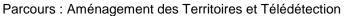


Master Ecologie

Mention : Biodiversité, Ecologie et Evolution





Evaluation des patrons de rareté des arbres dans les forêts de Nouvelle-Calédonie

Par Chloé Delassus



Stage de Master 2 encadré par Philippe Birnbaum et Thomas Ibanez

Soutenu le 17 septembre 2018

Institut Agronomique Néo-Calédonien (IAC)

Unité Mixte de Recherche

botAnique et Modélisation de l'Architecture des Plantes (UMR-AMAP) Institut de Recherche pour le Développement (IRD)

98800 Nouméa

Nouvelle-Calédonie









Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Thomas Ibanez pour son encadrement de qualité, sa disponibilité et son investissement tout au long de ce stage portant sur une thématique passionnante. Merci pour son aide précieuse et sa patience qui m'ont permis de renouer avec R. Merci pour son soutien et son aide dans la rédaction de ce rapport.

Je tiens également à remercier Philippe Birnbaum, pour m'avoir permis de réaliser ce stage passionnant dans un cadre exceptionnel. Mais également pour sa pédagogie, pour le temps qu'il m'a consacré et pour tous ses conseils pertinents aussi bien pour les analyses que pour la rédaction du mémoire. Merci de m'avoir éclairée et enrichie, à travers nos discussions, sur le fonctionnement et les phénomènes de distributions des arbres, en Nouvelle-Calédonie et ailleurs.

Merci à Grégoire Blanchard, doctorant à l'IAC, pour la place faite dans son bureau.

Enfin, merci aux membres de l'IAC et de l'UMR AMAP, pour leur accueil et leur bonne humeur quotidienne.

Sommaire

R	eme	erciements	2
L	iste	des cartes	4
L	iste	des figures	4
L	iste	des tableaux	4
L	iste	des annexes	5
Ρ	rés	entation de la structure d'accueil	6
1.	. 1	ntroduction	7
	1.1	Une distribution inégale de la biodiversité	7
	1.2	2. La « rareté », un concept complexe	7
	1.3	Pourquoi certaines espèces sont-elles « rares » ?	8
	1.4	La « rareté » en Nouvelle-Calédonie	9
	1.5	5. Objectifs	9
2.	. 1	Matériel et méthode1	0
	2.1	Site d'étude1	0
	2.2	2. Le jeu des données d'abondances1	1
	2.3	3. Le jeu de données d'occurrences1	2
	2.4	l. Paramètres de rareté1	2
	2.5	5. Analyse des patrons de distribution1	4
	2.6	S. L'effet du type de dispersion et du groupe taxonomique sur la distribution1	5
	2.7	7. Classification de la « rareté » : méthode de Rabinowitz1	6
	2.8	3. Représentation cartographique de la « rareté »1	7
3.	. F	Résultats1	7
	3.1	Le jeu de données1	7
	3.2	2. Patrons de rareté des plantes des forêts néo-calédoniennes1	8
	3.3	3. Influence du type de dispersion et du groupe taxonomique2	20
	3.4	Les sept classes de rareté de Rabinowitz2	23
	3.5	5. Distribution géographique de la rareté2	<u>'</u> 4
4.	. [Discussion2	<u>2</u> 5
С	ond	clusion et perspectives3	3 1
		rences	
		exes3	

Liste des cartes

Carte.1. Carte de présentation générale de la Nouvelle-Calédonie
Carte.2. Pression d'observation sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie
Carte.3. Carte de distribution de la « rareté 4567 » sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie
Liste des figures
Fig.1. Représentation des aires de distribution géographique (EOO)
Fig.2. ACP sur l'ensemble des variables bioclimatiques et représentation de deux niches climatiques
Fig.3. Diagramme triangulaire des zones de vie de Holdridge
Fig.4. Modèle linéaire entre l'aire de distribution géographique et la taille de la niche climatique
Fig.5. Corrélation entre le logarithme de l'abondance locale maximale et l'aire de distribution géographique
Fig.6. Modèle linéaire entre l'aire de distribution géographique et le logarithme du nombre d'occurrences, avec ajout des variables « type de dispersion » (a) et « groupe taxonomique » (b)
Fig.7. Modèle linéaire entre la taille de la niche climatique et le logarithme du nombre d'occurrences, avec ajout des variables « type de dispersion » (a) et « groupe taxonomique » (b)
Fig.8. Modèle linéaire généralisé entre le logarithme de l'abondance locale maximale et l'aire de distribution géographique, avec ajout des variables « type de dispersion » (a) et « groupe taxonomique » (b)
Fig.9. Représentation graphique de la répartition des espèces dans chacune des huit catégories de la classification de Rabinowitz
Fig.10. Modèle linéaire entre le nombre d'espèces rares et le logarithme du nombre d'occurrences total comptabilisé dans chaque maille
Liste des tableaux
Tableau.1. Principe de la classification de Rabinowitz en huit catégories (une catégorie commune et sept classes de rareté)
Tableau.2. Répartition des espèces en pourcentage dans les différentes catégories de la classification de Rabinowitz

Liste des annexes

Annexe Rabinowi		•	•					
Annexe rareté					•			

Présentation de la structure d'accueil



L'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), créé en 1999, est un organisme de recherche public local, original et unique en Nouvelle-Calédonie. Il a pour missions de contribuer au développement rural du pays dans les domaines agronomiques, protection de l'environnement et maintien des populations rurales dans la perspective d'un développement durable. Afin de répondre à ces enjeux majeurs, l'IAC décline et organise ses recherches autour de trois grands axes : la connaissance et l'amélioration des agrosystèmes pour une agriculture durable, la diversité biologique et fonctionnelle des écosystèmes terrestres pour un environnement préservé et de nouvelles ruralités et un destin commun pour un espace rural vivant.

Présent sur les 3 provinces (Province Nord, Province Sud et Province des îles Loyautés), l'IAC dispose de 7 sites, pour une centaine d'employés. Des partenariats sont effectifs avec de nombreux organismes de recherches, tels que l'IRD (l'Institut de Recherche pour le Développement), le CIRAD (Centre International de Coopération en Recherche Agronomique pour le Développement) ou encore l'UMR AMAP (Unité Mixte de Recherche – botAnique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations).

Ce stage de master portant sur l'évaluation des patrons de rareté des arbres des forêts néocalédoniennes, s'inscrit dans le cadre du projet COGEFOR (COnnaissances et outils pour la GEstion conservatoire des FORêts naturelles en Province Nord), cofinancé par la Province Nord, le CIRAD et l'IAC pour une durée de 3 ans (2016 – 2019). L'objectif de ce projet est de mettre à disposition des services de conservation, un système d'information environnemental (SIE) dédié à la gestion opérationnelle des habitats forestiers.

1. Introduction

1.1. Une distribution inégale de la biodiversité

La distribution de la biodiversité à la surface de la terre est spatialement hétérogène. Nous observons notamment un gradient latitudinal de la diversité qui augmente depuis les pôles vers les tropiques pour atteindre une diversité maximale dans les forêts tropicales humides (Gaston, 1996). Dans ces écosystèmes, les communautés d'arbres présentent souvent des structures oligarchiques, c'est-à-dire que la plupart des espèces y sont « rares » et que seules quelques espèces dominent (Pitman et al., 2001). Cette oligarchie a notamment été mesurée dans les forêts de l'Amazonie, où 227 espèces hyper-dominantes parmi 16 000 espèces représentent 50 % de tous les arbres de la forêt alors que les 11 000 espèces les plus rares ne représentent que 0,12% des arbres (ter Steege et al., 2013). Le phénomène d'oligarchie constitue un challenge pour la gestion et la conservation de la biodiversité, en raison du nombre important d'espèces « rares » qui peuvent également être vulnérables (Gaston, 1994). Il est ainsi important de bien définir le concept de la « rareté » des espèces et de mieux comprendre les processus sous-jacents à cette « rareté » afin de planifier au mieux les actions de conservations.

1.2. La « rareté », un concept complexe

Il n'existe pas de définition ou de mesure universelle de la rareté. Selon Reveal (1981), une espèce est dite « rare » lorsqu'elle est représentée par peu d'individus ou présente dans une aire géographique restreinte en comparaison à d'autres espèces comparables. Mais cette définition est incomplète et difficile à mesurer sur le terrain. La rareté d'une espèce peut en effet être définie par d'autres paramètres tels que la spécificité de l'habitat (Usher 1986, Gaston 1994). La classification de Rabinowitz (1986) en sept formes de rareté basée sur la densité de population, la distribution géographique et la spécificité de l'habitat est plus complète et plus utilisée (e.g. Goerck J.M, 1997, Pitman et al., 1999, Broennimann et al., 2005, Caiafa et al., 2010).

La densité de la population est une des principales mesures quantitatives pour définir la rareté. Elle peut être caractérisée de différentes façons : par l'abondance relative moyenne de l'espèce dans les communautés (Verberk et al., 2010), par son abondance maximale (Caiafa et al., 2010) ou encore par le rang moyen de l'espèce dans le classement des espèces par ordre d'abondance (Arellano et al., 2014). Cependant, une espèce rare à l'échelle de la communauté n'est pas forcement rare à l'échelle d'un territoire (Margules et al., 1981, Murray et al., 2004). C'est ainsi que d'autres auteurs utilisent l'index H (Hirsch, 2005) qui combine l'abondance locale et la fréquence d'observation sur un territoire (Arellano

et al., 2014). Plus l'espèce est fréquente à l'échelle du territoire et abondante à l'échelle locale, plus la valeur H est élevée.

L'étendue de la distribution géographique d'une espèce constitue un critère clef pour évaluer le territoire occupé par une espèce (Gaston et al., 2009). Parmi les méthodes utilisées, l'EOO (« extent of occurrence »), représente l'aire du polygone convexe qui englobe les occurrences connues de l'espèce. Elle est notamment utilisée pour calculer l'aire d'occupation d'une espèce dans le cadre des évaluations de la liste rouge de l'IUCN (IUCN, 2012). Cependant cette valeur est toujours surévaluée puisqu'elle considère que les occurrences les plus périphériques délimitent un espace contigu dans lequel l'espèce est présente.

La spécificité de l'habitat ou l'étendue de la niche environnementale d'une espèce exerce une influence sur le patron de rareté (Boulangeat et al., 2012). Si certaines espèces dites généralistes sont capables de se développer à travers une large gamme de conditions environnementales (supportent par exemple de fortes amplitudes altitudinales, thermiques, de fortes amplitudes de précipitations ou des types de sols très diversifiés), d'autres dites spécialistes présentent au contraire des exigences environnementales beaucoup plus strictes (Devictor et al., 2008). L'étendue de la niche environnementale constitue ainsi la diversité maximale d'habitats qu'une espèce peut potentiellement occuper (= niche fondamentale) (Hutchinson, 1957). Par exemple, l'espèce *Gyrocarpus americanus* (Hernandiaceae) a une distribution pantropicale (niche fondamentale) alors qu'en Nouvelle-Calédonie, la population est confinée aux quelques zones calcaires (niche réelle).

Ces trois composantes (densité de la population, étendue de la distribution géographique et spécificité de l'habitat) définissant la rareté ne sont pas indépendantes. Généralement, l'abondance locale d'une espèce est positivement corrélée à son aire de distribution géographique (Brown, 1984). Cette relation a été observée pour plusieurs groupes d'organismes (Brown, 1984, Gaston, 1997), dans des habitats distincts (Gaston et al., 1998), et à différentes échelles spatiales (Gaston et al., 1996). Cependant, ces trois composantes de la rareté sont fortement dépendantes de la pression d'observation et de l'échelle spatiale considérée (Margules et al., 1981, Murray et al., 2004, Verberk et al., 2010).

1.3. Pourquoi certaines espèces sont-elles « rares » ?

Les processus dirigeant la rareté des espèces restent peu connus. Pourquoi certaines espèces sont-elles rares et d'autres abondantes? Thompson (1999) suggère que les espèces rares se différencient des espèces communes par des variations de traits fonctionnels notamment ceux traduisant la capacité des diaspores à se disperser loin de

leurs sources. En effet, la capacité de dispersion d'une espèce affecte sa distribution spatiale, et elle dépend en premier lieu du mode de dispersion. Le mode de dispersion (en forêt, principalement anémochorie, zoochorie ou barochorie) peut être déterminé par la structure de la diaspore (forme, poids, appendice de dispersion). Par exemple, les espèces dispersées par le vent ont des graines légères ou des structures spéciales pour « voler » (ailettes ou poils). La capacité de dispersion est positivement corrélée à l'aire de distribution géographique (Thompson et al., 1999). Par exemple, Peat et Fitter (1994) ont montré que parmi les espèces d'angiospermes (herbacées et ligneuses) inventoriées à travers toute l'Angleterre, les espèces anémochores avaient des aires de distribution géographiques plus restreintes que les espèces ayant des mécanismes de dispersion non spécialisés. A l'inverse, Kelly (1994) a travaillé sur la flore tropicale Vénézuélienne (herbacées et ligneuses) en forêt humide d'altitude et a montré que les espèces anémochores étaient plus largement distribuées géographiquement que les espèces zoochores. Barrington (1993) a quant à lui, montré que le groupe taxonomique des fougères était relativement abondant et commun dans les zones tropicales, en raison de leurs petites graines transportées par le vent sur de longues distances (Korall et al., 2014). Une espèce ayant une faible capacité de dispersion est nécessairement contrainte dans sa distribution géographique, mais cela n'interfère pas avec son abondance locale.

1.4. La « rareté » en Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie constitue un territoire privilégié pour étudier les patrons de rareté. En effet, du fait de son caractère insulaire et de son fort taux d'endémisme (Morat et al., 2012), l'étendue géographique des espèces est par définition limitée par le territoire. Une dominance oligarchique comparable aux forêts continentales amazoniennes est observée dans les forêts de Nouvelle-Calédonie (Ibanez et al. 2014), avec moins de 20% des espèces d'arbres qui représentent plus de 50% des occurrences connues (Birnbaum et al., 2015). A l'opposé, plus de 20% de la flore vasculaire est micro-endémique, c.-à-d. restreinte à moins de trois localités (Wulff et al., 2013). Ces études suggèrent que les espèces d'arbres néocalédoniennes ont globalement de larges niches environnementales et des répartitions géographiques restreintes. Ces caractéristiques pourraient être dues à une capacité de dispersion réduite notamment en raison de la faible représentation de la faune sauvage.

1.5. Objectifs

Le premier objectif de cette étude est de comparer les principaux patrons de « rareté » des arbres des forêts néo-calédoniennes à ceux observés dans d'autres régions tropicales. Nous avons ainsi testé l'hypothèse selon laquelle l'abondance locale des espèces est positivement

corrélée à l'étendue de la distribution géographique et à l'étendue de la niche environnementale.

Le second objectif est de comprendre l'origine de ces patrons de rareté en testant si ces patrons diffèrent en fonction des syndromes de dispersion (anémochore, barochore, zoochore) des espèces et de leurs groupes taxonomiques (fougère, gymnosperme, monocotylédone, dicotylédone, angiosperme basale). Nous posons l'hypothèse que les espèces anémochores (dispersion par le vent) auront des aires de distribution géographiques et des niches environnementales plus grandes que les espèces barochores ou zoochores.

Enfin nous avons proposé une classification et une cartographie de la « rareté » des plantes des forêts néo-calédoniennes en prenant en compte les trois composantes majeures de la rareté : l'étendue de la distribution géographique, la spécificité d'habitat et la densité des populations.

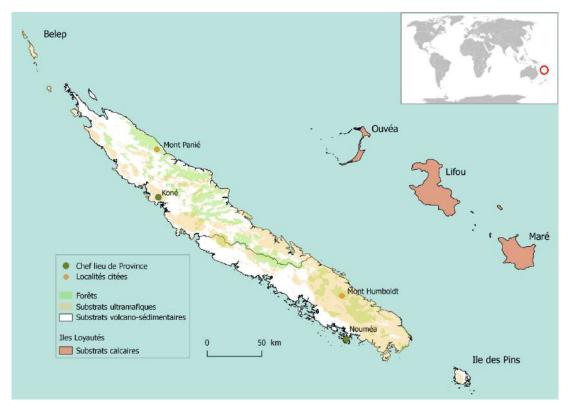
2. Matériel et méthode

2.1. Site d'étude

La Nouvelle-Calédonie est un archipel situé dans le sud-ouest de l'océan Pacifique (20-23°S, 164-167°E) à environ 1 500 km à l'est de l'Australie et 2 000 km au nord de la Nouvelle-Zélande. Il est constitué d'une île principale appelée Grande Terre (de 16 890 km²), prolongée au nord par les îles Belep et au sud par l'île des Pins, des îles Loyautés (Ouvéa, Lifou, Maré et Tiga), et de quelques îlots volcaniques et récifs coralliens inhabités.

La Grande Terre mesure environ 400 km de long et 50 km de large et est orientée du nord-ouest au sud-est. Elle est traversée sur toute sa longueur par une chaîne de montagnes centrale culminant à 1628 m pour le Mont Panié au nord, et à 1618 m pour le Mont Humboldt au sud. La Grande Terre présente un gradient climatique prononcé. La côte-est exposée aux alizés est humide. La côte ouest sous le vent a un climat plus sec qui convient aux derniers fragments de forêt sèche. Les précipitations annuelles moyennes varient de 800 mm.an⁻¹ le long de la côte ouest à 4 500 mm.an⁻¹ à travers la chaîne de montagnes centrale. La nature et la diversité des sols de Nouvelle-Calédonie est unique dans le Pacifique sud. Trois principaux types de substrats dominent dans l'archipel : les substrats sur roches ultramafiques dans la moitié sud et sur plusieurs petits massifs de la côte ouest de la Grande Terre, les substrats volcano-sédimentaires sur toute la partie nord de la Grande Terre et les substrats calcaires majoritairement distribués dans les îles

Loyautés (Carte. 1). Cette étude porte uniquement sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie.



Carte.1. Carte de présentation générale de la Nouvelle-Calédonie

2.2. Le jeu des données d'abondances

En 2005, un réseau de parcelles permanentes NC-PIPPN (*New Caledonian Plant Inventories and Permanent Plot Network*) a été mis en place. NC-PIPPN compte aujourd'hui 276 parcelles de 0,04 ha (20 m x 20 m), et 19 parcelles d'1 ha (100 m x 100 m) dans lesquels tous les arbres avec un diamètre à hauteur de poitrine (DBH) respectivement ≥ 5 cm et 10 cm ont été inventoriés. Les parcelles sont distribuées sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie entre 5 − 1 292 m d'altitude, entre 1 548 mm et 3 516 mm de précipitations annuelles et en nombre équivalent sur les deux substrats principaux : ultramafique (UM) et non ultramafique (non UM). Ce réseau agrège des données permettant la caractérisation structurale (densité de tiges, aire basale) et floristique (composition, richesse spécifique et dissimilarité) des arbres (Ibanez et al., 2014, 2017).

Afin d'homogénéiser les données, nous n'avons conservé que les individus avec un DBH ≥ 10 cm des parcelles de 0,04 ha, et nous avons sous échantillonné les parcelles d'1 ha avec des sous parcelles de 0,04 ha. Au total, le jeu des données utilisées à partir du réseau de parcelles comprend 14 387 individus de DBH ≥ 10 cm répartis dans 295 parcelles de 0,04 ha.

2.3. Le jeu de données d'occurrences

Nous avons analysé les patrons de rareté pour toutes les espèces d'arbres, de palmiers ou de fougères arborescentes en capacité d'atteindre un DBH ≥ à 10 cm dans le réseau NC-PIPPN. Nous avons exclu les lianes et les espèces introduites de l'analyse.

Ce jeu de données d'occurrences a été compilé à partir de différentes sources de données : (i) le réseau de parcelles permanentes NC-PIPPN, (ii) les spécimens de l'herbier de la Nouvelle-Calédonie (IRD-NOU), (iii) et des observations issues d'inventaires non publiées (Birnbaum et al., 2015). Chaque occurrence est caractérisée par un nom de taxon conforme au référentiel taxonomique Florical (Morat et al., 2012) et par des coordonnées géographiques. Concernant certaines occurrences issues de l'herbier, qui peuvent avoir un géo-référencement réalisé à posteriori (notamment pour les spécimens les plus anciens), nous avons conservé les seules occurrences pour lesquels l'altitude indiquée sur les échantillons et l'altitude extraite d'un Modèle Numérique de Terrain (MNT, 50 m de résolution) présentait une différence < 50 m. Finalement chaque occurrence a été attribuée à un type de substrat simplifié en deux classes (UM ou non UM) extrait à partir de la carte des massifs péridotites issue de la DIMENC (au 1:1000000, www.georep.nc).

2.4. Paramètres de rareté

La rareté des espèces a été évaluée en considérant trois paramètres : l'aire de distribution géographique, la taille de la niche environnementale et l'abondance locale maximale.

2.4.1. Aire de distribution

L'aire de distribution de chaque espèce a été compilée selon l'EOO, « Extent of occurrence » utilisé par l'IUCN pour évaluer la vulnérabilité des espèces (IUCN, 2012). L'EOO a été compilé à partir des données d'occurrences avec la fonction EOO.computing du logiciel R (package 'ConR': Computation of Parameters Used in Preliminary Assessment of Conservation Status). L'EOO correspond au polygone convexe englobant l'ensemble des occurrences connues d'une espèce sur la Grande Terre (Fig. 1).

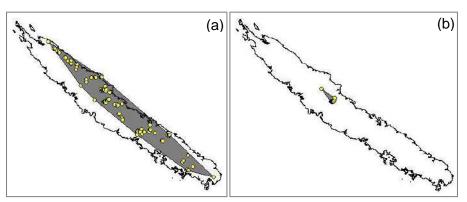


Fig.1. Représentation des aires de distribution géographique (EOO) de Burretiokentia vieillardii (a) et Acropogon aoupiniensis (b). Les points jaunes représentent les occurrences connues et les polygones gris l'EOO.

2.4.2. Etendue de la niche climatique

L'étendue de la niche climatique a été calculée à partir des variables bioclimatiques issues des données CHELSA (http://chelsa-climate.org/bioclim/) à 1 km de résolution spatiale extraites pour chaque occurrence. Dans un premier temps, nous avons réalisé une ACP (Analyse en Composante Principale) sur l'ensemble de ces variables puis conservé les deux premiers axes de l'ACP qui expliquent plus de 75 % de la variance (Fig. 2). L'étendue de la niche climatique a ensuite été calculée pour chaque espèce de la même manière que l'EOO mais à partir des coordonnées sur les deux premiers axes de l'ACP (Fig. 2).

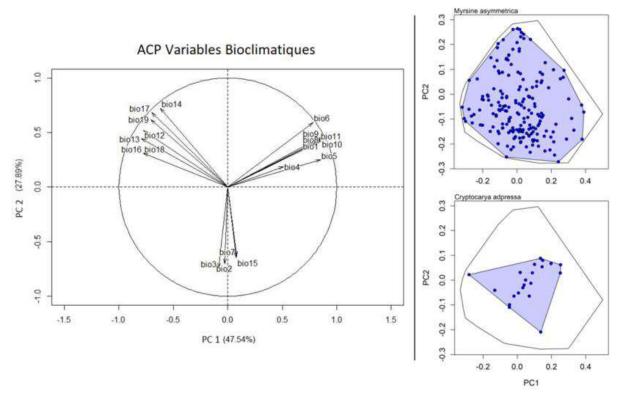


Fig.2. ACP sur l'ensemble des variables bioclimatiques (19 variables relatives aux températures et précipitations) et exemple de représentations des niches climatiques pour deux espèces d'arbres : *Myrsine asymmetrica* (large niche) et *Cryptocarya adpressa* (petite niche). Les points bleus représentent les occurrences connues, le polygone bleu représente l'étendue de la niche climatique de l'espèce tandis que le polygone noir représente la niche climatique cumulée des 693 espèces d'arbres.

2.4.3. Spécificité d'habitat

Pour chaque espèce nous avons identifié les types d'habitats à partir des grandes zones de vie (Holdridge, 1967). Les « zones de vie » de Holdridge sont définies à partir de trois paramètres environnementaux (précipitations annuelles, températures annuelles et potentiel d'évapotranspiration) et ont été utilisées pour affecter à chaque occurrence un type d'habitat spécifique (Fig. 3). Combiné à la variable « type de substrat », l'habitat de chaque occurrence est défini selon six catégories (« dry forest UM », « dry forest non UM », « moist forest UM », « moist forest non UM », « wet forest UM » et « wet forest non UM »

correspondant respectivement aux forêts sèches, forêts semi-humides et forêts humides sur substrat UM ou non UM).

2.4.4. Taille de population

Afin de caractériser la densité de la population, nous avons calculé, pour chaque parcelle, l'abondance relative des espèces. L'abondance relative représente le nombre d'individus par espèce et par parcelle divisé par le nombre total d'individus dans la parcelle. Nous avons ensuite calculé la fréquence relative des espèces, qui représente le nombre de parcelles dans lesquelles l'espèce a été observée, divisé par le nombre total de parcelles. Nous avons également calculé l'index H pour chaque espèce. Cependant, les premiers résultats obtenus n'étant pas significatifs avec ces différents indices, nous avons choisi d'utiliser l'abondance maximale locale qui représente le nombre maximum d'individus par espèce dans les parcelles. L'abondance maximale locale est l'indice le plus employé dans les classifications d'espèces en classes d'abondances (Pitman et al., 1999, Caiafa et al., 2010). Preston (1962) est d'ailleurs le premier à proposer l'utilisation de cet indice pour échantillonner les individus isolés dans les forêts.

2.5. Analyse des patrons de distribution

Afin d'évaluer les patrons de rareté des plantes des forêts néo-calédoniennes, nous avons analysé les relations entre les trois variables impliquées dans la détermination de la rareté : la distribution géographique, la taille de la niche climatique et l'abondance locale. L'objectif est d'évaluer les corrélations entre les trois composantes de la rareté dans le but de les comparer avec les patrons de distribution reportés dans la littérature. Dans un premier temps, nous avons étudié la corrélation entre l'aire de distribution géographique d'une espèce et la taille de sa niche climatique. Pour cela nous avons utilisé un modèle linéaire (lm) après avoir vérifié les conditions de validité du modèle (normalité des résidus et homoscédasticité). Dans un second temps, nous avons analysé la corrélation entre

l'abondance locale maximale d'une espèce et sa distribution géographique. La variable « abondance locale max » ne suivant pas une distribution normale, nous avons travaillé sur le logarithme de l'abondance locale maximale et construit un modèle linéaire généralisé (glm) entre ces deux variables, suivant une loi de Poisson (fonction de lien = « log »).

2.6. L'effet du type de dispersion et du groupe taxonomique sur la distribution

Afin de comprendre les processus sous-jacents aux patrons de rareté observés, nous avons analysé comment ces derniers variaient en fonction des types de dispersion et des groupes taxonomiques des espèces. Pour cela, nous avons testé si, pour les modèles décrits précédemment, l'ordonnée à l'origine variait significativement en fonction du type de dispersion ou du groupe taxonomique.

Les informations concernant le type de dispersion des espèces étaient pour la majorité répertoriées dans une base de données. Les informations manquantes ont été complétées par différents collègues botanistes de l'UMR-AMAP. Pour chaque espèces, le type de dispersion a été défini selon trois types principaux : les espèces anémochores (dispersion par le vent), les espèces zoochores (dispersion par les animaux) et les espèces barochores (dispersion par la gravité). Par ailleurs, nous avons distingué cinq groupes taxonomiques : les fougères, les gymnospermes, les monocotylédones, les dicotylédones et enfin les angiospermes basales, déterminés à partir de la taxonomie des espèces.

Nous avons d'abord construit un modèle linéaire entre l'EOO et le nombre d'occurrences uniques (nombre d'individus hors doublons comptabilisés pour chaque espèce au sein de la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie). Ce modèle nous permet d'évaluer l'influence que peut avoir le nombre d'occurrences sur les valeurs d'EOO. Et nous avons testé l'effet de l'ajout de la variable « type de dispersion » ou « groupe taxonomique » sur ce modèle, via un test ANOVA (Analysis of variance). Cette première analyse nous renseigne sur l'effet du type de dispersion ou du groupe taxonomique sur la taille de l'aire de distribution géographique.

Nous avons procédé de la même manière pour analyser la relation entre la taille de la niche climatique et le nombre d'occurrences uniques, afin d'évaluer l'effet des deux variables ajoutées au modèle sur la taille de la niche climatique.

En reprenant le modèle construit entre l'abondance locale maximale et la distribution géographique décrit ci-dessus, nous avons également testé l'effet de la variable « type de dispersion » ou « groupe taxonomique » sur l'abondance locale maximale. Sur cette relation, nous avons également étudié l'effet de la variable « DBH max de l'espèce » de manière à

prendre en compte le potentiel biais d'échantillonnage lié au seuil minimal de DBH. En effet, nous émettons l'hypothèse qu'une espèce ayant un DBH max proche de 10 cm sera plus rarement inventoriée dans les parcelles, alors qu'elle est peut-être abondante dans les classes de DBH inférieures.

2.7. Classification de la « rareté » : méthode de Rabinowitz

Nous avons proposé une classification de la rareté des espèces étudiées en suivant la classification de Rabinowitz (Rabinowitz, 1986). Cette méthode permet de classer les espèces en huit catégories, dont sept formes de rareté, qui sont évaluées en fonction de l'étendue de la distribution géographique, la spécificité de l'habitat et la densité des populations (Tableau. 1).

Tableau.1. Principe de classification de Rabinowitz en huit catégories (une catégorie commune et sept formes de rareté)

Distribution géographique	Etendue		Restreinte		
Spécificité d'habitat	Large Etroite		Large Etroi		
Grande population Petite population	Commune Forme 1	Forme 2 Forme 3	Forme 4 Forme 5	Forme 6 Forme 7	

L'étendue de la distribution géographique a été évaluée à partir des valeurs d'EOO, la densité de la population a été étudiée à partir des valeurs d'abondances locales maximales, et la spécificité de l'habitat a été définie à partir des « zones de vie » définies par Holdridge couplées aux principaux types de substrats néo-calédoniens.

Étant donné que cette classification est basée sur des valeurs seuils pour chacun des trois axes, nous avons évalué la répartition des espèces dans les 8 catégories en faisant varier la valeur de ces seuils. Pour l'aire de distribution géographique, nous avons analysé sept seuils différents : 50 km², 100 km², 1 000 km², 2 000 km², 4 000 km², 8 000 km², 16 000 km². Nous considérons qu'une espèce est rare si son aire de distribution géographique est ≤ à ces valeurs seuils. Pour le seuil de densité de la population, comme dans les différentes études ayant utilisé cette méthode (Pitman et al., 1999, Caiafa et al., 2010), nous avons considéré qu'une espèce est rare si son abondance maximale n'excède pas 1 individu par parcelle. Enfin, nous avons considéré qu'une espèce était spécifique à un seul habitat si une proportion élevée de ses occurrences provenait d'un même habitat. Nous avons fait varier ce seuil de 50 − 100 % avec un pas de 5 %.

2.8. Représentation cartographique de la « rareté »

Nous avons représenté la rareté des arbres de Nouvelle-Calédonie en suivant une méthode de cartographie par carroyage, ce qui apporte une meilleure approche visuelle des informations (Langlois et al., 1998). Le carroyage est une méthode de rassemblement et de traitement de données, consistant à quadriller une surface par un maillage régulier à motifs carrés, et de traiter les informations de la carte au sein de chaque maille. Nous avons utilisé une maille à 2 500 m * 2 500 m. Cette méthode de cartographie est plus largement utilisée en Nouvelle Calédonie pour la gestion du territoire et notamment pour la défense de la forêt contre les incendies (http://carto.dfci.georep.nc). Une grille recouvrant l'ensemble de la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie a été générée via la fonction « Grille Vecteur » du logiciel QGis 2.14. Nous avons, sur une première représentation cartographique, comptabilisé le nombre total d'observations (NC-PIPPN + IDR-NOU + inventaires non publiés) pour chaque cellule de la grille. Cette première carte procure une vue d'ensemble de la pression d'observation sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie. Sur une seconde carte, nous avons combiné les quatre formes extrêmes de rareté liées à une aire de distribution géographique restreinte, issues de la classification de Rabinowitz (Formes 4, 5, 6 et 7), et nous avons calculé le nombre d'espèces rares présentes dans chaque cellule.

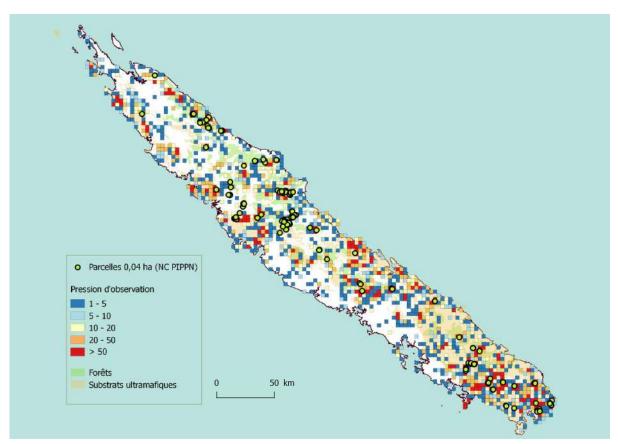
3. Résultats

3.1. Le jeu de données

Le jeu de données comprend 51 440 occurrences représentant 693 espèces d'arbres. Les familles les plus représentées sont les Myrtacées (80 espèces), les Sapotacées (45 espèces) et les Cunoniacées (37 espèces). Les 5 groupes taxonomiques ne sont pas représentés de façon équivalente, avec une large dominance des dicotylédones (592 espèces, 44 435 individus) et une minorité de fougères (9 espèces, 586 individus). Les espèces zoochores sont les plus représentées (586 espèces, 43 411 individus), suivies des espèces anémochores (93 espèces, 7 420 individus) et des espèces barochores (14 espèces, 609 individus). La répartition des espèces sur les différents types de substrats est équilibrée avec 177 espèces distribuées uniquement sur les substrats ultramafiques, 159 espèces sur les deux types de substrats. L'habitat le mieux représenté dans notre jeu de données correspond à la forêt semi humide avec 34 454 occurrences. L'espèce Nothofagus balansae représente l'espèce la plus abondante localement. Et les espèces Styphelia cymbulae, Hibbertia pancheri et Polyscias dioica sont les espèces ayant le plus grand

nombre d'occurrences uniques, représentées respectivement par 362, 370 et 382 occurrences. Finalement, 142 espèces des 693 (i.e. 20%) représentent 50% des occurrences.

A l'échelle de la Grande-Terre, la distribution des occurrences est hétérogène et très incomplète puisque 72 cellules de la grille (soit 2,6 %) contiennent à elles-seules plus de 50% des occurrences tandis que 1 483 cellules de la grille ne contiennent aucune occurrence. Cette distribution révèle que 9 268 km² de la Grande-Terre (soit 54 %) ne sont couverts par aucune donnée (Carte. 2).



Carte.2. Pression d'observation sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie

3.2. Patrons de rareté des plantes des forêts néo-calédoniennes

L'aire de distribution géographique (EOO) des espèces s'étale entre 5 km² pour *Kentiopsis magnifica* et 16 769 km² pour *Denhamia fournieri*. La niche climatique des espèces recouvre entre 0,6 % (*Guettarda speciosa*) et 86 % (*Dysoxylum rufescens*) de la niche cumulée des arbres. La relation linéaire entre l'aire de distribution géographique et la taille de la niche climatique est significativement positive (R² =0,48, p-value < 0,001). Les espèces ayant une

petite aire de distribution géographique ont donc une niche climatique significativement plus petite (Fig. 4). Cependant, quelques espèces sortent nettement de cette relation linéaire. Parmi ces espèces, *Drypetes deplanchei* a par exemple une aire de distribution géographique plus étendue que le modèle ne le prédit au regard de l'étendue de sa niche environnementale. A l'inverse, l'espèce *Cunonia pterophylla* a une aire de distribution géographique plus restreinte que celle prédite par le modèle linéaire.

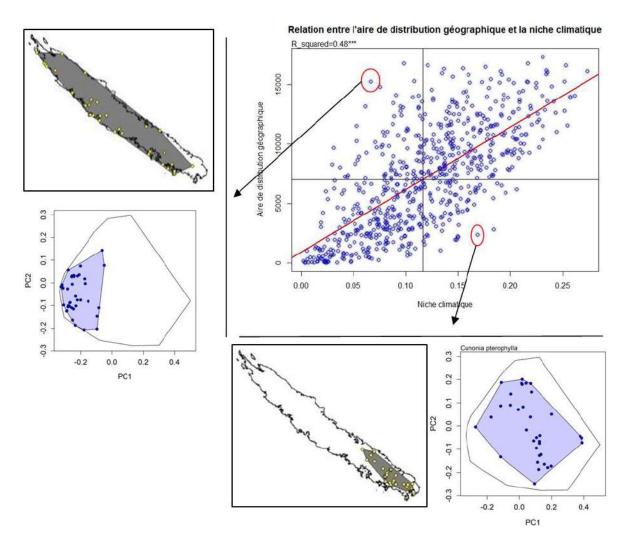


Fig.4. Modèle linéaire entre la distribution géographique et la taille de la niche environnementale. Le R² désigne le pourcentage d'explication de la variance et les astérisques (***) indiquent la significativité de la relation au seuil de P-value < 0,001. Sur la gauche est présentée la taille de l'aire de distribution géographique et la taille de la niche climatique de l'espèce *Drypetes deplanchei*, et de l'espèce *Cunonia pterophylla* au dessous.

La taille de la population est de 4,5 individus par parcelle, mais peut varier considérablement au sein d'une espèce, comme par exemple entre 5 individus et 54 individus pour l'espèce *Nothofagus balansae*. Du fait de cette importante variance inter-spécifique, seule la plus grande taille de population (= abondance locale maximale) est retenue dans cette analyse.

Bien que la relation entre l'abondance locale maximale et l'aire de distribution géographique est statistiquement significative (R² = 0,04, p-value < 0,001), le modèle explique peu la variance (Fig. 5). Néanmoins, en considérant les médianes de ces deux variables (logarithme de l'abondance maximale = 1,1 et étendue géographique = 7 010 km²), nous pouvons classer nos espèces selon quatre modalités comptenant un nombre équivalent d'occurrences. Cette classification montre que la médiane ne divise pas les domaines en secteurs de taille équivalente, ce qui indique que le jeu de données est déséquilibré. Dans cette configuration, quatre patrons de distribution peuvent être distingués pour les arbres de la Nouvelle-Calédonie : Les espèces abondantes sur une aire géographique restreinte (Fig. 5a), les espèces abondantes sur une aire géographique étendue (Fig. 5b), les espèces peu abondantes sur une aire géographique restreinte (Fig. 5c) et les espèces peu abondantes sur une aire géographique étendue (Fig. 5d). Les espèces qui appartiennent aux catégories b et c suivent globalement le modèle linéaire qui lie l'abondance locale maximale et l'aire de distribution géographique tandis que les espèces des catégories a et d se distinguent fortement du modèle linéaire.

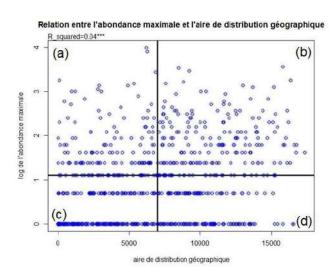


Fig.5. Corrélation entre le logarithme de l'abondance maximale et l'aire de distribution géographique. Les droites noires verticales et horizontales correspondent à la valeur médiane de chacune des variables qui distinguent ainsi quatre modalités (a – d) également représentées.

3.3. Influence du type de dispersion et du groupe taxonomique

3.3.1. La distribution géographique

Globalement le nombre d'occurrences est significativement et positivement corrélé à l'aire de distribution géographique ($R^2 = 0.58$, p-value < 0.001). Cependant, cette relation linéaire est légèrement améliorée en ajoutant le type de dispersion au modèle (test ANOVA, $R^2 = 0.59$, p-value < 0.001). Les espèces anémochores ont une aire de distribution géographique significativement plus petite que les espèces barochores (p-value < 0.01) et que les espèces zoochores (p-value < 0.001) (Fig. 6a). En revanche, l'ajout de la variable « groupes taxonomiques » n'améliore pas la performance du modèle linéaire (Fig. 6b).

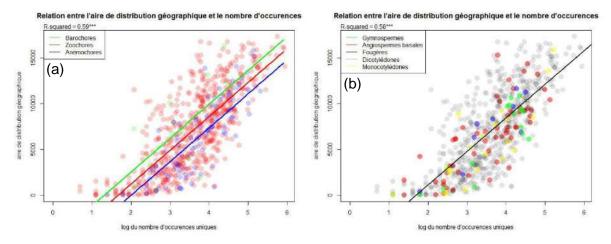


Fig.6. Modèle linéaire entre l'aire de distribution géographique et le logarithme du nombre d'occurrences uniques. Un test ANOVA a permis d'évaluer l'effet de l'ajout des variables « type de dispersion » (a) ou « groupe taxonomique » (b) au modèle. Le R² désigne le pourcentage d'explication de la variance et les astérisques (***) indiquent la significativité de la relation au seuil de P-value < 0,001.

3.3.2. La taille de la niche climatique

Le nombre d'occurrences est significativement et positivement très corrélé à l'étendue de la niche climatique ($R^2 = 0.68$, p-value < 0.001). La variable « type de dispersion » améliore légèrement la performance du modèle (test ANOVA, $R^2 = 0.69$, p-value <0.001). Les espèces anémochores ont une niche climatique significativement plus petite que celle des espèces zoochores (p-value < 0.01) mais non significativement différente de celle des espèces barochores (p-value = 0.22) (Fig. 7a). L'ajout de la variable « groupe taxonomique » améliore aussi le modèle ($R^2 = 0.69$, p-value < 0.001). Les gymnospermes tendent notamment à avoir une niche climatique plus grande que celle des autres groupes taxonomiques (p-value marginalement significative = 0.068) (Fig. 7b).

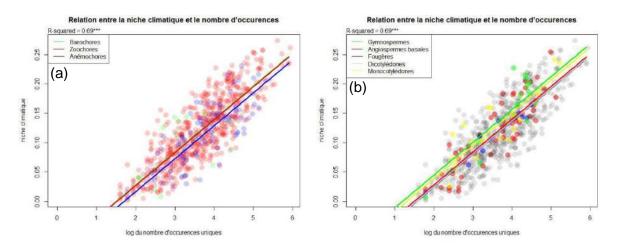


Fig.7. Modèle linéaire entre la taille de la niche climatique et le logarithme du nombre d'occurrences uniques. Un test ANOVA a permis d'évaluer l'effet de l'ajout des variables « type de dispersion » (a) ou « groupe taxonomique » (b) au modèle. Le R-squared désigne le pourcentage d'explication de la variance et les astérisques (***) indiquent la significativité de la relation au seuil de P-value < 0,001.

3.3.3. L'abondance locale

En dépit d'une relation significative peu soutenue entre l'abondance locale et l'aire de distribution géographique, le modèle a été significativement amélioré (AIC plus faible et part de la variance expliquée plus grande) en ajoutant ensemble les variables « DBH max » et « type de dispersion » (Fig. 8a).

	Type de dispersion	DBH max	Type de dispersion +	
			DBH max	
AIC	4815.3	4666.5	4546.4	
R squared	0.10	0.15	0.19	

Les espèces anémochores présentent une abondance maximale significativement plus grande que celle des espèces zoochores (p-value < 0,001) et des espèces barochores (p-value < 0,001).

Nous avons ensuite testé si l'ajout du groupe taxonomique et du DBH max améliorait le modèle reliant l'abondance maximale locale et l'aire de distribution géographique (Fig. 8b).

	Type fonctionnel	DBH max	Type fonctionnel +		
			DBH max		
AIC	4920.7	4666.5	4571.2		
R_squared	0.07	0.15	0.18		

En comparant les AIC et la part de variance expliquée par chacun des modèles, nous constatons que la significativité est meilleure lorsque les deux variables (groupe taxonomique + DBH max) sont ajoutées ensemble. Les fougères et les monocotylédones ont une abondance locale significativement plus grande que celle des autres groupes taxonomiques (p-value < 0,001).

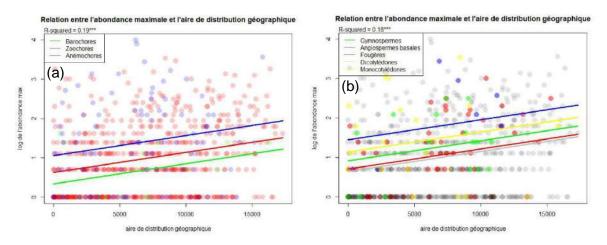


Fig. 8. Modèle linéaire généralisé entre le logarithme de l'abondance locale et l'aire de distribution géographique. Evaluation de l'effet de l'ajout des variables « type de dispersion » et « DBH max » au modèle (a) et des variables « groupe taxonomique » et « DBH max » (b). Le R-squared désigne le pourcentage d'explication de la variance et les astérisques (***) indiquent la significativité de la relation au seuil de P-value < 0,001.

3.4. Les sept classes de rareté de Rabinowitz

Nous avons représenté graphiquement la répartition des espèces dans les huit catégories de la classification de Rabinowitz, pour chacun des seuils de distribution géographique et de spécificité d'habitat (Fig. 9). La catégorie commune varie ainsi de 6 à 462 espèces tandis que la forme 7 varie de 0 à 169 espèces selon les différentes combinaisons de seuils testées. Nous avons décidé afin de déterminer les 7 classes de rareté des espèces néocalédoniennes, de nous arrêter sur les seuils de 1 000 km² pour la distribution géographique (référence dans l'attribution des statuts de conservation IUCN (IUCN, 2012)) et de 75 % pour la spécificité d'habitat (faible variabilité du nombre d'espèces au seuil de 75 % notamment pour la forme 7).

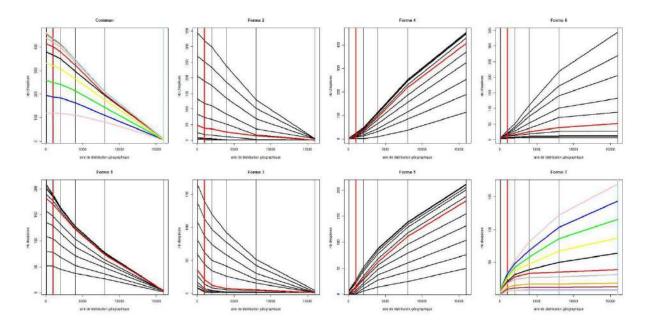


Fig. 9. Représentation de la répartition des espèces dans les 8 catégories différentes de la classification de Rabinowitz, selon les différents seuils de distribution géographique et de spécificité d'habitat. Pour les formes Commun et 7, les droites verticales représentent respectivement les seuils de 50 km² (noir gras), 1 000 km² (rouge) et 16 000 km² (bleu clair), et les courbes de couleurs représentent respectivement les seuils de 50% (rose), 55% (bleu), 60% (vert), 65% (jaune), 70% (noir), 75% (rouge), 80% (gris), 85% (orange), 90% (marron), 95% (violet) et 100% (bleu clair). Pour une meilleure lisibilité, les courbes ont volontairement été laissées en noir pour les autres formes, excepté la courbe rouge, correspondant en seuils de 75%, sélectionné pour l'étude.

En fixant le seuil de distribution géographique à 1 000 km², 90,9 % des espèces (soit 630 espèces) sont considérées comme ayant une aire de distribution géographique étendue et seulement 9,1 % (soit 63 espèces) ont une aire de distribution restreinte (Tableau. 2). La répartition des espèces dans les différentes catégories n'est pas équilibrée puisque 57,8 % (400 espèces) se placent dans la catégorie des espèces communes. Les formes de rareté en lien avec une aire de distribution géographique étendue (formes 1, 2 et 3) regroupent un nombre important d'espèces (respectivement 170, 39 et 21) tandis que les formes de rareté

en lien avec une aire de distribution géographique restreinte (formes 4, 5, 6 et 7) regroupent un nombre beaucoup plus faible d'espèces (respectivement 16, 14, 14 et 19). Les formes 5 et 6 qui conjuguent une étendue géographique restreinte, et, ou une population petite, ou une spécificité d'habitat petite, représentent les formes de rareté les moins fréquentes.

Tableau.2. Répartition des espèces dans les différentes catégories de la classification de Rabinowitz, pour les seuils de 1 000 km² pour l'aire de distribution, 75 % pour la spécificité d'habitat et 1 individu/parcelle pour la taille de la population.

Distribution géographique	Etendue 90.9 %		Restreinte 9.1 %		
Spécificité d'habitat	Large 82.2 %	Etroite 8.7 %	Large 4.3 %	Etroite 4.8 %	
Grande population Petite population	57.8 % Commune 24.5 % Forme 1	5.6 % Forme 2 3 % Forme 3	2.3 % Forme 4 2 % Forme 5	2 % Forme 6 2.8 % Forme 7	

3.5. Distribution géographique de la rareté

Nous avons compilé les 4 formes de rareté les plus extrêmes (Formes 4, 5, 6 et 7) en une classe unique (« rareté 4567 ») que nous avons projeté sur l'espace cartographique (Carte. 3). Cette carte nous montre que des espèces de « rareté 4567 » sont présentes sur une large étendue de la Grande Terre, dans tout type d'habitat et sur tout type de substrat, avec une concentration de la rareté dans la zone du Grand Sud ainsi que sur une petite partie au nord-est. (Voir représentation cartographique de chaque forme de rareté indépendante en Annexe I).

Par ailleurs, nous avons étudié la relation entre le nombre d'espèces rares (« rareté 4567 ») et le logarithme du nombre total d'occurrences comptabilisé dans chaque maille. La relation est significativement et positivement corrélée (R²=0,32, p-value < 0,001) (Fig. 10).

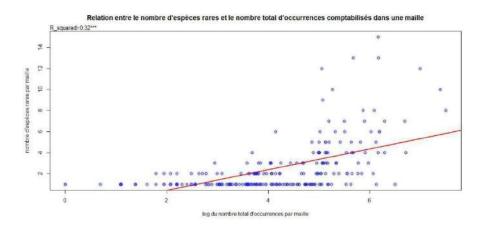
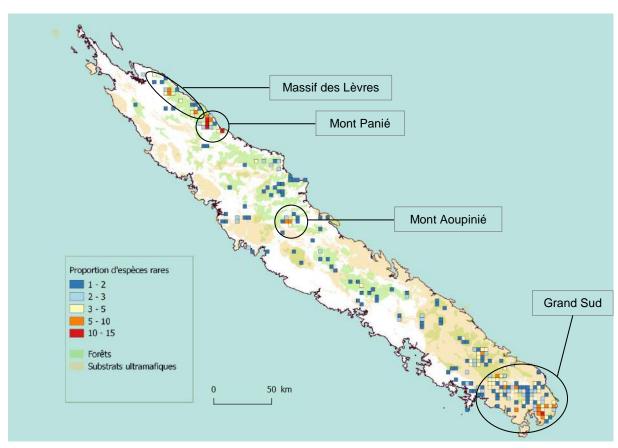


Fig.10. Modèle linéaire entre le nombre d'espèces rares et le logarithme du nombre d'occurrences total comptabilisé dans chaque maille. Le R-squared désigne le pourcentage d'explication de la variance et les astérisques (***) indiquent la significativité de la relation au seuil de P-value < 0,001.



Carte.3. Carte de distribution de la « rareté 4567 » (compilation des formes 4, 5, 6 et 7 de la classification de Rabinowitz). Les cercles noirs représentent les zones de concentration des espèces rares.

4. Discussion

Les trois composantes de la rareté

L'étude de la rareté des espèces constitue un challenge, d'une part parce que la rareté peut être définie selon différents critères (Usher, 1986, Gaston, 1994), et d'autre part, du fait que l'évaluation de la rareté d'une espèce est très sensible à la quantité, la qualité et la distribution des observations (Ahrends et al., 2011). Pour les plantes, la rareté peut être déclinée selon trois dimensions : la densité de la population, l'étendue de la distribution géographique et la taille de la niche environnementale. Ces trois composantes ne sont pas indépendantes. Nos résultats montrent, en effet, que l'étendue géographique est significativement corrélée à la taille de la niche environnementale et à la densité de la population.

En Nouvelle-Calédonie, les espèces dont la distribution géographique est restreinte ont globalement une niche environnementale réduite et inversement. Cette corrélation exprimée dans une grande majorité des cas, signifie que les espèces capables de se développer à travers une large gamme d'habitats (large amplitude thermique, pluviométrique, altitudinale,

etc) ont par définition la capacité de se développer à travers une plus large étendue géographique (Gaston et al., 2001). Bien que cette relation soit soutenue à l'échelle de toute la flore des arbres, certaines espèces sortent de ce modèle. Par exemple, Drypetes deplanchei (Putranjivaceae) présente une distribution géographique étendue et une niche environnementale restreinte, alors que Cunonia pterophylla (Cunoniaceae) présente le patron inverse. En réalité, le paramètre utilisé pour mesurer l'étendue géographique (l'EOO) peu surestimer la superficie occupée par les espèces puisqu'elle considère que l'enveloppe convexe qui relie les points d'occurrences représente l'espace dans lequel l'espèce est présente. Cette extrapolation repose sur le principe d'une distribution continue de l'espèce et ne tient pas compte des discontinuités environnementales (Gaston et al., 2009). Néanmoins, sur une île telle que la Nouvelle-Calédonie, qui présente de nombreux habitats juxtaposés en raison de forts gradients environnementaux, cette hypothèse est peu soutenue. Par exemple, Drypetes deplanchei est un arbre qui vit dans les forêts de basse altitude et sa distribution est donc restreinte aux zones périphériques de la Grande-Terre. L'étendue géographique de cette espèce est donc surestimée si l'on inclut la chaîne centrale de montagnes dans l'enveloppe géographique. A l'inverse, Cunonia pterophylla est une espèce restreinte géographiquement aux seuls substrats ultramafiques du Grand Sud de la Calédonie pour lesquels elle occupe l'intégralité de la niche environnementale. La zone d'occupation (AOO) représente la superficie occupée par une espèce au sein de sa zone d'occurrence (EOO). L'AOO ne considère pas dans sa superficie les habitats inoccupés et ne surestime donc pas autant l'étendue géographique. Cependant, l'estimation de l'AOO est d'autant plus dépendante de l'intensité d'échantillonnage que l'EOO (Gaston et al., 2009), ce qui nous a conduit à plutôt utiliser l'EOO pour mesurer l'étendue géographique.

L'étendue géographique est très dépendante de la pression d'observation qui résulte à la fois de la fréquence vraie (une espèce peu fréquente sera statistiquement peu représentée dans le jeu de données) et de la pression d'observation, qui dépend de l'accessibilité des sites, de l'intérêt écologique des plantes, des ressources humaines disponibles (Moerman et al., 2006) mais aussi des travaux de recherches antérieurs (les familles ou les genres les moins étudiés sont également les moins collectés). Par exemple, certains échantillons conservés dans l'herbier de Nouvelle-Calédonie (IRD-NOU) reflètent davantage la rareté des espèces que leur réelle fréquence. C'est ainsi que les espèces les plus communes sont proportionnellement sous-représentées dans l'herbier au regard de leur fréquence réelle. A titre d'exemple, si les deux espèces *Platyspermation crassifolium* (Alseuosmiaceae) et *Alphitonia neocaledonica* (Rhamnaceae) sont chacune représentées par 37 échantillons dans l'herbier, leur profil de rareté s'oppose puisque la première espèce est classée sur la

liste rouge de l'IUCN tandis que la deuxième est un arbre très commun qui se rencontre autant en forêt que dans les maquis. Pour corriger ce biais d'échantillonnage, il conviendrait de disposer d'un jeu de données restreint à des inventaires exhaustifs distribués d'une manière régulière sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie. Bien que la topographie soit souvent un frein dans la réalisation de ce genre d'inventaire, il a tout de même été possible de mettre en place un réseau plus complet et régulier de parcelles notamment en Nouvelle-Zélande (Wiser et al., 2001). La méthode des inventaires nationaux forestiers par mailles identiques et régulières est également de plus en plus largement utilisée (Morneau et al., 2008, McRoberts et al., 2010).

Ensuite, dans notre jeu de données, la relation entre l'abondance locale maximale et l'aire de distribution géographique est statistiquement significative mais explique une faible part de la variance. Nous identifions quatre configurations. Il y a d'abord les espèces qui suivent une relation linéaire entre ces deux variables, correspondant i) aux espèces restreintes géographiquement et faiblement abondantes localement et ii) inversement. La première configuration reflète plutôt les espèces ayant une faible capacité de dispersion, et dont le pouvoir de régénération des graines ou les relations de compétitions dans le milieu sont en défaveurs de l'espèce, expliquant ainsi la faible abondance locale. La seconde configuration reflète quant à elle les espèces capables de se disperser et de se développer facilement à travers une large gamme d'habitats, sans contraintes apparentes. Les deux autres configurations sortent distinctement de la corrélation linéaire. iii) Les espèces présentant des populations abondantes et une distribution géographique restreinte constituent un ensemble que l'on peut qualifier d'espèces micro-endémiques (Kruckeberg et Rabinowitz, 1985). Acropogon aoupiniensis (Malvaceae) illustre parfaitement cette forme avec une répartition limitée au seul sommet de l'Aoupinié tandis que c'est une espèce d'arbre localement très abondante. A l'inverse, iiii) les espèces présentant une distribution géographique étendue et une abondance locale faible constituent un ensemble que l'on peut qualifier d'espèces cosmopolites. Diospyros vieillardii (Ebenaceae) par exemple, présente une distribution géographique largement étendue sur toute la Grande Terre de Calédonie et une abondance locale faible l'inscrivant sur la liste rouge IUCN en préoccupation mineure.

Pour les mêmes raisons, cette corrélation entre l'étendue géographique et la densité de la population est très sensible à la pression d'observation. *Burretiokentia vieillardii* (Arecaceae) par exemple, présente une variance inter-parcelle de 1 à 34 individus. Cependant, cette variance peut aussi exprimer une fluctuation naturelle de la densité de population que l'on peut relier i) soit à une association déterministe dans un environnement plus ou moins favorable au développement de la population (Araùjo et al., 2005), ii) soit à une phase

éphémère de la succession écologique qui reflète une compétition vis-à-vis de la niche écologique (c'est notamment le cas lors d'événements climatiques perturbateurs tels que tempêtes ou cyclones, la modification temporaire du milieu favorisant alors le développement temporaire d'une espèce (Rollet, 1983)), iii) soit au résultat des processus stochastiques, notamment la dispersion des fruits. Une sélection, non volontaire, peut être directement exercée par l'agent disperseur. En fonction de la quantité de fruits ingérés par un animal par exemple, la quantité de graines transportées sera variable (Schupp, 1993, Russo, 2003).

Rabinowitz : un modèle unificateur

Rabinowitz a développé une méthodologie permettant de classer les espèces en sept formes distinctes de rareté, se basant sur trois composantes principales ; la densité de population, la distribution géographique et la spécificité d'habitat.

Cette méthode repose sur un seuillage des trois composantes de la rareté, déterminant la valeur limite entre une densité de population grande ou petite, une distribution géographique étendue ou restreinte et une spécificité d'habitat large ou petite. Nos résultats montrent une grande sensibilité de la classification vis-à-vis des seuils. Le seuil de 1 000 km² choisi pour la distribution géographique se place dans l'intervalle des valeurs d'EOO déterminées par l'IUCN pour l'affectation des statuts de conservation « en danger » et « en danger critique » d'extinction (soit respectivement ≤ 5 000 km² et 100 km²). Une espèce portant un de ces statuts de conservation est par définition plus menacée et/ou plus rare, ce qui traduit la pertinence de ce seuil. L'espèce Plerandra elegantissima (Araliaceae) par exemple, est inscrite sur la liste rouge IUCN « en danger » et a une valeur d'EOO de 738 km². Le seuil de 75% pour la spécificité d'habitat représente une valeur « standard ». Nous considérons que si ¾ des occurrences d'une espèce sont présentes dans un seul type d'habitat, alors cette espèce présente une préférence écologique pour cet habitat. L'attribution d'un type d'habitat à une occurrence peut facilement être érronée selon la précision des coordonnées géographiques de l'occurrence. Podonephelium gongrocarpum (Sapindaceae) par exemple est une espèce de forêt humide ne se développant que sur les substrats ultramafiques. Or, parmi nos données, plusieurs de ses occurrences (2 sur 28) sont affectées aux forêts humides sur substrats non ultramafiques, car situées géographiquement à la limite entre ces deux types de substrats.

L'évaluation de la rareté des arbres des forêts de Nouvelle-Calédonie montre qu'environ 10% des espèces représentent les formes de rareté les plus « extrêmes », nécessitant potentiellement de mesures de conservation si elles sont menacées (Rambaud et al., 2012). Elaeocarpus tremulus (Elaeocarpaceae) par exemple, classée en forme 7, ne fait l'objet

d'aucune mesure de conservation. Pourtant, son aire de distribution géographique réduite (EOO = 68 km²) ne semble pas suffisante pour assurer sa pérennité. Cependant, certaines espèces, bien que rares, ont la capacité de se maintenir sur un très long terme (Lawton et al., 1995), alors que d'autres espèces peuvent se raréfier de manière drastique et courir un plus grand danger d'extinction (Lavergne, 2004). L'évaluation de la rareté est de toute évidence complexe et c'est le taxon étudié ou la situation géographique qui permettent finalement d'affiner au mieux le seuillage des trois composantes de la rareté (Kattan, 1992, Goerck, 1997, Pitman et al., 1999, Harcourt et al., 2002, Broennimann et al., 2005, Caiafa et al., 2010).

La rareté est répartie de façon hétérogène sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie, concentrée au grand sud, et sur une petite partie au nord-est sur le mont Aoupinié, le mont Panié et le massif des Lèvres. Les espèces rares se trouvent dans des types d'habitats très variés (forêt semi humide ou humide), aussi bien sur substrats ultramafiques que non ultramafiques. Néanmoins, le réseau de parcelles NC-PIPPN que nous avons utilisé pour constituer la liste d'espèces de notre étude, composé de 295 parcelles, couvre une grande diversité de conditions environnementales mais ne couvre, par exemple, pas la côte ouest. Or, nous savons que des espèces micro-endémiques, potentiellement vulnérables et rares (présentes dans moins de trois localités) ont été identifiées dans ces zones (Wulff et al., 2013). Les espèces micro-endémiques peuvent être associées à une forme de rareté, notamment celles en lien avec une aire de distribution géographique restreinte ou une petite spécificité d'habitat (Kruckeberg et Rabinowitz, 1985). Néanmoins, ce parallèle entre rareté et micro-endémisme en Nouvelle-Calédonie est délicat, dans la mesure où Wulff n'a pas étudié que les espèces arborescentes. Ainsi, pour approfondir l'étude de la rareté des arbres, il conviendrait de compléter et d'homogénéiser au maximum le réseau de parcelle sur l'ensemble de la Grande Terre afin de renforcer les informations. Par ailleurs, la corrélation positive entre le nombre d'espèces rares et le nombre total d'occurrences comptabilisé par maille révèle que la pression d'observation est très hétérogène et que la rareté des espèces peut finalement être faussée par ce biais d'échantillonnage (Hortal et al., 2007).

Les causes de la rareté

Les causes de la rareté sont multiples, et peuvent être d'origine aussi bien biotique qu'abiotique. Le déterminisme d'une espèce, la capacité de régénération des graines, la compétition pour les ressources, la capacité de dispersion sont autant de paramètres à l'origine de la modulation des populations. En Nouvelle-Calédonie, nous avons étudié plus

en détails le phénomène de dispersion des graines à travers le territoire. Certains de nos résultats vont à l'encontre de ce qui est généralement observé dans le monde. Les espèces anémochores sont restreintes géographiquement en Nouvelle-Calédonie, mais elles sont plus abondantes localement que les espèces répondant à un autre type de dispersion. En revanche, les fougères et les monocotylédones sont effectivement plus abondantes localement que les autres groupes taxonomiques (Barrington, 1993). *Dicksonia thyrsopteroides* (Dicksoniaceae) et *Burretiokentia vieillardii* (Arecaceae) respectivement font partie des 5 espèces les plus abondantes localement.

Araucaria nemorosa (Araucariaceae), est une espèce anémochore ne se développant que sur les substrats ultramafiques en forêt humide. Sa distribution pourrait potentiellement être concentrée sur toute la partie grand sud de la Calédonie, or elle a un EOO de 14 km², restreint à l'extrémité sud de la Grande Terre. Alstonia quaternata (Apocynaceae) est également une espèce anémochore restreinte sur 148 km² au nord-est de la Grande Terre. Cet arbuste n'a jamais été inventorié avec un DBH > 10,5 cm. Faisant l'hypothèse que les espèces ayant un DBH max faible sont de petite taille, la dispersion par le vent peut effectivement être défavorisée, contrairement aux espèces de plus grande taille se trouvant dans la canopée. Thomson (2011) a d'ailleurs montré que la distance de dispersion était étroitement corrélée à la hauteur des arbres. Homalium deplanchei (Salicaceae) par exemple, a un DBH max mesuré à 99,3 cm et est largement dispersé sur toute la Grande Terre, avec un EOO de 15 797 km².

Les processus de dispersion au sein de la Nouvelle-Calédonie semblent être limités, comme cela a déjà été observé sur Barro Colorado Island au Panama (Hubbell et al., 1999, Harms et al., 2001). La spécialisation d'une espèce pour un type de dispersion particulier semble représenter une contrainte (Peat et Fitter, 1994). Si la dispersion spécialisée a un sens dans un environnement sans pression, nous pouvons nous demander si le contexte environnemental de la Nouvelle-Calédonie (forte fragmentation, mosaïque paysagère, faible représentation de la faune sauvage) ne génèrerait pas des barrières écologiques que seules les espèces non spécialisées ou tolérantes peuvent transgresser. La fragmentation du paysage limite dans tous les cas la dispersion des graines, et les espèces zoochores en sont généralement les plus affectées (Cordeiro et al., 2001, 2009). Ces limitations de dispersion seraient à l'origine i) d'agrégations des individus, ce qui pourrait expliquer l'abondance locale maximale plus grande chez les anémochores, les fougères et les monocotylédones et ii) des réductions des aires de distributions géographiques potentielles (Plotkin et al., 2000).

Conclusion et perspectives

Nous avons, à travers cette étude, mis en lumière les différents patrons de rareté et les processus impliqués dans la rareté des arbres des forêts néo-calédoniennes. Nous avons pu montrer que les relations entre l'aire de distribution géographique, la taille de la niche climatique et l'abondance locale en Nouvelle-Calédonie étaient significatives mais relativement peu marquées. Quatre grands patrons de distributions sont distinguables et à travers les trois composantes de la rareté que sont l'aire de distribution géographique, la spécificité d'habitat et la densité de population, nous avons pu identifier une catégorie commune et sept catégories de rareté chez les 693 espèces d'arbres de l'étude. La classification des espèces dans chaque catégorie de rareté dépend des seuils distinguant une aire de distribution géographique étendue ou restreinte, une spécificité d'habitat large ou petite et une abondance locale grande ou petite. Il convient de définir ces seuils en tenant compte du contexte de l'étude (taxon et situation géographique). Au-delà de la classification des espèces rares des forêts de Nouvelle-Calédonie, nous avons également montré l'importance des phénomènes de dispersion dans la rareté ou l'abondance des espèces. Il semblerait que la dispersion limitée dans l'espace pourrait être expliquée par i) la position des arbres dans la stratification verticale ou horizontale de la forêt, ii) une faible représentation de la faune sauvage en charge de la dispersion d'une majorité des espèces, et iii) une fragmentation intensive (mosaïque de micro-habitats et exploitation minière) qui génèrent des barrières écologiques conséquentes. Parmi les espèces étudiées, certaines sont davantages affectées par ces limitations, signe peut-être d'une plus ou moins bonne adaptabilité des espèces à l'environnement et à ses contraintes.

Cependant, nous avons pu montrer que les résultats obtenus étaient dépendant du jeu de données initial, et par conséquent, un biais dû à l'effort d'échantillonnage est à prendre en considération dans l'interprétation de ces résultats. Cette étude apporte une première vue d'ensemble de la rareté en Nouvelle-Calédonie. Et afin de renforcer la robustesse des résultats, il conviendrait de renforcer le réseau de parcelles NC-PIPPN, de sorte à couvrir davantage de zones et habitats variés au sein de la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie. Néanmoins, cette étude permet dès à présent de cibler des zones géographiques à fort enjeux pour les espèces rares (Grand Sud, Mont Aoupinié, Mont Panié et massif des Lèvres) dans l'optique d'agir et d'orienter au mieux les différentes stratégies de conservation.

Références

Ahrends, A., Rahbek, C., Bulling, M.T., Burgess, N.D., Platts, P.J., Lovett, J.C., Kindemba, V.W., Owen, N., Sallu, A.N., Marshall, A.R., Mhoro, B.E., Fanning, E., et Marchant, R. (2011). Conservation and the botanist effect. *Biological Conservation*, 144, 131-140.

Araùjo, M.B., et Pearson, R.G. (2005). Equilibrium of species'distribution with climate. *Ecography*, 28(5), 693-695.

Arellano, G., Cayola, L., Loza, I., Torrez, V., et Macia, J. (2014). Commonness patterns and the size of the species pool along a tropical elevational gradient: insights using a new quantitative tool. *Ecography*, 37, 536-543.

Barrington, D.S. (1993). Ecological and Historical Factors in Fern Biogeography. *Journal of Biogeography*, 20(3), 275-279.

Birnbaum, P., Ibanez, T., Pouteau, R., Vandrot, H., Hequet, V., Blanchard, E., et Jaffré, T. (2015). Environmental correlates for tree occurrences, species distribution and richness on a high-elevation tropical island. *AoB Plants*, 1-15.

Boulangeat, I., Lavergne, S., Van Es, J., Garraud, L., et Thuillier, W. (2012). Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 39, 204-214.

Broennimann, O., Vittoz, P., Moser, D., et Guisan, A. (2005). Rarity types among plant species with high conservation priority in Switzerland. *Botanica Helvetica*, 115, 95-108.

Brown, J.H. (1984). On the relationship between Abundance and Distribution of species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279.

Caiafa, A.N., et Martins, F.R. (2010). Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2597- 2618.

Cordeiro, N.J., et Howe, H.F. (2001). Low Recruitment of Trees Dispersed by Animals in African Forest Fragments. *Conservation Biology*, 15(6), 1733-1741.

Cordeiro, N.J., Ndangalasi, H.J., McEntee, J.P., et Howe, H.F. (2009). Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology*, 90(4), 1030-1041

Cota-Sànchez, J.H. (2002). Taxonomy, Distribution, Rarity status and uses of canadian cacti. *Haseltonia*, 9, 17-25.

De Carvalho, L.M.T., Fontes, M.A.L., et De Oliveira-Filho, A.T. (2000). Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 149, 9-22.

Devictor, **V.**, **Julliard**, **R.**, **et Jiguet**, **F. (2008).** Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat distribution and fragmentation. *Oikos*, 117, 507-514.

Gaston, K.J. (1994). Rarity.

Gaston, K.J. (1996). Biodiversity – latitudinal gradients. *Progress in Physical Geography*, 20(4), 466-476.

Gaston, K.J., Blackburn, T.M., et Lawton, J.H. (1997). Interspecific Abundance-Range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 66(4), 579-601.

Gaston, K.J. (1998). Rarity as double jeopardy. Nature, 394, 229-230.

Gaston, K.J., et Spicer, J.I. (2001). The relationship between range siez and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda). *Global Ecology & Biogeography*, 10, 179-188.

Gaston, K.J., et Fuller, R.A. (2009). The sizes of species'geographic ranges. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1-9.

Goerck, M.J. (1997). Patterns of rarity in the birds of the atlantic forest of Brazil. *Conservation biology*, 11(1), 112-118.

Grandcolas, P., Murienne, J., Robillard, T., Desutter-Grandcolas, L., Jourdan, H., Guilbert, E., et Deharveng, L. (2008). New Caledonia: a very old Darwinian island? *Philosophical Transactions*, 363, 3309-3317.

Harcourt, A.H., Coppeto, S.A., et Parks, S.A. (2002). Rarity, specialization and extinction in primates. *Journal of Biogeograpy*, 29, 445-456.

Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P., et Foster, R.B. (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947-959.

Hirsch, J.E. (2005). An index to quantify an individual's scientific research output. *PNAS*, 102(46), 16569-16572.

Holdridge, L.R. (1967). Life zone ecology. *Tropical Science Center*, 206.

Hortal, J., Lobo, J.M., et Jiménez-Valverde, A. (2007). Limitation of Biodiversity Databases: Case Study on Seed-Plant Diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, 21(3), 853-863.

Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J., et Loo de Lao, S. (1999). Light-Gap Disturbances, Recruitment Limitation, and Tree Diversity in a Neotrpical Forest. *Science*, 283(5401), 554-557.

Hutchinson, G.E. (1957). The multivariate niche. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-421.

Ibanez, T., Munzinger, J., Dagostini, G., Hequet, V., Rigault, F., Jaffré, T., et Birnbaum, P. (2014). Structural and floristic diversity of mixed tropical rain forest in New Caledonia: new data from the New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network (NC-PIPPN). *Applied Vegetation Science*, 17, 386-397.

Ibanez, T., Chave, J., Barrabé, L., Blanchard, E., Boutreux, T., Trueba, S., Vandrot, H., et Birnbaum, P. (2017). Community variation in wood density along a bioclimatic gradient on a hyper-diverse tropical island. *Journal of Vegetation Science*, 28, 19-33.

IUCN, The World Conservation Union (2012). IUCN Red List of Treatened Species. Available from www.redlist.ord.

Kattan, G.H. (1992). Rarity and Vulnerability: The Birds of the Cordillera Central of Colombia. *Conservation Biology*, 6(1), 64-70.

Kelly, D.L., Tanner, E.V.J., Nic Lughadha, E.M., et Kapos, V. (1994). Floristics and Biogeography of a Rain Forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography*, 21(4), 421-440.

Kelly, C.K., et Woodward, F.I. (1996). Ecological correlates of plant range size: taxonomies and phylogenies in the study of plant commonness and rarity in Great Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 351, 1261-1269.

Köckemann, B., Buschmann, H., et Leuschner, C. (2009). The relationships between abundance, range size and niche breadth in Central European tree species. *Journal of Biogeography*, 36, 854-864.

Korall, P., et Pryer, K.M. (2014). Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. *Journal of Biogeography*, 41, 402-413.

Kruckeberg, A.R., et Rabinowitz, D. (1985). Biological Aspects of Endemism in Higher Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 447-479.

Langlois, P., et Lajoie, G. (1998). Cartographie par carroyage et précision spatiale. *Mappe Monde*, 49, 20-22.

Lavergne, S. (2004). Les espèces végétales rares ont-elles des caractéristiques écologiques et biologiques qui leur sont propres ? Application à la conservation de la flore en Languedoc-Roussillon. *Acta Botanica Gallica*, 151(3), 327-331.

Lawton, J.H., et May, R.M (1995). Estimating extinction rates. The Royal Society, 344(1), 1-104.

Margules, C., et Usher, M.B. (1981). Criteria used in assessing wildlife conservation potential: a review. *Biological Conservation*, 21, 79-109.

McRoberts, R.E., Tomppo, E.O., et Naesset, E. (2010). Advances and emerging issues in national forest inventories. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25(4), 368-381.

Moerman, D.E., et Estabrook, G.F. (2006). The botanist effect: countries with maximal species richness tend to be home to universities and botanists. *Journal of Biogeography*, 33, 1969-1974.

Morat, P., Jaffré, T., Tronchet, F., Munzinger, J., Pillon, Y., Veillon, J-M., Chapolon, M., Birnbaum, P., Rigault, F., Dagostini, G., Tinel, Jacqueline., et Lowry, P.P. (2012). Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 34(2), 179-221.

Morneau, F., Duprez, C., et Hervé, J-C. (2008). Les forêts mélangées en France Métropolitaine : Caractérisation à partir des résultats de l'inventaire forestier national. *Revue Forestière Française*, 107-120.

Murray, B.R., et Lepschi, B.J. (2004). Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecology*, 29, 287-293.

Myers, N. (1988). Threatened Biotas: « Hot Spots » in Tropical Forests. *Environmentalist*, 8(3), 187-208.

Novosolov, M., Rodda, G.H., North, A.C., Butchart, S.H.M., Tallowin, O.J.S., Gainsbury, A.M., et Meiri, S. (2017). Population density-range size relationship revisited. *Global Ecology & Biogeography*, 26, 1088-1097.

Peat, **H.J.**, **et Fitter**, **A.H. (1994).** Comparative analyses of ecological characteristics of british angiosperms. *Biological Reviews*, 69, 95-115.

Pitman, N., Terborgh, J., Silman, M., et Nùnez, P. (1999). Tree Species Distributions in an Upper Amazonian Forest. *Ecology*, 80(8), 2651-2661.

Pitman, N., Terborgh, J., Silman, M., Nùnez, P., Neill, D., Ceron, C., Palacios, W., et Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82(8), 2101-2117.

Plotkin, J.B., Potts, M.D., Leslie, N., Manokaran, N., LaFrankie, J., et Ashton, P.S. (2000). Species-area Curves, Spatial Aggregation, and Habitat Specialization in Tropical Forests. *Journal Theoritical Biology*, 207(1), 81-99.

Preston, F.W. (1962). The Canonical Distribution of commonness and rarity : part I. *Ecology*, 43(2), 185-215.

Rabinowitz, D. (1986). Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British isles. Conservation biology.

Rambaud, M., Hendoux, F., et Filoche, S. (2012). Vers un indice de rareté robuste hiérarchisant les actions de conservation de la flore. *Journal de botanique de la Société botanique*, 57, 49-58.

Reveal, **J.L.** (1981). The concepts of rarity and population threats in plant communities. *National Agriculture Library*.

Rollet, B. (1983). La régénération naturelle dans les trouées : un processus général de la dynamique des forêts tropicales humides. Bois *et Forêts des Tropiques*, 201(3), 3-34.

Russo, S.E. (2003). Linking spatial patterns of seed dispersal and plant recruitment in a Neotropical tree, Virola calophylla (Myristicaceae). 148.

Schupp, E.W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 108, 15-29.

Slatyer, R.A., Hirst, M., et Sexton, J.P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size : a general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16, 1104-1114.

Ter Steege, H. (2013). Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. Science, 342, 325-336.

Thompson, K., Hodgson, J.G., et Gaston, K.J. (1998). Abundance-range size relationships in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, 86, 439-448.

Thompson, K., Gaston, K.J., et Band, S.R. (1999). Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, 87, 150-155.

Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld,T.D., et Kingsford, R.T. (2011). Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99, 1299-1307.

Trueba, S., Pouteau, R., Lens, F., Feild, T.S., Isnard, S., Olson, M.E., et Delzon, S. (2017). Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. *Plant, Cell & Environment*, 40, 277-289.

Usher, M.B. (1986). Wildlife conservation evaluation: attributes, criteria and values. *Wildlife conservation evaluation*, 3-44.

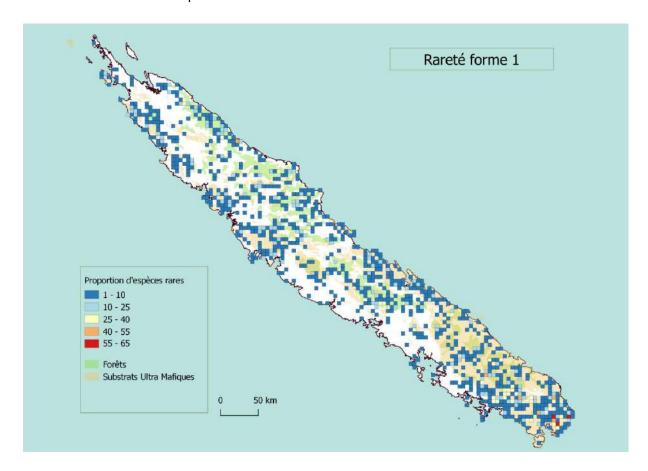
Verberk, W.C.E.P., Van Der Velde, G., et Esselink, H. (2010). Explaining abundance-occupancy relationships in specialists and generalists: a case study on aquatic macroinvertebrates in standing waters. *Journal of Animal Ecology*, 79, 589-601.

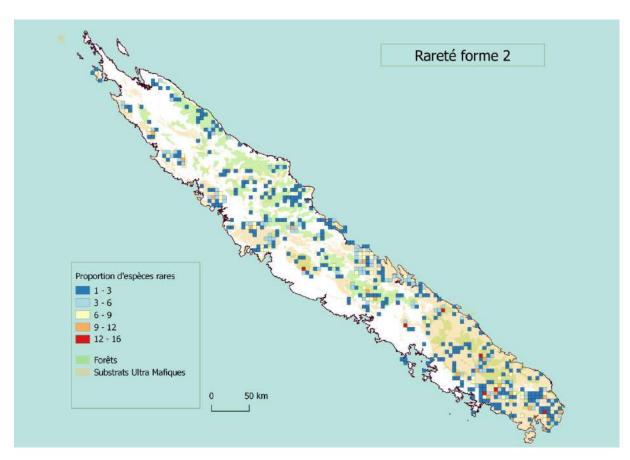
Wiser, S.K., Bellingham, P.J., et Burrows, L.E. (2001). Managing biodiversity information: developpement of New Zealand's national vegetation survey databank. *New Zealand journal of ecology*, 25(2), 1-17.

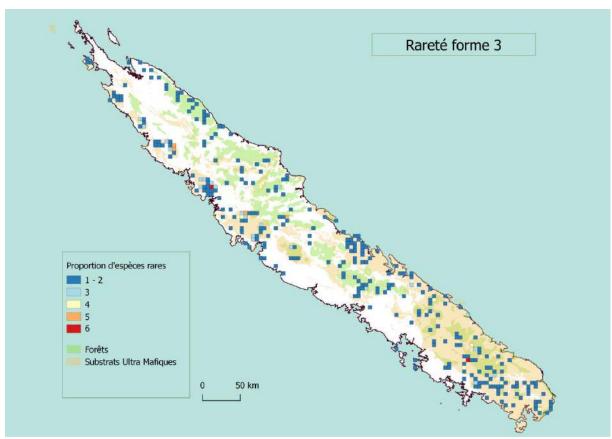
Wulff, A., Hollingsworth, P.M., Ahrends, A., Jaffré, T., Veillon, J-M., L'Huillier, L., et Fogliani, B. (2013). Conservation priorities in a Biodiversity Hotspot: Analysis of Narrow Endemics Plant Species in New Caledonia. *PLOS ONE*, 8(9), 2-14.

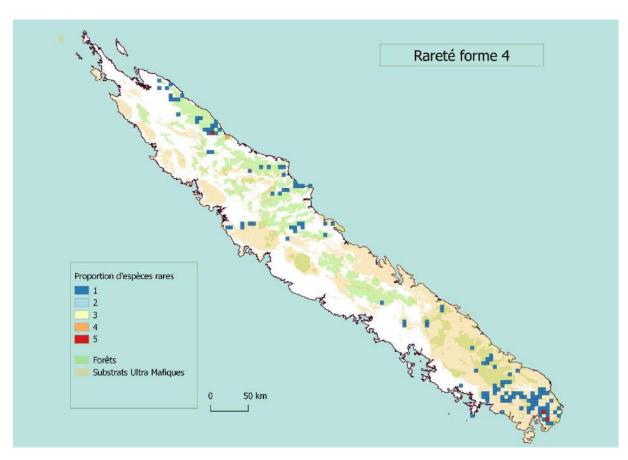
Annexes

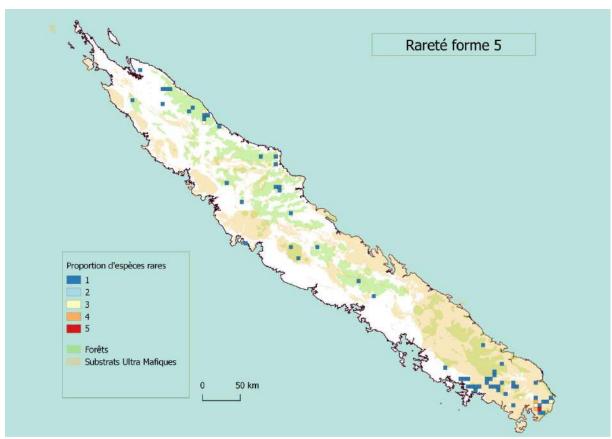
Annexe I : Cartes de chaque forme de rareté de la classification de Rabinowitz

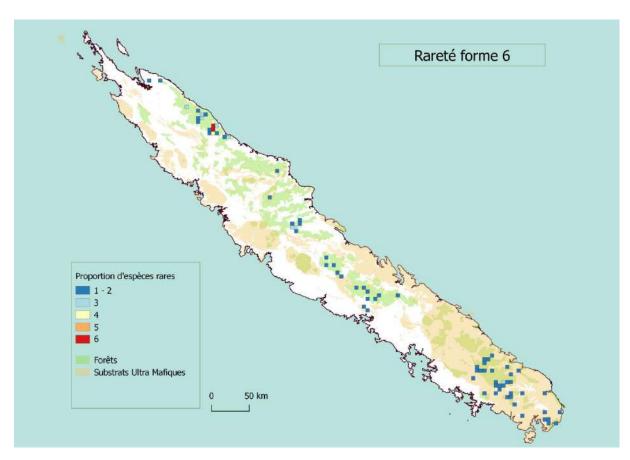


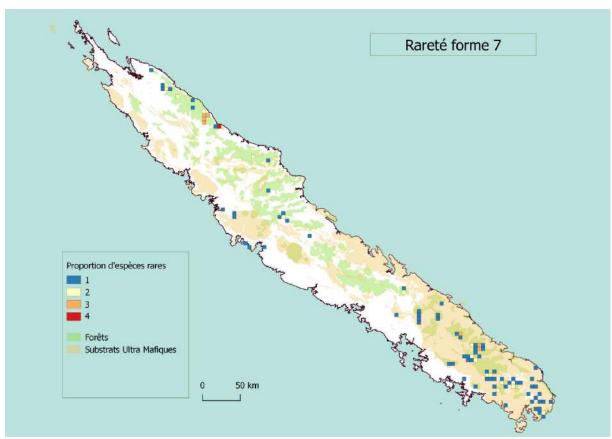












Annexe II : Listes des espèces utilisées dans cette étude, classées dans leur catégorie de rareté

Commun

Acacia spirorbis	Balanops oliviformis	Cryptocarya elliptica	Dysoxylum canalense
Acronychia laevis	Balanops pachyphylla	Cryptocarya gracilis	Dysoxylum kouiriense
Acropogon scheffleraefolius	Balanops sparsiflora	Cryptocarya guillauminii	Dysoxylum macrostachyum
Agathis lanceolata	Baloghia inophylla	Cryptocarya longifolia	Dysoxylum minutiflorum
Agathis moorei	Barringtonia longifolia	Cryptocarya macrocarpa	Dysoxylum roseum
Agathis ovata	Barringtonia neocaledonica	Cryptocarya macrodesme	Dysoxylum rufescens
Aglaia elaeagnoidea	Basselinia glabrata	Cryptocarya odorata	Elaeocarpus angustifolius
Aidia vieillardii	Basselinia pancheri	Cryptocarya oubatchensis	Elaeocarpus brachypodus
Aleurites moluccana	Basselinia velutina	Cryptocarya pluricostata	Elaeocarpus bullatus
Alphitonia neocaledonica	Beauprea comptonii	Cryptocarya velutinosa	Elaeocarpus dognyensis
Alsophila stelligera	Beauprea montana	Cunonia balansae	Elaeocarpus hortensis
Alsophila vieillardii	Beauprea pancheri	Cunonia montana	Elaeocarpus leratii
Alstonia costata	Beilschmiedia oreophila	Cunonia pterophylla	Elaeocarpus yateensis
Alstonia lenormandii	Bischofia javanica	Cunonia pulchella	Elaeodendron curtipendulum
Amborella trichopoda	Burretiokentia vieillardii	Cunonia vieillardii	Elattostachys apetala
Amphorogyne celastroides	Calophyllum caledonicum	Cupaniopsis apiocarpa	Endiandra baillonii
Anthocarapa nitidula	Canarium (aff_oleiferum)	Cupaniopsis fruticosa	Endiandra neocaledonica
Antirhea baladensis	Canarium oleiferum	Cupaniopsis macrocarpa	Endiandra sebertii
Antirhea eximia	Celtis conferta	Cupaniopsis myrmoctona	Eugenia poroensis
Antirhea glabrescens	Cerberiopsis candelabra	Cupaniopsis petiolulata	Eugenia brongniartiana
Antirhea heterosepala	Chambeyronia macrocarpa	Cupaniopsis phalacrocarpa	Eugenia gacognei
Antirhea rhamnoides	Chionanthus brachystachys	Cupaniopsis sylvatica	Euroschinus vieillardii
Antirhea wagapensis	Chionanthus pedunculatus	Cupaniopsis trigonocarpa	Fagraea berteroana
Apiopetalum velutinum	Cleistanthus stipitatus	Cyathea alata	Falcatifolium taxoides
Apodytes clusiifolia	Clinosperma bracteale	Cyphokentia macrostachya	Ficus austrocaledonica
Araucaria montana	Cloezia floribunda	Cyphophoenix fulcita	Ficus habrophylla
Araucaria muelleri	Codia albicans	Cyphosperma balansae	Ficus hillii
Archidendropsis fournieri	Codia discolor	Dacrydium araucarioides	Ficus leiocarpa
Archidendropsis fulgens	Codia incrassata	Dallachya vitiensis	Ficus mutabilis
Archidendropsis granulosa	Codiaeum peltatum	Delarbrea harmsii	Ficus otophora
Archirhodomyrtus baladensis	Comptonella drupacea	Denhamia fournieri	Ficus pancheriana
Arillastrum gummiferum	Comptonella lactea	Deplanchea speciosa	Ficus racemigera
Arthroclianthus microbotrys	Comptonella microcarpa	Dicarpellum pancheri	Ficus versicolor
Arytera arcuata	Comptonella oreophila	Dicksonia baudouinii	Ficus vieillardiana
Arytera chartacea	Cordia dichotoma	Dicksonia thyrsopteroides	Flindersia fournieri
Arytera neoebudensis	Crossostylis grandiflora	Diospyros fasciculosa	Fontainea pancheri
Ascarina solmsiana	Crossostylis multiflora	Diospyros glans	Garcinia amplexicaulis
Austrobuxus alticola	Crossostylis seberti	Diospyros macrocarpa	Garcinia balansae
Austrobuxus brevipes	Croton insularis	Diospyros oubatchensis	Garcinia densiflora
Austrobuxus cuneatus	Cryptocarya (Munz_5874)	Diospyros parviflora	Garcinia hennecartii
Austrobuxus ovalis	Cryptocarya adpressa	Diospyros samoensis	Garcinia neglecta
Austrobuxus pauciflorus	Cryptocarya aristata	Diospyros umbrosa	Garcinia puat
Austrobuxus rubiginosus	Cryptocarya barrabeae	Drypetes deplanchei	Garcinia vieillardii
Austrotaxus spicata	Cryptocarya chartacea	Dysoxylum bijugum	Garcinia virgata

Planchonella endlicheri Quintinia resinosa Gardenia aubryi Meryta balansae Gardenia oudiepe Metrosideros brevistylis Planchonella kuebiniensis Retrophyllum comptonii Gardenia urvillei Metrosideros laurifolia Planchonella laetevirens Rhodamnia andromedoides Gastrolepis austrocaledonica Planchonella lauracea Metrosideros microphylla Sarcomelicope argyrophylla Geissois hippocastanifolia Metrosideros nitida Planchonella luteocostata Schefflera pseudocandelabrum Geissois hirsuta Metrosideros oreomyrtus Planchonella roseoloba Schefflera vieillardii Geissois montana Metrosideros tardiflora Planchonella thiensis Semecarpus atra Geissois pruinosa Mimusops elengi Planchonella wakere Semecarpus balansae Geissois velutina Montrouziera cauliflora Pleiogynium timoriense Semecarpus neocaledonica Gongrodiscus bilocularis Myodocarpus crassifolius Pleioluma balansana Serianthes sachetae Gonarodiscus sufferruaineus Mvodocarpus fraxinifolius Pleioluma lasiantha Sleumerodendron austrocaledonicum Goniothalamus (Vandrot_296) Pleioluma longipetiolata Sloanea koghiensis Mvodocarpus gracilis Gossia clusioides Myodocarpus involucratus Pleioluma rubicunda Sloanea magnifolia Gossia pancheri Myodocarpus pinnatus Plerandra (pseudo_candelabra) Sloanea raynaliana Gossia vieillardii Myodocarpus simplicifolius Plerandra crassipes Sparattosyce balansae Guioa glauca Myrsine asymmetrica Plerandra elongata Sparattosyce dioica Guioa microsepala Myrsine citrifolia Plerandra gabriellae Sphaeropteris intermedia Guioa ovalis Myrsine macrophylla Plerandra gordonii Sphaeropteris novaecaledoniae Guioa villosa Myrsine modesta Plerandra leptophylla Sphenostemon pachycladum Gymnostoma intermedium Neisosperma miana Plerandra osyana Spiraeanthemum brongniartianum Halfordia kendack Nemuaron vieillardii Spiraeanthemum densiflorum Plerandra pancheri Harpullia austrocaledonica Neoguillauminia cleopatra Plerandra plerandroides Spiraeanthemum ellipticum Neuburgia novocaledonica Spiraeanthemum meridionale Hedycarya cupulata Plerandra reginae Hedycarya engleriana Nothofagus aequilateralis Plerandra veilloniorum Stenocarpus trinervis Hedycarya parvifolia Nothofagus balansae Pleurocalyptus austrocaledonicus Storckiella pancheri Hernandia cordigera Ochrosia grandiflora Pleurocalvptus pancheri Storthocalvx chrvseus Hibbertia lucens Olax hypoleuca Podocarpus lucienii Storthocalyx corymbosus Olea paniculata Hibbertia pancheri Podocarpus sylvestris Storthocalyx leioneurus Hibbertia podocarpifolia Oncotheca balansae Podonephelium concolor Storthocalyx pancheri Homalanthus repandus Oncotheca humboldtiana Polyosma pancheriana Strasburgeria robusta Homalium deplanchei Osmanthus austrocaledonicus Polyscias bracteata Styphelia balansae Homalium guillainii Oxera sulfurea Polyscias dioica Styphelia cymbulae Huberantha nitidissima Pancheria billardierei Polyscias lecardii Styphelia pancheri Hunga mackeeana Pancheria ternata Premna serratifolia Symplocos arborea Hunga rhamnoides Pandanus altissimus Pvcnandra acuminata Symplocos montana Ilex sebertii Pandanus bernardii Pycnandra balansae Symplocos neocaledonica Kermadecia rotundifolia Pandanus pancheri Pycnandra benthamii Syzygium amieuense Kermadecia sinuata Paracryphia alticola Pycnandra canaliculata Syzygium aoupinianum Kibaropsis caledonica Phelline comosa Pycnandra carinocostata Syzygium arboreum Lethedon balansae Phelline dumbeensis Pycnandra comptonii Syzygium austrocaledonicum Phyllanthus billardierei Macaranga alchorneoides Pvcnandra controversa Svzvaium baladense Pichonia dubia Macaranga coriacea Pycnandra fastuosa Syzygium balansae Syzygium brachycalyx Macaranga corymbosa Piliocalyx laurifolius Pycnandra griseosepala Mammea neurophylla Piliocalyx wagapensis Pycnandra sessiliflora Syzygium brongniartii Margaritopsis collina Pisonia gigantocarpa Pycnandra vieillardii Syzygium coccineum Melaleuca quinquenervia Pittosporum simsonii Quintinia major Syzygium cumini Melia azedarach Planchonella cinerea Quintinia oreophila Syzygium densiflorum

41

Syzygium frutescens	Antirhea splendens	Elaeocarpus geminiflorus	Myrsine novocaledonica
Syzygium guillauminii	Apiopetalum glabratum	Elaeocarpus guillainii	Myrsine oblanceolata
Syzygium macranthum	Archidendropsis glandulosa	Elaeocarpus seringii	Myrtopsis myrtoidea
Syzygium malaccense	Archirhodomyrtus turbinata	Elaeocarpus speciosus	Neisosperma brevituba
Syzygium mouanum	Arytera lepidota	Elaeocarpus vieillardii	Ochrosia balansae
Syzygium multipetalum	Ascarina rubricaulis	Elaeocarpus weibelianus	Oxera robusta
Syzygium pancheri	Atractocarpus (MacKee25341)	Elaeodendron cunninghamii	Pancheria brunhesii
Syzygium paniense	Atractocarpus artensis	Endiandra polyneura	Pandanus balansae
Syzygium quadrangulare	Atractocarpus mollis	Eugenia paludosa	Phelline confertifolia
Syzygium rhopalanthum	Austrobuxus eugeniifolius	Eugenia stricta	Phelline erubescens
Syzygium tenuiflorum	Austrobuxus huerlimannii	Eugenia veillonii	Phelline lucida
Syzygium tripetalum	Austrobuxus vieillardii	Eumachia collina	Picrella glandulosa
Syzygium wagapense	Balanops vieillardii	Euroschinus elegans	Piliocalyx bullatus
Tabernaemontana cerifera	Baloghia bureavii	Euroschinus obtusifolius	Pisonia artensis
Tapeinosperma pancheri	Basselinia gracilis	Euroschinus rubromarginatus	Pittosporum oreophilum
Tapeinosperma robustum	Basselinia humboldtiana	Ficus nitidifolia	Pittosporum pronyense
Tapeinosperma vieillardii	Bocquillonia lucidula	Garcinia pedicellata	Planchonella amieuana
Tapeinosperma wagapense	Casearia puberula	Gea connatistipula	Planchonella glauca
Virotia francii	Casearia silvana	Gea platycarpa	Planchonella rufocostata
Virotia leptophylla	Casuarina collina	Geijera balansae	Pleioluma baueri
Virotia neurophylla	Celtis hypoleuca	Gmelina neocaledonica	Plerandra moratiana
Virotia rousselii	Cerbera manghas	Gossia alaternoides	Pleurostylia opposita
Weinmannia dichotoma	Citronella macrocarpa	Gymnostoma nodiflorum	Podonephelium pachycaule
Weinmannia paitensis	Citronella sarmentosa	Hedycarya baudouini	Polyscias cissodendron
Weinmannia serrata	Claoxylon insulanum	Hedycarya chrysophylla	Polyscias vieillardii
Xanthomyrtus kanalaensis	Cleidion macarangoides	Hugonia penicillanthemum	Pycnandra cylindricarpa
Xanthostemon ruber	Cleidion vieillardii	Hybanthus micranthus	Pycnandra deplanchei
Xanthostemon velutinus	Codia montana	Intsia bijuga	Pycnandra filipes
Xylopia dibaccata	Comptonella sessilifoliola	Ixora cauliflora	Pycnandra gordoniifolia
Xylopia vieillardii	Coronanthera pulchra	Ixora francii	Pycnandra pubiflora
Xylosma vincentii	Corynocarpus dissimilis	Jaffrea xerocarpa	Quintinia parviflora
Zanthoxylum neocaledonicum	Cryptocarya (McPherson4408)	Kanakomyrtus dawsoniana	Rauvolfia balansae
Zanthoxylum sarasinii	Cryptocarya bitriplinervia	Kanakomyrtus longipetiolata	Salaciopsis neocaledonica
Zygogynum bicolor	Cunonia austrocaledonica	Lasiochlamys cordifolia	Salaciopsis sparsiflora
Zygogynum pancheri	Cunonia linearisepala	Lasiochlamys planchonellifolia	Santalum austrocaledonicum
Zygogynum stipitatum	Cunonia varijuga	Lasiochlamys reticulata	Sarcomelicope follicularis
	Cupaniopsis grisea	Lethedon calleana	Sarcomelicope leiocarpa
	Cupaniopsis inoplaea	Lethedon cernua	Sarcomelicope simplicifolia
5	Diospyros balansae	Maxwellia lepidota	Scaevola cylindrica
Forme 1	Diospyros flavocarpa	Meiogyne baillonii	Scagea depauperata
Acropogon dzumacensis	Diospyros trisulca	Meiogyne tiebaghiensis	Schefflera candelabrum
Actinokentia divaricata	Diospyros vieillardii	Menepetalum schlechteri	Schefflera neocaledonica
Albizia guillainii	Diospyros yaouhensis	Meryta coriacea	Sloanea haplopoda
Alectryon carinatum	Dracophyllum verticillatum	Meryta lecardii	Sloanea montana
Alstonia coriacea	Duboisia myoporoides	Meryta oxylaena	Sloanea ramiflora
Alstonia vieillardii	Dysoxylum pachypodum	Montrouziera gabriellae	Soulamea fraxinifolia
Amphorogyne spicata	Elaeocarpus coumbouiensis	Myrsine arborea	Spiraeanthemum pubescens

Symplocos flavescens Syzygium aggregatum Syzygium auriculatum Syzygium capillaceum Syzygium conceptionis Syzygium deplanchei Syzygium meorianum Syzygium toninense Tapeinosperma deflexum Tapeinosperma scrobiculatum Tapeinosperma vestitum Tristaniopsis capitulata Tristaniopsis reticulata Uromyrtus ngoyensis Vitex (Veillon7016) Vitex collina Vitex trifolia Zanthoxylum albiflorum Zygogynum baillonii Zygogynum comptonii Zygogynum pomiferum Zygogynum vinkii

Gymnostoma poissonianum Lasiochlamys koghiensis Loxodiscus coriaceus Montrouziera sphaeroidea Myodocarpus vieillardii Myrsine lanceolata Pancheria calophylla Pancheria gatopensis Planchonella sphaerocarpa Plerandra nono Polvosma leratii Pycnandra sarlinii Pycnandra sclerophylla Rhodomyrtus locellata Scaevola erosa Solmsia calophylla Sphaeropteris albifrons Storthocalyx sordidus

Syzygium xanthostemifolium

Acridocarpus austrocaledonicus

Tapeinosperma nitidum

Tristaniopsis guillainii

Xylosma confusum

Forme 4 Acropogon macrocarpus Acropogon schistophilus Alstonia sphaerocapitata Bocquillonia phenacostigma Codia jaffrei Cyphophoenix alba Dicksonia munzingeri Diospyros erudita Gymnostoma deplancheanum Pandanus clandestinus Pleioluma sebertii Pycnandra montana Soulamea (Jaffré2753) Syzygium acre Tapeinosperma poueboense Zygogynum acsmithii

Pittosporum oubatchense

Pycnandra wagapensis Zygogynum mackeei

Podonephelium gongrocarpum

Forme 5

Antirhea (munzinger1414)
Cunonia cerifera
Delarbrea longicarpa
Eugenia metzdorfii
Gmelina lignumvitreum
Myrsine memaoyaensis
Myrsine ovicarpa
Piliocalyx (MacKee26643)
Piliocalyx ignambiensis
Planchonella latihila
Plerandra elegantissima
Pycnandra caeruleilatex
Syzygium neocaledonicum
Tapeinosperma minutum

Forme 6

Acropogon aoupiniensis
Agathis montana
Alstonia odontophora
Balanops (panié)
Chambeyronia lepidota
Cryptocarya (Munzi_4792)
Cunonia aoupiniensis
Kentiopsis magnifica
Meiogyne lecardii
Plerandra neocaledonica
Pycnandra blaffartii
Pycnandra chartacea
Sphenostemon comptonii
Zygogynum pauciflorum

Forme 7

Alstonia quaternata Araucaria nemorosa Archirhodomyrtus vieillardii Atractocarpus colnettianus Canarium whitei Cryptocarya (Munz_5178) Dacrydium lycopodioides Elaeocarpus tremulus Gastrolepis alticola Guettarda spC Hibbertia comptonii Hooglandia ignambiensis Hugonia (Munzinger3338) Kanakomyrtus myrtopsidoides Scaevola macropyrena Sphenostemon thibaudii Syzygium apetiolatum Virotia vieillardii Xanthostemon aurantiacus

Forme 2

Alangium villosum
Antirhea ngoyensis
Araucaria bernieri
Archidendropsis streptocarpa
Atractocarpus nigricans
Cryptocarya transversa
Cyphokentia cerifera
Dendrocnide latifolia
Depanthus glaber
Dracophyllum ramosum
Dysoxylum macranthum
Ficus dzumacensis
Ficus obliqua
Garnieria spathulaefolia
Geissois balansae

Geissois racemosa

Gmelina magnifica

Forme 3

Acropogon merytifolius Alstonia lanceolata Araucaria subulata Balanops pancheri Beauprea spathulaefolia Cryptocarya mackeei Diospyros cherrieri Diospyros pustulata Ficus virens Garcinia (Munzinger4818) Geissois polyphylla Kanakomyrtus prominens Litsea lecardii Metrosideros punctata Morierina montana Mvodocarpus nervatus

<u>Résumé</u> : Evaluation des patrons de rareté des arbres dans les forêts de Nouvelle-Calédonie

La distribution de la biodiversité à la surface de la terre est spatialement hétérogène. Un gradient latitudinal de la diversité est observable, augmentant depuis les pôles vers les tropiques pour atteindre une diversité maximale dans les forêts tropicales humides. Ces écosystèmes présentent des structures oligarchiques, avec une majorité d'espèces rares pouvant êtres vulnérables, et seulement quelques espèces dominantes. L'étude de la rareté des espèces est primordiale pour la planification d'actions de conservation. La rareté d'une espèce peut être relativement bien décrite selon la classification de Rabinowitz en huit catégories dont sept formes de rareté, à travers trois composantes principales : la densité de population, la distribution géographique et la spécificité de l'habitat. Ces trois composantes dépendent fortement de l'échelle d'observation considérée, ainsi que du jeu de données, et présentent certaines corrélations à l'échelle globale. En Nouvelle-Calédonie, le phénomène de rareté est très présent en raison de la grande diversité floristique et du fort taux d'endémisme. Cette étude s'appuie sur les données d'un réseau de parcelles permanentes (NC-PIPPN), ainsi que sur les données de l'herbier de Nouméa (IRD-NOU) et sur des observations issues d'inventaires non publiés. L'étude au rang de l'espèce d'un échantillon de 51 440 occurrences a permis de montrer que les patrons de distributions globaux ne sont pas nécessairement vérifiés en Nouvelle-Calédonie. L'abondance maximale locale n'étant, par exemple, que très peu corrélée à l'étendue de l'aire de distribution géographique. La classification de Rabinowitz nous a permis d'identifier sept catégories d'espèces plus ou moins rares. Les résultats de cette classification indiquent que la prise en compte de la pression d'observation dans l'interprétation des résultats est non négligeable, et que les valeurs de seuils fixées pour déterminer si une aire de distribution géographique est étendue ou restreinte, une densité de population est grande ou petite, et une spécificité d'habitat est large ou petite sont à affiner selon le contexte de l'étude (taxon et localité géographique). Par ailleurs, cette étude montre les effets que peuvent avoir les types de dispersion et les groupes taxonomiques sur les aires de distribution géographiques, la taille de la niche environnementale et l'abondance maximale des espèces. Nous avons montré que les espèces anémochores avaient des aires de distributions géographiques et des niches environnementales plus petites que les espèces zoochores et barochores. Et les groupes des fougères et des monocotylédones étaient plus abondants localement que les autres groupes taxonomiques étudiés. Ces résultats indiquent que la distribution des espèces semble être limitée, conduisant à des agrégations et à des réductions des aires de distributions géographiques potentielles. Ces phénomènes s'expliqueraient par la particularité du contexte environnemental de la Nouvelle-Calédonie, présentant une fragmentation intensive à l'origine de barrières écologiques difficilement franchissables, considérant d'autant plus la faible représentation de la faune sauvage sur l'île.

Mots clés : Rareté, Forêt tropicale, Nouvelle-Calédonie, Dispersion, Classification de Rabinowitz