

DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE DE LA GARIDELLE FAUSSE NIGELLE (*GARIDELLA NIGELLASTRUM* L.): APPLICATION À SA CONSERVATION

Stéphanie BEAUME*, Arne SAATKAMP*, Agathe LERICHE*, Georges GUENDE**,
David TATIN*** & Thierry DUTOIT****

RÉSUMÉ :

Garidella nigellastrum L., espèce messicole rare et protégée des champs de céréales est confrontée à un déclin récent et à un isolement des populations spontanées. Le Parc du Luberon et le Conservatoire d'espaces naturels de PACA (CEN PACA, ex-CEEP), en partenariat avec l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale (IMBE, ex-IMEP), veulent agir sur sa conservation en multipliant les populations *in situ*. Le succès de l'introduction dépend de la diversité génétique potentiellement contenue dans la banque de graines et des traits de vie de l'espèce, mais également de la prise en compte de sa dynamique spatiale. Une carte de distribution a été réalisée à partir de la littérature et des herbiers pour la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA). L'utilisation d'une technique de modélisation bioclimatique montre que la majeure partie du territoire du Parc du Luberon et plus généralement l'ouest de la Provence, apparaît favorable à sa présence ou à sa réinstallation. *G. nigellastrum* ne forme pas de banque de graines persistante. Dans un échantillonnage systématique de 29 kg de sol, seules 4 graines ont été retrouvées. Ceci peut être relié à une instabilité au niveau de la population et à de nombreuses extinctions en France. L'étude du cortège associé à cette espèce, à l'échelle intra-populationnelle, n'a pas révélé de différences floristiques fortes reliées à son abondance. Nos résultats permettent de favoriser le transfert de graines comme technique de (re-)introduction. Cependant, les prélèvements doivent être limités afin de ne pas mettre en péril les deux dernières populations françaises.

Mots-clés : restauration, introduction, banque de graines, végétation, modélisation.

ABSTRACT :

Distribution and ecology of *Garidella nigellastrum* L. : application to its conservation

Garidella nigellastrum L., a rare and protected annual plant of cereal fields is faced with a recent decline and isolation of large spontaneous populations. The Parc du Luberon and the CEN PACA, in partnership with the IMBE, want to act on its conservation by multiplying *in situ* populations. Since the successful introduction of an annual plants depends on many factors such as genetic diversity, existence of a persistent seed bank, reproductive and vegetative traits of the species and our knowledge about its history and distribution. A distribution map was compiled from literature and herbarium accounts for the PACA region, France. We used bioclimatic modeling techniques to produce a map of suitable areas for *G. nigellastrum* populations. It appears that the majority of the Parc du Luberon as well as large parts of Western Provence, are suitable for the presence or its relocation. *G. nigellastrum* does not form a persistent seed bank in the soil. In a systematic sample of 29 kg of soil, only four dead seeds have been found. This may be related to its instability on the population level and the high number of recent extinction events for populations in France. The study of the flora associated with this species at the intra-population scale has not revealed significant floristic differences related to its abundance. Our findings suggest that the transfer of wheat seeding material can be a promising tool for (re-)introductions. However, seed sampling must be limited in order not to jeopardize the last two populations in the wild.

Keywords : re-establishment, introduction, seed bank, vegetation, modeling.

* IMBE - Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale Université Paul Cézanne - Fac. Sci. St. Jérôme case 462/421, 13 397 MARSEILLE cedex 20 – France, pour correspondance: amesaatkamp@gmx.de

** Parc naturel régional du Luberon – 60, place Jean Jaurès, BP 122, 84 404 APT CEDEX – georges.guende@parcduluberon.fr

*** CEN-PACA Pôle Vaucluse, Centre tertiaire de Lagnes, La Poucelle, Allée de la Grange, 84 880 LAGNES

**** Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale IMBE IRD UMR CNRS 61 16, IUT Université d'Avignon, Site Agroparc BP 61 207, Domaine Saint-Paul France, F-84914 AVIGNON

INTRODUCTION

De nos jours, les plantes annuelles de cultures de céréales - dites « messicoles » - sont en voie de régression en Europe notamment en raison de l'intensification de l'agriculture et des modifications des pratiques agricoles (Baessler & Klotz, 2006; Stoate *et al.*, 2001; Verlaque *et al.*, 2001). Ce phénomène est moins fort dans le Sud-est de la France notamment en raison du relief marqué et des conditions socio-économiques rencontrées en Haute Provence (84, 83, 04) qui constitue donc une zone refuge pour une riche flore messicole (Dutoit *et al.*, 2003). Le changement des pratiques agricoles contribue néanmoins à diminuer la diversité de la flore messicole et mène notamment à la disparition des espèces archéophytes¹ liées aux pratiques traditionnelles, telles que l'utilisation de semences fermières non-triées. De plus, l'urbanisation importante dans la région diminue la surface agricole dans le Sud-est français. La conservation des habitats agricoles en Méditerranée est par conséquent primordiale pour la préservation d'une diversité végétale liée aux cultures.

Garidella nigellastrum L. (Ranunculaceae), est une espèce messicole sténo-méditerranéenne². Seules deux populations de *Garidella nigellastrum* sont actuellement référencées en France, toutes les deux en région méditerranéenne. À l'échelle de l'Europe occidentale, seules quelques populations spontanées subsistent en Espagne en dehors de son aire de répartition principale qui se situe en Grèce et en Turquie. Cette espèce a vu ses populations décliner depuis la fin du XIX^e siècle où elle était commune aux alentours des agglomérations d'Aix-en-Provence, de Toulon et de Marseille (Filosa, 1995). La seule population qui bénéficie d'une gestion conservatoire (sur une parcelle située sur la commune de Mérindol dans le Luberon, appartenant au CEN PACA depuis 1997 et gérée selon les principes d'une gestion très extensive) a montré des fluctuations d'effectifs importantes au cours de la période 1997-2011, partant d'un effectif très faible (Guende, communication personnelle). L'histoire des fluctuations d'effectifs des populations est importante à

prendre en considération pour la conservation de la diversité génétique locale et pour leur conservation (Ellstrand & Elam, 1993). Étant donnée l'intensité de la régression régionale et des fluctuations locales, les gestionnaires envisagent l'implantation de nouvelles populations. Cette opération vise à diminuer le risque de disparition de ce taxon du territoire français et de l'Europe occidentale.

Face à une variabilité temporelle forte de l'environnement, la banque de graines peut jouer un rôle majeur dans la persistance locale des populations (Adams *et al.*, 2005; Baskin & Baskin, 1998; Cabin *et al.*, 1998; Hock *et al.*, 2008). Elle constitue en effet un réservoir d'où les populations peuvent se régénérer après des années sans reproduction. De plus, une banque de graines à forte longévité peut héberger une diversité génétique intra-spécifique importante (Adams *et al.*, 2005; Baskin & Baskin, 1998; Hock *et al.*, 2008). Les banques de graines ont été classifiées en plusieurs types selon la longévité des graines qu'elles contiennent: (i) banques de graines « transitoires », viables moins d'une année dans le sol, (ii) banques de graines « persistantes à court terme », viables plus d'un an mais moins de 5 ans et (iii) banques de graines « persistantes à long terme », viables plus de cinq années (Thompson & Grime, 1979). La longévité de la banque de graines constituant un facteur pertinent pour l'évaluation du risque d'extinction locale d'une espèce et pour le maintien d'une diversité intra-spécifique importante (Adams *et al.*, 2005; Baskin & Baskin, 1998; Hock *et al.*, 2008), il est particulièrement utile de déterminer le type de banque de graines d'une espèce pour améliorer les stratégies de gestion conservatoire. Les espèces messicoles méditerranéennes telles que la Garidelle fausse-nigelle appartiennent aux espèces à germination automnale qui sont dispersées au cours de l'été (Baskin & Baskin, 1998). Pour ces espèces, échantillonner la banque de graines du sol au printemps permet d'évaluer le nombre de graines non-germées à la première saison de germination ce qui est corrélé à l'importance de la banque de graines persis-

1. Archéophyte: espèce présente naturellement sur un site ou introduite avant le XV^e siècle pour l'Europe occidentale.

2. Sténo-méditerranéenne: espèce à répartition géographique strictement restreinte au domaine climatique méditerranéen.

tante du sol (Baskin & Baskin, 1998; Shaukat & Siddiqui, 2004; Thompson & Grime, 1979).

De plus, estimer la production de graines de la Garidelle fausse-nigelle apporte des informations importantes sur la dynamique de population du taxon. Les résultats obtenus orienteront donc le choix de la méthode d'introduction.

La détermination des conditions d'habitats favorables à l'espèce est également un élément clé de la réussite d'une implantation (Menges, 2008; Godefroid *et al.*, 2010). Ces conditions peuvent être évaluées selon 2 approches: (i) l'étude de la végétation associée à *G. nigellastrum* au sein des populations actuelles et (ii) l'étude de la répartition actuelle et passée de l'espèce sur le territoire concerné, en relation avec les facteurs édapho-climatiques.

La végétation associée à *G. nigellastrum* peut apporter des informations sur le cortège associé à cette espèce, et donc être un moyen d'identification d'habitats pour son implantation. À une échelle intra-parcellaire fine, la coexistence ou l'exclusion d'autres espèces par rapport à *G. nigellastrum* peut donner des indications sur les conditions micro-stationnelles de cette espèce et orienter au-delà de la recherche de nouveaux habitats, la gestion des populations actuelles.

La répartition actuelle et passée en fonction des facteurs climatiques peut orienter de façon efficace la recherche d'habitats favorables pour un taxon à implanter. Pour ce faire, la compilation de données anciennes en vue d'une reconstitution de la distribution de l'espèce est une réelle source d'information pour des opérations de conservation d'espèces (Lenton *et al.*, 2000). Les modèles de distribution d'espèces sont des outils performants pour décrire la distribution potentielle en biologie de la conservation, en écologie et en évolution (Elith *et al.*, 2006) et pour des opérations d'introduction (Hirzel *et al.*, 2001). Il existe différentes méthodes de modélisation de l'habitat potentiel des espèces (Elith *et al.*, 2006; Hirzel *et al.*, 2001; Pearson, 2008; Ward, 2007; Wisz *et al.*, 2008). Nous définissons dans cette étude une zone favorable

à l'implantation de populations de *G. nigellastrum* en utilisant une modélisation bioclimatique générée par le logiciel Maxent (Philips *et al.*, 2006). De nombreux herbiers de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur abritent des parts³ de *G. nigellastrum*. Ils constituent des sources fiables d'informations sur sa distribution et apportent des informations sur son écologie.

Cet article s'intéresse donc à (i) l'étude de la banque de graines de *G. nigellastrum*, complétée par (ii) l'étude de la végétation exprimée sur la parcelle abritant l'une de ses dernières populations ainsi que par (iii) l'étude de sa production de graines. Notre étude a également l'objectif de (i) compiler les données relatives à sa présence actuelle et passée et (ii) d'orienter l'implantation de populations grâce à une modélisation bioclimatique de la distribution potentielle de *G. nigellastrum*.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1. Aire d'étude

L'étude de la distribution observée (actuelle et passée) et potentielle (modélisation) de *G. nigellastrum* a été réalisée à l'échelle de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA), qui a abrité dans le passé de nombreuses populations de *G. nigellastrum*. Les études sur la banque de graines et sur la végétation associée ont été menées à une échelle plus fine sur les parcelles agricoles abritant *G. nigellastrum*. La banque de graines a été étudiée sur la parcelle agricole de Mérindol. L'étude de la production de graines et de la végétation associée a été menée sur les deux dernières populations de *G. nigellastrum* (communes de Mérindol et de La Roque-sur-Pernes - Vaucluse). Ces deux parcelles sont caractérisées par une terre très argileuse, un labour automnal et un semis de céréales d'hiver.

3. Part d'herbier: une part d'herbier est constituée d'une plante séchée et de son étiquette portant des informations sur le nom du botaniste ayant réalisé cet herbier, le nom scientifique complet de l'espèce, le lieu de récolte, la période de floraison, l'écologie et l'environnement.

2.2. Distribution observée, actuelle et passée

Une liste des stations actuellement et anciennement connues de *G. nigellastrum* a été dressée par compilation des données du Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles (CBNMED) et des herbiers (collections du Muséum d'histoire d'Aix-en-Provence, de Toulon, de l'Université Paul Cézanne de Marseille, de l'Université Claude Bernard de Lyon, de l'Institut botanique de Montpellier et du Musée Requien d'Avignon). À chaque visite d'herbier, sont photographiées et notées toutes les informations concernant les échantillons : lieu d'observation, observateur, date d'échantillonnage, écologie, informations sur le milieu ou la floraison, et autres informations susceptibles de retracer la provenance de la plante.

2.3. Modélisation de l'aire de répartition potentielle

La résolution de l'étude et des données climatiques étant relativement fine (1 km x 1 km), seules les données spatialement localisées à une échelle égale ou inférieure au lieu-dit ont été conservées pour la modélisation bioclimatique avec MaxEnt (v3.3).

Dix-neuf variables bioclimatiques sont disponibles gratuitement dans la base de données WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005). Il s'agit de données moyennées sur 50 ans, disponibles en grilles interpolées à 30" d'arc (soit environ 1 km) pour le monde entier. Les variables bioclimatiques sont dérivées des variables températures et précipitations dans le but de générer des variables plus significatives écologiquement. Elles représentent les tendances annuelles, saisonnières ou extrêmes ainsi que l'effet limitant de certains facteurs environnementaux.

La méthode de modélisation appelée Maximum Entropy (MaxEnt) est considérée comme performante même pour des données de distribution relativement peu nombreuses (Elith & Graham, 2009; Ortega-Huerta & Peterson, 2008; Peterson *et al.*, 2008). De plus, il s'agit d'une méthode particulièrement adaptée à la modélisation en présence seulement, c'est-à-dire quand il n'existe pas de donnée fiable concernant l'absence de l'espèce (Elith *et al.*, 2006; Philips *et al.*, 2006). MaxEnt estime la distribution

potentielle de l'espèce en déterminant la densité de probabilité de présence de l'espèce contrainte par la distribution des variables environnementales dans les localités de présence et la zone d'étude (Elith *et al.*, 2010; Philips *et al.*, 2006). L'étendue de la zone considérée pour la modélisation a donc un impact dans le résultat du modèle. Les données climatiques ont donc été limitées spatialement à l'étendue de la région PACA. Le choix des variables doit prendre en compte la biologie et l'écologie de l'espèce, chaque variable ayant un effet sur un processus biologique, physiologique ou écologique de l'espèce, ayant pour conséquence de limiter sa distribution. De plus, un modèle généré avec les 19 variables bioclimatiques a également permis d'orienter le choix des variables bioclimatiques à intégrer dans le modèle final. MaxEnt détermine en effet l'importance de la contribution de chaque variable au modèle (Kumar & Stohlgren, 2009; Philips *et al.*, 2006). Une Analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur le jeu de variables afin de déterminer les possibles corrélations des variables entre elles.

Le modèle final a été ajusté à l'aide des variables (températures moyennes du trimestre le plus sec, températures moyennes du trimestre le plus froid, précipitations du mois le plus sec et précipitations du trimestre le plus chaud), en utilisant dix répliquats, 10 000 points de « background » (Elith *et al.*, 2010; Philips *et al.*, 2006) et 25% des données conservées pour l'évaluation du modèle. La densité de probabilité de présence finale est obtenue par la moyenne des valeurs obtenues pour chaque répliquat, et peut être représentée spatialement.

Le choix de ces quatre variables a également une valeur écologique. La compétition générale de la flore ambiante est corrélée aux précipitations, dont la faiblesse constitue un facteur nécessaire à *G. nigellastrum*, espèce annuelle des steppes, peu compétitrice. La température moyenne des mois les plus chauds et/ou secs correspond à un indice de sécheresse estival représentant pour l'espèce un stress ou une tolérance. Pour *G. nigellastrum*, celle-ci est forte car l'espèce pousse dans les espaces à faible densité de végétation du fait de la sécheresse estivale.

2.4. Étude de la banque de graines

Un quadrillage de 10 m x 10 m a été mis en place sur la parcelle (40 m x 150 m) appartenant au CEN PACA sur la commune de Mérindol (fig. 1). Des quadrats d'1 m² subdivisés en 25 sous-quadrats sont positionnés au centre de certaines mailles du quadrillage. Afin de poser ces quadrats, quatre transects sont matérialisés par des fils placés le temps des relevés à l'aide de piquets métalliques enterrés sur le pourtour de la parcelle. Ces transects, longitudinaux, sont espacés de 10 mètres. Les quadrats sont éloignés de 20 mètres sur ces transects. Les piquets sont ensuite laissés de façon à pouvoir continuer la récolte de données selon un même maillage pour suivre l'évolution de la population de *G. nigellastrum*.

Les échantillons de sol sont prélevés sur le pourtour des quadrats d'1 m² (fig. 1). Le prélèvement d'échantillons a été réalisé entre le 5 mai 2010 et le 12 mai 2010. Le sol est prélevé grâce à une tarière de 4 cm de diamètre. On multiplie ici le nombre de petits échantillons plutôt que de faire peu de grands échantillons de façon à pallier l'hétérogénéité de la distribution spatiale de la banque de graines (Baskin & Baskin, 1998). Il a été proposé de stratifier verticalement les échantillons de sol lors d'études de la banque de graines car, en théorie, la couche superficielle du sol est plus riche en espèces que les couches inférieures (Dessaint *et al.*, 1990; Hutchings & Booth, 1996; Peco *et al.*, 2003). L'étude considère donc ici deux profondeurs d'échantillonnage: 0-5 cm et 5-10 cm. L'intérêt est de voir la densité en graines de *G. nigellastrum* et leur viabilité à des fins de réintroduction par transfert de sol. Neuf prises de sol sont réalisées pour chaque profondeur. Ces neuf prises de sol par quadrat sont regroupées et mélangées pour ne faire plus que deux échantillons par maille correspondant à un demi-litre de sol pour 0-5 cm et un demi-litre pour 5-10 cm.

Deux types de méthodes sont généralement utilisés pour estimer la composition d'une banque de graines à partir d'échantillons de sol: la méthode de séparation des graines et la méthode d'émergence des plantules. Selon la méthode d'émergence des plantules

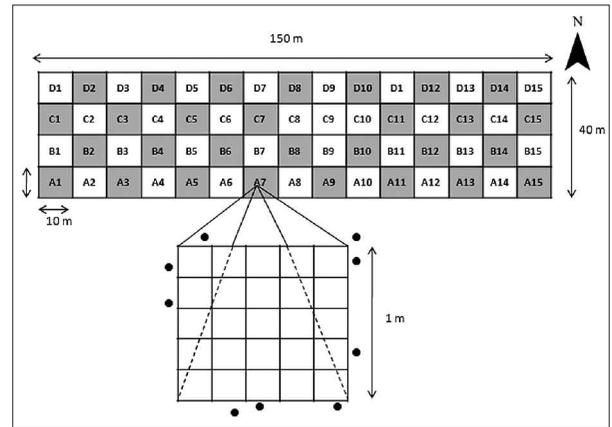


Fig. 1: quadrillage de la parcelle de Mérindol appartenant au CEN-PACA et mailles échantillonnées (gris). Les quadrats de 1 m² utilisés dans l'étude de la banque de graines et de la végétation exprimée sont positionnés au cœur des mailles grisées. Les cercles noirs, autour du quadrat de 1 m² représentent une prise d'échantillon de sol aléatoire.

chaque échantillon est mesuré et son volume est réduit par tamisage sous colonne d'eau. Deux tamis sont ici utilisés. Un tamis de 2 mm de maille permet d'enlever les éléments grossiers du sol, les racines et les parties végétatives des plantes. Le second tamis a une maille de 1 mm de façon à ne pas laisser passer les graines de *G. nigellastrum* et de façon à supprimer les éléments fins du sol de nos échantillons. Les échantillons de sol, réduit au maximum, sont ensuite étalés dans une boîte de Pétri et conservés à 10 °C. Ils sont ensuite passés sous la loupe binoculaire afin d'en extraire les graines de *G. nigellastrum*. Après dénombrement des graines par échantillons, les graines sont placées dans des boîtes de Pétri sur un disque de papier-filtre imbibé d'une solution concentrée à 25 mg/L de gibbéréline⁴. En effet, des tests préliminaires effectués au mois de mars ont montré que les graines de *G. nigellastrum* ne germaient pas et que l'utilisation de la gibbéréline permettait de lever la dormance des graines et/ou de stimuler la germination. D'après une étude menée par le Conservatoire botanique national méditerranéen, les graines de *G. nigellastrum* germent mieux entre 12 et 15°C; la germination n'est pas influencée par la présence de lumière et des températures constantes sont favorables à la germination (Saatkamp *et al.*, 2009).

4. Gibbéréline: hormone végétale de croissance.

Les échantillons sont donc placés dans une chambre de culture à 12°C. À la fin de l'étude, pour s'assurer de ne pas manquer de graines de *G. nigellastrum* éventuellement profondément dormantes, tous les échantillons ont été contrôlés à la loupe binoculaire.

2.5. Étude de la végétation associée à *G. nigellastrum*

Des relevés des espèces présentes et leur densité sont réalisés à l'intérieur des quadrats de 1 m² décrits précédemment (2.4). Le quadrat étant sous-quadrillé, la densité est ici définie par le nombre de sous-quadrats de 20 cm x 20 cm où l'espèce est présente. Les pieds de *G. nigellastrum* y sont comptés. Deux relevés à une échelle plus fine (échelle de la maille de 20 cm x 20 cm) sont également réalisés: un sous-quadrat avec présence et un sous-quadrat en absence de *G. nigellastrum*. Des relevés floristiques sont également réalisés sur la seconde parcelle abritant *G. nigellastrum*.

2.6. Production de graines

Pour estimer la production de graines de la population de Mérindol et de La Roque-sur-Pernes, nous avons recensé, au sein de quadrats de 1 m² choisis aléatoirement sur les parcelles, le nombre de pieds et d'inflorescences⁵ de *G. nigellastrum* (5 quadrats pour Mérindol, 10 quadrats pour La Roque-sur-Pernes).

Ensuite, des fruits ont été récoltés afin de compter le nombre de graines contenues dans ces fruits (10 fruits sur Mérindol, 20 fruits sur La Roque-sur-Pernes).

Enfin, la production de graines est estimée en multipliant le nombre de pieds par mètre carré par le nombre d'ensemble de fruits par pied et le nombre de graines par fruit. Les différences entre parcelles ont été testées par le test Mann-Whitney qui permet de faire des comparaisons statistiques des moyennes sans que les données soient pour autant distribuées selon une loi normale, en utilisant le logiciel R.

5. Inflorescence: ensemble des fruits portés par une inflorescence.

6. Climat mésoméditerranéen: il se caractérise par des étés secs et moins chauds qu'à l'étage thermoméditerranéen, l'hiver y est doux et plus humide.

3. RÉSULTATS

3.1. Distribution

Une centaine de parts d'herbier de *G. nigellastrum* ont pu être localisées dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (fig. 2). Ces données concernent les départements des Alpes-Maritimes, des Bouches-du-Rhône, du Var et du Vaucluse. La majorité des points relevés dans la littérature et les herbiers sont situés dans les Bouches-du-Rhône et le Var.

3.2. Modélisation bioclimatique

Pour modéliser la distribution potentielle de *G. nigellastrum* en région PACA, 30 données ont été retenues. Le modèle ayant été configuré pour générer des résultats en mode logistique, il indique le niveau de probabilité de présence de *G. nigellastrum* (fig. 2). Cette probabilité de présence indique les conditions climatiques favorables pour l'espèce en considérant les variables intégrées au modèle. La probabilité de présence de *G. nigellastrum* semble suivre la délimitation du climat mésoméditerranéen⁶. Ainsi, les départements des Bouches-du-Rhône et du Var apparaissent particulièrement favorables pour *G. nigellastrum*.

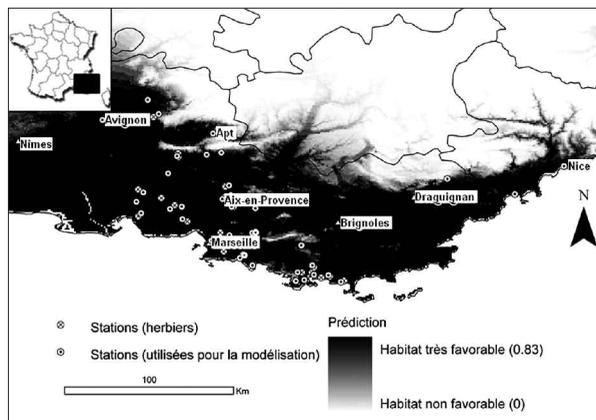


Fig. 2: distribution passée et actuelle connue et modélisation bioclimatique de la distribution potentielle de *Garidella nigellastrum*. Les stations utilisées pour la modélisation (.) ainsi que celles sans localisation précise (x) sont différenciées.

3.3. Étude de la banque de graines

Près de vingt-neuf kilogrammes de sol ont été prélevés selon le protocole décrit précédemment pour une superficie de 1,3119 m² et une profondeur de 10 cm étudiés par l'échantillonnage du sol. Après exposition en chambre de culture et un examen à la loupe binoculaire, seulement quatre graines de *G. nigellastrum* ont pu être identifiées dans l'ensemble de ces échantillons de sol. Ces quatre graines trouvées dans le sol ont été récoltées dans les échantillons correspondant à la strate 0-5 cm.

Malgré l'utilisation de gibbérelline, ces graines n'ont pas germé et doivent être considérées comme mortes. Ceci contraste avec l'abondance en pieds de *G. nigellastrum* parfois très forte aux endroits échantillonnés (fig. 3).

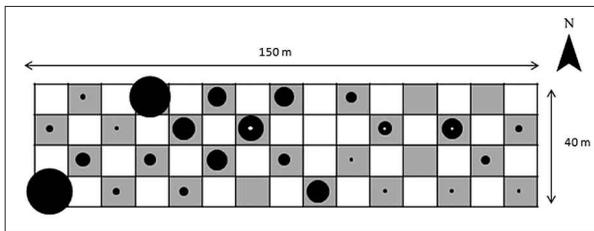


Fig. 3: spatialisation du nombre de pieds de *Garidella nigellastrum* par quadrat de 1 m² (noir) et nombre de graines retrouvées dans le sol (blanc) sur la parcelle de Mérindol dans le PNRL. La taille des bulles est proportionnelle au nombre de pieds ou de graines.

3.4. Étude de la végétation associée à la Garidelle fausse-nigelle

Des Analyses factorielles des correspondances (AFC) ont été réalisées sur les tableaux de données concernant les relevés de végétation. Ces analyses ont pris en compte d'une part les relevés à l'échelle du quadrat d'1 m² avec la densité des espèces et les sous-quadrats contenant des relevés de 400 cm² en présence et en absence du taxon étudié.

Pour la parcelle de Mérindol, un gradient Nord/Sud apparaît lors de nos analyses et est également visible sur le terrain. La parcelle agricole est divisée en deux parties par un îlot de végétation pérenne.

La densité du semis de blé est plus importante dans la partie sud que dans la partie nord. Dans la partie sud, le cortège floristique est dominé par *Aegilops triuncialis* L., *Centaurea solstitialis* L., *Filago pyramidata* L., *Scandix pecten-veneris* L., *Lolium rigidum* Gaudin. Dans la partie nord, à végétation moins dense, on retrouve un assemblage différent caractérisé par *Thymelaea passerina* (L.) Coss & Germ., *Crucianella angustifolia* L., *Galium tricornutum* Dandy. Ces taxons peuvent tout de même être en forte densité par endroits.

L'analyse du cortège floristique montre que *Catapodium rigidum* (L.) C.E. Hubb., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke ou *Avena sterilis* L. sont éloignées du centre de l'AFC (fig. 4) et donc de fait éloignées du centre des relevés avec Garidelle. D'autres sont au contraire rapprochées au cœur de l'AFC. C'est le cas, par exemple, de *Centaurea solstitialis*, *Euphorbia falcata* L. ou de *Nigella damascena* L.. Cependant, il n'y a pas de nette distinction de groupements en ce qui concerne les relevés avec et sans *G. nigellastrum*, on peut noter cependant une plus forte présence de messicoles par rapport aux espèces rudérales.

Le même phénomène concernant la disposition des espèces peut être souligné sur les résultats de l'analyse de la parcelle de La Roque-sur-Pernes. En effet, des espèces comme *Catapodium rigidum*, *Eryngium campestre* L., ou *Poa compressa* L. sont en périphérie d'un groupement composé d'espèces telles *Euphorbia falcata* ou *Centaurea solstitialis*. Cependant, il n'y a pas là non plus de différence nette entre quadrats avec et sans *G. nigellastrum*.

Après compilation des données de Mérindol et de La Roque-sur-Pernes, on s'aperçoit que *G. nigellastrum*, dans nos échantillons, ne se retrouve jamais avec des espèces comme *Poa compressa* ou *Eryngium campestre*. L'AFC réalisée sur ce lot de données montre un net effet « site ». Mais ici encore une nette séparation des relevés avec et sans *G. nigellastrum* n'est pas visible.

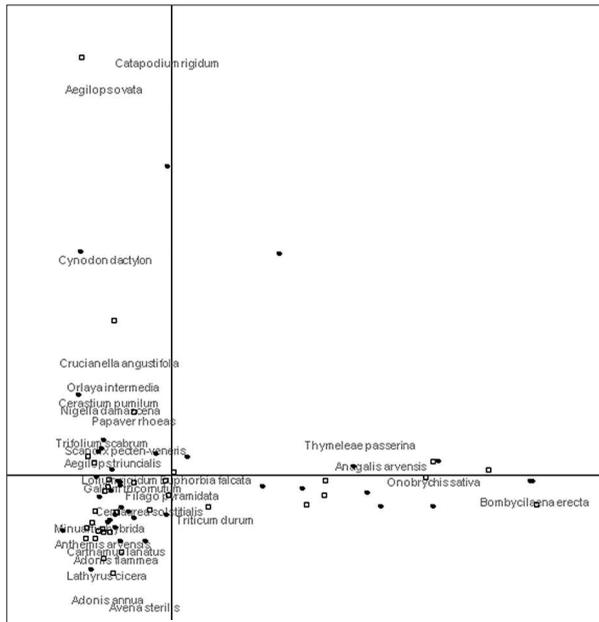


Fig. 4: analyse factorielle des correspondances des relevés floristiques (400 cm²) sur les deux parcelles abritant les populations actuelles de *G. nigellastrum*: les symboles différencient les quadrats avec (●, N=35) et sans (□, N=39) cette espèce.

3.5. Production de graines

G. nigellastrum produit en moyenne plus de graines sur la parcelle de la commune de Mérindol que sur la parcelle de la commune de La Roque-sur-Pernes (fig.5a). Au contraire, la population mérindolaise possède moins de pieds de *G. nigellastrum* par mètre carré et ces pieds ont produit moins d'inflorescences (fig.5b et 5c). En moyenne, *G. nigellastrum* produit deux inflorescences par individu. De plus, la différence entre la population de Mérindol et celle de La Roque-sur-Pernes est flagrante en ce qui concerne le nombre de pieds par mètre carré: la moyenne est de 8 pieds pour Mérindol et de 35 pieds pour La Roque-sur-Pernes. La figure 5d, obtenue par multiplication des valeurs de (a), (b) et (c), montre une productivité supérieure pour la population de La Roque-sur-Pernes avec en moyenne 864 graines produites par mètre carré contre 242 à Mérindol.

Il est à noter ici que pour un individu adulte le nombre moyen de graines produites s'élève à 30,25 à Mérindol et à 24,68 à La Roque-sur-Pernes. Cependant, le test non paramétrique de Mann-Whitney ne met pas en évidence de différences significatives entre ces deux populations.

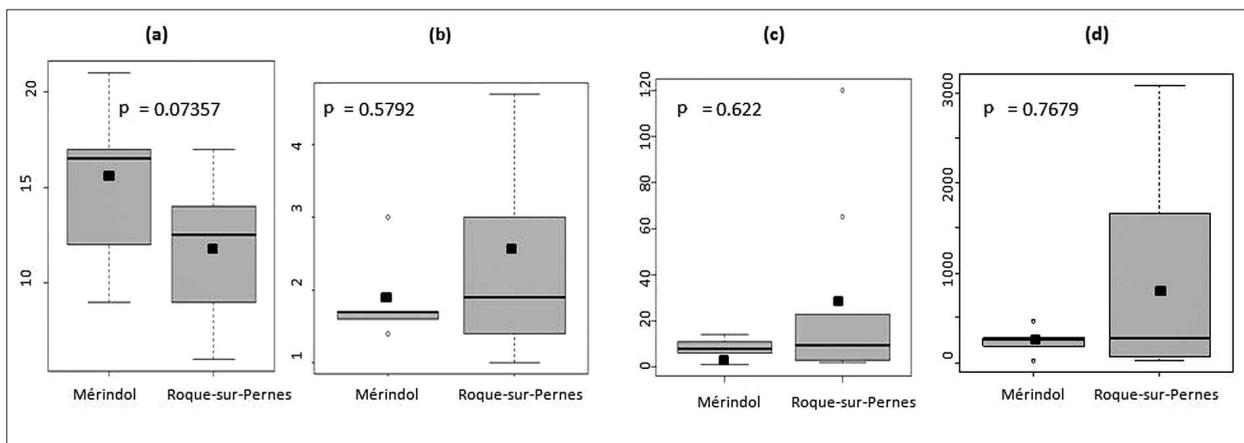


Fig. 5: production de graines de *Garidella nigellastrum*. Les différents boxplots correspondent à (a) nombre de graines par fruits; (b) nombre d'inflorescences par pieds; (c) nombre de pieds par mètre carré; (d) nombre de graines par mètre carré (obtenu par a*b*c). La valeur p est obtenue suite à un test de Mann-Whitney.

4. DISCUSSION

4.1. Distribution et modélisation bioclimatique

Quelques secteurs importants, dans la répartition historique de *G. nigellastrum*, se situent dans les Bouches-du-Rhône (Aix-en-Provence, Miramas, Aubagne) et le Var (Toulon, Le Cannet) d'après la consultation des herbiers de la région. Des données d'anciennes stations de *G. nigellastrum* étant situées dans les zones les plus favorables pour l'espèce, le modèle semble robuste. Ces données permettent également de questionner les raisons pour lesquelles les populations ont disparu : l'environnement climatique étant toujours favorable au maintien de l'espèce, il est clair que d'autres facteurs comme les changements d'usage des terres sont à l'origine de cette régression.

L'ensemble des zones situées en basse altitude en région PACA apparaissent favorables pour le maintien de l'espèce à la lueur des variables climatiques considérées. Cela concerne plus particulièrement les départements des Bouches-du-Rhône, du Var et du Vaucluse. Il semble judicieux, d'après nos résultats, d'orienter les essais d'implantation de nouvelles populations de *G. nigellastrum* dans ces départements.

4.2. Étude de la banque de graines

G. nigellastrum semble être une espèce annuelle sans banque de graines persistante, formant une banque de graines transitoire entre le moment de la dispersion et de la germination. Les graines germent alors en totalité chaque année. Il est également possible qu'une partie des graines soit soumise à de la prédation par la micro- et macro-faune du sol. Une étude sur la viabilité des graines de plantes messicoles a montré une mortalité menant à l'élimination quasi-totale au bout de trois ans dans le cas de *G. nigellastrum* (Saatkamp *et al.*, 2009). Ces graines ont ainsi une viabilité modérée dans le sol et il n'y a donc pas de formation de stock semencier persistant.

La banque de graines persistante est répartie de façon très hétérogène dans le sol et est cantonnée à des micro-habitats (Baskin & Baskin, 1998 ; Bossuyt & Honnay, 2008). Il faut donc être prudent avant de

conclure qu'une banque de graines persistante n'existe pas en se basant sur l'absence d'une espèce. Cependant la forte homogénéisation des sols par le labour laisse douter de cet argument. Il serait tout de même intéressant de compléter notre travail par une étude de la banque de graines transitoire et de sa répartition spatiale. La faible abondance des graines trouvées empêche également de décrire leur distribution verticale dans le sol.

Point important, l'absence d'une banque de graines persistante implique l'absence d'un réservoir génétique de la population dans le sol. L'ensemble de la diversité génétique de la population est représenté par les individus adultes chaque année, ce qui rend ces deux populations particulièrement sensibles à des événements perturbateurs

4.3. Étude de la végétation associée à *G. nigellastrum*

Les résultats propres à la commune de Mérindol mettent en avant un gradient dans la végétation. Depuis 2008, l'exploitant de la parcelle applique deux densités de semis : environ 160 kg/ha sur la moitié sud du terrain et environ 80 kg/ha sur la moitié nord. Au-delà de cette différence de densité, le terrain est hétérogène et s'inonde plus dans la partie nord qu'au sud. Ceci peut expliquer la différence de composition floristique observée. De plus, il est possible que *G. nigellastrum* ne tolère pas une inondation prolongée en hiver et ne survive que peu au gel.

Des groupements séparent des espèces typiquement messicoles comme *Centaurea solstitialis*, *Euphorbia falcata* ou *Nigella damascena* des espèces de friches ou pelouses méditerranéennes telles que *Catapodium rigidum*, *Silene vulgaris* ou *Avena sterilis*. *G. nigellastrum* n'est pas strictement liée à la présence d'une autre messicole ou à l'absence d'une espèce de pelouses méditerranéennes. Cependant, lorsque le milieu se ferme par la présence d'espèces de pelouses méditerranéennes non labourées, la densité de *G. nigellastrum* diminue jusqu'à son absence.

4.4. Production de graines

Il existe une différence de productivité, mais non significative, entre les communes de La Roque-sur-Pernes et Mérindol. Cependant, grâce à un comptage des pieds sur la parcelle, on peut estimer le nombre de graines produit dans l'année. Ainsi, il est possible d'obtenir un nombre moyen de pieds et de surface à échantillonner tout en fixant un seuil limite à ne pas dépasser pour ne pas mettre en péril la population source. Par exemple, la récolte vouée à l'opération d'introduction pourrait être fixée à 10% de la population soit 356 pieds pour la commune de Mérindol. Un tel chiffre correspond à environ 700 inflorescences, 9 000 graines. Pour échantillonner un tel effectif de *G. nigellastrum* il faudrait alors s'intéresser à environ 50 m².

De plus, la production de graines présentée ici est probablement sous-évaluée. En effet, *Garidella nigellastrum* est une espèce estivale qui peut reflleurir à la faveur de pluies tardives. Au moment de la période d'échantillonnage des inflorescences, il est probable que tous les boutons ne soient pas encore sortis, tout comme il est possible que certains fruits soient tombés. Réaliser un comptage plusieurs fois dans l'année permettrait d'obtenir des résultats plus fiables.

Au final, malgré ce risque de sous-évaluation, nos données permettent de cadrer les opérations de transplantation dans un but de conservation et de protection de la population source vis-à-vis de l'impact engendré par les manipulations.

Un autre aspect, non analysé en détail ici est la mortalité des graines au cours du cycle de vie. Entre 24 et 30 graines sont produites par individu en moyenne sur les deux parcelles, si la population est à peu près stable, cela implique que seule une graine sur 24 ou 30 arrive à maturité pour se reproduire. Grâce aux suivis pluri-annuels, nous savons que les effectifs changent fortement d'une année à l'autre, probablement en raison d'une gestion de la parcelle et d'un climat variables. Les deux scénarios sont donc possibles: une population rapidement importante à partir de peu de graines (ce qui s'est passé de 1997 à 2000) ou alors un déclin (depuis 2008). Pour mieux comprendre la mortalité des individus à différents stades de vie, il faudrait donc suivre en détail une cohorte de graines à travers plusieurs années.

5. CONCLUSION

Il est important, lors d'opérations de récolte, de réaliser une étude préliminaire de la population source des graines à prélever et d'estimer le potentiel en graines d'une quantité de foin donnée. Un indice de l'efficacité du semis est donné par le nombre de graines produites par plante. En supposant une stabilité dans la population, 24 à 30 graines donneraient un individu reproducteur compte tenu de la mortalité à travers plusieurs stades de vie. Par conséquent, si on vise une population introduite dans l'année suivant son introduction de 50 individus, il serait nécessaire d'introduire au moins 1 200 graines.

Afin de prélever toute la diversité génétique intrapopulationnelle, il faut orienter le prélèvement sur l'ensemble de la parcelle plutôt que sur une seule partie. En effet, la diversité génétique (estimée à partir d'isozymes) est plus importante aux marges de la parcelle qu'à l'intérieur (Affre, inédit).

En restauration écologique, trois méthodes sont classiquement employées: le transfert de sol (Bossuyt & Honnay, 2008; Kiehl & Wagner, 2006; Patzelt *et al.*, 2001; Rasran *et al.*, 2007), les transplantations (Kirchner *et al.*, 2006; Menges, 2008), et le transfert de foin (Kiehl & Wagner, 2006; Patzelt *et al.*, 2001; Rasran *et al.*, 2007). Nos résultats ayant déterminé que *G. nigellastrum* est une espèce sans banque de graines persistante, il apparaît que la diversité génétique n'est pas contenue dans le sol. De plus, son cycle de vie annuel défavorise l'utilisation de transplantation. La technique la plus efficace à la lueur de nos connaissances nous semble donc l'épandage de produit de la récolte estivale en automne, une fois le sol travaillé.

En raison de l'absence de banque de graines persistante et dans l'hypothèse où toutes les graines de *G. nigellastrum* germent, la diversité génétique globale de la population s'exprime chaque année. Par conséquent, le prélèvement d'une partie du sol n'est pas primordial. Une simple récolte permettra de prélever et planter la majeure partie de la diversité génétique. De plus, toutes les graines, si elles ne sont pas mortes, germent au printemps. Après introduction de graines, le succès de l'opération devrait alors être observé dès la première année s'il n'y a pas mortalité de tout le matériel introduit.

La population dans laquelle les graines seraient prélevées risque d'être fortement impactée par le prélèvement d'individus. Cet impact doit être pris en compte car *G. nigellastrum* n'a pas de réservoir d'individus dans le sol. Il est alors indispensable de limiter les prélèvements à une partie de la population et de fixer un seuil maximal de prélèvement. Faucher entièrement le champ et prélever la majorité du foin mettraient en péril la population de *G. nigellastrum*.

Pour une opération d'implantation de population réussie, il est préférable de choisir une population source proche, constituée d'individus de populations locales (Godefroid *et al.*, 2010; Kirchner *et al.*, 2006; Menges, 2008; Vergeer *et al.*, 2004). Selon la carte de modélisation des zones favorables au développement de *G. nigellastrum* dans la région PACA, introduire de

nouvelles populations sur le territoire du PNRL est pertinent. De plus, la proximité géographique des deux stations actuelles donneuses fait que leurs graines seront soumises aux mêmes conditions climatiques et auront plus de chance de s'exprimer. La flore messicole associée et observée pourra être un élément de sélection des parcelles.

Remerciements

Nos travaux ont pu être réalisés grâce au soutien financier du Parc naturel régional du Luberon et la collaboration du CEN PACA. Nous remercions également toutes les personnes qui nous ont permis de consulter les herbiers. Nous remercions enfin Laurence Affre pour ses conseils.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS V.M., MARSH D.M. & KNOX J.S., 2005. Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb, *Biological Conservation*, n° 124, pp. 425-436.
- BAESSLER C. & KLOTZ S., 2006. Effects of change in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, n° 115, pp. 43-50.
- BASKIN C.C. & BASKIN J.M., 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego: Academic press, 666 p.
- BOSSUYT B. & HONNAY O., 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities, *Journal of Vegetation Science*, n° 19, pp. 875-884.
- CABIN R., MITCHELL R.J. & MARSHALL D.L., 1998. Do surface plant and soil seed bank populations differ genetically? A multipopulation study of the desert mustard *Lesquerella fendleri* (Brassicaceae), *American journal of botany*, n° 85, pp. 1098-1109.
- DESSAINT F., CHADOEUF R. & BARRALIS G., 1990. Etude de la dynamique d'une communauté d'adventices: II. Influence à long terme des techniques culturales sur le potentiel semencier, *Weed research*, n° 30, pp. 297-306.
- DUTOITT., GERBAUD E., BUISSON E. & ROCHE P. 2003. Dynamique d'une communauté d'adventices dans un champs de céréales créé après le labour d'une prairie semi-naturelle: rôles de la banque de graines permanente, *Ecoscience*, n° 10, pp. 225-235.
- ELLITH J., PHILLIPS S.J., HASTIE T. et al., 2010. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists, *Diversity and Distributions*, n° 17, pp. 43-57.
- ELITH J. & GRAHAM C., 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models, *Ecography*, n° 32, pp. 66-77.

ELITH J., GRAHAM C., ANDERSON R., DUDIK M., FERRIER S., GUISAN A., HIJMANS R., HUETTMANN F., LEATHWICK J., LEHMANN A., LI J., LOHMANN G., LOISELLE B., MANION G., MORITZ C., NAKAMURA M., NAKAZAWA Y., OVERTON J., TOWNSEND PETERSON A., PHILLIPS S., RICHARDSON K., SCHACHETTI-PEREIRA R., SCHAPIRE E., SOBERON J., WILLIAMS S., WISZ M. & ZIMMERMANN N., 2006. Novel methods improve prediction of species' distribution from occurrence data, *Ecography*, n° 29, pp. 129-151.

ELLSTRAND N.C. & ELAM D.R., 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation, *Annual reviews of ecology and systematics*, n° 24, pp. 217-242.

FILOSA D., 1995. *Garidella nigellastrum*, in: OLIVIER L., GALLAND J.-P. & MAURIN H. 1995. *Livre rouge de la flore menacée de France*, Collection Patrimoines Naturels, vol n° 20 MNHN, Paris, 621 pp.

GODEFROID S., PIAZZA C., GRAZIANO R., BUORD S., STEVENS, A.-D., AGURAIJA R., COWELL C., WEEKLEY C.W., VOGG G., IRIONDO J.M., JOHNSON I., DIXON B., GORDON D., MAGNANON S., VALENTIN B., BJUREKE K., KOOPMAN R., VICENS M., VIREVAIRE M. & VANDERBORGHT T. 2010. How successful are plant species reintroductions? *Biological Conservation*, n° 144, pp. 672-682.

HIRZEL A.H., HELFER V. & METRAL F., 2001. Assessing habitat suitability model with a virtual species, *Ecological modelling*, n° 145, pp. 111-121.

HIJMANS R., CAMERON S.E., PARRA J.L., JONES P.G. & JARVIS A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, n° 25: pp. 1965-1978.

HOCK Z., SZÖVÉNYI P., SCHNELLER J.J., TOTH Z. & URMI E., 2008. Bryophyte diaspore bank: a genetic memory? Genetic structure and genetic diversity of surface populations and diaspore bank in the liverwort *Mannia fragrans* (Aytoniaceae), *American journal of botany*, n° 95, pp. 542-548.

HUTCHINGS M.J. & BOOTH K.D., 1996. Studies on the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. I. The potential roles of the seed bank in the seed rain, *Journal of Applied Ecology*, n° 33, pp. 1171-1181.

KIEHL K. & WAGNER C., 2006. Effect of hay transfer on long term establishment of vegetation and grasshoppers on former arable fields, *Restoration Ecology*, n° 14, pp. 157-166.

KIRCHNER F., ROBERT A. & COLAS, B., 2006. Modelling the dynamics of introduced populations in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa*: a demo-genetic integration, *Journal of Applied Ecology*, n° 43, pp. 1011-1021.

KUMAR S. & STOHLGREN T.J., 2009. Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia, *Journal of ecology and natural environment*, n° 14, pp. 94-98.

LENTON S.M., FA J.E. & PEREZ DEL VAL J., 2000. A simple non-parametric GIS model for predicting species distribution: endemic birds in Bioko Island, West Africa, *Biodiversity and conservation*, n° 9, pp. 869-885.

MENGES E.S., 2008. Restoration demography and genetics of plants: when is a translocation successful?, *Australian Journal of Botany*, n° 56, pp. 187-196.

ORTEGA-HUERTA M.A. & PETERSON A.T., 2008. Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista mexicana de biodiversidad*, n° 79, pp. 205-216.

- PATZELT A., WILD U. & PFADENHAUER J., 2001. Restoration of wet fen meadows by topsoil removal: vegetation development and germination biology of fen species, *Restoration Ecology*, n° 9, pp. 127-136.
- PEARSON R. G., 2008. *Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. Synthesis*. American Museum of Natural History, URL: <http://ncep.amnh.org>, consulté le 1^{er} juin 2010.
- PECO B., TRABA J., LEVASSOR C., SANCHEZ A.M. & AZCARATE F.M., 2003. Seed size, shape and persistence in dry mediterranean grass and scrublands, *Seed science research*, n° 13, pp. 87-95.
- PETERSON A.T., PAPES M. & SOBERON J., 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling, *Ecological modelling*, n° 213, pp. 63-72.
- PHILIPS S.J., ANDERSON R.P. & SCHAPIRE R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions, *Ecological modelling*, n° 190, pp. 231-259.
- RASRAN L., VOGT K. & JENSEN K., 2007. Effects of topsoil removal, seed transfer with plant material and moderate grazing on restoration of riparian fen grasslands, *Applied Vegetation Science*, n° 10, pp. 451-460.
- SAATKAMP A., AFFRE L., DUTOIT T. & POSCHLOD P., 2009. The seed bank longevity index revisited: limited reliability evident from a burial experiment and database analyses, *Annals of botany*, n° 104, pp. 715-724.
- SHAUKAT S.S. & SIDDIQUI I.A., 2004. Spatial pattern analysis of seeds of an arable soil seed bank and its relationship with above-ground vegetation in an arid region, *Journal of arid environments*, n° 57, pp. 311-327.
- STOATE C., BOATMAN N.D., BORRALHO R.J. & RIO CARVALHO C., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe, *Journal of Environmental Management*, n° 63, pp. 337-365.
- TER HEERDT G.N.J., VERWEIJ G.L., BEKKER R.M. & BAKKER J.P., 1996. An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving, *Functional ecology*, n° 10, pp. 144-151.
- THOMPSON K. & GRIME J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous in ten contrasting habitats, *Journal of ecology*, n° 67, pp. 893-921.
- VERGEER P., SONDEREN E. & OUBORG N.J., 2004. Introduction strategies put to the test: local adaptation versus hererosis, *Conservation Biology*, n° 18, pp. 812-821.
- VERLAQUE R., MÉDAIL F. & ABOUCAYA A., 2001. Valeur prédictive des types biologiques pour la conservation de la flore méditerranéenne, *Life Sciences*, n° 324, pp. 1157-1165.
- WARD D., 2007. Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand, *Biological invasion*, n° 9, pp. 723-735.
- WISZ M., HIJMANS R., LI, J., PETERSON A., GRAHAM C. & GUISAN A., 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models, *Diversity and distribution*, n° 14, pp. 763-773.