



ENDEMISME ET SPECIATION EN NOUVELLE-CALEDONIE *

M. SCHMID **

ABSTRACT. - New Caledonian flora is well known for its special feature : high degree of endemism, primitiveness of many components, very active speciation within some genera. Its composition is outlined, and, as a tentative explanation, the possible effects of the environment on its past evolution, under its main aspects, extended isolation, very contrasted climatic and edaphic conditions, are succinctly analysed. It appears that the part played by the particular properties of the soils on ultramafic rocks was, and is still actually, prominent, but it is patent that the flora on siliceous rocks and the flora on basic rocks are originated from the same very old floristic fund, probably differentiated before the rising of the peridotites.

L'histoire géologique de la Nouvelle-Calédonie, située sur l'arc insulaire mélanésien, commence dès la fin de l'ère primaire, mais elle doit pour l'essentiel sa configuration d'aujourd'hui à l'orogénèse alpine dont la phase paroxysmique, en limite de l'Eocène et de l'Oligocène, s'est accompagnée de la mise en place de terrains ultrabasiques ayant joué certainement, en raison de leur composition très spéciale, un rôle important dans l'évolution de la flore.

La région a été affectée par la suite, jusqu'au Plio-quaternaire, par des mouvements tectoniques verticaux et la Grande Terre présente un relief très heurté, de nombreux petits massifs montagneux, culminant entre 1000 et 1640 mètres et séparés par des vallées ou des dépressions très profondes, se succédant du nord au sud de l'île.

Les affleurements de péridotites et de serpentines s'étendent sur 5 500 km², soit le tiers du Territoire(1). La végétation qui les recouvre est particulièrement originale, tant par sa structure que par sa compo-

* Séance N° 508 du 19 mars 1981.

** M. SCHMID. O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005, Paris.

(1) Grande Terre et satellites, île des Pins, Belep : 17 000 km². Les îles Loyauté (2 000 km²), qui appartiennent au domaine néo-calédonien sensu lato, sont beaucoup plus récentes et entièrement calcaires. Leur flore relativement pauvre et banale ne comprend qu'une dizaine de genres qui leur soient propres.

Fon	
N° :	2169
Cote	B
Date	29 DEC. 1982



Fig. 1. - *Anaucaria columnaris* Hook., précédé d'un rideau de *Casuarina equisetifolia* L. et *Pandanus tectorius* Sol., sur l'îlot Améré, entre la Grande Terre et l'île des Pins (terrain calcaire). Végétation caractéristique des littoraux exposés aux vents dominants. Seul *Anaucaria* est endémique.

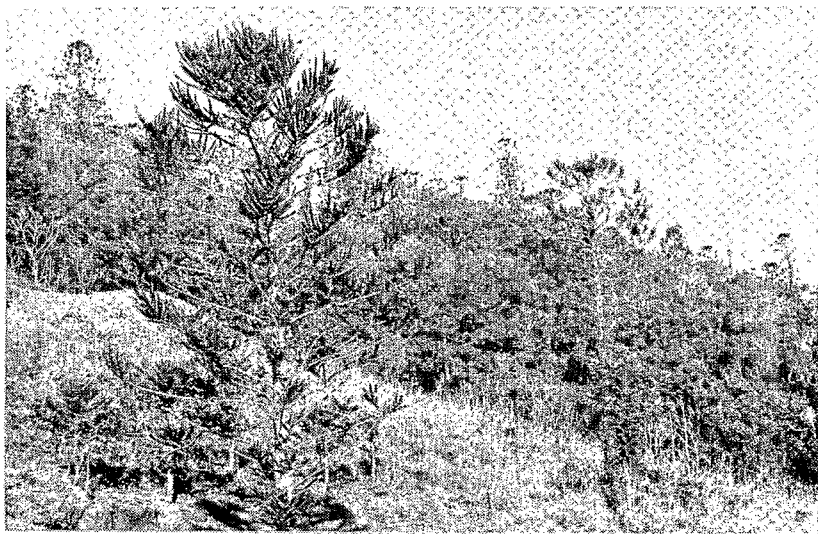


Fig. 2. - *Anaucaria laubenfelsii* Corbasson, sur fond de forêt à Gymnospermes et feuillus. Mt. Do, vers 1000 m (terrain ultrabasique). Ici, la quasi-totalité des espèces sont endémiques, même là où, comme au premier plan, la couverture végétale a été dégradée par les feux.

sition ; cependant, la flore des terrains schistogréseux plus ou moins acides comprend des éléments non moins intéressants, issus manifestement d'un fonds floristique commun à l'ensemble du domaine néo-calédonien et vraisemblablement déjà différencié dès le début de l'ère tertiaire.

COMPOSITION DE LA FLORE : RICHESSE ET SINGULARITE.

Approximativement, 3.000 espèces indigènes de végétaux supérieurs ont jusqu'à présent été inventoriées ; mais bien des échantillons d'herbier n'ont encore fait l'objet que d'examen très incomplets et les révisions approfondies, famille par famille, entreprises depuis une quinzaine d'années, font apparaître dans tous les grands groupes l'existence de taxons encore inédits. En outre, compte tenu de l'étroite localisation de beaucoup d'espèces, il en reste sans doute de nombreuses à découvrir dans certains secteurs difficiles d'accès et insuffisamment prospectés (hauteurs micaschisteuses du Nord-Est, massif péridotitique du Sud, entre Nouméa et Thio).

Si on fait abstraction des Ptéridophytes, dont l'originalité est moindre, qui comptent cependant 3 genres monotypiques propres au Territoire et un nombre élevé d'espèces endémiques remarquables (Cyathacées, Schizaeacées, Blechnacées), cette flore se distingue principalement par son haut degré d'endémicité aux niveaux élevés de la classification, par la place importante qu'y tiennent certains groupes considérés généralement comme primitifs (Gymnospermes, Polycarpiques) et l'absence ou la quasi-absence de groupes importants considérés comme relativement "modernes" (Composées, Graminées, Labiacées, Mélastomatacées), qui ne sont guère représentés que par des espèces à large distribution ou d'indigénat douteux, par les phénomènes d'intense spéciation ayant affecté certains genres, enfin, à l'inverse, par la présence de nombreux genres monotypiques dans le cadre néo-calédonien ou très pauvres en espèces, qui apparaissent comme des éléments relictuels.

On notera d'abord la richesse tout-à-fait exceptionnelle de cette flore en Gymnospermes : 15 genres, dont 3 endémiques monotypiques, et 44 espèces, toutes endémiques.

Les Angiospermes monocotylédones sont représentées par quelque 185 genres et 450 à 500 espèces indigènes (1). Vingt-cinq genres, la plupart

(1) Ces chiffres tiennent compte des données trouvées dans les révisions publiées par le Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, dans le cadre de la "Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances", qui ne couvrent encore que le tiers de la flore, mais ils ne sauraient être considérés que comme approximatifs en ce qui concerne les groupes dont l'étude n'a pas été reprise récemment (cf. bibliographie).

monotypiques, et 250 espèces sont endémiques. Les groupes les plus intéressants sont les Palmiers (18 genres endémiques, 35 sp.), les Pandanacées (2 genres, 30 sp.), les Cypéracées (30-35 sp. endémiques), les Orchidacées (66 genres, dont 5 endémiques, 190 sp. dont 126 endémiques).

Les Angiospermes dicotylédones sont représentées par 460-480 genres, comprenant 2200-2400 espèces indigènes. Cinq petites familles, ne comprenant chacune qu'un seul genre et, au total, une quinzaine d'espèces, 65-70 genres et environ 1900 espèces sont endémiques.

Les familles comprenant plus de 50 espèces endémiques sont les Cunoniacées (6 genres dont 2 endémiques et 80 sp.), les Rutacées (18-20 genres, 65 sp. dont 60 endémiques), les Euphorbiacées (24 genres dont 2 endémiques, environ 180 sp. dont 160 endémiques), les Myrtacées (20-22 genres dont 4-6 endémiques, plus de 200 sp. endémiques), les Flacourtiacées (4 genres dont 1 endémique, 52 sp.), les Myrsinacées (3 genres, 50 sp.), les Sapotacées (12-16 genres dont 6-10 endémiques, 80 sp. dont 77 endémiques), les Apocynacées (13 genres dont 1 endémique, une centaine d'espèces dont 91 endémiques), les Rubiacées (22-23 genres dont 5-6 endémiques, quelque 200 sp. endémiques). D'autres familles, moins importantes mais caractérisant bien le domaine néo-calédonien du fait du nombre relativement élevé des espèces qui les y représentent, méritent aussi d'être citées, les Casuarinacées (une dizaine d'espèces endémiques), les Protéacées (43 endémiques), les Dilléniacées (20 endémiques), les Pittosporacées (35 - 45 endémiques), les Escalloniacées (20 endémiques), les Elaeocarpacees (45 endémiques), les Epacridacées (17 endémiques), les Monimiacées (11 endémiques), les Wintéracées (une trentaine d'endémiques).

Au total, pour l'ensemble des Angiospermes, 35 familles comprennent au moins un genre endémique en Nouvelle-Calédonie; une centaine de familles et quelque 450 genres comprennent au moins une espèce endémique.

L'indice d'endémicité générique est voisin de 15 %. L'indice d'endémicité spécifique rapportée à l'ensemble des espèces indigènes est voisin de 75 % ; il se rapproche de 80 % pour les espèces appartenant aux familles comprenant au moins une espèce endémique.

En ce qui concerne les "lacunes" de la flore néo-calédonienne, on notera l'importance qu'y revêtent certains groupes au regard d'autres groupes plus ou moins étroitement apparentés qui en apparaissent pratiquement absents, au moins si on fait abstraction des espèces à large distribution:

Magnoliacées (non représentées)	Wintéracées (30 sp. endémiques)
Malvacées-Tiliacées (2 sp. end.?)	Elaeocarpacees-Sterculiacées (60 sp. end.)
Ombellifères (pas d'endémiques)	Araliacées (ca 90 end.)
Ericacées-Vacciniacées (1 sp. end.)	Epacridacées (17 sp. end.)
Primulacées (pas d'endémiques)	Myrsinacées (ca 50 end.)
Labiacées (" ")	Verbénacées (25-30 end.)
Scrophulariacées(" ")	Acanthacées-Gesnériacées(15-20end.)
Graminées (6-10 endémiques)	Cypéracées (30-35 end.)

SPECIATION.

Le nombre d'espèces endémiques rapporté au nombre de genres comprenant au moins une espèce endémique est voisin de 5 ; il se rapproche de 3,5 pour les genres endémiques.

De ce point de vue, la flore néo-calédonienne se révèle cependant particulièrement contrastée. 105-110 genres de Monocotylédones, dont 17 endémiques, et 200-210 genres de Dicotylédones, dont 33 endémiques, ne sont représentés que par une seule espèce. A l'inverse, on observe au sein de quelques genres un extraordinaire foisonnement d'espèces dont les limites apparaissent il est vrai dans bien des cas incertaines, ce qui mène à supposer que les phénomènes de diversification s'y poursuivent actuellement.

Ces genres privilégiés en ce qui concerne la spéciation peuvent être des genres endémiques, des genres non propres au Territoire mais assez localisés géographiquement, ou des genres à large distribution en zone tropicale.

Parmi les premiers, mentionnons *Pancheria* (30-35sp.) et *Codia* (10-12sp.) (Cunoniacées), *Anthroclianthus* (10-15sp.) (Légumineuses), *Myodocarpus* (10-12sp.) (Araliacées), *Phelline* (10sp.) (Phellinéacées, famille endémique), *Beauprea* (13sp.) (Protéacées), *Leptostylis* (8sp.) (Sapotacées).

Parmi les seconds, *Araucaria* (10-12sp., les 2/3 de celles actuellement connues) (Araucariacées), *Cunonia* (17sp. en Nouvelle-Calédonie, 1-2 seulement en dehors du Territoire) (Cunoniacées), *Stenocarpus* (12sp., sur une vingtaine actuellement connues) (Protéacées), *Tapinosperma* (30-40sp.) (Myrsinacées), *Conoanthera* (10sp., une seule en dehors du Territoire) (Gesnériacées), *Oxera* (25 sp., plus de la moitié des espèces connues) (Verbénacées), *Guettarda* (quelque 20 sp.) (Rubiacées), *Dracophyllum* (8 sp.) (Epaucidacées), *Costularia* (12-14 sp.) (Cypéracées).

Parmi les derniers, *Phyllanthus*, sans doute le plus remarquable, avec une centaine d'espèces endémiques, *Psychotria*, avec quelque 70 sp., *Pittosporum*, avec 35-45sp., *Elaeocarpus* avec une trentaine d'espèces endémiques.

LA SPECIATION ET L'ENVIRONNEMENT.

Le domaine néo-calédonien est à la fois clos et particulièrement contrasté. L'examen des trois principaux aspects de l'environnement, géographique, climatique et édaphique, dans leur signification en ce qui concerne les phénomènes de spéciation conduit aux remarques suivantes :

L'ISOLEMENT GÉOGRAPHIQUE

La Nouvelle-Calédonie se trouve à 1200 km de l'Australie, à 1500 km

de la Nouvelle-Zélande, à 2000 km de la Nouvelle-Guinée. Elle fait partie du même ensemble continental, mais, à supposer qu'elle ait jamais été directement en contact, d'une manière ou d'une autre, avec l'une de ces terres, son isolement est certainement très ancien. A l'Est, les Nouvelles-Hébrides sont distantes seulement de 250 km, compte tenu du relai des îles Loyauté, mais ce sont des îles récentes, séparées d'ailleurs de la région calédonienne par une fosse océanique très profonde.

L'environnement géographique a donc été favorable à la différenciation d'une flore originale qui a pu évoluer selon ses propres lois depuis une époque remontant au moins à l'Eocène.

C'est sans doute avec la flore australienne que ses affinités sont les plus nettes ; mais, en ce qui concerne certains groupes (Gymnospermes, Epacridacées, Liliacées), elles apparaissent également manifestes avec la flore néo-zélandaise, la différence des conditions climatiques les rendant ici particulièrement significatives ; enfin, la flore néo-calédonienne offre quelques traits de parenté avec celle de la Nouvelle-Guinée dans ses éléments d'affinités australes (*Nothofagus*). Les quelques points de similitude avec la flore néo-hébridaise s'expliquent par des relations de voisinage et une certaine convergence des conditions écologiques (flore littorale, Cryptogames vasculaires) ; rares semblent être cependant les éléments malais qui, ayant colonisé les Nouvelles-Hébrides, auraient pénétré en Nouvelle-Calédonie suivant cette voie.

La forme très allongée de la Grande-Terre, en direction Sud-Est/Nord-Ouest (400km sur 30 à 50, 500km si on tient compte des îles satellites) est aussi à prendre en considération, dans ses effets internes : les différences entre la flore du Sud et celle du Nord du Territoire, entre celle de l'île des Pins et celle des Belep, sont à cet égard significatives.

LE CLIMAT.

Comme dans le cas de beaucoup d'îles montagneuses en zone tropicale, le régime des précipitations varie beaucoup d'un point à l'autre du Territoire, mais l'extension des secteurs relativement secs (moins de 1300 mm de précipitations annuelles) est assez limitée et dans beaucoup de ces secteurs la végétation a été profondément modifiée par l'action de l'homme (agriculture, feux). On peut distinguer cependant une flore de zone peu arrosée (Ouest, Nord), d'une flore de zone humide (Est et Nord-Est), le massif micaschisteux du Nord-Est (Mt. Panié), qui reçoit chaque année de 3 à 8 mètres de pluies, étant un des secteurs où la spéciation se révèle la plus active.

Les différences d'altitude, sans être considérables (jusqu'à 1640m.), sont suffisantes pour entraîner une diminution des températures moyennes

de 7 à 8° et, au voisinage de certains sommets, des minima de 0° en juillet ne seraient pas exceptionnels. Il existe assurément une flore planitiaire et une flore de montagne, la limite entre leurs deux domaines, d'ailleurs variable et assez floue, se situant aux alentours de 800 mètres. En l'absence d'éléments montagnards allochtones, c'est à partir des éléments indigènes qu'a pu se différencier la flore occupant les niveaux élevés et la plupart des grands genres comprennent un certain nombre d'espèces ne s'observant qu'entre des limites altitudinales assez rapprochées, l'intervention d'autres facteurs (humidité) que la variation de la température pouvant il est vrai expliquer ces distributions.

Ainsi, pour le genre *Phyllanthus*, sur une centaine d'espèces, 38 n'ont été récoltées qu'au-dessous de 500 m, une vingtaine n'ont été trouvées qu'au-dessus de 500m, dont seulement 6 ne sont représentées qu'au-dessus de 800 m. Une douzaine d'espèces, tout en se trouvant assez communément à basse altitude, s'observent parfois au-dessus de 1000 m.

Parmi les groupes ou familles les mieux représentés dans la flore de montagne, mentionnons les Gymnospermés, les Cunoniacées, les Myrtacées, les Araliacées, les Myrsinacées, ... Deux petites familles endémiques, les Strasburgériacées et les Paracryphiacées, lui sont propres. Au sommet du Mt. Humboldt et du Mt. Kouakoué, les deux points culminants du Sud de la Grande Terre, on trouve quelques dizaines d'espèces endémiques dont les aires de distribution n'excèdent pas quelques kilomètres carrés.

Dans son ensemble, la flore de montagne a un taux d'endémicité spécifique voisin de 100 %.

LES CONDITIONS ÉDAPHIQUES.

C'est surtout le caractère très contrasté des conditions édaphiques, lié aux différences de composition des roches et à la topographie, qui confère à l'environnement néo-calédonien son originalité.

Les sols qui se développent sur les terrains ultrabasiques sont très variés, mais ils sont tous presque totalement dépourvus de calcium, de potassium et de phosphore. Certains renferment des métaux lourds plus ou moins toxiques (Nickel). Les sols dérivant des schistes et micaschistes très siliceux, affleurant sur de larges surfaces dans le Centre et le Nord, sont également très pauvres, avec des propriétés fort différentes. On trouve aussi des terrains de composition plus normale ; mais la végétation qui les occupe apparaît souvent moins originale, peut-être parce que c'est essentiellement sur ces terrains que s'est concentrée l'agriculture. Il existe enfin des terrains calcaires, localisés dans le Nord-Ouest, auxquels sont associées quelques espèces endémiques qui leur sont propres.

La flore des terrains ultrabasiques est très riche : à chaque type de

sol correspond une flore particulière (T. JAFFRE, 1980), et l'isolement des petits massifs péridotitiques qui, séparés par des affleurements de terrains neutres ou acides, se succèdent le long de la Côte Ouest, a rendu possible des phénomènes de spéciation limités à des surfaces de faible étendue. Un micro-endémisme non moins remarquable se manifeste aussi cependant sur les hauts reliefs micaschisteux du Nord-Est. Un tableau comparatif établi pour quelques éléments importants de la flore permettra de se faire une idée de l'influence du terrain sur la spéciation.

Eléments représentés sur :	Terrains ultra-basiques	Terrains schisto-gréseux	Calcaires	Schistes et terr. ultrabas.
FAMILLES endémiques	2	1		2
GENRES endémiques	5	7		13
- Monocotylédones			1	
- Dicotylédones	30-33	4-5		33-36
ESPECES endémiques de :				
<i>Phyllanthus</i>				
- sous-genre <i>Gomphidium</i> section <i>Gomphidium</i> (y c. <i>Physoglochidion</i>)	32-35	6-8	2	5
- Autres groupes	26	17	1	7
<i>Cunonia</i>	15			2
<i>Pittosporum</i>	23-25	9-10	2	4-5
<i>Tapeinosperma</i>	7-8	26		3
Monimiacées	2	6		2
Wintéracées	13	18		2

On constate donc que, suivant les groupes, ce peut être, soit sur les terrains ultrabasiques, soit sur les terrains acides, que la spéciation s'est montrée la plus active. Dans l'ensemble cependant, mis à part le massif micaschisteux du Nord-Est, la diversification floristique apparaît plus poussée dans les massifs péridotitiques qui ont pu également constituer des refuges pour certains groupes (Gymnospermes, nombreux genres d'Angiospermes monotypiques).

Il serait intéressant de rechercher si, abstraction faite des éléments relictuels, la flore des terrains ultrabasiques ne présenterait pas un caractère plus "moderne" que la flore associée aux terrains schisto-gréseux.

CONCLUSION

Si l'originalité de la flore de la Nouvelle-Calédonie peut s'expliquer par le long isolement de l'île au cours des temps géologiques, il semble bien que les phénomènes de spéciation très active qui ont marqué son évolu-

tion et, en ce qui concerne au moins certains de ses éléments, paraissent se poursuivre, soient liés pour une large part au caractère très contrasté des conditions édaphiques, dû à l'extension considérable des affleurements ultrabasiques au contact de terrains schisto-gréseux souvent très siliceux. Le rôle joué par la configuration particulière de la Grande Terre, l'orientation de ses reliefs par rapport aux vents dominants, ont sans doute aussi joué un rôle important, sensible dans la différenciation entre la flore de la partie septentrionale et la flore de la partie méridionale du Territoire et dans la différenciation de la flore de montagne.

OUVRAGES CITES

- GUILLAUMIN A., 1948 - Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie. Phanérogames. O.R.S.T.O.M., Paris : 369 pp.
- JAFFRE T., 1980 - Végétation des roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. Trav. et Doc. O.R.S.T.O.M.-124, Paris : 273 pp.
- JEREMIE J., 1977 - Etude des Monimiaceae : le genre *Kikaropsis*. Adansonia, sér. 2, 17 (1) : 79-87.
- 1978 - Etude des Monimiaceae : révision du genre *Hedycarya*. Adansonia, sér. 2, 18 (1) : 25-53.
- RAYNAL J., 1974 - Notes cypérologiques. 22. Les *Costularia* de Nouvelle-Calédonie. Adansonia, sér. 2, 14 (3) : 337-377.
- SCHMID M., 1981 - Fleurs et plantes de Nouvelle-Calédonie. Les Editions du Pacifique, Papeete : 165 pp.
- TIREL G., 1978 - A propos du genre *Elaeocarpus* en Nouvelle-Calédonie. Adansonia, sér. 2, 17 (4) : 441-454.
- VINK W., 1977 - The Winteraceae of the Old World II. *Zygogynum* - Morphology and Taxonomy. Blumea (23) : 219-250.

FLORE DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE ET DÉPENDANCES.

Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris

- FASC. 1 - 1967 - AUBREVILLE A., Sapotacées (167 pp.)
- 2 - 1968 - VIROT R., Protéacées (254 pp.)
- 3 - 1969 - BROWNLIE G., Ptéridophytes (307 pp.)
- 4 - 1972 - LAUBENFELS D.J. de, Gymnospermes (167 pp.)
- 5 - 1974 - KOSTERMANS A., Lauracées (123 pp.)
- 6 - 1975 - VIROT R., Epacridacées (161 pp.)
- 7 - 1976 - HEINE H., Acanthacées (66 pp.)
 Bignoniacées (25 pp.)
 Boraginacées (24 pp.)
 Solanacées (87 pp.)
- 8 - 1977 - HALLE N., Orchidacées (565 pp.)
- 9 - 1980 - LESCOT M., Flacourtiacées (135 pp.)
 NOOTBOOM H.P., Symplocacées (24 pp.)
 VILLIERS J.-F., Icacinacées (16 pp.)
 Corynocarpacées (4 pp.)
 Olacacées (9 pp.)
- 10 - 1981 - BOITEAU P. & ALLORGE L., Apocynacées (302 pp.)