soit dans leur morphologie florale, soit dans leur anatomie ou leur architecture, des caractères dits "primitifs" est aussi un des traits distinctifs de cette flore. On relèvera en premier lieu qu'on trouve en Nouvelle-Calédonie la plus forte concentration au monde d'espèces de Conifères, une quarantaine, toutes endémiques, avec en particulier la seule plante parasite que l'on connaisse dans ce groupe, une Podocarpacee strictement inféodée à une autre Podocarpacee. Les Dicotylédones primitives sont représentées, entre autres, par une trentaine d'espèces de Wintéracées et par une Amborellacée (famille endémique monotypique) à bois homoxylé, et par 2 genres, dont un endémique, et une dizaine d'espèces de Monimiacées.

Mais dans beaucoup de familles ou genres considérés comme plus évolués on trouve des espèces ayant conservé des caractères ancestraux (cas de *Dracophyllum involucreatum* chez les Epacridacées). Il est d'ailleurs significatif que des groupes très anciens comme les Fougères arborescentes, les Araucariacées, les *Nothofagus* du groupe *N. brassii*, les Balanopacées, les Casuarinacées..., se soient largement diversifiés tout en conservant une morphologie relictuelle. A l'inverse, on notera l'absence, ou la quasi absence, de représentants de grandes familles à caractères "modernes", telles que les Labiées, les Scrophulariacées, comme celle de divers groupes plus ou moins largement représentés dans les régions voisines, Ericacées, Mélastomatacées, Myristicacées, Théacées, Zingibéracées...

En ce qui concerne le particularisme des formes architecturales, souvent méconnu dans le cadre de la systématique traditionnelle, on retiendra la place importante tenue dans de nombreuses familles par les espèces pachycaules ou monocaulées, à feuilles généralement très grandes et rapprochées en bouquet à l'extrémité de la tige ou de ses ramifications, ces espèces étant pour la plupart cauliflores ou ramiflores. Il en est ainsi chez les Balanopacées, les Protéacées (*Macadamia*), les Monimiacées (*Kibaropsis*), les Annonacées, les Lauracées (*Litsea*), les Pittosporacées (*Pittosporum*), les Rutacées, les Méliacées (*Dysoxylum*), les Euphorbiacées (*Bocquillonia*, *Cleidion*), les Elaeocarpacees (*Sloanea*), les Sterculiacées (*Acropogon*), les Guttifères, les Myrtacées, les Phellinéacées, les Araliacées (inflorescences terminales), les Myrsinacées, les Sapotacées, les Symplocacées, les Rubiacées, les Verbénacées (*Oxera*)... On notera également l'abondance dans les maquis des arbustes ombelliformes,

Bulletin de la Société Zoologique de France 112 (1-2)

l'absence de plantes épineuses indigènes (exception faite de quelques *Caesalpinia* et *Solanum*), la différenciation souvent très marquée des formes de jeunesse par rapport aux formes adultes (Protéacées, Cunoniacées, Araliacées...).

Les Fougères, épiphytes ou terrestres, sont abondantes, avec des formes géantes, acaules (Marattiacées) ou à tronc (7 espèces endémiques de *Cyathea*, dont 2 pouvant dépasser 25 mètres). Le quotient ptéridophytique, 2, est cependant inférieur à celui de la plupart des autres flores insulaires du Pacifique.

On a pu écrire que la flore néo-calédonienne était une survivance de la flore australienne de la fin du Crétacé, mais il apparaît que depuis cette époque elle s'est considérablement transformée et enrichie suivant des voies qui lui étaient propres.

La manière dont les constituants de cette flore se trouvent distribués à travers le domaine néo-calédonien mérite également de retenir l'attention. Du point de vue géographique, on notera que les espèces communes au sud et au nord du Territoire sont relativement peu nombreuses; dans la partie septentrionale, on distingue, en outre, un secteur oriental correspondant à une région très humide, à fort relief et substrat siliceux, dont la flore comprend beaucoup d'éléments qui lui sont propres, entre autres, 5 genres de Palmiers et 2 Araucariacées. Deux familles endémiques de Dicotylédones, avec respectivement 1 et 2 espèces, sont localisées dans le sud du Territoire; une, monotypique, se trouve seulement dans le centre de l'île, sur terrains acides; une autre, également avec une seule espèce, est représentée à la fois dans le nord-est sur micaschistes et dans le sud sur péridotites; la dernière, avec une dizaine d'espèces, a une aire de distribution s'étendant à la majeure partie de la Grande Terre et à des terrains variés; elle est aussi représentée aux îles Loyauté, sur calcaires. La famille endémique de Ptéridophytes ne comprend qu'une espèce, largement répandue sur la Grande Terre mais inféodée aux terrains ultrabasiques. D'une manière assez générale, les genres comprenant un grand nombre d'espèces, tels que *Phyllanthus*, *Psychotria*, *Pittosporum*, *Tapeinosperma*, sont bien représentés dans tous les secteurs géographiques, mais principalement par des espèces plus ou moins étroitement localisées. Ainsi, chez les *Phyllanthus*, 20 espèces se trouvent dans le sud, 39 dans le centre, 23 dans le nord, 3 sont propres aux îles Belep, enfin une vingtaine croissent dans 2 ou plusieurs zones.

Il semble que la flore de la partie septentrionale du domaine soit plus riche en espèces que la flore de sa partie méridionale où l'environnement est moins contrasté; cependant, il y a davantage de genres endémiques propres à la région sud, où les terrains ultrabasiques s'étendent de manière continue sur plus de 3000 km², et c'est aussi dans le sud que les Gymnospermes sont de beaucoup le mieux représentées.

Les îles satellites, qui sont en partie (île des Pins) ou en totalité péridotitiques, ont des flores riches, compte tenu de leurs superficies. Ainsi on a recensé à l'île des Pins (135 km², point culminant 260 m) quelque 550 espèces indigènes de végétaux supérieurs contre 460 seulement à Lifou (Loyauté) (1200 km², point culminant 105 m) qui est entièrement corallienne; mais certaines familles importantes en sont absentes (Arécacées, Monimiacées, Wintéracées).

L'influence du substrat pétrographique sur la localisation des espèces, qui ressort déjà de leur distribution géographique, est particulièrement nette.

En premier lieu, les espèces ne se trouvant que sur les terrains ultrabasiques ou, à l'inverse, ne se trouvant que sur d'autres types de terrains sont plus nombreuses que les espèces croissant indifféremment sur les uns ou sur les

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

autres. Parmi les espèces ubiquistes, on relève cependant de grands arbres qui sont des constituants importants des forêts néo-calédonniennes, Protéacées (*Kermadecia*, *Sleumerodendron*), Lauracées (*Cryptocarya*), Hernandiacees, Cunoniacees (*Cunonia*), Mimosacées (*Archidendropsis*), Guttifères (*Montrouzierea*)..., quelques Conifères (mais aucun *Agathis*). Il semble que la flore des maquis où les conditions sont généralement sévères pour la végétation, comprenne davantage d'éléments étroitement spécialisés quant aux conditions édaphiques que la flore forestière. JAFFRÉ (1980) a montré d'ailleurs que, dans les secteurs ultrabasiques, les groupements sur sols ferrallitiques à cuirasse ou gravillons ferrugineux, les groupements sur pentes plus ou moins érodées et les groupements de piémont, sur sols plus riches en minéraux argileux, avaient des compositions très différentes.

En second lieu, la proportion des espèces strictement inféodées aux terrains ultrabasiques varie de manière significative d'un groupe taxinomique à l'autre. Dans l'ensemble, pour les groupes où le recensement en a été fait, les espèces liées aux péridotites ou serpentines sont les plus nombreuses, mais tous les genres au sein desquels la spéciation a été très active sont représentés à la fois sur terrains schisto-gréseux et sur terrains ultrabasiques, et plusieurs d'entre eux comprennent également des espèces calcicoles.

En ce qui concerne les genres endémiques, dont beaucoup sont mono- ou paucispécifiques, 38 ne sont représentés que sur terrains ultrabasiques (Ptéridophytes: 1, Gymnospermes: 1, Angiospermes: 36), 13 ne se trouvent que sur d'autres types de terrains (Ptéridophytes: 1; Angiospermes: 12, dont 7 genres de Palmiers et 1 genre de Sapotacées, ce dernier calcicole), 46 se trouvent également sur schistes plus ou moins acides et sur terrains ultrabasiques, enfin 6 s'observent sur tous les types de terrains, y compris les calcaires.

Parmi les groupes où la prédominance des espèces propres aux secteurs ultrabasiques est la plus marquée (taux supérieur à 50%), citons les Gymnospermes (26 espèces sur 42), les Protéacées (31 espèces sur 44), les Cunoniacees, les Pittosporacées (23 sur 37), les Dilléniacées (*Hibbertia*), les Euphorbiacées (*Phyllanthus*, *Austrobuxus*, *Baloghia*...), les Flacourtiacées (29 sur 55), les Myrtacées Leptospermoïdées, les Epacridacées (14 sur 18), les Sapotacées (57 sur 80), les Apocynacées (57 sur 98)... (cf. tableau 1). Dans le cas du genre *Phyllanthus*, 68 espèces n'ont été récoltées que sur terrains ultrabasiques, chaque massif péridotitique ayant une ou plusieurs espèces qui lui sont propres, 25 n'ont été trouvées que sur terrains plus ou moins acides et 2 paraissent propres aux calcaires; mais leur répartition diffère beaucoup d'une section à l'autre (cf. tableau 2).

Quelques familles, en particulier celles dites primitives (Wintéracées, Monimiacees), quelques genres importants (*Tapeinosperma*) sont toutefois manifestement sous-représentés sur terrains ultrabasiques (cf. tableau 1). Il ressort, en outre, du travail de MORAT *et al.* (1984) que dans le cas de la flore forestière, qui comprendrait quelque 1511 espèces de Phanérogames, c'est le pourcentage des espèces liées aux terrains non ultrabasiques qui est le plus élevé (40% contre 31% propres aux secteurs ultrabasiques, et 20% d'ubiquistes). Il semble donc que ce soit dans les maquis et les forêts claires, dont le caractère climacique a pu cependant être mis en doute, que la spéciation, à la fois géographique et adaptative, a été la plus active.

Tableau I

Liaison entre la distribution des espèces et le substrat pétrographique en Nouvelle Calédonie.
Nombre d'espèces trouvées sur:

	Terrains ultrabasiques	Terrains ± acides ou neutres	Calcaires	Terrains ultrabasiques et terrains ± acides	Terrains ± acides et calcaires	Ubiquistes
Gymnospermes	26	4		11		1
Winteracées ¹⁾	13	18		2		
Annonacées ¹⁾	7	4			1	1
Monimiacées :						
<i>Hedycarya</i>	1	5		2		
<i>Kibaraopsis</i>		1				
Triméniacées		1				
Amborellacées		1				
Atherospermatacées				1		
Lauracées:						
<i>Litsea</i>	11			2		
Autres genres	12	7	2	1		
Cunoniacées:						
<i>Curatonia</i>	17	3		3		
<i>Weinmannia</i>		1		3		
Pittosporacées:						
<i>Pittosporum</i> ¹⁾	23	9	2	3		
Mimosacées:						
<i>Archidendropsis</i>	3 (2)	3		1(2)		1
<i>Serianthes</i>	4	1	1			
Protéacées	31	7		6		
Elaeocarpacees:						
<i>Elaeocarpus</i>	7	11		8	3	3
<i>Dubouzetia</i>	5			1		
<i>Sbanea</i>	1	6		2		
Flacourtiacées:						
<i>Casuarina</i>	2	2	1		1	
<i>Homalium</i>	9	4		2(5)		2-3(?)
Lasiochlamys	6	5				
<i>Xylosma</i>	12	4	2	2		
Myrsinacées:						
Tapeinosperma ¹⁾	8	26		3		
Autres	57	11	5	7		
Sapotacées	47	12	10	16	3	
Apocynacées						
Autres	12	12	1	6	1	

1) Données à titre indicatif, ces groupes n'ayant pas fait l'objet d'une récente révision.

Tableau 2

Distribution des espèces indigènes de *Phyllanthus* en Nouvelle-Calédonie- En liaison avec le substrat pétrographique

Section dans le genre	Terrains ultrabasiques	Terrains ± acides ou neutres	Calcaires	Terrains ultrabasiques et terrains ± acides	Terrains ± acides et calcaires	Ubiquistes
<i>Gomphidium</i> (45 sp.)	37	3	1	2	2	
<i>Adenoglochidion</i> (vel aff.) (38 sp.)	27	9		2		
<i>Eleutherogynium</i> (sensu Schmid) (20 sp.)	4	12	1	2		1
<i>Pentaglochidion</i> (1 sp.)				1		
<i>Macraea</i> (2 sp.)					1	1
<i>Anisonema</i> (2 sp.)		1			1	

- En liaison avec la structure de la couverture végétale

	Forêt ± dense	Formations paraforestières et forêts claires	Maquis
<i>Gomphidium</i>	7	18	20
<i>Adenoglochidion</i>	14	13	11
<i>Eleutherogynium</i>	12	4	4

- Répartition géographique des espèces ± étroitement ou régionalement localisées

	Sud	Grande Terre Centre	Nord	Iles satellites (Belep)	Iles Loyauté
Ensemble des espèces	20	39	23	3	1

Bulletin de la Société Zoologique de France 112 (1-2)

Sur les calcaires, dont les affleurements sont très localisés, en dehors des Loyauté, la flore est relativement pauvre. Certaines des familles les plus caractéristiques du domaine néo-calédonien, Protéacées, Cunoniacées, Myrtacées, Leptospermoïdées, Epacridacées, Symplocacées, en sont totalement absentes, et des espèces non endémiques y tiennent une place relativement importante (*Elaeocarpus*, *Elaeodendron*, *Azelia*, *Carissa*, diverses Monocotylédones); la radiation adaptative a pu néanmoins entraîner la différenciation d'espèces qui aujourd'hui leur apparaissent assez généralement ou strictement inféodées (*Araucaria*, *Cryptocarya*, *Phyllanthus*, *Acropogon*, *Xylosma*, *Pichonia*, *Ochrosia*, *Ixora*...).

Dans le cadre de cet examen des relations entre flore et substrat pétrographique, le cas des Palmiers se révèle spécialement intéressant. Il y a 17 genres indigènes, dont 16 sont endémiques et 1 est commun au domaine fijien et au domaine néo-calédonien, étant représenté dans ce dernier par une espèce endémique se trouvant dans la partie centrale de la Grande Terre, à la fois sur terrains ultrabasiques et sur terrains schisto-gréseux. 11 des 16 genres endémiques sont monotypiques, dont 3 sont inféodés aux terrains ultrabasiques dans le sud de la Grande Terre, 5 ne se trouvent que sur terrains très siliceux, dans le nord-est, 1 n'est connu que de deux stations du centre de l'île, sur roches neutres ou peu acides, enfin 2 s'observent sur différents types de terrains, mais non sur calcaires, dans le sud et dans l'est. 4 genres sont représentés par 2 espèces, *Chambeyronia*, avec une espèce ubiquiste (surtout sur terrains acides et à l'exclusion des calcaires), principalement dans le centre de la Grande Terre mais aussi dans le sud et le nord-est, et une espèce sur terrains acides dans le nord-est, *Burretiokentia* avec une espèce ubiquiste (distribution analogue à celle de la première espèce de *Chambeyronia*) et une espèce localisée dans le nord, sur schistes plus ou moins calcarifères, *Brongniartikentia*, avec une espèce sur terrains ultrabasiques dans le sud et une sur micaschistes dans le nord-est, enfin, *Cyphophoenix* avec une espèce sur terrains acides dans le nord-est et une sur calcaires à Lifou (Loyauté). Le dernier genre endémique, *Basselinia*, comprend 11 espèces, dont 7 sont liées aux terrains ultrabasiques, 3 ne se trouvent que sur terrains acides et une a une aire de distribution s'étendant à la plus grande partie de la Grande Terre, sur des terrains variés, sauf sur calcaires.

Deux cas particuliers restent à examiner, celui de la flore littorale et celui de la flore de montagne.

Comme celle des autres ensembles insulaires du Pacifique tropical, à l'exception peut-être des Hawaii, la flore littorale comprend en majorité des espèces non endémiques, à aires de distribution s'étendant pour beaucoup d'entre elles à travers tout l'Océan et pour certaines bien au-delà.

La mangrove, assez riche (une quinzaine d'espèces d'arbres) en considération de la latitude, ne comprend d'éléments particuliers que dans le genre *Rhizophora*. La distribution des 2 espèces de Combrétacées du genre *Lumnitzera*, qui se trouvent, l'une, *L. racemosa*, à l'ouest, le long des côtes relativement abritées, l'autre, *L. coccinea*, le long des côtes exposées au vent, mérite d'être signalée. A l'ouest, où le climat est relativement sec, la mangrove est généralement séparée de la côte proprement dite par des terres basses, sursalées, couvertes d'une végétation herbacée où dominent des Chénopodiacees et des Cypéracées banales.

La végétation des littoraux rocheux et des arrière-plages comprend, outre le cortège des espèces à très vaste répartition (*Hernandia*, *Pisonia*, *Schleinitzia*,

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

Pemphis, Suriana, Argusia, Guettarda, Scaevola, Pandanus...), quelques éléments originaux, endémiques (*Araucaria, Acropogon, Phyllanthus, Cyclophyllum...*) ou à aires de distribution assez limitées sur le plan régional (*Pittosporum, Lotus, Xylosma, Nicotiana, Wedelia, Rottboellia...*)

La flore phanérogame de montagne, composée à près de 100% d'espèces endémiques, paraît s'être constituée à partir du fonds local. La dynamique de la radiation adaptative a amené au sein de nombreux genres la différenciation d'espèces ne se trouvant qu'à altitude relativement basse et d'espèces ne se trouvant qu'à altitude relativement élevée; cependant, en raison principalement des fluctuations climatiques, la montagne a joué aussi le rôle de refuge et sa végétation comprend en proportion importante des éléments de caractère, au moins en partie, relictuel.

C'est aux alentours de 1000 m que, généralement, la composition de la flore se modifie de la manière la plus sensible, mais les changements, qui ne sont pas liés d'ailleurs exclusivement à l'altitude, s'opèrent de manière progressive, sauf quand on entre dans la forêt néphélyphile.

La végétation altimontaine se présente sous des aspects très divers, forêts d'*Agathis* à sous-couvert de Palmiers et Fougères (Mt. Panié, dans le nord-est, sur micaschistes), forêts d'*Araucaria* associés à des feuillus (sur terrains ultrabasiques), fourrés, maquis plus ou moins landiformes... La forêt néphélyphile, constituée d'arbres bas-branchus, mais aux troncs parfois de gros diamètre, surchargés d'épiphytes (Fougères, *Astelía*), se situe entre 1100 et 1400 m, dans les massifs péridotitiques, sa localisation paraissant liée à la conjonction de conditions climatiques et édaphiques très spéciales. Sa flore ligneuse, assez pauvre, comprend surtout des Myrtacées du genre *Metrosideros*. Sur le Mt. Humboldt et le Mt. Kouakoué, dans le sud, on trouve entre 1300 et 1600 m, sur quelques dizaines d'hectares, un maquis de composition très originale (plusieurs espèces propres à cette formation: *Libocedrus, Cunonia, Schefflera, Logania...*).

L'étage montagnard se différencie plus nettement dans le sud de la Grande Terre où les affleurements ultrabasiques très étendus et continus sont dominés par un réseau de crêtes relativement élevées. Sur les terrains acides, où se trouve au nord-est le point culminant de l'île, malgré la présence de quelques espèces remarquables (Araucariacées), les faciès sont moins caractéristiques.

Parmi les familles où la radiation adaptative s'est montrée active dans la différenciation de la flore montagnarde, mentionnons les Araucariacées, les Podocarpacees (*Podocarpus*), les Cupressacées, les Protéacées (*Beauprea*), les Cunoniacées (*Cunonia, Acsmithia*), les Dilléniacées (*Hibbertia*), les Myrtacées (*Metrosideros*), les Araliacées, les Myrsinacées, les Rubiacées (*Psychotria*), les Epacridacées (*Dracophyllum*)... Parmi les éléments plus ou moins isolés, dont certains pourraient être relictuels, citons 2 familles endémiques monotypiques, les Paracryphiacées et les Strasburgériacées (ces dernières dans le sud, sur terrains ultrabasiques), les Sphénostémonacées, les genres endémiques monotypiques, *Canacomyrca, Platyspermatum* et *Gastrolepis* (tous trois dans le sud) et les Liliacées, *Astelía* et *Xeronema*.

Les Cryptogames vasculaires sont très abondants en montagne, aussi bien comme plantes terrestres que comme épiphytes (Hyménophyllacées, Grammitidacées...), mais les *Cyathea* arborescents se trouvent plutôt à moyenne altitude, la seule fougère géante qui soit véritablement altimontaine étant un *Dicksonia* endémique lié aux terrains ultrabasiques.

Bulletin de la Société Zoologique de France 112 (1-2)

Vanuatu (Nouvelles Hébrides)

Le Vanuatu est un archipel s'étendant sur quelques 800 km en latitude, du 13° au 20° Sud, suivant un arc orienté N.N.O. - S.S.E., d'où se détache à mi-hauteur un second alignement de direction nord-sud. Sa superficie avoisine 13000 km². Une quinzaine d'îles ont plus de 100 km², les plus grandes (Santo: 3500 km², Mallicolo) se trouvant au centre où les terres sont assez rapprochées, alors que les îles ou groupes d'îles se trouvant au nord et au sud sont relativement isolés. Anatom, la plus méridionale est à 350 km de la Grande Terre néo-calédonienne; les Torres, au nord, sont à 200 km des îles Santa-Cruz et à 500 km des Salomon; à l'est, les îles Fiji sont à 650 km, sous la même latitude.

Les éruptions volcaniques qui ont donné naissance à ces îles se sont produites en 3 périodes, dont la plus ancienne a débuté sans doute à l'extrême fin de l'Eocène et la plus récente, dont serait issu entièrement le sud de l'archipel, est en cours depuis le fin du Pliocène. Les premières émergences auraient eu lieu il y a environ 20 millions d'années; mais la superficie des îles pourrait avoir décuplé au cours des 1-2 derniers millions d'années (MALLICK, 1975).

Le Vanuatu est donc un archipel océanique récent, mais se situant sur un alignement de hauts fonds qui le relie à la région malaise dont paraissent originaires la majorité des éléments à partir desquels sa flore s'est constituée. L'implantation de ces éléments s'est réalisée de manière discontinue, le courant migratoire, suivant des ponts insulaires plus ou moins transitoires ou à travers des détroits plus ou moins larges jouant le rôle de filtres, s'étant amplifié et considérablement étendu vers le sud à la fin du Pliocène. Des éléments d'origine fidjienne ont pu également y pénétrer de manière tardive, ainsi que, mais en petit nombre et dans sa partie la plus méridionale, des éléments d'origine néo-calédonienne.

En raison du volcanisme toujours actif et des mouvements tectoniques qui l'accompagnent, le relief est assez accentué (point culminant: 1800 m, à Santo), avec des cônes encore intacts ou plus ou moins démantelés et des plateaux ou terrasses étagés qui souvent correspondent à d'anciens plateaux coralliens. Le sous-sol est constitué de roches volcaniques neutres (basaltes) ou faiblement acides, que recouvrent par places des calcaires, eux-mêmes le plus souvent masqués par des apports de cendres.

Le climat est humide et chaud, les secteurs nord-ouest des îles, qui se trouvent à l'abri des vents dominants, étant toutefois nettement moins arrosés. La hauteur moyenne des précipitations s'abaisse de 4000 mm environ au nord (îles Banks), où la saisonnalité est peu marquée, à 2250 mm au sud (Anatom), et la variation des moyennes mensuelles des températures passe de 25° - 27° à 20°5 - 26°5. Le niveau altitudinal où la nébulosité est maximale varie avec la situation géographique et le relief: il se situe dès 500 ou 600 m à Vaté, dans le centre, qui culmine vers 650 m; mais la forêt néphélophile ne présente pas un faciès aussi caractéristique qu'en Nouvelle-Calédonie. Par leurs effets destructeurs, les cyclones, qui sont fréquents, ont une influence importante sur l'évolution de la végétation.

Les sols, issus entièrement ou, même sur les calcaires, en grande partie de matériaux volcaniques, sont en général relativement profonds et riches. Ils peuvent être très fertiles là où des retombées de cendres, comme à Tanna, assurent le renouvellement périodique de leurs réserves minérales; ailleurs, ils sont plus ou

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

moins argileux et saturés dans les secteurs les moins humides, ferrallitiques et plus ou moins désaturés dans les secteurs où les précipitations sont les plus fortes et les plus régulières.

La végétation naturelle comprend des forêts denses, dont la composition varie suivant les types de sols, et des fourrés, qui se trouvent en altitude ou sur les crêtes ou les littoraux les plus exposés. La formation la plus puissante est la forêt d'*Agathis*, localisée sur des sols ferrallitiques profonds et désaturés. La distinction entre formations naturelles et formations anthropiques est souvent malaisée en raison de l'importance des destructions occasionnées par les éruptions volcaniques et par les cyclones. Les savanes herbeuses ou à strate arborée irrégulière et non constituée d'espèces qui leur soient propres, les fourrés de *Leucaena*, qui colonisent les secteurs relativement secs, sont manifestement secondaires. Il en est de même des forêts claires d'*Acacia* et des maquis plus ou moins landiformes, ces derniers s'observant sur des sols très pauvres, souvent soumis à une forte érosion; on trouve toutefois dans ces groupements quelques espèces originales.

La flore de Vanuatu, encore incomplètement connue, comprendrait environ 1200 espèces de végétaux supérieurs, dont 250 Cryptogames vasculaires, 4 Gymnospermes et 900 à 950 Angiospermes (quelque 430 genres pour ces dernières). Ses affinités sont beaucoup plus marquées avec la flore des Fiji et, mais dans une moindre mesure, semble-t-il, avec la flore des Salomon, par là avec celle de la région malaise, qu'avec la flore de la Nouvelle-Calédonie, territoireendant géographiquement le plus proche.

L'endémisme au niveau générique est nul ou insignifiant (peut-être 1-2 genres d'Arécacées). Au niveau spécifique, il serait de 4 à 4,5% pour les Ptéridophytes (d'après BRAITHWAITE, 1975), de 0% pour les Gymnospermes et de l'ordre de 20% pour les Angiospermes.

58% des genres de phanérogames ne sont représentés que par une espèce et 8-10 seulement comptent 9 espèces ou davantage, dont *Ficus*, avec 17 espèces, *Dendrobium*, avec plus de 20, et *Cyrtandra*, ce dernier, qui se rattache à la famille des Gesnériacées, ayant été ici comme dans d'autres îles du Pacifique (Fiji, Hawaii), mais à l'exclusion du domaine néo-calédonien, le siège d'une spéciation très active.

Les espèces présentant des formes architecturales originales sont beaucoup moins abondantes qu'en Nouvelle-Calédonie. On trouve quelques Dicotylédones monocauls à feuilles géantes (*Cyrtandra*, *Ixora*, *Tapeinosperma*), mais on notera surtout la place importante tenue par les Figueurs étrangleurs, de taille souvent gigantesque, et par les Palmiers et les Fougères arborescentes, en particulier à proximité des volcans en activité, la hauteur de certains *Cyathea* dans les îles du sud dépassant 20 mètres. La flore épiphytique (Cryptogames vasculaires, Orchidacées, Liliacées, Loranthacées, Rubiacées, Mélastomatacées) semble plus variée qu'en Nouvelle-Calédonie.

Le quotient ptéridophytique voisin de 7 est nettement plus élevé que dans les territoires du voisinage (Salomon: 3,7; Fiji: 4,7; Nouvelle Calédonie: 2).

Les différences entre la flore de la partie méridionale de l'archipel, au sud de Vaté, et la flore de sa partie septentrionale sont assez sensibles, mais portent davantage sur l'abondance que sur la présence-absence (faible fréquence dans le sud des arbres à larges contreforts, rareté des palmiers-lianes épineux, importance des Ptéridophytes en sous-bois...). Ainsi, de nombreuses espèces sont communes aux deux zones, mais parfois avec une distribution en altitude différente

Bulletin de la Société Zoologique de France 112 (1-2)

(*Weinmannia*, *Metrosideros*), des facteurs climatiques plutôt que géographiques présidant à leur répartition. Certaines espèces ont des exigences bien marquées en ce qui concerne les conditions de sol (*Palmiers*, *Dracontomelum*, *Agathis...*), mais beaucoup paraissent avoir une amplitude écologique assez large.

La richesse relative de la flore d'Anatom, île de faible superficie (165 km²) et d'émersion récente, a de quoi surprendre. On y relève plus qu'ailleurs la présence d'éléments néo-calédoniens (*Quintinia*, *Pittosporum*, *Alphandia*, *Rottboellia...*); il est possible, en outre, que son isolement géographique à l'extrême sud de l'archipel ait été favorable à la spéciation.

La végétation littorale comprend peu d'espèces originales. La mangrove, très peu développée dans le sud, est plus pauvre que celle de la Nouvelle-Calédonie. Quelques espèces, communes surtout dans le nord, ne sont pas représentées (*Soulamea*, *Terminalia*) ou sont très rares (*Ochrosia*) en Nouvelle-Calédonie; à l'inverse, on trouve, surtout dans le sud, des espèces littorales néo-calédoniennes à aires de distribution très limitées sur le plan régional (*Nicotiana*, *Pittosporum*, *Wedelia*, *Rottboellia*).

La flore de montagne, tout en comprenant des éléments ubiquistes, dont certains, plus ou moins modifiés ou non, trouvent en altitude les conditions les plus favorables à leur développement (*Metrosideros*), se distingue nettement de la flore planitiaire par la présence d'espèces sans liens de parenté avec le fonds local mais paraissant issues d'éléments altimontains en provenance des archipels du voisinage. Plusieurs de ces éléments sont d'affinités australes (*Gunnera*, *Quintinia*, *Coriaria*, *Coprosma*, *Nertera*, *Collospermum...*); d'autres sont d'affinités malaises (*Rubus*, *Vaccinium*, *Isachne*, *Machaerina...*). Peu d'espèces sont endémiques (*Quintinia* ?), mais, à la différence de ce qu'on observe pour la flore littorale, aucune espèce néo-calédonienne ne paraît ici représentée.

Aucune influence du volcanisme sur l'évolution de la flore n'a été mise en évidence. Au voisinage des cratères actifs, la couverture végétale, très clairsemée, est constituée d'espèces banales, des Fougères (Gleicheniacées, *Histiopteris*, *Cyathea*) principalement, un *Pandanus*, quelques Euphorbiacées arbustives... Quand on s'éloigne du volcan, on trouve dans les secteurs où les retombées de cendres sont importantes des fourrés où généralement encore les Fougères tiennent une très large place (*Cyathea*, *Dicksonia*, *Dennstaedtia*).

Discussion

Entre la flore de la Nouvelle-Calédonie et celle du Vanuatu, territoires qui sont plus proches l'un de l'autre que de tout autre ensemble insulaire ou continental, il existe peu de points de similitude, bien que l'une et l'autre offrent des caractères témoignant de l'influence des conditions insulaires sur leur genèse.

Sans doute les deux flores ont-elles en commun, outre des espèces à large distribution dans la zone tropicale (plantes littorales) des éléments particuliers à la végétation insulaire du Pacifique (*Ascarina*, *Metrosideros*, *Crossostylis*, *Geniostoma*, certaines Cunoniacées, Araliacées, Orchidacées, Liliacées...) et sont-elles également pauvres en quelques familles largement représentées dans les aires continentales ou certains archipels assez voisins (Composées, Labiées, Scrophulariacées); cependant, indépendamment des nombreux groupes qui sont endémiques en Nouvelle-Calédonie, beaucoup de familles jouant un rôle important

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

dans un des domaines sont inconnues ou mal représentées dans l'autre ou y sont représentées principalement par des espèces appartenant à des genres différents.

Ainsi les Winteracées, qui comptent 25 à 30 espèces en Nouvelle-Calédonie, sont inconnues au Vanuatu. Les Bégoniacées, les Dichapétalacées, les Mélastomatacées, les Myristicacées, les Ternstroemiaceées, les Maranthacées, les Musacées, les Zingibéracées, représentées au Vanuatu, de manière parfois réduite mais significative, ne se trouvent pas en Nouvelle-Calédonie (abstraction faite d'un *Melastoma* et de quelques Zingibéracées d'indigénat douteux).

Les Protéacées sont représentées en Nouvelle-Calédonie par 8 genres et 42 espèces, au Vanuatu par 2 genres ne se trouvant pas en Nouvelle-Calédonie, et seulement 2 espèces; les Dilléniacées comptent une trentaine d'espèces en Nouvelle-Calédonie, une seule, du genre *Dillenia*, inconnu en Nouvelle-Calédonie, au Vanuatu; les Cunoniacées, avec 7 genres et une centaine d'espèces, sont une des familles les plus caractéristiques de la flore néo-calédonienne; au Vanuatu, elles comptent 3 genres, dont un n'est pas représenté en Nouvelle-Calédonie, et 5-6 espèces; les Célastracées comptent en Nouvelle-Calédonie 7 genres et une trentaine d'espèces, au Vanuatu seulement 1-2 genres et 1-2 espèces; enfin les Rubiacées, qui tiennent une place importante dans les flores des deux territoires, avec respectivement 27 genres et environ 200 espèces et 26 genres et environ 60 espèces, comprennent au Vanuatu 10 genres qui ne se trouvent pas en Nouvelle-Calédonie.

Au total, 85 à 90 genres néo-hébridais de Phanérogames (20% de l'ensemble) ne sont pas représentés en Nouvelle-Calédonie et 300 genres néo-calédoniens (45% de l'ensemble) ne se trouvent pas au Vanuatu.

Le contraste n'est pas moins remarquable en ce qui concerne les modalités et le degré de l'évolution.

Les groupes relictuels, qu'ils se soient maintenus sans beaucoup se modifier ou qu'ils se soient transformés tout en conservant certains de leurs caractères primitifs, sont particulièrement nombreux et représentatifs en Nouvelle-Calédonie, alors que, sauf localement, ils jouent un rôle assez effacé au Vanuatu où ils apparaissent comme des éléments isolés, réfugiés de fraîche date dans un milieu qui leur était favorable en l'absence d'une compétition bien organisée (*Agathis*, *Balanops*,...)

La radiation adaptative, réactivée par la montée en surface des terrains ultrabasiques, a porté en Nouvelle-Calédonie sur de nombreux genres, et ses effets, conjointement à ceux de la ségrégation géographique, y ont entraîné pour certains d'entre eux un véritable foisonnement d'espèces (*Pittosporum*, *Cunonia*, *Pancheria*, *Phyllanthus*...). Au Vanuatu, elle ne s'est manifestée que dans un petit nombre de genres et, bien qu'il s'agisse d'un archipel, les distances étant parfois considérables d'une île ou d'un groupe d'îles à l'autre, l'isolement géographique, faute de temps sans doute, n'a pas favorisé beaucoup la spéciation, les conditions écologiques, néanmoins assez variées, ayant privilégié parmi les éléments venus de l'extérieur ceux qui y étaient préadaptés.

Comparaison avec d'autres îles ou archipels du Pacifique (cf. tableau 3).

Un rapprochement s'impose d'abord avec les Hawaii qui, du fait de leur caractère entièrement océanique et de leur isolement au centre du Pacifique, du fait de leur âge (émergence au Miocène de la partie occidentale de l'archipel), de leur étendue (16.640 km²), enfin des conditions climatiques tropicales humides mais très contrastées (point culminant 4205 m) qui y règnent, pourraient être sur le

Tableau 3

Données comparatives sur les flores de quelques îles ou archipels du Pacifique¹⁾

	Nouvelle-Calédonie (n.c. îles Loyauté)	Vanuatu	Fiji	îles Salomon	Hawaï	Futuna (y c. Alofi)	Wallis	Norfolk	Lord Howe
Latitude	20°-22°25' S	13°-20°20' S	16°-19°30' S	6°-12° S	19°-22°20' N	14° S	13° S	29° S	31°30' S
Longitude	164°-167° E	166°30'-170° E	177°-179°30'E	156°-163° E	155°-160°O	178°O	176°O	168°E	159°E
Superficie (km ²)	16.750	13.000	18.400	37.000	16.640	115	100	35	15
Point culminant (m)	1640	1880	1323	2765	4205	500	145	350	875
Ptérédophytes: espèces	245	249	290	310	180	51	34	42	48
Conifères: espèces	42	3	9	5	-	-	-	1	-
Angiospermes: genres	680	451	476	654	210	171	124	95	138
Angiospermes: espèces	3200	900-950	1550	2100	1400	244	175	128	171
Genres comprenant de 9 à 19 espèces	53	8-9	20	10	17	-	-	-	-
Genres comprenant 20 espèces ou davantage	21	1-2	7	2	17	-	-	-	-
Quotient ptérédophytique	2	6,5-7	4,7	3,7	3,2	5,2	4,9	8,2	7
Endémisme des Angiospermes au niveau générique (%)	14,5	0,2	2	-	14	-	-	1-2	3
Endémisme des Angiospermes au niveau spécifique	75	20	66	?	95	2,5	0,6	28	33

1) Ces données concernent seulement les espèces considérées comme indigènes. Elles sont très approximatives, l'étude de la flore néo-calédonienne étant loin d'être terminée, celle des flores du Vanuatu, des îles Salomon, de Wallis et Futuna, en étant encore au stade du pré-inventaire; en outre, les auteurs ne s'accordent pas toujours sur les critères de séparation des espèces.

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

plan mondial le domaine se prêtant le mieux à l'étude de l'évolution en milieu insulaire.

La flore en est relativement bien connue, mais l'évaluation du nombre des espèces indigènes varie sensiblement d'un auteur à l'autre, ce qui témoigne des difficultés rencontrées dans l'application à la végétation insulaire des critères de la systématique traditionnelle. D'après SAINT-JOHN (1973), il y aurait aux Hawaii quelque 1580 espèces autochtones de végétaux vasculaires, dont 180 espèces de Ptéridophytes, estimation généralement supérieure à celles données par d'autres botanistes. Il y aurait donc au moins deux fois plus d'espèces en Nouvelle-Calédonie qu'aux Hawaii, sur une superficie équivalente, alors que la flore du Vanuatu serait nettement plus pauvre.

Aucune famille n'est propre au Territoire, mais 14% des 210 genres indigènes, soit un taux presque aussi élevé que dans le cas de la Nouvelle Calédonie, et 95% des espèces seraient endémiques, la flore littorale elle-même se différenciant pour une large part de celle des autres îles du Pacifique. La faiblesse du nombre des genres représentés, 3,3 fois moins qu'en Nouvelle-Calédonie, 2,2 fois moins qu'au Vanuatu, s'accompagne d'une très forte diversification spécifique au sein de beaucoup d'entre eux, 17 comprenant de 9 à 19 espèces (au total 230 espèces) et 17, 20 espèces ou davantage (au total 730 espèces, dont plus de 150 *Cyrtandra*).

Ces données s'accordent bien avec l'idée que nous avons des effets sur la constitution du fonds floristique de la distance par rapport à ses sources potentielles (nombre réduit de genres répondant au petit nombre d'éléments pionniers) et de la liaison entre la durée de la période d'isolement et le degré de différenciation de la flore (endémisme très marqué au niveau générique comme au niveau spécifique). La radiation géographique (îles plus ou moins distantes et d'âges différents) et la radiation adaptative (espèces se rattachant à un même genre trouvées dans la même île) ont été remarquablement actives aux Hawaii, alors qu'en Nouvelle-Calédonie, tout en affectant de nombreux groupes, elles ont laissé subsister en proportion importante des éléments relictuels et qu'au Vanuatu elles ne se sont encore manifestées que de manière très limitée.

En ce qui concerne l'originalité des formes biologiques ou architecturales, les Hawaii se singularisent encore davantage que la Nouvelle-Calédonie (Lobéliacées, Composées, Gesnériacées, Amaranthacées arborescentes).

Il est intéressant également de faire une comparaison avec les Fiji, archipel de 18.400 km², dont l'histoire géologique se rapproche de celle du Vanuatu, tout en étant plus ancienne, et où règnent des conditions écologiques comparables, mais qui sont aujourd'hui plus isolées, à l'extrémité orientale de l'arc malais.

La flore des Fiji, tout en étant constituée principalement d'éléments malais, présente du point de vue évolutif des caractères intermédiaires entre ceux de la flore néo-calédonienne et de celle du Vanuatu. Elle comprend 290 espèces de Cryptogames vasculaires, avec un taux d'endémisme de 22%, et 1560 espèces de Phanérogames, avec un taux d'endémisme de 66%, donc assez voisin de celui estimé pour la Nouvelle-Calédonie. Une famille primitive monotypique (ordre des Magnoliales) est propre au Territoire, mais une dizaine seulement des 480 genres de Phanérogames recensés seraient endémiques. Les Conifères (8 Podocarpacees et 1 *Agathis*) tiennent une place relativement importante dans la végétation. Le quotient ptéridophytique élevé, 4,7, pourrait indiquer que l'évolution n'a pas encore conduit à l'instauration d'un équilibre très stable entre les différents composants de la végétation, bien que la radiation adaptative se soit montrée

Bulletin de la Société Zoologique de France 112 (1-2)

active dans d'assez nombreux genres, une vingtaine comprenant de 9 à 19 espèces (au total 225 espèces) et 7 comptant au moins 20 espèces (au total 240 espèces).

Il peut être instructif de rapprocher ces données portant sur des ensembles insulaires d'une certaine étendue de celles relatives aux flores de petites îles volcaniques se trouvant comme le Vanuatu et la Nouvelle-Calédonie dans le Pacifique sud-occidental et situées, les unes, Wallis et Futuna, dans la région floristique malaise, les autres, Norfolk et l'île de Lord Howe, plus froides et plus isolées, dans le domaine gondwanien.

Futuna (y compris Alofi), par 14° sud, à 300 km au nord-est des Fiji, a une superficie de 115 km² et culmine vers 500 m. C'est une île d'âge Miocène. Sa flore, telle qu'elle est actuellement connue (MORAT *et al.*, 1985), comprend 51 espèces de Ptéridophytes et 171 genres pour, au total, 244 espèces de Phanérogames angiospermes. Aucun genre n'est propre au territoire et 6 espèces seulement seraient endémiques.

Wallis, à 300 km au nord-est de Futuna, est beaucoup plus récente (2 millions d'années). Sa superficie est de 100 km² et elle culmine à 145 m. Sa flore (MORAT *et al.*, 1985) comprend 34 espèces de Ptéridophytes et 124 genres de Phanérogames angiospermes pour 175 espèces, dont une seule serait endémique.

Du point de vue de l'évolution, les flores de Futuna et Wallis présentent donc des caractères assez voisins de celle du Vanuatu. Il n'y a pas d'indice net de radiation adaptative qui serait intervenue localement. Futuna, plus montagneuse et relativement ancienne, a une flore sensiblement plus riche, mais son peu d'originalité a de quoi surprendre.

Norfolk se trouve par 29° de latitude sud, à 670 km de la Nouvelle-Calédonie et à 750 km de la Nouvelle-Zélande. Sa superficie est de 35 km² et elle culmine vers 350 m. D'âge Miocène, elle est entièrement basaltique, les sols étant relativement riches. Les précipitations annuelles sont de l'ordre de 1500 mm. La flore indigène comprend 40-44 espèces de Ptéridophytes, dont 14 seraient endémiques, et 95 genres de Phanérogames, dont 1-2 endémiques, pour 128 espèces, dont 36 endémiques, parmi lesquelles une Gymnosperme (*Araucaria*). La radiation adaptative pourrait avoir joué dans la différenciation de 2 espèces de *Coprosma*. En ce qui concerne l'originalité des formes architecturales, notons, outre la présence d'un *Araucaria* colonnaire, celle de 2 espèces endémiques de Fougères arborescentes (*Cyathea*), pouvant atteindre 20 m de hauteur, et d'une Amaranthacée arborescente (*Achyranthes*) (TURNER *et al.* 1968).

L'île de Lord Howe, par 31° 30' Sud, à environ 550 km de l'Australie et 1300 km de la Nouvelle-Calédonie et de de la Nouvelle-Zélande, s'étend sur 15 km² et culmine vers 875 m. Elle s'est formée au cours de deux périodes de volcanisme, dont la première a débuté il y a quelque 30 millions d'années. Les basaltes qui la constituent sont en partie masqués dans sa partie basse par des calcaires. Les précipitations annuelles sont de l'ordre de 1680 mm, la nébulosité étant très forte au sud et les vents dominants, qui soufflent de l'est, étant souvent violents. La flore indigène comprend 48 espèces de Ptéridophytes, dont 17 seraient endémiques, et 138 genres de Phanérogames, dont 5 endémiques (3 genres d'Arécacées propres au Territoire), pour 171 espèces, dont 57 endémiques. Il n'y a pas de Gymnospermes. La radiation adaptative pourrait avoir joué dans la différenciation des 4 espèces endémiques de *Cyathea*, dans celle des Palmiers qui sont localisés

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

à différentes altitudes ou en différentes expositions, ainsi que dans celle de quelques Dicotylédones: *Rapanea*, *Coprosma* (PICKARD, 1983).

Compte tenu de la faible superficie de ces îles, excluant toute radiation géographique interne et limitant fortement les possibilités de radiation adaptative, l'originalité de leurs flores apparaît remarquable. La longueur de la période d'isolement a entraîné la différenciation de nombreuses espèces et de quelques genres endémiques, par dérive progressive sans qu'il y ait eu, comme en Nouvelle-Calédonie ou aux Hawaii,; éclatement des unités taxinomiques. Un rapprochement peut être fait avec la flore néo-calédonienne, en dehors de la zone ultrabasique, mais le fonds floristique, ici non continental, était pauvre, sans doute "disharmonique" et les quotients ptéridophytiques très élevés traduisent un certain déséquilibre, lié davantage au manque d'espace qu'à la durée de la période d'évolution. En tout cas, l'évolution s'y est montrée beaucoup plus active qu'à Futuna qui serait d'âge équivalent, sans que la raison, différence d'environnement ou de conditions de peuplement, différence dans les potentialités génétiques du matériel de base, en apparaisse bien clairement.

Le rôle important joué par l'émergence des terrains ultrabasiques dans l'évolution du peuplement végétal en Nouvelle-Calédonie justifie un aperçu comparatif de la végétation associée au même type de terrains dans des territoires insulaires de la région malaise, l'archipel des Salomon (34.000 km², 6 îles principales) et Sulawesi (Célèbes) (227.650 km²) où leur extension est également considérable.

Aux Salomon, les affleurements de péridotites plus ou moins serpentinisées se trouvent principalement dans la partie méridionale des îles Choiseul et Santa Ysabel; ils se distinguent dans le paysage par un relief assez mou de collines culminant vers 360 m. Les conditions climatiques sont plus humides et plus chaudes qu'en Nouvelle-Calédonie et les sols, moins différenciés, sont tous ferrallitiques et plus ou moins désaturés, à horizons supérieurs acides, relativement riches en matière organique dans les parties hautes (LATHAM, 1973).

Sur les sols les moins profonds, la forêt domine encore. Une Casuarinacée, *Gymnostoma papuana*, sans lui être propre, caractérise assez bien la formation par son abondance. *Dillenia crenata*, diverses Myrtacées (*Metrosideros*), une Gymnosperme (*Dacrydium*), quelques Palmiers et *Pandanus*, lui sont communément associés. La strate arbustive comprend notamment des Myrtacées et la strate herbacée des Cypéracées et des Fougères. Sur les sols les plus profonds, la forêt une fois détruite ne se reconstitue que difficilement et on trouve généralement une fougèraie (*Pteridium*, Gleicheniacées) parsemée d'arbustes (*Pandanus*), où les Cypéracées (*Ghania*, *Baumea*) abondent, à l'exclusion des Graminées.

D'après WHITMORE (1969), la flore des terrains ultrabasiques est relativement pauvre et seulement 4 espèces qui lui seraient propres ont été jusqu'à présent inventoriées, un Palmier, un *Pandanus* et 2 Myrtacées (*Xanthostemon* et *Myrtella*, le second trouvé aussi en Nouvelle-Guinée sur péridotites).

Dans le cas des Salomon, dont la flore présente bien des traits communs avec celle du Vanuatu (cf. tableau 3), l'émergence des terrains ultrabasiques n'a donc pas entraîné comme en Nouvelle-Calédonie une spéciation très active, et la végétation qui leur est associée doit ses caractères particuliers à un effet d'appauvrissement plutôt qu'à la présence d'éléments originaux, néoformés ou relictuels. Néanmoins, l'abondance dans ce milieu des Casuarinacées et des Myrtacées, la présence de Gymnospermes, la substitution des Cypéracées aux

Bulletin de la Société Zoologique de France 112 (1-2)

Graminées dans la strate herbacée, sont des points de similitude remarquables entre les deux territoires.

A Sulawesi, les affleurements ultrabasiques ont une étendue comparable à celle qu'ils présentent en Nouvelle-Calédonie et seraient d'âge assez ancien, mais, en raison du climat équatorial, au moins à moyenne altitude, dans la région de Malili, la pédogenèse ferrallitique a affecté la quasi totalité des unités morphologiques, exception faite de surfaces très limitées où des sols bruns tendraient à se développer (notes personnelles).

Les sols profonds et meubles sont occupés par une forêt dense haute de 15 à 20 m, avec quelques émergents (*Agathis*) de 25 à 30 m. Ces forêts sont constituées principalement de Fagacées (*Castanopsis*, *Lithocarpus*), Elaeocarpacees, Gymnospermes (*Agathis*, *Podocarpus*); Palmiers lianes (*Calamus*) et Bambous lianes (*Dinochloa*) sont abondants, ainsi que les Fougères (*Sphenomeris*, *Taenitis*...) en sous-bois. Localement, sur des sols moins évolués, on observe des peuplements de *Gymnostoma*, à strate herbacée riche en Cypéracées (*Baumea*). La destruction de la forêt entraîne l'apparition de fougères (*Pteridium*, *Gleicheniacées*); on y remarque une Myrtacée (*Baeckea*).

Sur les sols à cuirasse ferrugineuse, la couverture végétale prend la forme d'un maquis plus ou moins ouvert à Myrtacées (*Xanthostemon*...), Linacées (*Ixonanthes*), *Ilex*... La strate herbacée est principalement graminéenne (*Eriachne*).

Sur les sols plus argileux, on trouve des fourrés ou forêts basses, de flore relativement riche et assez originale: nombreuses Myrtacées (2 *Xanthostemon*, *Kjellbergiodendron*...), Euphorbiacées (*Glochidion*, *Macaranga*., *Antidesma*), Cunoniacées (*Weinmannia*), Myrsinacées, Oxalidacées (*Sarcotheca celebica*), Composées (*Vernonia* arbustif), Bignoniacées (*Deplanchea*), Rubiacées (*Gardenia*), Rutacées (*Evodia*), Ternstroemiacées (*Adinandra*, *Ternstroemia*)...

A la différence de ce qu'on observe en Nouvelle-Calédonie, l'influence du substrat ultrabasique sur la flore ne se fait sentir ici de manière vraiment manifeste qu'à des niveaux particuliers de la toposéquence (sols à horizon supérieur induré, sols incomplètement ferrallitiques): il semble que la flore forestière comprenne surtout, au moins en ce qui concerne ses éléments dominants, des espèces à aires de distribution s'étendant largement en dehors de la zone péridotitique, la flore des fourrés et maquis étant plus spécialisée. On relève quelques points de similitude avec la Nouvelle-Calédonie (peuplements de Casuarinacées avec en sous-couvert des Cypéracées, abondance des Myrtacées à ovaire semi-supère et fruit sec, présence du genre *Agathis*); mais il n'y a généralement pas substitution des Cypéracées aux Graminées dans la strate herbacée.

La différenciation très poussée de la flore associée aux terrains ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie constitue donc en soi un fait original qui peut être mis en relation avec les conditions particulières dans lesquelles s'est effectuée l'évolution de l'ensemble de son peuplement végétal. Dans le cas des Salomon, dont l'histoire se rapproche de celle du Vanuatu, on admettra que, faute de temps, la spéciation n'a pu encore s'y manifester avec une réelle ampleur, tout en observant que le fonds floristique, constitué principalement d'espèces peu spécialisées, en marge des aires majeures de diversification générique, se prêtait mal peut-être à une évolution sectorielle par radiation adaptative. En ce qui concerne Sulawesi, le degré relativement faible de différenciation de la flore sur terrains ultrabasiques peut s'expliquer, en partie par les caractères du fonds floristique, riche mais peu original, l'île, située au cœur de la région malaise, comptant peu de genres, ni de centres de spéciation qui lui soient propres, en partie par un environnement spatial

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

beaucoup plus vaste et, sans doute, plus ouvert qu'en Nouvelle-Calédonie, bien que la configuration du territoire paraisse devoir faciliter l'isolement géographique. Il faut tenir compte aussi des facteurs climatiques: quand on se rapproche de l'Equateur, la couverture pédologique tend à prendre un caractère assez uniforme alors qu'en Nouvelle-Calédonie, où les températures moyennes sont plus basses et la saisonnalité est plus marquée, la liaison entre les sols et la roche-mère demeure plus étroite.

Conclusions

L'examen comparatif des caractères du peuplement végétal en Nouvelle-Calédonie et au Vanuatu fait bien ressortir l'importance de l'histoire géologique dans la genèse et l'évolution des flores insulaires. Le rapprochement avec d'autres territoires du Pacifique montre que, s'il existe des liens entre l'originalité, la richesse, la structure de la flore et la superficie des îles, leur éloignement des aires continentales, la diversification des niches écologiques, les considérations auxquelles conduit l'analyse de ces liens ne permettent pas toujours de rendre compte de manière pleinement satisfaisante des différences constatées d'un territoire à l'autre.

Les îles continentales peuvent jouer le rôle de conservatoire pour des groupes moins bien armés que d'autres dans la compétition entre espèces. C'est le cas de la Nouvelle-Calédonie dont la flore est riche en éléments "relictuels" mais non nécessairement privés de potentialités évolutives. En ce qui concerne les îles océaniques, le peuplement végétal, qui dépend du flux migratoire, peut évoluer de manière très différente suivant la densité et la périodicité de ce flux: au Vanuatu, la flore comprend un nombre relativement élevé de genres mais un nombre assez limitée d'espèces, alors qu'aux Hawaii il n'y a qu'un petit nombre de genres dont beaucoup comptent un nombre élevé d'espèces.

Un ensemble insulaire peut être continu ou fragmenté en archipel, la seconde situation étant plus favorable à la spéciation par radiation géographique au second degré. De ce point de vue, la Nouvelle Calédonie, du fait de la localisation très stricte de beaucoup d'espèces dans des massifs ultrabasiques plus ou moins isolés peut être considérée comme un archipel, cette assimilation, valable en ce qui concerne la flore, ne se justifiant évidemment que de manière très partielle pour la faune.

Abstraction faite des conditions dans lesquelles s'est constitué le fonds floristique et de la diversification des niches écologiques, il existe sans doute une liaison entre la richesse de la flore et la superficie des îles ou groupes d'îles; mais cette relation n'est pas univoque. Sur les îles très petites, le manque d'espace limite trop les effectifs pour que, à partir des unités taxinomiques de base, des groupes distincts, vraiment autonomes, se constituent de manière durable; au delà d'un certain seuil (Norfolk, Lord Howe), il peut y avoir spéciation par radiation géographique, mais la radiation adaptative demeure peu active. Dans le cas des îles de moyenne importance, le confinement pourrait au contraire avoir pour effet, si l'environnement s'y prête (relief plus ou moins accentué), de renforcer la radiation adaptative; en outre, la réduction de la compétitivité entraîne une décélération des pertes par extinction: cette situation paraît être celle de la Nouvelle-Calédonie.

Bulletin de la Société Zoologique de France 112 (1-2)

Il semble enfin que l'insularité favorise la manifestation de certains caractères, considérés, à tort peut-être, comme relictuels (monocaulie, pachycaulie, gigantisme foliaire, cauliflorie...), les espèces à architecture dite "primitive" étant particulièrement bien représentées dans les îles océaniques aussi bien que dans les îles continentales.

Muséum National d'Historie Naturelle
Laboratoire de Phanérogamie
16, rue Buffon, 75005 Paris

REFERENCES

- AUBREVILLE, A. (1967).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 1: Sapotacées, 168 p., *Mus. natn. Hist. nat., Paris*.
- BOITEAU, P. (1981).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 10: Apocynacées, 302 p., *Mus. natn. Hist. nat., Paris*.
- BRAITHWAITE, A.F. (1975).- The phytogeographical relationships and origin of the New Hebrides fern flora. *Phil. Trans. R. Soc. London*, **B**, 272, 293-313.
- BROWNLIE, G. (1969).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 3: Ptéridophytes, 307 p., *Mus. natn. Hist. nat., Paris*.
- CARLQUIST, S. (1974).- Island biology, 660 p. **Col. Univ. Press.**, New York.
- CHEW, W.L. (1975).- The phanerogamic flora of the New Hebrides and its relationships. *Phil. Trans. R. Soc. London*, **B**, 272, 315-328.
- GUILLAUMIN, A. (1948).- Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances, 369 p., **O.R.S.T.O.M.**, Paris
- JAFFRÉ, T. (1980).- Etude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiqes en Nouvelle-Calédonie, 273 p., **O.R.S.T.O.M.**, Paris, *Trav. et Doc.*, 124.
- JÉRÉMIE, J. (1982).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 11: Monimiacées, 28 p., Amborellacées, 4 p., Atherospermatacées, 4 p., Triméniacées, 3 p., *Mus. natn. Hist. nat.*, Paris.
- KOSTERMANS, A.J.G.H. (1974).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 5: Lauracées, 123 p., *Mus. natn., Hist. nat., Paris*.
- LATHAM, M. (1973).- Compte rendu de mission aux îles Salomon avec référence spéciale aux sols issus de roches ultrabasiqes, 17 p. **O.R.S.T.O.M.**, Nouméa (multigr.).
- LATHAM, M. (1986).- Altération et pédogenèse sur roches ultrabasiqes en Nouvelle-Calédonie, 331 p., **O.R.S.T.O.M.**, Paris, Et. et Thèses.
- LAUBENFELS (de), D.J. (1972).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 4: Gymnospermes, 167 p., *Mus. natn. Hist. nat. Paris*.
- LESCOT, M. (1980).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 9: Flacourtiacées, 131 p., *Mus. natn. Hist. nat., Paris*.
- MALLICK, D.I.J. (1975).- Development of the New Hebrides Archipelago. *Phil. Trans. R. Soc. London*, **B**, 272, 277-285.
- MOORE, H.E., UHL, N.W. (1984).- The indigenous Palms of New Caledonia. *Allertonia, Lawai*, 313-402.
- MORAT, P., VEILLON, J.M., MACKEE, H.S. (1984).- Floristic relationships of New Caledonian rain forest Phanerogams. *Bernice P. Bishop Museum*, special publ. 72, 71-128.
- MORAT, P., VEILLON, J.M. (1985).- Contribution à la connaissance de la végétation et de la flore de Wallis et Futuna. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4,7,B,3, 259-329.
- NIELSEN, I. (1983).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 12: Légumineuses-Mimosées, 103 p., *Mus. natn. Hist. nat., Paris*.
- PARHAM, J.W. (1972).- Plants of the Fiji Island, 491 p. **Gov. Printer, Suva**.

Peuplement végétal en Mélanésie occidentale

- PICKARD, J. (1983).- Vegetation of Lord Howe Island. *Cunninghamia, Roy. Bot. Gard., Sydney*, **1,2**, 133-265.
- QUANTIN, P. (1975).- Soils of the New Hebrides islands. *Phil. Trans. R.Soc. London*, **B**, **272**, 287-292.
- SAINT-JOHN, H. (1973).- List and summary of the flowering plants in the Hawaiian islands, 519 p., *Pac. Trop. Bot. Gard., Lawai, Mém.* 1.
- SCHMID, M. (1975).- La flore et la végétation de la partie méridionale de l'archipel des Nouvelles-Hébrides. *Phil. Trans. R. Soc. London*, **B**, **272**, 329-342.
- SCHMID, M. (1979).- Les écosystèmes forestiers mélanésien (Nouvelle-Calédonie, Nouvelles-Hébrides, Fidji et îles Salomon). *U.N.E.S.C.O., Recherches sur les ressources naturelles*, **14**, 709-740.
- SCHMID, M. (1981).- Fleurs et plantes de Nouvelle-Calédonie, 164 p.- *Ed. du Pacifique*, Papeete.
- TIREL, C. (1982).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 11: Elaeocarpacees, 122 p. *Mus. natn. Hist. nat., Paris*.
- TURNER, J.S., SMITHERS, C.N. & HOOGLAND, R.D. (1968).- The conservation of Norfolk Island, 50 p., *Austr. Conserv. Foundation*, spec. publ. 1.
- VIROT, R. (1968).- Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances 2: Protéacées, 254 p. *Mus. natn. Hist. nat., Paris*.
- WHITMORE, T.C. (1969).- The vegetation of the Solomon Islands. *Phil. Trans. R. Soc. London*, **B**, **225**, 259-270.