



MASTER ECOLOGIE-BIODIVERSITE

Parcours Biodiversité Végétale Tropicale



Les gradients altitudinaux de richesse spécifique des plantes de Nouvelle-Calédonie

Grégoire BLANCHARD

Stage de Master 2 encadré par Robin POUTEAU et Philippe BIRNBAUM

01/06/2015



Les gradients altitudinaux de richesse spécifique des plantes de Nouvelle-Calédonie

Grégoire BLANCHARD

Stage de Master 2 encadré par Robin POUTEAU et Philippe BIRNBAUM

01/06/2015

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier Robin Pouteau, pour son encadrement de qualité qui m'a permis de réaliser l'expérience enrichissante qu'a été ce stage, pour sa disponibilité et son implication dans ma formation, pour nos discussions passionnantes concernant la biogéographie et l'infinité de perspectives captivantes qu'il reste à explorer, pour sa bonne humeur quotidienne, et enfin pour son aide généreuse lors de la rédaction de ce document.

Je tiens aussi à remercier Philippe Birnbaum, pour sa pédagogie exceptionnelle, ses conseils toujours pertinents, son tact et son efficacité en temps que co-encadrant de mon stage et responsable au sein de l'IAC.

Merci à Thomas Ibanez pour son aide précieuse dans mes réflexions méthodologiques, à Elodie Blanchard pour ses conseils et son soutien durant la rédaction de ce rapport, à Hervé Vandrot pour ses compétences et sa bonne humeur sur le terrain, à Dimitri Justeau pour son aide en informatique et à Jaqueline Tinel pour sa bonne humeur quotidienne.

Enfin, merci aux membres de l'IAC et du Laboratoire de botanique et d'écologie végétale appliquée pour leur accueil de qualité.

Table des matières

INTRODUCTION	4
<i>L'étude des gradients environnementaux</i>	4
<i>La règle de Rapoport</i>	5
<i>L'effet du climat</i>	6
<i>L'effet de l'aire</i>	6
<i>Le « mid-domain effect »</i>	7
<i>Essais de quantification de la contribution des différents effets</i>	8
<i>Objectifs de cette étude</i>	8
MATERIELS ET METHODES	9
<i>Site d'étude</i>	9
<i>Sélection des espèces</i>	9
<i>Sélection des occurrences d'espèces</i>	10
<i>Évaluation de la richesse spécifique</i>	10
<i>Test de la validité de la règle de Rapoport en Nouvelle-Calédonie</i>	11
<i>Données climatiques</i>	11
<i>Calcul de l'aire par bande altitudinale</i>	12
<i>Construction d'un modèle nul</i>	12
<i>Calcul des contributions de l'effet du climat, de l'aire et du MDE</i>	13
RESULTATS	14
<i>Distribution des espèces le long du gradient d'altitude</i>	14
<i>La règle de Rapoport</i>	15
<i>Distribution altitudinale de la richesse spécifique des plantes en Nouvelle-Calédonie</i>	16
<i>Relation entre la richesse spécifique et l'aire</i>	16
<i>Contributions contrastées de l'effet du climat, de l'aire et du MDE</i>	17
<i>Le cas des arbres de forêt dense humide</i>	17
<i>Le cas des fougères arborescentes, gymnospermes, palmiers et pandanus</i>	18
<i>Le cas des espèces micro-endémiques (NES)</i>	19
DISCUSSION	20
<i>Biais potentiels liés à l'échantillonnage altitudinal et à l'interpolation des occurrences</i>	20
<i>La règle de Rapoport s'applique-t-elle en Nouvelle Calédonie ?</i>	20
<i>L'effet primordial de l'aire sur la richesse spécifique</i>	21
<i>Le MDE, un facteur important pour les espèces à distribution étendue</i>	22
<i>Micro-endémisme et hétérogénéité climatique</i>	22
CONCLUSION	23
BIBLIOGRAPHIE	24

INTRODUCTION

Le contexte actuel d'érosion de la biodiversité, variabilité du monde vivant dans ses dimensions génétique, spécifique et écosystémique, fait de la conservation biologique un des enjeux majeurs du début du 21^e siècle (Mittermeier et al. 2011). Le nombre important d'extinctions d'espèces documentées par de récentes études suggère même une sixième crise d'extinction massive (Barnosky et al. 2011). Pour faire face à cette érosion, il est essentiel de pouvoir caractériser la biodiversité et de comprendre les mécanismes environnementaux qui gouverne sa distribution à échelles locale, régionale et globale (Margules & Pressey, 2000). En effet, mieux connaître les facteurs influençant la variabilité spatiale de la biodiversité permettra de mieux prévoir ses réponses face aux changements globaux afin d'optimiser et de prioriser les efforts de conservation (Myers et al., 2000; Mittermeier et al., 2011). En d'autres termes, il convient de chercher à distinguer des tendances générales dans l'organisation de la biodiversité pour identifier précisément les menaces les plus importantes au niveau local.

L'étude des gradients environnementaux

Depuis les premières expéditions naturalistes, un grand nombre de données relatives à la diversité du monde vivant a rapidement été accumulé. La forte hétérogénéité spatiale de cette diversité a rapidement été révélée, incitant de nombreux auteurs à rechercher les tendances générales pouvant permettre de prédire cette variabilité. Les gradients environnementaux de biodiversité ont ainsi été intensément étudiés durant les deux derniers siècles, notamment au travers des travaux de, Wildenow, von Humboldt, Darwin, Wallace, Whittaker et Brown (Lomolino, 2001 ; Bachman et al., 2004; Grytnes & Vetaas, 2002). Le développement de la biogéographie a donné naissance aux grandes théories qui constituent les bases de réflexion pour expliquer les patrons de biodiversité. Aujourd'hui, plus d'un million d'espèces ont été décrites sur Terre (Mora et al., 2011), et bien que de nombreuses hypothèses aient été proposées, les biogéographes débattent toujours des raisons pouvant être à l'origine des variations de richesse spécifique observées (Gaston, 2000). Il reste notamment d'importantes questions en suspens dans la caractérisation de ces variations à échelle locales et globales (Jetz, 2012). A une échelle globale, les gradients latitudinaux de richesse spécifique présentent une tendance commune quel que soit le groupe taxinomique ciblé : la richesse spécifique augmente vers l'équateur et diminue en direction des pôles (Gaston, 2000 ; Stevens, 1989). A une échelle locale, bien qu'une diminution monotone de la richesse spécifique avec l'altitude ait été souvent observée, incitant à l'analogie entre les patrons de richesse altitudinaux et latitudinaux (Lomolino, 2001), Rahbek (1995) suggère que les

profils de richesse spécifique altitudinale de nombreux taxons soit en cloche, c'est-à-dire caractérisés par un pic à altitude intermédiaire. Durant les dernières décennies, un nombre grandissant de travaux ont documenté les gradients altitudinaux de richesse spécifique chez différents taxons menés dans différentes régions du monde. Ainsi, ces gradients ont été étudiés dans l'Himalaya pour les plantes (Grytnes & Vetaas, 2002 ; Bhattarai et al. 2004 ; Oommen & Shanker, 2005 ; Grau et al., 2007 ; Wang et al. 2007), pour les oiseaux (Wu et al., 2013) et pour les grenouilles endémiques (Fu et al., 2006), ainsi que dans d'autres régions d'Asie et d'Océanie pour les plantes (Lee et al., 2013 ; Tang et al., 2014 ; Hsu et al., 2014). D'autres études ont permis d'observer ces gradients pour les fourmis en Amérique du Nord (Sanders, 2002), pour les plantes endémiques des Andes équatoriales (Kessler, 2002), pour les plantes de la *Sierra Nevada* au Mexique (Sanchez-Gonzalez & Lopez-Mata, 2005), et pour les coléoptères en Italie (Fattorini, 2014). De récentes méta-analyses (Karger et al., 2011 ; McCain, 2007 ; Romdal & Grytnes, 2007 ; McCain & Grytnes, 2010) incluant des données relatives à différents taxons (plantes, petits mammifères, oiseaux et insectes) ont permis de mettre à jour certaines tendances. En effet, McCain et Grytnes (2010) montrent que quatre patrons « types » de richesse spécifique sont souvent remarqués (une décroissance monotone, un plateau à basse altitude, un plateau à basse altitude suivi d'un pic à altitude intermédiaire, et un simple pic à altitude intermédiaire). Leur fréquence dépendrait fortement des taxons étudiés. Pour les plantes, le patron le plus fréquent serait un pic maximal de richesse aux altitudes intermédiaires (McCain & Grytnes, 2010).

La règle de Rapoport

La plasticité écologique d'une espèce le long d'un gradient environnemental peut se définir comme l'intervalle compris entre les limites environnementales de sa distribution. Ainsi, pour une espèce donnée, la distance entre le point le plus au nord et le point le plus au sud de sa distribution définit son intervalle latitudinal. De même, l'écart entre le point le plus bas et le point le plus élevé de sa distribution définit son intervalle altitudinal. En s'appuyant sur les travaux de Rapoport (1982) au travers d'une méta-analyse comprenant 11 études, Stevens (1989) met en évidence une augmentation de la taille des intervalles latitudinaux des espèces associée à une diminution de la richesse spécifique de l'équateur vers les pôles, ce qu'il appelle la règle de Rapoport. Cette tendance pourrait s'expliquer par le fait que les espèces existant aux latitudes hautes sont exposées à des variations climatiques plus importantes que celles existant aux latitudes basses. Les espèces inféodées aux latitudes hautes auraient donc des seuils de tolérances plus larges, leur permettant ainsi d'occuper des

intervalles latitudinaux plus étendus (Stevens, 1989). Plus tard, Stevens (1992) s'appuie sur une méta-analyse de 10 études présentant des données de richesse spécifique le long de gradients altitudinaux pour extrapoler la règle de Rapoport aux gradients altitudinaux.

L'effet du climat

Différents gradients climatiques ont été mis en relation avec la variabilité de la richesse spécifique, notamment la température de l'air et les précipitations (Gaston, 2000 ; Bachman et al. 2004 ; Körner, 2007). La température décroît généralement de manière monotone avec l'altitude et la latitude. Cette diminution est appelée « gradient thermique adiabatique ». Le gradient thermique adiabatique latitudinal est souvent compris entre 0,5°C et 0,8°C par degré latitudinal (De Frenne et al., 2013). Le gradient thermique adiabatique latitudinal est souvent compris entre 0,5°C et 0,8°C par degré latitudinal (De Frenne et al., 2013). Le gradient thermique adiabatique altitudinal moyen est d'environ 0,55-0,6 °C par 100 m, mais varie aussi selon le site et la saison (entre 0,4°C et 0,7°C) (Graae et al., 2012). Ces variations à très courte distance font des montagnes un véritable laboratoire naturel pour étudier les réponses des écosystèmes au climat (Graae et al., 2012). Bien qu'il soit plus difficile d'établir des relations globales entre les précipitations et les gradients spatiaux, il est possible de généraliser certaines tendances en fonction des situations géographiques des régions considérées (distance à l'équateur, orientation, proximité d'un océan) (Körner, 2007 ; McCain & Grytnes, 2010). Aux latitudes tropicales, les précipitations ont souvent tendance à augmenter avec l'altitude jusqu'à 1,5 km au dessus du niveau de la mer (Körner, 2007). Les distributions en cloche pourraient donc s'expliquer par l'existence d'un optimum micro-climatique liant la température (qui diminue avec l'altitude) et la disponibilité en eau aux moyennes altitudes, favorables au moins pour certains groupes comme les épiphytes et les fougères (Kessler et al., 2011; Rahbek, 1995).

L'effet de l'aire

Une règle de base en écologie est que la richesse spécifique d'un habitat est proportionnelle à la surface de celui-ci (Arrhenius, 1921; Connor & McCoy, 1979; Fine & Ree, 2006 ; Körner, 2007). Cette relation est généralement logarithmique car, à partir d'une aire suffisamment grande, le nombre d'espèces tend vers une stabilisation (Dengler, 2009). L'hypothèse sous-jacente à cette relation espèces-aire est que le taux d'extirpation (extinction locale augmente et que le taux de migration diminue lorsque l'aire diminue, et inversement (Connor & McCoy, 1979). Cette relation a été fréquemment explorée le long de gradients

latitudinaux (Blackburn & Gaston, 1996; Lyons & Willig, 1997). L'effet de la surface a par la suite été proposé pour expliquer la variabilité altitudinale de richesse spécifique : la richesse spécifique présente dans une bande altitudinale serait ainsi proportionnelle à l'aire disponible dans cette bande (Lomolino, 2001; Rahbek, 1995). Puisque la forme des montagnes est généralement conique, les bandes altitudinales ayant la surface la plus étendue se trouvent souvent à basse altitude. L'hypothèse de l'effet de l'aire sur la richesse prédit donc une richesse plus importante à basse altitude. En effectuant une revue de 97 études contenant différents exemples de gradients altitudinaux de richesse spécifique, Rahbeck (1995) a montré qu'en standardisant la richesse spécifique par l'aire de la bande altitudinale correspondante, la majorité (80%) des patrons obtenus avait tout de même une allure en cloche. Ce résultat suggère que l'aire, bien qu'elle ait une influence importante, ne suffit pas à expliquer à elle seule les patrons de richesse spécifique.

Le « mid-domain effect »

Plus récemment, certains auteurs se sont intéressés aux contraintes spatiales des domaines géographiques qui limitent nécessairement la taille des intervalles de distribution des espèces. Des modèles nuls ont été construits afin de prédire les patrons de richesse spécifique attendus en l'absence d'autre déterminisme que celui des contraintes géométriques du gradient étudié, ou en ajoutant des contraintes simples. Colwell et Hurr (1994) ont ainsi démontré qu'une distribution aléatoire des intervalles d'occurrences dans un domaine spatial borné par des limites infranchissables (par exemple entre le niveau de la mer et le point culminant d'une région) permettait de reproduire les patrons de richesse spécifique en cloche observés le long des gradients altitudinaux. En effet, la simple contrainte des limites du domaine entraîne un « effet de bord » qui induit logiquement une probabilité croissante de recouvrement des intervalles proportionnelle à la distance au centre du domaine (Colwell 2008 ; Arita 2005). Cet effet géométrique est appelé « *mid-domain effect* » (MDE). Pour évaluer l'importance du MDE, plusieurs modèles nuls intégrant différentes hypothèses ont été proposés et leur pouvoir prédictif sur les patrons de richesse spécifique a été discuté dans de récentes études (Lees et al., 1999 ; Colwell & Lees, 2000 ; Veech, 2000; Grytnes & Vetaas, 2002 ; McClain et al., 2007; Colwell, 2008 ; Grytnes et al., 2008). Certains auteurs ont néanmoins critiqué l'utilisation de ces modèles en rappelant les difficultés potentielles liées à la définition des limites des domaines altitudinaux considérés et aux postulats écologiques qu'elles impliquent (Zapata et al., 2003).

Essais de quantification de la contribution des différents effets

Plusieurs tentatives de quantification de la contribution de ces différents effets ont été entreprises à l'aide de diverses méthodes statistiques : Bachman et al. (2004) ont utilisé des régressions linéaires simples deux à deux entre la richesse spécifique (variable expliquée) et ces différents effets (variables explicatives). Ils ont interprété la qualité des régressions comme le reflet du pouvoir prédictif de chaque effet. Plus tard, l'utilisation de modèles multivariés a permis une quantification plus fine de la contribution relative de chacun des différents effets : Wang et al. (2007) avec des modèles linéaires généralisés (GLM), Fu et al. (2006) et Lee et al. (2013) avec des régressions linéaires multiples et des modèles d'auto-régression conditionnelle (CAR), Tang et al. (2014) ou encore Fattorini (2014) avec des régressions polynomiales.

Objectifs de cette étude

Dans les études cherchant à tester la validité de la règle de Rapoport ou à quantifier la contribution des différents effets suggérés pour expliquer les patrons de distribution altitudinale de la richesse spécifique (effet du climat, de l'aire et du MDE), les plantes vasculaires ont souvent été traitées comme un « compartiment biologique » homogène (Wang et al., 2007 ; Bhattarai & Vetaas, 2006). Cependant, il existe peu d'études à ce jour ayant testé l'existence de différences dans la contribution des différents effets au sein des plantes vasculaires. Nous proposons ici une étude des patrons altitudinaux de richesse spécifique des arbres de forêt dense humide (abrégiés AFDH), (en dissociant des sous-groupes en fonction de la taille des intervalles altitudinaux des espèces, ainsi que sur des critères taxonomiques : fougères arborescentes, gymnospermes, palmiers et pandanus) et des espèces végétales micro-endémiques (abrégiées NES pour « *Narrow Endemic Species* ») (en dissociant également des sous-groupes en fonction de la taille des intervalles altitudinaux des espèces) dans les montagnes tropicales de Nouvelle-Calédonie. Nous présentons une approche comparative de deux méthodes de modélisation statistique pour quantifier l'importance des différents effets sur la distribution altitudinale de la richesse spécifique relative à chaque groupe d'espèces, puis nous discutons des biais potentiels, des tendances globales pouvant expliquer nos résultats et des particularités locales.

MATERIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

La Nouvelle-Calédonie est un archipel de 19 000 km² situé dans le sud-ouest de l'Océan Pacifique (20–23°S, 164–167°E), à environ 1500 km à l'est de l'Australie et 2000 km au nord de la Nouvelle-Zélande. L'archipel est composé d'une île principale, la Grande Terre, de 16 000 km², et de plusieurs îles de faible altitude non-incluses dans cette étude. La Grande Terre mesure environ 50 km de large et 400 km de long, et est orientée du nord-ouest au sud-est. Elle est traversée dans sa longueur par une chaîne de montagnes appelée « Chaîne centrale » dont les sommets dépassent 1600 m (Mont Panié, au nord (1628 m) et Mont Humboldt, au sud (1618 m)). Sa flore est composée de 3371 espèces de plantes vasculaires dont plus de 75% sont endémiques (Morat et al., 2012). Cette diversité exceptionnelle est cependant menacée par le développement rapide des activités anthropiques (Jaffré et al., 1998), faisant de l'île un point chaud de biodiversité mondiale (Myers et al., 2000). Les précipitations varient de 600 mm à 4500 mm avec un gradient croissant avec l'altitude. L'hétérogénéité des sols et de la disponibilité en eau ainsi que la modification d'origine anthropique de l'environnement expliquent la distribution des différents types de végétation présents sur la Grande Terre : la mangrove, les savanes ligno-herbacées, les maquis, la forêt sèche et la forêt dense humide qui devait historiquement recouvrir la majorité de l'île mais qui en recouvre aujourd'hui moins d'un quart (Jaffré et al., 2012 ; Morat, 1993).

Sélection des espèces

Nous nous sommes intéressés à deux groupes de plantes vasculaires dans cette étude : les arbres de forêts dense humide (abrégiés AFDH) caractérisés par leur écologie forestière sans contrainte de prévalence, et les espèces micro-endémiques (abrégiées NES pour « *Narrow Endemic Species* ») définies par leur prévalence indépendamment de leur écologie. Les AFDH ont été définies comme l'ensemble des espèces occurrentes au moins une fois avec un diamètre à hauteur de poitrine (« *Diameter at Breast Height* » ou *DBH*, i.e. à environ 1,30 m du sol) de plus de 10 cm dans le réseau de parcelles NC-PIP (New Caledonian Plant Inventory and Permanent Plot Network) (Ibanez et al., 2014). Ce réseau est composé de 220 parcelles de 0,04 hectares (20 m x 20 m) et de huit parcelles d'un hectare (100 m x 100 m) localisées entre 5 m et 1250 m d'altitude, incluant 733 espèces. Quatre sous-groupes taxonomiques ont été dissociés : les fougères arborescentes, les gymnospermes, les palmiers et les pandanus. La liste des NES de Nouvelle-Calédonie a été établie par Wulff et al. (2013) à partir de la littérature et de données d'occurrence issues de l'herbier de Nouméa (NOU) selon un critère

Tableau 1 : Détails des jeux de données utilisés pour étudier la distribution altitudinale de la richesse spécifique des plantes en Nouvelle-Calédonie.

Arbres de forêt dense humide (AFDH)					
Groupe d'espèces	# occurrences	# espèces	Taille moy. des intervalles (m)	NES	% nombre d'espèces de plantes vasculaires
Total	39205	733	879	56	21,5
Petits intervalles	4643	245	493	37	7,2
Intervalles moyens	14115	244	888	13	7,2
Grands intervalles	20447	244	1256	6	7,2
Gymnospermes	930	15	1103	2	0,4
Fougères	112	6	649	0	0,2
Palmiers	298	12	813	1	0,3
Pandanus	185	6	834	1	0,2

Espèces de plantes vasculaires micro-endémiques (NES)					
Groupe d'espèces	# occurrences	# espèces	Taille moy. des intervalles (m)	AFDH	% nombre d'espèces de plantes vasculaires
Total	1220	460	235	56	13,6
Petits intervalles	164	163	<25	3	4,8
Intervalles moyens	420	145	136	14	4,3
Grands intervalles	636	152	581	39	4,5

de proximité des occurrences : les espèces devaient présenter un maximum de trois localités séparées de plus de 10 km. Les AFDH et les NES ont été traités dans leur ensemble puis en séparant chacun des deux jeux de données en trois sous-groupes d'un même nombre d'espèces (terciles) en fonction de la taille de leurs intervalles altitudinaux (espèces à petits intervalles, espèces à intervalles moyens et espèces à grands intervalles) pour comparer les variations de leurs richesses spécifiques altitudinales respectives.

Sélection des occurrences d'espèces

Les données d'occurrence ont été compilées et sélectionnées à partir de quatre sources d'information distinctes suivant la méthode utilisée par Birnbaum et al. (sous presse) : (1) les inventaires du réseau NC-PIP, (2) des spécimens de l'herbier de Nouméa, (3) des observations issues d'inventaires non publiés, (4) des photographies géo-référencées. Les données d'herbier sélectionnées sont : (1) les occurrences géolocalisées de, (2) les collectes par H.S. MacKee (principal contributeur de l'herbier de Nouméa, avec environ 45 000 spécimens) ayant une précision horizontale de moins de 500 m, selon l'index géographique en ligne (<http://phanero.novcal.free.fr>) (3) les occurrences présentant une différence de moins de 50 m entre l'altitude indiquée sur les échantillons et celle obtenue par projection de la localité indiquée sur un modèle numérique de terrain (MNT ; Direction des Technologies et des Services de l'Information, Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie). Pour assurer la cohérence des données, les identifications infra-spécifiques ont été dégradées au seul rang de l'espèce. Cette méthode a permis de dresser une liste de 733 AFDH et de 460 NES (22% et 14% des espèces de plantes vasculaires de Nouvelle-Calédonie, respectivement).

Évaluation de la richesse spécifique

Le profil topographique de l'île a été divisée en 65 bandes altitudinales de 25 m (65 x 25 m = 1625 m). L'altitude associée aux occurrences retenues a été obtenue grâce au Modèle Numérique de Terrain (MNT). Pour estimer la richesse spécifique, l'utilisation du nombre d'espèces observées dans chaque bande altitudinale (richesse observée) peut poser problème si l'on considère les fausses absences prises en compte en cas d'échantillonnage non-exhaustif (Fattorini, 2014). L'utilisation de la richesse spécifique raréfiée (le nombre d'espèces attendu pour un nombre de récoltes fixé), permet a priori de s'affranchir de l'hétérogénéité de l'effort d'échantillonnage (Grytnes et al., 2008). Cependant, le peu d'occurrences dont nous disposons pour certaines gammes d'altitude (e.g., 41 entre 1450 m et 1475 m) ne nous permettaient pas d'utiliser un nombre de collecte représentatif de la richesse de certaines

bandes. Nous avons donc choisi d'utiliser la richesse spécifique dite théorique, calculée par interpolation des occurrences, en considérant que chaque espèce est présente sur l'ensemble de l'intervalle altitudinal défini par son occurrence la plus basse et son occurrence la plus haute (McCain & Grytnes, 2010). Cette méthode est susceptible de sur-estimer la richesse spécifique au milieu du domaine altitudinal, car les espèces sont strictement observées aux extrémités de leurs intervalles, et de sous-estimer la richesse spécifique extrémités du gradient, car elle y est uniquement observée (Grytnes & Vetaas, 2002). Cependant, cette méthode a l'avantage de faciliter la comparaison des résultats avec d'autres études puisqu'elle est de loin la plus commune (McCain & Grytnes, 2010). Afin d'évaluer d'éventuels biais liés à l'échantillonnage ou à l'interpolation des occurrences, des régressions linéaires simples entre le nombre d'occurrences et les richesses observée et théorique trouvées par bande d'altitude ont été effectuées puis le nombre d'occurrences par km² a été calculé.

Test de la validité de la règle de Rapoport en Nouvelle-Calédonie

Pour tester la règle de Rapoport nous avons utilisé trois méthodes distinctes proposées dans la littérature : (1) la méthode de Stevens (1992) qui s'intéresse à la taille moyenne des intervalles recouvrant chaque bande altitudinale. Selon la règle de Rapoport, la taille moyenne des intervalles doit augmenter de manière proportionnelle à l'altitude ; (2) la méthode de Lyons et Willig (1997) qui s'intéresse à la moyenne des pourcentages de chaque intervalles recoupant chacune des bandes altitudinales, ce qui permet d'éviter les problèmes liés à la non-indépendance des bandes altitudinales successives. Selon la règle de Rapoport, la moyenne des pourcentages de chaque intervalle doit diminuer de manière proportionnelle à l'altitude ; et (3) une méthode adaptée de celle de McCain (2013) qui s'intéresse au nombre d'intervalles de taille inférieure à un quart du gradient qui recoupe chacune des bandes altitudinales divisé par le nombre total d'intervalles qui recoupe chacune des bandes altitudinales. Cette méthode a l'avantage de réduire l'effet du MDE et de la non-indépendance des bandes altitudinales. Selon la règle de Rapoport, la proportion d'intervalles ayant une taille inférieure à un quart du gradient doit diminuer de manière proportionnelle à l'altitude

Données climatiques

Les précipitations annuelles moyennes relatives à chacune des bandes altitudinales ont été obtenues à partir d'une grille de pluviométrie (modèle AURHELIE, Météo-France 2007), en calculant la moyenne des valeurs des cellules incluses dans chaque bande altitudinale. Le gradient thermique adiabatique a été estimé en effectuant une régression linéaire entre

l'altitude et les températures moyennes annuelles enregistrées par 36 stations météorologiques réparties entre 0 m et 1000 m sur le massif de l'Aoupinié. Ce gradient, correspondant à la pente de la régression linéaire, fut de $-0,647^{\circ}\text{C}$ par élévation de 100 m. Les précipitations moyennes et les températures moyennes étant fortement corrélées (Figure 1, $R^2 = 0,93$; P -value $< 0,001$) nous avons choisi d'inclure uniquement les précipitations dans les analyses pour s'affranchir de la redondance des deux variables climatiques.

Calcul de l'aire par bande altitudinale

La relation entre la richesse spécifique et l'aire disponible varie en fonction de la surface de l'habitat considéré (Karger et al., 2011). Pour explorer cette relation, les aires totales de surface émergée et de surface de forêt dense humide ont donc été calculées à partir du MNT et d'une carte de la forêt dense humide (Jaffré et al., 2012) pour chaque bande altitudinale. La relation aire-espèces est souvent curvilinéaire mais peut être semi-logarithmique ou linéaire selon les données utilisées (McCain, 2007). Dans notre cas, la cette relation était curvilinéaire. Dans le but d'évaluer précisément cette relation, la valeur de la pente de la régression linéaire effectuée sur cette relation a été utilisée pour déterminer le paramètre z de la fonction puissance dans l'équation d'Arrhenius qui décrit cette relation (Arrhenius 1921 ; voir l'annexe 2 de McCain 2007 pour plus de détails) : $S = c A^z$, soit $\log S = \log(c + z \log A)$, avec A l'aire d'une bande altitudinale, c la constante égale à une valeur de richesse par unité de surface, et S la richesse spécifique empirique de la bande altitudinale. Nous avons décidé de transformer les valeurs de l'aire de chaque bande altitudinale par la fonction logarithmique pour analyser l'effet de l'aire sur la richesse spécifique.

Construction d'un modèle nul

Depuis le travail de Colwell et Hurt (1994), plusieurs modèles construits sous différentes hypothèses ont été développés pour étudier l'effet des contraintes géométriques sur la distribution altitudinale de la richesse spécifique. Pour notre étude, nous considérons un gradient s'étendant du niveau de la mer jusqu'au plus haut sommet de l'île (1628 m, arrondi à 1625 m) ces limites étant naturellement infranchissables (McClain et al., 2007). Un modèle nul a été construit en projetant de manière aléatoire les intervalles altitudinaux empiriques des espèces sur l'ensemble du gradient. La taille des intervalles altitudinaux a été conservée pour inclure les particularités écologiques des espèces (Colwell & Lees, 2000). Cette projection aléatoire des intervalles altitudinaux a été répétée 1000 fois, puis la richesse spécifique sous l'hypothèse nulle du MDE a été calculée en effectuant la moyenne des richesses spécifiques

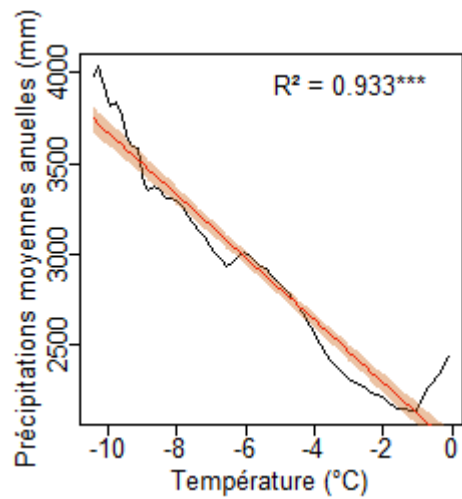


Figure 1 : Relation entre les températures annuelles moyennes enregistrée par des microstations météorologiques le long d'un transect sur le massif de l'Aoupinié et les précipitations annuelles moyennes relatives à chacune des bandes altitudinales ont été obtenues à partir d'une grille de pluviométrie. Les astérisques (***) indiquent la significativité des relations au seuil de P -value $< 0,001$

interpolées pour chaque bande altitudinale. McCain (2007) suggère que la relation aire-espèce peut entraîner une sous estimation de l'effet du MDE car les simulations des modèles nuls sont indépendantes de l'aire, contrairement aux richesses spécifiques empiriques. Afin de tester l'influence du MDE, nous avons donc tenu compte de l'effet de l'aire des bandes altitudinales en utilisant l'équation d'Arrhenius. Les valeurs de richesse spécifique issues du modèle nul ont donc été multipliées par A^z . Cette méthode a été répétée (avec re-calcul des intervalles altitudinaux empiriques et des valeurs de z) pour simuler la richesse spécifique sous l'hypothèse nulle du MDE pour chaque groupe et sous-groupe d'espèces

Calcul des contributions de l'effet du climat, de l'aire et du MDE

Dans le but d'évaluer la contribution relative de l'effet du climat, de l'aire et du MDE sur les patrons altitudinaux de richesse spécifique, nous avons utilisé deux méthodes statistiques pour assurer indépendance des résultats vis-à-vis de la méthode choisie. Dans un premier temps, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés classiques (GLM) avec une fonction de lien logarithmique, puisque la variable expliquée présente une distribution des erreurs conforme à la loi de Poisson (Wang et al., 2007). Des GLM univariés ont été ajustés pour évaluer la variance de la richesse spécifique théorique expliquée par chaque variable (précipitations annuelles moyennes, logarithme de l'aire et richesse spécifique sous l'hypothèse du MDE). La contribution relative de chaque variable a ensuite été calculée en divisant le coefficient de détermination (R^2) de chaque modèle par la somme des R^2 des trois modèles ($CR = R^2 / \sum R^2$). Dans un second temps, nous avons utilisé la méthode « *Boosted Regression Trees* » (BRT), une méthode statistique récente basée sur des arbres de régression et intégrant un algorithme d'apprentissage automatique (Elith et al., 2008). Les BRT ont été construits avec la fonction *gbm.step* de l'extension *dismo* (Hijmans et al. 2015) du logiciel R (R Development Team 2014). Nous avons utilisé une loi de distribution des erreurs de type Poisson, une complexité d'arbres de 2 (deux nœuds dans chaque arbre, ce qui tient compte des interactions entre variables), une fréquence d'apprentissage (« *learning rate* ») de 0,01, et une fraction des données sélectionnées aléatoirement pour construire chaque arbre de 0,75 (*bag fraction*). Nous avons comparé la fiabilité des deux méthodes en construisant des BRT et des GLM multivariés tenant compte des trois variables (sans interactions pour le GLM) ajustés sur 45 des 65 bandes altitudinales et en testant leur pouvoir prédictif, en termes de variance expliquée (R^2), sur les 20 bandes restantes. Ces analyses ont été effectuées sur les deux jeux d'occurrences : les AFDH (incluant fougères arborescentes, gymnospermes, palmiers et pandanus) et les NES.

RESULTATS

Distribution des espèces le long du gradient d'altitude

Une grande partie des AFDH (239) ont un intervalle altitudinal limité par le niveau de la mer (figure 2). En revanche, peu d'espèces atteignent la limite haute du gradient. Très peu d'espèces ayant de petits intervalles sont présentes au delà de 1000 m. En revanche, une proportion importante des NES n'est présente que dans une seule bande altitudinale (164/460) et peu d'espèces ont un intervalle altitudinal supérieur à 500 m. De la même manière que pour les AFDH, une partie importante des NES (79 espèces) ont un intervalle altitudinal limité par le niveau de la mer, alors que la distribution des limites hautes des intervalles altitudinaux des NES semble être répartie de manière progressive en altitude. Cependant, bien que le nombre de NES diminue avec l'altitude, la présence d'espèces ayant des intervalles restreint est continue le long du gradient. Les deux groupes d'espèces (AFDH et NES) présentent de nombreux intervalles limités aux alentours de 1100 m d'altitude.

A peine 10% des espèces d'AFDH sont distribuées uniquement en dessous de 600 m, et la moitié est uniquement distribuée en dessous de 1000 m (figure 3). La proportion d'espèce d'AFDH diminue fortement entre 800 m et 1100 m d'altitude, passant d'environ 75% à 35%, ce qui montre que la limite haute de la distribution de 40% des espèces se trouve à ces altitudes. Par contre, pour les NES, la limite haute des espèces diminue plus progressivement le long du gradient altitudinal. En effet, 10% des espèces sont réparties uniquement en dessous de 100 m d'altitude, et la moitié des espèces sont distribuées en dessous de 600 m.

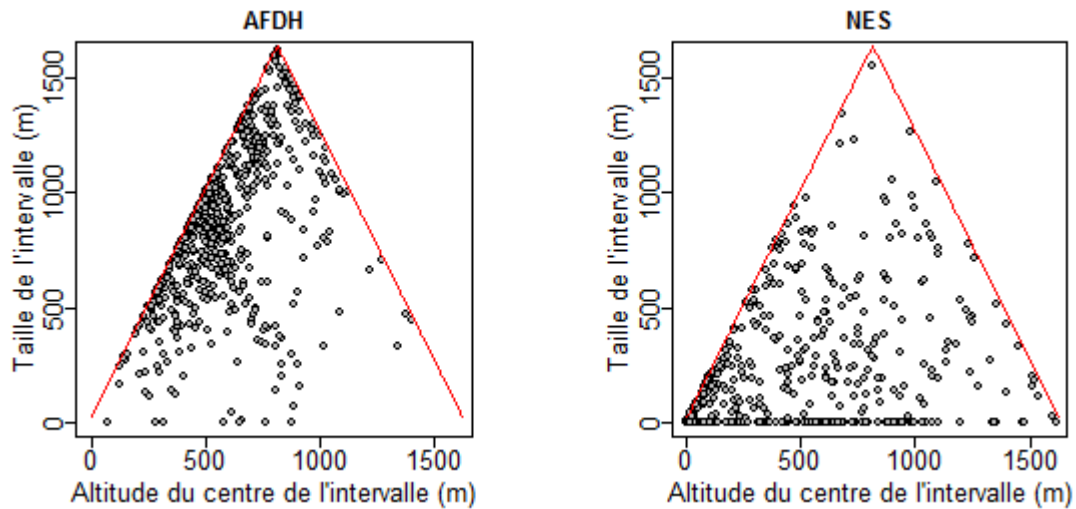


Figure 2 : Distribution de la taille des intervalles altitudinaux des espèces en fonction de l'altitude du centre de l'intervalle. Les droites rouges représentent les limites d'occurrence des points centraux dans le domaine altitudinal. Chaque point fait référence à une espèce.

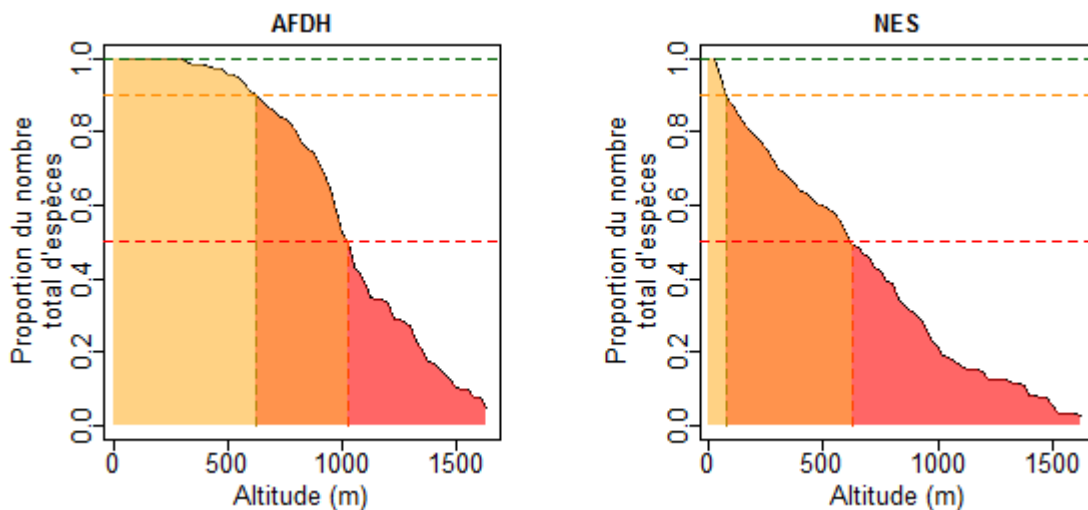


Figure 3 : Proportion cumulée d'espèces pour une altitude décroissante à partir du point culminant (1628 m). Pour une altitude donnée, la valeur de cette proportion correspond à la fraction d'espèces dont la totalité des occurrences se trouvent strictement en dessous de cette altitude.

La règle de Rapoport

Pour les AFDH, la méthode de Stevens (1992) indique que la taille moyenne des intervalles altitudinaux est d'environ 925 m à basse altitude et demeure constante jusqu'à 400 m (figure 4). Elle augmente ensuite de manière quasi-uniforme pour atteindre une taille moyenne d'environ 1350 m aux altitudes les plus hautes. La taille moyenne des intervalles altitudinaux présente une relation linéaire significativement positive avec l'altitude ($R^2 = 0,88$). Pour les NES, la taille moyenne des intervalles varie entre 450 m et 700 m et suit une relation linéaire positive avec l'altitude ($R = 0,50$; P -value $< 0,001$). Cette relation est cependant mieux décrite par une régression polynomiale ($R^2 = 0,85$; P -value $< 0,001$) : elle augmente entre 0 m et 1200 m d'altitude, puis diminue entre 1300 m et 1625 m.

La méthode de Lyons and Willig (1997) montre que le pourcentage moyen de la taille des intervalles recoupant chacune des bandes altitudinales diminue de manière linéaire avec l'altitude pour les AFDH ($R^2 = 0,90$; P -value $< 0,001$), attestant ainsi de la diminution de la fraction des intervalles altitudinaux comprise dans les bandes altitudinales les plus hautes, et donc d'une augmentation de la taille des intervalles. Pour les NES ce pourcentage présente une relation linéaire faible ($R^2 = 0,17$; P -value $< 0,001$) et négative avec l'altitude mais une bonne relation polynomiale ($R^2 = 0,70$; P -value $< 0,001$). En effet, ce pourcentage diminue rapidement du niveau de la mer aux altitudes intermédiaires puis augmente dans les bandes altitudinales les plus élevées.

La méthode adaptée de McCain et Knight (2013) montre le pourcentage d'intervalles altitudinaux de taille inférieure à inférieure à 406 m ($1/4$ du gradient altitudinal). Pour les AFDH, une relation linéaire négative avec l'altitude permet d'expliquer environ deux tiers de la variance de cette proportion ($R^2 = 0,68$; P -value $< 0,001$), attestant ainsi d'un plus grand nombre de petits intervalles à basse altitude. Pour les NES, la variation de cette proportion en fonction de l'altitude, bien qu'elle suive une relation linéaire négative ($R^2 = 0,28$; P -value $< 0,001$), est aussi mieux décrite par une relation polynomiale ($R^2 = 0,79$; P -value $< 0,001$).

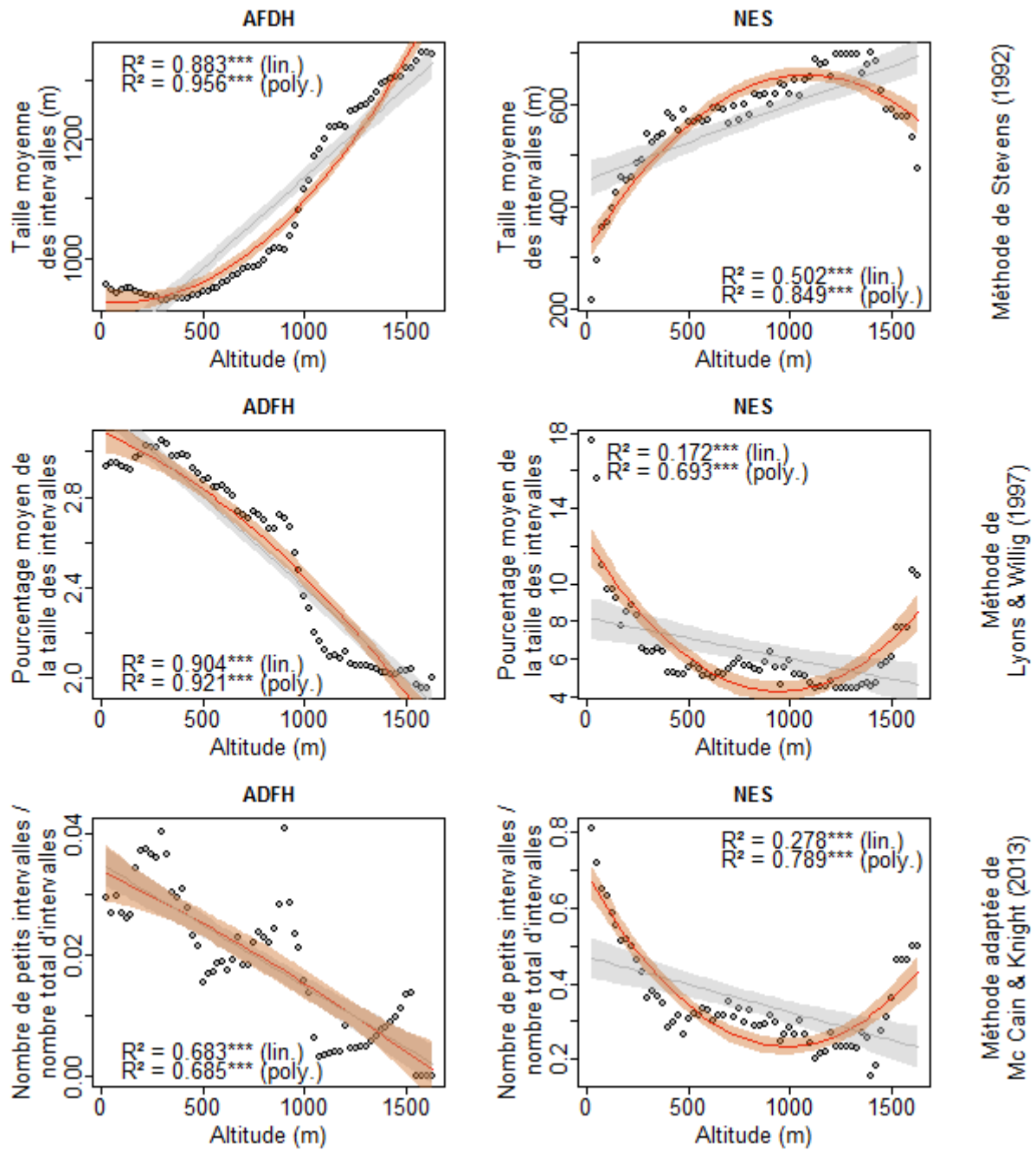


Figure 4 : Test de la règle de Rapoport sur la distribution altitudinale de la taille des intervalles des arbres de forêt dense humide (AFDH) et de espèces micro-endémiques (NES). De haut en bas : méthode de Stevens (1992) ; méthode de Lyons et Willig (1997) ; méthode de McCain et Knight (2013). Chaque point représente la valeur obtenue pour une bande altitudinale. En gris, les régressions linéaires simples (lin.) et leurs intervalles de confiance. En rouge, les régressions polynomiales (poly.) avec leurs intervalles de confiance. Les astérisques (***) indiquent la significativité des relations au seuil de P -value $< 0,001$

Distribution altitudinale de la richesse spécifique des plantes en Nouvelle-Calédonie

Les deux groupes d'espèces étudiés (AFDH et NES) présentent un patron de richesse spécifique théorique en cloche le long du gradient altitudinal, avec un pic dans la première moitié du gradient, autour de 500 m pour les AFDH et autour de 700 m pour les NES (figure 5). La richesse observée est fortement dépendante du nombre d'occurrences par bande altitudinale pour les AFDH ($R^2 = 0,87$; P -value $< 0,05$) comme pour les NES ($R^2 = 0,98$; P -value $< 0,05$). La richesse observée et le nombre d'occurrence évoluent en effet de façon similaire, surtout chez les NES. Cependant, seulement deux tiers de la variance de la richesse théorique des AFDH ($R^2 = 0,688$, P -value $< 0,05$) et environ un quart de celle des NES ($R^2 = 0,28$; P -value $< 0,05$) sont expliquées par le nombre d'occurrences. Pour les AFDH, la richesse observée et la richesse théorique présentent des profils altitudinaux comparables. La quasi-totalité des bandes altitudinales présentent des données d'occurrences (64/65 pour les AFDH et 60/65 pour les NES). Au dessus de 700 m, le nombre d'occurrences (non ramené à la surface) est décroissant pour les deux groupes d'espèces, mais la réduction de la surface disponible aux hautes altitudes explique l'augmentation du nombre d'occurrences par km² au dessus de 1300 m (e.g. 0,6 km² au dessus de 1600 m). Lorsque le nombre d'occurrences est rapporté à la surface, on s'aperçoit que les AFDH et les NES sont clairement sur-échantillonnés dans les plus hautes gammes d'altitude (1300-1625 m), mais présentent un échantillonnage relativement homogène sur le reste du gradient altitudinal. Les AFDH sont moins échantillonnés aux alentours de la limite altitudinale supérieure du réseau NC-PIPPN (1250 m) et les NES sont plus échantillonnées que les AFDH à basse altitude (0-100 m).

Relation entre la richesse spécifique et l'aire

L'aire de la Grande Terre diminue de manière exponentielle avec l'altitude. En revanche, l'aire de la forêt dense humide (recouvrant 3269 km² soit environ 20% de l'aire totale de la Grande Terre) augmente de manière linéaire avec l'altitude depuis le niveau de la mer jusqu'à 550 m, puis diminue progressivement jusqu'aux plus hauts sommets. Pour définir le paramètre z de l'équation d'Arrhenius, la meilleure corrélation liant l'aire et la richesse spécifique (en *log-log*) repose sur l'aire occupée par la forêt ($R^2 = 0,96$; P -value $< 0,001$ pour les AFDH et $R^2 = 0,96$; P -value $< 0,001$ pour les NES) plutôt que sur l'aire totale de la Grande Terre ($R^2 = 0,56$; P -value $< 0,001$ pour les AFDH et $R^2 = 0,88$; P -value $< 0,001$ pour les NES) (FIGURE 1). Nous avons donc utilisé l'aire de la forêt dense humide dans le reste de l'étude, ce qui donne des valeurs de z de 0,399 pour les AFDH et de 0,325 pour les NES.

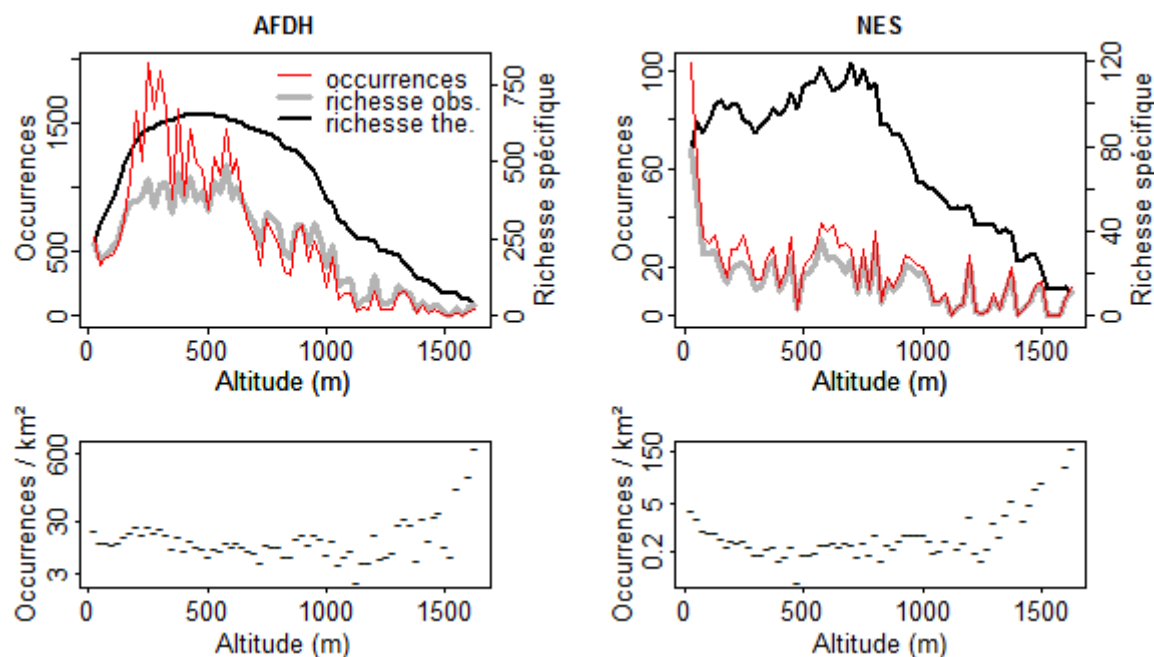


Figure 5 : Haut : Distribution de la richesse spécifique théorique, du nombre d'occurrences, et de la richesse spécifique observée, des arbres de forêt dense humide (AFDH) et des espèces micro-endémiques (NES) en fonction de l'altitude. Bas : distribution du nombre d'occurrence par km² représenté sur une échelle logarithmique en fonction de l'altitude pour ces deux groupes d'espèces.

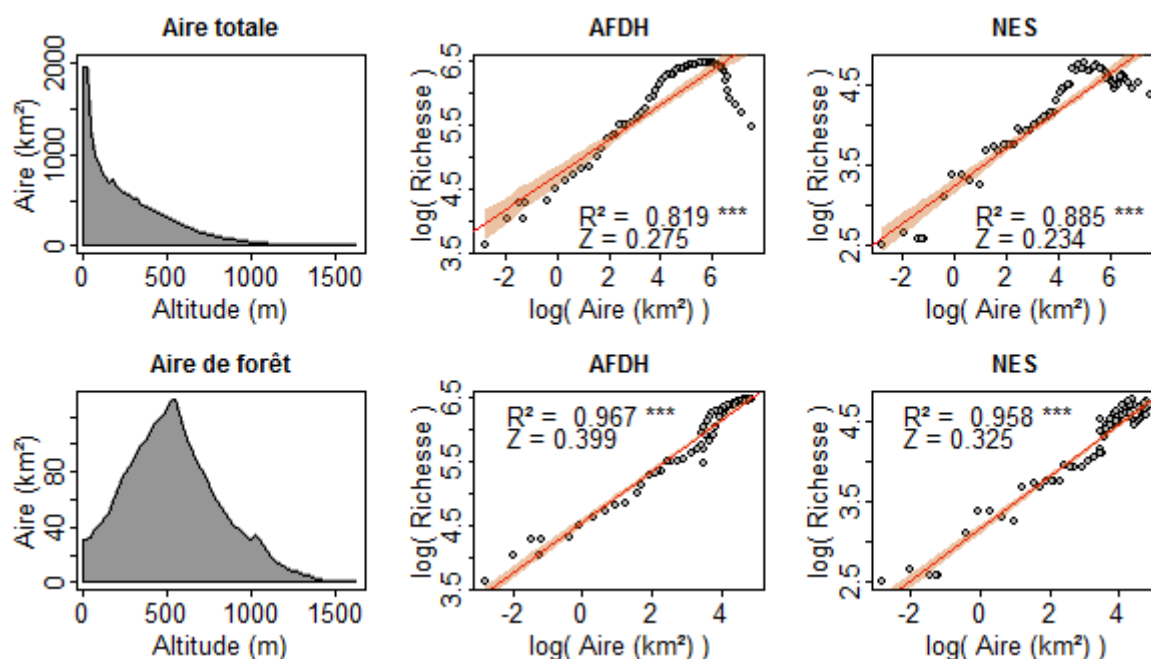


Figure 6 : Relation de la richesse spécifique altitudinale avec l'aire. De gauche à droite : l'aire des bandes altitudinales (25 m) en fonction de l'altitude ; Relation du logarithme de la richesse altitudinale des arbres de forêt dense humide avec le logarithme de l'aire des bandes altitudinales ; Relation du logarithme de la richesse altitudinale des espèces micro-endémiques avec le logarithme de l'aire. En rouge, les régressions linéaires simples de ces relations et leurs intervalles de confiance. Significativité : (***) p-value < 0.001

Contributions contrastées de l'effet du climat, de l'aire et du MDE

Le cas des arbres de forêt dense humide

Les résultats des tests de la puissance prédictive des modèles de régression multiple montrent que les BRT permettent de prédire plus de 95% de la variance de la richesse spécifique des AFDH en étant ajustées sur deux tiers des bandes altitudinales, quelle que soit la taille des intervalles altitudinaux (figure 7). La puissance prédictive des GLM est légèrement inférieure à celle des BRT, mais ils permettent néanmoins d'expliquer plus de 90% de la variance de la richesse spécifique des AFDH, sauf pour les espèces ayant des grands intervalles altitudinaux ($R^2 = 0,88$). Les deux modèles de régression multiple présentent des résultats convergents pour l'ensemble des espèces comme pour les différents groupes de taille d'intervalles altitudinaux. Bien que l'ordre de contribution relative (CR) des facteurs ne change pas en fonction de la méthode utilisée, les BRT montrent une tendance à discriminer la contribution des facteurs secondaires de manière plus importante que les GLM.

Pour l'ensemble des espèces d'AFDH, les deux méthodes montrent que l'aire contribue le plus à expliquer le patron altitudinal de la richesse spécifique (CR = 0,84 pour les BRT et 0,42 pour les GLM). Les GLM montrent aussi une contribution non négligeable du MDE et des précipitations (CR proche de 0,30 dans les deux cas). Pour les espèces ayant des petits intervalles altitudinaux, le patron altitudinal de richesse spécifique reste en cloche mais devient « comprimé » entre 0 m et 1000 m, avec un pic aux alentours de 450 m. L'aire est aussi le facteur qui contribue le plus à la variation de la richesse spécifique pour les espèces ayant de petits intervalles altitudinaux (CR = 0,64 pour les BRT et 0,43 pour les GLM) mais les précipitations semblent contribuer davantage à la distribution de ces espèces que pour l'ensemble des AFDH. L'aire reste aussi de loin le facteur le plus déterminant pour la variation altitudinale de la richesse spécifique des espèces ayant des intervalles altitudinaux de taille moyenne avec des contribution relatives de plus de 0,90 pour les BRT et près de 0,45 pour les GLM, le MDE et les précipitations ayant des contributions inférieures à 0,30 pour les GLM et inférieures à 0,10 pour les BRT. La richesse spécifique du groupe constitué du tiers des espèces ayant les plus grands intervalles présente également un patron en cloche le long du gradient altitudinal mais avec un large plateau allant de 300 m à 1200 m. Les résultats de contribution relative obtenus pour ce groupe contrastent avec les résultats des autres groupes. En effet, le facteur qui contribue le plus à la variation de richesse spécifique de ce groupe d'espèces est cette fois le MDE (CR = 0,88 pour les BRT et 0,45 pour les GLM). Les GLM montrent toutefois une importance de l'aire non négligeable.

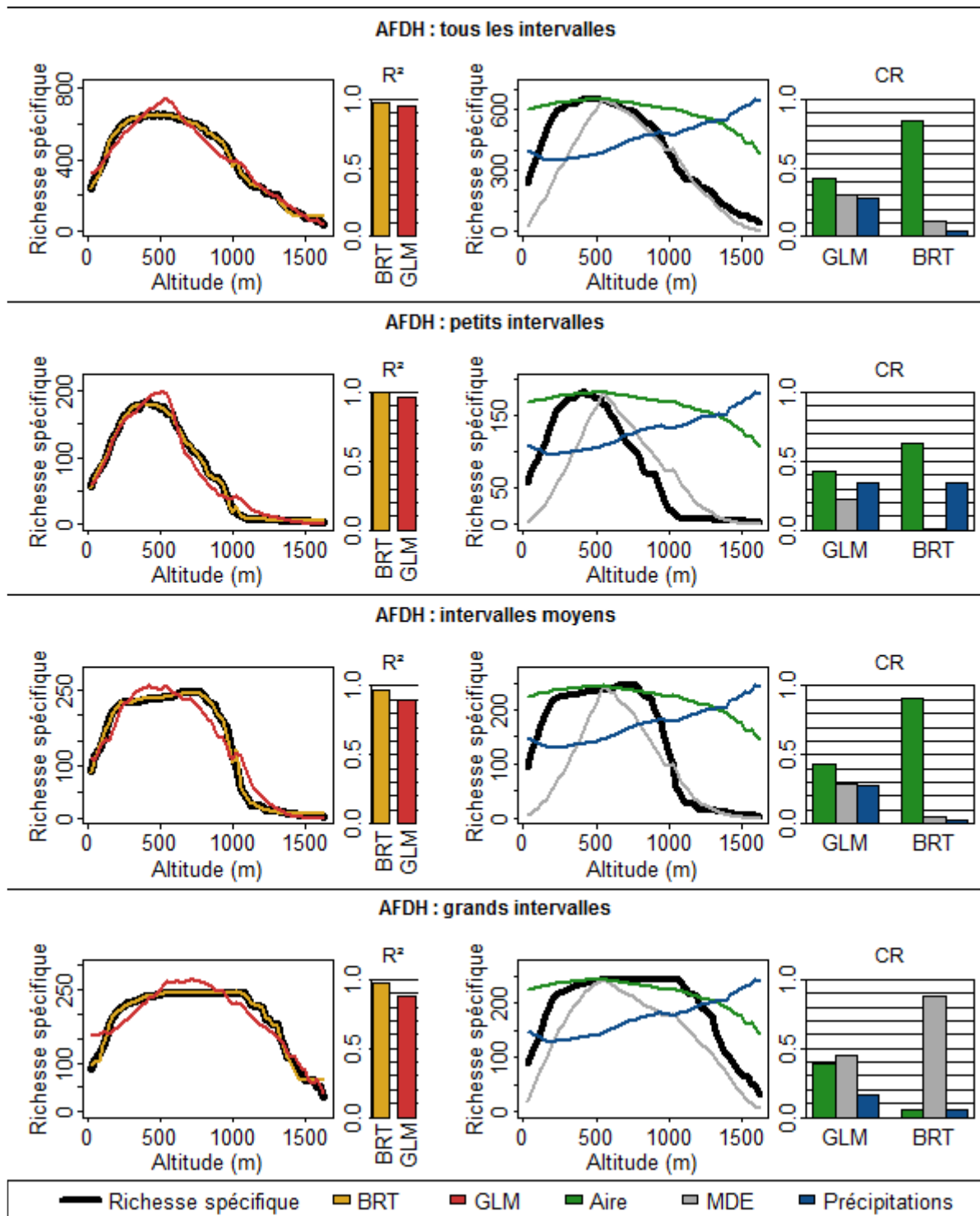


Figure 7 : analyse des contributions relatives (CR) de l'aire, du MDE, et des précipitations, pour la richesse altitudinale des arbres de forêt dense humide. De gauche à droite : distribution de la richesse spécifique théorique et des prédictions obtenues avec les GLM et les BRT en fonction de l'altitude; pourcentage de la variance expliquée (R^2) de 20 valeurs de richesse spécifique altitudinale par deux modèles (GLM et BRT) construits avec les 45 valeurs restantes ; distribution de la richesse spécifique théorique et des valeurs du logarithme de l'aire, des prédictions du modèle nul sous l'hypothèse du MDE, et des précipitations annuelles moyenne, en fonction de l'altitude ; Contributions relative de l'aire, du MDE, et des précipitations, à la distribution altitudinale de la richesse spécifique calculées avec les deux modèles (GLM et BRT)

Le cas des fougères arborescentes, gymnospermes, palmiers et pandanus

Le faible nombre d'espèces considérés dans les groupes analysés séparément (fougères arborescentes, gymnospermes, palmiers, pandanus) entraîne une diminution du pouvoir prédictif des modèles en introduisant un bruit dans l'estimation de la richesse spécifique. Pour les fougères arborescentes, les palmiers et les pandanus, le test du pouvoir prédictif des deux modèles de régression multiple montre que les valeurs de richesse spécifique prédites par les BRT expliquent encore plus de 90% de la variance de la richesse spécifique à partir de deux tiers des bandes altitudinales. Là aussi, les GLM présentent un pouvoir de prédiction plus faible que les BRT, sauf dans le cas des gymnospermes ($R^2 = 0,76$ pour les BRT et $0,85$ pour les GLM). Les GLM restent tout de même capable de prédire des valeurs expliquant plus de 85% de la variance de la richesse spécifique des gymnospermes, des palmiers et des pandanus, et plus de 75% de la richesse spécifique des fougères arborescentes.

Le patron altitudinal de richesse spécifique des fougères arborescentes est en cloche et semble relativement symétrique par rapport au milieu du gradient, avec un pic de quatre à cinq espèces entre 500 m et 1000 m. La richesse spécifique des gymnospermes présente également un patron en cloche le long du gradient altitudinal, avec un plateau de 11 à 14 espèces entre 250 m et 1200 m. La distribution des gymnospermes recouvre presque l'intégralité du domaine, avec au moins 6 espèces sur 15 présentes dans les bandes altitudinales comprises entre 200 m et 1600 m. Les résultats des analyses de la contribution relative des trois facteurs potentiellement explicatifs du gradient de richesse spécifique sont remarquablement proches pour ces deux groupes, avec une dominance du MDE (concernant les fougères, $CR = 0,76$ pour les BRT et $0,52$ pour les GLM et, concernant les gymnospermes, $CR = 0,61$ pour les BRT et $0,50$ pour les GLM).

La distribution altitudinale de la richesse spécifique des palmiers et des pandanus présente des profils très proches : des formes en cloche bien définies entre 0 m et 1000 m, avec un maximum de richesse spécifique autour de 500 m, et une faible richesse spécifique au-delà de 1000 m. Les résultats des BRT et des GLM montrent que l'aire est le facteur ayant la plus forte contribution à l'explication de ces patrons altitudinaux de richesse spécifique pour ces deux groupes (concernant les palmiers $CR = 0,84$ pour les BRT et $0,43$ pour les GLM et, concernant les pandanus, $CR = 0,83$ pour les BRT et $0,44$ pour les GLM).

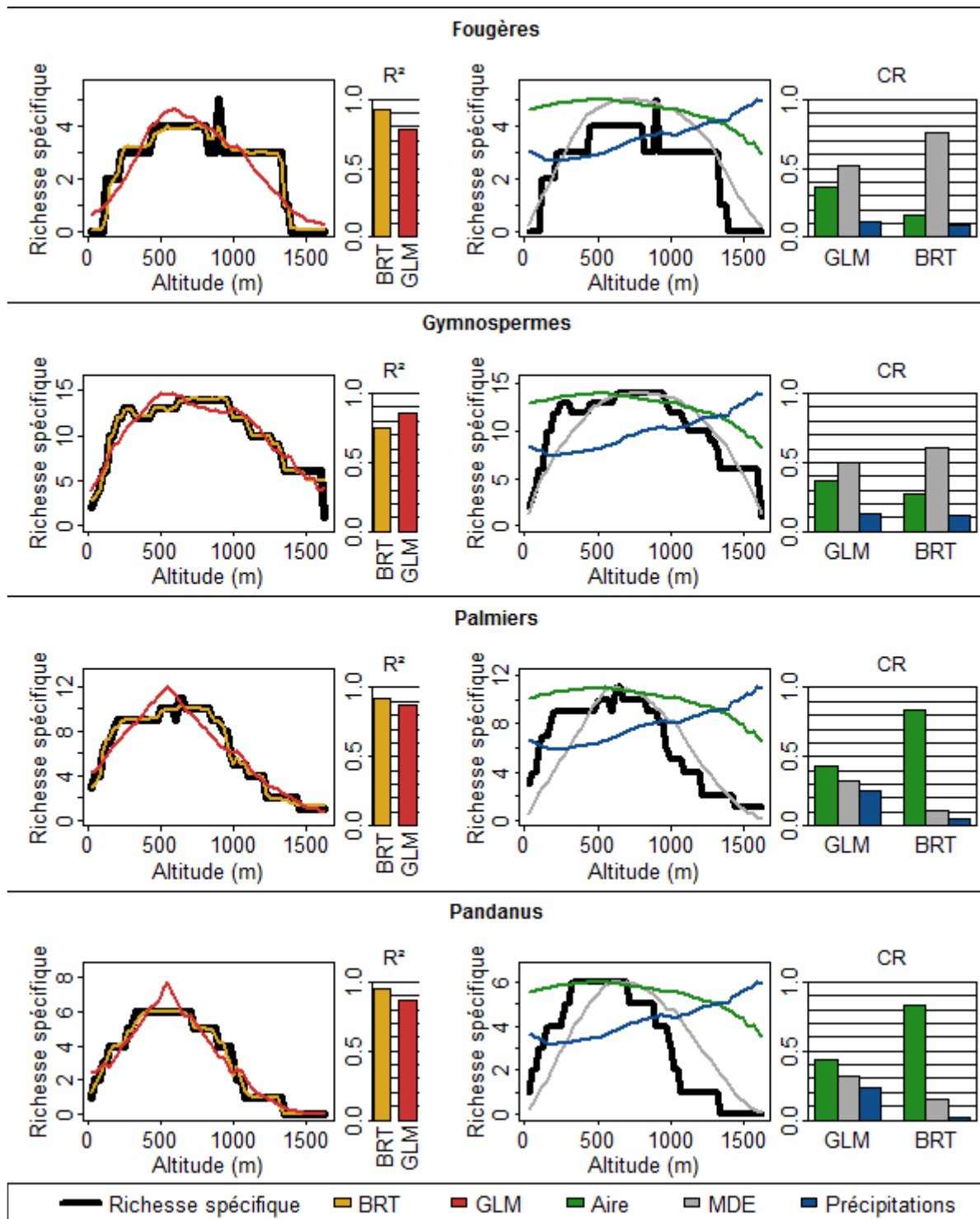


Figure 8 : analyse des contributions relatives (CR) de l'aire, du MDE, et des précipitations, pour la richesse altitudinale des fougères, des gymnospermes, des palmiers, et des pandanus. Pour les détails, se référer à la figure 7.

Le cas des espèces micro-endémiques

Le test du pouvoir prédictif des modèles de régression multiple montrent que les BRT et les GLM permettent d'expliquer plus de 90% de la variance de la richesse spécifique altitudinale de l'ensemble des NES, et du tiers des espèces ayant les plus grands intervalles altitudinaux. Le pouvoir prédictif des modèles reste élevé pour le groupe des NES ayant des intervalles de taille moyenne ($R^2 = 0,98$ pour les BRT et $0,87$ pour les GLM). Par contre, le pouvoir prédictif des modèles ajustés sur les valeurs de richesse spécifique des NES ayant des petits intervalles est relativement faible ($R^2 = 0,46$ pour les BRT et $0,18$ pour les GLM). La fiabilité des analyses de contribution pour ce groupe est donc limitée, l'allure stochastique du profil altitudinal de richesse spécifique pouvant s'expliquer par la taille très restreinte des intervalles altitudinaux considérés (moins de 25 m pour toutes les espèces de ce groupe).

La contribution de l'aire est la plus importante pour les NES (CR = $0,57$ pour les BRT et $0,29$ pour les GLM), les précipitations contribuant également de manière importante à la variation altitudinale de richesse spécifique de l'ensemble des espèces (CR = $0,32$ pour les BRT et $0,30$ pour les GLM). Les richesses spécifiques des groupes correspondant au groupe ayant les plus petits intervalles et celui ayant des intervalles de taille moyenne présentent des profils altitudinaux similaires : les valeurs sont élevées à basse altitude et diminuent très rapidement avec l'altitude (avant 400 m), avec une légère augmentation au milieu du gradient, entre 600 m et 800 m. La contribution de la pluviométrie à l'explication de la variation altitudinale de richesse spécifique est nettement la plus importante pour les espèces à petits intervalles (CR = $0,60$ pour les BRT et $0,47$ pour les GLM). Ce résultat est encore plus marqué pour les espèces à intervalles de taille moyenne pour lesquelles les précipitations sont, de très loin, le facteur présentant la contribution la plus grande (CR = $0,78$ pour les BRT et $0,70$ pour les GLM). La distribution altitudinale de la richesse spécifique du groupe d'espèces constitué du tiers des NES ayant les plus grands intervalles présente un patron en cloche bien marqué, avec un pic de richesse aux alentours de 600 m. Pour ce dernier groupe, les deux méthodes de régression multiple montrent que le MDE et l'aire contribuent de manière égale à expliquer le patron altitudinal de richesse spécifique, et que les précipitations ont quant à elle un faible pouvoir explicatif.

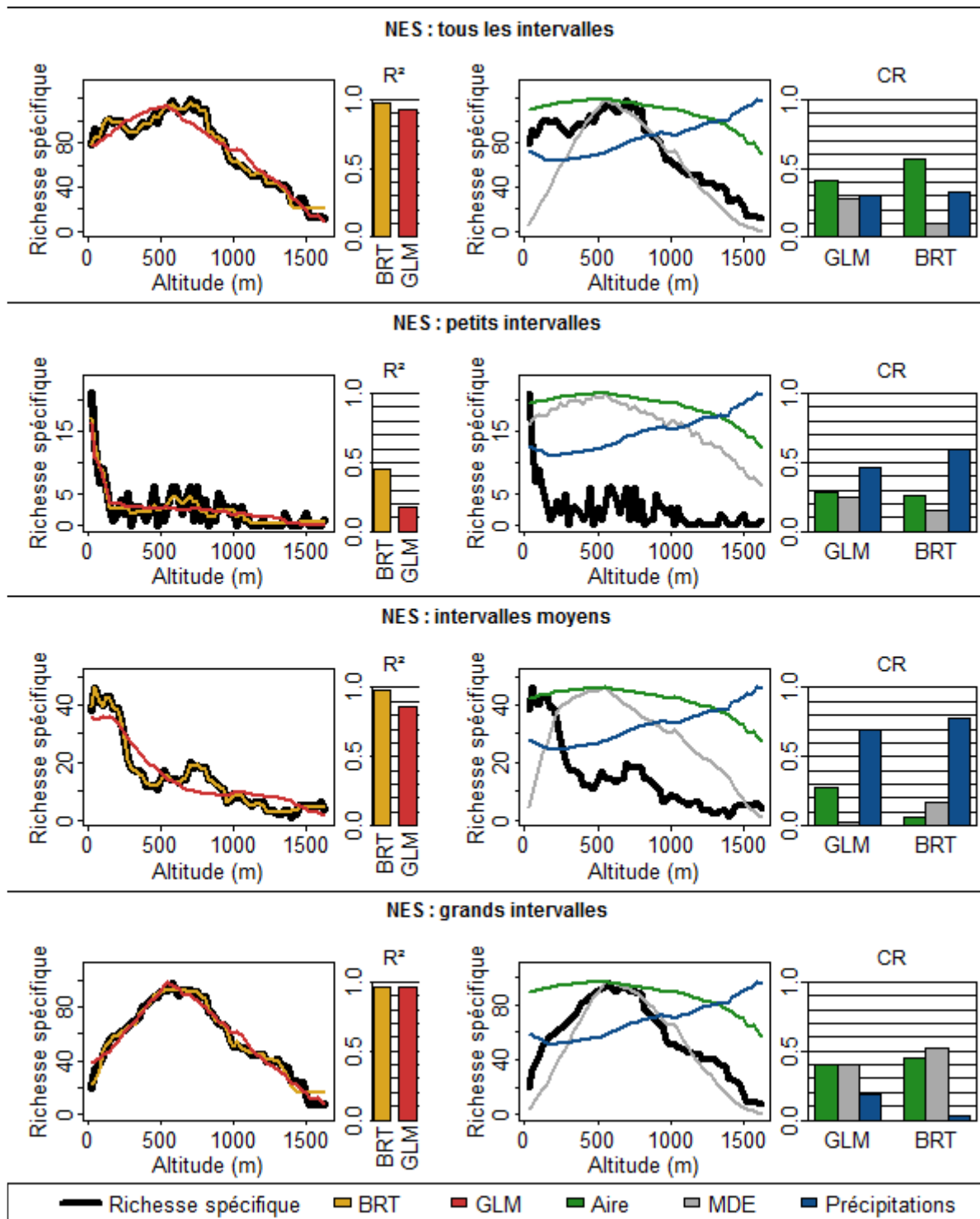


Figure 9 : analyse des contributions relatives (CR) de l'aire, du MDE, et des précipitations, pour la richesse altitudinale des espèces micro-endémiques. Pour les détails, se référer à la figure 7.

DISCUSSION

Nos résultats montrent que les richesses spécifiques des arbres de forêt dense humide (AFDH) et des espèces micro-endémiques (NES) de Nouvelle-Calédonie suivent toutes les deux un patron unimodal de distribution altitudinal avec un pic de richesse dans la moitié basse du domaine altitudinal. Cette tendance est conforme aux résultats produits par de nombreuses études autant sur les arbres (Oommen & Shanker 2005, Carpenter 2005 ; Bhattarai & Vetaas 2006; Wang et al. 2007; Lee et al. 2013), que sur les fougères (Bhattarai et al., 2004; Hemp, 2001; Kluge et al. 2006; Watkins et al. 2006) ou sur les épiphytes et l'ensemble des plantes vasculaires (Grytnes & Vetaas, 2002; Tang et al. 2014 ; Hsu et al. 2014). Toutefois, l'implication des différents effets proposés pour expliquer ce profil altitudinal est toujours discutée.

Biais potentiels liés à l'échantillonnage altitudinal et à l'interpolation des occurrences

Notre étude s'est basée sur des données qui n'ont pas fait l'objet d'un échantillonnage standardisé mais résultent de relevés « opportunistes » dépendant notamment de l'accessibilité des sites et de leur intérêt botanique. La représentation non-uniforme des différentes bandes altitudinales dans notre jeu de données peut donc avoir une influence sur les profils altitudinaux de richesse spécifique obtenus (Hortal et al., 2007). Le nombre d'occurrences diminue avec l'altitude, mais l'échantillonnage par unité de surface est relativement stable, ce qui montre qu'il est très lié à l'aire des bandes altitudinale (sauf pour l'extrémité haute du domaine qui est sur-échantillonnée), comme le prédisent McCain & Grytnes (2010) pour les études à échelle régionale comme la notre. L'estimation de la richesse spécifique altitudinale par interpolation des occurrences peut entraîner une sous-estimation de la richesse spécifique aux extrémités du domaine, et peut être une cause des patrons de richesse spécifique que nous observons (McCain & Grytnes, 2010). Cependant, au moins pour les arbres de forêt humide (AFDH), le grand nombre d'occurrences dont nous disposons et la cohérence que nous observons entre la richesse observée et la richesse théorique permet de penser que l'influence de l'interpolation reste partielle sur nos résultats.

La règle de Rapoport s'applique-t-elle en Nouvelle Calédonie ?

Nos résultats montrent un net élargissement de la distribution altitudinale des espèces des AFDH avec l'altitude, en accord avec la règle de Rapoport. McCain (2013) a récemment reconsidéré la validité de cette règle au cours d'une revue de 160 études, montrant qu'elle

n'était souvent pas supportée pour différents types d'organismes, mais qu'elle l'était pour les arbres. L'augmentation de la taille des intervalles altitudinaux étant une condition nécessaire mais non suffisante à la validité de la règle de Rapoport, qui prédit aussi un déclin monotone de la richesse spécifique en altitude. Or, l'absence d'un tel déclin, invalide cette règle dans le contexte calédonien. Les espèces d'AFDH que nous considérons apparaissent toutes au moins une fois dans un réseau de parcelles dont l'altitude maximale est 1250 m, ce résultat peut être un artefact méthodologique reflétant la non-considération des espèces strictement présentes au dessus de cette altitude. Toutefois, la faible spécialisation des AFDH de Nouvelle-Calédonie aux hautes altitudes a déjà été suggérée (Nasi et al., 2002). Nos résultats montrent que les intervalles altitudinaux des NES augmentent aussi avec l'altitude, mais cette relation s'inverse à partir de 1300 m. Wulff et al. (2013) ont montré que les plus hauts sommets de Nouvelle-Calédonie (Mont Panié, Mont Humboldt et Mont Kouakoué) étaient des points chauds de NES, dont certaines y sont strictement occurrentes, ce qui est cohérent avec notre résultat.

L'effet primordial de l'aire sur la richesse spécifique

Nos résultats montrent une relation logarithmique (log-log) soutenue entre la richesse spécifique altitudinale et l'aire occupée par le domaine autant pour les AFDH que pour les NES. Cette relation est néanmoins plus robuste avec l'aire occupée par les forêts qu'avec l'aire totale, ce qui converge avec la littérature (Romdal & Grytnes, 2007). Néanmoins, il est surprenant de constater que cette relation reste robuste avec les NES alors que nombreuses d'entre-elles présentent des affinités pour des habitats plus secs (e.g, le littoral ouest) (Wulff et al., 2013). Ces résultats pourraient suggérer que la distribution altitudinale de la richesse spécifique des AFDH et des NES de Nouvelle-Calédonie reflète le niveau de dégradation anthropique des différentes bandes altitudinales. Cependant, comme notre étude ne prend en compte ni la distribution géographique des espèces, ni de la variabilité environnementale (autre qu'altitudinale) existant au sein des bandes altitudinales, il convient de rester prudent dans les conclusions que nous pouvons tirer de ces résultats. L'analyse quantitative de l'influence des différents effets pouvant expliquer la distribution altitudinale de la richesse spécifique montre que c'est l'aire qui contribue pour la majorité des groupes d'espèces considérés (tous les AFDH, les palmiers, les pandanus, et toutes les NES). Cette étude apporte donc un soutien supplémentaire à l'évidence que l'aire est un facteur d'importance majeure dans la distribution de la richesse spécifique altitudinale des plantes vasculaires (Oommen et Shanker, 2005) des arbres (Bhattarai et Vetaas, 2006), des palmiers (Bachman et al., 2004) ou

d'autres taxons (Romdal et Grytnes, 2007 ; Karger et al., 2011) . Ce résultat s'accorde avec une étude précédente montrant que la richesse spécifique des palmiers semble être étroitement liée à la l'aire de forêt dense humide disponible (Pintaud et al., 2001).

Le MDE, un facteur important pour les espèces à distribution étendue

Cette étude montre une contribution secondaire significative du MDE dans l'explication de la variation altitudinale de la richesse spécifique de l'ensemble des AFDH. Cet effet est d'autant plus influant que les espèces d'arbres sont distribuées sur un intervalle d'altitude élevé, puisqu'il est dominant pour les AFDH ayant de grands intervalles altitudinaux et les gymnospermes, qui ont des tailles moyennes d'intervalle de 1256 m et 1103 m respectivement, soit 77% et 68% de l'ensemble du gradient altitudinal de la Nouvelle-Calédonie. Ce résultat vérifie l'hypothèse que les espèces ayant de plus grands intervalles d'occurrence sont soumises au MDE de manière plus importante (Jetz, 2002 ; Colwell et al., 2004). L'interprétation écologique du MDE peut impliquer l'exposition plus importante des zones centrales du domaine altitudinal à la dispersion (Grytnes & Vetaas 2002). Nous observons aussi une forte corrélation entre la prédiction du MDE et la distribution altitudinale de la richesse spécifique des fougères, comme plusieurs études l'ont déjà relevé (Kessler 2001 ; Hemp 2001 ; Bhattarai et al. 2004 ; Kluge et al. 2006). Cependant, Kessler et al. (2011) ont récemment remis en question le lien de causalité de ces corrélations et montré que des patrons de type MDE peuvent en réalité cacher un effet du climat qui agit de façon différente le long du gradient altitudinal. En effet, les faibles tolérances des fougères aux climats secs (de basse altitude) et froids (de haute altitude) peuvent expliquer l'existence d'un optimum climatique à altitude intermédiaire pour ces espèces (Kluge et al. 2006).

Micro-endémisme et hétérogénéité climatique

Notre étude révèle une influence dominante des précipitations pour la distribution altitudinale de la richesse des NES, notamment pour les espèces ayant des intervalles de tolérance restreints. Ce résultat confirme l'importance des facteurs climatiques pour l'endémisme, déjà exposée par plusieurs auteurs (Nattier et al., 2013; Wulff et al., 2013). En effet, l'existence d'une hétérogénéité climatique le long des gradients spatiaux, associée à une stabilité micro-locale, est souvent considérée comme une source d'endémisme considérable en Nouvelle-Calédonie ainsi que dans d'autres régions tropicales comme les Andes tropicales (Jørgensen et al. 2011) et à Hawaii (Gillespie et al. 2013).

CONCLUSION

Dans cette étude, nous avons proposé l'utilisation comparative de deux méthodes statistiques, les Modèles linéaires généralisés et les BRT, pour analyser la contribution relative des effets de l'aire, du MDE, et du climat dans les variations altitudinales de richesse spécifique des arbres de forêt dense humide (AFDH) et des espèces micro-endémiques (NES) de Nouvelle-Calédonie. Nous utilisons une grande compilation de données d'occurrences, permettant d'inclure une part importante de la flore locale et autorisant une approche à l'échelle régionale. Nos résultats soutiennent l'existence d'une tendance générale à l'unimodalité des patrons de richesse spécifique altitudinale des plantes vasculaires. Cette tendance implique par définition l'invalidation de la règle de Rapoport pour les plantes vasculaires. L'aire disponible apparaît comme étant facteur le plus déterminant pour ces patrons. Néanmoins, le fait de considérer séparément différents groupes d'espèces sur des critères écologiques, comme la taille de leur intervalles d'occurrence altitudinaux, ou taxonomiques, permet donc de discerner des réponses contrastées. Les espèces ayant de grands intervalles altitudinaux sont soumises de manière plus importante à l'effet des contraintes géométriques (MDE). Nous montrons également que la richesse spécifique des NES est fortement influencée par les différences de climat existant le long du gradient altitudinal. Le profil général de richesse altitudinal que nous observons semble donc être la somme des réponses distinctes de plusieurs groupes d'espèces aux facteurs environnementaux. En revanche, la décroissance monotone règle de Rapoport n'est pas entièrement vérifiée par nos résultats, mais nous observons une nette augmentation de la taille des intervalles altitudinaux des AFDH avec l'altitude.

Les montagnes ont souvent été des zones d'importance capitale dans l'histoire évolutive et biogéographique du monde vivant. L'investigation des réponses spécifiques à différents groupes taxonomiques ou fonctionnels aux effets de l'aire, du MDE, et du climat devraient permettre une caractérisation précise des relations existant entre les composantes biotiques et abiotiques qui façonnent le profil unimodal régulièrement observé. Ces éléments permettront aussi de mieux comprendre l'histoire évolutive impliquée à plus long terme dans l'organisation de ces gradients. Dans le contexte des changements globaux et d'une anthropisation rapide des milieux naturels, la compréhension des mécanismes qui déterminent les zones de forte biodiversité le long des gradients d'altitude reste enjeu scientifique essentiel.

BIBLIOGRAPHIE

- Arita, H. T. (2005). Range size in mid-domain models of species diversity. *Journal of Theoretical Biology*, 232, 119–126.
- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95–99.
- Bachman, S., Baker, W. J., Brummitt, N., Dransfield, J., & Moat, J. (2004). Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography*, 27, 299–310.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., ... Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51–57.
- Bhattacharai, K. R., & Vetaas, O. R. (2006). Can Rapoport's rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient, Nepal? *Diversity and Distributions*, 12, 373–378.
- Bhattacharai, K. R., Vetaas, O. R., & Grytnes, J. A. (2004). Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, 31, 389–400.
- Birnbaum P. , T. Ibanez, R. Pouteau, E. Blanchard, H. Vandrot, V. Hequet, T. Jaffre, 2015, "Tree species distribution in New Caledonian rainforests: what do we know?" *sous presse*
- Blackburn, T. M., & Gaston, K. J. (1996). Spatial patterns in the species richness of birds in the New World. *Ecography*, 19, 369–376.
- Brehm, G., Colwell, R. K., & Kluge, J. (2007). The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 205–219.
- Colwell, R. K. (2008). RangeModel: tools for exploring and assessing geometric constraints on species richness (the mid-domain effect) along transects. *Ecography*, 31, 4–7.
- Colwell, R. K., & Hurtt, G. C. (1994). Nonbiological Gradients in Species Richness and a Spurious Rapoport Effect. *The American Naturalist*, 570–595.
- Colwell, R. K., & Lees, D. C. (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70–76.
- Colwell, R. K., Rahbek, C., & Gotelli, N. J. (2004). The Mid-Domain Effect and Species Richness Patterns: What Have We Learned So Far? *The American Naturalist*, 163, E1–E23.
- Connor, E. F., & McCoy, E. D. (1979). The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. *The American Naturalist*, 791–833.
- De Frenne, P., Graae, B. J., Rodríguez-Sánchez, F., Kolb, A., Chabrierie, O., Decocq, G., ... Verheyen, K. (2013). Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology*, 101, 784–795.
- Dengler, J. (2009). Which function describes the species-area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography*, 36, 728–744.
- DTSI, gouvernement de la Nouvelle-Calédonie
- Dunn, R. R., McCain, C. M., & Sanders, N. J. (2007). When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 305–312.
- Elith, J., Leathwick, J. R., & Hastie, T. (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77, 802–813.
- Fattorini, S. (2014). Disentangling the effects of available area, mid-domain constraints, and species environmental tolerance on the altitudinal distribution of tenebrionid beetles in a Mediterranean area. *Biodiversity and Conservation*, 23, 2545–2560.

- Fine, P. V. A., & Ree, R. H. (2006). Evidence for a Time-Integrated Species-Area Effect on the Latitudinal Gradient in Tree Diversity. *The American Naturalist*, *168*, 796–804.
- Fu, C., Hua, X., Li, J., Chang, Z., Pu, Z., & Chen, J. (2006). Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects. *Ecography*, *29*, 919–927.
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, *405*, 220–227.
- Graae, B. J., De Frenne, P., Kolb, A., Brunet, J., Chabrierie, O., Verheyen, K., ... Milbau, A. (2012). On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients. *Oikos*, *121*, 3–19.
- Graham, C. H., Carnaval, A. C., Cadena, C. D., Zamudio, K. R., Roberts, T. E., Parra, J. L., ... Sanders, N. J. (2014). The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, *37*, 711–719.
- Grandcolas, P., Murienne, J., Robillard, T., Desutter-Grandcolas, L., Jourdan, H., Guilbert, E., & Deharveng, L. (2008). New Caledonia: a very old Darwinian island? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*, 3309–3317.
- Grau, O., Grytnes, J.-A., & Birks, H. J. B. (2007). A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. *Journal of Biogeography*, *34*, 1907–1915.
- Grytnes, J. A., & Beaman, J. H. (2006). Elevational species richness patterns for vascular plants on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography*, *33*, 1838–1849.
- Grytnes, J.-A., Beaman, J. H., Romdal, T. S., & Rahbek, C. (2008). The mid-domain effect matters: simulation analyses of range-size distribution data from Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography*, *35*, 2138–2147.
- Grytnes, J. A., & Vetaas, O. R. (2002). Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, *159*, 294–304.
- Hemp, A. (2001). Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro. Part II: Habitat selection. *Plant Biology*, *3*, 493–523.
- Hortal, J., Lobo, J. M., & Jiménez-Valverde, A. (2007). Limitations of Biodiversity Databases: Case Study on Seed-Plant Diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, *21*, 853–863.
- Hsu, R. C.-C., Wolf, J. H. D., & Tamis, W. L. M. (2014). Regional and Elevational Patterns in Vascular Epiphyte Richness on an East Asian Island. *Biotropica*, *46*, 549–555.
- Ibanez, T., Munzinger, J., Dagostini, G., Hequet, V., Rigault, F., Jaffré, T., & 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.
- Jaffré T., Bouchet P., Veillon J.-M. 1998. Threatened plants of New Caledonia: is the system of protected areas adequate? Biodiversity and Conservation 7, 109-135.
- Jaffré, T., Rigault, F., & Munzinger, J. (2012). La végétation. Atlas de la Nouvelle-Calédonie (pp. 77–80). Presented at the IRD-Congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille-Nouméa.
- Jetz, W. (2002). Geographic Range Size and Determinants of Avian Species Richness. *Science*, *297*, 1548–1551.
- Jetz, W., McPherson, J. M., & Guralnick, R. P. (2012). Integrating biodiversity distribution knowledge: toward a global map of life. *Trends in Ecology & Evolution*, *27*, 151–159.
- Jørgensen, P. M., Ulloa Ulloa, C., León, B., León-Yáñez, S., Beck, S. G., Nee, M., ... others. (2011). Regional patterns of vascular plant diversity and endemism. *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*, 192–203.

- Karger, D. N., Kluge, J., Krömer, T., Hemp, A., Lehnert, M., & Kessler, M. (2011). The effect of area on local and regional elevational patterns of species richness: Local biodiversity, regional biodiversity and area. *Journal of Biogeography*, *38*, 1177–1185.
- Kessler, M. (2002). The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*, *29*, 1159–1165.
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A., & Ohlemüller, R. (2011). A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns: Global analysis of fern transects. *Global Ecology and Biogeography*, *20*, 868–880.
- Kluge, J., Kessler, M., & Dunn, R. R. (2006). What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, *15*, 358–371.
- Körner, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, *22*, 569–574.
- Kromer, T., Kessler, M., Robbert Gradstein, S., & Acebey, A. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, *32*, 1799–1809.
- Lee, C.-B., Chun, J.-H., Song, H.-K., & Cho, H.-J. (2013). Altitudinal patterns of plant species richness on the Baekdudaegan Mountains, South Korea: mid-domain effect, area, climate, and Rapoport’s rule. *Ecological Research*, *28*, 67–79.
- Lees, D. C., Kremen, C., & Andriamampianina, L. (1999). A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*, *67*, 529–584.
- Lomolino, M. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, *10*, 3–13.
- Lyons, S. K., & Willig, M. R. (1997). Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos*, 568–580.
- Margules, C. R., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, *405*, 243–253.
- McCain, C. M. (2007). Area and mammalian elevational diversity. *Ecology*, *88*, 76–86.
- McCain, C. M., & Bracy Knight, K. (2013). Elevational Rapoport’s rule is not pervasive on mountains: Elevational Rapoport’s rule. *Global Ecology and Biogeography*, *22*, 750–759.
- McCain, C. M., & Grytnes, J.-A. (2010). Elevational Gradients in Species Richness. In John Wiley & Sons, Ltd (Ed.), *Encyclopedia of Life Sciences*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd.
- McClain, C. R., White, E. P., & Hurlbert, A. H. (2007). Challenges in the application of geometric constraint models. *Global Ecology and Biogeography*, *16*, 257–264.
- Météo-France. 2007. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. Météo France en Nouvelle-Calédonie, Noumea, NC.
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. In F. E. Zachos & J. C. Habel (Eds.), *Biodiversity Hotspots* (pp. 3–22). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., & Worm, B. (2011). How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, *9*, e1001127.
- Morat, P. (1993). Our Knowledge of the Flora of New Caledonia: Endemism and Diversity in Relation to Vegetation Types and Substrates. *Biodiversity Letters*, *1*, 72.

- Morat, P., Jaffré, T., Tronchet, F., Munzinger, J., Pillon, Y., Veillon, J.-M., ... Lowry, P. P. (2012). Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, *34*, 179–221.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*, 853–858.
- Nasi, R., Jaffré, T., & Sarrailh, J.-M. (2002). Les forêts de montagne de la Nouvelle-Calédonie. *Bois et Forêts Des Tropiques*, *4*.
- Nattier, R., Grandcolas, P., Pellens, R., Jourdan, H., Couloux, A., Poulain, S., & Robillard, T. (2013). Climate and Soil Type Together Explain the Distribution of Microendemic Species in a Biodiversity Hotspot. *PLoS ONE*, *8*, e80811.
- Oommen, M. A., & Shanker, K. (2005). Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology*, *86*, 3039–3047.
- Oksanen, Jari F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Helene Wagner, 2015-01-12, Package 'vegan', Version 2.2-1
- Pintaud, J.-C., Jaffré, T., & Puig, H. (2001). Chorology of New Caledonian palms and possible evidence of Pleistocene rain forest refugia. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences-Series III-Sciences de La Vie*, *324*, 453–463.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, *18*, 200–205.
- Rapoport, E. H. (1982). *Areography: geographical strategies of species* (Vol. 1). Pergamon.
- Romdal, T. S., & Grytnes, J.-A. (2007). An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography*, *30*, 440–448.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Sanchez-Gonzalez, A., Lopez-Mata, L. (2005). Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distributions*, *11*, 567–575.
- Sanders, N. J. (2002). Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, *25*, 25–32.
- Stevens, G. C. (1989). The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist*, *133*, 240–256.
- Stevens, G. C. (1992). The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude. *The American Naturalist*, 893–911.
- Tang, L., Li, T., Li, D., & Meng, X. (2014). Elevational Patterns of Plant Richness in the Taibai Mountain, China. *The Scientific World Journal*, *2014*, 1–13.
- Veech, J. A. (2000). A null model for detecting nonrandom patterns of species richness along spatial gradients. *Ecology*, *81*, 1143–1149.
- Wang, Z., Tang, Z., & Fang, J. (2007). Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China: Altitudinal plant richness patterns in south-east Tibet. *Diversity and Distributions*, *13*, 845–854.
- Watkins Jr, J. E., Cardelús, C., Colwell, R. K., & Moran, R. C. (2006). Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany*, *93*, 73–83.
- Wulff, A. S., Hollingsworth, P. M., Ahrends, A., Jaffré, T., Veillon, J.-M., L'Huillier, L., & Fogliani, B. (2013). Conservation Priorities in a Biodiversity Hotspot: Analysis of Narrow Endemic Plant Species in New Caledonia. *PLoS ONE*, *8*, e73371.
- Wu, Y., Colwell, R. K., Rahbek, C., Zhang, C., Quan, Q., Wang, C., & Lei, F. (2013). Explaining the species richness of birds along a subtropical elevational gradient in the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography*, *40*, 2310–2323.

Zapata, F. A., Gaston, K. J., & Chown, S. L. (2003). Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*, 72, 677–690.

Ce stage a été effectué à Nouméa, sous l'encadrement de Robin POUTEAU (Modélisation Spatiale) et de Philippe BIRNBAUM (Botanique, Ecologie Forestière).
au sein de l'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC).

Résumé : Cette étude vise à évaluer les facteurs qui déterminent la distribution altitudinale de la richesse spécifique des plantes de Nouvelle-Calédonie. La richesse spécifique a été estimée en compilant des données d'occurrences provenant d'un réseau de parcelles, d'herbiers et de données non publiées pour 733 espèces d'arbres de forêt dense humide et 460 espèces micro-endémiques. Nous avons testé la règle de Rapoport et calculé la contribution relative du climat (la pluviométrie), de l'aire et des contraintes géométriques (MDE) dans l'explication de la variation altitudinale de la richesse spécifique en utilisant deux méthodes de régression : les modèles linéaires généralisés et les « *Boosted Regression Trees* ». Nos résultats montrent que la règle de Rapoport ne peut pas être validée puisque la distribution altitudinale de la richesse spécifique est unimodale pour les deux groupes d'espèces étudiés. Les deux modèles multivariés convergent vers le fait que l'aire est le facteur le plus influent. Cependant, nous avons montré une influence importante du MDE sur la distribution des espèces ayant de grands intervalles altitudinaux, et du climat sur la distribution des espèces micro-endémiques. Notre étude soutient l'unimodalité des patrons altitudinaux de richesse spécifique des plantes et le fait que l'aire soit le facteur le plus influent sur ces patrons.

Abstract : This study seeks to determine which factor drives the elevational pattern in plant species richness in New Caledonia. Species richness was estimated by compiling occurrence data from a plot network, herbaria and unpublished data for 733 rain forest tree species and 460 narrow endemic species. Rapoport's elevation rule was tested and the relative contribution of the climate (rainfall), the area effect and the mid-domain effect (MDE) in explaining the elevational patterns in species richness was estimated using two regression methods: generalized linear models and boosted regression trees. Our results did not support Rapoport's elevation rule since the elevational distribution of species richness was unimodal for both species groups. Both multivariate models indicated that area is the most contributing factor. However, we showed a significant influence of the MDE on the distribution of species with large elevational ranges and of climate on the distribution of narrow endemic species. Our study supports the unimodality of elevational patterns in plant species richness and the growing idea that the area is the most influencing factor on these patterns.

Keywords : **Altitudinal gradient, area effect, mid-domain effect, Rapoport's rule, species richness, New Caledonia, rain forest**