



BIOLOGIE DE LA CONSERVATION APPLIQUEE AUX PLANTES MENACEES DES ALPES

Florence Nicolè

► **To cite this version:**

Florence Nicolè. BIOLOGIE DE LA CONSERVATION APPLIQUEE AUX PLANTES MEN-
ACEES DES ALPES. Écologie, Environnement. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2005.
Français. <tel-00011105>

HAL Id: tel-00011105

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00011105>

Submitted on 23 Nov 2005

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Thèse de Doctorat
de l'Université Joseph Fourier – Grenoble I
Ecole doctorale Chimie et Sciences du Vivant

présentée par Florence Nicolè
pour obtenir le grade de docteur en sciences

Biologie de la conservation appliquée
aux plantes menacées des Alpes

Soutenue le 26 Septembre 2005 devant le jury composé de :

Isabelle Olivieri, Professeur à l'Université Montpellier II, rapporteur
Markus Fischer, Professeur à l'Université de Potsdam (Allemagne), rapporteur
Nathalie Machon, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, examinateur
Dominique Allainé, Professeur à l'Université Claude Bernard, Lyon I, examinateur
Oscar Gaggiotti, Professeur à l'Université Joseph Fourier, Grenoble I, président du jury
Irène Till-Bottraud, Directrice de recherche à l'Université Joseph Fourier, Grenoble I,
directrice de thèse

Résumé

Au travers d'exemples concrets de plantes menacées choisies dans la flore des Alpes françaises, ce travail présente l'application de trois approches classiquement utilisées en biologie de la conservation : l'étude de la diversité génétique, l'étude des performances reproductives et du système de reproduction et l'étude de la dynamique de populations.

Dans un premier temps, nous avons mis en évidence l'utilité des marqueurs moléculaires pour résoudre les ambiguïtés taxonomiques et vérifier le statut d'unité de conservation de *Potentilla delphinensis* Gren. & Godron. Cette approche a aussi permis d'établir une stratégie de renforcement des populations de *Dracocephalum austriacum* L.

Dans un deuxième temps, nous avons montré que les performances reproductives et le système reproducteur sont de bons indicateurs de la viabilité des populations (*Androsace septentrionalis* L. et *Cypripedium calceolus* L.).

Dans un troisième temps, nous avons montré la pertinence des modèles matriciels et des analyses de viabilité de populations pour comprendre le fonctionnement d'une espèce et évaluer sa vulnérabilité (*Cypripedium calceolus* L. et *Astragalus alopecurus* Pallas).

La combinaison des différentes approches sur *Dracocephalum austriacum* L. indique que les aspects génétiques et démographiques sont indissociables pour prédire la viabilité des populations.

L'ensemble de ces résultats a permis de dégager des recommandations théoriques et méthodologiques sur l'application des approches démographiques aux plantes menacées. Des conseils pragmatiques sont proposés aux organismes oeuvrant à la protection de la flore.

Mots-clefs: biologie de la conservation, plantes menacées des Alpes, diversité génétique, dynamique de populations, analyse de viabilité de populations, système de reproduction, changements globaux, interactions scientifiques/gestionnaires des espaces naturels protégés.

Abstract

Through concrete examples of endangered plants chosen in the flora of the French Alps, this work presents the application of three main aspects classically used in conservation biology: the study of genetic variation, the study of reproductive performances/reproductive system and the study of population dynamics.

First, we show that molecular markers are a useful tool to resolve taxonomic ambiguities and verify the status of conservation unit in the case of *Potentilla delphinensis* Gren. & Godron. They also allowed us to establish a strategy for population reinforcement of *Dracocephalum austriacum* L.

Then, we show that the reproductive performances and the reproductive system are good indicators of population viability (*Androsace septentrionalis* L. and *Cypripedium calceolus* L.).

We also demonstrate the relevance of population matrix models and population viability analyses to understand better the biology and the ecology of an endangered species and to estimate its vulnerability (*Cypripedium calceolus* L. and *Astragalus alopecurus* Pallas).

The combination of the different approaches on *Dracocephalum austriacum* indicate that genetic and demographic aspects interact and should be considered together to predict the viability of the populations.

Finally, we propose theoretical and methodological recommendations, especially on the application of demographic approaches to endangered plants. Pragmatic applied management guidelines are proposed to enhance the protection of the flora.

Keywords : conservation biology, threatened plants of the Alps, genetic diversity, population dynamics, population viability analysis, reproductive system, global changes, interactions between scientists and managers.

Remerciements

Je pense avoir toujours été, depuis ma plus tendre enfance, intriguée par mon environnement, par les animaux de toutes tailles et les plantes, pour tout ce qui avait un semblant de naturel ou de sauvage. J'ai toujours aimé mettre les mains dans la terre, jouer avec les insectes, observer les fleurs, comprendre le pourquoi du comment. La vie parisienne a ses avantages mais le contact avec la nature n'en est pas un. C'est en maîtrise que j'ai décidé que je voulais continuer à apprendre toute ma vie sur ce qui m'entoure. A la dernière minute je me suis détournée d'une carrière d'ingénieur pour embrasser celle de chercheur. C'est alors que je rêvais de partir de Paris pour me confronter à la « vraie nature » que l'offre de stage de DEA d'Irène Till-Bottraud m'est parvenue. Travailler sur une orchidée, faire de la génétique et de la démographie à Grenoble, ville inconnue au cœur des montagnes ... Je ne rêvais pas mieux.

Mon arrivée à Grenoble fut le début d'une nouvelle ère dans mon histoire de vie. Dès février, nous rédigeons un projet de thèse d'ampleur pour la région Rhône-Alpes. En juillet, c'était accepté, je ferai une thèse au cœur des Alpes, une thèse de paille et de simulations sur ordinateurs mais surtout, faite de terrain à travers l'arc alpin français, d'aventures et de rencontres.

Avec recul, je peux dire que je n'ai aucun regret parce que je n'ai certainement jamais autant appris que depuis mon arrivée à Grenoble. La ville et ses environs ont constitué un cadre de travail et de vie fantastique. En plus, j'y ai effectivement découvert la « vraie nature », en fait la vraie nature de l'Homme et de ses relations à l'Autre. Toutes mes rencontres et cet enrichissement au contact des autres, ainsi que l'investissement de certains à mes côtés ont permis à ce travail de naître et d'aboutir. Cette thèse est une œuvre collective, qui relie les amoureux de la science, les passionnés de la nature, les aventuriers du terrain, les volontés écologiques et les empêcheurs de stagner... Merci à tous pour votre contribution.

Tout d'abord, je remercie Irène d'avoir été le tremplin vers l'aventure de la thèse avec la région Rhône-Alpes et pour m'avoir fait confiance pour mener à bien le thème de recherche « biologie de la conservation ». Merci pour m'avoir laissé toute mon autonomie et mon indépendance dans mes recherches. C'est certainement parce que j'ai fait une grande partie du chemin seule que j'ai tant appris. Je te suis très reconnaissante de m'avoir donné l'opportunité de connaître la Pologne et de m'avoir donné les moyens de présenter mes recherches dans le Monde. Le niveau d'exigences élevé que tu as eu envers mon travail a été un moteur dans mes avancées et demeurera une référence. Merci d'avoir pris le temps de m'écouter et de discuter, de m'avoir soutenu face aux revers de la vie. Ta compréhension m'a aidé à tenir le coup. J'espère que nous serons amenées à partager un projet de recherche commun dans le futur.

Sans le soutien financier de la région Rhône-Alpes, ce travail n'aurait pas existé. Je suis donc particulièrement reconnaissante envers la région d'avoir été un partenaire de choix pour la réalisation de ce travail. J'adresse mes remerciements spécifiquement à Me Roch et M Vernaison et aux membres des jurys d'évaluation annuels pour avoir soutenu mon travail jusqu'à son terme.

Agnès Vivat et Laurent Vinciguerra ont été les moteurs de cette étude. Mille mercis à Laurent pour ses conseils sur la germination des plantes menacées. Merci aux jardiniers Emmanuel et Françoise, et à Aurélie Van Den Eeden pour leur aide au labo, au bureau comme aux serres. Agnès, il est bien difficile de mettre des mots pour qualifier l'ampleur de ma reconnaissance. Je garde en mémoire de très bons souvenirs de terrain et de nos longues discussions, mais

aussi, nos passages d'épuisements sur le terrain, de lassitude face à l'immobilisme des Autres, nos mauvais moments de la vie. Merci de m'avoir tant aidé à grandir et à m'ouvrir sur le Monde des « gestionnaires », merci de m'avoir fait voyager de Gap à Bénarès... J'espère que nous mènerons à bien, ensemble, ce guide qui nous tient tant à cœur.

Merci beaucoup Sandra pour m'avoir accordé une importance en valorisant le statut des doctorants. Tu m'as permis de prendre confiance dans mes recherches et de mieux trouver ma place dans le laboratoire. Sur un plan personnel, mille mercis pour nous avoir cédé la petite maison de la rue de la Poste, devenue notre havre de paix.

J'exprime aussi toute ma reconnaissance à Serge, Philippe et Rolland pour m'avoir accordé cette chance de loger ponctuellement à la station alpine du Lautaret. On ne pouvait pas rêver mieux comme pied à terre pour se ressourcer entre les longues et fatigantes journées de terrain. Le jardin a aussi été le lieu de mon « épanouissement macrophotographique ».

Merci aux collègues du feu laboratoire de biologie des populations d'altitude, en particulier pour l'aide technique (Christian, Ludo, Véronique, Armelle, Delphine, Myriam et ceux des petits coups de mains du quotidien).

Un merci particulier à Christian pour m'avoir accordé un peu de son amitié et beaucoup de ses taquineries. Ça pourrait bien me manquer...

Merci à Nathalie Machon, Bruno Colas, François Sarrazin et Denis Couvet pour leur écoute et leurs conseils au début de ma thèse, quand j'avais encore du mal à définir mon sujet. Même si je n'ai pas suivi tous vos judicieux conseils, je vous suis reconnaissante de m'avoir guidé quand j'en avais besoin. Un merci particulier à François. Sans toi, je n'aurais pas choisi cette voie. Le stage dans les Causses et ton énergie y sont certainement pour beaucoup. Tu as été une réelle motivation face à tous ceux qui dévalorisaient les universitaires.

Mille mercis aux relecteurs de ma thèse, Irène, Agnès, Maman, Cyrille.

Aux membres du jury, Markus Fischer, Isabelle Olivieri, Nathalie Machon, Dominique Allainé et Oscar Gaggiotti, qui m'a fait l'honneur de présider le jury pour une première. Merci d'avoir consacré du temps à mon travail. Merci pour votre bienveillance et vos commentaires constructifs.

Les cinq mois annuels de terrain ont été salutaires en de nombreux points. Le terrain a été mon refuge quand la vie n'allait pas. Il a été le lieu de rencontres diverses et variées avec le règne animal comme le règne végétal. Je garde en mémoire la découverte de paysages fabuleux et la rencontre de personnages passionnants. Un grand merci à tous ceux qui ont partagé avec moi les moments du terrain.

Tout d'abord, aux stagiaires qui m'ont suivi contre vents et marées, tous plus courageux les uns que les autres... Que d'anecdotes et de liens d'amitié sont nés de nos rencontres ...

A Nicolas (promo 2001) qui m'a accompagné dans la découverte du petit peuple des orchidées des environs d'Entremont-Le-Vieux, de leur us bizarres et de leur psychologie complexe. C'est aussi vers Entremont que nous avons fait de nombreuses rencontres étranges et peu cordiales. Je reste convaincu qu'Entremont est une porte d'entrée vers la quatrième dimension ! Je garde des souvenirs impérissables des manips de nuit et de nos chamailleries. Je suis heureuse d'avoir trouvé en toi un ami aussi précieux. J'espère que notre collaboration « sabot de vénus » sera fructueuse.

A Gaëlle et Arnaud (promo 2002), courageux stagiaires qui ont parcouru les Alpes avec moi. On gardera en mémoire la fameuse « route dangereuse – chute de pierres – 31 lacets sans issue », les fossés d'Entremont-Le-Vieux que nous aurons vu de très près, nos rencontres stressantes avec les vipères de Valsenestre et l'angoissante et orageuse station de Bessans. Merci à tous les deux de m'avoir suivi dans cette aventure folle de la première saison de terrain !

A JC (promo 2003) pour sa ténacité à m'accompagner malgré les conditions extrêmes du terrain Androsace de l'année 2003, les nuits glaciales et inconfortables et les repas de disette désespérants (je me souviendrais toujours de la « sardine vache qui rit » à la casserole).

A Sakina (promo 2003), pour ton aide précieuse, pour nos bons moments de terrain et nos discussions En chemin, merci à M. Haribo pour avoir créé les fraises tagada ...

A Florence (promo 2003-2004), et à notre cohabitation réussie de plus d'un an. Merci pour ton aide sur le terrain et pour ton amitié. J'espère t'avoir entraîné sur une voie qui te réussira et t'apportera plein de bonheur. Pour le moment, bonne route pour le Chili.

A Grégoire (promo 2004-2005), grimpeur-cueilleur de cerises hors pair, merci pour ton aide sur le terrain. J'espère qu'AsterX ira loin...

A Edith (promo 2004), pour ton aide technique et le travail important de terrain que tu as effectué. Bonne route pour tes nouveaux projets d'avenir...

Ensuite, beaucoup de manips n'auraient pas pu être réalisées sans l'aide de ces Hommes du terrain, aguerris à la montagne. Beaucoup ont joué le jeu, en se rendant disponibles, en nous accompagnant, en cherchant à comprendre et en nous aidant sur le terrain. Merci à vous.

A Bernard Nicollet pour son soutien sans faille sur les populations d'androsace. Merci pour le quadrat de luxe que tu m'as autorisé à squatter à temps plein. Difficile d'oublier le porteur de parapluie et fournisseur de café chaud : quel réconfort en ces longues journées de pluie...Merci pour ton aide ...

A Rémi Chappa et ses collègues de l'ONF venus porter main forte sur l'astragale. Je garde de bons souvenirs de ces chaudes journées de travail dans un cadre fantastique au dessus du lac du Serre-Ponçon. Bien sûr, impossible d'oublier les casse-croutes trois étoiles du midi accompagné du traditionnel « jus d'orange vanillé » !!! Merci Rémi pour ta bonhomie et ton aide. En particulier, merci beaucoup de m'avoir aidé à mettre en place les quadrats de germination

A Jean-François Lopez, Bruno Gravelat et aux collègues des Bauges pour l'aide sur le terrain Sabot de Vénus et Potentille, pour la convivialité et votre intérêt pour mes travaux.

A Jacky Arsis, pour la précieuse aide sur les sites de sabot de vénus du Boscodon.

A Luc Garraud, pour la qualité de ton expertise et pour m'avoir fait un joli cadeau dédié.

A Thierry Delahaye, pour ta bonne humeur, ton humour et ta précieuse aide sur le terrain Saxifrage.

A l'ONF de l'Argentière, en particulier, Christian Ferrus et Jean Morel, pour le prêt de la maison forestière du Fournel. Cette petite maison est pleine de souvenirs de nuits agitées par les conversations des loirs, de soirées barbecue et de douches glacées dans les eaux du Fournel.

Enfin, à tous ceux qui ont portés main forte sur ou pour le terrain : Albano Beja-Pereira, Aurélie Bonin, Cyrille Conord, Fred Giraud, Cindy Soenen, Morgane Barbet, Noémie Fort, Michel Delamette, Joëlle Puissant, Emmanuel Thibert, Jean-Pierre Nicollet, Maxime Nicolas, Benjamin Plumecoq et à tous les autres que j'aurais oublié.

Une spéciale dédicace à ma petite 104 pour avoir tenu le coup et pour nous avoir transportés avec tout le matos de terrain là où aucune autre voiture ne pouvait passer...

La science est un monde de gens passionnés qui aiment communiquer et échanger. Cet aspect coopératif de la science, je l'ai approché grâce à des collaborations, des colloques et même des rencontres fortuites. Merci à tous ceux qui ont partagé leurs idées, leur passion et leur vision pour la beauté de la science.

A Emilia, Mirek et Ada ; merci pour m'avoir fait découvrir la Pologne en de nombreuses occasions, pour votre convivialité, votre bienveillance et pour nos collaborations scientifiques réussies. Merci Emilia pour ton soutien psychologique. Merci Mirek pour nous avoir toujours accueillies avec tant de gentillesse.

A Olivier Gimenez pour avoir cru dans ce projet de validation des prédictions. Merci pour ta précieuse collaboration dans le travail de Grégoire qui a fait émerger de nombreuses perspectives. J'espère que nous aurons l'occasion de continuer nos recherches sur ce projet aux interfaces de la statistique et de la biologie.

A Sophie Dunand-Martin, Frederic Pautz, Christophe Chauvin, merci de m'avoir fournis du matériel végétal ou bibliographique.

A Anne Letréguilly et à météo France, merci pour m'avoir fourni gracieusement des données météorologiques.

A certains étudiants auxquels j'ai enseigné, qui, par leur intérêt et leur passion, sont une source de motivation permanente pour se surpasser.

A tous ces gens que j'ai rencontrés de colloques en workshops et avec qui j'ai passé des grands moments de sciences et des instants de détente inoubliables. Pour n'en citer que quelques uns : Sophie Dunand-Martin, Irina Tatarenko, Salvatore Cozzolino, Nicolas Juillet, Bertrand Schatz, Marc-André Sélosse, Luc Gigord, Thierry Pailler, Raymond Tremblay, Rafael Gonzalez, Anne Delestrade, Régis Martin, Nathaniel Valière, Catherine Perret...

A ceux qui ont donné du temps pour m'expliquer ou me relire ; entre autre Robin Waples, Stéphane Legendre, Bruno Colas, Gordon Luikart, Matt Robson, Miguel Franco, ...

A tous ces gens de passage au labo, qui ont enrichi mon monde, Deniz et Ozge (Turquie), Chiara et Ariana (Italie), Helena (Suisse), Steeve (Etats-Unis), Philip (Australie), Pernille et Ruben (Norvège), Gue (Chine), Cristian (Chili) et Morana (Croatie).

Bien sûr, la thèse ne se limite ni au terrain ni à la science. La contribution de tous ceux qui m'ont aéré le cerveau fut vitale... Dans une thèse, il y a aussi une part importante de tous ceux qui comprennent, par amitié ou par amour, que la thèse est un challenge personnel sans concession. Merci à tous ceux qui ont compris à quel point c'était important pour moi, qui ont accepté mes absences et mes silences radio, qui m'ont soutenu dans tous les moments.

Aux leca-groupistes et associés pour les déjeuners animés dans la cafét commune, les pauses-café d'après déjeuner qui s'éternisent, où on refait le monde, où on parle de l'enseignement et anecdotes, où on rêve de succès scientifiques et d'idées géniales. Je garde un souvenir particulier des facéties de Pierrot. Merci à tous pour les bons moments partagés, à tous les étages.... Merci aussi pour les « à côtés » du labo, les parties de laser-game et de bowling, les dîners à thème, les soirées ciné, les week-ends ailleurs, la spéléo... Tout cela me manquera...

A PF, pour nos discussions sur les marches du labo dans le vrombissement de l'aérateur.

A Albano, pour sa bonne humeur et les nombreux kébabs sauce blanche engouffrés à la sortie tardive du labo.

A Pierre, mon prof de sculpture préféré...et aux filles pour la bouffée de bonne humeur du mardi soir.

A mon ex-voisin Vincent et toute la bande pour les sacrés bons moments passés à la Halle Brun, les soirées jeux et les impropubs, mode québécoise, du Bukana...

A tous les motivés de la première heure de l'association Integre ; beaucoup de bons souvenirs de nos brainstorming au No Name et de toutes les activités que l'on a organisé pour les étudiants étrangers de Grenoble, en particulier la visite des caves de la chartreuse à Voiron. La création de cette association a été un épanouissement pour moi et je suis heureuse d'avoir eu l'occasion de rencontrer autant de gens venu d'autant d'endroits.

De même, merci aux membres de l'association Globule 38, et en particulier Nicolas Pascal, Ingrid Bourges et Henri-Noel Fournier, pour les discussions, les soirées et les bons moments passés ensemble.

Au Dr Bezaz-Sabri, pour m'avoir tant aidé pendant cette dernière année.

A Guytou, parce que tu es un homme bon et gentil et que t'accueillir à la maison a toujours été source de joie. Merci de nous avoir prêté votre jolie maison (un clin d'œil à Florence) où nous avons passé de si bons moments.

Aux copains d'Alfortville, de Jussieu et du DEA d'écologie ; mille mercis en particulier à Célia Berlizot et à Peggy Bouchy. Vos lettres et emails ont été un précieux réconfort tout au long de ma thèse.

A Aurélie et Olivier, pour leur amitié. Merci pour tous ses fantastiques moments ensemble, les nombreuses soirées mijotées aux petits oignons, les grands moments de ski, les folles pitreries d'accrobranches, les soirées jeux et tout le reste.

Vous n'imaginez pas à quel point ça a été bon de vous avoir dans les moments les plus durs.

Aurélie, merci d'avoir été présente à mes côtés et pour tous ses bons moments d'activités partagées, à la sculpture comme à la plongée.

A la famille de Cyrille, pour m'avoir accueilli avec tant de gentillesse et m'avoir soutenu aussi fort.

Aux Haut savoyards, pour votre amour et votre soutien. Je n'oublierai jamais que vous avez toujours été là.

A Carine et Cyril, à Mémé, pour votre amour et votre tendresse. Carine, j'espère que tu gardes comme moi un souvenir aussi fort de notre équipée sauvage sur les plages de Normandie dans des chars à voile...

A mes parents pour m'avoir suivi dans l'inconnu, pour m'avoir soutenu et pour m'aimer autant. Votre bienveillance permanente et votre amour inconditionnel sont mes joyaux.

A Cyrille, pour ta présence de tous les instants. Je n'y serai pas arrivé sans toi. Cette thèse, c'est aussi la tienne.

Enfin, j'ai une pensée émue pour mes grands-parents paternels, disparus avant de voir la fin de ma thèse, et pour mon grand-père Jean, envoyé par la fée Alzheimer dans un monde qui nous est inaccessible. Je sais que vous auriez été fière de votre petite fille.

Merci à tous ceux que j'aurai pu oublier...

Avant-propos

La région Rhône-Alpes présente une importante diversité de territoires de par sa situation géographique, les différentes influences climatiques, les variations géologiques et les écarts d'altitude et d'exposition.

Comme ailleurs, la région a été soumise aux changements d'utilisation des terres liés aux rapides avancées technologiques et aux changements économiques et sociaux des dernières décennies. La déprise agricole s'est manifestée par l'abandon de certains types de cultures (culture en terrasse) et la diminution de certaines pratiques agro-pastorales. En parallèle à ce déclin, les zones urbanisées se sont étendues et les montagnes ont fait l'objet d'un aménagement important en réponse à l'essor des sports de plein air (ski, escalade, randonnée...). Le paysage Rhône-Alpin a donc subi de profondes mutations et il a été nécessaire d'envisager un développement durable et harmonieux du paysage. Ainsi, Rhône-Alpes est actuellement la deuxième région touristique de France et l'une des premières régions touristiques d'Europe. Le tourisme vert, né avec la création des premiers gîtes ruraux dans les années 1950 (<http://www.gites-de-france.fr/fr/pdf/histoire.pdf>), connaît un essor important auprès des vacanciers français depuis les années 1990. C'est un outil important pour un développement économique durable, mais il passe par la mise en valeur des espaces naturels, en travaillant au maintien de la diversité des communautés biologiques des différents écosystèmes du paysage alpin. Deux aspects sont à considérer ici : la richesse spécifique, élément attractif et visuellement plaisant et le fort pouvoir attracteur de certaines espèces emblématiques connues et appréciées du grand public comme la marmotte et le bouquetin. Les plantes, moins emblématiques, acquièrent progressivement une reconnaissance en tant qu'éléments indispensables d'un paysage attractif : les sentiers botaniques se multiplient, par exemple dans les Bauges où un parcours est consacré aux Orchidées.

C'est dans ce cadre que la région Rhône-Alpes a financé mon travail de thèse, s'inscrivant dans le programme de recherche « Fragmentation du paysage et vulnérabilité des populations naturelles. Méthodologie de diagnostic en vue d'une gestion durable de la biodiversité. » (Programme thématique 2000-2002 « développement durable », responsable de projet : Irène Till-Bottraud). Ce programme incluait l'étude de différents groupes taxonomiques : les grands herbivores (marmotte, chevreuil, bouquetin), les oiseaux (chocard), les amphibiens (grenouille rousse) et les plantes. Mon projet de thèse a porté sur la partie « plantes ». Ce travail a été soutenu par mon partenaire socio-économique : le Conservatoire Botanique National Alpin (CBNA). Mes collaborateurs, le parc national de la Vanoise, les parcs

régionaux des Bauges et de la Chartreuse ont participé activement à cette étude, ainsi que le parc national du massif des Écrins, le parc régional du Queyras et l'Institut de Biologie de l'Université de Bialystok en Pologne, qui ont rejoint le projet en cours.

SOMMAIRE

Introduction générale et objectifs de la thèse	17
--	----

CHAPITRE 1 - L'Homme, la Nature et la Science	25
--	-----------

I- Fondements historiques de l'écologie scientifique.....	27
II- Ecologisme et écologie politique	35
1- Prise de conscience et politique « verte »	35
2- Politique internationale et européenne	37
3- Mesures de protection	41
4- Médias et perception	42
III- La biologie de la conservation : objet et défis	44
1- L'espèce et la population : des concepts théoriques et pragmatiques.....	44
2- Rareté et menaces.....	46
3- Le défi de la biologie de la conservation	49

CHAPITRE 2 - La génétique au service de la préservation des plantes menacées	55
---	-----------

I- La génétique au niveau interspécifique pour identifier des unités de conservation fiables : le cas de la Potentille du Dauphiné (<i>Potentilla delphinensis</i> , Gren. et Godron, Rosaceae)	59
1- Contexte de l'étude	59
2- Principaux résultats et interprétations	65
II- La génétique au niveau intraspécifique pour le renforcement de petites populations de Dracocéphale d'Autriche (<i>Dracocephalum austriacum</i> L., Lamiaceae)	69
1- Contexte de l'étude	69
2- Principaux résultats et interprétation.....	73

CHAPITRE 3 - Système reproducteur et performances reproductives pour diagnostiquer les facteurs favorables au maintien d'une espèce	77
--	-----------

I- Impact de l'utilisation des terres sur l'Androsace Septentrionale (<i>Androsace septentrionalis</i> L., Primulaceae)	83
1- Contexte de l'étude	83
2- Résultats et interprétations	87
II- Etude du système de reproduction du Sabot de Vénus (<i>Cypripedium calceolus</i> L., Orchidaceae) : un mutualisme plante pollinisateur en danger ?.....	95
1- Contexte de l'étude et méthodes	95
2- Résultats et interprétations	103

CHAPITRE 4 - Dynamique de populations et analyse de viabilité de populations

109

I- Fonctionnement des populations et recherche des facteurs de viabilité de populations de Sabot de Vénus (<i>Cypripedium calceolus</i> L., Orchidaceae).....	117
1- Contexte de l'étude	117
2- Principaux résultats et interprétations	121
II- Impact de différents modes de gestion forestière sur le maintien des populations d'Astragale queue de renard (<i>Astragalus alopecurus</i> Pallas, Fabaceae)	126
1- Contexte de l'étude	127
2- Principaux résultats et interprétations	135

CHAPITRE 5 - Relations entre démographie, génétique et performances reproductives sur la viabilité de populations

141

Relations entre démographie, génétique et performances reproductives sur la viabilité des populations de Dracocéphale d'Autriche (<i>Dracocephalum austriacum</i> L., Lamiaceae)	149
1- Contexte de l'étude	149
2- Résultats et interprétations	151

CHAPITRE 6 - Synthèse

159

I- Au niveau de la biologie de la conservation.....	161
1- Les limites rencontrées.....	161
2- Développements en cours et alternatives	168
II- En termes de conservation appliquée	178
1- Stratégie d'échantillonnage et populations structurées	178
2- Implication du public dans la conservation et éducation	183

CONCLUSION

185

Vers une dynamique de la population des acteurs de la conservation de la flore	187
--	-----

BIBLIOGRAPHIE.....

191

ANNEXES

213

Liste des annexes

ANNEXE 1

Conservation unit status inferred with inter-specific crosses and aflu on the threatened *potentilla delphinensis* and morphologically similar sympatric relatives.

Florence Nicolè, Florence Tellier, Agnès Vivat et Irène Till-Bottraud.

Manuscrit en préparation pour Conservation Genetics

ANNEXE 2

Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: Longevity, stability and persistence.

Florence Nicolè, Emilia Brzosko et Irène Till-Bottraud.

Journal of Ecology, 2005, vol. 93, pp. 716-726

ANNEXE 3

Effects of silvicultural practices on the viability of an endangered plant: the study case of *Astragalus alopecurus* Pallas (Fabaceae) in the Southern French Alps.

Manuscrit en préparation.

ANNEXE 4

Notice du logiciel AsterX

Introduction générale et objectifs de la thèse

Trois grands mouvements philosophiques successifs ont construit progressivement notre perception actuelle de la conservation de la nature. Vers la fin du XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème} siècle, au travers des écrits de Jean-Jacques Rousseau, Henry David Thoreau et John Muir, la nature prend une valeur romantique et sacrée. Dans la première moitié du XX^{ème} siècle, le forestier Gifford Pinchot fonde le mouvement conservationniste aux Etats-Unis, véhiculant une philosophie utilitariste de la nature. Pour lui, les forêts n'ont pas à être conservées pour leur beauté ou pour protéger l'habitat naturel des animaux mais constituent une ressource indispensable pour les humains. En ce sens, l'exploitation des ressources forestières doit être raisonnée et gérée de façon scientifique pour satisfaire aux besoins de tous sur le long terme. A la même époque, sous l'influence de la science écologique, Aldo Leopold introduit une valeur évolutive et écologique à la préservation du fragile équilibre de la nature. Pour lui, la nature n'est plus une simple somme de parties, mais un système intégré de processus et de composants interdépendants. La gestion de la nature devient étroitement liée à l'écologie scientifique. Avec l'industrialisation croissante, les pollutions, l'avènement de l'énergie nucléaire, le gaspillage des ressources naturelles et la croissance exponentielle des populations humaines, les politiques, les médias et le grand public prennent de plus en plus conscience des menaces qui pèsent sur la planète. Les mouvements écologistes de protection de la nature (l'écologisme) apparaissent.

La biologie de la conservation est la réponse des scientifiques à la vague d'extinction du vivant. Michael Soulé est un des scientifiques les plus influents pour le développement de la biologie de la conservation comme discipline scientifique. Soulé défend la nécessité de conserver les espèces menacées mais aussi les aspects fonctionnels et structuraux des écosystèmes. Dans la lignée de Soulé, de nombreux travaux vont alors construire un corpus théorique et prédictif à la biologie de la conservation qui devient une discipline scientifique à part entière. Les objectifs de la discipline sont de préserver les gènes, les espèces et les écosystèmes, et d'assurer la pérennité des processus évolutifs qui génèrent cette diversité biologique. Pour cela, elle cherche à comprendre les causes de la perte actuelle de biodiversité, à mesurer l'impact des activités humaines, à préserver la biodiversité en gérant les ressources biologiques de manière optimale et durable.

Dans ce cadre, Gilpin et Soulé en 1986 définissent l' « analyse de vulnérabilité de population » (le terme ne s'est jamais vraiment répandu et a été supplanté par « analyse de viabilité de population »). C'est un concept heuristique qui permet d'examiner l'ensemble des forces qui affectent la viabilité d'une population et qui interagissent pour la mener à l'extinction. L'illustration de ce concept est la spirale d'extinction.

De ces forces, il faut différencier les causes déterministes des causes stochastiques. Les causes déterministes d'extinction sont constituées de quatre grandes catégories de menaces qui pèsent sur les espèces et qui sont liées aux activités humaines:

- la disparition et la dégradation des habitats,
- la surexploitation et la prédation par l'homme,
- les invasions biologiques,
- les extinctions en chaînes (le fait qu'une espèce disparaisse entraîne la disparition d'autres espèces).

Les activités humaines ont pour conséquences de réduire et de diviser une aire naturelle continue en fragments plus petits, séparés dans l'espace et plus ou moins isolés. On parle de fragmentation des habitats et des populations. La taille et l'isolement des fragments d'habitat influence le degré de rareté d'une espèce. La réduction de l'habitat implique une diminution de la surface que les populations peuvent occuper et des ressources disponibles, et entraîne une diminution des effectifs. Ainsi la fragmentation a amené au paradigme des petites populations (Caughley, 1994). Ces petites populations présentent plus de risques de s'éteindre que les grandes car le hasard intervient au travers des causes stochastiques d'extinction (stochasticité = phénomène aléatoire). Ces phénomènes aléatoires peuvent être environnementaux, démographiques ou génétiques. Les analyses de vulnérabilité/viabilité de populations ont fourni un cadre pour comprendre comment les événements et les processus stochastiques affectaient les risques d'extinction. Peu de scientifiques remettent en cause le rôle des phénomènes aléatoires génétiques, démographiques, environnementaux et les catastrophes sur les processus d'extinction. Cependant, le rôle relatif de chaque processus est toujours débattu (Lande, 1988 et Frankham, 1998, 2003).

Une caractéristique de la biologie de la conservation est qu'elle ne se limite pas au développement d'un corpus théorique pluridisciplinaire.

C'est une discipline d'action dont les objectifs sont:

- d'utiliser les principes scientifiques pour identifier de manière tangible les problèmes et leurs solutions,
- d'établir la base scientifique d'une éthique de la conservation,
- de faire le lien entre la science et la gestion,
- d'assurer la communication de l'information.

Les scientifiques doivent interagir avec les différents acteurs de la conservation, des décisionnels aux gestionnaires. C'est donc une discipline scientifique qui présente à la fois un aspect théorique, un aspect appliqué et un aspect méthodologique. Ma thèse avait pour objectif d'avancer sur les trois fronts et de montrer l'interrelation nécessaire entre le développement du corpus théorique préexistant en biologie de la conservation et l'utilisation de l'information scientifique dans la pratique.

D'après le livre rouge des espèces en danger de l'UICN (Anonyme, 2004), à peine 4% de la flore mondiale aurait été décrite et le statut de conservation de seulement 4% de ces espèces aurait été évalué. Parmi elles, 70% sont considérées comme menacées (contre respectivement 23% et 57% pour les Mammifères et les Invertébrés). Ce manque d'intérêt pour les plantes est lié au fait que l'homme a tendance à s'identifier plus facilement aux Mammifères qu'aux végétaux. De plus, la flore est composée d'un nombre considérable d'espèces, qu'il est difficile d'étudier dans sa globalité. Cependant, certaines espèces de plantes sont mieux étudiées que d'autres, tels les Gymnospermes (conservation utilitariste pour l'exploitation du bois) ou les Orchidées (valeur esthétique et conception romantique de la conservation). Les conséquences de ce manque d'intérêt global se ressentent dans les études théoriques de biologie de la conservation qui sont souvent établies sur des modèles animaux, les modèles sur les plantes devant s'adapter à ce cadre théorique. C'est le cas des études démographiques. Les premiers modèles matriciels structuraient les populations en âge, ce qui restreignait leur application à un nombre limité d'espèces pour lesquelles l'âge des individus était estimable. C'est plus tardivement que les modèles ont pu être appliqués aux plantes en structurant les populations en état (Lefkowitz, 1965, Caswell et Werner, 1978). Cependant, par manque d'un cadre théorique adapté, les études de qualité sur la viabilité des populations de plantes menacées étaient encore peu communes mondialement en 2000, comme le souligne Menges (2000) dans une revue bibliographique. Depuis, il semble que la tendance ait été à la hausse (Oostermeijer et al., 2003), malgré les critiques qui ont porté un coup à l'emploi des modèles démographiques (Beissinger et Westphal, 1998, Beissinger, 2002, Burgman et Possingham,

2000, Coulson et al., 2001, Reed et al., 2002). En France, le retard est encore plus important car les aspects démographiques n'ont commencé à être étudiés que tardivement, dans les années 80. Jusqu'alors, sur la flore, les approches phytosociologiques dominaient le paysage scientifique français. Actuellement, les études scientifiques sur la dynamique des plantes menacées sont ponctuelles et discontinues (2-4 ans), réalisées dans le cadre d'une thèse ou d'un contrat, et elles ne peuvent être poursuivies faute de moyens ou de disponibilité suffisante des personnels scientifiques permanents (voir par exemple pour *Eryngium alpinum* Chérel et Lavagne 1982, Mineau et al. 1992). A contrario, d'autres études scientifiques (Gaudeul, 2002, Fréville, 2000) arrivent à maintenir des suivis démographiques sur de nombreuses années. Ces études approfondies permettent de formuler des recommandations en terme de conservation, mais elles apportent peu d'information en terme de méthodologies pragmatiques, applicables par les gestionnaires.

Des études démographiques sérieuses sont souvent nécessaires pour identifier les facteurs clefs de la dynamique d'une espèce, et les analyses de viabilité de population sont devenues un outil indispensable pour estimer la persistance d'une espèce (Beissinger, 2002). Cependant, les limites à l'application des méthodes de dynamique de populations aux espèces végétales existent sur la dormance (Kéry et Gregg, 2003, Shefferson et al., 2001), la banque de graines (Ralls, 2002), la définition d'un individu (Harper, 1977), l'estimation de la migration (Ouborg et Erikson, 2004) et la longévité (Lande, 2002). Des efforts doivent être faits pour développer le corpus théorique de la biologie de la conservation dans ce sens et réinventer, le cas échéant, de nouvelles méthodologies.

Une conséquence du manque d'évaluation de la vulnérabilité de la flore et du défaut de cadre théorique et méthodologique est que les organismes de gestion des espaces naturels sont désemparés face à l'ampleur de la tâche. En France, on constate que le statut de plante menacée n'est ni la conséquence ni le moteur d'études approfondies de viabilité, car ni les gestionnaires ni les scientifiques ne peuvent seuls étudier les nombreuses espèces menacées. Les organismes de gestion des espaces naturels sont confrontés à l'accroissement du nombre d'espèces de plantes menacées et à la difficulté de déterminer des priorités, des objectifs clairs et des expérimentations adaptées à une problématique donnée.

Malgré la demande croissante d'un soutien scientifique par les espaces protégés et les développements importants de la biologie de la conservation en France ces dernières années, il semble que la concertation entre les différents partenaires soit encore insuffisante. Le lien entre science et gestion doit être renforcé en assurant une meilleure communication entre des

partenaires dont les objectifs et les impératifs sont très différents. Il est donc important de confronter les réalités de chacun et d'identifier ce que chacun peut apporter à l'autre.

Comprendre mieux pour agir mieux est une stratégie efficace car elle génère une économie d'efforts et de moyens. C'est ce que nous nous sommes proposé de mettre en œuvre en alliant théorie et pratique à l'échelle des populations de plantes alpines.

D'une part, nous avons porté une réflexion théorique et méthodologique sur l'estimation de la vulnérabilité des plantes menacées. A l'aide d'exemples concrets de la flore des Alpes, Françaises, nous présentons l'application de trois approches classiquement utilisées en biologie de la conservation : l'étude de la diversité génétique, l'étude des performances reproductives et du système de reproduction et l'étude de la dynamique de populations. D'autre part, le but appliqué de cette étude était d'apporter aux organismes travaillant sur la conservation de la flore une aide méthodologique applicable sur le terrain.

Pour cela, nous avons choisi 7 espèces menacées avec l'aide de nos partenaires du CBNA (tableau 1), Agnès Vivat et Laurent Vinciguerra sur plusieurs critères :

- le caractère menacé de l'espèce (listes rouges et conventions).
- une revue bibliographique sur l'espèce : existence de données sur la répartition actuelle de l'espèce dans les Alpes, localisation des populations, données écologiques. Ce sont des informations précieuses parce qu'elles informent sur la rareté d'une espèce et le degré de menaces qui pèsent sur les populations. Elles fournissent un cadre solide pour la mise en place d'expérimentations appropriées. Le fait de disposer de ces données au début d'une étude représente un gain de temps considérable.
- un suivi démographique individu-centré existant depuis 2 ou 3 ans. L'objectif était de disposer à la fin de la thèse de données de suivi sur au moins 5 ans par espèce. En effet, des suivis démographiques sur le long terme sont nécessaires pour avoir une bonne estimation des paramètres démographiques, et elles permettent d'intégrer la variabilité temporelle (Menges, 2000).
- l'accessibilité des populations. Le temps et les difficultés pour accéder aux populations dans les massifs alpins peuvent représenter une limite pour la mise en place et le suivi d'études. Dans la mesure du possible, les populations étudiées ont été choisies de manière à minimiser le temps et les difficultés d'accès.
- la phénologie florale. Nous avons choisi des espèces permettant d'avoir une gamme de phénologies florales étalées de mai à août. L'intérêt était de rendre possible l'étude de plusieurs espèces par une seule personne.

- le type de cycle de vie. La gamme de cycle de vie comprend une annuelle, une monocarpique pérenne et des longévives à durée de vie moyenne et à durée de vie longue.

Le tableau 1 liste les espèces choisies et les travaux effectués pour chaque espèce pendant la thèse. Le code couleur est le même pour l'ensemble du document : bleu pour les études génétiques, vert pour l'étude du système de reproduction et rose pour les études démographiques. La figure 1 indique la localisation des sites d'études et le type d'habitat de ces espèces.

Tous les résultats ne seront pas présentés dans la suite de ce document. Dans le cas d'*Eryngium alpinum* et de *Saxifraga mutata*, 5 ans de suivis démographiques ne sont pas suffisants pour modéliser correctement leur dynamique. Dans plusieurs cas, les croisements contrôlés ont été effectués la première année et n'ont pas été reconduits, soit parce que les protocoles étaient difficilement applicables à l'espèce, soit parce que les résultats semblaient peu fiables. Par manque de temps, l'observation des pollinisateurs a souvent été limitée en durée et constitue uniquement une information à titre indicatif sur la reproduction de chaque espèce.

Du fait des objectifs à la fois théoriques et appliqués de ce travail, j'ai tenu à écrire un document qui intéresse l'ensemble des partenaires qui oeuvrent à la préservation de la flore. Le document s'organise autour de six chapitres, pouvant être lu indépendamment.

Le premier chapitre explore tout d'abord le passé pour mieux comprendre le présent. Les fondements de l'écologie, de l'écologisme et de l'écologie politique sont présentés de façon à mieux comprendre l'origine et les missions de la biologie de la conservation.

Pour les chapitres 2 à 5, une introduction succincte présente quelques concepts scientifiques clefs. Le corps des chapitres explore ces concepts au travers des résultats obtenus sur les espèces. J'ai tenu à rappeler le contexte et les personnes impliquées pour chaque étude spécifique, au début de chaque partie. Au sein de chaque partie, les méthodologies sont exposées et les principaux résultats sont discutés. Les parties faisant l'objet d'un manuscrit scientifique sont moins détaillées mais présentent l'essentiel des résultats (le lecteur pourra trouver dans les manuscrits scientifiques, regroupés en annexes, des détails sur ces études). Au fil de ces chapitres, les encadrés s'adressent à un public plus large que les seuls chercheurs et ont pour objectif de faciliter la compréhension du document.

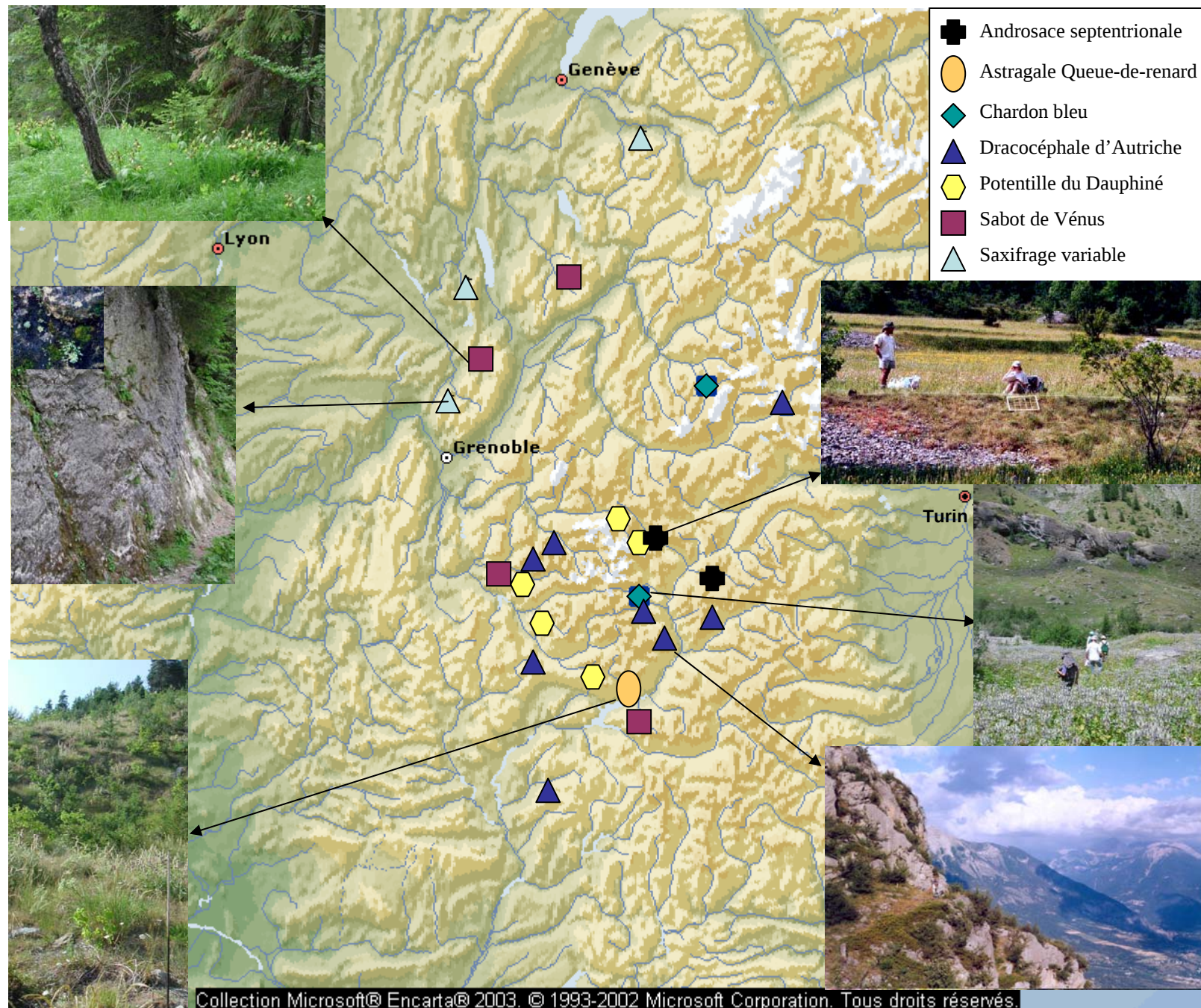
L'intérêt de la génétique et des outils moléculaires pour la préservation de plantes menacées fait l'objet du deuxième chapitre. A l'aide de marqueurs moléculaires AFLP et de croisements

Tableau 1: Caractéristiques des espèces choisies et bilan des travaux effectués pour chaque espèce pendant la thèse. (NT : Near Threatened, quasi-menacée ; V : Vulnérable ; R : rare)

							
Nom vernaculaire	Androsace septentrionale	Astragale queue de renard	Chardon bleu	Dracocéphale d’Autriche	Sabot de Vénus	Potentille du Dauphiné	Saxifrage variable
Nom latin	<i>Androsace septentrionalis</i> L.	<i>Astragalus alopecurus</i> Pallas	<i>Eryngium alpinum</i> L.	<i>Dracocephalum austriacum</i> L.	<i>Cypripedium calceolus</i> L.	<i>Potentilla delphinensis</i> Gren. et Godron	<i>Saxifraga mutata</i> L.
Famille	Primulaceae	Fabaceae	Apiaceae	Lamiaceae	Orchidaceae	Rosaceae	Saxifragaceae
Cycle de vie	(Bis-)annuelle	Pérenne moyenne	Pérenne longévive	Pérenne moyenne	Pérenne longévive	Pérenne moyenne	Monocarpique pérenne
Etat des suivis en 2001 au début de la thèse	3 ans sur 10 quadrats de 50x50cm dans 1 population	3 ans sur 5 placettes de 4x5 m	2 ans sur 3 quadrats x3 zones x2 sites	3 ans sur 2 à 4 quadrats dans 8 populations	11 ans sur 3 populations polonaises	-	3 ans sur 1 population
Localisation	Chirouzas (Hautes-Alpes)	Selette / Pré Martin (Hautes-Alpes)	Pralognan-la-Vanoise (Savoie) et le vallon du Fourne (Hautes-Alpes)	Savoie, Isère, Hautes-Alpes, Alpes de Haute Provence	Parc National de Bierbza, Pologne		Col de la Charmette
Floraison	mi Mai à mi Juillet	Juillet	Juillet	Juin	Début juin		Août
Fructification	Juin à fin août	Fin août début septembre	Fin août début septembre	Mi - fin juillet	Septembre		Septembre
Protection	Liste régionale Provence-Alpes-Côte-d’Azur	Liste nationale. Annexe I de la convention de Berne et Annexes II et IV de la Directive Habitats	Liste nationale. Annexe I de la convention de Berne et aux Annexes II et IV de la Directive Habitats.	Liste nationale. Annexe I de la convention de Berne et Annexes II et IV de la Directive Habitats	Liste nationale. Annexe I de la convention de Berne et Annexes II et IV de la Directive Habitats	Liste nationale. Annexe I de la convention de Berne et Annexes II et IV de la Directive Habitats. Annexe II de la Convention de Washington	Liste régionale Provence-Alpes-Côte d’Azur
Cotation IUCN	Monde : NT proposée pour la France : V	Monde : NT proposée pour la France : V	Monde : V proposée pour la France : V	Monde : NT proposée pour la France : V	Monde : V proposée pour la France : V	Monde : V proposée pour la France : V	Monde : R proposée pour la France : V
Partenaires	PN Ecrins	PN Ecrins / ONF	PN Vanoise – PN Ecrins- ONF	PN Ecrins - PN Vanoise – PR Queyras	PR Bauges – PR Chartreuse – PN Ecrins	PN Ecrins	ONF

TRAVAUX EFFECTUES DURANT LA THESE	DEMOGRAPHIE SPATIALISEE	Bilan des suivis démographiques en 2004	5-3 ans sur 6 pops	6 ans sur 5 placettes	6 ans sur les 2 sites	6 ans sur 8 pops	13 ans sur les 3 pops polonaises, 2-3 ans sur 8 pops françaises		6-2 ans sur 3 pops
		Expérimentations de germination <i>in situ</i>							
		Estimation de la banque de graines du sol							
		Estimation de la fécondité							
	SYSTEME DE REPRODUCTION	Etude de la dispersion du pollen par marquage fluorescent							
		Croisements contrôlées							
		Observation des pollinisateurs							
	GENE TIQUE	Etude de la diversité génétique	Mises au point			Technique des AFLP	Echec de la mise au point des AFLP	Technique des AFLP	
Localisation dans le document			Chapitre 3 partie I	Chapitre 4 partie II Annexe 3	-	Chapitre 2 partie II Chapitre 5	Chapitre 3 partie II Chapitre 4 partie I Annexe 2	Chapitre 2 partie I Annexe 1	-

Figure 1: Localisation des sites étudiés et habitat des différentes espèces.



interspécifiques, nous mettons en évidence que la Potentille du Dauphiné est une véritable espèce biologique et constitue donc une unité de conservation fiable. Nous mettons également en évidence l'existence de taxons cryptiques, morphologiquement similaires mais très différenciés génétiquement (Chapitre 2 partie I et Annexe 1). Dans un deuxième temps, des marqueurs moléculaires AFLP sont utilisés pour étudier la diversité génétique intraspécifique du Dracocéphale d'Autriche et envisager le renforcement de petites populations. (Chapitre 2 partie II).

Dans le chapitre 3, deux exemples illustrent que les performances reproductives et le système reproducteur sont des indicateurs de la viabilité des populations. Un premier exemple montre que les performances reproductives constituent des traits biologiques essentiels pour mesurer la réponse de l'espèce annuelle à bisannuelle *Androsace Septentrionale*, aux différentes perturbations anthropiques (Chapitre 3 partie I). Le deuxième exemple présente l'étude du système de reproduction du Sabot de Vénus dont le taux de fructification *in natura* est très faible. Cette orchidée présente une interaction très spécifique avec son pollinisateur et nous avons cherché à savoir si la relation mutualiste plante-pollinisateur était menacée (Chapitre 3 partie II).

Les modèles matriciels en population structurée et les analyses de viabilité de populations font l'objet du chapitre 4 au travers de l'exemple de deux espèces. La première, le Sabot de Vénus, est caractérisée par sa longévité et par un cycle de vie complexe, difficile à modéliser. La deuxième, l'*Astragale Queue-de-renard*, présente une dynamique très liée à la banque de graines du sol. En réponse au constat d'une extinction massive et rapide du Sabot de Vénus, nous avons modélisé le cycle de vie complexe de cette orchidée pour tenter de mieux comprendre le fonctionnement de l'espèce et les causes de son déclin à l'échelle mondiale (Chapitre 4 partie I, Annexe 2). Dans le cas de l'*Astragale Queue-de-renard*, nous avons utilisé les modèles matriciels de populations pour étudier l'impact de la coupe franche et de la scarification mécanique du sol sur le maintien des populations (Chapitre 4 partie II, Annexe 3).

Dans le chapitre 5, les aspects génétiques, démographiques et reproductifs ont été conjointement étudiés sur le Dracocéphale d'Autriche pour tenter de mieux comprendre les causes de sa vulnérabilité.

Le chapitre 6 présente des éléments fédérateurs entre les différentes études présentées dans les chapitres précédents, aussi bien en termes de développement du corpus théorique de la biologie de la conservation qu'en termes de conservation appliquée.

CHAPITRE 1

L'Homme, la Nature et la Science

I- Fondements historiques de l'écologie scientifique

(Sources : The European origins of scientific ecology (1800-1901), vol.2, Pascal Acot, Editions des archives contemporaines Gordon and Breach publishers, 1998 ; Dictionnaire de l'écologie Encyclopaedia universalis, Albin Michel, Paris, 1999 ; La biodiversité, Christian Levêque, Presse universitaire de France, Paris, 1997 ; Petit atlas des espèces menacées, Yves Sciama, Petite encyclopédie Larousse, 2003 ; L'écologie, une science de l'environnement, Patrick Blandin, dans Proceedings du Symposium International sur les Sciences de l'Environnement, ed INRST, Tunis, 1991 ; Ecocide – Une brève histoire de l'extinction en masse des espèces, Franz J. Broschimmer, L'Aventurine, Paris, 2002).

L'écologie en tant que science a préexisté à la création du terme par Haeckel en 1866. Dès le IV^{ème} siècle avant JC, Théophraste et Pline ont enquêté sur les rapports des êtres vivants à leur environnement, n'omettant pas le rôle spécifique de l'homme dans les équations de la nature.

Très tôt se sont forgées des cultures différentes en fonctions des relations de l'Homme à la Nature. Dans de nombreuses sociétés humaines, l'humanité était considérée comme partie intégrante de la nature. Les communautés rurales de tradition panthéiste (doctrine qui divinise la nature, qui se rencontre encore de nos jours en Amérique centrale et en Inde par exemple) situaient l'homme comme un simple élément du milieu naturel. Les savoirs résultant d'une longue coévolution des sociétés et de leur milieu étaient hérités de génération en génération.

Depuis des millénaires, la pensée chinoise identifie la nature comme source de toute sagesse et cherche à la comprendre en y insérant l'homme comme un élément de ses processus.

Dans le monde occidental, les religions judéo-chrétiennes ont posé les bases d'une toute autre perception des relations Homme-Nature, une perception anthropocentrée qui a perduré jusqu'à nos jours en Occident. La représentation est celle d'une Nature au service de l'Homme, une Nature qui n'existe que pour pourvoir aux besoins de l'Homme. Dieu dit aux hommes "la crainte et l'effroi que vous inspirerez s'imposeront à tous les animaux de la terre et à tous les oiseaux des cieux. Tous ceux dont fourmille le sol et tous les poissons de la mer, il en sera livré à votre main. Tout ce qui remue et qui vit vous servira de nourriture." (Genèse, IX, 2-3). Ainsi, l'Homme occidental doit apprendre à maîtriser la Nature pour en exploiter les ressources et là se situent les origines des sciences de la nature.

Encadré 1-1: La démonstration linnéenne de l'origine des espèces.

Pour Linne, à l'origine du Monde, l'ensemble des espèces existait mais un seul exemplaire de chaque espèce et de chaque sexe avait été créé. Ces espèces étaient concentrées sur une seule île (le paradis terrestre). Cette île s'est dilatée et la surface terrestre habitable s'est accrue. Linne démontre qu'une seule plante peut s'être répandue et avoir recouvert la surface de la terre ferme à partir d'un unique lieu de création. Voici quelques extraits des démonstrations du modèle linnéen.

« La saine raison semble démontrer avec une grande clarté qu'au commencement, il y a eu création d'un seul individu pour les Hermaphrodites et d'un seul couple pour le reste des vivants »

« En quoi était-il nécessaire de créer plusieurs là où, par un petit nombre, un seul couple ou un seul individu, la même fin pouvait être obtenue »

« Voici ce qu'il m'importe de proclamer : j'ai la ferme conviction de ne pas m'éloigner beaucoup de la vérité si je dis que la totalité de la Terre Ferme, dans l'enfance de monde, a été submergée par les eaux et recouverte par le vaste Océan, sauf une seule île dans cette mer immense. C'est sur cette île qu'ont habité tous les animaux, dans de favorables conditions et qu'y ont germé, dans l'abondance, les végétaux »

« Sur les plus hautes montagnes de calcaire près de Bohus il y a d'innombrables Coquilles de bivalves. (...) Déjà tous savent que la mer et non la terre ferme est l'élément de ces coquillages. Personne n'ignore que les Bivalves ou les Conques résident tous à une certaine distance du rivage et non pas dans les profondeurs de la mer. Qui n'a pas vu la mer rejeter sur le rivage parmi ses immondices des enveloppes de Mollusques morts ? »

« Par l'examen oculaire lui-même, il apparaît que la Terre augmente chaque année et que le Continent dilate ses limites »

(note : En Scandinavie, le sol, qui s'était enfoncé sous la pression d'une grande masse glaciaire développée au quaternaire, se relève lentement depuis la disparition des glaces. Ce phénomène, appelé " isostasie ", explique les observations de Linne du XVIIIème siècle. En effet, la surface des petites îles s'accroît de quelques mètres carrés par an et le littoral suédois se soulève.)

« Supposons une plante d'une durée d'un an munie d'une seule fleur et de deux graines seulement : la première année elle donnerait deux fœtus, la seconde, quatre, la troisième huit et au bout de vingt ans, il existerait 91296 individus. Que doit-on dire de ce qui a pu s'accomplir en l'espace de six millénaires ? Mais on ne trouve pas de plante qui se multiplie si peu. En effet, chacune est munie de plusieurs semences comme on l'a dit plus haut. »

« Ici, il faut en l'attribuant à la providence admirable du Créateur, réfléchir à la force et à l'efficacité de l'Air qui en automne surtout ébranle nos maisons, secoue les arbres de sorte que les feuilles s'envolent comme des flocons de neige ; mais en même temps, l'Air balaie la surface de la Terre, soulève les semences qui glissent et les porte avec lui à travers les airs dans les régions éloignées où elles se déposent et germent. »

Linne, l'équilibre de la nature, discours sur l'accroissement de la terre habitable. Textes traduits par Bernard Jasmin, introduits et annotés par Camille Limoges. Librairie philosophique J. Vrin, Paris, 1972. L'histoire des sciences - textes et études.

Dès le XVIème siècle, les premiers naturalistes voyageurs partent en quête de la diversité des animaux et des végétaux, à la recherche de nouvelles espèces à appréhender, à domestiquer... Pendant longtemps, l'Homme s'attachera à étudier les milieux vierges de son emprise, dans le but de les dominer. De ces grandes campagnes d'exploration à travers le monde a émergé la nécessité d'établir une classification du vivant, permettant de regrouper les éléments semblables (par analogie) et de les nommer. En 1758, le suédois Karl Von Linne donne un code à la nature, une première formulation théorique d'ensemble (économie de la nature, « *Oeconomia Naturae* »). Il crée un système rigoureux et universel pour nommer et inventorier les organismes, en genres et en espèces. Ce système binomial, remis en cause récemment pour son artificialité, reste encore cependant le système de référence. Dans le contexte de l'époque, son modèle cristallise le mythe du paradis terrestre (Encadré 1-1). Linne a une vision fixiste des espèces: une espèce est un type stable qui ne change pas dans le temps; il n'y a pas de notion d'origine commune des espèces (personne n'envisage encore de relations de parenté entre espèces) ou de notion d'extinction d'une espèce.

Le XIXème siècle est marqué par la mainmise des européens sur le monde, suite aux grands voyages dont les vocations sont à la fois l'expansion coloniale, le développement du commerce maritime et les explorations naturalistes (Banks, Bougainville, Lapérouse, voir « La cannelle et le panda – Les grands naturalistes explorateurs autour du monde », Jean-Marie Pelt, Fayard, 1999). Mais surtout, c'est à cette époque qu'une temporalité va être intégrée aux sciences du vivant au travers de la philosophie des lumières et de la théorie de l'évolution (Lamarck, Darwin et Wallace). Ce sera aussi l'intégration des sciences physiques et chimiques aux sciences du vivant, vers des approches plus globales.

C'est au travers de son expédition aux Amériques, que l'explorateur allemand Humboldt, associé au botaniste Bonpland, initie une démarche réellement écologique qui sera retranscrite dans sa géographie des plantes (1805). Il utilise le modèle de la montagne (Cordillère des Andes) pour mettre en évidence des paramètres explicatifs de la présence ou de l'absence de groupements d'espèces (événements géologiques, histoire des hommes, exposition, température, luminosité, etc...). Humboldt est à la base de la biogéographie même s'il conserve une vision très fixiste et imprégnée d'une sensibilité esthétique, inspirée par la Naturalphilosophie de Goethe. Cependant, il introduit les notions de relation

d'interdépendance et d'équilibres locaux et ponctuels, et replace la répartition des espèces dans un contexte historique.

A la suite des travaux de Humboldt, deux grands courants de pensées se dessinent dans le domaine de l'étude des plantes, l'un développé en Europe et l'autre développé dans les pays anglophones.

En Europe, Grisebach en 1838 développe la notion de « formation végétale » qui sera jugée trop vaste et indéfinie par Braun-Blanquet pour répondre à la nécessité de classification des groupements végétaux. Braun-Blanquet crée alors la notion d'association végétale, groupement végétal plus ou moins stable, en équilibre avec le milieu ambiant et caractérisé par sa composition floristique. La notion de physionomie est remplacée par l'idée que la singularité d'une espèce ou sa co-présence avec d'autres constitue un indice de condition du milieu. La phytosociologie est née et va permettre l'essor de la cartographie à des échelles plus globales (écosystèmes). Utilisée jusqu'à nos jours (voir plus loin bases de données CORINE Biotopes et Natura 2000), la phytosociologie a aussi fortement influencé le paysage écologique français, au dépend des approches de dynamique des populations développées dans les pays anglophones.

Parallèlement, au XIXème siècle, les anglophones s'intéressent en effet à la dynamique des groupements végétaux plutôt qu'à leur description. Ils introduisent une temporalité propre à ces groupements, plus seulement limitée à l'histoire humaine ou aux temps géologiques. S'y associent les concepts de succession (séquence temporelle dans la végétation) vers 1899 et de climax. Les grandes prairies de l'ouest américain ou les dunes du lac Michigan (Clements) sont parmi les principaux sujets d'étude de ce courant de pensée.

C'est au milieu du XIXème siècle que la création simultanée de toutes les espèces est remise en cause et la théorie de la succession des formes par des déviations des formes antérieures émerge. Pour Lamarck, il y a complexification à partir de formes rudimentaires et les contraintes environnementales agissent sur les êtres par l'intermédiaire de leurs habitudes. En 1858, Darwin se base sur la lutte pour l'existence, évoquée quelques années plus tôt par De Candolle. Lyell, en 1832, pensait que l'existence d'une espèce dépendait de son milieu et des interactions entre espèces. Inspiré par Lyell, Darwin inclut dans la lutte pour la vie, une lutte intraspécifique, une lutte interspécifique et une lutte face aux facteurs environnementaux. Il part de plusieurs constats :

- la croissance géométrique limitée de la taille de population démontrée par le mathématicien Malthus,

- la variabilité des individus dans une population,
- la sélection des individus les plus adaptés comme moteur de l'évolution,
- et l'hérédité des variations (transmission aux générations suivantes) pour qu'il y ait évolution.

Pourtant, les mécanismes génétiques de l'hérédité sont encore inconnus. Mendel, en 1865, publie ses travaux à partir de croisements de pois et établit les lois de transmission des caractères. L'article, malgré sa portée et parce qu'écrit en Allemand est passé inaperçu. Ce sont des scientifiques essentiellement anglophones qui rendront publiques et approfondiront les lois de transmission des caractères génétiques de Mendel. En partie à cause des divergences d'opinion entre Lamarckiens et Darwiniens, la France et l'Allemagne s'intéresseront peu à la génétique, comparativement aux pays anglophones. Ce sont donc essentiellement des biométriciens, mathématiciens et biologistes américains ou anglais qui vont faire avancer l'étude de la génétique à grands pas.

Au travers de la théorie de l'évolution, des avancées de la génétique et de l'embryologie, la vision fixiste de l'église et le créationnisme sont totalement remis en cause.

Haeckel, qui a vulgarisé les travaux de Darwin en Allemagne, est le créateur du terme écologie (1866, du grec oikos, demeure et logos, science), c'est-à-dire l'étude des relations entre les organismes et leur milieu.

Le XIX^{ème} siècle a vu une expansion industrielle sans précédent et les premières inquiétudes naissent sur les destructions qu'elle engendre. On cherche alors à étudier les organismes en rapport avec le monde extérieur, c'est-à-dire l'environnement naturel et industriel. On tend vers une économie écologique qui permet de résoudre les problèmes d'exploitation (étude des ressources d'un lac, « The lake is a microcosm », Forbes, 1887). En 1877, Karl Möbius, qui travaille sur l'exploitation des huîtres, introduit le terme de biocénose (communautés d'êtres vivants). L'écologie devient multidisciplinaire, avec les travaux des chimistes comme Lavoisier et de Saussure sur le cycle de l'azote, ou de physiciens comme Fourier qui affirme que la température terrestre est due aux effets du rayonnement solaire transformé en rayonnement tellurique bloqué par l'atmosphère. En 1875, le géologue autrichien Suess propose le terme de « biosphère » pour définir la « couche de vie » qui caractérise la Terre au sein de l'atmosphère, de l'hydrosphère et de la lithosphère. Cette notion sera précisée dans les années 1920 par Vernadsky, qui décrira aussi les principes fondamentaux des grands cycles

biogéochimiques. Il soulignera aussi l'impact de la déforestation sur l'équilibre dynamique du CO₂ dans l'atmosphère, sans vraiment être entendu à cette époque.

En 1935, Tansley, botaniste britannique, crée le néologisme « écosystème » qui est composé de la biocénose (ensemble des organismes vivants) et du biotope (caractères physico-chimiques). Le concept sera popularisé par Odum dans « Fundamentals of ecology » en 1953. L'entre-deux-guerres verra l'émergence de l'écologie théorique, dont l'abstraction a longtemps été refusée par les naturalistes. Les mathématiciens se sont intéressés aux variations d'abondances des espèces à partir de nombreuses observations effectuées sur les pullulations (problèmes d'expansion des monocultures et développement de moyens de lutte biologique présentés par Charles Riley, sur le contrôle de cochenilles par des coccinelles dans des plantations d'agrumes) ou le déclin des espèces (observations de la disparition du bison).

Autour de la contradiction entre la surpopulation croissante et le constat que les ressources sont limitées, Pearl va développer le modèle de croissance logistique avec des courbes de survie (années 1920). Lotka et Volterra vont s'intéresser plus particulièrement à la dynamique des relations prédateurs-proies. A partir de 1930, Gause étudie expérimentalement la dynamique de populations de protozoaires pour tenter de vérifier la théorie mathématique de lutte pour la vie. Ces expérimentations permettront d'énoncer le principe d'exclusion : deux espèces qui vivent dans une même niche écologique ne peuvent coexister. Lack rendra célèbre ce principe dans les années 1940 en travaillant sur la régulation des populations naturelles et en développant l'exemple des pinsons de Darwin. Il montre qu'à partir d'une espèce ancestrale, il y a eu complexification à 13 espèces occupant des niches écologiques différentes (taille et forme du bec adapté à des régimes alimentaires différents et tailles de proie différentes). Des réflexions de Varley, Huxley et Mayr, il ressort que les modalités de divergence des espèces peuvent être géographiques, écologiques et/ou génétiques. Vers 1958, Hutchinson redéfinit la niche écologique comme un hyper volume à n dimensions, intégrant toutes les variables écologiques possibles. MacArthur permettra de nombreuses avancées dans la perception théorique de l'écologie au travers de la notion de niche évolutive, de la biogéographie insulaire (avec Wilson), du concept des stratégies biodémographies r et K...

De plus en plus, l'Homme est reconnu comme un facteur écologique majeur. Après la seconde guerre mondiale, l'avènement de l'énergie nucléaire, l'industrialisation et les pollutions, le gaspillage des ressources naturelles par les pays industrialisés et la croissance exponentielle de la démographie des pays du tiers-monde renforcent la nécessité d'étudier l'écologie humaine et pose la question du rôle de l'Homme sur la Terre. La diversité

culturelle des relations Homme-Nature est fortement menacée par la mondialisation des modèles culturels dominants : le modèle judéo-chrétien et la vision utilitariste de la nature.

L'hypothèse Gaïa développée par Lovelock et Margulis vers les années 1975 consiste à présenter la terre comme un organisme vivant, la Terre-mère, malade des hommes et de leurs activités. Cette hypothèse va engendrer une prise de conscience du grand public. Une philosophie issue de l'écologie et applicable aux sociétés humaines se développe : l'écologisme. L'écologie devient globale, sociale, économique et politique.

II- Ecologisme et écologie politique

(Sources : Dictionnaire de l'écologie Encyclopaedia universalis, Albin Michel, Paris, 1999 ; La biodiversité, Christian Levêque, Presse universitaire de France, Paris, 1997)

1- Prise de conscience et politique « verte »

La décennie de 1970 est caractérisée par un renversement de la conjoncture idéologique et culturelle. Tout ce qui constituait un idéal auparavant (industrialisation, urbanisation, consommation, croissance) est rejeté et une « conscience écologique » se développe. Quatre grands types de composantes s'unissent pour former le mouvement écologique : les associations de défense qui luttent contre les implantations industrielles et certains aménagements, les associations de protection de la nature qui militent pour le maintien d'un équilibre naturel et humain, les mouvements militants révolutionnaires d'une partie de la jeunesse et un certains nombres d'hommes issus de l'écologie scientifique.

Les courants de pensée inspirant l'écologisme moderne ont d'abord émergé en Allemagne, en Angleterre et aux Etats-Unis (encadré 1-2). Des groupements écologistes se créent, tel Greenpeace, fondé en 1971 à Vancouver (Canada). Le dépérissement des forêts en Allemagne dû aux pluies acides augmente de façon considérable l'importance des préoccupations écologiques. Le mouvement contestataire de mai 1968 en France est à l'origine du mouvement écologique français, rassemblé dans la lutte contre les centrales nucléaires.

En France, l'intérêt croissant de l'opinion publique pour la protection de la nature aboutit à la création de nombreux groupes, associations ou comités de défense de l'environnement. Cette masse imposante comprend des militants, des radios, et des rassemblements populaires mais reste globalement inorganisée. Une partie de ces militants va cependant se regrouper et se faire connaître au travers de la politique.

Encadré 1-2 : Métaphore de David BROWER, un des fondateurs du mouvement écologiste américain. Extrait de « Les dossiers de www.univers-nature.com », Prédateurs en France: un statut à haut risque !

“Prenons les six journées de la genèse comme image pour représenter ce qui, en fait, s’est passé en quatre milliards et demi d’années. Une journée équivaut donc à 660 millions d’années. Notre planète est née le lundi à zéro heure. Lundi, mardi et mercredi jusqu’à midi, la Terre se forme. La vie commence mercredi à midi et se développe dans toute sa beauté organique pendant les quatre jours suivants. Dimanche à quatre heures de l’après-midi seulement, les grands reptiles apparaissent. Cinq heures plus tard à neuf heures du soir, lorsque les séquoias sortent de terre, les grands reptiles disparaissent. L’homme n’apparaît qu’à minuit moins trois minutes dimanche soir. A un quart de seconde avant minuit, le Christ naît. A un quarantième de seconde avant minuit, commence la révolution industrielle. Il est maintenant minuit, dimanche soir, et nous sommes entourés de gens qui croient que ce qu’ils font depuis un quarantième de seconde peut continuer indéfiniment.”

La participation des écologistes à la vie politique suit en effet assez rapidement l'émergence des mouvements écologiques et va inciter les gouvernements à mettre en place des politiques pour la préservation de la biodiversité. Le parti vert allemand (Die Grünen) est né en Allemagne de l'Ouest du mouvement écologiste et pacifiste apparu à la fin des années 1970. Le terme Verts a d'ailleurs été créé par les verts allemands, lors de leur première participation à une élection nationale en 1980. En 1983, les Verts obtiennent leurs premiers sièges au Bundestag. En France, l'écologie politique remonte à 1974, avec la candidature du premier candidat écologiste, René Dumont, à l'élection présidentielle. Le mouvement écologiste participera ensuite à tous les scrutins et le parti politique « les Verts » sera créé en 1984. Aux Etats-Unis, le parti vert, créé en 1996, est une coalition des partis verts de chaque état. En 2001, les représentants des partis verts de 70 pays ont signé une charte commune, à Canberra, la Charte des Verts mondiaux. Ce document engage les signataires à mettre en œuvre six grands principes (sagesse écologique, justice sociale, démocratie participative, non-violence, développement durable et respect de la diversité) et à créer un partenariat mondial pour soutenir leur application.

2- Politique internationale et européenne

En 1971, l'écologie globale émerge avec le programme « Man and Biosphere » (MAB) lancé par l'UNESCO pour étudier les rapports entre l'Homme et la Nature et intégrer les activités humaines dans les actions de conservation. Il se traduira par la mise en place de Réserves de la Biodiversité.

Le terme biodiversité émerge dans les années 80 mais sera consacré lors de la conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement à Rio de Janeiro en 1992. La biodiversité se définit comme la diversité du vivant et se perçoit à trois échelles : diversité des écosystèmes, diversité des espèces et diversité génétique.

Lors de cette conférence, 153 pays ont signé la Convention sur la diversité biologique qui inclut différents volets : la Charte de la Terre, une déclaration sur la préservation des forêts, une convention sur les changements climatiques pour limiter l'effet de serre et un programme d'action pour le XXIème siècle (nommé Agenda 21) mettant en œuvre le développement durable.

Cette convention est entrée en vigueur en 1993 et la France l'a ratifiée en 1994. Elle a été préparée par le Programme des Nations Unies pour l'environnement, en relation avec les objectifs d'organisations non-gouvernementales internationales comme l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). L'objectif de l'UICN est d'évaluer le niveau de risque auquel sont soumises les espèces vivantes au moyen de critères rigoureux (évolution de l'effectif, évolution de la superficie de l'aire de répartition, degré de fragmentation des populations et de l'habitat ; tableau 1-1). Cependant, il existe une disparité entre groupes taxonomiques concernant le nombre d'espèces évaluées, ceci en faveur des groupes taxonomiques emblématiques et/ou à intérêt économique (figure 1-1). Les insectes, les plantes et les bactéries sont particulièrement peu évalués. L'UICN publie un « livre rouge des espèces menacées » qui est constamment réactualisé. Son bras armé, le WWF (World Wide Fund), créé en 1961, constitue actuellement la plus importante organisation internationale de défense de l'environnement.

La convention sur la diversité biologique devait renforcer des programmes internationaux antérieurs (convention Ramsar sur les zones humides, convention CITES de Washington sur le commerce international d'animaux et de végétaux menacés d'extinction) instituant la biodiversité comme un patrimoine commun de l'Humanité. Cependant, les divergences d'intérêt sont apparues entre les pays industrialisés, prônant le libre accès aux ressources biologiques, et les pays en développement, premiers détenteurs de cette diversité du vivant, ne pouvant financer seuls le prix de la conservation et s'opposant à la notion de patrimoine commun au profit de celle de patrimoine national. Ainsi, le texte final de la convention sur la diversité biologique intègre la souveraineté sur les ressources biologiques et l'engagement d'un transfert de technologies (en particulier le génie génétique). Il est explicitement reconnu que le développement économique et social ainsi que l'éradication de la pauvreté sont les priorités des pays en développement, mais qu'ils doivent se faire, dans la mesure du possible, dans une optique de développement durable.

A partir des années 80, le Costa Rica a basé avec succès son développement sur son patrimoine environnemental en développant l'écotourisme et en gérant la bioprospection (GEO n° 314, avril 2005). Cependant, du fait des enjeux économiques d'importance, cette politique est confrontée à la difficulté de fixer un cadre juridique à la propriété de la biodiversité et à la brevetabilité des espèces et des gènes. L'application de la Convention reste partielle même si elle a permis la prise de conscience générale de l'importance économique, culturelle et écologique de la biodiversité et la nécessité d'associer développement et préservation d'un environnement de qualité.

Tableau 1-1 : Catégories et critères IUCN

Les catégories UICN de menaces d'un taxon sont :

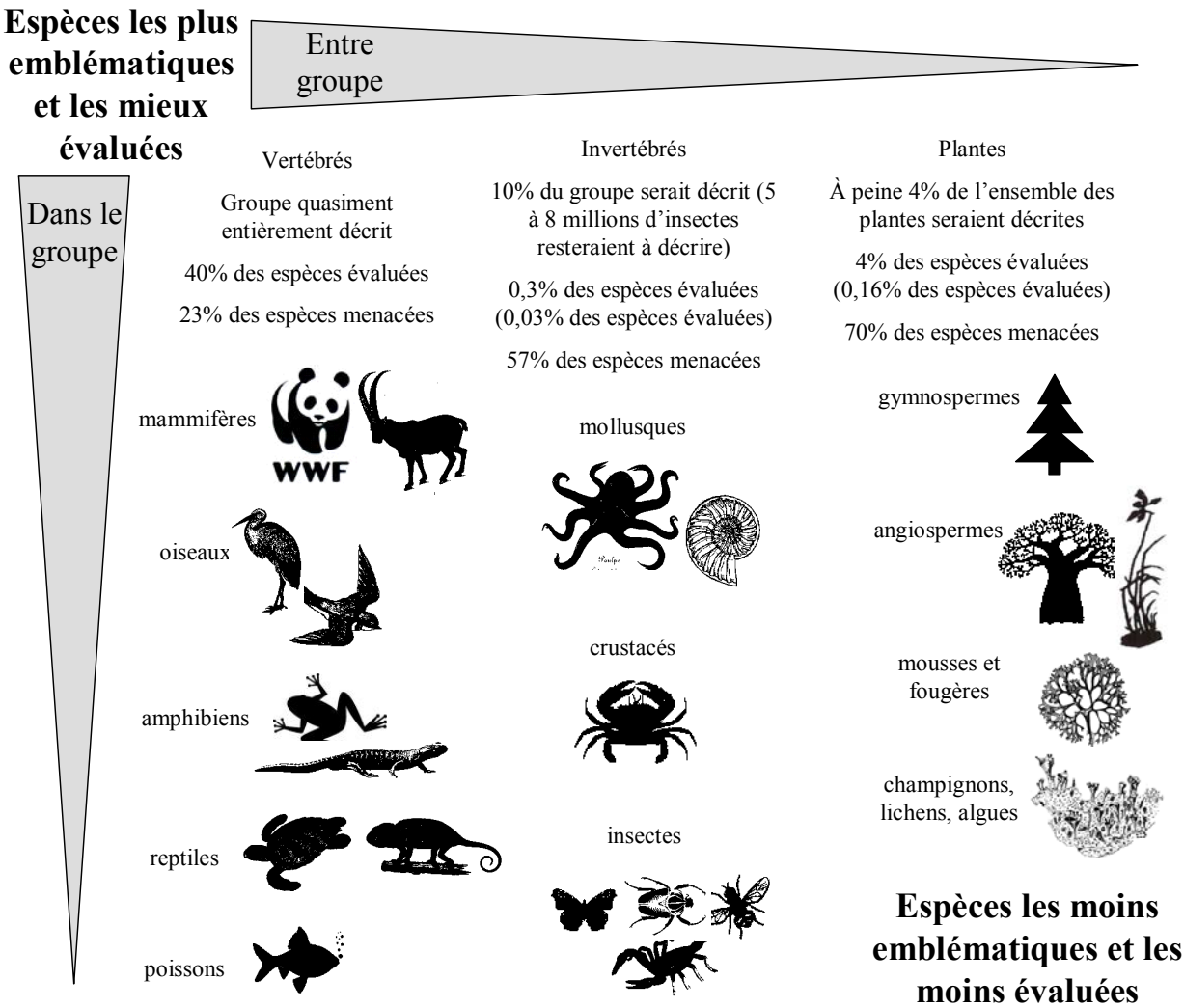
- **Disparu** : Un taxon est éteint quand il n'existe raisonnablement aucun doute que le dernier individu soit mort.
- **Disparu à l'état sauvage** : Un taxon est éteint à l'état sauvage s'il ne persiste qu'en culture, en captivité ou en populations naturalisées.
- **Etat critique, en danger ou vulnérable** : Un taxon appartient à l'une de ces trois catégories si les meilleures données disponibles remplissent l'un des critères correspondant à la catégorie :

Catégories de menaces d'un taxon	Définition	Réduction de la taille de population observée, estimée, inférée ou suspectée	Aire géographique	Nombre d'individus matures et sa réduction	Probabilité d'extinction dans le milieu naturel
➤ Etat critique	Le taxon présente un risque d'extinction extrêmement élevé dans son milieu naturel	$\geq 80\%$ en 10 ans ou en trois générations (1)	$< 100 \text{ km}^2$ en plusieurs zones fragmentées ou une localité unique	❖ < 250 + déclin estimé d'au moins 25% en trois ans ou une génération (2) ❖ < 50	$> 50\%$ en 10 ans ou trois générations (2)
➤ En danger	Le taxon présente un risque d'extinction très élevé dans son milieu naturel	$\geq 50\%$ en 10 ans ou en trois générations (1)	$< 5000 \text{ km}^2$ en plusieurs zones fragmentées ou répartie sur moins de 5 localités	❖ < 2500 + déclin estimé d'au moins 20% en cinq ans ou deux générations (2) ❖ < 250	$> 20\%$ en 20 ans ou cinq générations (2)
➤ Vulnérable	Le taxon présente un risque d'extinction élevé dans son milieu naturel	$\geq 30\%$ en 10 ans ou en trois générations (1)	$< 20000 \text{ km}^2$ en plusieurs zones fragmentées ou répartie sur moins de 10 localités	❖ < 10000 + déclin estimé d'au moins 10% en dix ans ou trois générations (2) ❖ < 1000 individus matures ou $< 20 \text{ km}^2$ ou moins de 5 localités	$> 10\%$ en 100 ans

- **Proche du danger** : un taxon est proche du danger si son évaluation au regard des critères UICN ne le place pas dans les catégories « état critique », « en danger » ou « vulnérable » mais qu'il en est très proche ou qu'il est fort probable qu'il le devienne dans un futur proche.
- **Peu concerné** : un taxon est peu concerné si son évaluation au regard des critères UICN ne le place pas dans les catégories « état critique », « en danger » ou « vulnérable ». Les taxons répandus et abondants sont dans cette catégorie.
- **Absence de données** : données disponibles inadéquates pour évaluer le statut de menaces du taxon avec les critères UICN.
- **Non évalué** : taxon non évalué avec les critères UICN.

(1) en 10 ans ou en trois générations, de celui qui est le plus long ; (2) en X ans ou en Y générations, de celui qui est le plus long, mais jamais plus de 100 ans dans le futur

Figure 1-1 : Echelle des organismes vivants évalués d’après les critères UICN (Anonyme, 2004). Le pourcentage des espèces évaluées est calculé sur le nombre d’espèces décrites et entre parenthèses sur le nombre total d’espèces qui pourraient composer le groupe. Le pourcentage d’espèces menacées est calculé sur le nombre d’espèces évaluées.



En Europe, La Convention de Berne fixe en 1979 un cadre à la conservation de la faune sauvage et des habitats naturels de l'Europe. L'Union européenne développera ensuite en 1992, la directive « Habitats Faune Flore » dont l'objectif est de maintenir la diversité biologique en conservant les habitats naturels sur le territoire des pays membres, en créant un réseau écologique de zones spéciales de conservation (dénommé Natura 2000). Pour cela, le programme CORINE biotopes a établi une typologie de ces milieux à l'échelle de l'Europe des 15.

3- Mesures de protection

Trois grands types de mesures sont mises en place par les gouvernements pour préserver la biodiversité : création de parcs et réserves, élaboration de réglementations et d'interdiction, conservation *ex situ* et réintroduction / renforcement de populations.

Le premier parc national au monde est créé en 1872 aux Etats-Unis (Yellowstone). Plus tardivement encore, en Europe, les premiers parcs naturels seront créés par la Suède (1909) et la Suisse (1915). C'est presque un siècle après la création du premier parc national que le premier parc national français de la Vanoise fut ouvert en 1963. Les parcs zoologiques ont évolué dans leur mission et contribuent maintenant à la conservation *ex situ* d'espèces animales comme le bison d'Europe ou le cheval de Przewalsky.

Comme évoqué précédemment, l'UICN et la Convention CITES établissent le statut des espèces et une législation au niveau mondial. En terme de législation nationale, beaucoup de pays se basent sur la liste rouge de l'UICN pour établir leur système de protection des espèces (création de listes rouges nationales et régionales). Cependant, ce système pose problème quand une espèce, largement répandue et non menacée à l'échelle du globe, est perçue comme rare dans un pays donné. D'autre part, les lacunes des listes rouges sur les invertébrés et les plantes ont amené certains biologistes à concentrer les efforts de conservation à des échelles plus larges que sont les communautés, les peuplements et les écosystèmes en danger. Aussi, certains pays orientent leur législation vers la protection des milieux plus que celle des espèces.

Les programmes de réintroductions ou les renforcements de populations se développent mais souffrent de l'absence de cadre théorique solide. On peut citer pour exemple la réintroduction du vautour fauve dans les Cévennes qui a bénéficié d'un cadre théorique avec des études démographiques et génétiques menées à l'université de Paris VI. Il est important de souligner que la réintroduction du vautour fauve a été confrontée à de nombreux obstacles, en particulier l'hostilité des populations locales par rapport à la réintroduction d'un animal

considéré comme dangereux (comme le loup ou l'ours). Il a fallu de nombreuses années d'information et de sensibilisation des habitants de la région pour qu'ils perçoivent l'intérêt du programme et soient partie prenante de sa mise en place. Clairement, seule l'information et la sensibilisation du public permettent d'assurer aux actions de conservation un succès durable.

4- Médias et perception

Avec la conférence de Rio, le terme biodiversité rentre dans le vocabulaire des politiques, des médias et du grand public. Pour beaucoup, le terme biodiversité correspond à une vision très fixiste de la nature. Vouloir conserver la biodiversité à un moment donné, c'est chercher à mettre sous verre la « photographie » de la diversité du vivant à ce moment donné. De par la tradition Darwinienne, on sait que cet instantané évolue au cours du temps et que certaines espèces sont vouées à une extinction naturelle. Cela pose une controverse dans l'emploi des termes « conservation » (mettre la biodiversité sous cloche, vision fixiste) et « préservation » (gérer les processus évolutifs, vision évolutive) du vivant. Aussi, je tiens à informer le lecteur que dans l'ensemble du document, j'utiliserai indistinctement les deux termes en leur attribuant un sens évolutif.

L'appropriation du terme biodiversité dans le langage commun s'accompagne de la prise de conscience que l'humanité est responsable de la sixième extinction de masse que nous vivons actuellement. Au cours des temps géologiques, cinq grandes crises d'extinction ont conduit à l'élimination de 65 à 85 % des espèces sur plusieurs milliers, voire millions d'années. La plus connue est la crise du Crétacé-Tertiaire, il y a 65 millions d'années, qui vit la disparition des dinosaures parmi de nombreuses autres espèces. Ces catastrophes auraient pour origine des éruptions volcaniques ou des chutes de météorites et s'étendraient sur plusieurs milliers d'années. La crise d'extinction actuelle, ou sixième extinction de masse, diffère des précédentes parce qu'elle est le fait de l'homme et qu'elle s'inscrit sur quelques siècles, voire quelques décennies. On sait maintenant que quatre grands phénomènes en sont à l'origine : la dégradation des milieux, la surexploitation des espèces, l'introduction d'espèces exotiques, les extinctions en cascade résultant de la disparition d'une espèce dans un système interactif entre espèces.

La protection de la nature devient un thème qui apparaît de plus en plus dans les médias sous des formes diverses où se mêlent militantisme, politique et science (récemment, destruction des cultures expérimentales d'OGM, présence du loup dans les Alpes françaises, abatage de la dernière ourse dans les Pyrénées, émissions de télé-réalité qui projettent des scénarios climatiques, ou encore conférence internationale sur la biodiversité (« Biodiversité : science et gouvernance ») à Paris du 24 au 28 janvier 2005). Les effets de curiosité, de nouveauté, d'avant-gardisme et de mode associé à l'écologie entraînent le développement d'un écologisme verbal qui conduit à la perte de la substance du discours écologique. De plus, la juxtaposition de ces genres différents véhicule une information floue qui rend difficile l'appropriation de la préservation de la nature par le grand public.

A propos de la conférence internationale sur la biodiversité, Bertrand Alliot, ancien administrateur de la Ligue pour la Protection des Oiseaux, écrivait dans *Le Monde* du 24 janvier 2005 :

« Les difficultés de mise en oeuvre, sur le terrain, des directives Oiseaux et Habitats (Natura 2000), basées sur une liste d'espèces en latin et une liste d'habitats indéchiffrables (par exemple "steppes continentales halophiles et gypsophiles" ou "végétation chasmophytique des pentes rocheuses") l'atteste. (...) [les experts] étant les seuls à manier avec dextérité les concepts qu'ils ont créés, ils deviennent seuls habilités à établir des constats et à échafauder des politiques complexes que le peuple ne s'appropriera jamais, étant par la force des choses exclu du débat. La caractérisation rationnelle de la nature a mis d'un côté la petite minorité de ceux qui savent et de l'autre la grande majorité des ignorants. (...)

Mais notre salut ne viendra probablement pas des décisions prises dans des cénacles d'experts où s'échange un vocabulaire autorisé. La biodiversité/création n'est pas l'apanage d'une élite. Si nous voulons préserver cette source d'émerveillement, il nous faudra trouver un mode d'existence plus responsable et plus raisonnable, et sans doute renoncer à bien des avantages tirés de notre société de bien-être matériel et de consommation.

Une coopération douce entre l'homme et la nature est nécessaire à une vie simplement humaine, et elle est indispensable aux Occidentaux déracinés par la révolution industrielle. Le combat que nous devons engager, loin de celui qui nous est proposé, doit plus s'inscrire dans une anthropologie, une manière d'aborder l'existence et les rapports intimes que nous entretenons avec notre environnement. »

Finalement, la médiatisation ne devrait-elle pas s'orienter vers une réflexion des relations Homme-Nature, dont la diversité est aussi menacée que celle des écosystèmes, des espèces ou des gènes ?

III- La biologie de la conservation : objet et défis

La réponse des scientifiques face à la crise d'extinction actuelle a émergé vers la fin des années 1960 sous la forme d'une discipline hybride : la biologie de la conservation. Son ambition est d'associer science et gestion pour le maintien de la diversité du vivant sur la planète (Soulé, 1986). C'est donc une discipline de crise fondée sur les principes de l'écologie, mais aussi de l'anthropologie, de l'économie, de la sociologie, etc... (en cela, il serait plus juste de parler de sciences de la conservation ou d'écologie de la conservation, Barbault dans Dictionnaire de l'écologie Encyclopaedia universalis, Albin Michel, Paris, 1999). Cette discipline a acquis progressivement le corpus théorique et prédictif d'une discipline scientifique propre mais elle se définit aussi comme une science de l'action. Elle repose principalement sur l'analyse des processus de maintien de la biodiversité, à différents niveaux spatio-temporels et se fixe comme objectif de fournir des éléments tangibles pour la gestion conservatoire et durable des espèces et des milieux.

La conservation peut s'envisager à différentes échelles (population, métapopulation, communauté, écosystème et paysage) mais l'objet commun est l'espèce. La population est un regroupement d'individus d'une même espèce et la métapopulation est l'assemblage de populations qui sont liées par des phénomènes de migration. Travailler sur les communautés consiste à travailler sur un assemblage d'espèces. Préserver un écosystème, c'est maintenir sa richesse spécifique mais également préserver les relations fonctionnelles entre ces espèces. Le paysage représente un niveau d'intégration supérieur et se définit comme un assemblage de communautés d'espèces. C'est un espace de plusieurs kilomètres carrés, caractérisé par une combinaison particulière d'écosystèmes interactifs.

1- L'espèce et la population : des concepts théoriques et pragmatiques

L'espèce est un concept central car c'est à la fois une entité taxonomique qui présente un réel sens évolutif et une unité pragmatique. Cependant, de nombreuses définitions sur le concept d'espèce ont été données en fonction des perspectives et des problèmes scientifiques (concept biologique, concept évolutionniste, concept phylogénétique, ... Fraser et Bernatchez, 2001). Nous utiliserons comme définition celle de l'espèce biologique énoncée par Mayr en 1982. L'espèce biologique est une communauté d'êtres vivants réellement ou potentiellement interféconds et produisant des descendants eux-mêmes interféconds. Ainsi, les différentes

espèces sont isolées reproductivement et présentent une destinée évolutive indépendante qui est propre à chacune. Il faut noter que cette définition n'est pas toujours satisfaisante dans certaines familles de plantes (Fougères, Orchidées) où les phénomènes d'hybridation sont courants. Cependant, le concept d'espèce biologique est le plus souvent fonctionnel pour différencier des entités évolutives. En plus de son intérêt théorique, c'est aussi un concept très pragmatique que la plupart des gens se sont appropriés. En effet, la plupart des activités de conservation sont centrées sur l'espèce car c'est une unité de mesure de la biodiversité plus pratique que l'écosystème ou les gènes. De plus, l'UICN ainsi que de nombreux pays utilisent l'espèce comme base de leur législation. En pratique, l'espèce demeure l'outil préférentiel de la conservation partout dans le monde car c'est une unité légale, souvent facilement identifiable et bien plus évocatrice pour le public.

L'étude d'une espèce nécessite d'approcher les différents ensembles de ses individus et dans ce cadre, le concept de population constitue aussi un outil très pragmatique pour les gestionnaires. C'est pour cela que la population est l'échelle à laquelle nous avons travaillé. C'est dans les années 1970-1980 que l'écologie a développé le paradigme de population (Harper, 1977), considérées aujourd'hui comme des unités biologiques fondamentales. La population peut se définir comme un groupe d'individus de même espèce montrant une disjonction spatiale, génétique et/ou démographique avec d'autres groupes. La disjonction spatiale est la séparation géographique de deux populations. Au niveau génétique, les individus d'une population ont des attributs génétiques communs qui ne sont pas partagés par les individus d'une autre population (panmixie : libre partage des gènes dans une population). Au niveau démographique, les individus d'une population partagent des propriétés démographiques communes qui diffèrent des propriétés démographiques d'autres populations. Il peut cependant exister des flux d'individus ou de gènes entre populations qui peuvent avoir un rôle primordial en terme de conservation. La migration peut permettre le sauvetage de certaines populations en déclin. Pour les organismes mobiles, les méthodes de type capture-marquage-recapture permettent d'évaluer le nombre de migrants entre populations. Plus généralement pour l'ensemble des organismes, les outils de génétique spatialisée se développent actuellement et permettent de délimiter des unités panmictiques (Manel et al., 2003, Pritchard et al., 2000) et d'estimer les flux migratoires entre ces unités.

La population constitue donc un objet d'étude central en biologie de la conservation. Le paradigme des petites populations de Caughley (1994) permet quant à lui d'expliquer que les plus petites populations présentent plus de risques d'extinction que les grandes, car le hasard entre en jeu au niveau génétique, démographique et environnemental. Le concept de taille

minimum de population viable (MVP : minimum viable population) a constitué l'un des premiers indicateurs de la viabilité d'une population (Boyce, 1992, Nunnery et Campbell, 1993, Soulé, 1986).

Tout en centrant la conservation sur l'espèce et la population, il est souvent nécessaire de s'intéresser également à des échelles supérieures à celles de la population ou de la métapopulation. Les concepts d'espèce clef de voûte, d'espèce porte-drapeau ou emblématique (généralement un grand mammifère) et d'espèce parapluie (Simberloff, 1998) introduisent le fait que la conservation d'une unique espèce se justifie d'autant plus qu'elle promeut la conservation d'autres espèces, à l'échelle d'un type d'habitat, d'une communauté ou d'un écosystème. Le concept d'espèce clef de voûte est classiquement illustré par l'exemple de l'étoile de mer (*Pisaster ochraceus*) dans les zones intertidales du Pacifique nord-ouest (Menge et al., 1994). La présence de *P. ochraceus* réduit l'abondance de *Mytilus californicus* ce qui permet la persistance d'autres macro-invertébrés et le maintien d'une communauté intertidale diversifiée. Si *P. ochraceus* est retirée expérimentalement, il y a alors une dominance totale de *M. californicus* qui exclut les autres macro-invertébrés. L'espèce parapluie est une espèce dont la restauration de l'habitat peut favoriser automatiquement la protection d'autres espèces. C'est souvent une espèce qui nécessite de larges étendues d'habitat comme la chouette tachetée (*Strix occidentalis*) au nord-ouest des Etats-Unis (Gutierrez et Harrison, 1996). La protection de son habitat a permis de sauvegarder l'ensemble de la diversité biologique des forêts anciennes de pins Douglas, vouées auparavant à la destruction par l'industrie forestière.

Cependant, une des objections à ce type d'approche est que les mesures conservatoires prises dans le cadre de la conservation d'une unique espèce, qu'elle soit emblématique, clef de voûte ou parapluie pourront être défavorables à d'autres espèces.

2- Rareté et menaces

Une objection plus générale à la conservation d'une unique espèce est l'amalgame qui peut exister entre la rareté d'une espèce et son caractère menacé. L'étude de la rareté a pour objectif de comprendre ce qui limite l'abondance et la distribution d'une espèce rare. Pour cela, des espèces taxonomiquement proches mais à distributions contrastées peuvent être comparées pour établir des attributs biologiques à la rareté (Lavergne et al., 2004). Cependant, les cibles prioritaires de la conservation sont les espèces en déclin et menacées,

qu'elles soient au départ rares ou communes. Le nombre important d'espèces rares et le manque de connaissances sur ces espèces conduit souvent à les considérer comme menacées. Cependant, une espèce rare n'est pas forcément menacée. Il existe différents types de rareté liées aux propriétés intrinsèques des espèces et que l'on peut classer sur la base de trois critères : l'étendue géographique, la spécificité de l'habitat et la taille des populations (Rabinowitz dans Pullin, 2002, tableau 1-2).

Tableau 1-2 : Les différents types d'espèces classées selon leur étendue géographique, leur spécificité d'habitat et leur taille de populations. Modifié de Pullin, 2002, d'après Rabinowitz. En grisé, le seul moyen pour une espèce d'être commune.

Etendue géographique	Espèce à grande aire de répartition		Espèce à petite aire de répartition	
Spécificité de l'habitat	Habitat peu spécifique	Habitat très spécifique	Habitat peu spécifique	Habitat très spécifique
Taille des populations élevées	Localement abondante avec une grande aire de répartition et dans plusieurs habitats	Localement abondante avec une grande aire de répartition dans un habitat spécifique	Localement abondante dans plusieurs habitats avec une aire de répartition réduite	Localement abondante dans un habitat spécifique avec une aire de répartition réduite
Taille des populations faibles	Localement réduite avec une grande aire de répartition et dans plusieurs habitats	Localement réduite avec une grande aire de répartition dans un habitat spécifique	Localement réduite dans plusieurs habitats avec une aire de répartition réduite	Localement réduite dans un habitat spécifique avec une aire de répartition réduite

L'endémisme est une des manifestations de la rareté. C'est un caractère propre à une unité systématique dont l'aire de répartition est bien délimitée et réduite dans le monde (dernière colonne du tableau 1-2).

Il est important de différencier la rareté liée aux propriétés intrinsèques d'une espèce et aux variations environnementales naturelles, d'une rareté liée et/ou accentuée par les activités humaines. Certaines espèces sont naturellement rares et se maintiennent ainsi sur de très longues périodes. Par exemple *Arabis mcdonaldiana*, dans l'ouest américain, ne persiste que sur la serpentine où on retrouve de fortes concentrations en magnésium parce qu'elle est exclue compétitivement de milieux normaux, mais elle n'est pas considérée en danger.

Dans les cas où la rareté est accentuée par les activités humaines, les menaces qui pèsent sur une espèce peuvent être faciles à identifier sur le terrain et il est alors possible d'établir rapidement des mesures conservatoires. C'est le cas d'une régression des populations due à la mise en place d'un pâturage, à des incendies, à l'assèchement d'une zone humide, ou encore à un aménagement touristique en bordure des populations. Dans ces cas, il est souvent facile de remédier au déclin des populations en réduisant/arrêtant les nuisances ou en réhabilitant l'habitat. Cependant, si l'arrêt des nuisances ou la restauration de l'habitat ne conduisent pas à restituer des populations viables, des études plus approfondies deviennent nécessaires. Il est alors indispensable d'identifier les mécanismes du déclin des populations pour pouvoir y remédier.

Du point de vue de la conservation, c'est la nature et le niveau de menaces à l'origine de la rareté qui font d'une espèce rare une cible pour la conservation (critères UICN, tableau 1-1). Un des défis majeurs de la biologie de la conservation est de favoriser l'évaluation des menaces qui pèsent sur une espèce et d'utiliser les connaissances scientifiques pour la mise en oeuvre pratique de la conservation.

3- Le défi de la biologie de la conservation

D'après Pullin (2002), la biologie de la conservation est à l'écologie ce que la chirurgie urgentiste est à la santé publique. Que ce soit au niveau français ou international, il existe encore un décalage entre scientifiques et gestionnaires, entre la recherche fondamentale sur le long terme, la recherche appliquée visant à comprendre et à agir sur la viabilité des espèces et la gestion pratique dans l'urgence.

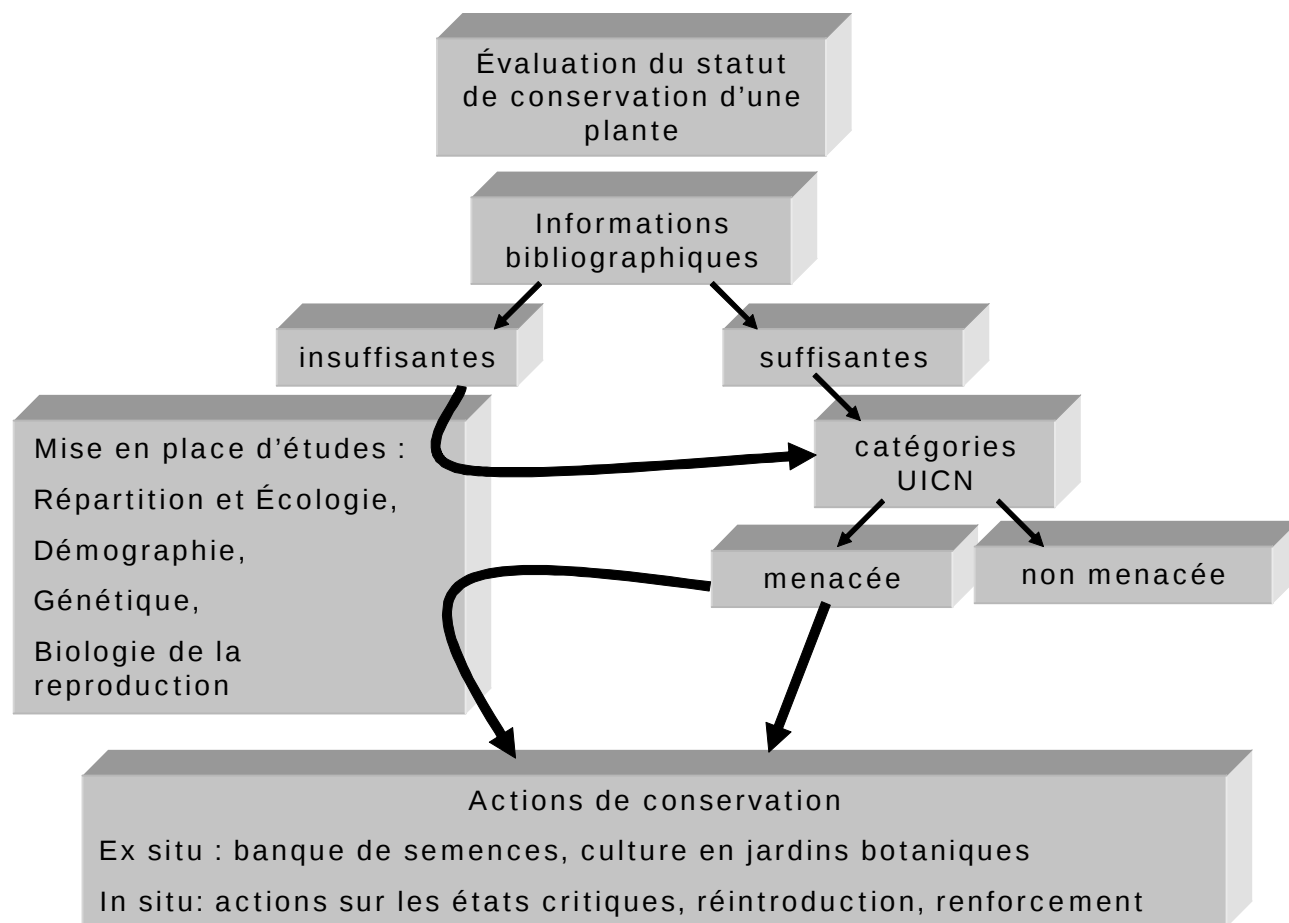
Il est important de produire de l'information scientifique utilisable par les gestionnaires dans leur pratique quotidienne de la conservation. La biologie de la conservation doit pouvoir proposer des moyens d'obtenir des données solides avec la mise en place d'études adaptées basées sur des protocoles bien définis. Dans le processus visant à évaluer le statut de conservation d'une plante et à agir si l'espèce est menacée, l'apport scientifique est particulièrement nécessaire pour évaluer le statut de l'espèce si les données bibliographiques sont insuffisantes et pour proposer des mesures conservatoires si l'espèce est menacée (figure 1-2).

Ce défi de la biologie de la conservation implique de trouver les moyens de favoriser les collaborations durables avec les organismes de conservation.

Dans un contexte international, la prise de conscience des menaces qui pèsent sur la biodiversité est réelle, cependant, la biologie de la conservation, en tant que science, est loin d'être considérée comme une priorité de la recherche dans de nombreux pays. Dans les pays anglophones, la biologie de la conservation s'est développée plus tôt (première création des sociétés de biologie de la conservation et de journaux scientifiques comme *Biological Conservation* (1968) et *Conservation Biology* (1987)). Il existe des structures mixtes gestionnaires/scientifiques et des travaux de vulgarisation de recherche en conservation sont de plus en plus accessibles grâce au développement d'Internet (Morris et al., 1999). Cependant, ces travaux constituent une littérature grise pour les non anglophones. Dans les pays où la biologie de la conservation émerge (comme en France), il reste beaucoup à construire même si les mentalités évoluent et que les initiatives se multiplient.

En France, les contacts entre gestionnaires d'espaces naturels et scientifiques sont ponctuels malgré une demande croissante d'un appui scientifique par les différentes structures de préservation de la biodiversité. Dans ce contexte, et concernant la flore, les Conservatoires Botaniques Nationaux jouent un rôle primordial en tant qu'intermédiaires entre les scientifiques et les gestionnaires.

Figure 1-2 : Etapes pour évaluer et conserver les plantes menacées. Les flèches plus épaisses indiquent les étapes nécessitant l'apport de connaissances scientifiques (modifié d'après Pullin, 2002).



Plusieurs études sont menées en collaboration entre scientifiques et gestionnaires par l'intermédiaire de Conservatoires Botaniques Nationaux :

- Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles et les études menées à l'Université Montpellier II sur *Centaurea corymbosa*, *Brassica insularis*, *Marsilea strigosa* et sur plusieurs espèces végétales rares (thèses de B. Colas, d'H. Fréville, et de S. Lavergne).
- Conservatoire Botanique National de Bailleul et l'Université de Lille 1 sur *Gentianella uliginosa*, *Viola hispida*, *Liparis loeselii*, *Parnassia palustris*
- Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien, l'équipe « Conservation des espèces, restauration et suivi des populations » et le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (N. Machon, thèse de S. Le Cadre) comme par exemple sur *Spiranthes spiralis*, *Arenaria grandiflora*, *Aconitum napellus*.
- Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles et l'institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (F. Médail et L. Affre) sur la flore méditerranéenne.

En 1999, sous l'égide du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, un colloque national sur les enjeux de la réintroduction d'espèces a été organisé dans les Vosges. En 2002, la branche européenne de l'importante Society for Conservation Biology américaine était créée et la réunion annuelle de la société s'est déroulée en Angleterre. En 2003 se sont tenues les premières Journées Francophones de Conservation de la Biodiversité, (« le réveil du dodo ») à Villeurbanne, réunissant scientifiques et gestionnaires. En juillet 2004 s'est tenu le VIIème Colloque international de botanique pyrénéo-cantabrique réunissant le Conservatoire botanique pyrénéen, le Conservatoire botanique national de Midi-Pyrénées, l'université Paul Sabatier et la Fédération de recherche en écologie de Toulouse.

De plus en plus d'initiatives sont mises sur pied et contribuent à l'essor de la biologie de la conservation. Pour répondre aux besoins des gestionnaires, les scientifiques devront rendre leurs travaux de plus en plus accessibles en les orientant vers des applications concrètes et par la vulgarisation de leurs résultats scientifiques.

Mon travail de thèse, qui va être présenté dans la suite de ce document, s'est orienté dans ce sens grâce à de nombreuses collaborations avec des structures de conservation (encadré 1-3).

Encadré 1-3 : caractéristiques de quelques structures de la conservation en France avec lesquelles nous avons travaillé au cours de la thèse.

Les institutions publiques

- Les **parcs naturels nationaux** protègent un patrimoine naturel exceptionnel et correspondent à la définition internationale d'une aire protégée comme "une zone naturelle terrestre et/ou marine, désignée pour protéger l'intégrité écologique dans un ou plusieurs écosystèmes dans l'intérêt des générations actuelles ou futures, pour exclure toute exploitation ou occupation incompatible avec les objectifs de la désignation, pour offrir des possibilités de visites, à des fins spirituelles, scientifiques, éducatives, récréatives et touristiques, dans le respect de la culture des collectivités locales ". Ils se décomposent en une zone de protection ou zone centrale, limitant strictement les activités humaines et une zone périphérique où s'inscrit une volonté de développement durable. Il y a actuellement 6 parcs en France métropolitaine, 1 en Guadeloupe et trois projets de création (la Réunion, Guyane et Mer d'Iroise).
- Les **parcs naturels régionaux** sont des territoires ruraux qui présentent une identité forte, au patrimoine naturel et culturel riche à l'équilibre fragile. Leurs objectifs sont de protéger ce patrimoine naturel, culturel et paysager tout en contribuant au développement économique et social, à l'accueil, l'éducation et l'information du public et à l'expérimentation. La protection de l'environnement n'est pas une priorité de leur charte. Il y a actuellement 44 PNR qui couvrent 12% du territoire national.
- Les **réserves naturelles** doivent présenter une importance particulière du point de vue de la faune, de la flore, des eaux ou des gisements de minéraux et de fossiles. Le territoire peut être intéressant sans être exceptionnel, l'intérêt particulier pouvant porter seulement sur certains aspects du patrimoine géologique ou biologique. Elles sont sous la responsabilité du ministère chargé de l'environnement. Dans cet espace, les activités susceptibles de nuire au développement de la faune et de la flore ou d'entraîner la dégradation du milieu naturel sont réglementées voire interdites.
- Le premier **conservatoire botanique national** a vu le jour en 1990. Il y en a actuellement 8, établissements autonomes, le plus souvent avec un statut de syndicat mixte. Définis comme des établissements à caractère scientifique, leurs missions sont :
 - la connaissance de l'état et de l'évolution de la flore sauvage,
 - l'identification et la conservation des éléments rares et menacés de la Flore sauvage (protection in situ, conservation ex situ),
 - l'aide technique et scientifique aux établissements publics et collectivités territoriales sous la forme de missions d'expertise en matière de flore sauvage et d'habitats naturels ou semi naturels,
 - l'information et l'éducation du public.
- La **direction régionale de l'environnement (DIREN)** est un service décentralisé du ministère de l'écologie et du développement durable. Ses missions sont nombreuses et variées :
 - connaître et faire connaître l'environnement de la région (production de données régionales, acquisition et mise en forme de données, échange avec les partenaires et diffusion, valorisation des données pour établir des diagnostics et mettre au point des indicateurs de l'environnement).

- protéger et valoriser le patrimoine en mettant en œuvre des réglementations et en instruisant les demandes d'autorisations.
- participer à la prévention des risques naturels.
- intégrer l'environnement à l'amont des grands projets d'aménagement.
- participer au développement régional.
- organiser des animations pour informer le public.

ONG et associations loi 1901

Des associations se sont créées, ayant vocation d'assurer la maîtrise foncière et la gestion de certains milieux. C'est le cas du Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres et des **Conservatoires Régionaux d'Espaces Naturels**. Ces derniers, regroupent des associations, des collectivités et des particuliers et ont pour objectif la sauvegarde des sites naturels et la préservation de la biodiversité par la maîtrise foncière. Cependant, l'acquisition de biens fonciers par une structure de type associatif pose le problème de la pérennité en cas de dissolution de l'association.

Il existe aussi des **institutions qui favorisent la communication** entre gestionnaires et la formation des acteurs de l'environnement comme l'Atelier Technique des Espaces Naturels (A.T.E.N.).

CHAPITRE 2

La génétique au service de la préservation des plantes menacées

Encadré 2-1 : La dérive génétique et la consanguinité

Dérive génétique:

L'évolution des espèces est régie par quatre facteurs appelés « forces évolutives »: la migration, la mutation, la sélection naturelle et la **dérive génétique**. Si les trois premières semblent explicites, le concept de dérive génétique est moins évident. Tentons une image: de même qu'un bateau laissé sans amarre va dériver au hasard d'une rive à l'autre du cours d'eau, la fréquence d'une variante d'un caractère donné (allèle) va, en l'absence de pression de sélection, fluctuer aléatoirement au sein d'une population, au cours des générations. Dans ces conditions, cela peut aboutir à la disparition des allèles du caractère et n'en laisser qu'un seul dans la population (fixation).

En d'autres termes: la dérive génétique définit les fluctuations touchant les fréquences alléliques qui sont le résultat d'un **échantillonnage aléatoire** parmi les gamètes. Ce phénomène concerne particulièrement les petites populations: plus l'effectif est réduit plus ces effets d'échantillonnage sont forts.

Consanguinité:

Une **population** est dite **consanguine** lorsqu'une certains individus apparentés s'unissent pour produire des descendants. Plus généralement, dans toute population d'effectif limité, et bien que les croisements se fassent au hasard (panmixie), certains individus participeront plus que d'autres à la formation de la génération suivante. Cette consanguinité ne provient pas d'un réel écart à la panmixie mais de l'effet de dérive.

A cela s'ajoute l'effet de certains **régimes de reproduction** qui favorisent la consanguinité, comme l'autogamie (autofécondation) chez les plantes.

La consanguinité dans une population se traduit par une **diminution de l'hétérozygotie** (le fait de posséder des allèles différents pour un gène donné).

Implications en conservation (Ellstrand et Elam, 1993) :

Du fait de la dérive, certains gènes faiblement délétères (dont l'effet est trop faible pour qu'ils soient éliminés par la sélection naturelle) peuvent devenir majoritaires dans la population et **diminuer la valeur sélective** de celle-ci (augmentation de la mortalité, diminution du potentiel reproductif, Couvet, 2002) et ainsi augmenter le risque d'extinction (cas d'une métapopulation, Higgins et Lynch, 2001). Les goulots d'étranglements démographiques (réduction soudaine des effectifs d'une population) expliqueraient la **perte de diversité allélique** de certaines populations par effet de dérive. L'**effet fondateur** (formation d'une nouvelle population à partir d'un faible nombre d'individus reproducteurs) est un cas particulier de dérive génétique qui peut fortement conditionner le succès ou l'échec de programmes de renforcement ou de réintroduction d'espèces à partir de quelques individus fondateurs.

Les effets de la consanguinité sont principalement dus à des allèles rares se révélant néfastes à l'état homozygote: c'est la **dépression de consanguinité**. Une forte consanguinité peut contribuer à l'extinction des espèces (Frankham, 2003) et on s'attend à ce que la dépression de consanguinité augmente d'autant plus que l'effectif des populations diminue.

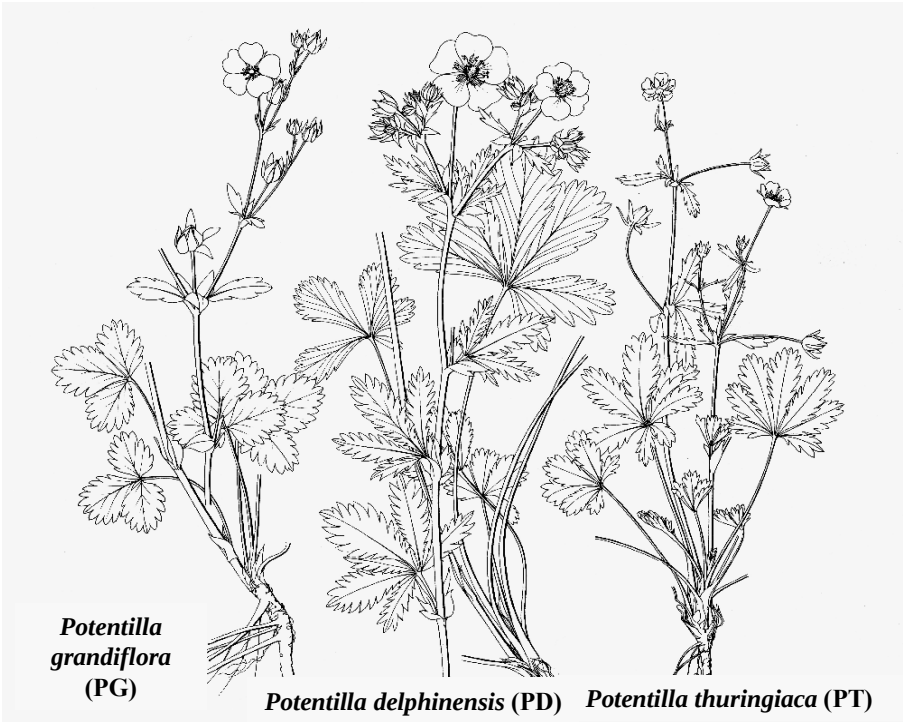
Avec le développement des techniques moléculaires, la génétique s'est développée et son champ d'application s'est étendu à de nombreux types d'études, dont des études de biologie de la conservation (Lesica et Allendorf, 1999 ; Martin et al., 1999). Le principe de la génétique de la conservation est d'étudier la diversité génétique, c'est-à-dire la variabilité qui existe au niveau des différentes formes des gènes (les allèles) à différents niveaux : les espèces (interspécifique) et les populations (intraspécifique). Les objectifs peuvent être de deux types : identifier et dénombrer des entités distinctes et quantifier la variabilité génétique.

Il est parfois difficile de **différencier des taxa** de plantes proches sur la base de critères morphologiques, à cause de la forte variabilité de cette morphologie et du potentiel d'hybridation qui est courant chez les plantes (Allendorf et al., 2001). L'étude de la variabilité génétique au niveau interspécifique permet de résoudre les ambiguïtés taxonomiques et de statuer sur la fiabilité d'une unité de conservation (Coart et al., 2003 ; Fraser et Bernatchez, 2001).

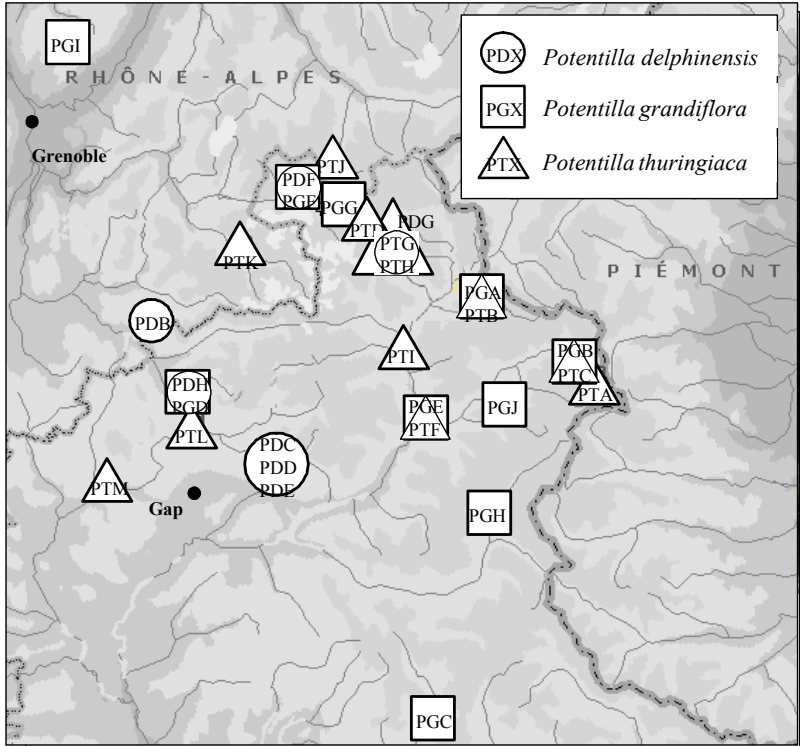
La **diversité génétique intraspécifique** est essentielle pour la survie à long terme d'une espèce car elle influence directement l'évolution et l'adaptation d'une espèce. Plus une population ou une espèce est diversifiée génétiquement, plus elle a de chances que certains de ses membres arrivent à s'adapter aux modifications de l'environnement. Plusieurs facteurs évolutifs diminuent cette diversité génétique : la dérive génétique et la consanguinité (voir encadré 2-1). Ces deux phénomènes sont d'autant plus importants que la taille de population est réduite ou que la migration est faible.

Au niveau intraspécifique, la variabilité génétique peut se décomposer en une variabilité intrapopulation (variabilité génétique des individus dans une population) et une variabilité interpopulation (détection de l'isolement des populations et des flux de gènes entre populations). En termes de conservation, il est nécessaire d'évaluer les ressources génétiques d'une espèce en estimant la variabilité génétique à la fois au niveau des individus et au niveau des populations, pour juger de sa capacité d'adaptation face aux variations environnementales.

Planche 1 : la Potentille du Dauphiné (*Potentilla delphinensis*, Gren. et Godron, Rosaceae) .



Potentilla delphinensis (au centre) et les deux espèces proches *Potentilla grandiflora* (à gauche) et *Potentilla thuringiaca* Bernh. (à droite). (d'après Flora der Schweiz, Band 2. 1970. H.E. Heß, E. Landolt, R. Hirzel. Birkhauser Ed.)



Plantules issues des croisements
interspécifiques après germination
en salle de culture

Populations naturelles échantillonnées pour les trois taxons

I- La génétique au niveau interspécifique pour identifier des unités de conservation fiables : le cas de la Potentille du Dauphiné (*Potentilla delphinensis*, Gren. et Godron, Rosaceae) .

Cette étude sur la Potentille du Dauphiné fait suite à une demande émanant du CBNA (Laurent Vinciguerra). Suite à des prospections durant l'été 2001, le CBNA a réactualisé les données sur la répartition de l'espèce et a engagé des programmes de conservation *in situ* et *ex situ* sur l'espèce (Agnès Vivat et Laurent Vinciguerra). En automne 2001, nous avons établi ensemble un protocole pour clarifier le statut de l'espèce. De juillet à septembre 2002, des plantes issues de populations naturelles ont été transplantées au jardin expérimental en vue de croisements contrôlés, et la majorité des échantillons de feuilles ont été collectés par les botanistes du CBNA sur l'ensemble de l'aire de répartition de *P. delphinensis*. Les plantes ont été maintenues au CBNA grâce aux bons soins de Françoise Houard et Emmanuel Guillet et les croisements contrôlés ont été effectués par moi-même et Jean-Christophe Dunod (stage IUT de Corte) au printemps 2003. Les germinations et les analyses génétiques ont été effectuées durant l'année universitaire 2003/2004 par Florence Tellier lors de son stage de master 1 et par moi-même. Cette étude fait l'objet d'un manuscrit en préparation pour la revue *Conservation genetics*. Le manuscrit constitue l'annexe 1.

1- Contexte de l'étude

L'hybridation et l'introggression sont des phénomènes courants chez les plantes. Ils entraînent une similarité morphologique entre les espèces. L'hybridation est la capacité à obtenir des descendants viables suite à un croisement entre deux espèces différentes. C'est un mécanisme important à l'origine de nombreuses espèces. L'introggression est l'incorporation de gènes d'une espèce dans une autre; cependant, les deux espèces peuvent coexister en maintenant un isolement reproductif (cas des chênes, *Quercus petraea* et *Quercus robur*, Petit et al., 2004).

Ces brassages peuvent conduire à des confusions taxonomiques puisque la différenciation morphologique, moyen le plus répandu pour distinguer des espèces, n'est plus évidente. Le cas des espèces cryptiques confirme les limites de l'utilisation des caractères morphologiques pour définir une espèce. En effet, les espèces cryptiques sont difficiles, voire impossibles, à distinguer morphologiquement et ne peuvent souvent être identifiées que sur la base d'une forte divergence génétique avec des marqueurs neutres (Whitall et al., 2004 ; Rajakauna et al., 2003 ; Yatabe et al., 2002). La définition biologique de l'espèce proposée par Mayr en 1982 intègre une notion d'isolement reproductif entre les espèces (p 273, « a species is a reproductive community of populations, reproductively isolated from others, that occupies a specific niche in nature »). On voit bien que les critères morphologiques et le concept biologique de l'espèce ne suffisent pas, en cas de similarité morphologique et d'hybridation. Plus récemment, des éléments génétiquement distincts à l'intérieur d'une même espèce ont été reconnus comme des unités de conservation à part entière (Waples, 1995) car ils possèdent chacun un potentiel évolutif indépendant (ESU, evolutionary significant unit, Fraser et Bernatchez, 2001). Le fait que deux unités de conservation doivent être distinctes au niveau génétique, caryologique, écologique et/ou historiquement, pose la question du statut des hybrides dans la conservation. Les flux de gènes d'une espèce abondante vers une espèce rare sont perçus comme une assimilation génétique et une réduction de la « pureté » de l'espèce rare (Soltis et Gitzendanner, 1999). Cependant, Allendorf et al. (2001) indiquent qu'un taxon issu d'hybridation naturelle pourrait être protégé, par opposition aux taxa issus d'hybridation anthropogénique. Un taxon "hybride" pourrait faire l'objet de mesures conservatoires si son origine est naturelle et si sa persistance ne dépend plus de l'hybridation. Ces confusions taxonomiques sont particulièrement problématiques dans le cas d'espèces menacées. Si une espèce menacée peut s'hybrider avec des taxons apparentés, elle peut quand même être considérée comme une unité de conservation fiable si son particularisme est prouvé (i.e. son potentiel évolutif indépendant).

Nous avons exploré cette éventualité dans le cas de La Potentille du Dauphiné (PD, *P. delphinensis* Gren. et Godron), plante extrêmement rare et menacée, endémique des Alpes Françaises. De plus, Le genre *Potentilla* est réputé pour des problèmes de synonymie et de taxonomie (Eriksson et al., 2003). PD partage des localités avec deux taxons proches relativement communs, *P. grandiflora* L. (PG) et *P. thuringiaca* Bernh. Ex Link (PT). Leurs phénologies sont légèrement décalées mais se chevauchent. Dans chaque taxon, les caractères

morphologiques sont très variables et l'identification des trois taxons sur des critères morphologiques est parfois difficile.

Généralement, les individus de PD sont plus volumineux que ceux de PT et PG. Ce gigantisme serait lié au caractère octoploïde de PD ($2n=8x=56$) identifié après un comptage chromosomique sur quelques individus (R. Verlaque, com pers), alors que PG est tétraploïde ($2n=4x=28$) et que PT est hexaploïde ($2n=6x=42$) (Lauber et Wagner, 1998). L'ensemble de ces éléments suggère que PD pourrait être un hybride récent ou résulter d'une introgression entre PT et PG, et ne serait alors pas une unité de conservation fiable.

Nous avons utilisé des marqueurs moléculaires et des croisements contrôlés pour tester la singularité de *P. delphinensis*.

Les marqueurs moléculaires AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) ont prouvé leur efficacité pour résoudre des confusions taxonomiques (Beismann et al., 1997, Han et al., 2000). C'est une technique d'empreinte génétique simple et robuste développée par Vos et al. (1995) (voir encadré 2-2). Cette méthode est particulièrement bien adaptée à l'étude des plantes, par rapport à d'autres marqueurs moléculaires qui nécessitent un temps de développement plus long, un coût plus important, des connaissances *a priori* du génome, et posent des problèmes de répétabilité. Le fait que les marqueurs AFLP soient dominants est compensé par le grand nombre de marqueurs que l'on peut obtenir sur l'ensemble du génome (Evanno et al., 2005).

Vingt neuf populations de PD, PT et PG, ont été échantillonnées par le CBNA. A partir de relevés issus de la base de données flore du CNBA, il a été possible de connaître les taxa en présence. Certains sites ne présentent qu'un seul taxon et nous y avons prélevé des feuilles de 5 individus en moyenne par population. Sur d'autres sites, deux taxa sont présents (populations mixtes), et en moyenne 4 individus de chaque taxon ont été prélevés. Au total, 123 plantes ont été génotypées avec 68 loci AFLP polymorphes et répétables obtenus avec trois couples d'amorces.

Nous avons par ailleurs effectué des croisements contrôlés sur plusieurs plantes de PD, PG et PT1 transplantées au Conservatoire Botanique National Alpin. Les croisements interspécifiques ont été réalisés sur 96 fleurs préalablement émasculées avant maturité. Les graines issues des 6 types de croisements interspécifiques possibles ont été mises à germer. Quarante et une plantules issues des croisements interspécifiques ont été génotypées (pour plus de détails voir Annexe 1).

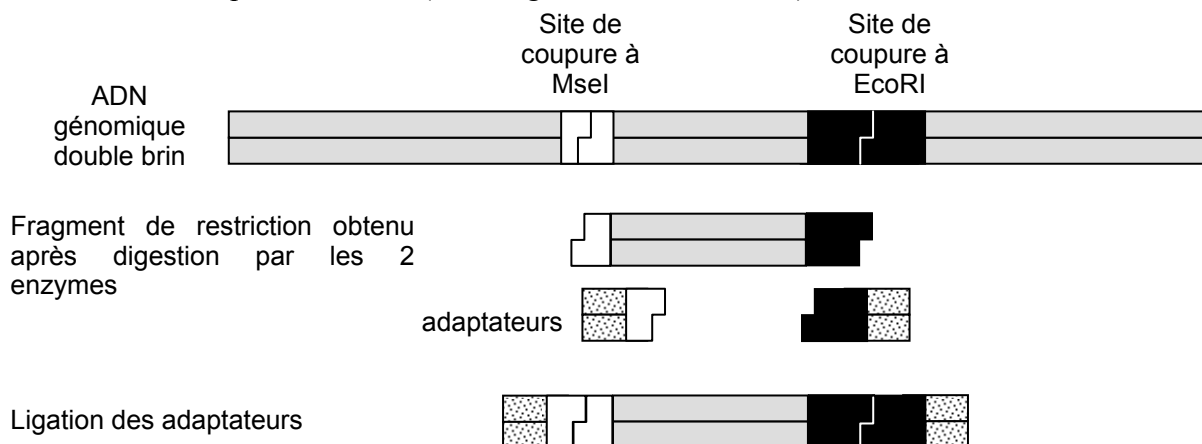
Encadré 2-2 : La technique des AFLP

La méthode des AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, polymorphisme de longueur de fragment d'ADN amplifiés) a été développée par Vos et al (1995) et permet de générer un grand nombre de marqueurs moléculaires sur l'ensemble du génome et d'établir ainsi une empreinte génétique (méthode dite de fingerprinting).

1) Digestion de l'ADN

L'ADN total est digéré par deux enzymes de restriction. *MseI* et *EcoRI* sont le plus souvent utilisées pour les plantes. Ces deux enzymes effectuent des coupures qui donnent des extrémités cohésives. La première enzyme coupe fréquemment car le site de coupure reconnu par *MseI* est de 4 nucléotides, tandis que *EcoRI* coupe plus rarement (site de 6 nucléotides). Trois types de fragments sont ainsi obtenus: les premiers, très fréquents, sont obtenus par deux coupures successives de l'enzyme *MseI* ; les deuxièmes, rares, sont issus de deux coupures successives par *EcoRI* ; les troisièmes issus d'une coupure par *MseI* et d'une coupure par *EcoRI* ont une fréquence intermédiaire et constituent par la suite les marqueurs moléculaires.

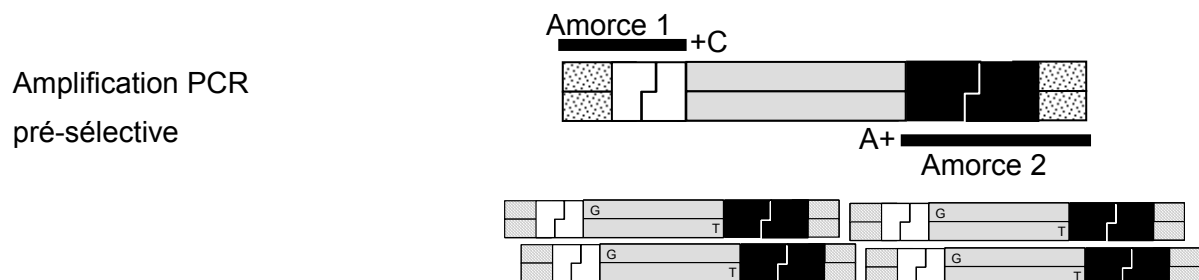
Les fragments générés sont mis en contact avec des adaptateurs spécifiques des extrémités cohésives issues des coupures par les enzymes. Ces adaptateurs sont des fragments d'ADN double brin, de séquence connue (une vingtaine de nucléotides).



2) Amplification pré-sélective

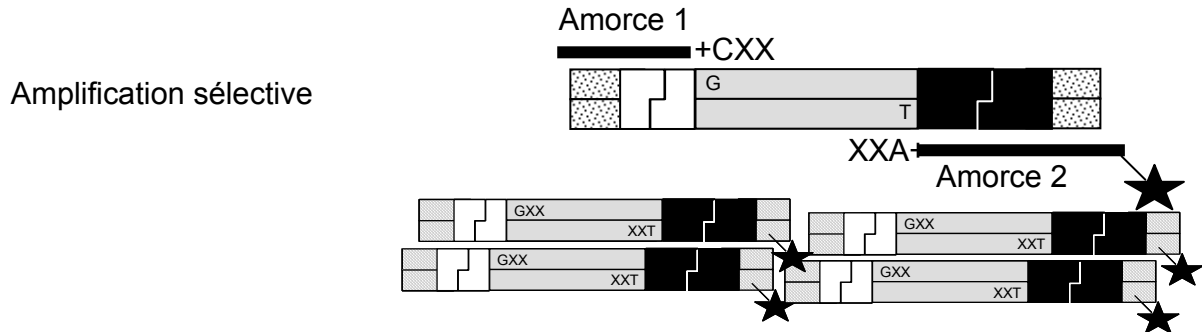
Cette étape consiste à copier un nombre réduit de fragments.

Les amorces utilisées pour cette amplification sont simple brin et constituées de trois parties : la séquence de l'adaptateur, une séquence spécifique de l'enzyme et une extension sélective constituée d'une base supplémentaire. Ces amorces vont se fixer sur les extrémités des fragments pourvus d'un adaptateur et vont permettre l'amplification par PCR (Polymerase Chain Reaction qui permet de copier un fragment d'ADN). Chaque base sélective additionnée réduit par 4 le nombre de fragments générés par amplification. Ici, seuls les fragments présentant une base G à la suite de la séquence de l'enzyme *MseI* et avec une base T à la suite de la séquence de l'enzyme *EcoRI*, vont être amplifiés.



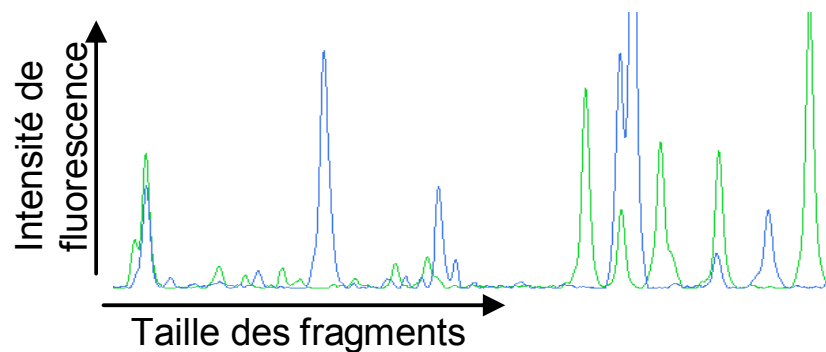
4) PCR sélective

Le produit de l'amplification pré-sélective est à nouveau amplifié grâce à une paire d'amorces présentant la même organisation que celles utilisées précédemment mais possédant deux ou trois bases sélectives supplémentaires. L'amorce spécifique au site EcoRI présente en plus une extension fluorescente détectable. Une telle amplification réduit encore le nombre de fragments obtenus et permet la visualisation des fragments présentant au moins un site de coupure par Eco RI.



5) Lecture des résultats

Les produits de la deuxième amplification sont purifiés dans une résine de Séphadex-Séphacryl et sont additionnés à un mélange de formamide et de marqueur de taille (ROX 500) pour la phase de migration différentielle des fragments sur un séquenceur automatique. Un profil AFLP est obtenu pour chaque échantillon et indique l'intensité de fluorescence en fonction de la taille des fragments. Ces profils sont analysés grâce au logiciel Genescan analysis. Les marqueurs génétiques sont choisis en comparant les profils de plusieurs individus. Ils correspondent à des fragments polymorphes, bien individualisés, répétables et d'intensité suffisante.

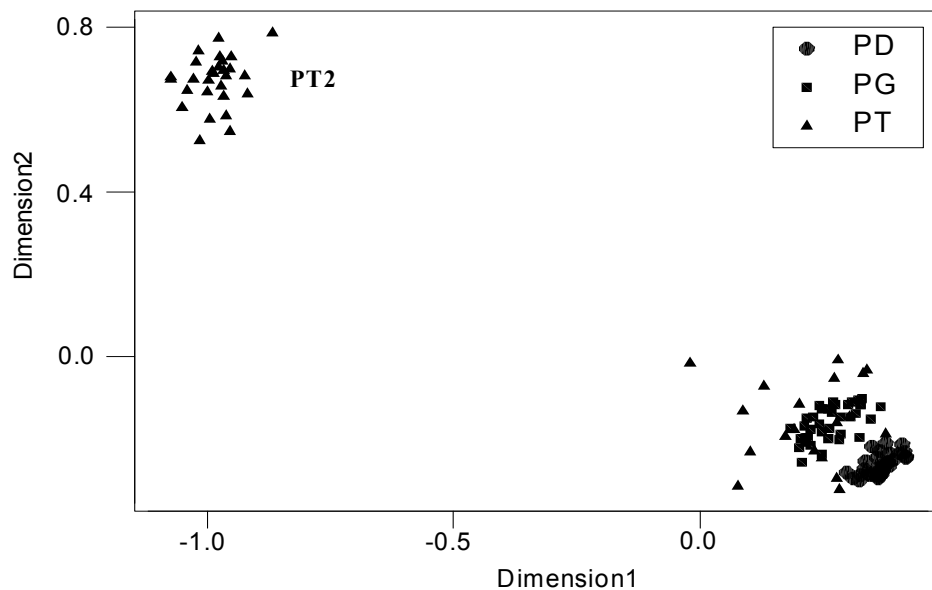


Le profil AFLP de chaque échantillon est ensuite retranscrit en présence/absence des marqueurs. L'absence du fragment est codée par 0 et correspond à un individu homozygote récessif pour le marqueur considéré, alors que la présence du pic (codée par 1) correspond à un individu hétérozygote ou homozygote dominant. On suppose que l'absence d'un marqueur est due à une mutation sur le site de coupure d'une des enzymes de restriction. Les insertions et les délétions sont négligées. On fait de plus l'hypothèse qu'il n'y a pas co-migration de fragments distincts. La lecture des pics est supposée être sans ambiguïté.

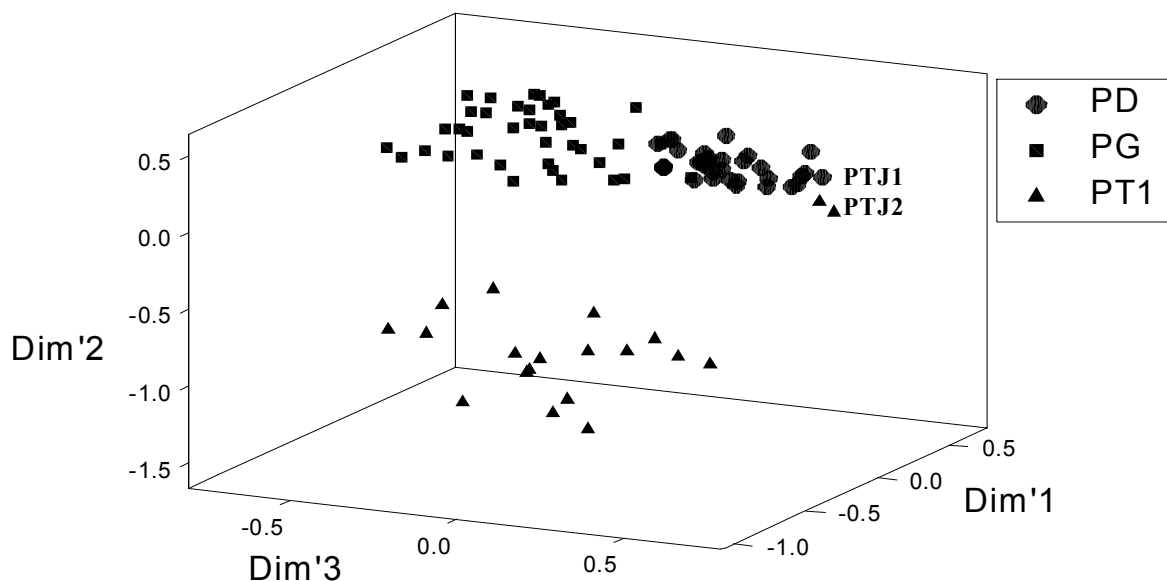
En testant des combinaisons d'amorces, il est possible d'obtenir un grand nombre de marqueurs polymorphes répétables sur l'ensemble du génome.

Figure 2-1: résultats des analyses NMDS. A partir de la matrice absence/présence des AFLP, nous avons calculé une matrice de distance euclidienne par paires d'individus avec le logiciel GENALEX (Peakall et Smouse, 2001). Cette matrice de distance a été analysée avec une NMDS (XLSTAT V.7.5 disponible sur <http://www.xlstat.com>) qui est une procédure d'ordination qui préserve les distances génétiques entre individus sans faire d'hypothèse sur l'identité des individus et la normalité et la structure des données. La conformité entre les distances ajustées et observées est mesurée par une valeur de stress (0 indique un ajustement parfait).

a) Représentation graphique de l'analyse NMDS effectuée sur les données génétiques de l'ensemble des populations naturelles. Le modèle à deux dimensions représente fidèlement les données génétiques observées car la distance entre les valeurs ajustées et les valeurs observées est inférieure à 5% (valeur de stress de 0,048). Chaque point correspond à un individu.



b) Représentation graphique de l'analyse NMDS effectuée sur les données génétiques des populations naturelles de PD, PG et PT1. Chaque point correspond à un individu. La valeur du stress pour la représentation tridimensionnelle est de 0,102.



2- Principaux résultats et interprétations

Sur l'ensemble des populations naturelles, les **résultats du Non-Metric Multidimensional Scaling** (NMDS, figure 2-1) montrent la forte divergence génétique d'un groupe de 6 populations de PT (PT2) par rapport au reste des populations (6 populations de PT nommé PT1, PD et PG). L'**analyse de variance moléculaire** (AMOVA) indique que la variabilité génétique se répartit à 73% entre les taxa PD, PG, PT1 et PT2, à 14% entre populations à l'intérieur des taxa et 13% entre individus à l'intérieur des populations. De plus, les populations appartenant au groupe PT2 ne sont pas séparées géographiquement des populations du groupe PT1. La potentielle de Thuringe présenterait donc potentiellement une espèce cryptique partageant le même habitat que les autres potentielles étudiées ici.

Si on exclut le groupe PT2, une nouvelle analyse NMDS (figure 2-1) et l'AMOVA montrent une différenciation génétique entre PD, PG et PT1 (52% de la variabilité génétique entre taxa, 23% entre populations à l'intérieur des taxa et 25% entre individus à l'intérieur des populations). Des **tests d'assignation** avec le logiciel STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) indiquent que l'ensemble des individus est assigné sans ambiguïté au taxon supposé lors de l'échantillonnage, exception faite de deux individus PTJ1 et PTJ2, assignés à PD. Ces deux individus peuvent être des erreurs d'échantillonnage liés à la difficulté d'identification sur des critères morphologiques. Il peut s'agir de reliquats d'une ancienne station de PD, répertoriée à cet endroit dans les années 1950 par R. Ruffier-Lanche (R. Douzet, com pers). La proximité de différentes populations de PD pourrait aussi laisser envisager une origine hybride de ces deux individus.

A partir de ces résultats, nous pouvons dire que la Potentielle du Dauphiné est génétiquement distincte des deux autres taxa.

Figure 2-2 : Représentation triangulaire des probabilités d'assignation des individus issus de populations naturelles de PD, PG et PT1 et de 41 plantules issues des croisements interspécifiques (PX). Entre parenthèses pour les plantules PX, le croisement dont elles sont issues (femelle x male).

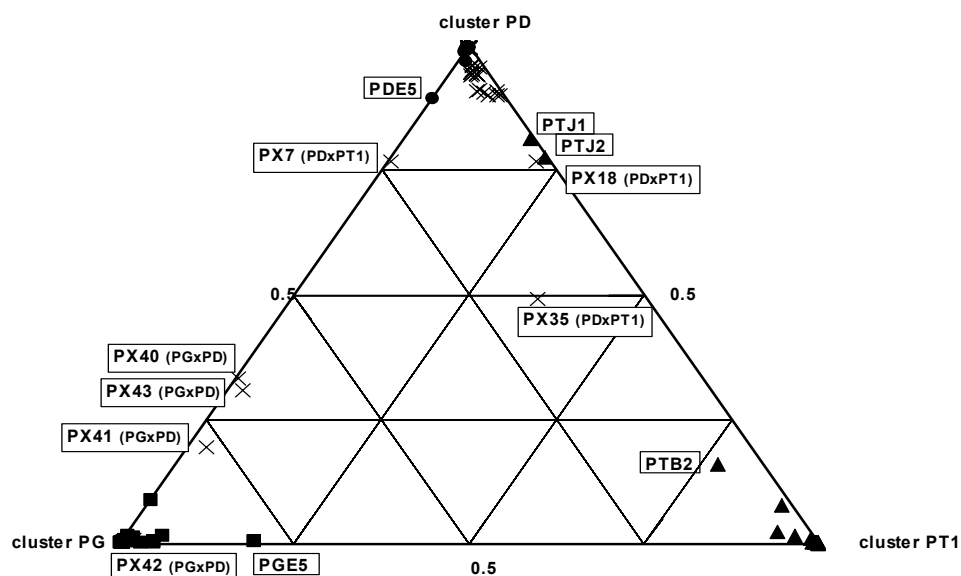


Tableau 2-1 : Résultats des croisements interspécifiques effectués sur les trois taxa PD, PG et PT1. Les taux de germination ont été comparés avec les taux de germination d'akènes issus de pollinisations naturelles. Pour cela un test binomial unilatéral a été effectué sur les proportions de plantules sur le nombre d'akènes mis à germer (Pcross pour les résultats de croisements interspécifiques, Pnat pour les résultats de pollinisations naturelles).

	Nb de croise- ments	Nb d'akènes potentielle- ment viables	Nb de plantules	Taux de germination	Nb potential d'hybrides	MIN-MAX pourcentage d'hybrides
Croisement (♀ x ♂)						
PD x PG	31	28	3	10.7%	0	0%
PD x PT	26	143	36	25.2%	1 à 3	0.04 – 2.1%
PG x PD	7	13	4	30.8%	2 à 3	0.7 – 23%
PG x PT	10	17	0	0	-	-
PT x PD	5	1	0	0	-	-
PT x PG	5	0	-	-	-	-
TOTAL	85	202	43	13.3 ± 14.2	3 à 6	
Pollinisation naturelle						
PD	13	233	99	42.8%	Pcross(39/171) < Pnat(99/233) Z=-4.12; p<0.001	
PG	10	46	22	47.8%	Pcross(4/30) < Pnat(22/46) Z=-3.10; p=0.001	

Les conditions de sécheresse particulièrement sévères durant les **croisements contrôlés** ont conduit à une forte mortalité des fleurs traitées et une grande hétérogénéité des tailles d'échantillon par type de croisement. Cela rend l'interprétation des résultats délicate.

L'assignation des plantules typées génétiquement, issues de croisements interspécifiques, montre que la plupart sont assignées au taxon de la plante mère (figure 2-2). Ceci suggère fortement une reproduction apomictique comme cela a été observé pour d'autres espèces de *Potentilla* (Holm et Ghatnekar, 1996, Nylehn et al., 2003). L'apomixie est la formation asexuée d'une graine à partir des tissus maternels de l'ovule, sans méiose et sans fécondation. Une autofécondation liée à des problèmes de manipulation (pollen mature avant émasculature ou reste de pollen dans les fleurs...) pourrait aussi expliquer ce résultat.

Le caractère dominant des marqueurs AFLP et la différence de ploïdie des taxa compliquent la **détermination du statut d'hybride** d'une plantule. Elle dépend du pourcentage minimum d'allèles partagés avec chaque taxon pour le considérer comme le parent car les hybrides ne sont pas assignés à moitié à la mère et à moitié au père. Si on fixe ce pourcentage à 25%, seules 3 plantules sembleraient résulter d'une hybridation (tableau 2-1). Si ce seuil est à 10%, alors 6 plantules pourraient être des hybrides.

Les **taux de germination des akènes** issus des croisements interspécifiques sont significativement plus faibles (13,3% en moyenne, tableau 2-1) que ceux des akènes issus des croisements en condition naturelle (45,3% en moyenne). Les akènes issus de croisements interspécifiques ont une viabilité plus faible ce qui peut indiquer que les hybrides ont une survie réduite et/ou que les akènes issus de l'apomixie sont moins viables.

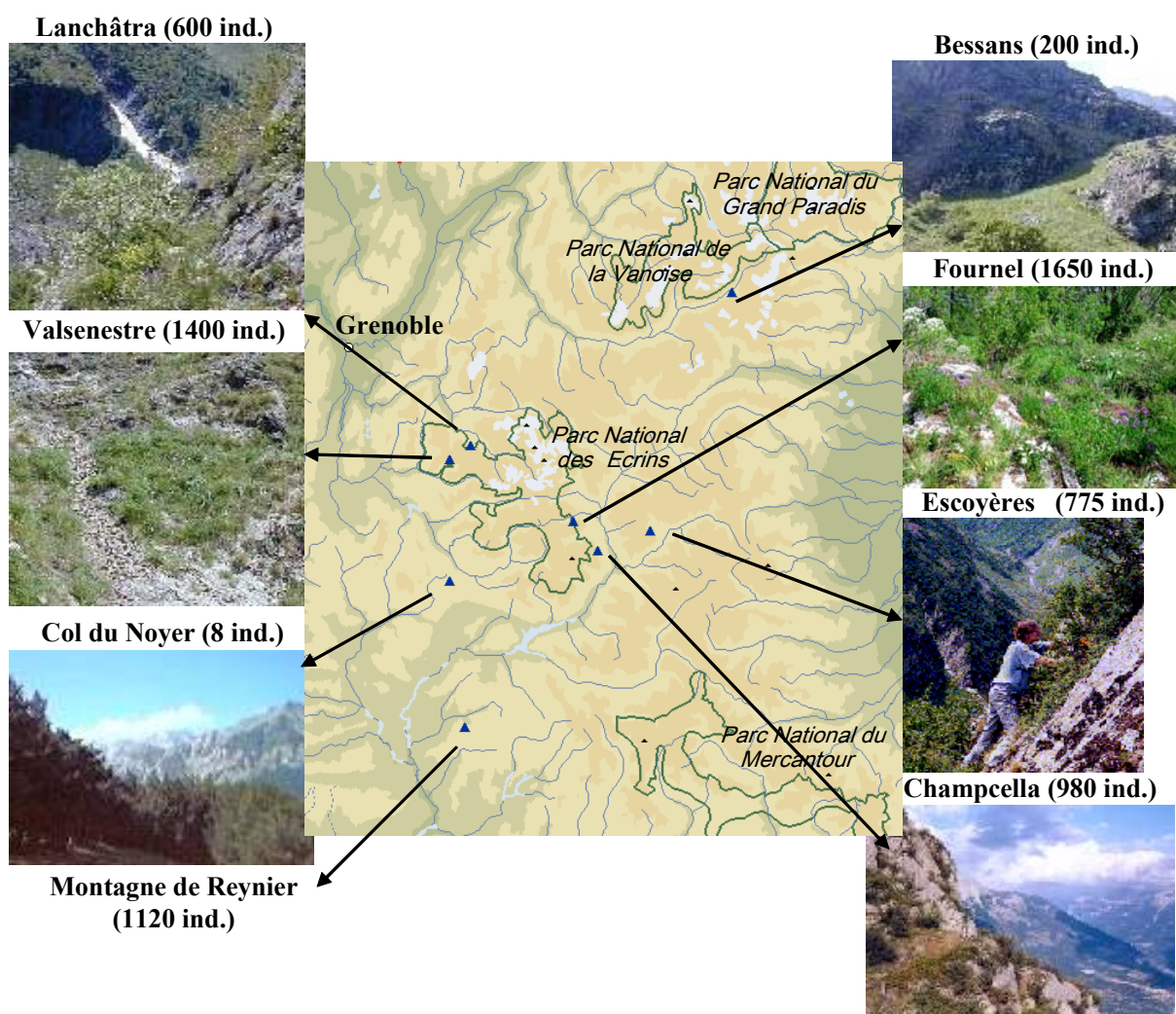
L'ensemble des résultats semblent indiquer qu'il existe une barrière reproductive entre la Potentille du Dauphiné et les Potentilles à grande fleur et de Thuringe. La Potentille du Dauphiné serait donc une espèce biologique (*sensu* Mayr). L'analyse génétique indique clairement qu'elle constitue une unité évolutive indépendante, ce qui justifie son statut d'unité de conservation.

Un résultat inattendu de notre étude est l'identification d'une espèce potentiellement cryptique alors que peu d'espèces cryptiques ont été trouvées chez les plantes (Whittall et al., 2004, Shaw, 2000). Cette espèce cryptique pourrait être un reliquat de *Potentilla heptaphylla* et des recherches plus approfondies sont nécessaires pour identifier clairement et nommer le taxon (collaboration avec L. Garraud).

Planche 2 : le Dracocéphale d'Autriche (*Dracocephalum austriacum* L., Lamiaceae) – génétique des populations



Dracocephalum austriacum



Populations naturelles de *Dracocephalum austriacum* suivies et échantillonnées

II- La génétique au niveau intraspécifique pour le renforcement de petites populations de Dracocéphale d'Autriche (*Dracocephalum austriacum* L., Lamiaceae)

Des travaux sur le Dracocéphale d'Autriche ont été initiés depuis plusieurs années au CBNA. Suite à un travail bibliographique approfondi, des mesures de conservation *in situ* (suivi démographique par Agnès Vivat en 1999 dans 8 populations françaises) et de conservation ex situ (récolte de semences, tests de germination, mise en culture en jardin par Laurent Vinciguerra) ont été mises en place.

En 2002, Agnès Vivat, Arnaud Bouffier (stage ENS Paris), Gaëlle Damour (stage INA-PG) et moi-même avons effectué les suivis démographiques et mis en place de nouvelles expérimentations (étude des performances reproductives, mise en place de quadrats de germination et échantillonnage de feuilles pour les analyses génétiques). En hiver, j'ai effectué les mises au point du protocole AFLP. Au printemps 2003, Agnès Vivat a effectué les suivis démographiques. Florence Tellier (stage master1 Grenoble), Aurélie Bonin (doctorante du LECA) et moi-même avons réitéré les expérimentations sur le système de reproduction. A partir de l'automne 2003, Edith Rigot (stage EPHE) a terminé la mise au point du protocole AFLP, a réalisé les génotypages, a réactualisé et remis en forme les données démographiques et a effectué les suivis démographiques en 2004. J'ai analysé l'ensemble des données (démographiques, génétiques et performances reproductives) durant la fin de l'année 2004 et le début de l'année 2005.

1- Contexte de l'étude

(source : Roux et al., 1995).

Le Dracocéphale d'Autriche (*Dracocephalum austriacum* L.) est une plante vivace de 20 à 40 cm à tiges dressées ou ascendantes, très feuillées. La floraison a lieu en juin et en juillet. Les fleurs grandes (3,5 à 5 cm de long) et de couleur bleu violacé sont regroupées par 2 à 6 en verticilles au sommet des tiges.

Tableau 2-2 : nom, localisation et caractéristiques des populations de *Dracocephalum austriacum* étudiées.

Population	Département	Taille de population en 1999	Altitude (m)	Végétation	Année de la première description sur la base de données flore du CBNA	Semis <i>in situ</i>	Recrute-ment (nb de germinations produites par adulte)
Noyer	Hautes-Alpes	8	1750	Landine à Arctostaphyllos uva-ursi	1780	-	0,11
Bessans	Savoie	200	2000	Lande rocailleuse ouverte	1993	1 germination	0,22
Lanchâtra	Isère	600	1800	Pelouse rocailleuse thermophile	1977	4 germinations	0,28
Escoyères	Hautes-Alpes	775	1690	Pelouse rocailleuse thermophile	1993	0	0,26
Champcella	Hautes-Alpes	980	1700	Pelouse rocailleuse thermophile	1997	0	0,37
Reynier	Alpes de Haute-Provence	1 120	1275	Lande et pelouse rocailleuse thermophile	1909	-	1,61
Valsenestre	Isère	1 400	1600	Pelouse rocailleuse thermophile	1958	0	0,45
Fournel	Hautes-Alpes	1 650	1550	Pelouse rocailleuse thermophile	1996	0	0,56

C'est une plante de pelouses rocailleuses plutôt sèches et de landes boisées. Présente dans les étages montagnard et subalpin, entre 1250 et 2000 m d'altitude, elle est généralement bien exposée au soleil, souvent sur un sol calcaire. C'est une orophyte sud-européenne (substeppique) et il pourrait s'agir d'une espèce relique xérothermique originaire du sud sibérien, ayant accompagné un contingent floristique eurasien dans lequel on retrouve l'Edelweiss. Elle s'étend du Caucase jusqu'aux Pyrénées Orientales. Elle atteint l'arc alpin et les Alpes occidentales au travers de la plaine du Danube. Dans les différents pays, l'espèce est rare et occupe des stations rupestres isolées les unes des autres. En France, une dizaine de localités très dispersées sont connues. Elles présentent des tailles variables (8 à 2000 individus) et la fertilité semble réduite.

Les menaces sont :

- la cueillette, l'arrachage. Cette plante attractive a fait l'objet de pillages par des collectionneurs et certaines stations ont été détruites (station de la Caba-del-Fat dans les Pyrénées Orientales disparue au milieu du siècle dernier).
- le piétinement, plusieurs localités étant traversées par des chemins de randonnée (Valsenestre, Lanchâtra).
- la concurrence végétale menace l'espèce qui semble peu compétitive. Elle trouve son optimum dans les formations végétales basses très ouvertes où la compétition est faible : petites vives en pied ou sommet de falaise, rocailles xériques, pelouses écorchées, landes claires très ouvertes sur sol squelettique superficiel.

Différentes mesures de gestion ont été proposées pour les populations françaises :

- la maîtrise des accès et de la fréquentation par le réaménagement d'itinéraire ou le report de sentier
- le renforcement de petites populations dans les Alpes et la réintroduction de l'espèce dans certains sites des Pyrénées Orientales où elle a disparu.

Notre objectif a été d'étudier la variabilité génétique de 8 populations dans les Alpes françaises pour envisager le renforcement des petites populations Alpines de *Dracocéphale* d'Autriche.

Les populations d'effectif réduit pourraient présenter une diversité génétique plus faible que les grandes populations, associée à une dépression de consanguinité pouvant entraîner une diminution de la valeur sélective individuelle. Par l'accroissement du nombre d'individus, le renforcement d'une petite population favorise sa persistance à long terme en augmentant l'effectif de la population, la variabilité génétique intrapopulation et en réduisant la

dépression de consanguinité. Cependant, il faut tenir compte de l'isolement des populations. Si des populations sont très différenciées génétiquement, indiquant un flux de gènes réduit entre elles, le renforcement d'une petite population ne peut être envisagé que si une grande population est proche génétiquement d'elle. En effet, deux populations trop éloignées génétiquement pourraient donner des descendants non viables (on parle d'outbreeding depression ou dépression d'allogamie). Les programmes de réintroduction ou de renforcement doivent donc prendre en compte à la fois la dépression de consanguinité (diversité intrapopulation) et la dépression d'allogamie (divergence entre populations).

Les 8 populations étudiées sont de tailles très variables, de 8 à plus de 1600 individus. Nous avons étudié la variabilité génétique intrapopulation et la structure génétique inter-populations à partir de 20 individus par population (à l'exception de la plus petite population où les 8 individus ont été échantillonnés) à l'aide de marqueurs moléculaires AFLP.

La variabilité génétique de chaque population a été estimée par la distribution d'un indice de similarité (SG). Cet indice est calculé par comparaison de chaque locus AFLP (N_{xy}) entre individus pris deux à deux à l'intérieur d'une population. Toute comparaison de locus indiquant le même allèle a une valeur de 0 alors que toute comparaison de locus présentant une différence a une valeur de 1. SG est calculé par l'expression suivante:

$$SG = 1 - \frac{N_{xy}}{n} \text{ avec } n \text{ le nombre total de loci polymorphes pour l'espèce}$$

Comme les marqueurs AFLP sont dominants (la présence d'un fragment codé 1 peut indiquer soit un homozygote dominant soit un hétérozygote pour le locus considéré), il faut noter que le rapport N_{xy} sur n sous-estime les différences entre individus deux à deux.

Une analyse en coordonnées principales a été utilisée pour représenter spatialement le phénotype AFLP de chaque individu.

En posant l'hypothèse que les populations sont à l'équilibre de Hardy-Weinberg, nous avons utilisé une méthode bayésienne pour calculer l'indice de fixation de Wright (Fst) par paire de populations (AFLPSURV, Vekemans, 2002). Cette méthode utilise une distribution *a priori* des fréquences alléliques non uniforme (méthode 4). La fréquence de l'allèle nul à chaque locus est calculée en considérant la taille d'échantillonnage et le nombre d'échantillons pour lesquels le fragment est absent. La significativité des Fst par paire de populations a été testée en utilisant le logiciel Arlequin (<http://anthro.unige.ch/arlequin>, Schneider et al., 2000).

En 2002, nous avons effectué des semis de graines *in situ* sur les populations échantillonnées (à l'exception du col du Noyer et de la montagne Reynier). Pour chacune des populations, 50 graines *a priori* viables, prélevées dans la population, ont été semées dans un quadrat carré de 50cm de côté. Le semis a été effectué à quelques mètres de la population source, dans un habitat propice au Dracocéphale d'Autriche mais où il n'était pas présent. Un quadrat témoin, sans graines, a été placé à proximité du quadrat semé. Les germinations ont été dénombrées en 2003 (en 2004, les quadrats n'ont pas tous été prospectés).

Grâce à des suivis individu-centrés menés depuis 1999 dans chaque population, nous pouvons estimer le recrutement moyen. Si on suppose l'absence de banque de graines, le recrutement moyen est calculé comme le nombre de germinations à l'année $t+1$ sur le nombre d'adultes à l'année t .

2- Principaux résultats et interprétation

Les **indices moyens de similarité génétique** oscillent de $0,73 \pm 0,07$ à $0,92 \pm 0,04$ (figure 2-3). Ce sont les individus des plus petites populations (Noyer, Lanchâtra et Bessans) et de deux grandes populations (Valsenestre et Fournel) qui sont les plus similaires génétiquement. Les individus des populations Champcella, Escoyères et Reynier présentent en moyenne plus de 20% de loci différents.

Les **populations les plus petites** (Noyer, Bessans, Lanchâtra, Escoyères) ont un **recrutement plus faible** que les plus grandes populations (tableau 2-2). Ces résultats indiquent que les petites populations pourraient souffrir d'une dépression de consanguinité les rendant plus vulnérables.

Tous les **Fst par paire de populations** sont élevés et significatifs (figure 2-4). Ils sont compris entre 0,11 (Reynier-Lanchâtra) et 0,46 (Noyer-Fournel). L'analyse en coordonnées principales des 8 populations (figure 2-4) montre que les populations Bessans, Valsenestre, Noyer et Fournel sont relativement isolées génétiquement des autres populations. Pour la population Bessans, l'isolement génétique est causé par son isolement géographique au nord des Alpes. Pour les autres, l'isolement par la distance n'explique pas le patron génétique observé. L'absence de flux de gènes avec d'autres populations expliquerait cet isolement génétique entre populations et les valeurs élevées de similarité génétique intrapopulation.

Figure 2-3 : Distribution observée de la similarité génétique (SG) à l'intérieur de chaque population. L'analyse de variance indique une différence significative de SG entre les populations (ddl=7, $F = 99.8$, $p < 0.0001$). Entre parenthèses, les lettres désignent les moyennes significativement différentes avec un test de comparaison multiple de Tukey. La moyenne de SG par population $\pm$ l'écart type est indiquée.

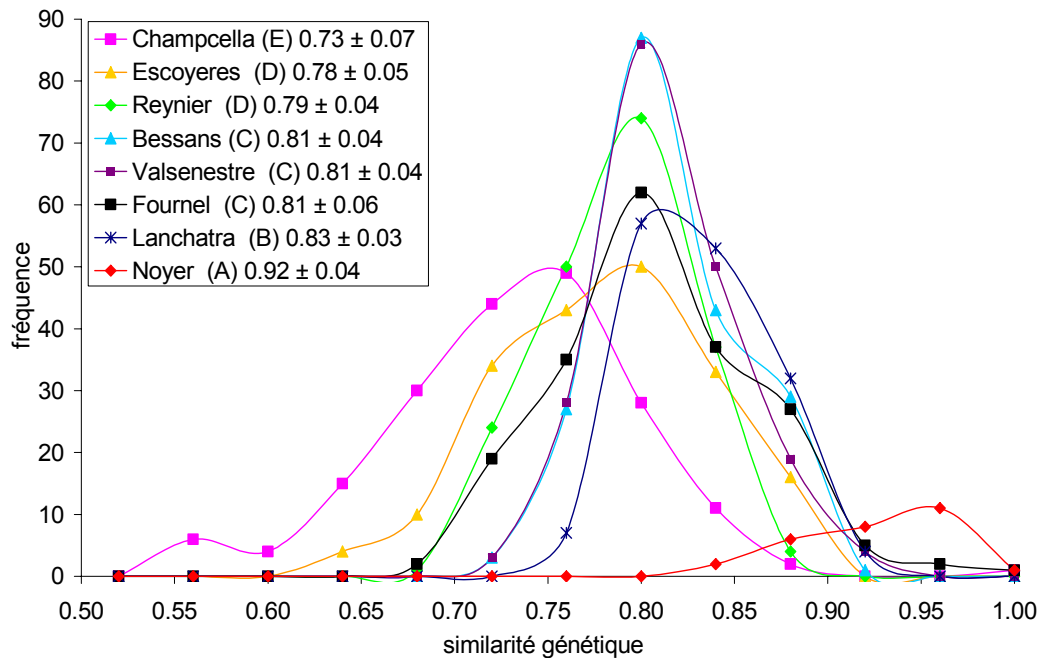
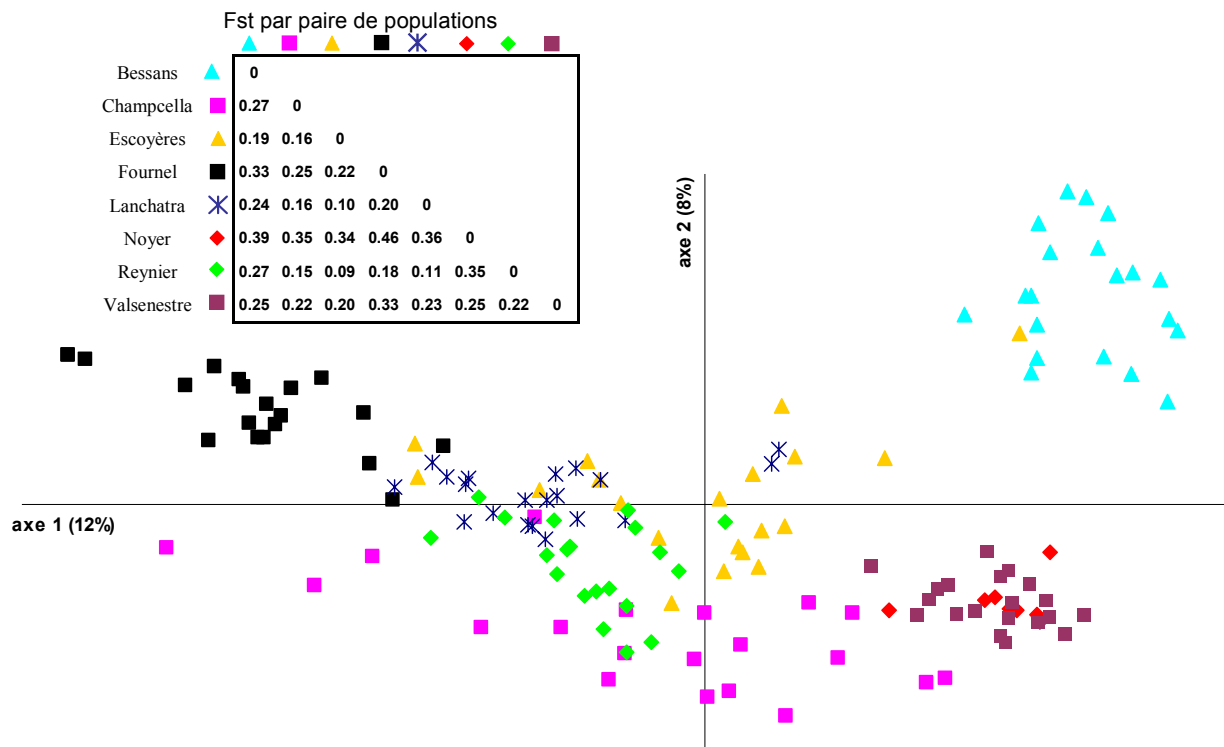


Figure 2-4: Analyse en coordonnées principales effectuée sur la matrice de distance génétique (Huff et al., 1993) entre couple d'individus. Chaque point représente un individu. Le tableau synthétise les F_{st} par couple de populations (AFLPSURV).



La petite population du Noyer est fortement isolée génétiquement des autres populations avec des F_{st} compris entre 0,35 et 0,46, à l'exception de Valsenestre ($F_{st}=0,25$). Le calcul de F_{st} que nous avons effectué tient compte du nombre d'échantillons par population. Les différences de tailles d'échantillonnage ne peuvent donc pas expliquer l'isolement du Noyer. Par contre, cet isolement est à relier à la similarité génétique élevée entre les 8 individus de la population. Aussi bien une forte dérive génétique liée au faible effectif qu'un effet fondateur pourrait expliquer ce résultat.

La population du Noyer est la population qui présente le plus de risque de s'éteindre (effectif réduit, forte similarité génétique des individus et très faible recrutement). Malgré une différenciation génétique significative entre Noyer et Valsenestre, les distances géographique et génétique modérées pourraient permettre d'envisager un renforcement de Noyer par des individus de Valsenestre.

Dans le cas de la population Bessans, aucun renforcement avec les populations analysées ici n'est envisageable. La station de Pralogan-La-Vanoise, proche géographiquement de Bessans pourrait constituer une source pour renforcer Bessans. Cependant, il faudrait que la population soit de taille suffisante et génétiquement diversifiée. L'étude génétique de populations italiennes est aussi envisageable dans ce cadre.

La population de Lanchâtra pourrait être renforcée avec des individus de la population des Escoyères ou de Reynier.

Les **résultats de semis *in situ*** indiquent que le taux de germination est négligeable (une germination a été trouvée à Lanchâtra et 4 à Bessans). Des suivis sur le long terme des quadrats de germination auraient été nécessaires pour obtenir des résultats plus fiables. Cependant, après plusieurs années de tests de germination *ex situ* par Laurent Vinciguerra au CBNA dans le but d'établir une collection conservatoire culturelle, plusieurs constats peuvent être formulés (Vinciguerra, 2002 et com pers). Quels que soient les traitements chimiques (nitrate de potassium, acide gibbérellique à différentes concentrations), le régime thermique ou les conditions photo-périodiques (stratification au froid humide et à l'obscurité), les résultats sur des lots de Reynier et du Fournel révèlent une faible capacité germinative des semences de *D. austriacum*. Néanmoins, la scarification manuelle des graines permet d'accroître le pourcentage de germination. Sur des lots de semences d'origine variée, 62% des graines scarifiées germent contre 35% avec divers traitements mais sans scarification. Ainsi, en 2000, des plants issus de la population du Noyer en culture en jardin conservatoire ont

donné des semences suite à la pollinisation avec des plants d'origine inconnue en culture depuis 1987. Ces semences ont été récoltées et les tests de germination avec scarification effectués en novembre 2003 ont été couronnés de succès (100% de germination sur deux lots de 25 graines). Ces semences ont été mises en culture en jardin conservatoire.

Il semble donc que pour accroître l'efficacité de mesures de renforcement, l'introduction de jeunes plants soit préférable. Pour cela, un programme en plusieurs étapes peut être envisagé :

- germination en chambre de culture et en conditions contrôlées de semences récoltées sur les populations naturelles à renforcer et sur les populations naturelles génétiquement adéquates;
- mise en culture des plantules en jardin conservatoire. Pour atteindre le stade adulte fleuri, il semble qu'il faille plusieurs années (les plantules plantées en 1987 en jardin conservatoire au CBNA ont fleuri massivement pour la première fois en 2001...);
- récolte des semences des plants en jardin conservatoire de chaque population à renforcer. Ces semences peuvent être issues de pollinisations contrôlées manuelles si la pollinisation naturelle ne permet pas d'obtenir une fécondité satisfaisante;
- vérification de la viabilité de la descendance : germination en chambre de culture et en conditions contrôlées des semences et mise en culture des plantules;
- réintroduction des plants en population naturelle, suivi des plants réintroduits et des changements de la dynamique de la population dus au renforcement.

CHAPITRE 3

Système reproducteur et performances
reproductives pour diagnostiquer les facteurs
favorables au maintien d'une espèce

La persistance d'une espèce dépend de sa capacité à se reproduire, sexuellement ou asexuellement. Quand l'espèce est annuelle ou bisannuelle, la survie est limitée et son succès reproducteur conditionne entièrement le maintien de ses populations. C'est pourquoi l'étude des performances reproductives et du système de reproduction d'une espèce peut être un outil pour estimer la viabilité des populations (Colas et al., 2001, Kéry et al., 2000, Oostermeier et al., 1998). La première partie de ce chapitre s'intéresse à l'étude des performances reproductives, tandis que la deuxième partie, traite plus particulièrement de l'étude du système reproducteur.

L'étude de la structuration génétique d'un ensemble de populations peut permettre d'étudier les flux de gènes entre ces populations. Une approche complémentaire pour estimer les flux de gènes à une échelle spatiale réduite est l'étude directe des flux de pollen et de graines. Pour identifier les flux de graines, il est possible d'utiliser des méthodes de marquage et de capture ou des pièges à graines situés à des distances variables (Ouborg et Erikson, 2004). Comme le notent Ouborg et Erikson (2004), la fiabilité de ces méthodes pour évaluer des flux sur de longues distances est assez faible. Il en est de même pour les études des flux de pollen. Les flux de pollen peuvent être étudiés par marquage et capture en utilisant des colorants classiques (noir de Soudan, bleu de méthylène ou acide fuschique, Tremblay, 1994) ou des poudres fluorescentes détectables à la lumière ultraviolette (Waser et Price, 1982). Un autre moyen pour estimer les flux de pollen dans une population donnée est l'observation et le suivi des pollinisateurs (Herrera et Pellmyr, 2002). Ce type d'études informe sur le régime de reproduction d'une espèce donnée : allogame (essentiellement par allofécondation), autogame (essentiellement par autofécondation) ou asexué par multiplication végétative ou apomixie. Le passage brusque d'un régime de reproduction allogame à un régime de reproduction autogame ou asexué peut avoir des conséquences sur la persistance de l'espèce concernée. Kearns et al (1998) indiquent que les relations mutualistes entre plantes et pollinisateurs sont actuellement fortement menacées par les activités humaines, entraînant la disparition du pollinisateur spécifique ou le changement de la communauté des pollinisateurs, et peuvent mener une population de plantes à un isolement reproductif en se reproduisant essentiellement par autogamie ou par multiplication végétative. Les modifications de l'habitat et les changements climatiques peuvent engendrer un défaut de pollinisation dont l'impact sur la persistance des populations est encore mal connu (Wilcock et Neiland, 2002). La consanguinité peut aussi être induite par le comportement des pollinisateurs favorisant la géitonogamie (pollinisation successive de fleurs du même individu induisant de

l'autofécondation, DeJong et al., 1993). Expérimentalement, une relation de densité-dépendance négative a été observée entre la taille des populations de plantes et les visites de pollinisateurs (Groom, 1998 ; Fischer et Matthies, 1998). Si la taille d'une population passe sous un seuil critique et/ou qu'elle est isolée, elle ne suffit plus à attirer les pollinisateurs et le succès reproducteur de la population est réduit: on parle d'effet Allee (Courchamp et al., 1999).

Pour limiter l'autofécondation, certaines plantes développent des mécanismes, comme une maturation décalée des organes reproducteurs mâles et femelles (protandrie ou protogynie) ou des barrières physiques (Gaudeul et Till-Bottraud, 2003, Barrett, 2002, Glémin, 2001). Cependant, l'auto-incompatibilité peut accélérer l'extinction. Chez une plante rare, endémique et auto-incompatible (*Cochlearia bavarica*), Fischer et al. (2003) ont montré qu'une faible variabilité génétique induit une diminution de la compatibilité reproductrice entre plantes et une baisse de la fitness des juvéniles.

Planche 3 : l'Androsace Septentrionale (*Androsace septentrionalis* L., Primulaceae)



Androsace septentrionalis
(photo Michel Noël)



Evaluation de l'existence de
plantes bisannuelles par marquage
avec du fil



Androsace septentrionalis
après pâturage ovin



Parc à moutons à proximité
de la population de la
Casse



Suivi démographique de quadrats de 50 x 50 cm, le long de transect. La localité de chaque rosette est reportée sur un schéma papier ainsi que le diamètre de la rosette, mesuré au pied à coulisse.



Bombylus sp., un des pollinisateurs de l'*Androsace septentrionalis*

I- Impact de l'utilisation des terres sur l'Androsace Septentrionale (*Androsace septentrionalis* L., Primulaceae)

L'Androsace Septentrionale est une petite plante (hauteur maximale de 20 cm) peu emblématique et totalement inconnue du grand public. Agnès Vivat (CBNA) et Bernard Nicollet (Parc National du massif des Ecrins) ont mis en place un suivi démographique sur une population d'Androsace Septentrionale en 1999. Avec l'aide de Bernard Nicollet, en 2002, Gaelle Damour (stage INA-PG), Arnaud Bouffier (stage ENS Paris) et moi-même avons étendu les suivis démographiques à un total de 6 populations caractérisées par différentes pratiques agro-pastorales. Nous avons également mesuré le diamètre des rosettes suivies, étudié la phénologie et les performances reproductives de l'espèce et mis en place des expérimentations pour tester sa bisannualité. De plus, nous avons effectué des expérimentations sur l'impact de la diminution de la surface foliaire sur les performances reproductives. J'ai repris l'ensemble des suivis et des expérimentations de 2003 et 2004, avec l'aide de Bernard Nicollet, Jean-Christophe Dunod (stage IUT Corte), Cyrille Conord (doctorant du LECA) et Edith Rigot (stage EPHE). J'ai analysé l'ensemble des données à la fin de l'année 2004 et au début de l'année 2005.

1- Contexte de l'étude

a) Caractéristiques de l'espèce et sites d'étude

(D'après Chas, 1994 et Roux et al., 1995)

L'Androsace Septentrionale appartient à la famille des Primulacées. C'est une plante à rosette dont le diamètre peut aller de quelques millimètres à 6 cm (exceptionnellement). De cette rosette partent des hampes florales dressées (de 1 à 10), de 5 à 20 cm et sans feuille. Chaque hampe se termine par une ombelle simple portant de 4 à 20 fleurs à corolle blanche de 4-5 mm. Les 5 pétales sont à lobes entiers et les capsules subsphériques sont plus longues que le calice dont les sépales sont soudés. A maturité, les capsules sèches s'ouvrent, libérant 15 à 30 graines d'un millimètre de long.

Tableau 3-1: quelques caractéristiques des sites d'études d'*Androsace septentrionalis*

Population	Utilisation des terres	Dénomination	Nb de quadrats	Surface de la population (m ²)	Orientation	Altitude
Cervièrès	Abandon ancien	abandon	6	26	SE	1860
Chapelle	Abandon récent	abandon2	4	6.5	SE	1700
Guibertès	Fauche	fauche	10	45	NE	1500
Fontenil	Fauche+fumure +pâturage	fauche&pâturage	5	31	SE	1700
Casse	Pâturage de printemps	pâturageP	4	2.3	SO	1570
Chirouzas	Pâturage de printemps et d'automne	pâturageP&A	10	250	OSO	1720

L'espèce présente une répartition circum boréo-continentale. En France, la plupart des populations, de taille variable, sont localisées dans les Hautes-Alpes, autour de Briançon (vallées de la Guisane, de la Cerveyrette, de la Clarée, et du Guil) et une population en Savoie a récemment été trouvée. Elle colonise les étages montagnard et subalpin (1350 à 2110 m dans les Hautes-Alpes) et préfère les pelouses sèches (mésoxérophiles à xérophiles), champs et pentes sablonneuses, talus, clapiers et murets de soutènement des anciennes terrasses cultivées. Sa présence est liée aux activités agricoles traditionnelles (fauche, pâturage extensif, voire même cultures extensives) et inféodée aux milieux ouverts. La dispersion des graines semble assez limitée. Le vent produirait un effet de balancier sur la tige florale permettant ainsi une dispersion par gravité. Les activités agro-pastorales pourraient favoriser la dispersion et favoriser l'extension des populations d'*A. septentrionalis*.

Il semblerait que l'espèce soit en déclin même si nous n'en avons pas de preuve. Avant la mise en place de cette étude, l'espèce était très mal connue. La principale cause de disparition a certainement été les aménagements touristiques de la vallée de la Guisane et de la Clarée et les changements de pratiques agro-pastorales.

b) Mesures et analyses statistiques

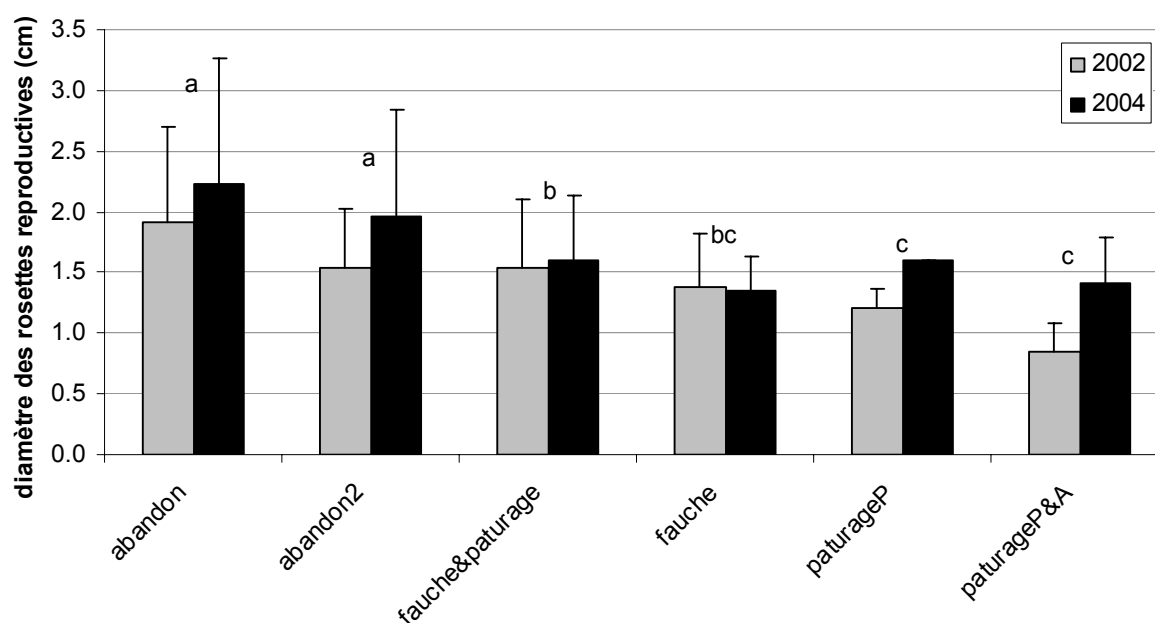
La biologie de l'espèce est assez peu connue. Le Livre Rouge de la Flore menacée de France indique qu'elle est annuelle ou bisannuelle. Nous avons donc effectué des expérimentations pour tester la bisannualité des individus en 2002 et 2003. Un minimum de vingt rosettes cartographiées a été marqué avec un fil noué à la base de la rosette en début septembre. En mai de l'année suivante, les rosettes marquées et vivantes ont été dénombrées.

Le suivi annuel de Chirouzas, mis en place par Agnès Vivat et Bernard Nicollet en 1999, s'effectue dans 10 quadrats permanents de 50cm de côté répartis sur deux transects perpendiculaires. Les quadrats sont matérialisés par des piquets enfoncés dans le sol. En 2002, selon le même protocole, nous avons étendu les suivis démographiques à 5 autres populations présentant différents usages des terres (tableau 3-1). De 4 à 10 quadrats ont été définis de façon aléatoire sur 2 à 3 transects, selon les effectifs, la topologie et la répartition des individus. Grâce à un cadre de plexiglas avec un maillage de 10 cm, les rosettes ont été cartographiées ; leur statut (végétatif, brouté ou fleuri), le diamètre de rosette (de 2002 à 2004) ainsi que la production de graines en 2002 et 2003 ont été relevés.

Tableau 3-2 : résultats des marquages de rosettes effectués en 2002 et 2003 sur les différents sites d'études d'*Androsace septentrionalis*

marquage	recapture	population	activités	nb total de rosettes marquées	nb de rosettes retrouvées vivantes	% de rosettes retrouvées
20/8/02	12/5/03	Cervièrès	abandon	46	24	52.2
20/8/02	12/5/03	Chirouzas	pâturage P	49	45	91.8
19/9/03	25/5/04	Cervièrès	abandon	30	16	53.3
19/9/03	26/5/04	Chapelle	abandon2	26	16	61.5
19/9/03	26/5/04	Guibertès	fauche	30	23	76.7
19/9/03	24/5/04	Fontenil	fauche&pâturage	30	12	40.0
19/9/03	25/5/04	Casse	pâturage P	23	10	43.5

Figure 3-1 : Diamètre moyen $\pm$ écart type des rosettes reproductives d'*Androsace septentrionalis*, en fonction de l'année et du type d'exploitation. Les lettres indiquent les différences significatives entre les moyennes par type d'exploitation avec un test de comparaisons multiples de Tukey.



Nous avons étudié l'impact de différentes gestions agro-pastorales sur deux traits démographiques: le diamètre des rosettes reproductives et les performances reproductives mesurée en 2002 et 2003 (nombre de graines/individu, nombre de fruits/individu, nombre de graines/fruits et masse moyenne d'une graine).

Après avoir vérifié la normalité et l'homoscedasticité, des analyses de variance ont été effectuées pour identifier les différences entre populations et entre années à l'aide du logiciel Xlstat (xlstat v.7.5 disponible sur <http://www.xlstat.com>). Lorsque les moyennes étaient significativement différentes au seuil de 5%, des tests de comparaisons multiples de Tukey ont été effectués et les moyennes significativement différentes sont différenciées par des lettres (A indiquant la moyenne la plus grande).

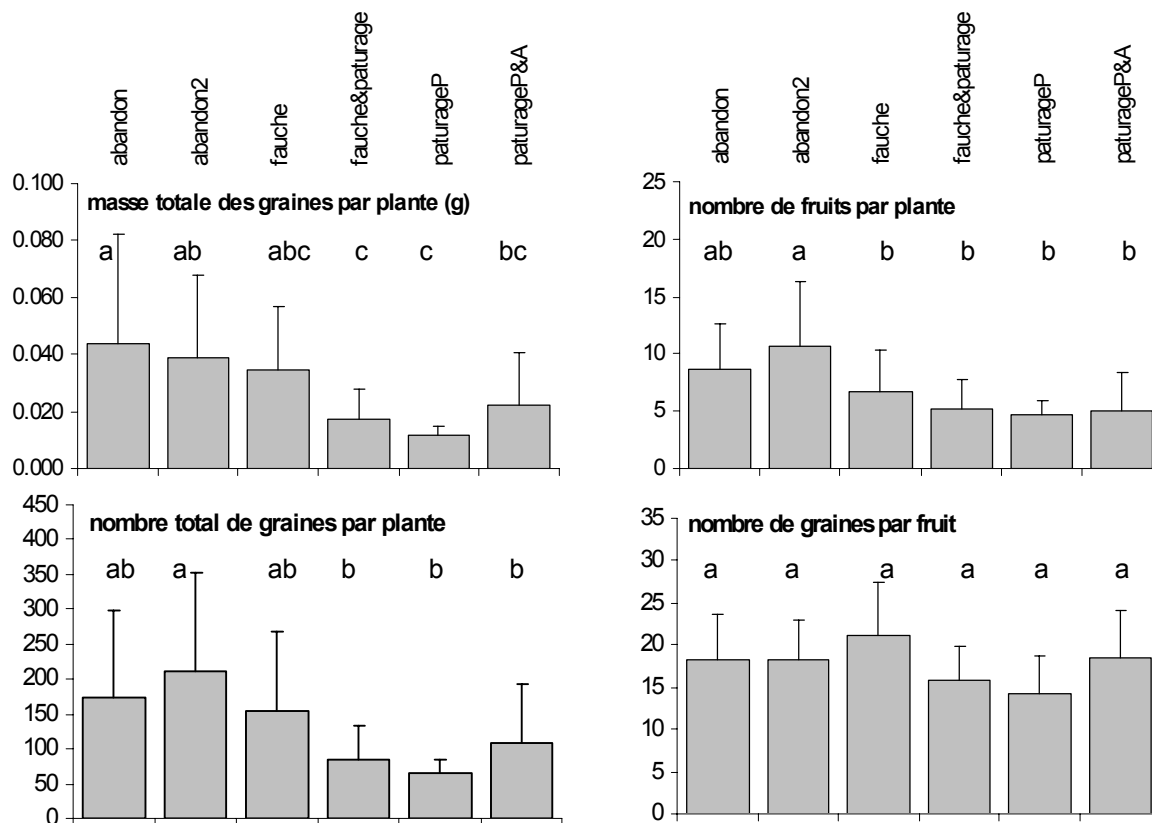
2- Résultats et interprétations

Mise en évidence de la bisannualité

Les résultats de marquage des rosettes montrent qu'une fraction non négligeable des individus présents en fin de saison végétative (de 40 à 92%) peut persister jusqu'à la saison suivante (tableau 3-2). Nous avons effectué des études phénologiques en 2002, en répétant les suivis à plusieurs dates (mi mai, début juillet et fin août). Cette étude phénologique et nos observations de terrain tendent à indiquer que les rosettes observées au début de la saison ne persistent pas jusqu'en septembre. L'alternance de périodes très sèches et de pluies d'été conduit à la mortalité et à l'émergence de nouvelles rosettes tout au long de l'été. Parmi les rosettes qui émergent en fin de saison végétative, beaucoup n'auront pas le temps de fleurir, du fait des conditions météorologiques et tenteront de persister jusqu'à la saison prochaine. Les rosettes qui persistent fleurissent dès le début de la saison végétative.

Il est difficile d'établir un lien entre le pourcentage de rosettes retrouvées et les activités anthropiques à partir de ces quelques données non répliquées. De plus, il semble que la bisannualité des individus soit bien plus dépendante des conditions météorologiques que des activités agro-pastorales (degré de sécheresse en fin de saison végétative, nombre de jours de gelée avant les chutes de neige...).

Figure 3-2 : Comparaison des performances reproductives *d'Androsace septentrionalis* en 2002 entre les différents modes d'exploitation (abandon : mesures effectuées sur 16 plantes, abandon2 : 14, fauche : 17, fauche&paturage : 14, paturageP : 5, paturageP&A : 19). Les lettres correspondent aux moyennes significativement différentes avec un test de comparaisons multiples de Tukey. Le tableau présente les résultats des ANOVAs pour chaque variable.



Variable dépendante	ddl	F	p
Masse totale des graines d'une plante	5	2.9	0.02
Nombre total de graines par plante	5	2.4	0.05
Nombre de fruits par plantes	5	6.6	<0.001
Nombre de graines par fruit	5	4.1	0.002
Masse moyenne d'une graine	5	2.9	0.02

Du fait de ces fortes variations phénologiques liées aux aléas micro et macro climatiques et au cycle de vie court de l'espèce, les résultats de suivis démographiques apportent peu d'informations. En effet, ils dépendent essentiellement de la date de recensement des individus et des conditions climatiques. Ainsi, le pourcentage de rosettes végétatives, le diamètre des rosettes végétatives et la densité de rosettes par m² sont extrêmement variables en fonction de la date d'observation, de la population et de l'année. Cependant, si le nombre de rosettes reproductives varie fortement en fonction de la date des mesures, les caractéristiques propres de ces individus reproducteurs semblent varier en fonction du mode de gestion de la population.

Effet du mode d'exploitation des populations sur le diamètre des rosettes reproductives (mesuré en mai)

De 2002 à 2004, 1161 rosettes portant au moins une hampe florale ont été mesurées (abandon : 322, abandon2 : 113, fauche : 102, fauchetpaturage : 98, paturageP : 53, paturage PetA : 472). Le diamètre des rosettes reproductives est compris entre 0,3 et 5,9 cm . L'interaction entre l'année et le mode d'exploitation est significative pour le diamètre des rosettes reproductives (ddl=10, F=9,8, $p < 0,0001$). L'année 2003 ne peut être considérée comme un réplicat car c'est une année de sécheresse exceptionnelle.

Cette année-là, on constate que le diamètre des rosettes reproductives est significativement plus élevé pour l'ensemble des populations étudiées. Ce phénomène est certainement dû au fait que les individus ont eu un temps de développement plus long à cause de la précocité engendrée par la sécheresse. De plus, la sécheresse précoce des prairies a limité voire empêché totalement le pâturage. Dans la suite des analyses, nous n'inclurons pas l'année 2003 car l'étude des variations liées à la sécheresse n'a pas été approfondie.

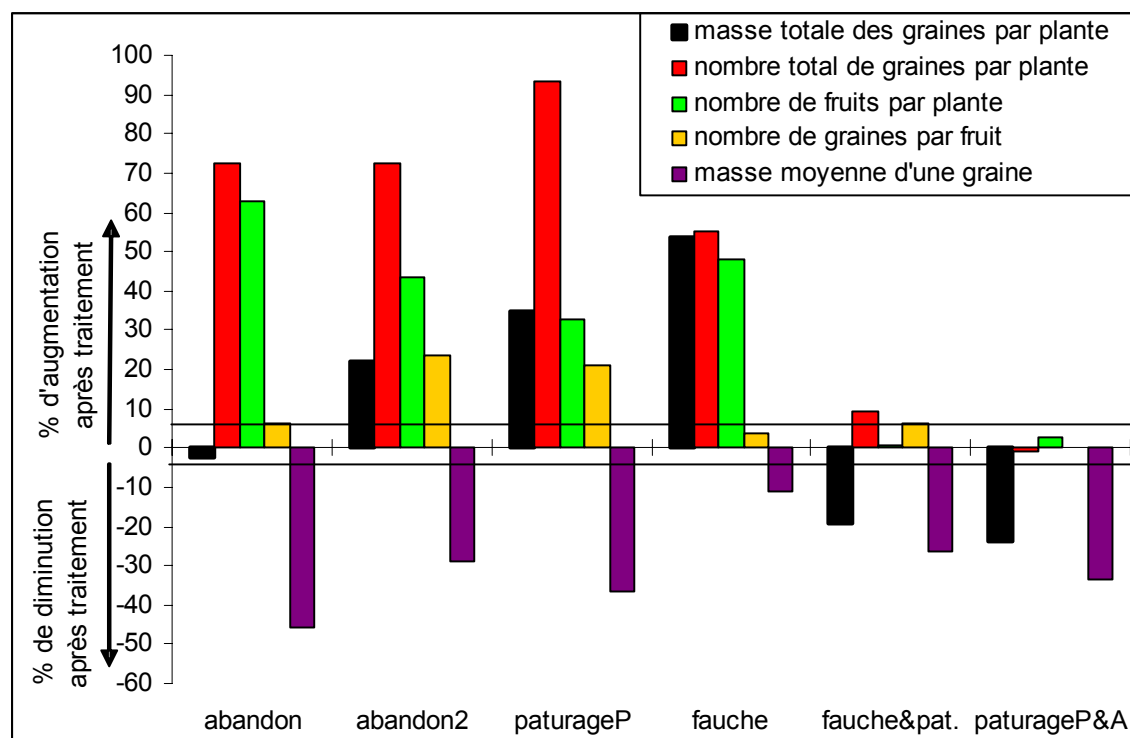
Si on s'intéresse uniquement aux années 2002 et 2004 (figure 3-1), l'interaction entre l'année et le mode d'exploitation est toujours significative (ddl=5, F=3,6, $p=0,003$). Le test de comparaisons multiples de Tukey indique que les diamètres de rosettes reproductives sont supérieurs pour les populations sur terres en déprise. Des diamètres intermédiaires sont observés pour les deux populations en prairie de fauche alors que les populations en zone uniquement pâturée ont les plus petits diamètres.

Nous avons par ailleurs mis en évidence une régression positive significative entre le diamètre des rosettes reproductives et le nombre de fruits (ddl total = 289, F = 316,4, $p < 0,0001$).

Tableau 3-3: résultats des ANOVAs effectuées sur les paramètres de performances reproductives d'*Androsace septentrionalis* en 2002 pour tester des différences entre les modes d'exploitation et l'effet de la suppression de 30% des feuilles (Traitement).

Source	ddl	F	p
nombre totale de graines			
gestion	5	6.909	< 0.0001
traitement	1	7.439	0.007
gestion*traitement	5	0.973	0.436
masse totale des graines			
gestion	5	5.830	< 0.0001
traitement	1	0.596	0.441
gestion*traitement	5	0.750	0.587
nombre de fruits			
gestion	5	8.194	< 0.0001
traitement	1	6.647	0.011
gestion*traitement	5	0.951	0.450
nombre de graines par fruit			
gestion	5	5.375	0.000
traitement	1	3.893	0.050
gestion*traitement	5	0.831	0.529
masse moyenne d'une graine			
gestion	5	9.738	< 0.0001
traitement	1	48.497	< 0.0001
gestion*traitement	5	1.682	0.142

Figure 3-3: effet de la suppression de 30% des feuilles sur les performances reproductives d'*Androsace septentrionalis* en fonction du mode de gestion. Pour mesurer l'effet du traitement, l'écart entre les variables de performances reproductives a été calculé relativement à la valeur de la variable chez les plantes témoins (valeur de la variable obtenue après traitement moins valeur de la variable du témoin sur valeur de la variable du témoin).



Effet du type d'exploitation et de la suppression de feuilles sur les performances reproductives

Les performances reproductives des individus ont été comparées en 2002 entre les différents types d'exploitation des populations. Pour cela, le nombre total de graines produites et la masse totale des graines par individu ont été mesurés. La masse totale des graines d'un individu est obtenue à partir du nombre de fruits par individu, du nombre de graines par fruit et de la masse moyenne d'une graine. La figure 3-2 montre que les populations sur terres en déprise agricole présentent un nombre total de graines, une masse totale des graines et un nombre de fruits significativement supérieurs à ceux des populations exploitées. La population en prairie de fauche présente des valeurs intermédiaires pour le nombre total de graines et la masse totale des graines. Les graines sont significativement plus grosses dans la population en prairie de fauche. Globalement, les performances reproductives sont supérieures dans les populations sur terres en déprise et dans la population en prairie de fauche. La population en prairie de fauche produit moins de fruits par individu que les populations sur terres en déprise, mais ces fruits contiennent plus de graines, et elles sont plus grosses.

Pour tenter de mieux comprendre la stratégie d'allocation des ressources à la reproduction, nous avons testé l'impact de la suppression de 30% des feuilles sur les performances reproductives des populations (de 8 à 17 plantes traitées par population, avec une moyenne de 13 plantes traitées). Le tableau 3-3 montre que pour l'ensemble des variables de performances reproductives, les interactions entre le type de gestion et le traitement ne sont jamais significatives. Par contre, l'effet « type de gestion » est significatif pour l'ensemble des variables. L'effet traitement est significatif pour toutes les variables à l'exception de la masse totale des graines par plante.

La suppression des feuilles ne modifie pas significativement la masse totale des graines produites par individu. Ceci signifie que la plante alloue la même quantité d'énergie à ses graines, mais la figure 3-3 montre clairement que ses ressources sont distribuées différemment, suite au traitement de suppression des feuilles. Dans les deux populations « fauche&paturage » et « paturageP&A », la suppression des feuilles conduit les plantes à produire des graines plus petites, ce qui est compensé par une augmentation du nombre de fruits ou du nombre de graines. Suite au traitement, les populations sur terres en déprise, la population en prairie de fauche et la population en zone pâturée au printemps donnent aussi des graines plus petites mais globalement, le nombre total de graines par plante augmente. Dans la population en prairie de fauche, la suppression de feuilles conduit les plantes à

produire 48% de fruits en plus, contenant des graines presque aussi grosses que celles des plantes témoins. Pour la population de la parcelle abandonnée depuis longtemps (abandon), les plantes produisent aussi plus de fruits mais avec des graines 46% plus petites que celles des plantes témoin. Les plantes de la population abandonnée récemment et de la population en zone pâturée au printemps donnent à la fois plus de fruits et plus de graines par fruit mais elles sont plus petites.

Globalement, les performances reproductives sont plus grandes dans les populations sur terres en déprise et le stress causé par la suppression des feuilles a pour effet de diminuer la masse moyenne d'une graine mais d'augmenter la production de fruits et/ou de graines. Dans la population en prairie de fauche, le nombre de fruits est plus faible mais les graines sont plus grosses et plus nombreuses. Le traitement a pour effet d'augmenter le nombre de fruits par plante. Dans les zones pâturées tardivement (fin de l'été et automne), les plantes produisent moins de fruits et moins de graines et suite à la suppression des feuilles, les individus produisent des graines plus petites. Dans la zone pâturée au printemps, les plantes traitées produisent au total plus de graines que les plantes témoin.

Cependant, seuls des tests de germination sur des lots de petites et de grosses graines pourraient permettre de déterminer si les grosses graines germent mieux et survivent mieux. Ces informations permettraient de mesurer l'effet de la suppression des feuilles sur la valeur sélective des individus.

Malgré la gamme de populations utilisées, l'absence de réplicats est une limite à l'interprétation des résultats et à la mise en évidence de tendances générales.

L'Androsace Septentrionale est donc bien une espèce messicole, adaptée aux activités agricoles. Contrairement au pâturage tardif, il semble que la fauche permette de maintenir des performances reproductives élevées tout en favorisant le maintien d'un milieu favorable à l'espèce et une bonne dissémination des semences. Cependant, dans les secteurs étudiés, les mutations agricoles sont considérables depuis la déprise agricole en montagne : le labour n'est plus pratiqué et la fauche est de plus en plus rare contrairement au pâturage, essentiellement ovin, qui devient une pratique courante. En vallée, les animaux sont présents tôt dans la saison (avant la monte aux alpages). Cette pression de pâturage et la réduction de la fauche pourraient être particulièrement néfastes au maintien de l'Androsace Septentrionale dans la vallée de la Guisane et de la Clarée.

Planche 4 : le Sabot de Vénus (*Cypripedium calceolus* L., Orchidaceae) – système de reproduction



Un groupe (un clone ?) de *Cypripedium calceolus*



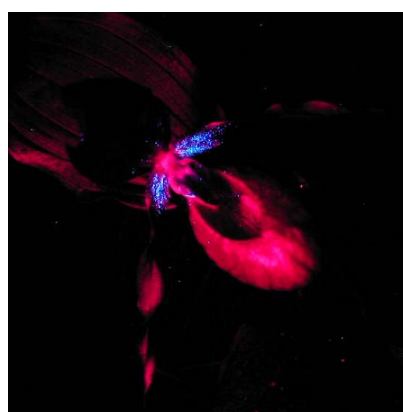
Ensachage des boutons floraux



Émasculation par retrait des deux masses polliniques



Marquage du pollen avec de la poudre fluorescente



Plante marquée à la poudre fluorescente bleue, de nuit, sous rayonnement ultraviolet.

II- Etude du système de reproduction du Sabot de Vénus (*Cypripedium calceolus* L., Orchidaceae) : un mutualisme plante pollinisateur en danger ?

L'étude du système de reproduction du Sabot de Vénus a débuté lors de mon DEA en 2001. Avec Nicolas Juillet (stage de maîtrise, Grenoble), nous avons effectué de nombreuses prospections en Chartreuse, testé plusieurs méthodes pour étudier le système de reproduction de l'espèce et commencé des suivis de populations en Chartreuse et dans les Bauges, avec le concours de Jean-François Lopez (parc naturel régional des Bauges). Les expérimentations les mieux adaptées à l'espèce ont été reconduites chaque printemps, de 2002 à 2004, avec l'aide de nombreuses personnes dont Cyrille Conord, Albano Beija-Pereira, Aurélie Bonin (doctorants du LECA), Gaëlle Damour (stage INA-PG), Arnaud Bouffier (stage ENS Paris), Jean-Christophe Dunod (stage IUT Corte), Florence Tellier (stage master1 Grenoble), Cindy Soenen (stage IUP Chambéry); En 2004, l'essentiel des expérimentations a été géré par Edith Rigot (stage EPHE).

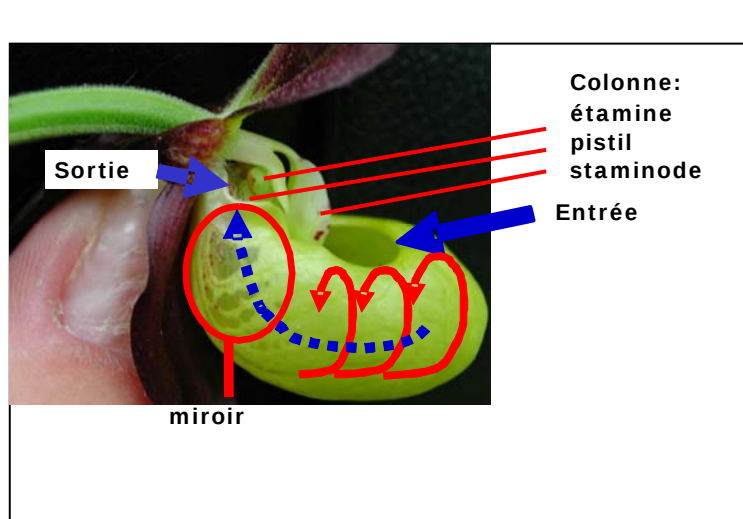
En 2002, j'ai mis en place des suivis démographiques individu-centrés dans 4 populations déjà étudiées en 2001 (massif de la Chartreuse et massif des Bauges avec l'aide de Jean François Lopez et Bruno Gravelat) et dans 4 populations du massif des Ecrins (avec l'aide d'Emmanuel Thibert et de Jean-Pierre Nicollet) et à proximité du massif du Queyras (forêt de Morgon, avec l'aide de Jacky Arcis).

Météo France, par l'intermédiaire d'Anne Letréguilly (Laboratoire de Glaciologie et Géophysique de l'Environnement, Grenoble), nous fourni gracieusement des données météorologiques complètes sur chaque massif.

1- Contexte de l'étude et méthodes

Les Orchidées ont des modes de pollinisation très variés (Nilsson, 1992, Tremblay et al., 2005). De nombreuses espèces d'orchidées sont dites tricheuses et ont développé des mécanismes d'attraction particulièrement élaborés pour assurer leur pollinisation.

Figure 3-4 : A gauche : parcours du pollinisateur, entré par le grand orifice du labelle, attiré vers le fond du labelle par les miroirs et sortant par les orifices latéraux au contact du pistil puis des étamines. A droite : *Andrena* s'extirpant par un des orifices latéraux. Le dos de l'abeille est couvert de pollen collant (Photo : B. Schatz).



On appelle espèce tricheuse une espèce qui attire les pollinisateurs pour accomplir une fécondation allogame, sans leur fournir de récompenses en retour (apports nutritifs (nectar, pollen, gouttelettes lipidiques), rencontre du partenaire sexuel, abri...). Certaines espèces tricheuses imitent morphologiquement d'autres espèces, qui elles, fournissent des récompenses (espèces de *Thelymetra* qui imitent des liliacées).

La pseudocopulation est un mécanisme d'attraction par mimétisme avec le pollinisateur, le labelle de l'orchidée mimant le pollinisateur du sexe opposé (cas des *Ophrys* insecte, araignée, abeille...). Mais la ressemblance ne se limite pas à l'aspect morphologique. Certaines orchidées produisent des composés très proches des phéromones sexuelles de leur pollinisateur (Schiestl, 1999 ; Schiestl et al., 2000). Nombre de ces mécanismes d'attraction conduisent à une grande spécificité des relations plante-pollinisateur.

En termes de conservation, la spécificité des relations plante-pollinisateur est dangereuse car la disparition du pollinisateur peut entraîner un défaut d'allogamie prolongé. Kearns et al (1998) ont mis en évidence une « crise de pollinisation » actuelle liée aux activités humaines, qui menace les populations de plantes, même si leur impact sur la dynamique est encore peu connu (Wilcock et Neiland, 2002). Une réduction de la pollinisation pourrait mener à une forme insidieuse d'extinction à retardement (Johnson et Steiner, 2000). En effet, cette réduction peut être compensée par l'autofécondation et la croissance clonale, ce qui est souvent le cas des plantes présentant un pollinisateur spécifique (Bond, 1994). Ainsi, ce défaut prolongé de pollinisation engendrerait une augmentation de la consanguinité dans le cas d'espèces autocompatibles.

Cypripedium calceolus est une orchidée terrestre présente dans toute l'Eurasie. Elle possède un rhizome qui lui permet de se reproduire de manière asexuée. Elle constitue une des espèces d'orchidées les plus emblématiques de l'hémisphère nord de par sa grande taille et l'aspect de sa fleur. Elle appartient à un genre « primitif » d'orchidées, car contrairement à la majorité des orchidées dont les grains de pollen sont regroupés en masses cireuses nommées pollinies, les étamines des *Cypripedium* présentent des grains de pollen collants mais individualisés. Le stigmate produit parallèlement une substance à base de sucres qui facilite l'accrochage des grains de pollen.

L'espèce est considérée comme tricheuse (Cribb, 1997 ; Kull, 1999). Dans le genre *Cypripedium*, les pollinisateurs les plus communs sont des abeilles à trompe courte (*Andrenidae* et *Halictidae*). Pour l'espèce eurasiennne, les visites de pollinisateurs ne sont

observées qu'exceptionnellement et bien que plusieurs espèces d'insectes visitent *C. calceolus* (Nilsson, 1979), la plupart ne le pollinisent pas car la forme particulière de la fleur induit une spécificité de pollinisateur. Les insectes sont attirés par la coloration de la fleur, par des émissions de composés proches de phéromones et enfin par les signaux « malhonnêtes » du staminode et du labelle suggérant la présence de nectar. L'insecte tombé dans le labelle ne peut ressortir par la même issue du fait de l'incurvation du pétale et de la disposition des poils (figure 3-4). Il ne peut sortir que par deux orifices de part et d'autre de la base de la colonne. Le chemin de la liberté est signalé par la présence de parois vitreuses (« miroirs ») laissant passer la lumière à l'arrière du labelle. C'est le diamètre réduit de deux orifices au-dessus desquels pendent les étamines qui conduit à la spécificité de pollinisateurs. En effet, les abeilles *Andrena* ont une taille juste suffisante les obligeant à se débattre pour réussir à sortir par le trou, tout en se chargeant de pollen. La fleur forme ainsi un piège pour les insectes de mauvais diamètre. Les plus gros réussissent cependant à fuir en déchirant le labelle (Kull, 1999).

La spécificité de pollinisateur est renforcée par les émissions olfactives. En effet, il a été montré que *C. calceolus* attire les *Andrena* grâce à des émissions olfactives de composés proches de leurs phéromones, produits par les poils glandulaires couvrant les pièces florales. Chaque espèce d'*Andrena* pourrait être spécifiquement associée à une variété de *Cypripedium calceolus* (Kull, 1991; Kull, 1999 ; Bergström , 1985, Bergström et al., 1991).

Une revue récente de Tremblay et al (2005) montre que le succès reproducteur des orchidées est d'autant plus faible qu'elles sont tricheuses. Pour *C. calceolus*, le taux de fructification est toujours faible dans les populations naturelles (de 0 à 57 % selon les populations et les pays, Kull, 1998). La pollinisation manuelle augmente toujours significativement le taux de fructification (*Cypripedium acaule*, O'connell et Johnston ; 1998 ; Primack et Stacy, 1998), ce qui indique une limitation en pollen. Les petites populations présentent un taux de fructification très faible voire nul (Nilsson, 1979 ; Ramsay et Stewart, 1998), ce qui pourrait être dû à un effet Allee et au comportement des pollinisateurs (Proctor et al., 1996). Des cas d'autopollinisation ont été mentionnés pour *C. passerinum*, *C. dickinsonianum*, et *C. shanxiense* (Cribb, 1997). Des expériences d'autopollinisation manuelle sur *C. acaule*, *C. fasciculatum*, *C. macranthos* ont permis d'obtenir des taux de fructification compris entre 50 et 100% (Tremblay et al., 2005). Cependant, comme pour beaucoup d'autres orchidées,

aucune donnée n'indique clairement si les *Cypripedium* sont autocompatibles (Terschuren, 1999).

Nous avons donc cherché à mettre en évidence si la relation *Cypripedium calceolus* – *Andrena* était particulièrement menacée dans les Alpes françaises.

Pour cela,

- nous avons étudié le taux de floraison et le taux de fructification de l'espèce dans 8 populations françaises réparties dans quatre massifs de 2001 à 2003 grâce à des suivis démographiques individu-centrés;
- dans une population, nous avons effectué de 2001 à 2004 des marquages du pollen avec des poudres fluorescentes pour suivre indirectement les visites potentielles de pollinisation, et nous avons effectué des croisements contrôlés pour tester une limitation en pollen et tester l'autocompatibilité.

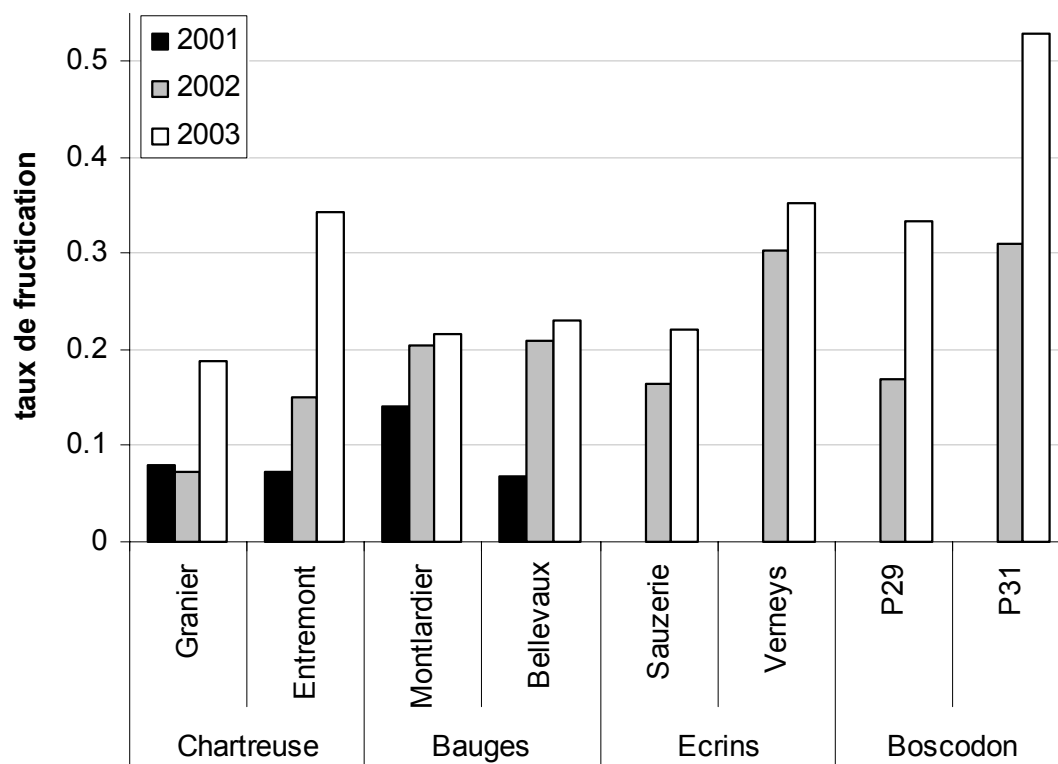
Les suivis démographiques ont été réalisés sur 4 populations réparties sur 2 massifs (massif des Bauges, massif de la Chartreuse) en 2001 et ont été étendus en 2002 à huit populations réparties dans 4 massifs des Alpes Françaises (ajout de deux populations dans le massif des Ecrins (Valbonnais) et deux populations dans le massif de Boscodon (Embrunais)). Chaque année, les groupes de tiges bien délimités spatialement sont suivis. Juvéniles, tiges végétatives (plus de deux feuilles), tiges fleuries et nombre de fruits sont dénombrés annuellement en septembre. Le taux de fructification (nombre de fruits/nombre de tiges total) a été calculé pour identifier un possible défaut de pollinisation. Les régressions du nombre total de fleurs et du nombre total de fruits en fonction du nombre total de tiges ont été étudiées.

Les pollinisations contrôlées ont été réalisées dans le massif de la Chartreuse sur la commune d'Entremont-le-Vieux (1185m d'altitude). Cette population, constituée de près de 2000 tiges, n'est pas clairement délimitée spatialement mais constitue un continuum sur l'ensemble du versant. Les plantes sont toujours situées en zone d'éboulis, soit en limite supérieure (arbres décidus et conifères), soit en limite inférieure, dans des zones recolonisées par un couvert herbeux et de jeunes conifères. L'ensoleillement est variable selon les zones.

Figure 3-5: Fleur de Sabot de Vénus marquée à la poudre fluorescente rouge, à gauche : en plein jour, à droite : de nuit éclairée sous UV.



Figure 3-6: Comparaison des taux de fructification de huit populations françaises de *C. calceolus* entre 2001 et 2003.



Chaque année, nous avons effectué les pollinisations contrôlées sur des groupes spatiaux différents pour éviter les effets d'allocation des ressources (O'connell et Johnston, 1998). Début juin, au début de la période de floraison, les fleurs en boutons sont ensachées dans du voile à maille fine pour empêcher les visites de pollinisation. Le plus souvent, une seule fleur est traitée par groupe spatial. Emasculations et pollinisations sont réalisées au début du mois de juin.

Pendant 4 ans, 4 traitements ont été effectués sur au minimum 20 tiges par traitement :

- autopolinisation naturelle (fleur ensachée, non traitée),
- autopolinisation manuelle (fleur ensachée, pollinisée manuellement avec son propre pollen),
- allopollinisation naturelle (bouton émasculé, fleur non ensachée),
- allopollinisation manuelle (bouton émasculé, fleur ensachée et pollinisée manuellement avec du pollen de plantes différentes).

Les types de croisements ont été répartis aléatoirement et les tiges ont été étiquetées. Le succès reproducteur a été mesuré par la présence d'un fruit en septembre. Pour le traitement témoin, plus d'une vingtaine d'inflorescences non traitées ont été choisies au hasard et les fruits ont été dénombrés. La variable « taux de fructification » n'était pas distribuée normalement (pour chaque réplicat, présence ou absence de fruit) mais les variances étaient égales. De plus, comme attendu sous l'hypothèse de normalité, moins de 5% des résidus centrés réduits se trouvaient hors de la région $[-1.96, 1.96]$. Sachant que l'analyse de variance est robuste à la condition de normalité de la variable, nous avons donc décidé d'utiliser une analyse de variance pour tester les différences de taux de fructification entre années et entre traitements.

Les visites de pollinisation étant extrêmement rares, nous avons utilisé un système de marquage du pollen par poudres fluorescentes pour étudier indirectement le comportement du pollinisateur de 2002 à 2004 (figure 3-5). Les essais de mise en place du protocole ont été réalisés en 2001. Nous avons choisi de travailler sur une sous-population ouverte de *C. calceolus*, très dense mais bien délimitée dans l'espace. Trois grands groupes clairement délimités spatialement et répartis sur l'ensemble de la sous-population ont été choisis et marqués avec une couleur différente par groupe (au total 79 fleurs marquées en 2002, 121 en 2003 et 164 en 2004). Le marquage a été effectué une seule fois au début de la floraison.

Figure 3-7 : Nombre total de fleurs et nombre total de fruits en fonction du nombre total de tiges. A chaque valeur de nombre total de tiges correspond donc un couple de points (nombre de fleurs et nombre de fruits). Chaque couple de points représente une population une année donnée.

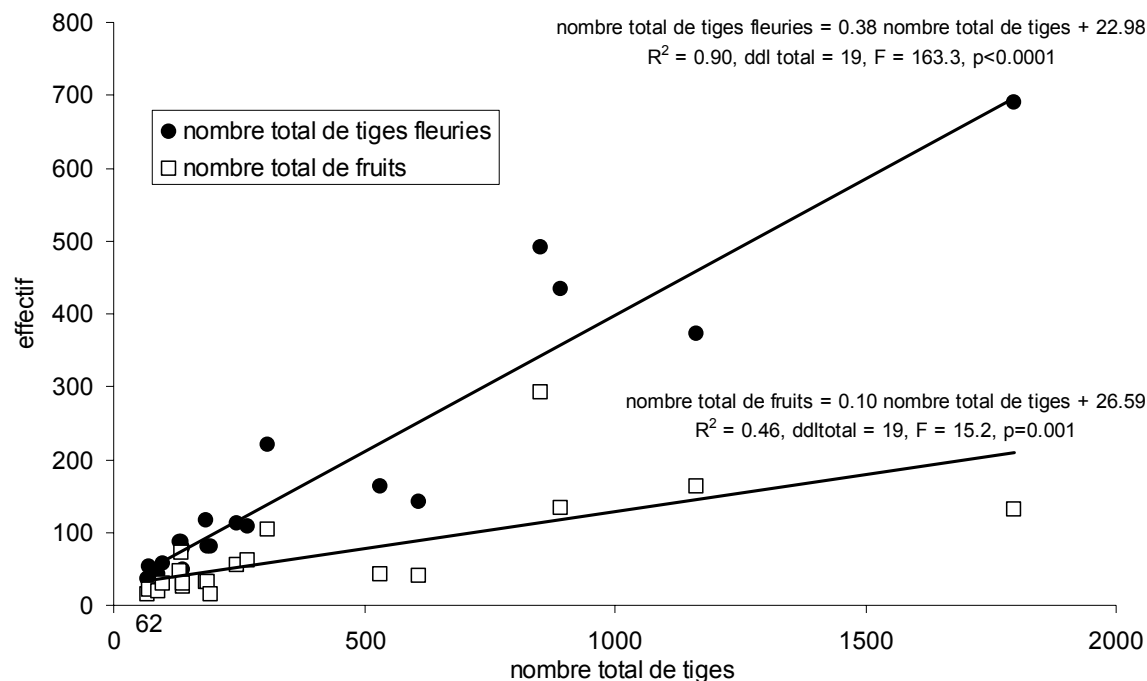
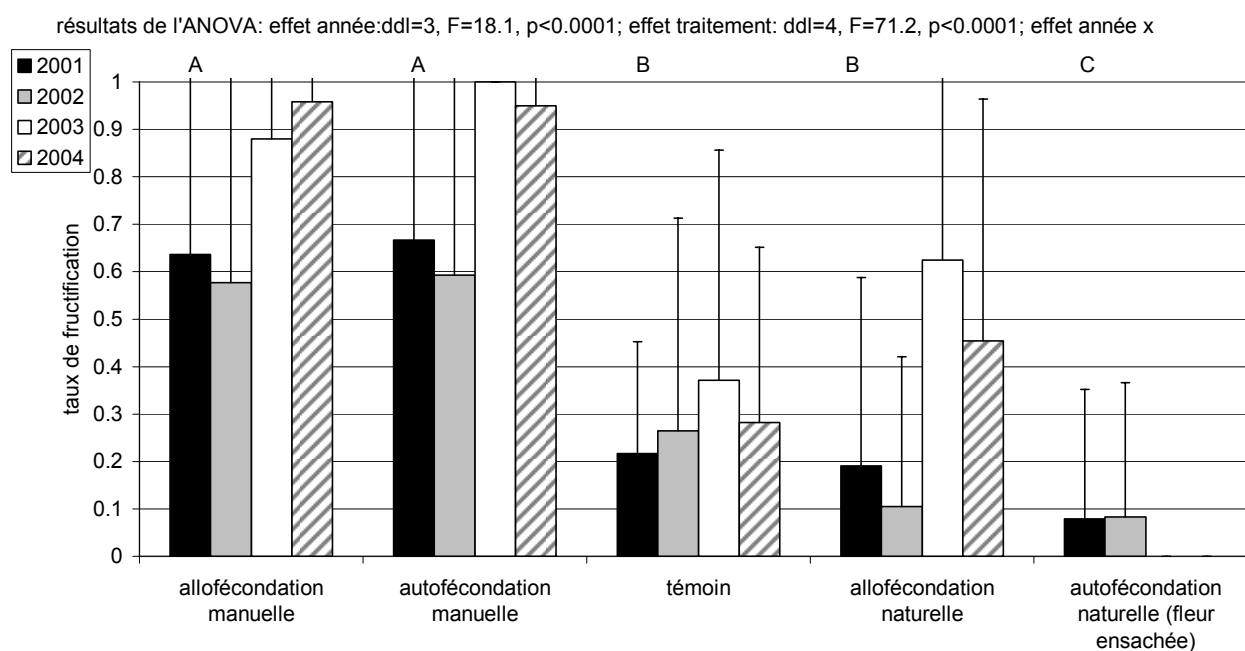


Figure 3-8 : résultats des croisements contrôlés sur *C. calceolus* effectués de 2001 à 2004 dans la population d'Entremont (massif de la Chartreuse). Les lettres indiquent les moyennes significativement différentes entre traitements avec un test de comparaison multiple de Tukey.



La recherche de poudre sur des fleurs non marquées a été effectuée 3 jours et 6 jours après le dépôt des poudres. A la nuit tombée, toutes les fleurs de la sous-population ont été observées sous une lampe à rayonnement ultraviolet. La quantité, la couleur et la localisation de poudre sur les organes reproducteurs ont été notées sur une étiquette qui permet d'identifier la tige. Ceci permet d'effectuer, de jour, les mesures de distance des flux de poudre. Nous avons distingué deux cas : les fleurs présentant des traces de poudre sans que cela constitue une visite de pollinisation et les fleurs ayant clairement fait l'objet d'une visite de pollinisation (pistil et poils autour d'une des sorties latérales marqués sans ambiguïté).

2- Résultats et interprétations

Le **taux de fructification** varie fortement entre les populations françaises étudiées et les années (figure 3-6). Il est en moyenne de $0,22 \pm 0,12$ et s'étend de 0,07 à 0,53. Pour comparaison, le taux de fructification a été estimé à 0,10 en Estonie, entre 0,33 et 0,57 en Biélorussie, entre 0,04 et 0,14 en Russie et entre 0 et 0,25 en Suède (Terschuren, 1999).

Sur l'ensemble des populations et des années, le nombre de tiges fleuries augmente significativement avec le nombre total de tiges (figure 3-7). La proportion de tiges fleuries est d'approximativement 38%. Comparativement, le nombre de fruits augmente moins quand le nombre total de tiges augmente. Plus le nombre total de tiges est grand, plus la probabilité qu'une fleur donne un fruit est faible. A l'échelle des populations, il existe donc une limitation du taux de fructification. Pour éliminer l'effet de la taille de l'échantillon de tiges suivies, nous avons testé s'il existait une différence significative entre les populations et les années pour la proportion de tiges fleuries ne donnant pas de fruit (nombre de tiges fleuries moins nombre de fruits sur nombre total de tiges). L'analyse de variance n'indique aucune différence significative entre les années et les populations (effet année, ddl = 2, $F=0.9$, $p=0.6$; effet population, ddl=7, $F=0.04$, $p=0.9$). La proportion de tiges fleuries qui ne fructifient pas est constante quel que soit le site ou l'année.

Les **résultats des croisements contrôlés** effectués sur la population d'Entremont (figure 3-8) indiquent des différences entre traitements et des variations annuelles importantes opposant les années 2003 et 2004 aux années 2001 et 2002. Cependant les rangs des différents types de croisements sont constants entre années.

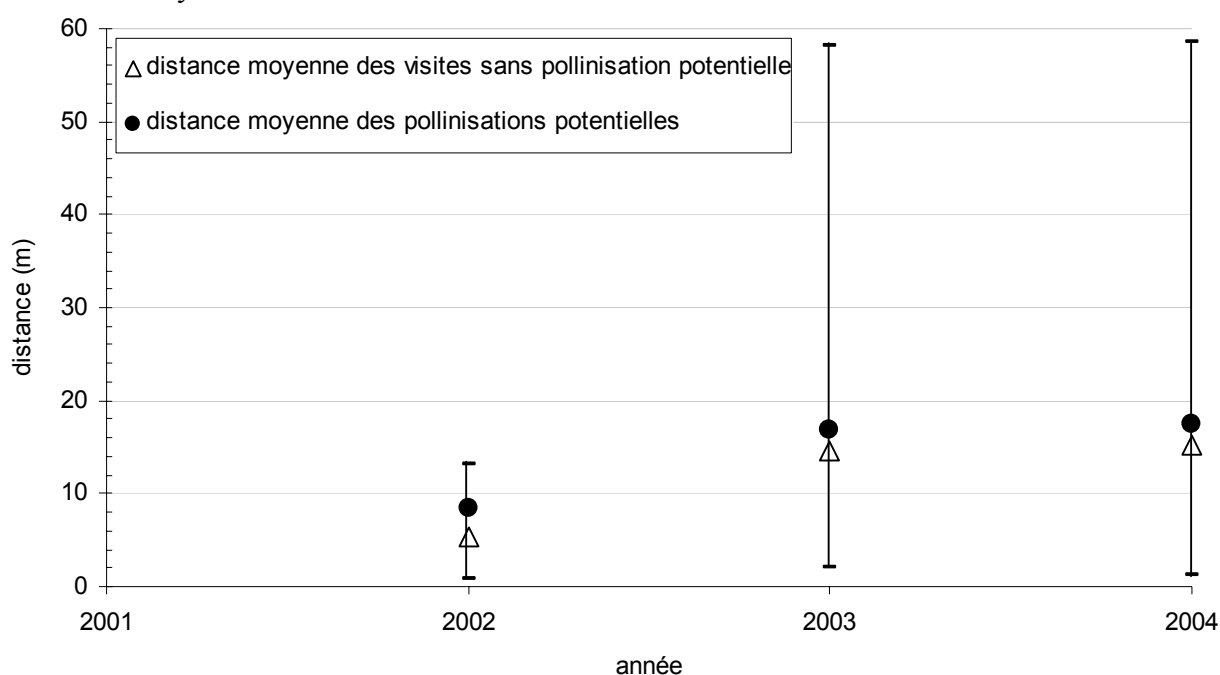
Tableau 3-4 : précipitations moyennes au mois de juin mesurées sur deux stations météorologiques proches de la population de *C. calceolus* d'Entremont.

année	mm de précipitations en juin		
	Challes les eaux	Grande Chartreuse	moyenne
2001	154.1	196.6	175.4
2002	78	198.4	138.2
2003	31.8	33.2	32.5
2004	56.9	60.5	58.7

Tableau 3-5 : résultats du suivi indirect de la pollinisation chez *C. calceolus* dans la population d'Entremont (massif de la Chartreuse).

année	2002	2003	2004
nombre total de fleurs marquées	79	121	164
nombre total de visites	17	39	37
nombre de visites de pollinisation	11	17	8
nombre de visites de pollinisation sur nombre de fleurs marquées	0.14	0.14	0.05

Figure 3-9 : distances de transport de poudre fluorescente observées lors du suivi indirect de la pollinisation de *C. calceolus* sur la population d'Entremont. Pour chaque année, distance minimale et maximale des visites de pollinisation potentielle encadrent le point qui représente la distance moyenne observée.



Le traitement d'allopollinisation naturelle ne présente pas un taux de fructification significativement différent de celui du témoin, ce qui indique l'absence d'effet de traitement d'émasculature. Pour les deux traitements de pollinisation manuelle, le taux de fructification est bien supérieur au témoin. Ce résultat confirme que la limitation en pollen est la cause principale du faible taux de fructification (Neiland et Wilcock, 1995 ; O'connell et Johnston ; 1998 ; Primack et Stacy, 1998). Le succès reproducteur du traitement d'autopollinisation manuelle n'est pas significativement différent du traitement d'allopollinisation manuelle. Il n'existe donc pas d'auto-incompatibilité physiologique. Le faible taux de fructification obtenu avec le traitement d'autopollinisation naturelle avec des fleurs ensachées indique qu'il existe en revanche une barrière physique à l'autocompatibilité.

L'augmentation du succès reproducteur en 2003 et 2004 ne peut pas être due à un effet d'apprentissage de l'expérimentateur car les expérimentateurs étaient différents en 2003 et 2004. Cette augmentation serait plutôt liée à la réduction des précipitations au mois de juin pour ces deux années (tableau 3-4). Nous avons observé que les labelles se remplissaient d'eau lors des pluies ce qui accélérât leur fanaison. Surtout, la durée de floraison du Sabot de Vénus dans les Alpes françaises se limite à une dizaine de jours début juin. La réduction des précipitations a permis d'accroître la « fenêtre » de pollinisation et ainsi le succès reproducteur.

Le **marquage à la poudre fluorescente** a permis de mettre en évidence, de manière indirecte, des événements de pollinisation potentielle (tableau 3-5). Onze, dix-sept et huit visites de pollinisation potentielle ont été observées respectivement en 2002, 2003 et 2004. Quelle que soit l'année, les distances moyennes de transport de poudre fluorescente sont similaires entre les visites de pollinisation potentielle ou les visites sans pollinisation potentielle (figure 3-9). Cependant la distance moyenne est plus faible en 2002 (8,4m) qu'en 2003 (18,5m) et 2004 (16,6m) et la distance maximale des pollinisations potentielles n'est que de 13,2m en 2002 contre 58m en 2003 et 2004, cela bien que les mêmes plantes, situées à la même distance des groupes sources ont été observées chaque année. Les précipitations plus importantes de 2002 pourraient expliquer ce résultat (tableau 3-4). Les événements de pollinisation potentielle ont été presque toujours observés entre des fleurs distantes de plus d'un mètre. Les grandes distances de pollinisation potentielle observées vont dans le sens de la théorie de l'« Outcrossing » de Nilsson (1992) pour expliquer l'évolution de la tricherie chez les Orchidées. Si une espèce est tricheuse, le pollinisateur déçu ne se fera reprendre au piège que beaucoup plus loin et plus longtemps après s'être fait emprisonner une première fois. Ainsi, l'espèce serait nettement moins soumise à l'autofécondation par géitonogamie et les

populations, même petites, restent attractives grâce à l'émission de substances proches des phéromones.

Waser et Price (1982) ont discuté la légitimité de la poudre fluorescente comme analogue du pollen. Dans le cas de *C. calceolus*, il semble que la poudre fluorescente soit un bon analogue du pollen parce que le pollen et le stigmate sont collants et que l'abeille pollinise en se débattant pendant plusieurs secondes pour sortir de la fleur. Cependant, le succès de cette méthode est très dépendant des conditions climatiques, tout particulièrement quand la durée de floraison est courte.

Nous avons donc montré qu'il existe une limitation du taux de fructification due à une limitation en pollen. Cette limitation en pollen peut être expliquée par un manque d'efficacité des pollinisateurs (quantité, qualité et diversité du pollen insuffisantes) et/ou par un effectif réduit des pollinisateurs. Puisque que la limitation du taux de fructification n'est pas caractéristique d'un site ou d'une année donnée, les variations locales de l'abondance de pollinisateurs ne constituent pas un facteur expliquant les faibles performances reproductives de *C. calceolus*. Au vu du faible nombre de visites de pollinisation potentielle observées dans la population d'Entremont, on peut penser que le nombre limité de visites de pollinisations est le facteur limitant du succès reproducteur de *C. calceolus*. Ce fait, ainsi que l'observation de distances de pollinisation potentielle importantes, tendrait à confirmer un mécanisme d'attraction du pollinisateur par tricherie.

L'autopollinisation manuelle conduit à des taux de fructification aussi importants que pour la pollinisation manuelle, alors que l'espèce ne s'autoféconde pas naturellement. Même si l'autofécondation peut engendrer de la dépression de consanguinité, il est possible que cette capacité ne soit pas contre-sélectionnée chez le Sabot de Vénus car l'autofécondation est un événement extrêmement rare du fait du syndrome de tricherie.

En termes de conservation, les taux de fructification obtenus montrent que les 8 populations françaises ne présentent pas de déficit particulier de leurs performances reproductives par rapport aux autres populations européennes (Terschuren, 1999). Il semble donc que le mutualisme *C. calceolus-Andrena* ne soit pas menacé.

L'étude d'O'Connell et Johnston (1998) réalisée sur 11 ans a mis en évidence une compétition interne pour les ressources. Les individus qui sont pollinisés manuellement tous les ans, (ce qui cause une production annuelle de fruits), présentent une diminution de la surface foliaire et une faible probabilité de fleurir. Comme le confirme notre étude de la dynamique de *C.*

calceolus (chapitre 4, partie I), le faible taux de fructification observé annuellement est à mettre en regard avec la très grande longévité des individus. Le compromis entre longévité de l'individu et performances reproductives conduirait à une reproduction occasionnelle mais suffisante pour assurer la pérennité de l'individu.

A chaque évènement de fructification, un nombre important de graines est disséminé. Nous avons estimé qu'un fruit contenait en moyenne 13000 ± 8000 graines ($n=5$, 5540-23470 ; Kull (1998) trouve un nombre de graines par fruit compris entre 5940 et 16700 sur cinq fruits provenant de populations estoniennes).

CHAPITRE 4

Dynamique de populations et analyse de viabilité de populations

Le dictionnaire de l'écologie (1999) définit ainsi la dynamique des populations : « La dynamique des populations a pour objet de décrire et de mesurer les variations temporelles et spatiales des caractères démographiques puis d'en chercher les causes. Dans le cas où celles-ci échappent au contrôle de l'homme, le but est d'arriver à en prévoir les effets. Si en revanche elles peuvent être contrôlées par l'homme, le but sera d'indiquer les moyens de diriger l'évolution des populations dans un sens déterminé. »

Hal Caswell a fortement contribué à populariser l'usage des modèles matriciels pour étudier la dynamique des populations (voir encadré 4-1 pour plus d'informations sur les modèles matriciels). En 30 ans, de nombreuses recherches ont permis de construire un cadre théorique solide autour des modèles matriciels de populations (Alvarez-Buylla et Slatkin, 1991, Caswell et Werner, 1978, Cochran et Ellner, 1992, DeKroon et al., 1997, Lebreton et al., 1992, Tuljapurkar et Caswell, 1997, ...). De plus, l'accès aux ordinateurs personnels à partir du milieu des années 80 et la création de logiciels conviviaux à partir de la fin des années 80 ont fait de ces modèles un outil incontournable pour la gestion des populations.

Ces modèles ont tout d'abord été développés à partir d'études sur des organismes animaux puis leur champ d'application s'est élargi aux plantes. Les modèles matriciels de population structurée en états ont été utilisés sur des plantes présentant des cycles de vie variés (arbres, Alvarez-Buylla et al., 1996 ; des herbacées pérennes, Ehrlén, 1995, Gregg, 1991 ; annuelles et bisannuelles, Caswell, 2001).

Différents degrés de complexité peuvent être intégrés aux matrices des taux vitaux. Lorsque l'environnement est considéré comme constant, les taux vitaux de la matrice sont fixés et constants et la structure de la population dépend de sa structure l'année précédente. Le modèle est dit déterministe et permet de calculer le taux de croissance asymptotique λ de la population (qui est la plus grande valeur propre de la matrice). A partir de ce type de modèle, il est possible d'obtenir des estimateurs d'« âge » à partir de populations structurées en états (longévité des individus, temps de génération etc..., Cochran et Ellner, 1992 et Barot et al., 2002). En réalité, les taux vitaux varient souvent entre générations du fait de processus biologiques divers. Les processus générant de la variabilité peuvent être internes à la population: ce sont par exemple la densité-dépendance et la fréquence-dépendance. Ils peuvent aussi être externes à la population, comme les différentes stochasticités (phénomènes aléatoires qui influencent la dynamique des populations). Les stochasticités sont de nature environnementale, démographique et génétique.

Encadré 4-1 : les modèles matriciels démographiques

Que ce soit en écologie, en génétique, en évolution, en biologie du développement ou en physiologie, **le cycle de vie est une unité fondamentale pour décrire un organisme**. Etudier le cycle de vie sous un angle démographique revient à étudier la naissance, la croissance, la reproduction et la mort des individus. La probabilité de ces événements dépend de l'environnement, du statut de l'individu et de sa réaction à cet environnement. En effet, la survie ou la croissance d'un individu diffère en fonction de son âge ou de son état. Donc le cycle de vie **structure les populations en classes**. Chez les animaux, le cycle de vie se décompose le plus souvent en **classes d'âge** tandis que l'âge est souvent impossible à déterminer chez les plantes. La taille des plantes est souvent mieux corrélée aux probabilités de survivre, de croître ou de se reproduire. Ainsi, pour les plantes, les **classes d'état** peuvent être déterminées par des caractères biométriques (volume des individus, diamètre...) mais aussi par des caractères phénologiques du cycle de vie (germination, juvénile, adulte végétatif ou fleuri).

L'ensemble des probabilités de naissance, de croissance, de fertilité et de mortalité qui décrivent le mouvement des individus dans le cycle de vie sont appelés **taux vitaux** ou **transition** d'une classe du cycle de vie à une autre. La dynamique d'une population est déterminée par ces taux vitaux et pour étudier cette dynamique, des modèles démographiques appelés **modèles en population structurée** sont utilisés. Les modèles démographiques sont des outils essentiels en conservation et pour la gestion des populations car la plupart des problèmes de conservation impliquent les taux vitaux :

- **Pour protéger une espèce menacée**, on cherche à améliorer sa survie et sa fertilité pour accroître le taux de croissance de ses populations, la taille de la population à l'équilibre et pour réduire ses chances d'extinction. Ce type d'étude est l'objet de la suite du chapitre.
- Pour contrôler une espèce invasive, on cherche à réduire sa survie et sa fertilité, à diminuer le taux de croissance de ses populations, la taille de population à l'équilibre et à ralentir son expansion

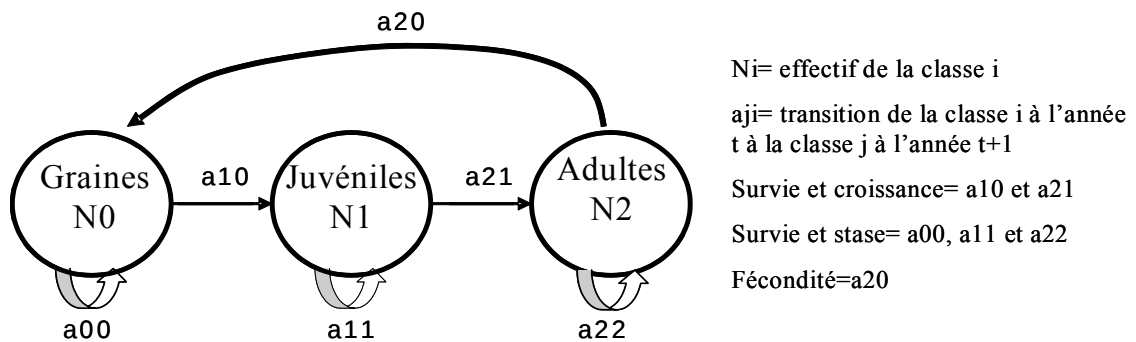
- **Dans le cas d'une espèce ressource**, on cherche à ajuster la mortalité due au prélèvement par rapport aux autres taux vitaux, pour permettre une gestion durable de l'espèce.

Pour étudier la dynamique d'une population structurée, la structure du cycle de vie et l'ensemble des taux vitaux vont être traduits mathématiquement sous la forme d'une matrice appelée matrice de projection ou matrice de transition/des taux vitaux (Caswell, 2001). Les modèles démographiques sont alors appelés modèles matriciels de population. Dans le cas des plantes où le cycle de vie est structuré en classes d'état, les matrices employées sont des matrices de Lefkowitz (1965).

Par exemple, considérons un cycle de vie biologiquement réaliste et adaptée à la phénologie de l'espèce X. Dans les régions tempérées, les cycles de vie sont le plus souvent à pas de temps annuel (sauf pour les espèces annuelles où le pas de temps est souvent plus réduit). Dans l'exemple suivant comme pour l'ensemble des espèces étudiées dans la suite du document, le pas de temps considéré est annuel.

Ici, le **cycle de vie** regroupe les individus de trois classes : une banque de graines dans le sol, des juvéniles et des adultes (chaque cercle représente une classe d'individus homogène pour les paramètres démographiques). D'une année sur l'autre, un individu dans une **classe** donnée pourra mourir, survivre et rester dans la même classe ou survivre et passer dans une autre classe. Ce sont les **transitions *aji*** (flèche entre les classes).

Encadré 4-1 (suite) : les modèles matriciels démographiques



Il faut donc, sur le terrain, identifier des individus et noter d'année en année quel est leur état (mort, stade,...). A partir de ces données, il est possible de calculer la valeur des **probabilités de transition** a_{11} , a_{21} et a_{22} entre les stades/classes observables (ici les juvéniles et les adultes). La fécondité peut être déterminée chaque année, en dénombrant le nombre de graines viables (ou potentiellement viables) produites par individu. Cette estimation est souvent difficile à effectuer chaque année sur chaque individu suivi. Il est possible de faire des approximations, soit par le nombre de fleurs par individu et par an multiplié par le nombre moyen de graines par fleur estimé sur un échantillon d'individus ou, si le nombre de fleurs est difficilement dénombrable, par le nombre moyen de graines par individu sur des échantillons d'individus et d'années.

Les transitions concernant la banque de graines du sol (a_{00} = persistance des graines dans le sol et a_{10} = taux d'émergence ou taux de germination ou encore recrutement) sont difficiles à mesurer sur le terrain et doivent faire l'objet de suivis et d'expérimentations spécifiques. Il est aussi possible de se baser sur des estimateurs pour obtenir des ordres de grandeur, tels que des taux de germination *ex situ*.

Avec l'ensemble des transitions ou taux vitaux, il est possible de déterminer l'effectif de chaque classe en fonction de l'effectif des classes l'année précédente. Par exemple, le nombre d'adultes de l'année $t+1$ est égal au nombre de juvéniles de l'année précédente multiplié par la probabilité pour un juvénile de passer de l'état juvénile à adulte et au nombre d'adultes de l'année précédente multiplié par la probabilité pour un adulte de survivre et de rester adulte. On a donc un **système de n (nombre de classes) équations**.

$$\begin{cases} N0_{t+1} = a_{00} \cdot N0_t + a_{20} \cdot N2_t \\ N1_{t+1} = a_{10} \cdot N0_t + a_{11} \cdot N1_t \\ N2_{t+1} = a_{21} \cdot N1_t + a_{22} \cdot N2_t \end{cases} \longrightarrow \begin{pmatrix} N0 \\ N1 \\ N2 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} a_{00} & 0 & a_{20} \\ a_{10} & a_{11} & 0 \\ 0 & a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \times \begin{pmatrix} N0 \\ N1 \\ N2 \end{pmatrix}_t$$

Ce système d'équations qui résume le cycle de vie peut être traduit sous la forme d'une **matrice des taux vitaux**, qui, multipliée par le vecteur des effectifs au temps t , donne les effectifs des classes au temps $t+1$. A partir de ces matrices de taux vitaux, des simulations sur ordinateur permettent de projeter la dynamique des populations dans le futur, avec différents degrés de complexité et sous différentes hypothèses.

La **stochasticité environnementale** est la variation aléatoire des paramètres démographiques due aux variations imprévisibles du milieu. Des cas particuliers de stochasticité environnementale sont les événements catastrophiques, phénomènes biotiques ou abiotiques, rares et aléatoires (incendies ou les années de sécheresse), qui modifient dramatiquement un ou plusieurs paramètres démographiques. Par exemple, Garnier et Dajoz (2001) ont étudié l'impact d'une diminution de la fréquence des incendies de savane sur les performances démographiques d'une herbe pérenne, *Hyparrhenia diplandra*.

La **stochasticité démographique** correspond à la variation aléatoire de la réalisation des événements de survie et de fécondité au niveau individuel, dans une population. Dans un modèle déterministe, si un taux de survie est de 0,5, alors exactement la moitié des individus vont survivre d'une génération à l'autre. La stochasticité démographique considère que le nombre d'individus qui va survivre est une variable aléatoire obtenue en appliquant une probabilité de 0,5 à chaque individu. Si cette étape est répétée plusieurs fois, le nombre d'individus sera différent à chaque fois parce qu'on applique une probabilité à un échantillon fini. Si la population est composée de 1000 individus, alors, en moyenne, 500 individus survivront à la génération suivante. Par contre, si la population n'est composée que d'un individu, ce n'est pas 0,5 individu qui va survivre et la persistance de la population est aussi incertaine que l'issue du lancer d'une pièce de monnaie. La stochasticité démographique affecte donc surtout les petites populations. Il en est de même pour la stochasticité génétique.

La **stochasticité génétique** implique un tirage aléatoire des gènes d'une génération à la suivante. La perte aléatoire de la variabilité génétique (dérive génétique, voir encadré 2-1) est d'autant plus importante que le nombre de descendants est faible. Elle influence directement les performances individuelles et modifie donc les taux vitaux. La stochasticité génétique ou dérive génétique a un rôle d'autant plus important que la taille de population est réduite.

Les modèles démographiques sont des outils pour la gestion des populations menacées. Caswell (2001) effectue une analogie entre ces modèles et un diagnostic médical qu'il décompose en 4 étapes :

- l'examen clinique permet de déterminer le statut des populations et de mesurer la nécessité d'une intervention et le degré d'urgence de cette intervention. L'objectif est de calculer des indices de performance des populations. Pour cela, l'un des paramètres les plus importants est le taux de croissance de la population (λ) ainsi que l'évaluation des incertitudes sur son estimation (Alvarez-Buylla et Slatkin, 1991). Si les modèles sont stochastiques, le statut des populations peut être évalué par le taux de croissance stochastique, la probabilité d'extinction et les projections stochastiques (voir critère UICN permettant de déterminer le statut de menace d'une espèce, tableau 1-1).

- le diagnostic a pour objectif d'identifier les causes d'un problème avéré. Le diagnostic est une démarche comparative qui consiste à identifier des différences entre des populations déclinantes et des populations « saines ». Ces comparaisons peuvent porter directement sur les taux vitaux ou sur des effets de l'environnement sur les taux vitaux et utilisent essentiellement les analyses rétrospectives. Les analyses rétrospectives (ou Life Table Response Experiment, LTRE) expriment la variation de λ en fonction de la variation observée des taux vitaux. Elles permettent de regarder dans le passé la contribution de la variation d'un taux sur les variations de λ (Caswell, 2000, Cooch et al., 2001 ; Grant, 1998).
- l'ordonnance a pour objectif de proposer des stratégies de conservation pour améliorer les performances des populations en modifiant les taux vitaux. Pour cela, il est possible d'effectuer des analyses prospectives à l'aide de simulations (Benton, 1999 ; Silvertown, 1996). Les analyses prospectives s'intéressent à la dépendance fonctionnelle entre λ et les taux vitaux (Caswell, 2000). Elles n'informent en rien sur les variations réelles mais elles permettent de projeter les conséquences d'un changement futur des taux vitaux. Ces analyses sont utilisées pour déterminer quels paramètres peuvent être des cibles efficaces dans le cadre de mesures de gestion. Aussi nommées analyses de perturbation de λ ou analyses de sensibilité, les analyses prospectives utilisent deux outils : la sensibilité, qui représente la variation de λ suite à de petits écarts autour de la valeur d'un taux vital et l'élasticité qui est une sensibilité relative à la valeur du taux vital (ce qui permet de comparer l'impact sur λ des variations de paramètres d'ordre de grandeur différents comme une probabilité de survie et une fécondité (nombre de descendants fini)). L'utilisation des analyses prospectives en biologie de la conservation a cependant été critiquée sur différents aspects dont le fait que les analyses de sensibilité ne permettent de modifier qu'un seul taux à la fois (Mills, 1999 ; Mills, 2000 ; Wisdom et al., et Caswell, 2000 et 2001 pour les réponses aux critiques).
- le pronostic permet de projeter le devenir des populations. Ce sont les analyses de viabilité de population (population viability analyses ou PVA). Les PVA constituent à la fois une méthode et un outil qui sont utilisés pour créer un corpus théorique, analyser des données et projeter la dynamique de populations et fournir une aide en matière de décision politique (Beissinger, 2002). La PVA fournit un cadre pour comprendre comment des événements stochastiques influencent le risque d'extinction. L'objectif des PVA est d'estimer la résilience des populations aux stochasticités, avec différents estimateurs : la taille minimum d'une population viable (Minimum Viable Population size, qui est l'estimation du nombre minimum d'individus d'une espèce permettant la viabilité à long terme de la population, Boyce 1992), la probabilité d'extinction sur un temps donné, les chances de persistance...



Zone de suivi démographique de *Cypripedium calceolus* en Pologne



Environnement de la population Opa



Juvenile de *Cypripedium calceolus*



Piquet facilitant la localisation des groupes

I- Fonctionnement des populations et recherche des facteurs de viabilité de populations de Sabot de Vénus (*Cypripedium calceolus* L., Orchidaceae)

Cette étude de la dynamique de populations du Sabot de Vénus est née d'une collaboration entre l'université de Białystok en Pologne (Emilia Brzosko, Mirek Ratkiewicz, Ada Wroblewska) et le LECA (Irène Till-Bottraud et moi-même), financée par un programme Polonium d'EGIDE (2002-2004).

Au cours de ce programme de recherche, nous avons travaillé conjointement pour étudier la clonalité, la diversité génétique et la structure de populations polonaises et françaises (typage avec des allozymes en Pologne dans le cadre de la thèse d'Ada Wroblewska et typage avec des AFLP au LECA par moi-même) et nous avons collaboré pour analyser les données de suivis démographiques récoltées par Emilia Brzosko depuis 1989 sur trois populations polonaises de *Cypripedium calceolus* dans le Parc National de Biebrza (Nord-Est de la Pologne).

Ce travail a donné lieu à un article dans la revue « Journal of Ecology », présenté dans l'Annexe 2.

1- Contexte de l'étude

Cypripedium calceolus L. est une orchidée emblématique des régions tempérées. Malgré une large distribution à travers l'Eurasie, les populations sont souvent petites, isolées et en déclin. Les données du plan d'action pour *Cypripedium calceolus* en Europe (Terschuren, 1999) sont particulièrement inquiétantes. Estimée à des échelles locales, la diminution de la surface occupée est de l'ordre de 55 à 90% entre 1975 et 1995.

Il existe de réelles lacunes en termes de compréhension du fonctionnement des populations de *C. calceolus* et des causes potentielles de leur déclin. Peu d'études ont utilisé des modèles matriciels de populations sur le cycle de vie global des orchidées parce qu'elles présentent souvent des cycles de vie très complexes. En effet, leur cycle de vie regroupe plusieurs difficultés qui limitent les études de dynamique de populations chez les plantes en général

(Menges, 2000). Tout d'abord certains stades de vie sont indétectables car ils sont souterrains : c'est le cas des premiers stades de vie (graines, 3 ans de développement souterrain sous forme de protocormes) et des stades dormants (banque de graines, dormance adulte).

Par ailleurs, certains événements sont si peu observés qu'il est nécessaire d'accroître considérablement l'effort d'échantillonnage et le nombre d'années de suivi (par exemple, événements de mortalité chez les plantes très longévives). D'autre part, une difficulté supplémentaire réside dans la capacité de croissance clonale des orchidées terrestres comme *C. calceolus*, qui rend difficile la définition même de l'individu.

Très peu d'informations *in situ* sont disponibles sur les premiers stades de vie (Eriksson, 1993; Rasmussen et Whigham, 1998). C'est un problème courant chez les plantes (Doak et al., 2002) et un moyen d'y remédier est de faire des simulations avec des gammes de valeurs des paramètres démographiques non-estimés. Dans le cas de la dormance adulte, si l'état dormant peut se prolonger plusieurs années successives, il est impossible d'estimer la survie des individus dormants sans les déterrer. D'autre part, à la fin de la période de suivi, il est impossible de différencier la dormance de la mortalité. Dans le cadre de modèles de capture-marquage-recapture multi-états, il est possible de calculer la survie apparente et le taux de dormance (Shefferson et al., 2001, 2003, Kéry et Gregg, 2003). Cependant, ce type d'estimation n'est pas assez puissant pour des cycles de vie complexes (O. Gimenez et F. Nicolè, données non publiées).

Le rhizome de *C. calceolus* permet une croissance clonale des individus, ce qui pose la question de la définition de l'individu. En effet, il faut distinguer le ramet et le genet (Harper, 1977). Le genet est l'unité génétique. Le ramet est une unité potentiellement autonome physiologiquement. Des résultats de typage par allozymes sur les populations que nous avons étudiées (Brzosko et al., 2002a, 2002b), indiquent qu'un groupe de ramets délimité spatialement peut en fait être le mélange de plusieurs individus génétiquement différents (genets). Quelles que soient la taille des groupes et la densité des populations, on observe différents génotypes par groupe. Cependant, devant notre impossibilité à différencier les genets sur le terrain (ce qui nécessiterait de génotyper annuellement l'ensemble des ramets des groupes suivis), nous avons utilisé le groupe comme unité démographique.

Le Parc national de Bierbrza au nord-est de la Pologne est constitué de marécages d'où émergent une centaine d'îlots issus de la sédimentation de la rivière Bierbrza. Seules six de ces îles hébergent *C. calceolus* et trois sont suivies annuellement. Ces trois populations diffèrent par leur composition floristique (Brzosko, 2002; Brzosko et al., 2002a). Les populations de *C. calceolus* des îles Zabudnik (Zab) et Pogorzaly (Pog) présentent une structure en gros agrégats (parfois plus de 70 tiges) et des zones très denses en ramets. La population de l'île Oparzelisko (Opa), plus jeune, présente des groupes plus petits et répartis de façon homogène dans l'espace. Pour ces 3 populations polonaises (environ 130 groupes chacune), nous disposons de données de suivi groupe-centrés sur une période de 11 ans (1989 à 2000).

Nous avons construit un cycle de vie comprenant 10 états (figure 4-1): banque de graines, trois stades de protocormes, stade juvénile, stade groupe jeune, stade groupe adulte, stade juvénile dormant, stade groupe dormant jeune et stade groupe dormant adulte (pour les détails sur la construction du cycle et l'estimation des paramètres, voir Annexe 2)

A partir de ce cycle de vie, des données de suivi et de données bibliographiques, notre objectif a été d'évaluer le statut de viabilité des populations polonaises (examen clinique), de comprendre les liens entre distribution spatiale et dynamique des populations (diagnostic et ordonnance) et les conséquences en terme de conservation (pronostic). Pour cela, nous avons étudié différents aspects de la dynamique des populations en termes qualitatifs et comparatifs:

- pour identifier des variations spatiales et/ou temporelles et trouver le modèle qui s'ajuste le mieux aux données observées, nous avons effectué une analyse log-linéaire,
- pour identifier l'impact des variations passées des paramètres démographiques sur les variations du taux d'accroissement, une analyse rétrospective a été utilisée (Life Table Response Experiments, LTRE, Caswell, 2001),
- pour étudier le devenir des populations, des analyses prospectives ont été employées avec des modèles moyens déterministes (analyse des perturbations, i.e. sensibilité et élasticité des transitions et des paramètres démographiques ; estimation de la longévité des groupes) et avec des modèles incluant la stochasticité environnementale et démographique (projections du devenir des populations avec différentes valeurs de persistance des graines dans le sol et estimation de la viabilité des populations). Les logiciels Matlab et ULM ont été utilisés (Legendre et Clobert, 1995, Matlab, 2000).

Nous présentons ici les résultats principaux de ces analyses.

Figure 4-1 : Cycle de vie de *Cypripedium calceolus*. Chaque cercle représente un état, numéroté de 0 à 9, et les flèches représentent les transitions possibles d'une année t à l'année $t+1$.

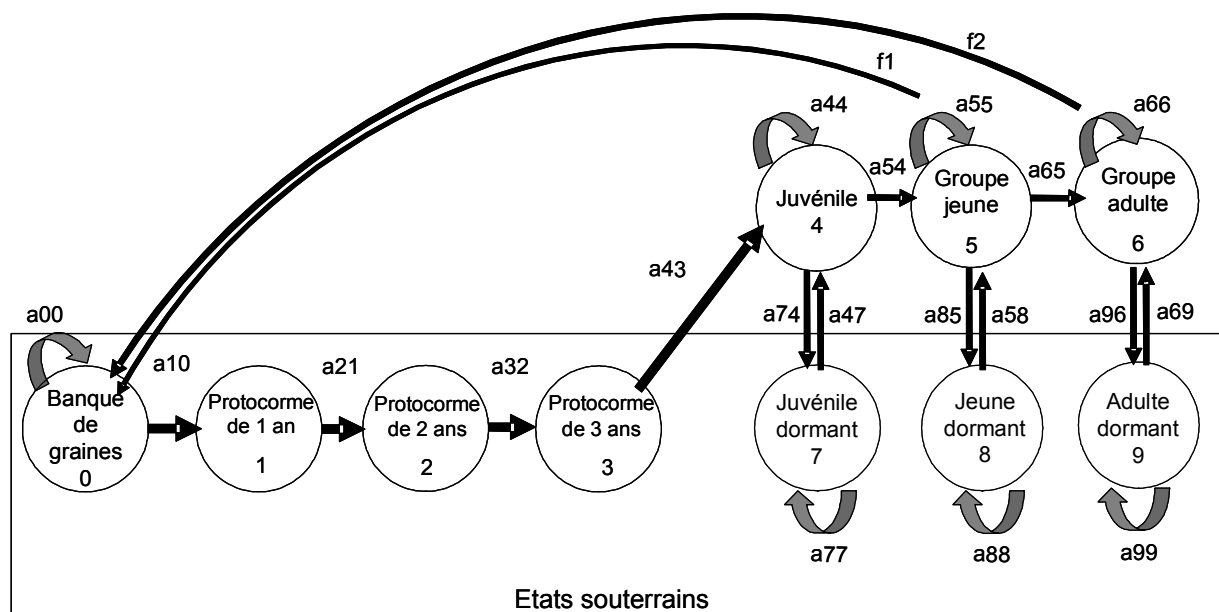


Tableau 5-1 : résultats des analyses rétrospectives (contribution à la variance passée du taux de croissance) pour les trois populations de *C. calceolus* et moyenne $\pm$ écart-type entre populations. La contribution des stades dormants est la somme des contributions des transitions de stase en dormance et de sortie de dormance. La contribution du stade adulte comprend les contributions des transitions de stase dans l'état adulte et d'entrée en dormance.

	Zab	Pog	Opa	Moyenne sur les populations $\pm$ écart type
Contribution des stades de dormance	0.39	0.47	0.34	0.40 ± 0.07
Contribution du stade adulte	0.55	0.48	0.62	0.55 ± 0.07
Contribution des stades juvéniles et jeunes	0.06	0.05	0.04	0.05 ± 0.01

2- Principaux résultats et interprétations

Toutes les analyses convergent et montrent que les trois populations ont une dynamique remarquablement lente et stable. Le taux de croissance stochastique est proche de 1 après 100 ans et converge très lentement vers l'équilibre démographique. Le système est probablement stabilisé par la longévité des groupes, qui varie de 110 à 350 ans (figure 4-2).

Les **analyses rétrospectives** indiquent un effet important des variations des stades de dormance et du stade adulte sur les variations passées du taux de croissance (tableau 5-1, contribution moyenne respectivement de 0.40 ± 0.07 et de 0.55 ± 0.07). Les **analyses de perturbations (élasticité et sensibilité)** montrent l'importance de la survie des adultes (s_6) sur la dynamique de l'espèce et un rôle non négligeable de la persistance des graines dans le sol (s_0) sur la stabilité et la persistance des populations (figure 4-3).

Comme l'ont montré Fréville et al (2004) et Pfister (1998), les paramètres démographiques de fécondité peuvent être très variables tout en contribuant fortement à la stabilité des populations. L'absence d'estimation annuelle de la fécondité et des paramètres démographiques concernant les graines ne nous a pas permis d'évaluer leur influence. Le fait que la survie des graines dans le sol présente une sensibilité non négligeable indique qu'il est nécessaire de renforcer l'estimation de ce paramètre. Une meilleure connaissance de l'écologie du sol, incluant l'étude de la dynamique des graines et l'étude de la symbiose avec le champignon mycorhizien pourrait fournir des informations cruciales dans la restauration des populations de *C. calceolus*.

Il semble que les populations de *C. calceolus* puissent persister très longtemps dans une zone protégée légalement. Cependant, il faut nuancer ce résultat. La comparaison des trois populations indique une **différence majeure entre la longévité des groupes adultes** de la population à distribution uniforme (Opa, 110 ans) et des deux populations présentant une distribution agrégée (> 300 ans). Les longévités obtenues pour Opa sont similaires à celles obtenues dans la littérature avec les mêmes méthodes (Shefferson et al., 2001, Ehrlén et Lehtilä, 2002) ou après excavation des rhizomes et dénombrement des unités du rhizome (Kull, 1995).

Figure 4-2: Temps de résidence moyen dans chaque état pour les trois populations de *C. calceolus*.

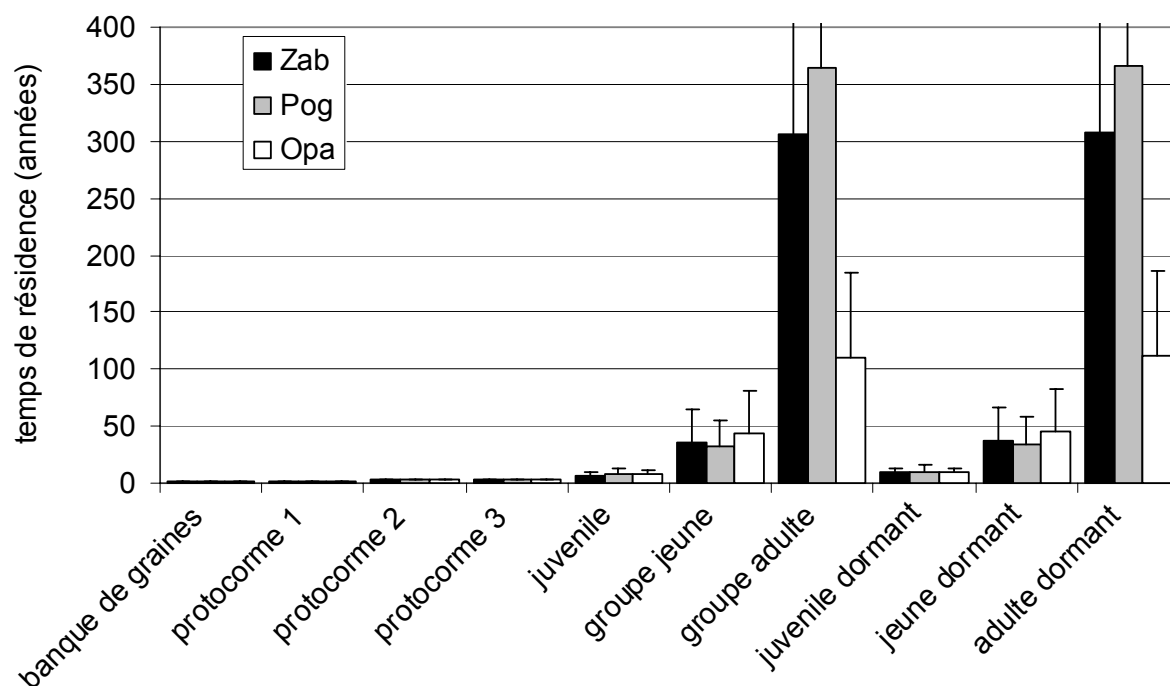
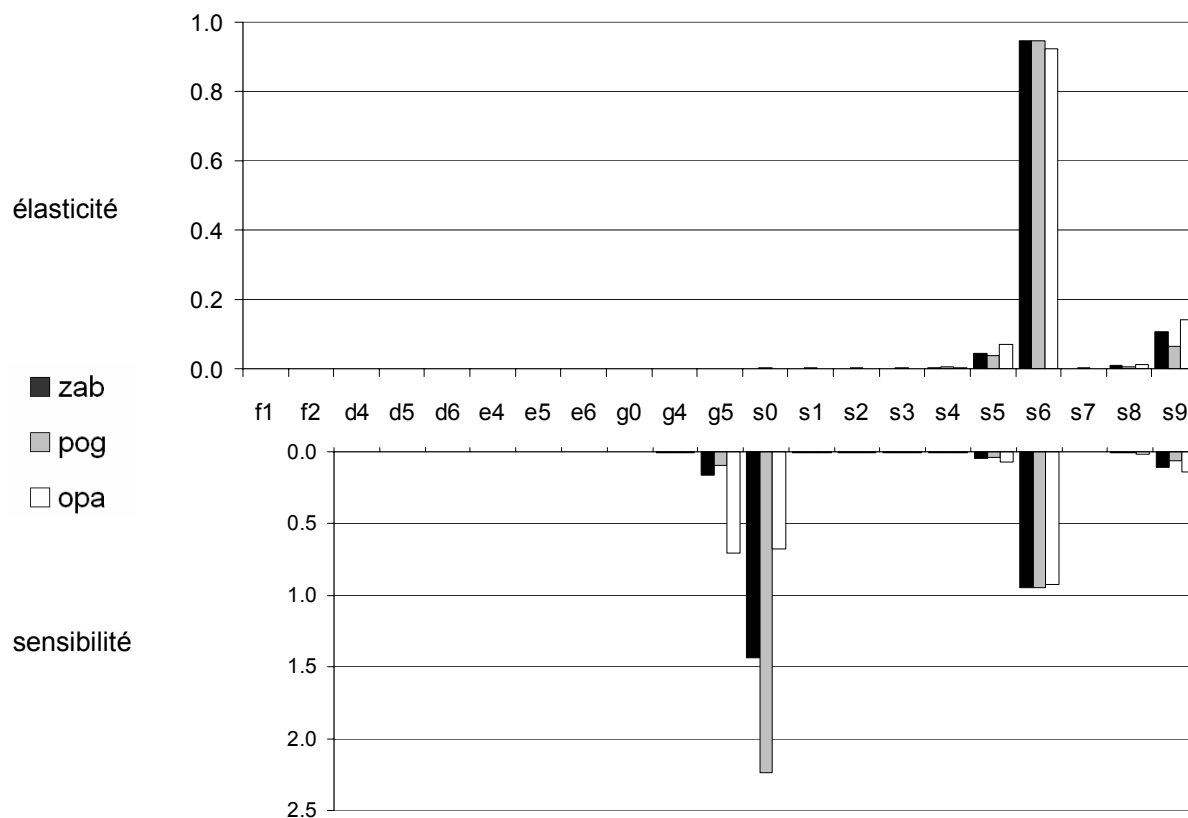


Figure 4-3: élasticité et sensibilité des paramètres démographiques pour les trois populations polonaises de *C. calceolus* (f= fécondité, d= taux d'entrée en dormance, e= taux de sortie de dormance, g= taux de croissance, s= taux de survie ; les nombres correspondent au numéro de l'état (voir cycle de vie, figure 4-1).



La longévité extrême estimée pour les populations Zab et Pog pourraient être expliquée par la taille plus importante des groupes, pour lesquels aucun phénomène de sénescence n'a été observé. En effet, il a été montré que la survie dépend de la taille des clones (Peterson et Jones, 1997) et que l'absence de sénescence des adultes conduit à une augmentation des estimations de longévité (Barot et al., 2002). L'utilisation du groupe comme unité démographique contribue à masquer les phénomènes de sénescence car dans les populations agrégées Zab et Pog, le groupe peut être composé de plusieurs genets qui présentent individuellement une sénescence non observable à l'échelle du groupe. Du fait de l'extrême longévité des groupes adultes dans les populations Zab et Pog, la dynamique présente une inertie beaucoup plus importante que dans la population Opa. En conséquence, les populations Zab et Pog sont remarquablement persistantes. Le fait que la population jeune Opa présente moins de groupes adultes avec une espérance de vie plus courte que celle des deux populations agrégées la rend plus sensible aux variations environnementales. Dans le pire des scénarios, en considérant une banque de graines faible et une persistance des graines dans le sol de 1 an, elle pourrait s'éteindre dans 250 ans sans modifications majeures de son habitat (figure 4-4). Ces résultats de projections doivent être interprétés avec précaution. En effet, au regard des longévités obtenues, 100 ans représentent à peine une génération de *C. calceolus* (Lande, 2002). Il était donc nécessaire d'**étendre les temps de projection** à une durée supérieure à 100 ans. Cependant, il est alors totalement **impossible d'interpréter ces résultats en termes quantitatifs** car les paramètres démographiques vont changer au cours du temps. Il y a de fortes chances que la population Opa subisse les processus de succession de son environnement et que sa structure tende vers celle des deux populations agrégées. S'ajoutent à ces phénomènes de succession, des événements catastrophiques et des incertitudes qu'il est impossible de prédire à l'échelle de l'histoire de vie d'un individu de *C. calceolus* (Ludwig, 1999 ; Burgman et Possingham, 2000 ; Fieberg et Ellner, 2000).

Le déclin dramatique des populations de *C. calceolus* en Eurasie suggère que beaucoup de populations ont souffert de perturbations extrinsèques imprévisibles ou de modifications défavorables de l'habitat. Notre étude met l'accent sur une nécessaire **conservation de l'habitat plus que des individus**, dans le cas d'une espèce aussi longévive que le Sabot de Vénus. Par ailleurs, le Sabot de Vénus est souvent présent dans des communautés riches en orchidées ayant des exigences similaires vis-à-vis du milieu. L'emblématique Sabot de Vénus pourrait être utilisé comme une « espèce parapluie » pour motiver des plans de gestion futurs centrés sur l'habitat et donc profitables à un plus grand nombre d'espèces.

Figure 4-4: probabilité d'extinction $P_{ext}(t)$ calculée sur des temps de projection t variables. Quatre tailles initiales de banque de graines ont été simulées (250000, 1million, 4.8million, et 24million de graines dans la banque de graines du sol, avec modification du nombre de protocormes en conséquence). Une banque de graines de 250000 graines équivaut à une seule année de persistance des graines dans le sol. Un million de graines représente un scénario où les graines survivent entre 1 et 4 années; 4,8 millions de graines, les graines survivent entre 4 et 20 ans; et finalement 24 millions de graines, les graines survivent entre 20 et 100 ans. Le taux de croissance stochastique estimé après 100, 200 et 500 ans est reporté au dessus des courbes.

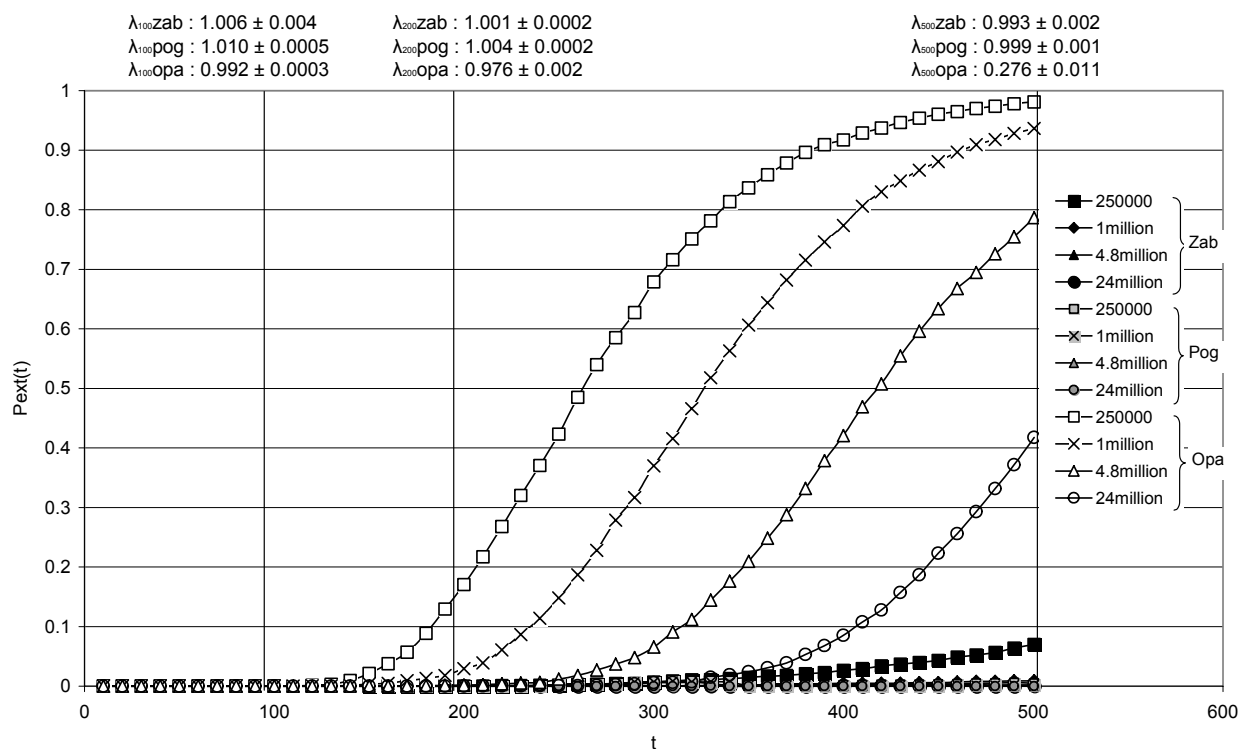


Planche 6 : L'Astragale queue de renard (*Astragalus alopecurus* Pallas, Fabaceae)



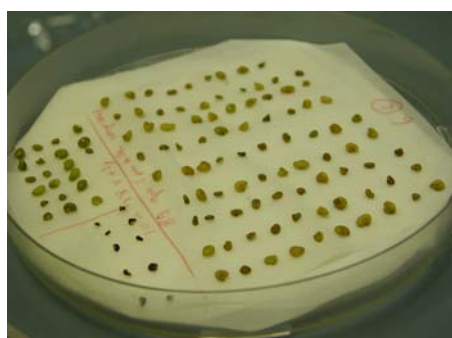
Astragalus alopecurus



Placette de suivi n°3 (coupe franche, scarification du sol et plantation d'*Acer negundo* en 1996)



Placette de suivi n°6 (boisement non exploité, éclaircies fréquentes, pas de travail du sol en 1996)



Test de germination des graines en boîte de Pétri



Attaques parasites dans les tiges d'*Astragalus alopecurus*

II- Impact de différents modes de gestion forestière sur le maintien des populations d'Astragale queue de renard (*Astragalus alopecurus* Pallas, Fabaceae)

En 1996, environ 10 hectares de la forêt de Selette et Pré Martin, entre Embrun et Gap, ont été mis en régénération en application de l'aménagement forestier (1992 à 2011). Suite à la coupe franche et au travail mécanique du sol, et alors que la présence de l'espèce était déjà connue, la population d'Astragale queue-de-renard a été marquée par une très forte expansion aboutissant à l'apparition de zones très denses en individus. A partir de ce constat, en 1999, l'Office National des Forêts des Hautes-Alpes et le Conservatoire Botanique National Alpin ont mis en place 10 placettes permanentes de suivi individu-centré caractérisées par différentes pratiques de gestion forestière, afin d'étudier la dynamique de cette espèce. A partir de 2002, j'ai effectué ces suivis avec Rémi Chappa (ONF) et Agnès Vivat (CNBA), avec l'aide d'Arnaud Bouffier (stage ENS) et d'agents de l'ONF. A l'automne 2002, Rémi Chappa et moi-même avons mis en place des quadrats de germination. En 2003, Sakina-Dorothée Ayata (stage ENS) et moi-même avons effectué des estimations de la banque de graines du sol, des mesures des performances reproductives ainsi que des tests de germination. Les suivis ont été effectués par Edith Rigot (stage EPHE) et Rémi Chappa en 2004. J'ai analysé les données de 1999 à 2003 et au bout de 5 ans, seules 6 placettes sur 10 présentent des individus d'*A. alopecurus* et les placettes 7 et 9 ont trop peu d'individus pour construire un modèle matriciel fiable. Finalement, seules les données des placettes 3 à 6 ont été analysées (tableau 5-2). Un manuscrit en préparation constitue l'Annexe 3.

1- Contexte de l'étude

La richesse floristique du bassin méditerranéen est, en partie, la conséquence d'une grande diversité de pratiques agro-sylvo-pastorales maintenues pendant des centaines d'années (Médail et Quézel, 1999, Thirgood, 1981). Cependant, la deuxième moitié du XXème siècle a vu un net déclin des pratiques agro-pastorales, conduisant à l'embroussaillage de vastes zones abandonnées. Cette déprise agricole a conduit à la perte de certains habitats et au déclin des espèces qui y étaient associées.

Table 5-2: caractéristiques des différentes placettes de suivi d'*Astragalus alopecurus*

Parcelle	Type de traitement du sol 1996	Pratique sylviculaire après 1996	Caractéristiques en 1999	Exposition	Pente
3	Scarification	Plantation d' <i>Acer negundo</i>	Sol nu et ombragé	Sud	15°
4	Scarification	Plantation de <i>Pinus nigra</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i> , sol rocailleux	Sud-Ouest	37°
5	Scarification	Plantation de <i>Pinus nigra</i>	Sol nu, forte pente	Sud-Est	65°
6	Aucun	Boisement non exploité de <i>Pinus sylvestris</i> (arbres de 12 à 15 mètres), éclaircies en 1996, 1998 et 2002	Couvert de mousses et roche affleurante	Ouest	24°
1	Aucun	Plantation de <i>Pinus nigra</i>		Ouest	48°
2	Aucun	Plantation de <i>Pinus nigra</i>		Sud-Ouest	50°
7	Aucun	Boisement non exploité de <i>Pinus sylvestris</i> sans éclaircies		Ouest	35°
8	Aucun	Abatage de tous les arbres		Sud-Ouest	27°
9	Aucun	Boisement non exploité de <i>Pinus sylvestris</i> , éclaircies en 1996		Ouest	42
10	Aucun	Boisement non exploité de <i>Pinus sylvestris</i> sans éclaircies		Ouest	23°

Nous nous sommes intéressés au cas d'*Astragalus alopecurus* Pallas, plante pérenne menacée. L'espèce présente une aire de répartition disjointe (Provence-Alpes-Côte d'Azur et Corse en France, Italie, Bulgarie, Caucase, Kazakhstan, Altaï). Dans les Alpes, c'est une plante des pentes sèches et ensoleillées, dans les landes et les pelouses steppiques entre 950 et 1900m. Sa présence en forêt est anecdotique. L'expansion du couvert forestier conjointement à la fermeture du milieu constitue une des causes de déclin de l'espèce (Lang, 2001). Dans le Queyras, la comparaison de photographies aériennes dans la zone actuelle de répartition de l'Astragale queue-de-renard a permis de mettre en évidence une augmentation importante du couvert ligneux de 1948 à 1971, puis une stabilisation de cette surface jusqu'à ce jour (Lang, 2001). Cette augmentation du couvert ligneux aurait eu un impact fort sur le déclin local de l'espèce puisque, sur 190 hectares prospectés dans le Queyras, plus de 90% des individus ont été trouvés sur des pelouses ouvertes ou semi-ouvertes (Lang, 2001). Actuellement dans les Alpes, l'espèce subsiste dans les quelques milieux maintenus ouverts par le pâturage, les incendies naturels ou les coupes franches. L'espèce étant particulièrement appétente, le pâturage, même s'il entretient l'ouverture du milieu, a un impact très négatif sur la persistance des populations en limitant considérablement les performances reproductives des plantes et leur survie (Lang, 2001). Au contraire, des explosions démographiques ont pu être observées après des incendies ou des coupes franches associées au débroussaillage et au travail mécanique du sol. La dynamique de la banque de graines de l'espèce semble prépondérante pour expliquer ces explosions de populations. Les tests de germination effectués au Conservatoire Botanique National Alpin dans le cadre d'un programme de conservation *ex situ* ont montré que les graines d'*A. alopecurus* possèdent un tégument particulièrement résistant et que la germination n'est possible qu'après scarification. Cette résistance contribue à la longévité des graines : conservées en congélateur, des semences âgées de 10 à 17 ans présentent un taux de germination proche des 100% après scarification (Vinciguerra, 2000).

La colonisation et le maintien de cette espèce menacée dans des habitats fermés semblent passer par la dynamique de la banque de graines et le maintien de ces performances reproductives en favorisant l'ouverture du milieu. Pour cela, deux types de gestion peuvent être envisagés : une gestion par des pratiques sylvicoles adaptées ou une gestion par écobuage. Nous avons choisi d'étudier l'impact des pratiques de sylviculture. Nous nous sommes plus particulièrement intéressés à l'effet des coupes franches associées à une préparation du sol sur les performances reproductives et sur la dynamique de l'Astragale queue-de-renard.

Deux types d'approches sont utilisés classiquement pour étudier l'impact de modifications du milieu sur des espèces végétales : des études de dynamique de populations à partir de suivis dans des habitats variés et suite à des expérimentations.

Dans le premier cas, des travaux ont montré l'importance de considérer une large gamme d'habitats pour appréhender au mieux la démographie d'une espèce. Valverde et Silvertown (1998) ont trouvé de fortes variations de la dynamique de *Primula vulgaris* le long d'un gradient de régénération de la forêt. Les variations démographiques peuvent être d'autant plus importantes que les habitats sont modifiés par des activités humaines. Récemment, des travaux ont mis en évidence l'impact fort des pratiques agro-pastorales dans des prairies sur les variations de la démographie et les performances de certaines espèces végétales (cas de l'Androsace Septentrionale au chapitre 3, Lennartson et Oostermeijer sur *Gentianella campestris*, 2001 ; Brys et al. sur *Primula veris*, 2004). Des conclusions similaires ont été établies concernant la gestion forestière (Endels et al., 2004, sur *Geum urbanum*, *Arum maculatum* et *Primula elatior*, 2004). Différents types d'expérimentation ont été conduits pour mettre en évidence l'effet de pratiques sylvicoles sur la végétation après le feu (De Las Heras et al., 2004), sur l'effet des coupes franches et de la scarification des graines par le travail mécanique du sol sur la régénération naturelle de forêts de bouleaux (Karlsson et al 2002), sur la richesse spécifique (Pykala, 2004), et sur l'émergence de différentes essences (*Pinus sylvestris*, Orlander et al., 1996; *Quercus rubra*, Zaczek, 2002).

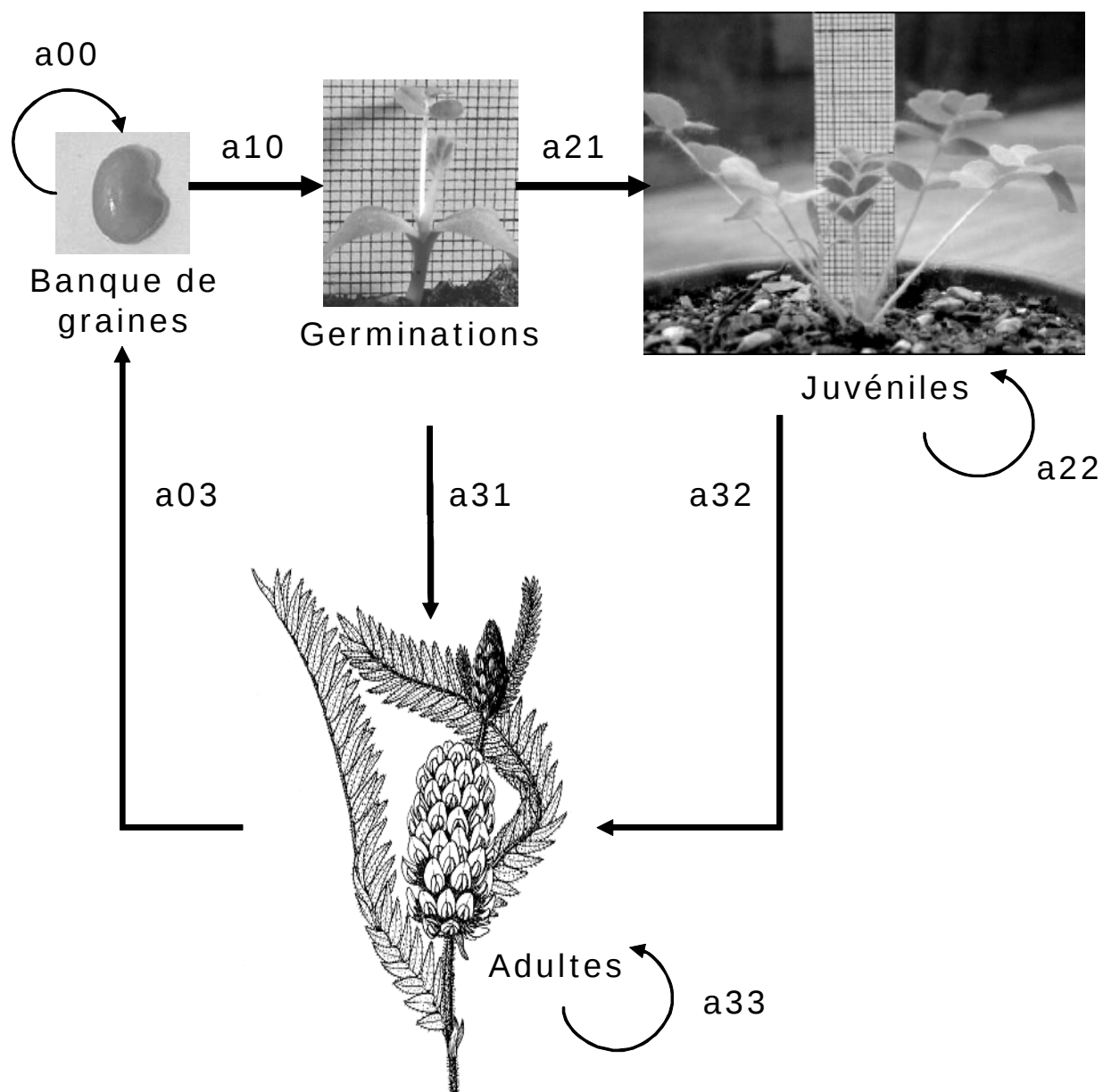
Dans le cas d'*A. alopecurus*, nous avons utilisé une approche expérimentale. En 1999, les placettes 3, 4 et 5, de 20m² chacune, ont été établit dans des zones ayant subi une coupe franche de *Pinus sylvestris*, puis à un débroussaillage et à un retournement mécanique du sol en 1996 (tableau 5-2). Elles ont ensuite été plantées avec des essences différentes (*Acer negundo* pour la placette 3 et *Pinus nigra* pour les placettes 4 et 5). Sur la période d'étude, le nombre moyen de plantes par placettes était de 47 (variant de 10 à 106 plantes par placette). La placette 6 est située dans une forêt mature de *Pinus sylvestris* où des éclaircies sont créées fréquemment. Le nombre de plantes d'*A. alopecurus* y est faible (en moyenne 10 plantes par placette, avec une gamme de 6 à 20 plantes).

Dans un premier temps, nous avons cherché à mettre en évidence si les plantes de la placette située dans la forêt de pins sylvestres présentaient des performances reproductives différentes de celles des trois autres placettes situées en milieu semi-ouvert à ouvert.

En 2003, les performances reproductives ont été estimées pour chacune des placettes 3 à 6, à partir d'un échantillonnage au hasard de 10 inflorescences. Les comptages de fruits et de graines ont mis en évidence une prédation par des insectes, ce qui nous a amené à quantifier l'impact cette prédation sur les performances reproductives. Pour chaque inflorescence, la hauteur, le nombre de fruits infestés, le nombre de fruits contenant des graines, le nombre de graines infestées et le nombre de graines *a priori* viables ont été dénombrés. Des tests de germinations ont été effectués au LECA sur approximativement 160 graines par placette et la taille de la banque de graines du sol a été estimée à partir de 8 échantillons de sol de 6x6 cm sur 8 cm de profondeur pour chaque placette.

Dans un deuxième temps, nous avons comparé les performances démographiques des différentes placettes en utilisant des approches rétrospective et prospective. L'analyse rétrospective ou LTRE (Caswell, 2000) consiste à évaluer l'impact des variations observées d'un taux vital sur les variations observées du taux de croissance λ . Cette analyse a été effectuée sur 16 matrices (4 placettes pour 4 paires d'années) réduites à 3 classes (Matlab, 2000). En effet, comme nous ne disposons pas d'estimations annuelles des paramètres de la banque de graines, cette classe n'est donc pas informative dans le cadre de la LTRE. Cependant, à partir des données de suivi, nous avons estimé pour chaque matrice la transition entre les adultes et les plantules (nombre de nouvelles plantules au temps $t+1$ divisé par le nombre d'adultes au temps t). Les analyses prospectives sont utilisées pour projeter l'effet de variations potentielles des taux vitaux sur λ et utilise pour cela les analyses de sensibilité et d'élasticité. Sensibilité et élasticité sont des analyses dites « locales » qui permettent d'obtenir des prédictions fiables pour de petites perturbations des taux vitaux (Caswell, 2000; Mills, 1999). Pour évaluer l'effet de larges variations de plusieurs taux vitaux, il est préférable de faire des simulations numériques (modifier directement les taux vitaux et simuler le résultat sur λ). C'est ce que nous avons fait pour évaluer la sensibilité de larges variations combinées de la persistance des graines et du taux d'émergence des plantules sur le taux de croissance stochastique de l'effectif de chaque placette. Les performances démographiques des différentes placettes ont été estimées par le taux de croissance stochastique, la probabilité d'extinction, le temps de génération et les élasticités des transitions.

Figure 4-5: cycle de vie d'*A. alopecurus*. Les flèches représentent les transitions possibles entre état de l'année t à l'année $t+1$ (notées $a_{t+1 \leftarrow t}$).
(Dessin D. Mamsion et photos CBNA)



Souvent pour les plantes pérennes, la persistance des adultes a une forte élasticité mais présente très peu de variations (faible contribution aux variations observées de λ), alors que la fécondité et le recrutement ont une élasticité négligeable mais sont très variables et contribuent fortement aux variations de λ (Pfister, 1998, Silvertown et al., 1993). Pour développer des stratégies de conservation fiables, vouloir modifier la persistance des adultes n'est souvent pas un objectif réalisable car c'est un paramètre très contraint par la sélection naturelle. Il est souvent plus intéressant de se focaliser sur les moyens d'augmenter fortement la production de graines et le recrutement et d'en quantifier l'impact sur la dynamique.

A partir du suivi démographique individuel réalisé de 1999 à 2003 sur les placettes 3 à 6, nous avons construit un modèle matriciel avec 4 classes (banque de graines, plantule, juvénile, adulte, figure 4-5) qui prend en compte la stochasticité démographique, la stochasticité environnementale et une relation de densité-dépendance négative entre le nombre d'adultes et les paramètres de croissance ainsi que la persistance des adultes. La fécondité des individus est considérée comme le produit du nombre total des inflorescences pour la placette i et pour l'année j et du nombre moyen de graines viables par inflorescence pour la placette i , le tout divisé par le nombre total d'adultes dans la placette i pour l'année j . Pour obtenir des estimateurs de persistance des graines dans le sol et du taux d'émergence, nous avons mis en place des quadrats de germination en 2002. En l'absence de germinations en 2003 et 2004, nous avons utilisé des gammes de valeurs pour ces deux paramètres basés sur les données de terrain (0.05 ± 0.025 , 0.1 ± 0.05 et 0.3 ± 0.15 pour la persistance de graines et $1 \times 10^{-4} \pm 1 \times 10^{-4}$, $5 \times 10^{-4} \pm 5 \times 10^{-4}$, $1 \times 10^{-3} \pm 1 \times 10^{-3}$, $2 \times 10^{-3} \pm 2 \times 10^{-3}$ pour le taux d'émergence des plantules).

Pour chaque placette et chaque combinaison de persistance des graines et de taux d'émergence, 5000 simulations de Monte-Carlo ont été effectuées avec le logiciel ULM (Legendre et Clobert, 1995) sur une période de 20 ans.

Les analyses d'élasticité et les calculs de longévité (Cochran et Ellner, 1992) ont été effectués sur une matrice moyenne pour chaque placette, avec des valeurs moyennes de persistance des graines (0.15) et de taux d'émergence (9×10^{-4}). Avec le logiciel STAGECOACH, nous avons estimé la probabilité pour une graine de donner une plante adulte, le temps moyen de résidence dans chaque état et le temps de génération (sans faire l'hypothèse que la population est à l'équilibre).

Tableau 5-3: Statistiques descriptives des performances reproductives et des paramètres relatifs à l'âge des individus dans les différentes placettes. Moyenne $\pm$ écart type sont présentés pour chaque placette et sur l'ensemble des placettes. Des analyses de variance à un facteur ont été effectuées pour tester les différences entre placettes pour les variables de reproduction (statistique F de Fisher). Les résultats de tests de comparaison multiple de Tukey identifiant les moyennes significativement différentes sont indiqués par des lettres différentes. La différence de viabilité des graines entre placettes a été testée sur le nombre de graines viables avec un test du χ^2 d'homogénéité (χ^2). Les différences de taille de banque de graines et du nombre de germinations ont été testées avec un test non paramétrique de Kruskal et Wallis (statistique H). Pour la taille de la banque de graines du sol, le test a été effectué sur le nombre de graines viables extraites des blocs de sol répliqués 8 fois par placette. En gras, les paramètres qui diffèrent significativement entre placettes.

	placette 3 <i>Préparation du sol, A. negundo</i>	placette 4 <i>Préparation du sol, P. nigra et Brachypodium</i>	placette 5 <i>Préparation du sol, P. nigra</i>	placette 6 <i>Pas de préparation du sol, forêt de P. sylvestris</i>	Moyenne	ddl	F	p
Nombre moyen de fleurons par adulte	29.4 $\pm$ 7.9^a	10.8 $\pm$ 7.0^b	9.9 $\pm$ 3.4^b	3.2 $\pm$ 2.5^b	13.3 $\pm$ 11.2	3	17.58	< 0.001
Hauteur de l'inflorescence	6.35 $\pm$ 1.29 ^a	6.4 $\pm$ 1.45 ^a	6.2 $\pm$ 0.89 ^{ab}	5.2 $\pm$ 1.00 ^b	6.04 $\pm$ 0.57	3	2.29	0.095
Proportion de fruits infestés	0.11 $\pm$ 0.12^b	0.39 $\pm$ 0.19^a	0.25 $\pm$ 0.27^{ab}	0.37 $\pm$ 0.25^a	0.28 $\pm$ 0.13	3	3.69	0.020
Nombre de graines à priori viables par inflorescence	126.0 $\pm$ 62.9^a	53.3 $\pm$ 35.6^b	94.8 $\pm$ 75.1^{ab}	61.8 $\pm$ 35.3^{ab}	84.0 $\pm$ 33.3	3	3.65	0.021
					Moyenne	ddl	χ^2	p
Viabilité des graines	85%	77%	84%	94%	85 $\pm$ 6.6%	3	22.41	< 0.001
					Moyenne	ddl	H	p
Taille de la banque de graines par placette (nb de graines viables/m²)	9028 (451)	3472 (174)	9028 (451)	694 (35)	5555,6 $\pm$ 4166,7 (278 $\pm$ 208)	3	9.76	0.021
Nombre de nouvelles plantules par an (moyenne entre les années)	23.0 $\pm$ 19.8	4.4 $\pm$ 6.6	17.0 $\pm$ 16.8	3.4 $\pm$ 4.6	12.0 $\pm$ 9.6	3	6.58	0.086
<u>Paramètres relatifs à l'âge</u>								
Probabilité pour une graine de donner une plante adulte	7.5E-04	4.7E-04	2.6E-04	1.1E-03	6.3E-04 $\pm$ 3.5E-04			
Age à la maturité sexuelle (années)	4.1 $\pm$ 1.1	6.0 $\pm$ 2.3	3.8 $\pm$ 1.1	5.0 $\pm$ 1.9	4.7 $\pm$ 1.0			
Temps de génération (années)	17.4 $\pm$ 13.8	13.3 $\pm$ 8.1	19.5 $\pm$ 16.2	54.0 $\pm$ 49.5	26.0 $\pm$ 18.8			

2- Principaux résultats et interprétations

Les **performances reproductives** sont significativement plus élevées dans la placette 3 (tableau 5-3). Le nombre moyen d'inflorescences (29,4 inflorescences par individu contre seulement 10,8 pour la placette 4, 9,9 pour la placette 5 et 3,2 pour la placette 6) et le nombre de graines *a priori* viables par inflorescence (placette 3 : 126 graines ; 4 : 53,3 ; 5 : 94,8 ; 6 : 61,8) y sont significativement plus grands. Dans cette placette, la viabilité des graines est de 85%, la banque de graines et le recrutement y sont aussi plus importants (plus de 9000 graines par placette et environ 20 nouvelles germinations chaque année). La placette 6 qui est en milieu fermé présente les performances reproductives les plus faibles, avec des inflorescences petites, peu nombreuses et contenant moins de graines *a priori* viables par inflorescence. Même si les graines sont viables à 94% et que la probabilité pour une graine de donner une plante adulte est plus élevée qu'ailleurs ($1,1 \times 10^{-3}$), la banque de graines et le recrutement sont faibles. Dans les placettes 4, 5 et 6, nous avons constaté que le nombre de graines par inflorescence est réduit par une prédation importante d'Hyménoptères. En effet, respectivement 39%, 27% et 37% des fruits sont infestés. La prédation est particulièrement importante en présence de pins et d'herbacées. Nous avons constaté à proximité de la placette 6 que les larves creusent des galeries dans les tiges des plantes adultes pour effectuer leur développement.

Malgré le manque de réplicats de la placette sous couvert forestier, les résultats indiquent que les performances démographiques de l'Astragale Queue-de-renard sont plus faibles dans un milieu fermé que dans des pelouses semi-ouvertes. La faible luminosité affecte le nombre et la taille des inflorescences, ce qui diminue la fécondité des plantes, réduit la taille de la banque de graines et le recrutement. De plus, que le milieu soit semi-ouvert ou fermé, la prédation des graines par les insectes diminue drastiquement le nombre de graines *a priori* viables.

Figure 4-6 : Contributions relatives des différentes transitions aux variations observées de λ dans les placettes. La LTRE a été effectuée sous MATLAB (Matlab, 2000) sur 16 matrices de 3 classes (plantules, juvéniles, adultes).

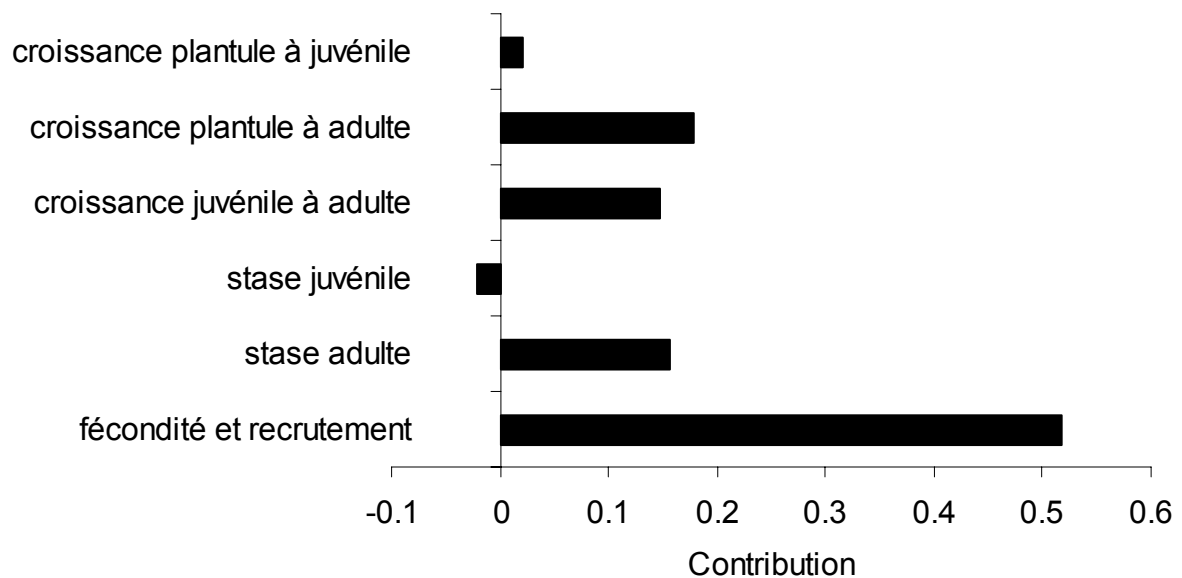
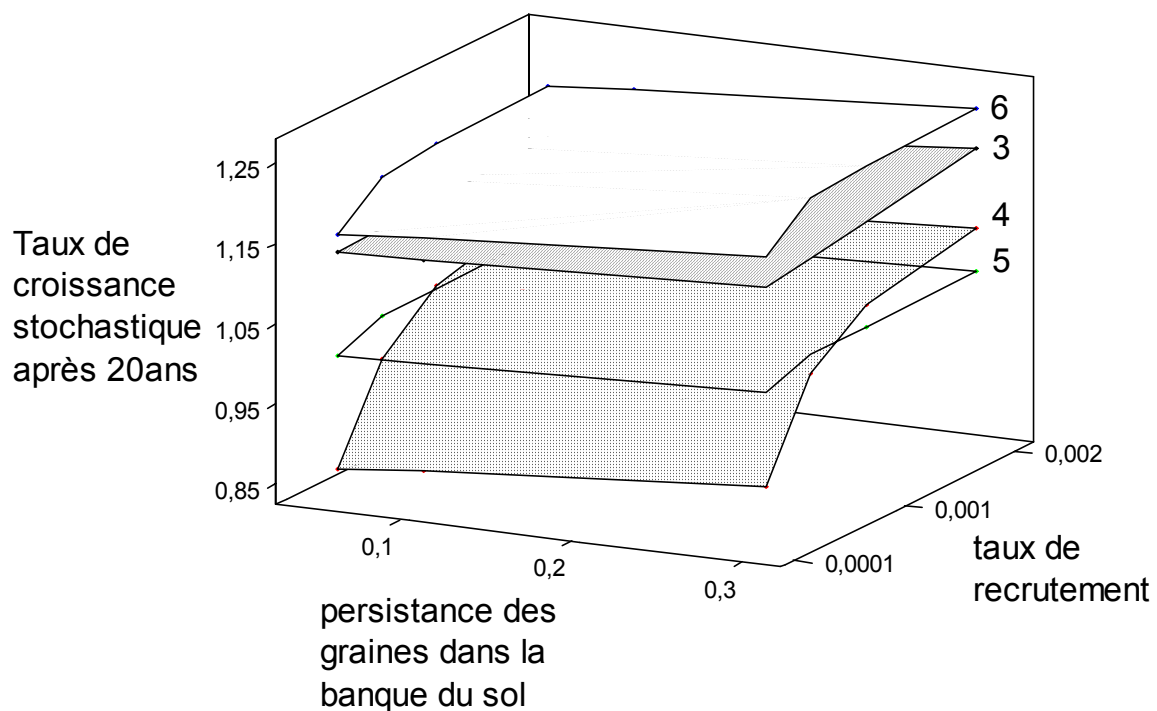


Figure 4-7: Variations du taux de croissance stochastique dans chaque placette, en fonction de la persistance des graines dans le sol et du taux d'émergence des plantules. Le taux de croissance stochastique est la moyenne des taux de croissance stochastiques de 5000 trajectoires obtenus sur une projection de 20 ans.



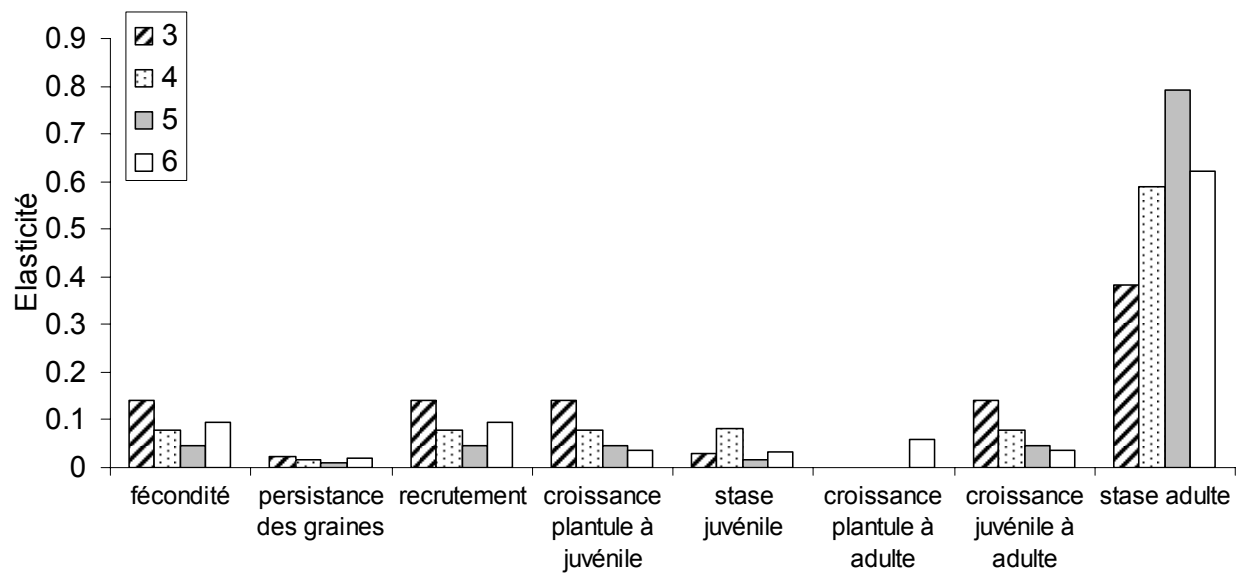
Les **analyses rétrospectives** indiquent que les variations de la transition combinant fécondité et recrutement ont participé à 52% des variations du taux de croissance des placettes (figure 4-6). Les variations des transitions de croissance vers le stade adulte et de la persistance des adultes contribuent à 16%, en moyenne, des variations de λ .

Au niveau des performances démographiques, les placettes 3, 5 et 6 présentent des taux de croissance stochastiques qui ne sont jamais inférieurs à 1, quelle que soit la combinaison de paramètres de persistance des graines et de taux d'émergence (figure 4-7). Pour la placette 6 et la placette 3 respectivement, des accroissements maximum de population de 21% et de 15% par an sont prédits (taux de croissance stochastique de 1.21 ± 0.03 et 1.15 ± 0.02). Comparativement, la placette 5 est stable (taux de croissance stochastique de 1.03 ± 0.01) et la placette 4 présente un taux d'accroissement variable en fonction du taux d'émergence des plantules (de 0,86 à 1,10).

L'**analyse des élasticités** indique l'importance de la survie adulte sur le maintien des populations (figure 4-8). Une augmentation de la fécondité, du taux d'émergence des plantules, de la croissance des plantules aux juvéniles et des juvéniles aux adultes pourraient aussi influencer l'expansion des populations. Par ailleurs, dans toutes les placettes, le taux de croissance stochastique est plus influencé par les variations du taux d'émergence des germinations que par la persistance des graines dans la banque de graines du sol. L'influence du taux de persistance des graines dans le sol est réduite, peut être parce que cette persistance est déjà importante et que les graines sont très viables (85% de germination en moyenne). La placette 4 est particulièrement sensible aux variations du taux d'émergence (figure 4-7) et c'est la seule placette qui présente une probabilité de s'éteindre (estimée à 5,3% sur 20 ans avec un temps moyen d'extinction de 15,4 ans).

Le tableau 5-3 indique que les individus des placettes 4 et 6, dont les performances reproductives sont faibles, croissent plus lentement (respectivement 6 et 5 ans pour atteindre le stade adulte fleuri). Malgré une croissance observée de 21% par an pour la placette 6, en conséquence des éclaircies, le temps de génération des plantes reste deux à quatre fois plus long que dans les autres placettes (54 ans contre 16,7 ans en moyenne pour les trois autres placettes).

Figure 4-8: Élasticités des transitions de la matrice pour chaque placette.



Les analyses démographiques montrent qu'à la fois la persistance des adultes et la fécondité associée au recrutement sont des taux vitaux cruciaux pour la dynamique de l'espèce.

Comme observé couramment chez les plantes longévives, la persistance des adultes d'*A. alopecurus* présente la plus forte élasticité (Franco et Silvertown, 1996, 2004, Silvertown et al., 1993). Donc, une **stratégie de conservation** pourrait être d'augmenter la persistance des adultes pour favoriser l'expansion des populations. Cependant, l'augmentation de ces persistances en pratique est difficilement envisageable car les valeurs des transitions sont déjà élevées et très peu variables (taux de persistance adulte $\pm$ écart type entre les années: 1.00 ± 0.00 (placette 6), 0.94 ± 0.02 (placette 5), 0.88 ± 0.09 (placette 4) et 0.93 ± 0.09 (placette 3). Comme l'a indiqué l'étude de Pfister (1998), la sélection naturelle tendrait à minimiser les variations du taux de croissance des populations en limitant la variabilité des transitions démographiques importantes. Aussi, Caswell (2000) note qu'une transition démographique avec une élasticité forte peut être contrainte au point de ne pouvoir être modifiée, ce qui en fait un objectif inadapté pour la conservation. Au contraire, la fécondité et le recrutement ont été les premiers responsables des fluctuations de λ pendant la période du suivi. De plus, ces taux vitaux présentent une élasticité non négligeable (somme des élasticités de la fécondité, de la persistance des graines et du taux de germination de 20% en moyenne sur les placettes). Les simulations numériques ont démontré qu'une large augmentation du taux d'émergence des graines pouvait faire passer une placette du déclin à l'expansion.

Finalement, comme il est difficile d'identifier clairement un moyen d'accroître la persistance, déjà forte, des adultes, la conservation d'*A. alopecurus* devrait se focaliser préférentiellement sur la production de graines et le recrutement. La production de graines peut être accrue par le maintien d'un habitat ouvert et en limitant la prédation par les insectes.

Le suivi a débuté 3 ans après la réalisation du sous-solage ce qui ne nous permet pas de quantifier directement l'effet de la scarification mécanique du sol sur le recrutement. Cependant, la comparaison entre les placettes traitées et les placettes non traitées semblent indiquer un rôle positif du traitement de sous-solage sur le recrutement. Des expérimentations futures consisteraient à effectuer un travail mécanique du sol et une coupe franche sur les placettes non traitées et sans *Astragale*, pour quantifier directement l'effet sur le recrutement et les processus de colonisation par l'espèce de parcelles vides.

L'exploitation du bois et les phénomènes de succession provoquent une dynamique d'ouverture et de fermeture de parcelles dans le couvert forestier. Cette dynamique constituerait un cadre de travail en métapopulation pour étudier la dynamique de l'*Astragale* Queue-de-renard à l'échelle d'une région.

CHAPITRE 5

Relations entre démographie, génétique et
performances reproductives sur la viabilité de
population

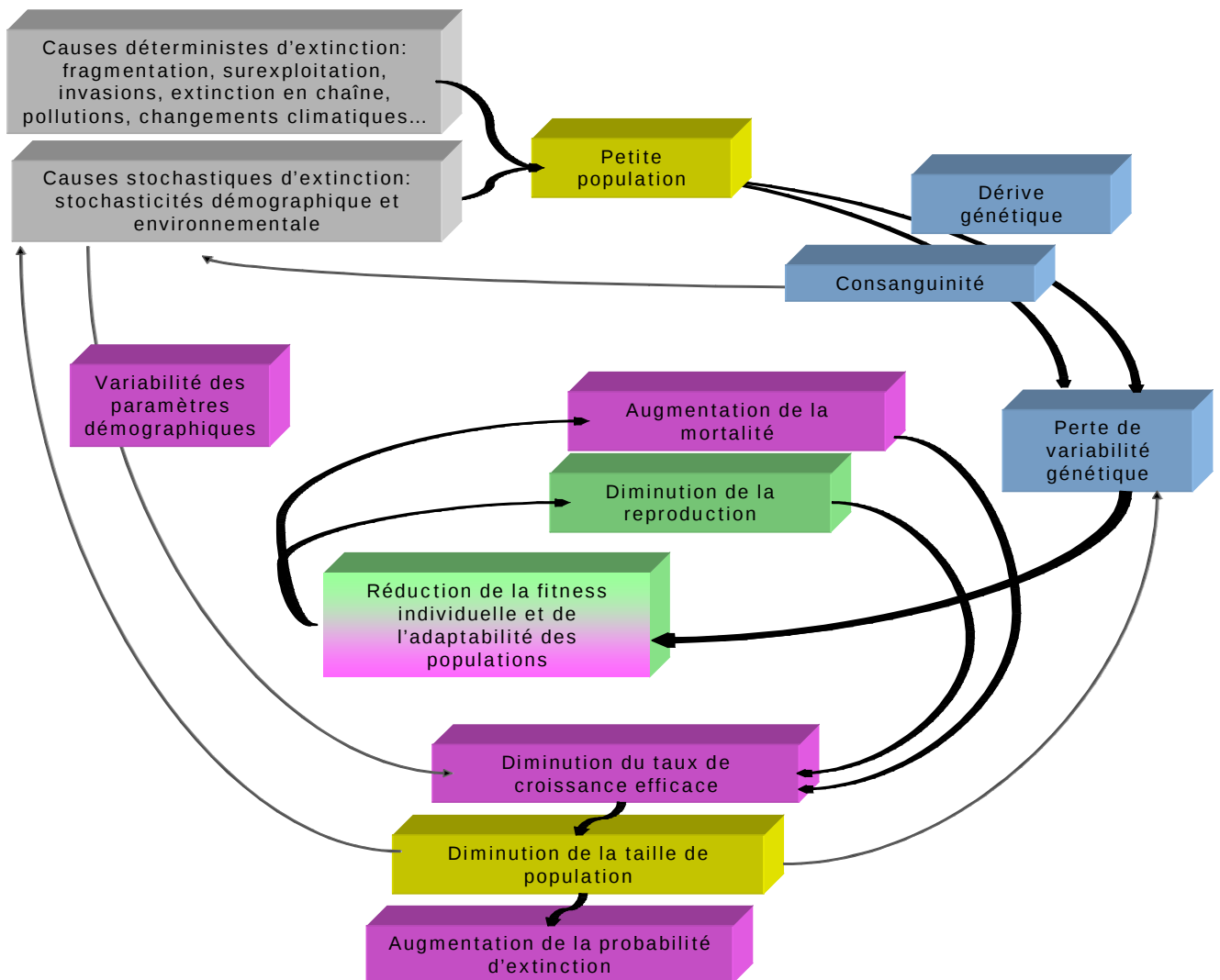
Tableau 5-1 : Thèmes et sujets de recherche traités par des papiers sur la biologie de la conservation de plantes sauvages entre 1979 et 2000 (d'après Oostermeijer et al., 2003). Oostermeijer et al. (2003) ont réparti 492 articles issus de la base de données Science Citation Index en fonction de grandes catégories de sujets de recherche. Nous avons regroupé ces sujets en thèmes généraux et nous avons indiqué le pourcentage de contributions de cet échantillonnage d'articles pour chaque thème de recherche. Le code couleur correspond à celui de la figure 5-1.

Thème	% de contribution des papiers analysés au thème de recherche	Sujet	Nb de papiers couvrant ce sujet
Génétique	24,9	Structure génétique des populations, F-statistiques	128
		Relation entre variation génétique et taille de population	78
		Analyse de la dépression de consanguinité et de la dépression allogame	18
Performances reproductives	27,9	Biologie de la reproduction et/ou régime de reproduction	68
		Analyse des composantes de la fitness (germination, croissance, floraison...)	61
		Effet Allee (relation entre reproduction et taille de population ou densité)	48
		Biologie de la pollinisation, tests de la limitation en pollen	46
		Composantes de la fitness en relation avec la taille de population	28
Démographie	17,7	Viabilité démographique, dynamique de population, analyse de viabilité de population	60
		Structure démographique des populations	51
		Démographie en relation avec la taille de population	14
		Dispersion, connectivité, fonctionnement en métapopulation	34
Repro/Génétique	3,2	Reproduction en relation avec la génétique	15
		Relation entre composantes de la fitness et génétique	14
Démo/Génétique	1,1	Relation entre démographie et génétique	10
Démo/Génétique/Repro	0,3	Interactions entre démographie, reproduction et génétique	3
Gestion	14,6	Ecologie, qualité de l'habitat, gestion	109
		Réintroduction, translocation, restauration de populations	16
		Méthodes et techniques de conservation ex situ ou in vitro	6
Effets de causes déterministes d'extinction	3,0	Effets possibles des changements climatiques	5
		Effets de l'herbivorie sur les performances des plantes	11
		Effets de la compétition avec des espèces exotiques ou invasives	11
		Risques d'hybridation/introgression entre espèces parentes	8
Causes stochastiques d'extinction	5,3	Importance de la plasticité phénotypique	5
		Etudes comparatives entre espèces rares et communes	35
	2,0	Thèmes divers	18

Les populations sont des entités dynamiques qui présentent naturellement une probabilité d'extinction non nulle. Cependant, actuellement, les activités humaines ont grandement augmenté cette probabilité. Globalement, la survie d'une population est liée à deux grands types de facteurs. Les facteurs évolutifs (variabilité génétique, structure génétique des populations, sélection) agissent sur la probabilité de survie sur une échelle des temps évolutifs, sur plusieurs générations. Les facteurs écologiques impliquant principalement les caractéristiques démographiques de la population (taux de croissance, taux de migration) opèrent à l'échelle des temps écologiques et agissent sur la probabilité de survie à l'échelle de décades. Au début des années 80, plusieurs travaux ont souligné l'importance théorique des processus génétiques et écologiques sur la viabilité des populations (Soulé, 1986, 1987). D'autres auteurs ont relégué au second plan les facteurs évolutifs (comme la perte de diversité génétique), considérant que la plupart des menaces se produisent à des échelles temporelles écologiques et donc que seuls les processus démographiques sont décisifs pour la conservation (Lande, 1988, Pimm et al., 1988). Toutefois, il a été montré que les facteurs génétiques peuvent aussi agir à une échelle temporelle écologique (par exemple la fixation de gènes délétères, Saccheri et al. 1998, Soulé et Mills, 1998, Vucetich et Waite, 1998). Même si le rôle relatif des processus démographiques, génétiques et reproducteurs dans les mécanismes d'extinction continue de faire débat, peu de scientifiques remettent en cause leur rôle combiné sur les processus d'extinction. Beaucoup s'accordent sur l'intérêt des approches pluridisciplinaires pour appréhender la viabilité d'une population. L'image de la spirale d'extinction proposée par Gilpin et Soulé (1986) (Figure 5-1) reste donc d'actualité. La compréhension des relations qui existent entre l'ensemble des forces qui interagissent sur la viabilité d'une population est un point clef de la biologie de la conservation.

Schemske et al (1994) indiquaient en 1994 que 95% des études empiriques sur des plantes rares ont utilisé soit une approche génétique (35%) soit une approche écologique (60%). Dans une revue plus récente, Oostermeijer et al. (2003) confirment le faible nombre d'études combinant des approches démographiques, génétiques et abordant les performances reproductives de plantes sauvages, malgré une augmentation considérable du nombre de travaux sur la biologie de la conservation des plantes rares depuis le début des années 90 (plus de 400 articles, tableau 5-1). Plus de 27% des études s'intéressent aux performances reproductives d'une plante sauvage (Tableau 5-1), 25% traitent de la diversité génétique et de la structuration des populations et près de 18% concernent la démographie.

Figure 5-1 : La spirale d'extinction résume l'ensemble des processus qui agissent sur les populations pour les entraîner vers l'extinction. Les aspects génétiques sont représentés en bleu, les aspects démographiques en rose et les aspects concernant les performances reproductives en vert.



Seulement 1% des études combinent des approches démographiques et génétiques, et 0,3% combinent des approches démographiques, génétiques et l'étude des performances reproductives (Alvarez-Buylla, 1996, Austerlitz et Garnier-Gere, 2003, Colas et al., 1997, Oostermeijer, 2000).

Ces études rares ont toutes mis en évidence que la viabilité d'une population peut être affectée par la dérive génétique et la consanguinité, en diminuant les performances démographiques, conjointement aux effets Allee qui réduisent les performances reproductives. Cependant, il est difficile de dire dans quelle mesure chaque processus, isolément, agit sur le risque d'extinction. En effet, ces processus sont fortement liés et s'expriment en partie dans les valeurs des taux vitaux démographiques. Ainsi, les suivis démographiques sur le long terme constituent la base de l'étude de ces processus (Lande, 1998). Par ailleurs, la question se pose de savoir comment la génétique doit être intégrée dans les modèles démographiques et quels sont les taux vitaux qu'elle affecte. Va-t-elle affecter la mortalité des jeunes, la mortalité des adultes, les performances reproductives et quelle est l'ampleur de son impact sur les paramètres démographiques ?

Deux types d'approches peuvent être utilisés pour essayer de mieux comprendre les interactions entre génétique et démographie et leurs effets sur la persistance d'une population :

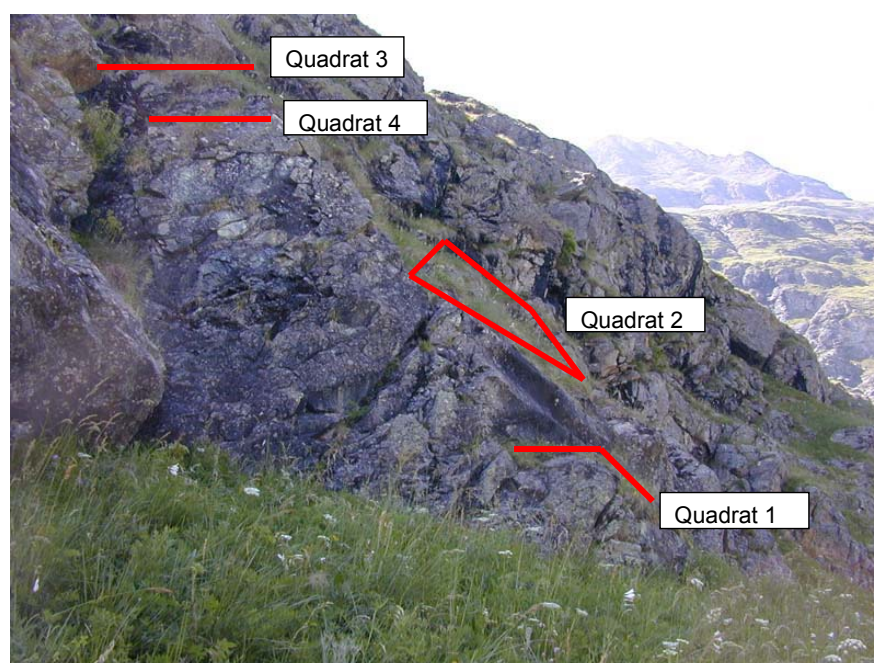
- 1- Construire un modèle démographique à partir du suivi d'une population "saine", estimer expérimentalement l'effet de la consanguinité et de la dérive génétique sur les taux vitaux et simuler ces effets pour évaluer leur impact sur les performances reproductives, le taux de croissance et le risque d'extinction.
- 2- Comparer les performances démographiques de populations petites et grandes et présentant des variabilités génétiques faibles et fortes pour établir les relations entre la taille des populations, la variabilité génétique, les performances reproductives et démographiques.

En utilisant le deuxième type d'approche, nous avons examiné les relations qui existent entre la taille et la densité, certains indices de variabilité génétique et les performances reproductives sur la viabilité de populations de *Dracocephalum austriacum* L.

Planche 7 : Le Dracocéphale d'Autriche (*Dracocephalum austriacum* L., Lamiaceae) – dynamique et génétique des populations, reproduction



Expérimentations sur le système de reproduction du Dracocéphale d'Autriche



Placettes de suivi démographique sur la population de Bessans (photo Agnès Vivat)

Figure 5-2: Répartition des 12 populations françaises et des 8 populations étudiées de *Dracocephalum austriacum*.

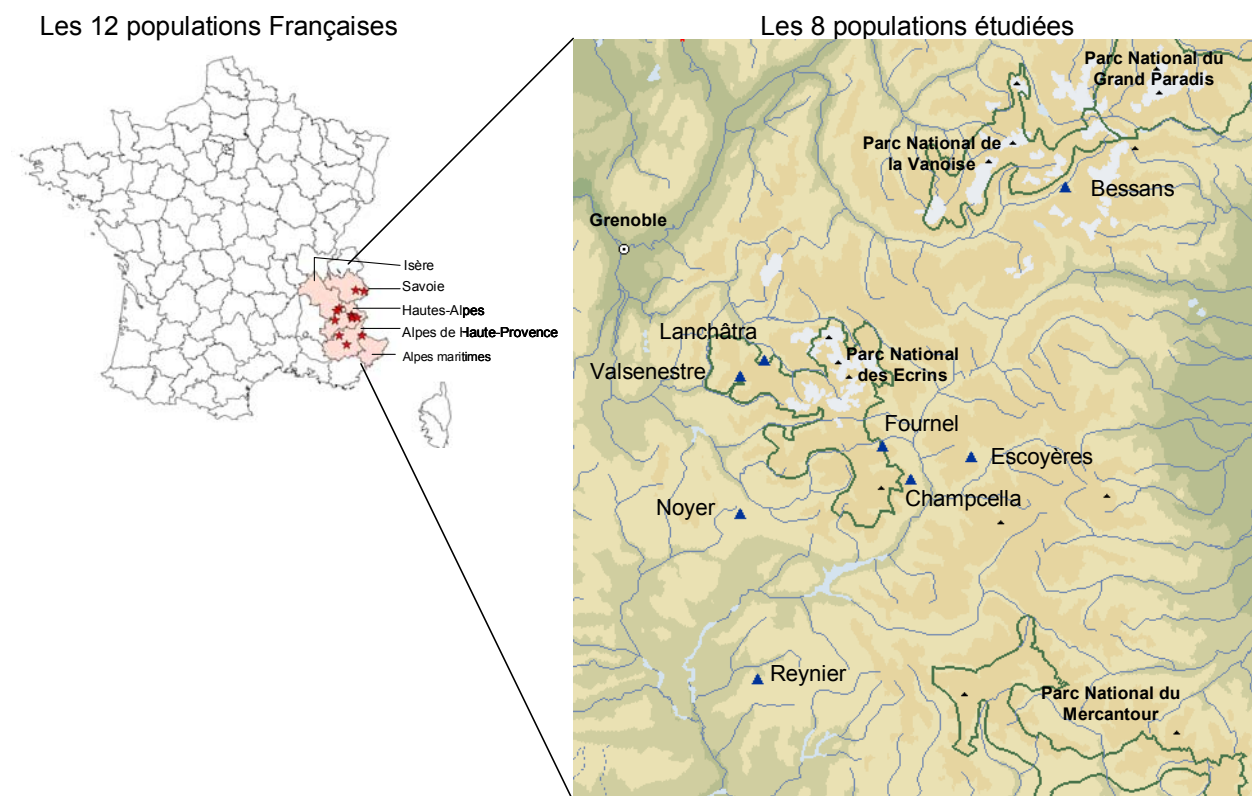
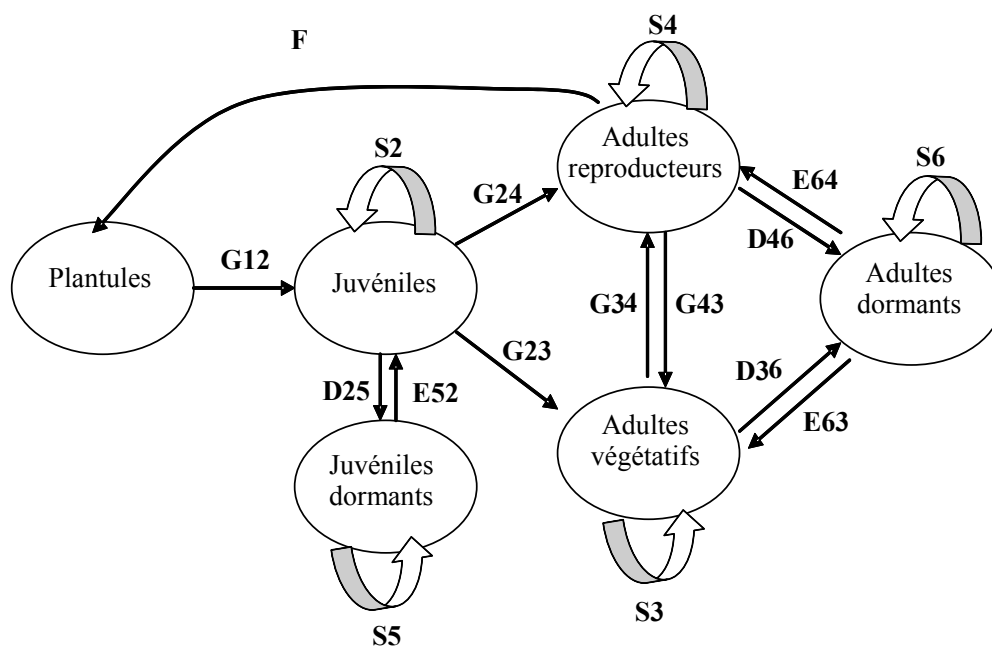


Figure 5-3 : Cycle de vie de *D. austriacum*. Les transitions sont décomposées en fécondité (F), en croissance de l'état i au temps t à l'état j au temps $t+1$ (G_{ij}), en stase dans l'état i (S_i), en probabilité d'entrée en dormance (D_{ij}) et en probabilité d'émerger de dormance (E_{ij}).



Relations entre démographie, génétique et performances reproductives sur la viabilité des populations de Dracocéphale d'Autriche (*Dracocephalum austriacum* L., Lamiaceae)

1- Contexte de l'étude

Il n'existe qu'une dizaine de localités connues de Dracocéphale d'Autriche en France et plus généralement, sur l'ensemble de son aire de répartition (du Caucase jusqu'aux Pyrénées Orientales), l'espèce est rare et occupe des stations rupestres très isolées les unes des autres. Sa rareté est liée à une grande spécificité d'habitat dans la mesure où elle supporte difficilement la concurrence d'autres espèces végétales. Ses habitats sont constitués de petites vives en pied ou sommet de falaise, de rocaillies, de pelouses écorchées et de landes très ouvertes avec des sols squelettiques très superficiels. Dans ces habitats, la surface disponible pour les plantes est limitée. Sa rareté est accrue par différentes menaces d'origine anthropique: la cueillette, l'arrachage et le piétinement.

Sur les 12 populations connues en France, 8 ont été étudiées de façon approfondie par des analyses génétiques avec des marqueurs dominants AFLP (voir chapitre 2 partie II) et un suivi démographique individu-centré effectué depuis 1999 (figure 5-2 et pour les caractéristiques des populations, voir tableau 2-1 dans le chapitre II).

a) Etude démographique

Nous avons construit un modèle matriciel basé sur un cycle de vie de 6 classes. Les 6 classes ont été définies à partir de l'âge, du statut reproducteur et de la taille des plantes (figure 5-3). Les plantules, âgées de moins d'un an, présentent moins de deux tiges et une hauteur inférieure à 5cm. Les juvéniles ont plus d'un an, jusqu'à 5 tiges et mesurent jusqu'à 12cm. Les juvéniles sont considérés adultes dès leur première floraison. Les adultes sont séparés en deux classes en fonction de leur statut reproducteur ou végétatif. Deux stades de dormance

ont été inclus puisque les juvéniles et les adultes peuvent occasionnellement entrer en dormance.

Chaque année, de mi-juin à fin juin, une centaine de plantes par population, réparties dans des placettes permanentes, ont été suivies (identification de leur état et dénombrement des fleurs pour chaque individu reproducteur). Ces suivis ont permis d'estimer les paramètres démographiques de survie, de croissance et de stase à l'aide du logiciel AsterX (G. Michaud, O. Gimenez, F. Nicolè, non publié, Annexe 4). Les paramètres de dormance ont été estimés en analysant les séquences de « présence-absence-présence » sur l'ensemble de la durée du suivi. A la fin de la période de suivi, nous avons fait l'hypothèse que les plantes qui avaient disparu depuis moins de deux années consécutives étaient dormantes, alors que les plantes ayant disparu depuis plus longtemps étaient considérées comme mortes. Puisque nous ne considérons pas de banque de graines du sol, la fécondité a été calculée comme le rapport entre le nombre de nouvelles germinations et le nombre d'adultes fleuris de l'année précédente.

Des modèles matriciels ont été construits pour chaque population, en intégrant les stochasticités démographiques et environnementales. Dans un premier temps, nous avons effectué les simulations à partir des effectifs réels des populations et dans un deuxième temps, pour faciliter la comparaison entre les populations, nous avons effectué des projections avec un effectif initial identique de 100 individus.

Pour chaque population et chaque paire d'années, 5000 trajectoires ont été simulées avec le logiciel ULM (Legendre et Clobert, 1995) sur des intervalles de temps de 50 et 100 ans, permettant d'obtenir le taux d'accroissement stochastique, la probabilité d'extinction et le temps d'extinction.

b) Etude génétique

L'étude génétique a été exposée dans la partie II du chapitre 2.

Deux indices de variabilité génétique de chaque population ont été calculés à partir des phénotypes AFLP : la similarité génétique (SG) et l'hétérozygotie (sous l'hypothèse que les populations sont à l'équilibre de Hardy-Weinberg pour l'ensemble des loci).

c) Etudes des relations entre taille et densité, performances reproductives, variabilité génétique et viabilité des populations

Pour chaque population, le nombre total de plantes a été dénombré en 1999 lors de la mise en place des quadrats de suivi. La densité a été estimée annuellement par le nombre de plantes par mètre-carré et le nombre de tiges par mètre-carré. Les performances reproductives sont estimées annuellement par le nombre moyen de tiges par plante, le nombre moyen de tiges fleuries par plante et le nombre moyen de fleurs par plante.

La matrice des corrélations a été calculée pour l'ensemble des variables. Pour dégager des tendances, nous avons utilisé une analyse en composantes principales pour représenter les relations entre les variables originales dans un nombre de dimension réduit. Par manque de temps, nous n'avons pas effectué d'analyses statistiques plus fines.

Le nombre moyen de graines *a priori* viables par tétrakène a été estimé dans 6 populations (Bessans et Noyer non étudiés) en 1999 et sur 7 populations (Noyer non étudié) en 2002. Les corrélations avec les variables précédentes ont été calculée en utilisant la moyenne du nombre de graines *a priori* viables par tétrakène en 1999 et en 2002, et en excluant les populations Bessans et Noyer.

2- Résultats et interprétations

a) Etude démographique

Sur les 8 populations, 4 sont en décroissance (taux de croissance stochastique inférieur à 1 ; Lanchatrâ, le Noyer, Champcella et Valsenestre), 2 sont stables (taux de croissance stochastique de 1 ; Bessans et Fournel) et deux présentent une légère croissance (taux de croissance supérieur à 1 ; Reynier et Escoyères), quels que soient le temps de projection (50 ou 100 ans) et la taille initiale de population (tableau 5-2). La plus petite population (le Noyer) présente un risque d'extinction élevé (de 69 à 93% de trajectoires éteintes) avec un temps d'extinction inférieur à 50 ans. Pour Lanchâtra, la probabilité d'extinction est proche de 0 sur 50 ans mais croît jusqu'à 47% sur 100 ans avec un temps d'extinction de 76 ans. Pour les autres populations, la probabilité d'extinction est quasiment nulle sur 50 comme sur 100 ans. La taille de population initiale conditionne la survie des populations mais ne modifie pas l'ordre des populations, à l'exception de la plus petite population de 8 individus (le Noyer) dont la probabilité d'extinction diminue en conséquence de l'augmentation de la taille de population à 100 individus. Même si la taille de population influence la viabilité des

populations, il ne semble pas que ce soit le facteur prépondérant pour expliquer la persistance des populations (tableau 5-3).

b) Etude génétique

Comme nous l'avons vu au chapitre 2, la similarité génétique entre individus d'une même population est élevée pour l'ensemble des populations, mais les populations diffèrent significativement entre elles. La SG s'étend de 0,73 pour Champcella à 0,83 pour Lanchâtra et 0,92 pour le Noyer. Logiquement, la population du Noyer est la moins diverse génétiquement ($H_j=0,12$). Les populations les plus diversifiées sont Champcella (0,26) et Reynier (0,23) (tableau 5-3).

c) Études des relations entre taille et densité des populations, performances reproductives, indices de variabilité génétique et performances démographiques

Le tableau des corrélations indique que les variables se regroupent en **trois grandes catégories** (tableau 5-4) :

- les performances reproductives (variables nombre de tiges par individu, nombre de fleurs par individu),
- la taille de population, la densité et le recrutement (variables taille de population, densité (nombre d'individus au mètre-carré) et recrutement),
- les indices génétiques et démographiques (variables taux de croissance stochastique, probabilité d'extinction, H_j et SG).

Les deux dernières catégories sont fortement corrélées alors qu'elles ne sont pas du tout corrélées aux performances reproductives, ce qui est visible sur la figure 5-4 (axes perpendiculaires). Ainsi, les **aspects génétiques et démographiques sont indissociables** pour prédire la viabilité des populations et il est impossible de dire quels aspects sont les plus importants. Il est cependant étonnant de noter que les performances reproductives ne semblent pas agir sur la viabilité des populations.

Tableau 5-2 : Viabilité des huit populations françaises étudiées de *D. austriacum* sur 50 et 100 ans en utilisant les effectifs observés la dernière année du suivi comme effectifs initiaux des projections démographiques. Pour faciliter la comparaison entre populations, nous avons estimé la viabilité des populations sur 100 ans avec un effectif total initial de 100 pour toutes les populations. Le taux de croissance stochastique et son écart-type, la probabilité et le temps moyens d'extinction ont été calculés à partir de 5000 simulations de Monte-Carlo.

population	N observé						N = 100		
	sur 50 ans			sur 100 ans					
	$\lambda_{50} \pm SD$	Pe	Te (années)	$\lambda_{100} \pm SD$	Pe	Te (années)	$\lambda_{100} \pm SD$	Pe	Te (années)
Lanchatra	0.95 ± 0.005	0.03	44.0	0.96 ± 0.002	0.47	76.0	0.96 ± 0.0001	0.81	60.4
Noyer	0.96 ± 0.001	0.69	25.3	0.98 ± 0.001	0.93	36.5	0.96 ± 0.0002	0.74	56.9
Champcella	0.99 ± 0.004	0	x	0.99 ± 0.003	0	87.4	0.98 ± 0.0002	0.22	71.9
Valsenestre	0.99 ± 0.007	0	x	0.99 ± 0.005	0	89.0	0.98 ± 0.0002	0.21	71.2
Bessans	1.00 ± 0.005	0	x	1.00 ± 0.004	0	77.4	1.00 ± 0.0001	0.01	79.8
Reynier	1.02 ± 0.009	0	x	1.01 ± 0.005	0	x	1.00 ± 0.0002	0.01	61.6
Fournel	1.00 ± 0.008	0	x	1.00 ± 0.005	0	x	1.00 ± 0.0001	0	79.6
Escoyères	1.02 ± 0.006	0	x	1.01 ± 0.009	0	x	1.01 ± 0.0001	0	x

Tableau 5-3 : Indices moyens sur la densité, sur les performances reproductives, sur les performances démographiques et indices génétiques. Les indices de densité et de performances reproductives ont été obtenus en faisant la moyenne des quadrats et des années. Les indices démographiques sont la moyenne des indices estimés sur 100 ans pour les différentes années. Les populations sont classées par ordre croissant de taux de croissance. En grisé, les populations dont le taux de croissance est inférieur à 1.

population	taille de population	nb de plantes/ m ²	nb de tiges/ m ²	nb de tiges/ plante	nb de tiges fleuries/ plante	nb de fleurs/ plante	nb de graines/ tétrakène	fécondité	recrutement	tx de croiss stochastique	probabilité d'extinction	hétérozygotie	similarité génétique
Lanchâtra	600	8.7	62.0	7.5	1.3	24.1	0.87	20.8	0.28	0.97	0.38	0.22	0.83
Noyer	8	0.1	1.4	16.8	4.6	43.8	1.01	44.2	0.11	0.98	0.85	0.12	0.92
Valsenestre	1400	5.1	25.6	5.3	0.6	12.1	1.45	17.6	0.45	0.99	0.02	0.19	0.81
Champcella	980	6.6	39.5	6.4	1.8	16.4	1.01	16.6	0.37	0.99	0.12	0.26	0.73
Bessans	200	5.8	26.1	4.7	1.2	14.4	1.26	18.2	0.22	1.00	0.02	0.20	0.81
Fournel	1650	10.1	72.1	6.1	2.0	23.8	0.79	18.8	0.56	1.00	0.00	0.21	0.81
Escoyeres	775	3.1	24.4	8.3	3.1	37.1	1.13	41.7	0.26	1.01	0.00	0.22	0.78
Reynier	1120	11.0	78.7	8.3	1.7	22.8	0.68	15.5	1.61	1.04	0.00	0.23	0.79

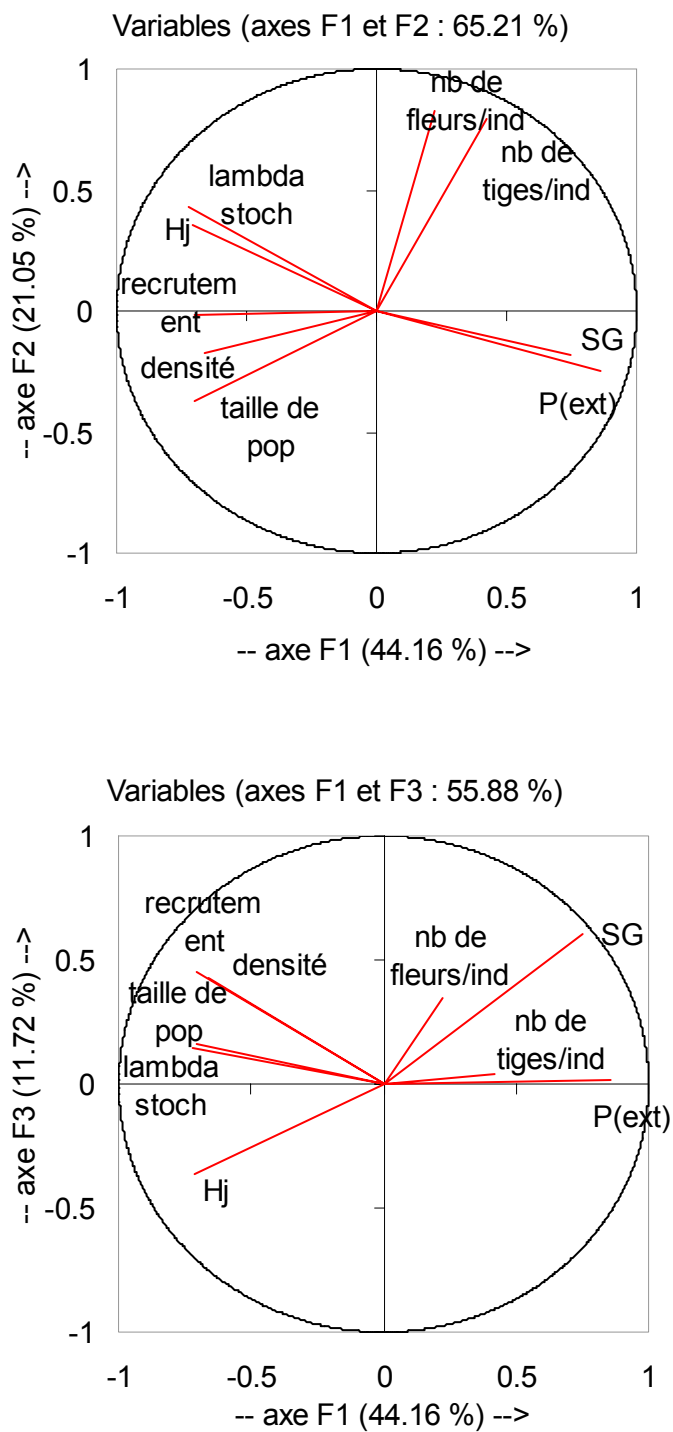
Tableau 5-4 : Matrice des corrélations entre les indices de densité, de performances reproductives, de performances démographiques et les indices génétiques, obtenue sur les huit populations et les différentes années. En gras, les coefficients de corrélation significatifs au seuil de 5% avec un coefficient de corrélation non paramétrique de Spearman.

	nb de tiges /ind	nb de fleurs /ind	taille de pop	densité	recru- tement	lambda stoch	P(ext)	Hj	SG
nb de tiges/ind	1.00	0.69	-0.46	-0.35	-0.27	-0.05	0.23	0.04	0.20
nb de fleurs/ind	0.69	1.00	-0.34	-0.12	-0.07	0.16	-0.01	0.01	0.18
taille de pop	-0.46	-0.34	1.00	0.54	0.47	0.27	-0.54	0.25	-0.40
densité	-0.35	-0.12	0.54	1.00	0.53	0.29	-0.39	0.49	-0.18
recrutement	-0.27	-0.07	0.47	0.53	1.00	0.53	-0.48	0.36	-0.31
lambda stoch	-0.05	0.16	0.27	0.29	0.53	1.00	-0.85	0.43	-0.48
P(ext)	0.23	-0.01	-0.54	-0.39	-0.48	-0.85	1.00	-0.54	0.66
Hj	0.04	0.01	0.25	0.49	0.36	0.43	-0.54	1.00	-0.82
SG	0.20	0.18	-0.40	-0.18	-0.31	-0.48	0.66	-0.82	1.00

Tableau 5-5 : Corrélations entre le nombre moyen de graines *a priori* viables par tétrakène et les variables de taille, de densité, de performances reproductives, de performances démographiques et les indices génétiques. Le nombre moyen de graines *a priori* viables par tétrakène est la moyenne des taux de grenaison de 1999 et 2002, obtenue sur six populations (absence de données sur Bessans et Noyer). En gras, les coefficients de corrélation significatifs au seuil de 5% avec un coefficient de corrélation non paramétrique de Spearman.

	nombre moyen de graines/tétrakène
nb de tiges/ind	-0.400
nb de fleurs/ind	-0.451
taille de pop	-0.257
densité (nb ind/m ²)	-0.866
recrutement	-0.405
lambda stoch	-0.285
Proba d'extinction	0.183
Hj	-0.522
SG	0.001

Figure 5-4: Projection des différents indices sur trois axes après une analyse en composantes principales.

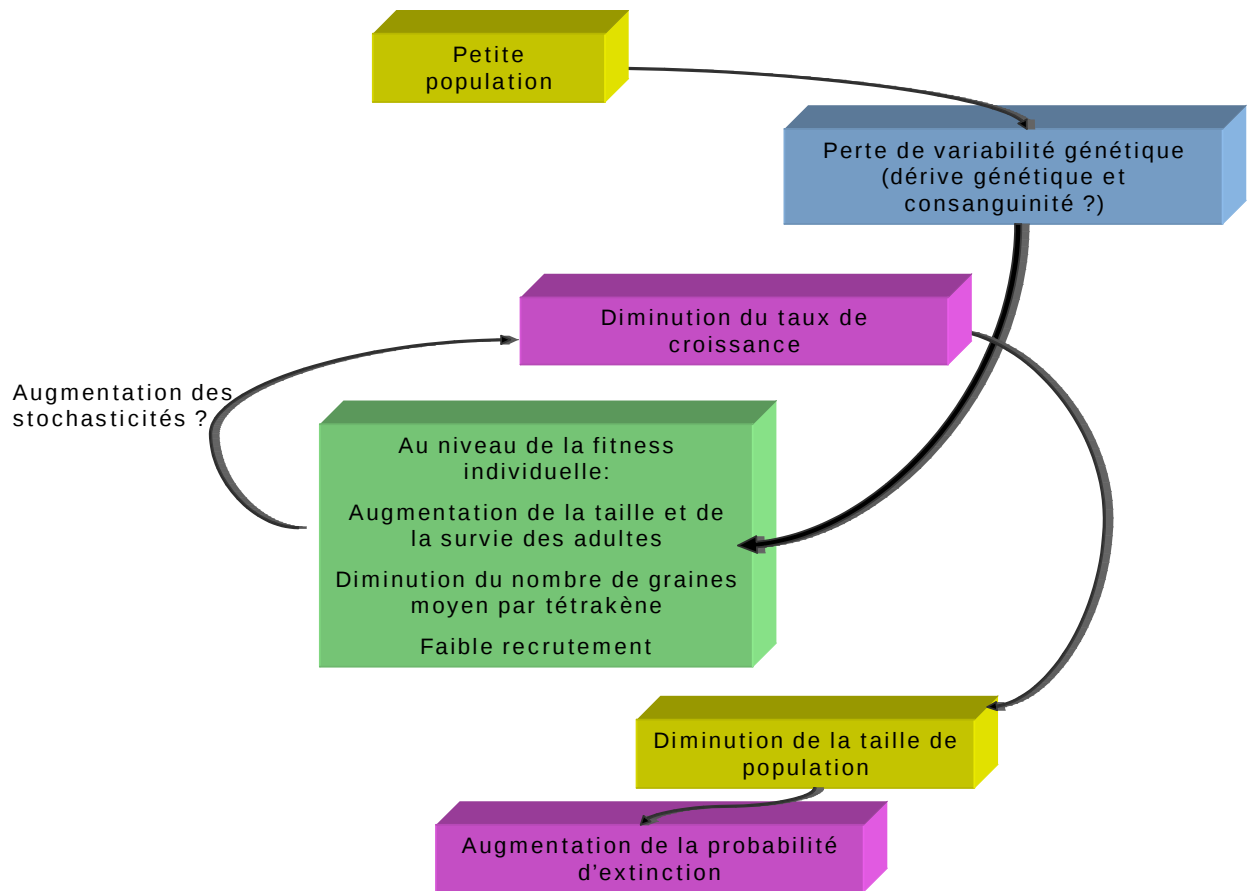


Les **populations petites** sont moins variables génétiquement et les plus consanguines. Elles sont aussi les plus enclines à l'extinction. Ces populations sont peu denses avec de gros individus qui présentent un nombre de graines par fleur réduit (tableau 5-5) et un taux de recrutement faible. Le fait que les grosses plantes qui produisent plus de fleurs présentent moins de graines par tétrakène laisse supposer qu'il existe une limitation des ressources dans la formation des graines.

Les **plus grandes populations** ont les individus les plus petits, ce sont des populations denses qui présentent un taux de recrutement élevé (tableau 5-4). Ces résultats indiquent que les grandes populations pourraient être dans des **milieux plus favorables** à l'installation de nouvelles plantes que les petites populations. Cependant, il est aussi possible que les grandes populations soient plus jeunes et aient une **dynamique plus favorable** (fort recrutement) que les petites populations plus anciennes qui ne présentent pas ou peu de recrutement. D'autre part, le nombre de graines *a priori* viables est inversement corrélé à la densité de plantes et au recrutement (tableau 5-5). La différence de recrutement entre les petites et les grandes populations pourrait donc s'expliquer par un **effet Allee**: dans les petites populations les individus ont beaucoup de fleurs et les pollinisations par les insectes sont essentiellement géitonogames (transport de pollen entre fleurs d'une même plante, De Jong et al., 1993), conduisant à une augmentation de l'autogamie et donc de la dépression de consanguinité. L'isolement génétique des populations (Chapitre 2, partie II) indiquent que les échanges de graines et de pollen sont rares voire inexistants. L'hypothèse d'un effet Allee est confortée par la corrélation significative positive entre le recrutement et l'hétérozygotie, et la corrélation significative négative entre le nombre de graines *a priori* viables et l'hétérozygotie.

Il semblerait que le principal problème des petites populations soit un effet Allee. Cet effet Allee entraînerait des difficultés à se reproduire, avec des croisements consanguins et la production de graines moins viables. Les croisements consanguins réduiraient la diversité génétique, ce qui amplifierait les problèmes de fertilité des graines. La baisse de diversité génétique et le faible recrutement auraient pour conséquence de réduire le taux de croissance et d'augmenter la probabilité d'extinction. Ces petites populations seraient donc en pleine **spirale d'extinction** (figure 5-5).

Figure 5-5 : Bilan des relations entre différents processus sur la viabilité des petites populations de Dracocéphale d'Autriche.



Le problème reste de savoir comment ces populations sont arrivées à cet état critique. Avec les données dont nous disposons, il est impossible de déterminer la cause première de la faible taille de ces petites populations. Plusieurs causes peuvent être évoquées : un milieu défavorable n'ayant permis l'installation que de très peu d'individus, la perte de connectivité avec d'autres populations qui aurait réduit la diversité génétique, la stochasticité environnementale...

Pour sortir ces petites populations de la spirale d'extinction, l'augmentation du nombre d'individus est crucial (renforcement de populations). Il est aussi possible d'envisager la création de néo-populations dans des habitats favorables pour renforcer la viabilité de l'espèce en permettant de restaurer la connectivité entre les sites.

CHAPITRE 6

SYNTHESE

I- Au niveau de la biologie de la conservation

Nous avons présenté différentes approches de la biologie de la conservation pour étudier la vulnérabilité d'une espèce de plante et de ces populations. Dans un premier temps, je discuterai des limites que nous avons rencontrées dans ces différentes approches. Dans un deuxième temps, je présenterai les travaux que nous sommes en train de développer sur l'optimisation des suivis démographiques de plantes, l'amélioration et la validation des prédictions des modèles matriciels. J'évoquerai aussi des alternatives aux modèles démographiques mono-spécifiques et les modèles en métapopulation qui pourraient permettre d'intégrer démographie et génétique.

1- Les limites rencontrées

a) La génétique et les marqueurs moléculaires pour les plantes

Nous avons vu que les techniques de biologie moléculaire permettent la reconnaissance d'unités taxonomiques là où les caractères morphologiques ne suffisent pas, comme dans le cas de la Potentille du Dauphiné.

Pour une espèce donnée, la diversité génétique n'est pas distribuée de façon uniforme entre ses populations. Il est donc nécessaire d'étudier la distribution de la diversité génétique d'une espèce à l'intérieur et entre ses populations, pour détecter leur isolement et évaluer les flux de gènes entre elles. Dans le cas du Dracocéphale d'Autriche, la différenciation génétique entre les populations est significative et indique que les flux de gènes sont quasi-inexistants. Des résultats similaires ont été trouvés sur le Chardon Bleu (Gaudeul et al., 2000) et pourraient être une caractéristique des plantes alpines dont la répartition est souvent fragmentée.

J'ai participé à la mise au point de la technique des AFLP sur 13 espèces de plantes récoltées dans les Alpes dans le cadre du projet européen INTRABIODIV. Ce projet a pour vocation d'optimiser la conservation des ressources génétiques de plantes naturelles en étudiant la relation entre diversité génétique interspécifique et diversité génétique intraspécifique. Le grand nombre d'espèces étudiées sur une échelle géographique très large permettra certainement de mieux comprendre les patrons observés de diversité génétique intraspécifique.

Dans les deux cas d'espèces traités ici, nous avons aussi utilisé la technique moléculaire des AFLP. Cette méthode est particulièrement adaptée aux plantes parce qu'elle ne nécessite pas de connaissance *a priori* du génome et permet d'obtenir des marqueurs polymorphes nombreux répartis sur l'ensemble du génome nucléaire. Elle est en outre facile et rapide à mettre en œuvre et permet d'obtenir des résultats reproductibles. C'est une méthode efficace pour l'identification génétique des clones (Rhododendron, Escaravage et al., 1998) ou encore des variétés (Raisins, Cervera et al., 2000).

Cependant, elle présente aussi des limites car elle n'est pas applicable aussi facilement à toutes les plantes et ne permet pas de déterminer la diversité génotypique des populations sans hypothèses.

En effet, dans le cas du Sabot de Vénus, les différentes mises au point que nous avons effectuées pendant deux ans n'ont pas donné de résultats satisfaisants (**absence de polymorphisme et/ou manque de répétabilité des marqueurs polymorphes**). La **taille de génome** de cette orchidée (32,35 pg d'ADN soit 31803 Mb) représente 12 fois le génome du maïs et 185 fois celui d'*Arabidopsis*. Cette taille implique que le génome est constitué de grandes zones d'ADN présentes en de nombreuses copies. Les fragments d'ADN issus de la digestion-ligation sont soumis à une compétition pour les amorces en PCR pré-sélective. Les fragments de multicopies sont plus nombreux et seraient donc amplifiés préférentiellement. La présence éventuelle de mutations dans un seul fragment provenant de zones répétées n'est pas mise en évidence et le polymorphisme dans des zones d'ADN non répété n'a que peu de chances d'être observé, du fait de la compétition de fragments pour les amorces. Sur la base de deux articles de Han et al (1999) et Remington et al (1999), nous avons modifié le protocole AFLP pour l'adapter à la taille du génome du Sabot de Vénus en utilisant des amorces plus sélectives (4 bases sélectives ajoutées deux par deux). Cela n'a pas permis de mettre en évidence de marqueurs polymorphes répétables. Il semble qu'un moyen pour obtenir quelques pics polymorphes et répétables sur le Sabot de Vénus soit de multiplier le nombre de PCR sélectives pour atteindre plus de 8 bases sélectives au final, multipliant par là même les coûts du génotypage de chaque ramet (Rod Peakall, com. pers.). Clairement, la méthode des AFLP n'est pas toujours facile à mettre en œuvre sur certains groupes taxonomiques et une taille de génome importante peut rendre difficiles ces mises au point.

La deuxième limite de la technique des AFLP tient à la **dominance des marqueurs** et à l'absence d'information sur les hétérozygotes. Ainsi, nous ne disposons pas des fréquences génotypiques et alléliques dans chaque population et il est donc impossible d'estimer le

coefficient de consanguinité ou le système de reproduction des populations. Ces résultats auraient été particulièrement intéressants dans le cas du Dracocéphale d'Autriche.

Il y a deux solutions à ce problème : l'emploi de marqueurs codominants tels que les marqueurs microsatellites et ou l'emploi des allozymes.

Les marqueurs microsatellites sont basés sur un polymorphisme de nombre de répétitions de séquences composées de quelques nucléotides. C'est une méthode qui permet d'obtenir des marqueurs codominants reproductibles avec une bonne résolution mais qui nécessite un temps de développement qui reste relativement long pour les plantes (plus de 6 mois pour une espèce, à partir du moment où la librairie de microsatellites est constituée, Squirrel et al., 2003). Les allozymes permettent de mettre en évidence un polymorphisme protéique (marqueurs sous sélection, contrairement aux microsatellites et à la majorité des marqueurs AFLP). C'est une méthode peu coûteuse comparativement aux techniques moléculaires et qui est facile à mettre en œuvre. Cependant, les allozymes sont généralement moins variables que les marqueurs moléculaires et ne permettent donc pas toujours de distinguer des individus apparentés.

b) Les performances reproductives comme trait fonctionnel

L'étude des performances reproductives seule donne des résultats relativement limités en termes de conservation *in situ* des populations. Dans le cas de l'Androsace Septentrionale, nous avons indiqué que la fauche favorisait ces performances reproductives mais nous n'avons pas pu quantifier l'impact sur la viabilité des populations. L'étude du système reproducteur du Sabot de Vénus montre à quel point il est important d'intégrer la reproduction dans l'histoire de vie globale d'un individu, quand celui-ci est longévif.

L'étude des performances reproductrices est particulièrement intéressante si elle est combinée à une approche démographique, génétique ou associée à un ensemble de traits fonctionnels.

Au sens large, un trait fonctionnel est un caractère phénotypique qui influence le succès reproducteur d'un organisme. Ce peut être un caractère écologique (% de recouvrement du sol), morphologique (hauteur de la canopée foliaire, nombre de fleurs), reproducteur (ratio pollen/ovule, nombre de graines par fruit) ou écophysiological (surface foliaire par unité de masse sèche foliaire).

Les traits reproducteurs sont des traits fonctionnels qui répondent particulièrement bien aux changements du milieu (Aarssen et Keogh, 2002) et ils permettent d'établir des réponses générales des plantes aux modifications de leur habitat. Lavergne et al. (2004) ont mis en évidence une relation générale entre endémisme et traits de reproduction et de dispersion. Ainsi, l'étude des performances reproductives pourrait être plus efficace si elle s'intègre dans un cadre d'étude plus large de différents traits biologiques des espèces.

c) Qualité des données démographiques et des prédictions

Il est de l'affaire des scientifiques d'améliorer la qualité et la précision des statistiques démographiques. Comme nous l'avons vu précédemment, les modèles démographiques ont des limites. Pour l'ensemble des organismes, plusieurs critiques ont été soulevées sur les analyses de viabilité (Beissinger et Westphal, 1998, Burgman et Possingham, 2000; Ralls et al., 2002; Reed et al., 2002). Ces critiques portent principalement sur :

- le manque de données ou l'utilisation de données de faible qualité,
- les lacunes pour intégrer les types d'incertitudes (variation environnementale, erreur d'échantillonnage...),
- les possibilités encore limitées pour valider les modèles,
- l'utilisation de modèles complexes grâce aux logiciels conviviaux et « clef-en-main », sans justification et en l'absence de données suffisantes.

De plus, plus particulièrement sur les plantes, Menges (2000) évoque les limites suivantes :

- des durées de suivi trop courtes (en moyenne inférieure à 5 ans),
- un nombre de populations suivies trop faible,
- un réel manque d'information sur les stades de vie difficiles à observer (dormance, recrutement, croissance clonale...).

Afin de tenir compte de ces critiques, nous avons pris plusieurs précautions. Pour l'ensemble de nos modèles démographiques, nous avons proscrit l'utilisation des logiciels clef-en-main (du type Ramas ou Vortex) pour leur préférer des **logiciels contrôlables par l'utilisateur** (ULM, Matlab, Beissinger, 2002). Grâce aux analyses log-linéaires, le **modèle le plus vraisemblable** a été sélectionné pour chaque espèce et nous avons intégré les sources de variabilités appropriées à l'espèce en fonction des résultats de l'analyse (variabilité environnementale). Pour intégrer la **variabilité des taux vitaux**, nous avons utilisé l'écart type interannuel, qui surestime la variabilité réelle à causes des incertitudes sur l'observation, la mesure et/ou le codage des données. Selon le principe de précaution, nous avons préféré surestimer que sous-estimer ces variations, ce qui conduit à des prédictions plus alarmistes que de mesure. La densité-dépendance entre le nombre ou la densité de plantes et les taux vitaux a été appliquée en accord avec les observations de terrain mais nous ne l'avons pas quantifié.

Le **nombre de populations** étudiées est variable mais relativement faible (3 populations pour le Sabot de Vénus, 1 pour l'Astragale queue-de-renard et 8 pour le dracocéphale d'Autriche).

Le problème d'augmenter le nombre de populations est que cela alourdit considérablement les suivis. Particulièrement dans les Alpes, cela implique souvent de nombreuses heures de route et de marche entre les populations. Cependant, le faible nombre de populations constitue une limite dans la mesure où les résultats ne sont pas généralisables (particulièrement dans le cas de l'Astragale où il manque des réplicats) et il s'avère nécessaire de réfléchir en termes de compromis, sur la répartition de l'effort d'échantillonnage, entre le nombre de populations et le nombre d'individus suivis par population.

Malgré la mise en place systématique de quadrats de germination et des tentatives plus ou moins fructueuses d'estimation de la banque de graines du sol, nous avons manqué de **données sur les premiers stades de vie** et cela constitue une des faiblesses de nos modèles. Pour pallier aux manques de données, nous avons simulé des gammes de valeurs ce qui permet de prendre en compte les incertitudes sur les paramètres concernés.

L'étude des capacités de germination *in situ* et de la persistance des semences dans le sol sont des paramètres démographiques mal connus mais qui jouent pourtant un rôle important dans la dynamique et influencent la persistance des populations de plantes. Le maintien d'une banque de graines viables constante dans le temps favorise la persistance des populations (Harper, 1977). Une absence de données sur ce paramètre représente actuellement une limite considérable au développement de modèles de dynamique fiables pour les plantes.

La biodiversité du sol a longtemps été laissée pour compte et représente un véritable défi pour mieux comprendre les relations plante-plante et plante-champignon symbiotique (Copley, 2000 ; Van der Heidjen, 1998). Le recrutement de nombreuses plantes dépend de la présence de mycorhizes (Eissenstat et Newman, 1990) ou encore du degré de perturbation des sols (pâturage, fertilisation, compétition avec les autres espèces..., Chambers et al., 1990). Rasmussen et Whigam (1998) ont évoqué la nécessité d'effectuer spécifiquement des suivis sur les stades jeunes du cycle de vie. Plus particulièrement dans le cas des orchidées terrestres, un projet est actuellement initié pour effectuer des suivis de la dynamique des graines dans le sol (Whigam, pers com). Cependant, ces expérimentations et ces suivis doivent être poursuivis pendant de nombreuses années pour obtenir des résultats.

Pour les espèces annuelles, où les suivis individu-centrés sont peu efficaces, il semble plus intéressant de se focaliser directement sur la dynamique des graines pour mieux comprendre la dynamique d'extinction/colonisation d'un réseau de populations.

Les trois espèces traitées avec des approches démographiques ont été choisies parce que la **durée du suivi** (durée minimale de 5 ans) était suffisante pour obtenir des estimations fiables

des taux vitaux sur les stades de vie aériens. Pour certaines **espèces très longévives**, 5 ans de suivis sont insuffisants pour obtenir des taux vitaux fiables.

Dans le cas de *C. calceolus*, 11 ans de suivis démographiques ont été nécessaires pour obtenir une estimation de l'ensemble des paramètres démographiques. Une telle durée est indispensable pour observer les processus de mortalité et de croissance des juvéniles. Pour *D. austriacum* et *A. alopecurus*, 5 ans de suivis démographiques semblent suffisants pour établir des estimations fiables des paramètres démographiques, alors que dans le cas de *Saxifraga mutata* et d'*Eryngium alpinum*, cela ne suffit pas pour obtenir une estimation fiable de l'ensemble des paramètres démographiques nécessaires à la modélisation de leur cycle de vie. *S. mutata*, espèce monocarpique pérenne, présente une très lente croissance, mesurable par l'augmentation du diamètre de la rosette, qui varie au cours de l'histoire de vie de 0,5 cm à 13 cm (taille à laquelle l'individu fleuri et meurt). En moyenne sur 5 ans, la croissance d'une rosette d'une année à la suivante est de $0,10 \pm 0,85$ cm (soit au maximum moins d'un cm de croissance par an). Sur 5 ans, nous n'avons pas observé le cycle de vie complet d'un individu, c'est à dire de la germination à un diamètre de rosette annonçant la floraison prochaine. Pour intégrer les différentes classes de taille de rosette dans le cycle de vie, c'est-à-dire intégrer l'âge des individus et l'inertie de la dynamique de l'espèce, 5 ans de suivis ne suffisent pas car ils n'ont pas permis d'observer l'ensemble des transitions entre ces classes (paramètres de croissance). Il est possible d'envisager la réduction du nombre de classes du cycle de vie en vue d'augmenter le nombre d'observations des transitions, mais il y a alors un sérieux risque d'accélérer artificiellement la dynamique de l'espèce par un biais mathématique. Plus on réduit le nombre de classes du cycle de vie, plus on réduit le nombre de pas de temps nécessaires pour passer de la germination à l'adulte fleuri. Même si les taux de croissance d'une classe à une autre sont très faibles, il existera toujours une probabilité faible qu'un individu puisse, par hasard, survivre et passer d'une année à l'autre dans une classe supérieure. Ceci conduirait à décrire une dynamique de l'espèce totalement irréaliste. La seule solution ici est d'étendre le nombre d'années de suivi et d'envisager alors un suivi avec une fréquence réduite, tous les deux ou trois ans.

Pour *E. alpinum*, sa longévité et l'importante incertitude sur ses paramètres démographiques due à une forte variabilité temporelle, compliquent l'estimation des distributions des paramètres. Cependant, statistiquement, les individus sont quasiment immortels sur une échelle de temps de 5 ans. Une solution envisageable serait d'utiliser des approches bayésiennes pour réduire les incertitudes des paramètres démographiques et obtenir aussi une distribution *a posteriori* plus précise des paramètres démographiques.

L'étude d'Erhlen et Lethila (2002) sur la longévité des plantes a montré que les espèces ligneuses sont généralement plus longévives que les espèces non-ligneuses (98,6 ans contre 22,2 ans) mais qu'il n'est pas rare que des espèces herbacées atteignent des espérances de vie comparables à celles des ligneux. Par exemple, la longévité d'individus de *Silene acaulis* a été estimée à 340 ans (voir aussi Silvertown et al., 2001).

En termes de conservation, cette longévité pose deux types de problèmes :

1) La nécessité de faire des suivis pendant de très nombreuses années pour obtenir une image réaliste de la dynamique ne correspond pas à l'état d'urgence de la conservation. Cela pose le problème de la disponibilité humaine et financière pour de telles études sur le long terme.

2) Plus les espèces sont longévives, plus leur dynamique est lente et stable. L'extinction de l'espèce est alors lente en termes d'années bien qu'elle puisse être rapide en termes de générations. Il existe donc un décalage entre l'échelle des temps écologiques qui est celle des activités humaines et des espèces à durée de vie courte, et l'échelle des temps que nous considérerons évolutifs, qui est une celle des espèces dont les temps de génération sont beaucoup plus longs que celui de l'Homme. Nous sommes alors confrontés à l'impossibilité de faire des prédictions sur des échelles de temps qui ont un sens biologique pour ces espèces. Pour la gestion d'une espèce très longévive, l'intérêt de projeter sur 100 ans la probabilité d'extinction pour une espèce dont les individus peuvent vivre 300 ans est limité (100 ans est le temps de projection maximum dans les critères UICN, cas du Sabot de Vénus ou cas de l'éléphant évoqué par Lande, 2002). Un des intérêts pourrait être d'étudier l'impact d'événements catastrophiques sur la persistance des populations sur 100 ans. Cependant, nous demeurons relativement impuissants pour prédire la nature, la fréquence et l'intensité des catastrophes qui peuvent survenir dans une population (aménagement bouleversant le milieu, variations climatiques exceptionnelles, exploitation excessive ...). Sans la maîtrise de ces facteurs et le contrôle de leurs effets, les prédictions pratiques demeureront limitées (Pullin, 2002). Certains auteurs pensent qu'il faudrait disposer de données de suivi sur 5 à 10 fois le laps de temps sur lequel on souhaite projeter le devenir d'une espèce. Cette solution est tout à fait inenvisageable à l'heure actuelle sur les espèces pérennes. Lacy et Miller (2002) ont proposé l'intégration des activités humaines directement dans les analyses de viabilité des espèces sauvages (pression de collecte, réduction de la surface d'habitat, réduction de la qualité de l'habitat et fragmentation de l'habitat). L'intégration d'informations quantitatives sur les systèmes humains pourrait permettre d'améliorer grandement les prédictions à court terme. Une autre conception de la conservation des espèces se détournerait de l'espèce pour

orienter les actions de conservation directement vers l'habitat ou vers des échelles d'études plus globales, en mettant en avant les services que le bon fonctionnement des écosystèmes peuvent rendre aux sociétés humaines.

2- Développements en cours et alternatives

Dans une volonté de minimiser le travail de terrain lors des suivis démographiques pour les plantes, je me suis intéressée à la recherche de moyens pour optimiser le nombre d'années d'étude et le nombre d'individus suivis par population en fonction des espèces. Pour chercher le nombre d'années et d'individus suffisants pour obtenir des estimations fiables par population, il est nécessaire de disposer d'une méthode pour valider les prédictions des modèles. D'autre part, valider les prédictions des modèles démographiques implique d'améliorer l'estimation des paramètres démographiques.

En collaboration avec Olivier Gimenez du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier et dans le cadre du stage de Grégoire Michaux (Ecole Polytechnique), nous avons effectué des recherches sur les moyens de valider les prédictions des modèles avec un test d'hypothèse basé sur un χ^2 puis en utilisant des approches bayésiennes, permettant par là même d'améliorer l'estimation des paramètres. Pour étudier cet aspect, nous avons tout d'abord créé un logiciel qui permet d'automatiser le traitement de données de suivis démographiques.

a) Automatisation du formatage de données

Pour utiliser les données récoltées sur le terrain en vue d'analyses de viabilité de populations, il est nécessaire de les transformer. Il faut extraire les histoires individuelles à partir des données brutes, c'est-à-dire pour chaque individu, sur l'ensemble des années, recenser son absence ou sa présence dans un état donné. L'ensemble de ces histoires de vie permet d'établir les tableaux de vie par population et couple d'années (le nombre d'individus passant d'une classe à une autre pour chaque couple d'années). Ces transformations de données sont longues et fastidieuses quand elles sont effectuées à la main ou avec des macro-commandes sous Excel. Pour favoriser l'utilisation et la manipulation des données (par exemple la permutation ou la randomisation des histoires de vie), il était nécessaire d'automatiser le calcul des tableaux de vie et des matrices de transitions à partir des histoires individuelles. Nous avons utilisé pour cela le logiciel MATLAB (The MathWorks Inc., <http://www.mathworks.com/>) pour développer un utilitaire informatique AsterX, qui automatise complètement ces tâches. A partir des données d'histoires de vie au format Excel

(un individu par ligne, une année par colonne), l'utilitaire calcule le nombre d'individus passant d'un état à un autre pour chaque couple d'années et établit les matrices de transition (Annexe 4).

b) Test des modèles et Validation des prédictions

Comme je l'ai évoqué précédemment, les modèles statistiques permettant de valider les prédictions des modèles stochastiques sont peu développés. Par définition, aucun modèle ne peut décrire parfaitement la réalité biologique. Tester et valider un modèle ne constitue donc en aucun cas un moyen de prouver que le modèle est vrai ou faux ; c'est un moyen d'améliorer les prédictions et pour comprendre comment et pour quelles raisons le modèle diffère de la réalité.

Il existe trois grandes approches pour valider le choix des modèles et leurs prédictions :

- Les **tests d'hypothèses classiques appliqués aux approches fréquentistes** (modèle matriciel classique, Reynolds et al., 1981, Postelnicu, 1999). Le principe est de comparer une prédiction du modèle avec la valeur moyenne observée dans la population. Généralement, on teste la différence entre valeur prédite et valeur observée par rapport à 0, avec une statistique de type test T (taux de croissance, taille de population...). Il est aussi possible de tester la distribution prédite d'un paramètre avec la distribution empirique, via un test de χ^2 ou de statistique G (test sur la structure d'âge). Une des limites aux tests d'hypothèse est la dépendance entre variables prédites et observées et la dépendance temporelle des variables. La méthode proposée par McCarthy et Bromme (2000) consiste à construire un modèle à partir de données sur 12 ans et sur une population et confronter ce modèle aux prédictions obtenues avec trois autres populations. La variabilité entre populations, aussi bien environnementale que structurelle, limite fortement ce type d'approche.
- Les **tests de maximum de vraisemblance** basés sur des indices comme le Akaike's information criterion (AIC). Ces méthodes sont utilisées pour choisir le modèle le plus parcimonieux, c'est-à-dire celui qui présente la meilleure vraisemblance par rapport au plus petit nombre de paramètres utilisés dans le modèle (Burnham et Anderson, 1998). C'est ce type d'approche que nous avons utilisé avec les analyses log-linéaires.
- Les **statistiques bayésiennes** qui intègrent explicitement les incertitudes, permettent d'obtenir des distributions des paramètres démographiques d'intérêt et de mesurer le degré de confiance sur ces paramètres. Pour cela, on utilise une distribution *a priori* d'un paramètre autour de la valeur que l'on suppose avant l'analyse des données (cela peut être par exemple une valeur issue de la bibliographie). Cette distribution *a priori* va être modifiée par l'apport

de nouvelles données et les incertitudes sont réduites petit à petit avec une fonction de vraisemblance, ce qui permet d'obtenir la distribution *a posteriori* du paramètre, plus précise (Foley, 2000 ; McCarthy et al., 2001 ; Wade, 2002).

Par ailleurs, un échantillon d'individus suivis donnera une image d'autant plus fidèle de la population que le nombre d'individus et le nombre d'années de suivi seront grands. Cependant, plus ces nombres sont grands, plus le suivi est long, fastidieux et donc difficile à pérenniser.

Le nombre d'individus que nous avons suivis a été assez variable selon les populations. Dans la mesure du possible, nous nous sommes basés sur une centaine d'individus par population. D'après nos connaissances, il n'existe pas d'ordre de grandeur sur le nombre d'individus et le nombre d'années nécessaires pour optimiser les statistiques obtenues avec les modèles matriciels. Ces variables dépendent de la longévité de la plante et de la fréquence des perturbations. En tenant compte de ces paramètres, l'idée était de déterminer le nombre x d'individus et le nombre n d'années de suivi nécessaires pour obtenir une bonne estimation des statistiques démographiques et de l'évolution de la population. Pour cela, à partir des données de suivi déjà récoltées sur le terrain, nous avons simulé un grand nombre de fois l'évolution aléatoire d'une population avec des paramètres estimés à partir de x individus et n années. Nous avons alors regardé la différence entre les effectifs réels de la population et les effectifs simulés. En modifiant x et n , il devrait être possible de déterminer des valeurs pour lesquelles le travail de terrain est minimum (x petit et n petit) tout en gardant des estimations de bonne qualité.

Dans un premier temps, les effectifs obtenus par simulation ont été comparés aux résultats observés sur le terrain avec un test du χ^2 . Cependant, différents types de simulations (comparaisons des effectifs à une année n fixée ou sur plusieurs années, étude de l'influence des simulations de données individuelles) ne nous ont pas permis de valider l'utilisation de la statistique du χ^2 pour notre approche comparative. Nous nous sommes alors tournés vers des approches bayésiennes pour explorer les possibilités de test de modèles et de validation des prédictions.

c) Approche bayésienne : modélisation intégrée pour les plantes

Cette approche modélisatrice consiste à intégrer différents types de données pour mieux estimer des paramètres démographiques ou des effectifs (Gimenez et al., 2003). Elle permet d'utiliser les données des modèles matriciels combinées avec d'autres données pour décrire au

mieux la dynamique des effectifs. Sur deux espèces d'oiseaux, Besbeas et al. (2002, 2003) ont intégré des données de marquage-recapture-récupération de bagues et des données de suivis globales pour estimer l'abondance et les paramètres démographiques.

Pour établir ce type de modèle sur les plantes, nous avons utilisé les données de l'Astragale Queue-de-renard et du Chardon Bleu. Nous avons combiné les données de suivis individuels aux abondances des classes ou recensements. La combinaison de ces deux types de données, associée à une approche bayésienne, confère plus de précision à l'estimation des probabilités de transition entre états.

Classiquement, pour intégrer la variabilité des paramètres démographiques dans les modèles matriciels, l'hypothèse est que les paramètres démographiques suivent des lois de distribution statistique connues (normale, beta, lognormale...) de moyenne et de variance choisies empiriquement. Cette approche présente plusieurs problèmes. D'une part, la distribution « réelle » du paramètre est rarement connue et peut être très mal approchée par une loi de distribution classique. D'autre part, cette approche combine plusieurs sources de variabilité (variabilité individuelle, variabilité environnementale, biais d'estimation) qui pourraient conduire à des prédictions plus alarmistes que la réalité. Dans la modélisation intégrée, la méthode MCMC (Monte Carlo Markov Chain, effectuée avec WinBUGS) va générer un grand nombre d'observations pour approcher les distributions réelles des paramètres (distributions dont les effectifs et les transitions calculés sont les plus proches possibles des effectifs et transitions réelles).

Nous avons défini un modèle bayésien pour les plantes menacées et les premiers essais ont été effectués sur l'Astragale queue de renard. Nous avons comparé les résultats obtenus entre une approche bayésienne de modélisation intégrée (suivis individuels + recensements), une approche bayésienne utilisant uniquement les données de suivis individuels et une approche fréquentiste classique utilisée dans le manuscrit (utilisation de lois de distribution classiques et de l'écart type interannuel pour la distribution des taux vitaux, Annexe 3).

Tableau 6-1 : Moyennes et écarts types des probabilités de transition, obtenus avec différents types de modèles.

Probabilité des transitions	Modèle intégré bayésien (effectifs + suivis individuels)			Modèle bayésien (suivis individuels uniquement)			Modèle fréquentiste classique	
	Moy.	Ecart type	Intervalle de confiance 95%	Moy.	Ecart type	Intervalle de confiance 95%	Moy.	Ecart type
Plantule à juvénile	0.58	0.05	[0.49 ; 0.68]	0.60	0.05	[0.48 ; 0.69]	0.60	0.41
Plantule à adulte	0.03	0.02	[0.01 ; 0.07]	0.04	0.05	[0.01 ; 0.10]	0.04	0.47
Juvénile à juvénile	0.46	0.08	[0.30 ; 0.61]	0.46	0.08	[0.30 ; 0.61]	0.46	0.40
Juvénile à adulte	0.14	0.06	[0.05 ; 0.28]	0.15	0.07	[0.07 ; 0.34]	0.15	0.44
Adulte à adulte	0.90	0.04	[0.80 ; 0.96]	0.92	0.04	[0.81 ; 0.97]	0.92	0.10

Tableau 6-2 : effectifs moyens et écarts types du nombre d'individus pour chaque classe (simulations sur un pas de temps de 4 ans) pour les différents types de modèle.

Effectif des classes	« Réels »	Modèle intégré bayésien (effectifs + suivis individuels)			Modèle bayésien (suivis individuels uniquement)			Modèle fréquentiste classique
		Moy.	Ecart type	Intervalle de confiance 95%	Moy.	Ecart type	Intervalle de confiance 95%	Moyenne
Banque de graines	3500	3900	2500	[1090 ; 4833]	13 340	6590	[3170 ; 28 130]	17 456
plantule	43	82	59	[24 ; 100]	302	163	[54 ; 663]	295
juvéniles	23	71	28	[36 ; 82]	160	68	[57 ; 534]	205
adultes	15	14	7	[4 ; 17]	38	17	[22 ; 170]	56

Ces premiers essais indiquent que la modélisation intégrée n'améliore pas la valeur moyenne des taux vitaux mais que les approches bayésiennes permettent d'obtenir des distributions des taux vitaux avec des coefficients d'aplatissement plus faibles (réduction importante de l'écart type et de la variance, tableau 6-1). En réduisant l'incertitude sur les taux vitaux, les approches bayésiennes pourraient permettre d'obtenir des valeurs quantitatives plus fiables dans le cadre d'analyse de viabilité de population. A court terme, les prédictions sur l'effectif des classes sont grandement améliorées par la méthode de modélisation intégrée, alors que les deux autres approches donnent des résultats qui s'éloignent très vite des données observées (tableau 6-2). Une troisième piste particulièrement intéressante est la possibilité de calcul des paramètres difficilement estimables sur le terrain (persistance des graines dans la banque de graines dans le sol, taux de germination, fécondité annuelle individuelle). En effet, en utilisant les distributions a posteriori des taux vitaux obtenues précédemment et laissant un seul paramètre inconnu, il serait possible d'obtenir une estimation de sa distribution.

Ces premiers résultats sont encourageants et permettent d'envisager différents développements : tester la robustesse des estimations ; simplifier l'outil pour le rendre plus convivial ; développer les applications sur la sélection de modèle (avec des critères de type AIC), pour tester les effets population et année et travailler sur l'optimisation des suivis démographiques. Grâce aux jeux de données démographiques individu-centrés dont nous disposons sur plusieurs espèces (5 à 11 ans), Olivier Gimenez et moi-même souhaiterions continuer à développer cette méthode dans un avenir proche.

d) Approches démographiques plurispécifiques : modèles comparatifs et dynamique des communautés

Comme l'a confirmée l'étude du Sabot de Vénus, les orchidées terrestres peuvent constituer des espèces difficiles à modéliser. Ce sont des plantes très longévives, présentant de la dormance à tous les stades, une banque de graines, qui sont potentiellement clonales et qui nécessitent par conséquent des suivis sur le très long terme. Les jeux de données complets étant rares bien que de nombreuses orchidées terrestres soient en régression, il serait particulièrement intéressant de disposer d'un modèle comparatif simple pour étudier la dynamique des orchidées terrestres. La dynamique comparative a pour objectif une approche plus générale d'identification des menaces qui pèsent sur plusieurs espèces dans un groupe taxonomique donné. Ce type d'approche généraliste a été utilisé sur des groupes taxonomiques ou des guildes divers : oiseaux sauvages (Beissinger, 2001), oiseaux (Saether, 2000), oiseaux marins (Russell, 1999), mammifères (Heppell et al., 2000), mammifères

herbivores (Gaillard et al., 2000). Ces modèles utilisent un cycle de vie simple qui est comparé entre les espèces. Sur les plantes, toutes une série de travaux de Silvertown et collaborateurs compare des cycles de vie spécifiques sur plus de 80 espèces, en divisant les composantes du cycle de vie en trois catégories (croissance, survie et fécondité) dans un espace triangulaire (Enright et al., 1995 ; Franco et Silvertown, 1996, 2004, Silvertown et al., 1993). Cette approche a permis d'étudier les stratégies démographiques des plantes en fonction de leur morphologie et de leur écologie et de leur longévité, et de mettre en évidence différents patrons généraux. Les élasticités des différentes parties du cycle de vie varient en fonction du cycle de vie des espèces : plus les plantes sont longévives (plantes herbacées sous couvert forestier ou plantes ligneuses), plus les élasticités sur la persistance sont grandes et celles de la fécondité faibles.

A ces échelles taxonomiques, les modèles comparatifs sont plus informatifs sur l'aspect évolutif que sur les aspects liés à la conservation. Cependant, mieux comprendre la stratégie démographique d'une espèce peut permettre de prédire sa sensibilité à certaines modifications du milieu et peut guider la de gestion de l'espèce. L'objectif serait double : identifier les caractéristiques démographiques reflétant l'évolution des histoires de vie et, conjointement, les paramètres démographiques d'intérêt pour la sauvegarde de certains groupes d'espèces.

Nous disposons actuellement de suivis démographiques sur 4 espèces d'orchidées terrestres (tableau 6-3) qui pourraient permettre d'explorer une approche comparative.

Tableau 6-3 : jeux de données de suivis démographiques d'orchidées terrestres à notre disposition

Espèce	Source	Période de suivi	Nombre d'années de suivi	Parties souterraines	Nombre de populations
<i>Platanthera bifolia</i>	Collaboration avec la Pologne (E. Brzosko)	1997-2003	5	Tubercule	3
<i>Listera ovata</i>	Collaboration avec la Pologne (E. Brzosko)	1990 + 1995-2003	7	Rhizome	3
<i>Cypripedium calceolus</i>	Collaboration avec la Pologne (E. Brzosko)	1989-2003	13	Rhizome	3
<i>Liparis loeselii</i>	CBNA (A. Vivat)	1999-2003	4	pseudobulbes	1
<i>Liparis loeselii</i>	CB Bailleul (Y. Piquot)	2000-2003	3	pseudobulbes	2

Les modèles comparatifs mettent en regard des dynamiques monospécifiques, tandis que l'étude de la dynamique à l'échelle d'une communauté intègre la dynamique des différentes espèces et les interactions qui existent entre elles.

La communauté est définissable comme un ensemble d'espèces qui coexistent et dont les interactions se traduisent par des modifications du taux de croissance d'une population d'une espèce donnée du fait de la présence d'une autre espèce (compétition, facilitation). La compétition entraîne une réduction du taux de croissance d'une population d'une espèce suite à une perte de ressources des individus dans la communauté (ces ressources peuvent être la lumière, les nutriments ou des sites de germination).

Thompson (1996) évoque le fait que les interactions entre espèces doivent faire partie intégrante des efforts de conservation pour maintenir des communautés viables.

Les changements de composition des communautés ont été étudiés expérimentalement (Morecroft et al., 2004 ; Guilherme et al., 2004) beaucoup plus qu'ils n'ont été modélisés. La dynamique des communautés intègre des myriades d'interactions entre les organismes et avec leur environnement physique, et devrait donc constituer un outil important pour la conservation et la compréhension des réponses des communautés aux changements globaux (Emlen et al., 2003, Lortie et al., 2004). La modélisation de la dynamique des communautés pourrait permettre de prédire la richesse spécifique en fonction des modifications du milieu. Cependant, l'utilisation de ces modèles est limitée par les difficultés à estimer précisément et avec fiabilité le type et l'intensité des interactions entre espèces. Ces estimations nécessitent la mise en place de protocoles lourds, coûteux et qui peuvent avoir un impact négatif sur l'environnement. Freckleton et Watkinson (2001) proposent la détermination de ces interactions entre espèces sans manipulations, à partir de suivis sur le long terme de communautés (dans l'exemple des plantes annuelles des dunes de sable de l'encadré 1, les auteurs de l'étude ont suivi 200 quadrats de 10cm de côté annuellement pendant 10 ans). Dans une optique de biologie de la conservation, Emlen et al (2003) ont établi un modèle permettant l'estimation des paramètres d'interactions biotiques et abiotiques sans manipulation (INTASS, interactions assesement) mais leur approche nécessite néanmoins de disposer de jeux de données importants.

Les approches en communauté, malgré l'intérêt que représente l'intégration des interactions biotiques et abiotiques, nécessitent des jeux de données considérables et obtenus sur le très long terme, ce qui limite leur application en termes de gestion.

e) Intégration de la démographie et de la génétique avec des modèles en métapopulation à l'échelle du paysage

La métapopulation est un ensemble de populations locales qui croissent, s'éteignent et sont connectées par des phénomènes de dispersion (Levin, 1976).

La dispersion permet la colonisation de nouveaux habitats et donc la formation de nouvelles populations (Olivieri et al., 1995). Ces phénomènes de colonisation compensent les phénomènes d'extinction des populations, permettant aux espèces de persister dans un environnement variable dans le temps et dans l'espace.

Le paysage est à la fois un objet et un cadre de recherches. Le paysage constitue un niveau d'intégration écologique supérieur à celui des écosystèmes. Forman et Godron (1981) définissent le paysage comme un espace de plusieurs kilomètres carrés, où un assemblage particulier d'écosystèmes interactifs se répète à peu près à l'identique (par exemple, la mosaïque des champs, des prés, des haies et des bois). Deux notions sont mises en avant : l'hétérogénéité des systèmes écologiques dans un même espace et leur interdépendance fonctionnelle. Cette hétérogénéité est le produit de la dynamique permanente des systèmes et elle permet le maintien de l'ensemble des espèces impliquées dans les différentes étapes de la dynamique de succession. Les activités humaines participent à la modification de la structure, du fonctionnement et de la dynamique des paysages. L'échelle des activités humaines correspond à une échelle du paysage et en cela, l'écologie du paysage permet l'étude des réponses des systèmes écologiques aux perturbations humaines, à différentes échelles d'espace et de temps. L'échelle du paysage est pertinente pour la restauration de systèmes écologiques comme ceux du bassin méditerranéen (Atauri et Lucio, 2001) ou pour mesurer l'impact de la fragmentation du paysage sur les métapopulations de la chouette tachetée dans le Nord Ouest américain (Gutierrez et Harrison, 1996). Ainsi, l'échelle du paysage constitue une échelle spatiale intéressante pour étudier la viabilité des espèces car elle permet d'aborder la dynamique des métapopulations et leur persistance face à la fragmentation des habitats.

L'écologie du paysage et l'écologie des métapopulations partagent le même objectif de prédiction de la persistance de populations structurées spatialement dans un paysage fragmenté. Cependant, elles diffèrent par leur origine et leurs approches (With, 2005). L'écologie du paysage est issue de la tradition européenne de géographie régionale et des sciences de la végétation (phytosociologie) et combine les approches spatiales des géographes aux approches fonctionnelles des écologues. Ses outils sont les systèmes d'information géographiques (SIG) et les statistiques spatiales. L'écologie des métapopulations est fondée sur l'écologie des populations, avec une vision parcellaire et plus abstraite du paysage. La

théorie mathématique y est plus développée et les approches pour évaluer la persistance des populations dans un paysage fragmenté sont plus analytiques que numériques.

Dans un cas comme dans l'autre, l'intérêt est de ne plus réduire la gestion à une unique population menacée mais d'étudier un réseau de populations à l'échelle du paysage. Pour faciliter ces approches, des logiciels ont été récemment développés pour réaliser des analyses de viabilité de métapopulation (Machon et al., 1995, Grimm et al., 2004 ; Moilanen, 2004).

Le nombre croissant d'études théoriques et empiriques sur les métapopulations permet une meilleure compréhension de la dynamique des espèces dans des paysages fragmentés (Hanski et Gaggiotti, 2004). En pratique, la plupart des études ont porté sur des espèces animales présentant un taux rapide de colonisation/extinction et ont montré que la persistance est positivement reliée à l'augmentation du nombre d'habitats potentiels et à leur connectivité.

L'application du concept de métapopulation à des espèces végétales concerne surtout les espèces à cycles de vie court (*Androsace Septentrionale*). Pour les espèces longévives, l'apparente inertie des populations implique que les événements de colonisation/extinction se réalisent à des échelles temporelles supérieures à celles des programmes de recherches effectués actuellement (Ouborg et Eriksson, 2004). De plus, les phénomènes de dispersion (taux d'immigration et d'émigration) sont difficiles à estimer chez les plantes car les graines peuvent disperser très loin et les flux restent difficiles à estimer (Cain et al., 2000, Ouborg et Eriksson, 2004).

Malgré les difficultés d'application du concept de métapopulation à la conservation des plantes, les métapopulations donnent un cadre conceptuel pour travailler à des échelles régionales et pour intégrer des données démographiques/écologiques et des données génétiques (exemple des arbres tropicaux, Alvarez-Buylla et al., 1996 ; Alvarez-Buylla et Garcia-Barrios, 1993).

II- En termes de conservation appliquée

1- Stratégie d'échantillonnage et populations structurées

Comme les exemples précédents l'ont montré, on ne peut comprendre la dynamique d'une espèce localement qu'à travers la diversité de ses habitats et les variations climatiques interannuelles. Seule une approche comparative permet d'évaluer si une population se porte mieux ou moins bien que les autres et d'en identifier les raisons. L'image démographique obtenue sur une population pâturée lors d'une année de sécheresse n'a d'intérêt que si elle est comparée à une image démographique de populations non pâturées cette même année (observation de l'effet du pâturage) et à une image démographique de la même population pâturée lors d'une année sans sécheresse (observation de l'effet sécheresse). C'est un principe de base de l'approche hypothético-déductive : pour mettre en évidence un effet, il faut un témoin, une référence. Cependant, pour toute observation dans la nature, il n'y a pas de témoin strictement neutre (qui ne subirait aucun effet). Il est alors possible d'utiliser des gradients et des réplicats pour prendre en compte l'ensemble des variations.

Pour appréhender les variations temporelles et spatiales de la dynamique d'une espèce, la plupart des auteurs s'accordent pour dire qu'il est nécessaire d'étudier plusieurs populations pendant plusieurs années (Menges, 2000 ; Beissinger et Westphal, 1998).

Différentes variables sont utilisées par les gestionnaires pour appréhender ces variations spatio-temporelles. Utilisé couramment, le **dénombrement des tiges fleuries** constitue rarement un bon indice de l'effectif et de la dynamique d'une espèce. Les cas de l'Androsace septentrionale, du Sabot de Vénus et du Chardon Bleu montrent à quel point le nombre de tiges fleuries peut être variable en fonction des aléas micro et macro climatiques.

Suivre l'évolution de l'effectif total d'une population permet d'évaluer de façon relativement fiable si la population est stable, en expansion ou en déclin. Cette méthode ne nécessite aucune mise en place particulière et consiste en une prospection approfondie pour dénombrer tous les individus, y compris les stades jeunes. Le comptage exhaustif présente plusieurs limites : la démarche est généralement longue et fastidieuse sur le terrain, avec des risques d'erreurs liées à l'observateur, à la définition de l'individu, à des phénomènes de dormance adulte et à la délimitation de la population année après année. Cependant, dans certains

contextes, le comptage exhaustif est peu informatif. En effet, si une population est en régression mais que les causes ne sont pas identifiables sur le terrain par une approche comparative ou expérimentale, il sera alors nécessaire de mettre en place des suivis plus détaillés pour les identifier.

Le **dénombrement par différents états des plantes** (par exemple juvénile, adulte fleuri et adulte végétatif) est plus informatif. Cette méthode permet non seulement de suivre l'évolution de l'effectif total mais aussi de percevoir les variations de la survie pour un état donné ainsi que les variations des performances reproductives et du recrutement. Cette méthode ne peut être envisagée qu'en délimitant une zone de comptage et en établissant des critères méthodologiques rigoureux pour limiter les erreurs et le temps de travail.

De plus, suivre des populations entières peut constituer une charge de travail considérable et mener à l'abandon progressif des suivis par manque de temps ou de courage. Aussi, est-il préférable dans la plupart des cas d'avoir recours à une **stratégie d'échantillonnage**. Le suivi, répété dans le temps, ne peut concerner qu'un échantillon d'individus de chaque population (par manque de temps, de main d'oeuvre...). Il faut cependant que cet échantillon soit représentatif et non biaisé pour donner une image réduite mais non déformée de la population entière. L'estimation de la taille totale de la population peut être effectuée plus ponctuellement. Plus les individus d'une espèce vivent longtemps, plus le temps de renouvellement des individus est lent. Même s'il est difficile de connaître la longévité d'une espèce avant la mise en place d'une étude, il est parfois possible d'en obtenir des estimations à partir des bases de données des conservatoires botaniques et de données bibliographiques. Il est important de tenir compte de l'inertie des populations et un pas de temps entre deux dénombrements correspondant à 10% de la longévité d'une plante semble raisonnable. Pour une espèce pérenne *a priori* très longévive (longévité > 50 ans), un dénombrement global tous les 5 ans semble satisfaisant. Dans le cas d'une espèce pérenne dont la longévité est de 20 ans, le dénombrement pourra être effectué tous les 2 ans. Bien sûr, ces dénombrements doivent être aussi adaptés à la fréquence des perturbations du milieu, pouvant nécessiter l'augmentation de la fréquence des comptages.

Cette méthode permet un gain considérable en temps, réduit les erreurs d'observation et de comptage et est tout aussi informative qu'un suivi exhaustif si l'échantillon est non biaisé. Pour que l'échantillon soit non-biaisé, la taille d'échantillonnage doit être relative à la taille de la population. Pour les populations de plantes, cet échantillonnage peut s'effectuer sous la forme de plusieurs quadrats de suivi permanents dans la population. La forme et la taille des quadrats dépendent de la configuration des populations et de la taille des plantes.

Le suivi de l'histoire de vie et des performances reproductives d'une partie des individus est la méthode la plus informative car elle permet d'établir les modèles matriciels de population, d'identifier les stades critiques du cycle de vie et de projeter son devenir. Cette méthode est particulièrement adaptée quand les causes de déclin sont inconnues ou quand il est nécessaire de quantifier l'impact des différentes actions de gestion. Elle ne peut être appliquée que sur un échantillon d'individus bien localisés de la population.

Le protocole doit permettre la détection sans ambiguïté des individus, année après année (principe de triangulation, marquages avec des étiquettes métalliques, ...). Dans les zones denses, il est nécessaire de réduire la taille du quadrat pour limiter les problèmes d'identification des individus. L'expérience montre que les suivis sont souvent abandonnés sur des grands quadrats en zones denses, à cause des confusions entre individus chevauchants. Il pourrait être judicieux de consacrer des quadrats additionnels, plus petits, au suivi des premiers stades de vie (germinations et juvéniles) qui sont parfois difficiles à repérer au milieu des adultes. Lors des suivis, il est intéressant de mesurer des traits reproducteurs (nombre de fleurs, taille d'inflorescence). Il peut être aussi utile de compter le nombre de graines produit par plante pour le comparer entre populations et pour obtenir une estimation de la fécondité.

Le suivi des histoires de vie est la méthode qui permet d'obtenir le plus d'informations de bonne qualité, mais la récolte de ce type de données implique un investissement en temps non négligeable sur le long terme. Cependant, associé à une stratégie d'échantillonnage bien réfléchi, le suivi est rapide car ciblé sur une surface réduite et précise. Concrètement, pour le Sabot de Vénus, le suivi individu-centré de deux populations proches géographiquement (soit 80 groupes ou un millier de tiges chacune) correspond à une journée de travail pour une personne, en incluant le déplacement. Il faut compter 4 jours pour effectuer les suivis démographiques de 8 populations de Sabot de Vénus. Pour le Dracocéphale d'Autriche, une zone d'environ 12 m² (en général, trois quadrats de 2m de côté + des quadrats de germination) de chaque population est suivie en une demi-journée par deux personnes (pour les populations plus difficiles d'accès, il faut compter une journée). Pour le chardon bleu, il faut compter un jour et demi à quatre personnes pour effectuer les suivis sur 9 à 12 placettes dans une localité (Pralognan-la-Vanoise ou Vallon du Fournel). Cependant, ces durées n'incluent pas la phase de comptage des graines pour estimer la fécondité des individus et le suivi de quadrats de germination.

Les intérêts de cette approche sont :

- Une meilleure connaissance de l'espèce, de son fonctionnement, de son cycle de vie;
- La mise en évidence du statut des populations, validée scientifiquement par une approche quantitative (estimation du taux de croissance observé, et avec l'utilisation de modèles matriciels, estimation des probabilités d'extinction et des temps moyens d'extinction);
- L'identification des causes de déclin ou d'expansion;
- La possibilité de proposer des mesures de gestion évaluées par des simulations.

Il est important de noter que les suivis individu-centrés ne sont pas adaptés à tous les cas d'espèces. Les espèces susceptibles d'être concernées sont celles dont le fonctionnement est très mal connu, qui sont rares et menacées ou celles pour lesquelles on cherche à identifier les causes de régression ou des moyens de gestion efficaces. Pour les espèces annuelles, il semble que des approches en métapopulation soient plus judicieuses (estimation de la taille des populations et de la dynamique des populations par extinction/colonisation). Pour les espèces patrimoniales qui ne sont pas menacées, un contrôle régulier de l'effectif total des populations peut suffire.

Le scientifique américain Starfield, insistait déjà en 1997 sur la nécessité de créer une culture de la modélisation auprès des professionnels de la conservation, en donnant des exemples de schémas expérimentaux simples et de petite ampleur. Aux États-Unis, il existe une littérature scientifique qui s'adresse directement aux gestionnaires (A practical handbook for Population Viability Analysis, etc...), mais celle-ci demeure inaccessible pour les gestionnaires français non anglophones. En France, la mise en place de suivis individu-centrés par les gestionnaires est encore rare et il est possible d'évoquer plusieurs raisons à cela :

- Une première limite à l'application de ce type de méthodologie est liée au **traitement des données** avec des modèles matriciels qui sont relativement compliqués. Il est important de garder à l'esprit qu'il y a différentes façons et différents degrés de complexité pour traiter ce type de données, qui sont à la portée des gestionnaires, en fonction de leurs compétences. De plus en plus de postes en conservation sont assurés par des titulaires de DEA, DESS ou de doctorat. Ceci laisse à penser que les compétences ne sont pas limitantes mais que c'est plutôt le temps consacré au traitement des données, et à la formation au traitement des données qui n'est pas valorisé et intégré dans l'emploi du temps des gestionnaires. Pour promouvoir la culture de la modélisation dans les structures de conservation, des méthodes conviviales de

traitement des données peuvent être développées. Cependant, il y a quelques années, de nombreuses critiques sont apparues aux Etats-Unis, sur l'utilisation simpliste de logiciels d'analyse de viabilité de populations sans compréhension des concepts sous-jacents et des effets potentiels : résultats faux et actions de conservation inadaptées aux conséquences irréversibles (Lindenmayer et al., 1995, Coulson et al., 2001). Le traitement des données et la réflexion sur les protocoles doivent être envisagés au travers de formation ou de structure mixte comme les conservatoires botaniques. Le logiciel AsterX que nous développons est un exemple de logiciel assez convivial mais qui nécessite une compréhension de la théorie sous-jacente (voir Annexe 4). Un autre exemple est le logiciel développé par Nantel, qui permet de traiter simplement des matrices dans une interface Excel conviviale (Nantel, 2004).

- Une seconde limite est liée aux **problèmes méthodologiques** et au **manque de références**. L'attente vis-à-vis des scientifiques est considérable sur la mise au point d'une méthodologie universelle simple et facile à mettre en œuvre sur le terrain en toutes circonstances mais la déception est inévitable. En effet, je doute que ce protocole existe et force est de constater que nous sommes confrontés à des cas d'espèces, avec des problématiques spécifiques. Comment appliquer un même protocole à une orchidée épiphyte de la canopée réunionnaise, à une fougère rampante des sous-bois ou à une plante dont les adultes apparaissent et disparaissent sans cause évidente... La diversité des espèces, de leur milieu, de leur cycle de vie, de leurs interactions crée des problématiques en termes de méthodologie extrêmement diversifiées. Cependant, toutes les espèces ne sont pas compliquées à étudier, les suivis individu-centrés ne sont pas nécessaires dans tous les cas et l'application systématique de stratégie d'échantillonnage des populations, quel que soit le dénombrement choisi, peut permettre un gain de temps important.

- Dans le prolongement de cette idée, l'**urgence à laquelle sont confrontés les acteurs de la conservation** conduit souvent à un manque de temps consacré à la réflexion, qui doit logiquement précéder toute mise en place d'études. En effet, j'ai pu constater sur le terrain que de nombreuses actions de conservation représentant des années d'effort sont vaines parce que les données sont inexploitable ou parce que le protocole expérimental est inadapté à l'espèce. Avant toute mise en place d'une méthodologie ou d'expérimentations, il faut cibler l'objectif, la question à laquelle répondre. Il est facile de perdre de vue, devant l'ampleur de la tâche, qu'une étude se réfléchit et s'optimise en fonction de la question que l'on se pose.

2- Implication du public dans la conservation et éducation

Les actions de conservation ne peuvent s'inscrire dans la durée que si elles impliquent l'ensemble des personnes concernées. Si les personnes ne sont pas actrices ou ne se sentent pas investies d'une mission utile et importante, si elles se sentent dépossédées ou qu'elles subissent les actions de conservation, il sera impossible de maintenir l'action sur le long terme. Ce processus d'implication et d'appropriation passe par une évolution des mentalités et c'est au travers de la communication que ce changement peut être amorcé. C'est le rôle des scientifiques et des gestionnaires que d'expliquer l'importance de maintenir les espèces, les milieux et les processus naturels et de faire prendre conscience de la nécessité de la conservation. Pour cela, il faut mettre en avant les avantages que peuvent en retirer les personnes concernées même si dans la réalité, la conservation n'a pas de finalité, si ce n'est le bien être de tous.

Pour exemple, une initiative originale se développe actuellement au Népal (Abishkar Subedi, communication orale, 18th World Orchid Conference, 11-20 mars 2005, Dijon, France). Le but est de rendre les villageois acteurs de la conservation des orchidées locales. Dans un premier temps, une sorte d'inventaire est organisé consistant à collecter un exemplaire de chaque orchidée connue par les villageois. Pour chacune des espèces, les connaissances sont regroupées dans un registre : nom communément donné, répartition et localités connues, degré de rareté, utilisation courante (plante fourragère, plante de consommation, plante médicinale...), fréquence d'utilisation et estimation des besoins de la population vis à vis de la plante, propriétés utilisées, etc... Cette première étape va permettre aux scientifiques de cibler les actions de conservation en fonction du degré de rareté et de l'utilité de chaque taxon. Ensuite, les scientifiques vont promouvoir la mise en place de serres et la culture des orchidées dans le village, à la charge des femmes et des enfants. Certaines seront cultivées pour être réintroduites tandis que d'autres espèces seront commercialisées en ville. Tout un travail de communication est mené pour valoriser cette initiative et valoriser le patrimoine naturel auprès des citoyens. Ce travail a permis d'augmenter les ventes d'orchidées comme plante d'ornement pour les jardins de ville. Le gain financier de la vente des orchidées compense le défaut d'usage nécessaire pour conserver certaines espèces. Il est encore difficile de faire un bilan de cette initiative mais on peut constater une prise de conscience et un investissement réel des acteurs locaux pour conserver des espèces allant au-delà du gain financier.

En France, de même qu'il existe des campagnes de recensement des oiseaux ou des mammifères, de nombreuses associations naturalistes comme Gentiana (société botanique

dauphinoise) en Isère organisent des sorties pour faire découvrir la flore locale au public. Ce type d'initiative est un bon moyen de connaître des stations et mériterait d'être développée car il constitue un moyen de communiquer et d'impliquer le public à la préservation des milieux et des espèces.

Comme cela est déjà fait dans les Causses avec l'université Paris VI, il serait intéressant de mettre en place un module de travaux pratiques de suivis démographiques de communautés de plantes avec des étudiants de niveau master à l'Université Joseph Fourier. Ce serait un bon moyen de pérenniser une étude démographique tout en favorisant la formation sur ce type d'approche.

CONCLUSION

Vers une dynamique de la population des acteurs de la conservation de la flore

Les travaux effectués durant ma thèse sont le résultat de l'investissement d'un grand nombre de personnes impliquées dans la conservation des plantes. Des membres du Conservatoire Botanique National Alpin, des gestionnaires des espaces naturels, des responsables scientifiques, des agents de l'Office National des Forêts et des étudiants m'ont aidé activement dans la réalisation de mon projet de thèse. Le Conservatoire Botanique National Alpin (CBNA) a eu un rôle crucial dans le bon déroulement de ces travaux, en se plaçant comme un intermédiaire indispensable entre gestionnaires et scientifiques.

Les avancées en biologie de la conservation des plantes nécessitent la mobilisation de nombreux acteurs qui appartiennent à différents corps de métier. A chaque métier correspond un vocabulaire technique et précis indispensable, des missions et des objectifs. Il est donc primordial de comprendre ces différences pour mieux communiquer et travailler de concert sur un objectif commun.

Au cours de ma thèse, je me suis efforcée de mieux comprendre les attentes des acteurs de la conservation des espaces protégés (essentiellement dans les parcs et conservatoires botaniques). J'ai participé à l'animation d'un séminaire organisé par l'ATEN (Atelier Technique des Espaces Naturels, juin 2003 au Conservatoire Botanique National du Massif Central) intitulé « méthodologie de suivi de la flore patrimoniale ». Ce séminaire a initié un débat constructif à l'issue duquel j'ai sondé au moyen d'un questionnaire d'enquête les acteurs de la conservation travaillant dans différentes structures (Conservatoire Botanique National de Mascarin, Parc National des Ecrins, Parc Naturel Régional des Boucles de la Seine Normande, Parc National des Pyrénées et Conservatoire Botanique National Pyrénéen, Office National des Forêts, Parc Naturel Régional Loire Anjou Touraine). De plus, de nombreuses discussions lors de conférences et pendant les trois saisons de terrain ont été l'occasion de mieux comprendre les besoins et les contraintes auxquels sont confrontés les différentes catégories de personnels qui œuvrent à la conservation des plantes menacées dans des structures variées (Conservatoires Botaniques, Parcs Nationaux de la Vanoise et des Ecrins, Parcs régionaux des Bauges, de la Chartreuse, Office National des Forêts, Conservatoire Régionaux des Espaces Naturels...).

Les structures de la conservation sont extrêmement hétérogènes de par leurs objectifs initiaux, leur pérennité et leurs moyens de fonctionnement. La protection de l'environnement n'est pas

un objectif de la charte des Parcs Régionaux. Leur objet d'étude est le patrimoine et s'oriente souvent sur le milieu dans son ensemble, parfois sur une espèce patrimoniale (qui n'est pas forcément rare ou menacée). Pour les Conservatoires Régionaux d'Espaces Naturels (CREN), la protection de l'environnement constitue une des missions principales, mais ils possèdent un statut d'association et ont peu de moyens de fonctionnement. Préserver la flore exceptionnelle est une compétence de l'Etat qui est divisée dans les différents territoires d'agrément des Conservatoires Botaniques Nationaux (CBN) et Parcs Nationaux (PN). Les espèces menacées, souvent emblématiques, sont un élément de cette flore exceptionnelle. Les PN représentent des structures relativement pérennes qui possèdent de gros moyens de fonctionnement, tandis que les CBN ont des moyens de fonctionnement très variables, ce qui ne permet pas toujours de pérenniser leurs actions.

Beaucoup d'acteurs de la conservation ont un rôle important dans l'accueil, l'éducation et l'information du public, en plus de la récolte de données. L'analyse des résultats n'est pas vraiment intégrée dans leurs missions et beaucoup de gestionnaires ont peu de temps pour se consacrer à des approches théoriques nécessaires pour traiter les résultats. Les CBN ont un rôle centralisateur qui leur permet de consacrer plus de temps à des aspects théoriques, à la réflexion préalable à la mise en place de protocoles et à la rédaction de rapports d'activités.

Malgré la diversité des structures, les acteurs de la conservation de la flore ont des préoccupations communes, qui sont souvent en décalage avec les préoccupations des scientifiques. Souvent, les suivis ne sont pas réfléchis dans une démarche « scientifique » progressive et hypothético-déductive (observation puis hypothèse puis prédiction et test) mais dans l'urgence et en fonction des possibilités de financements (définition du problème, solutions potentielles, gestion au coup par coup avec évaluation de la meilleure stratégie). Par conséquent, de nombreuses actions menées sont inexploitable malgré l'investissement en temps-homme qu'elles ont représenté. Les demandes des gestionnaires sont donc essentiellement tournées vers des solutions méthodologiques simples, des estimations de coûts financiers, des réponses claires et précises sur le meilleur protocole à mettre en œuvre pour un problème donné et sur la manière de traiter les données. Dans l'ensemble, les gestionnaires sont demandeurs de méthodologies pragmatiques sur les suivis d'espèces et de façon plus anecdotique, sur l'étude du système de reproduction (germination, croisements contrôlés, hybridation...pour la conservation *ex situ*). Ils déplorent l'absence de communication entre structures de conservation et scientifiques, et le manque de documents de synthèse sur ces problématiques. Pour tous, une coopération entre scientifiques et

gestionnaires est essentielle et elle est le plus souvent envisagée avec des universités. Par exemple, pour ceux qui reconnaissent l'utilité de la génétique, pour le renforcement de populations ou la réintroduction d'espèces, ces études passent obligatoirement par un partenariat avec des structures universitaires ou de recherche, simplement du fait de l'absence d'infrastructures techniques.

Scientifiques et acteurs de la conservation doivent donc trouver un langage commun et les interactions doivent s'envisager en amont de la mise en place de l'étude. En effet, pour optimiser le travail de terrain, les objectifs, le protocole et le traitement des données doivent être réfléchis par les personnes qui connaissent le terrain et l'espèce et par les personnes qui sauront traiter les données. Dès 1999, le choix des modèles biologiques de ma thèse a été décidé entre le Conservatoire Botanique National Alpin (CBNA) et Irène Till-Bottraud.

Scientifiques et acteurs de la conservation collaborent déjà efficacement au Conservatoire Botanique du Bassin Parisien (Thèse de S. Lecadre avec l'université Pierre et Marie Curie, travaux de N. Machon au Muséum National d'Histoire Naturelle).

Les priorités de cette collaboration sont de promouvoir la mise en place de méthodologies adaptées et informatives, le traitement systématique des données et l'analyse des résultats, l'évaluation des méthodologies, la communication, entre structures de gestion, des initiatives mises en place, et la diffusion des résultats méthodologiques et pratiques. Plus généralement, chaque action de conservation devrait inclure, de façon systématique, du temps pour la formation des personnels et pour le traitement des données, la rédaction de rapport et la diffusion de l'information. A partir de ces constats, l'objectif à moyen terme serait de donner des éléments de réponses aux questions suivantes :

- Quelle espèce choisir ?
- Quelle méthodologie pour quelle question ?
- Quelle méthodologie pour quelle espèce ?
- Comment exploiter les données récoltées ?

Pour donner des éléments de réponse à ces questions, je souhaite poser les bases d'un guide pratique et méthodologique à l'usage des gestionnaires sur l'étude de la flore menacée. Dans un premier temps et grâce au financement du Conseil Général de l'Isère qui soutient ce projet, je souhaite créer un site Internet dédié à ce guide. Mes travaux sur les sept espèces présentées dans cette thèse permettront d'illustrer des cas pratiques par des approches pragmatiques, des exemples de protocoles et de traitement de données. L'objectif à moyen terme serait de

constituer une base de données consultable par des critères multiples : nom et caractéristiques des espèces concernées, personne ou organisme en charge de l'étude, contexte/objectif de l'étude, protocole, matériel nécessaire, approximations des coûts en temps, coût financier, méthodes de traitement des données, résultats, efficacité de la méthodologie.

Cette base de données serait renseignée par les acteurs de la conservation, contrôlée par un modérateur et constituée de fiches informatives, de format standardisé, pour chaque action de conservation donnée. Ce site pourrait favoriser la communication et l'échange à travers un forum de discussion. Il constituerait un premier pas vers une dynamique de la population des acteurs de la conservation de la flore.

BIBLIOGRAPHIE

- Aarssen L et T Keogh. (2002). Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos*. **96**:531-541.
- Allendorf F, R Leary, P Spruell et J Wenburg. (2001). The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution*. **16(11)**:613-622.
- Alvarez-Buylla ER et R Garcia-Barrios. (1993). Models of patch dynamics in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*. **8**:201-204.
- Alvarez-Buylla ER, R Garcia-Barrios, C Lara-Moreno et M Martinez-Ramos. (1996). Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **27**:387-421.
- Alvarez-Buylla ER et M Slatkin. (1991). Finding confidence limits on population growth rates. *Trends in Ecology and Evolution*. **6**:221-224.
- Anonymous. (2004). 2004 IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment., IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Atauri J et J deLucio. (2001). The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in mediterranean landscapes. *Landscape ecology*. **16(2)**:147-159.
- Austerlitz F et P Garnier-Gere. (2003). Modelling the impact of colonisation on genetic diversity and differentiation of forest trees: interaction of life cycle, pollen flow and seed long-distance dispersal. *Heredity*. **90(4)**:282-290.
- Barot S, J Gignoux et S Legendre. (2002). Stage-classified matrix models and age estimates. *Oikos*. **96**:56-61.
- Barrett SCH. (2002). The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*. **3**:274.
- Beismann H, JHA Barker, A Karp et T Speck. (1997). AFLP analysis sheds light on distribution of two *Salix* species and their hybrid along a natural gradient. *Molecular Ecology*. **6**:989-993.

- Beissinger SR. (2001). Trade of live wild birds: potentials, principles and practices of sustainable use. Pages 182-202 in Conservation of Exploited Species. Pages 182-202 in JD Reynolds, GM Mace, KH Redford et JG Robinson, editors. Conservation of exploited species. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Beissinger SR. (2002). Population Viability Analysis: past, present, future. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Beissinger SR et MI Westphal. (1998). On the use of demographic models of population viability in endangered species management. Journal of Wildlife Management. **62**:821-841.
- Benton TG et A Grant. (1999). Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. Trends in Ecology and Evolution. **14**:467-471.
- Bergstrom G. (1985). Relations chimiques entre les Orchidées et leurs pollinisateurs. Bulletin de la société entomologique de France. **90**:223-228.
- Bergstrom G, G Birgersson, I Groth et LA Nilsson. (1991). Floral fragrance disparity between three taxa of lady's slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). Phytochemistry. **31(7)**:2315-2317.
- Besbeas P, S Freeman, B Morgan et E Catchpole. (2002). Integrating mark-recapture-recovery and census data to estimate animal abundance and demographic parameters. Biometrics. **58(3)**:540-547.
- Besbeas P, JD Lebreton et JT Morgan. (2003). The efficient integration of abundance and demographic data. Journal of the royal statistical society: series C (applied statistics). **52(1)**:95-.
- Bond W. (1994). Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. Philosophical transactions of the royal society of London series B. **344**:83-90.

- Boyce M. (1992). Population viability analysis. Annual review of ecology and systematics. **23**:481-506.
- Brys R, H Jacquemyn, P Endels, GD Blust et M Hermy. (2004). The effects of grassland management on plant performance and demography in the perennial herb *Primula veris*. Journal of Applied Ecology. **41**:1080-1091.
- Brzosko E. (2002). Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the biebrza river valley (NE Poland). Botanical Journal of the Linnean Society. **139**:67-77.
- Brzosko E, M Ratkiewicz et A Wroblewska. (2002a). Allozyme differentiation and genetic structure of the Lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) island populations in NE Poland. Botanical Journal of the Linnean Society. **138**:433-440.
- Brzosko E, A Wroblewska et M Ratkiewicz. (2002b). Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (northeast Poland). Molecular Ecology. **11**:2499-2509.
- Burgman MA et HP Possingham. (2000). Population viability analysis for conservation: the good, the bad and the undescribed. Pages 97-112 in AG Young et GM Clarke, editors. Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations. Cambridge University Press, London.
- Burnham K et D Anderson. (1998). Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York.
- Cain ML, BG Milligan et AE Strand. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. American Journal of Botany. **87**:1217-1227.
- Caswell H. (2000). Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. Ecology. **81**:619-627.
- Caswell H. (2001). Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation, second edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.

- Caswell H et P Werner. (1978). Transient behavior and life history analysis of teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). Ecology. **59**:53-66.
- Caughley G. (1994). Directions in conservation biology. Journal of animal ecology. **63**:215-244.
- Cervera MT, D Remington, J-M Frigerio, V Storme, B Ivens, W Boerjan et C Plomion. (2000). Improved AFLP analysis of tree species. Canadian Journal of Forest Research. **30**.
- Chambers JC, JA MacMahon et RW Brown. (1990). Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. Ecology. **71**:1323-1341.
- Cherel et Lavagne. (1982). Aire de répartition, phénologie, biologie, reproduction d'Eryngium alpinum, « la reine des Alpes » dans la vallée du Fournel. Trav. Scient. Parc. Nat. Ecrins. **Tome 2**:53-92.
- Coart E, X Vekemans, MJM Smulders, I Wagner, JV Huylenbroeck, EV Bockstaele et I Roldán-Ruiz. (2003). Genetic variation in the endangered wild apple (*Malus sylvestris* L.) Mill.) in Belgium as revealed by amplified fragment length polymorphism and microsatellite markers. Molecular ecology. **12**:845-857.
- Cochran ME et S Ellner. (1992). Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. Ecological monographs. **62**:345-364.
- Colas B, I Olivieri et M Riba. (1997). *Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: a demographic and genetic study. Proceedings of the National Academy of Sciences. **94**:3471-3476.
- Colas B, I Olivieri et M Riba. (2001). Spatio-temporal variation of reproductive success and conservation of the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). Biological conservation. **99**:375-386.
- Cooch E, RF Rockwell et S Brault. (2001). Retrospective analysis of demographic responses to environmental change: a lesser snow goose example. Ecological Monographs. **71**:377-400.

- Copley J. (2000). Ecology goes underground. *Nature*. **406**:452-454.
- Coulson T, GM Mace, E Hudson et H Possingham. (2001). The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution*. **16**:219-221.
- Couvet D. (2002). Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. *Conservation Biology*. **16**:369-376.
- Cribb P. (1997). *The Genus Cypripedium*. Timber press, Portland, OR.
- DeJong TJ, NM Waser et PGL Klinkhamer. (1993). Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution*. **8**:321-325.
- deKroon H, A Plaisier et J VanGroenendael. (1987). Density dependent simulation of the population dynamics of a perennial grassland species, *Hypochaeris radicata*. *Oikos*. **50**:3-12.
- Doak DF, D Thompson et ES Jules. (2002). Population Viability Analysis for plants: understanding the demographic consequences of seed banks for population health. Pages 312-337 *in* SR Beissinger et DR McCullough, editors. *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Ehrlén J. (1995). Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology*. **83**:297-308.
- Ehrlen J et K Lehtilä. (2002). How perennial are perennial plants? *Oikos*. **98**:308-322.
- Eissenstat DM et EI Newman. (1990). Seedling establishment near large plants: Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on the intensity of plant competition. *Functional ecology*. **4**:95-100.
- Emlen JM, DC Freeman, MD Kirchhoff, CL Alados, J Escos et JJ Duda. (2003). Fitting population models from field data. *Ecological modelling*. **162**:119-143.

- Endels P, D Adriaens, K Verheyen et M Hermy. (2004). Population structure and adult plant performance of forest herbs in three contrasting habitats. *Ecography*. **27**:225-241.
- Enright NJ, M Franco et J Silvertown. (1995). Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of lifespan and number of life cycle stages. *Oecologia*. **104**:79-84.
- Eriksson O. (1993). Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution*. **8(9)**:313-316.
- Eriksson T, Hibbs M.S., Yoder A.D., Delwiche C.F. et Donoghue M.J. (2003). The phylogeny of Rosoideae (Rosaceae) based on sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA and the TRNL/F region of chloroplast DNA. *Int. J. Plant Sci.* **164**:197-211.
- Escaravage N, S Questiau, A Pornon, B Doche et P Taberlet. (1998). Clonal diversity in a *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) population inferred from AFLP markers. *Molecular ecology*. **7**:975-982.
- Evanno G, S Regnaut et J Goudet. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular ecology*. **0**.
- Fieberg J et S Ellner. (2000). When is it meaningful to estimate an extinction probability? *Ecology*. **16**:2040-2047.
- Fischer M, M Hock et M Paschke. (2003). Low genetic variation reduces cross-compatibility and offspring fitness in populations of a narrow endemic plant with a self-incompatibility system. *Conservation genetics*. **4(3)**:325-336.
- Fischer M et D Matthies. (1998). RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany*. **85**:811-819.
- Foley P. (2000). Problems in extinction model selection and parameter estimation. *Environmental Management*. **26**:S55-S73.

- Forman et Godron. (1981). Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience*. **31(10)**:733-740.
- Franco M et J Silvertown. (1996). Life-history variation in Plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. **351**:1341-1348.
- Franco M et J Silvertown. (2004). A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*. **85**:531-538.
- Frankham R. (2003). Genetics and conservation biology. *Comptes rendus de l'académie des sciences Biologies*. **326**:S22-S29.
- Frankham R et K Ralls. (1998). Inbreeding leads to extinction. *Nature*. **392**:441-442.
- Fraser D et L Bernatchez. (2001). Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Molecular ecology*. **10**:2741-2752.
- Freckleton RP et AR Watkinson. (2001). Nonmanipulative determination of plant community dynamics. *Trends in Ecology and Evolution*. **16(6)**:301-307.
- Fréville H. (2000). La Centaurée de la Clape: Biologie d'une espèce rare et réflexions méthodologiques. Thèse de doctorat de l'université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Fréville H, B Colas, M Riba, H Caswell, A Mignot, E Imbert et I Olivieri. (2004). Spatial and temporal demographic variability in small populations of the endemic plant species, *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology*. **85**.
- Gaillard J-M, M Festa-Bianchet, NG Yoccoz, A Loison et CT Toïgo. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual review of ecology and systematics*. **31**:367-393.

- Garnier L et I Dajoz. (2001). The influence of fire on the demography of a dominant grass species of west African savannas, *Hyparrhenia diplandra*. *Journal of Ecology*. **89**:200-208.
- Gaudeul M. (2002). Complémentarité des approches génétiques, démographiques et écologiques dans l'étude d'une espèce menacée. Le cas d'*Eryngium alpinum* L., Chardon bleu des Alpes. Thèse de doctorat de l'université Paris XI, Orsay.
- Gaudeul M, I Till-Bottraud et P Taberlet. (2000). Genetic diversity in an endangered alpine plant, *Eryngium alpinum* L. (Apiaceae), inferred from AFLP markers. *Molecular ecology*. **9**:1625-1637.
- Gilpin M et M Soulé. (1986). Minimum viable populations: processes of species extinction. *in* M Soulé, editor. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Gimenez O, R Choquet et JD Lebreton. (2003). Parameter redundancy in multistate capture-recapture models. *Biometrical journal*. **45(6)**:704-722.
- Grant A. (1998). Population consequences of chronic toxicity: incorporating density dependence into the analysis of life table response experiments. *Ecological modelling*. **105**:325-335.
- Gregg KB. (1991). Variation in behaviour of four populations of the orchid *Cleistes divaricata*, an assessment using transition matrix models. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands.
- Grimm V, H Lorek, J Finke, F Koester, M Malachinski, M Sonnenschein, A Moilanen, I Storch, A Singer, C Wissel et K Frank. (2004). META-X: generic software for metapopulation viability analysis. *Biodiversity and conservation*. **13**:165-188.
- Guilherme FAG, AT Oliveira-Filho et V Appolinario. (2004). Effects of flooding regime and woody bamboos on tree community dynamics in a section of tropical semideciduous forest in South Eastern Brazil. *Vegetatio*. **174(1)**:19-36.

- Gutierrez R et S Harrison. (1996). Applying metapopulation theory to spotted owl management: a history and critique. *in* D McCullough, editor. Metapopulations and wildlife conservation. Island Press, Washington, DC.
- Han T-H, M De Jeu, H Van Eck et E Jacobsen. (2000). Genetic diversity of Chilean and Brazilian *Alstroemeria* species assessed by AFLP analysis. *Heredity*. **84**:564-569.
- Han TH, HJv Eck, MJD Jeu et E Jacobsen. (1999). Optimization of AFLP fingerprinting of organisms with a large-sized genome: a study of *Alstroemeria* spp. *Theoretical and Applied Genetics*. **98**:465-471.
- Hanski I et O Gaggiotti. (2004). Metapopulation dynamics: past, present, and future. *in* I Hanski et O Gaggiotti, editors. Ecology, genetics and evolution of metapopulations. Elsevier Academic Press.
- Harper JL. (1977). Population biology of plants. Academic press, New-York.
- Heppell SS, H Caswell et LB Crowder. (2000). Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*. **81**:654-665.
- Heras JdL, A Gonzalez-Ochoa, F Lopez-Serrano et ME Simarro. (2004). Effects of silviculture treatments on vegetation after fire in *Pinus halepensis* Mill. Woodlands (SE Spain). *Annals of Forest Science*. **61**:661-667.
- Higgins K et M Lynch. (2001). Metapopulation extinction caused by mutation accumulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **98**:2928-2933.
- Holm S et L Ghatnekar. (1996). Sexuality and no Apomixis Found in Crossing Experiments with Diploid *Potentilla Argente*. *Hereditas*. **125**:77-82.
- Huff DR, R Peakall et PE Smouse. (1993). RAPD variation within and among populations of outcrossing buffalograss (*Buchloë dactyloides* (Nutt.) Engelm). *Theoretical and Applied Genetics*. **86**:927-934.

- Johnson SD et KE Steiner. (1997). long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution*. **51**:45-53.
- Karlsson M, U Nilsson et G Orlander. (2002). Natural regeneration in clear-cuts: effects of scarification, slash removal and clear-cut age. *Scandinavian Journal of forest research*. **17(2)**:131-138.
- Kearns CA, DW Inouye et NM Waser. (1998). Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual review of ecology and systematics*. **29**:83-112.
- Kéry M et KB Gregg. (2003). Effects of life-state on detectability in a demographic study of the terrestrial orchid *Cleistes bifaria*. *Journal of Ecology*. **91**:265-273.
- Kery M, D Matthies et H-H Spillmann. (2000). Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology*. **88**:17-30.
- Kull T. (1991). The yellow lady's-slipper (*Cypripedium calceolus*) in Estonia. *The Orchid Review*. **November**:395-397.
- Kull T. (1995). Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats. *Abstracta Botanica*. **19**:95-104.
- Kull T. (1998). Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **126**:27-38.
- Kull T. (1999). *Cypripedium calceolus* L. *Journal of Ecology*. **87**:913-924.
- Lacy RC et PS Miller. (2002). Expanding PVA: incorporating human populations and activities into PVA for wildlife conservation. Pages 18-40 in SR Beissinger et DR McCullough, editors. *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Lande R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*. **241**:1455-1460.

- Lande R. (2002). Incorporating stochasticity in population viability analysis. Pages 18-40 *in* SR Beissinger et DR McCullough, editors. Population Viability Analysis. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Lang C. (2001). Etude des populations d'*Astragalus alopecurus* dans les vallées de la Haute-Durance et du Guil. Rapport de stage au Conservatoire Botanique National Alpin-DESS Montagne, Gap.
- Lauber K et G Wagner. (1998). Flora Helvetica. 2nd Edition. Verlag Paul haupt, Berne.
- Lavergne S, J Thompson, E Garnier et M Debusche. (2004). The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos*. **107**:505-518.
- Lebreton JD, KP Burnham, J Clobert et DR Anderson. (1992). Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological monographs*. **62**:67-118.
- Lefkovich LP. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. **21**:1-18.
- Legendre S et J Clobert. (1995). ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics*. **22**.
- Lennartsson T et JGB Oostermeijer. (2001). Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *Journal of Ecology*. **89**:451-463.
- Lesica P et FW Allendorf. (1999). Ecological genetics and the restoration of plant communities:mix or match? *Restoration ecology*. **7(1)**:42-50.
- Levin SA. (1976). Population dynamics models in heterogeneous environments. *Annual review of ecology and systematics*. **7**:287-310.

- Lindenmayer DB, MA Burgman, HR Akçakaya, RC Lacy et HP Possingham. (1995). A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations. *Ecological modelling*. **82(2)**:161-174.
- Lortie CL, RW Brooker, P Choler, Z Kikvidge, R Michalet, FI Pugnaire et RM Callaway. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*. **107(2)**:433-438.
- Ludwig D. (1999). Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology*. **80**:298-310.
- Machon N, D Baradat et B Godelle. (1995). METAPOPOP a program simulating evolutionary processes acting on metapopulations. *in*, Paris, France: Laboratoire ES, Paris-Sud. machon@mnhn.fr
- Manel S, M Schwartz, G Luikart et P Taberlet. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution*. **18(4)**.
- Martin C, ME Gonzales-Benito et JM Iriondo. (1999). The use of genetic markers in the identification and characterization of three recently discovered populations of a threatened plant species. *Molecular ecology*. **8**:S31-S40.
- MATLAB. (2000). MATLAB 6.0. *in*. The MathWorks, Inc.
- Mayr E. (1982). The growth of biological thought - Diversity, Evolution and inheritance. The Belknap Press of Harvard University Press, Harvard.
- McCarthy MA et LS Broome. (2000). A method for validating stochastic models in population viability: a case study of the mountain pygmy-possum (*Burramys parvus*). *Journal of animal ecology*. **69(4)**:599-607.
- McCarthy MA, DB Lindenmayer et HP Possingham. (2001). Assessing spatial PVA models of arboreal marsupials using significance tests and Bayesian statistics. *Biological conservation*. **98**:191-200.
- Médail F et P Quézel. (1999). Biodiversity hotspots in the mediterranean basin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology*. **13(6)**:1510-1513.

- Menge BA, EL Berlow, CA Blanchette, SA Navarrete et SB Yamada. (1994). The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat. *Ecological monographs*. **64(3)**:249-286.
- Menges ES. (2000). Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*. **15**:51-56.
- Mills LS, DF Doak et MJ Wisdom. (1999). Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. *Conservation Biology*. **13**:815-824.
- Mills LS et MS Lindberg. (2000). sensitivity analysis to evaluate the consequences of conservation actions. submitted.
- Mineau, Dalmas et Puech. (1992). Activité végétative et reproductive d'une population d'espèce rare montagnarde, *Eryngium alpinum* L. Réflexions sur l'efficacité du suivi démographique comme révélateur de la régression d'une population. *Naturalia Monspeliensa, série Bot.* **65**:61-72.
- Moilanen A. (2004). SPOMSIM: software for stochastic patch occupancy models of metapopulation dynamics. *Ecological modelling*. **179**:533-550.
- Morecroft MD, GJ Masters, VK Brown, IP Clarke, ME Taylor et AT Whitehouse. (2004). Changing precipitation patterns alter plant community dynamics and succession in an ex-arable grassland. *Functional ecology*. **18(5)**:648-655.
- Morris W, D Doak, M Groom, P Kareiva, J Fieberg, L Gerber, P murphy et D Thompson. (1999). A practical handbook for population viability analysis.
- Nantel P. (2004). Démographe v 2.0. An excel Add-in for building and running matrix population models. Ottawa, ON, Canada. patrick.nantel@pc.gc.ca.
- Nilsson LA. (1979). Anthecological studies on the Lady's Slipper, *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). *Botaniska Notiser*. **132**:329-347.
- Nilsson LA. (1992). Orchid pollination biology. *Trends in Ecology and Evolution*. **7(8)**:255-259.

- Nylehn J, E Hamre et I Nordal. (2003). Facultative apomixis and hybridization in arctic *Potentilla* section *Niveae* (Rosaceae) from Svalbard. *Botan J Linn Soc.* **142**:373-381.
- O'Connell LM et MO Johnston. (1998). Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology.* **79(4)**:1246-1260.
- Olivieri I, Y Michalakis et P-H Gouyon. (1995). Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *American naturalist.* **146**:202-228.
- Oostermeijer J. (2000). Population viability analysis of the rare *Gentiana pneumonanthe*: importance of genetics, demography, and reproductive biology. *in* A Young et G Clark, editors. *Genetics, Demography and viability of fragmented populations.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Oostermeijer J, S Luitjen et Jd Nijs. (2003). Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological conservation.* **113**:389-398.
- Oostermeijer JGB, SH Luitjen, ZV Krenova et HCM DenNijs. (1998). Relationships between population and habitat characteristics and reproduction of the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology.* **12(5)**:1042-1053.
- Orlander G, G Egnell et A Albrektson. (1996). Long-term effects of site preparation on growth in Scots pine. *Forest Ecology and Management.* **86(1-3)**:27-37.
- Ouborg N et O Eriksson. (2004). Toward a metapopulation concept for plants. *in* I Hanski et O Gaggiotti, editors. *Ecology, genetics and evolution of metapopulations.* Elsevier Academic Press.
- Peakall R et PE Smouse. (2001). GenAlex V5: Genetic Analysis in excel. Population genetic software for teaching and research. *in.* Australian National University, Canberra, Australia.
- Petit RJ, C Bodenes, A Ducousso, G Roussel et A Kremer. (2004). Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytol.* **161**:151-164.

- Pfister CA. (1998). Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceeding of the National Academy of Sciences*. **95**:213-218.
- Pimm S, H Jones et J Diamond. (1988). On the risk of extinction. *American naturalist*. **132**:757-785.
- Postelnicu T. (1999). Statistical considerations in validity of population models. *in* Bulletin of the international statistical institute, Finland.
- Primack R et E Stacy. (1998). Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*, Orchidaceae): an eleven-year experimental study of three populations. *American Journal of Botany*. **85(12)**:1672-1679.
- Pritchard JK, M Stephens et P Donnelly. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. **155**:945-959.
- Proctor M, P Yeo et A Lack. (1996). The pollination of flowers. Timber Press, Portland, OR.
- Pullin A. (2002). Conservation biology. Cambridge University Press.
- Pykala J. (2004). Immediate increase in plant species richness after clear-cutting of boreal herb-rich forests. *Applied vegetation*. **7(1)**:29-34.
- Rajakaruna N, BG Baldwin, R Chan, AM Desrochers, BA Bohm et J Whitton. (2003). Edaphic races and phylogenetic taxa in the *Lasthenia californica* complex (Asteraceae: Heliantheae): an hypothesis of parallel evolution. *Molecular Ecology*. **12**:1675-1679.
- Ralls K, SR Beissinger et JF Cochrane. (2002). Guidelines for using Population Viability Analysis in endangered-species management. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Ramsay MM et J Stewart. (1998). Re-establishment of the lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus* L.) in Britain. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **126 (1)**:173-181.

- Rasmussen HN et DF Whigham. (1993). Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. *American Journal of Botany*. **80**:1374-1378.
- Rasmussen HN et DF Whigham. (1998). The underground phase: a special challenge in studies of terrestrial orchid populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **126**:49-64.
- Reed JM et e al. (1998). Efficacy of population viability analysis. *Wildlife Society Bulletin*. **26**:244-251.
- Reed JM, LS Mills, JBD Jr, ES Menges, KS McKelvey, R Frye, S Beissinger, M-C Anstett et P Miller. (2002). Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology*. **16**:7-19.
- Remington DL, RW Whetten, B-H Liu et DM O'Malley. (1999). Construction of an AFLP genetic map with nearly complete genome coverage in *Pinus taeda*. *Theoretical and Applied Genetics*. **98**:1279-1292.
- Reynolds M, H Burkhard et R Daniels. (1981). Procedures for statistical validation of stochastic simulation models. *Forest science*. **10**:425-432.
- Roux J-P, L Olivier, J-P Galland et H Maurin. (1995). Livre Rouge de la flore menacée de France. Tome I: Espèces prioritaires. Collection patrimoines Naturels.
- Russell RW. (1999). Comparative demography and life history tactics of seabirds: implications for conservation and marine monitoring. *American Fisheries Society Symposium*. **23**:51-76.
- Saccheri I, M Kuussaari, M Kankare, P Vikman, W Fortelius et I Hanski. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*. **392**:491-494.
- Saether BE et O Bakke. (2000). Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*. **81**:642-653.

- Schemske DW, BC Husband, MH Rucelshous, C Goodwillie, I Parker et JG Bishop. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*. **75**:584-606.
- Schiestl FP, M Ayasse, HF Paulus, C Lofstedt, BS Hansson, F Ibarra et W Francke. (1999). Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*. **399**:421-422.
- Schiestl FP, M Ayasse, HF Paulus, C Löfstedt, BS Hansson, F Ibarra et W Francke. (2000). Sex pheromone mimicry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *Journal of comparative physiology A*. **186**:567-574.
- Schneider S, D Roessli et L Excoffier. (2000). Arlequin ver 2.0 - a software for population genetics data analysis. *in*, Genetics and biometry laboratory, University of Geneva, Geneva.
- Shaw A. (2000). Molecular phylogeography and cryptic speciation in the mosses, *Mielichhoferia elongata* and *M. mielichhoferiana* (Bryaceae). *Molecular ecology*. **9**:595-608.
- Shefferson RP, J Proper, SR Beissinger et EL Simms. (2003). Life history trade-offs in a rare orchid: the costs of flowering, dormancy, and sprouting. *Ecology*. **84**:1199-1206.
- Shefferson RP, BK Sandercock, J Proper et SR Beissinger. (2001). Estimating dormancy and survival of a rare herbaceous perennial using mark-recapture model. *Ecology*. **82**:145-156.
- Silvertown J et M Franco. (1993). Plant demography and habitat: a comparative approach. *Plant Species Biology*. **8**:67-73.
- Silvertown J, M Franco et E Menges. (1996). Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*. **10**:591-597.
- Silvertown J, M Franco et R Perez-Ishiwara. (2001). Evolution of senescence in iteroparous perennial plants. *Evolutionary Ecology Research*. **3**:393-412.

- Simberloff D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological conservation*. **83**:247-257.
- Soltis PS et MA Gitzendanner. (1999). Molecular systematics and the conservation of rare species. *Conservation Biology*. **13**:471-483.
- Soulé ME. (1987). *Viable populations for conservation*. Cambridge university Press, Cambridge.
- Soulé ME. (1986). *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer associates, inc., Sunderland, Massachussets.
- Soulé ME et LS Mills. (1998). No need to isolate genetics. *Science*. **282**:1658-1659.
- Squirrell J, P Hollingsworth, M Woodhead, J Russell, A Lowe, M Gibby et W Powell. (2003). How much efforts is required to isolate nuclear microsatelittes from plants? *Molecular ecology*. **12(6)**:1339-1348.
- Starfield A. (1997). A pragmatic approach to modeling for wildlife management. *Journal of Wildlife Management*. **61(2)**:261-270.
- Terschuren J. (1999). Action plan for *Cypripedium calceolus* in Europe. in *Nature and environment*, N°100. Council of Europe Publishing.
- Thirgood J. (1981). *Man and the Mediterranean Forest*. Academic Press, New-York.
- Thompson J. (1996). Evolutionary ecology and the conservation of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*. **11(7)**:300-303.
- Tremblay R, J Ackerman, J Zimmerman et R Calvo. (2005). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*. **84**:1-54.
- Tremblay RL. (1994). Frequency and consequences of multi-parental pollinations in a population of *Cypripedium calceolus* L. var. *pubescens* (Orchidaceae). *Lindleyana*. **9**:161-167.

- Tuljapurkar S et H Caswell, editors. (1997). Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems. Chapman & Hall.
- Valverde T et J Silvertown. (1998). Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology*. **86**:545-562.
- VanDerHeijden MGA, T Boller, A Wiemken et I Sanders. (1998). Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plants community structure. *Ecology*. **79**:2082-2091.
- Vekemans X. (2002). AFLP-SURV version 1.0. Distributed by the author. *in*, Laboratoire de Génétique et Ecologie Végétale, Université Libre de Bruxelles, Belgium.
- Vinciguerra L. (2000). Rapport interne du Conservatoire Botanique National Alpin - Programme de conservation sur *Astragalus alopecurus*. Conservatoire Botanique National Alpin, Gap.
- Vinciguerra L. (2002). Rapport interne du Conservatoire Botanique National Alpin - Programme de conservation sur *Dracocephalum austriacum*. Conservatoire Botanique National Alpin, Gap.
- Vos P, R Hogers, M Bleeker, M Reijans, Tvd Lee, M Hornes, A Frijters, J Pot, J Peleman, M Kuiper et e al. (1995). AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*. **23**:4407-4414.
- Vucetich J et T Waite. (1998). Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science*. **282**:1695-1698.
- Wade PR. (2002). Bayesian population viability analysis. Pages 239-252 *in* SR Beissinger et DR McCullough, editor. *Population Viability Analysis*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Waples R. (1995). Evolutionarily significant units and the conservation of biological diversity under the Endangered Species Act. *in* J Nielsen et G Powers, editors. *Evolution and the*

aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.

Waser N et M Price. (1982). A comparison of pollen and fluorescent dye carry-over by natural pollinators of *Hypomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology*. **63**:1168-1172.

Whittall JB, CB Hellquist, EL Schneider et SA Hodges. (2004). Cryptic species in an endangered pondweed community (Potamogeton, Potamogetonaceae) revealed by AFLP markers. *American Journal of Botany*. **91**:2022-2029.

Wilcock CC et MRM Neiland. (2002). Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science*. **7**:270-277.

Wisdom MJ, LS Mills et DF Doak. (2000). Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology*. **81**:628-641.

With K. (2004). Metapopulation dynamics: perspectives from landscape ecology. *in* I Hanski et O Gaggiotti, editors. *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Elsevier Academic Press.

Yatabe Y, D Darnaedi et N Murakami. (2002). Allozyme analysis of cryptic species in the *Asplenium nidus* complex from West Java, Indonesia. *Journal of Plant Research*. **115**:483-490.

Zaczek J. (2002). Composition, diversity, and height of tree regeneration, 3 years after soil scarification in a mixed-oak shelterwood. *Forest Ecology and Management*. **163**(1-3):205-215.

ANNEXES

ANNEXE 4

Notice du logiciel AsterX

ASTERX

Développé par Grégoire Michaux, Olivier Gimenez et Florence Nicolé

Les données d'histoire de vie individuelles permettent d'estimer les paramètres démographiques de survie, de croissance et de stase d'une année à la suivante, à travers la proportion d'individus d'une classe donnée qui passe dans une autre classe à l'année suivante. Cette proportion équivaut à la probabilité pour un individu de passer dans l'autre classe, pour ce couple d'années.

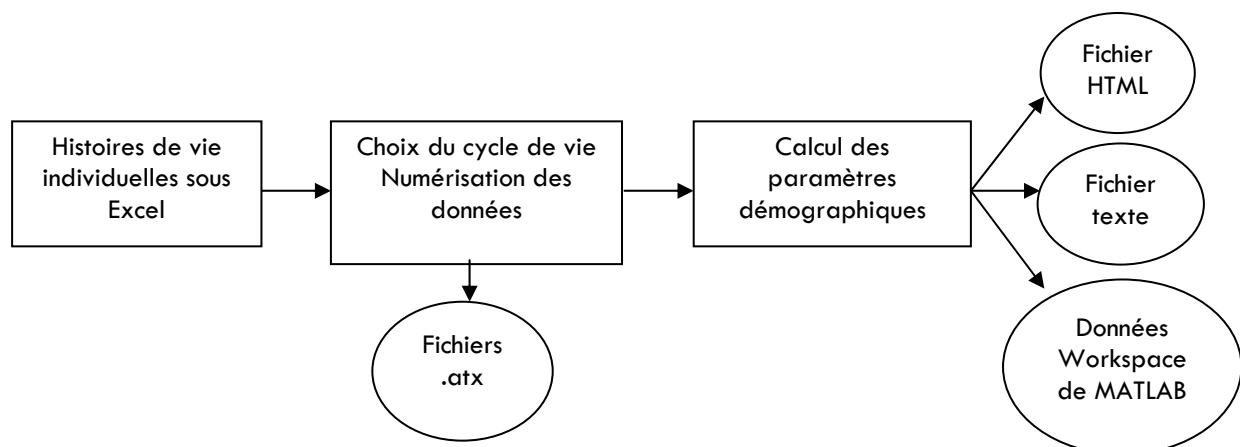
Ces calculs sont souvent effectués à l'aide d'un tableur et le plus souvent avec le logiciel Excel. A partir des tableaux d'histoires de vie, il est possible de dénombrer les individus effectuant chaque transition du cycle de vie, pour chaque couple d'années. En divisant le nombre d'individus ayant effectué une transition par l'effectif total de la classe de départ des individus, il est alors possible d'obtenir les valeurs des transitions.

Pour des grands jeux de données de suivi, ce traitement est souvent fastidieux ce qui peut être source d'erreurs. L'utilisation de macro-commandes Excel facilite le traitement des données mais ne permet pas de manipuler les données facilement (calcul des transitions pour différents cycles de vie, randomisation des histoires de vie, etc...).

Il s'agissait donc de développer un logiciel informatique qui automatise complètement le traitement des histoires de vie individuelles. Ce logiciel, nommé AsterX, a été programmé par Grégoire Michaux (Ecole Polytechnique) lors de son stage au LECA, encadré par moi-même et Olivier Gimenez.

Le logiciel AsterX permet de calculer différents paramètres démographiques à partir de données de suivi démographique et d'un cycle de vie défini par l'utilisateur. C'est un logiciel plus particulièrement adapté aux plantes.

- Il utilise des données de suivis individuels entrées sous Excel
- Il numérise ces données sous un format standard
- Il vérifie la correspondance entre la numérisation et le cycle de vie choisi par l'utilisateur
- Il traite les données pour calculer différents paramètres démographiques
- Il renvoie les résultats sous différents formats de fichier facilitant les analyses sous forme de modèle matriciel.



Les développements futurs que nous espérons apporter à AsterX sont :

- compiler le logiciel pour qu'il soit indépendant de l'interface MATLAB,
- intégrer un module d'analyse statistique permettant de tester les effets années et populations, et de sélectionner le meilleur modèle avec des méthodes de vraisemblance (analyse log-linéaire),
- écrire un guide d'utilisation et traduire le programme en anglais, pour favoriser sa diffusion
- diffuser AsterX via le site internet du LECA.

1) Fichier d'entrée

Le fichier d'entrée doit être un fichier Excel. Il doit contenir l'histoire de vie de chaque individu en ligne, chaque colonne étant une année d'observation. Les états doivent être codés en chaîne de caractères (texte ou symbole).

Les différentes populations peuvent être codées dans des fichiers Excel différents, dans différentes feuilles d'un même fichier ou sur une même feuille Excel, à la suite les unes des autres.

	A	B	C	D	E	F	G
1							
2		années de suivi					
3		1999	2000	2001	2002	2003	
4	individu 1	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	mort	
5	individu 2	Germination	Juvenile	Adulte	Adulte	Adulte	
6	individu 3	Juvenile	Juvenile	Juvenile	Adulte	Adulte	
7	individu 4	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	
8	individu 5	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	
9	individu 6	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	
10	individu 7	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	
11	individu 8	Adulte	Adulte	Adulte	mort	mort	
12	individu 9	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	
13	individu 10	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	mort	
14	individu 11	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	mort	
15	individu 12	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	
16	individu 13	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	Adulte	
17	individu 14	absent	Germination	Adulte	Adulte	Adulte	
18	individu 15	absent	Germination	Adulte	Adulte	Adulte	
19	individu 16	absent	absent	Germination	mort	mort	
20	individu 17	absent	absent	Germination	Juvenile	Juvenile	
21	individu 18	absent	absent	Germination	Adulte	Adulte	
22	individu 19	absent	absent	Germination	mort	mort	
23	individu 20	absent	absent	Germination	Juvenile	?	
24	individu 21	absent	absent	Germination	Juvenile	mort	
25	individu 22	absent	absent	Germination	Juvenile	?	
26	individu 23	absent	absent	Germination	Juvenile	Juvenile	
27	individu 24	absent	absent	Germination	mort	mort	
28	individu 25	absent	absent	Germination	mort	mort	
29							
30							
31							
32							

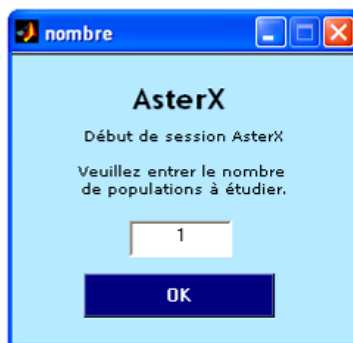
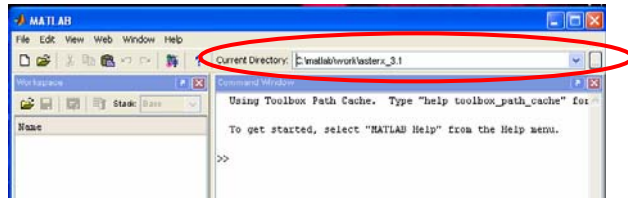
Le stade « absent » correspond aux stades précédant la germination des individus au milieu du suivi. Pour les adultes dont le suivi débute au milieu de la durée de suivi, il faut coder par un stade différent du stade absent des germinations durant les années précédant leur premier recensement.

2) Installation préalable et lancement d'AsterX

Actuellement, le logiciel ne fonctionne qu'en interface avec Matlab et son fonctionnement est optimal avec la version 6.5.1.

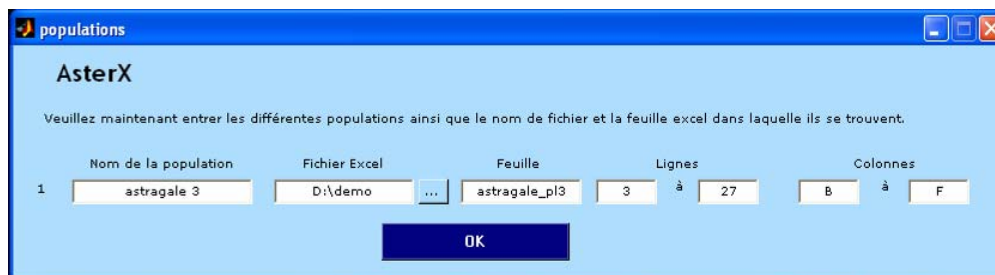
Le dossier AsterX doit être placé dans le dossier de travail de Matlab (Work).

Une fois que le logiciel Matlab est ouvert, il faut se placer dans le dossier Asterx (dans Current Directory). Pour lancer le programme AsterX, taper « asterx ». Une fenêtre annonçant le début de la session AsterX apparaît et vous devez alors indiquer le nombre de populations que vous souhaitez analyser avec AsterX (ce nombre est actuellement limitée à 7 par session).



L'utilisateur sera ensuite amené à désigner les données à analyser pour chaque population. Le logiciel permet de nommer chaque population (par défaut, nommée population n°i) et requiert l'emplacement du fichier Excel pour chaque population et la zone du fichier contenant les données à analyser (nom de la feuille Excel, lignes et colonnes à analyser).

Pour l'exemple de fichier Excel donné auparavant :

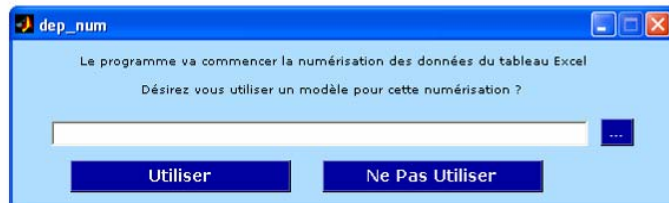


3) Numérisation des données et choix du cycle de vie

Une fois les données récupérées, le logiciel va effectuer la numérisation des données. Cette phase de numérisation consiste pour l'utilisateur à définir les classes du cycle de vie et à attribuer un numéro à chaque classe.

Au préalable, le logiciel demande s'il doit utiliser un modèle de numérisation déjà existant (c'est-à-dire un modèle déjà défini par l'utilisateur attribuant un numéro et un statut à chaque classe du cycle de vie choisi). En cas de première utilisation du logiciel sur une espèce donnée, cliquer « Ne Pas Utiliser » pour passer à l'étape de numérisation.

Si vous souhaitez utiliser un modèle de numérisation que vous avez établi précédemment, cliquer sur [...] pour indiquer le fichier de numérisation (fichier avec extension .atx) et cliquer sur « Utiliser ».



L'utilisateur doit ensuite indiquer la classe à laquelle appartient chaque chaîne de caractères présente dans les histoires de vie. C'est à ce stade que l'utilisateur définit le cycle de vie qu'il va utiliser pour son espèce.

Cette démarche permet d'homogénéiser les formats de données : si le stade adulte a été codé par différentes chaînes de caractères (« Adulte », « adulte », « A » et « Ad »), l'utilisateur va pouvoir les regrouper simplement dans une seule classe.

Cette démarche facilite le calcul des transitions avec différents cycles de vie. Si les histoires de vie ont été codées en fonction des tailles des adultes, il est possible de définir un cycle de vie qui regroupe tous les adultes, quelle que soit leur taille, ou de définir un cycle de vie avec différentes classes de taille.

Il est aussi possible de supprimer certains individus. Dans le cas ci-dessous, l'état d'un individu n'a pas pu être déterminé ou l'individu n'a pas été trouvé une année donnée (codé « ? ») et il a donc été exclu de l'analyse.

Dans le cas où un individu n'a pu être codé une année donnée (états indéfinis ou problème d'observation (séquence « présence-absence-présence »)), il est quand même possible d'utiliser l'information du reste de l'histoire de vie en regroupant les incertitudes et erreurs dans une classe qui sera déclarée comme un stade « absent ». Cela permet en outre de déterminer les taux d'incertitudes ou d'erreurs au travers de la transition entre les classes du cycle de vie et la classe d'incertitude.

En cas de dormance des juvéniles et/ou des adultes (séquence répétée de « présence-absence-présence »), il est nécessaire de coder les stades dormants comme des stades à part entière dans les histoires de vie, de façon à obtenir des estimateurs des taux de dormance. ATTENTION, l'étude de la dormance doit être effectuée en pleine connaissance des hypothèses engendrées par le type de codage effectué (voir Shefferson et al., 2001, 2003, Kéry et Gregg, 2003). Le codage conditionne entièrement l'estimation des taux de dormance et des taux de mortalité et il implique des hypothèses importantes (survie dans l'état dormant = survie dans l'état non dormant ; problèmes d'estimation des taux de mortalité en fin de vie).

The 'numerisation' dialog box contains the following text and controls:

- Title: numerisation
- Text: Numérisation des données. La chaîne de caractères suivante est apparue dans une des cases :
- State: **Adulte**
- Text: Veuillez entrer le numero de l'état auquel elle correspond ainsi que le nom correspondant:
- Inputs: N° [] and Nom de l'état []
- Buttons: OK, Annuler la numérisation, Supprimer l'individu

The four screenshots show the following states:

- Initial state with empty inputs.
- State with N° = 3 and Nom de l'état = Adulte.
- State with N° = -1 and Nom de l'état = mort.
- State with N° = 1 and Nom de l'état = ? (indicated by a red arrow). The 'Supprimer l'individu' button is circled in red.

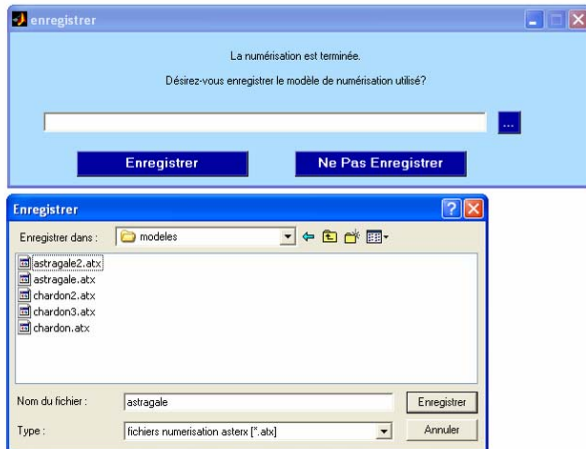
Une fois que l'ensemble des chaînes de caractères a été assigné à une classe, la numérisation termine avec la confirmation du cycle de vie. L'utilisateur doit spécifier les classes qui constituent les individus morts et les individus absents (soit le stade précédant la germination, soit la classe « incertitude »).

The 'cycle' dialog box contains the following text and controls:

- Title: cycle
- Text: Confirmez-vous le cycle de vie ?
- Table with columns: N°, Nom de l'état, Absent, Mort
- Buttons: OK

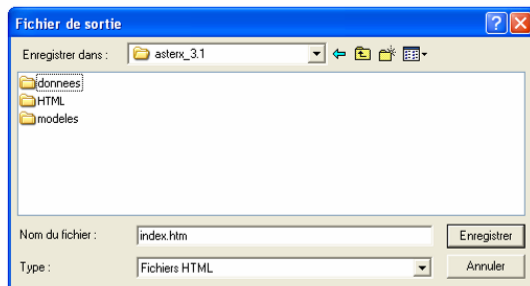
N°	Nom de l'état	Absent	Mort
3	Adulte	☐	☐
2	Juvenile	☐	☐
1	Germination	☐	☐
0	mort	☐	☒
-1	absent	☒	☐

La numérisation est finie et le modèle de numérisation peut être enregistré (cliquer sur , puis donner un nom (fichier .atx) et enregistrer).



4) Fichier de résultats

Le logiciel demande ensuite l'emplacement et le nom pour l'enregistrement du fichier HTML de résultats.



Le fichier de résultat est sous format HTML et peut être ouvert avec internet explorer, avec Word ou avec Excel.

Le fonctionnement du logiciel en interface avec Matlab permet d'obtenir directement l'ensemble des résultats d'AsterX dans le dossier de travail de Matlab (Workspace). Ces résultats peuvent être directement utilisés pour le développement de modèles matriciels de populations.

Le fichier de résultat fournit :

- un tableau avec les effectifs de chaque classe pour chaque année,
- les matrices de changement d'état pour chaque couple d'années (la première matrice correspond au premier couple d'années présenté dans le fichier Excel (colonnes B et C), avec un sens de lecture de gauche à droite),
- un tableau résumant les probabilités de changement d'état, mortalité incluse, correspondant aux matrices précédentes (les probabilités de changement d'état pour chaque classe sont calculées sur l'ensemble des individus et constituent les transitions d'une classe à l'autre),
- un tableau résumant les probabilités de changement d'état, mortalité exclue (les probabilités de changement d'état pour chaque classe sont calculées sur les individus qui survivent uniquement. Cette méthode de calcul permet de différencier les paramètres démographiques qui composent la transition. Par exemple, la transition de juvénile à adulte est composée d'un taux de survie et d'un taux de croissance),

- un tableau avec les taux de mortalité par classe pour chaque couple d'année,
- un tableau résumant les nombres de changements d'états par couple d'années.

Exemple de fichier de sortie sur les données Astragale:

EFFECTIFS
population n°1

	1999	2000	2001	2002	2003
absent	10	8	0	0	0
mort	0	0	0	5	9
Germination	1	2	8	0	0
Juvénile	1	2	1	3	2
Adulte	11	11	14	15	12

PROBABILITES DE CHANGEMENT D'ETAT
population n°1

	Germination	Juvénile	Adulte
Germination	0	0	0
Juvénile	1	1	0
Adulte	0	0	1

	Germination	Juvénile	Adulte
Germination	0	0	0
Juvénile	0	0.5	0
Adulte	1	0.5	1

	Germination	Juvénile	Adulte
Germination	0	0	0
Juvénile	0.375	0	0
Adulte	0.125	1	0.928571

	Germination	Juvénile	Adulte
Germination	0	0	0
Juvénile	0	0.666667	0
Adulte	0	0	0.8

probabilité de changement d'etat, mortalité incluse

	1999/2000	2000/2001	2001/2002	2002/2003
Germination->Germination	0	0	0	0
Juvénile->Germination	0	0	0	0
Adulte->Germination	0	0	0	0
Germination->Juvénile	1	0	0.375	0
Juvénile->Juvénile	1	0.5	0	0.666667
Adulte->Juvénile	0	0	0	0
Germination->Adulte	0	1	0.125	0
Juvénile->Adulte	0	0.5	1	0
Adulte->Adulte	1	1	0.928571	0.8

probabilité de changement d'etat, coefficient sans mortalite

	1999/2000	2000/2001	2001/2002	2002/2003
Germination->Germination	0	0	0	?
Juvénile->Germination	0	0	0	0
Adulte->Germination	0	0	0	0
Germination->Juvénile	1	0	0.75	?
Juvénile->Juvénile	1	0.5	0	1
Adulte->Juvénile	0	0	0	0
Germination->Adulte	0	1	0.25	?
Juvénile->Adulte	0	0.5	1	0
Adulte->Adulte	1	1	1	1

taux de mortalité

	1999/2000	2000/2001	2001/2002	2002/2003
Germination	0	0	0.5	1
Juvénile	0	0	0	0.333333
Adulte	0	0	0.0714286	0.2

nombre de changement d'état

	1999/2000	2000/2001	2001/2002	2002/2003
absent->absent	8	0	0	0
absent->mort	0	0	0	0
absent->Germination	2	8	0	0
absent->Juvénile	0	0	0	0
absent->Adulte	0	0	0	0
mort->absent	0	0	0	0
mort->mort	0	0	0	5
mort->Germination	0	0	0	0
mort->Juvénile	0	0	0	0
mort->Adulte	0	0	0	0
Germination->absent	0	0	0	0
Germination->mort	0	0	4	0
Germination->Germination	0	0	0	0
Germination->Juvénile	1	0	3	0
Germination->Adulte	0	2	1	0
Juvénile->absent	0	0	0	0
Juvénile->mort	0	0	0	1
Juvénile->Germination	0	0	0	0
Juvénile->Juvénile	1	1	0	2
Juvénile->Adulte	0	1	1	0
Adulte->absent	0	0	0	0
Adulte->mort	0	0	1	3
Adulte->Germination	0	0	0	0
Adulte->Juvénile	0	0	0	0
Adulte->Adulte	11	11	13	12