

# *Tinadendron*, nouveau genre de Rubiaceae, Guettardeae de Mélanésie orientale

**Frédéric ACHILLE**

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique et Évolution,  
USM 602 Taxonomie et collections,  
case postale 39, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
achille@mnhn.fr

Achille F. 2006. — *Tinadendron*, nouveau genre de Rubiaceae, Guettardeae de Mélanésie orientale. *Adansonia*, sér. 3, 28 (1): 167-180.

## RÉSUMÉ

Le genre *Tinadendron* Achille (Rubiaceae, Guettardeae) est décrit pour accueillir deux espèces de Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu précédemment attribuées au genre *Guettarda* L. Le nouveau genre se distingue parmi les autres taxons dioïques paléotropicaux par son inflorescence à mode de ramification strictement dichasial. Il présente de plus les caractères suivants : inflorescences mâles et femelles à fleurs nombreuses, corolle à préfloraison imbriquée, mésocarpe peu charnu, non fibreux et endocarpe osseux pluriloculaire. *Tinadendron noumeanum* (Baill.) Achille ne subsiste plus qu'en une population, dans les restes de forêt sclérophylle de la Baie de Tina à Nouméa, très menacée par l'urbanisation et les incendies ; son placement dans la catégorie CR selon les critères de l'UICN est proposé. *Tinadendron kajewskii* (Guillaumin) Achille est assez fréquent dans la forêt humide à Maré (Îles Loyauté) ; sa distribution s'étend au Sud du Vanuatu, où il était jusqu'à présent confondu avec une espèce apparentée à *Antirhea* subg. *Mesocarpa*. Une clé des genres paléotropicaux de Guettardeae, une clé spécifique du genre *Tinadendron* ainsi qu'un traitement taxonomique et des descriptions complètes des espèces sont présentés.

## MOTS CLÉS

Rubiaceae,  
Guettardeae,  
*Tinadendron*,  
*Guettarda*,  
Nouvelle-Calédonie,  
Vanuatu,  
Nouméa,  
conservation,  
nouveau genre.

## ABSTRACT

*Tinadendron*, a new genus of Rubiaceae, Guettardeae from Eastern Melanesia.

The genus *Tinadendron* Achille (Rubiaceae, Guettardeae) is described to accommodate two species from New Caledonia and Vanuatu, formerly attributed to the genus *Guettarda* L. The new genus is distinctive among the other paleotropical dioecious taxa by its inflorescence whose mode of ramification is strictly dichasial. Furthermore it shows the following characters: male and female inflorescence with numerous flowers, imbricate aestivation corolla, non-fibrous, thinly fleshy mesocarp, and plurilocular osseous endocarp. *Tinadendron noumeanum* (Baill.) Achille does not remain any more but in one population, located within the remainders of sclerophyllous forest of Baie de Tina at Nouméa, and very threatened by the urbanization and the fires; its placement in the category CR according to the criteria of the IUCN is proposed. *Tinadendron kajewskii* (Guillaumin) Achille is rather frequent in the rain forest on Maré (Loyalty Islands); its distribution extends to the South of Vanuatu, where it was mistaken for a species related to *Antirhea* subg. *Mesocarpa*. A key to the paleotropical genera of Guettardeae, a key to the species of *Tinadendron* as well as a taxonomic treatment and complete specific descriptions are presented.

## KEY WORDS

Rubiaceae,  
Guettardeae,  
*Tinadendron*,  
*Guettarda*,  
New Caledonia,  
Vanuatu,  
Nouméa,  
conservation,  
new genus.

## INTRODUCTION

Dans les plus récents inventaires floristiques de la Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu, le genre *Guettarda* L. (Guettardeae, Cinchonoideae) est représenté à la fois par l'espèce type du genre, *G. speciosa* L., indigène et plus largement distribuée sur les rivages de l'océan Indo-Pacifique, et par une quinzaine d'espèces endémiques, ainsi que quelques taxons non décrits (Schmid 1973; Jaffré *et al.* 2004). En préparant une révision taxonomique de ce groupe, il est apparu que l'ensemble des taxons endémiques actuellement reconnus devait être exclu du genre. Ceux-ci présentent en effet des caractéristiques végétatives, florales, carpologiques et palynologiques qui les distinguent très nettement de *Guettarda speciosa* et des nombreuses espèces néotropicales du genre, et qui, au contraire, les rapprochent des taxons paléotropicaux *Antirhea* Juss. et *Timonius* DC. Nous avons donc entrepris de reconsidérer les délimitations génériques des Guet-

tardeae de Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu, dont la dernière révision remonte à Guillaumin (1948), afin de produire un traitement taxonomique de la tribu cohérent avec ceux plus récemment adoptés pour la région néotropicale. Ces derniers traitements sont en effet fondés sur des concepts génériques plus restrictifs, en particulier pour le genre *Guettarda* (au contraire du concept développé par Guillaumin, qui y englobait la majorité des Guettardeae).

Dans cette première publication, nous nous intéressons à *Guettarda kajewskii* Guillaumin et *G. noumeana* Baill., deux espèces qui constituent un ensemble morphologiquement distinct et ne peuvent être attribuées à aucun genre connu. Le genre *Tinadendron* gen. nov. est décrit pour les accueillir.

Pour distinguer le genre *Tinadendron* parmi tous les taxons de rang générique rencontrés dans la région paléotropicale et le Pacifique, la clé suivante est proposée.

## CLÉ DES GENRES DE GUETTARDEAE DE LA RÉGION PALÉOTROPICALE ET DU PACIFIQUE

1. Fleurs hermaphrodites, fruit à graines courbes ..... *Guettarda* L. s.s.
- Fleurs unisexuées (plantes dioïques), fruit à graines droites ..... 2

2. Pyrènes du fruit libres ..... 3  
 — Pyrènes du fruit soudés en noyau pluriloculaire ..... 4
3. Corolle à préfloraison imbriquée; Hawaï ..... *Bohea* Gaudich.  
 — Corolle à préfloraison valvaire (« timonioïde »); Indo-Pacifique ..... *Timonius* DC.
4. Inflorescences strictement dichasiales ..... *Tinadendron* gen. nov.  
 — Inflorescences à ramifications essentiellement monochasiales ..... 5
5. Corolle à préfloraison valvaire ..... Genre nov. A  
 — Corolle à préfloraison imbriquée ..... *Antirhea* Juss.

## SYSTÉMATIQUE

Genre *Tinadendron* Achille, gen. nov.

*Frutex vel arbor dioica; multiflorae masculae feminaeque inflorescentiae dichasii cum minutissimis reniformibus bracteolis dispositae; imbricata aestivatione corolla; calyce persistente circumcinctus, flavescens carnosus efibroso tenuisque mesocarpio, putamine (2-)3-4 loculare, rectis seminibus drupaceus fructus.*

ESPÈCE TYPE. — *Tinadendron noumeanum* (Baill.) Achille comb. nov. = *Guettarda noumeana* Baill. *Adansonia* 12: 243 (1879).

### DESCRIPTION

Arbre ou arbuste, dioïque; plantule entièrement velue hérissée; plantes adultes à poils appliqués; jeunes rameaux comprimés.

Feuilles stipulées, pétiolées, opposées. Stipules interpétiolaires, valvaires, caduques, assez coriaces, membraneuses sur les marges, couvertes sur la face interne des poils entremêlés de collètes. Pétiole présentant à la base une trace vasculaire principale peu arquée et deux petites traces latérales circulaires. Limbe membraneux à peu coriace; nervation ultime non paxillée; domaties absentes ou présentes, de type crypte, à l'aisselle des nervures secondaires.

Inflorescences mâles et femelles similaires, axillaires, pédonculées, en cyme dichasiale 3-5 fois ramifiées, 5-25-flores; fleurs sessiles; bractées axillant les rameaux très rarement présentes; fleurs accompagnées de 1-3 bractéoles, très petites, persistantes, réniformes, plus ou moins soudées entre elles et entourant presque la base de la fleur, pubescentes à l'extérieur, glabres à l'intérieur sauf à la base, collètes parfois présents.

Fleurs mâles 4(-5)-mères, bicarpellées; hypanthium courtement obconique, pubescent, loges ovariennes rudimentaires, ne contenant pas d'ovule; calice petit, tronqué à courtement 4-lobé, pubescent à l'extérieur, glabre à l'intérieur; corolle infundibuliforme, densément velue à l'extérieur, glabre à l'intérieur, crème à jaune, préfloraison imbriquée, lobes étalés à récurvés, arrondis à ovales, papilleux sur la face interne; étamines 4(5), alternipétales, insérées dans la partie supérieure du tube, anthères médifixes, oblongues, subsessiles, à sommet affleurant ou dépassant l'ouverture du tube; pollen jaune, grain équiaxe, tricolporé, exine réticulée; disque glabre; style cylindrique, inclus, stigmates réduits.

Fleurs femelles similaires aux fleurs mâles; hypanthium généralement plus grand que chez les fleurs mâles, cylindrique à obconique, (2-)3-4-loculaire, loges uniovulées, placentation apicale, ovule cylindrique étroit, pendant, aplati en haut, pointu en bas; calice court; corolle largement infundibuliforme; staminodes alternipétales, réduites, oblongues; disque annulaire, glabre; style légèrement cannelé, lobes stigmatiques en nombre égal aux loges, largement aplatis, exserts.

Fruit drupacé, ellipsoïde à oblong, petit (environ 1 cm de long ou moins), couronné par le calice persistant minuscule; épiderme fin, pubescent, brun violacé; mésocarpe charnu, peu épais, non fibreux, jaunâtre; putamen (noyau) ellipsoïde à ovoïde, (2-)3-4-loculaire, osseux, de couleur beige, ellipsoïde ou oblong, peu épais (parois des loges d'épaisseur égalant leur diamètre), loges surmontées à l'extrémité apicale d'un clapet plus ou moins saillant, ligneux, peu épais; graine cylindrique, allongée, atténuée aux extrémités, brun clair, surmontée d'un obturateur d'origine placentaire, lignifié, spongieux.

TABLEAU 1. — Distribution de quelques caractères majeurs chez *Tinadendron* et les autres Guettardeae indigènes dans la région paléotropicale.

	Membres du clade « paléotropical dioïque » d'après Achille <i>et al.</i> (2006)						
	<i>Tinadendron</i> gen. nov.	<i>Antirhea</i> subg. <i>Antirhea</i>	<i>Antirhea</i> subg. <i>Guettardella</i>	<i>Antirhea</i> subg. <i>Mesocarpa</i>	Genre nov. A	<i>Timonius</i>	<i>Guettarda</i>
Système sexuel	dioécie	dioécie	dioécie	dioécie	dioécie	dioécie	hermaphrodisme
Dimorphisme sexuel des inflorescences	absent	absent	présent	présent	présent	variable	–
Mode de ramification principal de l'inflorescence	dichasial	monochasial	monochasial	monochasial	monochasial	monochasial	dichasial
Bractéoles	réniformes	aiguës	aiguës ou absentes	aiguës ou absentes	aiguës ou absentes	aiguës ou absentes	aiguës ou absentes
Préfloraison de la corolle	imbriquée	imbriquée	imbriquée	imbriquée	valvaire simple ou rédupliquée	valvaire timonioïde	imbriquée
Stigmates	en lamelle	linéaires	linéaires	linéaires	linéaires	linéaires	en tête
Mésocarpe	peu charnu	peu charnu	charnu	charnu et fibreux	charnu	variable	charnu et fibreux
Pyrènes	fusionnés	fusionnés	fusionnés	fusionnés	fusionnés	libres	fusionnés
Graine	droite	droite	droite	droite	droite	droite	courbe

## DISCUSSION

Par le passé, une de nos deux espèces, *Tinadendron kajewskii*, a été attribuée avec hésitation à plusieurs autres genres: *Antirhea*, *Guettardella* Champ. ex Benth. et *Timonius* (Merril & Perry 1945; Jansen 1984; Chaw & Darwin 1992). Cependant ces propositions ont été fondées sur des données morphologiques erronées, issues de la confusion de plusieurs taxons par Fosberg (1943) (voir Remarques de cette espèce).

Bien que les deux espèces de *Tinadendron* aient été décrites à l'origine dans le genre *Guettarda*, elles ne sont pas particulièrement apparentées à *G. speciosa* L., l'espèce type de ce genre. *Guettarda* sensu stricto, qui est un genre principalement néotropical, se distingue de *Tinadendron* par la morphologie et le système sexuel (voir Tableau 1). Le genre *Tinadendron* est au contraire affiné d'*Antirhea*, de *Timonius* et d'un genre non décrit (« Genre nov. A » dans le Tableau 1). Selon une phylogénie moléculaire fondée sur les séquences ITS et corroborée par la répartition de plusieurs caractères (Achille *et al.* 2006), ces

quatre taxons constituent, au sein de la tribu des Guettardeae, le clade « paléotropical dioïque ». Dans cet ensemble, *Tinadendron* apparaît morphologiquement plus proche du clade malgache, *Antirhea* subg. *Antirhea* (le genre *Antirhea* étant lui-même polyphylétique), dont il ne diffère que par trois caractères majeurs (Tableau 1) : l'architecture de l'inflorescence en dichasium (*vs* double cincinnus), les stigmates en lamelle (*vs* linéaires) et les bractéoles réniformes (*vs* aiguës). Il se caractérise de plus par une réduction plus poussée du gynécée des fleurs mâles (absence d'ovule dans les ovaires), si bien que les plantes ne présentent pas la tendance à la gynodioécie observée chez *Antirhea* (Litrico *et al.* 2005).

Malgré sa proximité morphologique avec *Antirhea* subg. *Antirhea*, *Tinadendron* est un taxon bien distinct au regard des résultats des analyses phylogénétiques tant moléculaires (ITS : Achille *et al.* 2006) que fondées sur une combinaison de données (morphologie + ITS + 5S-NTS : données non publiées), *Antirhea* subg. *Antirhea* y apparaissant en effet comme le groupe frère de tout le

reste du clade « paléotropical dioïque ». Il ressort ainsi de ces analyses que de nombreux caractères morphologiques utilisés pour la taxonomie des Guettardeae, en particulier ceux communs à *Tinadendron* et *Antirhea* subg. *Antirhea*, sont soit des plésiomorphies, soit des convergences évolutives. Selon l'analyse combinée précédemment citée, les deux espèces de *Tinadendron* forment un ensemble monophylétique, groupe frère du genre mélanésien « Genre nov. A ». *Tinadendron* diffère cependant de ce dernier par de nombreux caractères dont la préfloraison imbriquée de la corolle (*vs* valvaire), l'architecture de l'inflorescence (dichasium, *vs* double cincinnus) et l'inflorescence femelle multiflore (*vs* réduite à 1-3 fleurs), mais aussi par les bractéoles réniformes (*vs* aiguës), les stigmates en lamelle (*vs* linéaires), et le mésocarpe peu charnu, jaunâtre (*vs* épais, spongieux, rose à violacé).

En plus de deux vraisemblables autapomorphies pour le genre (les bractéoles réniformes très petites, solitaires ou groupées par 2-3 sous l'hypanthium et formant une sorte d'involucre, et les stigmates en lamelle), *Tinadendron* présente plusieurs caractéristiques remarquables : son mode de ramification inflorescentiel, unique parmi les Guettardeae paléotropicales dioïques, la taille de ses fruits (les plus petits de la région pacifique et parmi les plus petits de la tribu dans son ensemble) ; et la chair des fruits de couleur jaunâtre sur le frais (tandis que toutes les autres Guettardeae observées présentent des fruits à chair blanchâtre à rouge violacée).

#### NOTES CHOROLOGIQUES

Les deux espèces de *Tinadendron*, sous les noms de *G. noumeana* et *G. kajewskii*, ont été décrites de la Grande Terre en Nouvelle-Calédonie et du Sud de l'archipel du Vanuatu, respectivement. De plus, les « *Guettarda* » indéterminés récoltés aux Loyauté doivent être rattachés à *Tinadendron kajewskii*.

En dépit de la proximité géographique du Vanuatu et de la Nouvelle-Calédonie (le Sud de l'archipel du Vanuatu se trouve à moins de 250 km des Loyauté), l'aire de distribution de *Tinadendron* est inhabituelle. En effet, les affinités entre les flores des deux régions sont faibles (Morat *et al.* 1984, 1986, 2001 ; Jaffré *et al.* 1993), et en ce qui concerne en particulier les Rubiaceae, les affinités du Vanuatu sont nettement plus étroites avec les Îles Fidji, pourtant situées à une distance double (Schmid 1975). Ainsi, la Nouvelle-Calédonie et le Vanuatu sont placés par les biogéographes dans des unités phytogéographiques distinctes (« sub-regions », Thorne 1963 ; « sub-kingdoms », Takhtajan 1986 ; « régions », Van Balgooy 1971).

Seuls les genres *Oxera* Labill. (Lamiaceae) et « *Dizygotheca* N.E.Br. » (Araliaceae, actuellement inclus sous *Schefflera* J.R.Forst. & G.Forst.) présentent comme *Tinadendron* une distribution qui couvre exclusivement la Nouvelle-Calédonie et le Vanuatu (d'après Jaffré *et al.* 1993 ; Morat *et al.* 1984, 1986, 2001 ; actualisés d'après les dernières données disponibles). La répartition de ce nouveau genre confirme que les affinités floristiques des deux territoires, bien que faibles, sont nettement plus marquées dans le Sud que dans le Nord de l'archipel (Schmid 1975).

Les localités où l'une ou l'autre des espèces ont été récoltées (voir notes spécifiques) sont toutes situées sur des plateaux coralliens soulevés ou des sédiments calcaires, *Tinadendron* constitue donc un exemple remarquable de genre strictement inféodé aux substrats calcaires, unique parmi les Rubiaceae de Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu.

#### ÉTYMOLOGIE

Le nom du genre évoque la Baie de Tina située dans l'agglomération de Nouméa et qui constitue la dernière localité où l'espèce type du genre, *Tinadendron noumeanum*, subsiste encore.

#### CLÉ DES ESPÈCES DE *TINADENDRON* GEN. NOV.

- Fruit de 5(-6) mm de long au plus, endocarpe obovoïde ; limbe (1,5-)2,5-4,5(-6,5) cm de long (presqu'île de Nouméa) ..... 1. *Tinadendron noumeanum* comb. nov.
- Fruit de 8-10 mm de long au moins, endocarpe ellipsoïde ; limbe (4-)6-12 cm de long (Îles Loyauté, Vanuatu) ..... 2. *Tinadendron kajewskii* comb. nov.

1. *Tinadendron noumeanum*

(Baill.) Achille, comb. nov.

(Figs 1 ; 2)

*Guettarda noumeana* Baill. *Adansonia* 12: 243 (1879); non *Guettarda noumeana* sensu Montagnac et al., *Phytochemistry* 46 (5): 973 (1997). — Lectotype (désigné ici) : *Balansa* 2993 (P!; isolecto-, P!, L!).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Nouvelle-Calédonie. S.loc., s.d., bout., fr. immatures, *Baudouin* 671 (P). — S.loc., VIII.1862, bout., fr., *Pancher* 3194-1 (P). — S.loc., 1869, fr., *Thiebaut s. n.* (P). — « Gatope », 1861-1867, fl. ♂, fl. ♀, fr., *Vieillard* 2734 (NY, P, Z). — Nouméa, Baie de Tina, 22°14'48"S, 166°29'03"E, 5 m, 9.I.2000, stér., *Achille* 662 (P). — *Ibid.*, 14.II.2000, stér., *Achille* 681 (P). — *Ibid.*, fr., *Achille* 682 (NOU, P). — *Ibid.*, fr. immatures, *Achille* 683 (P). — Forêt classée clôturée, au Nord de la route du lotissement de Tina, 15.IV.2000, stér., *Achille* 952 (P). — Piste cyclable de Tina, 10 m, 27.IV.2000, fr., *Achille* 993 (K, L, NOU, P). — Bosquets des environs de Nouméa, XI.1868, bout., *Balansa* 626 (NY, P, Z). — Bosquets des environs de Nouméa, I.1871, bout., fr. immatures, *Balansa* 2993 (P). — Baie de Tina, 14.VI.1979, stér., *Hallé* 6988 (P). — Baie de Tina, 19.IX.1979, bout., *Hoff* 1213 (NOU, P). — Baie de Tina, 0-10 m, 6.XII.1971, fl. ♂, *MacKee* 24705 (CANB, K, L, MO, NOU, NSW, P). — *Ibid.*, 24.III.1974, fr., *MacKee* 28364 (BRI, CANB, K, L, MO, NOU, NSW, P). — Baie de Tina, 10 m, 21.XI.1978, fl. ♂, *MacKee* 36088 (BRI, CANB, K, L, MO, NOU, NSW, P, Z). — Massif autour de Nouméa, s.d., fr., *Pancher* 317 (P). — Tina, zone périphérique Est de la forêt sèche mise en défens par un grillage, 31.I.2001, fl. ♂, *Suprin* 2646 (P, en alcool). — Presqu'île occupée par la piste cyclable de Tina, petit sentier à la buse n° 35, 31.I.2001, fl. ♂, *Suprin* 2647 (P, en alcool). — *Ibid.*, fl. ♀, *Suprin* 2648 (P, en alcool). — Baie de Tina, XI.1987, bout., *Veillon* 6624 (NOU, P). — *Ibid.*, bout., *Veillon* 6625 (NOU, P). — Port Despointes, 14.VI.1943, fr., *Viro*t 1122 (K, L, P). — Port Despointes, 50 m, 18.VII.1943, stér., *Viro*t 1161 (P). — Port Despointes, 50 m, 4.VI.1944, fr., *Viro*t 1411 (K, L, MO, P).

## DESCRIPTION

Arbuste élané (non basitone) ou arbre, 2-6(-8) m, tronc jusqu'à 20 cm de diam., cime densément ramifiée, bois très cassant; écorce lisse puis écailleuse, gris clair, apparaissant souvent marbrée de beige et jaunâtre; jeunes rameaux comprimés, devenant rapidement cylindriques, 1,5-2,5 mm de large à l'apex, à pubescence dense, rapidement caduque, beige à gris foncé, à lenticelles claires, nombreuses.

Stipules étroitement triangulaires, nettement carénées, acuminées, 2-3 mm de long, velues à l'extérieur (poils plus longs sur la carène), densément couvertes de collètes fusiformes (0,5 mm de long) entremêlés de poils soyeux (0,7 mm de long) sur toute la surface interne sauf les marges glabres. Feuilles vert clair vif, vernissées dessus, brillantes dessous, sub-coriaces à sub-membraneuses, paraissant glabres mais avec des poils courts apprimés, sur le pétiole et la face supérieure de la nervure médiane, épars à la face inférieure du limbe; pétiole 4-8(-12) mm de long, 0,5-1 mm d'épaisseur, de section demi-cylindrique à canaliculée; limbe (ovale-) elliptique (-obovale), (1,5-)2,5-4,5(-6,5) × (0,8-)1,5-2,5(-4) cm, base arrondie à atténuée, sommet plus ou moins apiculé, obtus; nervure médiane un peu saillante dessous dans la moitié proximale, arrondie, un peu saillante dessus, vert pâle sur le frais; nervures secondaires (3-)4(-5) paires, presque droites, immergées; domaties saillantes dessus, fréquentes (mais irrégulièrement présentes) à l'aisselle des nervures primaires, glabres, ostiole allongée (env. 0,7 × 0,4 mm).

Inflorescences contractées, généralement érigées; pédoncule peu comprimé, pubescent, 10-30 mm de long, 1 mm de diam.; bractées basales très rarement présentes, triangulaires aiguës, pubescentes; fleurs odorantes, bractéoles 1-3, inégales, largement triangulaires, à bord souvent irrégulier, env. 0,5 mm de haut, pubescentes à l'extérieur, densément marginées de poils, glabres à l'intérieur avec une rangée de poils à la base parfois entremêlés de quelques collètes largement coniques.

Fleurs mâles 8-22 par inflorescence, hypanthium obconique, très court, 0,5-1 × 0,5-0,8 mm; calice env. 0,25 mm de haut, à bord ondulé (4(-5) lobes); corolle 4(-5)-mère, crème à jaune terne, tube infundibuliforme de 1 à 1,5-1,7 mm de diam., 1,5-2,5 mm ou 2,5-3,5 mm de long (dans une même inflorescence on trouve une majorité de fleurs à tube long et d'autres à tube plus court), lobes ovales-triangulaires, 1,5-2 × 1,5-2 mm; étamines 4(-5), insérées dans le haut du tube, anthères brunes, dépassant légèrement l'ouverture du tube, oblongues, 1,5-2 × 0,7 mm, pollen jaune orangé, grain équiaxe, tricolporé, exine réticulée; disque rudimentaire (env. 0,2 mm de haut); style linéaire cylindrique, parfois



FIG. 1. — *Tinadendron noumeanum* (Baill.) Achille, inflorescence  $\sigma$ . Suprin 2646. Cliché B. Suprin.

épaissi à la base, lisse, 2-3,5 mm de long, 0,25 mm diam., stigmate capité à légèrement bilobé.

Fleurs femelles similaires aux fleurs mâles, 5-11 par inflorescence; hypanthium cylindrique-obconique, 1,5-2,5  $\times$  1 mm, (2-)3-4 loculaire; calice env. 0,25 mm, tronqué à légèrement lobé, glabre à l'intérieur; corolle 4-mère, tube de la corolle largement infundibuliforme, plus court que les lobes, 1 mm diam., 0,5-1 mm de long, lobes arrondis à ovales, env. 1,5  $\times$  1-2 mm; staminode jaune pâle, oblong, 0,7-1  $\times$  0,3-0,5 mm; disque annulaire env. 0,3 mm de haut; style légèrement cannelé, souvent tordu, papilleux, 1,5-2 mm de long, env. 0,25 mm diam., stigmate à lobes en nombre égal aux loges ovariennes, verdâtres, en lame étalée et irrégulière, arrondis à ovales, 1  $\times$  0,5-1 mm, exserts.

Pédoncule fructifère 12-25 mm de long, env. 1 mm de diamètre, raides, étalés à dressés. Fruits pubescents, brun violacé à noir, obovoïdes, lisses, 5-6  $\times$  3-4 mm (4-5  $\times$  2-4 mm sur le sec), parfois

un peu (irrégulièrement) côtelés, calice appliqué sur le disque légèrement surélevé, chair jaunâtre, non spongieuse et non fibreuse, peu épaisse (moins de 1 mm), parfumée; putamen (2-)3-4 loculaire, ovoïde à ellipsoïde, lisse ou plus ou moins côtelé, 3-4  $\times$  2-3 mm, jaunâtre, clapet d'environ 0,5 mm; graine 2,5-3,5  $\times$  0,3-0,5 mm.

#### ÉCOLOGIE

Espèce strictement localisée aux fourrés et forêts sclérophylles à faible altitude (jusqu'à 50 m), en bord de mer, sur terrain calcaire.

#### RÉPARTITION

Nouvelle-Calédonie, presque île de Nouméa: Port Despointes (éteint), Baie de Tina.

#### TYPIFICATION

À la fin de la description originale, Baillon (1879) cite les récoltes suivantes: «*Pancher*», «*Vieillard*» et «*Balansa 2993*». La majorité de ces parts porte

une annotation de la main de Baillon (G. Aymonin comm. pers.): « Guettarda » ou « Guettarda noumeana H. B. » et dans trois cas une diagnose plus ou moins développée. Une des trois parts de *Balansa 2993* (P) porte la diagnose la plus complète, la mention « gen. nov. ? » ainsi que deux schémas, elle est désignée ici comme lectotype et les deux autres parts comme isolectotypes.

#### REMARQUES

*Tinadendron noumeanum* est proche de *T. kajewskii* mais il s'en distingue par un port plus arbustif; l'écorce à desquamation écailleuse (*vs* pustuleuse/granuleuse); des feuilles deux fois plus petites en moyenne, à limbe généralement elliptique (*vs* généralement obovale), à sommet obtus (*vs* aigu), vert clair (*vs* vert foncé), plus coriaces, glabrescentes (*vs* entièrement glabres), à 4 (*vs* 5-7) paires de nervures secondaires; des fleurs à hypanthium plus court et calice plus long; et des fruits deux fois plus courts, ovoïdes (*vs* oblongs).

Les fleurs de *T. noumeanum* sont odorantes (Guillaumin 1926) et dégagent un parfum de miel (*Suprin 2646*).

*Tinadendron noumeanum* se rencontre de nos jours exclusivement au Nord-Est de la presqu'île de Nouméa, autour de la Baie de Tina. Il était cependant commun et plus largement réparti sur la presqu'île au XIX<sup>e</sup> siècle et il était encore présent à Port Despointes en 1944. Les localisations des récoltes les plus anciennes (en général « Nouméa ») sont toutefois trop imprécises pour établir de manière plus exacte l'aire originale de l'espèce.

*Tinadendron noumeanum* a été recherché sans succès parmi les lambeaux de forêt sclérophylle subsistant à proximité de Nouméa : Ouen Toro, Île Nou, environs du Centre culturel J.-M. Tjibaou (obs. pers.) et autres restes de forêt sclérophylle étudiés par Jaffré & Veillon (1991). Nous avons cependant localisé de nouveaux individus à Tina : au sein de la réserve de forêt sclérophylle, sur la péninsule au milieu de la baie et le long de la piste cyclable.

Les citations de l'espèce en dehors de la presqu'île de Nouméa sont liées à des indications vagues (échantillons de Vieillard), ou des confusions avec *Antirhea rhamnoides* (Baill.) Chaw (Montagnac *et al.* 1997).

L'origine des nombreux spécimens portant la référence *Vieillard 2734* (P) est très douteuse. Ces échantillons se distinguent légèrement par la morphologie de leurs feuilles, plus étroites et moins arrondies, il serait donc vraisemblable qu'ils proviennent d'une population distincte de celle connue actuellement. D'après les étiquettes, ces spécimens proviendraient de « Gatope » (côte Ouest de la Province Nord); on sait cependant que les numéros d'herbier de Vieillard correspondent non à une récolte mais à un taxon et que les localités notées sur les étiquettes plutôt au lieu de séjour du botaniste lors de l'enregistrement qu'à celles des récoltes. De plus, il n'existe pas de terrains calcaires à proximité de Gatope (la zone calcaire la plus proche se situe sur la presqu'île de Népoui, où nous avons recherché l'espèce en vain). Si une population de *T. noumeanum* isolée dans la région de Gatope avait réellement existé, elle serait aujourd'hui éteinte (il n'existe aucune autre récolte depuis celles de Vieillard au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle et il ne reste plus de forêt sclérophylle dans cette région).

#### STATUT DE CONSERVATION

Les menaces qui pèsent sur la biodiversité des forêts sclérophylles de Nouvelle-Calédonie et l'insuffisance des mesures de protection de ce milieu fragile ont été exposées par Jaffré *et al.* (1998). Ils classaient alors « *Guettarda noumeana* » comme Vulnérable selon les critères de l'IUCN. Cependant ce classement était fondé sur des données en partie erronées (suite à une confusion avec *Antirhea rhamnoides*, l'espèce était supposée présente au Mont Dore) et la situation de l'espèce est en réalité plus précaire. Extrêmement localisée, enclavée dans une zone urbaine à forte dynamique de développement, la population de *Tinadendron noumeanum* est en effet très menacée : urbanisation, lotissement et aménagements routiers; incendies volontaires ou accidentels; et défrichements non autorisés pour l'implantation de cultures (presque tous les restes de forêt à Nouméa sont mités par des jardins sauvages). Ainsi, il ne reste rien de la végétation naturelle aux environs de Port Despointes (dernière récolte connue en 1944) et la station classique de Tina (où l'espèce a été régulièrement observée au XX<sup>e</sup> siècle; J.-M. Veillon comm. pers.) a été détruite lors de la

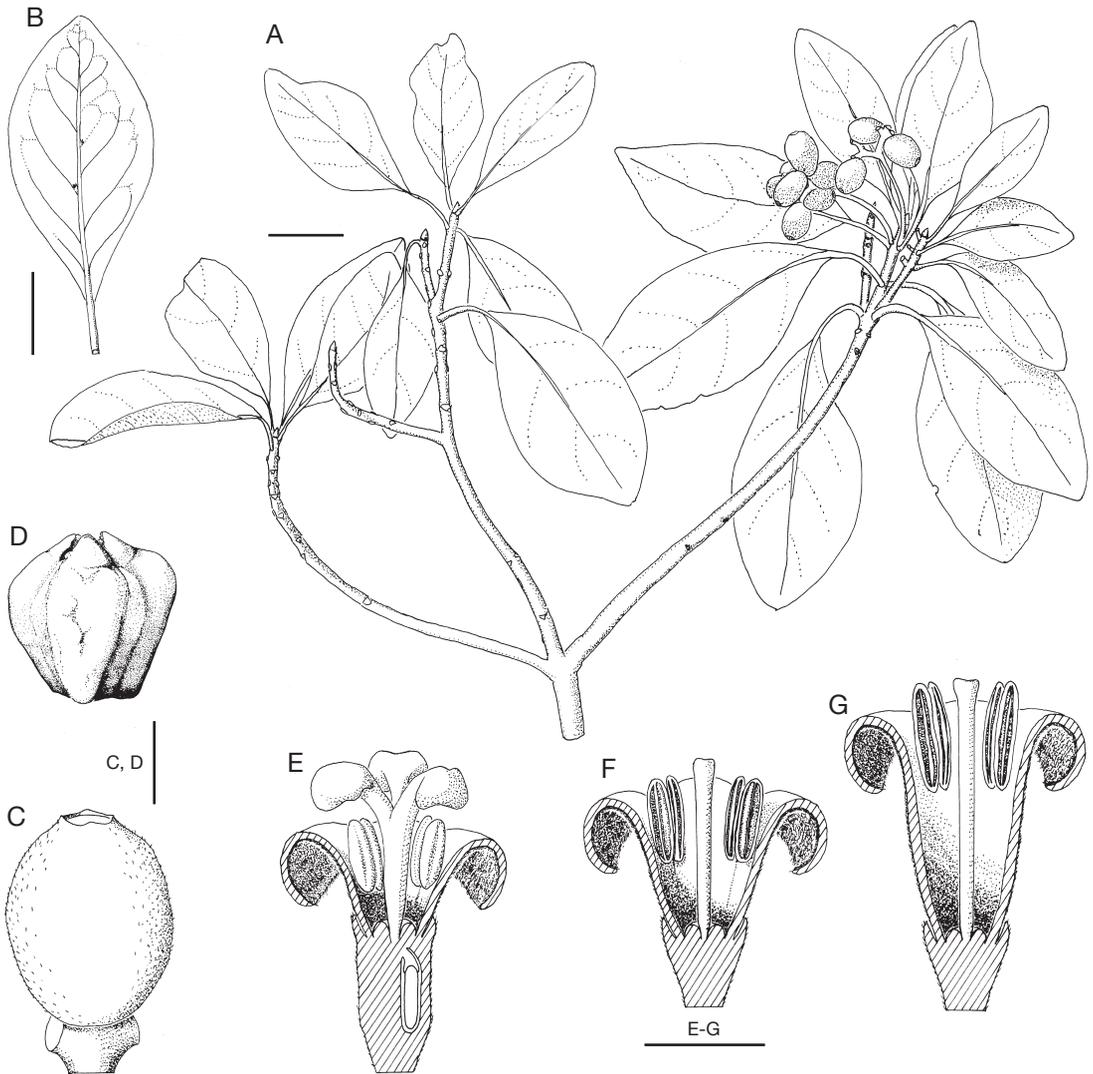


FIG. 2. — *Tinadendron noumeanum* (Baill.) Achille: **A**, rameau fructifère; **B**, nervation foliaire; **C**, fruit; **D**, putamen; **E**, coupe longitudinale d'une fleur ♀ montrant une loge ovarienne contenant un ovule; **F**, coupe longitudinale d'une fleur ♂ à corolle courte; **G**, coupe longitudinale d'une fleur ♂ à corolle longue. A-D, Achille 993 (P); E, Suprin 2648 (P); F, G, Suprin 2647 (P). Échelles: A, B, 1 cm; C-G, 2 mm.

construction de la nouvelle voie rapide en 1999. Bien qu'une partie des restes de forêt sclérophylle ait heureusement été mise en réserve (fermée par des grillages), cette protection reste très limitée, voire contre-productive, puisqu'elle attire aussi des cultivateurs squatters à la recherche d'un abri contre les pilliers de récoltes (obs. pers.). De plus, la ma-

jorité des individus de l'espèce se trouve en dehors de la réserve. Une partie de la population se trouve toutefois relativement protégée dans la végétation conservée aux abords de la piste cyclable (là aussi en partie mitée par des jardins sauvages) et peut-être dans l'enceinte du golf de Tina. Enfin, l'espèce ne bénéficie d'aucun statut juridique de protection.

Comme le suggéraient déjà Jaffré *et al.* (1998) pour les espèces rares de la forêt sclérophylle, la mise en place de nouvelles mesures de conservation mieux adaptées (*in situ* et *ex situ*) semble nécessaire pour assurer la pérennité de *T. noumeanum*.

En application des critères de risque définis par l'IUCN (2001), nous proposons pour *Tinadendron noumeanum* le statut provisoire de En Danger Critique d'Extinction (CR B1ab(ii,iii)+2ab(ii,iii); D), l'espèce présentant une zone d'occurrence de moins de 3 km<sup>2</sup>, une zone d'occupation de moins de 1 km<sup>2</sup>, son habitat subissant actuellement des dégradations suite à des activités humaines et l'envahissement par des espèces allochtones nuisibles (lantana, *Lantana camara* L.; fourmi électrique, *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863), etc.) et la population comptant moins d'une cinquantaine d'individus matures (estimation personnelle).

## 2. *Tinadendron kajewskii*

(Guillaumin) Achille, comb. nov.

(Fig. 3)

*Guettarda kajewskii* Guillaumin, *Journal of the Arnold Arboretum* XIII: 6 (1932); non *Guettarda kajewskii sensu* Jansen, *Blumea* 29 (2): 566, 587 (1984). — *Timonius kajewskii* (Guillaumin) Fosberg, *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 70 (4): 393 (1943), *pro parte*; non *Timonius kajewskii sensu* Merrill & Perry, *Journal of the Arnold Arboretum* XXVI: 233 (1945). — Lectotype (ici désigné): Vanuatu, Aneityum Island, Anelgauh Bay, 11.II.1929, fl. ♂, *Kajewski 724* (P!).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Nouvelle-Calédonie.** Province des Îles Loyauté, Maré, route de Medu à la Roche, carrière à 500 m au nord de la station de pompage, 50 m, 19.IV.2000, fr. immatures, *Achille 958* (BRI, CANB, E, K, L, MO, NOU, NSW, P, Z). — Route de Ténane, forêt derrière la station de pompage, 21.IV.2000, fr., *Achille 978* (P). — *Ibid.*, juv., *Achille 979* (P). — Route de Medu à la Roche, carrière à 500 m au nord de la station de pompage, 50 m, 23.IV.2000, juv., *Achille 985* (NOU, P). — Tadine, 15.XII.1925, bout., *Däniker 2503* (Z). — Wald am Weg von Medu nach Tadine, 22.XII.1925, bout., *Däniker 2547* (Z). — Im Buschwald ob Ro, 1.I.1926, bout., *Däniker 2670* (Z). — Au-dessus du colvaire de Wabao, 50 m, 22.III.1984, fr. immatures, *Morat 7723* (NOU, P).

**Vanuatu.** Erromango, Pot Louzi [Potlousi, vers 300 m], 12.XI.1985, bout. et fr. immatures, *Bourdy 171* (NOU, P). — Aneityum Island, Anelgauh Bay, 30 m, 11.II.1929, fl. ♂, *Kajewski 724* (P!).

## DESCRIPTION

Arbre atteignant 15 m, à tronc droit jusqu'à 25 cm de diam. et cime ramifiée; écorce pustuleuse/granuleuse (pouvant se desquamer en petites plaquettes sur les vieux troncs), beige-jaunâtre, d'aspect un peu marbré; jeunes rameaux 2-4 mm de large à l'apex, gris clair à brun, glabre ou à pubescence courte, épars et rapidement caduque, lenticelles absentes ou peu visibles.

Stipules triangulaires à lancéolées, longuement aiguës, 5-6 mm de long, un peu coriaces, carénées, à bord membraneux, portant à l'extérieur de petits poils épars, plus dense sur la carène, l'intérieur densément velu et avec quelques collètes disséminés (sauf sur les marges). Feuilles brillantes sur les deux faces, vert foncé dessus, plus claires dessous, membraneuses, glabres (rarement quelques poils courts sur la nervure médiane à la face inférieure et sur le pétiole); pétiole 8-15(-18) mm de long, 1-2 mm de diam., de section canaliculée; limbe obovale(-elliptique), (4-)6-12 × (2-)3-5(-6) cm, base longuement atténuée, sommet atténué, apiculé et subaigu; nervure médiane un peu saillante, arrondie, face inférieure non saillante et sillonnée, face supérieure vert pâle sur le frais; nervures secondaires (4-)5-7 paires, presque droites, immergées ou un peu saillantes; domaties peu fréquentes (Maré), petites, ostiole oblongue 0,3 × 0,2 mm.

Inflorescences contractées; pédoncule de l'inflorescence cylindrique, légèrement comprimé apicalement, 15-35 mm de long, 1-1,5 mm diam., bractéoles 1-3, inégales, largement triangulaires à arrondies, à marge souvent irrégulière, env. 0,2-0,5 mm de haut, pubescentes à l'extérieur, densément marginées de poils, glabres à l'intérieur avec une rangée de poils à la base parfois entremêlés de quelques collètes largement coniques.

Fleurs mâles 18-25 par inflorescence, hypanthium cylindrique-obconique, 1-2,5 × 0,7-1,2 mm; calice sub-tronqué, env. 0,5 mm; corolle 4-mère, de couleur crème (*Kajewski 724*), tube cylindrique-infundibuliforme, 3-5 mm de long, env. 1,5 mm de diam., lobes arrondis, env. 1,5 × 1,5 mm; étamines 4, insérées dans le haut du tube, anthères oblongues, env. 2,5 × 0,7 mm; disque conique, env. 0,5 mm de haut; style filiforme, cylindrique, 4,5-5 mm de long, env. 0,2 mm diam., stigmate capité.

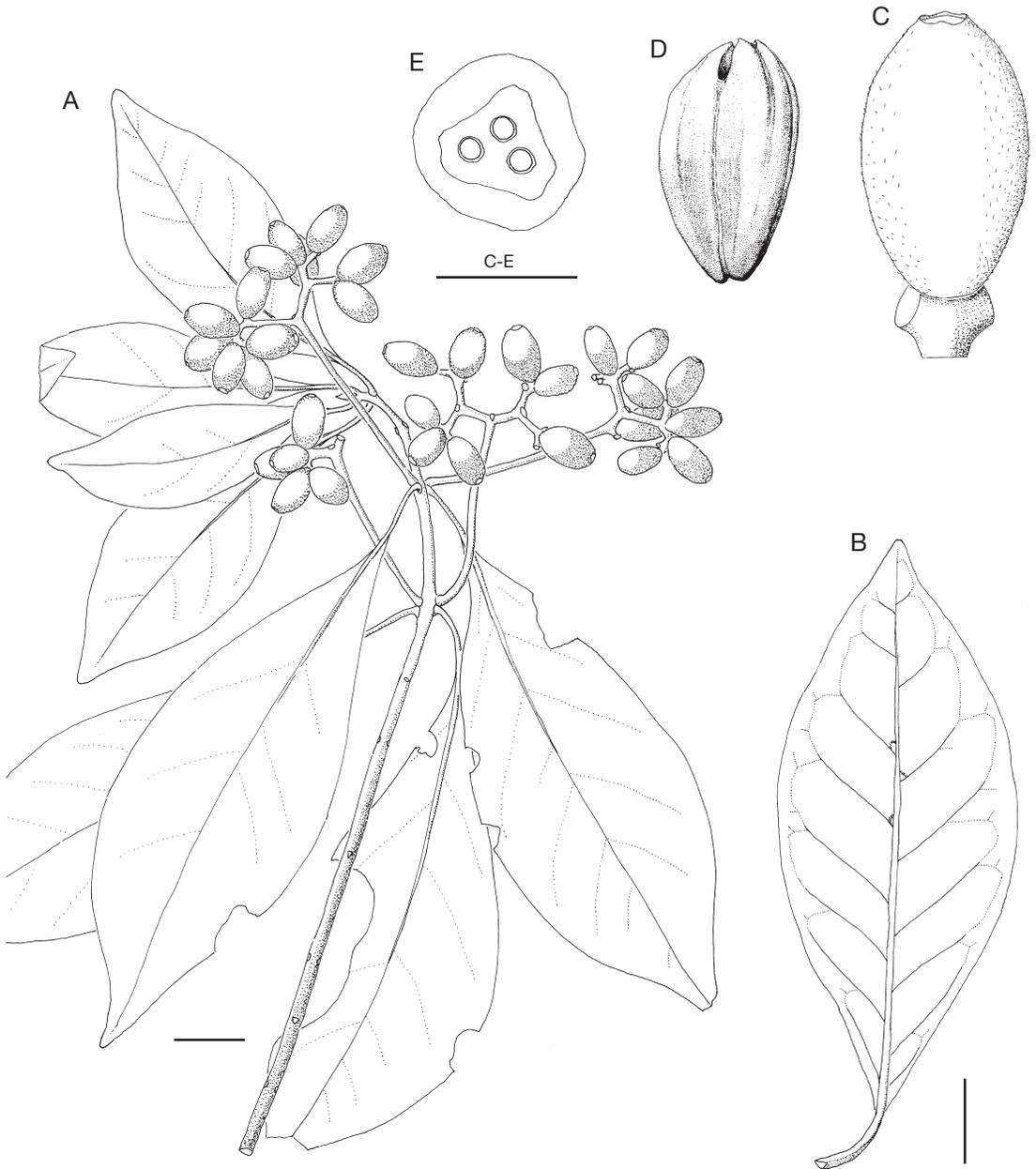


FIG. 3. — *Tinadendron kajewskii* (Guillaumin) Achille: **A**, rameau fructifère; **B**, nervation foliaire; **C**, fruit; **D**, putamen; **E**, coupe transversale d'un fruit. *Achille* 958 (P). Échelles: A, B, 1 cm; C-E, 5 mm.

Inflorescence femelle comptant 10-20 fleurs, fleurs à l'anthèse non vues (fleurs femelles passées: hypanthium (2-)3-4-loculaire, cylindri-

que-obconique, env. 4 × 2 mm; calice env. 0,5 mm, courtement 4-lobé; disque env. 0,5 mm d'épaisseur).

Pédoncules fructifères 12-30 mm de long, progressivement comprimés distalement, 1-1,5 mm de diamètre, raides, étalés à dressés. Fruits lâchement pubescents, ellipsoïdes à oblongs, lisses, atteignant ou dépassant 8-10 × 5-6 mm (fruits immatures, sur le sec, 7-9 × 3-4 mm, légèrement côtelés), calice d'env. 0,5 mm de haut, appliqué sur le disque, chair peu épaisse, non spongieuse et non fibreuse; putamen 3-4 loculaire, ellipsoïde à oblong, env. 5-7 × 2,5-3,5 mm, irrégulièrement anguleux ou côtelé, clapets d'env. 1 mm de haut; graine 4-5 × 0,8 mm.

#### RÉPARTITION

Nouvelle-Calédonie (Province des Îles Loyauté, Maré) et Vanuatu (îles Erromango et Aneityum).

#### ÉCOLOGIE

Forêt dense à basse altitude (jusqu'à 300 m?) sur terrain calcaire.

#### REMARQUES

Les caractères distinguant cette espèce de *Tinadendron noumeanum* sont donnés sous cette espèce.

Suite à une erreur de Fosberg (1943), deux taxons bien différents étaient jusqu'à maintenant confondus sous les noms de « *Guettarda kajewskii* » ou « *Timonius kajewskii* »: *Tinadendron kajewskii* et une espèce non décrite endémique du Vanuatu (que nous rapprochons de *Antirhea* subg. *Mesocarpa* Chaw, données non publiées).

En effet, dans le paragraphe suivant la publication originale de *Guettarda kajewskii* (dont *Kajewski 724*, en fleurs, est clairement désigné comme type, p. 6 et 7), Guillaumin (1932) cite en tant que « *Guettarda* sp. » (p. 7) un autre spécimen de Rubiaceae (*Kajewski 826*), en fruit, lui aussi récolté à Aneityum, Anelgauhah Bay. Fosberg (1943) considère abusivement que les deux spécimens sont « vegetatively identical » et donc conspécifiques. Il attribue ainsi au *G. kajewskii* de Guillaumin les caractères des fruits de l'espèce représentée par *Kajewski 826*, et c'est sur la base de ceux-ci qu'il transfère le taxon dans le genre *Timonius*. Tandis que les véritables fruits de *Tinadendron kajewskii* comb. nov. demeureraient inconnus, la confusion entre les deux taxons, pourtant bien distingués dans la publication de Guillaumin, a été reprise par les auteurs

postérieurs à Fosberg (en particulier Merrill & Perry [1945]), perpétuant jusqu'à nos jours l'égarement sur la position générique de *Guettarda kajewskii*. Jansen (1984) puis Chaw & Darwin (1992) ont ainsi discuté l'attribution de cette espèce aux genres *Guettardella* (= *Antirhea*) ou *Timonius*, mais, n'ayant aucun spécimen à disposition, ils n'ont pu aboutir à aucune conclusion.

*Tinadendron kajewskii* semble assez commun à Maré dans la forêt non dégradée. Bien que Lifou soit peu éloigné, présente des habitats similaires et partage avec Maré la plupart de ses espèces, *T. kajewskii* n'a jamais été récoltée sur cette île. À Maré, deux noms vernaculaires sont reportés pour l'espèce: « Uge » (*Däniker 2670* et *Morat 7723*) et « Kemekene » (*Däniker 2547*).

L'espèce n'est connue que par deux récoltes au Vanuatu (le type, portant des fleurs mâles, et un pied femelle portant des fleurs en bouton ou passées et des fruits immatures) et quelques récoltes aux Loyauté (fruits et fleurs mâles en boutons). Contrairement à ceux de Maré, les spécimens récoltés au Vanuatu ne portent pas de domaties, et présentent des hypanthiums (mâle et femelle) parfois plus allongés. Le type de substrat sur lequel les récoltes ont été faites n'est pas précisé par les collecteurs, cependant d'après leur localisation sur la carte pédologique du Vanuatu (Quantin 1972-1978), il s'agit de terrains calcaires. Malgré les histoires géologiques très différentes des Îles Loyauté et du Vanuatu, l'espèce se rencontre donc dans le même type d'habitat sur les deux archipels: forêt dense humide sur des plateaux coralliens soulevés (Maré et Erromango).

L'aire de répartition particulière de *Tinadendron kajewskii* est un exemple des rares affinités biogéographiques existant entre le Vanuatu et la Nouvelle-Calédonie, et plus particulièrement les Loyauté, situées à mi-chemin entre les îles principales des deux archipels. Elle semble caractéristique de taxons inféodés aux substrats calcaires, comme par exemple *Lotus anfractuosus* (Baker f.) Kramina & D.D.Sokoloff (Fabaceae) (Kramina & Sokoloff 2004), *Psydrax odorata* (G.Forst.) A.C.Sm. & S.P.Darwin *sensu stricto* (Rubiaceae) (A. Mouly données non publiées) ou *Santalum austrocaledonicum* Vieill. var. *austrocaledonicum* (Hallé 1988).

## STATUT DE CONSERVATION

En application des critères de risque définis par l'UICN (2001), le statut provisoire de Quasi Menacé (NT) est proposé pour *Tinadendron kajewskii*, aucune menace grave ne semblant actuellement peser sur l'espèce bien que son aire d'occurrence soit assez limitée; en effet, en Nouvelle-Calédonie elle ne se trouve qu'à Maré où une grande partie de son habitat initial a déjà disparu et son aire d'occupation au Vanuatu est inconnue mais les forêts humides sur calcaire auxquelles elle est inféodée ont une extension très limitée.

## Remerciements

Je suis reconnaissant à P.-R. Takács-Koppándi pour ses précieux conseils et pour avoir réalisé les planches d'illustrations (avec l'aimable collaboration de A. Ravet); à B. Suprin pour son implication dans ce projet et pour l'autorisation d'utiliser ses photographies; et à J. Jérémie qui m'a encadré durant cette étude. G. Aymonin et A. Mouly ont relu le manuscrit. J. Florence a traduit les diagnoses latines. D. Lobreau-Callen et N. d'Amico m'ont guidé dans l'analyse palynologique. T. Jaffré, G. Dagostini et F. Rigault m'ont accueilli à Nouméa et permis l'accès aux installations de l'IRD. Ce manuscrit a été amélioré grâce aux commentaires de deux rapporteurs, P. Morat et S. P. Darwin. Je remercie les autorités de la Province Sud de Nouvelle-Calédonie qui ont autorisé la récolte de spécimens et les conservateurs de NOU, NY, P et Z qui ont permis l'accès à leurs collections ou l'envoi de prêts. Cette étude a été réalisée avec le financement du programme pluriformations « Biodiversité terrestre en Nouvelle-Calédonie » du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), et d'une partie du legs de H. S. MacKee.

## RÉFÉRENCES

- ACHILLE F., MOTLEY T. J., LOWRY P. P. & JÉRÉMIE J. 2006. — Polyphyly in *Guettarda* L. (Rubiaceae, Guettardeae) based on nrDNA ITS sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93 (1): 106-124.
- BAILLON H. E. 1879. — Sur les limites du genre *Guettarda*. *Adansonia* 12: 316-318.
- CHAW S. M. & DARWIN S. P. 1992. — A systematic study of the Old World species of *Antirhea* (Rubiaceae: Guettardeae). *Tulane Studies in Zoology and Botany* 28 (2): 25-118.
- FOSBERG F. R. 1943. — Notes on plants of the Pacific Islands III. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 70 (4): 393.
- GUILLAUMIN A. 1926. — Les plantes à odeur de la Nouvelle-Calédonie. *La Parfumerie moderne* 176 (1): 7.
- GUILLAUMIN A. 1932. — Contribution to the Flora of the New Hebrides. *Journal of the Arnold Arboretum* 13: 6-7.
- GUILLAUMIN A. 1948. — *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie: phanérogames*. Office de la Recherche scientifique coloniale, Paris, 369 p.
- HALLÉ N. 1988. — Santalacées, in MORAT P. & MACKEE H. S. (eds), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*. Volume 15. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 99-152.
- IUCN 2001. — *IUCN Red List Categories and Criteria Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission, Gland, Suisse; Cambridge, Grande-Bretagne, ii + 30 p.
- JAFFRÉ T. & VEILLON J.-M. 1991. — *La forêt sclérophylle de la Province Sud*. Rapport de Convention (n° 6), Province Sud, ORSTOM, Nouméa, 93 p. + cartes.
- JAFFRÉ T., MORAT P. & VEILLON J.-M. 1993. — Étude floristique et phytogéographique de la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4<sup>e</sup> sér., sect. B, *Adansonia* 15 (1): 107-146.
- JAFFRÉ T., BOUCHET P. & VEILLON J.-M. 1998. — Threatened plants of New Caledonia: is the system of protected areas adequate? *Biodiversity and Conservation* 7: 109-135.
- JAFFRÉ T., MORAT P., VEILLON J.-M., RIGAUULT F. & DAGOSTINI G. 2004. — Composition et caractérisation de la flore indigène de Nouvelle-Calédonie / Composition and characteristics of the native flora of New Caledonia. 2<sup>e</sup> éd. IRD, Nouméa. *Documents scientifiques et techniques* 2 (4), 121 p.
- JANSEN R. K. 1984. — A synopsis of *Guettardella* Benth. and the Old World species of *Antirhea* A. L. de Jussieu (Rubiaceae: Guettardeae). *Blumea* 29 (2): 565-588.
- KRAMINA T. & SOKOLOFF D. 2004. — A taxonomic study of *Lotus australis* complex (Leguminosae), with special emphasis on plants from Pacific Ocean islands. *Adansonia*, sér. 3, 26 (2): 171-197.
- LITRICO I., PAILLER T. & THOMPSON J. D. 2005. — Gender variation and primary succession in a tropical pioneer woody species, *Antirhea borbonica*. *Journal of Ecology* 93: 705-713.
- MERRILL E. D. & PERRY L. M. 1945. — Plantae Papuanae Archiboldianae, XVI. *Journal of the Arnold Arboretum* 26: 233-234.
- MONTAGNAC A., LITAUDON M. & PAIS M. 1997. — Quinine- and quinine-derived alkaloids from *Guettarda*

- noumeana*. *Phytochemistry* 46 (5): 973-975.
- MORAT P., MACKEE H. S. & VEILLON J.-M. 1984. — Floristic relationships of New Caledonian rainforest phanerogams, in RAVEN P., RADOSKY F. & SOHMER S. (eds), *Biogeography of the Tropical Pacific*. Association of Systematics Collections, Bernice P. Bishop Museum, Honolulu: 71-128.
- MORAT P., JAFFRÉ T., VEILLON J.-M. & MACKEE H. S. 1986. — Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4<sup>e</sup> sér., sect. B, *Adansonia* 8 (2): 133-182.
- MORAT P., JAFFRÉ T. & VEILLON J.-M. 2001. — The flora of New Caledonia's calcareous substrates. *Adansonia*, sér. 3, 23 (1): 107-129.
- QUANTIN P. 1972-1978. — *Archipel des Nouvelles-Hébrides: sols et quelques données du milieu naturel*. ORSTOM, Paris, cartes et notices.
- SCHMID M. 1973. — *Flore des Nouvelles Hébrides*. Rapport multigraphié. ORSTOM, Nouméa, 54 p.
- SCHMID M. 1975. — La flore et la végétation de la partie méridionale de l'Archipel des Nouvelles Hébrides. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 272: 329-342.
- TAKHTAJAN A. 1986. — *Floristic Regions of the World*. University of California Press, Berkeley, 522 p.
- THORNE R. F. 1963. — Biotic distribution patterns in the tropical Pacific, in GRESSIT J. L. (ed.), *Pacific Basin Biogeography: a Symposium*. Bishop Museum, Honolulu: 311-350.
- VAN BALGOOY M. M. J. 1971. — Plant geography of the Pacific. *Blumea* suppl. vol. 6: 1-22.

Soumis le 2 septembre 2005;  
 accepté le 10 mai 2006.