

STATUT DÉMOGRAPHIQUE ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION
D'UNE ESPÈCE ENDÉMIQUE MENACÉE DE L'ÎLE DE LA RÉUNION :
LOMATOPHYLLUM MACRUM (HAW.) SALM-DYCK (LILIACÉES)

Thierry PAILLER*, Frédéric PICOT**, C. LAVERGNE* & Dominique STRASBERG*

SUMMARY

Knowledge of the demography and of the reproductive biology of endangered plant species is crucial for the establishment of an efficient conservation strategy. The authors show that *Lomatophyllum macrum*, an endangered lily endemic to La Réunion island, is represented by less than 15 populations of extremely reduced size. The analysis of fecundity in natural conditions shows that the fructification rate is no more than 20 %. The breeding system study, performed on 9 cultivated plants in the greenhouse, reveals that the species is partially self-compatible but poorly self-fertile. In the light of these results, the survival of these populations is questioned. Future studies are proposed to improve the basic knowledge of the biology of this species for a long term conservation strategy of its populations in the wild.

RÉSUMÉ

La connaissance du statut démographique et de la biologie reproductive des plantes en voie d'extinction est une étape cruciale, incontournable pour la mise en place de stratégies de conservation des espèces. Les auteurs montrent que *Lomatophyllum macrum* n'est aujourd'hui plus représentée que par quelques populations de taille extrêmement réduite. L'analyse de la fécondité en conditions naturelles montre que le taux de fructification ne dépasse pas 20 %. L'étude du système de reproduction à partir de 9 plantes multipliées en serre met en évidence que l'espèce est partiellement autocompatible mais très faiblement autofertile. Des perspectives d'études sont proposées afin d'enrichir les connaissances de la biologie de cette espèce dans le but d'élaborer un plan de conservation efficace de ses populations dans la nature.

* Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales, Université de La Réunion, 15 avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint Denis Messag. Cedex 9, La Réunion, France.

** Conservatoire Botanique National de Mascarin, Domaine des Colimaçons, 97436 Saint Leu, La Réunion, France.

INTRODUCTION

Face aux pertes potentielles ou réelles de diversité biologique du fait de la déforestation massive à l'échelle de la planète, le souci de protection et de conservation du patrimoine biologique mondial a commencé à émerger il y a quelques années dans les sociétés occidentales (Soulé, 1986).

En France, cette prise de conscience s'est en partie traduite par la création de Conservatoires Botaniques Nationaux dont les objectifs sont d'une part d'acquérir les connaissances de base sur la biologie des espèces menacées et d'autre part de mettre en place des stratégies efficaces de conservation des espèces végétales menacées d'extinction et des écosystèmes dont elles sont une composante (Cahier des charges des Conservatoires Botaniques Nationaux). De tels objectifs peuvent être atteints grâce à la collaboration avec des scientifiques étudiant le fonctionnement biologique de ces espèces et la place qu'elles occupent dans l'écosystème.

A l'île de La Réunion, comme dans de nombreux autres milieux insulaires (Hawaï, Galapagos, Sainte-Hélène...), les communautés végétales et animales ont dramatiquement souffert de l'action anthropique (Vitousek, 1988 ; Loope *et al.*, 1988). L'installation de l'homme depuis trois siècles, a conduit à une perte de diversité biologique du fait de la destruction des habitats et de l'introduction d'organismes envahissants. Les exemples d'extinctions d'espèces les mieux documentés, à La Réunion, concernent les vertébrés terrestres comme la seule espèce de tortue terrestre, plusieurs espèces de perroquets et plusieurs espèces végétales (Mourer-Chauviré & Moutou, 1987 ; Mourer-Chauviré *et al.*, 1994 ; Probst, 1997 ; Dupont *et al.*, 1989 ; IUCN, 1997). En ce qui concerne les écosystèmes naturels, les forêts de basse altitude ont presque entièrement disparu du fait de leur surexploitation et de leur conversion en terres agricoles (Cadet, 1977 ; Doumenge & Renard, 1989).

En dessous de 500 mètres d'altitude, il ne reste plus qu'un pour cent de la superficie occupée initialement par ces forêts naturelles de basse altitude (Strasberg, 1994). Cette faible surface restante est constituée de plusieurs fragments de taille réduite et séparés entre eux par des infrastructures humaines ou par une végétation secondaire constituée de plantes introduites cultivées, naturalisées ou envahissantes. La principale conséquence de la fragmentation de cet habitat est la réduction de la taille des populations inféodées à ces milieux. La baisse des effectifs de ces dernières peut avoir plusieurs conséquences néfastes pour leur maintien. En effet, les générations faisant suite à un phénomène de goulet d'étranglement sont généralement constituées d'individus très apparentés ce qui peut entraîner une baisse de la viabilité des populations par phénomène de dépression de consanguinité. De plus, chez les plantes, la baisse du nombre d'individus d'une population peut la rendre moins compétitive vis-à-vis de l'attraction des pollinisateurs ce qui peut entraîner une baisse de fécondité de la population. Ce dernier aspect peut revêtir une importance cruciale chez les plantes tributaires de pollinisateurs pour se reproduire. Il apparaît donc clairement que la connaissance des modalités de reproduction des individus au sein de petites populations d'espèces menacées constitue une information importante pour leur conservation en milieu naturel.

A La Réunion, sur les 62 espèces végétales menacées et protégées (arrêté ministériel du 08.II.87), 42 sont inféodées aux reliques de végétation indigène de basse altitude. Parmi ces 62 espèces, huit sont des monocotylédones dont sept appartiennent à la famille des Orchidées et une à celle des Liliacées. Dans un

contexte de protection et de conservation de ces espèces patrimoniales, l'Université de La Réunion et le Conservatoire Botanique National de La Réunion développent actuellement un programme d'étude et de sauvegarde d'une de ces espèces protégées endémiques de La Réunion : *Lomatophyllum macrum* (Haw.) Salm-Dyck (Liliacées).

Cet article présente l'étude ayant porté sur le statut démographique et la biologie de la reproduction de *L. macrum* et a pour objectifs :

(1) de déterminer le nombre de populations de cette espèce endémique de La Réunion, ainsi que les effectifs de chacune d'entre elles,

(2) de quantifier la phénologie et la fécondité de l'espèce en conditions naturelles à partir du suivi de huit populations représentatives de la distribution de l'espèce à La Réunion,

(3) de déterminer, en conditions expérimentales, les modalités de la reproduction de *L. macrum*, et notamment de quantifier la production de fruits et de graines en autopolinisation et en allopollinisation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LE SITE D'ÉTUDE

L'archipel des Mascareignes, situé dans le sud-ouest de l'océan Indien, comprend 3 îles : La Réunion, Maurice et Rodrigues. La Réunion (55° 39' E ; 21° 00' S) se situe à environ 800 km à l'est des côtes de Madagascar. L'île, âgée de trois millions d'années, est issue d'un point chaud (MacDougall & Chauman, 1969). Son sommet culmine à 3 069 m au Piton des Neiges. Ce gradient altitudinal élevé, combiné à une topographie complexe, a créé une multitude de conditions écologiques. Cadet (1977) reconnaît principalement sept communautés végétales. Parmi celles-ci, la forêt semi-sèche de basse altitude occupe une bande comprise entre 100 et 1 000 mètres d'altitude sur la côte ouest de l'île, dans le cirque de Mafate et celui de Cilaos. Elle est caractérisée par les conditions climatiques suivantes : la température moyenne annuelle oscille entre 18 °C et 24 °C et la lame d'eau n'excède pas 1 500 mm par an (Cadet, 1977). La composition biologique de cet ensemble comprend environ une centaine d'espèces indigènes dont les plus caractéristiques sont *Mimusops maxima*, *Homalium paniculatum*, *Securinega durrissima* et *Cossignia pinnata* (Cadet, 1977). Parmi les espèces endémiques de ce type de forêt, *Ruizia cordata*, *Croton mauritianus*, *Dombeya populnea* et *Foetidia mauritiana* sont pour leur part extrêmement rares et menacées d'extinction à court terme dans la nature (Dupont *et al.*, 1989). Aujourd'hui, la surface restante de forêt sèche de La Réunion se résume à quelques fragments de végétation de moins de 10 hectares, généralement situés à flanc de falaise, souvent perturbés par les activités humaines et par les incendies auxquels font suite des phénomènes d'invasions par plusieurs espèces exotiques (*Lantana camara*, *Hiptage benghalensis*, *Litsea glutinosa*, *Leucaena leucocephala*, *Furcraea foetida*, *Pteridium aquilinum*...) (Cadet, 1977 ; MacDonald *et al.*, 1991).

DESCRIPTION BOTANIQUE

Le genre *Lomatophyllum* est endémique de la région sud-ouest de l'océan Indien. Neuf espèces sont présentes à Madagascar, deux aux Comores, une aux

Seychelles et quatre aux Mascareignes (Josberd & Renvoizé, 1980 ; Perrier de la Bathie, 1926, 1938 ; Marais & Coode, 1978). Dans ce dernier archipel au moins, toutes les espèces (*L. purpureum* à Maurice, *L. tormentorii* à l'île Ronde et à l'île du Coin de Mire, *L. lomatophylloides* à Rodrigues et *L. macrum* à La Réunion) peuvent être considérées comme rares et menacées (Cadet, 1984).

A La Réunion, *L. macrum* est une plante des fourrés semi-xérophiles, plus particulièrement de leurs formations pionnières (falaises, éboulis) et du sous-bois de certaines de leurs formations arbustives sur crêtes ou fortes pentes, entre 500 et 1 100 mètres d'altitude. C'est une herbacée pérenne à tige ligneuse peu développée, à feuilles grasses, légèrement épineuses sur les bords du limbe, qui peuvent atteindre jusqu'à 60 cm de long en sous-bois. Les inflorescences sont des panicules regroupant généralement une à trois et plus rarement cinq grappes de fleurs dont les boutons floraux d'abord orangés virent au jaune orangé lors de l'anthèse ce qui confère à la plante un caractère ornemental (Dupont *et al.*, 1989). Les fleurs sont hermaphrodites, en forme de tube, inodores et nectarigènes. Légèrement protandres, leur durée de vie est d'environ 36 heures. Les fruits sont des baies globuleuses de 1 cm de diamètre et renferment de 5 à 20 graines sombres et anguleuses. Ces dernières sont libérées par la décomposition du fruit.

NOMBRE ET TAILLE DES POPULATIONS

La détermination du nombre de populations de *L. macrum* et leur localisation a été possible grâce : à la consultation d'ouvrages historiques (Jacob De Corde-moy, 1895) et de l'herbier de La Réunion, aux données de naturalistes de terrain (notamment J. Dupont et J.C. Girard), ainsi qu'aux nombreuses prospections effectuées. La taille de chaque population a été déterminée par comptage du nombre total d'individus présents sur le site, exception faite des plantules. En effet, bien que certaines populations comportent des plantules (DA, GC, VB et IN) et, en raison de leur taille réduite et de la difficulté de prospection de l'ensemble des microsites de chaque population, le nombre des plantules n'a pas pu être précisément déterminé. Nos résultats n'en tiennent donc pas compte.

PHÉNOLOGIE ET FÉCONDITÉ EN POPULATIONS NATURELLES

Dans chacune des populations de *L. macrum* recensée, tous les individus adultes et juvéniles (définis comme étant des individus de plus d'un an mais encore trop jeunes pour pouvoir fleurir) ont été cartographiés précisément afin de permettre un suivi à long terme de la dynamique de ces populations. La floraison et la fructification de ces individus ont été suivies entre les mois de septembre 1997 et d'avril 1998 à raison d'un relevé par mois et par population. A chaque visite, le nombre d'individus en boutons, en fleurs et en fruits a été déterminé. Pour chaque individu ayant fleuri durant la période de l'étude, nous avons quantifié le nombre de fleurs ou de fruits par inflorescence. Ces deux variables nous ont permis de déterminer le pourcentage de fleurs ayant développé des fruits (nombre de fruits par inflorescence / nombre de fleurs par inflorescence \times 100) en conditions naturelles. Sur chaque individu, nous avons ensuite récolté entre 4 et 10 fruits afin de déterminer le nombre de graines développées par fruit. Les graines ainsi récoltées ont fait l'objet de semis afin d'initier une collection *ex situ* de cette espèce.

SYSTÈME D'AUTOCOMPATIBILITÉ ET CROISSANCE DES TUBES POLLINIQUES

L'étude du système d'auto-compatibilité de *L. macrum* a été menée à partir de 9 individus cultivés en pot et issus de la plus grande population connue. Les inflorescences de chaque individu ont été ensachées à l'aide de sacs en nylon de maille mesurant 0,1 mm afin d'éviter la pollution des stigmates par du pollen étranger qui aurait pu être déposé par un éventuel pollinisateur. Trois traitements ont été appliqués sur chaque individu (voir Fig. 2a pour le nombre de fleurs pollinisées par traitement) : (1) les fleurs ont été laissées intactes durant toute leur durée de vie (pollinisation autonome) ; (2) les fleurs ont été émasculées juste avant l'anthèse et pollinisées au stade de réceptivité du stigmate, c'est-à-dire 24 heures après l'anthèse. Le pollen utilisé dans ce deuxième traitement est prélevé sur une fleur (au stade anthèse) de la même inflorescence ; (3) comme pour le traitement précédent, les fleurs émasculées sont pollinisées lorsque le stigmate est pleinement réceptif mais cette fois à l'aide de pollen prélevé sur une fleur ensachée (et toujours au stade anthèse) d'un autre individu de la même population. Chacun des traitements est identifié en déposant, sur le pédicelle floral, une goutte de peinture acrylique correspondant à la couleur du traitement. Pour chaque traitement, le nombre de fruits développés par fleur pollinisée et le nombre de graines produites par fruit ont été déterminés à maturité des fruits (2 mois après pollinisation).

Pour le pourcentage de fruits produits par fleur pollinisée, et pour le nombre de graines produites par fruit, un test non paramétrique de Mann-Whitney a été réalisé pour comparer les traitements 1 et 2 et les traitements 2 et 3 en utilisant le logiciel STATISTIX (Analytical Software, 1998).

Les graines sont ensuite séchées dans une pièce climatisée durant 48 heures puis pesées. Pour un fruit donné, toutes les graines ont été pesées simultanément. Un test statistique de Student a été pratiqué pour comparer le poids des graines en auto- et en allofécondation en utilisant le logiciel STATISTIX (Analytical Software, 1998).

Deux indices permettant de caractériser le système d'autocompatibilité de l'espèce ont été calculés selon les formules proposées par Lloyd & Schoen (1992). Premièrement, l'indice d'autofertilité permet de traduire la capacité des fleurs à s'autoféconder en absence de pollinisateurs. Cet indice correspond au rapport entre le pourcentage de fruits produits par fleur en pollinisation autonome et le pourcentage de fruits produits par fleur en allopollinisation manuelle. Deuxièmement, l'indice d'autocompatibilité correspond au rapport entre le pourcentage de fruits produits par fleur à l'issue de l'autopollinisation manuelle et le pourcentage de fruits produits par fleur en allopollinisation manuelle. Ce second indice permet de mesurer la force du système d'auto-incompatibilité de l'espèce.

Afin de tester l'aptitude des grains d'autopollen et d'allopollen à fertiliser les ovules, nous avons observé la croissance de leurs tubes polliniques. Pour chaque traitement (autopollinisation et allopollinisation), la pollinisation a été effectuée à partir de fleurs émasculées comme décrit précédemment. Les deux traitements sont réalisés au même moment, chacun sur une des deux fleurs émasculées d'une même inflorescence. Un certain temps après pollinisation (1, 3, 6 ou 9 heures), les gynécées sont récoltées et immédiatement fixées dans du FAA jusqu'à leur coloration. A la fin de l'expérience, les gynécées sont individuellement rincées durant 3 heures à l'eau du robinet et ensuite bouillies durant 10 minutes dans une solution de K_3PO_4 , bleu d'aniline (2 %) contenant quelques gouttes de détergent (Jahier *et al.*, 1992). L'observation du site atteint par le tube pollinique est ensuite

réalisée à l'aide d'un microscope équipé d'une lampe à vapeur de mercure et d'un filtre à 356 nm. Dans ces conditions, les tubes polliniques et les taches de callose fluorescent en jaune alors que les tissus du gynécée fluorescent en bleu. Pour chacun des traitements (autopollinisation et allopollinisation) et chacun des temps (1, 3, 6 et 9 h), 3 à 5 stigmates provenant de 5 plantes différentes ont été observés.

RÉSULTATS

NOMBRE, TAILLE ET PHÉNOLOGIE DES POPULATIONS NATURELLES

A La Réunion, l'effectif total observé lors de cette étude est de 193 individus répartis au sein de 14 populations dont les tailles varient de 2 à 74 individus. La figure 1 montre que la moitié des populations comprend moins de 10 individus et qu'une seule d'entre elles possède plus de 50 individus.

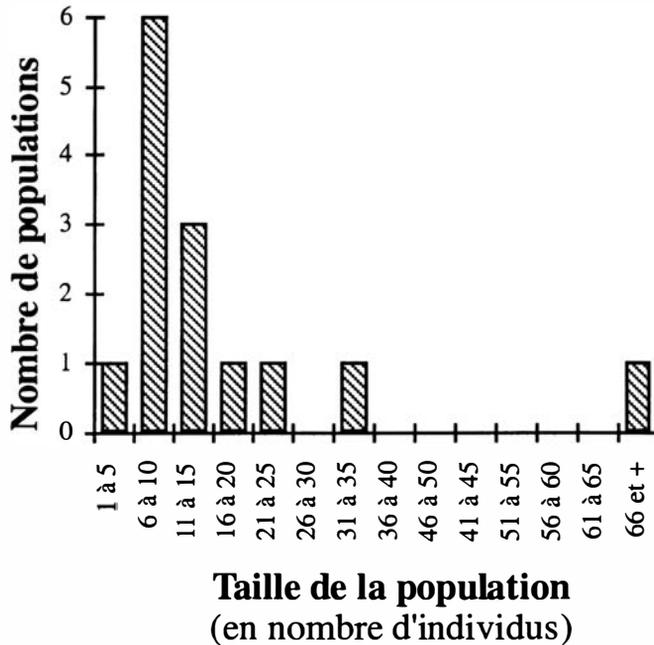


Figure 1. — Distribution des 14 populations de *L. macrum* selon leur taille (en nombre d'individus) à La Réunion.

Les résultats obtenus concernant la floraison de 8 populations naturelles de *L. macrum* durant une période de 6 mois permettent de dégager deux points importants. Premièrement, seule la moitié (51,6 %) des individus adultes a fleuri durant la période de l'étude (Tab. I). Deuxièmement, le nombre moyen d'individus

TABLEAU I

Effectifs et caractéristiques de la phénologie des 8 populations de L. macrum étudiées.

Code de la population	Effectif total	Nombre d'individus adultes (%)	Nombre d'individus ayant fleuri durant l'étude (%)	Nombre maximum d'individus ayant fleuri simultanément (%)
DA	74	42 (56,8)	24 (57,1)	15 (62,5)
GB	17	12 (70,6)	2 (16,6)	2 (50,0)
GC1	27	20 (74,1)	7 (35,0)	5 (71,4)
GC2	8	8 (100)	5 (62,5)	5 (100,0)
GC3	5	5 (100)	2 (40,0)	2 (100,0)
IN	8	7 (87,5)	4 (57,1)	3 (75,0)
VB1	13	9 (69,2)	4 (44,4)	3 (75,0)
VB2	2	2 (100)	2 (100,0)	2 (100,0)
Total	154	105	50	/
moyenne/pop.	19,2	13,1	6,2	4,5

fleurissant simultanément dans une population donnée est de 4,5 (N = 8 populations). Si l'on ne tient pas compte de la plus grande population, un individu donné n'a, en moyenne, que 2 partenaires avec lesquels il est susceptible de se croiser à une date donnée.

FÉCONDITÉ EN POPULATIONS NATURELLES

Dans trois des 8 populations étudiées pour la phénologie et la fécondité, l'inaccessibilité des individus (situés à flanc de falaise) ne nous a pas permis de réaliser les comptages de fleurs et de fruits. Les résultats ne seront donc présentés que pour 5 populations. Les résultats de la fécondité en pollinisation naturelle montrent que le pourcentage de fruits développés par fleur est supérieur à 20 % dans quatre des cinq populations et qu'il n'est que de 5,1 % dans la plus petite population qui ne comprend que 2 individus (Tab. II). Enfin, le nombre de graines produites par fruit en conditions naturelles varie de 3,1 à 7,4 parmi les populations étudiées (Tab. II).

AUTOCOMPATIBILITÉ

Les résultats de l'expérience de pollinisation manuelle montrent que l'espèce est capable de produire des fruits en autofécondation autonome, c'est-à-dire lorsque les fleurs ne sont pas manipulées (Fig. 2a). Néanmoins, les résultats du test de Mann-Whitney effectué montrent que le pourcentage de fruits produits par fleur en autofécondation manuelle (moyenne \pm écart-type : $32,7 \pm 18,2$; N = 9 plantes) est significativement plus élevé ($p < 0,001$) que celui obtenu à l'issue de l'autopollinisation autonome ($2,6 \pm 3,6$; N = 9) (Fig. 2a). Par ailleurs, le pourcentage de fruits produits par fleur en allofécondation manuelle ($62,5 \pm 21,8$; N = 9)

TABLEAU II

Fécondité de 5 populations naturelles de L. macrum.

Code de la population	Nombre d'individus	N fleurs par inflorescence (Moyenne \pm Écart-type)	N fruits produits par fleur (Moyenne \pm Écart-type)	Nombre de graines produites par fruit
DA	9	45,1 \pm 23,4	26,1 \pm 10,1	7,0
GC1	4	71,3 \pm 34,8	22,1 \pm 24,9	5,3
GC2	3	63,5 \pm 36,9	26,7 \pm 24,2	3,1
VB1	3	61,0 \pm 10,1	23,3 \pm 12,7	7,4
VB2	2	55,3 \pm 13,1	5,1 \pm 3,3	4,5
moyenne		59,2 \pm 9,8	20,7 \pm 8,9	5,5 \pm 1,8

est significativement plus élevé ($p < 0,01$) que celui obtenu à l'issue du traitement en autofécondation manuelle ($32,7 \pm 18,2$; $N = 9$) (Tab. III et Fig. 2a).

TABLEAU III

*Comparaison des traitements d'autopollinisation et d'allopollinisation pour la production de fruits, le nombre de graines par fruit et le poids moyen des graines à l'issue de l'expérience de pollinisation contrôlée réalisée à partir de neuf individus de L. macrum. t : valeur du test t de Student, *** : $P < 0,001$; ** : $P < 0,01$; NS : non significatif.*

Caractère mesuré	Auto	Allo	Test	
% de fruits par fleur	32,7 \pm 18,2	62,5 \pm 21,8	Mann-Whitney	**
N graines par fruit	2,7 \pm 2,3	14,7 \pm 6,9	Mann-Whitney	***
Poids des graines (mg)	8,4 \pm 1,3	7,2 \pm 1,5	Student	NS

Du point de vue de la production de graines par fruit, il n'existe pas de différence entre les deux traitements d'autofécondation (Fig. 2b). Par contre, *L. macrum* a produit, lors de cette expérience, significativement plus de graines par fruit en allofécondation manuelle qu'en autofécondation manuelle ($p < 0,001$) (Tab. III et Fig. 2b).

En ce qui concerne le poids des graines, le test de Student n'a pas révélé de différence entre les graines issues d'autofécondation et celles issues d'allofécondation (Tab. III).

Enfin, l'indice d'autofertilité, mesuré lors de cette expérience, est très faible (0,04) et l'indice d'autocompatibilité est de 0,52. A la lumière de ces résultats, nous pouvons dire que *L. macrum* est une espèce très faiblement autofertile et partiellement autocompatible.

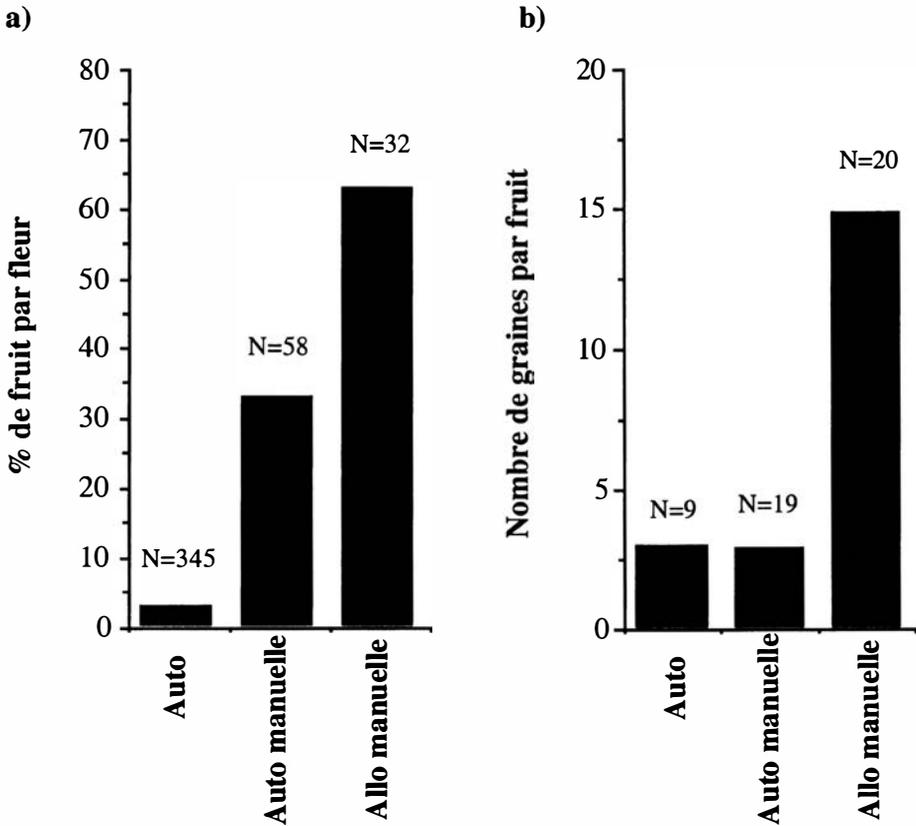


Figure 2. — Résultats de l'expérience de pollinisation contrôlée réalisée à partir de neuf individus de *L. macrum*.

a) Pourcentage de fruits produits par fleur selon les traitements de pollinisation effectués : auto pollinisation autonome (auto), autopollinisation manuelle (auto manuelle), allopollinisation manuelle (allo manuelle). Au dessus de chaque barre, N représente le nombre de fleurs pollinisées. Neuf plantes ont été utilisées pour chaque traitement.

b) Nombre de graines produites par fruit selon les traitements de pollinisation effectués : auto pollinisation autonome (auto) autopollinisation manuelle (auto manuelle), allopollinisation manuelle (allo manuelle). Au dessus de chaque barre, N représente le nombre de fruits comptés. Neuf plantes ont été utilisées pour chaque traitement.

CROISSANCE DES TUBES POLLINIQUES

Pour ce qui est de la vitesse de croissance des tubes polliniques, les résultats obtenus ne montrent pas de différence entre les traitements (autofécondation et allofécondation) quel que soit le temps considéré. En effet, trois heures après le dépôt de pollen sur le stigmate réceptif, les tubes polliniques ont parcouru environ un quart de la longueur du style. La base du style est atteinte entre 3 et 6 heures après la pollinisation et l'entrée du tube pollinique dans le tissu ovulaire a lieu, quel que soit le traitement considéré, entre 6 et 9 heures après pollinisation (Fig. 3).

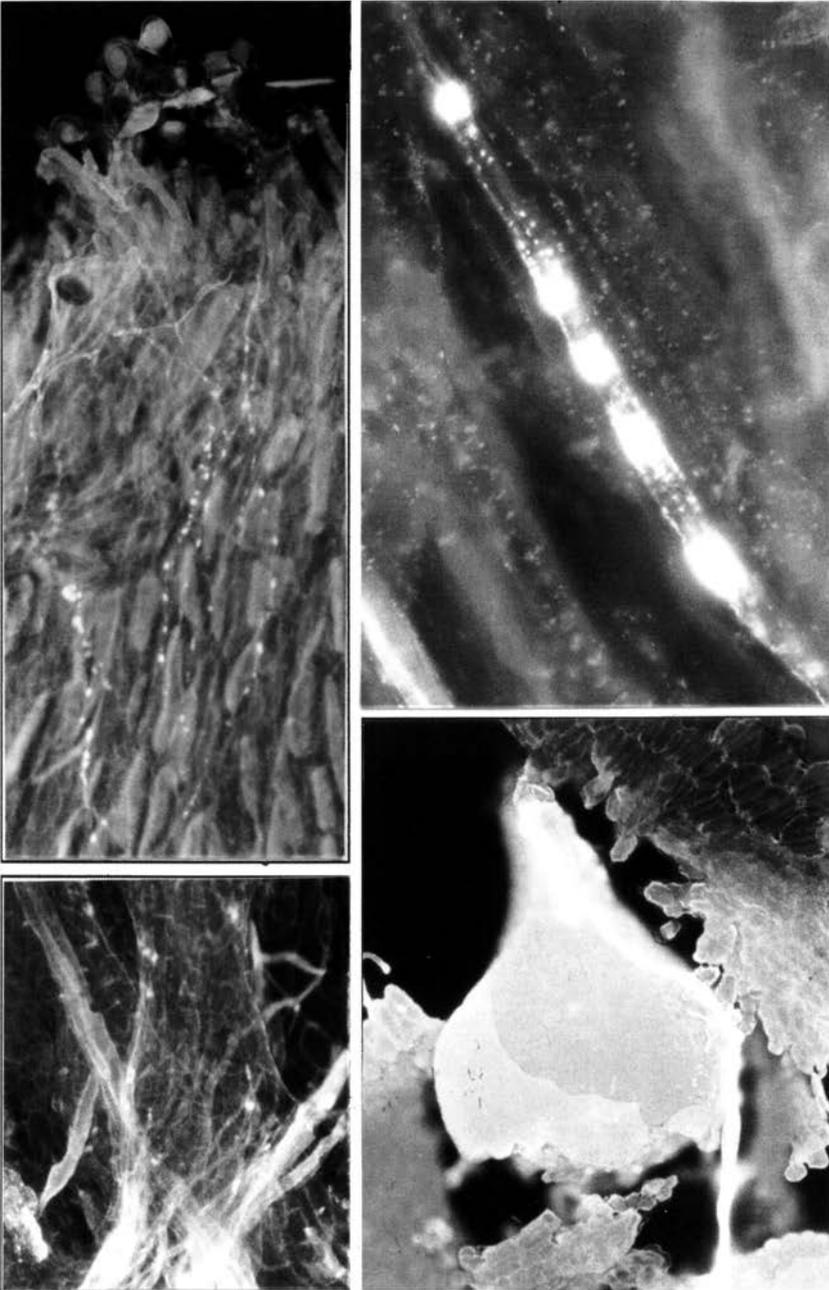


Figure 3. — Photographie en haut à gauche : germination des grains d'autopollen et début de croissance du tube pollinique dans le quart supérieur du style ($t = 3h$). Photographie en haut à droite : bouchons de callose d'un tube pollinique après avoir parcouru la moitié de la longueur du style. Photographie en bas à gauche : tubes polliniques d'autopollen atteignant la base du style ($t = 6h$). Photographie en bas à droite : entrée du tube pollinique dans le tissu ovulaire.

DISCUSSION

STATUT DÉMOGRAPHIQUE

Les résultats obtenus ont permis de montrer que *L. macrum* est représentée, à La Réunion, sous forme de plusieurs populations mais de faible effectif. En effet, 13 des 14 populations connues à l'heure actuelle possèdent moins de 50 individus (Fig. 1). L'effectif total de l'ensemble de ces 14 populations n'est que de 105 individus adultes (Tab. I). Par ailleurs, des informations obtenues auprès de botanistes de terrain nous permettent d'affirmer que certaines populations ont disparu depuis ces dix dernières années. Les causes de ces disparitions sont dues aux actions combinées du braconnage par les collectionneurs et de l'envahissement des sites par des espèces exotiques. Pour ces raisons et selon les catégories de l'IUCN pour les Listes Rouges, *L. macrum* apparaît comme une espèce menacée d'extinction à court terme (EN).

La taille réduite des populations de cette espèce peut avoir différentes conséquences sur leur survie. Dans les petites populations, les changements de fréquences alléliques au cours des générations, dus au simple fait du hasard de la reproduction des individus, peuvent entraîner la perte de certains allèles. Ce phénomène de dérive génétique peut diminuer les potentialités de maintien de la population dans son milieu (Soulé, 1986 ; Primack, 1995). De plus, lorsqu'une population ne comprend que peu d'individus, leur apparentement peut augmenter rapidement avec le nombre de générations (Lande & Schemske, 1985 ; Oostermeijer *et al.*, 1994) ce qui peut entraîner une baisse de la valeur sélective moyenne de la population par un phénomène de dépression de consanguinité.

SYSTÈME DE REPRODUCTION

Premièrement, les résultats obtenus lors de l'expérience de pollinisation manuelle ont montré que l'espèce est capable de se reproduire en autofécondation puisque 32,7 % des fleurs produisent des fruits en autopolinisation. L'indice d'autocompatibilité possède une valeur moyenne de 0,52 (32,7/62,5). D'après ce résultat, l'espèce apparaît comme étant partiellement autocompatible. Néanmoins, nous avons vu que la croissance des tubes polliniques était la même en autopolinisation et en allopollinisation. Ceci suggère que la plante pourrait être autocompatible. Dans ce cas, la faible proportion de fruits produite en autopolinisation (relativement à l'allopollinisation) serait due à un phénomène de dépression de consanguinité interrompant le développement de l'embryon précocement. Le coefficient de dépression de consanguinité serait alors de 0,48 ($\delta = 1 - (32,7/62,5)$).

Deuxièmement, pour déterminer si *L. macrum* est capable de se reproduire sans l'aide de pollinisateurs, un test d'autofertilité a été pratiqué. Les résultats de ce test montrent que l'espèce ne produit qu'un faible pourcentage de fruits (2,6 %) lorsque le dépôt d'autopollen a lieu spontanément. Ceci se traduit par une valeur très faible de l'indice d'autofertilité (0,04) et montre clairement que l'espèce n'est quasiment pas autofertile. Pour se reproduire, même en autofécondation, l'espèce doit donc avoir recours aux services de pollinisateurs.

Troisièmement, les résultats obtenus montrent que la production de fruits est significativement plus élevée en allofécondation qu'en autofécondation (62,5 % vs 32,7 %). Ceci est également vrai en ce qui concerne la production de graines par fruit (respectivement 14,7 et 2,7 graines par fruit en allofécondation et en autofécondation). L'espèce se reproduit donc mieux en allofécondation qu'en autofécondation. Ce résultat permet de souligner l'importance du rôle des pollinisateurs pour assurer les transferts de pollen entre plantes différentes et par voie de conséquence un bon succès reproducteur des individus de la population. Néanmoins, la présence de pollinisateurs n'est pas suffisante pour assurer à la population une fécondité élevée. En effet, un nombre important de partenaires disponibles pour la reproduction représente aussi une condition nécessaire à un taux élevé d'allofécondation et donc à une bonne fécondité des populations *in situ*. Certains travaux ont en effet mis en évidence une baisse des taux de visite des fleurs par les pollinisateurs au sein de petites populations (Schmitt, 1983). De plus, l'étude de Raijman *et al.* (1994) a montré qu'il existait une corrélation positive entre la taille de la population et le taux d'allogamie des populations de *Gentiana pneumonanthe*. Dans ce contexte, il apparaît que les mesures de conservation *in situ* de cette espèce doivent favoriser une augmentation des effectifs des populations en conditions naturelles ainsi que la présence, dans le site, de la faune pollinisatrice associée à *L. macrum*.

PERSPECTIVES D'ÉTUDES

Cette étude du statut démographique et de la biologie de la reproduction de *L. macrum* permet d'orienter les études à venir et vise à fournir des réponses importantes pour la mise en place d'un plan de sauvegarde *in situ* de cette espèce.

En effet, le faible effectif des populations laisse supposer :

(1) un fort taux d'apparementement entre les individus d'une même population. Il semble donc important de déterminer s'il existe des phénomènes de dépression de consanguinité au sein des différentes populations, par exemple en réalisant des croisements en allopollinisation intrapopulation et en allopollinisation interpopulation et de quantifier les performances respectives des descendants et ce aux différentes étapes de leur cycle de vie (germination, taux de croissance, survie, floraison, fécondité...);

(2) une forte action de la dérive génétique et une baisse de la diversité génétique au sein des petites populations. Il paraît donc important d'analyser la diversité génétique des populations de *L. macrum* ainsi que la structuration génétique des populations de cette espèce. Cette connaissance permettra d'orienter les actions de protection *in situ* des populations. De plus ce type d'étude permettrait aussi de disposer de renseignements sur le régime de reproduction de l'espèce.

Pour conclure, les études futures devront donc s'attacher à déterminer (1) s'il existe de la dépression de consanguinité au sein des populations de *L. macrum* et (2) quelle y est la diversité génétique.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier J.D. Thompson et S. Maurice pour leurs remarques constructives sur des versions antérieures du manuscrit ainsi que J. Dupont et J.C. Girard pour les informations concernant la localisation de certaines populations. Ce travail a reçu le soutien financier du laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales de l'Université de La Réunion, du Conservatoire Botanique de Mascarin et du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement.

RÉFÉRENCES

- ANALYTICAL SOFTWARE Co (1998). — STATISTIX Professional Edition software system for Windows 3. La Jolla. CA.
- CADET, T. (1977). — *La végétation de l'île de La Réunion : étude phytoécologique et phytosociologique*. Thèse de Doctorat d'état, Université Aix Marseille III. France.
- CADET, T. (1984). — *Plantes rares ou remarquables des Mascareignes*. Agence de Coopération Culturelle et Technique, Paris.
- DOUMENGE, C. & RENARD, Y. (1989). — *La Conservation des Ecosystèmes forestiers de l'île de la Réunion*. International Union for Conservation of Nature and Natural resources. Gland, Switzerland, and Cambridge, England, UK.
- DUPONT, J., GIRARD J.C. & GUINET, M. (1989). — *Flore en détresse : le livre rouge des plantes indigènes menacées à La Réunion*. N.I.D, Saint-Denis.
- IUCN (1997). — *Red list of Threatened Plants*. Malher S. K. Ed. World Conservation Monitoring Center.
- JACOB DE CORDEMOY, E. (1895). — *Flore de l'île de La Réunion*. Klincksiek Ed., Paris.
- JAHIER, J., CHÈVRE, A.M., DELOURME, R., EBER, F. & TANGUY, A.M. (1992). — *Techniques de cytogénétique végétale*. INRA Ed. Paris.
- JOSBERD, F.R. & RENVOIZÉ, F.A. (1980). — *The Flora of Aldabra and neighbouring island*. Kew Bulletin. Additional series VII.
- LANDE, R. & SCHEMSKE, D.W. (1985). — The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 39 : 24-40.
- LLOYD, D.G. & SCHOEN, D.J. (1992). — Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional aspects. *International Journal of Plant Sciences*, 153 : 358-369.
- LOOPE, L.L., HAMANN, O. & STONE, C.P. (1988). — Comparative conservation biology of oceanic archipelagos, Hawaii and Galapagos. *BioScience*, 38 : 272-282.
- MACDONALD, I.A.W., THÉBAUD, C., STRAHM, W.A. & STRASBERG, D. (1991). — Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environmental Conservation*, 18 : 51- 61.
- MACDOUGALL, I. & CHAUMAN, F.H. (1969). — Isotopic dating and geomagnetic polarity studies on volcanic rocks from Mauritius, Indian Ocean. *Geol. Soc. A. Bull.*, 80 : 1419-1442.
- MARAIS, W. & COODE, M.J.E. (1978). — *Liliacées, Flore des Mascareignes*. The Sugar Industry Research Institute, Mauritius ; Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris ; The Royal Botanic Gardens, Kew.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. & MOUTOU, F. (1987). — Découverte d'une forme récemment éteinte d'Ibis endémique insulaire de La Réunion : *Borbonibis latipes* nov. gen. nov. sp. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 305 : 419-423.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., BOUR, R., MOUTOU, F. & RIBES, S. (1994). — *Mascarenotus* nov. gen. (Aves Strigiformes), genre endémique éteint des Mascareignes et *M. grucheti* nov. sp., espèce éteinte de La Réunion. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 318 : 1699-1706.
- OOSTERMEIJER, J.G.B., EIJCK, M.W.V. & NIJS, J.C.M.D. (1994). — Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia*, 97 : 289-296.
- PERRIER DE LA BATHIE, H. (1926). — Les *Lomatophyllum* et *Aloe* de Madagascar. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie*, 1 (1) : 3-59.
- PERRIER DE LA BATHIE, H. (1938). — Liliacées. Pp. 76-96, in : *Flore de Madagascar* 40. Imprimerie officielle, Tananarive.
- PRIMACK, R.B. (1995). — *A primer of conservation biology*. Sinauer associates Inc. Sunderland, Massachusetts U.S.A.
- PROBST, J.M. (1997). — *Animaux de La Réunion*. Azalées Editions, Sainte Marie, France.

- RAIJMANN, L.E., VAN LEEUWEN, N.C., KERSTEN, R., OOSTERMEIJER, J.G.B., DEN NIJS, H.C.M. & MENKEN, S.B.J. (1994). — Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology*, 8 : 1014-1026.
- SCHMITT, J. (1983). — Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio*. *Oecologia*, 60 : 97-102.
- SOULÉ, M. (1986). — *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, Mass. U.S.A.
- STRASBERG, D. (1994). — *Dynamique des forêts tropicales de l'île de La Réunion, processus d'invasions et de régénération sur les coulées volcaniques*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, France.
- VITOUSEK, P.M. (1988). — Diversity and biological invasions of oceanic islands. Pp. 181-189, in : E.O. Wilson (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.