

**Résumé de thèse d'Etat, Prix de la Société Botanique de France 2003**

**Les espèces végétales rares ont-elles des caractéristiques écologiques et biologiques qui leur sont propres ? Application à la conservation de la flore en Languedoc-Roussillon**

par Sébastien LAVERGNE<sup>(1,2)</sup>

(1) Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France

(2) University of Vermont, Department of Botany and Agricultural Biochemistry, 233 Marsh Life Sciences Building, 109 Carrigan Drive, Burlington, Vermont 05405 USA.

Thèse soutenue publiquement le 7 mai 2003, à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, France, devant le jury composé de :

Mme Nathalie MACHON, Maître de Conférence, Muséum National d'Histoire Naturelle (Rapporteur)

Mr Pierre MEERTS, Professeur, Université Libre de Bruxelles (Rapporteur)

Mme Marie-Laure NAVAS, Professeur, ENSA-Montpellier (Examineur)

Mme Isabelle OLIVIERI, Professeur, Université Montpellier II (Examineur)

Mr François BOILLOT, Conservateur, CBNMP Porquerolles (Examineur)

Mr Max DEBUSSCHE, Directeur de Recherche, CNRS Montpellier (Directeur de thèse)

**Keywords :**

Mediterranean Basin – conservation biology – rarity – endemism – historical biogeography – comparative method – ecology – ecophysiology – reproduction – dispersal.

**Mots clefs :**

Bassin Méditerranéen – biologie de la conservation – rareté – endémisme – biogéographie historique – méthode comparative – écologie – écophysologie – reproduction – dispersion.

---

**INTRODUCTION**

Les espèces rares occupent une place centrale en biologie de la conservation car elles courent en théorie un plus grand risque d'extinction (Gaston, 1994). De nombreuses études de cas d'espèces rares ou en danger d'extinction ont été publiées ces vingt dernières années, mais le manque de connaissances générales sur la biologie des espèces rares, en particulier végétales, est encore fréquemment souligné (Murray *et al.*, 2002).

Cependant, la mise en évidence de « syndromes » de rareté comporte de nombreux écueils méthodologiques, notamment liés aux multiples définitions de rareté et à leurs biais inhérents (Blackburn & Gaston, 1997). La rareté d'une espèce

peut être mesurée à différentes échelles, relatives à son *abondance locale* (par ex. densité ou effectif absolu de ses populations), son *abondance ou distribution régionale* (par ex. nombre de populations ou d'occurrences dans une province biogéographique), son *aire de distribution géographique* (par ex. nombre total d'occurrences sur une grille de maille 5x5 km).

Chaque espèce rare a bien sur une histoire qui lui est propre, dépendant de son origine évolutive et de ses caractéristiques biologiques, ainsi que du contexte biogéographique et historique de sa région d'occurrence (Stebbins, 1980). Toutes les espèces rares n'ont pas le même risque d'extinction ; par exemple elles n'ont pas toutes la même capacité à se

maintenir en populations isolées ou de petites tailles. Certaines espèces ont la capacité de persister à l'état de rareté sur un très long terme (Lawton, 1995), alors que dans un même temps, d'autres espèces peuvent se raréfier de manière drastique et courir un plus grand danger d'extinction. De plus, la rareté d'une espèce est dépendante de l'échelle spatiale : la densité ou le degré d'isolement des populations d'une espèce ne sont pas uniformes sur l'ensemble de sa distribution géographique. Parmi les espèces rares d'une région donnée, certaines espèces seront donc en situation de *rareté de limite d'aire* de distribution, alors que d'autres peuvent être rares sur l'ensemble de leur distribution.

Le Bassin Méditerranéen bénéficie d'une flore particulièrement riche, qui regroupe 10% de la flore du globe terrestre, et dont 59% sont des *espèces endémiques restreintes* (Greuter, 1991). La flore méditerranéenne résulte aussi d'un mélange complexe de taxons d'*origines biogéographiques* diverses, comme des taxons strictement Méditerranéens, Sub-tropicaux, Irano-Turaniens, ou encore des taxons de distribution Eurasiatique, qui trouvent souvent leur limite d'aire de distribution en zone méditerranéenne (Quézel, 1985). Depuis le Néolithique, les activités humaines ont constamment influencé les écosystèmes méditerranéens. Mais, au cours du XX<sup>ème</sup> siècle, l'utilisation des terres a connu de brusques mutations (exode rural dans l'arrière pays, pression humaine accrue sur les plaines littorales), et les paysages méditerranéens s'en sont trouvés profondément bouleversés (Debussche *et al.*, 1999). Le Bassin Méditerranéen présente donc de nombreux types d'espèces rares, d'importances patrimoniales variées, et qui sont mis en danger par d'importants et brusques changements d'utilisation des terres, mais aussi climatiques.

Durant ma thèse, je me suis intéressé à la flore de la région méditerranéenne française. J'ai utilisé trois approches, utilisant différentes définitions de rareté, et différentes échelles spatio-temporelles, afin d'apporter des réponses aux deux questions suivantes :

- Les espèces végétales rares possèdent-elles des caractéristiques écologiques et biologiques particulières ?
- Existe-t-il des mécanismes généraux créant des différences interspécifiques d'abondance ou de distribution, et des processus récurrents de persistance et d'extinction des espèces rares ?

## **RARETE ET EXTINCTION DANS LA FLORE DE L'HERAULT, DE 1886 A 2001**

Une analyse biogéographique et historique a d'abord été réalisée à partir de la flore du département de l'Hérault, dont l'ensemble des espèces présentes (environ 2000 espèces) et leurs abondances régionales ont été répertoriées en 1886 (Loret & Barrandon, 1886) et en 2001 (Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles, antenne Montpellier).

L'utilisation d'un Système d'Information Géographique et de modèles linéaires généralisés a permis de montrer que les espèces présentant un faible nombre de populations en Hérault en 2001 se trouvent significativement dans les zones de plus haute altitude, d'agriculture extensive, et composées de prairies permanentes ou landes peu productives. L'abondance des espèces en Hérault varie aussi en fonction de leurs groupes taxonomiques et de leurs traits d'histoire de vie. Les espèces rares en Hérault en 2001 sont sur-représentées chez les Ranunculaceae, les Saxifragaceae, les Gentianaceae et sous-représentées chez les Asteraceae ou les Poaceae. Elles sont aussi plus nombreuses parmi les géophytes, chaméphytes, hydrophytes et hydrogames, et sont sous-représentées chez les espèces thérophytes, phanérophytes, et les espèces dispersées par les vertébrés ou pollinisées par le vent.

L'analyse des changements d'abondance en Hérault a permis de caractériser les habitats ainsi que les groupes taxonomiques, biologiques et biogéographiques qui présentent le plus d'espèces rares en régression en Hérault (ou totalement éteintes en Hérault) et le plus d'espèces rares de populations stables entre 1886 et 2001. La majorité des extinctions locales d'espèces rares entre 1886 et 2001 ont eu lieu dans les zones géographiques ayant connu une forte urbanisation et une forte intensification des cultures ou de l'élevage. Les espèces rares en régression sont significativement sur-représentées chez les Brassicaceae, Poaceae, Orobanchaceae, Gentianaceae et Papaveraceae, chez les espèces hydrophytes et les chaméphytes. Ces espèces rares en régression sont aussi majoritairement des espèces de large distribution Eurosibérienne, trouvant souvent leur limite Sud d'aire de distribution en zone méditerranéenne. Ces profils d'espèces rares courraient donc actuellement un grand risque d'extinction en Région Méditerranéenne. Ces résultats ont été discutés à la lumière des

changements d'utilisation des terres qui y ont actuellement lieu (destruction des zones humides, fermeture des milieux).

A l'inverse, les populations d'espèces endémiques restreintes (de distribution géographique très réduite), qui tendent à se trouver dans les zones de forte pente, de faible densité de population humaine et d'agriculture extensive, ont montré une très forte probabilité de persistance locale de 1886 à 2001.

#### **SPECIFICITES ECOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES DES ESPECES ENDEMIQUES RESTREINTES**

Ce fort potentiel de persistance locale des espèces endémiques restreintes peut résulter de diverses spécificités écologiques et biologiques. Une analyse utilisant 20 contrastes phylogénétiquement indépendants a donc été réalisée pour tester si les variations interspécifiques d'aire de distribution géographique étaient corrélées de manière récurrente à des différences d'habitat, de traits liés à l'acquisition de ressources, de traits reproducteurs et de capacité de dispersion. Pour cela, 20 paires d'espèces ont été étudiées comprenant chacune une espèce endémique restreinte et une espèce largement répandue de même genre, de même type biologique, de même mode de pollinisation et de même mode de dispersion (ces paires ont été sélectionnées dans 20 genres et 17 familles d'angiospermes différents).

Les espèces endémiques restreintes montrent une différenciation récurrente pour des habitats rocheux, pentus, à végétation basse et ouverte, et ont des statures significativement plus basses que leurs congénères largement répandues. Les espèces endémiques restreintes présentent des fleurs plus petites, de plus faible ratio pollen / ovule et ont des productions individuelles de graines plus faibles. Aucune différence générale de structure des propagules (par ex. allocation relative graine vs. structure de dispersion) et de capacité d'acquisition de ressources (surface foliaire spécifique, teneur foliaire en azote, taux de photosynthèse) n'a été détectée entre espèces endémiques restreintes et largement répandues.

Les habitats de type falaises et éboulis, i.e. physiquement contraignants et avec de plus faibles niveaux de compétition pour la lumière, ont donc favorisé la différenciation et la persistance de nombreuses espèces endémiques restreintes en Région Méditerranéenne. En revanche, l'évolution de

syndromes de résistance au stress (i.e. faible acquisition de ressource) ne semble pas avoir été un scénario récurrent d'endémisme, comme cela a été proposé dans la littérature. Enfin, les espèces endémiques restreintes se différencient de leurs congénères répandues par un plus faible investissement dans le transfert de pollen et la production de graines, et donc potentiellement par une plus faible aptitude à l'allogamie et à la colonisation.

#### **INTERACTIONS PLANTES INSECTES ET RARETE DANS LE GENRE *AQUILEGIA* (RANUNCULACEAE)**

Pour comprendre l'importance relative des interactions avec les insectes prédateurs et pollinisateurs dans cette limitation de la fécondité des espèces endémiques, une approche expérimentale *in natura* et en serre a été mise en place dans une des 20 paires d'espèces, choisie pour être représentative du patron général mis en évidence au préalable. *Aquilegia viscosa* Gouan, espèce endémique restreinte des Cévennes et de Catalogne (et parfois de populations peu abondantes), et *A. vulgaris* L., largement répandue en Europe (et localement plus abondante), ont été étudiées pendant deux ans, chacune dans deux populations.

Des expériences d'exclusion de prédateurs ont montré que la limitation de la fécondité individuelle par la prédation est beaucoup plus forte sur *A. viscosa* (environ 56%) que sur sa congénère répandue. En l'absence de prédation, *A. viscosa* présente encore un plus faible succès reproducteur que *A. vulgaris* (principalement en raison d'un plus faible ratio graine / ovule). Cette différence est en partie due à une plus faible fréquence de visites de pollinisateurs sur les individus de *A. viscosa*, qui forment des patches moins denses, et produisent des fleurs moins nombreuses et moins attractives (fleurs plus petites et éperons floraux plus courts).

Des pollinisations expérimentales réalisées en serre montrent qu'en l'absence de pollinisateurs, le succès reproducteur (ratios fruit / fleur et graine / ovule) des deux espèces n'est pas significativement différent. Des analyses génétiques de descendance montrent qu'en conditions naturelles, le pourcentage d'autofécondation réalisé par les deux espèces n'est pas non plus significativement différent, malgré la différence d'activité de pollinisateurs. *A. vulgaris* possède donc un succès reproducteur plus fort que *A. viscosa* en raison d'un plus grand transfert de pollen

par les pollinisateurs, mais ce transfert supplémentaire de pollen est seulement réalisé entre fleurs de mêmes individus.

#### CONCLUSION

Ce travail a montré qu'il est possible, en accordant une attention particulière aux définitions de rareté employées et en variant les échelles d'études, de mettre en évidence des caractéristiques écologiques et biologiques propres aux espèces rares, et de décrire des mécanismes généraux créant et maintenant des différences interspécifiques d'abondance ou de distribution.

Des applications des résultats de cette thèse en biologie de la conservation ont été ensuite proposées et discutées, notamment (i) pour mieux cerner les profils espèces rares courant actuellement le plus grand risque d'extinction sur le pourtour méditerranéen et proposer des mesures de conservation adaptées à ces profils, et (ii) pour comprendre le fonctionnement biologique des espèces endémiques et proposer des stratégies générales de gestion de leurs populations. Ce travail avait aussi pour but de proposer une méthodologie générale pour étudier les espèces végétales rares dans l'urgence des enjeux actuels de conservation, et ce, en délimitant d'abord des syndromes généraux, puis en étudiant expérimentalement des espèces représentatives de ces syndromes.

#### BIBLIOGRAPHIE

- Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. (1997) *Who is rare? Artefacts and complexities of rarity determination*. The Biology of Rarity: causes and consequences of rare-common differences (ed. by W. E. Kunin & K. J. Gaston), Chapman & Hall, London.
- Debussche, M., Lepart, J. & Dervieux, A. (1999) Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **8**, 3-15.
- Gaston, K. J. (1994) *Rarity*, Chapman and Hall, London.
- Greuter, W. (1991) Botanical diversity, endemism, rarity, and extinction in the Mediterranean area: an analysis based on the published volumes of Med-Checklist. *Botanika Chronika*, **10**, 63-79.
- Lawton, J. H. (1995) *Population dynamics principles*. Extinction rates (ed. by J. H. Lawton & R. M. May), Oxford University Press, Oxford, UK.
- Loret, H. & Barrandon, A. (1886) *Flore de Montpellier ou analyse descriptive des plantes vasculaires de l'Hérault, 2ème Edition*, LXXV, Montpellier.
- Murray, B. R., Thrall, P. H., Gill, A. M. & Nicotra, A. B. (2002) How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral Ecology*, **27**, 291-310.
- Quézel, P. (1985) *Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora*. Plant conservation in the Mediterranean area (ed. by C. Gomez-Campo), pp. 9-24. Geobotany, Dordrecht, The Netherlands.
- Stebbins, G. L. (1980) Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora*, **82**, 77-86.