

ÉTUDE COMPARATIVE DES FORMATIONS VÉGÉTALES ET DES FLORES DES ROCHES ULTRAMAFIQUES DE NOUVELLE-CALÉDONIE ET D'AUTRES RÉGIONS TROPICALES DU MONDE

T. JAFFRÉ

Laboratoire de botanique
ORSTOM, BP A5, Nouméa - Nouvelle-Calédonie

Résumé : L'adaptation de la végétation aux substrats ultramafiques de Nouvelle-Calédonie se traduit par des caractéristiques physiologiques et floristiques qui sont analysées et comparées à celles des végétations sur le même type de roches dans d'autres régions tropicales du monde. Les contrastes de végétation sont plus marqués sous climat sec que sous climat humide de plaine. Ils sont largement accentués par les actions anthropiques destructrices comme les incendies et les défrichements. Les forêts denses humides sont bien représentées sous climat tropical humide, mais le caractère sclérophylle de la végétation apparaît à des altitudes inférieures sur roches ultramafiques que sur substrats différents. Ceci semble lié aux conditions d'aridité édaphiques aggravées et parfois à la nature des composés organiques du sol sur roches ultramafiques. Les formations arbustives sclérophylles ainsi que les steppes et les savanes sont associées à des climats plus secs, à des altitudes plus élevées, mais résultent aussi souvent de la destruction de la couverture forestière ou arbustive initiale. La flore des roches ultramafiques n'apparaît pas systématiquement plus ou moins riche que celle des substrats voisins, par contre elle possède souvent un taux d'endémisme supérieur. Bien que la flore des roches ultramafiques des différentes régions du monde soit très différente, on observe une prédominance de certains groupes floristiques mieux adaptés que d'autres à ces substrats (Myrtacées, Casuarinacées, Euphorbiacées, Protéacées, conifères...). Les substrats ultramafiques agissent, d'une part sur la flore par une action sélective, conservatrice et diversificatrice, directement sous l'influence des conditions chimiques du sol, d'autre part sur la physiologie et la structure de la végétation par une aggravation des facteurs limitants hydriques et altitudinaux. Les facteurs anthropiques doivent aussi être largement pris en compte pour comprendre les différences physiologiques et floristiques observées.

Mots-clés : Nouvelle-Calédonie, végétation, flore, roche ultramafique, tropiques.

Abstract: The physiognomic and floristic features which in New Caledonia characterize the adaptation of the vegetation to ultramafic substrates are analyzed and compared to those observed on this type of rock in other tropical regions of the world. Contrasts in vegetation are more marked under dry than under moist conditions. They are much increased by destructive human activities such as fire and clearing. Thick rain forest is well represented under moist tropical climates, but sclerophyll vegetation appears at lower altitudes on ultramafic rocks than on other substrates. This seems to be associated with aggravated conditions of edaphic aridity, and sometimes with the nature of organic soil compounds on ultramafic rocks. Shrubby sclerophyll formations, and also steppe and savanna, are associated with drier climates, at higher altitudes, but often result from destruction of the original forest cover. The flora of ultramafic rocks, neither richer nor poorer in general than that on neighbouring substrates, has however often a higher level of endemism. Although the floras on ultramafic rocks in various regions of the world are very different, some floristic groups (Myrtaceae, Casuarinaceae, Euphorbiaceae, Proteaceae, Coniferae) appear as particularly well adapted. The chemical composition of soils on ultramafic substrates has direct selective, conservative and diversifying effects on the flora physiognomy and structure of vegetation are also influenced by aggravation of limiting factors of moisture and altitude. Anthropogenic factors are also much involved for an understanding of the observed physiognomic and floristic differences.

Keywords: New Caledonia, Vegetation, Flora, Ultramafic substrates, Tropics.

Introduction

Les roches ultramafiques (serpentinites et péridotites) comme les sols qui en sont dérivés, sont caractérisées par leur grande pauvreté en calcium, potassium, phosphore et aluminium, par leur richesse en fer et en magnésium et par leurs teneurs relativement élevées en nickel, chrome, cobalt et manganèse. Bien qu'ils n'occupent que 1 % de la surface du globe, les milieux sur roches ultramafiques ont, en raison de leur caractère original, suscité l'intérêt de nombreuses disciplines concernées par les relations sol-plante. Toutefois, les études approfondies de leur végétation en zone tropicale demeurent peu nombreuses. Il sera ici tenté d'en cerner les caractères à travers un examen des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de différentes régions, comparées à celles de la Nouvelle-Calédonie qui possède l'un des plus importants ensemble de roches ultramafiques sous climat tropical.

Les formations végétales sur roches ultramafiques

L'existence des roches ultramafiques se traduit souvent par un contraste dans le couvert végétal, mais alors qu'en zone tempérée la végétation de ces substrats est très généralement ouverte, souvent basse, ou dominée par une strate lâche de conifères, en zone tropicale elle est beaucoup plus variée.

1. Les contrastes de végétation au contact des roches ultramafiques

Au Zimbabwe, sous climat-semi sec (WILD, 1965), les roches ultramafiques portent, hormis en zone rivulaire, une végétation principalement herbacée ou arbustive, plus basse et plus ouverte que celle des granites.

A Cuba, BORHIDI (1991) signale, sur roches ultramafiques, des forêts sclérophylles en zone de forêt dense humide et des formations arbustives en zone de forêt sclérophylle.

Des contrastes marqués par le passage sur roches ultramafiques à une végétation basse et ouverte ont été également signalés sous climat tropical humide en Malaisie. Ainsi sur l'île de Talaud (Indonésie), LAM (*in* BROOKS, 1987) décrit à 150 m d'altitude, à proximité d'une forêt dense humide, une formation herbacée rase à caractère montagnard. De même, en Nouvelle Guinée, VAN ROYEN (*in* PROCTOR, 1992) note la présence d'une végétation ouverte plus ou moins buissonnante à la place d'une forêt dense humide et PODZORSKI *et al.* (*in* BROOKS 1987) sur le Mont Bloomfield à Palawan (Philippines) le remplacement de la forêt dense par une formation arbustive sclérophylle de 2 à 3 m de haut. Des contrastes physionomiques moins tranchés, souvent dus à quelques changements floristiques, ont été aussi signalés au Sabah (MEIJER, 1965) et aux Célèbes (VAN BALGOOY et TANTRA 1986).

En Nouvelle-Calédonie, à basse altitude (en dessous de 500 m), la savane sur basaltes ou schistes cède la place à une formation sclérophylle ou « maquis minier ». Les zones de transition sont marquées par la disparition des Graminées et de *Melaleuca quinquenervia* (Myrtacées) et par une progression concomitante d'espèces arbustives endémiques. Lorsque le contact des roches ultramafiques avec un substrat différent s'effectue en forêt dense humide, la physionomie de la végétation ne varie pas de manière aussi spectaculaire. Ainsi le contact des péridotites et des schistes dans le massif des Koghis, vers 500 m d'altitude, passe inaperçu si l'on n'y prête pas attention. Les contrastes sont plus nets dans les ouvertures de la forêt ou les espèces secondaires, bien différentes d'un substrat à l'autre, entraînent un changement dans l'aspect du couvert végétal. On note la quasi-disparition sur péridotites de certaines fougères (*Dipteris conjugata*, *Angiopteris erecta*, et des espèces rudérales. A plus haute altitude, les zones de contact sont peu fréquentes. Toutefois, sur Table Unio à 1 000 m d'altitude, ce passage se traduit par le remplacement de la forêt dense de 15 à 20 m de hauteur par un maquis arbustif sommital de composition floristique complètement différente.

2. Les forêts sur roches ultramafiques

En Malaisie

Des forêts denses humides sempervirentes d'environ 50 m de hauteur, semblables aux autres forêts denses de basse altitude, ont été signalées sur roches ultramafiques par WHITMORE (1976) en Malaisie, par FOX et TAN (*in* PROCTOR, 1992) et par PROCTOR *et al.* (1988) au Sabah, par VAN ROYEN (*in* PROCTOR, 1992) en Nouvelle-Guinée. Beaucoup d'auteurs, toutefois, décrivent des forêts tout à fait différentes sur roches ultramafiques. Ainsi KITAYAMA (1991) a cartographié entre 900 et 2 000 m d'altitude sur le mont Kinabalu au Sabah une forêt sempervirente à microphylls de 15 m de hauteur, dominée par *Tristania elliptica* (Myrtacées), bien distincte des forêts denses de 20 à 40 m de hauteur sur grès. FOX *in* WHITMORE (1976) signale aussi au Sabah, à basse altitude cette fois, particulièrement sur des sols peu profonds, une forêt basse (« heath forest ») habituellement rencontrée à des altitudes supérieures. PROCTOR *et al.* (1988) ont décrit sur les pentes du Gunung Silam entièrement sur roches ultramafiques, une forêt dense classique à Diptérocarpacées relayée à partir d'environ 610 m par une forêt rabougrie à Myrtacées. L'étude structurale de ces deux forêts montre qu'avec des densités moyennes de tiges, d'un diamètre ≥ 10 cm, de 686 entre 280 et 540 m d'altitude, et de 1 191 entre 610 et 870 m, et des surfaces terrières respectives de 41,8 et 33,3 m²/ha, ces forêts ont des densités de tiges élevées mais des surfaces terrières du même ordre de grandeur que celles observées dans des forêts sur substrats différents au Sarawak (PROCTOR *et al.*, 1983; CHIN et CHUA, 1984).

Aux Célèbes, VAN BALGOOY et TANTRA (1986) décrivent sur roches ultramafiques près de Soroako une forêt dense humide jadis surcimée par *Agathis* (Araucariacées), caractérisée par une forte densité de tiges de petits diamètres. Ces auteurs ont comparé la végétation de deux parcelles à des altitudes voisines, sur roches ultramafiques et sur calcaire. Avec une densité de tiges, d'un diamètre ≥ 10 cm, de 1 170 à l'hectare et une voûte de 30 et 35 m, la première a une structure bien différente de la seconde qui atteint 45 m de hauteur et compte seulement 715 tiges à l'hectare. En bordure du lac Matano proche de Soroako, ces auteurs ont décrit une forêt de 15 m de hauteur largement dominée par des Myrtacées et localement par *Gymnostoma sumatrana* (Casuarinacées).

PAIJMAN (1976) rapporte aussi qu'en Nouvelle-Guinée les forêts associées à des sols instables peu profonds de pentes sur roches ultramafiques sont généralement basses, à forte densité de tiges de petits diamètres et souvent dominées par *Casuarina papuana*. Cette espèce est également dominante sur roches ultramafiques aux îles Salomon (WHITMORE, 1975).

En Amérique tropicale

Des forêts sur sols ultramafiques existent aussi à Cuba entre 400 et 900 m d'altitude dans les montagnes du Nord-Est de l'île (BORHIDI, 1991). Ce sont des forêts denses sclérophylles de 15 à 22 m de hauteur aux allures de forêts montagnardes en dépit de l'altitude modeste et des précipitations élevées (1 800-3 200 mm par an) et de l'absence de saison sèche. La strate arborescente est composée d'espèces variées appartenant notamment aux Guttifères, Podocarpacees, Euphorbiacées, Sapotacées, Lauracées et Bignoniacées. Elle comprend aussi *Pinus cubensis* qui, tout comme *Pinus caribaea* au nord-ouest-est l'espèce dominante des forêts de pins qui constituent des paraclimax forestiers plus ou moins ouverts.

En Afrique

Au Zimbabwe, les forêts sur roches ultramafiques (WILD, 1965; PROCTOR et COLE, 1992) sont essentiellement rivulaires. Elles ont entre 12 et 20 m de hauteur, sont dominées par *Syzygium guineensis* (Myrtacées) et ne se distinguent pas des forêts sur granites. PROCTOR et COLE (1992) soulignent à ce propos l'importance du facteur hydrique, intervenant directement mais aussi indirectement par modification des conditions de toxicité du milieu, dans la différenciation de la végétation.

En Nouvelle-Calédonie

Les forêts denses sur roches ultramafiques (MORAT *et al.*, 1986) couvrent une superficie de 600 km². Elles occupent plus fréquemment que les forêts sur substrats sédimentaires des pentes

fortes érodées parsemées d'éboulis rocheux. En dessous de 300 m d'altitude, on ne les trouve plus que dans quelques secteurs privilégiés exposés aux alizés qui maintiennent des précipitations annuelles moyennes supérieures à 1 500 mm, ou en frange étroite le long des cours d'eau. Elles paraissent très souvent moins hautes et plus denses que les forêts sur schistes et sont couramment surcimées par des *Araucaria* ou dominées par des espèces grégaires, (*Nothofagus* spp., *Arillastrum gummiferum*, *Gymnostoma* spp.), qui créent des faciès originaux moins fréquents en dehors du domaine ultramafique. C'est aussi uniquement sur roches ultramafiques que l'on observe sous sa forme typique le faciès à Lichens, Bryophytes et Hyménophyllacées de la forêt humide d'altitude.

Les études structurales de quelques forêts de Nouvelle-Calédonie (tableau 1) montrent qu'elles ont des densités de tiges ≥ 10 cm relativement élevées. Celles de la forêt sur schistes sont intermédiaires entre celles des deux forêts sur roches ultramafiques, les valeurs les plus élevées étant observées sur pentes. Les tiges de diamètres supérieurs à 40 cm et à 80 cm sont plus abondantes dans la forêt sur schistes que dans celle sur roches ultramafiques. Toutefois, des arbres de très gros diamètres, supérieurs à 130 cm, sont observés par ailleurs sur roches ultramafiques chez plusieurs espèces de la voûte *Montrouziera cauliflora*, *Calophyllum caledonicum* (Guttifères), *Bureavella wakere* (Sapotacées), *Hernandia cordigera* (Hernandiaceées), *Syzygium* spp. (Myrtacées).

Localités (surf. d'étude)	Conditions de milieu		Classes de diamètres (cm)			
			≥ 10	10-40	40-80	≥ 80
Rivière Bleue (2,79 ha)	Pentes sur péridotites	tiges/ha	1 533	1 469	63,8	0,72
		%		95,8	4,10	0,05
(2,68 ha)	Alluvions sur péridotites	tiges/ha	1 183	1 109	71,22	2,98
		%		93,76	6,01	0,25
Col d'Amieu (3 ha)	Pentes sur schistes	tiges/ha	1 256	1 168	82	5,7
		%		92,99	6,53	0,45

Tableau 1

Densité des tiges rapportées à l'hectare dans différentes forêts de Nouvelle-Calédonie (d'après JAFFRÉ et VEILLON (1990) et JAFFRÉ et VEILLON (en préparation) pour la forêt du col d'Amieu).

3. Les formations non forestières sur roches ultramafiques

En Malaisie

Sous climat humide les formations non forestières les plus insolites ont été décrites, comme on l'a vu précédemment, sur l'île Talaud en Indonésie (LAM *in* BROOKS, 1987) et sur l'île de Palawan aux Philippines (PODZORSKI *et al.* *in* BROOKS, 1987). Dans le premier cas, une formation ouverte composée principalement de touffes de *Themeda gigantea* (Graminées), de quelques fougères, Cypéracées et Orchidées, ainsi que de quelques buissons ou arbres rabougris se développe à partir de 150 m d'altitude sur un sol squelettique, parsemé de blocs rocheux. Sur le mont Bloomfield à Palawan, PODZORSKI (*in* BROOKS, 1987) décrit à partir de 100 m d'altitude une formation arbustive sclérophylle de 2 à 3 m de hauteur composée d'espèces habituellement représentées à plus de 500 m d'altitude et de quelques espèces endémiques des roches ultramafiques. A propos de cette formation, BAKER *et al.* (sous presse) font remarquer que l'aridité du substrat pourrait être ici la cause principale de l'aspect rabougré de la végétation.

Des formations basses et ouvertes à caractère nettement secondaire ont été décrites en Nouvelle-Guinée et aux îles Salomon sur sols érodés. Il s'agit de formations dégradées à strate herbacée dominée par *Gleichenia* (*s.l.*) et *Lycopodium cernuum* interrompue par quelques espèces arbustives éparées.

Au Sabah (KITAYAMA, 1991; MEYER, 1965), les formations arbustives sur roches ultramafiques sont des groupements montagnards qui se différencient principalement de la végétation voisine par des changements floristiques. Ainsi à 2 450 m sur le Kinabalu, les roches ultramafiques portent une végétation de 2 à 6 m de haut différente de celle des grès par l'absence de *Dipteris* (Diptéridacées), la

présence de *Leptospermum recurvum* (Myrtacées) qui remplace *L. flavescens* et de *Dacrydium gibbisiae* (Podocarpaceés) qui supplante *D. beccarii*.

En Amérique tropicale

A Cuba, BORHIDI (1992) décrit trois catégories de formations arbustives sur ce type de substrat. La première est une formation climacique semi-aride de montagne qui se développe entre 650 et 1 300 m d'altitude sous un climat tropical humide propice à la forêt dense humide. Il s'agit d'une formation sclérophylle arbustive de 4 à 6 m de hauteur surcimée par quelques arbres épars de 7 à 10 m comprenant de nombreuses espèces endémiques. Les deux autres formations se développent à basse altitude. L'une qualifiée « d'arbustive sèche » se trouve sur sol ferrallitique sous climat sec (1 000 à 1 600 mm de pluie par an et période sèche de 2 à 6 mois). La formation équivalente sur calcaire ne reçoit que 600 à 1 000 mm de pluie par an. L'autre qualifiée « d'arbustive semi-sèche » se trouve sous climat plus humide (1 400 à 1 900 mm de pluie et 1 à 2 mois secs par an). Ce sont des groupements arbustifs denses de 2 à 4 m, dominés par des palmiers nains. La formation sèche, interrompue par des surfaces herbeuses, compte 30 % d'espèces épineuses contre seulement 10 % pour la formation plus humide.

En Afrique

Au Zimbabwe, sous climat relativement sec (450 à 880 mm de pluie par an et saison sèche marquée) la végétation des roches ultramafiques est constituée de steppes plus ou moins buissonnantes ou arborées (WILD, 1965; PROCTOR et COLE, 1992). Sur les crêtes exposées à sol rocheux se trouve une formation buissonnante très ouverte à *Setaria* (Graminées) et *Euphorbia*. La strate ligneuse de 1,0 à 1,5 m de haut, très lâche, comprend des Euphorbiacées succulentes, des arbustes rabougris et des arbrisseaux des familles des Acanthacées, des Protéacées, des Anacardiées et des Velloziacées. La strate herbacée est composée de Graminées diverses (*Cymbopogon*, *Digitaria*, *Loudetia*, *Setaria*). Sur les pentes (> 5°) se développe une formation herbacée avec quelques buissons et petits arbres, caractérisée par *Dicoma nicolifera* (Composées) et *Loudetia simplex* (Graminées). La strate basse comprend plusieurs Graminées, quelques Cypéracées et Acanthacées. La strate arbustive est formée d'espèces des genres *Combretum*, *Protea*, *Albizia*. Au pied et au sommet des collines sur sols mal drainés pousse une formation herbacée à *Allopteropsis semialata* et *Loudetia simplex* (Graminées) de 0,8 m de haut, çà et là surcimée par quelques espèces du groupe précédent.

En Nouvelle-Calédonie

En Nouvelle-Calédonie (JAFFRÉ, 1980; MORAT et al., 1986), les formations ouvertes sur roches ultramafiques sont appelées « maquis miniers ». Il s'agit de formations sclérophylles semperviventes héliophiles, arbustives plus ou moins buissonnantes ou ligno-herbacées à strate cypéracéenne dense. Elles peuvent être dominées localement par une strate lâche d'*Araucaria* spp. ou d'*Agathis ovata*. On est donc en présence d'un ensemble d'une grande variété physiologique et structurale qui comprend en outre de nombreuses formes de transition vers la forêt.

L'action des feux explique en grande partie l'étendue et la configuration physiologique actuelles des maquis miniers. On se trouve le plus souvent en présence de maquis secondaires résultant de la destruction par les feux de maquis climaciques préexistants ou de forêts. Il en est ainsi pour les maquis ligno-herbacés sur sols ferrallitiques érodés de pentes et pour les maquis buissonnants sur sols ferrallitiques, à des altitudes variées, sous des précipitations annuelles moyennes de 1 500 à plus de 2 500 mm. Ces formations sont soumises à une telle action répétée des feux qu'il est difficile de savoir dans bien des cas s'il s'agit de formations secondaires résultant de la destruction de la forêt ou de celle de formations climaciques arbustives. Les maquis ligno-herbacés se distinguent par une strate cypéracéenne dense. La strate arbustive est formée d'espèces des genres *Codia*, *Pancheria* (Cunoniacées), *Austromyrtus*, *Uromyrtus* (Myrtacées), *Hibbertia* (Dilléniacées), *Styphelia*, *Dracophyllum* (Epacridacées). Les maquis buissonnants ont une strate arbustive discontinue, de 1 à 4 m en moyenne, le plus souvent dominée par des espèces grégaires des genres *Tristaniopsis*,

Carpolepis (Myrtacées), *Codia* (Cunoniacées), *Gymnostoma* (Casuarinacées). La strate herbacée très réduite est composée principalement de Cypéracées et de Lichens (*Cladonia retipora*, *Cladina pycnoclada*).

Les maquis arbustifs de basse altitude ainsi que les maquis arbustifs et paraforestiers d'altitude sont des formations arbustives à caractère climacique (JAFFRÉ, 1980). Les maquis arbustifs de basse altitude ont 1 à 6-8 m de haut, ils se trouvent en dessous de 500 m d'altitude (précipitations annuelles < 1 300 mm) sur des sols bruns hypermagnésiens. Sur substrat différent, la formation climacique est la forêt sclérophylle dont quelques espèces se retrouvent sous une forme naine ou buissonnante dans le maquis. La flore est toutefois sur roches ultramafiques dominée par des espèces endémiques appartenant principalement aux familles des Myrtacées, des Protéacées, des Apocynacées, des Rubiacées, des Euphorbiacées, des Dilléniacées, des Epacridacées et des Casuarinacées. Les maquis climaciques d'altitude occupent des crêtes exposées au-dessus de 1 000 m. Sous leur forme typique, ce sont des maquis arbustifs denses de 1 à 5 m de haut constitués d'arbres rameux à feuilles coriaces souvent petites et imbriquées. Leur composition floristique est marquée par la prédominance d'espèces orophiles endémiques des roches ultramafiques comptant de nombreuses Cunoniacées, Myrtacées, Escalloniacées, Gymnospermes.

La flore des roches ultramafiques

Les variations de la flore sur roches ultramafiques par rapport à d'autres substrats concernent la richesse floristique, l'endémisme et l'importance relative de certains taxons.

1. La richesse floristique

Les observations, encore peu nombreuses, permettent néanmoins quelques comparaisons tant à l'échelon stationnel que régional.

a) Richesse floristique à l'échelon stationnel

Si les variations de composition floristique entre la végétation des roches ultramafiques et celle des autres substrats ont été souvent soulignées, il n'existe que peu de données chiffrées. Les descriptions des groupements végétaux montrent cependant que dans les zones de contacts tranchés, la végétation basse et ouverte sur roche ultramafique est floristiquement appauvrie par rapport à la végétation forestière.

En milieu forestier sur les pentes ultramafiques du Gunung Silam au Sabah, PROCTOR *et al.* (1988) ont recensé, dans deux parcelles de 0,24 ha à 610 et 700 m d'altitude, 91 espèces d'un diamètre \geq 10 cm par parcelle. Ces valeurs sont parmi les plus élevées observées en forêt dense humide. Elle sont supérieures aux valeurs moyennes (69 et 58) obtenues pour deux forêts sur péridotites en Nouvelle-Calédonie (JAFFRÉ et VEILLON, 1990). La comparaison de ces valeurs avec celles obtenues pour une forêt sur schistes, 59 espèces en moyenne pour 12 parcelles de 0,25 ha, (JAFFRÉ et VEILLON, en préparation) indique que la richesse des forêts sur roches ultramafiques peut être aussi bien supérieure qu'inférieure à celle de forêts sur d'autres substrats.

De manière analogue, la richesse floristique des maquis miniers de Nouvelle-Calédonie varie beaucoup. Ainsi sur des surfaces de 0,1 ha, 35 espèces ont été dénombrées dans un maquis buissonnant dominé par *Tristaniopsis guillainii* (Myrtacées) et 118 dans un maquis paraforestier sur sol brun hypermagnésien (JAFFRÉ, 1992). Cette dernière valeur est tout comme celles observées en forêt, relativement élevée. Il ressort ici que la végétation des sols ultramafiques n'est pas constamment appauvrie, comme c'est généralement le cas en pays tempérés.

L'appauvrissement spectaculaire de la flore qu'on observe dans certains cas serait lié à une secondarisation extrême du milieu ou à la forte dominance d'une espèce grégaire. C'est le cas pour les peuplements denses à Casuarinacées en Nouvelle-Calédonie et aux îles Salomon.

b) Richesse floristique régionale

Les données disponibles portent sur le Zimbabwe (WILD, 1965), Cuba (BORHIDI, 1991, 1992) et la Nouvelle-Calédonie (JAFFRÉ *et al.*, 1987).

Au Zimbabwe, la flore des roches ultramafiques du « Great Dyke » est très nettement appauvrie par rapport à celle des substrats voisins. Ainsi WILD (1965) a recensé 322 phanérogames sur une superficie de 3 000 km² de roches ultramafiques et seulement 859 sur 400 km² d'un substrat différent. Cette variation tient au caractère essentiellement herbacé (parsemé de quelques buissons épars) de la végétation de la première zone. Elle est due également comme le souligne WILD, à la relative pauvreté de la flore graminéenne, sur sol ultramafique. En effet, en dépit de son extension le tapis graminéen sur ce sol ne compte que 51 espèces pour l'ensemble du « Great Dyke » alors qu'on dénombre 136 espèces pour 30 km² sur granites.

Bien que les caractéristiques de la flore des affleurements ultramafiques du Zimbabwe puissent être, comme le souligne WILD (1965), largement tributaires de la nature géologique du substrat, elles dépendent aussi très largement sans doute de l'action anthropique et notamment de l'action répétée des feux. On peut penser que cette action serait, d'ailleurs d'une manière assez générale, aggravée sur roches ultramafiques en raison de conditions édaphiques plus arides, et de la présence concomitante d'espèces sclérophylles sensibles aux feux. En outre, la pauvreté du sol en éléments minéraux constitue certainement une entrave au développement du processus de la succession secondaire qui s'accompagne généralement d'un enrichissement en espèces en liaison avec l'accroissement de la complexité du couvert végétal.

L'ouvrage de BORHIDI (1991) sur Cuba témoigne de la richesse de la flore des roches ultramafiques (920 espèces endémiques en propre sur les 6 700 phanérogames de l'île).

En Nouvelle-Calédonie, sur un total de 3 000 à 3 100 phanérogames autochtones, environ 1 850 se développent sur ce substrat, soit plus de 60 % de la flore totale pour un peu moins du tiers de la superficie de l'archipel.

Si la richesse floristique des affleurements de roches ultramafiques de Cuba et de Nouvelle-Calédonie peut être mise en relation avec la richesse floristique totale de ces régions, force est aussi de constater que la présence de ces substrats particuliers constitue un facteur d'enrichissement floristique non négligeable (JAFFRÉ, 1980).

2. L'endémisme

Au Zimbabwe, 14 espèces seulement sont endémiques des roches ultramafiques.

A Cuba, 920 espèces et 29 genres endémiques sont exclusifs aux roches ultramafiques, soit un peu moins qu'en Nouvelle-Calédonie qui compte 1 153 espèces et 49 genres dans ce cas (tableau 2). Les différences observées tiennent à ce que les roches ultramafiques n'occupent que 7 % de la superficie de Cuba (7 500 km²) et près de 30% de la Nouvelle-Calédonie. (5 500 km²). Il a été montré pour cette dernière (JAFFRÉ, 1980; JAFFRÉ *et al.*, 1987) que la richesse floristique et le fort taux d'endémisme étaient dus à la taille et à l'importance relative des affleurements ultramafiques, à leur fragmentation en massifs isolés, à la diversité des conditions de milieux et à leur ancienneté.

	Flore endémique totale		Flore endémique des roches ultramafiques	
	Nombre d'espèces (Nombre de genres)	% du total	Nombre d'espèces (Nombre de genres)	% de la flore endémique tot.
CUBA	3 153 (72)	50 %	920 (24)	29 (33)
NOUVELLE- CALÉDONIE	2 362 (107)	78 %	1 153 (38)	49 (36)

Tableau 2

Comparaison des flores phanérogamiques des roches ultramafiques de Cuba et de Nouvelle-Calédonie (Cuba : d'après BORHIDI, 1992 - Nouvelle-Calédonie : d'après JAFFRÉ *et al.*, 1987).

Le rôle du facteur temps sur la richesse et l'endémisme de la flore des roches ultramafiques est parfaitement illustré à Cuba (BORHIDI, 1992). En effet, les affleurements les plus anciens (10 à 30 mil-

lions d'années), représentant 64 % de la surface totale, rassemblent 750 espèces et 22 genres endémiques exclusifs (soit respectivement 81 et 91,7 % du total de cette flore) tandis que les affleurements exondés il y a seulement 1 million d'années, représentant 36 % de la surface totale, ne comptent en propre que 128 espèces (14 %) et aucun genre exclusif.

L'endémisme de la flore des affleurements ultramafiques de Malaisie est peu important, même si quelques espèces endémiques ont été signalées çà et là, mais beaucoup d'espèces restent encore à décrire.

En Nouvelle-Calédonie, les forêts denses, bien que très riches, possèdent moins d'espèces exclusives que les maquis, respectivement 30 % et 47 %. Ce phénomène lié à une homogénéisation des substrats édaphiques sous forêts, par atténuation des facteurs chimiques extrêmes du sol, pourrait fournir un élément d'explication au faible taux d'endémisme de la flore de ces sols en Malaisie où la forêt demeure la principale formation climacique.

Au Zimbabwe, la pauvreté floristique et le faible taux d'endémisme sont à mettre en relation avec l'uniformité des formations végétales, la faible extension des forêts et une forte anthropisation par des feux répétés.

Par rapport aux autres régions citées, Cuba et la Nouvelle-Calédonie constituent des milieux insulaires à flore riche et originale (taux d'endémisme respectivement d'environ 50 et 78 %).

3. Importance des différents groupes floristiques

L'importance des différents groupes dans la flore des roches ultramafiques des différents pays de la Malaisie n'ayant pas été chiffrée, il est difficile de comparer leurs flores avec celles d'autres régions. On peut constater toutefois, comme c'est le cas en Nouvelle-Calédonie, une abondance des Myrtacées et des Casuarinacées, dont plusieurs espèces dominent des formations forestières, et la présence assez fréquente de conifères.

Au Zimbabwe (WILD 1965), les familles les mieux représentées sur roches ultramafiques sont les Graminées, les Légumineuses suivies des Composées et des Euphorbiacées. Les familles qui possèdent le plus grand pourcentage d'espèces sur substrats ultramafiques sont les Protéacées, les Polygalacées, les Santalacées et les Euphorbiacées, chacune ayant au moins 25 % de leurs espèces sur ce substrat. Parmi ces familles, les trois dernières paraissent aussi en Nouvelle-Calédonie bien adaptées à ces substrats car elles y comptent respectivement 84, 100 et 69 % de leurs espèces (tab. 3).

Familles	ZIMBABWÉ (SUD)		NOUVELLE-CALÉDONIE	
	Nbre total d'espèces	% sur RU	Nbre total d'espèces	% sur RU
Protéacées	14	35,7	43	83,7
Polygalacées	23	30,4	1	100
Santalacées	16	25,0	11	100
Euphorbiacées	52	25,0	207	69,6
Combrétacées	37	18,9	8	37,5
Graminées	413	11,5	120	14,2
Légumineuses	472	8,7	101	38,6
Scrophulariacées	108	7,4	4	0
Composées	367	6,5	31	22,3
Acanthacées	148	6,08	12	50,5
Rubiacees	287	3,1	218	57,8

Tableau 3

Importance des familles de la flore du Sud du Zimbabwe ayant les plus forts pourcentages d'espèces sur roches ultramafiques (R.U.) (d'après WILD, 1965) comparée à celle des mêmes familles dans la flore de la Nouvelle-Calédonie (JAFFRÉ *et al.*, 1987, données réactualisées).

Une comparaison du nombre d'espèces de différentes familles dans la flore des substrats ultramafiques de Cuba et de Nouvelle-Calédonie (tableau 4) montre que parmi les familles importantes à

Cuba, celles à forte proportion d'espèces exclusives à ces substrats ont aussi, hormis les Mélastomatacées et les Buxacées absentes et les Composées relativement mal représentées, un fort pourcentage (40 à 50 %) d'espèces exclusives dans la flore ultramafique de Nouvelle-Calédonie. A ces familles s'ajoutent, en Nouvelle-Calédonie, les Cunoniacées, les Sapotacées, les Protéacées, les Dilléniacées, les Epacridacées et l'ensemble des conifères, avec plus de 60 % d'espèces strictement liées aux roches ultramafiques.

Familles	CUBA			NOUVELLE-CALÉDONIE		
	Flore totale	Flore exclusive des RU		Flore totale	Flore exclusive des RU	
	Nombre d'esp.	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	Nombre d'espèces	%
<i>À fort taux d'espèces exclusives</i>						
Rubiacées	426	158	37	228	91	40
Composées	367	105	29	37	3	8
Euphorbiacées	347	129	37	208	103	50
Myrtacées	260	117	45	231	113	49
Mélastomacées	198	72	36	1	0	0
Guttifères	24	13	54	23	10	43
Buxacées	34	26	76	0	0	0
Rutacées	57	25	44	89	45	51
<i>À faible taux d'espèces exclusives</i>						
Graminées	413	22	5	124	8	6
Orchidacées	291	27	9	197	44	22
Cypéracées	242	14	6	95	25	26
Légumineuses	213	28	13	97	29	30

Tableau 4

Importance sur roches ultramafiques (RU) de quelques familles de la flore de Cuba, comparée à celle des mêmes familles dans la flore de Nouvelle-Calédonie.

Conclusion

La présence de roches ultramafiques n'empêche pas, si les autres facteurs du milieu sont favorables, le développement de gros arbres et de forêts denses. Les différences physiologiques de la végétation, sur roches ultramafiques et sur les autres substrats peuvent être mises en relation avec les conditions d'alimentation hydrique, l'altitude ou la secondarisation. Ainsi, la présence d'une végétation moins haute sur roches ultramafiques résulte d'une aggravation des phénomènes d'aridité liés à la topographie généralement pentue, au sol érodé et au sous-sol très filtrant. De même, l'apparition de formations rabougries à caractère montagnard à des altitudes relativement basses sur roches ultramafiques pourrait être liée aux propriétés, défavorables au développement des plantes, d'un humus riche en composés phénoliques (BRUIJNZEEL *et al.*, 1993) qui se formerait ici, en raison des caractéristiques chimiques du substrat, à une plus basse altitude qu'à l'ordinaire. Ce même effet aggravant des conditions écologiques sur roches ultramafiques peut être retenu pour expliquer les différences de végétation en zones secondarisées. En effet, la croissance des plantes et la reconstitution du couvert végétal y sont plus lentes en raison des faibles teneurs en éléments minéraux majeurs du sol et des conditions d'alimentation hydrique moins favorables que sur d'autres substrats.

Les variations floristiques sur roches ultramafiques en milieux tropicaux sont beaucoup plus constantes et plus significatives que les variations physiologiques. Elles sont toutefois atténuées lorsque l'on se trouve en forêt dense humide de plaine ou en zone très fortement anthropisée. En effet, l'accumulation de matière organique en milieu forestier comme l'eutrophisation du sol consé-

cutive à une action humaine importante tendent à homogénéiser le milieu et la flore. Bien que celle-ci varie beaucoup d'une région à l'autre, on constate que certains groupes comme les Myrtacées, les Protéacées, les Euphorbiacées, les Casuarinacées et les conifères ont des taux d'espèces associées aux roches ultramafiques plus élevés que la plupart des autres groupes de la flore de la région. Le rôle protecteur des roches ultramafiques à l'égard des espèces peu compétitives, le rôle diversificateur de la flore, dû à la variété des conditions de milieu et à l'isolement édaphique sont autant de facteurs favorables à l'installation d'une flore riche et à la présence d'espèces endémiques. Toutefois la flore peut être considérablement appauvrie lorsqu'elle a subi l'influence de variations climatiques (glaciations, périodes sèches) ou celle de perturbations anthropiques récentes.

« L'effet ultramafique » se caractérise donc en milieu tropical par deux types d'action. L'une directe, à caractère chimique dominant : rôle sélectif, conservateur et de diversification de la flore. L'autre, indirecte, s'exerce sur la physionomie du couvert végétal, à travers la flore, mais aussi par aggravation des facteurs limitants, physiques, hydriques et altitudinaux.

BIBLIOGRAPHIE

- BORHIDI A. - 1991 - Phytogeography and Vegetation. Ecology of Cuba. Akadémiai Kiado. Budapest.
- BORHIDI A. - 1992 - The serpentine flora and vegetation of Cuba. *in* The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils. Pages: 83-95. Intercept Ltd Andover, UK.
- CHIN S. C., CHUA T. H. - 1984 - The impact of man on a southeast Asian tropical forest. *Malay Nat. J.* 36: 253-269.
- BROOKS R.R. - 1987 - Serpentine & its vegetation. A Multidisciplinary Approach. Dioscorides Press. Portland, Oreg.
- BRIJNZEEL L.A., WATERLOO M.J., PROCTOR J., KUITERS A.T., KOTTERINK B. - 1993 - Hydrological observations in montaine rain forest on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to "Massenerhebung" effect. *J. Ecol.* 81: 145-167.
- JAFFRÉ T. - 1980 - Végétation des roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. Trav.& Doc. 124, ORSTOM, Paris.
- JAFFRÉ T. - 1992 - Floristic and ecological diversity of the vegetation on ultramafic rocks in New Caledonia. *In* The vegetation of ultramafic (serpentine soils) Ed. BAKER A., PROCTOR J., REEVES R. p. 101-7 Intercept, Andover.
- JAFFRÉ T., MORAT PH., VEILLON J.M., MAC KEE H.S. - 1987 - Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du tertiaire : la végétation et la flore des roches ultramafiques. *Bull. Mus. natn. hist. nat.*, Paris, 4^e sér., sect. B., *Adansonia*, 4 : 365-391.
- JAFFRÉ T., VEILLON J.M. - 1990 - Étude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 12 : 243-273.
- KITAYAMA K. - 1991 - Vegetation of Mount Kinabalu Park, Sabah, Malaysia. Dpt. of Botany, Univ. Hawaii, Honolulu.
- MEIJER W. - 1965 - A botanical guide to the flora of Mount Kinabalu. Symposium on Ecological Research on Humid Tropical Vegetation, Kuching 1963 : 325-366.
- MORAT PH., JAFFRÉ T., VEILLON J.M., MAC KEE H.S. - 1986 - Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 2 : 133-182.
- MORAT PH., VEILLON J.M., MAC KEE H.S. - 1986 - Floristic relationship of New Caledonian rain forest phanerogams. *Telopea* 2 : 631-679.
- PAIJMANS K. - 1976 - New Guinea Vegetation. Elsevier Amsterdam.
- PROCTOR J., ANDERSON J.M., CHAI P., WALLACK H.W. - 1983 - Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gunung Mulu National Park Sarawak. I Forest envir. struct. & floristics. *J. Ecol.* 71 : 237-260.
- PROCTOR J., COLE M.M. - 1992 - The ecology of ultramafic areas in Zimbabwe. *In* : The Ecology of Areas with Serpentinized Rocks : a World Review, pages 313-331. Dordrecht : Kluwer.
- PROCTOR J. - 1992 - The vegetation over ultramafic rocks in the tropical Far East. *In* : The Ecology of Areas with Serpentinized Rocks: a World Review, pages 249-270. Dordrecht : Kluwer.
- PROCTOR J., LEE Y.F., LANGLEY A.M., MUNRO W.R.C., NELSON T. - 1988 - Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia. *J. Ecol.* 76 : 320-340.
- WHITMORE T.C. - 1975 - Tropical rain forest of the Far East. Oxford: Clarendon Press.
- WILD H., - 1965 - The flora of the Great Dyke of southern Rhodesia with special reference to the serpentine soils. *Kirkia* 5 : 49-86.
- VAN BALGOOY M.M.J., TANTRA I.G.M. - 1986 - The vegetation in two areas in Sulawesi, Indonesia. Forest Research Bull. Bogor. Indonesia.