

Photo : FNRL



STRATÉGIES DE REPRODUCTION ET DE DISPERSION DES GRAINES

CHEZ LES ESPÈCES MESSICOLES :

Implications pour leur conservation dans le Parc naturel régional du Luberon

Aurélia BARROIT, Eric GERBAUD, Laurence AFFRE & Virginie RAQUET *

INTRODUCTION

Sous l'influence de contraintes productivistes, l'agriculture intensive entraîne, depuis les années 60, la régression des espèces adventices qui se développent accidentellement dans les cultures (Aymonin, 1973a et b; Braun-Blanquet, 1970; Guillerm, 1991). Parmi celles-ci, les espèces messicoles, plantes herbacées généralement annuelles associées aux céréales cultivées, font l'objet d'un constat de raréfaction à l'échelle nationale voire internationale (Jauzein, 1995; Olivereau, 1996; Filosa, 1997; Gasquez, 1997; Maillet & Godron, 1997). Cette raréfaction résulte essentiellement de multiples changements dans les pratiques agricoles (tri industriel des graines, emploi important d'herbicides, usage en grande quantité d'engrais azotés et d'amendements, utilisation réduite des jachères, sélection génétique des céréales, etc.).

Face à la régression des espèces messicoles, le Parc naturel régional du Luberon a mis en place, depuis 1997, une opération locale agri-environnementale « Protection des agro-écosystèmes des messicoles » (1997-2001) avec la collaboration des agriculteurs volontaires et du GDA Élevage de Vaucluse. Cette mesure agri-environnementale, constituant la première tentative de conservation des espèces messicoles en France, permet d'intégrer directement les agriculteurs en tant que gestionnaires à travers un cahier des charges précis favorisant un retour à des pratiques culturales moins intensives (Hill, 1999). Selon ces contrats agri-

environnementaux, il a été mis en place :

(i) des parcelles dites « en contrat », semées en céréales de manière dense, sans désherbage, avec une fertilisation inférieure à 120 unités d'azote;

(ii) des parcelles dites « en plein », semées en céréales avec une densité diminuée de 30 à 50 %, sans désherbage ni fertilisation.

Depuis 1997, un suivi des parcelles sous contrat agri-environnemental, à l'échelle des communautés végétales, a permis d'analyser l'impact de l'opération locale sur la diversité de la flore messicole au travers d'enquêtes agronomiques et d'inventaires floristiques dans les parcelles concernées (Mahieu, 1997; Dutoit *et al.*, 1999; Gerbaud *et al.*, 1999; Hill, 1999). Cependant, l'étude de la variation des traits d'histoire de vie des espèces messicoles peut permettre de mieux comprendre les causes de leur régression face à l'intensification des pratiques agricoles.

La présente étude se veut alors complémentaire en adoptant une approche à l'échelle des populations végétales afin d'analyser la dynamique des populations de trois espèces messicoles et, en particulier, la direction et l'intensité des flux de gènes (pollen et graines) au sein et entre les parcelles agricoles « en contrat » et « en plein ». Dans ce contexte, les stratégies de reproduction et de dispersion des graines représentent un facteur d'autant plus important dans l'étude des flux de gènes qu'elles conditionnent le mode de transmission des

* Université d'Aix-Marseille, Faculté St-Jérôme, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (UMR-CNRS 6116), case 461, 13397 Marseille CEDEX 20. Courrier électronique : laurence.affre@botmed.u-3mrs.fr

gènes dans le temps et l'espace (Harper, 1977). L'étude des flux de gènes, au travers des stratégies de reproduction et de dispersion des graines, dans et entre les différentes parcelles permettra, notamment, de savoir :

(i) si les parcelles « en plein » peuvent constituer des populations « sources » pour les parcelles « en contrat » considérées alors comme des populations « puits » ;

(ii) et, ainsi, si les parcelles « en plein » peuvent jouer un rôle très important dans la conservation des espèces messicoles.

L'objectif de ces travaux consiste à étudier, chez trois espèces messicoles présentant des distributions géographiques contrastées :

(i) la variation des systèmes de reproduction,

(ii) la variation d'un certain nombre de caractères floraux étroitement liés au système de reproduction,

(iii) la guildes et le comportement des pollinisateurs,

(iv) les stratégies de dispersion des graines, au sein et entre les parcelles agricoles « en contrat » et « en plein ».

L'étude de ces paramètres biologiques permettra de proposer des stratégies efficaces de conservation des espèces messicoles au sein du Parc naturel régional du Luberon.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

a. Sites et espèces

Au sein du Parc naturel régional du Luberon, l'étude des flux de gènes a été réalisée chez trois espèces messicoles annuelles réparties dans trois sites agricoles (fig. 1) faisant l'objet d'une contractualisation dans le cadre de l'opération locale agri-environnementale.

• À Mérindol (site 1 ; fig. 1), *Garidella nigellastrum* L. (*Ranunculaceae*) a été étudiée au sein d'une seule parcelle agricole « en plein » cultivée en un mélange d'orge et d'avoine. Cette espèce, considérée comme très rare (Jauzein, 1995), est protégée au niveau national, le site de Mérindol représentant la dernière station régulièrement observée en France. Les fleurs sont composées d'une corolle à 5 pétales en forme de tube formant un nectaire poilu à la base et terminé par 2 lèvres dont l'extérieure, violacée ou rose, est profondément divisée en 2 parties (fig. 2). Les fruits sont constitués de

deux à trois capsules renflées et soudées, s'ouvrant, à maturité, par une fente longitudinale.

• À La Bastidonne (site 2 ; fig. 1), *Roemeria hybrida* (L.) D.C. (*Papaveraceae*) a été étudiée au sein d'une parcelle « en plein » juxtaposée à une parcelle « en contrat », toutes deux cultivées en blé dur. Cette espèce est considérée comme très rare (Jauzein, 1995). Les fleurs sont composées d'une corolle à 4 pétales violets et fragiles (fig. 3). Les fruits correspondent à des siliques étroites et très allongées, s'ouvrant, à maturité, par une fente longitudinale.

• À Lagarde d'Apt (site 3 ; fig. 1), *Legousia speculum-veneris* L. (*Campanulaceae*) a été étudiée au sein de trois parcelles agricoles, c'est-à-dire une parcelle « en plein » juxtaposée à une parcelle « en contrat 1 », toutes deux cultivées en triticale et éloignées de plus de 400 mètres d'une deuxième parcelle « en contrat 2 » cultivée en orge. Cette espèce est considérée comme plus commune selon Jauzein (1995). Les multiples fleurs, disposées en des sortes de corymbes étalés, sont composées d'une corolle à 5 pétales violets avec une base blanche (fig. 4). Les fruits s'ouvrent, à maturité, par leur sommet par des trous de 1 à 2 mm.

b. Systèmes de reproduction

Afin de déterminer les modalités de reproduction des trois espèces messicoles, un échantillon de 15 à 25 individus par espèce a été sélectionné, aléatoirement, au sein de chaque parcelle « en contrat » et « en plein ». Chaque individu a été ensuite soumis aux quatre traitements de pollinisations contrôlées suivants :

(i) un premier bouton floral (fig. 5.a) n'a subi aucune manipulation afin d'analyser la production de graines en conditions naturelles (Traitement 1 : Libre pollinisation) ;

(ii) un deuxième bouton floral (fig. 5.b) a été ensaché puis n'a subi aucune manipulation afin de tester l'auto-fertilité des individus, c'est-à-dire leur capacité à produire des graines en l'absence d'agents pollinisateurs (Traitement 2 : Autogamie spontanée) ;

(iii) un troisième bouton floral (fig. 5.c) a été ensaché et, dès l'ouverture de la fleur, le stigmate réceptif a été saturé manuellement avec de l'auto-pollen (grains de pollen issus de la même fleur) afin de tester l'auto-

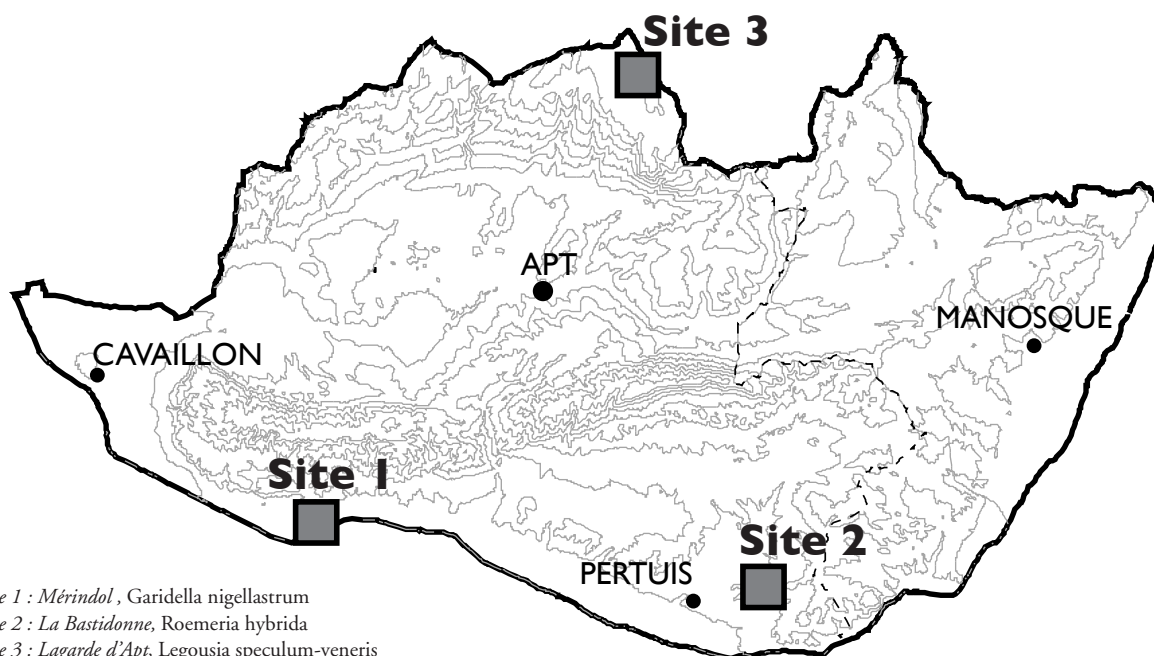


Fig. 1 : Localisation des sites d'étude.



Fig. 2 : *Garidella nigellastrum*.



Fig. 3 : *Roemeria hybrida*.



Fig. 4 : *Legousia speculum-veneris*.

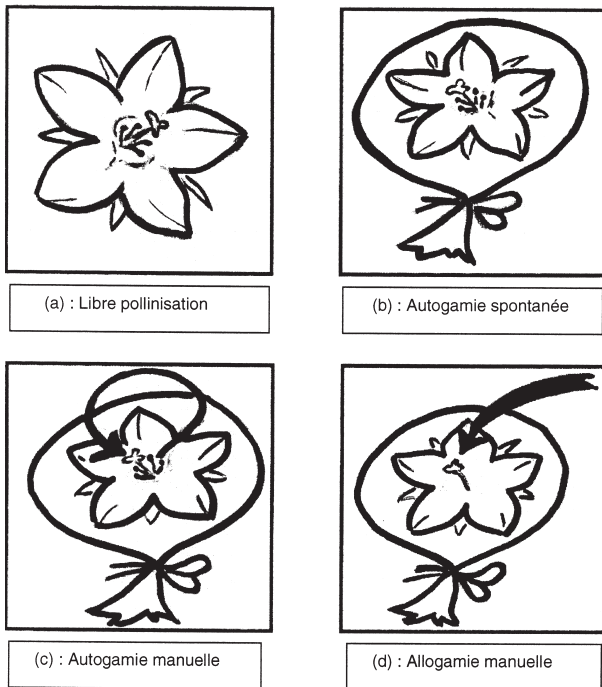


Fig. 5 : différents traitements de pollinisation

compatibilité des individus, c'est-à-dire leur capacité à produire des graines en auto-fécondation (Traitement 3 : Autogamie manuelle);

(iv) un quatrième bouton floral (fig. 5.d) a subi le sectionnement, à la base, de toutes les étamines puis a été ensaché et, dès l'ouverture de la fleur, le stigmate réceptif a été saturé manuellement avec de l'allo-pollen (grains de pollen issus de la fleur d'un individu différent) afin de tester la capacité des individus à produire des graines en allo-fécondation (Traitement 4 : Allogamie manuelle).

L'ensachement des fleurs a été réalisé en utilisant un voile de mailles 0,5mm x 0,5mm ce qui permet d'éviter la visite des agents pollinisateurs sans pour autant exclure le vent et la lumière. En raison d'un trop faible nombre de boutons floraux par individu (≤ 3), seuls les trois premiers traitements ont été réalisés chez *Roemeria hybrida*.

Pour chaque espèce et chaque traitement de pollinisation, il a été ensuite quantifié les pourcentages de

fruits initiés et matures ainsi que la production et la biomasse des graines viables (respectivement, le nombre total de graines viables par fruit et le poids moyen (en mg) d'une graine viable). Deux indices d'auto-fertilité et d'auto-compatibilité (Lloyd & Schoen, 1992) ont été alors calculés pour *Garidella nigellastrum* et *Legousia speculum-veneris* afin de préciser leur système de reproduction :

* L'indice d'auto-fertilité, qui traduit la capacité des individus à produire des graines en l'absence d'agents pollinisateurs, a été calculé selon le rapport de la performance en autogamie spontanée à la performance en allogamie manuelle;

* L'indice d'auto-compatibilité, qui traduit la capacité des individus à produire des graines en auto-fécondation, a été calculé selon le rapport de la performance en autogamie manuelle à la performance en allogamie manuelle.

Les performances, utilisées dans le calcul des deux indices reproducteurs ci-dessus, correspondent aux pourcentages de fruits initiés et matures. Pour ces deux indices, des valeurs proches de 1 représentent une auto-fertilité et une auto-compatibilité respectivement très élevées, et inversement si ces valeurs sont proches de 0.

Des analyses de variance ont été finalement effectuées pour la production et la biomasse des graines afin d'analyser les différences entre les parcelles agricoles et les traitements de pollinisation chez *Roemeria hybrida* et *Legousia speculum-veneris* et, seulement, entre les traitements de pollinisation chez *Garidella nigellastrum*. En présence de différences significatives, un test de Scheffé¹ a été réalisé afin de comparer les parcelles agricoles et les traitements de pollinisation deux à deux.

c. Variation des caractères floraux

Pour chacune des trois espèces, un autre échantillon de 20 individus a été sélectionné, aléatoirement, au sein de chaque parcelle « en contrat » et « en plein ». La durée de floraison (en jours) a été d'abord quantifiée pour chacun des individus. Un bouton floral et une fleur mature ont été ensuite échantillonnés par individu. Les caractères floraux suivants ont été alors analysés :

1. Traitement statistique de comparaison des moyennes deux à deux (libre pollinisation / autogamie spontanée ; libre pollinisation / autogamie manuelle ; libre pollinisation / allogamie manuelle ; autogamie spontanée / autogamie manuelle ; etc.)

(i) le ratio Pollen/Ovule calculé selon le rapport du nombre de grains de pollen par bouton floral au nombre d'ovules par bouton floral,

(ii) la (ou les deux) séparation spatiale entre le stigmate et les anthères (en mm) des fleurs matures.

Finalement, des analyses de variance ont été successivement réalisées

(i) pour la durée de floraison afin de quantifier les différences entre les trois espèces messicoles et les parcelles agricoles,

(ii) pour le ratio P/O et la séparation spatiale stigmate-anthères afin de quantifier les différences entre les parcelles agricoles chez *Roemeria hybrida* et *Legousia speculum-veneris* et entre la lisière et le centre de la parcelle « en plein » chez *Garidella nigellastrum*. En présence de différences significatives, un test de Scheffé a été réalisé afin de comparer les parcelles agricoles deux à deux.

d. Guilde et comportement des agents pollinisateurs

Dans les trois sites agricoles, des observations d'agents pollinisateurs ont été réalisées, dans la journée, entre 9 h et 17 h, selon des périodes d'observation successives de 15 minutes. Les agents pollinisateurs ont été récoltés et conservés afin de les déterminer. Pour chacune des trois espèces, un taux de visite des fleurs par heure a été ensuite calculé selon le rapport du nombre de fleurs visitées au nombre de fleurs observées par heure.

Chez *Roemeria hybrida* et *Garidella nigellastrum*, des poudres fluorescentes, de différentes couleurs, ont été déposées sur les organes reproducteurs des fleurs de 50 à 100 individus au sein de chaque parcelle agricole. La dispersion des poudres fluorescentes a été ensuite visualisée, de nuit, 36 à 48 heures plus tard, en utilisant une lampe UV (366 nm) afin de déterminer, au sein et entre les parcelles agricoles, la direction et les distances maximales du transport des grains de pollen par les agents pollinisateurs.

e. Modalités de dispersion des graines

Les modalités de dispersion des graines ont été analysées, après les moissons, uniquement chez *Roemeria hybrida* et *Garidella nigellastrum*. Dix séries de quatre boîtes de Pétri ont alors été mises en place, aléatoire-

ment, au sein de chaque parcelle « en contrat » et « en plein ». Vingt graines de *Roemeria hybrida* et cinq graines de *Garidella nigellastrum* ont été respectivement déposées dans chaque récipient. Les quatre boîtes de Pétri de chaque série ont été ensuite allouées aux quatre traitements de dispersion suivants :

(i) une (diamètre 14 cm) a été déposée sur le sol (Traitement 1 : Accessible à la fois aux fourmis et aux micro-mammifères) ;

(ii) une (diamètre 14 cm) a été déposée sur le sol et surmontée d'une cage de mailles 5 mm x 5 mm (Traitement 2 : Accessible uniquement aux fourmis) ;

(iii) une (diamètre 4 cm) a été collée sur un billot de bois (hauteur 2 cm) au centre d'une autre (diamètre 14 cm) enduite de glu (marque « Tanglefoot ») (Traitement 3 : Accessible uniquement aux micro-mammifères) ;

(iv) une (diamètre 4 cm) a été collée sur un billot de bois (hauteur 2 cm) au centre d'une autre (diamètre 14 cm), engluée, le tout surmonté d'une cage de mailles 0,5 mm x 0,5 mm (Traitement 4 : Inaccessible à la fois aux fourmis et aux micro-mammifères).

Le nombre de graines restantes dans chaque boîte de Pétri a été ensuite recensé durant 3 jours toutes les 12 heures (jour/nuit) ; les graines prélevées étant alors remplacées dans chaque boîte après chaque recensement.

Finalement, des analyses de variance ont été successivement effectuées pour le nombre de graines restantes afin de quantifier les différences entre les parcelles agricoles, les traitements de dispersion et les périodes jour/nuit chez *Roemeria hybrida* et entre les traitements de dispersion et les périodes jour/nuit chez *Garidella nigellastrum*. En présence de différences significatives, un test de Scheffé a été réalisé afin de comparer les traitements de dispersion deux à deux.

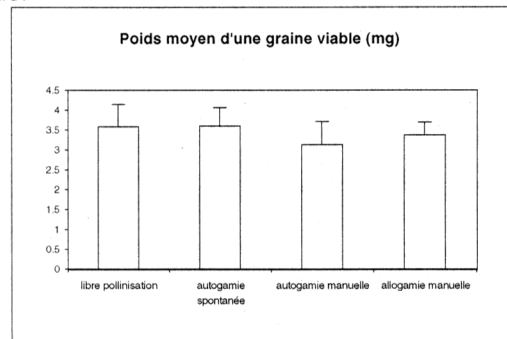
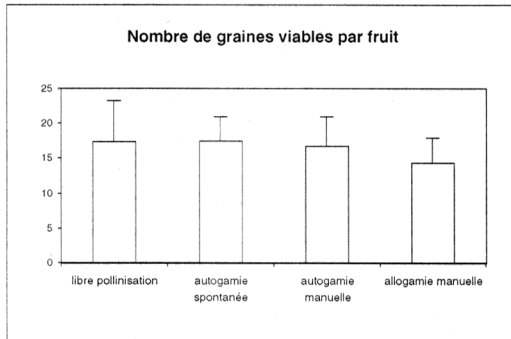
RÉSULTATS

a. Systèmes de reproduction

Garidella nigellastrum présente une performance maximale en autogamie spontanée (indice d'auto-fertilité = 1,11) et en autogamie manuelle (indice d'auto-compatibilité = 1,21). Inversement, *Legousia speculum-veneris* présente une capacité nulle à s'autoféconder spontanément en l'absence de pollinisateurs (indice

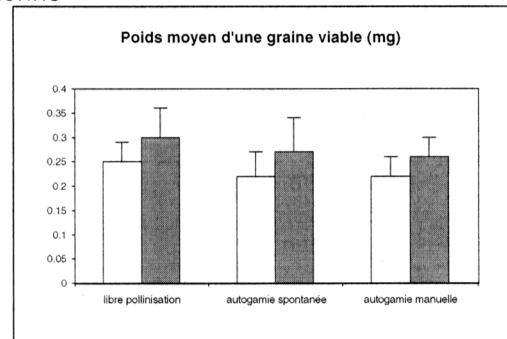
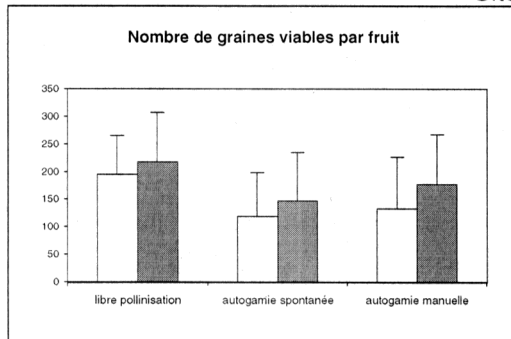
Garidella nigellastrum

Site 1 : Mérindol



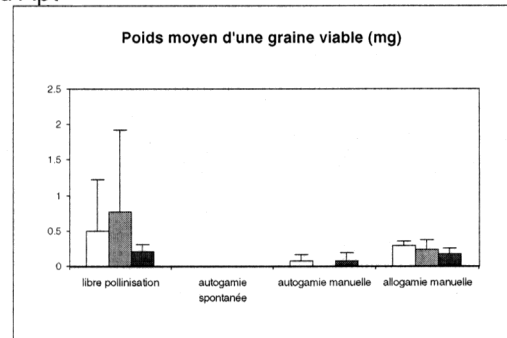
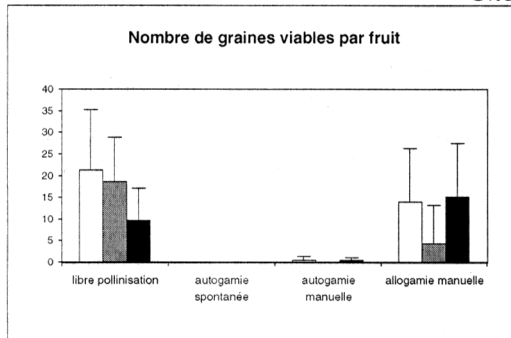
Roemeria hybrida

Site 2 : La Bastidonne



Legosia speculum-veneris

Site 3 : Lagarde d'Apt



- Parcelle "en plein" - Lisière chez *Garidella nigellastrum*
- Parcelle "en contrat 1" - Centre chez *Garidella nigellastrum*
- Parcelle "en contrat 2"

Fig. 6 : moyenne (écart-type) du nombre total de graines viables par fruit et du poids moyen d'une graine viable (mg) pour chaque traitement de pollinisation et chaque parcelle agricole chez les 3 espèces étudiées.

d'auto-fertilité = 0 pour les trois parcelles agricoles) et une capacité faible à nulle en autogamie manuelle (indice d'auto-compatibilité = 0,15 pour la parcelle « en plein », 0 pour la parcelle « en contrat 1 », 0,33 pour la parcelle « en contrat 2 »).

Les moyennes (\pm écarts-types) du nombre total de graines viables par fruit et du poids moyen d'une graine viable (en mg) pour chaque parcelle agricole et chaque traitement de pollinisation sont reportées sur la figure 6 pour les trois espèces étudiées.

Les résultats des analyses de variance montrent, chez *Garidella nigellastrum*, des différences significatives uniquement entre les différents traitements de pollinisation et seulement pour la biomasse des graines viables ($F = 5,09$, $ddl = 3$, $p < 0,01$). Le test de Scheffé révèle alors que la biomasse des graines viables est significativement ($p < 0,05$) supérieure pour le traitement « Autogamie spontanée » par rapport au traitement « Autogamie manuelle ».

Chez *Roemeria hybrida*, la production et la biomasse des graines viables varient de manière significative ($F = 13,00$, $ddl = 2$, $p < 0,001$ et $F = 13,63$, $ddl = 2$, $p < 0,001$, respectivement) seulement entre les différents traitements de pollinisation. Le test de Scheffé révèle alors que la production et la biomasse des graines viables sont significativement ($p < 0,01$) plus importants pour le traitement « Libre pollinisation » par rapport au traitement « Autogamie spontanée ».

Seule la production de graines viables varie de manière significative entre les parcelles agricoles ($F = 7,24$, $ddl = 2$, $p < 0,01$) et les traitements de pollinisation ($F = 55,87$, $ddl = 3$, $p < 0,001$) chez *Legousia speculum-veneris*. Le test de Scheffé montre alors que la production de graines viables est significativement ($p < 0,05$) plus importante

(i) au sein des parcelles « en plein » et « en contrat 2 », pour les traitements « Libre pollinisation » et « Allogamie manuelle » par rapport aux traitements « Autogamie spontanée » et « Autogamie manuelle »,

(ii) au sein de la parcelle « en contrat 1 », pour le traitement « Libre pollinisation » par rapport aux trois autres traitements de pollinisation.

b. Variation des caractères floraux

La moyenne (\pm écart-type) de la durée de floraison (en jours) pour chacune des trois espèces est représen-

tée par la figure 7 (p. 136). La durée de floraison varie de manière significative seulement entre les trois espèces messicoles ($F = 64,38$, $ddl = 2$, $p < 0,001$). Le test de Scheffé révèle alors une durée de floraison significativement ($p < 0,001$) plus faible chez *Roemeria hybrida* par rapport à *Legousia speculum-veneris* et *Garidella nigellastrum*.

Les moyennes (\pm écarts-types) du ratio Pollen/Ovule et des séparations spatiales stigmat-anthères (en mm) sont respectivement représentées pour chaque parcelle agricole et chaque espèce messicole dans les figures 8 et 9 (p. 136). Les résultats des analyses de variance mettent en évidence des différences significatives entre les parcelles agricoles uniquement pour la séparation spatiale stigmat-anthères chez *Legousia speculum-veneris* ($F = 7,77$, $ddl = 2$, $p < 0,01$). Le test de Scheffé montre alors une séparation spatiale stigmat-anthères significativement ($p < 0,05$) plus importante dans la parcelle « en contrat 1 » par rapport aux deux parcelles « en plein » et « en contrat 2 ».

c. Guilde et comportement des agents pollinisateurs

La guilde des pollinisateurs et le taux de visite des fleurs (par heure) pour chacun chez les trois espèces messicoles sont présentés dans le tableau 1 (p. 137). Le taux de visite des fleurs est plus élevé chez *Roemeria hybrida* par rapport à *Garidella nigellastrum* et *Legousia speculum-veneris*. Cependant, ces deux dernières espèces présentent une guilde d'agents pollinisateurs plus diversifiée par rapport à *Roemeria hybrida* et ceci est plus marqué chez *Garidella nigellastrum*. Les fleurs de *Roemeria hybrida* et *Legousia speculum-veneris* sont plus fréquemment visitées par *Halictus sp.* (Hyménoptère) par rapport aux autres agents pollinisateurs.

Chez *Roemeria hybrida*, la dispersion des poudres fluorescentes, visualisée sous lampe UV, met en évidence (i) aucune dispersion des grains de pollen entre les parcelles agricoles,

(ii) une très faible dispersion des grains de pollen au sein des parcelles « en plein » et « en contrat » sur des distances inférieures à 1 m uniquement en lisière des deux parcelles agricoles.

Garidella nigellastrum présente une dispersion plus importante des grains de pollen au sein de la parcelle « en plein » sur :

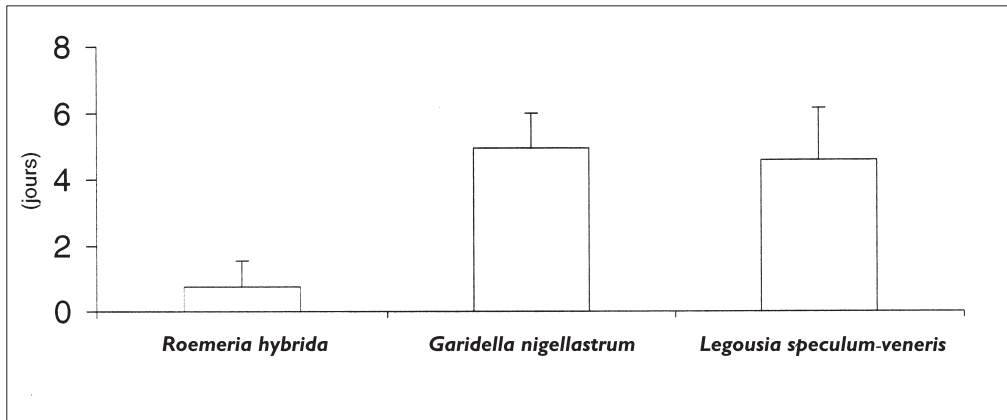


Fig. 7 : moyenne (écart-type) de la durée de floraison (en jours) chez les 3 espèces étudiées.

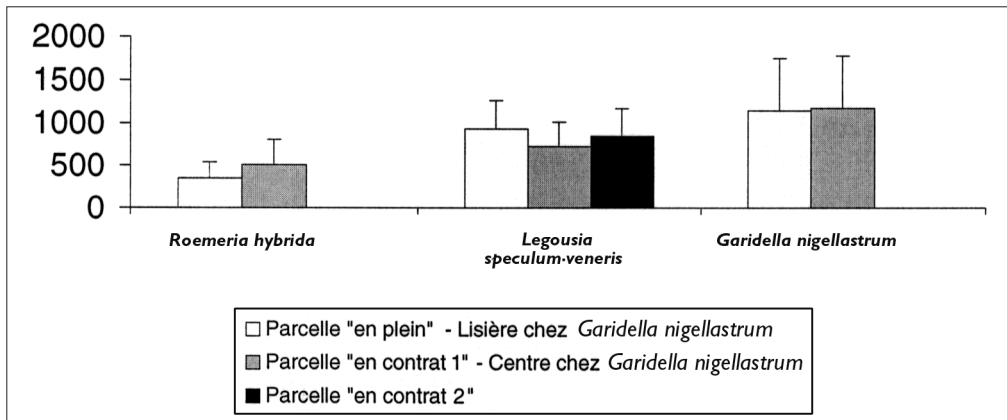


Fig. 8 : moyenne (écart-type) du ratio Pollen/Ovule chez les 3 espèces étudiées.

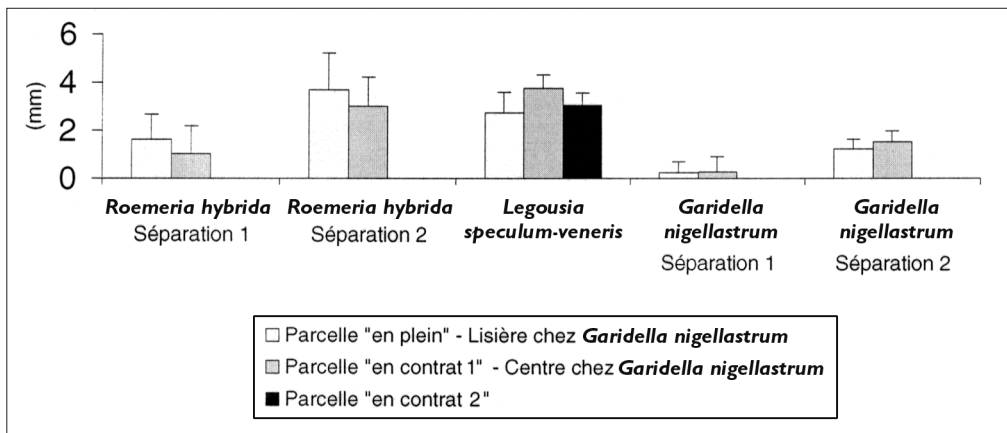


Fig. 9 : moyenne (écart-type) des séparations spatiales stigmate-anthères (en mm) chez les 3 espèces étudiées.

Tableau 1 : Taux de visite des fleurs par heure chez les 3 espèces étudiées
(HYM. = Hyménoptère ; COL. = Coléoptère ; DIP. = Diptère)

Sites / Espèces	Agents pollinisateurs	Taux de visite / h
Site 1 : Mérindol	<i>Hylaeus</i> sp. (HYM.)	0,013
<i>Garidella nigellastrum</i>	<i>Cerceris rybyensis</i> (HYM.)	0,01
	<i>Halictus (Lasioglossum)</i> sp. (HYM.)	0,008
	<i>Nomia</i> sp. (HYM.)	0,01
	<i>Henicopus pilosus</i> (COL.)	0,004
	<i>Sphaerophoria scripta</i> (DIP.)	0,002
	<i>Apis mellifera</i> (HYM.)	0,004
	Total	0,06
Site 2 : La Bastidonne	<i>Halictus (Lasioglossum)</i> sp. (HYM.)	0,06
<i>Roemeria hybrida</i>	<i>Oedemera nobilis</i> (COL.)	0,01
	<i>Apis mellifera</i> (HYM.)	0,004
	Total	0,07
Site 3 : Lagarde d'Apt	<i>Halictus (Lasioglossum)</i> sp. (HYM.)	0,04
<i>Legousia speculum-veneris</i>	Apidé (HYM.)	0,0009
	<i>Sphaerophoria scripta</i> (DIP.)	0,0003
	<i>Bombus terrestris</i> (HYM.)	0,0003
	Bombylidé (DIP.)	0,006
	Total	0,05

(i) des distances de 10 à 20 m depuis le centre de la parcelle vers toutes les directions intra-parcelles,

(ii) des distances de 2 à 5 m depuis la lisière vers le centre de la parcelle.

d. Modalités de dispersion des graines

Les moyennes (\pm écarts-types) du nombre de graines restantes pour chacun des traitements de dispersion sont respectivement représentées pour *Garidella nigellastrum* et *Roemeria hybrida* dans les figures 10 et 11 (p. 138). Chez *Roemeria hybrida*, les résultats des analyses de variance montrent des différences significatives pour le nombre de graines restantes uniquement entre les traitements de dispersion ($F = 16,26$, ddl = 3, $p < 0,001$). Le test de Scheffé met alors en évidence un nombre de graines restantes significativement ($p < 0,01$) plus faible pour le traitement « Accessible uniquement aux fourmis » par rapport aux trois autres traitements de dispersion. Le nombre de graines restantes varie aussi de manière significative entre les traitements de dispersion ($F = 9,09$, ddl = 3, $p < 0,001$) chez *Garidella nigellastrum* avec, selon le test de Scheffé, un nombre de graines restantes signifi-

cativement ($p < 0,01$) plus faible pour le traitement « Accessible à la fois aux fourmis et aux micro-mammifères » par rapport aux trois autres traitements.

DISCUSSION

a. Variation du système de reproduction parmi *Garidella nigellastrum*, *Roemeria hybrida* et *Legousia speculum-veneris*

Cette étude a permis de mettre en évidence une variation du système de reproduction parmi les trois espèces messicoles étudiées présentant des répartitions géographiques contrastées.

Roemeria hybrida présente une durée de floraison très courte par rapport aux deux autres espèces. En effet, les 4 pétales d'une fleur tombent au sol avant la fin de la journée du début de floraison. Or, selon Primack (1985), une durée de floraison courte caractérise généralement les espèces végétales qui se reproduisent par autogamie spontanée. *Roemeria hybrida* est, en effet, capable de produire des graines en l'absence d'agents

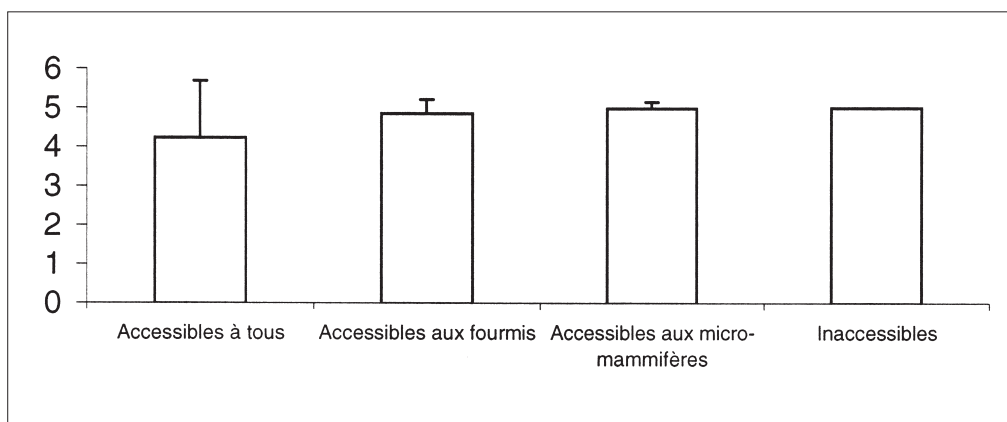


Fig. 10 : moyenne (écart-type) du nombre de graines restantes chez *Garidella nigellastrum*.

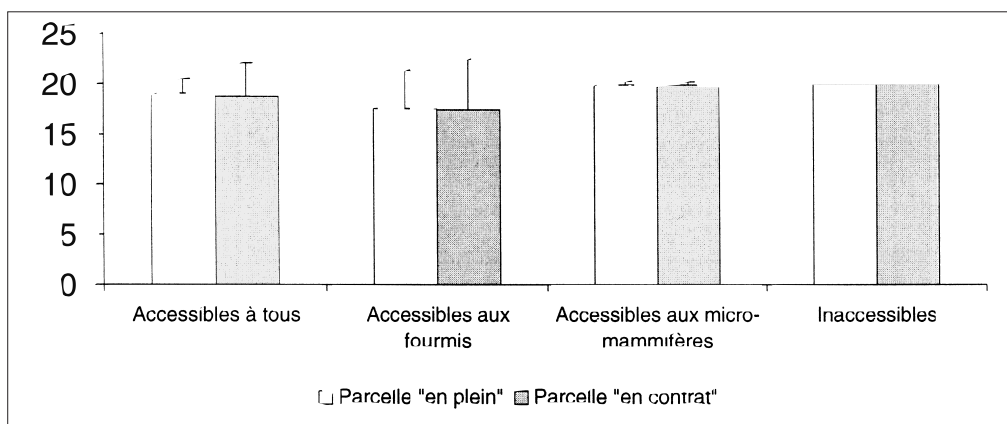


Fig. 11 : moyenne (écart-type) du nombre de graines restantes chez *Roemeria hybrida*.

pollinisateurs. Cependant, la production et la biomasse des graines sont plus importantes pour le traitement « Libre pollinisation » par rapport au traitement « Autogamie spontanée ». Le taux de visite des fleurs par les agents pollinisateurs est d'ailleurs le plus élevé chez cette espèce. En outre, la production de grains de pollen par fleur (valeur moyenne du logarithme de P/O = 2,60) est, selon Cruden (1977), caractéristique des espèces végétales facultativement autogames. En fait, la variation des deux séparations spatiales stigmathe-anthères permet de préciser le système de reproduction de *Roemeria hybrida*. En effet, la série d'étamines plus courte (séparation stigmathe-anthères inférieure à 1,5 mm) favorise les auto-fécondations spontanées en

l'absence d'agents pollinisateurs (Tremayne & Richards, 1993) alors que la série d'étamines plus longue (séparation stigmathe-anthères supérieure à 1,5 mm) favorise, en présence d'agents pollinisateurs, les auto-pollinisations intra-fleurs en raison de l'activité et du comportement des agents pollinisateurs. Finalement, *Roemeria hybrida*, espèce très rare, présenterait donc un système de reproduction autogame selon un compromis entre les auto-fécondations spontanées et les auto-fécondations facilitées par les agents pollinisateurs.

Garidella nigellastrum est une espèce auto-compatible capable de s'auto-féconder spontanément ce qui lui procure une assurance de la reproduction, c'est-à-

dire une garantie du succès reproducteur des individus, en l'absence d'agents pollinisateurs (Stebbins, 1957; Jain, 1976; Schoen & Lloyd, 1992). En outre, le taux de visite des fleurs par les divers agents pollinisateurs est faible chez cette espèce. Cependant, la production des graines ne varie pas de manière significative parmi les quatre traitements de pollinisation. En outre, la durée de floraison est la plus longue chez cette espèce et la production de grains de pollen par fleur (valeur moyenne du logarithme de P/O = 3,07) est, selon Cruden (1977), caractéristique des espèces végétales facultativement allogames. En fait, *Garidella nigellastrum* présente, elle aussi, deux séries d'étamines de longueur différente. La série d'étamines située vers l'extérieur de la fleur est plus longue (séparation stigmathe-anthères supérieure à 1,5 mm) et présente une maturité précoce par rapport à la série d'étamines plus courte (séparation stigmathe-anthères inférieure à 1,5 mm) située vers l'intérieur de la fleur. Ainsi, les grains de pollen des longues étamines extérieures sont disponibles en premier pour les allo-pollinisations facilitées par les agents pollinisateurs alors que les grains de pollen des courtes étamines intérieures participent aux auto-fécondations spontanées en l'absence d'agents pollinisateurs et/ou facilitées par les agents pollinisateurs (Tremayne & Richards, 1993). Il semble donc que *Garidella nigellastrum*, espèce très rare, présente un système de reproduction mixte avec des taux intermédiaires d'auto-fécondations spontanées et/ou facilitées et d'allo-fécondations facilitées.

Legousia speculum-veneris présente des capacités d'auto-compatibilité et d'auto-fertilité extrêmement faibles à nulles. La production des graines est d'ailleurs, de manière générale, supérieure pour les traitements « Libre pollinisation » et « Allogamie manuelle » par rapport aux traitements « Autogamie spontanée » et « Autogamie manuelle ». En outre, cette espèce présente :

- (i) une durée de floraison longue,
- (ii) une production de grains de pollen par fleur (valeur moyenne du logarithme de P/O = 3,00) caractéristique des espèces végétales facultativement allogames (Cruden, 1977),

- (iii) une séparation spatiale stigmathe-anthères, largement supérieure à 1,5 mm empêchant, ainsi, les auto-fécondations (Tremayne & Richards, 1993),

- (iv) une séparation temporelle des fonctions sexuelles mâle et femelle connue sous le terme de protandrie c'est-à-dire que les étamines (fonction sexuelle mâle) sont matures avant que les stigmates (fonction sexuelle femelle) soient réceptifs favorisant, ainsi, les allo-fécondations (Lloyd & Webb, 1986).

Finalement, l'ensemble des caractères reproducteurs et floraux ci-dessus suggère fortement que *Legousia speculum-veneris*, espèce plus commune, présenterait un système de reproduction strictement allogame.

Il apparaît donc évident que les trois espèces messicoles présentent des stratégies de reproduction variées selon une gamme continue, de l'autogamie spontanée et facilitée chez *Roemeria hybrida*, en passant par un système de reproduction mixte chez *Garidella nigellastrum*, à l'allogamie stricte chez *Legousia speculum-veneris*.

b. Modalités de dispersion des graines de *Garidella nigellastrum* et *Roemeria hybrida*

Cette étude a testé la possibilité d'une dispersion des graines de *Garidella nigellastrum* et *Roemeria hybrida* par les fourmis et/ou les micro-mammifères; les prédateurs de fruits/graines, même s'ils détruisent de nombreuses graines, pouvant assurer la dispersion d'un nombre suffisant d'entre elles pour permettre des flux de gènes sur de plus ou moins grandes distances.

Les deux espèces, *Garidella nigellastrum* et *Roemeria hybrida*, présentent, respectivement, un prélèvement des graines plus important pour les traitements de dispersion « Accessible à la fois aux fourmis et aux micro-mammifères » et « Accessible uniquement aux fourmis », sans aucune variation significative entre les périodes de recensement jour/nuite. En outre, le prélèvement des graines pour le traitement « Accessible uniquement aux micro-mammifères » est extrêmement sporadique dans les deux sites agricoles. La dispersion des graines des deux espèces messicoles s'effectuerait donc essentiellement par les fourmis. Il est à noter, cependant, que ces deux espèces présentent des fruits qui s'ouvrent, à maturité, par une fente longitudinale, ce qui peut favoriser la projection des graines hors des

fruits par balancement des tiges sous l'effet du vent, phénomène connu sous le terme « anémochorie à tige projetante » (Molinier & Muller, 1938). Dans les deux cas, la dispersion des graines de *Garidella nigellastrum* et *Roemeria hybrida* se réalise sur de courtes distances au sein de chaque parcelle agricole.

c. Impacts sur les flux de gènes intra et inter-parcelles et stratégies de gestion des espèces messicoles

Il existe des corrélations entre les traits d'histoire de vie des espèces végétales et la structuration génétique de leurs populations (Loveless & Hamrick, 1984; Hamrick & Godt, 1989). Les stratégies de reproduction et de dispersion des graines, en déterminant notamment le niveau des flux de gènes (pollen et graines), influencent fortement l'organisation de la variabilité génétique au sein et entre les populations d'une espèce végétale. Les espèces caractérisées par un système de reproduction allogame maintiennent généralement une forte variation génétique au sein des populations et une faible différenciation génétique entre les populations et, inversement, chez les espèces caractérisées par un système de reproduction autogame (Loveless & Hamrick, 1984; Hamrick & Godt, 1989). Ainsi, les espèces allogames peuvent généralement s'adapter plus facilement aux divers aléas environnementaux et coloniser plus rapidement de nouveaux habitats favorables contrairement aux espèces autogames.

Dans la présente étude, *Roemeria hybrida*, espèce très rare, présente un système de reproduction autogame spontané et facilité par les agents pollinisateurs. En outre, la dispersion des grains de pollen et des graines est extrêmement restreinte uniquement au sein de chaque parcelle agricole. Les flux de gènes entre la parcelle « en plein » et la parcelle « en contrat » sont ainsi inexistantes chez cette espèce. La parcelle « en plein » ne pourrait donc pas jouer le rôle de population « source » face à une diminution de l'abondance individuelle dans la parcelle « en contrat ». *Roemeria hybrida* ne semble donc pas pouvoir s'adapter aux aléas environnementaux tels que l'intensification des pratiques agricoles, ni coloniser des habitats plus favorables. Il semble ainsi nécessaire de préserver la parcelle « en plein » de La Bastidonne, voi-

re de proposer le changement de la parcelle « en contrat » en parcelle « en plein » afin de sauvegarder le site agricole dans sa globalité et, ainsi, assurer, localement, le maintien des populations de *Roemeria hybrida*.

Garidella nigellastrum, espèce très rare, présente un système de reproduction mixte ce qui peut permettre à cette espèce de produire, à la fois, des individus localement adaptés et des individus colonisateurs d'habitats favorables. Cependant, la dispersion des graines de cette espèce est très réduite au sein de la parcelle agricole. Il est aussi important de noter que *Garidella nigellastrum* est absente dans la friche adjacente à la parcelle « en plein » de Mérindol qui représente sa dernière station française. Il est donc primordial de conserver ce site agricole et les techniques culturales qui sont appropriées à la sauvegarde de *Garidella nigellastrum* en France.

Legousia speculum-veneris, espèce plus commune, présente un système de reproduction strictement allogame ce qui suggère des flux de gènes importants entre les parcelles agricoles avec une possibilité que la parcelle « en plein » joue le rôle de population « source ». Cette espèce peut ainsi présenter des capacités supérieures d'adaptation face aux modifications des pratiques culturales et de colonisation d'habitats plus favorables par rapport aux deux précédentes espèces messicoles. *Legousia speculum-veneris* ne nécessiterait donc pas de stratégies immédiates de conservation.

Une analyse de la diversité génétique sera ultérieurement réalisée afin de compléter cette étude au niveau des flux de gènes au sein et entre les parcelles agricoles, en précisant l'organisation de la diversité génétique intra- et inter-populationnelle chez les trois espèces messicoles.

Au vu de la répartition géographique des espèces et de leurs stratégies de reproduction et de dispersion des graines, il s'avère nécessaire de préserver les parcelles agricoles « en plein » pour *Garidella nigellastrum* et *Roemeria hybrida*, voire même d'augmenter leur nombre sur le territoire du Parc naturel régional du Luberon pour toutes les espèces messicoles actuellement considérées comme très rares ou rares. Cette mesure agri-environnementale, basée sur la mise en place de parcelles agricoles « en plein », pourrait alors représenter un exemple de conservation de la flore messicole en France.

BIBLIOGRAPHIE

- AYMONIN G., 1973a, L'appauvrissement du patrimoine floristique en France, *Revue de la Fédération française des sociétés des sciences naturelles*, 3^e série, N° 4, pp. 127-136.
- AYMONIN G., 1973b, Quelques raréfactions ou disparitions d'espèces végétales en France. Causes possibles et conséquences chorologiques, *Compte-rendu des séances de la Société biogéographique*, Paris, N° 430, pp. 49-64.
- BRAUN-BLANQUET J., 1970, Associations messicoles du Languedoc, *Melhoramento*, N° 22, pp. 55-75.
- CRUDEN R.W., 1977, Pollen-ovule ratios : a conservative indicator of breeding systems in flowering plants, *Evolution*, n° 31, pp. 32-46.
- DUTOIT T., HILL B., MAHIEU P. & GERBAUD E., 1999, Restauration et conservation de communautés d'espèces végétales in situ : des coteaux de la basse vallée de Seine aux cultures extensives du Parc naturel régional du Luberon, *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, nouvelle série, N° 19, pp. 303-315.
- FILOSA D., 1997, La régression des messicoles dans le Sud-est de la France, in DALMAS J.P., colloque Gap 1993, *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?*, pp. 67-74.
- GASQUEZ J., 1997, Variabilité et évolution génétique chez les adventices, in DALMAS J.P., colloque Gap 1993, *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?*, pp. 147-148.
- GERBAUD E., DUTOIT T. & HILL B., 1999, Étude de la répartition des plantes messicoles dans un champ en liaison avec une mesure agri-environnementale, *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, N° 3, pp. 88-101.
- GUILLERM J.L., 1991, Weed invasion in agricultural areas, in GROVES R.H. & DI CASTRI F., *Biogeography of mediterranean invasions*, Cambridge University press, Cambridge, pp. 379-392.
- HAMRICK J. L. & GODT M. J.W., 1989, Allozyme diversity in plant species, in BROWN A. H. D., CLEGG M. T., KAHLER A. L. & WEIR B. S. (eds.), *Plant population genetics, breeding and genetic resources*, Sinauer, Sunderland, MA, pp. 43-63.
- HARPER J.L., 1977, *Population biology of plants*, Academic Press, London & New York.
- HILL B., 1999, *Suivi scientifique et technique de l'opération locale agriculture-environnement « protection in situ des agro-systèmes à messicoles »*, Rapport d'activité 1998-1999, IMEP/PNRL, 20 p..
- JAIN S. K., 1976, The evolution of inbreeding in plants, *Annual review of ecology and systematics*, N° 7, pp. 469-495.
- JAUZEIN P., 1995, *Flore des champs cultivés*, Ed. INRA, Versailles, 898 p.
- LLOYD D. G. & WEBB C. J., 1986, The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand journal of botany*, N° 24, pp. 135-162.
- LLOYD D. G. & SCHOEN D. J., 1992, Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions, *International journal of plant sciences*, N° 153, pp. 358-369.

LOVELESS M. D. & HAMRICK J. L., 1984, Ecological determinants of genetic structure in plant populations, *Annual review of ecology and systematics*, N° 15, pp. 65-95.

MAHIEU P., 1997, *Suivi agronomique d'une opération locale agri-environnementale de protection in situ des plantes messicoles dans le Luberon*, DAA-ENSAM, Montpellier, 43 p.

MAILLET J. & GODRON M., 1997, Caractéristiques bionomiques des messicoles et incidence sur leurs capacités de maintien dans les agrosystèmes, in DALMAS J.P., colloque Gap 1993, *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?*, pp. 125-138.

MOLINIER R. & MULLER P., 1938, La dissémination des espèces végétales, *Revue générale de botanique*, N° 50, 178 p.

OLIVEREAU F., 1996, Les plantes messicoles des plaines françaises, *Courrier de l'environnement de l'INRA*, N° 28, pp. 5-18.

PRIMACK R. B., 1985, Longevity of individual flowers, *Annual review of ecology and systematics*, N° 16, pp. 15-37.

SCHOEN D. J. & LLOYD D. G., 1992, Self- and cross-fertilization in plants. III. Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization, *International journal of plant sciences*, N° 153, pp. 381-393.

STEBBINS G. L., 1957, Self-fertilization and population variability in the higher plants, *The american naturalist*, N° 861, pp. 337-354.

TREMAYNE M. & RICHARDS A. J., 1993, Homostyly and hercogamous variation in *Primula* L. section *muscaroides* Balf.f., *Evolutionary trends in plants*, N° 7, pp. 67-72.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M.-C. Andrei-Ruiz, R. Fonfria, P. Frapa, B. Gereys, J.-P. Hébrard, F. Mead et P. Ponel pour leur travail de détermination des agents pollinisateurs; B. Hill pour son aide dans le choix des sites et des espèces messicoles; les agriculteurs du Parc naturel régional du Luberon, Mr. Bonnet, Mr. Brunet et Mr. Perrin pour leur collaboration sur le terrain et le Bureau des ressources génétiques/INRA pour leur financement.