

Caractères de la faune de quelques milieux naturels sur sols ultramafiques en Nouvelle-Calédonie

J. CHAZEAU

Laboratoire de Zoologie appliquée, Centre ORSTOM, BP A 5, 98848, Nouméa, Nouvelle-Calédonie

Résumé

En Nouvelle-Calédonie, les particularités de la faune des milieux sur sols ultramafiques se traduisent par un endémisme local aux niveaux spécifique et générique. De grandes différences sont cependant observées selon le groupe taxonomique considéré. L'aire de plusieurs phytophages (Lepidoptera, Coccoidea, Thysanoptera gallicoles) est logiquement restreinte aux zones sur péri-dotites dont leurs plantes-hôtes sont endémiques. La répartition ultramafique de certains prédateurs, invertébrés (Aranea) ou vertébrés (Squamata), s'explique moins simplement.

Les premières études sur la structure trophique des peuplements d'arthropodes forestiers de la canopée indiquent, aux niveaux taxonomiques supérieurs (ordre, superfamille, famille), des différences sensibles avec des milieux comparables dans d'autres aires géographiques (faiblesse des suceurs de phloème, prépondérance des brouteurs d'épiphytes (Collembola), importance des prédateurs autres qu'insectes (Aranea), faible importance des fourmis). Cette structure trophique se rapproche de celle observée dans les forêts sclérophylles de Nouvelle-Calédonie, dont la structure taxonomique est différente. Il semble également que ces milieux hébergent une faune très diversifiée, mais des peuplements de faibles densités.

L'interprétation de ces observations est cependant difficile et l'information biogéographique souvent insuffisante pour avancer des conclusions solides. La polarité des échanges faunistiques entre les zones ultramafiques et les autres zones d'endémisme en Nouvelle-Calédonie reste à préciser pour une majorité de groupes.

Introduction

L'origine et la nature de la faune terrestre néocalédonienne ont été un sujet de spéculations et de controverses scientifiques, mais on admet aujourd'hui que cette faune présente une diversité et un endémisme comparables à ceux de la flore (Chazeau 1993). On sait que l'originalité de la flore provient pour une bonne part de l'importance des substrats ultramafiques sur la Grande Terre. Nous allons tenter de préciser la contribution des milieux ultramafiques à l'endémisme de la faune, et d'évaluer les conséquences de leur particularités sur les peuplements animaux.

Méthode, sources et limites de l'étude

Ce travail a trouvé ses sources dans les données bibliographiques et biotaxonomiques partiellement saisies à l'ORSTOM dans une base *Faune Terrestre de Calédonie*. On a tenté d'examiner l'ensemble des groupes taxonomiques pour lesquels des données biogéographiques suffisantes sont disponibles, d'une part d'un point de vue systématique et biogéographique (endémisme,

aires de répartition), d'autre part d'un point de vue écologique (peuplements, associations d'espèces).

L'imprécision des provenances citées ne permet pas d'exploiter nombre de publications anciennes, souvent seules sources disponibles. Les travaux modernes font souvent référence à la biogéographie des archipels et des continents, mais peu d'auteurs offrent une analyse qui permette des conclusions de portée locale. Ceux qui incluent dans leur démarche une réflexion écologique sont encore plus rares. Pour chaque groupe taxonomique, la reconnaissance de centres d'endémisme suppose l'effort d'un échantillonnage systématique dans l'espace et dans le temps. Les données réellement utilisables sont donc peu nombreuses.

Résultats

L'ENDÉMISME ET LES AIRES DE RÉPARTITION

L'endémisme

Le Tableau 1 résume les taux d'endémisme spécifique observés dans les milieux associés aux

substrats ultramafiques pour quelques groupes taxonomiques bien représentés en Nouvelle-Calédonie, pour lesquels on dispose de révisions récentes. La contribution observée des milieux ultramafiques à l'endémisme total est rapprochée d'un taux théorique, calculé dans l'hypothèse d'une répartition de l'endémisme proportionnelle aux surfaces occupées, l'ultramafique couvrant environ le tiers du territoire. Cette contribution varie beaucoup : il n'apparaît pas de facteur explicatif simple et généralisable comme l'ancienneté du groupe, sa mobilité, son régime alimentaire ou son mode de vie, aquatique ou terrestre, planticole ou endogée.

L'endémisme ultramafique observé correspond ainsi à une répartition régulière chez des groupes peu mobiles comme les Pauropodes (Scheller 1993), les Psocoptera (fungivores, brouteurs d'épiphytes), les Scarabaeoidea saprophages ou les Scydmaenidae carnivores pédotrophes (Paulian 1991 ; Franz 1971, 1979) ; mais il en est de même chez des groupes très mobiles, phytophages comme les Lépidoptères, carnassiers comme les Odonates, ou saprophages comme les Muscidae et Calliphoridae.

Cet endémisme est peu sensible dans des groupes aussi divers que les Isopodes (Verhoeff 1926 ; Dalens 1993) ou les Coléoptères Histeridae carnivores liés au sol (Wenzel 1955), les Diptères Stratiomyidae, les Tipulidae dont les larves sont inféodées aux litières forestières (Hynes 1993), ou les Tephritidae parasites de fruits. Il est nul au niveau spécifique chez les Ephémères aux larves aquatiques, détritiphages ou microphages, et faible chez les Trichoptères. Il peut être masqué par le manque de données précises ou actualisées chez phytophages stricts comme les Coléoptères Cerambycidae, ou les Homoptères Fulgoroidea (Fennah 1969). Mais on sait que l'endémisme ultramafique est très faible chez les Cicadoidea, très tolérants quant aux conditions de milieu malgré leur régime phytophage et leur développement endogée (M. Boulard, com. pers. 1994).

Par contre, plus du tiers des Collemboles (brouteurs d'épiphytes) sont strictement restreints à des milieux ultramafiques (Deharveng 1988 ; Deharveng & Najt 1988 ; Najt 1988 ; Najt & Thibaud 1988 ; Najt & Weiner 1991). L'endémisme est important pour

plusieurs familles de Diptères mycétophages, floricoles ou même parasites d'animaux pendant une partie de leur cycle (Mycetophilidae, Keroplatidae, Syrphidae, Tabanidae, Ceratopogonidae, Drosophilidae), les Hyménoptères Formicoidea (H. Jourdan com. pers. 1995), les Crustacés Atyidae (Holthuis 1969) et l'ensemble des araignées mygalomorphes (Raven 1991, 1994). Cette restriction aux péridotites n'est pas inférieure pour les Gastéropodes Pulmonés et les Hydrobiidae (P. Bouchet com. pers. 1995).

Un endémisme ultramafique spécifique et générique est logiquement observé chez les Homoptères Coccoidea et Aleyrodoidea, peu mobiles et très liés à la plante, mais on ne dispose pas d'une information générale sur ces groupes. La faune des Coccoidea est riche en espèces cryptiques, diaspines en particulier, vivant à l'aisselle de feuilles et de bractées sur les endémiques du maquis minier du Sud : *Carex* (*Abgrallaspis*), *Gahnia* (*Chazeauana*), *Baeckea* (*Neoclavicoccus*), *Tristaniopsis* (*Tessarobelus*), *Casuarina* (*Diaspis*, *Tessarobelus*), etc... Les Aleyrodidae des genres *Orchamoplatus*, *Dothioia*, *Leucopogonella*, *Gomenella*, montrent une belle radiation endémique sur les Cunoniacées, Myrtacées, Araliacées, Loranthacées, et Epacridacées des péridotites du Sud (Cohic 1959 a, b ; Dumbleton 1961 ; Matile-Ferrero 1988). Il en va de même pour les Thysanoptères gallicoles : la spéciation des *Teuchothrips* s'observe sur les Dilléniacées du genre *Hibbertia* et les Cunoniacées du genre *Codia*.

Chez des phytophages stricts mobiles, comme les Lépidoptères Macrohétérocères, les exemples les plus nombreux de radiation endémique sont observés sur l'ultramafique (genres *Adeixis*, *Codalithia*, *Scopula*, *Cofimpacia*, *Fabresema*). Les forêts denses humides sur ce substrat abritent aussi des espèces (*Compsulyx cochereaui*, *Neola octofera*, *Stictoptera tridentifera*) qui sont absentes des forêts sur roches sédimentaires, cependant plus riches (Holloway 1979).

Les répartitions ultramafiques marquées sont surprenantes dans des groupes situés en bout de chaîne alimentaire, que l'on pouvait supposer peu sensibles aux particularités éda- phiques et botaniques. La radiation endémique

Tableau 1 Taux d'endémisme (nb. d'espèces restreintes à la zone / nb. d'espèces connues) observés pour quelques groupes de la faune néo-calédonienne, sur l'ensemble du territoire et dans les zones ultramafiques (le calcul des taux attendus fait l'hypothèse d'une répartition de l'endémisme proportionnelle aux surfaces occupées).

Ordre	Famille ou Super Famille	Endémisme observé en Nouvelle- Calédonie	Endémisme attendu sur ultramafique	Endémisme observé sur ultramafique	
Crustacea	Palaemonidae	0,33	0,11	0	
	Atyidae	0,47	0,16	0,27	
Pauropoda		0,82	0,27	0,25	
Aranea	Barychelidae	1	0,33	0,45	
Mygalomorpha	Dipluridae	0,93	0,31	0,46	
Collembola		0,80	0,27	0,35	
Ephemeroptera		1	0,33	0	
Odonata		0,43	0,14	0,14	
Psocoptera		0,93	0,31	0,33	
Diptera	Mycetophilidae	1	0,33	0,41	
	Tipulidae	0,85	0,28	0,16	
	Keroplastidae	1	0,33	0,59	
	Ceratopogonidae	0,86	0,29	0,42	
	Syrphidae	0,50	0,17	0,20	
	Stratiomyidae	0,57	0,19	0,14	
	Tabanidae	1	0,33	0,61	
	Calliphoridae	0,24	0,08	0	
	Muscidae	0,11	0,04	0	
	Tephritidae	0,38	0,13	0	
	Drosophilidae	0,48	0,16	0,22	
	Coleoptera	Scarabaeoidea	0,81	0,27	0,25
		Scydmaenidae	1	0,33	0,31
Histeridae		0,84	0,28	0,16	
Thysanoptera		0,49		0,20	
Hemiptera	Cicadoidea	> 0,9	> 0,30	0	
Trichoptera		1	0,33	0,25	
Lepidoptera		0,39	0,13	0,13	
Hymenoptera	Formicoidea	0,66	0,22	0,31	
Reptilia	Gekkonidae	0,71	0,24	0,14	
	Scincidae	0,96	0,32	0,22	

des mygales Barychelidae et Dipluridae se traduit par une forte contribution de ces milieux à l'endémisme total (cf. *infra*). L'endémisme ultramafique des Vertébrés carnivores est important même s'il reste inférieur à la proportion attendue. Le Sud calédonien est, avec le massif du Mont Panié (nord-est, micashistes), la principale aire d'endémisme des reptiles Scincidae et Gekkonidae, qui forment l'essen-

tiel de la riche et originale faune herpétologique terrestre de la Nouvelle-Calédonie (51 sp., 40 endémiques). Cette distribution semble avoir d'autres causes que les microclimats. Les genres de Scincidae *Graciliscincus* et *Sigaloseps* sont endémiques du Sud ultramafique, de même que *Nannoscincus mariei*, *Leiolopisma tillieri*, des morphes distincts du complexe de *Caledoniscincus neocaledonicus* (dont plusieurs

sont en fait des espèces) et deux Gekkonidae, *Rhacodactylus sarasinorum* et *R. auriculatus*. (Sadlier 1986 ; Ineich & Sadlier 1991 ; Bauer & Vindum 1990 ; Bauer & Sadlier 1993). Le seul représentant des Galaxiidae (Pisces), *Nesogalaxias neocaledonicus*, ne se rencontre que dans les lacs et rivières du Sud ultramafique.

L'aire ultramafique du Sud

Les répartitions des genres ou des cas de spéciation permettent de préciser la place de cet endémisme dans l'ensemble néo-calédonien. Par sa taille, l'aire ultramafique du Sud joue un rôle primordial.

On observe un début de spéciation ultrabasique chez deux Ephéméroptères Leptophlebiidae : *Lepeorus calidus notialis* et *Lepeorus goyi australis* sont restreints à l'ultramafique du Sud, tandis que *L. calidus calidus* et *L. goyi goyi* occupent les autres milieux (Peters *et al.* 1978). Un exemple isolé de disjonction spécifique se trouve déjà chez les Odonates, carnassiers des eaux douces dont la mobilité est grande : *Caledopteryx sarasini* qui vit hors de l'ultramafique y est remplacé par *C. maculata* (Winstanley & Davies 1982).

Les disjonctions observées au niveau du genre et de la famille sont plus instructives. On les observe ainsi chez les Crustacés d'eaux douces (Crustacea Decapoda Natantia), dont les deux familles présentes réunissent 21 espèces (Fig. 1). La répartition des Palaemonidae est très large mais celle des Atyidae est remarquable : le genre *Atya* évite le Sud (2 sp. non endémiques) alors que le genre *Paratya* (4 endémiques) y est essentiellement restreint (*P. bouvieri* seule remonte jusqu'à Bouloupari). L'aire du genre *Caridina* est large, comme celle des Palaemonidae, mais 30% de ses espèces sont endémiques de l'ultramafique (Holthuis 1969).

En milieu strictement terrestre, un modèle intéressant est fourni par 2 des 3 familles présentes d'araignées Mygalomorphes, les Barychelidae et les Dipluridae. Les Barychelidae (Fig. 2) sont connus depuis le Trias dans l'hémisphère austral et montrent un maximum de diversité générique dans le Pacifique. Toute la faune néo-calédonienne est endémique. Leur habitat varié est souvent forestier, mais le genre *Idiactis* (1 sp.) vit dans des

crevasses de roches de la zone intertidale : son habitat très restreint en Nouvelle-Calédonie dérive du substrat ultramafique du Sud. Le genre *Encyocrypta* (32 sp. dont 16 restreintes à l'ultramafique) occupe l'ensemble du territoire. La répartition disjointe des autres genres montre par contre une tendance évolutive en rapport avec l'ultramafique : *Barycheloides* (5 sp.) est inféodé aux forêts humides sur ce substrat, tandis que son groupe-frère *Barychelus* (apomorphe, 2 sp.) et les autres genres (*Orstom*, 6 sp., *Natgeogia*, 1 sp., *Questocrypta*, 1 sp., et *Mandjelia*, 1 sp.) ne se rencontrent que dans les massifs forestiers non ultrabasiques. La " frontière " est une zone de recouvrement limitée des aires des genres *Orstom*, *Barychelus* et *Barycheloides* (1 sp. pour chaque genre), proche de l'extrémité Nord du grand massif ultramafique (Raven 1994). Cette répartition se retrouve chez les Dipluridae : le genre endémique *Stenygrocerus* (6 sp.) est restreint aux zones péridotitiques, contrairement aux genres *Caledothele* (6 sp. endémiques, 1 australienne) et *Masteria* (2 endémiques et plusieurs représentants en Amérique du Sud, aux Philippines et dans le Pacifique (Raven 1991).

La polarité des relations est d'estimation plus délicate. Elle semble indiquer une conquête des milieux extérieurs à partir de l'ultramafique, dans le cas des genres *Barycheloides* (ultramafique, plésiomorphe) et *Barychelus* (apomorphe). Cette polarité a aussi été définie chez les Gastéropodes Pulmonés. Pour les *Micromphalia*, la reconnaissance d'une succession d'apomorphies permet l'hypothèse d'une colonisation post-Éocène nord-sud, du non-ultramafique vers l'ultramafique. Chez les *Pararhytida*, une situation plus complexe privilégie l'hypothèse d'une différenciation au sein de l'environnement ultramafique, et de la colonisation ultérieure des autres milieux, du sud vers le nord (Tillier 1992).

LES PEUPELEMENTS SUR LES SUBSTRATS ULTRAMAFIQUES

L'environnement ultramafique se traduit par des différences dans la structure taxonomique et écologique générale de certains peuplements, et une originalité au niveau des associations d'espèces.

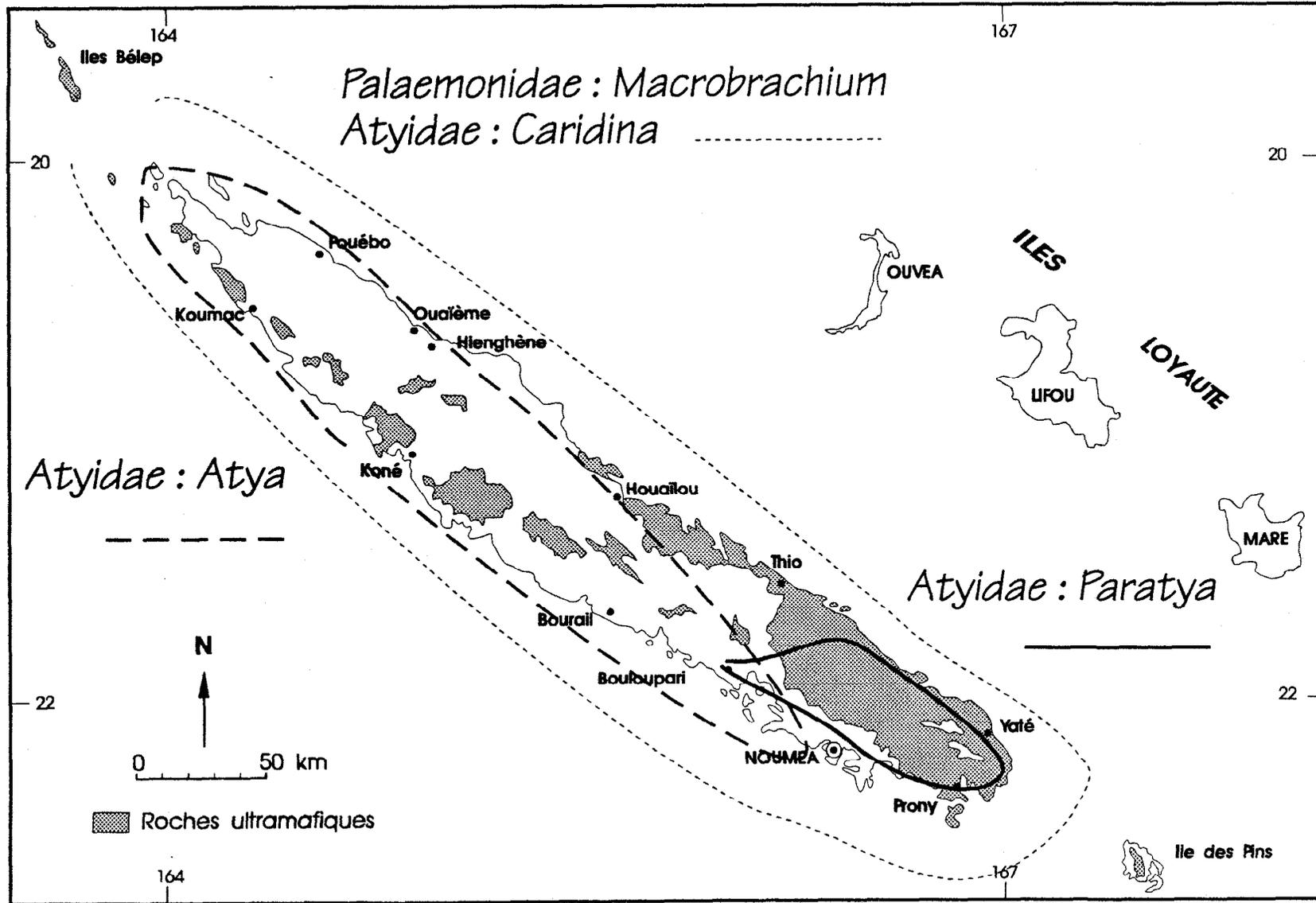


Fig. 1 Aires de répartition des Palaemonidae et des Atyidae en Nouvelle-Calédonie (Crustacea Decapoda Natantia).

Structures des peuplements d'arthropodes forestiers

Quand on compare la structure trophique des arthropodes, dans la canopée d'une forêt dense humide néocalédonienne de basse altitude sur ultramafique, à celle d'une forêt dense humide sempervirente "classique" échantillonnée par les mêmes techniques de thermonébulisation (ou "fogging", Fig. 3), on note des différences sensibles : faiblesse des phytophages broyeur et des suceurs de phloème, importance des brouteurs d'épiphytes, faiblesse des insectes prédateurs et importance des autres groupes prédateurs, faiblesse des fourmis.

Quand on compare cette structure à celle d'une forêt sclérophylle et d'une forêt sclérophylle-mésophylle de Nouvelle-Calédonie, ces différences s'atténuent : on observe cependant la faiblesse des suceurs de phloème en forêt sur ultrabasiq. L'examen de la structure taxonomique montre cependant que les guildes n'ont pas les mêmes composants : ainsi les Collembolés très importants sur l'ultramafique sont remplacés par les Psocoptères en forêt sclérophylle. Une étude des densités des peuplements montre aussi que l'ultramafique supporte les densités les plus faibles (282 i/m², contre 472 en forêt sclérophylle et 543 en forêt mésophylle, après exclusion de la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata*, envahisseur récent), ceci bien que la hauteur de la canopée double ou triple le volume traité par rapport à la forêt sclérophylle. La diversité spécifique et générique y est cependant plus élevée : sur un échantillon de 20 familles de Coléoptères, Diptères et Hyménoptères, on dénombre 259 espèces en 111 genres en forêt dense sur ultramafique et seulement 111 espèces en 67 genres en forêt sclérophylle (Guilbert 1994 ; Guilbert *et al.* 1994, 1995).

Ces premiers résultats pourraient indiquer que la structure trophique des peuplements des forêts humides ultramafiques se rapproche de celle des forêts sclérophylles. On manque cependant de données pour les forêts denses humides hors ultramafique en Nouvelle-Calédonie, et toute technique d'échantillonnage suppose un biais : il serait prématuré de conclure.

Associations d'espèces

Les seules analyses faunistiques approfondies

sont celles d'Holloway (1979, 1993) sur les associations d'espèces de Lépidoptères Macrohéteroères. Elles font ressortir trois associations principales : "Ultramafique", "Forêts denses et formations secondaires" (en majorité sur schistes ou sédimentaires), et "Formations de type Côte Ouest".

L'association Ultramafique est la plus originale avec 74% d'endémiques (soit trois fois plus que les deux autres), plus d'un tiers d'endémiques taxonomiquement isolés et une proportion Geometridae/Noctuidae inversée. Elle contient les éléments les plus particuliers de la Nouvelle-Calédonie et probablement les plus anciens éléments faunistiques des Macrolépidoptères. Elle inclut aussi le plus d'exemples de radiation endémique. La répartition (courbes espèce / abondance) de la richesse en espèces est plus régulière que celle d'îles de richesse équivalente (Norfolk) ce qui semble confirmer un établissement ancien, leur nombre approchant le maximum possible pour les ressources.

Cette richesse est faible en proportion des surfaces occupées et de la diversité floristique. Les espèces réellement ultrabasiqes sont en fait restreintes au maquis à *Baeckea* et exclues des maquis arbustifs et des forêts humides. Les maquis arbustifs et buissonnants à *Gymnostoma* (Casuarinacées) sont les plus pauvres faunistiquement, ce qui peut être la conséquence du caractère ultramafique très accentué de leurs sols. La faune des forêts denses humides sur ultramafique apparaît comme un appauvrissement de la faune des forêts sur roches sédimentaires, avec quelques espèces particulières.

Discussion

Il existe dans la faune néo-calédonienne un endémisme spécifique et générique, en relation directe avec les formations et les espèces végétales qui caractérisent les sols ultramafiques. Il existe aussi des différences dans la structure des peuplements forestiers, au plan de la composition taxonomique et trophique comme au plan des densités supportées. Mais il ne faut pas négliger la probabilité de biais dans l'échantillonnage (péridotites ou péridotites du Sud, plus accessibles ?), ni oublier que la connaissance de cette faune n'a pas atteint un stade où la synthèse biogéographique à l'échelle locale, a

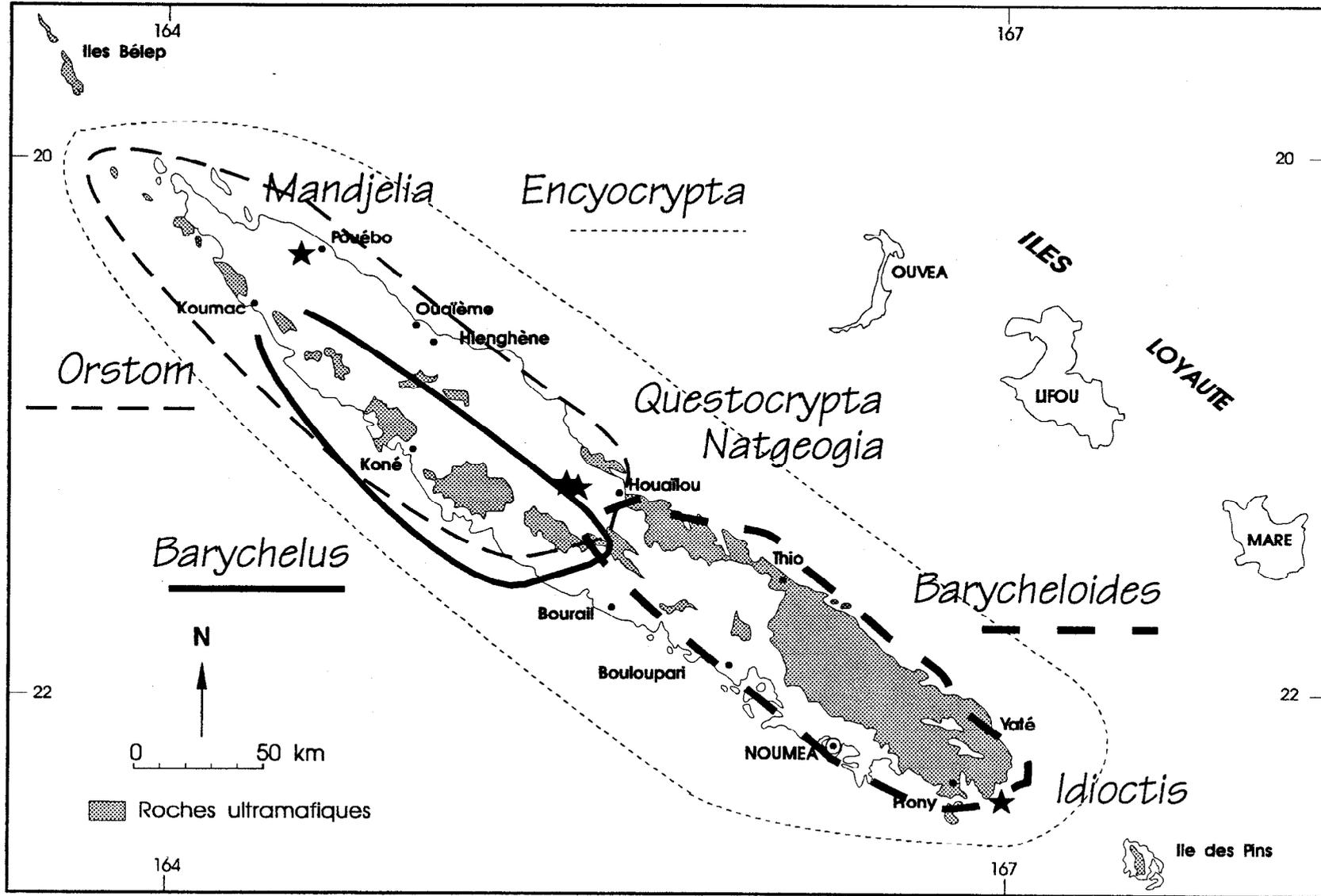


Fig. 2 Aires de répartition des Barychelidae en Nouvelle-Calédonie (Aranea Mygalomorpha).

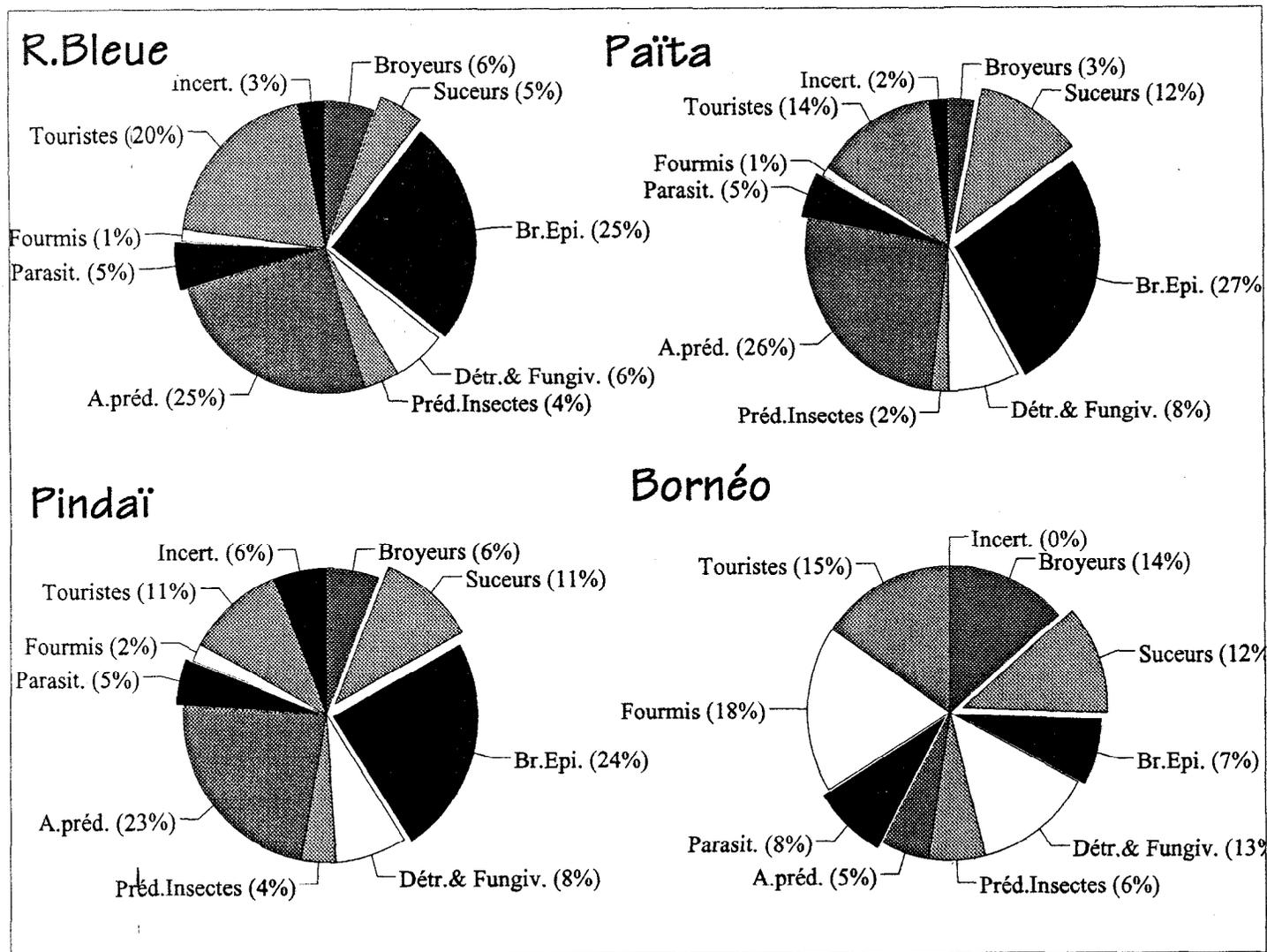


Fig. 3 Structure des guildes trophiques dans une forêt dense humide de Bornéo et dans 3 forêts néo-calédoniennes : une forêt dense humide sur roches ultramafiques (Rivière Bleue), une forêt sclérophylle (Pindai) et une forêt sclérophylle-mésophylle (Païta)(B. Epi. : brouteurs d'épiphytes ; Détr. & Fungiv. : détritiphages et fungivores ; Préd. Insec. : insectes prédateurs ; A. Préd. : autres prédateurs ; Parasit. : parasites ; Incertes : incertains.).

fortiori la synthèse écologique, puissent être conduites avec assurance.

L'ultramafique marque une frontière. L'homme, qui est un pionnier particulièrement tolérant aux conditions du milieu, ne s'y est pas établi : les cartes des implantations précoloniales montrent que ces terrains étaient traditionnellement des zones de parcours et de coupe où ne se pratiquaient ni culture, ni chasse.

Prosperer dans ces milieux nécessite le franchissement d'une barrière trophique. Pour un phytophage, le franchissement se fait à la suite d'un hôte végétal, et les conditions hypothétiques de la réussite dans le nouvel environnement relèvent sans doute de deux processus évolutifs : l'acquisition de caractères de tolérance à une nutrition appauvrie et, facultativement ou secondairement, l'acquisition de caractères de résistance à une ressource toxique.

Sur les sols dérivés de l'ultramafique, la productivité végétale est faible (déficiences de la nutrition minérale, retards de croissance liés aux métaux lourds). L'oligotrophie induit de faibles teneurs en azote du feuillage et une morphologie sclérophylle. Ces caractères ont des conséquences sur la biologie des phytophages (fécondité, vitesse de croissance, taille) et on suppose qu'ils entraînent une réponse évolutive. L'adaptation stratégique à la faible croissance d'un végétal peu nutritif implique une faible biomasse des phytophages, répercutée aux niveaux trophiques supérieurs. L'établissement des prédateurs suppose donc une adaptation " en cascade " à une biomasse exploitable réduite : les tailles plus modestes observées dans certains groupes pourraient en témoigner (ainsi les Hydrobiidae : P. Bouchet, com. pers. 1995).

La toxicité du phloème chez les accumulateurs de nickel peut être un mécanisme efficace de défense pour la plante (Boyd & Martens 1992) : en Nouvelle-Calédonie, la défoliation d'*Alphitonia neocaledonica* par les Lépidoptères est plus forte hors ultramafique. L'adaptation à une ressource toxique accentue probablement les caractères " croissance ralentie " et " fécondité réduite ". Il paraît donc difficile de dissocier dans leurs conséquences l'oligotrophie des sols et l'accumulation de métaux lourds (Holloway 1993, citant Cottrell 1985). Mais l'acquisition d'une véritable résistance à la

toxicité est sans doute un processus long et complexe.

Les Lépidoptères Macrohétérocères fournissent un modèle d'établissement particulièrement intéressant. La richesse de leur association sur ultramafique et leur endémisme local ne correspondent pas à ce qu'on peut attendre de l'extension des péridotites, parce que les espèces réellement ultrabasiques n'exploitent en fait que les maquis à *Baeckea*. Holloway (1979) fait l'hypothèse qu'elles seraient exclues des maquis arbustifs et buissonnants sur les sols les plus basiques pour des raisons de toxicité excessive (formations très pauvres en espèces), mais aussi des forêts denses humides sempervirentes par la compétition avec les espèces de l'association forestière (formations faunistiquement plus riches, le caractère ultramafique étant atténué par l'humus des sols).

Comme pour les végétaux, la barrière trophique est un filtre efficace à l'installation d'espèces concurrentes et facilite donc, dans un second temps, la réussite du pionnier et la radiation spécifique. La radiation endémique des Lépidoptères est ainsi concentrée sur l'ultramafique, et non sur le sédimentaire. Les autres radiations observées peuvent procéder du même phénomène. L'extension des zones ultrabasiques était bien plus grande à l'origine, et la période Oligocène Supérieur-milieu du Miocène a été propice à un accroissement des échanges avec la région orientale et l'Australasie, donc aux invasions suivies d'intense compétition sur le sédimentaire. L'ultramafique a pu être le milieu refuge permettant à certaines espèces moins compétitives de survivre et de radier. Le compartimentage des écosystèmes en Nouvelle-Calédonie peut avoir, ultérieurement, contribué à conserver certaines répartitions ultramafiques, en particulier chez des non-phytophages peu mobiles.

On peut supposer que la réussite d'une adaptation aux milieux ultramafiques implique souvent une situation de non-retour, l'acquisition des caractères nécessaires entraînant une perte de compétitivité hors de ces milieux. La dépendance trophique d'un hôte restreint à l'ultramafique n'est pas le seul facteur en cause. Un exemple peut être trouvé chez les Lépidoptères Geometridae. Le genre *Adeixis* compte 3 espèces endémiques liées aux *Baeckea* du

maquis minier mais seul *A. major* se retrouve quelquefois sur d'autres *Baeckea* en terrains sédimentaires, bien qu'il soit prouvé qu'*A. baeckea* pourrait aussi se développer sur ces nouvelles plantes-hôtes : son absence peut être attribuée à des phénomènes de compétition.

Conclusion

La colonisation des zones ultramafiques peut être comparée à celle d'une île : historiquement, l'adaptation à l'ultrabasique a constitué une barrière. Une fois franchie, cette barrière facilitait la survie et la radiation du pionnier dans un espace de faible compétition. Les animaux liés aux sols ultramafiques ont spécié dans les nouvelles niches créées par la spéciation végétale. L'endémisme des phytophages traduit la restriction à l'aire de l'hôte, imposée par les nécessités d'un régime monophage ou oligophage. Celui des non-phytophages suppose d'autres adaptations, parmi lesquelles la faculté de vivre dans un milieu à productivité réduite.

On est donc tenté par un modèle qui explique la vie animale sur l'ultramafique par un équilibre complexe entre, d'une part un avantage compétitif acquis sur les envahisseurs potentiels non adaptés au milieu, d'autre part une double inadaptation : aux côtés extrêmes du milieu et à la compétition avec des espèces concurrentes hors de ses frontières.

Mais la réflexion sur la bioécologie ou l'évolution des espèces est faible dans la plupart des études sur la faune néo-calédonienne, et rares sont les données sur la dynamique des peuplements, la spécificité à l'hôte, ou simplement la nature de cet hôte. Leur acquisition est nécessaire pour interpréter les exclusions, les faibles densités, la nature exacte des associations entre faune et flore sur sols ultramafiques, et la polarité des échanges faunistiques entre les zones ultramafiques et les autres aires d'endémisme en Nouvelle-Calédonie.

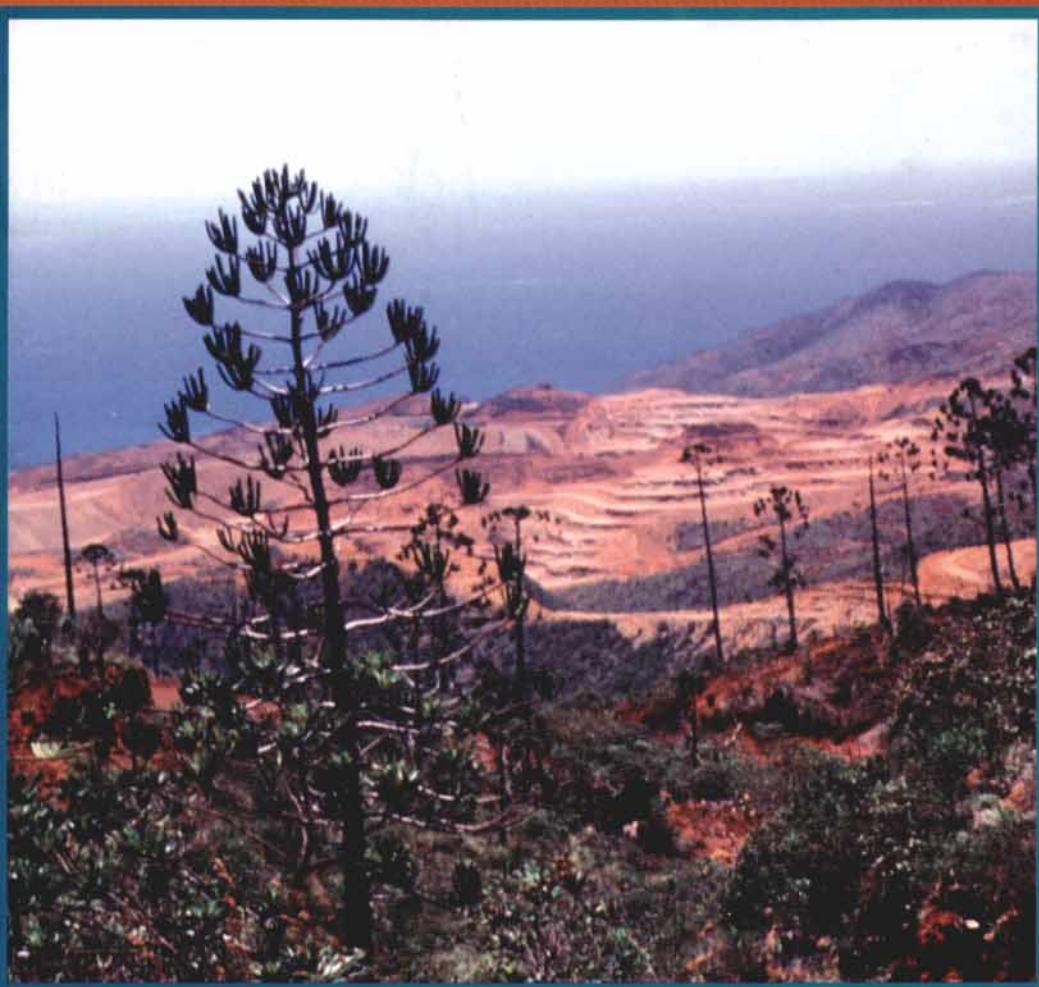
Bibliographie

- Bauer, A.M. & Vindum, J.V. (1990) A checklist and key to the herpetofauna of New Caledonia, with remarks on biogeography. *Proceedings of the Californian Academy of Sciences*, **47**, 17-45.
- Bauer, A.M. & Sadler, R.A. (1993) Systematics, biogeography and conservation of the lizards of New Caledonia. *Biodiversity Letters*, **1**, 107-122.
- Boyd, R.S. & Martens, S.N. (1992) The *raison d'être* for metal hyperaccumulation by plants. *The vegetation of ultramafic (serpentine) soils*. (eds A.J.M. Baker, J. Proctor & R.D. Reeves), pp. 279-289. Intercept, Andover, UK.
- Chazeau, J. (1993) Research on New Caledonian terrestrial fauna : achievements and prospects. *Biodiversity Letters*, **1**, 123-129.
- Cohic, F. (1959a) Contribution à l'étude des cochenilles de Nouvelle-Calédonie (Hom.) *Neoclavicoccus ferrisi* n.g. n.sp. et *Neoclavicoccus bugnicourti* n.sp. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **64**, 88-91.
- Cohic, F. (1959b) Notes sur les espèces néocalédoniennes du genre *Orchamoplatus* Russell (Homoptera Aleyrodidae). *Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée*, **6**, 494-497.
- Dalens, H. (1993) Isopodes terrestres (Crustacea, Oniscidea) de Nouvelle-Calédonie. I. Les Armadillidae Australiodillinae. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **157**, 9-26.
- Deharveng, L. (1988) Collemboles Poduromorpha de Nouvelle-Calédonie. 5. Deux genres nouveaux de Neanurinae (Neanuridae) *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **142**, 45-52.
- Deharveng, L. & Najt, J. (1988) Collemboles Poduromorpha de Nouvelle-Calédonie. 1. Hypogastruridae. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **142**, 17-27.
- Dumbleton, L.J. (1961) The Aleyrodidae (Hemiptera-Homoptera) of New Caledonia. *Pacific Science*, **15**, 114-136.
- Fennah, R.G. (1969) Fulgoroidea (Homoptera) from New Caledonia and the Loyalty Islands. *Pacific Insects Monographs*, **21**, 1-116.
- Franz, H. (1971) Untersuchungen über die Scydmaeniden fauna neukaledoniens (Col., Scydm.) *Koleopterologische Rundschau*, **49** : 43-157.

- Franz, H. (1979) Scydmaeniden aus Neukaledonien (Coleoptera) 2. *Acta zoologica Academiae scientiarum hungaricae*, **25**, 61-67.
- Guilbert, E. (1994) Biodiversité des arthropodes de la canopée dans deux forêts primaires en Nouvelle-Calédonie. *Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire naturelle, Paris*, 189 pp., annexes.
- Guilbert, E., Chazeau, J. & Bonnet de Larbogne, L. (1994) Canopy arthropod diversity of New Caledonian forests sampled by fogging : preliminary results. *Memoirs of the Queensland Museum*, **36**, 77-85.
- Guilbert, E., Baylac, M. & Najt, J. (1995) Canopy arthropod diversity in a New Caledonian primary forest sampled by fogging. *Pan-Pacific Entomologist*, **71**, 3-12.
- Holloway, J. (1979) *A survey of the Lepidoptera, biogeography and ecology of New Caledonia*. W. Junk, the Hague, Series Entomologica, **15**, 588 pp.
- Holloway, J. (1993) Lepidoptera in New Caledonia : diversity and endemism in a plant-feeding insect group. *Biodiversity Letters*, **1**, 92-101.
- Holthuis, L.B. (1969) Etudes hydrobiologiques en Nouvelle-Calédonie (Mission 1965 du Premier Institut de Zoologie de l'Université de Vienne) (suite) IX. The freshwater shrimps (Crustacea Decapoda, Natantia) of New Caledonia. *Cahiers ORSTOM, Série Hydrobiologie*, **3**, 87-108.
- Hynes, C.D. (1993) The crane-flies of New Caledonia (Diptera Tanyderidae, Tipulidae) *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **157**, 73-121.
- Ineich, I. & Sadlier, R.A. (1991) A new species of Scincid Lizard from New Caledonia (Reptilia Lacertilia Scincidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **149**, 343-347.
- Matile-Ferrero, D. (1988) Homoptères Coccoidea de Nouvelle-Calédonie. 1. Un nouveau genre cryptique d'Eriococcidae. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **142**, 67-74.
- Najt, J. (1988) Collemboles Poduromorpha de Nouvelle-Calédonie. 2. *Dinaphorura matileorum* n. sp. (Onychiuridae Tullbergiinae) *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **142**, 29-32.
- Najt, J. & Thibaud, J.-M. (1988) Collemboles Poduromorpha de Nouvelle-Calédonie. 3. Deux espèces nouvelles de Brachystomella (Neanuridae Brachystomellinae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **142**, 33-37.
- Najt, J. & Weiner, W.M. (1991) Collembola Poduromorpha épiédaphiques de la Réserve de la Rivière Bleue, Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 4^e Sér.*, **13 A**, 97-112.
- Paulian, R. (1991) *Les Coléoptères Scarabaeoidea de Nouvelle-Calédonie*. Paris, ORSTOM Editions, Faune Tropicale, **29**, 164 pp.
- Peters, W.L., Peters, J.G. & Edmunds, G.F. (1978) The Leptophlebiidae of New Caledonia (Ephemeroptera) *Cahiers ORSTOM, Sér. Hydrobiologie*, **12**, 97-117.
- Raven, R.J. (1991) A revision of the Mygalomorph spider family Dipluridae in New Caledonia (Araneae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **149**, 87-117.
- Raven, R.J. (1994) Mygalomorph spiders of the Barychelidae in Australia and the western Pacific. *Memoirs of the Queensland Museum*, **35**, 291-706.
- Sadlier, R.A. (1986) A review of the scincid lizards of New Caledonia. *Records of the Australian Museum*, **39**, 1-66.
- Scheller, U. (1993) Pauropoda (Myriapoda) from New Caledonia. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie*, **157**, 27-71.
- Tillier, S. (1992) Snail phylogeny and geological history of New Caledonia : *Pararhytida*, *Micromphalia* and ultramafic massifs. *Symposium on cladistic biogeography of New Caledonia and related areas*, 25th Aug. 1992, Willy Hennig Society, Paris.
- Verhoeff, K.W. (1926) Isopoda terrestria von Neukaledonien und den Loyalty-Inseln. *Ed Nova Caledonia, Zoologie*, **4**, 243-366.
- Wenzel, R.L. (1955) The Histerid Beetles of New Caledonia (Coleoptera : Histeridae) *Fieldiana Zoology*, **37**, 601-637.
- Winstanley, W.J. & Davis, D.A.L. (1982) *Caledopteryx maculata* spec. nov. from New Caledonia (Zygoptera : Megapodagrionidae) *Odonatologica*, **11**, 339-346.

Écologie des milieux sur roches ultramafiques
et sur sols métallifères

The ecology of ultramafic and metalliferous areas



Éditeurs scientifiques - *Scientific editors*

T. Jaffré
R. D. Reeves
T. Becquer

L'Institut
français
de recherche
scientifique
pour le
développement
en coopération

ORSTOM

CENTRE DE NOUMÉA