



Université de la Nouvelle-Calédonie
Ecole Doctorale du Pacifique (ED 469)
Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement

THESE

Présentée par

Adrien WULFF

Pour obtenir le grade de
Docteur en Sciences de l'Université de la Nouvelle-Calédonie
Spécialité : Physiologie et Biologie des Organismes – Populations - Interactions

**Le micro-endémisme dans un hotspot de biodiversité :
approche globale sur la flore vasculaire de la Nouvelle-
Calédonie et analyse comparative au sein du genre *Scaevola***

Soutenue publiquement le 27 avril 2012 devant le jury composé de :

Kingsley Dixon	Professor, Kings Park and Botanic Garden of Perth	Rapporteur
Thierry Dutoit	Professeur, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse	Rapporteur
Pete Hollingsworth	Professor, Royal Botanical Garden of Edinburgh	Examineur
Hamid Amir	Professeur, Université de la Nouvelle-Calédonie	Examineur
Bruno Fogliani	Chercheur HDR, Institut Agronomique néo-Calédonien	Directeur de thèse
Laurent L'Huillier	Chercheur, Institut Agronomique néo-Calédonien	Co-encadrant de thèse

DOI:10.6098/2012NCAL0039

Résumé

Les milieux naturels de la Nouvelle-Calédonie, Hotspot de biodiversité, ont subi de nombreuses dégradations par l'action simultanée de différentes menaces telles que les incendies, les extractions minières, l'urbanisation et l'introduction d'espèces envahissantes. A cela s'ajouteront probablement à court terme les impacts des changements climatiques. Afin de proposer un consensus entre la nécessité de protéger cette importante biodiversité néo-calédonienne et l'accroissement rapide des activités anthropiques à l'origine de ces menaces, une étude comprenant une approche à une échelle macroscopique et une approche comparative de la flore micro-endémique est proposée.

La première s'attache à appréhender le micro-endémisme sur l'ensemble de la flore vasculaire du territoire. Les espèces micro-endémiques (EME), séparées en trois groupes, ont été identifiées à partir de la littérature et des échantillons d'herbiers. De nombreuses espèces se sont révélées être micro-endémiques (309 restreintes à une localité, 193 à deux localités, 133 à trois localités). Parmi celles-ci, de nombreuses n'ont pas de statut UICN (76%) et de ce fait ne sont pas protégées par la réglementation locale. Cependant, une corrélation significative a été mise en évidence entre les EME inscrites à l'UICN et les EME à une et à deux localités, conduisant à l'établissement d'une liste d'espèces extrêmement menacées, non protégées par la réglementation, l'objectif étant de favoriser la mise en place d'études pour leur inscription et de fait leur protection. Aussi, grâce à la localisation de ces espèces, il a été possible d'identifier des Hotspots de Micro-Endémisme Végétal (HMEV), zones présentant de fortes densités en EME. La distribution de ces HMEV a été comparée à celle des aires protégées, mettant en évidence de nombreux espaces d'une exceptionnelle diversité micro-endémique non encore protégés et qu'il conviendrait de prendre en compte dans les politiques actuelles de conservation. Le recueil par ce travail de la liste des nombreuses localités abritant des EME et la spatialisation sur l'ensemble du territoire de variables environnementales, ont permis de séparer les EME en fonction de leurs exigences écologiques et de modéliser, par utilisation de MaxEnt, la distribution potentielle de micro-habitats susceptibles d'en héberger d'autres. De nombreuses nouvelles zones se sont ajoutées aux HMEV déjà identifiés, permettant d'orienter les opérations futures de prospection et de conservation à mettre en place rapidement sur l'ensemble du territoire au regard des menaces grandissantes.

La seconde approche utilisée pour étudier le micro-endémisme avait pour objectif de comprendre pourquoi au sein d'un même genre, certaines espèces proches phylogénétiquement présentent des distributions larges et d'autres plus restreintes. Pour cela, une étude comparative a été menée entre *Scaevola montana*, espèce indigène à large répartition, et *S. coccinea*, espèce micro-endémique de la vallée de la Tontouta. L'espèce commune s'est révélée très tolérante en terme de climats et de sols, à l'inverse de *S. coccinea* limitée aux seuls sols bruns hypermagnésiens. Au niveau de leur biologie de la reproduction, l'espèce commune est pollinisée par une guilde d'insectes et dispersée par les oiseaux, alors que l'espèce micro-endémique est pollinisée par des oiseaux territoriaux et ses fruits ne sont pas dispersés par des animaux. Ces modes de reproduction bien distincts laissent envisager de forts impacts sur les flux de gènes entre les individus et les populations. Cet élément a été confirmé par l'étude de la diversité et de la structuration génétiques des populations à partir de marqueurs microsatellites. Les populations de *S. montana* sont organisées en deux grands groupes, celui des massifs ultramaïques de la côte ouest et celui du Grand Sud (deux populations particulières ont été retrouvées à l'île des Pins et au Col d'Amoss). A l'opposé les populations de *S. coccinea* apparaissent très différenciées alors même qu'elles sont proches géographiquement (<2km). Ceci met en évidence l'absence de flux de gènes sur de très courtes distances chez cette espèce. *S. coccinea* a donc une distribution restreinte principalement due à son incapacité à se disperser sur de longues distances et à une niche écologique relativement restreinte. Ces observations vont permettre de mieux gérer ces deux espèces. *S. montana* étant utilisée dans des programmes de revégétalisation, il conviendra d'utiliser des semences du groupe correspondant à la zone d'implantation. Quant à *S. coccinea*, sa conservation apparaît incontournable car représentée par quelques populations situées dans une vallée fortement impactée par les activités minières.

Mots Clés : espèce micro-endémique, *Scaevola*, conservation, MaxEnt, biologie de la reproduction, génétique des populations, Nouvelle-Calédonie.

Abstract

Natural habitats of New Caledonia, a hotspot of biodiversity, encounter degradation by simultaneous actions of threats such as fires, mining, urbanization and invasive species. Climatic changes will probably also have their importance in near future. In order to provide a first pass scale assessment of where the conservations issues are most likely to be concentrated, we focused on narrow endemic species at a macroscopic and a comparative scale.

The first approach was to look at narrow endemism of the whole vascular flora of the island. Narrow endemic species (NES), divided into three different groups, were identified according to the literature and herbarium samples. Many species were considered as narrow endemics (309 restricted to one location, 193 restricted to two locations and 133 restricted to three locations). Many of them didn't have IUCN status although IUCN NES were correlated to NES of one and two locations. A list of very problematic species unprotected by local legislation is proposed to prioritize conservation actions. The aim here is to favour studies enabling to consider them as problematic and to protect them. According to distributional data of NES, it was possible to identify Hotspot of Plant Narrow Endemism (HPNE), areas with high levels of narrow endemism. The distributions of these HPNE were compared to protected areas, enlightening a lack of conservation politics in regards to the exceptional flora. It was also possible to model with distributional data and environmental GIS layers the suitability of narrow habitats of grouped NES with MaxEnt. In addition to the HPNE, many other areas with conservation interest were identified. This allows planning more efficient sampling and conservation efforts on the whole territory in regard to increasing threats.

*The second approach used here to study narrow endemism was to understand why two con-genera species, phylogenetically close, could have dissimilar distributions, some are common, other are narrow endemic. A comparative study was carried out between *S. montana*, a common indigenous species and *S. coccinea*, a narrow endemic species of the Tontouta valley. The common species tolerated large variations of environmental variables in opposition to *S. coccinea*. Reproductive biology was different for each, the common species was pollinated by a guild of different insects and dispersed by birds whereas the narrow endemic was pollinated by birds and didn't benefit of a disperser. These distinct reproduction systems were suspected to have major impacts on gene flow between individuals and populations. This was confirmed by the study of genetic diversity and structuration of populations using microsatellite markers. Populations of *S. montana* were organised in two large groups, the ultramafic mountains of the west coast and the Great South (two other particular populations were recorded at the Island of Pins and at Col d'Amoss). Populations of *S. coccinea* were very different from each other even on a small geographical range (<2km), enlightening an absence of gene flow between them. Therefore *S. coccinea* has a narrow distribution because of its inability to disperse and of its narrow ecological niche. These observations will lead to more efficient management programs, the common species being used in restoration programs where genetic groups will have to be taken in account. The narrow endemic species will need sufficient conservation attention as it is distributed in few populations in a valley heavily impacted by mining activities.*

Keywords: narrow endemic species, *Scaevola*, conservation, MaxEnt, reproduction biology, population genetics, New Caledonia.

Remerciements

Je souhaiterais en tout premier lieu remercier mes deux encadrants, Messieurs Bruno Fogliani et Laurent L'Huillier pour m'avoir fait confiance dans mon projet de thèse et m'avoir accompagné tout au long de ces trois ans en me mettant à disposition tous les moyens nécessaires à la réalisation de ce travail tout en me laissant une certaine liberté d'action. Je souhaite à tout doctorant l'encadrement que j'ai eu avec vous.

I would like to thank Peter Hollingsworth for all the support he brought to this work, his kindness and the nice Pisco. Thanks for taking time to go through my approximate English. I definitely need to thank Antje Ahrent for her helpfulness and efficiency in stats and modelling. This work wouldn't have been possible without your inputs.

Je souhaite faire part de ma reconnaissance à Tanguy Jaffré pour les nombreuses discussions passionnantes que l'on a eues ensemble sur la flore néo-calédonienne et sa conservation. Merci d'avoir partagé votre expérience et de m'avoir apporté votre soutien pendant cette entreprise.

Je souhaiterais aussi remercier messieurs Kingsley Dixon et Thierry Dutoit pour avoir accepté d'être les rapporteurs de mon travail.

Un grand merci à tout le personnel du Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement et en particulier à Valérie Médevielle, Clément Richert, Stéphane Mengant, Véronique Gaudichon, Hélène Kaplan, Léa Hatteschweiler, Hamid Amir, Edouard Hnawia et Nicolas Lebouvier pour leurs aides, leurs conseils et leur bonne humeur.

Je suis reconnaissant aux agents de l'Institut Agronomique néo-calédonien qui ont participé de près ou de loin à ce travail: Merci à Xavier Arcas, Casimir Véra, Josine Tiavouane, Laurent Millet, Anthony Ollivier, Laure Barrabé, Anthony Pain, Thérèse Mékénese, Marie Herlin, René Guignon, Jean Claude Hurlin, Jean Paul Latai, Alexandre Bouarate, David Kurpiz, Fabrice Brescia, Fabian Carriconde, Nicolas Barré et Laurent Maggia.

Aussi un grand merci à tout le personnel de l'IRD de Nouméa pour leur aide et leur gentillesse : Jacqueline Fambart, Gilles Dagostini, Frédéric Rigault, Vanessa Héquet, Hervé Vandrot, Céline Chambrey, Philippe Birnbaum, Hervé Jourdan, Jérôme Munzinger et Clarisse Majorel.

Merci aussi à tous les thésards avec qui j'ai pu échanger sur différentes thématiques plus passionnantes les unes que les autres : Charly Zongo, Alexandre Lagrange (pour les anciens) Matthieu Villegente, Simon Gensous, Marine Toussirot, Marine Briand, Prescillia Velayoudon, Paul Coulerie, Laury Dijoux et Christelle Paillon. Je suis toujours partant pour les apéro-thérapies et vous souhaite bon courage pour la suite.

Ce travail n'aurait pas été possible sans le concours des botanistes qui arpentent la Nouvelle-Calédonie : merci à Jean-Marie Veillon, Irène et Daniel Letocart, Bernard Suprin, Remy Amice et Romain Barrière pour avoir partagé leur connaissance du terrain.

Merci aussi aux services de revégétalisation de Vale Nouvelle-Calédonie, de KNS et de la SLN, notamment à Thomas Leborgne, Stéphane McCoy, Pierric Gailhbaud, Antoine Leveau et Frédéric Bart.

Un travail de thèse ne peut se réaliser sans l'aide inestimable qu'apportent les stagiaires: Un grand merci à Jésaëlle Piquet, Juliette Binczak, Louis Charles Brinon, Cecilia Cheval et Fleur Billiet.

A special thanks to all the conservation and genetic staff of the Royal Botanical Garden of Edinburgh for their help and kindness, especially Michelle Hollingsworth, Martin Gardner, Markus Ruhsam, Linda Neaves, Alan Forrest, Philip Thomas, James Richardson, Alex Clark and Rhiannon Crichton.

Merci aussi au personnel du Laboratoire Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie Marine et Continentale à l'Université de Provence, notamment Jacques Rabier et Alain Tonetto pour leur aide en imagerie électronique à balayage.

Un grand merci aussi à Dominique Garnier et à Anne-Claire Goarant pour leur confiance et leur soutien dans le projet de conservation et d'étude d'espèces rares qui commence à porter ses fruits depuis sa mise en place en 2008.

Et je tiens à remercier le Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie, l'Institut Agronomique néo-Calédonien, la province Sud et Vale Nouvelle-Calédonie pour leur soutien financier.

Un grand merci à ma maman, Isabelle Wulff pour avoir relu entièrement mon manuscrit et pour m'avoir toujours soutenu dans mes études.

Et pour finir un énorme merci à ma compagne Sandrine, pour sa patience, son soutien dans les moments difficiles, son humour et sa douce cuisine qui m'ont accompagné pendant ces trois ans. Promis je vais recommencer à faire la vaisselle...

AVERTISSEMENT

Le contenu de cette thèse est bilingue. L'introduction générale, les chapitres 1 et 2 ainsi que la conclusion générale sont rédigés en français et font référence aux articles scientifiques rédigés en anglais situés en fin de document.

WARNING

The content of this thesis is bilingual. The main introduction, chapter 1 and 2 and the main conclusion are written in French and refer to the scientific articles written in English found at the end of the document.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	5
L'ÉROSION MONDIALE DE LA BIODIVERSITÉ TERRESTRE	5
LA CONSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ FLORISTIQUE EN NOUVELLE-CALÉDONIE	7
LES ESPÈCES MICRO-ENDEMIQUES DE LA FLORE NEO-CALÉDONIENNE	9
CHAPITRE 1: LES ESPÈCES ET LES ESPACES, UNITÉS DE CONSERVATION POUR LIMITER L'ÉROSION DE LA BIODIVERSITÉ FLORISTIQUE	13
1.1 INTRODUCTION.....	13
1.2 LES NOTIONS D'ESPÈCES RARES ET MICRO-ENDÉMIQUES ET LEUR UTILITÉ DANS LA CONSERVATION DE LA FLORE	14
1.2.1 <i>Le concept de rareté</i>	14
1.2.2 <i>L'UICN et la définition des espèces rares</i>	15
1.2.3 <i>Un consensus à adopter entre une très forte richesse spécifique et l'accroissement des menaces</i>	15
1.2.4 <i>La notion d'espèces micro-endémiques et son utilisation dans la gestion conservatoire</i>	16
1.3 LA FLORE VASCULAIRE MICRO-ENDÉMIQUE DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE.....	17
1.3.1 <i>Proportions et caractéristiques conservatoires des EME (cf. article 2)</i>	17
1.3.2 <i>Importance de la flore micro-endémique dans la définition de zones prioritaires de conservation (cf. article 2)</i>	21
1.3.3 <i>Modélisation des zones à fortes densités d'espèces micro-endémiques et utilité conservatoire (cf. article 2)</i>	26
1.4 LES LIMITES DE L'APPROCHE MICRO-ENDÉMIQUE	32
1.4.1 <i>Les espèces menacées ne sont pas toutes micro-endémiques</i>	32
1.4.2 <i>L'utilisation de l'unité « espèce » dans la définition des priorités de conservation</i>	32
1.4.3 <i>Conserver la diversité spécifique ou phylogénétique ?</i>	35
1.5 CONCLUSION.....	36
CHAPITRE 2: L'APPROCHE TRANSVERSALE ET COMPARATIVE : VERS UNE MEILLEURE COMPRÉHENSION DES DÉTERMINANTS DISTRIBUTIONNELS ET DES INTERACTIONS ÉCOLOGIQUES. APPLICATION À DEUX ESPÈCES DE MAQUIS MINIER, SCAEVOLA MONTANA ET S. COCCINEA	39
2.1 INTRODUCTION.....	39
2.2 CHOIX DU MODÈLE	40
2.2.1 <i>Le genre Scaevola</i>	41
2.2.2 <i>La phylogénie du genre Scaevola en Nouvelle-Calédonie</i>	42
2.3 LES CARACTÉRISTIQUES ENVIRONNEMENTALES.....	45
2.3.1 <i>Les caractéristiques pédologiques</i>	45
2.3.2 <i>Les compositions foliaires</i>	48

2.3.3 La pluviométrie	52
2.3.4 Modélisation de l'aire de distribution	53
2.4 ETUDE DES SYSTÈMES DE REPRODUCTION	54
2.4.1 La phénologie	54
2.4.2 Le système de reproduction, les caractéristiques nectarifères, la pollinisation et la dispersion	55
2.5 LES CARACTÉRISTIQUES GERMINATIVES DES DEUX ESPÈCES	57
2.5.1 Les caractéristiques germinatives de <i>S. montana</i>	58
2.5.2 Les caractéristiques germinatives de <i>S. coccinea</i>	61
2.6 ETUDE DE LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS	63
2.6.1 La diversité génétique	63
2.6.2 La structuration génétique	64
2.6.3 Les recommandations de gestion du point de vue génétique	66
2.7 CONCLUSION SUR LA COMPARAISON ENTRE LES DEUX ESPÈCES MODÈLES	68
CHAPITRE 3 : PUBLICATIONS RÉALISÉES DANS LE CADRE DE CE TRAVAIL DE THÈSE	72
UNE NOUVELLE ESPÈCE MICRO-ENDÉMIQUE DE <i>SCAEVOLA</i> (GOODENIACEAE) DE NOUVELLE-CALÉDONIE EN DANGER CRITIQUE D'EXTINCTION.	74
CONSERVATION PRIORITIES IN A BIODIVERSITY HOTSPOT: ANALYSIS OF NARROW ENDEMIC PLANT SPECIES IN NEW CALEDONIA.	80
COMPARATIVE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF A COMMON AND A NARROW ENDEMIC SPECIES OF <i>SCAEVOLA</i> (GOODENIACEAE), TWO SCRUBLAND PLANTS OF NEW CALEDONIA.	138
SMOKE STIMULATES GERMINATION IN TWO DIVERGENT GONDWANAN SPECIES (<i>HIBBERTIA PANCHERI</i> AND <i>SCAEVOLA MONTANA</i>) ENDEMIC TO THE BIODIVERSITY HOTSPOT OF NEW CALEDONIA.	156
TEN NUCLEAR MICROSATELLITES MARKERS CROSS-AMPLIFYING IN <i>SCAEVOLA MONTANA</i> AND <i>S. COCCINEA</i> (GOODENIACEAE), A LOCALLY COMMON AND A NARROW ENDEMIC PLANT SPECIES OF ULTRAMAFIC SCRUBLANDS IN NEW CALEDONIA.	162
CONSERVATION GENETICS OF A LOCALLY COMMON AND A NARROW-RANGE ENDEMIC PLANT SPECIES FROM THE GENUS <i>SCAEVOLA</i> (GOODENIACEAE) IN THE GLOBAL BIODIVERSITY HOTSPOT OF NEW CALEDONIA.	166
MINES ET ENVIRONNEMENT EN NOUVELLE-CALÉDONIE: LES MILIEUX SUR SUBSTRATS ULTRAMAFIQUES ET LEUR RESTAURATION.	184
CONCLUSION GENERALE	185
BIBLIOGRAPHIE.....	189

ANNEXES	201
ANNEXE 1: EFFECT OF DRY HEAT CHOCKS COMBINED WITH OTHER COMPOUNDS AND A “MOVE ALONG” APPROACH ON THE GERMINATION OF <i>S. MONTANA</i>	201
ANNEXE 2: GERMINATION CHARACTERISTICS OF <i>SCAEVOLA COCCINEA</i> , A NARROW ENDEMIC SPECIES OF NEW CALEDONIA.....	205
ANNEXE 3: ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES DES SOLS ÉTUDIÉS	212

INTRODUCTION GENERALE

L'érosion mondiale de la biodiversité terrestre

Les écosystèmes terrestres connaissent actuellement une phase de dégradation sans précédent en lien direct avec les activités humaines. Nous pouvons, avec certainement peu d'erreur, dessiner les contours de l'avenir des écosystèmes, à savoir une uniformisation des habitats et une prolifération d'espèces et d'interactions opportunistes, surtout celles qui prospèrent dans des écosystèmes dominés par l'homme (Myers & Knoll, 2001). L'érosion de la biodiversité résulte en grande partie de la perte et de la fragmentation d'habitats naturels, de l'introduction d'espèces invasives et de la surexploitation (Pimm et al., 2001). Cette phase d'extinction a débuté il y a 50 000 à 100 000 ans BP avec la colonisation par l'homme de la plupart des terres émergées et s'est intensifiée il y a 10 000 ans BP avec le développement de l'agriculture (Avisé et al., 2008). Plus récemment elle s'est accentuée au cours de la révolution industrielle pour arriver à un taux actuel d'extinction estimé de 0,25% de la richesse spécifique mondiale par an (Wilson, 1993). Les facteurs de la dégradation mondiale de la biodiversité terrestre sont multiples et ont malheureusement des actions synergiques, comme les phénomènes de co-extinction (Koh et al., 2004). Suite à ces constats il est admis par la communauté scientifique que la biodiversité subit actuellement une crise majeure d'extinction, similaire à celle que la Terre a déjà vécu par le passé. Elle est ainsi qualifiée de « sixième crise d'extinction », les rythmes de disparition, de 100 à 1000 fois supérieurs à ceux déduits de données paléontologiques (Mace, 1995), sont similaires autant chez les vertébrés et les invertébrés que chez les plantes vasculaires (Thomas et al., 2004).

Pour l'instant, l'érosion de la biodiversité résulte essentiellement d'actions directes des activités anthropiques. Toutefois, il est important de mentionner un autre type de menaces qui risque de grandement bouleverser, à l'avenir, les habitats naturels. Ce sont les impacts liés aux changements climatiques. Bien qu'une communauté relativement restreinte de climato-sceptiques continue de relativiser l'existence de bouleversements climatiques, comme le montre le récent et peu convaincant article dans « The Wall Street Journal » (Allègre et al., 2012), nombreux sont les signes que de grands changements sont en marche. Il est certain que des modifications de paramètres abiotiques telles que la pluviométrie et les températures vont avoir un impact significatif sur la répartition des espèces, notamment sur les espèces végétales à faible distribution (que l'on nommera espèces micro-endémiques (EME) par la suite dans cette thèse) (Urban et al., 2012) et de ce fait entraîner un nombre conséquent d'extinctions (Gottfried et al., 2012; Lewis, 2005).

Le développement de modèles de distribution d'espèces, nécessitant une certaine prudence dans leur paramétrage, suppositions et algorithmes (Araujo et al., 2005), permet toutefois d'entrevoir l'impact de ces changements climatiques sur l'extinction de la biodiversité. Un collectif de scientifiques a estimé qu'à l'horizon 2050, 15 à 37% des espèces seront acculées à l'extinction si on prend uniquement en compte les changements climatiques (Thomas et al., 2004). Ces derniers deviendraient de ce fait prépondérants dans les phénomènes d'extinction. Ce constat ne doit toutefois pas occulter la sévérité des impacts actuels qui nécessitent aussi une politique conservatoire importante (Lewis, 2005). Il semble donc nécessaire de prendre en compte à l'avenir l'ensemble des menaces, directes et indirectes, dans la définition des politiques de conservation.

Il est important de prendre conscience que l'érosion actuelle que connaît la biodiversité mondiale va aussi avoir un impact sur les phénomènes évolutifs futurs et ce sur du très long terme (Myers & Knoll, 2001). En effet, dans les grandes phases d'extinction qu'a connue la Terre, une période de cinq millions d'années a été nécessaire pour recouvrer une biodiversité équivalente (Myers, 1985). Ce constat était vrai lorsque l'impact inhérent à la crise était rapide et éphémère. Si l'homme et ses activités persistent dans cette crise d'extinction, il est peu probable de voir la biodiversité retrouver l'importance qu'elle a connue auparavant. Il semble donc plus que jamais nécessaire de prendre en compte, même en cette période de crise économique, la notion de développement durable établie il y a presque 25 ans, énonçant l'idée que le développement des sociétés humaines passe inévitablement par la prise en compte des dimensions économiques, sociales et surtout écologiques (World Commission on Environment and Development, 1987).

Le cas des milieux tropicaux est d'autant plus important qu'ils sont considérés comme les « moteurs de la biodiversité » depuis au moins 250 millions d'années (Jablonski, 1993). Malheureusement les attentions conservatoires passent souvent au second plan dans des pays en voie de développement (Lewis, 2005) où l'économie prévaut. Le cas de la Nouvelle-Calédonie est particulier car elle bénéficie d'une manne financière apportée par l'industrie minière permettant d'entrevoir la possibilité de mise en place d'une gestion conservatoire optimale de la biodiversité, tel que cela peut être observé dans d'autres pays développés comme l'Australie.

La conservation de la biodiversité floristique en Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie est un archipel situé dans la Pacifique Sud à plus de 1300 km au Nord-Est de l'Australie. Il est constitué de plusieurs îles dont la principale est appelée « Grande Terre » d'une superficie de 18 575 km². Cette dernière est un fragment du Gondwana, qui s'est détaché de l'actuel Queensland en Australie et elle se situe dans sa position actuelle depuis environ 65 millions d'années (L'Huillier et al., 2010). Ce pays a la particularité d'être recouvert par une couche de roches ultramafiques (appelées « serpentine » par la communauté anglo-saxonne). Ces roches se sont mises en place il y a 37 millions d'années lors du recouvrement total de la Grande Terre et de ses prolongements par un feuillet du manteau terrestre au cours d'une phase de submersion totale (Pelletier, 2006). S'en est suivie une phase d'émersion après laquelle ces roches ultramafiques se sont progressivement érodées pour ne plus occuper aujourd'hui qu'un tiers du pays du bord de la mer jusqu'à 1618 m d'altitude (Jaffré, 1993) (Fig. 1). Depuis un certain temps la communauté scientifique pensait que la flore néo-calédonienne était la résultante de l'évolution d'espèces à partir d'un pool originel gondwanien dans des conditions d'isolement (Morat, 1993). Mais des travaux récents en géologie ainsi qu'en phylogénie tendent à faire d'admettre que la submersion du socle calédonien a été totale et que la diversité biologique de la Nouvelle-Calédonie est la résultante d'une dispersion à longue distance depuis moins de 37 millions d'années (Grandcolas et al., 2008; Murienne et al., 2005; Pelletier, 2006).

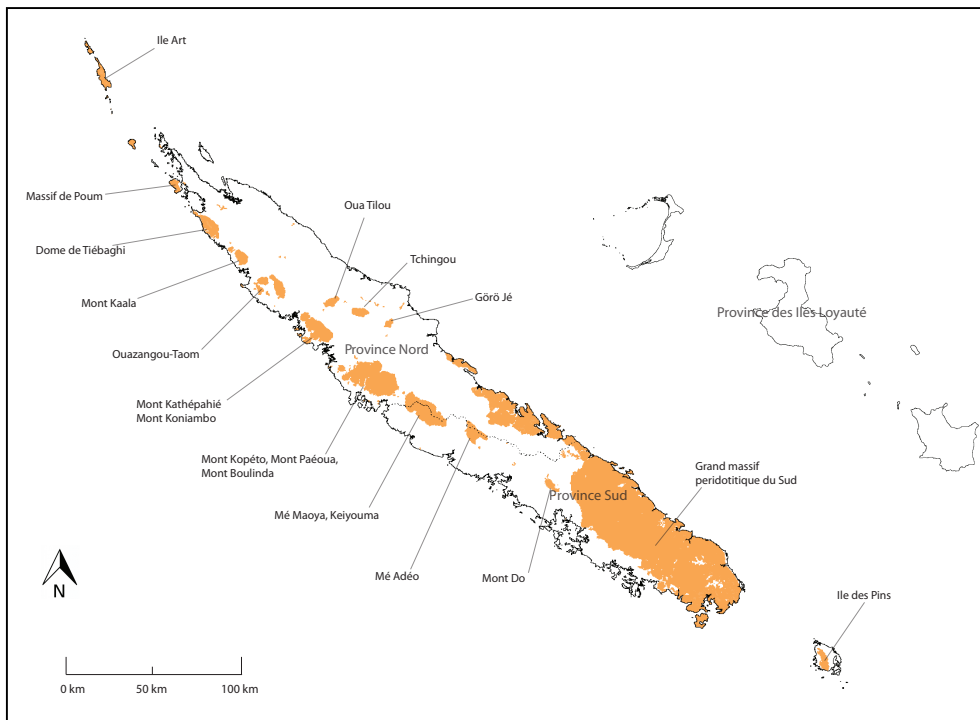


Figure 1: Les massifs péridotitiques de la Nouvelle-Calédonie. Les substrats ultramafiques sont figurés en orange.

De cette période jusqu'à aujourd'hui, l'évolution de la flore vasculaire en Nouvelle-Calédonie a généré 3371 espèces indigènes présentant un taux d'endémisme de 74% (Morat et al., in press). Rapporté à la superficie du territoire, ce pays présente la plus forte richesse endémique en plantes vasculaires au monde (Kier et al., 2009). Malheureusement, comme dans beaucoup d'autres pays tropicaux qui abritent une part importante de la biodiversité terrestre, cette richesse patrimoniale est menacée. Dans le passé, ce territoire a connu d'intenses phases d'instabilité climatique qui ont façonné les paysages et les espèces. D'importants incendies ont eu lieu entre 40 000 et 20 000 ans BP mais aussi entre 14 000 et 9 000 ans BP (Hope, 1996; Hope & Pask, 1998) et ont fortement impactés les milieux naturels. Mais ces perturbations se sont fortement accentuées notamment avec l'arrivée de l'homme il y a 3000 ans BP sur l'île (Stevenson et al., 2001). Plus récemment, la destruction d'une partie des milieux naturels pour l'élevage extensif de bovins a mis à mal les forêts sèches de la côte Ouest qui ne sont plus représentées que par 2 % de leur surface originelle (Bouchet et al., 1995). Ces impacts mêlés à l'introduction d'espèces envahissantes, à l'exploitation du nickel et à l'urbanisation font qu'à l'heure actuelle, plus de 50% de la surface originelle des formations naturelles ont été perdues (Jaffré et al., 1998).

La forte richesse spécifique de la flore néo-calédonienne mais aussi l'importance des menaces pesant sur celle-ci placent la Nouvelle-Calédonie comme « hotspot » mondial de la biodiversité (Fig. 2), intitulé donné aux zones nécessitant le plus d'attention au niveau conservatoire (Myers, 1988; Myers et al., 2000). Des outils de protection ont été mis en œuvre par la mise en réserve de certaines zones, couvrant actuellement 3,6% de la Grande Terre (511,5 km² en province Sud et 112,2 km² en province Nord) (Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie, 2011) et la mise en place récente de listes d'espèces protégées (Province Nord, 2008; Province Sud, 2009). Ces mesures sont encore à peaufiner, notamment dans un contexte où la communauté internationale recommande que d'ici 2020, 17% des zones terrestres soient protégées (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2010). Malheureusement, la tendance à la détérioration des habitats est toujours d'actualité en Nouvelle-Calédonie.

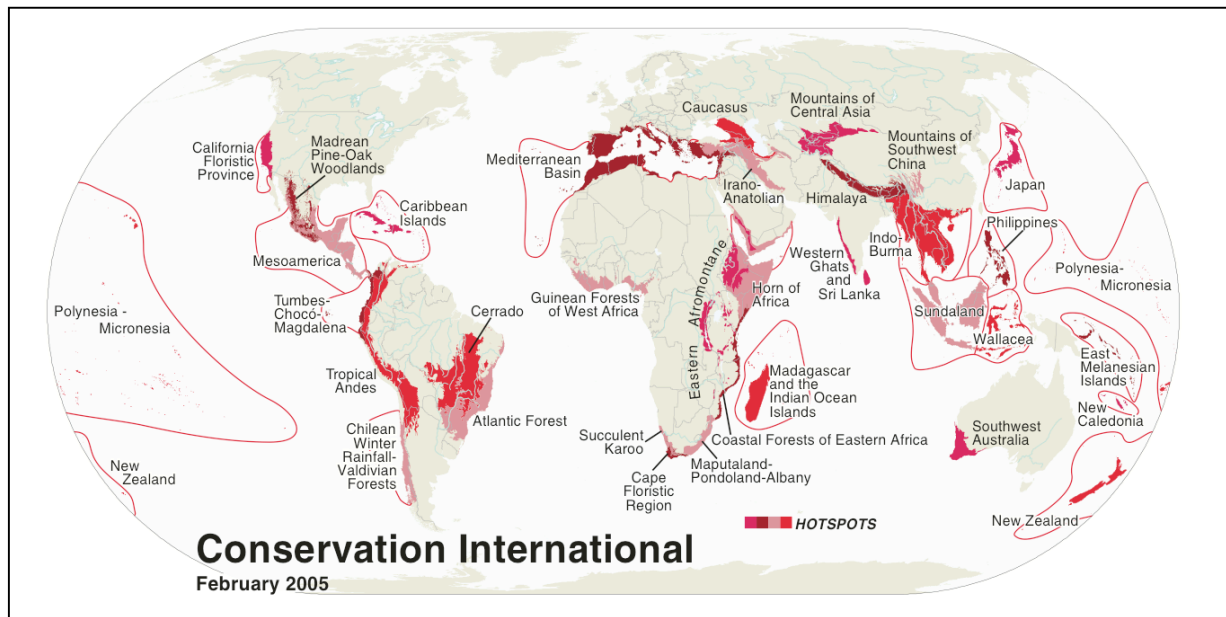


Figure 2: Les 34 Hotspots de biodiversité (Conservation internationale, 2005).

Les espèces micro-endémiques de la flore néo-calédonienne

Face à l'extraordinaire biodiversité du territoire et un manque certain de moyens pour l'étudier, il semble nécessaire de proposer des consensus afin de prioriser les actions de conservations pour minimiser l'impact des menaces inhérents aux milieux naturels.

Pour cela un premier questionnement sur le micro-endémisme global de la Nouvelle-Calédonie se pose :

- Est-il possible d'identifier au sein de l'ensemble de la flore de la Nouvelle-Calédonie des espèces présentant une situation conservatoire préoccupante grâce à l'étude du micro-endémisme ?
- Est-il possible d'identifier des zones présentant de forts enjeux conservatoires sur l'ensemble du territoire de la Nouvelle-Calédonie grâce à l'étude du micro-endémisme ?
- Est ce que les EME peuvent être regroupées en fonctions de leurs caractéristiques environnementales ?
- Est-il possible de modéliser la distribution de micro-habitats hébergeant beaucoup d'EME et d'identifier des zones non prospectées qui seraient susceptible d'en abriter ?

Ensuite une approche comparative en prenant pour exemple deux espèces du même genre a été initiée afin de déterminer s'il était possible d'identifier les déterminants écologiques à l'origine de distributions restreintes. Le résultat de telles études peuvent en effet permettre d'identifier des outils de gestion de populations d'espèces micro-endémiques fortement menacées, comme c'est le cas ici. Ce travail se devait de répondre aux questions suivantes :

- Quels sont les déterminants biologiques et écologiques expliquant la distribution restreinte de *Scaevola coccinea* (Goodeniaceae), espèce micro-endémique de la vallée de la Tontouta, par rapport à *S. montana*, espèce commune sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie ?
- Quels sont les impacts de ces déterminants sur la diversité et la structuration génétiques des espèces concernées ?
- Quelles seraient les recommandations de gestions et de conservation pour ces deux espèces ?

Les différentes conclusions qui découleront de ce travail devraient permettre la mise en place de nouvelles mesures pour conserver le patrimoine non seulement calédonien mais aussi mondial qu'héberge le territoire.

Afin de répondre aux différentes questions de recherche exposées ci-dessus, divers travaux ont été menés et leurs résultats ainsi que les discussions en découlant font l'objet de ce manuscrit de thèse. Celui-ci se divise en trois grandes parties. La première s'attache à définir les concepts de rareté et de micro-endémisme et leur utilisation pour conserver la biodiversité dans son ensemble. Puis un regard global est porté sur le micro-endémisme de la flore vasculaire néo-calédonienne. Afin de déterminer des priorités de conservation et permettre des actions pertinentes sur les espèces et les espaces pour préserver la biodiversité floristique de la Nouvelle-Calédonie, il a fallu savoir si l'étude du nombre d'EME mais aussi leurs caractéristiques conservatoires au niveau spécifique et spatial permettait notamment l'identification de « hotspots » de micro-endémisme (zones présentant de fortes densités d'EME). Il est également abordé l'efficacité des dispositifs actuels de protections en prenant notamment en compte la pression due aux impacts miniers. Enfin, à travers la modélisation de la distribution des micro-habitats abritant des EME, il est recherché s'il existe des facteurs environnementaux discriminants des groupes d'EME et s'il existe un lien entre le micro-endémisme et l'hétérogénéité des milieux en Nouvelle-Calédonie. La modélisation des zones présentant de fortes densités d'EME est aussi utilisée afin de déterminer s'il est possible de localiser des sites importants qui n'auraient pas été mis en évidence par manque d'échantillonnage.

La deuxième partie de cette thèse comprend l'étude comparative entre deux espèces de la famille des Goodeniaceae, à savoir, *Scaevola montana*, espèce indigène commune, répartie sur la majeure partie du territoire, et *S. coccinea*, espèce micro-endémique de la vallée de la Tontouta. Après avoir justifié notre modèle d'étude, les différents déterminants pouvant influencer la distribution de chacune seront recherchés. Cette comparaison est effectuée au niveau des caractéristiques environnementales, au niveau de l'écologie des espèces et de leur biologie de la reproduction. En parallèle, nous observons les flux de gènes au sein de ces deux espèces par une étude de leur diversité et de leur structuration génétiques grâce à des marqueurs microsatellites communs. Cette approche a de nombreux avantages car elle peut, peut être, permettre d'identifier les déterminants expliquant des distributions diamétralement opposées entre les deux espèces. Mais surtout elle pourrait permettre d'appréhender les différentes interactions écologiques au sein d'habitats complexes que sont les maquis miniers et de les transposer dans certains cas à d'autres espèces.

La troisième et dernière partie contient les différentes publications sur lesquelles repose ce travail de thèse. Elles sont présentées dans le cheminement logique des parties détaillées ci-dessus, dont elles reprennent l'essentiel des résultats, discussions, complétés des matériels et méthodes. Deux publications ont été acceptées, d'autres vont être soumises avant la soutenance et certaines sont en cours de finalisation. A signaler par ailleurs l'édition en 2010 d'un ouvrage collectif, portant sur la connaissance des milieux ultramaïques et les questions de restauration des sites miniers dégradés à l'aide d'espèces indigènes (L'Huillier et al., 2010)

Chapitre 1: Les espèces et les espaces, unités de conservation pour limiter l'érosion de la biodiversité floristique

The objectives of this Convention, to be pursued in accordance with its relevant provisions, are the conservation of biological diversity, the sustainable use of its components and the fair and equitable sharing of the benefits arising out of the utilization of genetic resources.

Convention on Biological Diversity, signée par 168 pays en 1992.

1.1 Introduction

L'érosion actuelle de la biodiversité est un fait unanimement accepté. L'objectif des scientifiques est maintenant de proposer aux collectivités des outils et des indicateurs permettant de bien mesurer et de réduire cette érosion. La préservation des milieux semble être un des moyens les plus efficaces et les plus économiques pour préserver la biodiversité (Balmford et al., 2002; Godefroid et al., 2011; Myers et al., 2000). Toutefois, il est nécessaire d'identifier quels types d'unités doivent être prises en compte pour attester de l'importance d'une zone par rapport à une autre. Certains privilégieront la richesse spécifique totale, en prenant en compte des espèces communes et localisées. Dans notre approche nous avons choisi de nous focaliser sur les espèces micro-endémiques (EME), notamment en raison des risques d'extinction qu'elles présentent, le micro-endémisme étant corrélé à la rareté (qui prend en compte l'abondance) et au risque d'extinction (Gaston, 1994).

Dans ce premier chapitre nous allons, dans un premier temps, détailler le concept de rareté et le référentiel qui recueille l'ensemble des espèces rares au niveau mondial (la liste rouge de l'UICN). Dans un deuxième temps, nous expliciterons pourquoi il est nécessaire en Nouvelle-Calédonie de proposer un consensus entre le temps nécessaire pour acquérir les données permettant de dresser la liste des espèces concernées et l'intensité des menaces pesant sur celles-ci. C'est ici que l'utilisation du concept d'EME semble se justifier et c'est pourquoi nous avons identifié, selon une méthodologie qui se veut précise, la proportion d'EME au sein de la flore vasculaire de la Nouvelle-Calédonie. Enfin, après avoir fait un lien entre le micro-endémisme et les statuts UICN, nous avons identifié des zones à conserver préférentiellement notamment pour leur forte densité en EME.

Ainsi, grâce à la localisation précise de ces espèces et aux différentes couches environnementales SIG (Systèmes d'Information Géographique) disponibles, nous avons cherché à regrouper les EME permettant de mettre en évidence les micro-habitats qui les hébergent et d'identifier de potentiels sites intéressants qui n'avaient pas pu être identifiés au préalable car peu ou pas du tout prospectés. Suite à ces différentes conclusions, nous ouvrons le débat sur l'utilisation du concept de micro-endémisme dans la définition d'espèces et d'espace, importants pour la conservation de la biodiversité floristique, tout en illustrant les différentes limites de cet outil.

1.2 Les notions d'espèces rares et micro-endémiques et leur utilité dans la conservation de la flore

1.2.1 Le concept de rareté

Le concept de rareté peut avoir différentes significations dans le langage courant. L'adjectif « rare » qualifie une chose qui n'existant qu'à peu d'exemplaires, est originale, recherchée ; ou qui se rencontre peu souvent, qui n'est pas commune (Larousse, 2011). Appliqué au monde végétal, une espèce rare peut être définie comme présentant une faible abondance et/ou une faible aire de distribution. Il se pose toutefois l'inconvénient de la complète subjectivité de son interprétation (Usher, 1986). Des notions autres que l'abondance et la distribution pourraient être prises en compte telle la spécificité d'habitat, la distinction taxonomique et la persistance à travers des temps écologiques et évolutifs (Gaston, 1994) mais l'accumulation de plusieurs paramètres risquent de rendre cette appréhension encore plus hasardeuse. La définition de la rareté par Reveal (1981) semble constituer une bonne base dans la compréhension du concept à savoir que la rareté est le statut actuel d'un organisme donné qui, par une combinaison de facteurs biologiques (biotiques) et physiques (abiotiques), se retrouve être limité en nombre d'individus ou en distribution par rapport à la majorité des autres organismes d'entité taxonomique comparable. Mais la compréhension de la rareté, outre les multiples facettes qu'elle peut revêtir (Rabinowitz, 1981), permet surtout d'émettre des priorités de conservation au niveau des espèces. En effet, ces deux notions de rareté et de conservation semblent inséparables, notamment parce que les espèces rares présentent de plus grands risques d'extinction comparées à d'autres organismes plus communs (Gaston, 1994).

1.2.2 L'UICN et la définition des espèces rares

A l'heure actuelle, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) tient le leadership mondial de l'établissement de listes d'espèces animales et végétales menacées et/ou rares à travers l'élaboration de sa Liste Rouge. Cette liste prend en compte les données d'abondance et de distribution, de dynamique populationnelle ainsi que la réduction ou la fragmentation du milieu dans lequel se trouve l'espèce (IUCN, 2011). Elle est considérée par des scientifiques comme étant un outil très puissant pour conserver et gérer la biodiversité (Rodrigues et al., 2006). Toutefois, il est bon de noter que les statuts de la Liste Rouge de l'UICN ne permettent pas d'évaluer le risque d'extinction à venir en fonction des changements climatiques globaux futurs (Rolland et al., 2011), notamment parce que les espèces présentant des risques sont regroupées phylogénétiquement (Purvis et al., 2000). Ce constat pourrait devenir très problématique dans les années à venir sachant que l'impact de ces changements risque de prendre une place prépondérante dans l'érosion de la biodiversité. Cette importance est d'autant plus notable que le réchauffement climatique influencera grandement certains facteurs tels que la compétition et la dispersion, aggravant encore le nombre d'extinctions (Urban et al., 2012).

1.2.3 Un consensus à adopter entre une très forte richesse spécifique et l'accroissement des menaces

Malheureusement, face à la multitude de demandes d'inscription des pays du monde entier et du temps nécessaire à l'acquisition des données, il est difficile, dans de nombreux pays tropicaux, et c'est aussi le cas en Nouvelle-Calédonie, d'avoir une liste actualisée des espèces menacées (Pitman & Jørgensen, 2002). Qui plus est, l'importante diversité de la flore néo-calédonienne (3371 espèces de plantes vasculaires (Morat et al., in press)), couplée à une difficulté d'accès de certaines zones, ainsi que des moyens humains limités pour son étude, rendent difficile l'acquisition de données relatives à l'abondance des espèces. Parallèlement, la Nouvelle-Calédonie est témoin d'un accroissement rapide de menaces, tels que les activités minières (Pascal et al., 2008), les incendies (McCoy et al., 1999), l'urbanisation et l'introduction d'espèces envahissantes (Gargominy et al., 1996; Meyer et al., 2006), ayant déjà entraîné la perte de plus de 50% de la surface originelle des formations naturelles depuis l'arrivée de l'homme il y a 3500 ans (Jaffré et al., 1998). Dans ce type de contexte, il semble indispensable de faire des compromis entre le temps nécessaire pour l'acquisition de données précises d'abondance et l'urgence de mettre en place des actions de conservation. Une alternative qui nous a paru intéressante pour identifier les espèces présentant un statut problématique de conservation consiste à se tourner vers l'importante quantité de données présentes dans les herbiers et la littérature. En

effet ces éléments semblent être pertinents afin d'accélérer la mise au point de priorités conservatoires (Callmander et al., 2010) surtout si on prend en compte l'effort de prospection (Robbirt et al., 2006). Ces données présentent toutefois le désavantage de ne pas prendre en compte l'abondance des espèces, l'information étant uniquement de type présence/absence de l'espèce. Néanmoins, ce biais peut être minoré, notamment parce qu'il a été démontré que généralement une faible distribution peut être corrélée à une faible abondance (Gaston, 1994).

1.2.4 La notion d'espèces micro-endémiques et son utilisation dans la gestion conservatoire

Ces espèces, connues sous le nom de « narrow endemic species » dans la littérature anglo-saxonne ont été définies comme étant des espèces représentées par une ou quelques populations restreintes à un seul habitat ou à quelques localités (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985). L'avantage de travailler sur des données liées à ces EME est de pouvoir faire un état des lieux sur l'ensemble de la flore vasculaire d'une région dans un laps de temps relativement limité. En effet, la détermination du caractère micro-endémique de ces espèces va s'appuyer sur des références bibliographiques et des échantillons d'herbiers (dont certains sont directement accessibles sur internet) où il est possible de retrouver des données distributionnelles précises, notamment avec la généralisation de l'utilisation des GPS. A partir de ces données, l'objectif est d'obtenir une vue globale sur l'état de la conservation d'une flore régionale. Il ne s'agit en aucun cas de remplacer les dispositions relatives à l'inscription d'espèces sur la liste rouge UICN mais bien de prioriser les actions à mettre en place pour le recueil de données. Par ailleurs, cette approche doit permettre de mettre en exergue des zones prioritaires de conservation à gérer méticuleusement pour limiter l'érosion de la biodiversité. Dans le cadre de cette étude dédiée à la flore vasculaire de la Nouvelle-Calédonie, nous avons choisi de définir trois types de micro-endémisme en fonction de la distance entre les différentes localisations d'échantillons d'herbiers : les EME à une localité (tous les localisations d'échantillon sont séparées par moins de 10km, dénommé EME 1 dans ce document), à deux localités (seules deux localisations sont séparées de plus de 10km, EME 2) et à trois localités (seules trois localisations sont séparées de plus de 10km, EME 3) (cf. article 2). Afin d'identifier les espèces de plantes vasculaires répondant à notre définition du micro-endémisme, nous avons analysé l'ensemble de la bibliographie taxonomique de la flore néo-calédonienne (cf. article 2 annexe 1) ainsi que les échantillons d'herbier de Nouméa (NOU), Paris (P) et Zurich (Z), ces deux derniers herbiers ayant été consultés grâce aux sites internet qui leur sont dédiés. Ce travail a aussi été couplé à un important travail de localisation à *posteriori* avec les collecteurs.

1.3 La flore vasculaire micro-endémique de la Nouvelle-Calédonie

1.3.1 Proportions et caractéristiques conservatoires des EME (cf. article 2)

Un des premiers constats provenant de nos travaux a été la mise en évidence d'un très grand nombre d'EME au sein de la flore néo-calédonienne (635 au total), notamment celles restreintes à une localité, représentées au total par 309 espèces. Les EME à deux localités sont quant à elles au nombre de 193, et 133 espèces sont considérées comme étant restreintes à trois localités.

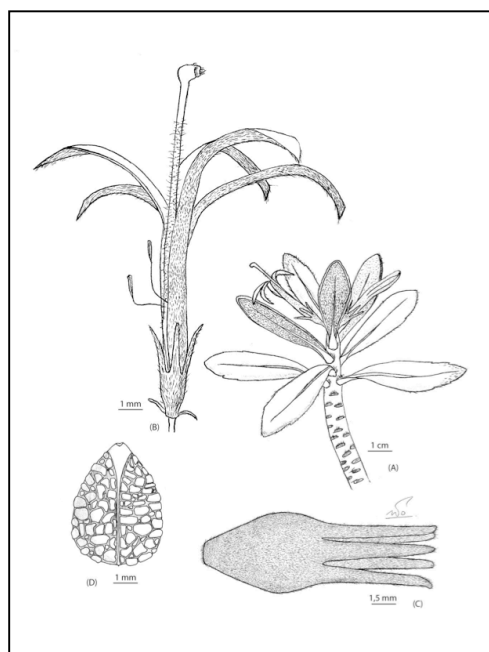


Figure. 3: *Scaevola barrieri*, une espèce nouvellement décrite, présentant un statut de conservation critique.

C'est notamment le cas d'une nouvelle espèce de *Scaevola* (Fig. 3), (Wulff & Muzinger, 2012, cf article 1) découverte en 2009, à proximité d'une zone d'activités minières sur le Kopeto, qui présenterait un statut conservatoire critique (CR) selon les catégories de l'UICN.

De la même manière, en comparant l'aire d'occupation et l'aire d'occurrence (deux indices utilisés par l'UICN (IUCN, 2011) de l'ensemble des EME de Nouvelle-Calédonie avec et sans statut UICN, il nous a été possible de faire apparaître des tendances entre les statuts UICN et le type de micro-endémisme. En terme d'aire d'occupation (cf. Fig. 4 A), les fréquences de distribution des EME classées comme CR sont corrélées significativement à celles des EME 1.

Notre analyse montre par ailleurs que parmi ces espèces, peu d'entre-elles sont inscrites sur la liste rouge de l'UICN (plus de 76%), et de ce fait ne sont pas protégées par les réglementations provinciales qui s'en inspirent. Ce manque de prise en considération a pour origine, en partie, les nombreuses et récentes descriptions. Actuellement, les auteurs de ces descriptions proposent souvent un statut de conservation en lien avec les critères UICN mais ces conclusions ne sont pas directement prises en compte par l'UICN.

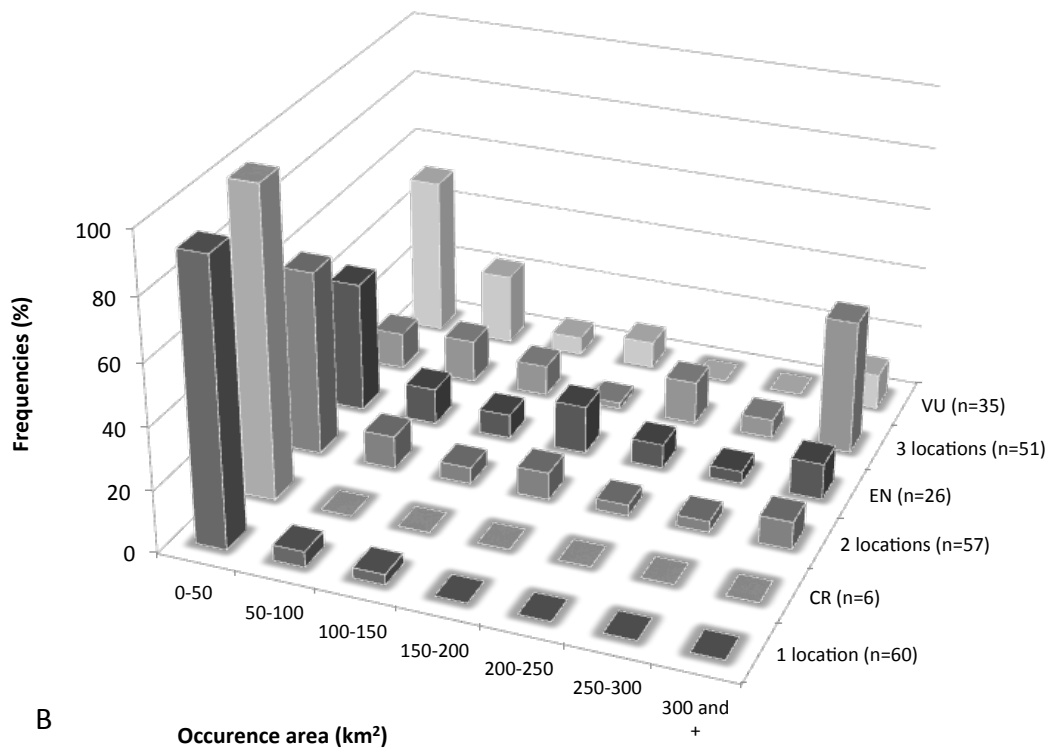
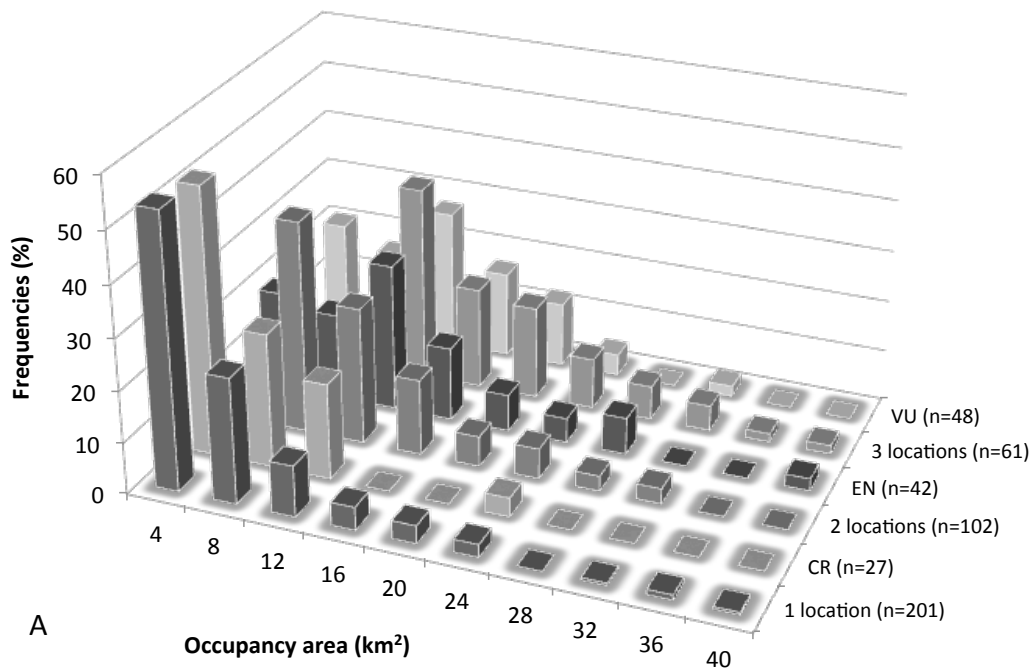


Figure 4: Fréquences des distributions de l'aire d'occupation (A) et d'occurrence (B) d'EME qui ont un statut UICN **ou** qui sont restreintes à 1, 2 ou 3 localités. (CR : En danger critique, VU : Vulnérable, EN : En danger)

Les EME 2, de leur côté sont corrélées significativement avec les EME de statut EN. Les EME 3 ne sont corrélées avec aucune classe de l’UICN. Au niveau de l’aide d’occurrence (cf. Fig. 4 B), les EME 1 et EME 2 sont corrélées aux EME de statuts CR, EN et VU. Ici encore les EME 3 ne sont pas corrélées aux EME ayant un statut UICN. L’exploration de différentes classes d’aires d’occurrence et d’occupation permet d’obtenir les mêmes tendances.

Aucune tendance plus précise ne peut être observée. Ceci peut s’expliquer par le fait que la liste initiale des espèces UICN de Nouvelle-Calédonie, établie en 1998, n’avait pas été établie avec la même rigueur que celle demandée aujourd’hui notamment par un manque de données relatives à l’abondance (Jaffré, T. *com. pers.*). On est donc en droit de penser que parmi les EME à une et à deux localités, nombreuses sont celles qui mériteraient d’être inscrites sur la liste rouge de l’UICN (soit 11,3% de la flore indigène) (cf. Fig. 5). Il y a donc urgence à regarder de plus près les caractéristiques conservatoires de ces espèces afin de limiter l’érosion de la biodiversité floristique en Nouvelle-Calédonie.

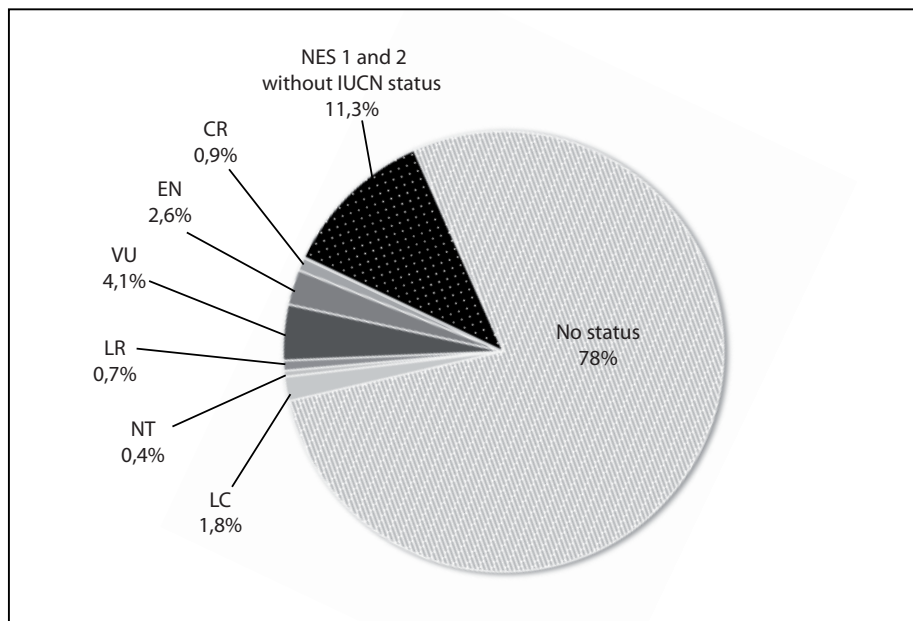


Figure 5: Statuts conservatoires des espèces indigènes de la flore de la Nouvelle-Calédonie (CR : En danger critique, VU : Vulnérable, EN : En danger, LR : Faible risque, NT : Presque en danger, LC : Quasi menacée).

Afin d'identifier des espèces particulièrement sensibles, une superposition des localisations des EME et des couches SIG inhérentes aux menaces anthropiques apparaissait indispensable. Certaines menaces anthropiques ont été écartées pour diverses raisons :

- Ainsi, les impacts liés au développement des zones urbaines peuvent être envisagés comme mineurs si l'on prend en compte la faible densité de population (13,2 habitants/km²) en Nouvelle-Calédonie (ISEE, 2012).
- Vis à vis des impacts dus aux espèces envahissantes, il est difficile d'intégrer cette composante notamment par un manque de données distributionnelles, mais aussi par la méconnaissance, pour certaines, de leur influence dans la perturbation du fonctionnement des écosystèmes néo-calédoniens.
- L'agriculture et notamment les activités d'élevage ont eu un impact important dans le passé sur les écosystèmes, surtout sur les formations de type forêt-sèche (Gillespie et al., 2011). Une cartographie précise des formations reliques a été réalisée (DTSI, 2011) et le Programme de Conservation des Forêts Sèches (PCFS), financé par les collectivités et par diverses ONG, travaille à une meilleure connaissance de ce milieu en vue de sa préservation et de sa restauration.
- Concernant les incendies, une couche SIG d'occurrence des feux a été produite dans le cadre de l'ANR INC (Incendie et Biodiversité des Ecosystèmes de Nouvelle-Calédonie), malheureusement ces données n'étaient pas publiées au moment de la rédaction de cette thèse et n'ont pas été prises en compte. Elles pourront l'être dans le cadre d'études ultérieures.

A contrario, une couche des zones dégradées par les activités minières éditée en 2006, a pu être intégrée dans notre analyse (DTSI/SGT/DIMENC/SGNC 2006). Cette dernière permet notamment de quantifier l'impact passé de cette activité sur les populations d'EME. Les résultats de cette superposition indiquent qu'un tiers des EME ont une localisation présente dans une zone impactée. Plus encore, si l'on prend en compte uniquement les EME sur substrat ultramafique, plus de la moitié sont concernée.

A l'issue de ce travail d'analyse, il a été établi une liste de 75 espèces présentant une situation conservatoire très problématique car 50 à 100% de leurs localisations sont dans des zones impactées et elles ne sont pas inscrites sur les listes des espèces protégées par les collectivités (cf. annexe 2 de l'article 2).

1.3.2 Importance de la flore micro-endémique dans la définition de zones prioritaires de conservation (cf. article 2)

1.3.2.1 Les « hotspots de micro-endémisme végétal »

Suite à l'identification faite d'EME au sein de la flore néo-calédonienne et à l'établissement du recueil des localisations de ces espèces, il a été possible de mettre en évidence des zones à forte densité d'EME. Elles auraient pu être nommées centres de micro-endémisme, comme cela a déjà été fait au niveau de l'endémisme (Lopez-Pujol et al., 2011). Mais au regard des importantes menaces actuelles et à venir sur ces formations, le terme de « hotspot de micro-endémisme végétal » (HMEV, ou « Hotspot of Plant Narrow Endemism », HPNE en anglais) semble plus approprié. Il revêt l'idée d'une richesse spécifique fortement menacée de la même manière que la définition de « hotspot » appliquée au niveau mondial (Myers, 1988; Myers et al., 2000). Cette notion a également été reprise par Crain et al. (2011) pour les espèces rares à une échelle locale. Ces HMEV sont basés sur des cellules de 2x2km où sont relevées de nombreuses EME. Dans notre étude, seuls les HMEV comportant au moins 8 EME pour 4km² ont été retenus, les valeurs inférieures étant trop nombreuses pour être toutes détaillées (Plus de 300 cellules de 4km² ont entre 1 et 7 EME), cette étude ne mettant en exergue que les zones les plus riches en EME. Cette vision spatialisée du micro-endémisme, présente de nombreux avantages notamment en terme d'efficacité et d'économie de moyens. En effet, la conservation en l'état d'habitats naturels particuliers s'est révélée être beaucoup plus efficace que la conservation et la multiplication d'espèces séparément (Balmford et al., 2002; Godefroid et al., 2011; Myers et al., 2000). Par ailleurs, la définition de zones prioritaires de conservation peut nécessiter la prise en compte d'une multitude de facteurs tels que la diversité, la rareté, le nombre d'interactions biologiques, la représentativité et l'état de conservation de l'habitat mais aussi sa fragilité écologique, sa surface, sa valeur scientifique, sa valeur potentielle, etc (Gaston, 1994). Il est toutefois difficile de prendre du recul vis à vis de toutes ces variables dans la définition des priorités de conservation. Le critère de rareté est un des aspects les plus communément utilisé pour définir ces priorités (Gaston, 1994). L'utilisation de ce critère a l'avantage d'identifier des zones présentant par la même occasion de fortes diversités spécifiques, une corrélation positive entre le nombre d'espèces rares et la richesse spécifique totale ayant été mise en évidence (Crain et al., 2011; Dzwonko & Loster, 1989; Pearson, 1977; White et al., 1984). En suivant ce cheminement logique, l'étude du micro-endémisme d'une flore dans sa globalité, permet d'identifier les zones présentant les plus fortes densités en EME, qui sont aussi celles qui présentent le plus d'espèces rares et la plus forte diversité spécifique. Il est donc possible grâce à ces espèces modèles

d'appréhender en même temps plusieurs aspects de la biodiversité et d'entreprendre les actions de conservation qui s'imposent.

1.3.2.2 *Le micro-endémisme et la pression de collecte*

Avant d'établir les zones de HMEV, une analyse critique de la méthode employée dans notre étude a été menée. Ainsi, un des préalables consistait à déterminer s'il existait une corrélation entre le nombre d'EME et le nombre de prospections en un lieu donné. En effet, on pouvait suspecter que certains HMEV identifiés soient uniquement des artefacts, mettant en évidence des zones intensément prospectées. C'est notamment le cas lorsqu'on souhaite appréhender la richesse spécifique totale d'un site (Ahrends et al., 2011). Des travaux antérieurs menés à large échelle sur le continent africain, identifient une relation non linéaire entre la richesse spécifique et le nombre d'espèces micro-endémiques en un lieu donné (Jetz et al., 2004) et réfutent ainsi cet état de fait. Par ailleurs, en rapprochant le nombre d'échantillons de prospection de H. S MacKee, un des plus importants collecteurs de la flore néo-calédonienne (plus de 30% des collectes de l'herbier de Nouméa), ainsi que le nombre d'EME qu'il a trouvé en un lieu donné, aucune corrélation n'a pu être mise en évidence. Ceci peut être expliqué, en partie, par la relative abondance de certaines EME dans leur milieu et leur rapide prise en compte dans les inventaires floristiques, à la différence de certaines espèces rares qui ne sont pas faciles à trouver car de faible abondance.

1.3.2.3 *Localisation des HMEV en Nouvelle-Calédonie et leur statut conservatoire*

Au final et après analyse fine des données, la carte des HMEV a pu être établie (cf. Fig. 6). Dans un souci de quantifier l'efficacité des dispositions actuelles pour éviter la disparition des EME et *in fine* l'érosion de la biodiversité, une comparaison de la distribution des HMEV et des zones protégées par les réglementations provinciales a été menée. Elle indique que les zones présentant les plus fortes densités d'EME (entre 20 et 23 EME) en Nouvelle-Calédonie étaient déjà identifiées, pour certaines, comme étant particulières et sont de fait déjà intégrées dans le réseau des aires protégées au sens large (réserves naturelles, intégrales et parc provinciaux). C'est notamment le cas des formations d'altitude du Mont Panié (Pillon & Nootboom, 2009) sur substrat volcano-sédimentaire mais aussi celles du Mont Humboldt et du Mont Kouakoué (Munzinger et al., 2008; Pillon et al., 2008) sur substrat ultramafique (cf. Fig. 6). Toutefois, il faut garder à l'esprit que ces formations d'altitude (>1200m) risquent d'être impactées par les changements climatiques, surtout dans un

contexte de réchauffement global (Pillon, 2008). En effet, les espèces présentes dans ces zones ne trouveront aucun refuge correspondant à leurs exigences écologiques si les températures moyennes venaient à augmenter excessivement. Par ailleurs, le réchauffement climatique aura aussi tendance à impacter des communautés d'espèces de micro-habitats, comme les HMEV, notamment par la modification de variables tels que la compétition et la dispersion qui aggraveront encore plus le taux d'extinction (Urban *et al.*, 2012). A l'heure actuelle, il a été montré qu'en 40 ans les températures ont connu une hausse significative (+ 1,2 °C pour les minimales et + 0,9 °C pour les maximales) (Météo-France, 2012). Malheureusement, il est toujours difficile de prédire la hausse de température à venir, qui sera fonction des différentes actions qui seront entreprises par la communauté internationale pour réduire les émissions de gaz à effet de serre.

D'autres HMEV, localisés à des altitudes inférieures (entre 800 et 1100m) se situent certes dans des réserves naturelles dans le cas du massif de l'Aoupinié (4 HMEV avec 14, 9, 8 et 8 EME) mais aussi en réserve naturelle intégrale comme la Montagne des Sources (2 HMEV : 11 et 9 EME pour 4km²). Malheureusement cette dernière n'est pas à l'abri des flammes comme cela a été le cas en 2005 avec l'incendie de la vallée de la Coulée qui est venu directement la menacer en brûlant plus de 4000 hectares. A plus basse altitude (<800m), on peut citer le cas du HMEV des Koghis (11 EME) et du plateau Sud de Yaté (10 EME), se situant dans des zones également protégées mais sujettes là aussi aux incendies du fait de la proximité de populations. Il est à noter que depuis l'événement de la Montagne des Sources, des programmes de recherche (tels que le projet INC) ont permis de proposer, en collaboration avec la sécurité civile, des outils de lutte intégrant des éléments de modélisation des risques incendiaires.

Par contre, de nombreux autres HMEV ne sont pas protégés à l'heure actuelle et se retrouvent, pour certains dans des zones pouvant être fortement impactées. Ainsi, les extractions minières, qui se font à ciel ouvert, induisant de fait le décapage de la végétation, viennent directement impacter les formations naturelles, risquant ainsi de mettre à mal ces zones, notamment dans un contexte de prévision du triplement de la production de nickel à l'horizon 2013-2015 (L'Huillier *et al.*, 2010). C'est le cas de la vallée de la Tontouta (2 HMEV : 11 et 8 EME), du Dôme de Tiébaghi (11 EME), du Mont Koniambo (2 HMEV : 10 et 9 EME), du Mont Boulinda (2 HMEV : 10 et 9 EME), de l'Avangui (10 EME), de l'île Art (10 EME) du Mont Kaala (9 EME), du Mont Kathépahié (9 EME), de la Mine St Louis (9 EME) et du Mont Paéoua (8 EME). Tous ces HMEV (cf. Fig. 6), excepté l'île Art, sont localisés sur la côte Ouest de la Nouvelle-Calédonie et sont situés sur ou à proximité des concessions minières qui sont pour certaines activement exploitées.

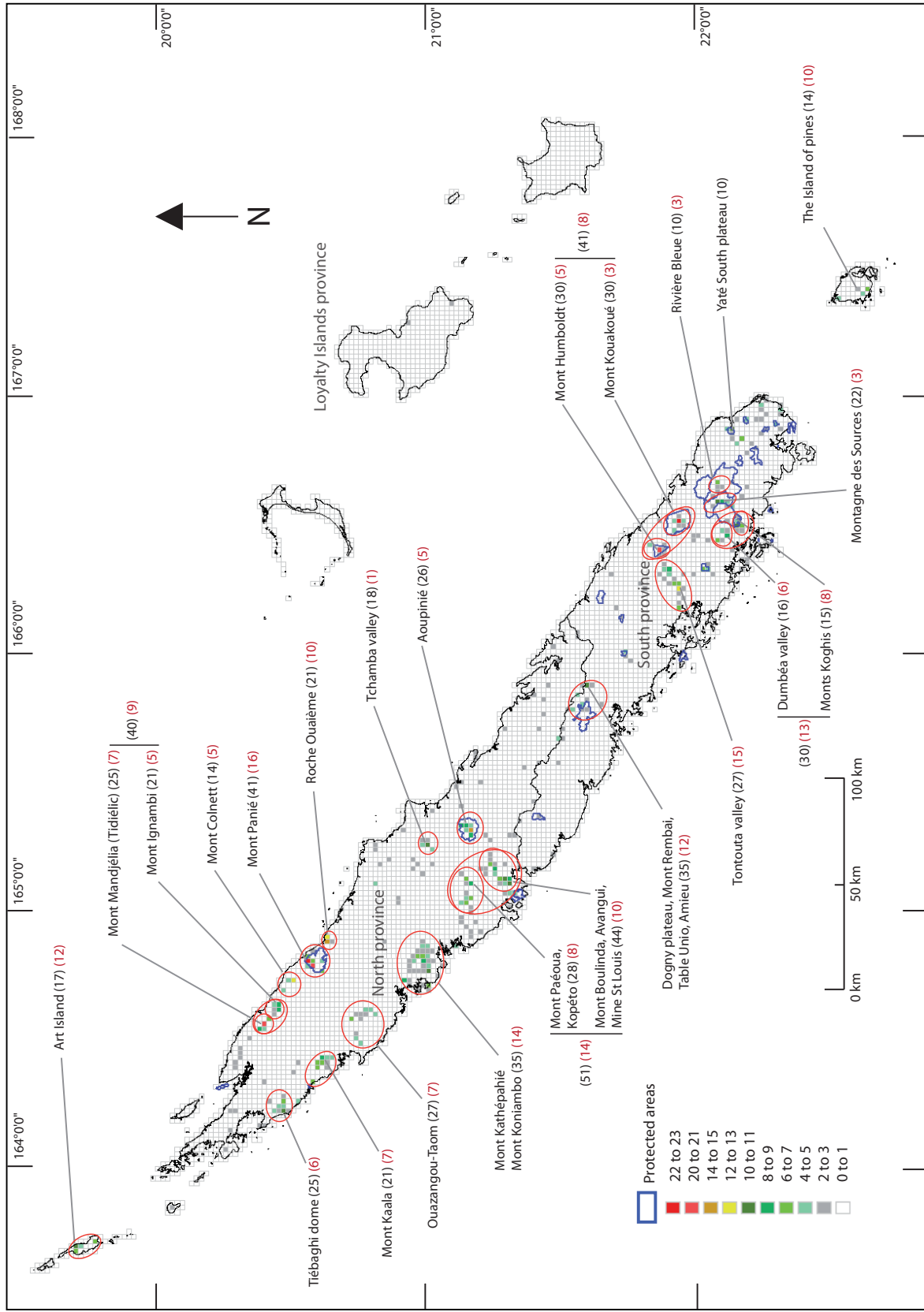


Figure 6 : Carte des « hotspots de micro-endémisme végétal » et des aires protégées en Nouvelle-Calédonie. La valeur d'une cellule est le nombre total d'EME présentes au sein de celle-ci. Le nombre indiqué à côté du nom du HMEV correspond au nombre total d'EME dans l'ellipse rouge concernée. En rouge est indiqué le nombre d'EME 1 dans l'ellipse. (cf. Article 2)

Cet impact offre malgré tout l'avantage d'être contrôlable et prévisible ; il est tout à fait possible de mettre en place des actions et des zones de conservation prenant en compte l'ensemble de la diversité micro-endémique du site. A cela s'ajoutent d'autres menaces, moins contrôlables, qui affectent ces zones tels les incendies mais aussi les espèces envahissantes animales tel *Cervus timorensis russa* (Cervidae) qui participe grandement à la dégradation de ces milieux naturels notamment par abrutissement des jeunes pousses et plantules. Nous pouvons aussi citer le développement de certaines plantes envahissantes, tel *Pinus caribaea* (Pinaceae) et *Pluchea odorata var. odorata* (Asteraceae) qui font partie des rares plantes exotiques pouvant se développer sur substrat ultramafique et qui risquent de poser problème dans un avenir proche (obs. pers.). Par conséquent aux HMEV cités précédemment, peut être rajouté le cas de la vallée de la Dumbéa (8 EME) sur substrat ultramafique, sur laquelle aucune concession n'est recensée, mais qui est souvent impactée par les feux d'origine anthropique. Toutes ces zones mériteraient la mise en place rapide de conservatoires physiques regroupant un maximum d'EME, qui seront mis en défens au niveau règlementaire. Une gestion raisonnée permettra alors de les conserver en l'état et ainsi limiter l'érosion de la biodiversité.

Enfin, d'autres HMEV ont pu être identifiés sur substrat non ultramafique, tels le Mont Mandjelia (2 HMEV : 20 et 8 EME), la Roche Ouaième (2 HMEV : 15 et 12 EME), le Mont Colnett (12 EME), la vallée de la Tchamba (11 EME), le Mont Ignambi (2 HMEV : 9 et 8 EME) et le plateau du Dogny (9 EME). Ces zones devraient aussi être traitées selon les mêmes recommandations émises ci-dessus.

Lorsque que l'on cumule le nombre total d'EME par zone géographique (agrégation de cellules contenant des EME, cf. ellipses rouges sur Fig. 6), le site le plus diversifié est le Boulinda/Avangui (44 EME) suivi du Mont Panié (41 EME), du Mont Kouakoué/Mont Humboldt (41 EME), du Mont Mandjelia/Mont Ignambi (40 EME), du Mont Koniambo/Kathépahié (35 EME) et du complexe Dogny/Rembai/Table Unio/Amieu (35 EME). Lorsque l'on considère le nombre total d'EME 1 par zone, le Mont Panié (16 EME 1) est le plus diversifié, suivi de près par la vallée de la Tontouta (15 EME 1), du Koniambo/Kathépahié (14 EME 1), du complexe Dogny/Rembai/Table Unio/Amieu (12 EME 1) et de l'île Art (12 EME 1).

De manière plus générale, il ressort clairement de cette étude que des efforts doivent être fait pour inclure un plus grand nombre d'HMEV dans les dispositifs de protection. Par ailleurs, au regard des résultats présentés, il ressort qu'une attention particulière doit être consentie par la province Nord du fait essentiellement d'un plus grand nombre d'HMEV qui y

sont localisés et non encore protégés. Plus globalement, il semble évident que des efforts doivent être entrepris au plus vite pour augmenter les superficies des aires protégées en Nouvelle-Calédonie et cette étude y participe fortement par les enseignements qui en sont retirés. Si l'on considère qu'uniquement 3,6% de la surface terrestre de la Grande Terre est actuellement protégée par les réglementations provinciales, ce chiffre peut sembler dérisoire par rapport à la richesse biologique exceptionnelle. Face aux recommandations au niveau international, à savoir qu'il serait nécessaire de protéger au moins 17% des terres émergées à l'horizon 2020 (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2010), on réalise alors l'ampleur de l'effort à fournir. Cependant, au regard du rapide développement économique de la Nouvelle-Calédonie et de la manne financière qui s'en dégage, on peut raisonnablement penser qu'elle constitue un lieu unique où ce défi pourrait être relevé dans le cadre d'un développement durable.

1.3.3 Modélisation des zones à fortes densités d'espèces micro-endémiques et utilité conservatoire (cf. article 2)

La liste d'HMEV établie précédemment se veut non exhaustive, il est certain que d'autres zones qui n'ont pas encore fait l'objet de prospections pourraient être identifiées comme tels. Le développement d'outils statistiques couplés à des SIG a conduit à la mise au point de techniques de modélisation d'habitat qui permettent d'évaluer la distribution potentielle d'une ou d'un cortège d'espèce(s).

Ainsi, en connaissant précisément la distribution d'une espèce, il est possible de qualifier des caractères environnementaux sans toutefois être obligé d'aller recueillir les données sur le terrain. En effet, il est possible de modéliser sa distribution à partir de données environnementales spatialisées sur l'ensemble d'un territoire. Cette vision s'intègre dans le concept que chaque espèce est distribuée en fonction de ses exigences environnementales représentant leur niche écologique (Hutchinson, 1957).

La mise au point de modèles environnementaux de distribution des espèces (Species distribution models (SDMs) en anglais) répondent à cette demande. Ces outils vont nécessiter une série de localisations précises pour une ou un cortège d'espèce(s) mais aussi plusieurs variables environnementales telles que la température moyenne, la pluviométrie, l'altitude sur l'ensemble d'un territoire. Le but de ce genre d'outil est d'identifier des zones pouvant satisfaire aux exigences écologiques de l'espèce étudiée afin d'identifier sa distribution potentielle. La plupart des études ont utilisé soit la méthode dénommée GARP

(Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction) (Anderson & Martinez-Meyer, 2004), soit le modèle MaxEnt (Maximum Entropy) (Phillips et al., 2004; Phillips et al., 2006), approche ayant déjà fait ses preuves dans d'autres domaines (Berger et al., 1996) mais surtout parce qu'il s'est révélé aussi compétitif que les méthodes les plus performantes (Elith et al., 2006). La robustesse de cet outil n'est plus à démontrer surtout quand ses conclusions sont corrélées aux découvertes faites directement sur le terrain (Tinoco et al., 2009). Il cherche à identifier la distribution voulue en trouvant la distribution d'entropie maximum (la plus proche de l'uniformité) soumis à la contrainte que la valeur attendue de chaque caractéristique corresponde à la valeur empirique.

Cet outil trouve des débouchés tant en biogéographie, en biologie de la conservation qu'en écologie (Elith & Leathwick, 2009). Les différentes utilités de ce modèle sont de prévoir (1) la distribution d'une espèce, (2) de comprendre les corrélations entre les paramètres environnementaux et les occurrences des espèces ou groupes d'espèces, (3) de prévoir le développement de certaines espèces envahissantes, (4) de prédire la richesse spécifique ou la diversité, (5) d'identifier des liens environnementaux avec des caractères morphologiques ou génétiques, (6) de comprendre les mécanismes de l'endémisme, (7) de percevoir l'effet du changement climatique sur les formations naturelles et de tester ce modèle avec les autres types de méthodes (Elith et al., 2011).

Dans cette partie, l'utilisation de cet outil a été faite, couplée à d'autres méthodes statistiques, pour tenter de répondre à plusieurs questions:

- Est-ce qu'il existe des groupes distincts d'EME en fonction de leurs exigences écologiques ?
- Est-il possible de modéliser la distribution des « micro-habitats » hébergeant ces EME ?
- Est-il possible d'identifier des zones pas ou très peu prospectées qui peuvent abriter de nouvelles espèces micro-endémiques ?

1.3.3.1 Identification de groupes d'EME

Bien que les SDMs soient normalement prévus pour modéliser la distribution d'une seule espèce, nous avons choisi de le faire sur un cortège d'espèces afin d'identifier les zones susceptibles d'héberger du micro-endémisme. En effet, il a été montré que les EME

se sont spécialisées à des variables environnementales, restreintes elles aussi (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985), limitant de ce fait leur développement vers d'autres milieux.

Afin d'identifier des groupes d'EME représentatifs de micro-habitats, nous avons tenté de les regrouper en fonction de leur exigences environnementales. Grâce à la localisation précise de ces espèces (cf. § 1. 2. 4), nous avons déterminé pour chaque espèce l'altitude, la pente, la pluviométrie et la température (que l'on a moyenné lorsqu'il y avait plusieurs localisations) à partir des couches SIG environnementales (pluviométrie totale, température moyenne, la pente, l'altitude et la géologie, cf. article 2 pour plus de détail). Suite à cela nous avons créé une matrice de distances entre toutes les espèces en utilisant les dissemblances de Gower. Trois méthodes ont été utilisées pour explorer les différents groupes écologiques que nous pouvions obtenir (cf. article 2).

Trois groupes écologiquement distincts ont été mis en évidence, qui se démarquaient les uns des autres principalement par leur substrat (Fig. 7).

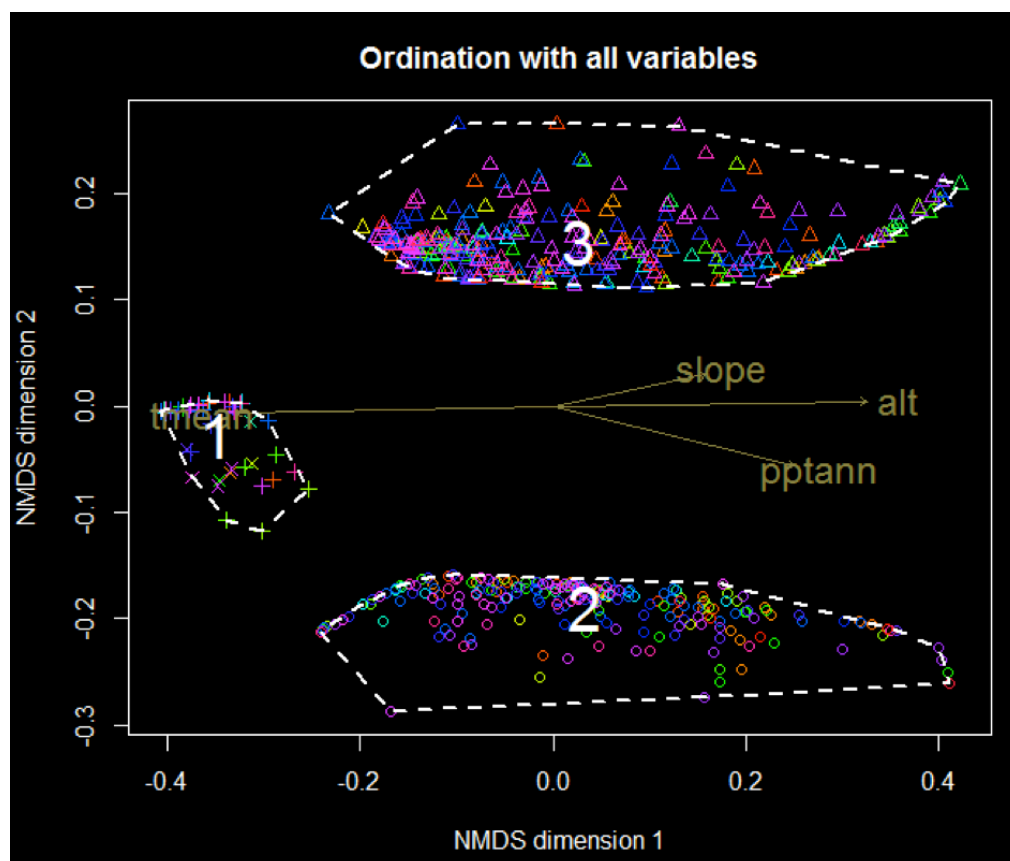


Figure 7: Les groupes d'EME obtenus en fonction de leur caractéristiques environnementales (pptann : Précipitations totales par an, tmean: températures moyennes, alt: altitude). Chaque point représente une unique espèce. Les symboles définissent la nature du substrat (o: volcano-sédimentaire, Δ: ultramafique, +: formations anthropiques et lits de rivières, x: calcaire). Les points sont colorés en fonction de leur famille taxonomique (cf article 2).

Le plus petit groupe (43 EME) est principalement localisé aux basses altitudes (< 100 m) sur substrat calcaire ou formations anthropiques et lits de rivières. Le groupe suivant est constitué d'espèces (225 EME) uniquement sur substrat volcano-sédimentaire. Ce groupe couvre l'ensemble de la gamme d'altitudes, températures, pluviométries et de pentes. Le dernier groupe, le plus important (284 EME) est constitué uniquement d'espèces sur substrat ultramafique qui se distribuent aussi sur une très large gamme de variables environnementales. Ce constat souligne de nouveau la richesse endémique de la végétation sur ce substrat, ce dernier ne couvrant que 1/3 de la surface de la Nouvelle-Calédonie (Jaffré, 1996).

1.3.3.2 Modélisation des distributions potentielles pour chaque groupe.

Quel que soit le groupe analysé par MaxEnt, la modélisation a montré une influence prédominante du substrat, tout comme il l'avait été pour la séparation écologique des groupes. En considérant l'ensemble du territoire néo-calédonien, de nombreuses zones ont présenté des caractéristiques favorables au micro-endémisme, exceptées aux Iles Loyauté qui présentent plutôt une flore commune inféodée aux nombreuses îles coralliennes du Pacifique (Fig. 8).

Le premier groupe localisé principalement sur des substrats calcaires ou formations anthropiques et lits de rivières se retrouve uniquement à basse altitude. Il est possible que ces zones aient hébergées plus d'EME dans le passé mais elles ont été fortement impactées par les activités humaines, ne renfermant plus que 2% des forêts sèches originelle de la Grande Terre (Bouchet et al., 1995). Ces formations de basses altitudes souffrent aussi de l'impact des incendies et des espèces végétales envahissantes.

Le deuxième groupe, localisé principalement sur substrat volcano-sédimentaire présente de plus grande probabilité d'occurrence plus la pluviométrie et l'altitude augmentent et plus les températures diminuent. Ceci met en exergue la richesse micro-endémique des formations altimontaines. Les plus fortes probabilités se retrouvent dans la région comprise entre le Mont Panié et le Mont Mandjelia. Le massif de l'Aoupinié et le complexe Dogny/MontRembai/Table Unio sont aussi des zones propices à l'établissement d'EME. A coté de cela, de nombreuses autres zones sont susceptibles d'héberger des EME mais elles restent encore peu prospectées à ce jour. C'est le cas du complexe de massifs Gaitada, Pwailatimbé, Ticahouiane, Promongoa, mais aussi de celui du Mont Arago, Le Sphinx et le Mé Kanin. A cela nous pouvons aussi ajouter le Mont Canala et le Mont Nakada.

Le dernier groupe, le plus important, est principalement inféodé au substrat ultramafique et ici encore ce sont les formations altimontaines qui présentent les plus fortes probabilités d'héberger des EME (fortes pluviométries, haute altitude et faibles températures). On peut toutefois noter les faibles probabilités dans une partie du grand massif ultramafique du Sud, ce qui peut être expliqué par l'important continuum de ce substrat dans cette région. Nombreuses sont les localités ayant déjà été préalablement établies comme étant des HMEV mais de nouvelles zones semblent être mises en évidence dans cette étude. C'est le cas du massif du Mé Maoya/Keiyouma qui est un lieu qui devrait renfermer de nombreuses et nouvelles EME. Ce massif encore peu impacté par l'exploitation minière mériterait de nouvelles prospections afin de savoir s'il mériterait d'être inclus dans le réseau des aires protégées. D'autres zones n'ayant pas été préalablement identifiées comme HMEV sont aussi à signaler tel que le Mont Boulinda, le Cap Bocage, le Mont Tchinguou et le Mont Oua Tilou. Elles présentent toutes de fortes probabilités d'héberger des EME. D'autres massifs comme le Bwa Bwi ou la Dent de St Vincent seraient aussi dans ce cas. Outre le fait que de nombreuses zones restent encore à prospecter, les résultats originaux de cette étude mettent en évidence qu'il reste encore à détecter de nouvelles zones de micro-endémisme au sein desquelles il pourrait être possible de découvrir de nouvelles espèces micro-endémiques.

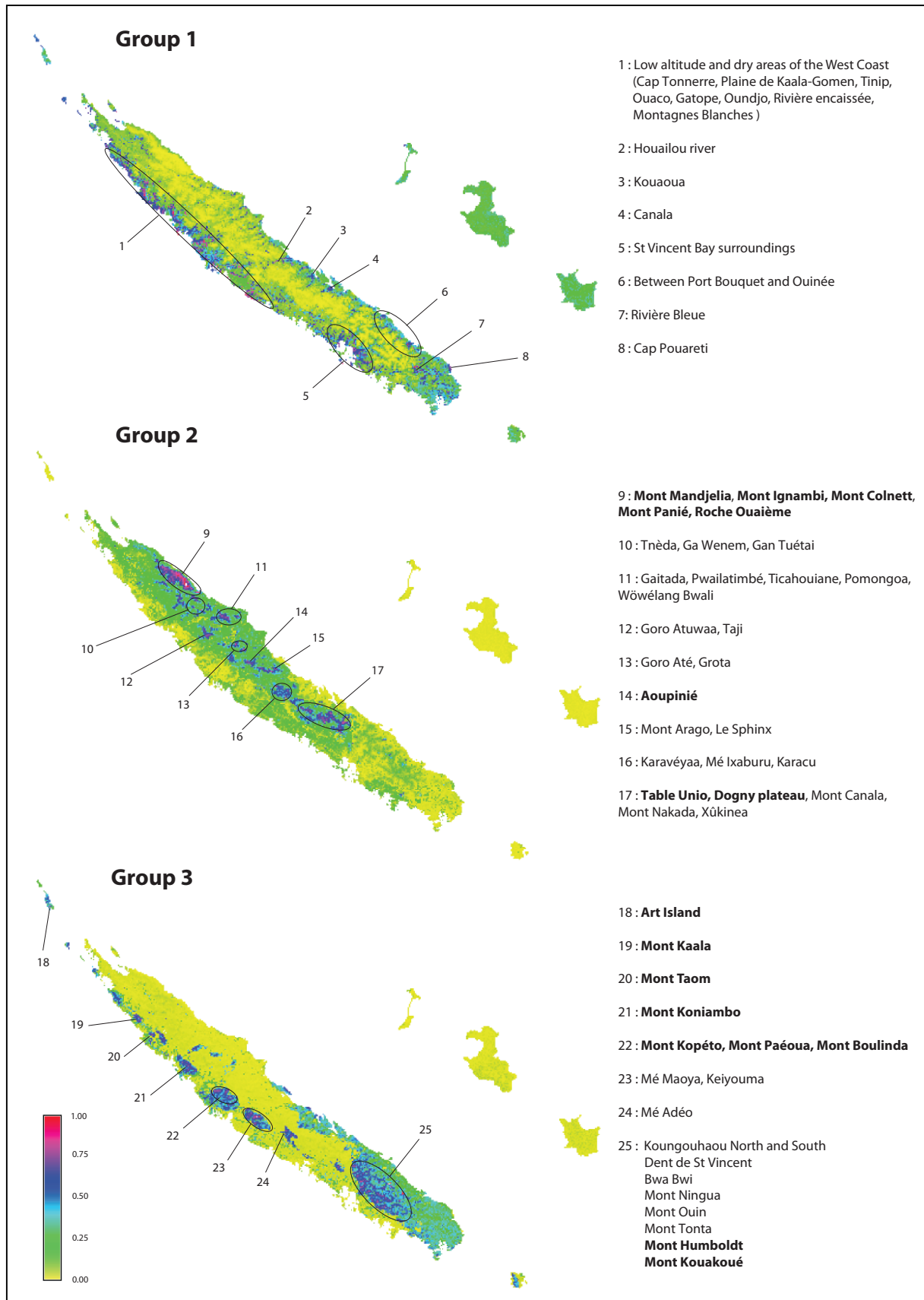


Figure 8: Prédiction de distributions des trois groupes d'EME. Pour chaque groupe, la carte des distributions (le code couleur correspond à la probabilité de distribution), le résultat de l'importance Jackknife des variables prédictives et le nom des localités présentant les plus fortes probabilités d'occurrence sont détaillées. (*: zone avant déjà été identifiée comme un HMEV. cf article 2)

1.4 Les limites de l'approche micro-endémique

1.4.1 Les espèces menacées ne sont pas toutes micro-endémiques

Le concept de micro-endémisme et son utilisation sur la flore néo-calédonienne ont permis de mettre en avant de nombreux éléments pouvant aider à l'identification de priorités de conservation. Toutefois, cette approche présente plusieurs limites. La plus évidente est la mise de côté des espèces présentant plus de trois localités, représentées par quelques individus ou par des populations très fortement impactées. C'est le cas de certaines Gymnospermes tel qu'*Araucaria rulei* (Fig. 9). Cette espèce, présente sur de nombreux massifs ultramaïques (Kranitz, 2005), était considérée comme indicatrice de minerai à forte teneur en nickel pour les mineurs (J.-M. Veillon, *com. pers.*) laissant ainsi présager de l'impact qu'elles ont pu subir. Fort heureusement, toutes les Gymnospermes de la Nouvelle-Calédonie ont fait récemment l'objet d'une révision dans le cadre de leur inscription au niveau de la liste UICN (Jaffré et al., 2010). De fait, ces dernières font maintenant partie des listes provinciales d'espèces protégées et par conséquent toute opération de dégradation doit préalablement faire l'objet d'une autorisation auprès des collectivités.



Figure 9: *Araucaria rulei*, espèce menacée présente sur de nombreux massifs miniers

1.4.2 L'utilisation de l'unité « espèce » dans la définition des priorités de conservation

1.4.2.1 La définition de l'espèce et des barrières reproductives

Un des problèmes inhérents à l'étude du micro-endémisme réside dans la définition même de l'espèce et de la nécessité d'identifier la meilleure entité biologique à conserver. Notre étude s'est basée sur l'unité taxonomique qu'est l'espèce morphologique qui prend en compte les variations morphologiques entre populations dans le but de définir les espèces. Darwin, dans son ouvrage « De l'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie » (1859) écrit que le « terme d'espèce est donné arbitrairement pour des raisons pratiques à un groupe d'individus se ressemblant ». Plus tard, Cronquist, le fondateur de la classification des plantes à fleur, donne sa définition morphologique de l'espèce : « les espèces sont les plus petits groupes

qui sont distincts de manière logique, répétée et reconnaissable par des moyens normaux » (Cronquist, 1968). Cette définition, à l'heure actuelle, est la plus communément utilisée par les taxonomistes pour décrire de nouvelles espèces de plantes. Toutefois, cette définition présente l'inconvénient d'être subjective, dépendante de la personne qui décrit une espèce. D'ailleurs il est reconnu, dans la communauté taxonomique, que certains auteurs sont appelés « splitter » car ils auront tendance à décrire plus d'espèces qu'il n'en existe; et à l'inverse, les auteurs « lumper » vont regrouper au sein d'une même espèce de nombreuses formes morphologiques différentes (Knight et al., 2005).

Il est certain que l'unité qui semblerait la plus pertinente dans ce genre d'étude serait celle liée au concept biologique de l'espèce (Mayr, 1942). Cette notion définit une espèce comme étant une population ou un groupe de populations dont les individus sont en mesure de se reproduire les uns avec les autres dans la nature et d'engendrer une descendance viable et féconde. Cette définition met en avant l'idée d'isolement reproductif entre espèces par la mise en place de barrières reproductives (Dobzhansky, 1970) de nature prézygotique (mécanismes empêchant l'accouplement ou la fécondation) et/ou postzygotique (impossibilité de la descendance à être viable et féconde), ce dernier type se retrouvant surtout chez les animaux. Les barrières reproductives peuvent aussi apparaître dans le cas d'écotypes d'une même espèce. Macnair et Garder (1998) ont ainsi défini que la différence entre espèces et écotypes serait l'absence de flux de gènes entre les populations ancestrales et les nouvelles populations. Il a été montré que ces dernières peuvent évoluer jusqu'à présenter des barrières reproductives, tel un décalage des périodes de floraison, ne permettant plus les flux de gènes entre les écotypes même s'ils sont proches géographiquement (Foster et al., 2007), entraînant une spéciation parapatrique. Cette situation de glissement de la période de floraison entre deux écotypes avait déjà été rapportée, notamment avec des espèces qui se sont adaptées à des stériles miniers contenant de forte concentration en métaux lourds et qui présentent de fort taux d'autofécondation (Antonovics, 1968; McNeilly & Antonovics, 1968). Par la mise en place de barrières reproductives, ces écotypes représentent des entités séparées des autres populations de l'espèce, et constituent de ce fait des éléments particuliers à conserver. Les nouvelles approches de biologie moléculaire telles que la phylogénie et la génétique des populations permettent de mieux répondre à cette définition mais il est difficile d'obtenir ces éléments sur l'ensemble de la flore au regard du temps et des budgets nécessaires à la réalisation de ces travaux. Il est possible que le développement et la mise en routine, à court ou à moyen terme, de nouvelles techniques telles que le « barcoding » ou le séquençage à haut débit permettront de mieux qualifier les espèces en fonction de la définition biologique, grâce à la comparaison de génome entier de populations et d'espèces. Cette option semble

de plus en plus se profiler, notamment avec la mise en place de nouvelles techniques telles que les données de séquençage ioniques (Zakaib, 2011), permettant d'entrevoir le séquençage de génomes entiers pour moins de 1000\$ US.

1.4.2.2 Le cas particulier des espèces hybrides et cryptiques

Un autre aspect important à prendre en compte dans la conservation de la biodiversité est la présence d'espèces hybrides au sein de la flore néo-calédonienne. L'hybridation est un phénomène évolutif qui participe fortement à la mise en place de nouvelles espèces (Allendorf et al., 2001). En Nouvelle-Calédonie, ce phénomène a été mis en évidence chez les Cunoniaceae, au sein du genre *Codia* (Pillon et al., 2009a). Ce phénomène met surtout en évidence l'absence d'isolement reproductif entre certaines espèces. Certaines espèces micro-endémiques sont issues de phénomènes d'hybridations. C'est le cas par exemple de *Codia belepensis*, *C. microphylla* et *C. triverticillata* qui sont des espèces hybrides de *C. jaffrei*, *C. nitida*, *C. incrassata* et *C. ferruginea* (Pillon et al., 2009a). L'auteur de ce travail a mis l'accent sur la possibilité d'émettre des priorités de conservation sur ces résultats, soulignant la nécessité de conserver les espèces parentales des espèces hybrides mais aussi les zones de contact dans lesquelles elles se retrouvent (Pillon et al., 2009a). Malheureusement, il semble difficile d'appliquer cette notion à l'ensemble de la flore néo-calédonienne. En effet peu d'études phylogéniques, avec le niveau de précision nécessaire pour identifier ces espèces hybrides, ont été menées sur la flore calédonienne mais de telles avancées permettraient d'enrichir les données déjà existantes.

Une autre limite de l'approche micro-endémique est la présence d'espèces cryptiques : espèces génétiquement différentes mais morphologiquement similaires. Ce type de situation a été retrouvée notamment chez les *Spiraeanthemum* (Cunoniaceae) de Nouvelle-Calédonie parmi lesquelles des espèces ont subi des évolutions parallèles, présentant des caractéristiques morphologiques similaires mais de fortes différences au niveau génétique (Pillon et al., 2009b). L'auteur de ce travail se demande même si la diversité floristique en Nouvelle-Calédonie ne serait pas de ce fait sous-estimée, notamment avec des espèces présentant de larges spectres écologiques. Parmi ces espèces cryptiques, il est certain que de nombreuses espèces pourraient être considérées comme micro-endémiques, nécessitant des mesures particulières à leur rencontre. Cette situation a été retrouvée chez une population d'*Araucaria montana* du Mont Panié, similaire au point de vue morphologique, mais génétiquement bien distincte des autres populations (Gaudeul et al., 2011). Malheureusement aucune mesure précise n'a été prise à ce jour et un rapprochement

entre le monde scientifique et les gestionnaires est plus que recommandé dans ce genre de situation.

1.4.3 Conserver la diversité spécifique ou phylogénétique ?

Cette approche du micro-endémisme permet d'identifier des priorités de conservation sur l'ensemble du territoire et sur l'ensemble de la flore vasculaire. La même valeur est donnée à chaque espèce micro-endémique, l'objectif étant de conserver un maximum d'espèces. Toutefois, la diversité phylogénétique, concept de plus en plus développé ces dernières décennies, ne devrait-il pas être pris en compte ? Face à des menaces croissantes sur la biodiversité, les scientifiques qui se doivent de prioriser les efforts de conservation (Margules & Sarkar, 2007), intègrent notamment des informations liées à la phylogénie des espèces (Faith, 1992; Vane-Wright et al., 1991), ce qui tendrait à donner des valeurs différentes aux espèces en fonction de leur caractéristiques phylogénétiques.

La prise en considération de ce concept serait d'autant plus important en Nouvelle-Calédonie, du fait de la présence de nombreux organismes remarquables au niveau phylogénétique, tels qu'*Amborella trichopoda* (Amborellaceae), espèce divergente de la base de l'arbre phylogénétique des plantes à fleurs, *Parasitaxus usta* (Podocarpaceae), seule Gymnosperme parasite au monde ou *Daenikera corallina* (Santalaceae), seuls représentants de ces genres endémiques au territoire.



Figure 10: Jim Leebens-Mack, un phylogénéticien de l'Université de Georgie, USA, à côté de *Parasitaxus usta*.

De nombreux chercheurs internationaux travaillent sur ces espèces particulières (Fig. 10) et viennent participer à l'acquisition de connaissances sur la flore et à la formation des chercheurs et étudiants locaux. De ce fait, il est tout à fait envisageable de se demander s'il n'est pas préférable de conserver la diversité phylogénétique que la richesse spécifique (Faith, 1992), bien que des auteurs aient mis en évidence que ces deux paramètres sont étroitement corrélés (Rodrigues & Gaston, 2002). Cette « conservation phylogénétique » permettrait, de ce fait, de maintenir un maximum d'organismes représentatifs de l'ensemble des phénomènes évolutifs ayant eu lieu dans le passé (Pillon, 2008).

Il a été montré qu'un assemblage phylo-génétiquement diversifié permet de conserver la productivité du milieu (Cadotte et al., 2008; Gravel et al., 2011) et permet une meilleure stabilité des écosystèmes (Cadotte et al., 2009). En prenant pour exemple les espèces inscrites sur la liste rouge de l'UICN, il a été montré qu'elles ne représentent qu'une faible diversité phylogénétique de la flore sachant que dans certains cas les espèces ayant un statut UICN sont issues d'une diversification récente (Davies et al., 2011).

1. 5 Conclusion

Le concept de micro-endémisme apparaît donc particulièrement intéressant dans la définition d'espèces et d'espaces à conserver pour limiter l'érosion de la biodiversité floristique en Nouvelle-Calédonie. Cette approche a surtout eu l'avantage d'avoir pu être entreprise sur l'ensemble de la flore vasculaire en s'appuyant sur la multitude de données que contiennent les herbiers et ainsi de proposer directement des priorités de conservation.

Si des préconisations devaient être établies, il conviendrait :

- d'un point de vue scientifique de lancer des travaux afin d'estimer si les EME à 1 ou 2 localités n'ayant aucun statut UICN à l'heure actuelle mériteraient d'être inscrites en priorité sur la Liste Rouge ;
- que les collectivités en charge de l'environnement, à savoir les provinces, prennent les mesures nécessaires pour protéger règlementairement ces espèces ;
- en terme d'espaces, que la Nouvelle-Calédonie se dote d'un réseau d'aires protégées à la hauteur de son extraordinaire biodiversité. La définition de ces zones doit passer par la prise en compte des données déjà acquises, mais aussi par l'identification de zones susceptibles d'héberger une biodiversité importante n'ayant pas encore été reconnues au préalable par manque de prospections. De ce point de vue, ce travail fournit un certain nombre de résultats qui sont à exploiter pour créer au plus vite ces aires de protection ;
- de poursuivre les prospections dans des zones peu ou pas explorées ;
- d'accentuer les travaux de recherche au niveau génétique, que ce soit en génétique des populations ou en phylogénie. En effet, ces outils permettent d'obtenir une meilleure appréhension de la biodiversité et de caractériser sa structuration, ce qui ne peut être mis en évidence par de simples observations visuelles. Dans ce domaine les résultats présentés dans le chapitre suivant de ce manuscrit y contribuent.

De manière plus globale, des consensus sont indispensables pour permettre à la fois le développement économique du pays assujetti à la production de nickel, 1^{ère} industrie du territoire (95% des exportations), mais aussi la conservation de la biodiversité néo-

calédonienne. Pour cela, il sera nécessaire de prendre en compte les interactions écologiques présentes sur les sites pour ne pas rompre les équilibres indispensables au maintien des milieux naturels. Il apparaît essentiel de se baser sur le travail de la communauté scientifique, sur les différents outils de gestion de l'environnement, mais aussi sur les progrès technologiques récents telle que la biologie moléculaire. Dans d'autres parties du monde, ce défi est relevé et les objectifs de conservation sont atteints. Une des principales clés de cette réussite consiste à mettre assez de moyens pour mieux connaître, gérer et conserver la biodiversité.

Ce travail devra aussi prendre en compte les changements climatiques dans les décennies à venir. En effet, il est impératif de commencer à réfléchir aux différentes conséquences que pourront avoir ces changements sur les milieux naturels en Nouvelle-Calédonie et d'identifier les moyens nécessaires pour les tamponner.

Chapitre 2: L'approche transversale et comparative: vers une meilleure compréhension des déterminants distributionnels et des interactions écologiques. Application à deux espèces de maquis minier, *Scaevola montana* et *S. coccinea*

He (Arnold Schultz) taught me that if you're to understand the environment, you have to look at water and plants and sunshine and all kinds of things, and also at political systems and human values, human communities, all kinds of things come into it. And you've constantly to keep an open mind about further things that could come into it.

Interview de Norman Myers, « Conversations with History », Institute of International Studies, UC Berkeley.

2.1 Introduction

Au sein de la flore, les espèces similaires au niveau phylogénétique ne vont pas avoir les mêmes patrons de distribution et d'abondance. En effet, certaines espèces vont avoir une large distribution, réparties sur l'ensemble du territoire, sur une multitude de substrats et à l'inverse d'autres vont avoir une distribution restreinte. Afin de mieux appréhender ces différences de distribution, Stebbins (1980) conseille d'utiliser une approche synthétique et intégrative permettant d'avoir une compréhension rationnelle de la rareté d'un organisme. De nombreux travaux ont été menés pour mieux comprendre les phénomènes de rareté et l'approche la plus souvent utilisée est la comparaison entre deux organismes proches au niveau phylogénétique mais qui présentent des distributions bien distinctes. Ces comparaisons vont porter sur l'étude de différents facteurs physiologiques, biologiques et écologiques pouvant affecter la distribution et l'abondance d'une espèce (Baskauf & Eickmeier, 1994; Bevill & Louda, 1999; Lavergne et al., 2004; Lavergne et al., 2005; Witkowski & Lamont, 1997). Ces paramètres seront d'autant plus significatifs si nous pouvons lier leurs influences à la diversité et à la structuration génétique des populations de ces espèces (Gitzendanner & Soltis, 2000; Karron, 1987; Kettle et al., 2007; Young & Brown, 1996).

Toutefois, il y a un certain scepticisme relatif à un mécanisme commun de la rareté, appelé « syndrome de rareté » (Fiedler, 1986; Gitzendanner & Soltis, 2000). En effet, chaque espèce doit être considérée comme une entité particulière, notamment de par l'existence de caractéristiques propres à l'espèce, de type abiotiques (climat, substrat) ou

biotiques (compétition ou prédation, physiologie, biologie de la reproduction) et de son histoire phylogénétique et de ses dynamiques populationnelles. Cette approche a l'avantage de mettre en évidence des interactions écologiques au sein de l'habitat concerné, permettant de mettre en place des outils de gestion des espèces que l'on peut transposer vers d'autres organismes du même milieu. En effet, les approches comparatives type espèce rare versus espèce commune permettent d'identifier plus efficacement des généralités écologiques que des études comparatives de communauté ou d'assemblage (Bock, 1987). Un paramètre influençant grandement la distribution et l'abondance d'une espèce végétale est la biologie de la reproduction, expliquant en grande partie les flux de gènes entre les individus et les populations. Pour mettre en évidence des situations particulières, le choix du modèle dans une approche comparative est crucial.

Ainsi, dans le cadre de l'approche comparative espèce rare versus espèce commune, menée au cours de ce travail de thèse, plusieurs aspects biologiques et écologiques ont été abordés. Dans un premier temps, afin de vérifier la distance phylogénétique entre les deux espèces choisies comme modèle, il a été nécessaire d'étudier la phylogénie du genre auquel elles appartiennent. Par la suite, afin de mettre en évidence les relations écologiques inhérentes à ces espèces, les différentes caractéristiques environnementales, en termes de climat et de substrat ont été étudiées pour qualifier leurs niches écologiques. En parallèle, des études sur leur biologie de la reproduction, tels que la phénologie, le système de reproduction (autogamie/allogamie), la pollinisation (à travers l'étude des visiteurs des pièces florales), la dispersion et les caractéristiques germinatives des deux espèces ont pu être menées. Enfin, la diversité et la structuration génétique de leurs populations ont été analysés, grâce à des marqueurs microsatellites nucléaires, en lien avec les paramètres cités précédemment, afin de mettre en évidence les flux de gènes entre les individus et les populations de ces deux espèces modèles.

2.2 Choix du modèle

Dans une approche comparative, comme l'ont entrepris les nombreux auteurs cités précédemment, il est nécessaire d'étudier deux espèces bien distinctes, présentant une phylogénie relativement robuste en mettant de côté des situations ambiguës tels que des écotypes ou des espèces cryptiques (cf. chapitre 1). Pour ces raisons, une approche phylogénétique du genre modèle semble être justifiée. Aussi, pour permettre de transposer les conclusions de l'influence des traits de vies sur la distribution des espèces modèles, il était nécessaire de choisir des organismes présentant des biologies de la reproduction distinctes.

Le genre *Scaevola* en Nouvelle-Calédonie apparaissait comme un bon candidat dans cette approche, via la comparaison entre *Scaevola coccinea* (Fig. 11 A), une espèce micro-endémique de la vallée de la Tontouta, et *S. montana* (Fig. 11 B), une espèce indigène commune distribuée sur toute la Grande Terre. En effet, outre le fait qu'elles ont un même ancêtre commun (Howarth et al., 2003) et qu'elles se retrouvent en sympatrie dans la vallée de la Tontouta, elles ont la particularité de présenter des caractéristiques florales bien distinctes. *Scaevola montana* est caractérisée par des fleurs blanches de petite taille, alors que *S. coccinea* a des fleurs jaunes de plus grande taille, indiquant une possible pollinisation par les oiseaux (Patterson, 1995).

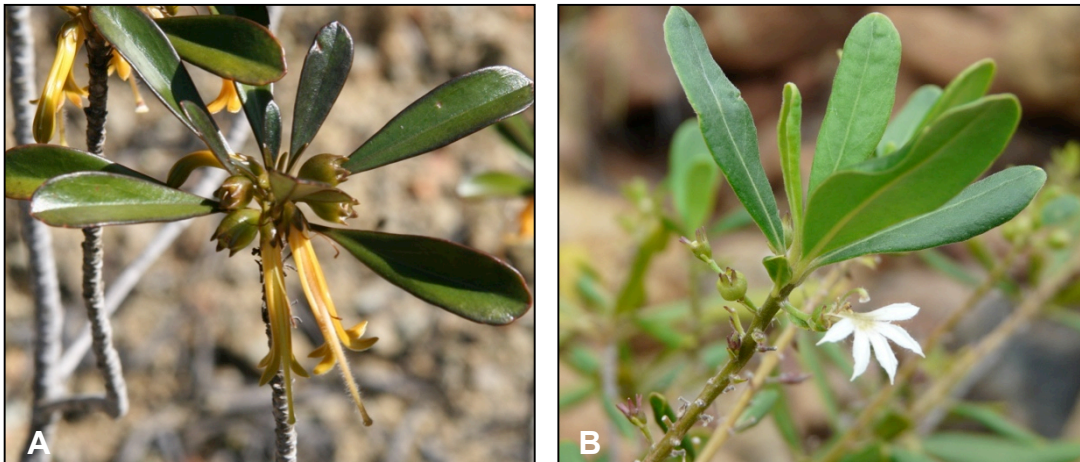


Figure 11 : *Scaevola coccinea* (A) et *Scaevola montana* (B) en fleur et en fruit vert.

2.2.1 Le genre *Scaevola*

La famille des Goodeniaceae auquel appartient le genre *Scaevola* comprend entre 11 et 14 genres et de 300 à 400 espèces (selon les sources bibliographiques), se trouvant principalement en Australie et en Papouasie-Nouvelle-Guinée (Carolin 1992; Müller 1990). Cette famille a la particularité d'avoir des fleurs protandres, les organes mâles étant matures et fonctionnels avant les organes femelles, favorisant l'allogamie ou la fécondation croisée. La symétrie des fleurs est zygomorphe, présentant un tube incisé adaxialement. Au sein de cette famille, nous retrouvons le genre *Scaevola* qui compte à lui seul plus de 130 espèces, dont une quarantaine se trouve en dehors de l'Australie, principale zone de spéciation du genre (Howarth et al., 2003). L'étymologie du genre *Scaevola* vient du latin *scaevus*, qui veut dire main gauche (Ghisalberti, 2004) et dont l'origine est sûrement attribuée à Caius Mucius Scaevola, héros de la Rome antique qui se brûla la main droite pour montrer sa bravoure (Wikipedia, 2011). On peut facilement faire le lien entre la forme d'une main et celle des

fleurs de ce genre. C'est le seul genre de la famille des Goodeniaceae présent en Nouvelle-Calédonie, où neuf espèces sont signalées (Müller 1990), dont six endémiques et trois indigènes (Morat et al., in press). A ce chiffre, on peut ajouter l'espèce nouvellement décrite, *S. barrierei* (Wulff & Muzingher, 2012, cf article 1). En Nouvelle-Calédonie ce genre est représenté par trois lignées (Howarth et al., 2003) à savoir *S. beckii* Zahlbr. (sect. *Xerocarpa* subsect. *Biloculatae* ser. *Globuliferae*), *S. sericea* Vahl (*syn. S. taccada* (Gaertn.) Roxb., sect. *Scaevola*) une espèce très largement distribuée dans la ceinture intertropicale, et un dernier groupe constitué par d'autres espèces présentes sur le territoire (*S. balansae* Guillaumin, *S. coccinea* Däniker, *S. cylindrica* Schltr. & K. Krause et *S. montana* Labill.).



Figure 12 : *Scaevola racemigera*, en fleur.

Trois espèces, *S. erosa*, *S. macropyrena* et *S. racemigera* (Fig. 12), n'avait pas été placées dans la phylogénie d'Howarth et al. (2003) auxquelles il faut ajouter la nouvelle espèce, *S. barrierei* (Wulff & Muzingher, 2012, cf article 1). Toutes ces espèces sont caractérisées par des fleurs de petite taille (tube de 5 à 11 mm de longueur) de couleur blanc à bleu clair, à l'exception de *S. coccinea* Däniker, espèce micro-endémique de la vallée de la Tontouta, caractérisée par des fleurs jaunes de grande taille pour le genre (tube de 17-20 mm) et *S. barrierei*, espèce micro-endémique du Kopéto, présentant aussi des fleurs jaunes de taille importante (tube de 18-22 mm).

2.2.2 La phylogénie du genre *Scaevola* en Nouvelle-Calédonie

Les quatre espèces citées précédemment ainsi que les populations de *S. montana* et de *S. coccinea* échantillonnées pour l'étude de la génétique des populations ont été intégrées dans la phylogénie du genre en Nouvelle-Calédonie. L'enracinement de l'arbre a été réalisé grâce aux séquences d'espèces extérieures au territoire (récupérées sur Genbank (National Center for Biotechnology Information, 2011)). D'un point de vue pratique, nous avons étudié les variations du locus nucléaire ITS pour chaque espèce, tel que décrit par Howarth (2003). A partir des résultats obtenus, deux arbres phylogénétiques ont été construits. Pour le premier une approche de type « Neighbor-joining » a été réalisée avec le logiciel Mega 5 (Tamura et al., 2011), les valeurs des « bootstraps » ont été obtenues avec 500 répétitions. L'autre a nécessité l'utilisation d'une approche bayésienne en utilisant le logiciel Mr Bayes version 3.1 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003), réalisée sur la plateforme

informatique Bioportal de l'Université d'Oslo (Kumar et al., 2009). Selon jModeltest version 3.6 (Posada, 2008) le modèle de substitution le plus adéquat était le TPM3+G, basé sur le critère informatif d'Akaike (Akaike Information Criterion (AIC)). L'échantillonnage de la Chaîne de Markov et Monte-Carlo (MCMC) à partir d'arbres aléatoires a été lancé sur 4 millions de générations et un échantillonnage tous les 100 arbres a été réalisé, et une seule chaîne froide a été utilisée pour obtenir 40 001 arbres pour chaque run.

Lors de notre reconstruction de la phylogénie du genre en Nouvelle-Calédonie et malgré une robustesse toute relative de certains nœuds, deux éléments importants de notre étude ont pu être appréhendés (Fig. 13). Tout d'abord *Scaevola barrierei*, la nouvelle espèce, récemment décrite semble bien constituer une entité distincte des autres *Scaevola* à fleurs jaunes (*S. coccinea* et *S. glabra*). Ensuite, les différentes populations de *S. montana* et de *S. coccinea* échantillonnées se sont bien regroupées au niveau spécifique, tout en montrant une distinction marquée entre les deux espèces, indiquant de fait que nous étions bien en présence d'espèces phylogénétiquement différentes, justifiant leur utilisation en tant que modèle au niveau génétique. Pour les autres espèces du genre, il semble difficile de statuer, les différences étant trop faibles pour obtenir une phylogénie assez robuste uniquement avec ce locus. Il est aussi difficile d'identifier les différentes phases de colonisation de ce genre en Nouvelle-Calédonie à la vue de ces deux arbres phylogénétiques. Des études plus poussées prenant en compte plusieurs loci s'avèreraient nécessaires pour mieux appréhender la phylogénie de ce genre.

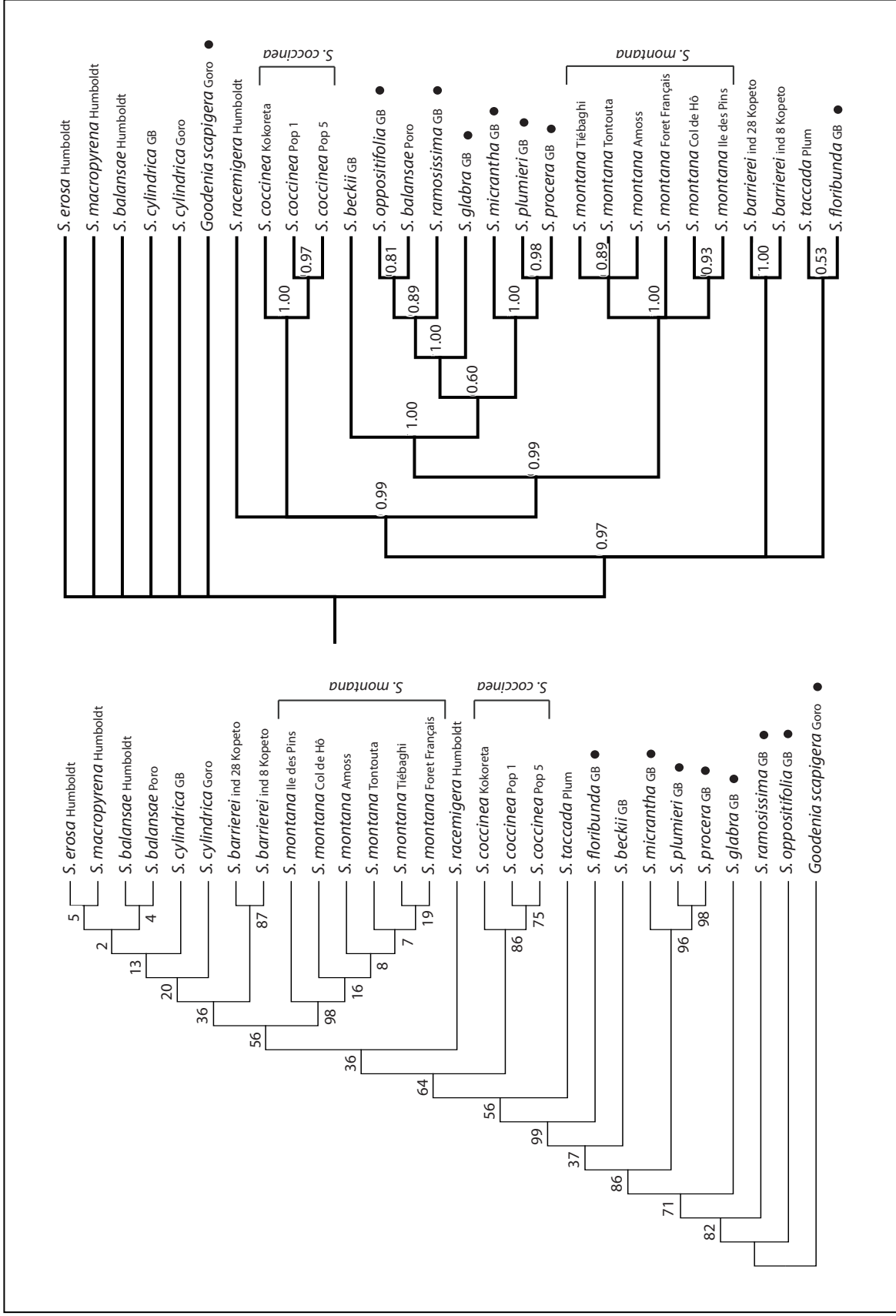


Figure 13: Phylogénie du genre *Scaevola* en Nouvelle-Calédonie (des espèces non néo-calédoniennes ainsi que le genre *Goodenia* ont été rajoutés pour enraciner l'arbre). En (A), arbre consensus des bootstraps selon la méthode du Neighbor-joining, et (B) arbre phylogénétique en approche Bayésienne.

2.3 Les caractéristiques environnementales

2.3.1 Les caractéristiques pédologiques

La Nouvelle-Calédonie a la particularité d'être couverte sur un tiers de sa superficie par des roches ultramafiques. Ces roches proviennent d'un feuillet du manteau terrestre ayant recouvert le socle gondwanien, pendant une phase de submersion il y a environ 37 millions d'années (Pelletier, 2006). Pour certains auteurs, les caractéristiques pédologiques de ces roches (richesse en métaux lourds, pauvreté en éléments minéraux indispensables aux plantes) ainsi que leur répartition discontinue sur l'ensemble du territoire (Jaffré et al., 1987) aurait eu une influence sur les mécanismes de spéciation (Pillon et al., 2010). Ceci aurait eu pour effet de favoriser la diversification de la flore (Jaffré, 1996), dont le d'endémicité végétale est de l'ordre de 82% sur ces substrats ultramafiques (L'Huillier et al., 2010).

S. montana et *S. coccinea* ont tendance à se développer sur des sols issus de ces roches ultramafiques. Toutefois, il semblerait que l'espèce commune soit capable de se développer sur des sols relativement divers (Müller, 1990). Afin d'appréhender la tolérance de ces deux espèces à l'égard du substrat, nous avons réalisé des échantillonnages de sols au sein de plusieurs populations ayant des caractéristiques pédologiques différentes à première vue. Cet échantillonnage a été similaire à celui pour l'étude de la génétique des populations (cf. Fig 24, § 2.6.2) : Le Col d'Amoss (commune de Ouégoa), le Dôme de Tiébaghi (commune de Koumac), Ouaco (commune de Kaala-Gomen), le Koniambo (commune de Voh), la presqu'île de Pindai (commune Pouembout), Kouaoua (commune de Kouaoua), le col de Ho (commune de Houailou), le col de Plum (commune du Mont Dore) et la vallée de la Tontouta (commune de Païa). Ce dernier site a aussi été pris pour référence pour *S. coccinea*, les deux espèces se développant en sympatrie. Tous les échantillons de sols ont été analysés par le Laboratoire des Moyens Analytiques de l'IRD de Nouméa (certifié ISO 9001). Ces analyses ont portés sur : le pH (H₂O et KCl), l'azote Kjeldahl (mg/g), le carbone organique (%), le phosphore assimilable (mg/g), le manganèse et le nickel extractibles au DTPA (mg/g), la capacité d'échange cationique (CEC), les bases échangeables (Ca, Mg, K, et Na en meq%), ainsi que les éléments totaux (Ca en g/kg, Mg, Na, K, Ti en mg/kg, Fe en g/kg, Co, Cr, Mn, Ni en mg/kg, Al en g/kg, Cu en mg/kg, P en mg/kg, Si en g/kg et Zn en mg/kg) (Les valeurs de ces analyses se trouvent en annexe 3).

Pour analyser ces données nous avons tout d'abord utilisé une Analyse en Composante Principale (ACP) en utilisant le logiciel « R » (R Development Core Team, 2011). Cette dernière va permettre de regrouper les échantillons de sols en fonction des

caractéristiques détaillées précédemment et d'identifier quelles variables discriminent ces groupes. Les résultats sont regroupés dans la figure 14 et permettent d'identifier plusieurs tendances. Afin de conforter ces dernières, nous avons cherché à identifier des différences significatives entre les sites pour chaque élément considéré. Pour cela nous avons réalisé une analyse de variance (ANOVA) suivi d'un traitement *post-hoc* de Tukey (HSD) ($p < 0,05$) en utilisant le logiciel « R ». Lorsque les données le nécessitaient, nous avons appliqué des transformations de type racine carrée ou logarithmique.

Nous pouvons ainsi identifier un groupe bien particulier que sont les échantillons du Col d'Amoss. Ces échantillons sont caractérisés par des teneurs significativement différentes des autres sites en éléments totaux comme le potassium ($p < 0,001$), sodium ($p < 0,01$), titane ($p < 0,001$) et la silice ($p < 0,001$), dont les teneurs sont supérieures, ainsi que par un pH très acide. Ces sols sont classés dans les sols acides développés sur gneiss, micaschiste et glaucophanite (Podwojewski & Beaudou, 1987). Les échantillons de Pindai semblent aussi se démarquer des autres échantillons notamment par leur teneur supérieure en calcium, statistiquement différente de tous les autres sites ($p < 0,001$), et correspondent à des sols développés sur calcaire (Podwojewski & Beaudou, 1987). Tous les autres échantillons peuvent être caractérisés soit comme des sols bruns hypermagnésiens plus on va vers le haut du graphique (notamment par des teneurs importantes en magnésium et relativement plus élevées en calcium, une CEC élevée et un pH neutre à basique ; tels les sols de Plum, Tontouta), soit comme des sols ferrallitiques ferritiques plus on descend vers le bas du graphique (notamment par des teneurs importantes en fer, nickel, cobalt, manganèse ; tels que les sols de Tiébaghi, du col de Ho, ou dans une moindre mesure de Ouaco). Les autres sols (Kouaoua, Koniambo, Kokoreta) semblent correspondre à des situations intermédiaires entre des sols bruns hypermagnésiens et des sols ferrallitiques ferritiques, les premiers pouvant être plus ou moins recouverts par des matériaux colluvionnés issus des seconds. Nous observons donc une large gamme de sols pour l'espèce commune, *S. montana*, qui peut se développer autant sur des sols acides comme au col d'Amoss, que sur sols de type latéritique ou bruns hypermagnésiens, mais aussi des sols avec des teneurs élevées en calcium sur roche calcaire comme nous le montre la population de Pindai. Vis à vis de l'espèce micro-endémique, ses exigences semblent plus restreintes, cette espèce se retrouvant uniquement sur sols bruns hypermagnésiens.

Pour conforter ces observations, nous avons représenté graphiquement les relations entre les sites de prélèvement et les analyses de sols par un positionnement multidimensionnel non-métrique (« NMDS » : « non-metric multidimensional scaling »), une technique d'ordination, en utilisant le logiciel « R » (R Development Core Team, 2011) (Fig. 15).

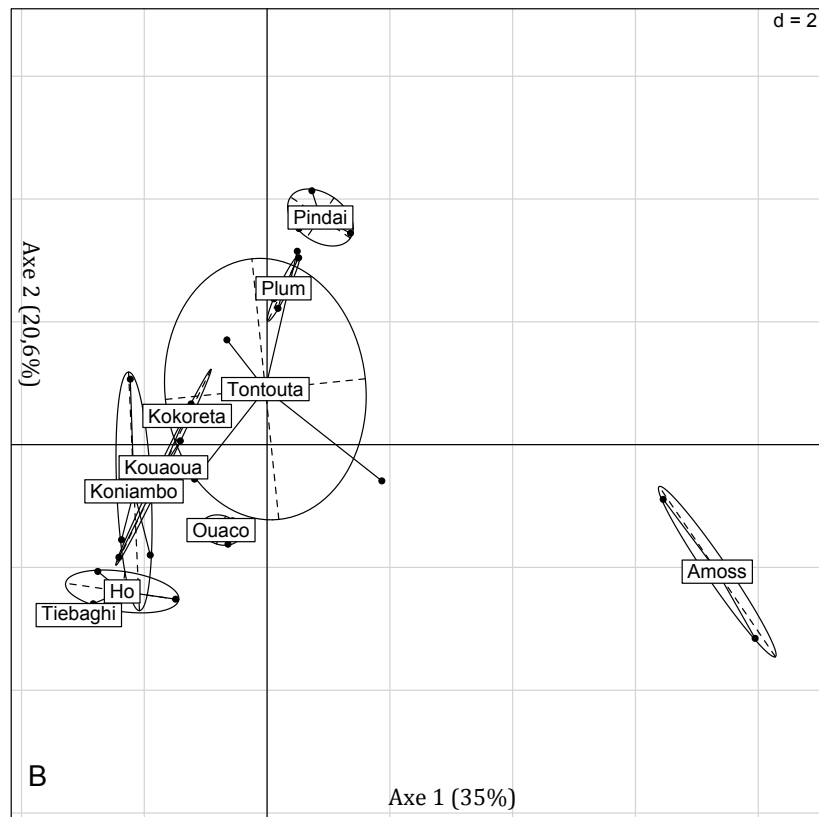
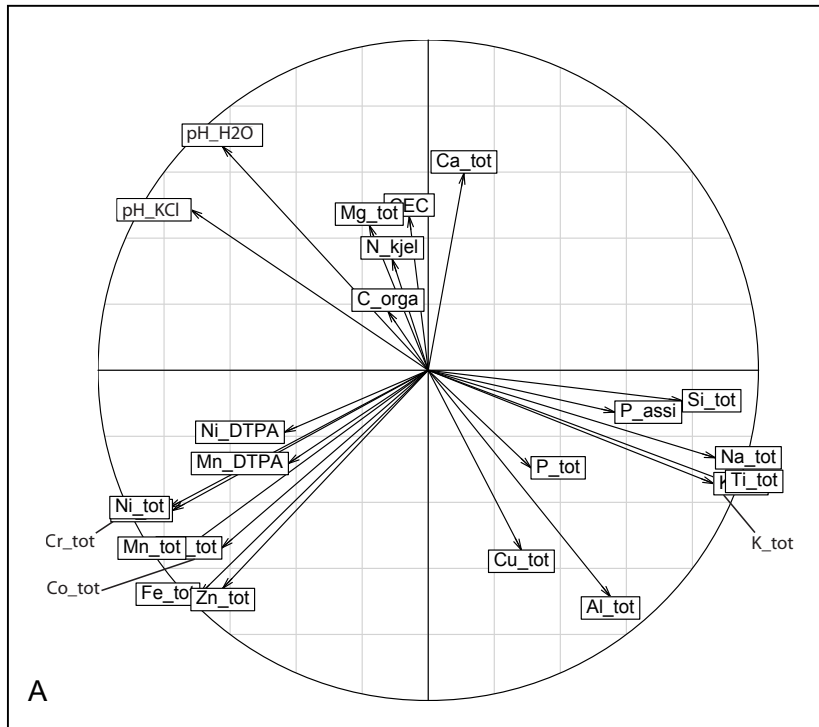


Figure 14: Résultats d'une Analyse en Composante Principale (ACP) des échantillons de sols de *S. montana* et *S. coccinea*. (A) : Cercle des corrélations. (B) : Résultat de l'ACP.

Ici encore nous retrouvons les mêmes conclusions à savoir que nous pouvons identifier quatre types de sols différents : les sols acides du col d'Amoss ; les sols sur calcaire de Pindai ; les sols ferrallitiques ferritiques de Ouaco, du col de Ho et de Tiébaghi où ne se retrouve que l'espèce *S. montana* ; et les sols bruns hypermagnésiens où se développent les deux espèces. Les sols ferrallitiques et bruns hypermagnésiens se démarquent mieux par cette analyse qu'avec l'ACP. Dans les deux cas, la tolérance de *S. montana* à se développer sur différents types de sols est mise en évidence, à la différence de *S. coccinea* inféodée aux sols bruns hypermagnésiens.

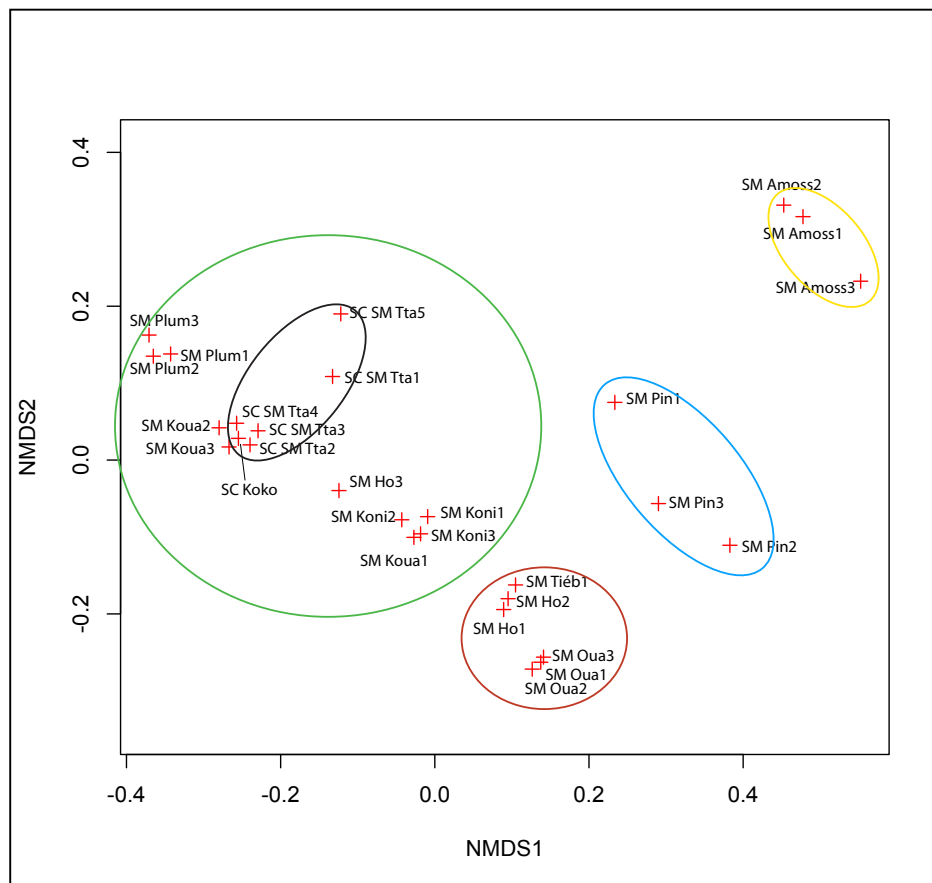


Figure 15: NMDS des échantillons de sols de *S. montana* (SM) et de *S. coccinea* (SC). Amoss : Col d'Amoss ; Pin : Pindai ; Tiéb : Tiébaghi ; Oua : Ouaco ; Ho : Col de Ho ; Koni : Koniambo ; Koua : Kouaoua ; Tta : Tontouta ; Koko : Kokoreta ; Plum : Col de Plum. L'ellipse noir illustre *S. coccinea*, en jaune la population de *S. montana* du col d'Amoss, en bleu la population de Pindai, en rouge les populations sur sols ferrallitiques ferritiques, et en vert les populations sur sols bruns hypermagnésiens.

2.3.2 Les compositions foliaires

Pour définir si un ou des éléments chimiques pouvaient participer à expliquer la distribution de ces deux espèces, nous avons réalisé des analyses foliaires des deux espèces à partir d'échantillons d'individus de Tontouta en situation de sympatrie. (Tableau 1). Tous les échantillons ont été analysés par le Laboratoire des Moyens Analytiques de

l'IRD de Nouméa (certifié ISO 9001). Les éléments suivants ont été retenus : l'azote total (Kjeldahl) (N%), le calcium (en g/kg), le magnésium (en g/kg), le potassium (en g/kg), le phosphore (en mg/kg), le chlore (en ppm), le manganèse (en mg/kg), le nickel (en mg/kg), le cuivre (en mg/kg), le zinc (en mg/kg), le bore (en mg/kg) et le soufre (en mg/kg). Ces données ont été traitées par une Analyse en Composante Principale (ACP) (Fig. 16). Pour mettre en évidence des différences significatives entre les teneurs foliaires de ces deux espèces, nous avons réalisé une analyse de variance (ANOVA) en utilisant le logiciel « R ». Lorsque les données le nécessitaient, nous avons appliqué des transformations de type racine carrée ou logarithmique.

L'ACP a clairement mis en évidence des différences importantes entre les concentrations foliaires de ces deux espèces. Si l'on compare deux à deux les concentrations de chaque élément, on observe que l'espèce commune a tendance à être significativement plus concentrée en éléments tels que l'azote, le calcium, le magnésium, le phosphore, le chlore, le cuivre, le zinc et le soufre alors que *S. coccinea* va avoir tendance à contenir davantage de bore. On peut supposer que cet élément serait limitant pour *S. coccinea* sur roches ultramafiques, celles-ci ne contenant que de faibles teneurs comparé à d'autres roches (Brooks, 1987). Malheureusement aucune donnée n'est disponible sur les teneurs en bore des sols bruns hypermagnésiens et celles des sols ferrallitiques ferritiques.

Ces deux espèces co-existant sur des sols bruns hypermagnésiens de la Tontouta, une hypothèse liée à des caractéristiques particulières de ce type de sol pourrait être formulée, tel qu'une préférence de *Scaevola coccinea* pour des sols riches en magnésium. Les teneurs foliaires de cette espèce en Mg n'étant pas particulièrement élevées (elles sont même plus faibles que chez *S. montana*), cette hypothèse ne semble pas pouvoir être retenue. Une affinité positive de *S. coccinea* pour d'autres paramètres pédologiques caractéristiques des sols bruns hypermagnésiens n'est pas à exclure (pH basique, teneur en silice élevée, rapports particuliers entre éléments nutritifs, CEC plus forte...), toutefois les analyses réalisées ici au niveau foliaire et pédologique ne permettent malheureusement pas de pouvoir ébaucher une réponse, seules des tests de culture de cette espèce en diverses situations contrôlées permettraient d'y répondre. Une autre hypothèse serait que *S. coccinea* n'aurait pas les capacités à s'installer et se développer sur d'autres sols, c'est à dire sur les sols environnants composés principalement de sols ferrallitiques ferritiques, les raisons pouvant tenir à des excès de certains paramètres (acidité, teneur en fer...). Bien que cela mérite d'être vérifié plus précisément sur le site de Tontouta, un excès en nickel total et en nickel assimilable (extractible au DTPA) ne semble pas pouvoir influencer la répartition de cette espèce, ces teneurs ne semblant pas significativement différentes entre les deux types de sol globalement.

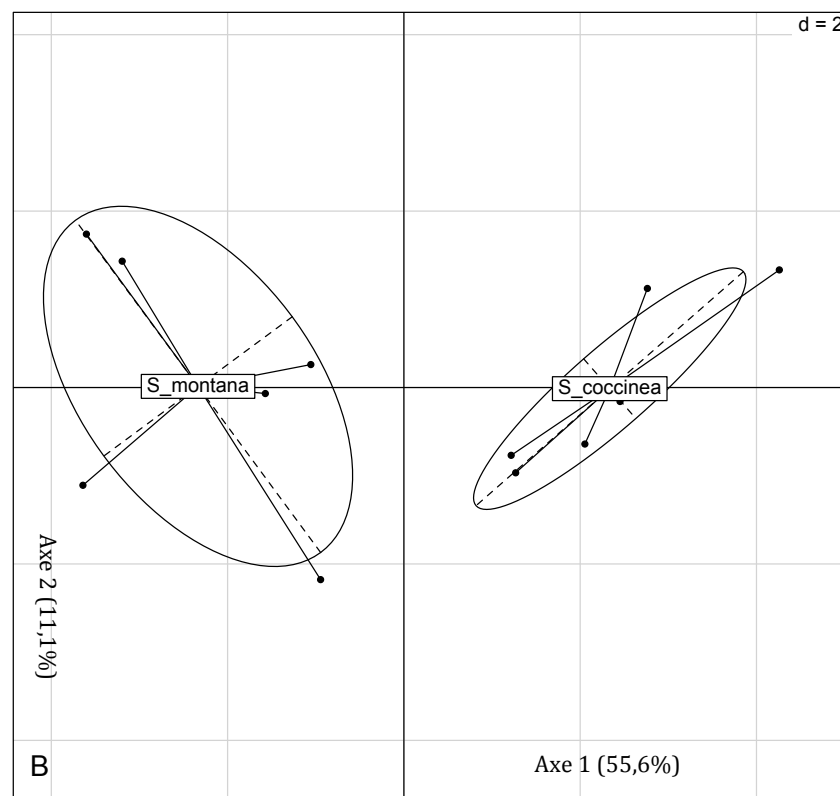
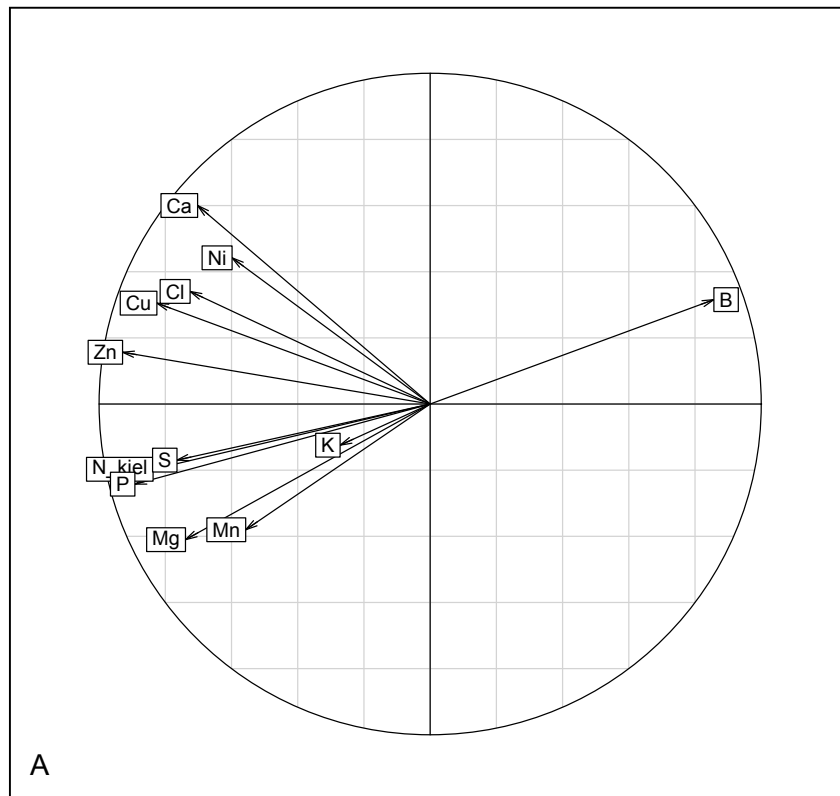


Figure 16: Résultats d'une Analyse en Composante Principale (ACP) des échantillons de feuilles de *S. montana* et *S. coccinea*. (A) : Cercle des corrélations. (B) : Résultat de l'ACP.

Tableau 1 : Analyses foliaires de *S. montana* et *S. coccinea*

		N(%)	P (ppm)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	S (%)
<i>S. montana</i> n=6	Moyenne	1,1	414,3	1,23	0,97	0,47	0,259
	Ecart type	0,1	63,0	0,28	0,21	0,06	0,094
<i>S. coccinea</i> n=6	Moyenne	0,9	247,0	0,89	0,71	0,33	0,144
	Ecart type	0,2	32,1	0,31	0,06	0,1	0,032
Significativité		*	*	ns	*	*	*

		Cl (ppm)	Mn (ppm)	Cu (ppm)	Zn (ppm)	B (ppm)	Ni (ppm)
<i>S. montana</i> n=6	Moyenne	12151,8	71,0	7,7	43,5	35,8	25,8
	Ecart type	1243,5	18,0	3,0	10,6	4,8	14,9
<i>S. coccinea</i> n=6	Moyenne	9830,9	55,3	2,2	16,7	76,3	13,2
	Ecart type	1275,0	23,2	0,7	6,4	16,6	6,1
Significativité		*	ns	**	***	***	ns

Les niveaux des teneurs foliaires en éléments minéraux correspondent à ceux rencontrés pour la majorité des espèces indigènes se développant sur ces sols (L'Huillier et al., 2010), caractérisées notamment par des teneurs pour la plupart des éléments assez proches des teneurs moyennes rencontrées chez les végétaux terrestres (Campbell & Reece, 2008), excepté pour le phosphore, dont les teneurs foliaires sont ici nettement plus faibles (200-400 ppm au lieu de 2000 ppm), ce qui est en accord avec les très faibles teneurs en P total et P assimilable du sol brun hypermagnésien. En outre, les teneurs en Cl sont étonnamment bien plus élevées chez ces deux espèces de *Scaevola* que celles de la moyenne des végétaux terrestres (8000-13000 ppm au lieu de 100 ppm le plus souvent), sans que ces sols ne soient connus pour contenir de fortes teneurs en chlore. Le chlore est connu pour jouer un rôle important dans les réactions photosynthétiques et il est l'un des principaux solutés osmotiquement actifs dans la vacuole intervenant dans la régulation du potentiel de turgescence des cellules. Les teneurs élevées rencontrées ici pourraient peut-être correspondre à une adaptation de la plante à des conditions de faible pluviométrie et de sols à faibles réserves utiles en eau. Ce résultat mériterait d'être étudié plus en détail pour mieux comprendre ce phénomène.

2.3.3 La pluviométrie

Pour identifier les exigences pluviométriques des deux espèces de *Scaevola*, nous avons pris en compte leur distribution ainsi que la pluviométrie annuelle de l'ensemble du territoire. La modélisation de la répartition de la pluviométrie sur l'ensemble du territoire a été réalisée à partir des relevés de 119 stations météorologiques de Météo-France et de la DAVAR. Le modèle Aurelhy (Bénichou & Le Breton, 1986) a été utilisé pour modéliser les valeurs à l'ensemble du territoire (travail réalisé avec l'aide d'Antje Ahrends du Royal Botanical Garden of Edinburgh). Pour cartographier la répartition de *S. montana* nous avons utilisé les localisations répertoriées dans la Flore des Goodeniaceae de la Nouvelle-Calédonie (Aubréville et al., 1967-). Ces données sont résumées dans la figure 17. Les caractéristiques climatiques de la vallée de la Tontouta peuvent aussi être appréhendées de cette manière, elles ont toutefois été complétées par un suivi des variations de température et de pluviométrie pendant plus de deux ans par la mise en place d'une station météo (cf. § 2.4.1). L'analyse des composantes climatiques, surtout de type pluviométrique, montre que l'espèce commune peut se développer dans des zones très arides (moins de 780 mm/an) comme dans les zones les plus humides, tels que les populations du Grand Sud. *S. coccinea*, quant à elle, ne se développe que dans des zones très sèches de la côte Ouest.

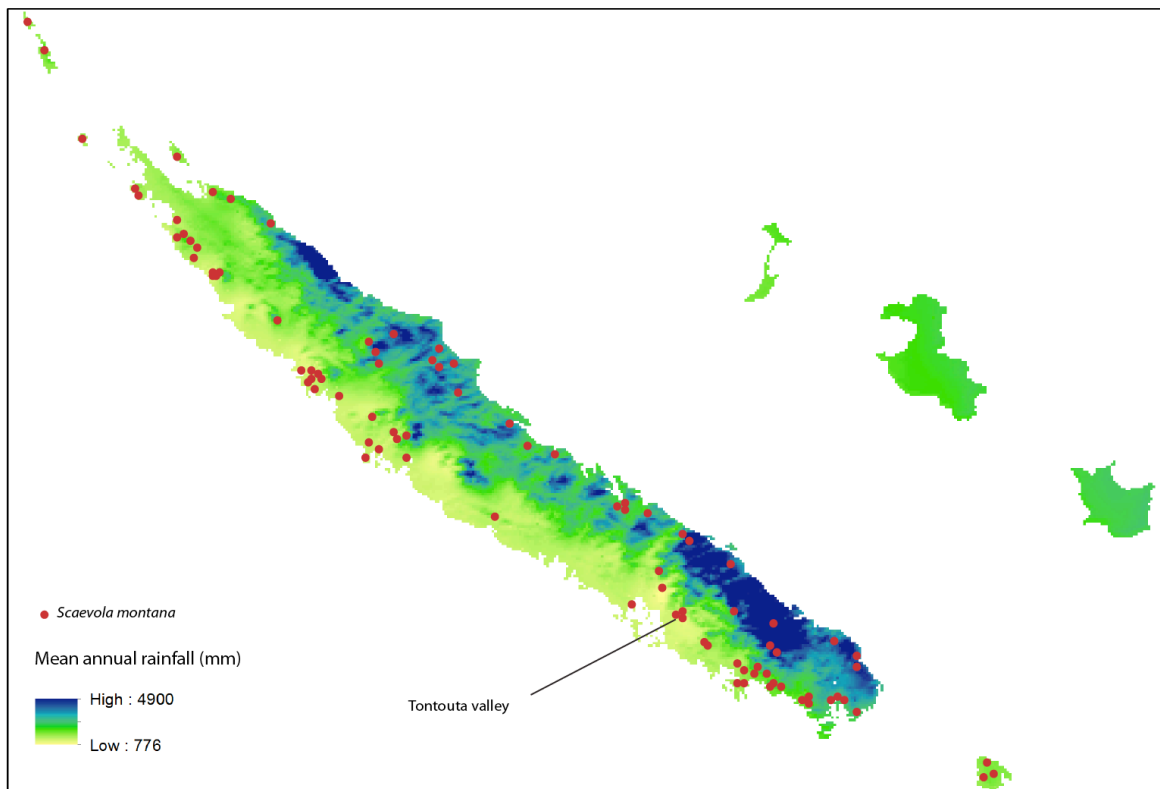


Figure 17: Précipitations annuelles moyennes (1991-2000) et distribution de *Scaevola montana*. Modélisation pluviométrique: Antje Ahrens (RBGE), données Météo-France/ DAVAR entre 1991-2000, distribution de *S. montana* selon Müller 1990.

2.3.4 Modélisation de l'aire de distribution

Il semblait intéressant de modéliser la distribution potentielle de *S. coccinea* grâce à MaxEnt, tout comme cela avait été fait pour les EME (§1.3.3.). Cela n'a pas été effectué avec *S. montana* car c'est l'incapacité de l'espèce micro-endémique à aller coloniser d'autres sites similaires que nous cherchions à appréhender. Pour cela nous avons utilisé l'ensemble des localisations de *S. coccinea* recueillies au cours de ce travail ainsi que les différentes couches environnementales SIG disponibles (cf. article 2).

Il est intéressant de noter que la distribution potentielle de cette espèce est plus importante que celle déjà connue (Fig. 18). Outre la rivière de la Tontouta et ses affluents (la Koealagoguamba et la Kalouéhola), on peut citer les vallées de la Wano, de la Hwa Kwédé, de la Thio et de la Dumbéa. Plus au nord, le bas des massifs Mé Maoya, Boulinda, Koniambo et dans une moindre mesure le Taom, le Kaala et le Dome de Tiébaghi ont été identifiés. Il faudrait toutefois pour affiner la résolution se restreindre aux zones sur sols bruns hypermagnésiens comme le montre l'étude pédologique, cependant les couches géologiques SIG ne sont pas assez détaillées pour prendre en compte les différents types de roches ultramafiques. Cette modélisation environnementale permet de dire que malgré une aire de distribution potentielle conséquente, la distribution connue de *S. coccinea* se cantonne uniquement à la vallée de la Tontouta. Certaines zones citées précédemment, peu prospectées, seraient susceptibles d'héberger cette espèce (à l'exception des massifs de la côte Ouest qui sont pour certains bien prospectés). Au regard de sa niche écologique modélisée avec MaxEnt, il semblerait qu'elle puisse se développer dans d'autres zones. Elle ne semble pas limitée par son habitat comme pourrait l'être des espèces altimontaines.

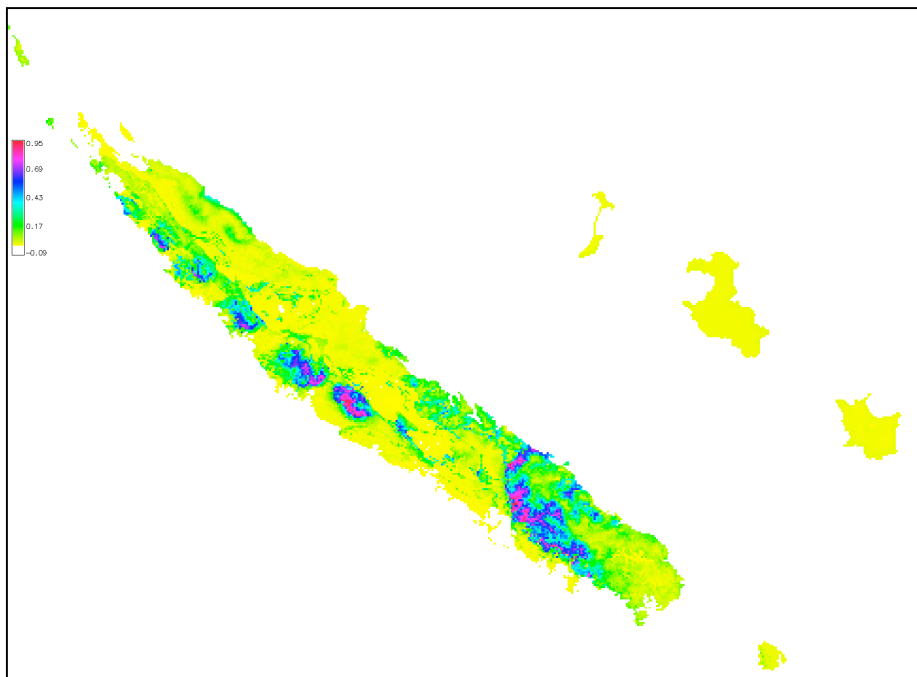


Figure 18: Aire de distribution potentielles de *S. coccinea* selon MaxEnt. Les couleurs sont fonction de la probabilité de trouver l'espèce (Contribution : Altitude : 48%, Substrat : 22%, AUC : 0,97). Illustration réalisée par Antje Ahrends.

2.4 Etude des systèmes de reproduction

(cf. article 3)

2.4.1 La phénologie

Les deux espèces étudiées ont fait l'objet d'un suivi de leur biologie de la reproduction sur un site où elles vivent en sympatrie, dans la vallée de Tontouta. Sur ce site, nous avons pu appréhender le type de climat et identifier les paramètres influençant la phénologie de ces deux espèces (Fig. 19). Le nombre d'individus en fleur et en fruit de *S. montana* était significativement corrélé à la température sur le site, ce qui peut être directement lié aux variations de durée de la journée et de la nuit au cours de l'année, comme observé sur d'autres modèles (Borchert et al., 2005; Renner, 2007). Aucune corrélation significative n'a été trouvée pour *S. coccinea* même si les tendances étaient similaires, à savoir que ces deux espèces fleurissent de manière synchrone avec une cyclicité d'une année, comme cela avait déjà été observé pour de nombreuses espèces de maquis miniers de Nouvelle-Calédonie (Derroire et al., 2008).

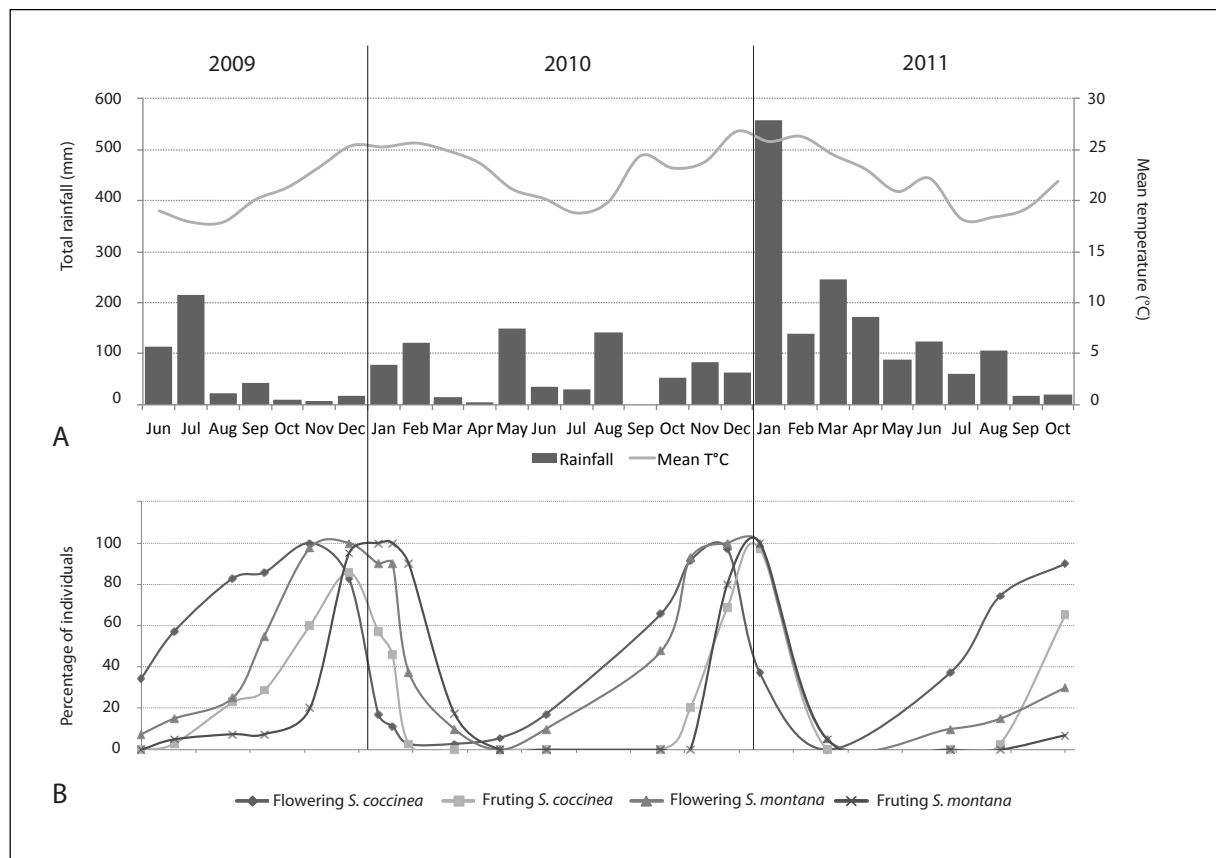


Figure 19: Relations entre composantes climatiques et phénologie de *S. montana* et de *S. coccinea*. (cf article 3)

Un synchronisme de floraison permet d'augmenter les flux de gènes et nombreux sont les individus capables de se reproduire en même temps (Messeguer et al., 2006). Toutefois, cet aspect peut être limité par une floraison en masse. En effet, si beaucoup de fleurs sont ouvertes en même temps, les pollinisateurs vont avoir tendance à visiter toutes les fleurs d'un même individu et de ce fait limiter les flux de gènes entre les individus (Augspurger, 1980).

2.4.2 Le système de reproduction, les caractéristiques nectarifères, la pollinisation et la dispersion

Des expérimentations ont été menées pour identifier le système de reproduction des deux espèces. Deux groupes d'individus ont été suivis pour chaque espèce (11 individus par groupe, une inflorescence est suivie par individu), le premier ne recevant aucun traitement constituait notre lot témoin, pour le second certaines inflorescences ont été encapuchonnées pour éviter que les pollinisateurs puissent rentrer en contact avec les pièces reproductives tout en permettant un bon développement des pièces florales. A la suite de ces expérimentations, nous avons observé que de nombreuses fleurs du lot témoin (entre 76 et 83% respectivement pour *S. coccinea* et *S. montana*) ont produit des fruits. Par contre les fleurs encapuchonnées ont produit très peu de fruits (env. 4,5% pour les deux espèces). Ce résultat met en évidence un système de reproduction de type allogame, induisant une auto-incompatibilité comme de nombreuses espèces protandres (Kalinganire et al., 2000; Ramsey & Vaughton, 1991; Webb, 1985) favorisant les flux de gènes entre individus et populations.

Les compositions des nectars de ces deux espèces ont été étudiées pour voir si elles étaient corrélées au type de pollinisation. Longtemps les caractéristiques nectarifères (notamment le rapport saccharose/hexose) semblaient être de bons indicateurs pour identifier le type de pollinisation (Corbet, 2003; Herrera et al., 2006). Cette idée dérive du concept de pollinisation, développé au 19^e siècle qui stipule qu'il est possible de prédire le type de pollinisateur en fonction des caractéristiques de la fleur concernée (Johnson & Steiner, 2000). Cette approche a quand même fait l'objet d'un certain scepticisme (Ollerton, 1996; Waser et al., 1996) et elle s'est révélée ne pas être pertinente lorsqu'elle est appliquée à un grand nombre d'espèces (Ollerton et al., 2009).

S. montana, l'espèce commune, a été visitée pendant les pics de floraison par une guildes variées d'insectes, notamment des hyménoptères et des diptères (Fig. 20A). Cette observation confirme le syndrome de pollinisation à partir du nectar, à savoir que les fortes

concentrations en saccharose et en fructose (tableau 2) de cette espèce favoriseraient une pollinisation généralisée (Petanidou et al., 2006).

Tableau 2 : Concentrations relatives en fructose, glucose et saccharose (ET : Ecart Type)

		Fructose	Glucose	Saccharose
<i>S. coccinea</i>	Composition (%)	18,91	13,34	67,74
n=10	ET	4,54	3,22	7,69
<i>S. montana</i>	Sugar content (%)	42,94	14,65	42,41
n=10	ET	29,17	8,05	22,94



Figure 20: (A) Un diptère (Calliphoridae) visitant une fleur de *S. montana*, (B) *Glyciphia undulate* (Meliphagidae), se nourrissant du nectar de *S. coccinea*

Pour l'espèce micro-endémique, les fleurs ont été visitées uniquement par des oiseaux territoriaux appartenant à la famille des Meliphagidae (Fig. 20B). Cette observation corrobore encore une fois une partie du syndrome de pollinisation, à savoir qu'un nectar concentré en saccharose (Tableau 2), comme celui de *S. coccinea*, correspond à une pollinisation spécialisée par des oiseaux nectarivores stricts (Johnson & Nicolson, 2008).

Au niveau de la dispersion de leurs fruits, ici encore les deux espèces présentent des systèmes différents. Bien que ces deux espèces aient des fruits susceptibles d'être consommés par des animaux (fruits à pulpe, de couleur noire) aucun animal n'a été observé directement en train de consommer leurs fruits. Toutefois, des fientes trouvées à proximité des individus de *S. montana*, attribuées à *Columba vitiensis* ssp. *hypochoera* (Columbidae) (la nature du disperseur a été déduite en fonction de la taille des fientes et des animaux présents sur la zone), ont permis de statuer sur la dissémination zoochore de *S. montana* (les endocarpes de ces deux espèces sont facilement différenciables entre elles, cf. Fig. 21). En effet, dans bon nombre de ces fientes nous avons retrouvé des endocarpes

entiers cette espèce. Cet oiseau peut véhiculer des graines sur de longues distances, tout comme une autre espèce de la même famille, *Ducula goliath* (Columbidae), pouvant disperser des graines jusqu'à 800 m de la plante mère (Munzinger, unpublished data). S'agissant de *S. coccinea*, malgré la présence d'individus en fruit, à la même période et sur le même site, aucune drupe ou morceau d'endocarpe attribué à cette espèce n'a été trouvé dans les fientes. Sur le site d'étude, les fruits tombaient directement au sol, mettant en évidence une dissémination par la gravité (barochorie).

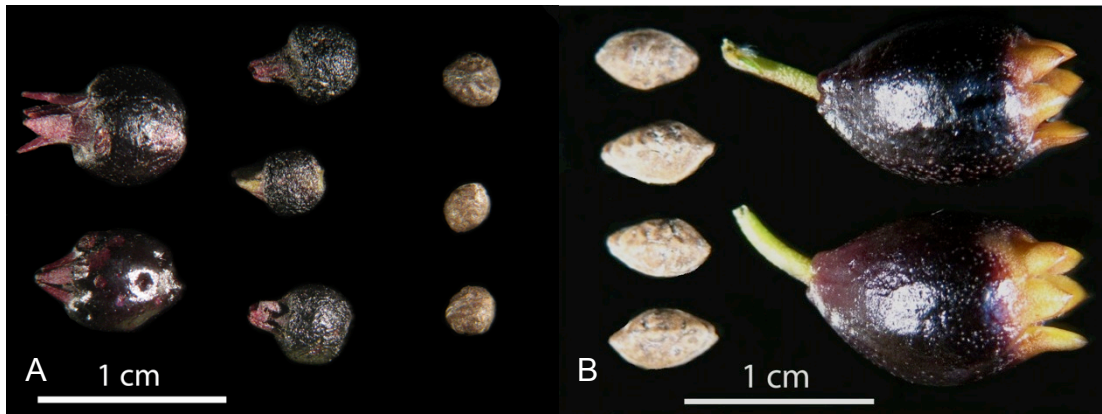


Figure 21: Fruits et endocarpes de (A) *S. montana* et de (B) *S. coccinea*.

Les systèmes de pollinisation et de dispersion se sont révélés être très différents, avec des conséquences probablement très importantes sur les flux de gènes entre les populations de ces deux espèces (cf. § 2.6).

2.5 Les caractéristiques germinatives des deux espèces

(cf. article 4)

La germination de nombreuses espèces requiert la présence de différents stimuli avant de germer. Une graine viable est qualifiée de dormante lorsqu'elle n'a pas la capacité de germer dans des conditions environnementales qui devraient apparemment permettre sa germination (Baskin & Baskin, 2004). Le genre *Scaevola* fait partie des Asterales (Angiosperm Phylogeny Group, 2009) qui sont connues pour présenter des dormances physiologique, morphologique ou morpho-physiologique (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). Dans la littérature, il y a plusieurs exemples de Goodeniaceae présentant des dormances physiologiques (Hoyle et al., 2008a; b)). Dans cette partie du travail, les différentes dormances pouvant influencer la germination de ces deux espèces ont été recherchées.

Pour cela une étude de la structure de la graine a été effectuée pour observer la taille de l'embryon par rapport à la taille totale de la graine (indiquant une possible dormance morphologique). Nous avons aussi réalisé des suivis d'imbibition pour mettre en évidence une dormance physique.

Pour identifier des dormances physiologiques, plusieurs tests ont été effectués. Au préalable des tests de viabilité ont été menés pour mettre en évidence le nombre de graines viables selon le procédé utilisant le chlorure de tétrazolium (TTC) (ISTA, 2003), révélant une coloration en présence d'une respiration au sein de la graine. Pour *S. coccinea*, cette coloration a été réalisée après la fin des tests de germination pour ne pas perdre de graines de cette espèce micro-endémique, ce test au TTC étant destructeur.

S. montana a fait l'objet de deux groupes de tests. Le protocole et les résultats du premier groupe de test se trouvent en annexe 1. Une large gamme de tests impliquant des chocs thermiques secs (80° ou 60°C pour 1 heure ou 30 minutes) combinés dans certains cas à des applications de solutions contenant de l'acide gibbérellique (GA₃) et/ou de l'eau fumigée a été effectuée. Dans cette série de tests une approche de type « move along » (Baskin & Baskin, 2003) a été inclus, mimant les variations de température du milieu naturel au cours de l'année. Quant à la deuxième série de tests, celle-ci a porté uniquement sur l'action des composés chimiques (cf. article 4). Un traitement commun aux deux tests a été réalisé pour pouvoir les comparer entre eux. Il est à noter que nous n'avons pas pu faire le même nombre de tests pour *S. montana* et *S. coccinea* car cette dernière était limitée en nombre de graines et l'ensemble des fruits n'a pas été récolté pour ne pas trop impacter les populations naturelles de cette espèce micro-endémique.

2.5.1 Les caractéristiques germinatives de *S. montana*

Les graines de *S. montana* sont enfermées dans un endocarpe induré. Elles sont au nombre de deux par drupe (certaines loges peuvent toutefois être vides). Bien que l'embryon prenne la majeure place dans la graine, il reste quand même une part pour l'albumen. Le rapport E:S (taille de l'embryon sur la taille de la graine) est de 0,69 (ET : 0,11) dénotant une certaine évolution de l'embryon. A l'inverse les Angiospermes les plus archaïques vont avoir de petits embryons par rapport à l'albumen.

Les tests au TTC ont révélé des taux de viabilité variables (86 % des embryons viables pour le premier test, moins de 25% de graines viables pour le second test). Les relevés d'imbibition ont révélé une imbibition modérée (plus de 10% d'augmentation de

masse en 150 heures). Nous n'avons pas observé de différences statistiques significatives entre des drupes traitées par choc thermique et celles non traitées. Aucune dormance physique (impermeabilité à l'eau) n'a été identifiée pour cette espèce.

Les différents traitements appliqués ont permis de mettre en évidence plusieurs éléments intéressants. Le premier groupe de traitements présentant les meilleures germinations a révélé l'effet bénéfique du choc thermique combiné à l'application de GA₃ et/ou d'eau fumigée sans toutefois présenter de différences significatives entre ces traitements bénéfiques. Leurs taux de germination étaient par contre significativement différents par rapport aux lots témoins et au choc thermique utilisé seul. En approche « move along », malgré une germination plus importante que celle du lot témoin, les taux finaux n'étaient pas significativement différents.



Figure 22: Germination synchronisée des deux graines d'une drupe de *S. montana*.

Le deuxième groupe de test a mis en évidence d'autres éléments tout aussi importants. Premièrement, il y a eu une phase de latence jusqu'à 240 jours de suivi pendant laquelle il n'y a eu que quelques germinations. Après cette période les différents traitements ont commencé à avoir des tendances différentes. Dans certains cas les graines ont germé massivement, notamment avec la germination simultanée des deux graines de la même drupe (Fig. 22). Ce délai correspondrait à une période de levée de dormance physiologique. Nous n'avons pas observé une période aussi longue pour le premier test, sûrement parce que nous avons attendu plus d'un mois avant de lancer la germination, ce qui pourrait correspondre à un effet « after-ripening » ayant pu se faire à température ambiante en milieu sec au laboratoire. Une autre explication pourrait tenir dans le fait qu'un des lots étaient plus mature que l'autre au moment de la collecte et de fait la levée de dormance physiologique était plus aisée. L'eau fumigée a eu pour effet d'augmenter significativement le nombre final de germination par rapport à tous les autres essais pratiqués (Fig. 23). Le traitement commun aux deux groupes de test (Choc thermique 80°/1h, trempage eau fumigée/24h puis trempage GA₃/24h) a montré une germination comparable à un simple trempage à la GA₃ (0,3 g/L), ces derniers étant statistiquement inférieurs au meilleur traitement (eau fumigée seule).

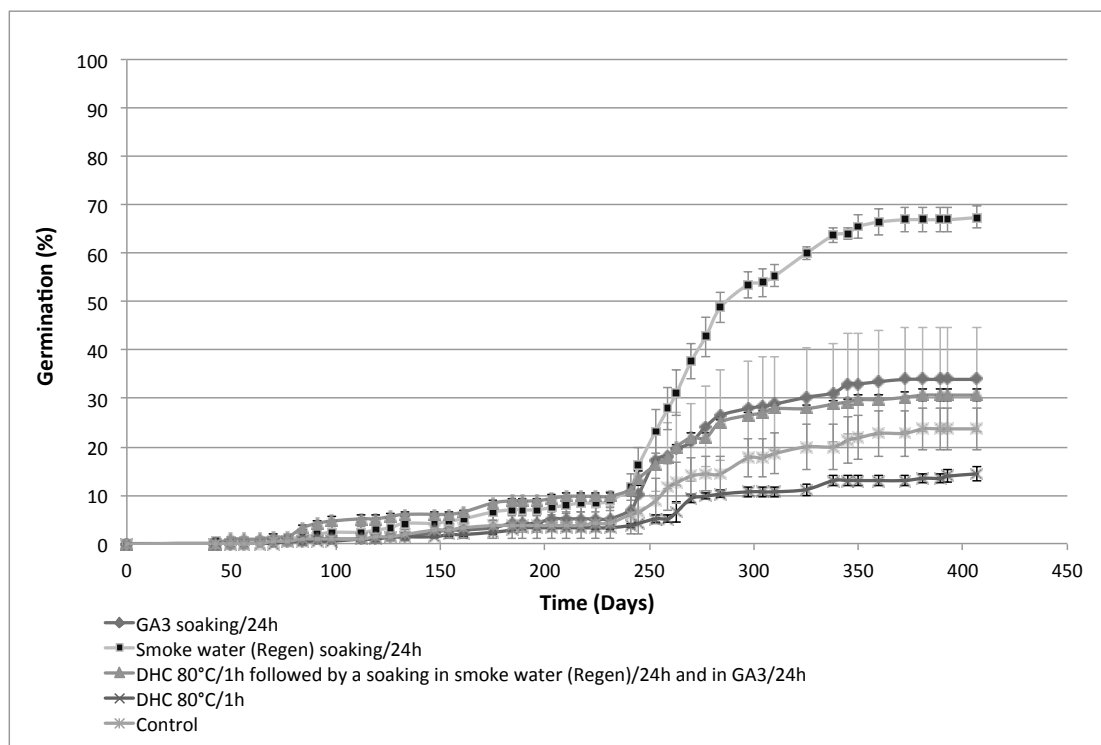


Figure 23: Tendances de germinations de *S. montana* au second test de germination.

Pour récapituler, *S. montana* présente plusieurs particularités. Tout d'abord, il semble que cette espèce nécessite une période de levée de dormance pouvant dénoter une dormance physiologique. Deuxièmement, cette espèce semble réactive à l'eau fumigée, composé qui augmente nettement le taux final de germination. La stimulation de la germination par l'eau fumigée pour accélérer et augmenter le taux final de germination avait déjà été observée chez de nombreuses espèces, notamment sur des Ericaceae (Ooi et al., 2006), mais uniquement en climat méditerranéen (Flematti et al., 2004; Read et al., 2000). Les composés actifs de l'eau fumigée sont les karrikinolides (Flematti et al., 2004). Il semblerait qu'ils puissent activer la voie de biosynthèse de l'acide gibbérellique durant la phase d'imbibition (Nelson et al., 2009) et de ce fait influencer sur la balance acide abscissique/acide gibbérellique qui est l'un des mécanismes clé de la dormance physiologique (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). A notre connaissance, il s'agit de la première fois que ce comportement est identifié chez des espèces se développant en climat tropical. Ce caractère peut être lié à son origine phylogéographique, le genre *Scaevola* étant natif d'Australie (Howarth et al., 2003) où les incendies jouent un rôle majeur dans la dynamique de la végétation. Ce comportement peut aussi provenir des liens étroits entre la végétation de la Nouvelle-Calédonie et les incendies, comme en témoignent les recherches palynologiques (Hope, 1996; Hope & Paske, 1998; Stevenson et al., 2001), permettant peut

être à certains caractères ancestraux de se maintenir. Au regard du temps de levée de dormance nécessaire à l'embryon pour germer, mais aussi du comportement des graines de cette espèce à l'eau fumigée, nous pouvons donc présager une dormance physiologique. Des tests complémentaires devront être effectués pour déterminer si elle est peu profonde, intermédiaire ou profonde selon la classification des dormances de Baskin & Baskin (2004).

2.5.2 Les caractéristiques germinatives de *S. coccinea*

Chez *S. coccinea*, la nature des dormances a été beaucoup plus difficile à établir, et reste encore à approfondir (cf. annexe 2, Fig. 24). Au niveau de l'imbibition de la drupe, l'augmentation de la masse est un peu plus importante que pour *S. montana*, sans être significativement différente. Il n'existe donc pas de dormance physique chez cette espèce. Par contre aucune tendance notable n'a été mise en évidence. En effet, après plus de 500 jours de suivi aucun traitement ne se démarquait statistiquement par rapport aux autres. Le meilleur traitement identifié a été une scarification des endocarpes suivie d'un trempage à la GA₃ pendant 48 heures. Malheureusement, manquaient des traitements avec uniquement un trempage à l'EF ou à la GA₃ comme pour *S. montana*, qui auraient peut être pu avoir un effet bénéfique sur la germination. En approche « move along », nous avons eu une germination similaire au témoin. Par contre, ce manque de différence entre les différents traitements peut aussi avoir pour origine une faible viabilité du lot de graines. A la fin de l'essai, nous avons observé le nombre de graines qui restaient dans les drupes ainsi que leur viabilité. De nombreuses graines n'avaient pas encore germé (env. 72% des loges contenaient une graine), mais aucune de ces graines ne s'est révélée être viable au TTC. Il est aussi possible que ces graines aient perdu leur viabilité au cours du test. Les essais sur cette espèce doivent donc être poursuivis pour mieux identifier les exigences écologiques de la germination, afin de mieux maîtriser sa multiplication, notamment dans des programmes de conservation de ses populations. Malgré tout, l'analyse des résultats obtenus pour le témoin, les temps de latence importants, l'étalement dans le temps de la germination semblent caractériser une dormance physiologique dont il nous est encore impossible de définir l'intensité.

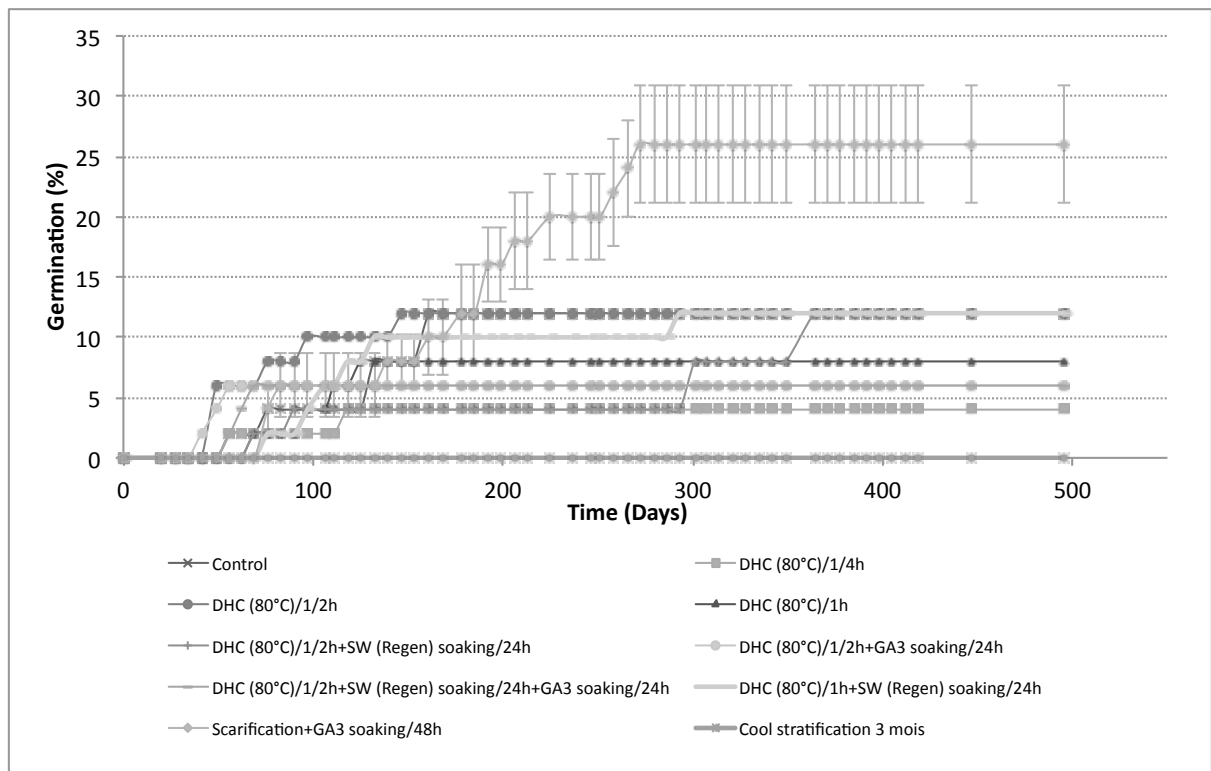


Figure 24: Tendances de germinations de *S. coccinea*.

Les caractéristiques germinatives de ces espèces ont permis de mettre en évidence des mécanismes complexes bloquant l'émergence de la radicule. Ces mécanismes, que l'on appelle dormance dans l'approche « écologique » de la germination, vont avoir l'avantage en premier lieu de permettre à la graine de germer dans les meilleures conditions possibles (Baskin & Baskin, 1998). Les dormances, notamment physiologiques, vont aussi avoir l'avantage par exemple de permettre à la graine de germer au moment propice à la suite suite à un signal climatique (réchauffement des températures après la saison froide). Elles permettent aussi d'étaler les germinations au cours du temps, empêchant tous les juvéniles d'être impactés par les variations climatiques de températures et/ou d'humidité ou par un évènement exceptionnel tel qu'un cyclone, un prédateur ou un parasite. La présence de dormance va aussi permettre à la graine d'être dispersée sur des distances plus importantes, soit parce qu'elle nécessite d'être ingérée par un animal, qui la disséminera plus loin, soit en se laissant disperser pendant un certain temps par l'eau ou par la gravité, et plus le temps de dispersion sera long, plus la graine est susceptible d'aller loin et de coloniser de nouveaux milieux.

2. 6 Etude de la génétique des populations

(cf. articles 6 et 7)

Nous avons précédemment vu que les deux espèces modèles, *S. montana* et *S. coccinea*, présentaient chacune une biologie de la reproduction bien distincte, avec une pollinisation et une dispersion propres à chacune. Ces deux éléments devraient avoir une grande importance dans les flux de gènes entre les individus et les populations. En effet, une pollinisation généralisée par des insectes et une dispersion par des oiseaux sont connues pour grandement augmenter les flux de gènes entre les individus et les populations (Dick et al. 2003; Herrera, 2002; Lander et al., 2010). A l'opposé, une pollinisation par des oiseaux territoriaux, limitant les échanges entre les individus de *S. coccinea*, combinée à une dispersion barochore devrait grandement limiter les échanges entre les individus et les populations. Une connaissance approfondie des composantes génétiques des populations de ces deux espèces permettra une utilisation plus efficiente de *S. montana* dans les opérations de revégétalisation de sites miniers et une gestion conservatoire de *S. coccinea*, espèces micro-endémiques de la vallée de la Tontouta. Pour cela, nous avons échantillonné dix populations de *S. montana* et six de *S. coccinea* sur l'ensemble de leur aire de répartition. Afin d'étudier la diversité et la structuration génétique de ces deux espèces, dix marqueurs microsatellites ont été mis au point à partir d'un séquençage haut débit du génome nucléaire de *S. montana* (cf. article 5).

2.6.1 La diversité génétique

La différence en terme de distribution de ces espèces devrait grandement influencer la diversité génétique de celles-ci. En effet, le niveau de variation génétique augmente avec le nombre effectif d'individus et de populations d'une espèce (Frankham, 1996).

Au regard de la diversité génétique, l'espèce à large répartition présentait une diversité plus importante que l'espèce micro-endémique, constat que l'on retrouve habituellement dans des études similaires (Dodd & Helenum, 2002; Hamrick & Godt, 1989; Karron, 1991). Des dépressions de consanguinité ont été relevées chez *S. montana*, l'espèce commune. Ceci peut être expliqué par la présence d'allèle nuls (un hétérozygote apparaît comme un homozygote à cause d'une anomalie d'amplification). En effet, deux loci présentaient des déficits en hétérozygote plus importants que les autres. L'autogamie peut être écartée comme l'a montré l'étude du système de reproduction de cette espèce. Toutefois, on ne peut mettre de côté la geitonogamie (qui permet la pollinisation entre deux fleurs sur le même individu) ou alors une forte similitude génétique des parents. Il est aussi

possible de lier ce phénomène aux comportements et à l'identité mêmes des pollinisateurs. En effet, il est fort probable que l'introduction de l'abeille domestique en Nouvelle-Calédonie (qui date de 1848 (Lamaignere, 2001) ait fortement changé les flux de gènes entre les individus et les populations de plantes à fleurs sur le territoire. Cette espèce qui s'est révélée être le principal pollinisateur de *S. montana* (§ 2.4.2) a aussi un impact sur de nombreuses autres espèces du maquis minier. En effet, il a été montré qu'*Apis mellifera* a fortement perturbé certains types de mutualisme de pollinisation d'espèces qui étaient initialement effectuées par des abeilles solitaires indigènes (Kato & Kawakita, 2004).

2.6.2 La structuration génétique

Nous avons pu mettre en évidence plusieurs éléments importants sur la structuration génétique des populations de ces deux espèces. Elles présentaient, toutes les deux, des indices de différenciation (F_{ST}) significatifs entre populations comparées deux à deux, mettant en évidence une certaine particularité pour chacune de ces populations étudiées. Cette différenciation s'est même accentuée lorsque que l'on a standardisé le F_{ST} (F'_{ST}) à cause de la forte diversité allélique de chaque population. Des différenciations marquées entre des populations de plantes vasculaires avait déjà été identifiées chez des espèces à large distribution (Barluenga et al., 2011; Broadhurst et al., 2006; Magalhaes et al., 2011; Wang et al., 2009) mais aussi chez des espèces micro-endémiques sur substrat ultramafique (Kettle et al., 2007; Mattner et al., 2002; Mayer et al., 1994; Mengoni et al., 2003; Oline et al., 2000; Westerbergh & Saura, 1992; Wolf, 2001; Wolf et al., 2000). En approche bayésienne (Fig. 25), sans assignation préalable d'un individu appartenant à une population, nous avons mis en évidence quatre groupes distincts pour *S. montana*. Deux groupes ont été identifiés sur une large échelle géographique : le groupe des populations du grand massif ultramafique du sud et le groupe des massifs miniers de la côte ouest. Deux autres groupes bien distincts sont identifiés, caractérisant une petite aire géographique. C'est le cas de la population de *S. montana* de l'île des Pins, dont le caractère insulaire peut facilement expliquer son isolement et l'absence de flux de gènes avec celles de la Grande Terre. L'autre population particulière est celle du col d'Amoss qui semble constituer une entité unique. Cette population se développe sur un type de sol très particulier qui est peu représenté en Nouvelle-Calédonie. Il est possible que cette caractéristique écologique ait contribué à la mise en place des phénomènes particuliers tel qu'un décalage de la phénologie, comme observé pour d'autres espèces (Foster et al., 2007), limitant les flux de gènes avec les autres populations, favorisant la mise en place d'écotypes particuliers.

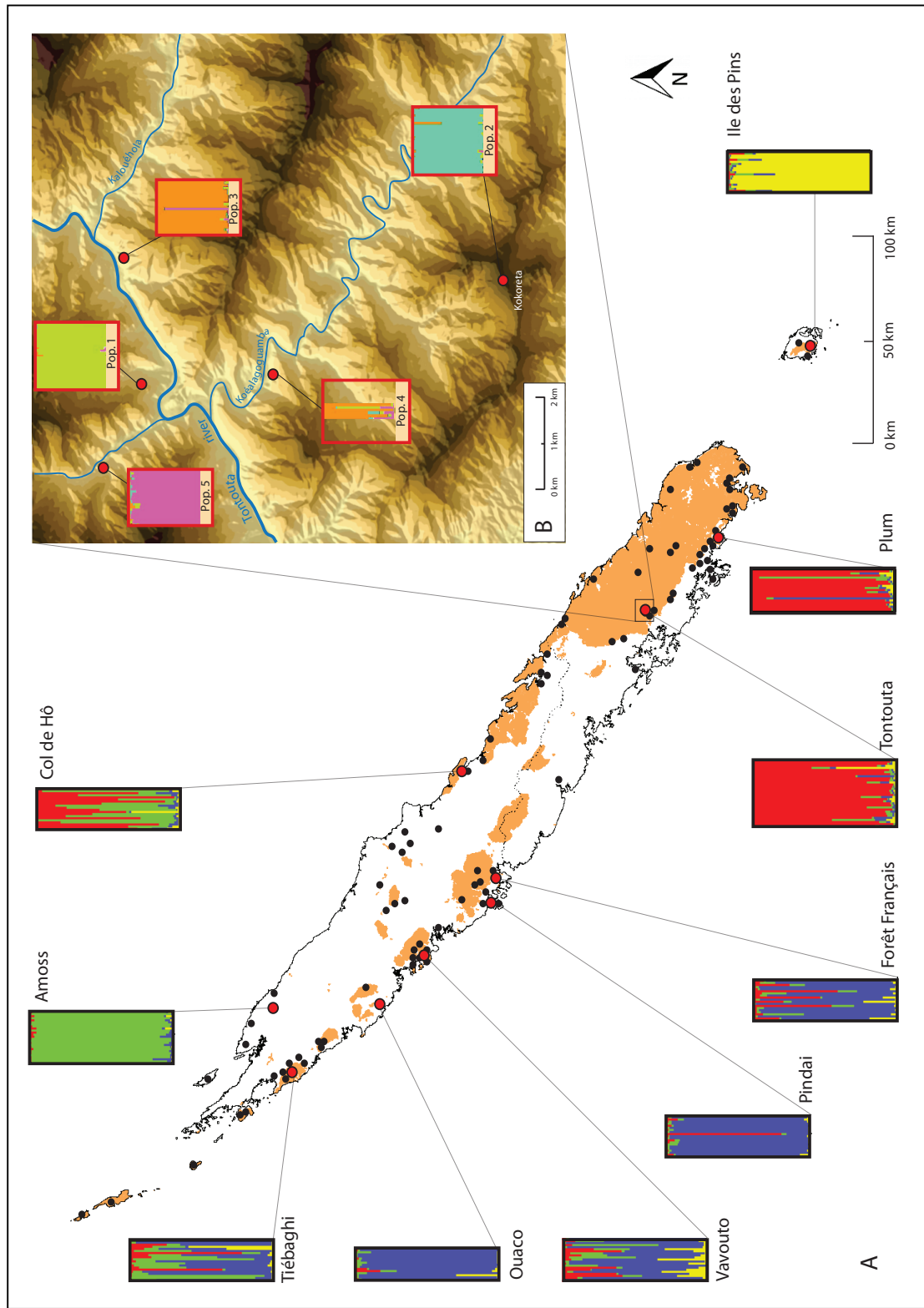


Figure 25: Structure des populations de *S. montana*, $\Delta K=4$ (A) et de *S. coccinea*, $\Delta K=4$ (B). Les points noirs indiquent la distribution de *S. montana* sur l'ensemble du territoire (Müller, 1990). Les génotypes de *S. montana* sont entourés en noir, ceux de *S. coccinea* en rouge.

Pour *S. coccinea*, nous avons observé une structuration très particulière. Les quatre principales populations que nous avons génotypées (une population supplémentaire de six individus a été intégrée dans l'étude (Pop 4)), bien qu'elles soient très rapprochées géographiquement, sont apparues très différentes les unes des autres (le *FST* le plus élevé a été trouvé entre les deux populations les plus rapprochées et séparées uniquement par 2 km) et formant quatre groupes distincts en approche bayésienne. Ces fortes différences mettent en évidence un très faible flux de gènes, voire un flux de gènes inexistant, entre ces populations sur une très petite échelle géographique. Ce résultat est à relier de toute évidence au système de reproduction de *S. coccinea* à savoir une pollinisation par des oiseaux nectarivores territoriaux et une dispersion barochore, engendrant des populations distinctes n'échangeant peu ou pas de gènes entre-elles. Cette conclusion permet aussi de constater que cette espèce micro-endémique est constituée de populations isolées et séparées les unes des autres. La situation de la population du Kokoreta, qui a développé une certaine particularité phénologique et génotypique pourrait répondre à la définition d'écotype.



Figure 26: Individu de *S. coccinea* au Kokoreta, caractérisé par une pubescence des fleurs.

En effet, nous avons remarqué que cette population comportait des individus adultes à forte pubescence, caractère se retrouvant uniquement chez les individus juvéniles des autres populations. C'est le cas aussi des fleurs, qui sont pubescentes à l'extérieur, au contraire de toutes les autres populations (Fig. 26). Cette adaptation particulière est probablement à relier à la haute altitude de la population (850 m) alors que toutes les autres stations se situent entre 45 et 250 m.

2.6.3 Les recommandations de gestion du point de vue génétique

Si on replace ces deux espèces dans leurs contextes respectifs, nous pouvons aboutir à plusieurs préconisations. *S. montana* est une espèce utilisée en revégétalisation. Il est souvent conseillé de recueillir les graines sur le site qui doit être revégétalisé afin de

conserver les particularités du site. Vis à vis des déficits en hétérozygotes chez *S. montana*, il serait préférable d'échantillonner sur une grande zone pour pouvoir récupérer le plus de diversité possible. Toutefois, il n'est pas toujours possible de le faire pour différentes raisons (accès aux populations, productivité insuffisante de graines). Pour cette espèce, il est tout à fait envisageable d'échanger le matériel biologique entre les différents massifs de la Côte Ouest sans apporter de grandes modifications dans la structure génétique de l'espèce. C'est aussi le cas si on veut échanger du matériel biologique entre les populations du Sud. Par contre, il serait déconseillé d'échanger du matériel entre ces deux grands groupes. Vis à vis des populations très particulières du Col d'Amoss et de l'Île des Pins, le matériel biologique ne devrait être utilisé que pour revégétaliser le site où il a été collecté.

Pour *S. coccinea*, l'enjeu est bien différent. Cette espèce micro-endémique de la vallée de la Tontouta se développe dans des zones impactées par les mines. Ici il n'est pas question de revégétaliser massivement avec cette espèce, il en résulterait des conséquences sur la structuration des populations dont les effectifs sont faibles. Dans ce cas il s'agit plutôt d'identifier les mesures conservatoires permettant de préserver cette structuration très particulière en l'état. En effet, les différentes populations de cette espèce peuvent être considérées comme des entités à part entière, nécessitant pour chacune des mesures précises de conservation. Ce type de recommandation avait déjà été préconisé dans des situations similaires (Wolf, 2001). Deux sites présentent des déficits en hétérozygote, le premier est représenté par une population à faible effectif (Pop. 4) où il est tout à fait envisageable de récupérer du matériel biologique de la population similaire au niveau génétique (Pop. 3). Pour le second, représenté par la population 5, il serait nécessaire de prospecter aux alentours de la zone pour identifier d'autres populations similaires au niveau génétique pour permettre un renforcement de celle-ci.

Les liens entre la biologie de la reproduction et la génétique des populations semblent pertinents dans le cas de nos espèces modèles. Ce constat permet d'identifier des tendances au sein de la flore calédonienne. En effet, il n'est pas toujours aisé d'avoir les moyens nécessaires pour faire des études de génétique des populations, qui se révèlent encore coûteuses malgré l'optimisation des techniques. Des observations simples sur la biologie de la reproduction peuvent permettre d'avoir une première idée des possibles flux de gènes entre les populations et de ce fait, de mieux orienter les priorités de gestion afin de conserver l'intégrité de leurs particularités et de leurs échanges.

2. 7 Conclusion sur la comparaison entre les deux espèces modèles

Dans une approche comparative, le choix du modèle est primordial. Les deux espèces choisies dans cette étude, *Scaevola montana* espèce indigène et commune et *S. coccinea*, espèce micro-endémique de la vallée de la Tontouta vivent en sympatrie. Ce contexte permet d'envisager l'appréhension des déterminants de leur distribution.

Tout d'abord, nous nous sommes écartés de tout biais relatifs au concept taxonomique de l'espèce en rapprochant la distinction morphologique aux caractéristiques phylogénétiques. En prenant en compte ces deux approches, nous avons pu mettre en évidence que les deux espèces choisies sont des entités génétiques bien distinctes et que toutes les populations se regroupent, mettant de côté les problèmes inhérents aux espèces cryptiques.

Au cours de cette étude comparative entre *S. montana* et *S. coccinea*, de nombreuses différences ont pu être identifiées (Tableau 3).

Tableau 3: Tableau recapitulative de l'approche comparative entre *S. coccinea* et *S. montana*.

	<i>S. montana</i>	<i>S. coccinea</i>
Pluviométrie	Toutes les gammes de pluviométrie retrouvées sur le territoire	Uniquement dans les zones sèches de la vallée de la Tontouta
Pédologie	Sols bruns hypermagnésiens, sols ferrallitiques ferritiques, sols acides et sur roches calcaires (Pindai)	Uniquement sur sols bruns hypermagnésiens
Pollinisation	Insectes, majoritairement <i>Apis mellifera</i> (introduite) et d'autres hyménoptères et diptères indigènes	Méliphages indigènes territoriaux
Dispersion	Zoochorie	Barochorie
Germination	Dormance physiologique, germination favorisée par l'eau fumigée	Pas de résultats concluants, probablement une dormance physiologique.
Diversité génétique	Forte diversité génétique. Déficit en hétérozygotes dans toutes les populations	Diversité moindre par rapport à <i>S. montana</i> . Deux populations avec un déficit en hétérozygotes.
Structuration génétique	Quatre groupes identifiés: les massifs de la côte ouest, les populations du Grand Sud, la population de l'île des Pins et la population du col d'Amoss	Toutes les principales populations constituent des entités différentes même séparées par quelques kilomètres

Nous avons tout d'abord identifié, en termes de caractéristiques environnementales, de fortes dissemblances entre ces deux espèces. Au niveau pédologique, l'espèce commune se distribue autant sur des sols ultramafiques, de type sols bruns hypermagnésiens ou sols ferrallitiques ferritiques, que sur des sols à forte teneur en calcium comme la presqu'île de Pindai et des sols identifiés comme acide, notamment au col d'Amoss (ces derniers étant caractérisés par de fortes concentrations en potassium, sodium, titane et silice). Ces éléments mettent en exergue l'ubiquisme de *S. montana* en Nouvelle-Calédonie à l'égard des caractéristiques pédologiques. A l'opposé, *S. coccinea*, localisée uniquement dans la vallée de la Tontouta où se rencontrent autant de sols de type ferrallitique ferritique que de sols bruns hypermagnésiens, se retrouve uniquement inféodée à ce dernier type de sols. En comparant les exigences minérales de ces deux espèces sur un même site, nous avons identifié de nombreuses différences. Beaucoup d'éléments sont significativement plus concentrés chez *S. montana*. A l'opposé, *S. coccinea* va avoir tendance à avoir une teneur en bore plus élevée. Des études plus poussées, en occultant les phénomènes de compétition, doivent être entreprises pour déterminer si un élément est en excès ou à des teneurs trop faibles pour permettre le développement de *S. coccinea* sur d'autres substrats que les sols bruns hypermagnésiens.

Au regard de la pluviométrie, ici encore l'espèce commune à une plus grande tolérance aux variations en se développant autant dans des zones très sèches que dans des zones humides. *S. coccinea*, quant à elle, est cantonnée à une zone sèche de la côte Ouest du territoire qu'est la vallée de la Tontouta. Toutefois, en modélisant sa distribution potentielle on s'aperçoit que sa distribution n'est pas limitée par les caractéristiques environnementales de son habitat.

Vis a vis de la biologie de la reproduction, plusieurs éléments peuvent être mis en évidence. Tout d'abord, ces deux espèces partagent une phénologie et un type de pollinisation similaires. Par contre leurs interactions, en tant que plante à fleurs et à fruits charnus, avec les agents pollinisateurs et disperseurs de la faune environnante sont encore une fois très différents. L'espèce commune présente une pollinisation dite généralisée, réalisée par une guilda d'insectes variés et une dispersion de ses graines assurée par des oiseaux. *S. coccinea*, de son côté, est pollinisée par des oiseaux territoriaux et présente une dissémination de type baro ou hydrochore. Ces deux modes de pollinisation et de dispersion distincts permettent d'appréhender indirectement la nature des flux de gènes entre les individus et les populations. Pour *S. montana*, ces derniers devraient être caractérisés par des échanges efficaces sur de longues distances, et à l'opposé ils devraient être limités pour l'espèce micro-endémique. Outre la proportion importante d'homozygotes au sein des

populations, ces hypothèses ont été validées par l'étude de la génétique des populations de ces deux espèces à partir de marqueurs microsatellites. En effet, nous avons identifié des différenciations importantes entre les populations de *S. montana*, toutefois de grands ensembles structuraux ont pu être mis en évidence en approche bayésienne, indiquant des flux de gènes entre les populations. Pour *S. coccinea* nous avons identifié des différenciations extrêmement marquées entre les populations, même à une très petite échelle (moins de 2 km dans certains cas) ainsi qu'une très forte structuration. Ceci met en exergue des flux de gènes très faibles, voire nuls, entre les différentes populations de cette espèce micro-endémique.

Nous pouvons donc conclure que les distributions distinctes entre ces deux espèces s'expliquent en partie par des restrictions pédo-climatiques de *S. coccinea*, mais surtout par son inaptitude à pouvoir coloniser d'autres sites écologiquement similaires. Comme énoncé au début de ce chapitre, cette étude ne cherche pas à expliquer dans son ensemble la notion de rareté de certaines espèces végétales de la flore néo-calédonienne, chaque cas pouvant être considéré comme une situation particulière. Par contre, outre le fait qu'elle apporte des éléments extrêmement utiles pour la conservation des populations fortement menacées de *S. coccinea*, elle pose de solides bases dans la compréhension des interactions écologiques au sein de maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie, transposables dans certains cas à d'autres espèces présentant des traits de vie similaires. Des études complémentaires, sur des modèles présentant des biologies de reproduction différentes de celles appréhendées ici, permettraient de fournir des fondements robustes pour conserver plus efficacement l'extraordinaire mais très fragile biodiversité végétale de la Nouvelle-Calédonie.

Chapitre 3 : Publications réalisées dans le cadre de ce travail de thèse

1: Une nouvelle espèce micro-endémique de *Scaevola* (Goodeniaceae) de Nouvelle-Calédonie en danger critique d'extinction. (Adrien S. Wulff, Jérôme Munzinger, 2012 *Adansonia*)

2: Conservation priorities in a biodiversity hotspot: analysis of narrow endemic plant species in New Caledonia. (Adrien S. Wulff, Peter M. Hollingsworth, Antje Ahrends, Tanguy Jaffré, Jean-Marie Veillon, Laurent L'Huillier and Bruno Fogliani, *submitted in PLOS ONE*)

3: Comparative reproductive biology of a common and a narrow endemic species of *Scaevola* (Goodeniaceae), two scrubland plants of New Caledonia. (Adrien S. Wulff, Bruno Fogliani, and Laurent L'Huillier, *in prep*)

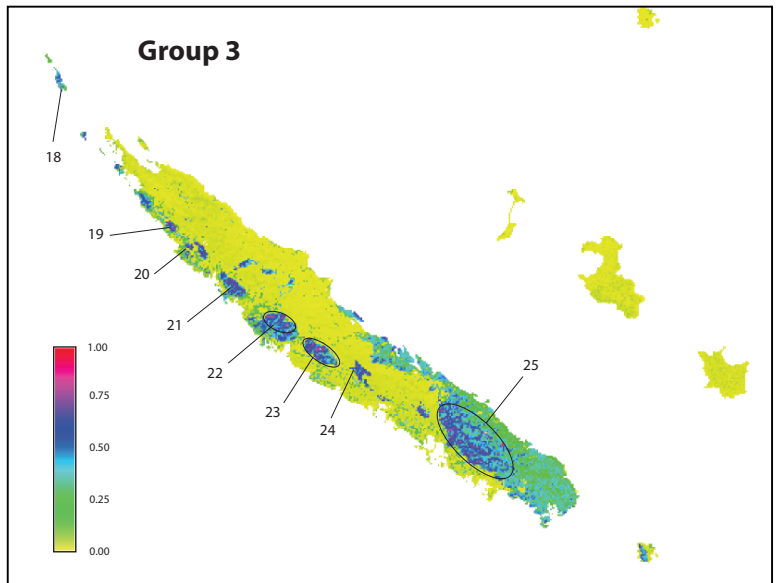
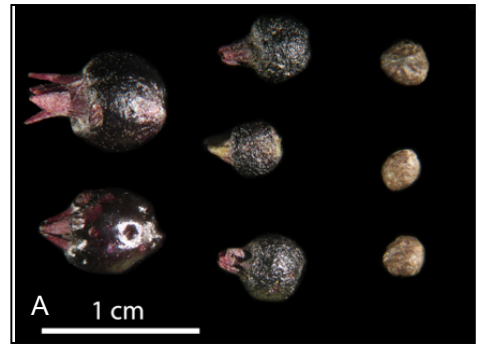
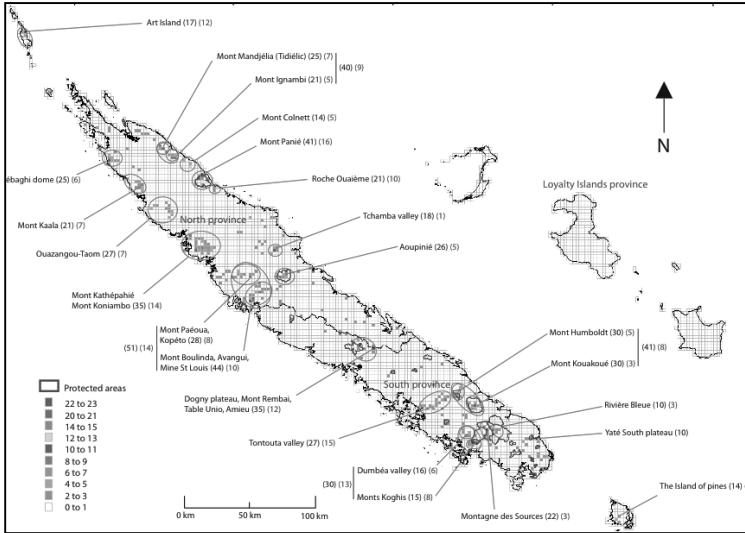
4: Smoke stimulates germination in two divergent Gondwanan species (*Hibbertia pancheri* and *Scaevola montana*) endemic to the biodiversity hotspot of New Caledonia.

(Adrien S. Wulff, Shane R. Turner, Bruno Fogliani and Laurent L'Huillier, 2012. *Seed Science Research*).

5: Ten nuclear microsatellites markers cross-amplifying in *Scaevola montana* and *S. coccinea* (Goodeniaceae), a locally common and a narrow endemic plant species of ultramafic scrublands in New Caledonia. (Adrien S. Wulff, Peter M. Hollingsworth, Johannes Haugstetter, Marie Piquet, Laurent L'Huillier and Bruno Fogliani, 2012. *Conservation Genetics Ressources*).

6: Conservation genetics of a locally common and a narrow-range endemic plant species from the genus *Scaevola* (Goodeniaceae) in the global biodiversity hotspot of New Caledonia. (Adrien S. Wulff, Peter M. Hollingsworth, Marie Piquet, Antje Ahrends, Laurent L'Huillier and Bruno Fogliani, *in prep*)

7: Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie: Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration. (Laurent L'Huillier, Tanguy Jaffré, Adrien Wulff. 2010. Ed. IAC).



Une nouvelle espèce micro-endémique de *Scaevola* L. (Goodeniaceae) de Nouvelle-Calédonie en danger critique d'extinction

Adrien S. WULFF

Institut Agronomique Néo-Calédonien,
Axe II « Diversités biologique et fonctionnelle des écosystèmes »
boîte postale 73, 98890 Païta (Nouvelle-Calédonie)
et Université de la Nouvelle-Calédonie,
Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE-EA 4243),
boîte postale R4, 98851 Nouméa cedex (Nouvelle-Calédonie)
adrien.wulff@univ-nc.nc

Jérôme MUNZINGER

IRD, UMR AMAP, Laboratoire de Botanique
et d'Écologie Végétale Appliquées,
Herbarium NOU, 98848 Nouméa (Nouvelle-Calédonie)
et IRD, UMR AMAP,
F-34000 Montpellier (France)
jerome.munzinger@ird.fr

Wulff A. S. & Munzinger J. 2012. — Une nouvelle espèce micro-endémique de *Scaevola* L. (Goodeniaceae) de Nouvelle-Calédonie en danger critique d'extinction. *Adansonia*, sér. 3, 34 (1): 123-128. <http://dx.doi.org/10.5252/a2012n1a14>

RÉSUMÉ

Une espèce nouvelle endémique néo-calédonienne du genre pantropical *Scaevola* L., *S. barrierei* A.S.Wulff & Munzinger, sp. nov., est décrite. Elle pousse en maquis ouvert sur substrat ultramafique. Elle est caractérisée par ses feuilles coriaces, pubescentes sur la face abaxiale, ses fleurs jaunes dressées, pubescentes extérieurement. Cette espèce est considérée « en danger critique d'extinction » (CR) selon les Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN.

MOTS CLÉS

Goodeniaceae,
Scaevola,
Nouvelle-Calédonie,
statut de conservation,
espèce nouvelle.

ABSTRACT

A new narrow endemic endangered species of Scaevola (Goodeniaceae) from New Caledonia.
A new endemic species of the pantropical genus *Scaevola* L., *S. barrierei* A.S.Wulff & Munzinger, sp. nov. is described from New Caledonia. It grows in open shrub land on ultramafic substrate. It is characterized by its coriaceous and pubescent leaves on the abaxial side and its raised yellow flowers, pubescent on the exterior. This species is preliminarily assigned as “critically endangered” (CR) following IUCN Red List Categories and Criteria.

KEY WORDS
Goodeniaceae,
Scaevola,
New Caledonia,
conservation status,
new species.

INTRODUCTION

La famille des Goodeniaceae R. Br. comprend entre 11 et 14 genres et de 300 à 400 espèces, se trouvant principalement en Australie et en Papouasie-Nouvelle-Guinée (Müller 1990; Carolin 1992). Cette famille a la particularité d’avoir des fleurs protandres, zygomorphes, présentant un tube incisé adaxialement. Le genre *Scaevola* L. comprendrait à lui seul *c.* 130 espèces, dont une quarantaine se trouvent en dehors de l’Australie, principale zone de spéciation du genre (Howarth *et al.* 2003). C’est le seul genre de la famille présent en Nouvelle-Calédonie, où neuf espèces sont signalées (Müller 1990), dont six endémiques et trois indigènes (Morat *et al.* in press). Il y est représenté par trois lignées (Howarth *et al.* 2003), à savoir *S. beckii* Zahlbr. (sect. *Xerocarpa* subsect. *Biloculatae* ser. *Globuliferae*), *S. sericea* Vahl (syn. *S. taccada* (Gaertn.) Roxb., sect. *Scaevola*), une espèce très largement distribuée dans la ceinture intertropicale, et un dernier groupe constitué de toutes les autres espèces présentes sur le territoire (*S. balansae* Guillaumin, *S. coccinea* Däniker, *S. cylindrica* Schltr. & K. Krause, *S. erosa* Guillaumin ex I.H.Müller, *S. macropyrena* I.H.Müller, *S. montana* Labill., et *S. racemigera* Däniker). Ces espèces sont caractérisées par des fleurs de petite taille (tube de 5 à 11 mm de longueur) de couleur blanche à bleu clair, à l’exception de *S. coccinea* Däniker, espèce micro-endémique de la vallée de la Tontouta, caractérisée par des fleurs jaunes de grande taille pour le genre (tube de 17-20 mm). Une nouvelle espèce de ce genre présentant des fleurs de couleur jaune, se développant uniquement sur le massif du Kopéto (Fig. 1), est décrite. Ses affinités et particularités morphologiques,

ainsi que son statut de conservation, sont discutés. Une modification de la clé actuelle de détermination des espèces du genre *Scaevola* en Nouvelle-Calédonie est proposée. Une discussion sur le caractère micro-endémique de certaines espèces de la zone complète cette description.

SYSTÉMATIQUE

Family GOODENIACEAE R. Br.
Genus *Scaevola* L.

Scaevola barrierei
A.S.Wulff & Munzinger, sp. nov.
(Fig. 2)

Species haec Scaevolae coccineae Däniker affinis sed floribus luteis, calycis lobis longioribus linearibusque, corollae lobis intus glabris, fructibus carnosus breviter pilosis praecipue differt.

TYPUS. — **Nouvelle-Calédonie.** Sud-ouest du Massif de Kopéto, Zone Iris Païdi, maquis arbustif sur péridotite altérée, 21°10’39”S, 164°59’50”E, 780 m, 23.XII.2010, fl. & fr., *Wulff* 2 (holo-, P!; iso-, NOU! [NOU053823]).

PARATYPI. — **Nouvelle-Calédonie.** Sud-ouest du Massif de Kopéto, Zone Iris Païdi, maquis arbustif sur péridotite altérée, 21°10’39”S, 164°59’50”E, 780 m, IX.2009, fl., *Fambart-Tinel* (leg. R. Barrière) 216 (NOU! [NOU051008]); loc. cit., 02.XII.2009, fl., *Wulff* 1 (NOU! [NOU053822]).

DISTRIBUTION. — Cette espèce endémique de la Nouvelle-Calédonie se retrouve uniquement sur le massif du Kopéto (Fig. 1).

PHÉNOLOGIE. — Cette espèce fleurit entre octobre et novembre, la fructification se situe entre novembre et décembre.

HABITAT. — Cette espèce se développe dans un maquis ligno-herbacé sur sol ferrallitique ferritique remanié par érosion sur pente.

ÉTYMOLOGIE. — Cette espèce est dédiée à Romain Barrière, qui en a récolté le premier échantillon et signalé qu'il pouvait s'agir d'une espèce non décrite.

STATUT DE CONSERVATION. — Avec une zone d'occupation de 4 km² et une seule sous-population connue de 400 m² contenant une cinquantaine d'individus, *S. barrierei* sp. nov. est provisoirement considéré comme « en danger critique d'extinction » (CR 2ab(i); D) selon les critères des catégories de la Liste rouge des espèces de l'IUCN (2001).

MODIFICATION DE LA CLEF DE DÉTERMINATION DU GENRE *SCAEOVOLA* L.
DE NOUVELLE-CALÉDONIE (MÜLLER 1990), POUR Y INCLURE *S. BARRIEREI* SP. NOV.

6. Arbrisseau dressé dépassant 50 cm. Fleurs pédicellées, solitaires ou en cymes 7
— Sous-arbrisseau rampant, c. 20 cm de hauteur. Fleurs de 9-10 mm, subsessiles, en cymes spiciformes *S. racemigera* Däniker
7. Lobes de la corolle intérieurement laineux, sépales de 2-3 mm, limbe de 4-10 × 1-2,5 cm *S. coccinea* Däniker
— Lobes de la corolle intérieurement glabres, sépales de 6-10 mm, limbe de 2-4,5 × 0,5-1,5 cm *S. barrierei* A.S.Wulff & Munzinger, sp. nov.

DESCRIPTION

Arbrisseau dressé, de 0,5-1,5 m; écorce gris brunâtre; rameaux glabres ou à pubescence soyeuse. Feuilles coriaces, épaisses, sub-sessiles, limbe ovale à spatulé, de 2-4,5 × 0,5-1,5 cm, à base atténuée, à sommet acuminé à obtus, à marge révoluée, entière à dentée sur la ½ partie supérieure, pubescente sur la face abaxiale, nervation non visible. Inflorescence axillaire, fleur solitaire ou fascicule de 2-3 fleurs, bractées étroitement lancéolées, pubescentes, 7 mm; pédicelle de 4 mm, pubescents. Sépales linéaires, 6-10 mm, pubescents. Tube 18-22 × 4,5 mm, pubescent à l'intérieur. Pétales jaune clair, longs de 30-36 mm, extérieurement pubescents, intérieurement glabres; lobes linéaires, 12-14 × 2,5-3 mm, non ailés, carénés. Étamines, 13-16 mm, anthères oblongues, c. 3 mm, à sommet tronqué; filet, c. 12 mm. Ovaire obconique, c. 3 mm, pubescent, biloculaire, avec un ovule par loge; style cylindrique, c. 37 mm, dépassant la corolle, garni de poils sauf à l'extrémité, stigmate tronqué, indusie lâchement pileuse. Fruit obconique de 9-9,5 × 6-7 mm, de couleur verte, pubescent, mésocarpe charnu; noyau pyriforme, de 4 × 5 mm, à sommet arrondi, à base pointue, à surface verruqueuse. Graines 2, pyriformes et aplaties, de 2,5 × 3 mm.

REMARQUES

La nouvelle espèce se rapproche de *Scaevola coccinea* Däniker au point de vue de la structure florale; toutefois, des différences importantes sont observables, justifiant la description d'une nouvelle espèce. Les fruits échantillonnés de cette espèce sont de couleur verte, alors que les *Scaevola* L. à fruit charnu présentent une pulpe bleu foncé. On peut se demander si c'est la couleur du fruit à maturité sachant que le mésocarpe est bien charnu et l'endocarpe bien formé. Des observations ultérieures devront être menées afin d'identifier la couleur des fruits à maturité. Les *Scaevola* de la section *Scaevola* à fruit charnu présentent une dispersion ornithochore (pers. obs.).

DISCUSSION

La flore sur substrat ultramafique est la plus riche et la plus originale en Nouvelle-Calédonie (Jaffré *et al.* 2012). Parmi celle-ci, la présence d'espèces micro-endémiques rehausse sa valeur patrimoniale, surtout dans une démarche de limitation des phénomènes d'érosion de la biodiversité. Ce micro-endémisme particulier à la Nouvelle-Calédonie a déjà été mis en

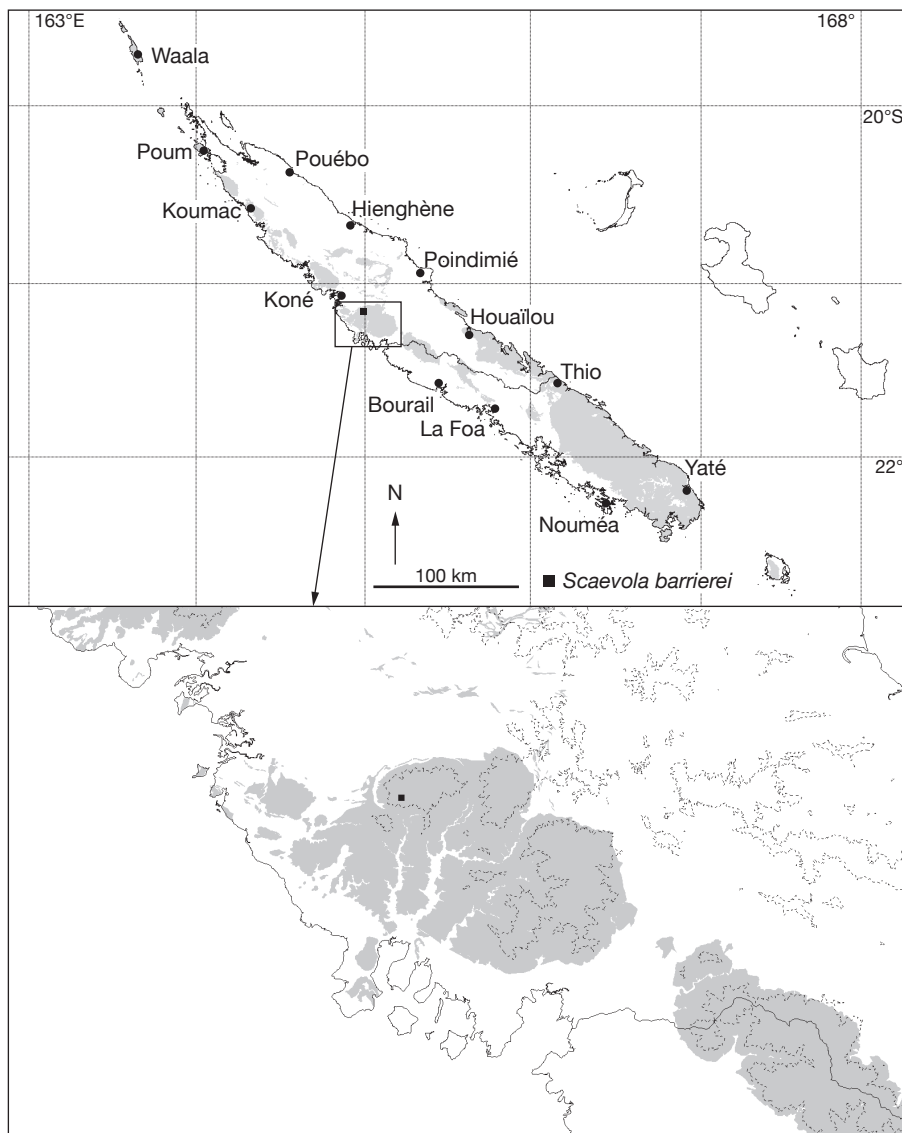


FIG. 1. — Carte de la Nouvelle-Calédonie avec la distribution de *Scaevola barrieri* A.S.Wulff & Munzinger, sp. nov. Les zones grisées correspondent aux substrats ultramafiques. La ligne médiane sur la Grande Terre figure la limite administrative entre la province Nord et la province Sud. Sur l'agrandissement le trait pointillé indique la courbe altimétrique des 500 m.

évidence par différents auteurs (Bradford & Jaffré 2004; Munzinger *et al.* 2008; Pillon *et al.* 2008). La nouvelle espèce décrite, uniquement observée sur le massif du Kopéto, présente une distribution extrêmement restreinte. Plusieurs espèces, strictement inféodées au complexe des massifs du Kopéto-

Paéoua-Boulinda sont aussi dans cette situation telles que *Neoschmidia calycina* T.G.Hartley (Hartley 2003), *Maesa jaffrei* M.Schmid (Schmid 2006), *Rapanea boulindaensis* M.Schmid (Schmid 2009) ainsi que deux espèces de *Thiollierea* Montrouz., *T. rigaultii* et *T. dagostini* (Barrabé *et al.* 2011).



FIG. 2. — *Scaevola barrierei* A.S.Wulff & Munzinger, sp. nov.: A, rameau; B, fleur; C, fruit; D, endocarpe. D'après Wulff 2. Dessins de A. S. Wulff. Échelles: A, 1 cm; B, D, 1 mm; C, 1,5 cm.

Ces taxons nécessitent des programmes d'étude et de conservation afin de gérer leurs populations et de permettre leur pérennisation surtout si leur zone d'occurrence coïncide avec des zones impactées par l'extraction de minerais saprolitiques. Les dégâts occasionnés par cette activité nécessitent de mettre en place des programmes de restauration et de conservation réfléchis de la flore, au niveau de chaque massif, afin de conserver l'intégrité de la richesse spécifique mais aussi les particularités populationnelles des massifs (L'Huillier *et al.* 2010). La découverte de cette nouvelle espèce montre que les massifs du nord-ouest de la Nouvelle-Calédonie restent encore imparfaitement connus.

Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements à Jean-Marie Veillon pour ses précieux conseils et la diagnose latine ainsi qu'à Xavier Arcas pour la réalisation de la carte de répartition de l'espèce. Nous souhaitons aussi remercier les relecteurs Martin W. Callmander, Ailsa Holland et Valéry Malécot pour leurs remarques pertinentes.

RÉFÉRENCES

- BARRABÉ L., MOULY A. & MUNZINGER J. 2011. — Deux espèces nouvelles de *Thiollierea* (Rubiaceae) restreintes aux sols hypermagnésiens du massif du Boulinda (Nouvelle-Calédonie). *Adansonia*, sér. 3, 33 (1): 135-148. <http://dx.doi.org/10.5252/a2011n1a9>
- BRADFORD J. & JAFFRÉ T. 2004. — Plant species microendemism and conservation of montane maquis in New Caledonia: two new species of *Pancheria* (Cunoniaceae) from Roche Ouaième. *Biodiversity and Conservation* 13: 2253-2273.
- HARTLEY T. G. 2003. — *Neoschmidia*, a new genus of Rutaceae from New Caledonia. *Adansonia*, sér. 3, 25 (1): 7-12.
- HOWARTH D. G., GUSTAFSSON M. H. G., BAUM D. A. & MOTLEY T. J. 2003. — Phylogenetics of the genus *Scaevola* (Goodeniaceae): implication for dispersal patterns across the Pacific Basin and colonization of the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany* 90: 915-923.
- IUCN 2001. — *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission, IUCN, Gland, Cambridge, ii + 30 p.
- JAFFRÉ T., RIGAUT F., DAGOSTINI G., FAMBART-TINEL J. & MUNZINGER J. 2012. — *Contribution des différentes unités de végétation à la richesse et à l'originalité de la flore de la Nouvelle-Calédonie*. Institut de recherche pour le Développement, Nouméa. <http://www.botanique.nc/la-vegetation/les-formationen-vegetales>
- L'HUILLIER L., JAFFRÉ T. & WULFF A. 2010. — *Mines et environnement en Nouvelle-Calédonie: les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration*. Éditions IAC, Nouméa, 412 p.
- MORAT P., JAFFRÉ T., TRONCHET F., MUNZINGER J., PILLON Y., VEILLON J.-M. & CHAPOLIN M. in press. — The taxonomic reference base "FLORICAL" and characteristics of the native vascular flora of New Caledonia. *Adansonia*.
- MÜLLER I. 1990. — Goodeniaceae, in MORAT P. & MACKEE H. S. (éds), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*, vol. 16. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 87-118.
- MUNZINGER J., MCPHERSON G. & LOWRY II P. P. 2008. — A second species in the endemic New Caledonian genus *Gastrolepis* (Stemonuraceae) and its implications for the conservation status of high-altitude maquis vegetation: coherent application of the IUCN Red List criteria is urgently needed in New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 775-783.
- PILLON Y., HOPKINS H. C. & BRADFORD J. C. 2008. — Two new species of *Cunonia* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Kew Bulletin* 63: 419-431.
- SCHMID M. 2006. — Contribution à la connaissance des Myrsinaceae de Nouvelle-Calédonie. I. Le genre *Maesa* Forssk. *Adansonia*, sér. 3, 28 (1): 143-148.
- SCHMID M. 2009. — Contribution à la connaissance des Primulaceae (ex Myrsinaceae) de Nouvelle-Calédonie. II. Le genre *Rapanea* Aubl. *Adansonia*, sér. 3, 31 (2): 341-395. <http://dx.doi.org/10.5252/a2009n2a8>

Soumis le 3 avril 2011 ;
accepté le 12 septembre 2011.

Conservation priorities in a biodiversity hotspot: analysis of narrow endemic plant species in New Caledonia.

Adrien S. Wulff ^{1,2}; Peter M. Hollingsworth ³; Antje Ahrends ³; Tanguy Jaffré ⁴; Jean-Marie Veillon ⁴; Laurent L'Huillier ² and Bruno Fogliani ².

¹ Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC), Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE-EA 4243) B.P. R4, 98851 Nouméa Cedex, New Caledonia. adrien.wulff@univ-nc.nc.

² Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), Axe II "Diversités biologique et fonctionnelle des écosystèmes, BP 73 98890 Païta, New Caledonia. lhuillier@iac.nc, fogliani@iac.nc.

³ Royal Botanic Garden Edinburgh, 20a Inverleith Row, Edinburgh EH3 5LR, UK. P.Hollingsworth@rbge.ac.uk; A.Ahrends@rbge.ac.uk.

⁴ Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR AMAP, Laboratoire de botanique et d'Ecologie végétale appliquées, Herbarium NOU, 98848 Nouméa, New Caledonia. tanguy.jaffre@ird.fr.

Abstract

New Caledonia is a global biodiversity hotspot facing extreme environmental degradation. Given the urgent need for conservation prioritisation, we have made an assessment of the distribution of Narrow Endemic Species (NES) in the flora as a proxy for the identification of botanically important sites and species in need of conservation action. We assessed the distributional status of all angiosperm and gymnosperm species using data from taxonomic descriptions and herbarium samples. We characterised species as being NES if they occurred in 3 or fewer locations. In total, 635 of the 2930 assessed species were classed as NES, of which only 150 have been subjected to IUCN conservation assessment. As the distributional patterns of un-assessed species from one or two locations correspond well with assessed species which have been classified as Critically Endangered or Endangered respectively, we suggest that our distributional data can be used to prioritise species for IUCN assessment. We also used the distributional data to produce a map of "Hotspots of Plant Narrow Endemism" (HPNE). Combined, we used these data to evaluate the coincidence of NES with mining activities (a major source of threat on New Caledonia) and also areas of conservation protection. This is to identify species and locations in most urgent need of further conservation assessment and action. Finally, we grouped the NES based on the environments they occurred in and modelled the habitat distribution of these groups with a Maximum Entropy Species Distribution Model (MaxEnt). The NES were separable into three different groups based primarily on geological differences. The

distribution of the habitat types for each group coincide partially with the HPNE described above, but also indicates some areas which have high habitat suitability but few recorded NES. Some of these areas may represent under-sampled hotspots of narrow endemism and are priorities for further field work.

Keywords: IUCN red-list, narrow endemic species, New Caledonia, nickel mining, ultramafic substrates, MaxEnt, biodiversity hotspot.

Introduction:

New Caledonia is a global biodiversity hotspot [1,2] and contains some 3371 native species of vascular plants, of which 74% are considered endemic [3]. This exceptional floristic diversity is threatened by accelerating economic development, mainly based on mining and metal processing activities [4]. Increasing human disturbances such as open-cast mining [5], fires [6], along with urbanisation and exotic species introductions [7,8] have led to a reduction of 75% of the original vegetation cover since the arrival of man 3500 years ago [9,10]. Establishment of conservation priorities in light of this environmental degradation requires sound knowledge on the distribution of plant biodiversity.

IUCN assessments form a major reference for the assessment of conservation status worldwide and have become a “powerful tool for conservation planning, management, monitoring and decision making” [11]. Local stakeholders use these assessments to establish lists of protected species on their territory, which take into account factors such as population size, growth rate, population fluctuations, habitat fragmentation and range size [12]. However, one of the difficulties of these assessments is that they are time consuming and require data that are not always available. Typically this involves obtaining information on contemporary population sizes or temporal changes in abundance, range or habitat quality. Because of this, Red Lists in tropical countries are known to be incomplete; therefore it’s difficult to estimate the number of truly threatened plant species at a global scale [13]. As a more immediate method of identifying species and areas of high conservation priority in New Caledonia, we have investigated the frequency and distribution of “narrow endemic species” (NES). These are species “that occur in one or a few small populations and hence are confined to a single domain or to a few localities” [14]. Our rationale is not to circumvent the Red-List process; rather it is to provide a first-pass floristic scale assessment of where the conservation issues are most likely to be concentrated. We focus on Narrow Endemic Species, as they are inherently vulnerable due to their limited distributions in a country with high levels of environmental degradation. This assessment of NES can then be used to target further more detailed conservation assessments on individual species and sites in the context of the IUCN red-list framework.

The use of herbarium records to obtain distributional data for rare or narrowly distributed species has already been identified as being useful in accelerating the establishment of conservation assessments [15] and for prioritizing conservation actions providing collection effort is taken into consideration [16]. We have adopted this approach for the flora of New Caledonia, focusing on distributional records of endemic angiosperm and gymnosperm species. This type of approach using available, but essentially *ad hoc* distributional data rather than *de novo* systematic sampling, has the limitation that under-

sampled areas will obviously not register as important for conservation. This is pertinent in a country like New Caledonia in which some mountain ranges are difficult to access. In order to enhance our understanding of the 'true' distribution of narrow endemic species across New Caledonia, we have also used a modelling approach based on the distribution of ecological niches [17] to predict the distribution of the habitat of ecologically distinct groups of narrow endemic species.

Specifically, we tackle the following questions:

- 1) Using distributional data from herbarium specimens and taxonomic accounts:
 - I. How many species in the New Caledonian flora can be classified as narrow endemic species, and which species are these?
 - II. How many of these NES have IUCN conservation status?
 - III. For those species with IUCN conservation status, does their conservation status relate to their distributions, and if so, are there other currently 'IUCN un-assessed' species in the flora with similar distributions which warrant urgent conservation assessment?
 - IV. Where are the Hotspots of Plant Narrow Endemism (HPNE) in New Caledonia?
 - V. How well protected are NES and HPNE under existing conservation legislation?
 - VI. To what extent do mining activities in New Caledonia represent a threat to NES and to HPNE?
 - VII. Which are the NES and HPNE with least conservation protection and greatest threat from mining (e.g. the imminent 'botanical car-crashes')?
- 2) If the distribution of NES is modelled, does this provide additional insights into their occurrence and conservation needs?, specifically
 - I. Are there ecologically distinct groups within the community of NES in New Caledonia?
 - II. If so, what is the geographical distribution of the habitat that these groups occupy?
 - III. Are there areas in New Caledonia which are identified as ecologically suitable for NES which might shelter currently unrecorded communities of NES?

Methods:

Data recording

We reviewed taxonomic descriptions and distributional data of all angiosperm and gymnosperm plant species (pteridophytes were discarded due to a shortage of distributional data and recent taxonomic revisions). This review used 25 volumes of “La Flore de Nouvelle-Calédonie” including 54 families of angiosperms and 5 families of gymnosperms and other taxonomic references (See Appendix 1). Distributional data were collected from the literature and from locality information on herbarium specimens from the IRD Nouméa (NOU) using the “Virot” database, Paris (P) and Zurich (Z) herbaria (the latter two were consulted through their websites (<http://coldb.mnhn.fr/> and <http://www.zuerich-herbarien.ethz.ch>)). The geographical coordinates (and their precision) of the numerous samples collected by H.S. MacKee (the most prolific New Caledonian plant collector) were obtained through a website dedicated to this collector (<http://phanero.novcal.free.fr>). Records also include unpublished personal communications on the description and distribution of species from different taxonomic specialists in charge of the revision of a family or a genus belonging to the New Caledonian flora: Pandanaceae (M. Callmander), Araliaceae and Myodocarpaceae (P.P. Lowry) and *Psychotria* Rubiaceae (L. Barrabé). The data collection ended in March 2011. Taxonomic groups that have not been subject to a recent revision, and which we considered the state of knowledge too limited were excluded. This involves the following families Clusiaceae, Eriocaulaceae, Gesneriaceae, Moraceae, Smilacaceae, Thymeliaceae, Xanthorrhoeaceae and the genera *Cyclophyllum* (Rubiaceae), *Desmodium* (Fabaceae), *Freycineta* (Pandanaceae), *Geniostoma* (Loganiaceae), *Piliocalyx* (Myrtaceae). In total, we included 2930 (86.9%) of the 3371 native species in the New Caledonian flora [3] in our assessment.

Assessment of sampling bias

Prior to further analyses, we checked for obvious bias in our data attributable to differential sampling effort. It was impossible to determine total sampling effort that has occurred in New Caledonia between the 18th century and now. Therefore, as a method of determining if the number of NES was correlated with sampling effort, we used the total data set of the collections of H. S. MacKee and we related it to the number of NES that he had found. For each cell of 2km × 2km we established the number of sampling trips that occurred and the number of NES found by this collector and tested for a relationship using Pearson's correlation coefficient, implemented in “R” [18]. We also tested how representative the sampling effort of MacKee is, in terms of the total number of samples of the New Caledonian flora in the Nouméa, Paris and Zurich herbaria. H. S. MacKee undertook more than 1600

collecting trips in New Caledonia. The correlation coefficient between sampling effort and number of NES per cell was very low ($R = 0.117$). The samples of MacKee represent 30.3% ($n = 18565$) of the total number of samples of the New Caledonian flora at the Nouméa herbarium, 27.4% ($n = 14592$) at the Paris herbarium and 9.9% ($n = 1867$) at the Zurich herbarium (a total of 27% of the records in the current study). In terms of species, 75.2% of the species in New Caledonia were collected at least once by MacKee and deposited at the Noumea herbarium. We conclude from this, that although some degree of recording bias in data of this type must be inevitable, that there is at least no markedly obvious bias in terms of sample effort and the recorded distribution of NES, for the component of our data in which this can reasonably be tested. Further exploration of the likelihood of some areas being under-recorded is undertaken in the species distribution model component of this paper.

Analysis of NES from observed distributional data

We divided NES into three groups according to their range: narrow endemic species restricted to one location (NES 1 = sample positions are separated by less than 10km), narrow endemics of two locations (NES 2 = not more than two sample positions separated by more than 10km) and narrow endemic species restricted to 3 different locations (NES 3 = not more than three sample positions separated by more than 10km). We recorded the number of species, which fell into each of these three categories. This definition of NES focuses on distributional discontinuities. There are a small number of cases where NES have a continuous distribution of records across a large area which become classified as a single site on account of the absence of a distributional discontinuity.

The IUCN status was recorded for each NES using the IUCN Red List website (www.iucnredlist.org). For the IUCN categories that were relevant to the dataset (extinct (EX), critically endangered (CR), endangered (EN), vulnerable (VU), lower risk (LR), near threatened (NT) and least concern (LC), we recorded which criterion was used for making the assessment (A – Declining populations, B – Geographic range size, and fragmentation, decline or fluctuations, C – Small population size, and fragmentation, D – Very small population or very restricted distribution, E – Quantitative analysis of extinction risk). We also recorded the number of species, which do not have an IUCN classification, and whether this was because they were ‘data deficient’ or whether they had simply not been assessed.

To relate IUCN status with distributional data we calculated the area of occupancy (AOO) and the area of occurrence (EOO) of each NES, according to IUCN guidelines [12] using Mapinfo 10.5 when precise distributional data was available. These data allow us to compare distributional trends between NES with and without IUCN status. For each of the higher risk IUCN categories (CR, EN and VU) we correlated species with IUCN assessments

against those NES 1, 2, & 3 species, which lack an IUCN assessment. This was to establish whether there are groups of un-assessed species, which show similar distributional patterns to known high-risk species. This was undertaken with a Pearson's correlation coefficient.

To identify areas with high density of NES, we applied a grid of cells measuring 4km² (2x2km) on the map of New Caledonia. For each type of narrow endemism (NES 1, NES 2, NES 3) the number of species occurring in a cell was identified. In this study, although we map all NES, we define a HPNE as where a total number > 7 NES occur in a cell of 4km² (under this value the number of HPNE were too numerous to be detailed, they are however shown on our HPNE map). To relate these HPNEs to known geographical features, like named mountains or valleys, we recorded the total number of narrow endemic species and the number of NES 1 that occurred within the cells that make up these named features. In the case of isolated massifs this is relatively straightforward to do. However, in the continuous mountain systems in the south of New Caledonia, there is no consistent topographical rule set for placing hard boundaries. In these cases we subjectively allocated records at the boundary of interconnected mountains or valleys based on the best available data.

To establish the degree to which NES are protected by current conservation legislation, we used the lists of protected species in the South and the North provinces of New Caledonia [19,20], which takes into consideration IUCN and also CITES status, and we also looked at the occurrence of these NES and of HPNE in the list of protected areas in New Caledonia [21]. We recorded which NES and HPNE were covered by species-based and area-based conservation protection. We also recorded for each species, the proportion of records which were within protected areas.

We then used maps of areas that have been impacted by mining activities [22] to establish which NES and HPNE were threatened by mining. We identified the proportion of records for a given species that are from a mining site, and which HPNE were on or adjacent to mining sites.

Based on the preceding analyses we compiled a list of the most threatened species and important conservation areas for the New Caledonian flora. This was based on the number of NES not protected by local legislation, and the extent of threat from mining activities. In particular, we flag up NES and HPNE where conservation protection is low, and risk from mining activities is high.

Analysis of Environmental data for distributional modelling of NES

We extracted topographic, climatic and substrate related environmental variables which are thought to be directly or indirectly related to the distribution of plant species in New

Caledonia. Precipitation and temperature appear to be the most relevant environmental variable according to other species modelling studies in New Caledonia [23,24]. We included geology due to the hypothesised importance of substrate in plant communities [25] and in underpinning species radiations in New Caledonia [26].

For the topographic variables we used elevation based on the SRTM digital elevation model [27] with a resolution of 3 arc seconds (~90 m). We also derived slope gradient from this high resolution model using a function implemented in GRASS GIS [28]. With respect to climatic variables, for mean annual temperature we used global interpolated climate surfaces based on weather station data from 1950-2000 ("WorldClim", [29]) at a resolution of 30 arc seconds (~1 km). For precipitation we interpolated average mean monthly rainfall (over a period of 10 years from 1991 – 2000) from 121 weather stations using two different methods: (1) trivariate thin-plate splines based on x and y coordinates and elevation, implemented in GRASS GIS [30]; and (2) AURELHY (Analyse Utilisant le RELief pour l'HYdrométéorologie) – a method designed by Météo France [31] currently under development as a package for R [32]. The AURELHY method consists of 2 steps: first, the topography of the landscape is described at a range of scales by means of a Principal Component Analysis. Second, the weather station data are modelled using their x and y coordinates and the principal components as explanatory variables in a linear model whereby the residuals are krigged. We used the 90 m resolution SRTM data for topography and derived the interpolation at a resolution of 1 km. Due to the linear nature of the model some overshoots were produced, and the predictions were truncated at 4900 mm in 0.2% of the cells. A jack-knifing procedure showed that the AURELHY method provided a closer fit to the weather station data than the thin-plate spline interpolation, and our AURELHY interpolation also captured regional precipitation patterns better than the WorldClim and the downscaled TRMM 2B31 (atmospheric rainfall remotely sensed between 1997-2006; [33]) datasets. Consequently the AURELHY rainfall layer was used in all subsequent analyses. For geology we used a detailed and precise vector map (1:50 000) [34] and assigned the original geology categories to 4 different groups that are thought to be of importance for plant distributions: ultramafic, volcano-sedimentary, limestone, and riverbanks/anthropic formations.

Developing a distribution model for groups of Narrow Endemic Species

The data analysis consisted of two steps: (1) searching for ecological groups among the NES with apparent similar habitat/environmental requirements, and (2) modelling the distribution of these groups.

Grouping species based on environmental similarity

As not all of these species have precise locality information suitable for linking to environmental data, we subsampled the 552 species from which we have precise record data and used these in the current study. For each species, we calculated the overall mean of environmental variables from the locations at which a species occurred (altitude, slope, total annual rainfall and mean annual temperature). For the categorical variable geology we used the mode. Based on this information we derived a distance matrix between all species using Gower's distance (symmetric distance measure designed to work with mixed data). Subsequently, we used three methods to explore whether there are any obvious discontinuities (ecological groups) amongst the species, and what the optimal number of groups are: (1) Partitioning around medoids (PAM) using (a) the Calinski-Harabasz index (based on ratio of within- to between-group similarity), and (b) optimum average silhouette; (2) hierarchical clustering (HC) (average links); (3) Metric (MDS) and Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS). All analyses were done in "R" [18] using the libraries 'cluster' [35], 'vegan' [36] and 'fpc' [37]. The number of species of each family within ecological groups were recorded and we tested if there was a relationship using Pearson's correlation coefficient, implemented in "R" [18].

Modelling the potential distribution of ecologically distinct groups of NES

Species Distribution Models (SDM) combine distributional data with environmental data from Geographical Information Systems (here altitude, slope gradient, rainfall, temperature and geology) to predict the distribution of suitable habitat for the target taxon. Typically SDM model single species but here we modelled the distribution of habitat for ecologically distinct groups of NES. There is a risk that modelling groups instead of single species leads to over- or under-predictions of the extent of suitable habitat (depending on the shape of the environmental response curves of the individual species). However, this approach was necessary as the vast majority of the NES under consideration do not have sufficient presence records to be modelled on their own. The risk of unrepresentative predictions was reduced by working with ecologically distinct groups and cross-validating the results.

We removed duplicate records of individuals of the same species but not duplicate records of different species in any given grid cell. This means that the model results were weighted towards environmental conditions in cells with a high species richness of NES, thus HPNE. Very similar results were obtained, when we ran the model in a binary fashion, with presence/absence of NES per grid square, indicating the robustness of the model to variation in input data. The model algorithm used was MaxEnt [38], an SDM method from presence-only records, which has consistently performed well in cross-model comparisons [39].

MaxEnt calculates the probability of occurrence (or more specifically the degree of habitat suitability) based on the density of the environmental covariates at the presence sites, and their density in the entire study area (background data). It searches for the solution that has maximum entropy (i.e. is closest to a null model whereby a species/species group has no environmental preferences), subject to the constraint that the means of the environmental covariates at sites that are predicted to have a high suitability are close to the means across the observed presence locations [40]. We allowed for transformations of, and simple interactions between, the covariates by enabling “auto-features”, and we set aside 25% of the data as test data. The input data consisted of 86, 290 and 516 presence records for groups 1, 2 and 3 respectively (three ecologically distinct groups detected in the preceding analyses and described in the results section), and we modelled at a 1 km resolution.

Comparing HPNE from distributional data with the distributions of NES predicted from the model

To identify areas that might shelter high densities of NES that weren't identified based on distributional data alone, we compared the distribution of HPNE with high probabilities of occurrence for each map obtained with MaxEnt.

Results:

Analysis of distributional data

Levels of narrow endemism in the New Caledonian flora and its relationship to IUCN classifications

Analysis of the New Caledonian flora showed that 309 species are recorded from only 1 location, 193 species from only 2 locations and 133 species from 3 locations. In total 21.7% of the examined component of the flora are classified as NES (635/2930 assessed species; Appendix 2). The vast majority of these species lack a formal IUCN conservation assessment (485/635 species). None are listed as data deficient; they have simply not been assessed at all. Of the 23.7% of NES which have had a formal IUCN assessment:

- 0.5% (3 species) are considered as EX (1 of each NES 1, 2, 3)
- 4.7% (30 spp) as CR (6% (19) for NES 1, 5% (10) for NES 2, 1% (1) for NES 3)
- 7.4% (47 spp) as EN (7% (21) for NES 1, 9% (18) for NES 2, 6% (8) for NES 3)
- 8.6% (55 spp) as VU (8% (26) for NES 1, 7% (13) for NES 2, 12% (16) for NES 3)
- 2.4% (15 spp) as LR (0.6% (2) for NES 1, 3.1% (6) for NES 2, 5.3% (7) for NES 3)
- 0.2% (1 spp) as NT (0.3% (1) for NES 1)

Of the species classified as CR, 13 (43%) were classified using criteria which place a heavy weighting on distributional area (13 spp criterion B), for EN there are 43 (91%; 43 spp classed by criterion B) and VU there are 42 spp (76%; 26 spp B & 16 spp D2).

Considering the Area of Occupancy (Fig. 1), the frequency distribution of NES classified as CR match well the distributional data of the single site NES ($R = 0.979$, $p < 0.001$). Likewise for the NES found at two sites (NES 2), the frequency distribution of their distributional data shows some concordance with those of NES with EN status ($R = 0.641$, $p < 0.05$). For NES recorded from three localities (NES 3) no significant correlation is observed with IUCN status (CR: $R = -0.141$, $p > 0.05$; EN: $R = 0.576$, $p > 0.05$; VU, $R = 0.577$, $p > 0.05$). Regarding the Area of Occurrence (Fig. 1), discrimination is confounded due to the excess of data points in the smallest area of occurrence category (50 km^2), resulting in J-shaped frequency distributions. Thus NES 1 had trends similar to CR, EN and VU (respectively $R = 0.998$, $p < 0.001$; $R = 0.958$, $p < 0.001$; $R = 0.919$, $p < 0.01$). Likewise NES 2 are similar to species classified as CR, EN and VU (respectively $R = 0.991$, $p < 0.001$; $R = 0.982$, $p < 0.001$; $R = 0.948$, $p < 0.01$). For NES 3, no correlation is obvious with IUCN status (CR: $R = -0.083$, $p > 0.05$; EN: $R = -0.039$, $p > 0.05$; VU: $R = 0.038$, $p > 0.05$). Exploration of different 'bin' sizes, including splitting the smallest size category did not alter these findings.

Hotspots of Narrow Endemic Species

A map of HPNE (4 km^2 with >7 NES) was produced (Fig. 2) and is summarised in tabular form in Table 1. More HPNE occur in the North province than in the South province (26 versus 10). Regarding the total number of NES (e.g. combining NES 1, 2 & 3), the highest numbers per 4 km^2 cell are found on Mont Panié, Mont Kouakoué, Mont Humboldt, and Mont Mandjelia (all these HPNE, except the last one, are located in protected areas referring to category 1b of the IUCN [41]). In the North, 14 HPNE are found on volcano-sedimentary substrates, 11 HPNE are found on ultramafic substrates and one is considered to be located on ultramafic and volcano-sedimentary substrate at the Tchamba valley. Apart from Mont Panié and Aoupinié, all the other HPNE in the North province are not protected. In the South province, most of the HPNE are found on ultramafic substrate except for the "Dogny plateau". The Tontouta and the Dumbéa valley (ultramafic substrate) and the "Dogny plateau" (volcano-sedimentary substrate) are the only ones not protected by local legislation.

There is a small difference in terms of the importance of areas for the various classes of narrow endemism. The map and table summarise HPNE containing more than 7 NES when *all* NES are considered. When only NES 1 species are considered, the leading HPNE are Art Island, Mont Panié, Roche Ouaième and Monts Koghis (of which Art Island has a substantially lower ranking compared to when all NES are considered). For only NES 2, the

most important sites are Mont Kouakoué, Mont Humboldt and Mont Mandjelia and for only NES 3 they are Mont Panié and Kouakoué (all high ranking sites in the *all* NES analysis).

When summing the number of NES per named geographical feature, Mont Boulinda/Avangui scores the highest richness in front of Mont Panié, Mont Kouakoué/Mont Humboldt and Mont Mandjelia/Mont Ignambi. In addition, the cumulative records for the Mont Koniambo/Mont Kathépahié massif and the Dogny/Remabai/Amieu/Unio area also contain >30 NES species. For NES 1 species only, Mt Panié is the top ranking site, followed by the Tontouta valley, the Mont Boulinda/Kopéto/Mont Paéoua, the Mont Koniambo/Mont Kathépahié massif, the Dogny/Remabai/Amieu/Unio area, and Art Island (Fig. 2). No HPNE were found in the Loyalty Islands.

Conservation protection of NES

An evaluation of the conservation status of NES species showed that in the South province 126 species of angiosperm and gymnosperm are on the list of protected species (and listed at the species level), and 105 of these (83%) are NES (57 NES 1, 30 NES 2 and 18 NES 3). In the North province, 268 species are listed at the species level, and 148 of these (55%) are NES (67 NES 1, 49 NES 2 and 32 NES 3). Overall, 32% (206) of NES have some level of species-based conservation protection. In terms of protected areas, 74% (473) of species have no records from protected areas, and a further 7% (46) of species have >50% of their records outside protected areas. In total, 306 NES have no protection, either under species-based, or area-based measures.

Of the 36 HPNE identified in this study, only 13 are in protected areas. These protected HPNE are mainly located on volcanic sedimentary substrates (8) and ultramafic substrates (5).

Mining threats to NES

In terms of the impact of mining activities, nearly 1/3 of NES (30%) have at least one record located in an impacted area (24.3% (75) for NES 1, 28.9% (56) for NES 2, 44% (59) for NES 3), and 56 species (9%) have all of their records in a mining impacted area. For only the species on ultramafic substrates, this value exceeds 50 % of the species (190) with at least one impacted site (41% for NES 1, 50% for NES 2, 73% for NES 3). A third of all HPNE (12) are impacted by mining activities. These areas are not protected by local legislation and they are all located on ultramafic substrate (see Table 1).

Appendix 2 lists the NES, unprotected by local legislation, from which all of their recorded locations are in areas impacted by mining (37 NES in total (6%), 27 NES 1 (9%), 6 NES 2 (3%), 4 NES 3 (3%)), or where at least 50% of their recorded locations are impacted

by mining (38 NES in total (6%), 9 NES 1 (3%), 12 NES 2 (6%), 17 NES 3 (13%)). These 75 species are highlighted as being of the highest conservation concern.

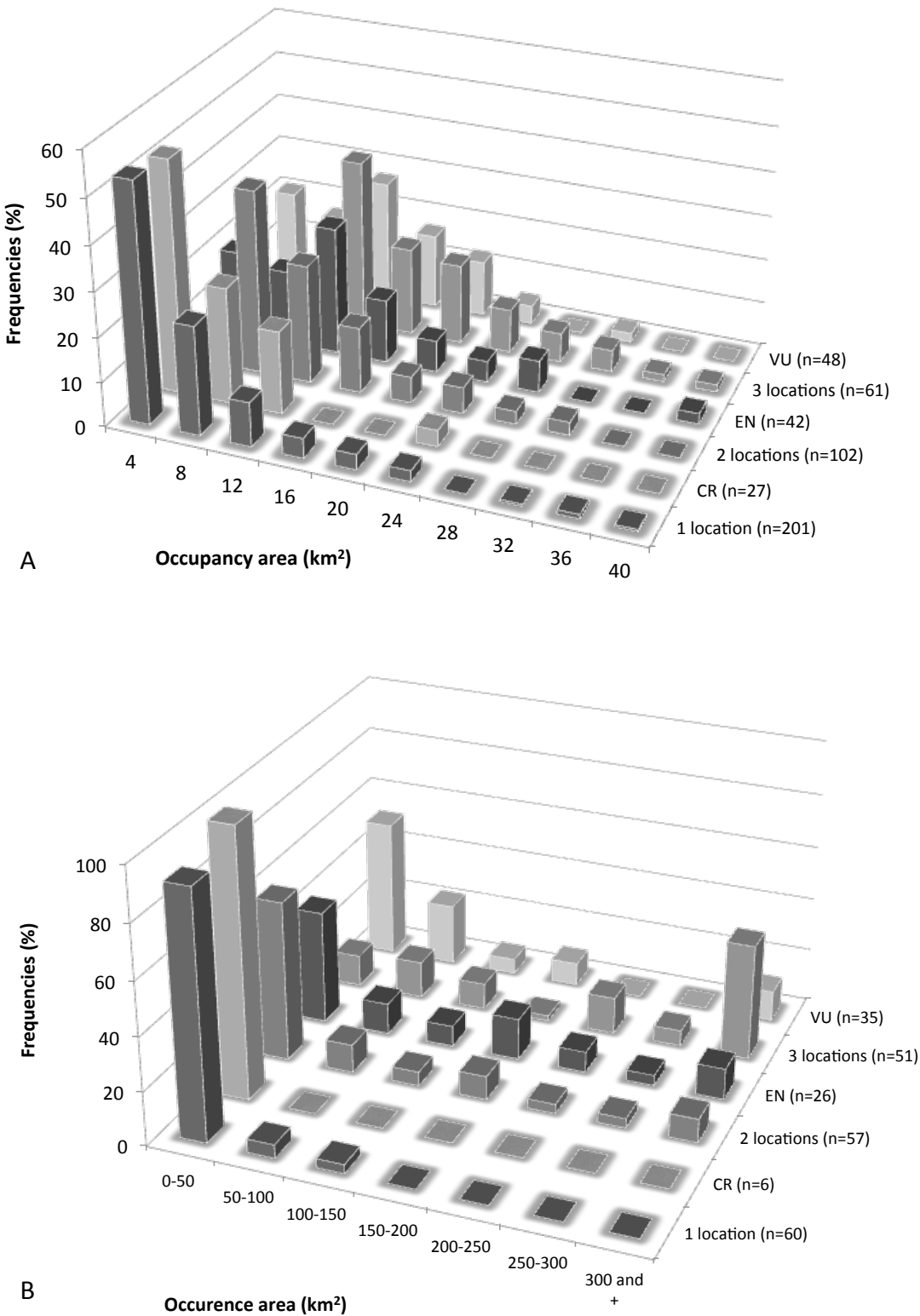


Figure 1. Frequency distributions of area of occupancy (A) and occurrence (B) for New Caledonian Narrow Endemic Species. Comparing NES with IUCN status of CR, EN, VU, or are recorded from 1, 2 or 3 locations.

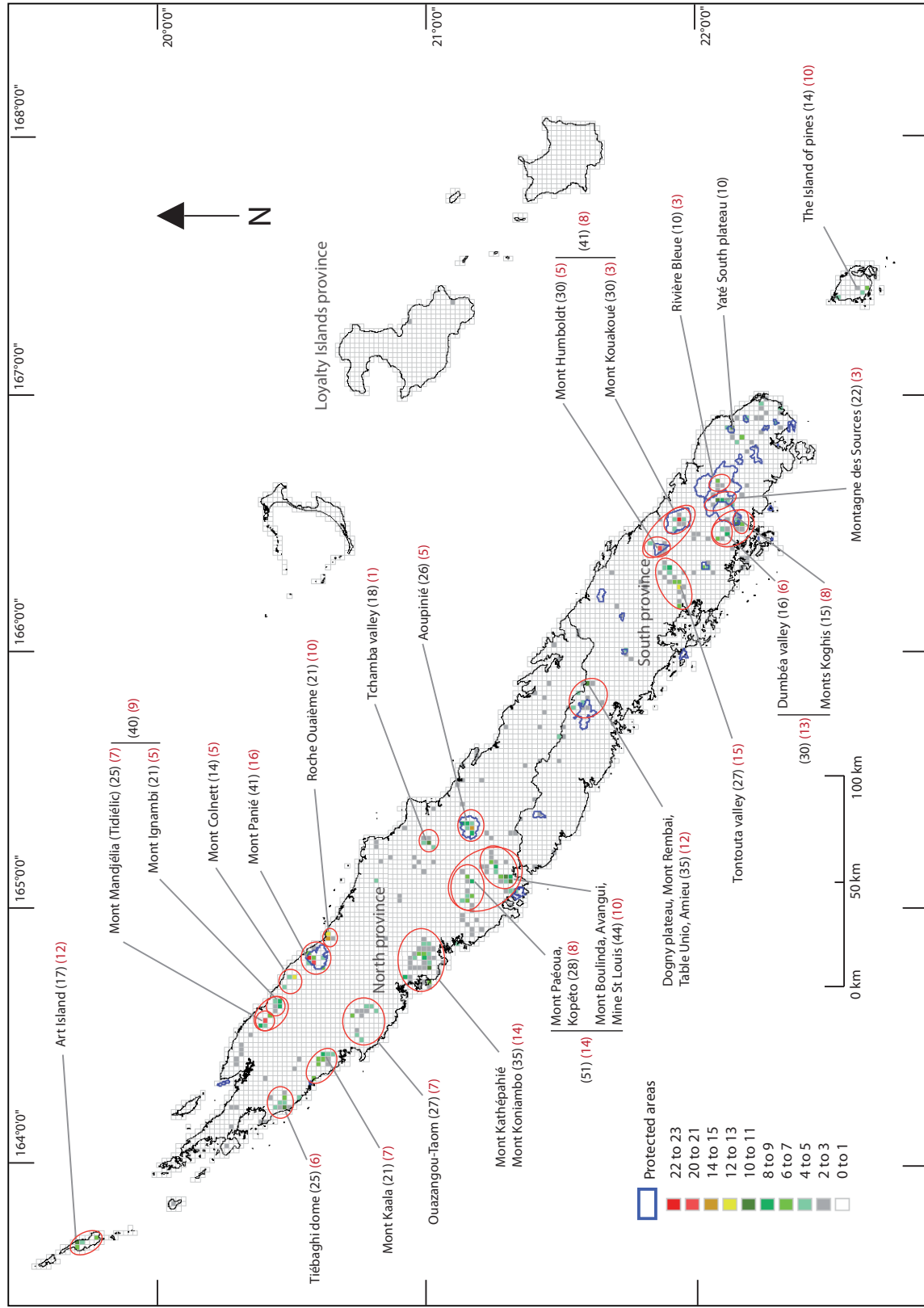


Figure 2. Map of "Hotspots of Plant Narrow Endemism" and protected areas in New Caledonia. Values given per cell are the total number of NES summing NES 1, 2 & 3. Red ellipses indicate collections of cells that fall within named geographical locations such as mountains or valleys. The total number of NES in the red ellipses is indicated in brackets beside the name of site, numbers in red refer to the total number of NES 1. The line in the middle of Grande Terre (the main island) is the separation between the north and the south provinces.

Modelling the distribution of NES

Evidence for ecological distinct groups of NES

The HC and NMDS analyses showed that there were three distinct groups of NES, separated mainly by their occupied geological substrates: ultramafic, volcano-sedimentary and limestone or riverbanks/anthropic formations. We discarded the results from the PAM method which separated the data into 4-6 groups, because no isolated clusters were found, and visual inspection of the dissimilarities (hierarchical cluster plot and NMDS) did not support the notion that there were 4-6 clusters (only 3 clusters were visually distinguishable). No further subgroups were apparent when further clustering/ordination analyses were carried out separately for each of the identified groups. Topography and climate variables (inter-correlated) seem to act more as continuous gradients with both ultramafic and volcano-sedimentary NES covering a wide range of these.

The three groups are the following (Fig. 3):

- (1) A small group (n=43) which occur at low altitudes (=higher mean temperature, and lower annual rainfall) either on limestone or anthropic/riverbanks substrates (named G1)
- (2) A large group of species (n=225) which occur on volcano sedimentary substrates. This species group covers a wide range of altitudes, temperatures, rainfall, and slope steepness (G2)
- (3) A large group of species (n=284) occurring on ultramafic substrates, along an equally wide range of altitudes, temperatures, rainfall, slopes as Group 2. (G3)

Modelling of the potential distribution of groups of NES

The potential distributions of each group and results of MaxEnt runs are summarized in Fig. 4.

Group 1: It was possible to model this group with reasonably good predictive power for the test data (training AUC = 0.89, test AUC = 0.83), suggesting that the species occupy similar environmental niches. Substrate was the most important variable (contributing 66%; model performance declining by 64% when this covariate is permuted). The main substrates concerned are anthropogenic/riverbanks and limestone. Altitude was of moderate importance (17%). Other variables have much less explanatory power in the model (< 10%). It should however be noted that altitude and temperature were correlated (Pearson's R = -0.95) and that the climatic and topographic variables are also partly linked to the substrate (e.g. anthropogenic/riverbanks and limestone substrates occur at low altitudes where temperatures are higher).

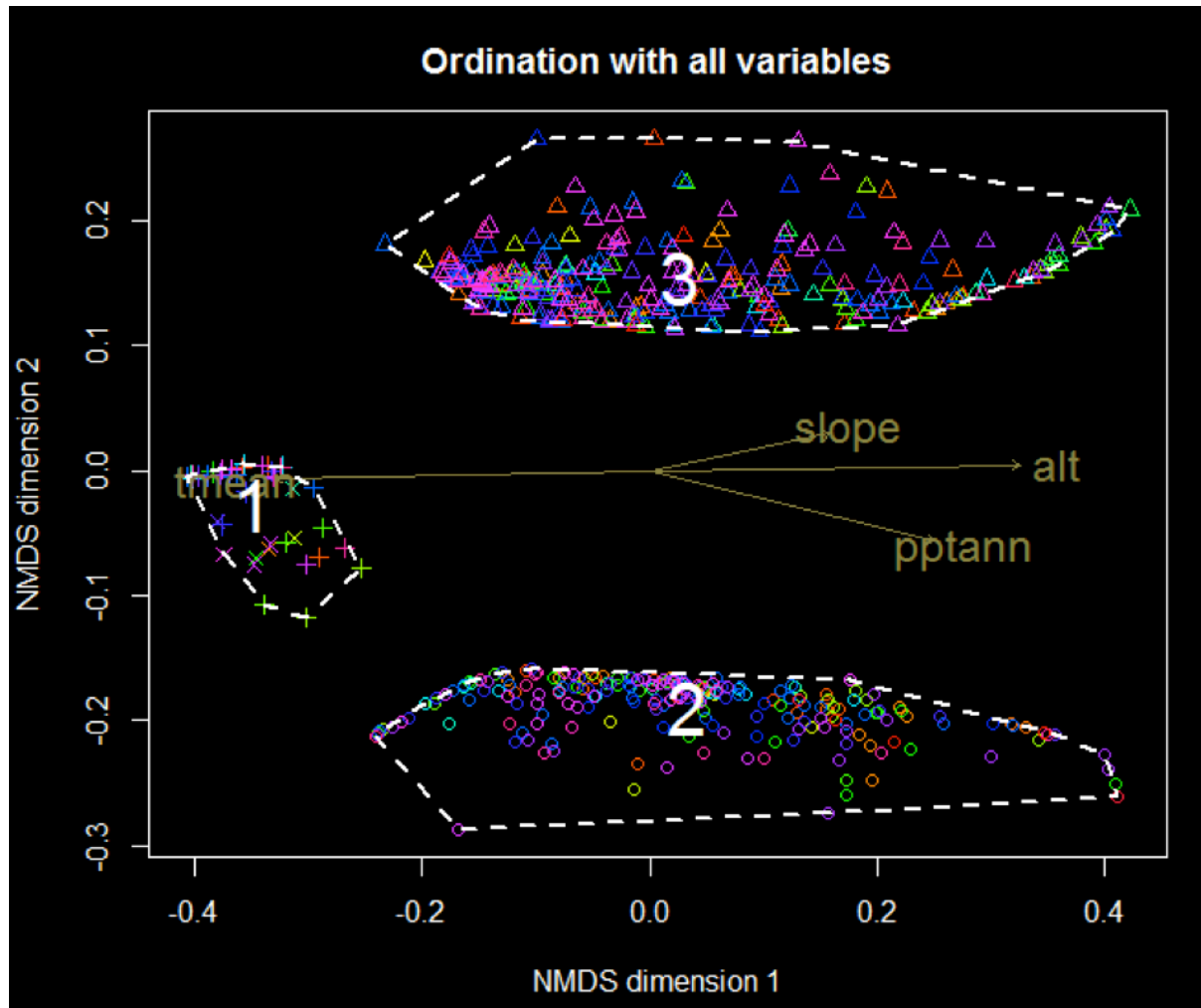


Figure 3. Groups of NES according to environmental variables. (pptann : total rainfall per year, tmean: mean temperatures, alt: altitude). Each point is a unique NES. Symbols represent the geological substrate of the NES (o: volcano-sedimentary, Δ: ultramafic, +: anthropic formations and riverbanks, x: limestone). Points are coloured according to taxonomic families.

These correlations amongst the covariates mean that care has to be taken when interpreting the importance of individual covariates (they can replace each other, and explanatory power of a given covariate may have wrongly been attributed to a different covariate).

As multi-collinearity can also affect marginal response curves we assessed the effect of each environmental variable on the prediction based on a model created using only the corresponding variable. This showed that habitat suitability decreased with altitude and slope, increased with temperature and is bimodal along rainfall gradient (peaks around 1000 and 4900 mm rainfall).

Group 2: This model also showed good predictive power (training AUC = 0.87, test AUC = 0.84). Substrate was again the most important variable (contributing 42%; model performance decreasing by 70% when this covariate is permuted). The main substrate of this group was volcano-sedimentary. Mean temperature and altitude were also important (27% and 24% respectively). Contributions of other variables were below 10%. Habitat suitability increased with altitude and rainfall and decreased with temperature.

Group 3: This model showed the highest predictive power (training AUC = 0.89, test AUC = 0.87). Geology had a high contribution (contributing 74%; model performance declining by 70% when this covariate is permuted). The main substrate was ultramafic rocks. Altitude contributed 17% and all other variables less than 10%. Habitat suitability increased with altitude, rainfall and slope, and decreased with temperature.

Comparing current HPNE and groups predicted distributions

Areas of a high probability of sheltering NES for a given group are shown in Fig. 2. For each location, an asterisk indicates that it has already been identified as a HPNE based on observed distributional data. For group 1, Rivière Bleue has previously been identified as rich in NES (Fig. 2), but the model also predicted additional sites with a high probability (>75 %) of occurrence of NES (e.g. Low altitude and dry areas of the West Coast (Cap Tonnerre, Plaine de Kaala-Gomen, Tinip, Ouaco, Gatope, Oundjo, Rivière encaissée, Montagnes Blanches and surrounding area of St Vincent Bay) and of the East Coast (Houailou river, Kouaoua, Canala, between Port Bouquet and Ouinée, and the Cap Pouareti)). For group 2, several sites were identified as hotspots from the distributional data *and* with a high probability of occurrence for NES (Mont Panié and neighbouring mountains, Aoupinié, and the Dogny plateau and surrounding area), with additional sites predicted by the model (e.g. Tnèda-Ga Wenem-Gan Tuétai; Gaitada-Pwailatimbé-Ticahouiane- Pomongoa- Wówélang Bwali; Goro Atuwaa- Taji; Goro Até- Grota; Mont Arago-LeSphinx; Karavéyaa- Mé Ixaburu-Karacu; Mont Canala- Mont Nakada- Xûkinea). Finally for group 3, Art Island, Mont Kaala, Mont Taom, Mont Koniambo, Mont Kopéto- Mont Paéoua- Mont Boulinda, Mont Humboldt and Mont Kouakoué were identified as hotspots from the distributional data and with a high probability of occurrence for NES, with additional sites predicted by the model (e.g. Mé Maoya-Keiyouma, Mé Adéo, Koungouhaou North and South- Dent de St Vincent- Bwa Bwi- Mont Ningua- Mont Ouin- Mont Tonta).

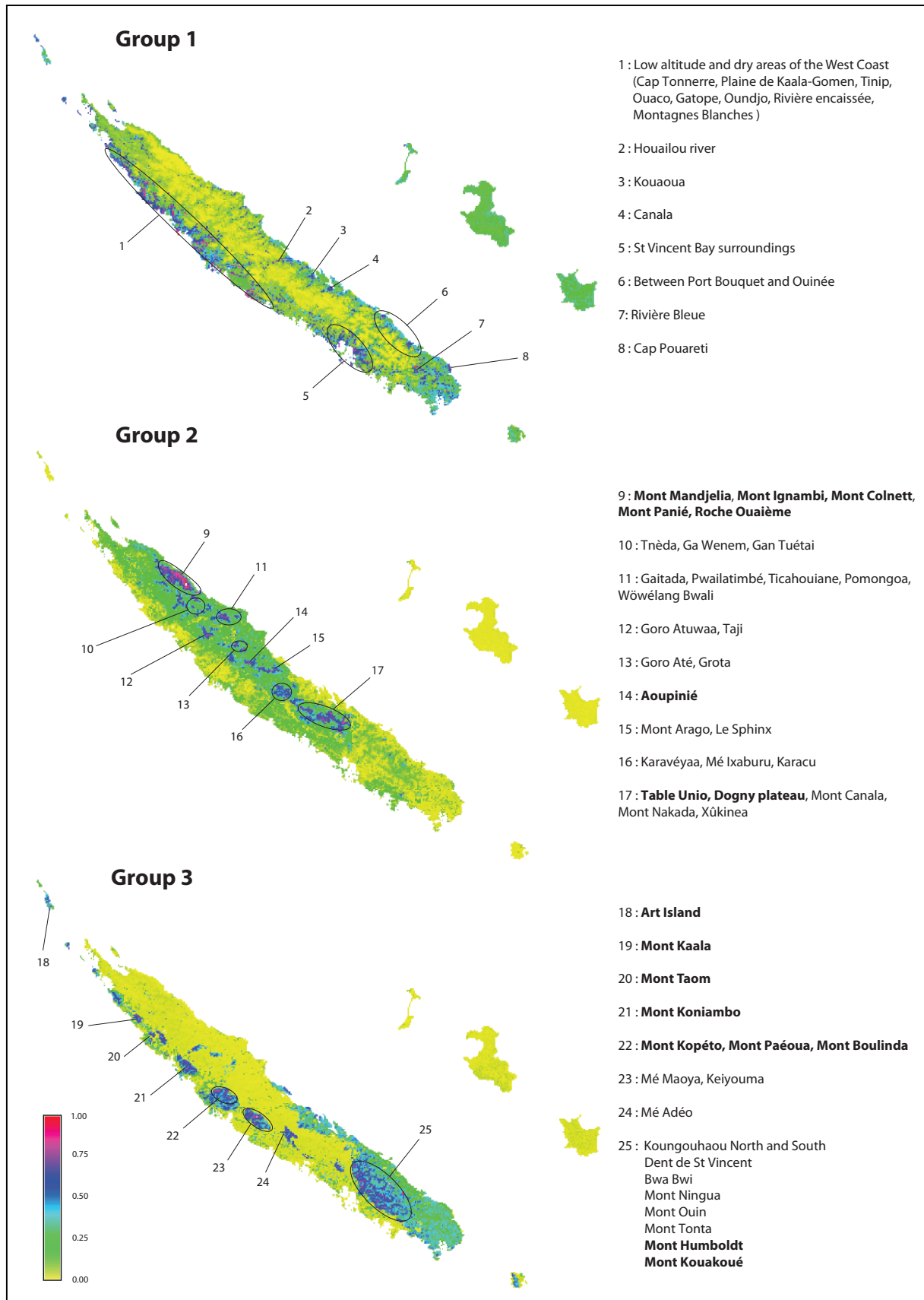


Figure 4. Predicted distributions of the three groups of NES. For each group, the map of potential distribution (colour according to probability of the habitat being suitable), and the name of location presenting the highest probabilities for a suitable habitat are detailed (Areas already identified as HPNE are in bold).

Discussion

Diversity of NES and their IUCN classification

In the current paper we present the first formal floristic-scale assessment of the extent of localised endemism in New Caledonian plants. We show that a high proportion of the flora can be classified as 'Narrow Endemic Species'. In total 22% of the assessed species in the flora have a maximum of three distributional points (defined as a record, or a cluster of records separated by >10 km from other records). It is of course possible that further survey work will identify additional populations of these species and we fully accept that some of these species will turn out to be more common. Nevertheless, this represents the best currently available dataset on the distribution of narrow endemic species in the New Caledonian flora. It suggests that a high proportion of the flora may have an inherent vulnerability to environmental perturbations due to having extremely restricted distributions and hence being susceptible to single catastrophic events triggering extinction.

In the context of the large number of narrow endemic species in the New Caledonian flora, the Red-listing of New Caledonian species is clearly in need of updating. The first major assessment of the conservation status of New Caledonian vascular plants was undertaken in 1994. At that time 392 species were identified as either LR, VU, EN or CR. The most recent version of the IUCN Red List (2011.1) included 44 species of gymnosperm and 313 species of angiosperm from New Caledonia (www.iucnredlist.org). Of the 635 New Caledonian NES identified in the current study, 76% have not been subjected to an IUCN conservation assessment (Fig. 3); and of the 150 NES which have been assessed, 77 have been given the conservation status of Endangered or Critically Endangered (the remaining species are classified as either extinct, vulnerable, lower risk and near threatened). The obvious implication of this is that many of the un-assessed NES may also warrant formal IUCN conservation status. The IUCN guidelines [12] do not allow listing of a species as Endangered or Critically Endangered based purely on distributional data, and we concur that distributional data per se is only a proxy measure for threat, and also that our distributional data are imperfect.

Nevertheless, based on the precautionary principle, it is worth noting the strong statistical correlation in the frequency distributions of Areas of Occupancy between un-assessed NES 1 and species assessed as Critically Endangered; and likewise, the statistically significant (albeit weaker) correlation between NES 2 and species assessed as Endangered. We suggest this information is used in two ways. The first and obvious point is

to flag up these NES as being in urgent need of formal IUCN assessment and further distributional surveys.

The second point, is that the known distributions of NES species can be used to underpin rapid threat assessment based on best available knowledge, by providing immediate information as to which species (or proportion of known records of a species) are likely to be lost if a habitat destruction occurs at a given location.

Hotspots of Narrow Endemic Species

This study has shown that there are distinct Hotspots of Plant Narrow Endemism (HPNEs; Fig. 2; Table 1). This approach and the terminology of HPNEs has been used elsewhere (e.g. “Hotspot of global and local rarity” in California, [42]; “Hotspot of narrow endemism” in Madagascar, P.P. Lowry pers. com. 2011). In part, these concentrations of records yielding high NES richness in a given location may be attributable to sampling artefacts [43]. However, our tests on a major subset of the data (collections by MacKee) suggest that collection effort is not the major driving factor in the patterns we observe. In addition, the HPNE show good concordance with sites identified from the modelling approach (with and without weighting of numbers of recorded NES per cell). The HPNE identified in this study have in certain cases already been identified by the scientific community as areas containing high numbers of endemic species. This is true for high altitude communities on volcano-sedimentary soils of the Mont Panié [44] and Mont Mandjelia (Fig. 2; Table 1). Likewise, HPNEs on ultramafic substrates already identified and protected include high altitude communities on geric ferralsols on Mont Humboldt and Mont Kouakoué [45,46].

The interpretation of HPNE based on a 4 km² grid approach has both strengths and limitations. Its strength is an objective standardised area from which diversity patterns can be compared. However, a general problem with grid-based approaches is that the starting point for a grid can influence whether an individual cell scores highly, or has its species distributed either side of the boundary of adjacent cells. In addition, in situations where species richness is equal and evenly distributed, an open terrain is likely to lead to a more diffuse spread of records among cells compared to the situation where difficult terrain enforces concentration of collection effort into a narrow geographical space.

Table 1: Hotspots of narrow endemism (HPNE) in the New Caledonia flora where >7 NES are found per 2 x 2 km cell (see also Fig. 2). The province of each “hotspot” is noted at the end of the name (PN: North province, PS: South province). An asterisk indicates that the site is potentially threatened by mining impacts. An “X” in the “Protected area” column indicates that the “hotspot” is protected. In the substrate column, “V” indicates a volcano-sedimentary substrate; “U” indicates an ultramafic substrate.

HPNE name	Total number of NES	Number of NES 1 location	Number of NES 2 locations	Number of NES 3 locations	Geographical position		Protected area	Mining impacts	Substrate
					X	Y			
Mont Panié 1 (PN)	22	7	7	8	164°46'55"	20°33'54"	X		V
Mont Kouakoué (PS)	22	1	13	8	166°31'57"	21°57'35"	X		U
Mont Panié 2 (PN)	21	9	3	9	164°45'45"	20°34'59"	X		V
Mont Mandjelia (PN)	20	4	10	6	164°32'03"	20°24'02"	-		V
Mont Humboldt (PS)	20	3	12	5	166°24'58"	21°53'16"	X		U
Roche Ouaième 1 (PN)	17	8	5	4	164°51'29"	20°38'17"	-		V
Aoupinié 1 (PN)	14	5	5	4	165°17'49"	21°10'56"	X		V
Mont Colnett (PN)	12	4	5	3	164°42'21"	20°30'37"	-		V
Roche Ouaième 2 (PN)	12	5	5	2	164°52'38"	20°38'17"	-		V
Tontouta valley (PS)	12	5	4	3	166°15'41"	21°57'38"	-	*	U
Tiébaghi dome (PN)	11	4	3	4	164°11'19"	20°28'10"	-	*	U
Tchamba valley (PN)	11	1	4	6	165°14'24"	21°01'10"	-		V/U
Monts Koghis (PS)	11	7	3	1	166°30'50"	22°10'36"	X		U/V
Montagne des Sources (PS)	11	2	5	4	166°36'38"	22°06'15"	X		U
Mont Koniambo 1 (PN)	10	4	1	5	164°44'23"	21°00'59"	-	*	U
Mont Boulinda 1 (PN)	10	3	6	1	165°06'13"	21°18'28"	-	*	U
Art Island (Belep) (PN)	10	9	1	0	163°39'51"	19°41'10"	-		U
Avangui (PN)	10	2	5	3	165°05'03"	21°19'33"	-	*	U
Yaté South plateau (PS)	10	2	4	4	166°54'06"	22°09'25"	X		U
Mont Kaala (PN)	9	4	2	3	164°23'52"	20°36'58"	-	*	U
Mont Ignambi 1 (PN)	9	1	3	5	164°35'28"	20°27'19"	-		V
Kathépahié (PN)	9	4	5	0	164°42'08"	20°55'33"	-	*	U
Aoupinié 2 (PN)	9	1	3	5	165°18'59"	21°09'52"	X		V
Mine St Louis (PN)	9	2	3	4	165°06'12"	21°19'33"	-	*	U
Mont Boulinda 2 (PN)	9	3	5	1	165°08'32"	21°16'19"	-	*	U
Mont Koniambo 2 (PN)	9	5	1	3	164°46'42"	20°59'55"	-	*	U
Dogny (PS)	9	4	4	1	165°52'28"	21°37'03"	-		V
Montagne des Sources 2 (PS)	9	2	1	6	166°36'38"	22°07'20"	X		U
Mont Paéoua (PN)	8	4	3	1	165°05'06"	21°10'53"	-	*	U
Aoupinié 3 (PN)	8	4	3	1	165°18'59"	21°08'47"	X		V
Aoupinié 4 (PN)	8	2	4	2	165°16'40"	21°10'56"	X		V
Mont Panié 3 (PN)	8	4	1	3	164°46'55"	20°34'59"	X		V
Dumbea valley (PS)	8	2	5	1	166°28'30"	22°08'26"	-		U
Tontouta valley 2 (PS)	8	5	2	1	166°20'20"	21°55'27"	-	*	U
Mont Mandjélia 2 (PN)	8	1	5	2	164°30'55"	20°22'56"	-		V
Mont Ignambi 2 (PN)	8	0	3	4	164°36'37"	20°27'20"	-		V

Nevertheless – the results of the top-ranking sites based on the grid-based approach, are broadly congruent with the hotspots identified from summing the records for a given massif or valley (Fig. 2; Table 1). Thus, when aggregating records into named geographical features, Mont Panié, Mont Humboldt and Mont Kouakoué remain among the highest ranking sites, and Mont Mandjelia is above the HPNE richness mid-point, particularly when considered as part of a contiguous range with the neighbouring Mount Ignambi (Fig. 2). In addition, sites such as the Koniambo/ Kathépathié massif and its surrounding area, Mont Boulinda and its surrounding area, the Dogny Plateau/Mont Rembai/Table Unio/Amieu complex, the Tontouta Valley and Ouazangou-Taom also contain large numbers of NES (Fig. 2). This same set of sites also scores highly when only NES 1 species are considered (Mont Boulinda/Kopéto/Mont Paéoua, the Mont Koniambo/Mont Kathépathié massif, the Dogny/Remabai/Amieu/Unio area, and Art Island; Fig. 2). One additional site which scores highly for single site endemics is Art Island. This island is interesting, as though its total number of NES is modest, a large proportion of these are NES 1 (12/17). This may be attributable to the small isolated nature of the island (a similar NES 1: NES total ratio is found on the similarly isolated Island of pines, 10/14).

Conservation implications

Our review of the conservation status of narrow endemic species shows that about 50% of all NES lack conservation protection in the form of either species-based listings, or site-based protection. Furthermore, 64% of the HPNE lack conservation protection.

An important threat to NES in New Caledonia comes from mining activities. These threats are predictable (based on the distribution of metal-rich soils, and site accessibility) and deterministic (e.g. mining activities are planned). The impact of mining activities in New Caledonia on plant biodiversity has already been discussed by numerous authors [47,48,49,5]. These impacts are expected to increase with the planned rise in nickel production of 60,000 to 200,000 tonnes per year between 2013 and 2015 [4]. Although improvement in both mining and re-vegetation techniques have occurred [50,51], it is inevitable that this scale of mining activity will have further major impacts on plant biodiversity in New Caledonia.

The greater the proportion of a species range that occurs in a mine-impacted area, and the lower the protection status of that species, the greater the conservation problem. Examples of species facing immediate threats include rare species with very limited distributions in the vicinity of active mines such as *Alyxia veillonii* (Apocynaceae) from the Tontouta valley, *Scaevola barrierei* (Goodeniaceae) from Mont Kopéto and *Litsea racemiflora* (Lauraceae) from the Tiebaghi dome (Appendix 2). These species need active conservation intervention to avoid extinction in near future. In terms of hotspots of narrow endemic species

which are close to existing mines, there are a number of sites with hypermagnesian soils (magnesian cambisols) on serpentinites, such as the Tontouta valley and Avangui [52]. However, the threat to these areas is less immediate as the low nickel concentrations in this substrate reduce the likelihood of mining (although the sites are still subject to fires and invasive species). Some of the most critical sites are the west coast ultramafic mountains on high-nickel concentration geric ferralsols which are actively mined such as the Tiebaghi dome, Mont Kaala, Ouazangou-Taom Mountains, Mont Koniambo, Mont Kopéto, Mont Paéoua and Mont Boulinda. These sites experience major impacts from mining activities and are not protected by local legislation.

Mining is a well publicised and highly visible threat to biodiversity on New Caledonia, and New Caledonia contains between 20 - 30% of the world's nickel resources [4]. However, impacts from fire also represent a major conservation problem. In 2005, a severe fire in the close vicinity of one of the most tightly protected areas on New Caledonia (Montagne des Sources) provided a clear illustration of this problem and approximately 4000 ha of land was burnt. Thus the non-protected HPNE on volcano-sedimentary substrates like the Mont Colnett, Mont Ignambi [53,44,54,55], the Roche Ouaième [56], and the Dogny plateau [55] which are not threatened by mining, are still of concern due to potential fire damage. On a positive note, the site with the highest diversity of NES (Mont Panié) is protected by the North province legislation and protected from fires to some extent by the lack of forestry roads and the extent of its evergreen forests.

Other threats to biodiversity on New Caledonia include logging (as observed on HPNEs such as Mont Mandjelia) and the spread of exotic plant species such as *Pinus caribaea*.

Insights from distributional modelling of groups of Narrow Endemic Species

In this study, three distinct groups of NES have been detected, separated mainly by their substrates. NES of ultramafic soils and volcano-sedimentary substrates are the most numerous. Although the habitat of volcano-sedimentary substrates has the largest extent in New Caledonia, this study shows slightly higher numbers of endemic species on ultramafic substrates, despite it covering only 1/3 of the territory. Adaptation to patchily distributed ultramafic substrates is thought to be a driver of speciation in New Caledonia [57,58]. Similar conclusions have been reached from elsewhere in world, such as California and Cuba [59].

Considering the groups individually, Group 1 is located mainly on limestone/river banks/anthropic substrates and has relatively few species and this habitat type is scarce throughout the main Island. In addition to Rivière Bleue, which is rich in NES according to the distributional data, several other sites are modelled as having a high probability of containing NES (Fig. 4). However, these areas have encountered severe degradation due to human

activities. Dry forests previously found in these areas have been replaced by pasture for cattle, and the current remaining patches are thought to represent only 2% of their initial area [60]. Fires also frequently impact these areas. Thus although the model predicts a high probability of occurrence of NES based on environmental data in some sites, anthropic disturbance has undoubtedly reduced the amount of currently suitable habitat and extinctions are likely to have occurred.

The numerous species of Group 2 are located mainly on volcano-sedimentary rocks and habitat suitability increases with altitude and rainfall and decreases with temperatures. This indicates the importance of high altitude plant communities in New Caledonia which matches studies from other areas of the world [61,62]. The Mont Panié mountain range - up to Mont Mandjelia - is the region with the highest and most clustered area of habitat suitability and is well known (and visited) by the botanic community for its plant richness. The Aoupinié massif and the Dogny/MontRembai/Table Unio complex are also areas where many samples of NES have been recorded and are modelled as having high habitat suitability. Areas which indicate the presence of high habitat suitability, which do not have large numbers of NES recorded, include Tnèda-Ga Wenem-Gan Tuétai; Gaitada-Pwailatimbé-Ticahouiane- Pomongoa- Wówélang Bwali; Goro Atuwaa- Taji; Goro Até- Grota; Mont Arago-LeSphinx; Karavéyaa- Mé Ixaburu- Karacu and Mont Canala- Mont Nakada-Xûkinea. Further sampling in all these areas would be useful as they are likely to be under-recorded due to inaccessibility.

For group 3, found on ultramafic substrates, nearly all the areas where this substrate occurs are identified as suitable habitat for narrow endemism. The one exception to this is an ultramafic region in the south of New Caledonia with low probabilities to shelter NES. This can be explained by the large continuum of ultramafic substrates and low altitude in that area which may result in individual species being more widespread (e.g. not narrowly endemic) compared to those in more topographically heterogeneous areas. In group 3, the NES habitat suitability increased with altitude, rainfall and slope and decreased with temperatures. Most of the areas of highly suitable habitat for NES in G3 have already been identified as important based on distributional data (Fig. 2 and 4). However, some additional locations are identified here. This is particularly the case of the Mé Maoya/Keiyouma massif, which is identified in the model of having a high probability for the presence of NES. This site is not currently impacted by mining activities, however, an increased sampling effort to establish its richness in NES would be timely based on the results presented here. This is also the case of Mé Adéo, Dent de St Vincent- Bwa Bwi- Mont Ningua which appear under sampled according to their high suitability for NES, but the currently low number of species recorded. In contrast, Koungouhaou North and South is relatively easily accessible and in general well sampled, but fires may have caused the apparent discrepancy between its suitability for NES

as predicted by the model, compared to the relatively low number of NES recorded. Likewise, Mt Ouin and Mont Tonta are predicted as having a high probability of occurrence of NES, but frequent fires are known to have led to habitat destruction at this site, and hence may have reduced the observed diversity of NES.

Appendix 3 provides a list of the main sites with a high likelihood of containing NES that were not recorded as HPNE based on the distributional data. This is accompanied by an informal indication of whether we consider this as most likely to be due to anthropic degradation leading to local extinction, versus them being under-recorded due to inaccessibility.

Conclusions

This study provides an assessment of the extent of narrow species endemism in the New Caledonia flora, and identifies a set of species and locations of potential conservation importance. These data represent a baseline for more detailed studies of conservation status according to IUCN guidelines, and an immediate information resource until these more detailed studies have been undertaken. The study also indicates the distribution of suitable habitat for NES in New Caledonia, and hence can be used to prioritise areas needing further field work and ultimately whose conservation status may need re-assessing. Modelling the distribution of habitat types suitable for narrow endemism also provides a useful baseline for evolutionary/speciation studies aiming to understanding the environmental correlates and drivers of species diversity.

Having this assessment of the distribution of NES in New Caledonia is important given the projected rise in nickel production in the next 2 years. Nickel mining accounts for 95% of export income for New Caledonia, and effective exploitation of this resource is central to the island's economy. Greater clarity on the distribution of plant biodiversity enhances understanding of the likely impacts of mining activities, and facilitates the development of the most effective strategies for reducing biodiversity loss.

Acknowledgments: The authors would like to thank P. P. Lowry, M. Callmander, B. Suprin, V. Hequet, G. Dagostini, L. Barrabé, F. Rigault, J. Tinel, P. Gailhbaud, T. Le Borgne and F. Bart for providing distributional data on NES. We are grateful to X. Arcas, P. Birnbaum, J. Munzinger, J. Piquet, A. Ollivier and I. Wulff for their help in the accomplishment of this paper.

References:

1. Myers N (1988) Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist* 8(3): 187-208.
2. Myers N, Mittermeier R, Mittermeier CG, Fonseca G, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858. doi: 10.1038/35002501.
3. Morat P, Jaffré T, Tronchet F, Munzinger J, Pillon Y, et al. (2012) The taxonomic reference base "FLORICAL" and characteristic of the native vascular flora of New Caledonia. *Adansonia*. In press.
4. L'Huillier L, Jaffré T (2010) L'exploitation des minerais de nickel en Nouvelle-Calédonie. In: L'Huillier L, Jaffré T, Wulff A, editors. *Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie: Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration*. IAC editions, New Caledonia. pp. 21-32.
5. Pascal M, Richer De Forges B, Le Guyader H, Simberloff D (2008) Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. *Conserv Biol* 22(2): 498-499. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00889.x.
6. McCoy S, Jaffre T, Rigault F, Ash JE (1999) Fire and succession in the ultramafic maquis of New Caledonia. *J Biogeogr* 26(3): 579-594. doi: 10.1046/j.1365-2699.1999.00309.x.
7. Gargominy O, Bouchet P, Pascal M, Jaffré T, Tourneur J-C (1996) Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie = Consequences for biodiversity of plant and animal species introductions in New Caledonia. *Revue d'Ecologie* 51: 375-402.
8. Meyer JY, Loope LL, Sheppard A, Munzinger J, Jaffré T (2006). Les plantes envahissantes et potentiellement envahissantes dans l'Archipel néo-calédonien: première évaluation et recommandations de gestion. In: Beauvais ML, Coléno A, Jourdan H, editors. *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien = invasive species in the New caledonian archipelago*. Paris: IRD. pp. 50-115.
9. Jaffré T, Morat P, Veillon J-M (1994) The flora of New Caledonia : characteristics and floristic composition of the most important plant formations. *Bois et forêts des Tropiques* 242: 7-30.
10. Jaffré T, Veillon J-M, Pintaud J-C (1997) Comparaison de la diversité floristique des forêts denses humides sur roches ultramafiques et sur substrats différents en Nouvelle-Calédonie. In Jaffré T, Reeves RD, Becquer T, editors. *Ecologie des milieux sur roches ultramafiques et sur sols métallifères : actes de la deuxième conférence internationale sur l'écologie des milieux serpentiniques*. Nouméa : ORSTOM. pp 163-170.
11. Rodrigues ASL, Pilgrim JD, Lamoreux JF, Hoffmann M, Brooks TM (2006) The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends Ecol Evol* 21(2): 71-76. doi: 10.1016/j.tree.2005.10.010.
12. IUCN Standards and Petitions Subcommittee (2011) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 9.0. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Downloadable from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.
13. Pitman NC, Jørgensen PM (2002) Estimating the size of the world's threatened flora. *Science*, 298(5595): 989. doi: 10.1126/science.298.5595.989.
14. Kruckeberg R, Rabinowitz D (1985) Biological Aspects of Endemism in Higher Plants. *Annu Rev Ecol Evol S* 16(1): 447-479. doi: 10.1146/annurev.es.16.110185.002311.
15. Callmender MW, Schatz GE, Lowry PP (2010) IUCN Red List assessment and the Global Strategy for Plant Conservation: taxonomists must act now. *Taxon* 54(4): 1047-1050.

16. Robbirt KM, Roberts DL, Hawkins JA (2006) Comparing IUCN and Probabilistic Assessments of Threat: Do IUCN Red List Criteria Conflate Rarity and Threat? *Biodiver Conserv* 15(6): 1903-1912. doi: 10.1007/s10531-005-4307-2.
17. Hutchinson GE (1957) Concluding remark. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22. pp. 415-427.
18. R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
19. Province Nord (2008) Code de l'environnement de la province Nord.
20. Province Sud (2009) Code de l'environnement de la province Sud.
21. Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie (2011) Réserves naturelles de la Nouvelle-Calédonie. www.georep.nc.
22. DTSI (Direction des Technologies et Services de l'Information)/SGT/DIMENC/SGNC (2006) Cartographie des surfaces dégradées par l'activité minière à l'aide de SPOT5, Rapport SGT. Nouméa, New Caledonia.
23. Kumar S, Stohlgren TJ (2009) Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrca monticola* in New Caledonia. *J Ecol Natural Environ*1(4): 94-98.
24. Murienne J, Guilbert E, Grandcolas P (2009) Species' diversity in the New Caledonian endemic genera *Cephalidiosus* and *Nobarnus* (Insecta: Heteroptera: Tingidae), an approach using phylogeny and species' distribution modelling. *Biol J Linn Soc* 97: 177-184.
25. Jaffré T (1993) The relationship between ecological diversity and floristic diversity in New Caledonia. *Biodivers Lett* 1: 82-87.
26. Pillon Y, Munzinger J, Amir H, Lebrun M (2010). Ultramafic soils and species sorting in the flora of New Caledonia. *J Ecol* 98(5): 1108-1116. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01689.x.
27. Jarvis A, Reuter HI, Nelson A, Guevara E (2008) Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database.
28. Grass Development Team (2011) Geographic Resources Analysis Support System (GRASS) Software. Open Source Geospatial Foundation Project. Retrieved from <http://grass.osgeo.org>.
29. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25: 1965-1978.
30. Mitasova H, Mitas L (1993) Interpolation by regularized spline with tension. 1. Theory and implementation. *Math Geol* 25: 641-655.
31. Benichou P, Le Breton O (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie de champs pluviométriques statistiques: la méthode Aurelhy. *La Météorologie* 7: 23-34.
32. Grosjean P (2011). AURELHY: an R package implementing the AURELHY method. UMONS, Mons, Belgium. Retrieved from <http://r-forge.r-project.org/projects/aurelhy/>.
33. Mulligan M (2006) Global Gridded 1km TRMM Rainfall Climatology and Derivatives. Version 1.0. Retrieved from <http://www.ambiotek.com/1kmrainfall>.
34. Maurizot P, Schmitt C, Vendé-Leclerc M (2005). Harmonisation de la couverture cartographique géologique numérique de la Nouvelle-Calédonie, Phase 4.
35. Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K (2011) cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 1.14.1. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=cluster>.
36. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, et al. (2012) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-3. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
37. Henning C (2010) fpc: Flexible procedures for clustering. R package version 2.0-3. Retrieved from <http://cran.r-project.org/package=fpc>.

38. Phillips S, Anderson R, Schapire R (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model* 190(3-4): 231-259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.
39. Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, et al. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
40. Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, et al. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers Distrib* 17(1): 43-57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.
41. Dudley N (2008) Guidelines for Applying Protected Area Management Categories. Gland, Switzerland: IUCN. 86p.
42. Crain BJ, White JW, Steinberg J (2011) Geographic discrepancies between global and local rarity richness patterns and the implication for conservation. *Biodiver Conserv* 20: 3489-3500.
43. Ahrends A, Rahbek C, Bulling MT, Burgess ND, Platts PJ, et al. (2011) Conservation and the botanist effect. *Biol Conserv* 144(1): 131-140. doi:10.1016/j.biocon.2010.08.008.
44. Pillon Y, Nooteboom HP (2009) A new species of *Symplocos* (Symplocaceae) from Mont Panié (New Caledonia). *Adansonia* 31(1): 191-196.
45. Munzinger J, McPherson G, Lowry PP (2008) A second species in the endemic New Caledonian genus *Gastrolepis* (Stemonuraceae) and its implications for the conservation status of high-altitude maquis vegetation: coherent application of the IUCN Red List criteria is urgently needed in New Caledonia. *Bot J Linn Soc* 157(4): 775-783. doi: 10.1111/j.1095-8339.2008.00804.x.
46. Pillon Y, Hopkins HCF, Bradford JC (2008) Two new species of *Cunonia* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Kew Bulletin* 63(3): 419-431. doi: 10.1007/s12225-008-9045-7.
47. Jaffré T, Bouchet P, Veillon J-M (1998) Threatened plants of New Caledonia: is the system of protected areas adequate ? *Biodiver Conserv* 7: 109-135.
48. Jaffré T, Munzinger J, Lowry PP (2010) Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. *Biodiver Conserv* 19(5): 1485-1502. doi: 10.1007/s10531-010-9780-6.
49. Morat P, Jaffré T, Veillon J-M (1999) Menaces sur les taxons rares et endémiques de la Nouvelle-Calédonie. *Bulletin de la Société Botanique du centre-ouest* 19: 129-144.
50. Jaffré T, Pelletier P (1992) Plantes de Nouvelle-Calédonie permettant de revégétaliser des sites miniers. SLN, Nouméa. 114p.
51. L'Huillier L, Wulff A, Gâteblé G, Fogliani B, Zongo C, et al. (2010) La restauration des sites miniers. In L'Huillier L, Jaffré T, Wulff A, editors. *Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie: Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration*. IAC editions, New Caledonia. pp. 147-230.
52. Barrabé L, Mouly A, Munzinger J (2011) Deux espèces nouvelles de *Thiollierea* (Rubiaceae) restreintes aux sols hypermagnésiens du massif du Boulinda (Nouvelle Calédonie). *Adansonia* 33 (1): 135-148.
53. Mcpherson G, Lowry PP (2004) *Hooglandia*, A newly discovered genus of Cunoniaceae from New Caledonia. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 91(2): 260-265.
54. Pintaud JC, 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. Série III, Sciences de la vie* 324(5): 453-463.
55. Venter S, Munzinger J (2007) *Paphia paniensis* (Ericaceae), a new species from New Caledonia critically compared with *P. neocaledonica*. *New Zeal J Bot* 45: 503-508.
56. Bradford J, Jaffré T (2004) Plant species microendemism and conservation of montane maquis in New Caledonia: two new species of *Pancheria* (Cunoniaceae)

- from the Roche Ouaième. *Biodiver Conserv* 13(12): 2253-2274. doi: 10.1023/B:BIOC.0000047901.33761.3c.
57. Jaffré T (1996) Etude comparative des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions tropicales du monde. *Phytogéographie Tropicale*: 137-149.
 58. Jaffré T, Morat P, Veillon J-M, MacKee HS (1987) Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire: la végétation et la flore des roches ultrabasiqes. *Adansonia* 4: 365-391.
 59. Anacker BL (2011). Phylogenetic Patterns of Endemism and Diversity. In: Harrison S, Rajakaruna N, editors. *Serpentine: The Evolution and Ecology of a Model System*. University of California Press. Berkeley, CA. pp. 49-71.
 60. Bouchet P, Jaffré T, Veillon J-M (1995) Plant extinction in New Caledonia: protection of sclerophyll forests urgently needed. *Biodiver Conserv* 4(4): 415-428. doi:10.1007/BF00058425.
 61. Dhar U (2002) Conservation implications of plant endemism in high-altitude Himalaya. *Current Science* 82(2): 141-148.
 62. Tribsch A, Schonswetter P (2003). Patterns of Endemism and Comparative Phylogeography Confirm Palaeoenvironmental Evidence for Pleistocene Refugia in the Eastern Alps. *Taxon* 52(3): 477. doi:10.2307/3647447.

Appendix 1:

References used for the revision of the whole new Caledonian flora.

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

Anderson C (2011) Revision of *Ryssopterys* and transfer to *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Blumea* 56: 73 -104. doi: 10.3767/000651911X573444.

Armstrong JA (2002) *Zieria* (Rutaceae): a systematic and evolutionary study. *Aust Syst Bot* 15: 277-463.

Aubréville A, Leroy J-F, MacKee HS, Morat P (1967-) Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Barrabé L, Mouly A, Munzinger J (2011) Deux espèces nouvelles de *Thiollirea* (Rubiaceae) restreintes aux sols hypermagnésiens du massif du Boulinda (Nouvelle Calédonie). *Adansonia* 33: 135-148.

Bradford J, Jaffré T (2004) Plant species microendemism and conservation of montane maquis in New Caledonia: two new species of *Pancheria* (Cunoniaceae) from the Roche Ouaième. *Biodivers Conserv* 13(12): 2253-2274. doi: 10.1023/B:BIOC.0000047901.33761.3c.

Dawson JW (*in prep*) Myrtaceae. Myrtoideae. *Eugenia*.

Hartley TG (1982) A Revision of the Genus *Sarcomelicope* (Rutaceae). *Aust J Bot*: 30, 359-372. doi: 10.1071/BT9820359.

Hartley TG (1985) A Revision of the Genus *Medicosma* (Rutaceae). *Aust J Bot*: 33, 27-64. doi: 10.1071/BT9850027.

Hartley, TG (2003) *Neoschmidia*, a new genus of Rutaceae from New Caledonia. *Adansonia* 25(1): 7-12.

Hartley TG, Mabberley DJ (2003) The identity of *Picrella* Baill. (Rutaceae) with a revision of the genus. *Adansonia* 25(2): 251-259.

Hopkins HCF, Pillon Y, Bradford JC (2009) The endemic genus *Pancheria* (Cunoniaceae) in New Caledonia: notes on morphology and the description of three new species. *Kew Bulletin* 64(3): 429-446. doi: 10.1007/s12225-009-9137-z.

Hopkins, HCF (2007). *Geissois bradfordii*, a new species of Cunoniaceae from New Caledonia. *Kew Bulletin* 62: 275-280.

Hopkins, HCF, Fogliani B, Pillon Y (2007) Four new species in the endemic genus *Codia* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Kew Bulletin* 62: 259-273.

Jaffré T, Munzinger J, Lowry PP (2010) Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. *Biodivers Conserv* 19(5): 1485-1502. doi: 10.1007/s10531-010-9780-6.

- Jaffré T, Fambart J (2002) Quatre nouvelles espèces de *Soulamea* (Simaroubaceae) de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 24(2): 159-168.
- Kostermans AJGH (1977) Un nouveau *Litsea* (Lauraceae) de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 2(17).
- de Laubenfels DJ (2003) A new species of *Podocarpus* from the maquis of New Caledonia. *New Zeal J Bot* 41: 715-718.
- de Laubenfels, DJ (2005) Statut du *Podocarpus* de l'Île des Pins (Nouvelle-Calédonie). *Adansonia* 27(2): 151-153.
- Lowry PP, Plunkett GM, Raquet V (2004) Inclusion of the endemic New Caledonian genus *Pseudosciadium* in *Delarbrea* (Apiales, Myodocarpaceae). *Adansonia* 26(2): 251-256.
- McPherson G, Lowry PP (2004) *Hooglandia*, A newly discovered genus of Cunoniaceae from New Caledonia. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 91(2): 260-265.
- Morat P, Chalopin M (2003) Quatre nouvelles espèces d'*Acropogon* (Malvaceae: Sterculieae) endémiques de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 25(2): 191-203.
- Morat P, Chalopin M (2007) Contribution à l'étude des Malvaceae, Sterculieae de la Nouvelle-Calédonie : nouvelles espèces dans le genre *Acropogon* Schltr. *Adansonia* 29(1): 93-104.
- Morat P, Chalopin M (2005) Quatre autres nouvelles espèces d'*Acropogon* Schltr. (Malvaceae, Sterculieae) endémiques de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 27(2): 255-266.
- Mouly A, Hoang N (2007) Une nouvelle espèce d'*Ixora* (Rubiaceae) cauliflore de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 29(1): 123-128.
- Mouly A, Pisivin C (2007) Rare and threatened new endemic *Ixora* (Rubiaceae) from New Caledonia. *Nord J Bot* 25: 14-19. doi: 10.1111/j.2008.0107-055X.00037.x.
- Munzinger J (2001) Two new species of *Agatea* (Violaceae) endemic to New Caledonia, with some taxonomic notes and a key to New Caledonian species. *Bot J Linn Soc* 137: 91-97. doi: 10.1006/bojl.2001.0457.
- Munzinger J, McPherson G, Lowry PP (2008) A second species in the endemic New Caledonian genus *Gastrolepis* (Stemonuraceae) and its implications for the conservation status of high-altitude maquis vegetation: coherent application of the IUCN Red List criteria is urgently needed in New Caledonia. *Bot J Linn Soc* 157(4): 775-783. doi: 10.1111/j.1095-8339.2008.00804.x.
- Munzinger J, Swenson U (2009) Three new species of *Planchonella* Pierre (Sapotaceae) with a dichotomous and an online key to the genus in New Caledonia. *Adansonia* 31(1): 175-189.
- Nielsen IC (2004) A new inland species of *Canavalia* (Leguminosae, Papilionoideae) from New Caledonia. *Adansonia* 26(2): 149-151.

- Nielsen IC, Labat J-N, Munzinger J (2005) Synopsis of *Storckiella* Seem. (Fabaceae, Caesalpinioideae) with description of a new species and a new subspecies from New Caledonia. *Adansonia* 27(2): 217-230.
- Nielsen IC, & Veillon J-M (2005) A new species of *Callerya* (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae) from New Caledonia. *Adansonia* 27(1): 81-84.
- Pillon Y, Hopkins HCF, Bradford JC (2008) Two new species of *Cunonia* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Kew Bulletin* 63(3): 419-431. doi: 10.1007/s12225-008-9045-7.
- Pillon Y, Nootboom HP (2009) A new species of *Symplocos* (Symplocaceae) from Mont Panié (New Caledonia). *Adansonia* 31(1): 191-196.
- Pintaud JC, 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. Série III, Sciences de la vie* 324(5): 453-63. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11411288>.
- Pintaud JC, Baker WJ (2008) A revision of the palm genera (Arecaceae) of New Caledonia. *Kew Bulletin* 63(1): 61-73. doi: 10.1007/s12225-007-9009-3.
- Pintaud JC, Jaffré T, Veillon J-M (1999) Conservation status of New Caledonia palms. *Pacific Conservation Biology* 5: 9-15.
- Pintaud JC, Jaffré T (2001) Patterns of diversity and endemism in palms on ultramafic rocks in New Caledonia. *South African Journal of Science* 97: 548-550.
- Raynal J (1974) Notes cyperologiques. 22. Les *Costularia* de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 14: 337-377.
- Saunders RMK, Munzinger J (2007) A new species of *Goniothalamus* (Annonaceae) from New Caledonia, representing a significant range extension for the genus. *Society* 558: 497-503.
- Schmid M (2006) Contribution à la connaissance des Myrsinaceae de Nouvelle-Calédonie. I. Le genre *Maesa* Forssk. *Adansonia* 28(1): 143-148.
- Schmid M (2009) Contribution à la connaissance des Primulaceae (ex Myrsinaceae) de Nouvelle-calédonie. II. Le genre *Rapanea* Aubl. *Adansonia* 31(2): 341-395.
- Schmid M (2012) Contribution à la connaissance des Primulaceae (ex Myrsinaceae) de Nouvelle-Calédonie. III Les genres *Tapeinosperma* Hook.F. et *Mangenotiella*. *Adansonia* (In press).
- Snow N (2009) *Kanakomyrtus* (Myrtaceae): A new endemic genus from New Caledonia with linear stigma lobes and baccate fruits. *Syst Bot* 34(2): 330-344. doi: 10.1600/036364409788606253.
- Swenson U, Munzinger J (2010a) Revision of *Pycnandra* subgenus *Sebertia* (Sapotaceae) and a generic key to the family in New Caledonia. *Adansonia* 32(2): 239-249.
- Swenson U, Munzinger J (2010b) Taxonomic revision of *Pycnandra* subgenus *Trouettia* (Sapotaceae), with six new species from New Caledonia. *Aust Syst Bot* 23: 333-370.

- Swenson U, Munzinger J (2010c) Revision of *Pycnandra* subgenus *Achradotypus* (Sapotaceae), with five new species from New Caledonia. *Aust Syst Bot* 23: 185-216.
- Swenson U, Munzinger J, Bartish IV (2007) Molecular phylogeny of *Planchonella* (Sapotaceae) and eight new species from New Caledonia. *Taxon* 56(2): 329-354.
- Tirel C (2009) Réhabilitation de l'espèce *Elaeocarpus coumbouiensis* Guillaumin (Elaeocarpaceae) de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 31(1): 137-141.
- Tirel C, McPherson G (2006) *Elaeocarpus tremulus* Tirel & McPherson, nouvelle espèce d'Elaeocarpaceae de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 28(1): 137-141.
- Venter S (2004) *Dracophyllum mackeeanum* (Ericaceae: Richeeae), a new species from New Caledonia. *New Zeal J Bot* 42: 747-751.
- Venter S, Munzinger J (2007) *Paphia paniensis* (Ericaceae), a new species from New Caledonia critically compared with *P. neocaledonica*. *New Zeal J Bot* 45: 503-508.
- Vink W (2003) A new species of *Zygogynum* (Winteraceae) from New Caledonia. *Blumea* 48: 183-186.

Appendix 2:

Narrow endemic species restricted to 1 location

Species name in bold indicates that 100% of the populations are impacted by mines. Asterisks after the species name indicates that at least 50% of records are impact by mines. N: North province; S: South province. An « X » in the different columns indicates that species are protected by local legislation/located in a protected area/impacted by mining activities.

Family	Species	IUCN status	Province occurrence	Protected by local legislation	Populations located in a protected area	Populations impacted by mining activities
Acanthaceae	<i>Brunoniella neocaledonica</i> (Heine) Moylan		N	X	-	-
Apocynaceae	<i>Alyxia veillonii</i> D. J. Middleton		S	-	-	X
Apocynaceae	<i>Marsdenia dognyensis</i> Guillaumin		S	-	-	-
Apocynaceae	<i>Marsdenia oubatchensis</i> Schltr.		N	-	-	-
Apocynaceae	<i>Marsdenia varifolia</i> Guillaumin		N	-	-	X
Apocynaceae	<i>Neisosperma sevenetii</i> (Boiteau) Boiteau	Endangered B1+2c ver 2.3	N	X	-	X
Apocynaceae	<i>Neisosperma thiollieri</i> (Montrouz.) Boiteau	Critically Endangered B1+2c ver 2.3	S	X	-	-
Apocynaceae	<i>Ochrosia bodenheimerarum</i> Guillaumin		S	-	-	-
Apocynaceae	<i>Ochrosia inventorum</i> L. Allorge	CR A2ce	S	X	-	-
Apocynaceae	<i>Rauvolfia spathulata</i> Boiteau		S	-	X	-
Araliaceae	<i>Meryta rivularis</i> Lowry, ined.		N	-	X	-
Araliaceae	<i>Plerandra baillonii</i> (R. Vig.) Lowry, Plunkett & Frodin, ined.		N	-	-	-
Araliaceae	<i>Plerandra calcicola</i> Lowry & Plunkett, ined.		N	-	-	-
Araliaceae	<i>Plerandra letocartiorum</i> Lowry & Plunkett, ined.		S	-	-	-
Araliaceae	<i>Plerandra memayoensis</i> Lowry & Plunkett, ined.		S	-	-	-
Araliaceae	<i>Plerandra tronchetii</i> Lowry & Plunkett, ined.		N	-	-	-
Araliaceae	<i>Polyscias ouaieiensis</i> Lowry & Plunkett, ined.		N	-	-	-
Araliaceae	<i>Polyscias regalis</i> Lowry & Plunkett, ined.		N; S	-	-	-
Araliaceae	<i>Polyscias suprinorum</i> Lowry & Plunkett, ined.		ND	-	-	-
Araliaceae	<i>Polyscias faomensis</i> Lowry & Plunkett, ined.		N	X	-	-
Araucariaceae	<i>Agathis montana</i> de Laub.	Near Threatened ver 3.1	N	-	X	-
Arecaceae	<i>Basselinia favieri</i> H. E. Moore	Vulnerable D1 ver 2.3	N	X	X	-

Areaceae	<i>Basselinia iterata</i> H. E. Moore	Vulnerable D2 ver 2.3	N	X	-	-
Areaceae	<i>Basselinia vestita</i> H. E. Moore	Vulnerable D2 ver 2.3	N; S	X	-	-
Areaceae	<i>Burretio Kentia dumasii</i> Pintaud & Hodel		S	X	X	-
Areaceae	<i>Burretio Kentia grandiflora</i> Pintaud & Hodel		S	X	X	-
Areaceae	<i>Burretio Kentia koghiensis</i> Pintaud & Hodel		S	X	-	-
Areaceae	<i>Clinosperma macrocarpa</i> (H. E. Moore) Pintaud & W. J. Baker	Critically Endangered D ver 2.3	N	X	-	-
Areaceae	<i>Cyphophoenix elegans</i> (Brongn. & Gris) H. Wendl. ex Salomon	Vulnerable B1+2c ver 2.3	N	X	-	-
Areaceae	<i>Cyphophoenix nucele</i> H. E. Moore	Critically Endangered B1+2c ver 2.3	L	X	-	-
Areaceae	<i>Kentioopsis magnifica</i> (H. E. Moore) Pintaud & Hodel	Vulnerable B1+2c ver 2.3	N	X	-	-
Areaceae	<i>Pritchardioopsis jeanneneysi</i> Becc.	Critically Endangered D ver 2.3	S	X	X	-
Brassicaceae	<i>Rorippa neocaledonica</i> Jonsell		S	-	-	-
Bursaceae	<i>Canarium trifoliolatum</i> Engl.		N	-	-	-
Celastraceae	<i>Elaeodendron parvifolium</i> R. H. Archer		N	X	-	X
Chrysobalanaceae	<i>Hunga cordata</i> Prance	Endangered B1+2c ver 2.3	N	X	-	X
Cunoniaceae	<i>Codia triverticillata</i> H. C. Hopkins & Pillon		N	X	-	X
Cunoniaceae	<i>Cunonia x koghicola</i> H. C. Hopkins, J. Bradford & Pillon		S	-	-	X
Cunoniaceae	<i>Geissois belema</i> Pillon & H.C. Hopkins, ined.		N	-	-	-
Cunoniaceae	<i>Geissois bradfordii</i> H.C. Hopkins		S	X	X	-
Cunoniaceae	<i>Hooglandia ignambiensis</i> McPherson & Lowry		N	X	-	-
Cunoniaceae	<i>Pancheria minima</i> J.C. Bradford		N	X	X	-
Cunoniaceae	<i>Pancheria ouaiemensis</i> J.C. Bradford	Vulnerable D1 ver 2.3	N	X	-	-
Cunoniaceae	<i>Pancheria x heterophylla</i> Veill. ex Guillaumin		S	-	-	-
Cunoniaceae	<i>Pancheria x lanceolata</i> (Pamp.) Baker f.		N	-	-	-
Cunoniaceae	<i>Weinmannia ouaiemensis</i> (Guillaumin & Virot) Hoogland		N	X	-	-
Cyperaceae	<i>Baumea veillonis</i> J. Raynal		S	-	X	X
Dilleniaceae	<i>Hibbertia bouletii</i> Veillon		S	-	-	-
Dilleniaceae	<i>Hibbertia faveri</i> Veillon *		S	-	-	X
Dilleniaceae	<i>Hibbertia margaretae</i> Veillon		S	-	-	-
Dilleniaceae	<i>Hibbertia rubescens</i> Vieill. ex Guillaumin		N	X	-	X

Ebenaceae	<i>Diospyros fastidiosa</i> F. White	Vulnerable D2 ver 2.3	N	-	X	-
Ebenaceae	<i>Diospyros inexplorata</i> F. White		S	-	-	-
Ebenaceae	<i>Diospyros nebulosa</i> F. White	Vulnerable D2 ver 2.3	N	-	X	-
Ebenaceae	<i>Diospyros neglecta</i> F. White		N	-	-	-
Ebenaceae	<i>Diospyros tridentata</i> F. White		N	-	-	-
Ebenaceae	<i>Diospyros trisulca</i> F. White	Vulnerable D1 ver 2.3	N	-	-	-
Ebenaceae	<i>Diospyros veillonii</i> F. White	Critically Endangered D ver 2.3	S	X	-	-
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus biflorus</i> Tirel		N	-	X	-
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus castanaefolius</i> Guillaumin		S	-	-	-
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus tremulus</i> Tirel & McPherson *		S	-	X	X
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea billardieri</i> (Vieill.) A. C. Smith		N	-	-	X
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea lepida</i> Tirel	Vulnerable D1 ver 2.3	S	-	X	-
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea suaveolens</i> Tirel	Vulnerable D1 ver 2.3	N	-	-	-
Ericaceae	<i>Dracophyllum ouatemensense</i> Viot		N	-	-	-
Ericaceae	<i>Paphia neocaledonica</i> (Guillaumin) P.F. Stevens		N; S	X	-	-
Ericaceae	<i>Paphia paniensis</i> S. Venter & Munzinger		N	X	X	-
Euphorbiaceae	<i>Alphandia resinosa</i> Baill.		N	X	-	-
Euphorbiaceae	<i>Baloghia pininsularis</i> Guillaumin	Endangered B1+2c ver 2.3	S	X	-	-
Euphorbiaceae	<i>Baloghia pulchella</i> Schltr.		S	-	-	X
Euphorbiaceae	<i>Bocquillonia arborea</i> Airy Shaw	Endangered B1+2c ver 2.3	S	X	-	-
Euphorbiaceae	<i>Bocquillonia codonostylis</i> (Baill.) Airy Shaw		N	-	X	-
Euphorbiaceae	<i>Bocquillonia phenacostigma</i> Airy Shaw		N	-	X	-
Euphorbiaceae	<i>Trigonostemon cherrieri</i> Veillon	CR B1ab (ii)+2ab (ii)	S	X	-	-
Fabaceae	<i>Callerya neocaledonica</i> I.C. Nielsen & Veillon		S	-	-	-
Fabaceae	<i>Canavalia favieri</i> I.C. Nielsen		L	-	-	-
Fabaceae	<i>Canavalia veillonii</i> I.C. Nielsen	CR A2ce	S	-	-	-
Fabaceae	<i>Serianthes germainii</i> Guillaumin	CR B1ab (iii)+2ab (iii)	S	X	-	-
Fabaceae	<i>Serianthes lifouensis</i> (Fosberg) I.C. Nielsen	CR A2ce	S	-	-	-
Goodeniaceae	<i>Scaevola barrierei</i> Wulff & Munzinger ined.		N	-	-	X
Goodeniaceae	<i>Scaevola coccinea</i> Däniker *		S	-	-	X

Goodeniaceae	<i>Scaevola racemifera</i> Daeniker		S	-	X	-
Iridaceae	<i>Patersonia neocaledonia</i> Goldblatt & J.C.Manning, ined		S	-	X	-
Lamiaceae	<i>Gmelina lignum-vitreum</i> Guillaumin	Critically Endangered D ver 2.3	S	X	-	-
Lauraceae	<i>Adenodaphne macrophylla</i> Kosterm.		N	-	-	-
Lauraceae	<i>Cryptocarya bitriplinervia</i> Kosterm.	Endangered B1+2c ver 2.3	S	X	-	X
Lauraceae	<i>Litsea imbricata</i> Guillaumin	Endangered B1+2c ver 2.3	N	X	-	-
Lauraceae	<i>Litsea mackeei</i> Kosterm.		N	X	-	X
Lauraceae	<i>Litsea ovalis</i> Kosterm.		N	-	-	-
Lauraceae	<i>Litsea paouensis</i> Guillaumin		N	-	-	-
Lauraceae	<i>Litsea racemiflora</i> Däniker		N	-	-	X
Lauraceae	<i>Litsea stenophylla</i> Guillaumin		S	-	-	-
Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon mcphersonii</i> C.E. Anderson *		S	-	-	X
Malvaceae	<i>Acropogon acupiniensis</i> Morat	Vulnerable D2 ver 2.3	N	-	X	-
Malvaceae	<i>Acropogon calcicolus</i> Morat & Chalopin	EN B1ab(iii)+2ab(ii)	N	X	-	-
Malvaceae	<i>Acropogon chalopiniae</i> Morat		S	-	X	-
Malvaceae	<i>Acropogon fatsioides</i> Schitr.	Vulnerable B1+2c ver 2.3	N	-	-	-
Malvaceae	<i>Acropogon megaphyllus</i> (Bureau & J. Poiss. ex Guillaumin) Morat	Vulnerable D2 ver 2.3	S	-	-	-
Malvaceae	<i>Acropogon paagoumensis</i> Morat & Chalopin		N	X	-	X
Malvaceae	<i>Acropogon tirellae</i> Morat & Chalopin		N	-	-	-
Myodocarpaceae	<i>Myodocarpus touretteorum</i> Lowry, ined.		S	-	-	X
Myrtaceae	<i>Eugenia belepiana</i> J.W.Dawson, ined.		N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia daenikeri</i> Guillaumin	Endangered B1+2c ver 2.3	S	X	X	-
Myrtaceae	<i>Eugenia excorticata</i> J.W.Dawson, ined.		S	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia gomomenensis</i> (Guillaumin) J.W.Dawson, comb. ined.		N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia grisiana</i> Guillaumin		N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia munzingeri</i> J.W.Dawson, ined.		S	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia nekoensis</i> J.W.Dawson, ined.		N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia neo-caledonica</i> (Brongn. & Gris) J. W. Dawson		N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia poindimiensis</i> J.W.Dawson, ined.		N	-	-	-

Myrtaceae	<i>Eugenia styphelioides</i> (Schltr.) J.W.Dawson, comb. ined.*	S	-	-	-	X
Myrtaceae	<i>Eugenia taomenis</i> J.W.Dawson, ined.	N	-	-	-	X
Myrtaceae	<i>Eugenia tiwakensis</i> J.W.Dawson, ined.	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia veluticarpa</i> J.W.Dawson, ined.	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Gossia katepahiensis</i> N. Snow, ined.	N	-	-	-	X
Myrtaceae	<i>Gossia mandjellaensis</i> N. Snow, ined.	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Gossia ngaensis</i> N. Snow, ined.	S	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Gossia ouzangouensis</i> N. Snow, ined.	N	-	-	-	X
Myrtaceae	<i>Kanakomyrtus dawsoniana</i> N.Snow	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Metrosideros cherrieri</i> J. W. Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Metrosideros longipetiolata</i> J.W.Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Metrosideros rotundifolia</i> J.W.Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Metrosideros whitakeri</i> J.W.Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium aoupinianum</i> J. W. Dawson	N	-	-	X	-
Myrtaceae	<i>Syzygium brevipes</i> (Brongniart & Gris) J. W. Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium filiflorum</i> J. W. Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium kounacense</i> J. W. Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium laxeracemosum</i> (Guillaumin) J. W. Dawson	S	-	-	-	X
Myrtaceae	<i>Syzygium nanum</i> J. W. Dawson	S	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium parvicarpum</i> J. W. Dawson	S	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium sarmentosum</i> J. W. Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium tchambaense</i> J. W. Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium virotii</i> J. W. Dawson	S	-	-	-	X
Myrtaceae	<i>Tristaniopsis jaffrei</i> J.W. Dawson	N	X	-	-	X
Myrtaceae	<i>Tristaniopsis lucida</i> J.W. Dawson	S	-	-	X	-
Myrtaceae	<i>Tristaniopsis minitiflora</i> J.W. Dawson	N	X	-	-	-
Myrtaceae	<i>Tristaniopsis ninndoensis</i> J.W. Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Tristaniopsis yateensis</i> J. W. Dawson	S	X	-	X	-
Myrtaceae	<i>Xanthostemon francii</i> Guillaumin	S	-	-	-	X

Lower Risk/conservation dependent ver 2.3

Vulnerable B1+2c ver 2.3

Endangered B1+2c ver 2.3

Myrtaceae	<i>Xanthostemon lateriflorus</i> Guillaumin	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Xanthostemon longipes</i> Guillaumin	S	-	-	-	X
Oleaceae	<i>Jasminum promunturianum</i> Däniker	N	X	-	-	-
Orchidaceae	<i>Acianthus bracteatus</i> Rendle	S	X	-	-	-
Orchidaceae	<i>Acianthus corniculatus</i> Rendle	N	X	-	-	-
Orchidaceae	<i>Acianthus macroglossus</i> Schltr.	S	X	-	-	-
Orchidaceae	<i>Acianthus uvarius</i> N. Hallé	S	X	-	-	X
Orchidaceae	<i>Acianthus veillonis</i> N. Hallé	S	X	-	-	-
Orchidaceae	<i>Bulbophyllum lophoglottis</i> (Guillaumin) N. Hallé	S	X	-	-	X
Orchidaceae	<i>Habenaria insularis</i> Schltr.	N	X	-	-	-
Orchidaceae	<i>Megastylis paradoxa</i> (Kraenzl.) N. Hallé	S	X	X	-	-
Orchidaceae	<i>Octarhena saccolabioides</i> (Schltr.) Schltr.	N	X	-	-	-
Orchidaceae	<i>Peristylus minimiflorus</i> (Kraenzl.) N. Hallé	S	X	-	-	-
Oxalidaceae	<i>Oxalis elsaе</i> Knuth	N	-	-	-	-
Pandanaceae	<i>Pandanus cavatus</i> H. St. John	N	-	-	-	-
Pandanaceae	<i>Pandanus decastigma</i> Stone	S	-	-	-	X
Pandanaceae	<i>Pandanus globatus</i> H. St. John	N	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus amieuiensis</i> Guillaumin	N	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus aoupineensis</i> M. Schmid	N	-	X	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus artensis</i> M. Schmid	N	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus avanguiensis</i> M. Schmid	N	X	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus casearoides</i> S. Moore	N	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus cherrieri</i> M. Schmid	N	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus comptonii</i> S. Moore	S	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus cornutus</i> Baill.	S	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus deciduiramus</i> Däniker	N	X	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus dumbeaensis</i> M. Schmid	S	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus fractiflexus</i> M. Schmid	N	X	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus golonensis</i> M. Schmid	N	-	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus guillauminii</i> Däniker	N	X	-	-	X

Vulnerable B1+2c ver 2.3

Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus houilouensis</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus koghiensis</i> Guillaumin	S	-	X	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus macrochorion</i> Baillon	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus mandjelaensis</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus mangenotii</i> M. Schmid	N	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus margaretae</i> M. Schmid	N	-	X	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus mophersonii</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus meueensis</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus natoensis</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus nitens</i> M. Schmid	N	X	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus nothii</i> M. Schmid	N	X	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus parangoyensis</i> M. Schmid	N	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus paucitepalus</i> M. Schmid	S	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus petchikaraensis</i> M. Schmid *	S	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus pindaensis</i> M. Schmid	N	X	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus pinjenensis</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus rhodocladus</i> S. Moore	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus rozennae</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus salicifolius</i> Baill.	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus stenophyllus</i> Guillaumin	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus stiptatus</i> M. Schmid	N	X	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus tangoensis</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus tiebaghiensis</i> M. Schmid	N	X	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus tixeri</i> M. Schmid	N	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus trichopodus</i> Guillaumin	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus tritepalus</i> M. Schmid	N	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus unioensis</i> M. Schmid	S	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus veillonii</i> M. Schmid	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus virguliramus</i> Däniker	N	X	-	X
Picrodendraceae	<i>Austrobuscus cracens</i> McPherson	N	-	-	-

CR B 1ab (iii)+2ab (iii)

Vulnerable D1 ver 2.3

Primulaceae	<i>Tapinosperma storezii</i> M.Schmid, ined.	N	-	-	X	-
Primulaceae	<i>Tapinosperma veillonii</i> M.Schmid, ined.	N	-	-	-	-
Primulaceae	<i>Tapinosperma whitei</i> Guillaumin	S	-	-	-	-
Proteaceae	<i>Beaprea penariensis</i> Guillaumin	S	-	-	-	-
Proteaceae	<i>Virotia angustifolia</i> (Viot) P. H. Weston & A. R. Mast	N	X	-	-	X
Rubiaceae	<i>Guettarda artensis</i> Guillaumin	N	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Ixora lecardii</i> Guillaumin	S	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Morinda truncata</i> J.T. Johanss.	N	X	-	-	X
Rubiaceae	<i>Psychotria amieuensis</i> Guillaumin	S	-	-	X	-
Rubiaceae	<i>Psychotria calliantha</i> (Baill.) Guillaumin	S	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Psychotria pininsularis</i> Guillaumin	S	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Psychotria speciosa</i> (Montrouz.) S. Moore	N	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Psychotria unioensis</i> Guillaumin	S	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Randia baladica</i> Montrouz. Ex Guillaumin	N	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Thiolliera dagostinii</i> Barrabe & Mouly, ined.	N	X	-	-	-
Rubiaceae	<i>Thiolliera kaalaensis</i> (N.H.Hallé & Jérémie) Barrabé & Mouly, comb. ined.	N	X	-	-	X
Rubiaceae	<i>Thiolliera rigaultii</i> Barrabe & Mouly, ined.	N	X	-	-	-
Rubiaceae	<i>Tinadendron noumeanum</i> (Baill.) Achille	S	X	-	-	-
Rutaceae	<i>Boronella koniamboensis</i> (Däniker) T.G.Hartley	N	X	-	-	X
Rutaceae	<i>Comptonella glabra</i> T.G. Hartley	N	X	-	-	X
Rutaceae	<i>Crossosperma cauliflora</i> T.G. Hartley	N	X	-	X	-
Rutaceae	<i>Medicosma articulata</i> T.G.Hartley	N	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Medicosma congesta</i> T.G.Hartley	N	-	-	-	X
Rutaceae	<i>Medicosma diversifolia</i> T.G.Hartley	N	-	-	-	X
Rutaceae	<i>Medicosma latifolia</i> T.G.Hartley	N	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Medicosma obliqua</i> T.G.Hartley	S	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Medicosma parviflora</i> T.G.Hartley *	S	-	-	-	X
Rutaceae	<i>Medicosma petiolaris</i> T.G.Hartley	N	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Medicosma suberosa</i> T.G.Hartley	S	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Medicosma tahafeana</i> T.G.Hartley	N	-	-	-	X

Rutaceae	<i>Oxanthera aurantium</i> Tanaka *	Vulnerable B1+2c ver.2.3	N	-	-	X
Rutaceae	<i>Oxanthera fragrans</i> Montrouz.	Endangered B1+2c ver.2.3	N	X	-	-
Rutaceae	<i>Oxanthera undulata</i> (Guillaumin) Swingle	Critically Endangered D ver.2.3	S	X	-	-
Rutaceae	<i>Sarcomelicope glauca</i> T.G.Hartley	Critically Endangered B1+2c ver.2.3	S	X	-	-
Rutaceae	<i>Sarcomelicope megistophylla</i> T.G.Hartley		N	-	-	-
Rutaceae	<i>Zanthoxylum leratii</i> Guillaumin		S	-	X	-
Rutaceae	<i>Zieria chevallieri</i> Virot	Vulnerable B1+2c ver.2.3	N	X	-	X
Salicaceae	<i>Homalium betulifolium</i> Däniker	Endangered B1+2c ver.2.3	S	X	-	X
Salicaceae	<i>Homalium buxifolium</i> Däniker	Endangered B1+2c ver.2.3	N	X	-	-
Salicaceae	<i>Homalium rubrocostatum</i> Sleumer	Endangered B1+2c ver.2.3	N	X	-	X
Salicaceae	<i>Homalium sleumerianum</i> Lescot	Vulnerable B1+2c ver.2.3	N	-	-	-
Salicaceae	<i>Lasiochlamys hurfimannii</i> (Guillaumin) Sleumer	Endangered B1+2c ver.2.3	S	X	-	-
Salicaceae	<i>Lasiochlamys pseudocoriacea</i> Sleumer	Vulnerable D2 ver.2.3	N	-	-	-
Salicaceae	<i>Xylosma gigantifolium</i> Sleumer		ND	-	-	-
Salicaceae	<i>Xylosma inaequinerivium</i> Sleumer	Endangered B1+2c ver.2.3	N	X	-	X
Salicaceae	<i>Xylosma peltatum</i> (Sleumer) Lescot	Critically Endangered B1+2c ver.2.3	S	X	-	-
Sapindaceae	<i>Cupaniopsis crassivalvis</i> Radlk.	Extinct ver.2.3	S	-	-	-
Sapindaceae	<i>Cupaniopsis grisea</i> Adema		N	-	-	-
Sapindaceae	<i>Cupaniopsis mouana</i> Guillaumin	Endangered B1+2c ver.2.3	S	X	-	-
Sapindaceae	<i>Cupaniopsis rosea</i> Adema	Endangered B1+2c ver.2.3	N	X	-	-
Sapindaceae	<i>Cupaniopsis rotundifolia</i> Adema	Endangered B1+2c ver.2.3	S	X	-	-
Sapindaceae	<i>Cupaniopsis tontoutensis</i> Guillaumin	Endangered B1+2c ver.2.3	S	X	-	X
Sapindaceae	<i>Elatostachys dzumacensis</i> Adema	Vulnerable D1 ver.2.3	S	-	-	X
Sapotaceae	<i>Planchonella crenata</i> Munzinger & Swenson		N	X	-	X
Sapotaceae	<i>Planchonella ericiflora</i> Munzinger & Swenson		S	-	-	X
Sapotaceae	<i>Planchonella latihila</i> Munzinger & Swenson		S	X	-	X
Sapotaceae	<i>Planchonella rheophytopsis</i> P. Royen		N	-	-	X
Sapotaceae	<i>Planchonella skottsbergii</i> Guillaumin		S	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra belepensis</i> Swenson & Munzinger		N	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra blaffartii</i> Swenson & Munzinger		N	-	X	-

Sapotaceae	<i>Pycnantra bourailensis</i> Swenson & Munzinger	S	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra confusa</i> Swenson & Munzinger	S	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra goroensis</i> (Aubrév.) Munzinger & Swenson, comb. ined.	S	X	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra linearifolia</i> Swenson & Munzinger	N	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra longiflora</i> (Benth.) Munzinger & Swenson, comb. ined.	N	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra longipetiolata</i> Swenson & Munzinger	N	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra multiflora</i> (Vink) Munzinger & Swenson, comb. ined.	N	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnantra ouaiemensis</i> Swenson & Munzinger	N	-	-	-
Simaroubaceae	<i>Soulamea cycloptera</i> Guillaumin	N	-	-	-
Simaroubaceae	<i>Soulamea dagostinii</i> Jaffré & Fambart	N	X	-	-
Simaroubaceae	<i>Soulamea moratii</i> Jaffré & Fambart	N	-	-	X
Simaroubaceae	<i>Soulamea rigaultii</i> Jaffré & Fambart	N	X	-	X
Solanaceae	<i>Solanum insulae-pinorum</i> Heine	S	-	-	-
Solanaceae	<i>Solanum pseuderanthemoides</i> Schltr.	S	-	-	-
Solanaceae	<i>Solanum vaccinioides</i> Schltr.	N	X	-	X
Symplocaceae	<i>Symplocos pariensis</i> Pillon & Noot.	N	-	X	-
Violaceae	<i>Agatea lecointei</i> Munzinger	N	-	-	-
Winteraceae	<i>Zygogynum oligostigma</i> Vink	N	X	-	X
Winteraceae	<i>Zygogynum pauciflorum</i> (Baker f.) Vink	N	-	X	-
Winteraceae	<i>Zygogynum tanyostigma</i> Vink	N	-	X	-

Narrow endemic species restricted to 2 locations

Species name in bold indicates that 100% of the populations are impacted by mines. Asterisks after the species name indicates that at least 50% of records are impacted by mines. N: North province; S: South province. An « X » in the different columns indicates that species are protected by local legislation/located in a protected area/impacted by mining activities.

Family	Species	IUCN status	Province occurrence	Protected by local legislation	Populations located in a protected area	Populations impacted by mining activities
Acanthaceae	<i>Graptophyllum ophichilifolium</i> Heine		N	X	-	X
Anacardiaceae	<i>Semecarpus poyaensis</i> M.Hoff		N	X	-	-
Apocynaceae	<i>Marsdenia speciosa</i> Baill.		S	-	X	-
Apocynaceae	<i>Marsdenia tylophoroides</i> Schltr.		N; S	-	X	-
Apocynaceae	<i>Parsonia terminaliifolia</i> Guillaumin *		N	-	-	X
Apocynaceae	<i>Rauvolfia sevenetii</i> Boiteau		S	X	X	X
Araliaceae	<i>Pterandra longistyla</i> Lowry, Plunkett & Frodin *		N	-	-	X
Araliaceae	<i>Polyscias mackeei</i> Lowry & Plunkett		S	-	X	-
Araliaceae	<i>Polyscias otopyrena</i> (Baill.) Lowry & Plunkett		S	-	-	-
Araucariaceae	<i>Araucaria nemorosa</i> de Laub.	Critically Endangered B1ab(i,ii,iii,iv,v)+2ab(i,ii,iii,iv,v) ver 3.1	S	X	-	-
Araucariaceae	<i>Araucaria schmidii</i> de Laub.	Vulnerable D2 ver 3.1	N	-	X	-
Areaceae	<i>Basselinia porphyrea</i> H. E. Moore	Lower Risk/conservation dependent ver 2.3	S	X	X	-
Areaceae	<i>Basselinia tomentosa</i> Becc.	Vulnerable D2 ver 2.3	S	X	-	-
Areaceae	<i>Burretiockentia hapala</i> H. E. Moore		N	X	-	-
Areaceae	<i>Kenttopsis piersoniorum</i> Pintaud & Hodel		N	-	X	-
Balanopaceae	<i>Balanops oliviformis</i> Baill.		N; S	-	X	-
Casuarinaceae	<i>Casuarina teres</i> Schltr.		N	X	-	X
Celastraceae	<i>Menepetalum salicifolium</i> Loes.		N	-	-	-
Celastraceae	<i>Salaciopsis longistyla</i> I. H. Müller		N	-	-	-
Chrysobalanaceae	<i>Hunga myrsinoides</i> (Schltr.) Prance		N	-	-	-
Combretaceae	<i>Terminalia cherrieri</i> MacKee	EN A2ce+3e	N; S	X	-	-
Cunoniaceae	<i>Codia fusca</i> (Schltr.) H.C. Hopkins		S	-	X	-
Cunoniaceae	<i>Codia microphylla</i> Vieill. ex Guillaumin		N	X	-	-
Cunoniaceae	<i>Cunonia dicksonii</i> Pillon & H. C. Hopkins		S	-	X	-
Cunoniaceae	<i>Cunonia pseudoverticillata</i> Guillaumin		S	-	X	-

Cunoniaceae	<i>Cunonia rotundifolia</i> Däniker	Lower Risk/conservation dependent ver 2.3	S	X	X	-
Cunoniaceae	<i>Cunonia rupicola</i> Hoogland		N	-	X	-
Cunoniaceae	<i>Pancheria humboldtiana</i> Guillaumin ex H.C. Hopkins & J. Bradford	Lower Risk/conservation dependent ver 2.3	S	-	X	-
Cunoniaceae	<i>Pancheria robusta</i> Guillaumin	Lower Risk/conservation dependent ver 2.3	S	-	X	-
Cunoniaceae	<i>Pancheria rubrivenia</i> Baker f.		N	-	-	-
Cupressaceae	<i>Libocedrus chevalieri</i> J. Buchholz	Critically Endangered B1ab(iii) ver 3.1	S	X	X	-
Cyperaceae	<i>Schoenus microcephalus</i> J. Kern		N	-	-	-
Dilleniaceae	<i>Hibbertia moratii</i> Veillon		N	X	-	X
Ebenaceae	<i>Diospyros erudita</i> F. White		N	X	-	X
Elaeocarpaceae	<i>Dubouzeia guillauminii</i> Viot		S	-	X	-
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus cohnetianus</i> Guillaumin	Vulnerable D1 ver 2.3c	N	-	-	-
Ericaceae	<i>Dracophyllum aticola</i> Däniker		N	-	X	-
Ericaceae	<i>Styphelia enervia</i> (Guillaumin) Sleumer *		S	-	-	X
Escalloniaceae	<i>Polyosma discolor</i> Baill.		N	-	-	-
Euphorbiaceae	<i>Baloghia balansae</i> (Baill.) Pax		N	-	-	-
Euphorbiaceae	<i>Bocquillonia castaneifolia</i> Guillaumin		N; S	X	-	X
Euphorbiaceae	<i>Cleidion lemurum</i> McPherson	Endangered B1+2c ver 2.3	N	X	-	-
Euphorbiaceae	<i>Cleidion veillonii</i> McPherson	Critically Endangered D ver 2.3	N	X	-	-
Euphorbiaceae	<i>Croton cordatulus</i> Aity Shaw	Vulnerable D2 ver 2.3	N	X	-	X
Fabaceae	<i>Serianthes margaretae</i> I.C. Nielsen	Endangered B1+2c ver 2.3	N	-	-	X
Goodeniaceae	<i>Scaevola macropyrena</i> I.H. Muller	Vulnerable C2a ver 2.3	N	X	-	-
Lamiaceae	<i>Gmelina tholicola</i> Mabb.		S	X	X	-
Lamiaceae	<i>Oxera microcalyx</i> Guillaumin		N	-	-	X
Lamiaceae	<i>Oxera rugosa</i> Guillaumin	Vulnerable B1+2c ver 2.3	S	X	-	-
Lauraceae	<i>Adenodaphne triplinervia</i> Kosterm.		S	-	X	-
Lauraceae	<i>Cryptocarya schmidii</i> Kosterm.		N	-	-	X
Lauraceae	<i>Litsea humboldtiana</i> Guillaumin		L; S	X	-	-
Lauraceae	<i>Litsea pentaflorea</i> Guillaumin		N	X	-	X
Loganiaceae	<i>Logania imbricata</i> (Guillaumin) Steenis & Leenh.		N	X	-	-
Malvaceae	<i>Acropogon bosseri</i> Morat & Chalopin *		S	-	X	-

Malvaceae	<i>Acropogon jaffrei</i> Morat & Chalopin	S	X	X	X	X
Malvaceae	<i>Acropogon macrocarpus</i> Morat & Chalopin	N	-	-	-	X
Malvaceae	<i>Acropogon margaretae</i> Morat & Chalopin	N	-	X	-	-
Menispermaceae	<i>Hypserpa mackeei</i> Forman	N	X	-	-	-
Monimiaceae	<i>Hedycarya aragoensis</i> Jérémie	S	X	-	-	X
Myrtaceae	<i>Archithodomyrtus vieillardii</i> (Brongn. & Gris) Burret *	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia gatopensis</i> Guillaumin	S	X	-	-	X
Myrtaceae	<i>Eugenia jaffrei</i> J.W.Dawson, ined.	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia lepredourii</i> J.W.Dawson, ined.	N	X	-	-	X
Myrtaceae	<i>Eugenia metzdorffii</i> J.W.Dawson, ined.	S	X	X	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia ouaiemensis</i> J.W.Dawson, ined.	N; S	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia poimballensis</i> (Guillaumin) J.W.Dawson, comb. ined.	N	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia sicafoia</i> J.W.Dawson, ined.	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia tchambensis</i> J.W.Dawson, ined.	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Gossia colnettiana</i> (Guillaumin) N. Snow, comb. ined.	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Gossia grandiflora</i> N. Snow, ined.	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Gossia kuakuense</i> (Vieill. ex Guillaumin) N. Snow, comb. ined.	N	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Kanakomyrtus mcphersonii</i> N.Snow	N; S	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Kanakomyrtus prominens</i> N.Snow	N	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Kanakomyrtus revoluta</i> N.Snow	N	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Melaleuca brevisepala</i> (J. W. Dawson) Craven & J.W. Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Metrosideros patens</i> J.W.Dawson	N	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Metrosideros tetrasticha</i> Guillaumin	S	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium apetioliatum</i> J. W. Dawson	S	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium brevipericulatum</i> J. W. Dawson	N	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium micans</i> Brongn. & Gris	N	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium nitens</i> J. W. Dawson	N	-	X	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium pendulinum</i> J. W. Dawson	S	X	X	-	X
Myrtaceae	<i>Syzygium ramilepis</i> J. W. Dawson	S	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium tontoutaense</i> J. W. Dawson	N	-	X	-	-

Myrtaceae	<i>Syzygium veillonii</i> J. W. Dawson			S	-	-	X
Myrtaceae	<i>Tristaniopsis polyantra</i> (Guillaumin) Peter G. Wilson & J. T. Waterh.	EN B1ab(iii)+2ab(iii)	X	S	-	-	-
Myrtaceae	<i>Uromyrtus nekouana</i> (Guillaumin) Burret	Endangered B1+2c ver 2.3	X	S	-	-	X
Myrtaceae	<i>Uromyrtus sunshinensis</i> (Guillaumin) N. Snow & Guymer		-	N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Uromyrtus thymifolia</i> (Guillaumin) Burret		-	S	-	-	-
Myrtaceae	<i>Xanthostemon glaucus</i> Pamp.		X	S	-	-	X
Myrtaceae	<i>Xanthostemon sebertii</i> Guillaumin	Critically Endangered D ver 2.3	-	N	-	-	X
Orchidaceae	<i>Eulophia moratii</i> N. Hallé	Extinct ver 2.3	X	S	-	-	-
Orchidaceae	<i>Gunnarella aymardii</i> (N. Hallé) Senghas		X	N; S	-	-	-
Orchidaceae	<i>Zeuxine francii</i> Schltr.		X	N	X	-	-
Pandanaceae	<i>Pandanus verecundus</i> B. C. Stone		X	S	-	-	-
Paracryphiaceae	<i>Quintinia parviflora</i> (Schltr.) Schltr.	Critically Endangered D ver 2.3	-	S	X	-	-
Phellinaceae	<i>Phelline billardieri</i> Pancher ex Loes.		-	S	-	-	-
Phellinaceae	<i>Phelline microcarpa</i> Baill.		-	N	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus balansaeanus</i> Guillaumin		-	S	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus barouaensis</i> M. Schmid		-	N; S	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus calcicola</i> M. Schmid		-	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus conjugatus</i> M. Schmid	EN B2ab(iii)	X	S	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus dzumacensis</i> M. Schmid *		-	S	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus helenae</i> M. Schmid		-	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus jauberti</i> Vieillard ex Guillaumin		-	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus koniamboensis</i> M. Schmid *		-	N	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus koueouaensis</i> M. Schmid *		-	N	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus longerramosus</i> Guillaumin ex M. Schmid		-	S	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus lucilae</i> M. Schmid		-	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus memaoyaensis</i> M. Schmid		-	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus ningaensis</i> M. Schmid		X	S	-	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus pilifer</i> M. Schmid		X	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus poueboensis</i> M. Schmid		-	N	-	-	-
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus pterocladus</i> S. Moore		-	N	-	-	X

Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus tireliae</i> M. Schmid	N	X	-	-	X
Picrodendraceae	<i>Austrobuscus clusiaceus</i> (Baill.) Airy Shaw	S	-	-	-	X
Picrodendraceae	<i>Austrobuscus ovalis</i> Airy Shaw	N	-	X	-	-
Picrodendraceae	<i>Scagea oligostemon</i> (Guillaumin) Mc Pherson	S	-	X	-	X
Pittosporaceae	<i>Pittosporum alliferum</i> Tirel & Veillon	N	X	-	-	X
Pittosporaceae	<i>Pittosporum bouletii</i> Veillon & Tirel	N	-	-	-	-
Pittosporaceae	<i>Pittosporum brevispinum</i> Veillon & Tirel	N	X	-	-	-
Pittosporaceae	<i>Pittosporum muricatum</i> Tirel & Veillon	S	X	-	-	X
Primulaceae	<i>Maesa jaffrei</i> M.Schmid	N	X	-	-	X
Primulaceae	<i>Rapanea belepensis</i> M.Schmid	N	-	-	-	-
Primulaceae	<i>Rapanea humboldtensis</i> M. Schmid	S	-	X	-	-
Primulaceae	<i>Rapanea ouamienensis</i> M. Schmid	S	-	-	-	-
Primulaceae	<i>Tapeinosperma baladense</i> Mez	N	-	-	-	-
Primulaceae	<i>Tapeinosperma bouldaense</i> M.Schmid, ined.	N	X	-	-	X
Primulaceae	<i>Tapeinosperma brevipedicellatum</i> M. Schmid, ined.	N	-	X	-	-
Proteaceae	<i>Beauprea congesta</i> Viot	S	-	X	-	-
Proteaceae	<i>Beauprea crassifolia</i> Viot	N	-	-	-	-
Proteaceae	<i>Stenocarpus heterophyllus</i> Brongn. & Gris	S	X	-	-	X
Proteaceae	<i>Stenocarpus villosus</i> Brongn. & Gris	N	X	-	-	-
Proteaceae	<i>Virotia vieillardii</i> (Brongn. & Gris) P. H. Weston & A. R. Mast	N	X	-	-	-
Rubiaceae	<i>Atractocarpus aragoensis</i> Guillaumin	S	-	X	-	-
Rubiaceae	<i>Atractocarpus longestipitatus</i> Baill. ex Guillaumin	S	-	X	-	-
Rubiaceae	<i>Gea bouldaensis</i> Achille, ined.*	N; S	-	X	-	X
Rubiaceae	<i>Ixora aoupinieensis</i> Hoang & Mouly	N	X	X	-	-
Rubiaceae	<i>Ixora clarae</i> Mouly & Pisivin	S	-	X	-	-
Rubiaceae	<i>Psychotria bourailensis</i> Guillaumin	S	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Psychotria ferdinand-muelleri</i> Guillaumin	S	-	X	-	X
Rubiaceae	<i>Psychotria floribunda</i> (Montrouz.) Guillaumin	N	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Psychotria nekouana</i> (Baill.) Guillaumin	S	-	-	-	-

Rubiaceae	<i>Psychotria ouatliouensis</i> Guillaumin		S	-	-	-	-
Rubiaceae	<i>Psychotria stenophylla</i> Guillaumin *		S	-	-	-	X
Rubiaceae	<i>Thiollierea pachyphylla</i> (Guillaumin) Barrabé & Mouly, comb. ined.		S	-	X	-	-
Rutaceae	<i>Comptonella fruticosa</i> T.G.Hartley		N	X	-	-	X
Rutaceae	<i>Dutaillioopsis gordonii</i> T.G.Hartley		S	X	X	-	X
Rutaceae	<i>Dutailliea amosensis</i> (Guillaumin) T.G.Hartley	Vulnerable D1 ver 2.3	N; S	X	-	-	-
Rutaceae	<i>Medicosma gracilis</i> T.G.Hartley *		N	-	-	-	X
Rutaceae	<i>Melicope leptococca</i> Baill. Ex Guillaumin		N	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Melicope pedicellata</i> Guillaumin		N; S	-	X	-	-
Rutaceae	<i>Neoschmidia calycina</i> T.G. Hartley		N	X	-	-	X
Rutaceae	<i>Sarcomelicope dognyensis</i> T.G.Hartley		N; S	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Sarcomelicope pembalsensis</i> T.G.Hartley		N; S	-	-	-	-
Rutaceae	<i>Sarcomelicope sarcococca</i> (Baill.) Engl.		S	X	-	-	-
Salicaceae	<i>Casearia lituana</i> Däniker		L	-	-	-	-
Salicaceae	<i>Homalium juxtapositum</i> Sleumer	Endangered B1+2c ver 2.3	N	X	-	-	X
Salicaceae	<i>Homalium polystachyum</i> (Vieill.) Briq.	Endangered B1+2c ver 2.3	N	X	-	-	X
Salicaceae	<i>Lasiochlamys cordifolia</i> Sleumer		N	-	X	-	-
Salicaceae	<i>Lasiochlamys manjiliana</i> Sleumer	Vulnerable D2 ver 2.3	N	-	-	-	-
Salicaceae	<i>Lasiochlamys rivularis</i> Sleumer		N; S	-	X	-	-
Salicaceae	<i>Lasiochlamys trichostemon</i> (Guillaumin) Sleumer	Lower Risk/conservation dependent ver 2.3	S	-	X	-	-
Salicaceae	<i>Xylosma bouliindae</i> Sleumer	Vulnerable D1 ver 2.3	N; S	X	-	-	X
Salicaceae	<i>Xylosma capillipes</i> Guillaumin	Critically Endangered B1+2c ver 2.3	S	X	X	-	-
Salicaceae	<i>Xylosma grossecrenatum</i> (Sleumer) Lescot	EN B1ab(iii)+2ab(iii)	N	X	-	-	-
Salicaceae	<i>Xylosma kaalense</i> Sleumer	Vulnerable B1+2c ver 2.3	N	X	-	-	X
Salicaceae	<i>Xylosma lancifolium</i> Sleumer		N	-	-	-	-
Salicaceae	<i>Xylosma pininsulare</i> Guillaumin	Critically Endangered B1+2c ver 2.3	N; S	X	-	-	-
Santalaceae	<i>Amphorogyne staufferi</i> Markgr.		S	-	X	-	-
Santalaceae	<i>Exocarpos spathulatus</i> Schltr. & Pilg.		S	-	X	-	-
Sapindaceae	<i>Arytera nekorensis</i> H.Turner	Vulnerable B1+2c ver 2.3	N; S	X	-	-	-
Sapindaceae	<i>Cupaniopsis glabra</i> Adema	Endangered B1+2c ver 2.3	S	X	-	-	X

Sapotaceae	<i>Beccariella vieillardii</i> (Baill.) Swenson, Bartsch & Munzinger	N; S	X	-	-	X
Sapotaceae	<i>Planchonella cauliflora</i> Munzinger & Swenson	N; S	-	-	-	-
Sapotaceae	<i>Planchonella koumaciensis</i> Aubrév. *	N	-	-	-	X
Sapotaceae	<i>Planchonella mandjeiliana</i> Munzinger & Swenson	N	-	X	-	-
Sapotaceae	<i>Planchonella minutiflora</i> Munzinger & Swenson	N	X	-	-	-
Sapotaceae	<i>Planchonella roseoloba</i> Munzinger & Swenson	N	-	X	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnanandra bracteolata</i> Swenson & Munzinger	N	-	X	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnanandra caeruleilata</i> Swenson & Munzinger ined.	S	-	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnanandra elliptica</i> Swenson & Munzinger ined.	S	-	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnanandra micrantha</i> (Beauvis.) Munzinger & Swenson, comb. ined.	N	-	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnanandra paucinervis</i> Swenson & Munzinger	N	-	X	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnanandra viridiflora</i> Swenson & Munzinger	N; S	-	-	-	-
Sapotaceae	<i>Pycnanandra wagapensis</i> (Guillaumin) Swenson & Munzinger, comb. ined.	N; S	-	-	-	-
Simaroubaceae	<i>Soulamea cardioptera</i> Baill.	S	X	-	-	X
Solanaceae	<i>Solanum hugonis</i> Heine	N	-	-	-	-
Stemonuraceae	<i>Gastrolepis aticola</i> Munzinger, McPherson, Lowry	S	-	X	-	-
Symplocaceae	<i>Symplocos gracilis</i> Brongn. & Gris	N	-	-	-	-
Violaceae	<i>Agatea veillonii</i> Munzinger	N	-	-	-	-
Winteraceae	<i>Zygogynum fraterculum</i> Vink	N	-	-	-	-

Narrow endemic species restricted to 3 locations

Species name in bold indicates that 100% of the populations are impacted by mines. Asterisks after the species name indicates that at least 50% of records are impacted by mines. N: North province; S: South province. An « X » in the different columns indicates that species are protected by local legislation/located in a protected area/impacted by mining activities.

Family	Species	IUCN status	Province occurrence	Protected by local legislation	Populations located in a protected area	Populations impacted by mining activities
Acanthaceae	<i>Graptophyllum balansae</i> Heine		S	-	-	-
Alseuosmiaceae	<i>Platyspermatum crassifolium</i> Guillaumin	Lower Risk/conservation dependent ver 2.3	S	-	-	-
Anacardiaceae	<i>Euroschinus aoupiniensis</i> M. Hoff	Vulnerable B1+2c ver 2.3	S	-	X	-
Apocynaceae	<i>Alstonia boullindaensis</i> Boiteau		N	X	X	-
Apocynaceae	<i>Alyxia poyaeensis</i> (Boiteau) D.J.Middleton		N	X	-	-
Apocynaceae	<i>Alyxia torqeata</i> (Baill.) Guillaumin		N	X	-	X
Apocynaceae	<i>Cerberiopsis nerifolia</i> (S. Moore) Boiteau	Endangered B1+2c ver 2.3	N; S	X	-	X
Apocynaceae	<i>Marsdenia koriamboensis</i> Guillaumin *		S	X	X	-
Apocynaceae	<i>Marsdenia pseudoparsonsia</i> Guillaumin		N	-	-	X
Apocynaceae	<i>Melodinus reticulatus</i> Boiteau		N	-	-	X
Apocynaceae	<i>Parsonsia macrophylla</i> Pichon ex Guillaumin		N; S	X	-	X
Araliaceae	<i>Merysta lecardii</i> (R. Vig.) Lowry & F. Tronchet, ined.		N; S	-	X	X
Araliaceae	<i>Plerandra emiliana</i> (Baill.) Lowry, Plunkett & Frodin		N; S	-	X	X
Araliaceae	<i>Plerandra pachyphylla</i> (Harms) Lowry, Plunkett & Frodin		N; S	-	X	X
Araliaceae	<i>Polyscias dzumacensis</i> Lowry & Plunkett, ined*		S	-	-	-
Araliaceae	<i>Polyscias jaffrei</i> Lowry & Plunkett, ined. *		S	-	X	X
Araliaceae	<i>Polyscias scopoliae</i> (Baill.) Lowry	Vulnerable B1+2c ver 2.3	N	-	-	X
Arecaceae	<i>Actinokentia huerfmannii</i> H. E. Moore	Lower Risk/conservation dependent ver 2.3	N; S	-	-	X
Arecaceae	<i>Chambeyronia lepidota</i> H.E. Moore		S	X	-	-
Arecaceae	<i>Clinosperma lanuginosa</i> (M.Schmid ex H.E.Moore) Pintaud & W.J.Baker		N	X	X	-
Arecaceae	<i>Kentopsis oliviformis</i> (Brongn. & Gris) Brongn.	Endangered B1+2c ver 2.3	N	X	-	-
Arecaceae	<i>Kentopsis pyriformis</i> Pintaud & Hodel		N	-	-	-
Argophyllaceae	<i>Argophyllum acinetochromum</i> Guillaumin		S	X	X	X
Argophyllaceae	<i>Argophyllum brevipetalum</i> Guillaumin		N	-	-	X
			S	-	-	X

Argophyllaceae	<i>Argophyllum grunovii</i> Zahlbr. *				S				X		X
Celastraceae	<i>Elaeodendron bupleuroides</i> (Guillaumin) R. H. Archer				S				X		
Celastraceae	<i>Salicopsis tiwakae</i> I. H. Müller				N						
Chrysobalanaceae	<i>Hunga guillauminii</i> Prance	Vulnerable	B1+2c	ver 2.3	N						X
Chrysobalanaceae	<i>Hunga lifouana</i> (Däniker) Prance				L; N						
Cunoniaceae	<i>Codia belepensis</i> H. C. Hopkin				N		X				
Cunoniaceae	<i>Cunonia acupiniensis</i> Hoogland	Vulnerable	D2	ver 2.3	N				X		
Cunoniaceae	<i>Pancheria ajeacra</i> H. C. Hopkins, Pillon & J. Bradford *				N						X
Cunoniaceae	<i>Pancheria dogmyensis</i> H. C. Hopkins, Pillon & J. Bradford				N; S						
Cunoniaceae	<i>Pancheria mcphersonii</i> H.C.Hopkins, Pillon & J.Bradford				N				X		
Cunoniaceae	<i>Pancheria multijuga</i> Guillaumin ex H.C.Hopkins & J.Bradford	Lower Risk/conservation dependent	2.3	ver	S				X		
Cunoniaceae	<i>Pancheria xaragurensis</i> H.C. Hopkins & Pillon, ined.				S				X		X
Cyperaceae	<i>Costularia neocaledonica</i> Rendle				S				X		
Ebenaceae	<i>Diospyros margaretae</i> F. White	Vulnerable	D1	ver 2.3	N; S						X
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus moratii</i> Tirel	Vulnerable	D1	ver 2.3	N				X		
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea koghiensis</i> Tirel				S				X		
Ericaceae	<i>Cyathopsis violaceo-spicata</i> (Guillaumin) Quinn				N		X				X
Euphorbiaceae	<i>Baloghia brongniartii</i> (Baill.) Pax *				N; S				X		X
Euphorbiaceae	<i>Baloghia neocaledonica</i> (S. Moore) McPherson				S						X
Euphorbiaceae	<i>Bocquillonina gontiorrhachis</i> Airy Shaw				N						X
Euphorbiaceae	<i>Bocquillonina longipes</i> McPherson	Endangered	B1+2c	ver 2.3	N						X
Euphorbiaceae	<i>Cleidion lochimios</i> McPherson	Vulnerable	B1+2c	ver 2.3	N						X
Euphorbiaceae	<i>Cleidion marginatum</i> McPherson	Vulnerable	B1+2c	ver 2.3	N						X
Euphorbiaceae	<i>Cleidion velutinum</i> McPherson				S						
Fabaceae- Caesalpinioideae	<i>Storckia neocaledonica</i> I.C. Nielsen, Labat & Munzinger				N; S						X
Lamiaceae	<i>Oxera crassifolia</i> Virot	Lower Risk/conservation dependent	2.3	ver	S				X		
Lauraceae	<i>Belischmidia neocaledonica</i> Kosterm. *				N; S						X
Lauraceae	<i>Endiandra poueboensis</i> Guillaumin				N						
Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon mackeeanum</i> C.E. Anderson				N						X

Malvaceae	<i>Acropogon domatifer</i> Morat	Vulnerable D2 ver 2.3	N	-	X	-
Malvaceae	<i>Acropogon grandiflorus</i> Morat & Chalopin		N	-	X	-
Malvaceae	<i>Acropogon pilosus</i> Morat & Chalopin		N	-	-	-
Malvaceae	<i>Acropogon schistophilus</i> Morat & Chalopin		N	-	X	-
Malvaceae	<i>Corchorus neocaledonicus</i> Schlechter		N	-	-	X
Meliaceae	<i>Dysoxylum pachypodium</i> (Baill.) C. DC.	Critically Endangered D ver 2.3	N; S	X	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia balansae</i> Guillaumin		S	-	X	-
Myrtaceae	<i>Eugenia dagostinii</i> J.W.Dawson, ined.	EN A2ce	N; S	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia virotii</i> Guillaumin	Vulnerable B1+2c ver 2.3	N	X	-	X
Myrtaceae	<i>Kanakomyrtus myrtopsidoides</i> Guillaumin ex N.Snow		S	-	X	-
Myrtaceae	<i>Metrosideros paniensis</i> J.W.Dawson		N	-	X	-
Myrtaceae	<i>Syzygium bouliandaense</i> J. W. Dawson		N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium jaffrei</i> J. W. Dawson		N; S	-	X	X
Myrtaceae	<i>Syzygium koniamboense</i> J. W. Dawson *		N	-	-	X
Myrtaceae	<i>Syzygium kuebiniense</i> J. W. Dawson		S	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium meorianum</i> J. W. Dawson		N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium pennellii</i> (Guillaumin) J. W. Dawson		N; S	-	-	-
Myrtaceae	<i>Syzygium poyanum</i> J. W. Dawson	VU B1ab(iii)+2ab(iii)	N; S	-	-	X
Myrtaceae	<i>Tristaniopsis vieillardii</i> Brongn. & Gris	Vulnerable B1+2c ver 2.3	S	-	-	X
Myrtaceae	<i>Xanthostemon ferrugineus</i> J. W. Dawson *		N	-	-	X
Myrtaceae	<i>Xanthostemon grisei</i> Guillaumin		N	-	-	-
Myrtaceae	<i>Xanthostemon gugerii</i> Merr.		N	-	-	-
Nothofagaceae	<i>Nothofagus baumanniae</i> (Baum.-Bod.) Steenis	Lower Risk/conservation dependent ver 2.3	S	-	X	-
Orchidaceae	<i>Acianthus aegeridantennatus</i> N. Hallé		N; S	X	-	-
Orchidaceae	<i>Acianthus tenellus</i> Schltr.		N	X	-	X
Orchidaceae	<i>Bulbophyllum atrorubens</i> Schltr.		N	X	-	-
Orchidaceae	<i>Bulbophyllum keekee</i> N. Hallé		N; S	X	X	X
Orchidaceae	<i>Dendrobium cleistogamum</i> Schltr.		S	X	X	-
Orchidaceae	<i>Dendrobium munificum</i> (Finet) N. Hallé		S	X	-	-
Orchidaceae	<i>Liparis zosterops</i> N. Hallé		N	X	-	X

Appendix 3: Sites with a high likelihood of containing NES that were not identified as HPNE from the distributional records alone. Potential reasons for the difference between the distributional data and the model output are outlined below.

Group 1

SITE	REASONS FOR MISMATCH
1 : Low altitude and dry areas of the West Coast	Anthropic degradation.
2 : Houailou river	Anthropic degradation.
3 : Kouaoua	Anthropic degradation.
4 : Canala	Anthropic degradation.
5 : St Vincent Bay surroundings	Anthropic degradation.
6: Between Port Bouquet and Ouinée	Under sampled, mine and fire degradations. Sampling needed at low and medium altitudes in the Neuménie, To N'Deu, Nimbo, Comboui and N'Goye valleys.
7 : Rivière Bleue	7 NES recorded (just under the threshold of 8 NES for a HPNE).
8 : Cap Pouareti	Anthropic degradation.

Group 2

10 : Tnèda, Ga Wenem, Gan Tuétai	Under sampled in the high valleys, especially on volcano-sedimentary substrates above 600 m and on ultramafic soil above 900 m.
11: Gaitada, Pwailatimbé, Ticahouiane, Pomongoa, Wöwélang Bwali	Under sampled (some old samples). Fires degradations on the east and north east slopes. The summit and the west and south slopes (starting at 600 m) should be investigated.
12 : Goro Atuwaa, Taji	Under sampled. Sampling is needed in contact areas between volcano-sedimentary and ultramafic substrates (between 400 and 800 m and at high elevation above 1000 m). Access is difficult.
13 : Goro Até, Grota	Under sampled. Sampling is needed in contact areas between volcano-sedimentary and ultramafic substrates.
15 : Mont Arago, Le Sphinx	Under sampled. Contact areas of ultramafic and volcano-sedimentary substrates especially on the summit of "Le Sphinx" should be looked at. Slopes all around shelter dense vegetation between 700 and 1000 m that need to be investigated.
16 : Karavéyaa, Mé Ixaburu, Karacu	Under sampled, especially around the Méré river.
17 : Mont Canala, Mont Nakada, Xúkinea	Under sampled (some old samples). Sampling is needed in the forest areas on the east and south east slopes between 700 and 1100 m. The other areas are impacted by fires (summit and north slopes).

Group 3

23 : Mé Maoya, Keiyouma	Under sampled. North and north east slopes are degraded. All the others areas between 700 and 1500 m need to be sampled. Access is difficult. This area should be considered as a priority.
24 : Mé Adéo	Under sampled. Sampling is needed in contact areas between volcano-sedimentary and ultramafic substrats between 600 and 1000 m.
26 : Koungouhaou Nord and South	Under sampled and degraded by fires up to the summit.
Dent de St Vincent	Under sampled (some old samples). The highest areas, between 900 and 1400 m are interesting and not well known.
Bwa Bwi	Under sampled. Dense forests between 700 and 1200 m totally un-sampled. This area should be considered as a priority.
Mont Ningua	Under sampled (sampling occurred during this study).
Mont Cidoa	Under sampled.
Mont Ouin	Under sampled, especially between 800 and 1300 m.
Mont Tonta	Under sampled, especially relics of forests between 800 and 1000 m. Degradation by fires.

Comparative reproductive biology of a common and a narrow endemic species of *Scaevola* (Goodeniaceae), two scrubland plants of New Caledonia.

Adrien S. Wulff ^{1,2}; Bruno Fogliani ^{1,2} and Laurent L'Huillier ¹

¹ Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), Axe II "Diversités biologique et fonctionnelle des écosystèmes, BP 73 98890 Païta, New Caledonia. wulff@iac.nc; lhuillier@iac.nc; fogliani@iac.nc.

² Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC), Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE-EA 4243) B.P. R4, 98851 Nouméa Cedex, New Caledonia.

Abstract

It is sometimes complicated to understand why some closely related species can show such different species distribution. This can be closely linked to the reproductive biology of these species. In this paper we investigate breeding features of two shrub species, *Scaevola montana*, a common species, and *S. coccinea*, a narrow endemic species, occurring together in sympatry in New Caledonia, a territory sheltering numerous narrow endemic species. Although phenological patterns were similar for the two species, we found a positive correlation between flowering/fruitlet intensity and mean temperatures only for *S. montana*. Trials with control and bagged inflorescences enlightened an allogamous or geitonogamous pollination system. Pollination features such as nectar content and visitation rates were also monitored, enlightening an insect generalised pollination linked to a sucrose and fructose concentrated nectar for *S. montana*. The narrow endemic species has nectar concentrated mainly with sucrose linked to a specialised pollination by territorial passerines. No animals were observed eating the fruits of these two species, although the analyse of faeces, belonging to *Columba vitiensis* spp. *hyponochroa*, found near individuals of *S. montana* enlightened that this species is ornithochorus. This wasn't the case of *S. coccinea*, all the fruits fall on the ground reflecting a barochorus dispersal system, and explaining for a large part the narrow endemism of the species. Although these two species are part of the same phylogenetic group, they have different breeding systems that will have major influences on gene flow. These characteristics seem relevant especially for managing populations where nickel mining occurs.

Keywords: pollination, dispersal, *Scaevola*, narrow endemic species, New Caledonia

in prep.

Introduction

To understand narrow endemism, different ecological features need to be investigated. A major contribution to this question is to look more precisely at the reproductive features. Pollination and dispersal agents will have important impacts on genes flow and on the distribution of a species throughout the landscape. In a context where these species occur in the vicinity of intense mining activities, and knowing that the production of nickel is planed to triple between 2013-2015 (L'Huillier et al., 2010), it seems relevant, in a conservation view, to compile data on ecological interaction of ultramafic scrublands. This lack of knowledge becomes even more problematic, especially when we know that plant-pollinator interactions may be crucial for the maintenance of ecosystems (Pellmyr, 2002), and they might be disrupted when one member of the association becomes extinct or must compete with introduced species (Traveset & Richardson, 2006). Pollination characteristics have been studied quite intensely, conditioned by new advances and concepts in this field. A good example is the pollination syndrome, a concept that appeared at the 19th century. It refers to an idea that most angiosperm flowers are specialised enough to be pollinated by particular pollinator (Johnson & Steiner, 2000) i.e. it's possible to identify the pollinator without direct observations. This traditional view of reproduction biologists has received some important scepticism (Ollerton, 1996; Waser et al., 1996) and a recent work has revealed that pollination syndrome hypothesis don't successfully predict the pollinator when looked on a broad scale (Ollerton et al., 2009). This enlightens the necessity to always determine direct interactions between plants and animals instead of predicting them. Additionally, pollination is often described as specialized (by a unique type of organism) or generalised (by a broad variety of organisms) system (Waser et al., 1996), often linked to pollination syndrome. Regarding dispersal structures, it seems essential for plant species to be able to disperse in order to colonize new suitable habitats and to limit competition and predation near the mother plant. This mutualism between fleshy fruits plants and their consumption by animals has shaped species throughout evolution (Howe & Smallwood, 1982) and can easily underline the ability of a species to colonize new habitat or in contrary to be very localized.

New Caledonia is the territory with the highest endemic richness of vascular plants in the world (Kier et al., 2009). For some authors this can be linked to the presence of ultramafic substrates which enhance speciation mechanisms (Pillon et al., 2010) and have a selective, conservative and diversification action on the flora (Jaffré, 1996). Although studies on ecological relationships between plant and animals are increasing, little is know on the interactions between plants and animals in ultramafic scrublands.

In this study we enlighten phenological features of two scrubland species belonging to the same genus *Scaevola*. The first species is *S. montana*, an indigenous wide spread species growing preferentially on ultramafic soils such as magnesian cambisol or geric ferralsols but also on limestone and acid soils (Müller, 1990). The second species is *S. coccinea*, a narrow endemic species of the Tontouta valley growing only on ultramafic magnesian cambisol. This last species is quite particular compared to other *Scaevola*, having markedly long yellow flowers (Müller, 1990), a feature shared with only two other species of *Scaevola*, the newly discovered species of New Caledonia *S. barrierei* (Wulff & Munzinger, in press) and *S. glabra* occurring in Hawaii (Carolin et al., 1992). *S. coccinea* and *S. montana* develop both fleshy black fruits. We have chosen these two species because they seemed to be good candidates for a comparison of their reproductive biology in the light of their dissimilar distributions. Our general aim in this study is to enlighten which reproductive variables might explain the difference of distribution for these two model species. Therefore different questions had to be solved:

- Do these species have similar phenology and are they related to climatic variables?
- Do they have different breeding systems?
- Which are the pollinators of these two species according to nectar characteristics and flower visitation?
- Which are the dispersal agents of these two species?

These breeding characteristics are very useful to hypothesize gene flow between populations of a given species in order to be able to manage these natural populations according to their ecological features.

Material and methods

Studied species, location and phenology monitoring

Forty mature individuals of *S. montana* and *S. coccinea* were monitored on the same location in the Tontouta valley (166°17'40"E; 21°56'03"S) between June 2009 and October 2011. The vegetation of the site is an ultramafic scrubland on magnesian cambisol, with the predominance of *Gymnostoma chamaecyparis* (Casuarinaceae), a characteristic species of this type of soil. Per monitoring date we noted for each plant if it was sterile, flowering and/or fruiting. A plant was considered as flowering when it had at least one flower. The same rule was applied for fruiting.

Climatic data

A weather station WatchDog Serie 2400 was placed on the site between June 2009 and October 2011. Climatic data such as monthly rainfall and mean temperatures were collected.

Plant breeding system

To determine breeding system of each species, we monitored in 2010 at the peak of flowering 22 individuals of both *S. montana* and *S. coccinea* according to Dafni et al. (2005). For each species we identified two groups of eleven individuals: a control group where we monitored one inflorescence per individual left to normal pollination; and a group where one inflorescence per individual was covered with a pollination bag to exclude pollinators. Bags were positioned in order to let a proper development of flowers. We also determined the mean number of flowers per inflorescence for each species.

Nectar characteristics

Samples of nectar were collected on 10 different individuals for each species in 2009. We used microcapillary pipettes (Drummond Scientific Company Microcaps®) to collect nectar. We pooled three to four flowers per individual to gather enough nectar, especially for flowers of *S. montana* that had in some cases less than 1 µL of nectar in each flower. Each sample was collected in an Eppendorf® tube and lyophilized. Samples were then solubilized in 500 µL of UHQ water (Millipore, DirectQ). 200 µL of each solution was filtered (Millex-LG, Syringe Driven Filter unit, 0.20µm) and collected in glass vials for analysis. The three major sugars present in nectars (glucose, fructose and sucrose) were separated and quantified by HPLC (separation with a Zorbax Carbohydrate column: 4.6x150 mm, 5µm, at laboratory temperature) coupled with mass spectrometer (Bruker HCT Plus, ionized by electrospray ESI in positive mode). Mobile phase was a binary mixture of acetonitrile/water (70/30) with a 0.7 ml/min flow. The relative concentrations of sugars were calculated from the area of the peak on the chromatogram, compared to the ones found with standard samples at a known concentration. For each sample, three different measures were done and mean values were calculated.

Flower visitation

Independent timed observations of flowers were conducted on the two species at the peak of flowering (between November and December). For *S. montana* 30 independent sequences of 5 minutes occurred on 8 randomly chosen individuals (total of 20 hours of monitoring). For *S. coccinea* we monitored 9 randomly chosen individuals with a series of 30 independent sequences of 5 minutes each (more than 22 hours of monitoring). This

monitoring was realised by direct observations but also with video recording using a Sony® HD Handycam. Observations occurred also at night to identify possible nocturnal visitors (a total of 5 hours video recording with infrared detection). For each observation we looked at the identity of the visitor and the number of flowers visited per sequence. Mean visitation rates were calculated based on the total number of visits per total number of flowers observed per hour for each observation interval.

Fruit dispersal

To determine the type of dispersal, we monitored at the peak of fruiting, 5 individuals of each species for two consecutive days with a fauna Focus Digital Wildlife Surveillance System (Faunatech® Australia). Field observations occurred also at night to identify possible nocturnal disperser. All observations were done during favourable meteorological conditions for bird and bat activity. Additionally faeces near *S. montana* plants belonging to a bird (no faeces were observed near *S. coccinea*) were collected. The content of these faeces were studied to determine if we could find remains of seeds. Twenty-one faeces were collected and studied in 2010, thirty-seven in 2011.

Statistical analysis:

In order to determine a possible correlation between the proportion of flowering and fruiting individuals of the two species and monthly mean temperature/or rainfall, we used the Pearson's correlation coefficient. To compare breeding system and nectar composition, an arcsin transformation was applied to the percentages and a one-way analysis of variance (ANOVA) was done, followed by a Tukey honestly significant difference test (HSD) ($p < 0.05$). All statistical tests were implemented in "R" (R Development Core Team, 2011).

Results

Climatic data and phenology

The study site in the Tontouta valley is characterised by a dry climate (Fig. 1A), although variations occurred between years. In 2010 a total rainfall of 778 mm was recorded, whereas in 2011 some important rain events in January (558 mm of rainfall over the month) clearly indicates that total rainfall will be more important over that year. Lower variations of mean temperatures were observed between years. All sexually mature individuals flowered each year (Fig. 1B). For *S. montana*, flowering peaks were observed between November to December. Flowering peaks of *S. coccinea* were observed in November. Fruiting peaks of the two species were observed between December and January. Therefore these two species exhibit a synchronic flowering and fruiting period and a one year flowering and fruiting periodicity. We found a significant correlation between mean temperatures and

proportions of flowering ($R = 0.506$, $p < 0.01$) and fruiting individuals for *S. montana* ($R = 0.664$, $p < 0.001$). In contrast, we didn't find any significant correlations for *S. coccinea* although the phenology was synchronic and similar.

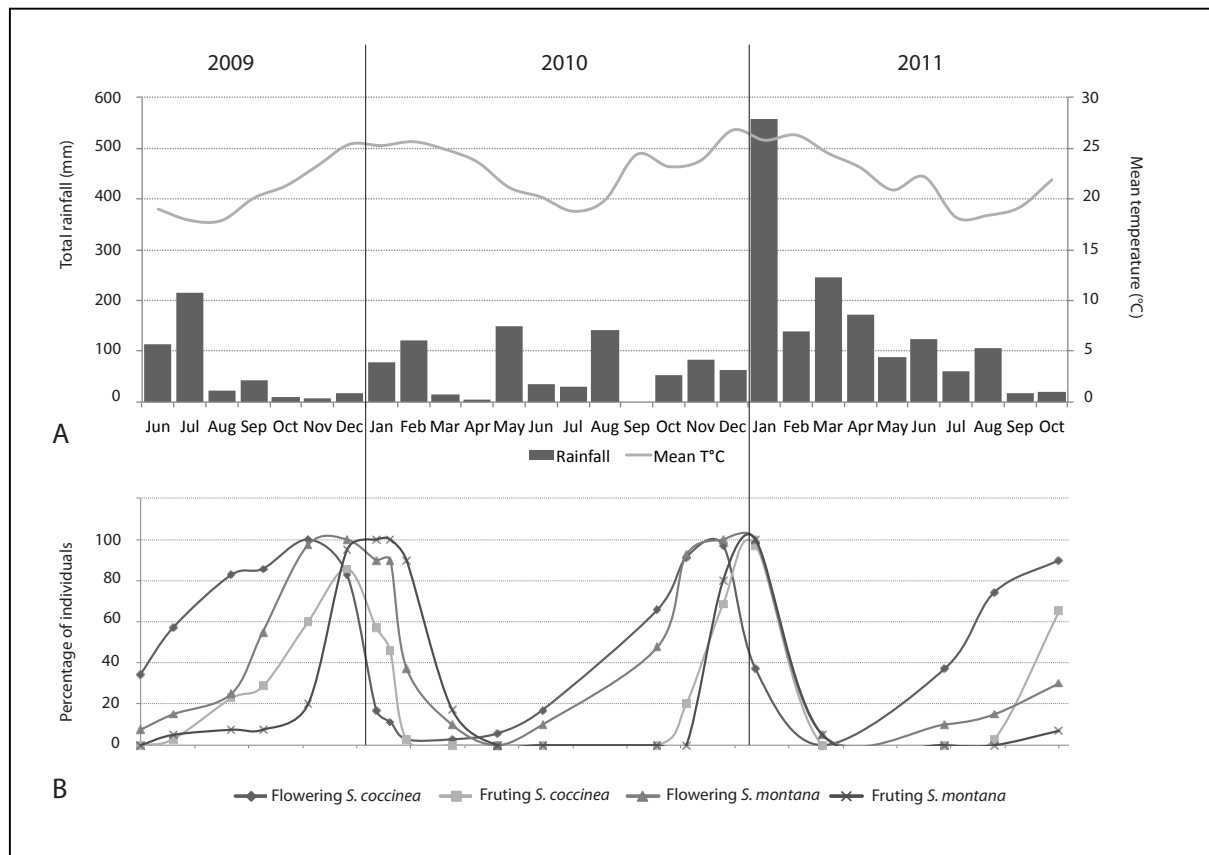


Fig. 1: Climatic (A) and phenology (B) monitoring of *S. coccinea* and *S. montana* in the Tontouta valley between June 2009 and October 2011.

Breeding system

A mean number of 18.32 flowers per inflorescence were measured for *S. montana*. Regarding *S. coccinea*, with less flowers per inflorescence, a mean number of 8.59 flowers per inflorescence were monitored. In control conditions, 83.41% (SE: 5.55%) of the flowers of *S. montana* produced fruits, whereas in bagged plants, only 4.59% (SE: 6.91%) produced fruits. We also found that situation for *S. coccinea*, flowers of bagged plants produced less fruits (4.54%, SE: 9.64) than control (75.99%, SE: 18.22). Rates between control and bagged plants were significantly different for both species ($p < 0.001$). This indicates a breeding system largely privileging allogamy. We didn't test for geitonogamy knowing that the *Scaevola* genus has protandrous flowers (Carolin et al., 1992) and exhibit secondary pollen presentation making experiment for geitonogamy difficult to proceed without damaging the flowers and introducing bias in experiments.

Nectar characteristics

Sugar contents of the nectars were quite different between species (Tab.1). The common species was mainly concentrated in fructose and sucrose whereas the narrow endemic species, *S. coccinea*, was highly concentrated in sucrose. Regarding standard errors, the narrow endemic species exhibited lower variations between samples than *S. montana*. This can be explained by the occurrence of nectars containing only fructose (two samples on 10) for this common species. The concentrations of fructose and sucrose were significantly different ($p < 0.05$) between the two species. Only the concentration of glucose didn't differ significantly.

Tab. 1: Relative concentration (percentage) of sugar in nectars of *S. coccinea* and *S. montana*

		Fructose	Glucose	Sucrose
<i>S. coccinea</i>	Sugar content (%)	18.91	13.34	67.74
n=10	SE	4.54	3.22	7.69
<i>S. montana</i>	Sugar content (%)	42.94	14.65	42.41
n=10	SE	29.17	8.05	22.94

Flower visitation

Regarding *S. montana*, the exogenous *Apis mellifera* was the most important visitor (Tab. 2). Other visitors such as two dipterans (Bombyliidae) and two hymenopterans (Halictidae) species were observed. Other species were observed visiting flowers of *S. montana* (Fig. 2 F, G, H) but not at the peak of flowering. We didn't take them in account in visitation rates, as their activity was episodic. We didn't observe any nocturnal visitors.

Flowers of *S. coccinea* were only visited by endemic nectarivorous passerines from the Meliphagidae family (Tab. 2). These were *Myzomela caledonica*, *Lichmera incana* var. *incana* and *Glycifohia undulata* (Fig. 2 A, B, C). Individuals from the same or different species had an aggressive behaviour between each other, the biggest ones having advantage on the others. *Apis mellifera* came also to rob nectar from *S. coccinea* flowers but we didn't count these visits, as they didn't come into contact with sexual organs of the flower (Wulff, unpublished data). Ants also visited this species but we didn't take them in account because they are not considered as efficient pollinators (Faegri & van der Pijl, 1979).

S. montana

Order	Hymenoptera	Diptera	Hymenoptera	Hymenoptera	Diptera	All pollinators
Family	Apidae	Bombyliidae	Halictidae	Halictidae	Bombyliidae	
Species	<i>Apis mellifera</i>	<i>Villa</i> sp. 1	<i>Austronomia sicheli</i>	<i>Homalictus cf risbeci</i>	sp. 2	
Mean values (visits. fl ⁻¹ .hr ⁻¹)	1.86	0.30	0.29	0.15	0.03	2.63
SE	1.13	0.15	0.31	0.11	0.31	0.95

S. coccinea

Family	Meliphagidae	Meliphagidae	Meliphagidae	All pollinators
Species	<i>Myzomela caledonica</i>	<i>Glycifolia undulata</i>	<i>Lichmera incana</i> var. <i>incana</i>	
Mean values (visits. fl ⁻¹ .hr ⁻¹)	0.76	0.24	0.23	1.23
SE	0.80	0.12	0.19	0.96

Tab. 2: Flower visitation rates of day observations of *S. coccinea* and *S. montana*.

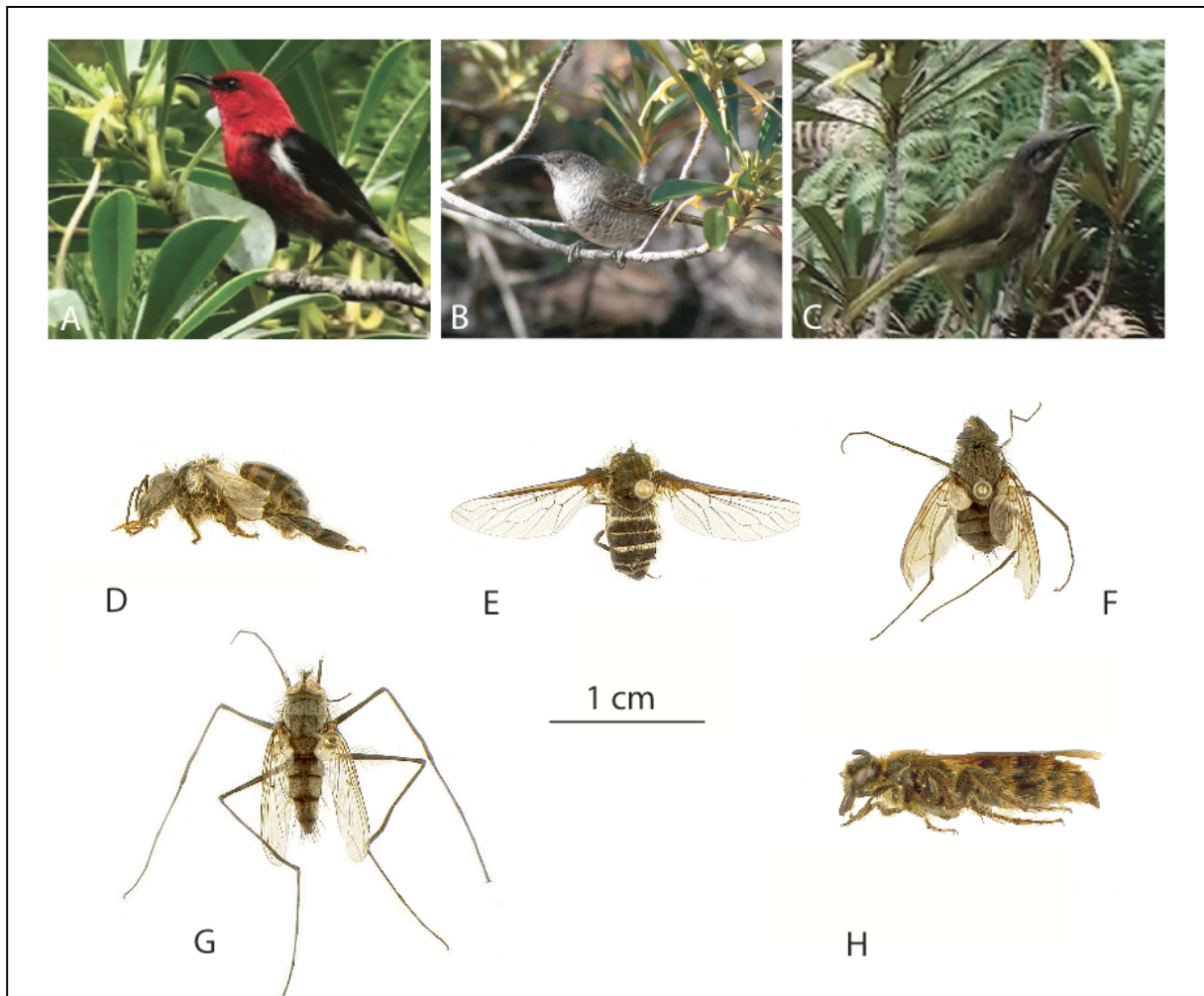


Fig. 2: Visitors of flowers of *S. coccinea* and *S. montana*: A: *Myzomela caledonica*; B: *Glycifolia undulata*; C: *Lichmera incana* var. *incana*; D: *Apis mellifera* (Apidae); E: sp. 2 (Bombyliidae); F: sp. 3 (Calliphoridae); G: sp. 4 (Calliphoridae); H: *Campsomeris novocaledonica* (Scoliidae); Photos: A-C: A. Wulff; D to H: S. Cazères and C. Mille (IAC-SRAP).

Fruit dispersal

Fruits of *S. montana* and *S. coccinea* are fleshy with a black to blue colour (Fig. 3), indicating a probable animal dispersal. We observed, neither at daytime nor at night, any animal eating fruits of the two species with the survey equipment. On the other hand frugivore birds were observed on the site. These were *Columba vitiensis* spp. *hypochochroa* (Columbidae) (pers. obs.) and *Zosterops xanthochroa* (Zosteropidae) (Barré et al., 2010). This last one was observed eating the pulp of *S. montana* but not the whole fruit (pers. obs). Nevertheless the study of faeces brought interesting elements. It was easy to identify which species seeds were present in the faeces, according to their size (*S. montana* drupes are much smaller and endocarp thinner than *S. coccinea*, Fig. 3). In the first year of monitoring, 100% of the faeces contained parts of endocarps of *S. montana* and 28% of them contained intact endocarps (without the fleshy mesocarp). The second year, still 100% of the faeces contained bits of endocarps of *S. montana* and 32% contained whole endocarps. We didn't find any parts of entire endocarps of *S. coccinea* in these faeces. Regarding the origin of these faeces, they were attributed to *Columba vitiensis* spp. *hypochochroa*, the only frugivorous bird observed on the site able to do faeces of this type. Although *S. coccinea* has bigger fruits, this couldn't explain why this species wasn't dispersed by *Columba vitiensis* spp. *hypochochroa*, birds of this family (Columbidae) are known to eat fruits much larger than *S. coccinea* (Boissenin et al., 2006).

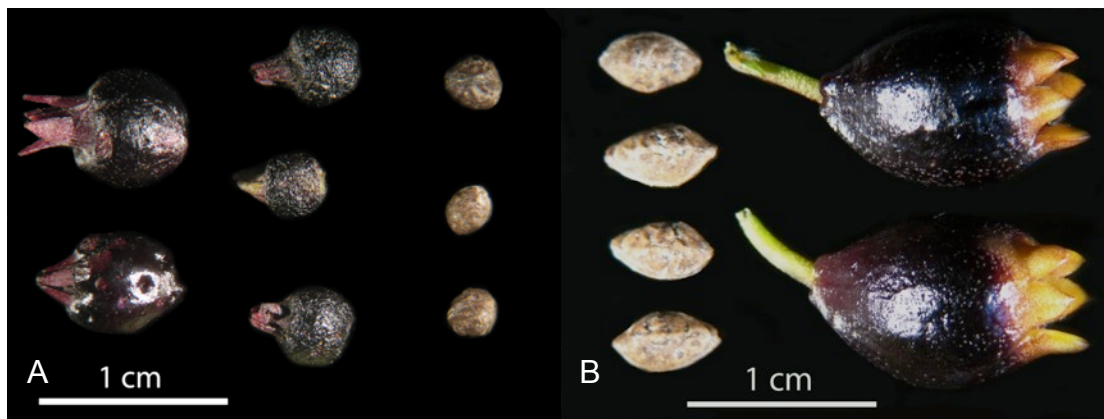


Fig. 3 : Fruits and endocarps of *Scaevola montana* (A); Fruits and endocarps of *Scaevola coccinea* (B). Photos: A. Wulff

Discussion

Timing of plant-animal interactions

The ability of an animal such as a pollinator to interact with a plant will be largely dependant on the temporality of the possible interactions. We can apprehend pollination or dispersal features by studying the phenology of a plant. Few studies have occurred in New Caledonia regarding the phenology of ultramafic scrubland species. Some publications on restoration of mining sites give some details on the flowering and fruiting periods of some useful species (Jaffré & Pelletier, 1992; L'Huillier et al., 2010). A work monitoring 30 species of ultramafic scrublands enlightened that 60% of them presented a one year flowering periodicity, peaks of flowering occurred mainly in October and peaks of fruiting occurred between February and March (Derroire et al., 2008). A study on *Scaevola taccada*, a pantropical species enlightetened also a peak of flowering and fruiting in summer (December to January) (Brooke et al., 1996). The two model *Scaevola* species studied here exhibit similar patterns and therefore behave like most ultramafic scrubland species in New Caledonia. Regarding the link between climatic and phenology of these species, mean temperature values were correlated positively with proportion of flowering and fruiting individuals for *S. montana*. This can be linked directly to the radiation duration, which gets longer in summer, increasing the photosynthesis rate. This element was observed in other cases (Borchert et al., 2005; Renner, 2007) and therefore we can understand that a majority of ultramafic scrubland species have a synchronic blooming. Although fruiting could be controlled by rainfall, temperature and radiation duration as mentioned by Derroire et al. (2008), in this case rainfall was too variable between years to be linked to the synchronic flowering or fruiting of the two species

Pollination system

The *Scaevola* genus has protandrous flowers with a secondary pollen presentation (Carolin et al., 1992). The pollen is captured during the development of the stigma by a specialized cup shaped structure (indisium) at the distal end of the style (Leins, 1990). This mechanism can have the advantage to facilitate the accuracy of pollen transfer by flower visitors if pollen removal and deposition occur in the same position (Carolin, 1960). Regarding our results, there was nearly no seed production when flower were bagged (yet pollen was already on the stigmata due to secondary pollen presentation). Although we didn't test geitonogamy, the two *Scaevola* species studied here seem to present an allogamous breeding system. This behaviour had already been enlightetened on other protandrous species (Kalinganire et al., 2000; Ramsey & Vaughton, 1991; Webb, 1985) and involves physiological mechanisms that most commonly occur pre-zygotically throughout plant life (Barrett, 1998).

Nectar characteristics and flower visitation

Nectar is one of the most common rewards given by plants to their pollinator (Simpson & Neff, 1983). This is also the case of most Goodeniaceae (Carolin et al., 1992). Sugars are the major compounds found in nectars (Baker & Baker, 1983; Baker et al., 1998; Percival, 1965; Petanidou et al., 2006; Stiles & Freeman, 1993). These are mainly sucrose, glucose and fructose, which constitute the major nutritive resource for pollinators (Chalcoff et al., 2006; Corbet, 2003; Herrera et al., 2006). Nectar production can require considerable expenditure of energy, and in some cases it can require twice as much energy than seed production (Southwick, 1984). This enlightens the necessity for a plant to manage properly its nectar in order to guaranty a proper fitness. Some plants can reabsorb carbohydrates that weren't collected by pollinator (Nepi & Stpiczyńska, 2007) and this reabsorption plays an important role in the homeostatic mechanisms by controlling nectar viscosity and therefore enhancing pollination success by promoting visits of the most efficient pollinators (Nepi & Stpiczynska, 2008). Many studies have related the relative concentration of each type of sugar in the nectar and the type of pollinator, especially the sucrose/hexose ratio (Corbet, 2003; Herrera et al., 2006). This may reflect putative adaptations to dietary preferences of respective pollinators (Krömer et al., 2008). Bird pollinators are known to exhibit fine discriminatory tastes in sugars for physiological reasons such as being unable to digest a certain type of sugar (Martinez del Rio et al., 1992). For example, nearly all passerines can assimilate sucrose (Lotz & Schondube, 2005), which isn't the case of all birds. An interesting element to notice is that bird pollinator can be separated in two groups, first strictly nectarivorous birds consuming nectars with high concentrations of sucrose and the second group considered as generalized bird pollinators exhibiting more diverse diet preferring low proportion of sucrose in nectar (Johnson & Nicolson, 2008). Regarding pollination by insects, trends can differ according to taxonomic position of the insect, some preferring high sucrose nectars like bees and wasps, whereas other insects such as flies and beetles prefer low sucrose nectars (Petanidou et al., 2006). Although the two *Scaevola* species studied here are part of a same phylogenetic phylum (Howarth et al., 2003), they present different nectar contents patterns. This can be understood by the fact that nectar characteristics can be determined by putative adaptations of nectar sugars to the preference of the pollinators rather than by phylogenetic relations (Krömer et al., 2008). More generally *Scaevola* species are considered to be insect pollinated (Carolin et al., 1992). If we link the nectar characteristics to real observed visitor's activities, correlation between nectar compositions and type of visitor are relevant. *S. coccinea*, the narrow endemic species, presents a nectar concentrated in sucrose, enlightening a possible pollination by specialised strictly nectarivorous passerine, which is exactly the case in this study. *Scaevola glabra*, from Hawaii was before our study

the only species of this genus known to be visited by birds (Pratt, 2005). *S. montana* exhibiting a nectar concentrated in sucrose and fructose, was mainly visited by *Apis mellifera*, which prefer nectars concentrated in sucrose according to the literature as detailed earlier. The fact that this species is visited by an alien species can have an impact on the pollination success, they might be less efficient in pollen transfer, promoting hybridization between different species and placing new selective pressures on floral traits (Traveset & Richardson, 2006). Additionally, the high variation within the sugar composition of *S. montana* may explain the various types of visitors of this species. An interesting fact was to underline that highly dispersed plants, such as *S. coccinea*, distributed in only few populations, would be expected to specialize their pollination in order to limit pollen loss and stigma clogging with pollen from other species (Feinsinger, 1983; Johnson & Bond, 1994). On the other hand, mass blooming species, such as *S. montana*, are often pollinated by a variety of generalist insects (Johnson & Steiner, 2000). To assume that a visitor is a pollinator of a species, different characteristics such as the presence of pollen on the visitors' body, but also verification of conspecific pollen deposition on stigmas and seed set resulting from visitor access, need to be tested (Pellmyr, 2002). But meta-analyses suggest that visitation frequency is generally a better predictor of pollinator importance than effectiveness (Sahli & Conner, 2006; Vazquez et al., 2005). Therefore we can assume that the observed visitors constitute the pollinator guild of the two studied species.

Fruit dispersal

Seed dispersal has an influence on plant recruitment, colonisation abilities and population persistence (Lengyel et al., 2009). Moreover seed dispersal by animals is a reliable way to disperse, increasing plant fitness and population growth rate and reducing extinction rates (Tiffney & Mazer, 1995). On the other hand animal-seed mutualism can limit dispersal distance, therefore limiting gene flow between populations and enhancing speciation phenomena in plants (Tiffney, 1984). In this study, *S. montana* presented a zoochory type of dispersal, as we found intact seeds of this species in the faeces of *Columba vitiensis* ssp. *hypochochroa*. By comparison, a study on *Ducula goliath*, another endemic Columbidae, revealed that a seed could easily be dispersed 800m from mother plant (Munzinger unpublished data). This type of dissemination will prevent or greatly reduce local genetic differentiation between plant populations (Herrera, 2002). The fruits of *S. coccinea* weren't eaten; they all fall on the ground. This type of dispersal can be suspected to reduce gene flow between individuals.

Conclusion and perspectives

This study brings interesting elements in the comprehension of plant-animal interaction in ultramafic scrublands of New Caledonia. First, our two models species exhibit synchronic blooming and fruiting enhancing gene flow between individuals, especially for allogamous species. But looking more carefully, efficiency of gene flow between individuals and populations will be largely dependent on species reproductive biology, even if they are close on a phylogenetic view. Combining pollination and dispersal features of these two species, we can clearly observe different breeding patterns in this study. The common species, *S. montana*, presents a generalized pollination by insects, promoting long distance gene dispersal (Dick et al., 2003; Lander et al., 2010) especially when pollination is realised by domestic bees, which are able to travel several kilometres in search of floral rewards (Schoonhoven et al., 2005). Combining this pollination to zoochory, this reproductive biology will enhance gene flow between individuals and populations. *S. coccinea*, the narrow endemic species, should exhibit low levels of gene flow as pollination is specialised for passerines, moreover territorial one (pers. obs.). If we link this to barochoral dispersal, we can assume that populations should be genetically very different, especially when populations are dispersed over the landscape and separated from each other. Moreover, the lack of dispersal agent might be the key to understand the narrow endemic distribution of *S. coccinea* and its inability to colonize similar habitats throughout New Caledonia.

These features have to be taken into account in order to manage populations, especially in a context where *S. montana* is used in restoration programs and seeds are sometimes coming from other geographical regions. These observations are also relevant in the management of natural populations of *S. coccinea*, knowing that they occur in areas with intense mining activities. Studies on reproductive biology give the opportunity to develop tools for managing natural populations especially if they are combined to population genetic features. This aspect will be developed in a subsequent paper with the same models.

Acknowledgements:

Authors would like to thank C. Richert, S. Mangant, V. Médevielle, C. Cheval and J. Binczak for laboratory and fieldwork. Thanks to C. Mille and S. Cazères for taking the photographs of insects. We are also grateful to the Government of New Caledonia, the South province of New Caledonia and the Agronomic Institute of New Caledonia for their financial support. We also thank the North and South province of New Caledonia for supplying sampling permits.

References

- Baker, H. G., & Baker, I. (1983). Ioral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In C. E. Jones & R. J. Little (Eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology* (Van Nostra., pp. 117-141).
- Baker, H. G., Baker, I., & Hodges, S. A. (1998). Sugar composition of nectar and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica*, *30*, 559-586.
- Barrett, S. C. H. (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, *3*(9), 335-341. doi:10.1016/S1360-1385(98)01299-0
- Barré, N., Chazeau, J., & Jourdan, H. (2010). La faune des milieux sur roches ultramafiques. *Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie: Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration* (pp. 105-128).
- Boissenin, M., Gomez, S., Barré, N., Chambrey, C., & Tassin, J. (2006). *Interactions entre l'avifaune frugivore et la flore ligneuse en forêt sèche de Nouvelle-Calédonie*.
- Borchert, R., Renner, S. S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R., et al. (2005). Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, *433*(7026), 627-9. doi:10.1038/nature03259
- Brooke, M. L., Jones, P. J., Vickery, J. A., & Waldren, S. (1996). Seasonal patterns of leaf growth and loss, flowering and fruiting on a subtropical Central Pacific Island. *Biotropica*, *28*(2), 164-169.
- Carolin, R. C. (1960). The structures involved in the presentation of pollen to visiting insects in the order Campanales. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, *85*, 197-207.
- Carolin, R. C., Morrison, D., & Rajput, M. T. M. (1992). *Flora of Australia volume 35, Brunoniaceae, Goodeniaceae* (Australian.).
- Chalcoff, V. R., Aizen, M. a, & Galetto, L. (2006). Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of South America. *Annals of botany*, *97*(3), 413-21. doi:10.1093/aob/mcj043
- Corbet, S. A. (2003). Nectar sugar content : estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie*, *34*, 1-10. doi:10.1051/apido
- Dafni, A., Kevan, P. G., & Husband, B. C. (2005). *Practical Pollination Biology*. (Enviroques, 590p.)
- Derroire, G., Lagrange, A., & Tassin, J. (2008). Flowering and fruiting phenology in maquis of New Caledonia. *Acta Botanica Gallica*, *155*, 263-275.
- Dick, C. W., Etchelecu, G., & Austerlitz, F. (2003). Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular ecology*, *12*(3), 753-64. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12675830>
- Faegri, K., & van der Pijl, L. (1979). *The principles of pollination ecology* (Pergamon Press.).
- Feinsinger, P. (1983). Coevolution and pollination. In D. J. Futuyama & M. Slatkin (Eds.), *Coevolution* (Sinauser., pp. 282-331).
- Herrera, C. M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. In C. M. Herrera & O. Pellmyr (Eds.), *Plant-Animal interactions: An Evolutionary Approach* (Blackwell ., pp. 185-208).

- Herrera, C. M., Pérez, R., & Alonso, C. (2006). Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insects-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany*, 93(4), 575-581.
- Howarth, D. G., Gustafsson, M. H. G., Baum, D. A., & Motley, T. J. (2003). Phylogenetics of the genus *Scaevola* (Goodeniaceae): Implication for dispersal patterns across the Pacific Basin and colonization of the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany*, 90(6), 915-923.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 201-228. doi:10.1146/annurev.es.13.110182.001221
- Jaffré, T. (1996). Etude comparative des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions tropicales du monde. *Phytogéographie Tropicale* (pp. 137-149).
- Jaffré, T., & Pelletier, B. (1992). *Plantes de Nouvelle-Calédonie permettant de revégétaliser des sites miniers* (SLN., p. 114p).
- Johnson, S. D., & Bond, W. J. (1994). Red flowers and butterfly pollination in the fynbos of South Africa. In M. Arianoutsou & R. Groves (Eds.), *Plant-Animal interactions in mediterranean-type Ecosystems* (Klumer Aca., pp. 137-148).
- Johnson, Steven D, & Nicolson, S. W. (2008). Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. *Biology letters*, 4(1), 49-52. doi:10.1098/rsbl.2007.0496
- Johnson, S., & Steiner, K. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 15(4), 140-143. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10717682>
- Kalinganire, A., Harwood, C. E., Slee, M. U., & Simons, A. J. (2000). Floral Structure, Stigma Receptivity and Pollen Viability in Relation to Protandry and Self-incompatibility in Silky Oak (*Grevillea robusta* A. Cunn.). *Annals of Botany*, 86(1), 133-148. doi:10.1006/anbo.2000.1170
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibsch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., et al. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(23), 9322-7. doi:10.1073/pnas.0810306106
- Krömer, T., Kessler, M., Lohaus, G., & Schmidt-Lebuhn, a N. (2008). Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant biology (Stuttgart, Germany)*, 10(4), 502-11. doi:10.1111/j.1438-8677.2008.00058.x
- Lander, T. a., Boshier, D. H., & Harris, S. a. (2010). Fragmented but not isolated: Contribution of single trees, small patches and long-distance pollen flow to genetic connectivity for Gomortega keule, an endangered Chilean tree. *Biological Conservation*, 143(11), 2583-2590. doi:10.1016/j.biocon.2010.06.028
- Leins, P. (1990). On the mechanisms of secondary pollen presentation in the Campanulales-Asterales-Complex. *Botanica Acta*, 103, 87-92.
- Lengyel, S., Gove, A. D., Latimer, A. M., Majer, J. D., & Dunn, R. R. (2009). Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants. *PloS one*, 4(5), e5480. doi:10.1371/journal.pone.0005480
- Lotz, C. N., & Schondube, J. E. (2005). Sugar Preferences in Nectar- and Fruit-Eating Birds: Behavioral Patterns and Physiological Causes1. *Biotropica*, 38(1), 051128134355005. doi:10.1111/j.1744-7429.2006.00104.x

- L'Huillier, L., Jaffré, T., & Wulff, A. (2010). *Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie: Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration* (IAC Nouméa., 412p).
- Martinez del Rio, C., Baker, H. G., & Baker, I. (1992). Ecological and evolutionary implications of digestive processes: bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia*, 48, 544-550.
- Müller, I. (1990). Goodeniaceae. In S. Morat & H. MacKee (Eds.), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* (Muséum Nat., pp. 87-118).
- Nepi, M., & Stpiczyńska, M. (2007). Nectar resorption and translocation in *Cucurbita pepo* L. and *Platanthera chlorantha* Custer (Rchb.). *Plant biology (Stuttgart, Germany)*, 9(1), 93-100. doi:10.1055/s-2006-924287
- Nepi, Massimo, & Stpiczynska, M. (2008). Do plants dynamically regulate nectar features through sugar sensing ? *Plant Signaling & Behavior*, 3(10), 874-876. doi:10.1007/s00114-007-0307-2.874
- Ollerton, J. (1996). Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant–pollinator systems. *Journal of Ecology*, 84, 767-769.
- Ollerton, Jeff, Alarcón, R., Waser, N. M., Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., et al. (2009). A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of botany*, 103(9), 1471-80. doi:10.1093/aob/mcp031
- Pellmyr, O. (2002). Pollination by animals. In C. M. Herrera & O. Pellmyr (Eds.), *Plant-Animal interactions: An Evolutionary Approach* (Blackwell., pp. 157-184).
- Percival, M. S. (1965). Types of Nectar in Angiosperms (Pergamon P.).
- Petanidou, T., Van Laere, A., Ellis, W. N., & Smets, E. (2006). What shapes amino acid and sugar composition in Mediterranean floral nectars ? *Oikos*, 115(155-169).
- Pillon, Y., Munzinger, J., Amir, H., & Lebrun, M. (2010). Ultramafic soils and species sorting in the flora of New Caledonia. *Journal of Ecology*, 98(5), 1108-1116. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01689.x
- Pratt, H. D. (2005). *The Hawaiian Honeycreepers* (Oxford Uni.).
- Ramsey, M., & Vaughton, G. (1991). Self-Incompatibility, Protandry, Pollen Production and Pollen Longevity in *Banksia menziesii*. *Australian Journal of Botany*, 39, 497-504.
- Renner, S. S. (2007). Synchronous flowering linked to changes in solar radiation intensity. *The New phytologist*, 175(2), 195-7. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02132.x
- Sahli, H. F., & Conner, J. K. (2006). Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems. *Oecologia*, 148(3), 365-72. doi:10.1007/s00442-006-0396-1
- Schoonhoven, L. M., Joop, J. A., & van Loon, M. D. (2005). *Insect-plant biology* (Oxford Uni.).
- Simpson, B. B., & Neff, J. L. (1983). Evolution and diversity of floral rewards. In C. E. Jones & R. J. Little (Eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology* (Van Nostra., pp. 142-159).
- Southwick, E. E. (1984). Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology*, 65(6), 1775-1779.

- Stiles, F. G., & Freeman, C. E. (1993). Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica*, 25, 191-205.
- Tiffney, B. H. (1984). Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms - evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71, 551-576.
- Tiffney, B. H., & Mazer, S. J. (1995). Angiosperm growth habit, dispersal and diversification reconsidered. *Evolutionary Ecology*, 9(1), 93-117. doi:10.1007/BF01237700
- Traveset, A., & Richardson, D. M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 208-16. doi:10.1016/j.tree.2006.01.006
- Vazquez, D. P., Morris, W. F., & Jordano, P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8(10), 1088-1094. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00810.x
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043-1060.
- Webb, C. J. (1985). Protandry, pollination, and self-incompatibility in *Discaria toumatou*. *New Zealand Journal of Botany*, 23, 331-335.
- Wulff, A. S., & Munzinger, J. (in press.) Une nouvelle espèce micro-endémique de *Scaevola* (Goodeniaceae) de Nouvelle-Calédonie en danger critique d'extinction. *Adansonia*.

SHORT COMMUNICATION

Smoke stimulates germination in two divergent Gondwanan species (*Hibbertia pancheri* and *Scaevola montana*) endemic to the biodiversity hotspot of New Caledonia

Adrien S. Wulff^{1,2*}, Shane R. Turner^{3,4}, Bruno Fogliani² and Laurent L'Huillier²

¹Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC), Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE-EA 4243) B.P. R4, 98851 Nouméa Cedex, New Caledonia; ²Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), Axe II 'Diversités biologique et fonctionnelle des écosystèmes', BP 73, 98890 Païta, New Caledonia; ³Kings Park and Botanic Garden, West Perth, WA 6005, Australia; ⁴School of Plant Biology, Faculty of Natural and Agricultural Sciences, The University of Western Australia, Crawley, WA 6009, Australia

(Received 4 April 2012; accepted after revision 27 June 2012)

Abstract

Due to shared geological history and proximity, the flora of New Caledonia is closely linked to other Gondwanan land fragments such as Australia and New Zealand. Many predominant Australian groups are well represented within the New Caledonian flora, including the genera *Hibbertia* (23 species) and *Scaevola* (10 species). Previous studies have found that these two genera in particular have a marked positive germination response to smoke products, although all previous studies have centred on Australian species from fire-prone environments. In this present study, we test the hypothesis that two New Caledonian species of *Hibbertia* and *Scaevola* are smoke responsive even though the climate and ecological drivers in New Caledonia are in many respects fundamentally different from those of most of Australia. Preliminary results showed that germination of *Hibbertia pancheri* was significantly accelerated in response to smoke water while germination in *Scaevola montana* was also significantly enhanced. To the best of our knowledge, this is the first time that these trends have been illustrated for any New Caledonian species and these results will enhance restoration efforts of ultramafic scrublands impacted by mining activities in New Caledonia.

Keywords: dormancy, germination, Gondwanan, *Hibbertia*, New Caledonia, *Scaevola*, smoke water

Introduction

Many studies have highlighted the beneficial effects of smoke and smoke products on the germination of seeds in Mediterranean habitats and other fire-prone environments (Måren *et al.*, 2010; Moreira *et al.*, 2010). These trends have been reported in South Africa (Brown *et al.*, 1994), around the central Mediterranean basin (Crosti *et al.*, 2006), in California (Keeley and Fotheringham, 1998) and in different regions of Australia (Dixon *et al.*, 1995; Ooi *et al.*, 2006). Many genera that have been found to be highly responsive to smoke and smoke products are also well represented in the biodiverse island of New Caledonia, which is located 1300 km north-east of Australia. New Caledonia is characterized by a mild tropical climate and is internationally recognized as one of only 34 biodiversity hotspots, with over 3300 species of vascular plants within a land area of only ~18,000 km², including the most basal extant angiosperm – *Amborella trichopoda* (Mittermeier *et al.*, 2004; Pilon and Munzinger, 2005). Over 74% of species are endemic and this unusually high level of endemism can be explained, at least in part, by the presence of nutrient impoverished ultramafic soils (Jaffré *et al.*, 1987). The flora occurring on these substrates is highly distinct and localized in terms of species richness and endemism compared to other vegetation communities in New Caledonia, and in many cases has more affinities to Australian taxa than to local Pacific species (Jaffré *et al.*, 2009). Indeed, many of the dominant families on these ultramafic soils are also significant elements of the Australian flora, with many having undergone intense radiation on these soils (Setoguchi *et al.*, 1998; Howarth *et al.*, 2003). Plants in these soils typically have very low

*Correspondence
Email: wulff@iac.nc

growth rates and may also be prone to fire during the dryer season (July to November) due to their sclerophyllous nature (Jaffré *et al.*, 1998).

Little is currently known about the germination requirements of New Caledonian taxa, as few studies have so far been reported (Fogliani *et al.*, 2004). In addition, virtually nothing is known about the responsiveness of New Caledonian species to fire or the by-products of fire, such as smoke. Many of the families common in the Australian flora, known for their smoke responsiveness, are also remarkably common in New Caledonia. This includes species of Ericaceae (Rokich *et al.*, 2002), Rutaceae (Dixon *et al.*, 1995), Cyperaceae (Thomas *et al.*, 2003), Dilleniaceae (Dixon *et al.*, 1995) and Goodeniaceae (Dixon *et al.*, 1995). Given the rapid development of mining operations on these highly speciose ultramafic soils, there is a pressing need to understand the underlying seed ecology of New Caledonia species and to develop the appropriate restoration framework to reconstruct these damaged environments once mining has ceased. In this short communication we report the effect of smoke water on the germination of two endemic New Caledonian scrubland species occurring on ultramafic soils: *Hibbertia pancheri* (Dilleniaceae) and *Scaevola montana* (Goodeniaceae) to determine whether smoke responsiveness is found in an aseasonal tropical context.

Materials and methods

Seed collection

Mature seeds of *H. pancheri* (Dilleniaceae) were collected on 24 April 2010, near Prony in the South province of New Caledonia (22°17'51"S, 166°42'31"E) at an elevation of 30 m. The fleshy aril was removed. Mature *S. montana* (Goodeniaceae) drupes were collected on 23 December 2010, in the Tontouta valley in the South province (21°56'01"S, 166°17'38"E) at an elevation of 150 m. The fleshy mesocarp was removed in order to expose the endocarp. In this paper the word drupe will be used to define the endocarp and the seeds it contains. All treated seeds were then stored at ambient room conditions (approximately 26°C and 50% relative humidity) prior to experimentation. Experiments and germination studies started on 12 May 2010 (*H. pancheri*) and on 27 December 2010 (*S. montana*), and ran for a total of 57 and 58 weeks, respectively.

Viability

Seed viability of *S. montana* was estimated using a tetrazolium test (ISTA, 2003). In contrast, this test could not be done on seeds of *H. pancheri* due to the very

small size of the embryo (<300 µm). Three replicates of 20 drupes were cut transversally to determine the mean number of embryos per drupe. These embryos were then placed on a filter paper imbibed with a 1% chloride tetrazolium solution (TTC) for 24 h in darkness at room temperature to estimate their viability, based on the presence of uniform red colouration. Viability was expressed as the percentage of viable embryos per 100 drupes.

Drupe, seed and embryo characteristics

Endocarp, seed *stricto sensu* and embryo structures were observed with a scanning electron microscope and a stereomicroscope equipped with an ocular micrometer. On a total of 30 seeds, the size of the embryo and the embryo to seed ratio (E:S) were calculated according to Forbis *et al.* (2002). Seeds were soaked in water for 24 h to facilitate the longitudinal cut, realized with a scalpel, to calculate the E:S.

Germination tests

For all germination tests, the seeds of *H. pancheri* and drupes of *S. montana* were disinfected in a solution of 1.5% sodium hypochlorite for 20 min and then rinsed five times in sterile distilled water. Three replicates of 50 seeds (*H. pancheri*) or 50 drupes (*S. montana*) received the following treatments: (1) 24 h of soaking in distilled water (control); (2) 24 h in a solution of diluted smoke water (1/10, commercial solution Regen™); and (3) 24 h in a solution containing gibberellic acid (GA₃) at a concentration of 0.3 g l⁻¹. These soakings were all performed at room temperature. After soaking, the seeds of *H. pancheri* and drupes of *S. montana* were positioned on filter paper in Petri dishes, regularly moistened with distilled water, placed in incubators with daily light and temperature variation (12 h of light at 30°C and 12 h of dark at 20°C, conditions that occur in the natural habitat of the species in summer, a period with important rainfalls when a majority of species of ultramafic scrublands fruit) and checked for emergence every week. The average germination percentages obtained on three replicates of 50 seeds for *H. pancheri* were determined. For *S. montana* three replicates of 50 drupes, i.e. 100 seeds per replicate (two potential seeds per drupe), were monitored. Final germination rates of this species were determined on the mean number of seeds found per replicate.

Statistical analysis

Germination percentages were all arcsin square root transformed and then analysed with a one-way

analysis of variance (ANOVA), followed by Tukey's honestly significant difference (HSD) test ($P < 0.05$). All analyses were performed with the statistical software R, version 2.10.1 (R Development Core Team, 2011). Non-transformed data appear in all figures.

Results

Viability

Drupes of *S. montana* contained two locules with $71.6 \pm 3.1\%$ containing a seed. TTC assessment found that $24.5 \pm 3.5\%$ of these seeds stained red (were viable). Based on these characteristics there were approximately 35 viable seeds per 100 drupes.

Embryo characteristics

The seeds of *H. pancheri* were found to be endospermous (Fig. 1B, C) with an underdeveloped embryo 0.2 ± 0.1 mm long. The E:S ratio between embryo and seed length was 0.08 ± 0.02 . *S. montana* seeds were also found to be endospermous with a linear-type embryo, 1.3 ± 0.1 mm long. The E:S ratio in *S. montana* was much higher than that of *H. pancheri*, 0.69 ± 0.11 .

Germination

Hibbertia pancheri

Germination of *H. pancheri* seeds began after 50 d incubation and continued for the next 320 d (Fig. 2A). The best treatment for stimulating germination of *H. pancheri* seeds was soaking in a solution containing a commercial brand of smoke water (Regen™) for 24 h prior to water incubation; germination following smoke-water treatment reached $88 \pm 7.1\%$ after 400 d (Fig. 2A). Seeds exposed to this treatment also germinated more rapidly ($P < 0.01$): $\sim 58\%$ germination after 100 d of incubation (compared to $< 20\%$ for the other two treatments assessed). In comparison, untreated seeds germinated well ($70.0 \pm 5.8\%$) although the rate of germination was more gradual. Seeds soaked in a GA₃ solution also germinated to a high degree ($60.7 \pm 6.2\%$) but there was no significant difference ($P > 0.05$) in germination between the water control and GA₃-treated seeds in terms of either total germination or germination rate.

Scaevola montana

Germination of *S. montana* seeds was initially much slower than that of *H. pancheri* seeds, with germination across all three treatments assessed remaining below 10% for the first 230 d of incubation (Fig. 2B), although

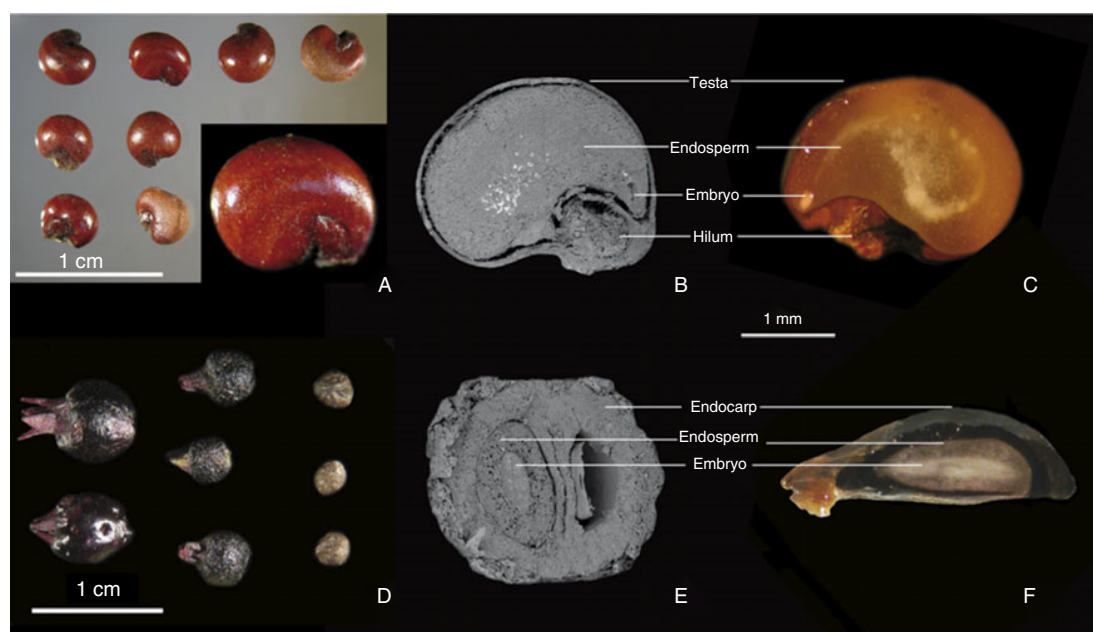


Figure 1. (A) Seeds of *H. pancheri*. (B) Scanning electron microscope observation of a longitudinal section of a seed of *H. pancheri*. (C) Stereomicroscope observation of a longitudinal section of a seed of *H. pancheri*. (D) Fruits and drupes of *S. montana*. (E) Scanning electron microscope observation of a transverse section of a drupe of *S. montana*. (F) Stereomicroscope observation of a longitudinal section of the endocarp and seed of *S. montana*. (A colour version of this figure is available online at <http://www.journals.cambridge.org/ssr>)

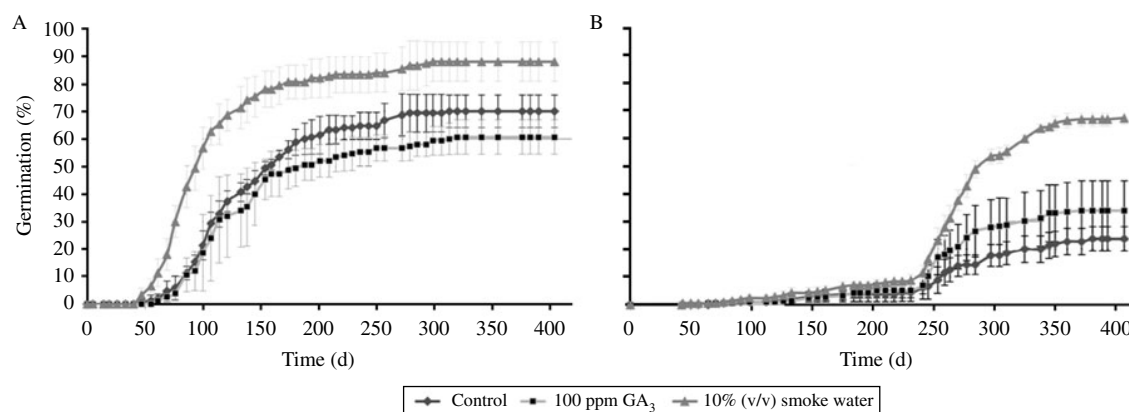


Figure 2. Effects of smoke water and GA₃ on the germination of *H. pancheri* (A) and *S. montana* (B) seeds. Control seeds have not received any soaking. Standard errors are indicated for each monitoring event.

the first germination event was observed following only 43 d incubation. Between 230 and 370 d, germination across all three treatments increased at a significantly higher pace, going from <10% up to 71%. The best treatment identified for *S. montana* seeds was soaking in a solution containing smoke water (71%, Fig. 2B) prior to water incubation ($P < 0.05$), with the water and GA₃ treatments resulting in much lower germination (23–34%).

Discussion

Smoke water had a significant influence on the germination of both New Caledonian species assessed in this preliminary study. For *S. montana* seeds the total number of germinants was significantly higher after soaking in smoke water than in the other two treatments assessed, whereas for *H. pancheri* seeds smoke water significantly accelerated the rate of germination. Germination responses to smoke or smoke water have been clearly demonstrated for several species of *Hibbertia* and *Scaevola* in previous studies (Roche *et al.*, 1997; Hidayati *et al.*, 2012). Roche *et al.* (1997) found that the application of aerosol smoke to punnets sown with *Hibbertia* and *Scaevola* seeds resulted in higher germination for both genera. Interestingly, smoke-induced germination was also significantly enhanced when combined with a period of soil ageing (in punnets), with seeds left for >12 months becoming both more germinable as well as more smoke responsive over time. For example, initial germination of *Hibbertia commutata* was 0.0% and 2.4% in untreated and aerosol smoke-treated seeds, but following 12 months' soil storage this had increased to 2.8% and 76.5%, respectively. Likewise, 0.0% and 3.3% of *Scaevola fasciculata* seeds germinated in response to the same treatments but, again, following 12 months' soil storage germination had also risen to 0.6% and 92.5% (Roche *et al.*, 1997).

As with *H. commutata* and *S. fasciculata*, both *H. pancheri* and *S. montana* also appear to have some form of seed dormancy, as germination initially remained very low for several months. Following this initial lag phase, the pace of germination was observed to increase, although it was still quite staggered and prolonged, taking between 320 and 400 d for maximum germination to be achieved – similar in many respects to the time taken (>1 year) for high germination (>70%) to occur in *H. commutata* and *S. fasciculata* seeds. Seeds are defined as being dormant if they fail to germinate within 28 d (Baskin and Baskin, 2004a, b) so, clearly, both *H. pancheri* and *S. montana* have dormant seeds, with germination only occurring as seeds gradually come out of dormancy. The smoke response is also closely linked to seed dormancy, with seeds of many species needing to lose dormancy first through afterripening or stratification (Merritt *et al.*, 2007; Turner *et al.*, 2009) before germinating in response to the presence of smoke or smoke products. For *H. pancheri*, the type of dormancy is likely to be morphophysiological, as the seeds of this species possess tiny embryos <300 μm in length (Fig. 1B, C) which likely grow within the seed before radicle emergence, as demonstrated recently for other species of *Hibbertia* (Hidayati *et al.*, 2012), as well as having some form of physiological dormancy that must be overcome through afterripening or stratification to empower the embryo to grow. *S. montana*, on the other hand, has a well-developed embryo (Fig. 1E, F), making it likely that physiological dormancy suppresses fresh seed germination. As with *Hibbertia*, dormancy is likely to be overcome through afterripening or stratification. Preliminary results using a 'move along' experimental approach (Baskin and Baskin, 2003) did result in slightly higher germination in *S. montana* seeds, but further work is required to confirm these observations (A. Wulff, unpublished data).

While the results presented in this study are very preliminary at this stage, they do hint at the likely

significance of fire, and in particular smoke and its components, on key elements of the New Caledonia flora. Understanding how smoke interacts with seed dormancy and seed ecology will no doubt improve current conservation efforts for those fragile and highly localized species that occur nowhere else on Earth. Indeed, New Caledonia is currently undergoing rapid mining expansion, centred on these ultramafic soils, the very places where much of the New Caledonian biodiversity is presently found. While the economic pressures to mine intensify, it is essential to gather as much knowledge as possible to aid restoration efforts in order to preserve these exceptionally diverse ecosystems in perpetuity.

Acknowledgements

We would like to thank Stephane McCoy, Thomas Le Borgne and Casimir Vêa for seed collection and monitoring. We are also thankful to Jacques Rabier for scanning electron microscope observations and to two anonymous reviewers for providing constructive comments on an earlier version of the manuscript. We would also like to thank Vale Nouvelle-Calédonie, the Government of New Caledonia and the Agronomic Institute of New Caledonia for financial support.

References

- Baskin, C.C. and Baskin, J.M. (2003) When breaking seed dormancy is a problem: try a move-along experiment. *Native Plants* **4**, 17–21.
- Baskin, C.C. and Baskin, J.M. (2004a) Germinating seeds of wildflowers, an ecological perspective. *HortTechnology* **14**, 467–473.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (2004b) A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* **14**, 1–16.
- Brown, N.A.C., Jamieson, H. and Botha, P.A. (1994) Stimulation of seed germination in South African species of Restionaceae by plant-derived smoke. *Plant Growth Regulation* **15**, 93–100.
- Crosti, R., Ladd, P.G., Dixon, K.W. and Piotto, B. (2006) Post-fire germination: the effect of smoke on seeds of selected species from the central Mediterranean basin. *Forest Ecology and Management* **221**, 306–312.
- Dixon, K.W., Roche, S. and Pate, J.S. (1995) The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants. *Oecologia* **101**, 185–192.
- Fogliani, B., Bouraïima-Medjebi, S., Medevielle, V. and Pineau, R. (2004) Methods to promote germination of two Cunoniaceae species, *Cunonia macrophylla* and *Geissois pruinosa*, from New Caledonia. *Seed Science and Technology* **32**, 703–715.
- Forbis, T.A., Floyd, S.K. and de Queiroz, A. (2002) The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* **56**, 2112–2125.
- Hidayati, S.N., Walck, J.L., Merritt, D.J., Turner, S.R., Turner, D.W. and Dixon, K.W. (2012) Sympatric species of *Hibbertia* (Dilleniaceae) vary in dormancy break and germination requirements: implications for classifying morphophysiological dormancy in Mediterranean biomes. *Annals of Botany* **109**, 1111–1123.
- Howarth, D.G., Gustafsson, M.H.G., Baum, D.A. and Motley, T.J. (2003) Phylogenetics of the genus *Scaevola* (Goodeniaceae): implication for dispersal patterns across the Pacific Basin and colonization of the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany* **90**, 915–923.
- ISTA (International Seed Testing Association) (2003) Agricultural, vegetable and horticultural species, vol. 1. *ISTA Working Sheets on tetrazolium testing*. Bassersdorf, Switzerland, Ed. ISTA.
- Jaffré, T., Morat, P., Veillon, J.-M. and MacKee, H.S. (1987) Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire: la végétation et la flore des roches ultrabasiques. *Adansonia* **4**, 365–391.
- Jaffré, T., Rigault, F. and Dagostini, G. (1998) Impact des feux de brousse sur les maquis ligno-herbacés des roches ultrabasiques de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* **20**, 173–189.
- Jaffré T., Rigault F., Dagostini G., Tinel-Fambart J., Wulff A. and Munzinger J. (2009) Input of the different vegetation units to the richness and endemism of the New Caledonian flora. *Proceedings of the 11th Pacific Science Intercongress*, March 2009, Tahiti.
- Keeley, J.E. and Fotheringham, C.J. (1998) Smoke-induced seed germination in California chaparral. *Ecology* **79**, 2320–2336.
- Måren, I.E., Janovský, Z., Spindelböck, J.P., Daws, M.I., Kaland, P.E. and Vandvik, V. (2010) Prescribed burning of northern heathlands: *Calluna vulgaris* germination cues and seed-bank dynamics. *Plant Ecology* **207**, 245–256.
- Merritt, D.J., Turner, S.R., Clarke, S. and Dixon, K.W. (2007) Seed dormancy and germination stimulation syndromes for Australian temperate species. *Australian Journal of Botany* **55**, 336–344.
- Mittermeier, R.A., Robles Gil, P., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Goettsch Mittermeier, C., Lamoureux, J. and Da Fonseca, G.A.B. (2004) *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Mexico City, CEMEX.
- Moreira, B., Tormo, J., Estrelles, E. and Pausas, J.G. (2010) Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of Botany* **105**, 627–635.
- Ooi, M.K.J., Auld, T.D. and Whelan, R.J. (2006) Dormancy and the fire-centric focus: germination of three *Leucopogon* species (Ericaceae) from South-eastern Australia. *Annals of Botany* **98**, 421–430.
- Pillon, Y. and Munzinger, J. (2005) Amborella fever and its (little) implication in conservation. *Trends in Plant Science* **10**, 519–520.
- R Development Core Team (2011) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. Available online at <http://www.R-project.org> (accessed 9 July 2012).
- Roche, S., Koch, J.M. and Dixon, K.W. (1997) Smoke enhanced seed germination for mine rehabilitation in the Southwest of Western Australia. *Restoration Ecology* **5**, 191–203.

- Rokich, D.P., Dixon, K.W., Sivasithamparam, K. and Meney, K.A.** (2002) Smoke, mulch, and seed broadcasting effects on woodland restoration in Western Australia. *Restoration Ecology* **10**, 185–194.
- Setoguchi, H., Osawa, T.A., Pintaud, J.-C., Jaffré, T. and Veillon, J.-M.** (1998) Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on *rbcl* gene sequences. *American Journal of Botany* **85**, 1507–1516.
- Thomas, P.B., Morris, E.C. and Auld, T.D.** (2003) Interactive effects of heat shock and smoke on germination of nine species forming soil seed banks within the Sydney region. *Austral Ecology* **28**, 674–683.
- Turner, S.R., Merritt, D.J., Renton, M.S. and Dixon, K.W.** (2009) Seed moisture content affects afterripening and smoke responsiveness in three sympatric Australian native species from fire prone environments. *Austral Ecology* **34**, 866–877.

Ten nuclear microsatellites markers cross-amplifying in *Scaevola montana* and *S. coccinea* (Goodeniaceae), a locally common and a narrow endemic plant species of ultramafic scrublands in New Caledonia

Adrien Wulff · Peter M. Hollingsworth ·
Johannes Haugstetter · Marie Piquet ·
Laurent L’Huillier · Bruno Fogliani

Received: 20 February 2012 / Accepted: 27 February 2012 / Published online: 21 March 2012
© Springer Science+Business Media B.V. 2012

Abstract We developed ten microsatellites markers to study the population genetic structure of two ultramafic scrublands species in New Caledonia, *Scaevola montana* a common species used in ecological restoration of mining sites, and *S. coccinea* a narrow endemic species of the Tontouta valley. The markers were isolated from *S. montana*. Nine loci are polymorphic in *S. montana*; eight were polymorphic in *S. coccinea*. The narrow endemic species showed lower variation at these loci than *S. montana*. There is a significant heterozygosity deficit in *S. montana* at four loci, and a global significant inbreeding coefficient across all loci ($F_{IS} = 0.159$). In contrast, the tested

populations of *S. coccinea* did not show significant deviations from Hardy–Weinberg expectations. These markers are now being used in conservation genetic studies aiming to understand the biology of these species and to provide information to guide restoration programmes.

Keywords Microsatellites · *Scaevola* · Goodeniaceae · Cross-species amplification · Conservation · New Caledonia

Scaevola montana and *S. coccinea* (Goodeniaceae) grow in ultramafic scrublands in New Caledonia. *S. montana* is locally common and indigenous to New Caledonia and the neighbouring island of Vanuatu. As well as ultramafic soils, it also occurs on substrates such as limestone and metamorphic rocks (Müller 1990). *S. coccinea*, is a narrow endemic species, restricted to ultramafic soils in a single valley system—the Tontouta valley. The extraction of ores from ultramafic substrates is a major industrial activity in New Caledonia and is a source of large-scale environmental destruction. Mining companies undertake restoration programs and microsatellite markers can be useful for estimating levels of genetic diversity and differentiation among potential source populations, and checking for cryptic genetic bottlenecks during translocation programmes. In addition, from a more academic perspective, comparative estimates of population genetic structure in narrow endemic and widespread sister species are of interest for evaluating the genetic consequences of rarity.

Microsatellite sequences were isolated by ecogenics GmbH (Switzerland) using a modified high-throughput genomic sequencing approach as described by Abdelkrim et al. (2009). In brief, size-selected fragments from genomic DNA were enriched for SSR content by using

A. Wulff (✉) · L. L’Huillier
Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC),
Axe II “Diversités biologique et fonctionnelle des écosystèmes,
BP 73 98890 Païta, New Caledonia, France
e-mail: wulff@iac.nc

L. L’Huillier
e-mail: lhuillier@iac.nc

A. Wulff · M. Piquet · B. Fogliani
Laboratoire Insulaire du Vivant et de l’Environnement
(LIVE-EA 4243), Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC),
B.P. R4, 98851 Nouméa Cedex, New Caledonia, France
e-mail: jesaelle@hotmail.com

B. Fogliani
e-mail: bruno.fogliani@univ-nc.nc

P. M. Hollingsworth
Royal Botanic Gardens Edinburgh, 20a Inverleith Row,
Edinburgh EH3 5LR, UK
e-mail: P.Hollingsworth@rbge.ac.uk

J. Haugstetter
Ecogenics GmbH, Grabenstrasse 11a, 8952 Zurich-Schlieren,
Switzerland
e-mail: info@ecogenics.ch

Table 1 Primer sequences, size range, and measures of genetic variation for 10 microsatellite markers in *Scaevola montana* and *Scaevola coccinea*

<i>Scaevola montana</i> Locus	Repeat motif	Primer sequence (5'–3')	NCBI Probe accession no	TA (°C)	Size range (bp)	N	A	H _o	H _e	F _{is}
<i>Scamion 002472</i>	(GT) ₁₇	b F: AAAACATCCAGTTGTCTCG R: TACCAGGCTTCATTCCTCCC	12324994	56	86–122	52	12	0.808	0.792	−0.020 ^{ns}
<i>Scamion 003354</i>	(TTG) ₉	c F: ATCACAAAGGAGGAGG R: TCATGTGAAAAGCAAAGAACGAC	12324995	56	245–260	52	6	0.481	0.449	−0.070 ^{ns}
<i>Scamion 004222</i>	(TTG) ₁₃	c F: CGAAAAGTCTTGCATCGGC R: ACAACATAAGGAACAAGCAAAAC	12324996	56	100–133	52	11	0.731	0.756	0.033 ^{ns}
<i>Scamion 004339</i>	(AC) ₁₆	d F: TTGACACCAAAAAGAAAATTCAC R: GATGCCGATTGTGATGTCCC	12324997	56						
<i>Scamion 004448</i>	(AAC) ₁₂	c F: AACGGAGTAAACACTGTGG R: TGGATTCCTACATAGTTTGCAGTC	12324998	56	103–154	52	14	0.577	0.781	0.261 ^{***}
<i>Scamion 004635</i>	(TC) ₁₂	a F: TTGCTTCTGAGTTCCTCC R: CCTCGCACTTGCCCTTAGTC	12324999	56	120–184	52	15	0.788	0.807	0.023 ^{ns}
<i>Scamion 007130</i>	(AC) ₁₃	d F: CACTCTTATACCACTTACGTTCCAG R: TTGTGGCAGCTAACTCTCCC	12325000	56	131–161	49	11	0.438	0.719	0.371 ^{***}
<i>Scamion 010065</i>	(CTC) ₇	b F: TCTCTATCCACCACCGCTC R: TAATCCGTACCGACGTAGCC	12325001	56	151–172	52	8	0.846	0.781	−0.083 ^{ns}
<i>Scamion 010114</i>	(CAA) ₁₃	b F: ACCACGTAGTAAGAATTACACACC R: TGGATCAAACAAGATTTGCAAGC	12325002	56	182–335	52	21	0.404	0.850	0.525 ^{***}
<i>Scamion 012182</i>	(TTG) ₁₉	d F: TGACCATCAAAGTCCAAAG R: AGACATGGTTGATTGTGAGTTC	12325003	56	117–159	52	12	0.596	0.823	0.275 ^{***}
Mean						51.7	12.2	0.630	0.751	0.159 [*]
<i>Scaevola coccinea</i> Locus	Repeat motif	Primer sequence (5'–3')	NCBI Probe accession no	TA (°C)	Size range (bp)	N	A	H _o	H _e	F _{is}
<i>Scamion 002472</i>	(GT) ₁₇	b F: AAAACATCCAGTTGTCTCG R: TACCAGGCTTCATTCCTCCC	12324994	56	80–102	52	6	0.538	0.484	−0.113 ^{ns}
<i>Scamion 003354</i>	(TTG) ₉	c F: ATCACAAAGGAGGAGG R: TCATGTGAAAAGCAAAGAACGAC	12324995	56	239–263	52	2	0.096	0.088	−0.087 ^{ns}
<i>Scamion 004222</i>	(TTG) ₁₃	c F: CGAAAAGTCTTGCATCGGC R: ACAACATAAGGAACAAGCAAAAC	12324996	56	97–115	52	4	0.635	0.587	−0.082 ^{ns}
<i>Scamion 004339</i>	(AC) ₁₆	d F: TTGACACCAAAAAGAAAATTCAC R: GATGCCGATTGTGATGTCCC	12324997	56	162–182	52	10	0.519	0.550	0.056 ^{ns}
<i>Scamion 004448</i>	(AAC) ₁₂	c F: AACGGAGTAAACACTGTGG R: TGGATTCCTACATAGTTTGCAGTC	12324998	56						
<i>Scamion 004635</i>	(TC) ₁₂	a F: TTGCTTCTGAGTTCCTCC R: TGGATTCCTGAGTTCCTCC	12324999	56	134–154	52	7	0.731	0.711	−0.027 ^{ns}

Table 1 continued

Locus	Repeat motif	Primer sequence (5'–3')	NCBI Probe accession no	TA (°C)	Size range (bp)	N	A	H _o	H _e	F _{IS}
<i>Scamora 007130</i>	(AC)13	R: CCTCGCACTTGCCTTTAGTC d F: CACTCTTATACCACATTACGTTCCAG	12325000	56	133–155	52	8	0.596	0.644	0.075 ^{ns}
<i>Scamora 010065</i>	(CTC)7	R: TTGTGGCAGGTAACCTCTCCC b F: TCTCTATCCACCACCGCTTC	12325001	56						
<i>Scamora 010114</i>	(CAA)13	R: TAAATCCGTACCGACGTTAGCC b F: ACCACGTAGTAAGAAATACACACC	12325002	56	200–305	52	9	0.423	0.693	0.390 ^{ns}
<i>Scamora 012182</i>	(TTG)19	R: TGGATCAAAACAAGATTTGCAAGC d F: TGACCATCCAAAGTCCAAGG	12325003	56	90–132	52	6	0.712	0.622	–0.145 ^{ns}
Mean		R: AGACATGGTTGATTGTGAGTTC				52	6.5	0.531	0.547	0.029 ^{ns}

M13 fluorescent labelling: a = red; b = blue; c = yellow; d = green. TA primer annealing temperature, N number of plants genotyped, A number of alleles, H_o observed heterozygosity, H_e expected heterozygosity, F_{IS} inbreeding coefficient (* p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001, ns not significant)

Dynabeads M-280 Streptavidin from Invitrogen and biotin-labelled CT and GT repeat oligonucleotides (Microsynth AG, Switzerland). The SSR enriched library was analyzed on a Roche 454 platform using the GS FLX titanium reagents. The total 13,498 reads had an average length of 248 base pairs. Of these, 312 contained a microsatellite insert suitable for primer design with a tetra- or a trinucleotide of at least 6 repeat units or a dinucleotide of at least 10 repeat units. Primers were designed for 36 microsatellite inserts, of which 28 were tested for polymorphism. Polymorphism was determined by using the procedure described by Schuelke (2000). Ten primers which showed clear amplification profiles and reliable amplification, and which were polymorphic in at least one of the two species are described in Table 1. The test set is based on 52 samples coming from two different populations for each species (Col d'Amoss and the Tontouta Valley for *S. montana*; one population near the Tontouta river and the summit of the Kokoreta for *S. coccinea*).

Genomic DNA was extracted from young leaves with Qiagen DNeasy® Plant Mini Kit. Loci were PCR amplified in an Applied Biosystem Verity 96 well thermal cycler. They were visualised with universal M13 fluorescent labelling (Schuelke 2000). Reactions of 10 µl volumes contained 200 µM each dNTP, 0.04 µM of M13 tailed locus specific forward primer, 0.16 µM of locus specific reverse primer, 0.16 µM of universal M13 primer 5'-end labelled with one of four dyes from Applied Biosystems (VIC, FAM, NED or PET), 1× buffer (Qiagen, containing Tris-HCl, KCl, (NH₄)₂SO₄, 15 mM MgCl₂, pH 8.7. The PCR profile was 95 °C for 15 min, followed by 30 cycles of 30 s at 95 °C, 45 s at annealing temperature (Table 1), and 45 s at 72 °C, then eight cycles of 30 s at 95 °C, 45 s at 53 °C, and 45 s at 72 °C, and finally 30 min at 72 °C. PCR products were sized on an AB3130xl Genetic Analyser and genotypes were assigned with GeneMapper (Applied Biosystems Inc). Number of alleles (A), observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosity, and the inbreeding coefficient (F_{IS}) were assessed using FSTAT v 2.9.3.2 (Goudet 1995). The significance of F_{IS} was assessed via permutation tests.

We detected 6–21 different alleles per locus (mean 12.2) for *S. montana* and between 2 and 10 (mean 6.5) alleles for *S. coccinea*. Higher values of expected heterozygosity were found for *S. montana* (mean H_e = 0.751, range 0.449–0.850) whereas they were more variable and on average lower for *S. coccinea* (mean H_e = 0.547, range 0.088–0.711). *S. montana* showed a deficit of heterozygosity in four loci and a globally significant inbreeding coefficient, whereas all *S. coccinea* loci were in Hardy–Weinberg equilibrium (HWE). *S. montana* is strongly protandrous and sets limited seed when pollinators are excluded (Wulff unpublished). Thus the significant inbreeding coefficient is

unlikely to be due to intra-flower selfing. Some level of geitonogamy or bi-parental inbreeding may explain these deviations from HWE. An alternative possibility is null alleles. The loci most likely to contain null alleles are *Scamon 007130* and *Scamon 010114* as these loci have more than double the average inbreeding coefficient.

There are currently few genetic studies on the New Caledonian flora (e.g. Bottin et al. 2005; Kettle et al. 2007), despite its importance as a global biodiversity hotspot. These microsatellites markers will be useful to study the genetic structure of *Scaevola* populations in New Caledonia and will give the opportunity to use this information in conservation programmes and studies of evolutionary diversification.

Acknowledgments The authors would like to thank the Scottish Government's Rural and Environment Science and Analytical Services Division, the South province of New Caledonia, and the GIP CNRT "Nickel et son environnement" for their financial support. We also thank the North and South province for supplying sampling permits.

References

- Abdelkrim J, Robertson BC, Stanton J-AL, Gemmell NJ (2009) Fast, cost effective development of species-specific microsatellites markers by genomic sequencing. *Biotechniques* 46:185–191
- Bottin L, Verhaegen D, Tassin J, Olivieri I, Vaillant A, Bouvet M (2005) Genetic diversity and population structure of an insular tree, *Santalum austrocaledonicum* in New Caledonian archipelago. *Mol Ecol* 14:1979–1989
- Goudet J (1995) FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, 86, 485-486. Retrieved from (version 2.9.3.2 available from: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>)
- Kettle CJ, Hollingsworth PM, Jaffré T, Moran B, Ennos RA (2007) Identifying the early genetic consequences of habitat degradation in a highly threatened tropical conifer, *Araucaria nemorosa* Laubenfels. *Mol Ecol* 16:3581–3591
- Müller IH (1990) Goodeniaceae. In: Morat P, MacKee HS (eds) *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*, vol 13. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp 87–118
- Schuelke M (2000) An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nat Biotechnol* 18:233–234

Conservation genetics of a locally common and a narrow-range endemic plant species from the genus *Scaevola* (Goodeniaceae) in the global biodiversity hotspot of New Caledonia

Adrien S. Wulff^{1, 2}; Peter M. Hollingsworth³ Marie Piquet¹; Antje Ahrends³, Laurent L'Huillier² and Bruno Fogliani^{1, 2}.

¹ Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC), Laboratoire Insulaire du Vivant et de l'Environnement (LIVE-EA 4243) B.P. R4, 98851 Nouméa Cedex, New Caledonia. adrien.wulff@univ-nc.nc; jesaelle@hotmail.com

² Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), Axe II "Diversités biologique et fonctionnelle des écosystèmes, BP 73 98890 Païta, New Caledonia.; lhuillier@iac.nc; fogliani@iac.nc

³ Royal Botanic Garden Edinburgh, 20a Inverleith Row, Edinburgh EH3 5LR, UK. P.Hollingsworth@rbge.ac.uk; A.Ahrends@rbge.ac.uk

Abstract

We have studied population genetic structure in two *Scaevola* (Goodeniaceae) species across their ranges in New Caledonia using ten microsatellite loci. *Scaevola montana* is a common species mainly distributed on ultramafic substrates, used for the ecological restoration of mining sites. *S. coccinea* is a narrow endemic species restricted to ultramafic soils in the Tontouta Valley, where intensive mining activity occurs. We aimed to compare levels of diversity in the two species, understand the spatial scale at which populations become isolated in the landscape, and use this information to guide conservation programmes. The populations of *S. montana* were sampled over a total distance of about 500 km. In contrast, the total range of *S. coccinea* is 12 x 6 km. Greater allelic diversity and gene diversity was detected within populations of *S. montana* than *S. coccinea*. Both species show high levels of population differentiation (*S. montana* $F'_{ST} = 0.437$; *S. coccinea* $F'_{ST} = 0.54$). The marked population structure in *S. coccinea* despite the close proximity of the sampled populations is associated with its pollination by territorial birds and no observed seed dispersal agents, compared to the insect pollination and bird dispersal of *S. montana*. In *S. coccinea*, given the high levels of differentiation, we stress the importance of each individual population for the conservation of intra-specific biodiversity in this species. In *S. montana*, we used a combination of the genetic data and environmental characteristics of each of the sample sites to outline general guidelines on seed sources for restoration programmes.

Keywords: *Scaevola*, ultramafic, gene flow, breeding system, New Caledonia, spatial genetic structure.

in prep.

Introduction

New Caledonia, a French overseas territory located in the Pacific ocean, is an extraordinary natural laboratory to study the evolution of vascular plants. This territory presents the highest endemic richness of vascular plants in the world (Kier et al., 2009) and is considered a “Biodiversity Hotspot” (Myers, 1988; Myers et al., 2000). One third of the land surface of the main island of New Caledonia is covered by ultramafic rock, characterised by very unfertile soils containing toxic metals such as nickel, chrome and cobalt (L’Huillier et al., 2010). A unique flora has become established on these substrates and some families have shown dramatic radiations (Howarth et al., 2003; Setoguchi et al., 1998; Swenson et al., 2007) and the plant diversity of these ultramafic substrates shows higher levels of endemism compared to adjacent non-ultramafic substrates (Jaffré et al., 2009). The influence of ultramafic substrates as a driver for speciation has been postulated previously (Pillon et al., 2010) and this type of substrate is considered to be an important source of selection and diversification in the flora (Jaffré, 1996; Jaffré et al., 1987).

A notable feature of ultramafic substrates in New Caledonia is their patchy distribution. This is attributable to an initial deposition of ultramafic rocks 37 million years ago, followed by subsequent erosion to give rise to varying sized habitat islands. This patchiness is associated with the presence of numerous narrow endemic species, defined as species occurring in one or a few small populations confined to a single domain or a few localities (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985). A recent review of the flora shows that there are several hundred plant species that fit into this category (Wulff et al., unpublished). These narrow endemic species inevitably present a challenge for conservation, as their extremely local distributions makes them susceptible to species extinctions due to single environmental catastrophes. This is particularly important given that these ultramafic substrates are heavily impacted by mining for nickel (Pascal et al., 2008). Nickel mining has a major environmental impact in New Caledonia and this disturbance will increase in the near future as production of nickel is planned to increase from 60,000 to 200,000 tons between 2013-2015 with the construction of two new metal processing factories (L’Huillier et al., 2010).

In assessing likely impacts of mining activities on New Caledonian plant species and developing strategies for mitigating any negative outcomes, an understanding of the population biology of the species concerned is useful. Genetic markers can provide insights into levels of population differentiation which gives information on the scales of dispersal in the landscape and the extent to which populations are isolated or connected to one another. This is useful in understanding the likely impacts of the loss of a given population (e.g. whether it is likely to lead to loss of unique diversity, or important ‘connecting’ link

populations). Likewise, this information is also potentially useful in the design of restoration programmes that aim to recreate a 'natural' functioning inter-connected network of populations. Finally, genetic markers can also contribute to the process of selecting suitable donor material for restoration programmes, by providing information on the amounts of diversity within populations (to avoid bottlenecked populations being selected as seed-sources) and also in identifying any majorly divergent intra-specific lineages whose mixing may be undesirable in restoration programmes.

Few population genetic studies have been undertaken on New Caledonian plant species. We are aware of four studies. Two are on ultramafic species, *Araucaria nemorosa* and *Nepenthes vieillardii* (Kettle et al., 2007; Kurata et al., 2008) and one on *Santalum neocaledonicum* which occurs mainly on limestone (Bottin et al., 2005). There is a common feature between these three studies: they all revealed high levels of population differentiation and diversity. On the other hand a recent study on *Dacrydium guillauminii*, a very narrowly distributed conifer species (Podocarpaceae), revealed low levels of genetic diversity (Keppel et al., 2011)

In this study we have investigated the population genetic diversity and structure of two New Caledonian plant species from the genus *Scaevola*. *S. montana* is an indigenous species (also recorded from Vanuatu) that is common on lowland scrublands across the territory, occurring on ultramafic, limestone and acid soils (Müller, 1990). This species is commonly used in restoration programmes. The second species, *S. coccinea* is a narrow endemic species only located in the Tontouta valley in the South Province of New Caledonia, an area subjected to intensive mining activity. It co-occurs there with *S. montana*. Our general aim has been to gain insights into the biology of these species to underpin their conservation. Specifically we aimed to establish:

- What is the breeding system of the two species?
- Is there evidence of significant differentiation of populations, and if so, over what spatial scales does this occur?
- If there is differentiation among populations for genetic markers, are any major groupings of population evident?
- If so, do these population groupings correlate with any environmental variables, such as substrate or local climate?
- Do the two species share similar population genetic structure, or is there evidence for lower genetic diversity and higher population differentiation in the narrow endemic *S. coccinea* than the locally common *S. montana*?

Materials and methods

Studied species and populations

Leaf samples were collected from 213 individuals of *Scaevola montana* from nine populations on the main island and one from a off-shore island, the Ile des Pins. These populations include several locations on ultramafic substrates, such as geric ferralsols and magnesian cambisol soils near mining sites, and also locations where the species grows on different substrate such as acid soils at Amoss and limestone at Pindaï. The populations range in altitude from 40 m (Vavouto) to 371 m (Amoss). For *S. coccinea*, 104 individuals were collected from five different populations representing the full known geographical range of this species. These populations are all located on magnesian cambisol and their altitude ranges from 50 m (Pop. 3) to 867 m (Pop. 2 Kokoreta). A minimum of 20 individuals per population were collected, except for one population of *S. coccinea* (Pop. 3 at the Koéalagoguamba river) and one of *S. montana* (at Ouaco) where only 6 and 15 individuals were found. For each individual, young fresh leaves were collected, dried and stored in silica gel until DNA extraction. When possible we sampled individuals separated by more than 10 m to reduce the likelihood of sampling from within closely related family groups.

DNA extraction and microsatellite genotyping

Genomic DNA was extracted from ca 40 mg dried leaf tissue using a Qiagen DNeasy plant mini kit. *S. montana* individuals were genotyped with nine nuclear microsatellite loci, and *S. coccinea* for eight loci. These markers were isolated from *S. montana* (Table 1; Wulff *et al.* 2012). The microsatellite loci were amplified with fluorescent labelled forward primers (VIC, FAM, NED or PET) in a Veriti® 96 Well Thermal Cycler (Applied Biosystems) following Wulff *et al.* (2012). Fragment lengths were analysed on an AB3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems) using GenScan500 (-250) Liz standard. Genotypes were scored with the GENEMAPPER 4.0 (Applied Biosystems) software.

Analyses of intra-specific population genetic parameters

Input files for population genetic analyses were formatted using CONVERT (Glaubitz, 2004). We obtained basic descriptive statistics on genetic diversity: the number of alleles (A), mean number of alleles (N_A), mean number of alleles standardised to a common sample size A_N , and observed and expected heterozygosities (H_o , H_e). To provide some inference on the breeding system, we calculated the inbreeding coefficient (F_{IS}). A permutation test was employed to assess the significance of population level and global F_{IS} estimates. All calculations were undertaken with Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2005).

To assess population differentiation, overall and population pairwise F_{ST} estimates were generated using FSTAT (Goudet, 1995), and their significance tested with permutation tests. We also estimated standardised global and pairwise F'_{ST} using RecodeData 0.1 (Meirmans, 2006). To visualise groupings of individuals into populations we used the program STRUCTURE 2.3.3. (Pritchard et al., 2000) via Bioportal at the University of Oslo (Kumar et al., 2009). This program uses a model-based Bayesian clustering approach to assign multilocus genotypes to populations while minimizing linkage disequilibrium and deviations from Hardy-Weinberg Equilibrium (HWE). This program visualises genetic structure from multilocus genotypes, without any predefined assignation for an individual to a specific group. The default settings of the program were used, including the admixture model. To determine the number of possible groups (K) within the two species we performed a series of analyses from K = 1 to K = 20 for *S. montana* and from K = 1 to K = 10 for *S. coccinea*. For each simulation, ten independent runs were performed at 400 000 Markov Chain Monte-Carlo (MCMC) repetitions with a burning period of 200 000 iterations. The most likely estimated number of clusters is finally determined by the approach based on the highest log-likelihood of the data between two K (ΔK) (Evanno et al., 2005).

We also generated a matrix of environmental distances between populations of *S. montana*. For each site we extracted its altitude, temperature and rainfall (altitude was extracted from a 90 m resolution grid and the climatic variables from a 1 km grid). Specifically, mean annual temperature (derived from WorldClim weather station averages between 1950-1990, Hijmans et al., 2005), mean monthly rainfall data averages over 10 years from 48 weather stations in New Caledonia interpolated using the AURELHY method (Bénichou & Le Breton, 1986), and altitude (measured directly with GPS). We standardised the environmental site values to a mean of zero and unit variance and subsequently derived an environmental distance matrix between the sites using Manhattan ('city bloc') distance.

We visually explored the data for ecological groups using Non-metric Multidimensional Scaling, and quantitatively test for correlations between F_{ST} and the environmental and geographic distance matrices using a Mantel Test and Monte Carlo resampling (9999 repetitions) to establish significance. For the statistical analyses we used R (R Development Core Team 2011) and its library 'ade4' (Dray & Dufour, 2007) and vegan (Oksanen et al., 2012), and for the manipulation of map layers GRASS GIS (Grass Development Team, 2011).

Comparisons of population genetic structure between species.

To test whether there is a significant difference in population genetic parameters between the widespread *S. montana* and the narrow endemic *S. coccinea*, we used the

compare-groups option in FSTAT (Goudet, 1995) to test for differences in A , N_A , H_o , H_e , F_{is} and F_{ST} . This test was performed on the seven loci that were scored in both species.

Results

Genetic diversity and inbreeding

At the species level, *S. montana* exhibited between 10 – 26 alleles per locus (Table 1) (mean = 17.8). Gene diversity values ranged from $H_e = 0.542$ to 0.858 (mean $H_e = 0.755$) and observed heterozygosity ranged from $H_o = 0.411$ to 0.820 (mean $H_o = 0.622$). Six of nine loci showed significant deviations from Hardy Weinberg equilibrium, and there was an overall significant global $F_{is} = 0.175$ ($p < 0.01$). At the level of individual populations, gene diversity values ranged from $H_e = 0.689$ (± 0.15) at the Ile des Pins to $H_e = 0.809$ (± 0.07 SE) at Vavouto, and the mean number of alleles per locus ranged from $A = 6.56$ (± 2.13 SE) at the Col de Ho to $A = 9$ (± 3.16 SE) at Tiébaghi. When allelic diversity is standardised to the size of the smallest population sample, diversity estimates ranged from $A_{13} = 5.84$ (± 2.77 SE) at the Ile des Pins to $A_{13} = 8.01$ (± 2.64) Tiébaghi. All of the populations showed a significant deviation from Hardy-Weinberg expectations, with the highest $F_{is} = 0.295$ found at Tiébaghi and the lowest ($F_{is} = 0.106$) in Ile des Pins.

In *S. coccinea*, at the species level the number of alleles ranged from $A = 4$ to 13 (mean $A = 8.12$). Gene diversity values ranged from $H_e = 0.192$ to 0.672 (mean $H_e = 0.576$) and observed heterozygosity ranged from $H_o = 0.199$ to $H_o = 0.702$ (mean $H_o = 0.519$). Only one of eight loci showed significant deviations from Hardy Weinberg equilibrium, and the global $F_{is} = 0.055$ ($p > 0.05$) was not significant. At the level of individual populations, gene diversity values ranged from $H_e = 0.542$ (± 0.26 SE) in population 1 to $H_e = 0.705$ (± 0.18 SE) in population 4, and the mean number of alleles per locus ranged from $A = 3.87$ (± 1.46 SE) in population 4 to $A = 5.43$ (± 1.5 SE) in population 1. When allelic diversity is standardised to the size of the smallest population sample, diversity estimates ranged from $A_4 = 2.83$ in population 5 to $A_4 = 4.02$ in population 4. Two of five populations showed a significant deviation from Hardy-Weinberg expectations, with the highest $F_{is} = 0.292$ found in population 4 and the lowest ($F_{is} = 0.214$) in population 5.

Population structure

The global F_{ST} estimate for *S. montana* was $F_{ST} = 0.11$ ($p < 0.001$) and the standardized value was $F'_{ST} = 0.437$. Mean pairwise F_{ST} estimates were significant among all populations (Table 3) and highest values were found between the populations of Pindai and the Ile des Pins ($F_{ST} = 0.20$, $p < 0.001$; $F'_{ST} = 0.68$). The STRUCTURE analysis found the highest log-likelihood of the data, when structured in 4 different clusters ($\Delta K = 4$) (Fig. 1). These clusters grouped together five populations from the west coast into a single cluster,

two populations from the south into a second, with a population in the north east representing the third cluster and a central eastern population showing some admixture between these

Table 1: Primer sequences, allelic richness and size range, and measures of genetic variations for 10 microsatellite markers of *Scaevola montana* and *Scaevola coccinea*.

Locus	Repeat motif	Primer sequence (5'-3')	GenBank Accession no.	TA (°C)	<i>Scaevola montana</i>				<i>Scaevola coccinea</i>							
					Size range (bp)	N	A	H _o	H _e	F _{is}	Size range (bp)	N	A	H _o	H _e	F _{is}
<i>Scam002472</i>	(GT)17	b F: AAAACATCCAGTTGTGCTCG R: TACCAGGCTTCATTCCTCCC	12324994	56	78-122	207	23	0.742	0.792	0.060*	80-102	102	7	0.565	0.650	0.065 ^{ns}
<i>Scam003354</i>	(TTG)9	c F: ATCACAAGGAAGCCAGGAGG R: TCATGTGAAAAGCAAAAAGAACGAC	12324995	56	209-269	206	10	0.525	0.542	0.015 ^{ns}	239-263	100	4	0.199	0.192	0.022 ^{ns}
<i>Scam004222</i>	(TTG)13	c F: CGAAAAGTCTTGATCGGC R: ACAACATAAGGAACAAGCAAAACC	12324996	56	100-142	210	15	0.650	0.764	0.141 ^{***}	97-115	102	6	0.559	0.659	0.086 ^{ns}
<i>Scam004339</i>	(AC)16	d F: TTGACACCAAAAAGAAATTCAC R: GATGCCGATTGTGATGTCCC	12324997	56	100-154	210	17	0.497	0.762	0.342 ^{***}	162-182	99	10	0.472	0.547	-0.039 ^{ns}
<i>Scam004448</i>	(AAC)12	c F: AACGGAGGTAACACCTGTGG R: TGGATTCCTACATAGTTTTGCAGTC	12324998	56	120-184	207	20	0.752	0.721	-0.031 ^{ns}	134-154	104	7	0.631	0.647	0.027 ^{ns}
<i>Scam004635</i>	(TC)12	a F: TTGCTTCTGAGTCCCTCC R: CCTGGCACCTTGCGCTTTAGTC	12324999	56	131-161	208	13	0.411	0.736	0.141 ^{***}	133-155	104	10	0.702	0.672	-0.017 ^{ns}
<i>Scam007130</i>	(AC)13	d F: CACTCTTATACCCTTACGTTCCAG R: TTGTGGCAGCTAACTCTCCC	12325000	56	154-184	211	13	0.820	0.786	-0.042 ^{ns}	197-308	100	13	0.377	0.615	0.327 ^{***}
<i>Scam010065</i>	(CTC)7	b F: TCTCTATCCACCACCGCTTC R: TAATCCGTACCAGCGTAGCC	12325001	56	173-335	203	26	0.499	0.858	0.426 ^{***}	90-132	103	8	0.649	0.625	-0.066 ^{ns}
<i>Scam010114</i>	(CAA)13	b F: ACCACGTAGTAAGAATTACACACC R: TGGATCAAAACAAGATTTGCAAGC	12325002	56	99-177	213	23	0.702	0.837	0.174 ^{***}	17.8	17.8	8.1	0.519	0.576	0.055 ^{ns}
<i>Scam012182</i>	(TTG)19	d F: TGACCATCCAAAAGTCCAAGG R: AGACATGGTTGATTGTGAGTTC	12325003	56						0.175 ^{**}						
Mean																

M13 fluorescent labelling : a=Red; b= Bleu; c=Yellow; d=Green. TA primer annealing temperature, N number of plants genotyped, A number of alleles, H_o observed heterozygosity, H_e expected heterozygosity, F_{is} inbreeding coefficient. (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, ns. not significant).

latter clusters. Finally the population from the Ile des Pins formed a fourth cluster.

In *S. coccinea*, the global F_{ST} estimate was $F_{ST} = 0.24$ ($p < 0.001$) and the standardized value was $F'_{ST} = 0.54$. Mean pairwise F_{ST} estimates were significant among all populations (Table 3) and the highest value of genetic difference was found between population 2 and 5 ($F_{ST} = 0.29$, $p < 0.001$). The standardized highest genetic difference was found between population 1 and 2 ($F'_{ST} = 0.62$). The STRUCTURE analysis revealed strong differentiation of populations, and according to highest log-likelihood of the data, *S. coccinea* is structured in 4 different groups ($\Delta K = 4$) (Fig. 1), with populations 3 and 4 forming a single group, with the other populations distinct.

Genetic and geographical distances were significantly correlated ($r = 0.723$, $p < 0.001$) for *S. montana*, but not in *S. coccinea* ($r = 0.22$, $p = 0.53$). There was no significant correlation between environmental and genetic distances in *S. montana*. However, there is some level of concordance between environmental similarity and the genetic grouping of populations from the north east of New Caledonia (Fig. 2).

Table 2: Genetic diversity of all populations sampled of *S. montana* and *S. coccinea*.

<i>S. montana</i>	<i>n</i>	N_A	A_{13}	H_o	H_e	F_{is}
Tiébaghi	20	9.00 (± 3.16)	8.01 (± 2.64)	0.539 (± 0.18)	0.764 (± 0.16)	0.295***
Ile des Pins	20	6.78 (± 3.63)	5.84 (± 2.77)	0.616 (± 0.12)	0.689 (± 0.15)	0.106**
Tontouta	32	9.33 (± 3.32)	7.12 (± 2.14)	0.646 (± 0.18)	0.771 (± 0.09)	0.163***
Col de Hô	20	6.56 (± 2.13)	5.98 (± 1.87)	0.565 (± 0.24)	0.749 (± 0.13)	0.246***
Plum	20	7.78 (± 3.11)	6.88 (± 2.45)	0.603 (± 0.15)	0.739 (± 0.13)	0.183***
Pindai	20	6.78 (± 2.11)	5.92 (± 1.48)	0.562 (± 0.16)	0.712 (± 0.09)	0.211***
Amoss	26	8.22 (± 2.54)	6.80 (± 1.86)	0.623 (± 0.25)	0.728 (± 0.19)	0.145***
Vavouto	20	8.56 (± 2.40)	7.65 (± 1.94)	0.701 (± 0.19)	0.809 (± 0.07)	0.134***
Ouaco	15	7.33 (± 2.45)	7.10 (± 2.25)	0.688 (± 0.26)	0.798 (± 0.06)	0.138**
Forêt Français	20	8.56 (± 1.74)	7.68 (± 1.57)	0.677 (± 0.20)	0.795 (± 0.10)	0.149***
<i>S. coccinea</i>	<i>n</i>	N_A	A_4	H_o	H_e	F_{is}
Pop. 1	27	5.43 (± 1.51)	3.05 (± 0.99)	0.619 (± 0.16)	0.542 (± 0.26)	0.052
Pop. 2	27	4.37 (± 1.06)	3.05 (± 0.68)	0.523 (± 0.26)	0.561 (± 0.18)	-0.003
Pop. 3	22	4.87 (± 1.81)	3.34 (± 0.91)	0.634 (± 0.18)	0.603 (± 0.16)	-0.058
Pop. 4	6	3.87 (± 1.46)	4.02 (± 1.31)	0.496 (± 0.30)	0.705 (± 0.18)	0.292**
Pop. 5	22	4.00 (± 1.51)	2.83 (± 0.90)	0.401 (± 0.21)	0.505 (± 0.22)	0.214**

n : number of genotyped individuals; N_A : mean number of alleles *A*; standardised allelic diversity; H_o : observed heterozygosity; H_e : expected heterozygosity; F_{is} : inbreeding coefficient (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns. not significant); \pm SE.

Table 3: Pair-wise standardized F-statistics (FST) between populations of *S. montana* (top) and *S. coccinea* (bottom) (p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, ns. not significant). Significance refers to normal FST not standardized.

<i>S. montana</i>	Tiebaghi	Ile des Pins	Tontouta	Col de Hô	Plum	Pindai	Amoss	Vavouto	Ouaco	Forêt Français
Tiebaghi										
Ile des Pins	0.588									
Tontouta	0.384	0.524								
Col de Hô	0.362	0.607	0.310							
Plum	0.483	0.540	0.186	0.328						
Pindai	0.328	0.680	0.511	0.493	0.518					
Amoss	0.216	0.654	0.530	0.453	0.606	0.386				
Vavouto	0.339	0.480	0.405	0.390	0.446	0.308	0.426			
Ouaco	0.232	0.584	0.542	0.478	0.541	0.312	0.374	0.312		
Forêt Français	0.242	0.488	0.410	0.533	0.519	0.246	0.346	0.212	0.291	

<i>S. coccinea</i>	Pop.1	Pop. 2	Pop.3	Pop.4	Pop.5
Pop. 1					
Pop. 2	0.622				
Pop. 3	0.432	0.564			
Pop. 4	0.484	0.525	0.171		
Pop. 5	0.573	0.608	0.439	0.411	

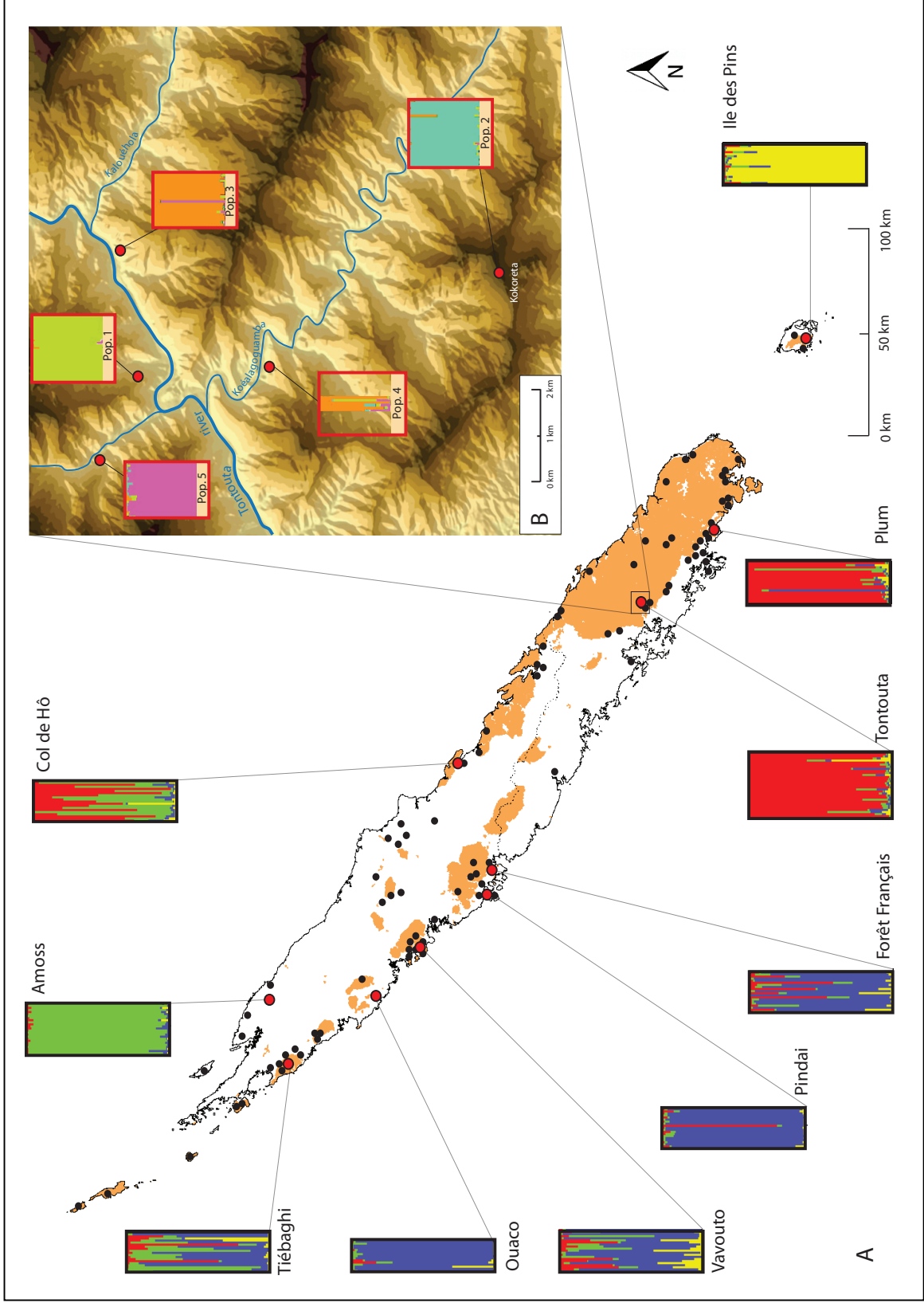


Fig. 1: Population structure of *S. montana*, $\Delta K = 4$ (A) and *S. coccinea*, $\Delta K = 4$ (B). Black points figure the distribution of *S. montana* (Müller, 1990). Genotypes of *S. montana* are surrounded in black, the ones of *S. coccinea* are in red.

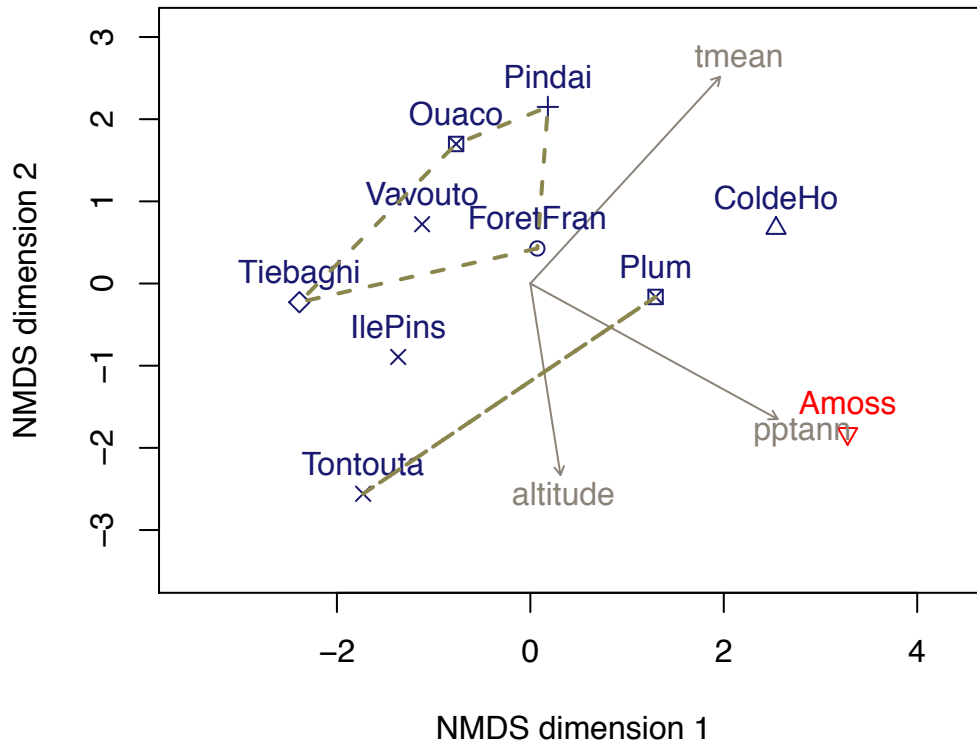


Fig. 2 : Non-metric Multidimensional Scaling of environmental distance between the sites using Manhattan ('city bloc') distance according to altitude, mean temperature (tmean) and total annual rainfall (pptann). The site names are colored according to soil type.

Comparisons of population genetic structure between species

When population genetic parameters were compared between the two species, *S. montana* showed greater diversity and levels of inbreeding than *S. coccinea* (e.g. significantly greater allelic richness ($p < 0.01$), gene diversity ($p < 0.01$), observed heterozygosity ($p < 0.05$) and inbreeding coefficient ($p < 0.05$)). There was no significant difference in population differentiation between the two species.

Discussion

The study has evaluated the population genetic structure of two New Caledonian plant species; the locally common *Scaevola montana* and the narrow endemic *S. coccinea*. In line with the findings of other studies, the more widespread species had higher levels of genetic diversity than its rarer congener (Gitzendanner & Soltis, 2000). This is consistent with expectations relating amounts of genetic diversity to total effective population size of the two species.

The two species also appear to differ in their breeding system. *S. montana* shows a small but significant deficit of heterozygotes compared to HWE (global $F_{IS} = 0.175$), and all individual populations show evidence for significant deviations from panmixia. In contrast, for *S. coccinea*, the global F_{IS} was not significant, and three of the five populations appear to be in HWE. The *Scaevola* genus is considered protandrous (Carolin et al., 1992) which is likely to promote allogamy (Kalinganire et al., 2000; Ramsey & Vaughton, 1991; Webb, 1985) and pollinator exclusion experiments show a lack of fruit set in 'bagged' flowers in both *S. montana* and *S. coccinea*. Thus the expectation is that both species should be highly outcrossing. *S. montana* is pollinated by insects (mainly the introduced *Apis mellifera* but also others hymenoptera and diptera). In contrast, *S. coccinea* is pollinated by territorial passerines (*Myzomela caledonica*, *Lichmera incana*, *Glycifolia undulata*) which tend to select a small number of plants and defend them against other nectivorous intruders (Wulff, 2012). One possible explanation for the significant inbreeding coefficient in *S. montana* is that it is attributable to null alleles at the microsatellite loci. Certainly two of the loci (Scamon 010114 and Scamon 004448) show a greater heterozygosity deficit than the others (Table 1), and null alleles cannot be excluded. However, it would be somewhat unusual to have a greater null allele problem in the species from which the microsatellites were isolated (*S. montana*) than its congener (although arguably the greater genetic diversity in *S. montana* might increase the likelihood of null alleles). Excluding selfing (due to the protandry of the flowers), the other possibilities for the heterozygosity deficit are geitonogamy or some degree of biparental inbreeding. The pollination behaviour of the social *Apis mellifera* might have shifted the breeding system to geitonogamy compared to its original solitary pollinators. Our data do not allow us to distinguish between these possibilities, but regardless, we conclude that both species are predominantly outcrossing.

A striking finding from this study is the level of population structure in both species (*S. montana* $F'_{ST} = 0.437$, *S. coccinea* $F'_{ST} = 0.54$). Considering firstly *S. montana*, the model-based clustering using structure indicates the presence of 4 main population groups. There populations from the north western flank of New Caledonia form a relatively cohesive group, genetically differentiated from the two more southerly populations from Tontouta and Plum. The single population from the north east is differentiated from all others, with the central eastern population showing some evidence of admixture between these and the southern populations. Finally – the Ile de Pins population is differentiated from the others. These groupings fit with expectations based on the geography of New Caledonia. Populations in the north-western 'group' are associated with a series of relatively isolated ultramafic mountains, and this genetic grouping also matches general environmental similarities among these populations (Fig. 2). The southern populations, although genetically similar, show some

environmental differences, mainly attributable to a relatively large difference in mean temperature and altitude ranging from 95 at Plum to 200 at Tontouta.

The genetically distinct north eastern population at Amoss is located on a very particular type of substrate compared to all the other locations. It is characterized as an acid soil (low pH) and analyses have revealed low levels of toxic metals (Ni, Co, Cr and Mn) and high levels of Na, K, Ti and Si compared to all the other ultramafic derived substrates where *S. montana* was sampled (Wulff, 2012). This population is the most genetically distinct of those sampled here, and the very limited extent of this type of soil in New Caledonia could explain genetic divergence of this population. It does, however, still group as monophyletic with the other population sampled here when placed into a broader phylogeny of the genus (Howarth et al., 2003) based on ITS (Wulff, 2012).

The population of *S. montana* in the Ile des Pins also appears to be genetically very different from the others. In this case, the population is located on a regular ultramafic soil but the insular characteristics of this location are likely to lead to a lack of gene flow from the mainland populations. This may explain the significant neutral genetic differentiation in the absence of major environmental differences. It is possible that similar genetic divergence occurs on other islands where we haven't yet sampled *S. montana*, e.g. the Belep islands in the north of New Caledonia.

S. montana is insect pollinated and seed dispersal is via birds. During this study, two bird species were observed eating the fruits of this species, *Columba vitiensis* (Columbidae) and *Zosterops xanthochrous* (Zosteropidae) (Wulff, 2012). Seed dispersal by frugivorous animals can prevent, or greatly reduce, local genetic differentiation of plant populations (Herrera, 2002), and appears to prevent major genetic drift between the relatively isolated mountains of the north west of New Caledonia which are separated by 10-20 km from each other. This contrasts markedly with the situation in *S. coccinea*. This species is pollinated by territorial birds and no seed dispersing agents were seen during the course of this study. Its seeds are similar but bigger to *S. montana*, and appear to be primarily gravity dispersed. This species shows very high levels of population differentiation ($F'_{ST} = 0.54$), given that all sampled populations are within <10 km area of each other. The clear cut separation of individuals in the structure analysis (Fig. 1) is consistent with their being very little contemporary gene flow between populations, despite the fact that they flower in synchrony (based on 3-years field observations) (Wulff, 2012). This suggests that either the territorial nature of the pollinating birds and/or the apparent absence of effective seed dispersing agents has a marked effect on population genetic structure compared to *S. montana*.

Practical implications

There are many different strategies for the design of restoration programmes, with the choice of seed source being governed by the study objectives and conservation drivers. Our working principle here is that the starting point is to select material most likely to be adapted to the restoration site, that contains high levels of genetic diversity, and avoid mixing clearly distinct genetic lineages due to potential concerns about outbreeding depression. Ideally this would be based on a combination of genetic marker analysis and reciprocal transplant experiments. However, in the absence of time-consuming reciprocal transplant experiments, we have used environmental differences among sites as a proxy to infer adaptive difference between populations.

Scaevola montana is widely used in restoration programmes. The data obtained here, suggest that in most cases, use of locally sourced seed represents a pragmatic start point. Populations are broadly equivalent in terms of levels of genetic diversity, and we detected no evidence for regional patterns in *amounts* of diversity that suggest the need for introducing material from elsewhere in New Caledonia to overcome genetic bottlenecks. However, there is clear regional genetic/geographical structure, and environmental differences among populations. For instance, the group of populations in the north-west are genetically and environmentally similar, although with some edaphic differences between sites. These contrast markedly with the north eastern population at Amoss which is genetically and environmentally distinct, despite its close proximity to Tiébaghi (Fig. 1). Clearly, mixing seeds between these sites runs the risk of introducing maladapted genotypes and will mix genetically distinct lineages. We view the genetic groups identified in Fig. 1 and the environmental differences among populations as a sensible starting point to guide the decision making process of seed sourcing.

In the case of *S. coccinea*, the high levels of population differentiation in such a narrowly distributed species underscore the need for conservation programmes for this species to focus on conserving as many extant populations as possible. At the outset of this study, our working assumption was that levels of genetic differences between populations separated by such short distance would be low, and that there would be a degree of genetic equivalence of populations. Instead, we find remarkably high levels of population differentiation which indicate that loss of anyone population would lead to loss of intra-specific genetic biodiversity in this species.

Acknowledgements:

The authors would like to thank F. Carriconde, A. Ollivier, L. Millet, and L. Maggia for their help and comments; L. Barrabé, A. Pain and P. Gailhbaud for the help in fieldwork ; M.

Hollingsworth, M. Ruhsam and A. Forrest for their helpful laboratory assistance; and I. Wulff for proofreading. We are also grateful to the Scottish Government's Rural and Environment Science and Analytical Services Division, the Government and the South province of New Caledonia and the GIP CNRT "Nickel et son environnement" for their financial support. We also thank the North and South province of New Caledonia for supplying sampling permits.

References:

- Bottin, L., Verhaegen, D., Tassin, J., Olivieri, I., Vaillant, a, & Bouvet, J. M. (2005). Genetic diversity and population structure of an insular tree, *Santalum austrocaledonicum* in New Caledonian archipelago. *Molecular ecology*, 14(7), 1979-89. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02576.x
- Bénichou, P., & Le Breton, O. (1986). Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, VII(19), 23-34.
- Carolin, R. C., Morrison, D., & Rajput, M. T. M. (1992). *Flora of Australia volume 35, Brunoniaceae, Goodeniaceae* (Australian.).
- Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1-20.
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, 14(8), 2611-20. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- Excoffier, L., Laval, G., & Schneider, S. (2005). Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary bioinformatics online*, 1, 47-50. Retrieved from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2658868&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Gitzendanner, M. A., & Soltis, P. S. (2000). Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany*, 87(6), 783-792. doi:10.2307/2656886
- Glaubitz, J. C. (2004). convert: A user-friendly program to reformat diploid genotypic data for commonly used population genetic software packages. *Molecular Ecology Notes*, 4(2), 309-310. doi:10.1111/j.1471-8286.2004.00597.x
- Goudet, J. (1995). FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, 86, 485-486. Retrieved from (version 2.9.3.2 available from: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>)
- Grass Development Team. (2011). Geographic Resources Analysis Support System (GRASS) Software. Open Source Geospatial Foundation Project. Retrieved from <http://grass.osgeo.org>
- Herrera, C. M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. In C. M. Herrera & O. Pellmyr (Eds.), *Plant-Animal interactions: An Evolutionary Approach* (Blackwell ., pp. 185-208).

- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Howarth, D. G., Gustafsson, M. H. G., Baum, D. A., & Motley, T. J. (2003). Phylogenetics of the genus *Scaevola* (Goodeniaceae): Implication for dispersal patterns across the Pacific Basin and colonization of the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany*, 90(6), 915-923.
- Jaffré, T. (1996). Etude comparative des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions tropicales du monde. *Phytogéographie Tropicale* (pp. 137-149).
- Jaffré, T., Morat, P., Veillon, J.-M., & MacKee, H. S. (1987). Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire: la végétation et la flore des roches ultrabasiques. *Adansonia*, (4), 365-391.
- Jaffré, T., Rigault, F., Dagostini, G., Tinel-Fambart, J., Wulff, A., & Munzinger, J. (2009). Input of the different vegetation units to the richness and endemism of the New Caledonian flora. *Pacific Science Intercongress*. Tahiti.
- Kalinganire, A., Harwood, C. E., Slee, M. U., & Simons, A. J. (2000). Floral Structure, Stigma Receptivity and Pollen Viability in Relation to Protandry and Self-incompatibility in Silky Oak (*Grevillea robusta* A. Cunn.). *Annals of Botany*, 86(1), 133-148. doi:10.1006/anbo.2000.1170
- Keppel, G., Prentis, P., Biffin, E., Hodgskiss, P., Tuisese, S., Tuiwawa, M. V., & Lowe, A. J. (2011). Diversification history and hybridisation of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in remote Oceania. *Australian Journal of Botany*, 59, 262-273.
- Kettle, C. J., Hollingsworth, P. M., Jaffré, T., Moran, B., & Ennos, R. A. (2007). Identifying the early genetic consequences of habitat degradation in a highly threatened tropical conifer, *Araucaria nemorosa* Laubenfels. *Molecular ecology*, 16(17), 3581-91. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03419.x
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibsch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J., et al. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(23), 9322-7. doi:10.1073/pnas.0810306106
- Kruckeberg, A. R., & Rabinowitz, D. (1985). Biological Aspects of Endemism in Higher Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1), 447-479. doi:10.1146/annurev.es.16.110185.002311
- Kumar, S. et al. (2009). AIR: A batch-oriented web program package for construction of supermatrices ready for phylogenomic analyses. *BMC bioinformatics*, 10, 357. doi:10.1186/1471-2105-10-357
- Kurata, K., Jaffre, T., & Setoguchi, H. (2008). Genetic diversity and geographical structure of the pitcher plant *Nepenthes vieillardii* in New Caledonia: A chloroplast DNA haplotype analysis. *American Journal of Botany*, 95(12), 1632-1644. doi:10.3732/ajb.0800129
- L'Huillier, L., Jaffré, T., & Wulff, A. (2010). *Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie: Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration* (IAC Nouméa., p. 412p).

- Meirmans, P. G. (2006). Using the AMOVA framework to estimate a standardized genetic differentiation measure. *Evolution*, 60(11), 2399-2402.
- Myers, N. (1988). Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist*, 8(3), 187-208. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12322582>
- Myers, N., Mittermeier, R. a, Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. a, & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-8. doi:10.1038/35002501
- Müller, I. (1990). Goodeniaceae. In S. Morat & H. MacKee (Eds.), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* (Muséum Nat., pp. 87-118).
- Oksanen, J., & et al. (2012). Package "vegan" for R.
- Pascal, M., Richer De Forges, B., Le Guyader, H., & Simberloff, D. (2008). Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, 22(2), 498-9. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.00889.x
- Pillon, Y., Munzinger, J., Amir, H., & Lebrun, M. (2010). Ultramafic soils and species sorting in the flora of New Caledonia. *Journal of Ecology*, 98(5), 1108-1116. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01689.x
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-59. Retrieved from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1461096&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Ramsey, M., & Vaughton, G. (1991). Self-Incompatibility, Protandry, Pollen Production and Pollen Longevity in *Banksia menziesii*. *Australian Journal of Botany*, 39, 497-504.
- Setoguchi, Hiroaki., Osawa, T. A., Pintaud, J.-C., Jaffré, T., & Veillon, J.-M. (1998). Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on rbcL gene sequences. *American Journal of Botany*, 85(11), 1507-1516.
- Swenson, U., Munzinger, J., & Bartish, I. V. (2007). Molecular phylogeny of *Planchonella* (Sapotaceae) and eight new species from New Caledonia. *Taxon*, 56(2), 329-354.
- Webb, C. J. (1985). Protandry, pollination, and self-incompatibility in *Discaria toumatou*. *New Zealand Journal of Botany*, 23, 331-335.
- Wulff, A. (2012). Le micro-endémisme dans un hotspot de biodiversité : approche globale sur la flore vasculaire de la Nouvelle-Calédonie et analyse comparative au sein du genre *Scaevola*. Université de la Nouvelle Calédonie, Nouméa. 218 p.

Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie: Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration.

Laurent L'Huillier, Tanguy Jaffré, Adrien Wulff, 2010. Eds IAC. 412p.



Les substrats ultramafiques – ou terrains miniers – à l'origine du minerai de nickel, couvrent près du tiers de la Nouvelle-Calédonie, qui se place parmi les premiers producteurs de ce métal dans le monde. Mais l'exploitation minière a été souvent nécessaire d'importants décapages qui génèrent des problèmes de ruissellement des sols, de déchargement des débris hydrauliques, de pollution des cours d'eau et de perte de biodiversité.

Ces substrats datent de 37 millions d'années et portent une flore riche et originale, qui a largement contribué au classement de la Nouvelle-Calédonie comme un des principaux hotspots de biodiversité de la planète. Elle comprend environ 2 150 espèces végétales dont 82 % sont endémiques. Ces espèces sont en outre spécialisées, adaptées à des sols très pauvres en plusieurs éléments nutritifs et inversement très riches en magnésium, en nickel et en d'autres métaux. Ces milieux abritent également une faune d'une grande diversité.

Ainsi la Nouvelle-Calédonie est confrontée à un double défi : celui d'exploiter une ressource minière considérable à même d'assurer au pays un développement économique important, et celui de protéger cette biodiversité exceptionnelle au nom des principes fondamentaux édictés mondialement. Dans ce contexte, la conservation des milieux abritant la plus grande part de la biodiversité, ainsi que la restauration des sites dégradés par l'exploitation minière s'imposent comme des nécessités incontournables.

L'ouvrage décrit et illustre tout d'abord la variété des substrats ultramafiques, ainsi que la diversité des écosystèmes et de leurs composantes floristiques, zoologiques et microbiologiques. Le concept de restauration écologique des sites dégradés et les moyens nécessaires pour sa mise en œuvre sont ensuite développés, puis les modes de collecte, de germination, de conservation des semences et de production de plants d'espèces locales sont décrits, de même que les méthodes de revegetalisation. Enfin plus de 100 espèces végétales utiles pour la restauration sont présentées.

Cet ouvrage est destiné à un large public, allant des professionnels du secteur minier (sociétés minières, opérateurs de la revegetalisation, bureaux d'étude...) aux personnels des collectivités impliquées dans la gestion du patrimoine minier et biologique du pays, ainsi qu'aux scientifiques, enseignants, étudiants, et plus largement à toute personne intéressée par les terrains miniers et leur gestion environnementale.



Financement Symple FED
Projet n° 8PTF/NCB

Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie : Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration

Laurent L'HUILLIER
Tanguy JAFFRÉ
Adrien WULFF



CONCLUSION GENERALE

La Nouvelle-Calédonie constitue un laboratoire extraordinaire pour étudier les phénomènes évolutifs des plantes vasculaires. En effet, de nombreux phénomènes de radiations y ont été reportés et les nombreux genres et familles endémiques à ce territoire renforcent l'importance de cette flore à l'égard de la recherche fondamentale sur l'évolution. De plus, ces milieux naturels extrêmement diversifiés sont des viviers pour la recherche de nouveaux médicaments ou de plantes candidates pour la phytoremédiation. Ils assurent aussi différents services écosystémiques, dont ceux inhérents à la qualité de l'eau et sont à l'origine du maintien de processus écologiques indispensables au maintien de la vie telle qu'on la connaît actuellement.

Malheureusement ce territoire est confronté à une multitude de menaces impactant ces milieux naturels remarquables. Pour conserver une biodiversité la plus large possible, capable de répondre de manière efficace aux changements environnementaux actuels et à venir, il est nécessaire de se prévaloir de toute érosion, qu'elle soit spécifique, phylogénétique ou populationnelle. Ce travail de thèse s'inscrit dans l'élaboration d'outils permettant d'appréhender les problèmes conservatoires de la flore néo-calédonienne dans son ensemble. Pour cela, une approche macroscopique semblait plus que nécessaire.

Pour prendre en compte l'ensemble de la flore de la Nouvelle-Calédonie et définir une unité conservatoire pertinente, il a fallu se baser sur une définition utilisant des données distributionnelles et mettre de côté les valeurs d'abondance. La notion d'espèce micro-endémique (EME) semblait parfaitement convenir à cette approche. Ainsi, après avoir proposé une définition distributionnelle aux différents types de micro-endémisme, toute la flore vasculaire de la Nouvelle-Calédonie a été revue pour identifier les espèces répondant à cette classification.

Plusieurs éléments au niveau spécifique ont pu être identifiés. Tout d'abord, la flore de Nouvelle-Calédonie compte de nombreuses EME. Pour exemple, on compte 309 EME à une localité (plus de 9% de la flore indigène) et au total, la flore micro-endémique représente presque 19% des espèces indigènes. Parmi toutes les EME, nombreuses sont celles qui mériteraient d'être étudiées plus minutieusement pour connaître leur situation conservatoire en vue d'une inscription sur la liste Rouge de l'UICN (les EME1 et 2 sont corrélées aux EME CR, EN et VU). Ceci permettrait surtout aux provinces de les prendre en compte sur les

listes d'espèces protégées. Grâce à leur localisation, il a été possible de mettre en évidence des zones à forte densité d'EME, appelées Hotspot de micro-endémisme végétal (HMEV). Certains sont protégés mais de nombreux autres sont en attente de l'être au vu de leur richesse micro-endémique. Cela permettrait de constituer un réseau d'aires protégées à la hauteur de la biodiversité du territoire. Un effort certain est à faire, notamment en province Nord où de nombreux HMEV se trouvent dans des zones impactées par les activités minières (massifs de la Côte Ouest). Sans toutefois préconiser la mise sous cloche de ces sites, il est nécessaire de développer des plans de conservation des espèces et des espaces pour permettre à la diversité micro-endémique de ces sites de persister malgré les activités anthropiques aux alentours. Par contre, certains massifs comme le Boulinda ou le Mé Maoya/Keiyouma, encore peu impactés par la mine, mériteraient de bénéficier de protections sur leur ensemble, soit de type réserve intégrale, soit comme réserve de nature, avec la possibilité de développer des infrastructures d'écotourisme au sein de celles-ci.

Il est apparu que l'ensemble des EME constituait une unité intéressante pour l'étude générale de la biodiversité floristique en Nouvelle-Calédonie. Lorsque l'on regroupe les EME en fonction de leurs exigences écologiques, différentes entités se dégagent. Ces dernières permettent d'appréhender globalement les caractéristiques environnementales favorables à l'établissement du micro-endémisme. A partir de celles-ci, il a été possible de modéliser sur l'ensemble du territoire des zones à forte densité potentielle en EME, qui *a fortiori* sont des zones qui présenteraient de fortes richesses spécifiques selon la littérature. Ce travail complète l'approche conservatoire (déjà entreprise au préalable par l'identification des HMEV) en précisant plus finement l'étendue des habitats micro-endémiques. Il permet aussi d'orienter les prospections botaniques afin de compléter l'inventaire de la diversité floristique de la Nouvelle-Calédonie.

Lorsque nous réduisons notre focale à un niveau spécifique, une étude comparative entre une espèce micro-endémique et une espèce commune permet de mieux cerner les déterminants environnementaux expliquant le micro-endémisme d'une espèce en particulier. Bien que l'on ne puisse transposer les conclusions concernant cette espèce sur toutes les autres EME, elles permettent d'appréhender plus finement les interactions écologiques au sein des milieux naturels.

Les espèces modèles de *Scaevola* utilisées dans l'étude comparative se sont révélées être de bonnes candidates pour comprendre les différences distributionnelles entre ces deux espèces. L'étude des exigences environnementales a permis d'identifier une plus grande tolérance vis à vis des facteurs climatiques et édaphiques pour *S. montana*. De plus

elles présentent des systèmes de reproduction bien distincts, l'espèce commune étant pollinisée par les insectes et disséminée par des oiseaux ce qui permet un déplacement et un échange de gènes sur de plus longues distances. A l'opposé, *S. coccinea* a une pollinisation réalisée par des oiseaux nectarivores territoriaux et ses fruits ne sont pas disséminés par des animaux, ces derniers tombant directement au sol. Ceci a pour incidence de limiter les flux de gènes entre les populations. Ces deux constats ont été validés par l'étude de la génétique des populations. En effet, au niveau de la structuration génétique des populations, *S. montana* est organisée en grands ensembles telles les populations du Grand Sud et les populations des massifs ultramaïques de la Côte Ouest. Quelques particularités sont observées, notamment à l'île des Pins, que l'on peut expliquer par l'insularité de la population mais aussi au Col d'Amoss qui se démarque des autres par la nature de son substrat. A l'inverse, *S. coccinea* présente des populations complètement distinctes au niveau génétique alors qu'elles ne sont séparées que de quelques kilomètres.

Ces observations permettent d'émettre des recommandations de gestion pour l'espèce commune qui est fréquemment utilisée en revégétalisation mais aussi de conservation pour l'espèce micro-endémique, cette dernière se développant dans une vallée fortement impactée par les activités minières.

Perspectives

L'étude du micro-endémisme dans sa globalité a permis de poser des bases solides dans l'identification de priorités de conservation pour limiter l'érosion de la biodiversité tant sur les espèces que sur les espaces. Les prochaines étapes consisteraient à rechercher si la diversité micro-endémique est vraiment corrélée à la diversité spécifique comme cela a été retrouvé dans la bibliographie. Il serait aussi opportun de vérifier sur le terrain la fiabilité des prédictions faites par la modélisation, ces zones étant susceptibles d'héberger une part importante des espèces restant à découvrir en Nouvelle-Calédonie. Il est aussi envisageable de modéliser les impacts qu'auront les changements climatiques sur les micro-habitats et les espèces qui s'y développent. Il sera aussi pertinent de relier le concept de niche écologique à la phylogénie de familles ayant fortemenst radiées en Nouvelle-Calédonie. La pertinence des choix de zones à conserver sera aussi fonction des différentes menaces qui pèsent sur celles-ci. En effet la connaissance par exemple des zones d'occurrence des incendies (bientôt publié grâce à l'ANR INC) ainsi que la répartition des espèces invasives sous la forme de données spatialisées SIG permettront de mieux définir les priorités de conservations.

L'approche comparative serait à compléter par d'autres couples d'espèces présentant des traits de vie différents. En comparant ces couples d'espèces aux EME dont la biologie de la reproduction est semblable, il sera peut-être plus simple d'appréhender indirectement les déterminants du micro-endémisme. Au regard des deux espèces modèles, plusieurs aspects seraient à approfondir. La phylogénie du genre *Scaevola* en Nouvelle-Calédonie serait à compléter avec d'autres régions et d'avantage d'échantillons pour avoir l'image la plus précise des liens entre espèces. Au niveau de la germination de l'espèce micro-endémique, il serait nécessaire de tester d'autres protocoles, notamment ceux qui ont été concluants pour *S. montana*. Il serait intéressant d'observer si cette tendance est similaire entre toutes les espèces de *Scaevola* du territoire, certaines espèces micro-endémiques ayant des niches écologiques bien distinctes. Des familles telles que les Myrtaceae ou les Sapotaceae seraient de bons modèles pour ce type d'études.

BIBLIOGRAPHIE

- Ahrends, A., et al. (2011). Conservation and the botanist effect. *Biological Conservation*, 144(1), 131-140. Elsevier Ltd. doi:10.1016/j.biocon.2010.08.008
- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P., & Wenburg, J. K. (2001). The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 613-622. doi:10.1016/S0169-5347(01)02290-X
- Allègre, C., et al. (2012). No Need to Panic About Global Warming. *The Wall Street Journal*. Retrieved from <http://online.wsj.com/article/SB10001424052970204301404577171531838421366>
- Anderson, R., & Martinez-Meyer, E. (2004). Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116(2), 167-179. doi:10.1016/S0006-3207(03)00187-3
- Angiosperm Phylogeny Group. (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(2), 105-121.
- Antonovics, J. (1968). Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. *Heredity*, 23, 219-238.
- Araujo, M. B., Whittaker, R. J., Ladle, R. J., & Erhard, M. (2005). Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 529-538. doi:10.1111/j.1466-822x.2005.00182.x
- Aubréville, A., Leroy, J.-F., MacKee, H. S., & Morat, P. (1967-). *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*. Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Augsburger, C. K. (1980). Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): Influence on pollinator attraction and movement. *Evolution*, 34(3), 475-488.
- Avise, J. C., Hubbell, S. P., & Ayala, F. J. (2008). In the light of evolution II : Biodiversity and extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(suppl. 1), 11453-11457.
- Balmford, A., et al. (2002). Economic reasons for conserving wild nature. *Science (New York, N.Y.)*, 297(5583), 950-3. doi:10.1126/science.1073947
- Barluenga, M., Austerlitz, F., Elzinga, J. a, Teixeira, S., Goudet, J., & Bernasconi, G. (2011). Fine-scale spatial genetic structure and gene dispersal in *Silene latifolia*. *Heredity*, 106(1), 13-24. doi:10.1038/hdy.2010.38
- Baskauf, C. J., & Eickmeier, W. G. (1994). Comparative ecophysiology of a rare and a widespread species of *Echinacea* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 81(8), 958-964.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). *Seeds, Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. (Academic Press.).
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2003). When breaking seed dormancy is a problem: Try a Move-along Experiment. *Native Plants*, 4(1), 17-21.
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14(1), 1-16. doi:10.1079/SSR2003150

- Bénichou, P., & Le Breton, O. (1986). Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, VII(19), 23-34.
- Berger, A. L., Della Pietra, S. A., & Della Pietra, V. J. (1996). A Maximum Entropy Approach to Natural Language Processing. *Computational Linguistics*, 22(1), 39-71.
- Bevill, R. L., & Louda, S. M. (1999). Comparisons of Related Rare and Common Species in the Study of Plant Rarity. *Conservation Biology*, 13(3), 493-498.
- Bock, C. E. (1987). Distribution-abundance relationships of some Arizona landbirds: a matter of scale? *Ecology*, 68, 124-129.
- Borchert, R., et al. (2005). Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, 433(7026), 627-9. doi:10.1038/nature03259
- Bouchet, P., Jaffré, T., & Veillon, J.-M. (1995). Plant extinction in New Caledonia: protection of sclerophyll forests urgently needed. *Biodiversity and Conservation*, 4(4), 415-428. doi:10.1007/BF00058425
- Broadhurst, L. M., Young, A. G., Thrall, P. H., & Murray, B. G. (2006). Sourcing Seed for *Acacia acinacea*, a Key Revegetation Species in South Eastern Australia. *Conservation Genetics*, 7(1), 49-63. doi:10.1007/s10592-005-7855-9
- Brooks, R. R. (1987). *Serpentine and its vegetation, a multidisciplinary approach*. (Dioscoride.).
- Cadotte, M. W., Cardinale, B. J., & Oakley, T. H. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(44), 17012-7. doi:10.1073/pnas.0805962105
- Callmander, M. W., Schatz, G. E., & Lowry, P. P. (2010). IUCN Red List assessment and the Global Strategy for Plant Conservation : taxonomists must act now. *Taxon*, 54(4), 1047-1050.
- Campbell, N. A., & Jane B. Reece, J. B. (2008). *Biology* (8th Edition). San Francisco: Pearson/Benjamin Cummings, 1267 p.
- Carolin, R. C., Morrison, D., & Rajput, M. T. M. (1992). *Flora of Australia volume 35, Brunoniaceae, Goodeniaceae* (Australian Government Publishing Service).
- Conservation International (2005) Maps of Hotspots. Retrived from: <http://www.biodiversityhotspots.org/xp/hotspots/Documents/cihotspotmap.pdf>
- Corbet, S. A. (2003). Nectar sugar content : estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie*, 34, 1-10. doi:10.1051/apido
- Crain, B. J., White, J. W., & Steinberg, S. J. (2011). Geographic discrepancies between global and local rarity richness patterns and the implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 20(14), 3489-3500. doi:10.1007/s10531-011-0137-6
- Cronquist, A. (1968). *The Evolution and Classification of Flowering Plants* (New York Botanical Garden Press., p. 556).
- Darwin, C. (1859). *The Origin of Species: By Means of Natural Selection - or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*.
- Davies, T. J., Smith, G. F., Bellstedt, D. U., Boatwright, J. S., Bytebier, B., Cowling, R. M., Forest, F., et al. (2011). Extinction risk and diversification are linked in a plant biodiversity hotspot. *PLoS biology*, 9(5), e1000620. doi:10.1371/journal.pbio.1000620

- Derroire, G., Lagrange, A., & Tassin, J. (2008). Flowering and fruiting phenology in maquis of New Caledonia. *Acta Botanica Gallica*, 155, 263-275.
- Dick, C. W., Etchelecu, G., & Austerlitz, F. (2003). Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular ecology*, 12(3), 753-64. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12675830>
- Dixon, K. W., Roche, S., & Pate, J. S. (1995). The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants. *Oecologia*, 101(2), 185-192. doi:10.1007/BF00317282
- Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the Evolutionary Process* (Columbia University Press).
- Dodd, S. C., & Helenurm, K. (2002). Genetic diversity in *Delphinium variegatum* (Ranunculaceae): A comparison of two insular endemic subspecies and their widespread mainland relative. *American Journal of Botany*, 89(4), 613-622.
- DTSI (Direction des Technologies et Services de l'Information)/SGT/DIMENC/SGNC. 2006. Cartographie des surfaces dégradées par l'activité minière à l'aide de SPOT5, Rapport SGT. Nouméa, New Caledonia.
- DTSI. (2011). *SIG-Forêt Sèche*.
- Dzwonko, Z., & Loster, S. (1989). Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. *Oikos*, 56(1), 77-86.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677-697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Elith, J., et al. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1-10. doi:10.1016/0006-3207(92)91201-3
- Fiedler, P. L. (1986). Concepts of rarity in vascular plant species, with special reference to the genus *Calochortus Pursh* (Liliaceae). *Taxon*, 35, 502-518.
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *The New phytologist*, 171(3), 501-23. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x
- Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Trengove, R. D. (2004). A compound from smoke that promotes seed germination. *Science (New York, N. Y.)*, 305(5686), 977. doi:10.1126/science.1099944
- Foster, S. A., McKinnon, G. E., Steane, D. A., Potts, B. M., & Vaillancourt, R. E. (2007). Parallel evolution of dwarf ecotypes in the forest tree *Eucalyptus globulus*. *The New phytologist*, 175(2), 370-80. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02077.x
- Frankham, R. (1996). Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conservation Biology*, 10(6), 1500-1508. doi:10.1046/j.1523-1739.1996.10061500.x

- Gargominy, O., Bouchet, P., Pascal, M., Jaffré, T., & Tourneur, J.-C. (1996). Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie = Consequences for biodiversity of plant and animal species introductions in New Caledonia. *Revue d'Ecologie*, *51*, 375-402.
- Gaston, K. J. (1994). *Rarety* (Chapman & Hall).
- Gaudeul, M., Rouhan, G., Gardner, M. F., & Hollingsworth, P. M. (2011). AFLP markers provide insights into the evolutionary relationships and diversification of New Caledonian *Araucaria* species (Araucariaceae). *American journal of botany*, *99*(1), 68-81. doi:10.3732/ajb.1100321
- Ghisalberti, E. L. (2004). The Goodeniaceae. *Fitoterapia*, *75*, 429-446.
- Gillespie, T. W., Keppel, G., Pau, S., Price, J. P., Jaffré, T., Meyer, J.-Y., & O'Neill, K. (2011). Floristic Composition and Natural History Characteristics of Dry Forests in the Pacific 1. *Pacific Science*, *65*(2), 127-141. doi:10.2984/65.2.127
- Gitzendanner, M. A., & Soltis, P. S. (2000). Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany*, *87*(6), 783-792. doi:10.2307/2656886
- Godefroid, S., et al. (2011). How successful are plant species reintroductions? *Biological Conservation*, *144*(2), 672-682. doi:10.1016/j.biocon.2010.10.003
- Gottfried, M., et al. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, *2*, 111-115. doi:doi:10.1038/nclimate1329
- Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie. (2011). Réserves naturelles de la Nouvelle-Calédonie. Retrieved from www.georep.nc.
- 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 of London. Series B, Biological sciences*, *363*(1508), 3309-17. doi:10.1098/rstb.2008.0122
- Gravel, D., Bell, T., Barbera, C., Bouvier, T., Pommier, T., Venail, P., & Mouquet, N. (2011). Experimental niche evolution alters the strength of the diversity-productivity relationship. *Nature*, *469*, 89-92.
- Hamrick, J. L., & Godt, M. J. W. (1989). Allozym diversity in plant species. In A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler, & B. S. Weir (Eds.), *Plant population genetics, breeding and genetic resources* (Sinauer Associated Inc. Sunderland, Massachusetts, pp. 43-63).
- Herrera, C. M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. In C. M. Herrera & O. Pellmyr (Eds.), *Plant-Animal interactions: An Evolutionary Approach* (Blackwell Publishing, pp. 185-208).
- Herrera, C. M., Pérez, R., & Alonso, C. (2006). Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insects-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany*, *93*(4), 575-581.
- Hope, G. S. (1996). History of *Nothofagus* in New Guinea and New Caledonia. *The ecology and biogeography of Nothofagus forests* (Yale University Press., pp. 257-270).
- Hope, G. S., & Paske, J. (1998). Pleistocene environmental upheaval in New Caledonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *142*, 1-21.
- Howarth, D. G., Gustafsson, M. H. G., Baum, D. A., & Motley, T. J. (2003). Phylogenetics of the genus *Scaevola* (Goodeniaceae): Implication for dispersal patterns across the Pacific Basin and colonization of the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany*, *90*(6), 915-923.

- Hoyle, G. L., Daws, M. I., Steadman, K. J., & Adkins, S. W. (2008a). Mimicking a semi-arid tropical environment achieves dormancy alleviation for seeds of Australian native Goodeniaceae and Asteraceae. *Annals of botany*, 101(5), 701-8. doi:10.1093/aob/mcn009
- Hoyle, G., Steadman, K., Daws, M., & Adkins, S. (2008b). Physiological dormancy in forbs native to south-west Queensland: Diagnosis and classification. *South African Journal of Botany*, 74(2), 208-213. doi:10.1016/j.sajb.2007.11.005
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remark. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22 (pp. 415-427).
- ISEE. (2012). Les chiffres clés. Retrieved January 3, 2012, from <http://www.isee.nc/chiffresc/chiffresc.html>
- ISTA. (2003). *ISTA Working Sheets on Tetrazolium testing, Vol 1: Agricultural, Vegetable and Horticultural Species*. (ISTA.).
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee. (2011). *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 9.0*. (IUCN Speci.). Retrieved from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.
- Jablonski, D. (1993). The tropics as a source of evolutionary novelty: The post-Palaeozoic fossil record of marine invertebrates. *Nature*, 364, 142-144.
- Jaffré, T. (1993). The Relationship between Ecological Diversity and Floristic Diversity in New Caledonia. *Biodiversity Letters*, 1, 82-87.
- Jaffré, T. (1996). Etude comparative des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions tropicales du monde. *Phytogéographie Tropicale* (pp. 137-149).
- Jaffré, T., Bouchet, P., & Veillon, J.-M. (1998). Threatened plants of New Caledonia : is the system of protected areas adequate ? *Biodiversity and Conservation*, 7, 109-135.
- Jaffré, T., Morat, P., Veillon, J.-M., & MacKee, H. S. (1987). Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire: la végétation et la flore des roches ultrabasiques. *Adansonia*, (4), 365-391.
- Jaffré, T., Munzinger, J., & Lowry, P. P. (2010). Threats to the conifer species found on New Caledonia's ultramafic massifs and proposals for urgently needed measures to improve their protection. *Biodiversity and Conservation*, 19(5), 1485-1502. doi:10.1007/s10531-010-9780-6
- Jetz, W., Rahbek, C., & Colwell, R. K. (2004). The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 7(12), 1180-1191. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00678.x
- Johnson, S. D., & Nicolson, S. W. (2008). Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. *Biology letters*, 4(1), 49-52. doi:10.1098/rsbl.2007.0496
- Johnson, S., & Steiner, K. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 15(4), 140-143. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10717682>
- Kalinganire, A., Harwood, C. E., Slee, M. U., & Simons, A. J. (2000). Floral Structure, Stigma Receptivity and Pollen Viability in Relation to Protandry and Self-incompatibility in Silky Oak (*Grevillea robusta* A. Cunn.). *Annals of Botany*, 86(1), 133-148. doi:10.1006/anbo.2000.1170

- Karron, J. D. (1987). A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evolutionary Ecology*, 1, 47-58.
- Karron, J. D. (1991). Patterns of genetic variation and breeding systems in rare plant species. In D. A. Falk & K. E. Holsinger (Eds.), *Genetics and conservation of rare plants* (Oxford University Press., pp. 87-98).
- Kato, M., & Kawakita, A. (2004). Plant-pollinator interactions in New Caledonia influenced by introduced honey bees. *American Journal of Botany*, 91(11), 1814-1827.
- Kettle, C. J., Hollingsworth, P. M., Jaffré, T., Moran, B., & Ennos, R. A. (2007). Identifying the early genetic consequences of habitat degradation in a highly threatened tropical conifer, *Araucaria nemorosa* Laubenfels. *Molecular ecology*, 16(17), 3581-91. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03419.x
- Kier, G., et al. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(23), 9322-7. doi:10.1073/pnas.0810306106
- Knight, C. A., Molinari, N. A., & Petrov, D. A. (2005). The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype. *Annals of botany*, 95(1), 177-90. doi:10.1093/aob/mci011
- Koh, L. P., Dunn, R. R., Sodhi, N. S., Colwell, R. K., Proctor, H. C., & Smith, V. S. (2004). Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science (New York, N.Y.)*, 305(5690), 1632-4. doi:10.1126/science.1101101
- Kranitz, M. L. (2005). *Systematics and Evolution of New Caledonian Araucaria*. University of Edinburgh.
- Kruckeberg, A. R., & Rabinowitz, D. (1985). Biological Aspects of Endemism in Higher Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1), 447-479. doi:10.1146/annurev.es.16.110185.002311
- Kumar, S., et al. (2009). AIR: A batch-oriented web program package for construction of supermatrices ready for phylogenomic analyses. *BMC bioinformatics*, 10, 357. doi:10.1186/1471-2105-10-357
- Lamainere, H. (2001). *L'apiculture en Nouvelle-Calédonie*. Thèse. Université Paul Sabatier-Toulouse III.
- Lander, T. A., Boshier, D. H., & Harris, S. A. (2010). Fragmented but not isolated: Contribution of single trees, small patches and long-distance pollen flow to genetic connectivity for *Gomortega keule*, an endangered Chilean tree. *Biological Conservation*, 143(11), 2583-2590. doi:10.1016/j.biocon.2010.06.028
- Larousse. (2011). Dictionnaire Français Larousse en ligne. Retrieved from <http://www.larousse.fr/dictionnaires/francais-monolingue>
- Lavergne, S., Debussche, M., & Thompson, J. D. (2005). Limitations on reproductive success in endemic *Aquilegia viscosa* (Ranunculaceae) relative to its widespread congener *Aquilegia vulgaris*: the interplay of herbivory and pollination. *Oecologia*, 142(2), 212-20. doi:10.1007/s00442-004-1721-1
- Lavergne, S., Thompson, J. D., Garnier, E., & Debussche, M. (2004). The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos*, 107(3), 505-518. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13423.x

- Lewis, O. T. (2005). Climate change, species–area curves and the extinction crisis. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 361, 163-171. doi:10.1098/rstb.2005.1712
- Lopez-Pujol, J., Zhang, F.-M., Sun, H.-Q., Ying, T.-S., & Ge, S. (2011). Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 38(7), 1267-1280. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02504.x
- L'Huillier, L., Jaffré, T., & Wulff, A. (2010). *Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie: Les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration* (IAC Nouméa., p. 412p).
- Mace, G. M. (1995). Classification of threatened species and its role in conservation planning. In J. H. Lawton & R. M. May (Eds.), *Assessing extinction rates* (Oxford University Press.).
- Macnair, M. R., & Gardner, M. (1998). The evolution of edaphic endemics. *Endless forms* (Oxford Univ., pp. 157-171).
- Magalhaes, I. S., Gleiser, G., Labouche, A.-M., & Bernasconi, G. (2011). Comparative population genetic structure in a plant-pollinator/seed predator system. *Molecular ecology*, 4618-4630. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05296.x
- Margules, C. R., & Sarkar, S. (2007). *Systematic conservation planning* (Cambridge.).
- Mattner, J., Zawko, G., Rossetto, M., Krauss, S., Dixon, K., & Sivasithamparam, K. (2002). Conservation genetics and implications for restoration of *Hemigenia exilis* (Lamiaceae), a serpentine endemic from Western Australia. *Biological Conservation*, 107(1), 37-45. doi:10.1016/S0006-3207(02)00041-1
- Mayer, M. S., Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (1994). The Evolution of the *Strepanthus glandulosus* complex (Cruciferae): Genetic divergence and gene flow in serpentine endemics. *American Journal of Botany*, 81(10), 1288-1299.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species* (Columbia University Press.).
- McCoy, S., Jaffre, T., Rigault, F., & Ash, J. E. (1999). Fire and succession in the ultramafic maquis of New Caledonia. *Journal of Biogeography*, 26(3), 579-594. doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00309.x
- McNeilly, T., & Antonovics, J. (1968). Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. *Heredity*, 23, 205-218. doi:10.1038/sj.hdy.6800835
- Mengoni, A., Gonnelli, C., Brocchini, E., Galardi, F., Pucci, S., Gabbrielli, R., & Bazzicalupo, M. (2003). Chloroplast genetic diversity and biogeography in the serpentine endemic Ni-hyperaccumulator *Alyssum bertolonii*. *New Phytologist*, 157(2), 349-356. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00664.x
- Messeguer, J., et al. (2006). Pollen-mediated gene flow in maize in real situations of coexistence. *Plant biotechnology journal*, 4(6), 633-45. doi:10.1111/j.1467-7652.2006.00207.x
- Météo France Nouvelle-Calédonie. (2012). Changement climatiques. retrieved from <http://www.meteo.nc/climat/changement-climatique>
- Meyer, J.-Y., Loope, L. L., Sheppard, A., Munzinger, J., & Jaffré, T. (2006). Les plantes envahissantes et potentiellement envahissantes dans l'Archipel néo-calédonien: première évaluation et recommandations de gestion. In M. L. Beauvais, A. Coléno, & H. Jourdan (Eds.), *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien = invasive species in the New Caledonian archipelago*. (Paris: IRD., pp. 50-115).

- Morat, P. (1993). Our knowledge of the flora of New Caledonia: endemism and diversity in relation to vegetation types and substrates. *Biodiversity Letters*, 1, 72-81.
- Morat, P., Jaffré, T., Tronchet, F., Munzinger, J., Pillon, Y., Veillon, J.-M., & Chalopin, M. (in press). The taxonomic reference base "FLORICAL" and characteristic of the native vascular flora of New Caledonia. *Adansonia*.
- Müller, I. (1990). Goodeniaceae. In S. Morat & H. MacKee (Eds.), *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* (Muséum Nat., pp. 87-118).
- Munzinger, J., McPherson, G., & Lowry, P. P. (2008). A second species in the endemic New Caledonian genus *Gastrolepis* (Stemonuraceae) and its implications for the conservation status of high-altitude maquis vegetation: coherent application of the IUCN Red List criteria is urgently needed in New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157(4), 775-783. doi:10.1111/j.1095-8339.2008.00804.x
- Murienne, J, et al. (2005). Evolution on a shaky piece of Gondwana : is local endemism recent in New Caledonia ? *Cladistics*, 21, 2-7.
- Myers, N. (1985). The End of the Lines. *Natural History*, 94(2, 6, 12).
- Myers, N. (1988). Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist*, 8(3), 187-208. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12322582>
- Myers, N, & Knoll, a H. (2001). The biotic crisis and the future of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), 5389-92. doi:10.1073/pnas.091092498
- Myers, N, Mittermeier, R. A, Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A, & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-8. doi:10.1038/35002501
- National Center for Biotechnology Information. (2011). GenBank. Retrieved August 13, 2011, from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>
- Nelson, D. C., Riseborough, J.-A., Flematti, G. R., Stevens, J., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Smith, S. M. (2009). Karrikins discovered in smoke trigger *Arabidopsis* seed germination by a mechanism requiring gibberellic acid synthesis and light. *Plant physiology*, 149(2), 863-73. doi:10.1104/pp.108.131516
- Oline, D. K., Mitton, J. B., & Grant, M. C. (2000). Population and subspecific genetic differentiation in the foxtail pine (*Pinus balfouriana*). *Evolution; international journal of organic evolution*, 54(5), 1813-9. Retrieved from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2141679&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Ollerton, J. (1996). Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant–pollinator systems. *Journal of Ecology*, 84, 767-769.
- Ollerton, Jeff, et al. (2009). A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of botany*, 103(9), 1471-80. doi:10.1093/aob/mcp031
- Ooi, M. K., Auld, T. A., & Whelan, R. J. (2006). Dormancy and the Fire-centric Focus: Germination of Three *Leucopogon* Species (Ericaceae) from South-eastern Australia. *Annals of Botany*, 98, 421-430.

- Pascal, M., B. Richer De Forges, H. Le Guyader, and D. Simberloff. 2008. Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. *Conservation Biology* 22(2): 498-499. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00889.
- Patterson, R. (1995). Phylogenetic analysis of Hawaiian and other Pacific species of *Scaevola* (Goodeniaceae). In W. L. Wagner & V. A. Funk (Eds.), *Hawaiian biogeography: evolution on a hot spot archipelago* (Smithsonia., pp. 263-378).
- Pearson, D. (1977). A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. *The Condor*, 79(2), 232-44.
- Pelletier, B. (2006). Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New Caledonian biodiversity. *Forum Biodiversité des écosystèmes corraliens* (pp. 17-30).
- Petanidou, T., Van Laere, A., Ellis, W. N., & Smets, E. (2006). What shapes amino acid and sugar composition in Mediterranean floral nectars ? *Oikos*, 115(155-169).
- Phillips, S. J., Dudik, M., & Schapire, R. E. (2004). A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning* (pp. 655-662).
- Phillips, S. J., Anderson, R., & Schapire, R. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Pillon, Y. (2008). *Biodiversité, origine et évolution des Cunoniaceae: implications pour la conservation de la flore de Nouvelle-Calédonie*. Thèse de doctorat de l'Université de la Nouvelle-Calédonie, 230 p.
- Pillon, Y., Hopkins, H. C. F., & Bradford, J. C. (2008). Two new species of *Cunonia* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Kew Bulletin*, 63(3), 419-431. doi:10.1007/s12225-008-9045-7
- Pillon, Y., Hopkins, H. C. F., Munzinger, J., Amir, H., & Chase, M. W. (2009b). Cryptic species, gene recombination and hybridization in the genus *Spiraeanthemum* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(2), 137-152.
- Pillon, Y., Munzinger, J., Amir, H., Hopkins, H. C. F., & Chase, M. W. (2009a). Reticulate evolution on a mosaic of soils: diversification of the New Caledonian endemic genus *Codia* (Cunoniaceae). *Molecular Ecology*, 18(10), 2263-2275.
- Pillon, Y., Munzinger, J., Amir, H., & Lebrun, M. (2010). Ultramafic soils and species sorting in the flora of New Caledonia. *Journal of Ecology*, 98(5), 1108-1116. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01689.x
- Pillon, Y., & Nootboom, H. P. (2009). A new species of *Symplocos* (Symplocaceae) from Mont Panié (New Caledonia). *Adansonia*, 31(1), 191-196.
- Pimm, S. L., et al. (2001). Can We Defy Nature's End ? *Science*, 293, 2207-2208.
- Pitman, N. C. A., & Jørgensen, P. M. (2002). Estimating the size of the world's threatened flora. *Science*, 298(5595), 989. doi:10.1126/science.298.5595.989
- Podwojewski, P., & Beaudou, A. G. (1987). Carte morpho-pédologique de la Nouvelle-Calédonie. ORSTOM, Nouméa.
- Posada, D. (2008). jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular biology and evolution*, 25, 1253-1256.

- Province Nord. (2008). *Code de l'environnement de la province Nord*.
- Province Sud. (2009). *Code de l'environnement de la province Sud*.
- Purvis, A., Agapow, P. M., Gittleman, J. L., & Mace, G. M. (2000). Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science*, *288*(5464), 328-330. doi:10.1126/science.288.5464.328
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. In H. Synge (Ed.), *The Biological aspects of rare plant conservation* (Wiley., pp. 205-217).
- Ramsey, M., & Vaughton, G. (1991). Self-Incompatibility, Protandry, Pollen Production and Pollen Longevity in *Banksia menziesii*. *Australian Journal of Botany*, *39*, 497-504.
- Read, T. R., Bellairs, S. M., & Mulligan, D. R. (2000). Smoke and heat effects on soil seed bank germination for the re-establishment of a native forest community in New South Wales. *Austral Ecology*, *25*(1), 48-57.
- Renner, S. S. (2007). Synchronous flowering linked to changes in solar radiation intensity. *The New phytologist*, *175*(2), 195-7. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02132.x
- Reveal, J. L. (1981). The concept of rarity and population threats in plant communities. In L. E. Morse & M. S. Henefin (Eds.), *Rare Plant Conservation* (The New York UNiversity Press., pp. 41-46).
- Robbirt, K. M., Roberts, D. L., & Hawkins, J. A. (2006). Comparing IUCN and Probabilistic Assessments of Threat: Do IUCN Red List Criteria Conflate Rarity and Threat? *Biodiversity and Conservation*, *15*(6), 1903-1912. doi:10.1007/s10531-005-4307-2
- Rodrigues, A. S. L., & Gaston, K. J. (2002). Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation*, *105*(1), 103-111. doi:10.1016/S0006-3207(01)00208-7
- Rodrigues, A. S. L., Pilgrim, J. D., Lamoreux, J. F., Hoffmann, M., & Brooks, T. M. (2006). The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, *21*(2), 71-6. doi:10.1016/j.tree.2005.10.010
- Rolland, J., et al. (2011). Using phylogenies in conservation: new perspectives. *Biology letters*. doi:10.1098/rsbl.2011.1024
- Ronquist, F., & Huelsenbeck, J.-P. (2003). Mrbayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, *19*, 1572-1574.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity. (2010). *Strategic Plan for Biodiversity 2011–2020 and the Aichi Targets*. *World Trade* (Vol. 1). Retrieved from <http://www.cbd.int/doc/strategic-plan/2011-2020/Aichi-Targets-en.pdf>
- Stebbins, G. L. (1980). Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora*, *82*(829), 77-86.
- Stevenson, J., Dodson, J., & Prosser, I. (2001). A late Quaternary record of environmental change and human impact from New Caledonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *168*(1-2), 97-123. doi:10.1016/S0031-0182(00)00251-0

- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., & Kumar, S. (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular biology and evolution*, 28(10), 2731-2739. doi:10.1093/molbev/msr121
- Thomas, J. A., et al. (2004). Comparative Losses of British Butterflies, Birds, and Plants and the Global Extinction Crisis. *Science*, 303, 1879-1881.
- Tinoco, B. A., Astudillo, P. X., Latta, S. C., & Graham, C. H. (2009). Distribution, ecology and conservation of an endangered Andean hummingbird: the Violet-throated Metaltail (*Metallura baroni*). *Bird Conservation International*, 19(01), 63. doi:10.1017/S0959270908007703
- Urban, M. C., Tewksbury, J. J., & Sheldon, K. S. (2012). On a collision course: competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*. doi:10.1098/rspb.2011.2367
- Usher, M. B. (1986). Wildlife conservation evaluation: attributes, criteria and values. In M. B. Usher (Ed.), *Wildlife Conservation Evaluation* (Chapman & ., pp. 3-44).
- Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J., & Williams, P. H. (1991). What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55(3), 235-254. doi:10.1016/0006-3207(91)90030-D
- Wang, R., Ai, B., Gao, B. Q., & Al., E. (2009). Spatial genetic structure and restricted gene flow in a functionally dioecious fig, *Ficus pumila* L. *Population Ecology*, 51, 307-315.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043-1060.
- Webb, C. J. (1985). Protandry, pollination, and self-incompatibility in *Discaria toumatou*. *New Zealand Journal of Botany*, 23, 331-335.
- Westerbergh, A., & Saura, A. (1992). The effect of serpentine on the population structure of *Silene dioica* (Caryophyllaceae). *Evolution*, 46(5), 1537-1548.
- Wilson, E. O. (1993). *The Diversity of Life* (Harvard University Press).
- Wikipedia. (2011). Caius Mucius Scaevola. Retrieved from fr.wikipedia.org/wiki/Caius_Mucius_Scaevola
- Witkowski, E. T. F., & Lamont, B. (1997). Does the rare *Banksia goodii* have inferior vegetative, reproductive or ecological attributes compared with its widespread co-occurring relative *B. gardneri*? *Journal of Biogeography*, 24(4), 469-482. doi:10.1111/j.1365-2699.1997.00131.x
- White, P. S., Miller, R. I., & Ramseur, G. S. (1984). The species-area relationship of the Southern Appalachian high peaks: vascular plant richness and rare plant distributions. *Castanea*, 49, 47-61.
- Wolf, A. (2001). Conservation of endemic plants in serpentine landscapes. *Biological Conservation*, 100(1), 35-44. doi:10.1016/S0006-3207(00)00205-6
- Wolf, A. T., Harrison, S. P., & Hamrick, J. L. (2000). Influence of Habitat Patchiness on Genetic Diversity and Spatial Structure of a Serpentine Endemic Plant. *Conservation Biology*, 14(2), 454-463.
- World Commission on Environment and Development. (1987). *Our Common Future, Report of the World Commission on Environment and Development*.

Young, A. G., & Brown, A. H. D. (1996). Comparative Population Genetic Structure of the Rare Woodland Shrub *Daviesia suaveolens* and Its Common Congener *D. mimosoides*. *Conservation Biology*, 10(4), 1220-1228.

Zakaib, G. D. (2011). Chip chips away at the cost of a genome. *Nature*, 475(7356), 278.
doi:10.1038/475278a

ANNEXES

Annexe 1: Effect of dry heat shocks combined with other compounds and a “move along” approach on the germination of *S. montana*.

Materials and methods

Seed collection

Scaevola montana drupes for the first test were collected on the 15th of December 2009, in the Tontouta valley in the South province (21°56'01”S, 166°17'38”E, 150m). The fleshy mesocarp was removed in order to make the hard endocarp appear.

Viability

The viability of a batch of seeds can be determined with a Tetrazolium test (ISTA, 2003). Three replicates of 50 endocarps were cut transversally to enlighten the mean number of embryos per endocarp. These embryos were then put on a filter paper imbibed with a solution at 1% of chloride tetrazolium (TTC) for 24h in darkness to identify their viability.

Germination trials

Endocarps of *S. montana* were disinfected in a solution of 1.5% sodium hypochlorite for 20 minutes then rinsed 5 times in sterile distilled water. For each treatment and control, three replications of 50 endocarps were placed on filter paper in Petri dishes, moistened with distilled water, placed in incubators with daily light and temperature variation (Light phase at 30°C and dark phase at 20°C, conditions which occur in the natural habitat of the species in summer) and checked for germination every week. The germination trials started on the 9th of February 2010. Germination rates were calculated on the maximum number of seeds (50 endocarps with 2 seeds each) that we could have per trial. The different treatments were the following:

(1) Control; (2) DHC 80°C for 1 hour; (3) DHC 60°C for ½ hour followed by a 24 hours of soaking in a solution of diluted smoked water (Dilution 1/10, commercial solution Regen™); (4) DHC 80°C for ½ hour followed by 24 hours of soaking in a solution of diluted smoked water (Dilution 1/10, commercial solution Regen™); (5) DHC 80°C for ½ hour followed by 24 hours of soaking in a solution containing gibberellic acid (GA₃) at a concentration of 0,3g/L.; (6) DHC 80°C for ½ hour followed by 24 hours of soaking in a solution of diluted smoked water (Dilution 1/10, commercial solution Regen™) followed by 24 hours of soaking in a

solution containing gibberellic acid (GA₃) at a concentration of 0,3g/L.; (7) DHC 80°C for 1 hour followed by 24 hours of soaking in a solution of diluted smoked water (Dilution 1/10, commercial solution Regen™); (8) DHC 80°C for 1 hour followed by 24 hours of soaking in a solution of diluted smoked water (Dilution 1/10, commercial solution Regen™) followed by 24 hours of soaking in a solution containing gibberellic acid (GA₃) at a concentration of 0,3g/L.; (9) “move along” trial with a start at the end of fruiting period; (10) Medium temperatures (15-25°C).

Statistical analysis

Germination percentage values were arcsin transformed prior to analysis. Data was analysed for statistical significance by analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey's *post hoc* analysis to determine significant differences between treatments (P<0.05). All test were realised with the statistical software R, version 2.10.1 (R Development Core Team, 2010).

Results

Viability

Seed were found in 74% (SE= 6.68) of the lodges. 86.7 % (SE= 3.4) of these seeds where viable according to the TTC test.

Germination trials

In these tests (Fig. 1), two groups of trials had significant differences: the first group with treatments such as DHC at 80° for 1 hour combined with a soaking of smoked water (Regen™) and a soaking of gibberellic acide, DHC with only smoked water, DHC of ½ hours with gibberellic acid and/or smoked water soaking or an DHC of 60°C for ½ hours with smoked water soaking. The second group is composed of control seeds and trail with only a DHC of 80°C for 1 hour which gave very low number of germination.

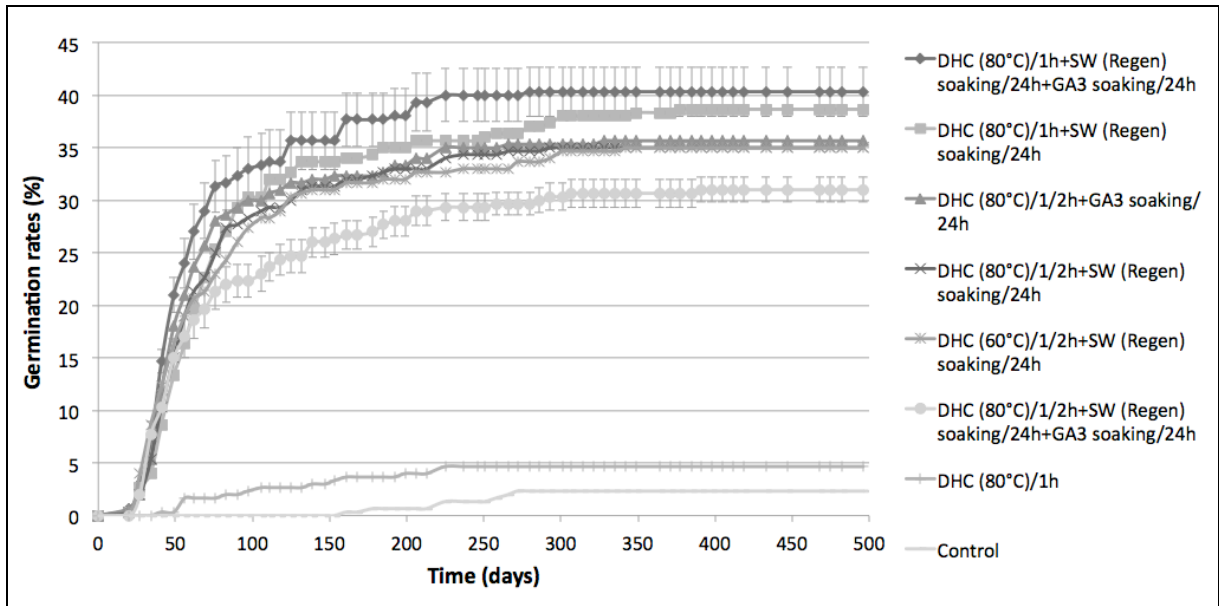


Fig.1: Germination trends of *Scaevola montana* according to the different treatments applied

Although the move along approach had a higher germination rates compared to a control seeds of *S. montana*, there wasn't any significant difference between the two.

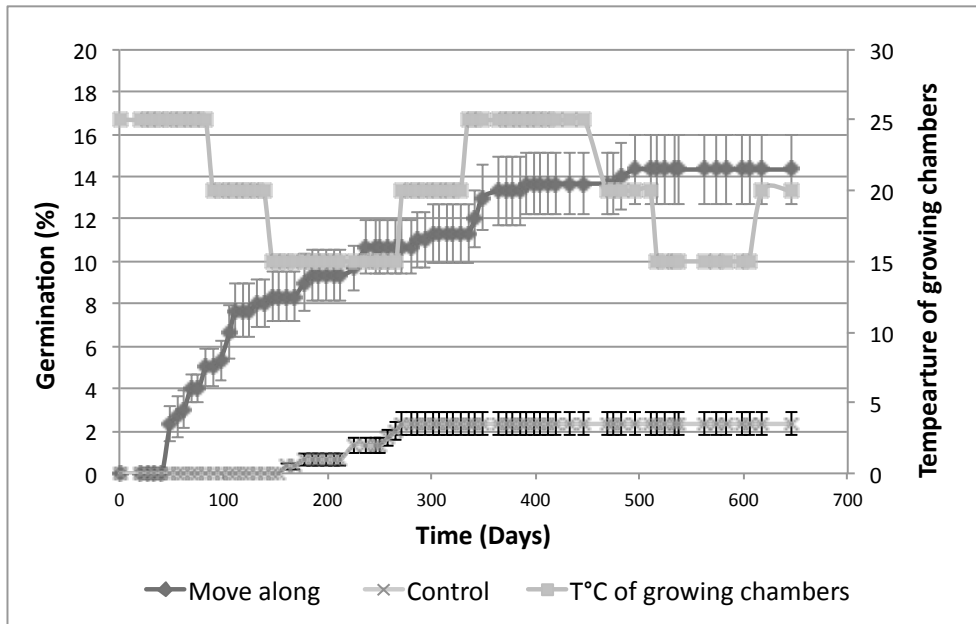


Fig.2: Germination trends of *Scaevola montana* according to the different treatments applied

Discussion

According to these trials, we can clearly identify an impact of different treatments on the germination of *S. montana*. Control and seeds that had received only a dry heat choc showed very low rates of germination. On the other hand, all the other treatments germinated very well. There was still a time of latency before first germination occurred (between 20 and 30 days). Then final germination rates were reached in 300 days. There weren't any significant differences between all the other trials that had very well germinated. This enlightens the fact that the effect of GA₃ and smoked water, when combined to a DHC, were similar. We didn't have any differences between a DHC of ½ an hour or 1 hour, and no differences between à DHC of 60 or 80°C. There was an impact, but not significant, of seasonal variations of temperatures of the germination of these species, although we didn't reach the same rates than the other treatments. These different elements, such as a positive effect of a DHC, GA₃ or smoke water, and an impact of a move along approach, enlighten clearly a physiological dormancy.

ANNEXE 2: Germination characteristics of *Scaevola coccinea*, a narrow endemic species of New Caledonia

Introduction

New Caledonia exhibits an extraordinary biodiversity, which is unfortunately heavily impacted by different treats such as open cast mines, fires, invasive species, and industrial development. In this study, we tried to enlighten germination characteristics of a narrow endemic species, *Scaevola coccinea* (Goodeniaceae). This species occurs only in the Tontouta valley where intensive mining activities occur, impacting natural populations of this species. In order to be able to lead conservation programs on this species, it is necessary to investigate reproductive characteristics such as germination. The *Scaevola* genus is part of the Asterids (Angiosperm Phylogeny Group, 2009) and they are known to present either physiological, morphological or morpho-physiological dormancies (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). Physiological dormancies have been already found in native Australian Goodeniaceae (Hoyle, Steadman, Daws, & Adkins, 2008). In this study we studied different elements such as fruit, seed and embryo characteristics, but also imbibition rates of the endocarp. We also lead germination trials, using different technics to break dormancy.

Materials and methods

Seed collection

Scaevola coccinea drupes were collected on the 15th of December 2009, in the Tontouta valley in the South province (21°56'01"S, 166°17'37.7"E, 150m). The fleshy mesocarp was removed in order to make the hard endocarp appear.

Endocarp, seed and embryo characteristics

We looked at the endocarp, seed and embryo structures. We examined the seeds to determine if they had underdeveloped embryos, also called morphological dormancy (J. M. Baskin & Baskin, 2004) (i.e. growth of embryo would be required before seeds could germinate (Nikolaeva, 1969)). For each seed we calculated the embryo on seed ratio (E:S) as used by other authors (Forbis, Floyd, & de Queiroz, 2002). We excised 30 seeds of *S. coccinea* from endocarps with a scalpel and seed/embryo ratio was also calculated.

Imbibition characteristics

In the case of *S. coccinea*, an impermeability of the endocarp could stop the germination of seeds; we therefore examined the imbibition characters of the dispersal units. Endocarps were examined closely to be sure that all the fleshy mesocarp had been removed. Three replications of 20 endocarps were placed on filter paper moistened with distilled water in Petri dishes. After a few minutes of imbibition they were dried with paper towel and weighed (T_0). Then they were replaced on filter paper and the same measures were done after 1h, 2h, 8h and 7 days.

Viability

In order to investigate the viability of the seeds of this species but to avoid a destructive approach, we looked at their viability at the end of the germination trials. Viability was determined with a Tetrazolium test (ISTA, 2003). Three replicates of 20 endocarps of the remaining endocarps were cut transversally and placed on a filter paper imbibed with a solution at 1% of chloride tetrazolium (TTC) for 24h in darkness.

Germination trials

Endocarps of *S. coccinea* were disinfected in a solution of 1.5% sodium hypochlorite for 20 minutes then rinsed 5 times in sterile distilled water. For each treatment and control, three replications of 25 endocarps were placed on filter paper in Petri dishes, moistened with distilled water, placed in incubators with daily light and temperature variation (Light phase at 30°C and dark phase at 20°C, conditions which occur in the natural habitat of the species in summer) and checked for germination every week. Germination trials started on the 9th of February 2010. Germination rates were calculated on the maximum number of seeds (25 endocarps with 2 seeds each) that we could have per trial. The different treatments were the following:

(1) Control; (2) "move along" trial with a start at the end of fruiting period; (3) Dry Heat Choc (DHC) 80°C for 1/4 of an hour; (4) DHC 80°C for 1/2 an hour; (5) DHC 80°C for 1 hour; (6) DHC 80°C for 1/2 an hour followed by 24 hours of soaking in a solution of diluted smoked water (Dilution 1/10, commercial solution Regen™); (7) DHC 80°C for 1/2 an hour followed by 24 hours of soaking in a solution containing gibberellic acid (GA_3) at a concentration of 0,3g/L.; (8) DHC 80°C for 1/2 an hour followed by 24 hours of soaking in a solution of diluted smoked water (Dilution 1/10, commercial solution Regen™) followed by 24 hours of soaking in a solution containing gibberellic acid (GA_3) at a concentration of 0,3g/L.; (9) DHC 80°C for 1 hour followed by 24 hours of soaking in a solution of diluted smoked water (Dilution 1/10, commercial solution Regen™); (10) Scalpel scarification followed by 24 hours of soaking

in a solution containing gibberellic acid (GA₃) at a concentration of 0,3g/L.; (11) Cold stratification (10°C) for 3 month followed by a normal incubation.

Statistical analysis

Germination percentage values were arcsin transformed prior to analysis. Data was analysed for statistical significance by analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey's *post hoc* analysis to determine significant differences between treatments (P<0.05). All test were realised with the statistical software R, version 2.10.1 (R Development Core Team, 2010).

Results

Endocarp, seed and embryo characteristics

S. coccinea has fleshy fruits containing a hard endocarp (Fig. 1-A). This endocarp exhibits junctions from where seeds germinate (Fig. 1-B). These endocarps, where numerous crystals of calcium oxalate were found, contain two lodges sheltering a seed (Fig. 1-C). Seeds still contain some endosperm but embryo is already well formed, presenting drafts of radicle and cotyledons (Fig. 1-D). The E:S ratio was 0.62 (SE = 0.08).

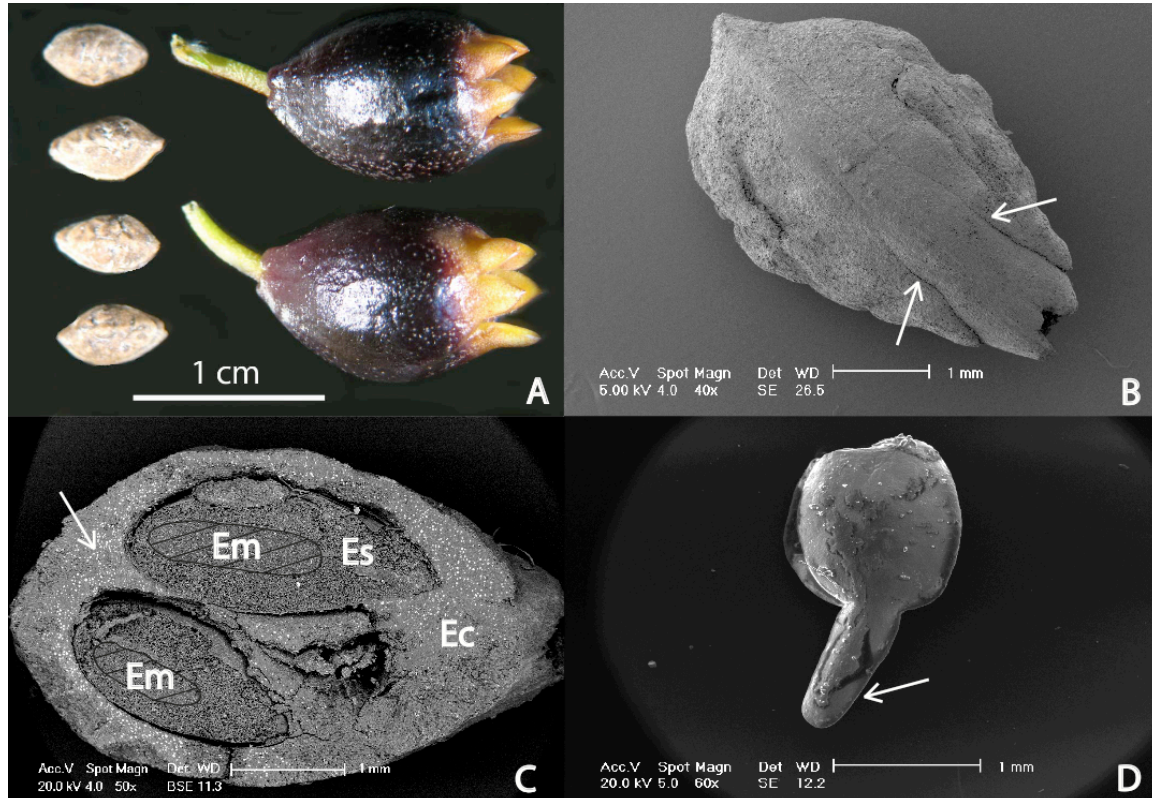


Fig 1: Structural characteristics of *S. coccinea*: A: Endocarps and fruits; B: Endocarps (arrows show the junctions of the lodges); C: Longitudinal cut on an endocarp (Em: embryo, Es: Endosperm, Ec: endocarp; arrow shows crystals of calcium oxalate in the endocarp); D: Embryo (arrow shows the radicle). All observations (except A) were done with a Scanning Electron Microscope (SEM).

Imbibition characteristics

Endocarps of *S. coccinea* imbibed water (Fig. 2). The main increase occurred in the first 10 hours. After 7 days, it had increased its weight by 14.8% (SE= 0.21).

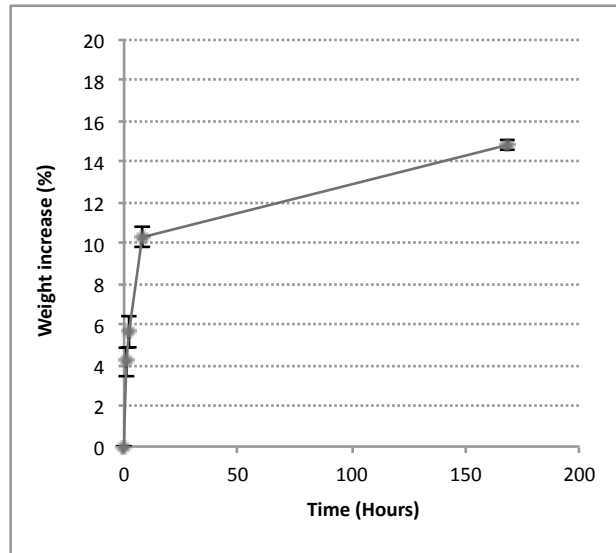


Fig.2: Imbibition rates of *Scaevola coccinea*

Viability

After total stop of germination (more than 21 weeks without changes), we looked at the viability of the left endocarps. Although nearly all the lodges contained a seed (71.8%, SE=6.6), none of the remaining endocarps appeared to be viable with TTC.

Germination trials

In general, germination percentage were quiet low (Fig. 3), the best germination rate (26%) was obtained with a scarification of endocarps combined to a soaking in a solution of GA₃, but this treatments wasn't significantly different from the others. All the other tests showed low germination rates (between 12 and 4%). With the move along approach, we didn't get any relevant results (Fig. 4). All germination rates weren't significantly different from each other (here again we had some important standard error in some cases). In all trials, first germination occurred between 40 and 50 days.

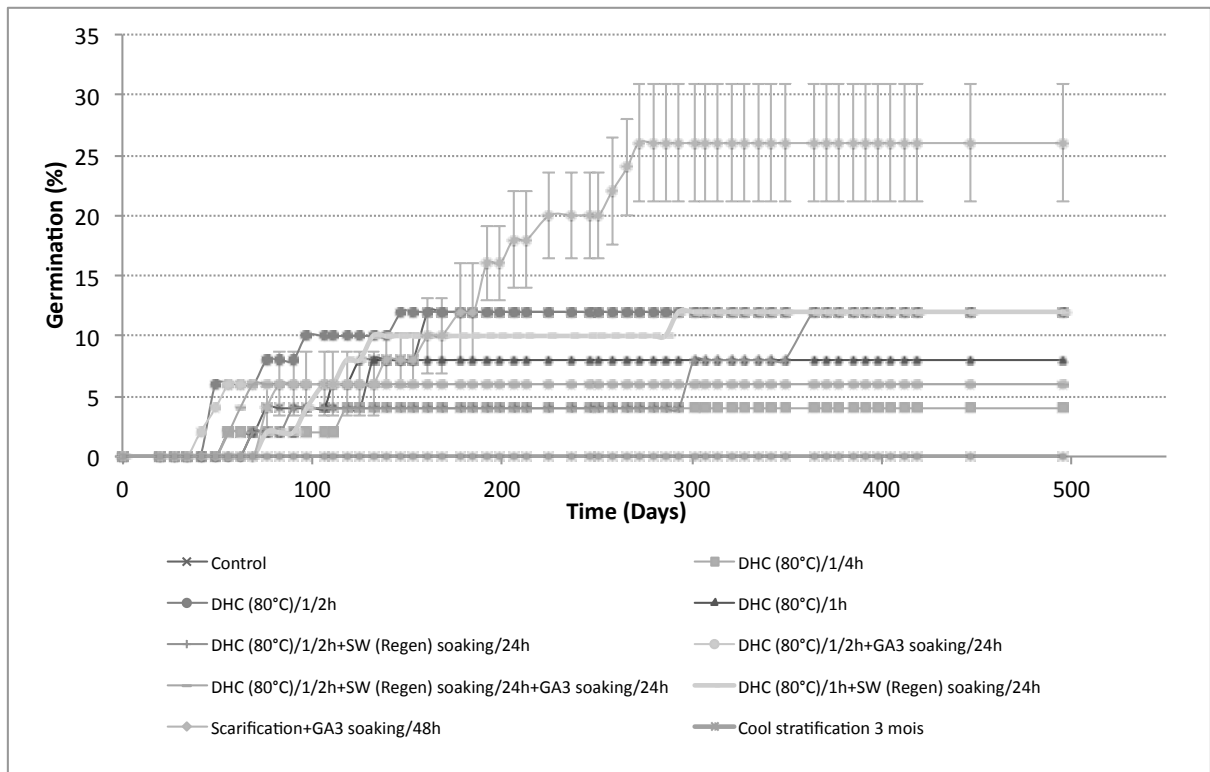


Fig.3: Germination trends of *Scaevola coccinea* according to the different treatments applied

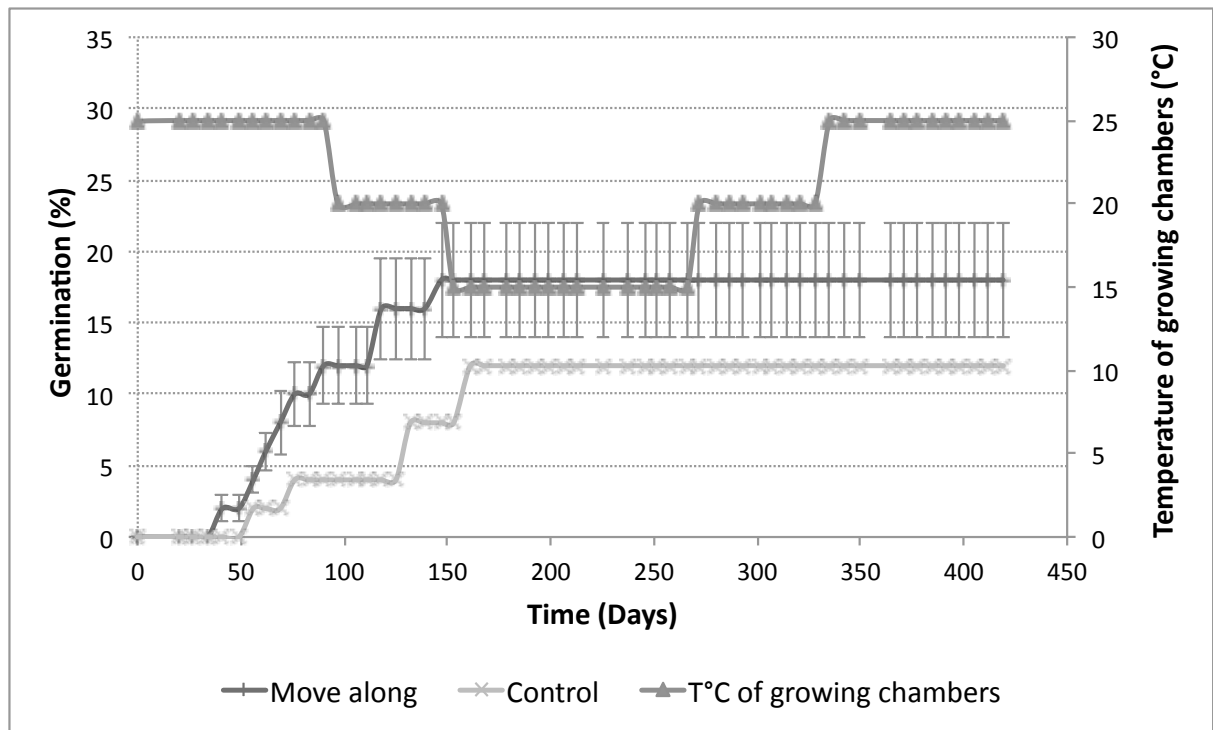


Fig.4: Germination trends of *Scaevola coccinea* with a “move along” approach

Discussion

In the case of *Scaevola coccinea*, beside the low germination rates, we can still enlighten some characteristics of the germination behaviour of this species. First this species seem to have an embryo, which needs some time to mature. This fact was already enlightened for *S. montana* (article 4), leading use to say that this species presents a morphological dormancy. There doesn't seem to be any physical dormancy as imbibition occurs in a short period of time and germinations occur without any conventional treatment to break physical dormancy. The best germination rates were obtained with a scarification and a soaking in a solution containing GA₃. We had some similar results within *S. montana*, reacting well to GA₃ but even more to smoke water. In this trial, we might attribute the lack of trends to the low viability of the batch of seeds that we used; none of the left seed were viable occurring to a TTC test. Trials with this species have to be continued to have a better understanding of its germination requirements, especially the use of smoke water. These elements are relevant especially if we want to lead a conservation program on this species knowing that it grows in a heavily impacted area.

References

- Angiosperm Phylogeny Group. (2009). "An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III." *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(2), 105-121.
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14(1), 1-16. doi:10.1079/SSR2003150
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *The New phytologist*, 171(3), 501-23. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x
- Forbis, T. a, Floyd, S. K., & de Queiroz, A. (2002). The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy. *Evolution; international journal of organic evolution*, 56(11), 2112-25. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12487343>
- Hoyle, G., Steadman, K., Daws, M., & Adkins, S. (2008). Physiological dormancy in forbs native to south–west Queensland: Diagnosis and classification. *South African Journal of Botany*, 74(2), 208-213. doi:10.1016/j.sajb.2007.11.005

ISTA. (2003). *ISTA Working Sheets on Tetrazolium testing, Vol 1: Agricultural, Vegetable and Horticultural Species*. (ISTA.).

Nikolaeva, M. G. (1969). *Physiology of deep dormancy in seeds*.

R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria*. Retrieved from

ANNEXE 3: Analyses physico-chimiques des sols étudiés

Valeurs : moyenne et écart-type entre parenthèse.

	Col d'Amoss		Kouaoua		Col de Ho		Ouaco		Pindai		Koniambo		Plum		Tiébaghi		Tontouta	
	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3
Epaisseur (cm)	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3	10	3
Nb d'échantillons	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
pF 3,0	11,3 (2,9)	19,13 (2,5)	31,93 (1,6)	25,63 (1,6)	32,07 (3,7)	47,27 (21,2)	29,23 (7,2)	26,8	1,02 (0)									
pF 4,2	5,48 (1,7)	14,30 (1,8)	23,53 (1,9)	14,47 (0,6)	23,23 (3,8)	38,10 (19,5)	20,73 (4,4)	20	6,07 (0,2)									
pH H2O	4,46 (0,28)	7,35 (0,3)	6,97 (0,2)	5,67 (0,1)	8,06 (0,1)	7,18 (0,2)	7,95 (0,1)	6,949	0,87 (0,4)									
pH KCl	3,41 (0,3)	6,89 (0,2)	6,82 (0,3)	4,92 (0,2)	7,40 (0,1)	6,14 (0,2)	6,83 (0,2)	7,048	15,91 (9,7)									
Azote Kjeldahl (N mg/g)	0,59 (0,2)	0,47 (0,1)	0,37 (0,2)	1,87 (0,3)	3,33 (1,4)	3,29 (1,9)	0,33 (0,1)	0,27	0,40 (0,8)									
Carbone organique (C mg/g)	11,09 (5,3)	9,22 (3,7)	9,25 (5,8)	28,59 (4,0)	34,04 (15,9)	46,35 (30,5)	4,78 (2,0)	0,27	15,91 (9,7)									
P assim. (mg/kg)	7,22 (3,4)	4,07 (1,2)	1,67 (2,4)	3,21 (2,3)	4,81 (2,0)	0,80 (1,1)	0 (0)	0 (0)	0,40 (0,8)									
Mn DTPA (mg/kg)	8,25 (5,5)	321,47 (70,4)	188,95 (134,9)	805,41 (100,9)	19,14 (2,1)	578,65 (86,6)	289,76 (93,6)	189,01	24,33 (11,0)									
Ni DTPA (mg/kg)	0,34 (0,2)	114,09 (26,6)	49,90 (33,5)	347,57 (47,3)	12,19 (3,2)	309,47 (66,4)	87,66 (45,8)	42,43	102,68 (32,8)									
Cations échangeables (méq%)																		
Mg	0,84 (0,4)	6,00 (1,1)	3,04 (1,8)	3,13 (0,6)	2,15 (0,6)	35,31 (13,0)	36,58 (1,8)	1,09	-									
Ca	9,48 (6,5)	1,47 (0,4)	0,30 (0,2)	2,64 (0,6)	36,06 (3,3)	6,83 (2,0)	1,81 (1,3)	0,55	-									
K	0,09 (0,02)	0,06 (0,0)	0,02 (0,0)	0,29 (0,1)	0,53 (0,1)	0,44 (0,1)	0,11 (0,02)	0,09	-									
Na	0,23 (0,1)	0,05 (0,0)	0,01 (0,0)	0,18 (0,1)	0,21 (0,0)	0,26 (0,1)	0,38 (0,1)	0,09	-									
Capacité d'échange cationique (méq%)	8,91 (3,3)	6,11 (0,2)	4,81 (1,7)	11,62 (1,2)	14,19 (2,5)	35,03 (12,6)	27,70 (1,7)	2,8035	23,21 (11,1)									
Éléments totaux																		
Ca g/kg	0,71 (0,5)	0,68 (0,4)	0,21 (0,1)	0,75 (0,2)	263,17 (4,7)	2,24 (0,7)	2,55 (1,3)	0	5,46 (4,5)									
Mg mg/kg	6557,58 (791,2)	85133,86 (39751,5)	22749,1\$ (19089,6)	4165,18 (204,8)	9550,01 (3814,8)	31009,56 (2984,6)	148114,76 (6741,5)	11059,28	84817,56 (17851,9)									
Na mg/kg	5686,13 (904,8)	135,75 (15,6)	8,15 (7,5)	162,21 (27,6)	444,39 (109,7)	229,41 (90,4)	691,62 (179,5)	74,37	1526,84 (2282,1)									
K mg/kg	11776,28 (4497)	68,13 (9,6)	21,14 (10,1)	160,20 (33,9)	702,23 (264,4)	675,34 (320,4)	100,37 (18,9)	43,49	233,76 (331,3)									
Ti mg/kg	10841,80 (909,7)	389,40 (126,4)	196,30 (62,1)	712,53 (24,6)	699,48 (112,5)	801,63 (470,6)	189,17 (64,8)	279,69	909,34 (1131,2)									

Fe g/kg	29,97 (8,7)	267,51 (68,4)	387,21 (28,8)	328,27 (7,9)	39,72 (6,2)	246,69 (69,5)	67,24 (10,3)	435,67	157,94 (59,6)
Co mg/kg	15,09 (1,2)	620,73 (170,8)	1631,38 (501,5)	484,72 (15,8)	82,46 (20,8)	730,17 (119,4)	160,98 (9,8)	1827,68	291,94 (99,0)
Cr mg/kg	68,89 (6,1)	11255,35 (2631,0)	12163,89 (1502,9)	11455,86 (185,1)	3918,26 (1321,3)	16499,24 (1691,2)	3829,55 (1946,9)	9490,98	8263,06 (3130,5)
Mn mg/kg	158,96 (7,0)	4132,55 (1190,3)	5678,04 (1061,7)	3614,03 (223,6)	518,45 (113,6)	5921,81 (992,5)	1218,95 (143,1)	9069,45	2420,66 (811,2)
Ni mg/kg	11,33 (0,3)	8020,59 (1224,8)	8536,19 (600,5)	6134,91 (42,8)	1198,19 (174,5)	7149,10 (1351,5)	3320,58 (774,4)	7889,33	6910,56 (3337,5)
Al g/kg	49,53 (18,0)	14,27 (4,2)	27,44 (2,9)	13,67 (0,5)	9,77 (1,7)	23,69 (10,7)	11,78 (3,8)	26,28	15,06 (10,5)
Cu mg/kg	44,51 (20,0)	6,41 (2,3)	39,69 (27,7)	2,89 (2,1)	10,20 (0,6)	21,42 (12,8)	7,97 (2,1)	30,9	11,38 (22,5)
P mg/kg	186,25 (52,9)	49,54 (11,8)	60,91 (9,2)	280,86 (7,5)	103,41 (18,6)	106,80 (10,1)	0,21 (0,3)	43,4	164,39 (261,6)
Si g/kg	344,80 (26,4)	107,52 (33,3)	61,40 (11,2)	165,06 (6,9)	58,72 (14,4)	136,23 (20,4)	225,28 (2,4)	22,46	145,29 (28,4)
Zn mg/kg	64,60 (3,8)	251,60 (64,7)	304,88 (45,2)	136,63 (5,3)	39,97 (20,5)	230,82 (77,9)	78,59 (37,5)	338,87	110,86 (56,7)
S mg/kg	213,80 (15,4)	217,86 (26,2)	407,49 (98,3)	423,58 (129,6)	584,62 (111,1)	446,05 (145,2)	81,43 (19,0)	257,9123735	-
Mo mg/kg	2,06 (1,7)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2,23 (0,6)	0,50 (0,7)	0 (0)	0	-
argiles %	20,07 (9,6)	9,00 (1,3)	17,43 (7,2)	14,50 (2,3)	11,90 (6,6)	26,23 (4,8)	20,07 (8,5)	10,5	-
limons fins %	12,43 (3,1)	13,80 (8,0)	14,97 (7,8)	38,23 (3,4)	41,27 (13,5)	19,50 (14,1)	10,70 (2,5)	11,5	-
limons grossiers %	7,40 (2,4)	8,77 (2,2)	10,13 (3,5)	8,93 (0,6)	4,30 (3,2)	8,07 (1,5)	5,07 (0,1)	14,7	-
sables fins %	36,00 (12,5)	16,93 (6,5)	20,53 (15,1)	10,33 (1,5)	10,60 (5,1)	20,30 (7,6)	13,87 (1,0)	26,7	-
sables grossiers %	22,23 (7,9)	53,10 (5,7)	36,17 (7,4)	23,37 (2,7)	22,27 (0,9)	18,30 (16,1)	44,83 (10,4)	34,7	-

Granulométrie