
Contribution à la conservation d'une espèce endémique de l'arc cuprifère katangais : Etude de la niche édaphique réalisée, de la démographie et de la pollinisation d'Aeollanthus Saxatilis

Auteur : Labonte, Audrey

Promoteur(s) : Boisson, Sylvain; Monty, Arnaud

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2017-2018

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/5167>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

**CONTRIBUTION À LA CONSERVATION D'UNE ESPÈCE
ENDÉMIQUE DE L'ARC CUPRIFÈRE KATANGAIS :
ETUDE DE LA NICHE ÉDAPHIQUE
RÉALISÉE, DE LA DÉMOGRAPHIE ET DE LA
POLLINISATION D'*AEOLLANTHUS SAXATILIS***

AUDREY LABONTÉ

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADEMIQUE 2017-2018

CO-PROMOTEURS : PR. MONTY A.

DR. BOISSON S.

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

**CONTRIBUTION À LA CONSERVATION D'UNE ESPÈCE
ENDÉMIQUE DE L'ARC CUPRIFÈRE KATANGAIS :
ETUDE DE LA NICHE ÉDAPHIQUE
RÉALISÉE, DE LA DÉMOGRAPHIE ET DE LA
POLLINISATION D'*AEOLLANTHUS SAXATILIS***

AUDREY LABONTÉ

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIER EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADEMIQUE 2017-2018

**CO-PROMOTEURS : PR. MONTY A.
DR. BOISSON S.**

REMERCIEMENTS

Ce travail ne serait pas complet si je ne commençais pas par remercier tous ceux sans qui sa réalisation n'aurait pas été possible, ou bien très compromise, et ceux qui ont contribué à transformer l'aventure scientifique en aventure humaine.

Merci tout d'abord de tout cœur à mes promoteurs Sylvain Boisson et Arnaud Monty, pour votre soutien, vos conseils apportés tout au long de la réalisation de ce TFE et votre bienveillance ; merci pour votre aide précieuse lors de la collecte de données ; merci pour m'avoir cherchée dans toutes les pièces à chaque fois que je n'étais pas où je devais être, j'en suis désolée... Merci tout particulièrement à Sylvain pour m'avoir fait découvrir la flore du cuivre et Lubumbashi, ses gens et ses trésors ; merci aussi pour les sorties et les discussions du soir, ou encore pour avoir pensé à ma place quand j'oubliais ma tête et plus particulièrement mon badge. Je peux dire en bref merci pour tout, puisque tu n'aimes pas les tartines et que ce qui va suivre en est déjà une assez longue.

Merci à Grégory Mahy, pour m'avoir donné envie à travers vos cours de m'orienter vers la gestion des espaces naturels ; merci pour vos coups de pouce discrets dont je n'étais parfois pas au courant, depuis le début de ce travail et même avant.

Un tout grand merci à Alice Delmée, pour m'avoir donné ton travail de fin d'études qui m'a bien lancée, pour l'intérêt témoigné au mien, pour le partage de ton expérience et tes encouragements.

Je remercie sincèrement Héritier, Cedrick, Landry, Jean-Claude pour l'encadrement à TFM, pour m'avoir bien aidée lors de la collecte des données, pour vos conseils, les bons moments lors des trajets et des pauses et votre accueil au sein de l'équipe ; merci aussi à Jean-Jacques, Guylain, Samuel, Freddy et toute l'équipe Environnement de TFM pour votre accueil ; j'ai passé là-bas un séjour qui me donne envie d'y retourner, c'est grâce à vous tous.

Merci à Serge pour m'avoir encadrée à Lubumbashi, pour l'initiation à la reconnaissance de la flore du cuivre, pour tes encouragements et les sorties sur le terrain, pour ta bienveillance également.

Merci aussi à Alain pour vos conseils concernant les pollinisateurs et la présentation, ainsi que votre aide précieuse à l'identification ; on avait presque tout bon !

Merci à Wilfried Masengo pour votre bureau, pour avoir accepté de suivre deux fois ma présentation et m'avoir les deux fois prodigué des conseils très avisés que je me suis efforcée de suivre par la suite.

Un immense merci à Raphaël Tarantino, Clémence Mariage, Béatrice Lagrange et Françoise Toussaint pour avoir réalisé les analyses des sols. Merci également à Gilles Colinet et Jean-Thomas Cornelis pour leurs conseils.

Merci à Lindsay Lebeau pour son soutien à ma candidature tardive au Fonds de Mobilité ULg, sa gentillesse et sa disponibilité.

Merci à Cynthia Thomas, pour s'être démenée à me trouver le matériel nécessaire deux jours avant mon départ.

Merci à Jeannine Bortels pour ses conseils et ses réponses à mes questions d'entomologie.

Aksanti sana à Grace, Cryffin, Kelly, Mour, Malkia, Raphaël, Dorcas, Richie, Salvator, Maurice pour m'avoir fait découvrir le Congo de l'intérieur ou à travers des discussions tellement intéressantes, merci pour tous les bons moments passés ensemble, vous me manquez tous

Des remerciements particuliers à Soline, Hermine, Linda, Camille, Julien, Luca, Gauthier, Tom, Sophie, Dylan, Elise, Pauline, Melvin, Julie et tous ceux qui ont participé à toutes les déclinaisons de l'équipe Carabes/Forêt/Agro, merci pour l'ambiance au labo qui me donnait toujours envie d'aller compter mes graines après 10 jours de binoculaire, merci pour les jeux, la musique, les pétages de plombs collectifs tellement libérateurs, pour les liens tissés ou renforcés durant cette aventure partagée. Vous aussi, vous allez me manquer...

Aksanti Patient bwana yangu, kwa yote tangiya ile siku mimi na itshika wewe ku ingiya mu maisha yangu...

Merci ma soeur Manon pour m'avoir appris à utiliser Word, pour avoir été mes petites mains qui remplissaient à ma place les tableaux des résultats intermédiaires, merci pour tout ce temps gagné ! Merci encore pour ton aide salvatrice apportée en dernière minute sur la mise en page. Merci enfin à Manon et maman pour la relecture, pour votre soutien et vos encouragements lorsque je n'y croyais plus, et longue vie au petit bloc !

Le séjour en République Démocratique du Congo a été financièrement soutenu par le Fonds de Mobilité de l'ULg. Merci au PACODEL pour m'avoir permis d'obtenir cette bourse.

L'analyse des sols a été financée par la Fondation pour Favoriser la Recherche sur la Biodiversité en Afrique (FFRBA), que je remercie également sincèrement.

RÉSUMÉ

Aeollanthus saxatilis est une Lamiaceae chasmophyte presque menacée d'extinction et strictement endémique des sites métallifères de l'Arc cuprifère katangais. La remarquable diversité végétale de cette région est menacée par l'extraction minière en surface. L'application de stratégies de conservation appropriées demande une connaissance de l'état de conservation actuel des populations d'espèces, de leurs conditions environnementales naturelles (niche réalisée), de leur potentiel en culture (niche fondamentale), mais aussi de leurs mécanismes de régénération. La reconstruction d'écosystèmes est l'une de ces stratégies. Son succès passe par la capacité de l'habitat reconstruit à soutenir des populations viables et reproductrices des espèces visées. Dans cette étude, la niche édaphique réalisée de trois populations naturelles d'*A. saxatilis* (Fungurume VII, VIII et XII) et de la population d'un écosystème reconstruit (Fungurume phase I) a été caractérisée à travers l'analyse des teneurs en cuivre, cobalt, calcium et matière organique des substrats accueillant l'espèce et la quantification de la réponse des individus à ces gradients. Une absence de réponse aux teneurs en ETM du substrat a été mise en évidence, indiquant une correspondance de l'espèce au modèle d'endémisme refuge. La démographie de deux populations naturelles et de celle de l'écosystème reconstruit a été étudiée en utilisant le nombre de tiges des individus comme proxy de leur âge. La structure d'âge globale de forme décroissante obtenue témoigne d'une régénération continue de l'espèce. De plus, 54 sessions d'observation et de capture de 20 minutes réparties sur les trois populations entre le 07 et le 20 mars 2018 ont mis en évidence le rôle des Hyménoptères et des Diptères dans la pollinisation d'*A. saxatilis* et un taux de visite global suffisant à assurer la pollinisation. Enfin, la comparaison de la niche édaphique réalisée, de la démographie et de la pollinisation entre l'écosystème reconstruit et les populations naturelles a permis de conclure au succès de l'écosystème reconstruit pour *A. saxatilis*.

ABSTRACT

Aeollanthus saxatilis is a near threatened chasmophytic Lamiaceae. It is a strict endemic from the copper-cobalt hills of the Katangan Copperbelt. This region hosts an outstanding vegetal diversity which is being threatened by surface mining exploitation. The application of adequate conservation strategies requires a good knowledge of species populations demography and conservation status, of their native environmental condition (realized niche), of the full range of conditions allowing their development in culture (fundamental niche), and of their regeneration mechanisms. Ecosystems rebuilding is one of these strategies. Its success for a given target species depends on its ability to support viable and reproductive populations of this species. In this study, the realized edaphic niche of three natural populations of *A. saxatilis* (Fungurume VII, VIII and XII) and of the population of a rebuilt ecosystem (Fungurume phase I) has been characterized. This was done through the analysis of copper, cobalt, calcium and carbon content of the substrates supporting the species and the quantification of the individual fitness response to these gradients. No response to the ETM concentrations was observed, indicating that the species could be a refuge endemic. The demography of two natural populations and the population of the rebuilt ecosystem was studied using the number of stems as a proxy for the age of individuals. The global age structure obtained had a decreasing form, attesting that the species is continuously regenerating. 54 observation and capture sessions of 20 minutes length were carried on between 07 and 20 March 2018 and evenly allocated to each population. They highlighted the role of Hymenoptera and Diptera in the pollination of *A. saxatilis* and showed a global visitation rate sufficient to ensure the pollination. Finally, the realized edaphic niche, demography and pollination of the rebuilt ecosystem were compared with those of the natural populations. This showed the success of the rebuilt ecosystem for *A. saxatilis*.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.....	2
 1. Conservation de la biodiversité	2
1.1. Biodiversité : naissance d'un concept	2
1.2. Définition.....	212
1.3. Origines de la biodiversité : extinctions passées et processus de spéciation	313
1.4. Déclin mondial de la biodiversité	414
1.4.1. Constat.....	414
1.4.2. Causes du déclin de la biodiversité.....	4
1.5. Biologie de la conservation	5
1.6. Priorités de conservation et valeur conservatoire	5
1.7. IUCN.....	616
1.8. Stratégies de conservation.....	717
 2. Concepts de base en biologie de la conservation.....	818
2.1. Hotspots de biodiversité et centres d'endémisme	8
2.2. Le concept d'endémisme	818
2.2.1. Endémisme édaphique	818
2.2.2. Endémisme refuge et endémisme spécialisé	919
2.3. Le concept de niche écologique	200
2.3.1. Historique du concept.....	200
2.3.2. Niche fondamentale et niche réalisée	10
 3. Importance de la caractérisation des populations en conservation.....	11
3.1. Caractérisation des habitats	11
3.2. Démographie.....	222
 4. Importance des pollinisateurs pour la conservation des espèces végétales	1222
 5. Sites métallifères dans le monde	1424
5.1. Origines.....	1424
5.2. Végétation.....	1424
 6. L'Arc Cuprifère Katangais, un exemple de site métallifère en cuivre et cobalt	1525
6.1. Généralités	15
6.2. Filtres, tolérance et spéciation	1727

6.3.	Communautés végétales.....	1828
6.4.	Activités extractives et menaces	1828
6.5.	Une stratégie de conservation : la reconstruction d'écosystèmes	19
OBJECTIFS.....		1929
MATÉRIEL ET MÉTHODES		20
7.	Espèce étudiée : <i>Aeollanthus saxatilis</i>	2030
8.	Zone d'étude.....	2232
9.	Échantillonnage	2434
10.	Niche édaphique réalisée	2535
10.1.	Collecte des données	2535
10.1.1.	Prélèvements de sols	2535
10.1.2.	Données de fitness.....	2535
10.1.3.	Degré d'ombrage.....	2636
10.2.	Conditionnement des échantillons de sols.....	2636
10.3.	Analyse des échantillons de sol	2737
10.4.	Choix des variables de performance (fitness)	2737
10.5.	Analyses statistiques	2838
11.	Pollinisation d' <i>Aeollanthus saxatilis</i>	2939
11.1.	Collecte des données	2939
11.1.1.	Guilde de polliniseurs	2939
11.1.1.1.	<i>Capture des insectes pollinisateurs</i>	2939
11.1.1.2.	<i>Conservation des insectes pollinisateurs</i>	3040
11.1.1.3.	<i>Identification des insectes pollinisateurs</i>	3040
11.1.2.	Taux de fécondation et taux d'avortement.....	3141
11.1.2.1.	<i>Collecte des fruits</i>	3141
11.1.2.2.	<i>Comptage des graines</i>	411
11.2.	Analyses.....	3242
11.2.1.	Activité journalière.....	3242
11.2.2.	Influence des conditions environnementales	3242
11.2.3.	Fréquence de visites par heure et par fleur	3343
11.2.4.	Fréquence de visites par heure, par fleur et par groupe de polliniseurs.....	3343
11.2.5.	Succès de pollinisation et taux d'avortement	3343
12.	Démographie et état de conservation d' <i>A. saxatilis</i>	3444
12.1.	Collecte des données	34

12.2.	Analyses.....	3444
13.	Succès de l'écosystème reconstruit	3444
13.1.	Collecte des données	34
13.2.	Analyses statistiques	34
13.2.1.	Structure de l'habitat.....	3545
13.2.2.	Succès reproducteur d' <i>Aeollanthus saxatilis</i>	3545
13.2.2.1.	<i>Diversité des pollinisateurs présents</i>	3545
13.2.2.2.	<i>Fréquence de visites</i>	3545
13.2.2.3.	<i>Succès de pollinisation et taux d'avortement</i>	3545
13.2.3.	Démographie.....	3646
RÉSULTATS	3646	
1.	Niche réalisée	36
2.	Pollinisation d'<i>Aeollanthus saxatilis</i>	4353
2.1.	Guilde de polliniseurs.....	4353
2.2.	Activité journalière	4959
2.3.	Influence des conditions environnementales sur la fréquence de visites.....	4959
2.4.	Fréquence moyenne de visite.....	5161
2.5.	Fréquence de visites par groupe de polliniseurs	52
2.6.	Succès de pollinisation et taux d'avortement	5363
3.	Démographie et état de conservation d'<i>Aeollanthus saxatilis</i>	55
3.1.	Structure d'âge.....	55
3.2.	Proportion moyenne d'individus reproducteurs.....	5666
3.3.	Recouvrement moyen d' <i>Aeollanthus saxatilis</i> par quadrat	5666
4.	Evaluation du succès de l'écosystème reconstruit Fungurume phase I	5767
4.1.	Structure de l'habitat – variables édaphiques.....	5767
4.2.	Succès reproducteur d' <i>Aeollanthus saxatilis</i>	5767
4.2.1.	<i>Diversité des pollinisateurs présents</i>	5767
4.2.2.	<i>Fréquence de visites</i>	5767
4.2.3.	<i>Succès de pollinisation et taux d'avortement</i>	5868
4.3.	Démographie.....	5969
DISCUSSION.....	6070	
1.	Résultats généraux	700
2.	Contribution à la connaissance de la niche édaphique réalisée d'<i>Aeollanthus saxatilis</i> 700	700
3.	Pollinisation d'<i>Aeollanthus saxatilis</i>	6474

3.1.	Contribution à la connaissance des polliniseurs d' <i>Aeollanthus saxatilis</i>	6474
3.2.	Fréquence de visite et succès de pollinisation	65
4.	Etat de conservation et démographie d'<i>A. saxatilis</i>.....	6676
5.	Succès de l'écosystème reconstruit	6676
5.1.	Structure de l'habitat – variables édaphiques.....	6676
5.2.	Capacité de l'habitat à soutenir une population reproductrice d' <i>Aeollanthus saxatilis</i>	
	6777	
5.3.	Capacité de l'habitat à soutenir une population viable d' <i>Aeollanthus saxatilis</i>	6878
6.	Limites de l'étude	6878
6.1.	Niche édaphique réalisée.....	6878
6.2.	Pollinisation d' <i>Aeollanthus saxatilis</i>	6979
6.3.	Démographie.....	800
6.4.	Succès de l'écosystème reconstruit	800
	CONCLUSION.....	811
	BIBLIOGRAPHIE	7282

INTRODUCTION

Les écosystèmes métallifères, de par la toxicité induite par les hautes teneurs en métaux lourds, abritent une végétation très spécifique (Faucon, 2012). Dans le Sud-Est de la République Démocratique du Congo, une série de gisements de cuivre et de cobalt apparaissent sous forme de collines minéralisées (Saad et al., 2012). Cette région est appelée l'Arc Cuprifère Katangais. Ces collines présentent une végétation métallicole remarquable comprenant plus de 600 espèces dont 5% d'endémiques, réparties dans plusieurs communautés selon le gradient de toxicité (Faucon et al., 2011 ; Faucon et al., 2010). Ces écosystèmes à haute valeur conservatoire sont sévement menacés par l'extraction en surface des minerais (Saad et al., 2012 ; Faucon et al., 2016). C'est pourquoi des programmes de conservation de la flore cupro-cobalticole sont mis en place. La reconstruction d'écosystèmes est l'une des stratégies de conservation et de restauration appliquées (Saad et al., 2012).

Aeollanthus saxatilis est une Lamiaceae appartenant à la communauté chasmophytique se développant dans les cavités des roches siliceuses cellulaires situées sur la crête des collines de cuivre. Elle fait partie des 32 espèces strictement endémiques de l'Arc cuprifère katangais. Elle est reprise sur la Liste Rouge de l'IUCN dans la catégorie "Quasi menacé" (Meersseman et al., 2014). L'application de stratégies de conservation adéquates demande une bonne connaissance de l'écologie de l'espèce (Vergeer et al., 2003 ; Faucon et al., 2016). Sa niche édaphique fondamentale a déjà été caractérisée, révélant sa capacité à germer et à croître en culture indépendamment des concentrations en cuivre et en cobalt du substrat (Delmée, 2017). D'autres sources fournissent cependant des informations contradictoires quant à la tolérance de l'espèce aux métaux lourds (Faucon et al., 2010 ; Malaisse et al., 2016).

Dans ce contexte, ce travail vise à approfondir l'état des connaissances sur l'écologie d'*Aeollanthus saxatilis* afin d'ajuster les stratégies de conservation *ex-situ*. Quatre objectifs sont poursuivis. Le premier est de caractériser la niche édaphique réalisée de l'espèce afin de la confronter avec la niche édaphique fondamentale, en vue d'en déduire le type d'endémisme et donc de mieux comprendre les principaux facteurs qui dirigent la distribution de l'espèce. Cela permettra d'en tenir compte dans les stratégies de conservation *ex-situ*. Le deuxième objectif est d'identifier les pollinisateurs d'*A. saxatilis* et de caractériser son succès reproducteur. La reproduction sexuée est en effet primordiale pour assurer la viabilité à long terme des populations. La compréhension des interactions plante-pollinisateur est donc également de prime importance pour permettre le succès des stratégies de conservation. Le troisième objectif est de caractériser l'état de conservation actuel des populations d'*Aeollanthus saxatilis*, à travers une vue instantanée de leur structure démographique. Le dernier objectif est d'évaluer le succès, pour *Aeollanthus saxatilis*, d'un écosystème reconstruit. Cette évaluation est effectuée à travers une approche relevant de l'écologie des populations. Elle se base sur trois critères. Le premier est la qualité de l'habitat au niveau édaphique. La capacité de l'habitat à soutenir une population viable de l'espèce est également évaluée à travers la structure démographique de la population. Enfin, la capacité de l'habitat à supporter une population reproductrice de l'espèce est évaluée à travers l'abondance et la diversité des pollinisateurs présents ainsi que le succès reproducteur d'*Aeollanthus saxatilis*.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Conservation de la biodiversité

1.1. Biodiversité : naissance d'un concept

Le concept de Biodiversité recouvre non seulement l'ensemble de toutes les formes de vie existant et ayant existé sur la planète, mais également leurs interactions entre elles et avec leurs milieux. Il s'agit donc d'une notion complexe, englobant plusieurs niveaux et devant être considérée à toutes les échelles spatiales et temporelles (Rovillé, 2018a).

Issu de l'abréviation puis de la contraction de « Biological Diversity », le néologisme « Biodiversity » est traduit en français par « Biodiversité » pour « Diversité biologique ». L'émergence tant du terme que du concept de biodiversité coïncide du reste avec le début de la prise de conscience de l'extinction actuelle d'espèces, abordée plus loin dans ce travail (Rovillé, 2018b).

C'est en 1985, lors de la préparation de la conférence « The National Forum on Biodiversity », que le biologiste américain Walter G. Rosen imagina le terme « Biodiversity ». (Rovillé, 2018b). Ce forum, la première rencontre américaine sur le thème de la diversité biologique, devait avoir lieu l'année suivante. Si l'emploi de ce néologisme par E. O. Wilson, entomologiste et professeur à l'Université de Harvard, dans le compte-rendu du forum publié en 1988, a assuré sa popularisation (Rovillé, 2018b ; Rosen, 1997), c'est la Conférence de Rio de Janeiro de 1992 qui généralisera finalement le terme. C'est à cette occasion également que les Nations Unies ont formulé une définition du concept de biodiversité, généralisée ensuite par le texte de la Convention sur la Diversité Biologique ratifié en 2007 (UNCED, 1992).

1.2. Définition

Ainsi, la notion de biodiversité, ou diversité biologique, est définie par l'Article 2 de la Convention sur la Diversité Biologique de 1992 comme étant « la variabilité existant parmi les organismes vivants de toutes origines, incluant, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et les autres écosystèmes aquatiques ainsi que les complexes écologiques dont ils forment partie intégrante ; ceci inclut donc la diversité au sein des espèces, entre espèces et celle des écosystèmes » (UNCED, 1992). Plusieurs niveaux de diversité peuvent dès lors être distingués : la diversité intraspécifique existant au sein des espèces, qui peut être tant génotypique que phénotypique et qui est à l'origine de toute la biodiversité des niveaux supérieurs, la diversité interspécifique existant entre les différentes espèces du monde vivant, la diversité des populations d'une même espèce, et la diversité existant entre les différents écosystèmes, les habitats et les communautés qu'ils contiennent et qui se manifeste à l'échelle du paysage (Dirzo & Raven, 2003 ; Rosen, 1997 ; Rovillé, 2018a).

1.3. Origines de la biodiversité : extinctions passées et processus de spéciation

La diversité observée aujourd’hui, la plus élevée de tous les temps (Dirzo & Raven, 2003), résulte d’une évolution en cours depuis l’apparition de la Vie sur Terre. En effet, depuis voilà 3,8 milliards d’années, les formes de vie apparaissent, disparaissent, se succèdent et se transforment sans cesse (Adams, 2009). De tous temps se sont produits des fluctuations de la biodiversité et des événements d’extinction. Ainsi, 5 extinctions massives, caractérisées par une diminution drastique et mondiale du nombre d’espèces, familles et genres, ont été mises en évidence par des études géologiques et paléontologiques (Adams, 2009). Mais, chaque période de crise a toujours été suivie d’une période de diversification, vraisemblablement du fait des nouvelles opportunités de recoloniser les niches écologiques (ce concept est détaillé plus loin dans ce travail) laissées vacantes par les espèces disparues (Adams, 2009).

Plusieurs mécanismes peuvent conduire à des processus de spéciation, c'est-à-dire à l'apparition d'une ou plusieurs nouvelle(s) espèces à partir d'une espèce ancestrale (Adams, 2009). La spéciation résulte de l'effet combiné de la sélection naturelle et de la dérive génétique, à savoir la modification aléatoire de la fréquence des allèles dans une population au cours des générations (Masel, 2011). L'hypothèse majoritairement avancée par les biologistes pour expliquer ces processus réside dans la différenciation génétique d'individus ou de populations appartenant initialement à un même clade, souvent à la suite d'un changement environnemental (Adams, 2009). Ainsi, si l'échange de gènes entre des populations d'une même espèce est rendu impossible par isolement géographique, ces populations sont susceptibles d'évoluer dans des directions différentes, pouvant à terme former de nouvelles espèces à présent incapables de s'interféconder (Adams, 2009). On parle alors de spéciation allopatrique (induite par la distance entre les populations) (Adams, 2009 ; Schindler et al., 2011). Cet isolement géographique peut provenir de migrations d'individus ou de populations (spéciation péripatrique) suite à des perturbations climatiques (telles que les glaciations) ou autres, d'événements stochastiques de colonisation de nouvelles niches écologiques voire de nouvelles aires géographiques, suivis de processus d'acclimatation, d'adaptation et de naturalisation, qui peuvent également mener à la formation de nouvelles espèces (spéciation péripatrique également), ou encore de la fragmentation de l'aire de répartition de l'espèce originelle par formation de barrières naturelles (montagnes, cours d'eau, océan, vallée, ...) (spéciation vicariante) (De Jong & Van Achterberg, 2007). De nouvelles espèces peuvent en outre se former au sein même de populations de l'espèce ancestrale, suite à l'apparition de nouveaux génotypes incapables ou refusant par sélection sexuelle de se reproduire avec des individus de l'espèce initiale (Adams, 2009). Il s'agit alors d'un processus de spéciation sympatrique, faisant intervenir des populations non isolées géographiquement (Adams, 2009). Il peut également arriver que des individus plus tolérants que d'autres à certaines conditions extrêmes de leur niche écologique se reproduisent entre eux, finissant par créer une nouvelle population isolée écologiquement de la population d'origine et qui, à terme, est susceptible de se différencier génétiquement en une nouvelle espèce par sélection naturelle des gènes tolérants, différenciation des niches écologiques et isolement écologique. On parle alors encore de spéciation sympatrique (Malay & Paulay, 2010). Enfin, il existe un scénario intermédiaire qualifié de « spéciation parapatrique », où deux populations se trouvent semi-isolées dans un habitat très étendu, résultant en contact possible mais très peu fréquent. Les effets de la sélection naturelle ne peuvent alors être compensés par le flux de gènes, trop faible ;

les populations finissent ainsi par former chacune une nouvelle espèce par dépassement d'un seuil de distance génétique (Adams, 2009 ; Yamaguchi & Iwasa, 2017 ; Schindler et al., 2011).

La dynamique continue d'extinction/diversification et de spéciation est à l'origine de l'extraordinaire diversité actuelle du monde vivant (Dirzo & Raven, 2003).

1.4. Déclin mondial de la biodiversité

1.4.1. Constat

Cependant, la communauté scientifique s'accorde sur le constat qu'une érosion mondiale dramatique et irréversible de la biodiversité est en cours actuellement (Dirzo & Raven, 2003). En effet, l'accélération effrénée des activités anthropiques avec l'industrialisation et principalement depuis les 60 dernières années (Millenium Ecosystem Assessment, 2005) s'accompagne malheureusement de conséquences irréversibles sur la biodiversité (Pimm et al., 1995 ; Millenium Ecosystem Assessment, 2005). L'ensemble des impacts humains conduit tout d'abord à une homogénéisation mondiale de la biodiversité, et ce tant à l'échelle génétique que spécifique ou même du paysage ; une deuxième conséquence est la diminution des effectifs et de l'étendue géographique de nombreux groupes d'espèces (à l'exception de ceux qui s'épanouissent dans les paysages modifiés par l'homme) ; enfin, l'influence de l'Homme provoque la disparition d'espèces à un rythme bien plus rapide que lors des extinctions passées (Millenium Ecosystem Assessment, 2005 ; Mittermeier et al., 2011). De fait, le taux d'extinction des espèces observé de nos jours apparaît 100 à 1000 fois supérieur à celui des phases d'extinction antérieures (Pimm et al., 1995).

Aussi, on parle de la sixième grande extinction des espèces pour décrire la crise actuelle de la biodiversité, provoquée principalement par l'activité humaine.

1.4.2. Causes du déclin de la biodiversité

Les principaux facteurs anthropiques directement responsables de l'appauvrissement de la biodiversité sont les suivants (Boisson, 2011 ; Millenium Ecosystem Assessment, 2005 ; Mittermeier et al., 2011) :

- La destruction, la fragmentation, la modification et la conversion des habitats naturels, principalement du fait de l'urbanisation croissante et de la hausse continue des activités agricoles et d'extraction pour répondre à l'accroissement démographique, mais possédant également des origines plus indirectes telles que le réchauffement climatique et la hausse des concentrations de gaz à effet de serre dans l'atmosphère due aux émissions anthropiques. Les causes des modifications des écosystèmes sont multiples : celles-ci peuvent être dues à l'installation d'infrastructures humaines telles que des barrages, au rejet de polluants ou à l'eutrophisation, à un changement de gestion, etc. La destruction des habitats est actuellement la cause principale de l'érosion de la biodiversité (Dirzo & Raven, 2003).
- Les invasions biologiques, favorisées par la mondialisation des échanges ; les espèces invasives sont en effet susceptibles de modifier les interactions naturelles dans leur aire d'accueil et donc d'affecter les espèces natives à différents niveaux
- La surexploitation directe des espèces : surpêche, surchasse, etc.

En outre, les facteurs de changement responsables de la perte de biodiversité et de la modification des services écosystémiques ne semblent pas montrer de tendance au déclin et s'accentuent même pour la plupart (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

1.5. Biologie de la conservation

Face à ces constats, il apparaît nécessaire de prendre des mesures pour tenter d'enrayer ce déclin mondial de la biodiversité. La conservation de la biodiversité désigne la « *protection, le soin, la gestion et le maintien des écosystèmes, habitats, espèces et populations d'espèces dans ou en-dehors de leur milieu naturel, en vue de sauvegarder les conditions naturelles pour leur persistance à long terme* » (International Union for Nature Conservation (IUCN), s.d.). Elle implique de nombreuses questions scientifiques, mais également la réponse à des défis tant économiques que politiques et culturels (Adams, 2009).

Toutes les actions entreprises afin d'enrayer le déclin de la biodiversité font appel à une discipline développée lors de la mise en place des premiers programmes de conservation, avant même la signature de la Convention sur la Diversité biologique : la biologie de la conservation. Cette science de crise se réfère à de nombreuses autres disciplines et vise à fournir les principes et les outils nécessaires à la préservation à long terme de la biodiversité dans son ensemble (Soulé, 1985). Elle se distingue du domaine des ressources naturelles en s'intéressant à l'ensemble des valeurs de la biodiversité et non seulement aux intérêts économiques et aux valeurs utilitaires de celle-ci (Soulé, 1985).

1.6. Priorités de conservation et valeur conservatoire

L'établissement de priorités pour la conservation s'avère complexe mais nécessaire, étant donné la globalité du phénomène d'extinction à travers le monde (Mittermeier et al., 2011). De plus, la biodiversité, les menaces et les moyens disponibles pour la conservation sont très variables selon les régions. Il est donc important que des fonds communs et flexibles soient mis à disposition et que leur utilisation soit guidée par une hiérarchie de priorités communément établie de façon à réduire la perte de biodiversité (Mittermeier et al., 2011).

Plusieurs approches existent pour définir les priorités de conservation. Les critères les plus utilisés par le passé concernaient la valeur commerciale et économique des écosystèmes (Schmitt, 2011). Cependant, d'autres critères entrent à présent aussi en considération dans la définition de la valeur conservatoire.

La valeur conservatoire est attribuée en vue de définir des priorités d'action dans les stratégies de conservation de la biodiversité. Ce concept, appliqué aux ressources naturelles, désigne l'importance ou l'intérêt de conserver ou préserver des composantes de la biodiversité ou des écosystèmes : plus la valeur conservatoire d'une ressource est élevée, plus grand est le souci de la sauvegarder (Tisdell, 2010). Elle est déterminée sur base des différentes valeurs de la diversité biologique mises en lumière par la Convention sur la Diversité Biologique des Nations Unies en 1992 (Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (UNCED), 1992) : intrinsèque, écologique, génétique, sociale, économique, scientifique, éducative, culturelle, récréative et esthétique. Les critères d'évaluation prennent ainsi en compte :

- L'**endémisme** des composantes de la biodiversité, c'est-à-dire leur présence exclusive à une zone géographique bien délimitée (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985)
- Leur **rareté**, à savoir une aire de distribution géographique restreinte, des effectifs de population réduits ou un habitat présentant des conditions écologiques très particulières (Baker et al., 2010).
- Leur **originalité**, pouvant consister, dans le cas d'une communauté, en un assemblage unique d'espèces ou désignant, dans le cas d'une espèce, la spécificité de son habitat
- Leur **risque d'extinction**, traduit par le niveau de danger auquel ces composantes de la biodiversité sont exposées, leur tendance au déclin tant au niveau local qu'au niveau global
- Leur **intérêt pour l'homme**, particulièrement dans le cas d'espèces emblématiques ou commerciales
- Leur **rôle écologique particulier**, principalement dans le cas d'espèces parapluies, dont les exigences sont telles que leur protection induit la protection de toute une série d'autres espèces, ou d'espèces clé de voûte, dont l'effet sur l'environnement apparaît disproportionné en comparaison de l'effectif ou de la biomasse de ces espèces
- Leurs **traits particuliers**, incluant notamment l'unicité évolutive (à savoir la position d'une espèce constituant le seul représentant de son clade) ou encore des caractères découlant de stratégies d'adaptation, tels que la capacité d'accumulation développée par certains métallophytes pour résister aux hautes teneurs en métaux lourds de leur environnement.

1.7. IUCN

Reconnu mondialement, l'IUCN (*International Union for Conservation of Nature*, en français UICN) est une union de Membres composée de gouvernements et d'organisations. Elle a pour mission d'encourager et d'assister les sociétés à la conservation de la biodiversité de l'intégrité de la nature et d'assurer un usage équitable et écologiquement soutenable des ressources naturelles (Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), 2018).

L'IUCN propose, à travers sa Liste Rouge, un système international simple et normalisé de classification des espèces selon leur degré de vulnérabilité. La vulnérabilité mesure le risque de perturbation ou d'extinction pesant sur une espèce présente dans une région (Mittermeier et al., 2011). Ce système constitue une référence pour la définition des priorités de conservation (Boisson, 2011). La description du système donnée ici provient de la version 3.1. des *Catégories et Critères de l'IUCN pour la Liste Rouge* (Union internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), 2012).

La Liste Rouge de l'IUCN classe les taxa dans plusieurs catégories correspondant au niveau de vulnérabilité identifié pour chacun. Les catégories « En danger critique d'extinction » (CR), « En danger » (EN), et « Vulnérable » (VU) forment le groupe « Menacé ». Les taxons classés dans ces catégories sont ceux qui présentent le plus haut niveau de danger. Ils doivent constituer des priorités en termes de mesures de conservation. Le classement dans l'une de ces catégories s'effectue en fonction de différents critères quantitatifs liés à :

- la réduction de la taille des populations constatée, estimée, déduite, supposée ou prévue
- la surface couverte par la zone d'occurrence et la zone d'occupation de l'espèce et la tendance suivie
- le nombre d'individus matures et la tendance constatée, déduite ou prévue

- la probabilité d'extinction à l'état sauvage (Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN), 2012).

La catégorie « Quasi menacé » (NT) regroupe les taxons qui ne remplissent pas actuellement les critères des catégories de niveau de danger supérieur, mais sont près de les remplir ou les rempliront probablement dans un avenir proche (Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN), 2012). La catégorie « Préoccupations mineures » (LC) concerne les taxa ne remplissant aucun des critères des catégories d'ordre supérieur (NT, VU, EN et CR). Lorsque les données sont insuffisantes pour l'évaluation du risque d'extinction d'un taxon, ce dernier est placé dans la catégorie « Données insuffisantes » (LC). Lorsque le dernier individu d'un taxon est mort, celui-ci est placé dans la catégorie « Eteint » (EX). Un taxon peut également être présumé éteint si aucun individu n'a été observé dans son aire de répartition historique lors d'études exhaustives appropriées (Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN), 2012). Enfin, un taxon est dit « Eteint à l'état sauvage » (EW) lorsqu'il n'existe plus dans son aire de répartition historique et ne subsiste plus qu'en captivité, en culture ou à l'état naturalisé en-dehors de son aire d'origine (Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN), 2012).

1.8. Stratégies de conservation

Il existe deux méthodes fondamentales de conservation : la conservation *in situ* et la conservation *ex situ*.

La conservation *in situ* se réfère au maintien des écosystèmes et des habitats naturels, la conservation et le rétablissement de populations viables d'espèces dans leur milieu naturel (International Union for Nature Conservation (IUCN), s.d. ; United Nations Conference on Environment & Development (UNCED), 1992). Ce mode de conservation comprend la protection, la restauration la réhabilitation écologique et l'utilisation durable des composantes de la biodiversité (Limoges et al., 2013).

La conservation *ex situ* désigne toute stratégie de conservation des composantes de la diversité biologique en-dehors de leurs habitats naturels (International Union for Nature Conservation (IUCN), s.d. ; United Nations Conference on Environment & Development (UNCED), 1992). La conservation *ex situ* ne permet pas de conserver la totalité de la diversité génétique, mais seulement un échantillon de celle-ci (Volis & Blecher, 2010). De plus, l'isolement des individus ou populations hors de leur milieu naturel fige les processus évolutifs (Boisson, 2011). Parmi les stratégies de conservation *ex situ* applicables aux espèces végétales, on compte notamment le jardin botanique, la banque de graines et le stockage de pollen et de tissus (Volis & Blecher, 2010). La conservation des taxa métallophytes peut en outre être alliée à un usage en phytostabilisation sur remblais ou aires polluées (Boisson et al., 2018).

D'une manière générale, la conservation *in situ* est le plus souvent préférable à la conservation *ex situ*. La CBD recommande d'ailleurs prioritairement les mesures de conservation *in situ* (United Nations Conference on Environment & Development (UNCED), 1992). Cependant, dans de nombreux cas, la persistance des menaces et des facteurs de dégradation compromet l'application directe de stratégies de conservation *in situ* (Canessa et al., 2016). Pour ces espèces, un programme de conservation *ex situ* est nécessaire et doit être mis en œuvre de manière à permettre, à terme, leur restauration et leur conservation en milieu naturel (Canessa et al., 2016).

2. Concepts de base en biologie de la conservation

2.1. Hotspots de biodiversité et centres d'endémisme

La répartition de la diversité d'espèces sur la surface terrestre n'est pas uniforme. Tout d'abord, la richesse spécifique suit pour la plupart des taxa un gradient latitudinal, augmentant des pôles vers l'équateur (Adams, 2009 ; Habel et al., 2013 ; Dirzo & Raven, 2003). Ainsi, les plus fortes concentrations se trouvent dans les régions tropicales. En outre, les régions les plus hétérogènes au niveau de la topographie et du climat, ou celles qui présentent un large panel d'habitats plus ou moins isolés les uns des autres, sont plus susceptibles d'accueillir une grande diversité d'espèces (Adams, 2009 ; Habel et al., 2013). Les endroits présentant des niveaux extrêmement élevés de richesse spécifique par rapport aux régions environnantes ou aux régions de climat similaire sont appelés des « hotspots » de biodiversité (Adams, 2009). 35 points, couvrant une surface totale de 23,7 millions de km², sont actuellement reconnus comme hotspots de biodiversité par le monde (Habel et al., 2013 ; Mittermeier et al., 2011). Bien qu'il n'existe pas de définition unique d'un hotspot qui fasse l'unanimité auprès de la communauté scientifique mondiale, notamment concernant la surface couverte (Adams, 2009), tous se caractérisent par des niveaux extrêmement élevés d'endémisme mais aussi de menace. Pour être considérée comme hotspot, une région doit en effet contenir plus de 1500 plantes vasculaires endémiques et avoir déjà perdu plus de 70% de sa végétation naturelle originale (Habel et al., 2013 ; Mittermeier et al., 2011). Les zones où les mécanismes de spéciation ont conduit à la formation d'assemblages d'espèces exclusivement trouvée dans ces zones sont appelées « *centres d'endémisme* » (Dirzo & Raven, 2003 ; Adams, 2009). Ces centres d'endémisme accueillent une grande diversité végétale et concentrent un grand nombre de taxons endémiques, rares et menacés (Siebert et al., 2001).

2.2. Le concept d'endémisme

Le concept d'endémisme peut être défini comme l'exclusivité de la présence d'un taxon dans une aire géographique donnée (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985). Un degré élevé d'endémisme est le plus souvent corrélé avec l'âge et l'isolement d'une surface, mais également avec la diversité de ses habitats (Kruckeberg et Rabinowitz, 1985).

Les taxons endémiques stricts sont la conséquence de mécanismes de spéciation (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985). Leur caractère endémique peut être lié soit à une spécialisation à une caractéristique de leur habitat, qui est le plus souvent un facteur édaphique, soit à des traits démographiques tels que de mauvaises capacités de dispersion ou un faible succès reproducteur (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985).

Le souci de conserver les ressources génétiques uniques offertes par les organismes rares et endémiques a fait entrer la conservation des taxa endémiques dans les préoccupations des gouvernements et organismes de conservation (Kruckeberg et Rabinowitz, 1985).

2.2.1. Endémisme édaphique

Lorsque ce sont les conditions physico-chimiques du sol qui déterminent l'endémisme, on parle d'endémisme édaphique (Boisson, 2016). Les sols inhabituels, marginaux, tels que les serpentines,

les sols calcaires ou encore les sols métallifères, supportent souvent une flore originale et à fort degré d'endémisme (Burge et al., 2017).

L'endémisme édaphique peut découler de la dérive génétique, d'une spéciation allopatrique ou péripatique par sélection et isolement reproducteur (Boisson, 2016). En outre, Raven (1964) a émis l'hypothèse que l'endémisme édaphique puisse être lié à la sélection catastrophique. Les résultats de nombreuses études suggèrent que, chez les espèces végétales, l'établissement sur des sols marginaux par rapport aux conditions édaphiques habituelles de l'espèce implique presque systématiquement la formation de variétés génétiquement distinctes (Raven, 1964). Ces populations marginales, présentant une différenciation génétique liée à la sélection des mécanismes adaptatifs nécessaires pour survivre hors des conditions naturelles de l'espèce, seraient dès lors les plus susceptibles de survivre à une extinction catastrophique de l'espèce (Raven, 1964). Cette sélection catastrophique pourrait mener à une restriction de l'aire d'occurrence de l'espèce aux seules surfaces marginales, menant à l'émergence d'un endémisme édaphique par réorganisation du génotype (Raven, 1964).

L'endémisme édaphique accroît la vulnérabilité de l'espèce face aux facteurs d'extinction. En effet, l'endémisme implique une distribution réduite et des exigences très spécifiques en termes d'habitats. De nombreuses espèces végétales endémiques du point de vue édaphique sont actuellement en régression, voire déjà éteintes, du fait de la destruction, de la fragmentation ou de la dégradation de leur habitat (Faucon et al., 2012b).

2.2.2. Endémisme refuge et endémisme spécialisé

Il existe trois hypothèses couramment avancées pour expliquer la présence de taxa endémiques sur les sols contraignants (Boisson et al., 2017a ; Boisson et al., 2017b ; Faucon et al., 2016).

Tout d'abord, ces taxa pourraient être exclus des sols normaux par une compétition trop forte exercée par la végétation dominante. Etant tolérants aux conditions de stress, ils seraient donc poussés à se réfugier sur les sols marginaux hostiles à la plupart des autres végétaux et où la compétition interspécifique est dès lors plus faible (Boisson et al., 2017a ; Boisson et al., 2017b ; Gankin & Major, 1964). Lorsque l'endémisme est lié à l'exclusion compétitive, on parle d'endémisme refuge (Boisson et al., 2017a ; Boisson et al., 2017b). Dans ce cas, l'optimum écologique de la niche édaphique réalisée différera de celui de la niche fondamentale (Boisson et al., 2017a ; Boisson et al., 2017b).

Deuxièmement, certains taxa pourraient présenter des besoins physiologiques particuliers et donc s'être spécialisés sur les sols chimiquement mal balancés où ils seraient plus compétitifs que les autres espèces (Boisson et al., 2017a ; Boisson et al., 2017b ; Kruckeberg & Rabinowitz, 1985). On parle d'endémisme spécialisé (Boisson et al., 2017a ; Boisson et al., 2017b).

La troisième hypothèse est spécifique aux sols métallifères. En effet, les hautes teneurs en métaux lourds contrôlent la pression des pathogènes et des herbivores. Des espèces particulièrement sensibles à ces pathogènes ou à l'herbivorie pourraient donc être restreintes aux sols métallifères (Boisson et al., 2017a ; Boisson et al., 2017b ; Chipeng et al., 2010 ; Faucon et al., 2016). Il s'agit d'un modèle d'endémisme refuge plus large que la compétition végétale seule (Boisson, 2016).

2.3. Le concept de niche écologique

La niche écologique décrit l'écologie d'une espèce, notamment son habitat et son rôle dans l'écosystème (Pocheville, 2015). Il s'agit d'un concept très controversé (Pocheville, 2015 ; Boisson, 2016). Elle constitue le fondement du courant déterministe en écologie des communautés, selon lequel les schémas de diversité et de composition spécifique des communautés sont régis par des processus locaux basés sur le concept de niche tels que les filtres environnementaux, les interactions biotiques ou la compétition interspécifique (Boisson, 2016 ; Chase & Myers, 2011). A l'inverse, la théorie neutre unifiée de la biodiversité soutient l'équivalence écologique des espèces ayant les mêmes habitudes trophiques (Hubbell, 2006). D'après cette théorie, ces espèces trophiquement similaires présenteraient le même niveau de compétition et seuls les processus stochastiques tels que la dérive écologique (définie comme des changements aléatoires de l'abondance relative des espèces) détermineraient l'assemblage et l'abondance des espèces au niveau d'une communauté et différencieraient plusieurs communautés équivalentes (Hubbell, 2006 ; Chase & Myers, 2011 ; Gilbert & Levine, 2017). La théorie des niches écologiques semble cependant la plus appropriée pour décrire les communautés herbacées (Boisson, 2016).

2.3.1. Historique du concept

Deux scientifiques sont considérés comme les pères du concept de niche écologique (Pocheville, 2015). Ils ont tous deux, mais de manière indépendante, établi une théorie basée sur une approche déterministe pour expliquer la distribution et les propriétés des espèces (Boisson, 2016 ; Pocheville, 2015). Bien que plusieurs auteurs aient forcé la distinction entre les deux visions du concept, elles sont en réalité très similaires (Pocheville, 2015).

Ainsi, Grinnell (1917) a défini la niche écologique comme étant la place occupée par une espèce dans l'environnement (Pocheville, 2015). La niche écologique selon Grinnell (ou niche grinnellienne) doit être comprise comme l'ensemble des conditions déterminant la présence d'une espèce à un endroit donné, incluant les facteurs abiotiques tels que la température ou encore l'humidité, mais aussi les facteurs biotiques comme par exemple la présence de compétiteurs ou de prédateurs (Grinnell, 1917 ; Pocheville, 2015). Le concept de niche grinnellienne est donc lié à l'idée d'exclusion compétitive déjà abordée ci-dessus (Pocheville, 2015). Cette vision de la niche écologique a été également appelée « Niche d'habitat » (Pocheville, 2015).

Elton (1927) a quant à lui défini la niche écologique comme étant la place de l'espèce dans sa communauté, ses relations à la chaîne trophique, aux espèces ennemis et à d'autres facteurs (Elton, 1927). La niche eltonienne désigne donc la position d'une espèce dans la chaîne trophique et les fonctions occupées par l'espèce dans sa communauté (Pocheville, 2015 ; Boisson, 2016). Elle a également été nommée « Niche fonctionnelle » (Pocheville, 2015).

Hutchinson (1957) a distingué deux types de niches écologiques : la niche fondamentale et la niche réalisée.

2.3.2. Niche fondamentale et niche réalisée

La niche écologique fondamentale d'une espèce est définie comme un hypervolume à n dimensions dans lequel chaque point correspond à un état de l'environnement qui permettrait à l'espèce de se maintenir indéfiniment (Hutchinson, 1957). Ainsi, la niche fondamentale représente l'ensemble des

conditions abiotiques permettant le développement et la reproduction des individus d'une espèce (Boisson, 2016).

La niche écologique réalisée fait entrer la compétition interspécifique et, par extrapolation, l'ensemble des facteurs biotiques dans le modèle (Hutchinson, 1957 ; Boisson, 2016).

Ainsi, la niche fondamentale représente les conditions environnementales abiotiques pouvant potentiellement permettre l'existence et le maintien de l'espèce, tandis que la niche réalisée désigne l'ensemble des conditions environnementales biotiques et abiotiques où l'espèce est effectivement retrouvée. La niche réalisée sera toujours d'une amplitude plus réduite que la niche fondamentale. La niche écologique est étudiable statistiquement et mathématiquement à une, deux ou trois dimensions (Boisson, 2016). Elle peut donc être représentée le long d'une dimension par une courbe de réponse de la densité d'individus ou de la performance (fitness) des individus à un gradient environnemental (Boisson, 2016).

Lorsque l'on s'intéresse exclusivement aux conditions physico-chimiques du sol rencontrées aux endroits où une espèce est présente, on parle de niche édaphique réalisée. Ce concept est lié à celui d'endémisme édaphique abordé ci-dessus.

3. Importance de la caractérisation des populations en conservation

Dans un but de conservation, il est important de comprendre comment et dans quelle mesure la qualité de l'habitat interagit avec les processus génétiques et démographiques, ainsi que d'évaluer l'incidence de ces trois paramètres sur la viabilité et la performance des populations (Vergeer et al., 2003).

3.1. Caractérisation des habitats

Les effets de la détérioration de l'habitat sur la viabilité et le maintien des populations sont connus pour être néfastes (Vergeer et al., 2003 ; Brys et al., 2005 ; Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Logiquement, une stratégie de conservation est donc vouée à l'échec si les conditions environnementales ne sont pas réunies pour permettre le maintien des individus ou populations des espèces cibles. Ceci est à mettre en relation avec le concept de niche écologique développé plus haut. Une bonne connaissance de l'écologie des espèces *in situ*, incluant les paramètres abiotiques et biotiques qui influencent leur distribution, permet d'améliorer le succès de restauration des écosystèmes (Boisson et al., 2017a). En particulier, la compréhension des relations sol-plante est nécessaire à l'établissement de programmes de conservation et de restauration de la diversité végétale (Faucon et al., 2016). La caractérisation de l'habitat optimal est primordiale pour la conservation *ex situ* de taxons endémiques stricts au niveau édaphique (Boisson et al., 2017a ; Faucon et al., 2016).

3.2. Démographie

La taille et la structure de la population constituent des paramètres-clés pour la conservation de cette population. En effet, la simple protection de quelques individus d'une espèce ne peut garantir la survie de celle-ci (Adams, 2009). La probabilité de survie d'une population locale est fonction de sa taille (Soulé, 1985). Les petites populations sont plus sensibles aux événements stochastiques et catastrophes naturelles susceptibles d'éliminer une partie des individus voire l'entièreté de la population (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985 ; Soulé, 1985). Elles sont également plus susceptibles de subir une réduction de la variabilité génétique due à la dérive génétique ou encore à la dépression de consanguinité, résultant en une diminution de leur performance (Soulé, 1985).

L'Analyse de Viabilité des Populations désigne l'utilisation de méthodes quantitatives pour prédire l'état probable d'une population dans le futur (Morris et al., 2002). La capacité de régénération d'une population et sa viabilité à long terme sont déterminées à la fois par des paramètres démographiques et par des facteurs environnementaux agissant de façon stochastique sur ces paramètres, sur les processus démographiques et la dynamique de population (Oppel et al., 2014). Les principaux processus démographiques affectant la taille des populations sont les naissances, la mortalité, l'immigration et l'émigration (Oppel et al., 2014). Les principaux paramètres démographiques sont l'effectif de la population, la répartition de celui-ci dans différentes classes d'âge ou stades de vie, les taux de survie, de mortalité, de fécondité et de dispersion des différentes classes d'âge, et le taux de croissance de la population (Jongejans et al., 2008).

Plusieurs types d'approches existent pour étudier la viabilité des populations (Morris et al., 2002). L'outil le plus souvent utilisé pour étudier la dynamique des populations est le modèle de population matriciel (Oppel et al., 2014). Cette méthode dite « structurée » se base sur les changements observés d'effectif dans les différentes classes d'âge ou stades de vie (Morris et al., 2002). Elle permet une analyse précise des stades critiques et des processus démographiques à cibler pour la conservation (Morris et al., 2002).

4. Importance des polliniseurs pour la conservation des espèces végétales

La pollinisation peut être définie comme le transfert de grains de pollen depuis une anthère vers un stigmate (Abrol, 2012). Il s'agit d'une étape cruciale dans le processus de reproduction sexuée des Angiospermes, qui précède l'étape de fertilisation (Abrol, 2012). Le transfert de pollen d'une fleur à l'autre peut être effectué par divers agents abiotiques tels que le vent, l'eau ou encore la gravité (Abrol, 2012). Cependant, pour plus de 90% des plantes à fleurs, ce transfert est assuré par des animaux (Kearns et al., 1998 ; Patrício-Roberto & Campos, 2014 ; Gous et al., 2017). L'efficience des agents biotiques est supérieure à celle des agents abiotiques : en effet, les animaux transportent le pollen de manière dirigée, contrairement aux agents abiotiques (Abrol, 2012). Les insectes constituent le principal groupe de polliniseurs (Kearns et al., 1998 ; Patrício-Roberto & Campos, 2014). Bien que la reproduction de presque toutes les plantes sauvages dépende d'agents de pollinisation animaux, la majorité des études sur les interactions plante-polliniseurs portent sur

des plantes cultivées ; il existe peu d'études sur la pollinisation des plantes sauvages et en particulier des espèces rares (Patrício-Roberto & Campos, 2014 ; Gibson et al., 2006). Pourtant, en étant à la base de la reproduction sexuée des plantes, les polliniseurs constituent un élément crucial pour le fonctionnement des écosystèmes terrestres et la survie à long terme des espèces végétales (Abrol, 2012 ; Gibson et al., 2006). Même si de nombreuses plantes présentent également des mécanismes de reproduction végétative, ces derniers ne permettent pas le brassage génétique permis par la fertilisation croisée et ne sont pas suffisants à assurer la viabilité à long terme de l'espèce en l'absence de pollinisation (Kearns et al., 1998 ; Abrol, 2012).

Or, dans plusieurs endroits du monde, un déclin de certains groupes de polliniseurs est actuellement observé. Les spécialistes parlent de « crise de la pollinisation » (Gous et al., 2017 ; Kearns et al., 1998 ; Abrol, 2012). Les causes principales en sont la fragmentation et la conversion des habitats, l'agriculture et le pâturage, l'utilisation de pesticides et d'herbicides et l'introduction d'espèces exotiques (Kearns et al., 1998).

L'interaction plante-pollinisateur constitue dans la plupart des cas une relation mutualiste, où la plante dépend du pollinisateur pour sa reproduction tandis que le pollinisateur a besoin de la plante pour se nourrir ou encore se protéger (Gous et al., 2017 ; Patrício-Roberto & Campos, 2014 ; Monty, 2004). Aussi, une relation mutualiste est basée sur le mécanisme de récompense (Gous et al., 2017). Les visites florales s'opèrent de façon très sélective, les polliniseurs choisissant les fleurs qui répondent le mieux à leurs besoins énergétiques (Abrol, 2012). Ces besoins, de même que l'activité des polliniseurs, varient en fonction des conditions climatiques (Abrol, 2012).

Les polliniseurs peuvent être spécialistes, ils sont alors intimement liés à un taxon végétal spécifique dont dépend entièrement leur survie (Gous et al., 2017). On parle alors de comportement monolectique de recherche de nourriture (Gous et al., 2017). Ils peuvent également être généralistes, ils visitent alors une diversité de taxons différents (Patrício-Roberto & Campos, 2014). S'ils visitent un petit nombre d'espèces, on parle de comportement oligolectique. S'ils visitent une grande variété d'espèces, leur comportement est dit polylectique (Gous et al., 2017). Dans le cas de polliniseurs spécialistes, une réduction du nombre de plantes-hôtes provoque un déclin de la population de polliniseurs, et vice-versa (Gous et al., 2017).

Tous les polliniseurs ne possèdent pas la même efficacité en termes de pollinisation d'une même espèce végétale (Fontaine et al., 2006 ; Gibson et al., 2006). En effet, ils ne présentent pas tous le même taux de visite et ne sont pas tous capables de transporter la même quantité de pollen compatible (Gibson et al., 2006). De même, l'efficacité d'un même pollinisateur varie en fonction de l'espèce végétale considérée. La conservation d'une diversité fonctionnelle de polliniseurs est donc primordiale pour le maintien de la stabilité des communautés végétales diversifiées (Fontaine et al., 2006).

En outre, le succès reproducteur dépend non seulement de l'efficacité de la pollinisation, mais également de celui de la fécondation après dépôt du grain de pollen sur le stigmate (Abrol, 2012). La fécondation ne se produira pas si le pollen reçu est incompatible avec l'ovule (Abrol, 2012). Cela peut arriver si le pollen provient d'une autre espèce, ou encore en cas d'auto-incompatibilité et que le pollen provient du même individu ou de la même fleur (Abrol, 2012).

5. Sites métallifères dans le monde

5.1. Origines

Les métaux lourds sont des éléments chimiques dont la densité est supérieure à 5g/cm^3 (Faucon, 2012 ; Shah et al., 2010). Si ce n'est le fer et le manganèse, ces métaux lourds sont généralement rares dans la croûte terrestre. C'est pourquoi ils sont appelés « Elements Traces Métalliques » (ETM). Certains métaux lourds tels que le cobalt, le cuivre, le fer, le manganèse, le molybdène, le nickel et le zinc sont, en très petites quantités, essentiels pour les plantes (Shah et al., 2010). Au-dessus d'une concentration limite dans le sol, ils deviennent cependant toxiques pour les végétaux (Shah et al., 2010). La toxicité des métaux lourds pour les plantes dépend de leur biodisponibilité en solution (Shah et al., 2010). Celle-ci dépend d'autres paramètres édaphiques tels que la teneur en matières organiques, en calcium, en magnésium, le pH et la capacité d'échange cationique (Malaisse et al., 2016 ; Collins et Kinsela, 2011 ; Shah et al., 2010). Plus le pH et le contenu en argiles et/ou en MO sont élevés, plus les métaux sont fermement liés au sol avec un long temps de résidence. Ils sont donc moins mobiles et moins disponibles pour les plantes (Malaisse et al., 2016 ; Shah et al., 2010).

Le terme « Métallifère » désigne des roches ou des sols riches en métaux (Faucon, 2012). Ces derniers peuvent être d'origine naturelle ou anthropique. Dans le premier cas, ils se développent sur des affleurements naturels de roches métallifères. De tels sols sont extrêmement rares à la surface de la planète (Faucon, 2012 ; Saad et al., 2012). Les affleurements naturels les plus répandus sont des affleurements serpentiniques riches en nickel, en fer et en magnésium (Faucon, 2012). Il existe aussi des affleurements de fer, manganèse, cuivre, cobalt et d'autres minéraux rares. Ils peuvent présenter des teneurs en ETM pouvant atteindre plus de 1000 ppm. A titre de comparaison, les concentrations en cuivre d'un sol normal sont généralement comprises entre 10 et 80 ppm (Hagemeyer, 2004).

En outre, le développement des activités d'extraction et de transformation des minéraux a provoqué la contamination de surfaces historiquement non métallifères et donc engendré l'apparition de nouveaux types d'habitats métallifères, dits « anthropogènes » (Faucon, 2012).

5.2. Végétation

En raison de leur toxicité, ces milieux sont très contraignants pour la végétation (Faucon et al., 2011), les hautes concentrations en métaux opérant une forte pression sélective sur les espèces (Baker et al., 2010). Ainsi, les affleurements naturels de roches métallifères supportent souvent des communautés végétales très caractéristiques, différentes de la végétation dominante sur les sols non contaminés alentours (Faucon, 2012). Ces communautés originales sont le résultat d'une sélection déterministe par les filtres environnementaux et de processus stochastiques typiques des habitats insulaires (Saad et al., 2012 ; Ilunga wa Ilunga et al., 2013). La toxicité des métaux induisant une pression sélective importante (Baker et al., 2010), ces milieux offrent de nombreuses possibilités de microévolution et de spéciation (Saad et al., 2012 ; Ilunga wa Ilunga et al., 2013). De plus, les affleurements métallifères sont souvent de taille limitée et géographiquement isolés les uns des autres dans une matrice paysagère où les sols sont normaux (Saad et al., 2012). Les effets

de la dérive génétique y sont donc accentués (Saad et al., 2012). Par conséquent, il est fréquent que les sols métallifères présentent des espèces rares, endémiques, adaptées aux hautes teneurs en ETM (Faucon et al., 2011 ; Ilunga wa Ilunga et al., 2013 ; Faucon et al., 2016).

Ainsi, seules des espèces tolérantes à ces conditions écologiques extrêmes sont capables de s'y établir (Faucon, 2012). Les plantes tolérantes aux métaux lourds sont capables d'éviter l'intoxication grâce à des mécanismes cellulaires très spécialisés, pour autant que la concentration en métaux dans le sol demeure inférieure au seuil de tolérance de la plante (Baker et al., 2010). Ces mécanismes de tolérance sont la conséquence de la pression sélective provoquée par la présence toxique des métaux (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985). Deux principales stratégies de tolérance aux métaux lourds sont distinguées : l'exclusion et l'accumulation (Baker, 1981).

L'accumulation consiste à concentrer les métaux, souvent préférentiellement dans les parties aériennes, quelle que soit la concentration métallique dans le sol (Baker, 1981). Un hyperaccumulateur en cobalt, cuivre ou nickel peut être défini comme un végétal présentant une teneur en l'un de ces métaux d'au moins 1000 micro-grammes par gramme de matière sèche. (Brooks et al., 1980).

L'exclusion désigne le maintien d'une faible concentration foliaire constante par régulation du transport depuis les racines. Cette stratégie reste valable en-dessous d'un certain seuil de concentration en métaux dans le sol. Lorsque ce seuil critique est dépassé, le mécanisme de régulation est inhibé et une accumulation importante de métaux dans les tissus entraîne la mort de l'individu (Baker, 1981).

Un troisième type de réponse des plantes à un gradient en métaux a été observé. Il s'agit des plantes indicatrices. Chez ces plantes, l'absorption puis le transport des métaux vers les parties aériennes sont proportionnels aux concentrations du sol (Baker, 1981).

Les espèces capables de survivre et de se reproduire sur des sols métallifères sont qualifiées de « métallophytes » (Baker et al., 2010). Leurs adaptations physiologiques remarquables confèrent aux métallophytes un potentiel d'utilisation en phytoremédiation (Faucon et al., 2010). En raison de son endémisme, de sa rareté, de ses mécanismes de tolérance et de son potentiel d'utilisation en technologies vertes, la flore des milieux métallifères possède une valeur conservatoire très élevée (Faucon et al., 2010).

6. L'Arc Cuprifère Katangais, un exemple de site métallifère en cuivre et cobalt

6.1. Généralités

Les affleurements naturels de cuivre sont rares à la surface terrestre (Saad et al., 2012). On en trouve en Arizona, au Pérou, au Chili, en Australie et en Afrique subtropicale (Saad et al., 2012). En particulier, la République Démocratique du Congo possède parmi les plus importants gisements de cuivre et de cobalt au monde (Saad et al., 2012 ; Muyumba et al., 2015). Les provinces du Lualaba et du Haut-Katanga, en République Démocratique du Congo, possèdent une série de gisements

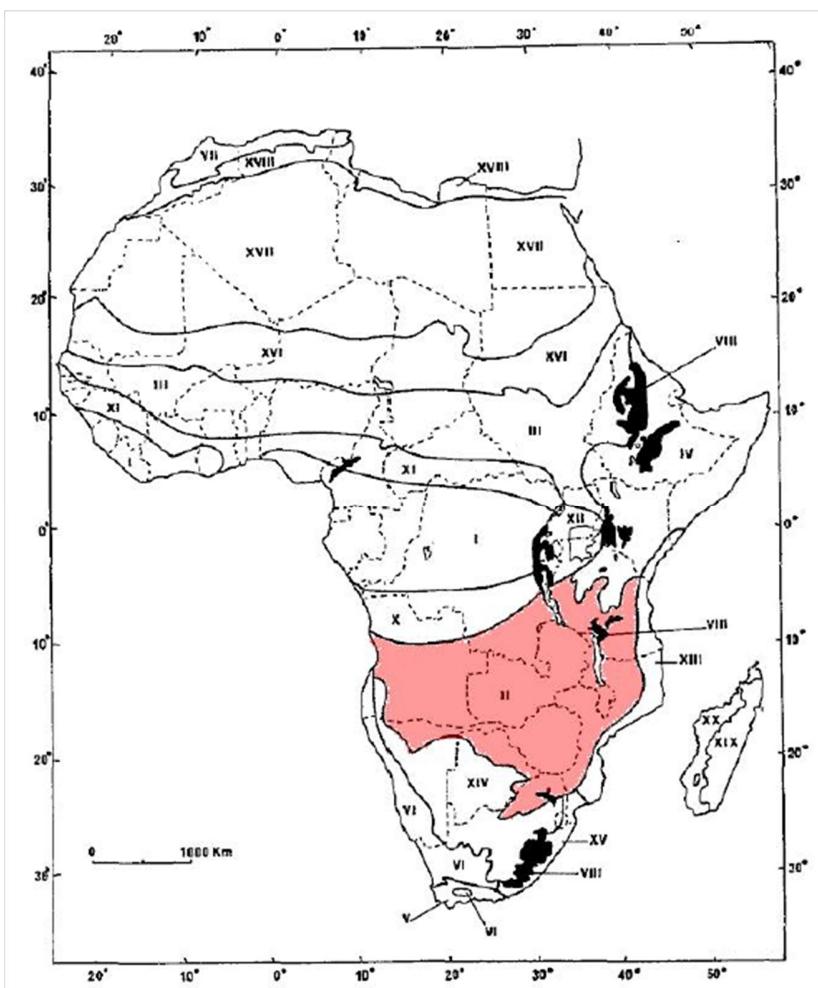


Fig. 1. Localisation du centre régional d'endémisme zambézien (en grisé). D'après Boisson (2011) (lui-même d'après Malaisse (1993)).

cupro-cobaltifères (Saad et al., 2012). Entre Kolwezi et Lubumbashi, ces gisements forment un arc de 400 km de long sur 50 km de large, dénommé « Arc cuprifère katangais » (Faucon et al., 2010 ; Saad et al., 2012).

L'Arc cuprifère katangais appartient au centre régional d'endémisme zambézien tel que défini par White en 1983 (figure 1). Cette entité comprend 21 unités de végétation et présente un taux d'endémisme de 54% pour ce qui est des spermatophytes (Boisson, 2011).

Les affleurements de cuivre et de cobalt sont facilement repérables dans le paysage relativement plat de la région en raison de leur relief (Faucon et al., 2010 ; Faucon et al., 2011 ; Séleck et al., 2013). Ainsi, plus de 160 collines minéralisées s'élèvent le long de cet arc (Faucon et al., 2011 ; Muyumba et al., 2015). Ces collines se sont formées par érosion différentielle (Muyumba et al., 2015). Outre leur relief, ces collines se distinguent également à travers leur végétation, de type herbacé, tandis que la matrice paysagère est très majoritairement constituée de forêt claire

Miombo (Faucon et al., 2011). En effet, la toxicité du substrat inhibe la croissance des espèces ligneuses (Baker et al., 2010 ; Faucon, 2012).

6.2. Filtres, tolérance et spéciation

Il est exceptionnel de trouver des communautés végétales naturelles sur de grandes surfaces de substrats enrichis en cuivre (Faucon et al., 2010). Les gisements métallifères du Katanga constituent un milieu unique, de par son contexte géologique et son contexte paysager particuliers.

Les sols de l'Arc cuprifère katangais présentent des concentrations pouvant aller de moins de 100 ppm (au minimum 20 ppm) sur les sols non métallifères à plus de 10 000 ppm pour le cuivre, et de 2 à 1000 ppm pour le cobalt, le long d'un gradient topographique (Saad et al., 2012 ; Faucon et al., 2016). Les concentrations les plus élevées sont retrouvées au sommet des collines, où la roche-mère hautement minéralisée affleure. Sur les pentes, les concentrations en cuivre varient entre 100 et 3500 ppm (Faucon et al., 2016). La toxicité due aux hautes teneurs en cuivre et en cobalt induit un filtre abiotique, c'est-à-dire une contrainte physique à l'installation, à la survie et à la croissance des espèces. Cependant, contrairement à la plupart des autres sols métallifères du monde, le sol des affleurements naturels de cuivre et de cobalt du Katanga n'est pas limitant du point de vue des nutriments essentiels (Saad et al., 2012 ; Séleck et al., 2013).

De plus, l'isolement géographique des collines dans la matrice de Miombo induit un filtre à la dispersion, limitant la dynamique de métapopulation entre les collines et la colonisation de nouveaux sites par les espèces et conduisant à un effet fondateur (Saad et al., 2012). En outre, la surface des sites métallifères étant généralement limitée, le plus souvent inférieure à 1 km² (Faucon et al., 2010 ; Saad et al., 2012), les populations sont de petite taille et subissent donc un effet accru de la dérive génétique (Soulé, 1985 ; Saad et al., 2012). La combinaison de l'isolement géographique, de la pression sélective induite par les teneurs élevées en métaux et de la petite taille des populations a favorisé les processus de micro-évolution et de spéciation sur ces milieux, menant à l'apparition de mécanismes hautement spécialisés et à la sélection déterministe de taxons tolérants aux hautes teneurs en métaux lourds (Saad et al., 2012). Les espèces végétales hautement spécialisées sur les sols riches en cuivre sont appelées « cuprophytés » (Chipeng et al., 2010).

L'Arc cuprifère katangais constitue un hotspot pour les métallophytes (Faucon et al., 2010 ; Séleck et al., 2013). De tous les gisements cuprifères, ceux du Katanga sont les seuls qui présentent une végétation primaire contenant des espèces strictement endémiques (Faucon et al., 2010).

La minéralisation en cuivre dans le Sud-Est de la RDC remonte à la fin du Cambrien. Cependant, les affleurements de roches riches en cuivre et en cobalt à la surface ne se sont formés qu'il y a deux à trois millions d'années, rendant alors possible la colonisation de ces milieux par une végétation métallophyte (Faucon et al., 2016). La différenciation des populations isolées sur les collines est donc récente à l'échelle des processus évolutifs. Les similarités morphologiques entre les espèces endémiques des gisements cupro-cobaltifères et des espèces plus répandues suggèrent que les processus de spéciation seraient toujours en cours dans la région de l'Arc cuprifère katangais (Faucon et al., 2016).

6.3. Communautés végétales

Alors que le cuivre en excès est connu pour ses effets toxiques sur la plupart des espèces végétales (Chipeng et al., 2010), au moins 600 espèces sont retrouvées sur les collines minéralisées de l'Arc cuprifère katangais (Faucon et al., 2010 ; Faucon et al., 2011). Parmi elles, on compte 32 endémiques strictes, trouvées exclusivement sur des sols riches en cuivre et qualifiées de métallophytes absolu, et 24 endémiques élargies, montrant plus de 75% d'occurrences sur des sols riches en cuivre et qualifiées de métallophytes facultatifs (Boisson et al., 2017b).

Ces espèces se répartissent dans plusieurs communautés identifiables.

Sur le sol même, trois types principaux de communautés de steppe et de savanes steppiques ont été identifiés par Saad et al. (2012). Elles se répartissent le long d'un gradient de toxicité qui suit la topographie, mais d'autres facteurs tels que le pH, le carbone, l'azote ou encore le calcium déterminent également l'assemblage des espèces (Saad et al., 2012 ; Séleck et al., 2013). Sur les sols les plus riches en métaux, dans la partie supérieure des affleurements, se retrouve la communauté la plus pauvre en espèces mais la plus riche en endémiques strictes (Saad et al., 2012 ; Séleck et al., 2013). Il s'agit d'une végétation steppique, qui se développe sur des sols dont la concentration en cuivre peut aller de 3500 à 35 000 ppm (Faucon et al., 2016). Les deux autres types sont des communautés de savane steppique. Elles se développent en milieu et bas de pente, où les concentrations en cuivre varient entre 100 et 3500 ppm (Faucon et al., 2016). Ces trois types sont subdivisables en sept communautés différentes (Séleck et al., 2013).

Sur les crêtes au sommet des collines se trouvent des rochers, renseignés par Faucon et al. (2016) comme peu minéralisés. Ces roches siliceuses cellulaires (RSC) présentent des cavités et des fissures dans lesquelles une communauté végétale particulière se développe (Faucon et al., 2016). Il s'agit de la communauté chasmophytique. Son écologie est mal connue en comparaison de celle des autres communautés. Bien qu'elle comprenne également des espèces endémiques et menacées (Faucon et al., 2010), elle ne faisait pas encore partie des programmes de restauration en 2012, étant donné qu'elle ne dépend pas directement des sols riches en cuivre (Saad et al., 2012).

6.4. Activités extractives et menaces

Les gisements de l'Arc cuprifère katangais comptent parmi les plus importantes ressources mondiales en cuivre et en cobalt (Meerts et al., 2015). Depuis longtemps exploitées par l'homme de manière artisanale, leur extraction industrielle a commencé au début du 20^{ème} siècle. Cependant, l'intensification des activités minières depuis le début des années 2000 s'accompagne de pratiques non-soutenables et menace désormais sévèrement la persistance à long terme de ces communautés végétales uniques (Saad et al., 2012 ; Faucon et al., 2016). En effet, la plupart des collines de cuivre du Katanga font partie de concessions minières et sont destinées à être exploitées, conduisant à la destruction des écosystèmes (Saad et al., 2012). Plusieurs sites ont déjà été détruits (Saad et al., 2012). De nombreuses espèces de la flore cupro-cobalticole sont actuellement en danger d'extinction. Parmi les espèces strictement endémiques, 9% sont déjà éteintes, 9% sont classées par l'IUCN comme étant vulnérables, 3% sont en danger d'extinction et

69% sont en danger critique d'extinction (Muyumba et al., 2015 ; Boisson et al., 2017a). Aussi, la flore du cuivre compte parmi les écosystèmes les plus menacés au monde (Saad et al., 2012).

Cependant, quelques sociétés minières tentent d'améliorer leur empreinte environnementale (Saad et al., 2012). Tenke Fungurume Mining, l'une des plus importantes compagnies minières du Katanga, a développé un Plan d'Action Diversité Biologique afin de conserver la flore du cuivre. Parmi les stratégies de conservation montées par le projet se trouve la reconstruction d'écosystèmes (Saad et al., 2012).

6.5. Une stratégie de conservation : la reconstruction d'écosystèmes

Cette stratégie consiste à transloquer des carpettes de végétation avec leur sol sur un substrat préparé à l'avance de façon adéquate pour permettre le maintien des communautés transloquées (Saad et al., 2012). Ces opérations doivent permettre d'accueillir une proportion significative de la diversité végétale de chacun des gisements cupro-cobaltifères durant la phase d'exploitation. Ces écosystèmes reconstruits fourniront alors du matériel végétal pour la phase de réhabilitation après exploitation (Saad et al., 2012).

Cette stratégie se trouve à mi-chemin entre la conservation in-situ et la conservation ex-situ. Elle peut être qualifiée de « quasi in situ » (Volis et Blecher, 2010). Elle est apparentée à la fois à la translocation et à la restauration écologique. L'évaluation de son succès peut donc se faire selon les mêmes principes que l'évaluation du succès de restauration d'un écosystème. Ainsi, sa structure, sa composition en espèces et les processus écologiques qui s'y déroulent peuvent être comparés à un état de référence (Limoges et al., 2013) et son succès peut être évalué sur base des attributs des écosystèmes restaurés tels que définis par la Société pour la Restauration Ecologique (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, 2004). Le plus souvent, une approche communauté est appliquée (Harzé et al., 2015). Cependant, l'écologie des populations peut également être utile lorsque l'on s'intéresse à une espèce en particulier (Montalvo et al., 1997 ; Harzé et al., 2015). Au niveau des populations, les critères de succès de l'habitat reconstruit ou restauré résident dans sa capacité à supporter des populations capables de persister à long terme dans un paysage dynamique (Montalvo et al., 1997). Ainsi, l'habitat doit fournir aux populations tout le nécessaire pour leur reproduction, leur croissance, leur migration et leur évolution adaptative (Montalvo et al., 1997).

OBJECTIFS

Ce travail s'inscrit dans le cadre du projet de recherche CopperFlora mené par l'unité Biodiversité et Paysage de GxABT en collaboration avec la Faculté des Sciences Agronomiques de l'Université de Lubumbashi (FSA/UNILU), qui a pour but de conserver la flore cupro-cobalticole de l'Arc cuprifère Katangais menacée par l'activité extractive. Il complète le travail effectué en 2017 par Alice Delmée (Delmée, 2017) qui a caractérisé la niche fondamentale de l'espèce *Aeollanthus saxatilis* P.A. Duvign. & Denaeyer-De Smet, 1963 [Lamiaceae].

Dans ce contexte, ce travail a pour objectif général d'approfondir les connaissances sur l'écologie de l'espèce endémique de l'Arc cuprifère katangais presque menacée d'extinction (Meersseman et al., 2014) *A. saxatilis* afin d'ajuster les méthodes de conservation. Plus spécifiquement, quatre objectifs de recherche ont été identifiés :

- 1) Caractériser la niche édaphique réalisée de l'espèce
- 2) Obtenir une première approche de sa guilde de polliniseurs.
- 3) Caractériser la démographie de l'espèce afin de vérifier la viabilité des populations
- 4) Evaluer, pour *Aeollanthus saxatilis*, le succès d'un écosystème reconstruit, par comparaison avec deux sites naturels. Cette comparaison porte sur trois critères liés aux trois premiers objectifs :
 - La structure physique de l'habitat, évaluée à travers la quantification des variables édaphiques
 - La capacité de l'habitat à soutenir des populations reproductrices d'*Aeollanthus saxatilis*, évaluée à travers la diversité des polliniseurs présents et le succès reproducteur d'*Aeollanthus saxatilis* dans les différentes populations.
 - La capacité de l'habitat à soutenir des populations viables et en bonne santé d'*Aeollanthus saxatilis*, évaluée à travers l'étude de sa démographie sur les différents sites d'étude.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

7. Espèce étudiée : *Aeollanthus saxatilis*

Parmi les espèces de la communauté chasmophytique présentée ci-avant, se trouve une petite Lamiaceae nommée *Aeollanthus saxatilis* P.A. Duvign. & Denaeyer-De Smet, 1963. Plusieurs raisons ont contribué à faire de cette espèce l'objet du présent travail. Tout d'abord, il s'agit d'une endémique stricte de l'Arc cuprifère katangais. Elle bénéficie d'un statut IUCN « NT » (presque menacée) (Meersseman et al., 2014) et fait partie des « *Species of Concern* » prioritaires de la société minière Tenke Fungurume Mining, à savoir les espèces sur lesquelles les efforts de conservation sont concentrés. Il est possible d'obtenir des plantules et des tubercules de cette espèce après germination en conditions contrôlées, mais aucune graine viable n'a pu jusqu'à présent être obtenue de ces plants cultivés *ex-situ*. La reproduction de cette espèce doit donc être étudiée afin de comprendre comment la reproduire de façon sexuée en conditions contrôlées. De plus, l'écologie de l'espèce demeure jusqu'ici mal connue. En particulier, la littérature présente des informations contradictoires concernant sa tolérance aux métaux lourds (Faucon et al., 2010 ; Malaisse et al., 2016 ; Delmée, 2017).

A. saxatilis est une plante herbacée pérenne et géophyte. La hauteur de la plante adulte peut atteindre 10 à 25 centimètres. Ses feuilles sont opposées, subsessiles. Son inflorescence est une panicule lâche et peu ramifiée. Une hampe florale présente en moyenne huit nœuds, à l'aisselle desquels se trouvent deux fleurs. La corolle est de couleur rose (le plus souvent) à violette, plus

rarement blanche (observations réalisées sur site ; Malaisse et al., 2016). La période de floraison d'*Aeollanthus saxatilis* s'étend de janvier à mars (Delmée, 2017). La floraison est échelonnée par étage au niveau de l'individu : les deux fleurs d'un même nœud s'ouvrent en même temps dès que les fleurs du nœud inférieur commencent à se faner. Ainsi, en pleine période de floraison, un même individu présentera à la fois des fruits en formation sur le bas de la tige florifère, deux fleurs au milieu et des boutons floraux vers l'apex (observations réalisées sur site). Le genre *Aeollanthus* est caractérisé par des anthères à déhiscence explosive (Anon., s.d. - <http://gentiana.org/sites/commun/generique/fckeditor/File/Systematique/asteridae/lamiales.pdf> [Accessed 08/08/2018]). Les fleurs se ferment la nuit (observation personnelle). Le fruit est un tétrakène. Il est enfermé dans une partie persistante du calice qui s'ouvre lorsque les graines sont matures et prêtes à être libérées (observations personnelles). Une photographie de la plante est disponible à la figure 2.

A. saxatilis est une espèce endémique stricte de la partie Centre-occidentale de l'Arc cuprifère katangais (anciennement province du Haut-Katanga, à présent province du Lualaba) (Faucon et al., 2010). Son aire de répartition est estimée à 768 km² tandis que sa zone d'occupation serait de 48 km². 19 sites de présence sont actuellement connus (Meersseman et al., 2014). Son habitat naturel est restreint aux steppes rocheuses se trouvant sur les affleurements de cuivre. Il s'agit d'un habitat rare (Meersseman et al., 2014). *Aeollanthus saxatilis* pousse dans les cavités des roches siliceuses cellulaires (RSC) du sommet des collines (Malaisse et al., 2016). Cette espèce est capable de se développer sur des substrats de très faible épaisseur (observation réalisée sur site), renseignés comme secs par Malaisse et al. (2016). Néanmoins, on peut dans certains cas rares et spécifiques observer des individus au sol, sur des surfaces perturbées (observation réalisée sur site).

D'après Malaisse et al. (2016), les feuilles de cette plante présentent une teneur en cuivre de 6 à 53 µg/g, et une teneur en cobalt de 86 à 1343 µg/g. Ainsi, Malaisse et al. (2016) la renseignent comme étant un hyperaccumulateur en cobalt et indiquent que les rochers dans lesquels elle pousse sont enrichis en métaux (Malaisse et al., 2016). A l'inverse, Faucon et al., 2010 mentionnent que les RSC sur lesquels elle pousse sont au contraire pauvres en cuivre et en cobalt et que l'espèce pourrait même ne pas être tolérante au cuivre (Faucon et al., 2010). Les résultats du travail de Delmée (2017) ont quant à eux permis de prouver que la germination de l'espèce en conditions contrôlées ne nécessite pas de teneurs en métaux lourds spécialement élevées dans le substrat de culture. En effet, lors de cette étude, aucune différence significative au niveau du délai de germination et du nombre de feuilles des plantules n'a pu être mise en évidence entre les différentes modalités de substrat (enrichi en cuivre, enrichi en cobalt, enrichi en cuivre et en cobalt et témoin non enrichi en métaux).



Fig. 2. *Aeollanthus saxatilis*, fleurs et fruits (Fungurume VII, 07 mars 2018).

L'espèce est classée dans la catégorie « Near Threatened » de la version 3.1 de la Liste Rouge de l'IUCN (Meersseman et al., 2014). Les menaces principales pesant sur cette espèce sont la perte et la dégradation de son habitat causées par les activités minières et en particulier l'extraction en surface. Les critères ayant conduit à cette évaluation sont la faible densité de population (taille des populations souvent inférieure à 100 individus), l'aire de répartition restreinte et les capacités de dispersion limitées de l'espèce, qui la rendent vulnérable face à l'avancée des activités minières. Bien que les populations ne soient pas à l'heure actuelle considérées comme sévèrement fragmentées, les projections prédisent un déclin continu de l'aire de répartition comme de l'étendue et de la qualité de l'habitat disponible, du nombre de sous-populations et du nombre d'individus matures (Meersseman et al., 2014).

8. Zone d'étude

La zone d'étude se trouve dans le Sud-Est de la République Démocratique du Congo, dans la province du Lualaba, entre les villes de Tenke (10,61°S ; 26,12°E) et Fungurume (10,62°S ; 26,32°E) (Boisson et al., 2016 (b)), sur l'Arc cuprifère katangais, au sein de la concession de Tenke Fungurume Mining (TFM).

Le climat de la région correspond au type Cwa de la classification de Köppen et Geiger (<https://fr.climate-data.org/location/765254/> [09/08/2018]). Il s'agit d'un climat tempéré chaud à saison sèche en hiver. La saison des pluies s'étend de novembre à mars et la saison sèche, de mai à septembre (<https://fr.climate-data.org/location/765254/> [09/08/2018] ; Boisson et al., 2016b). Avril et octobre constituent des mois de transition. La température moyenne annuelle y est de 20,9°C et il y tombe en moyenne 1081 mm de précipitations par an (<https://fr.climate-data.org/location/765254/> [09/08/2018]).

La collecte des données a été effectuée en fin de saison des pluies, au cours de deux sessions : la première s'étendant du 06 au 10 mars 2018 et la deuxième, du 19 au 22 mars 2018. A cette période, les températures sont en moyenne comprises entre 15,7 °C et 27,6°C (<https://fr.climate-data.org/location/765254/> [09/08/2018])

Cette région compte une quarantaine de collines minéralisées dont l'altitude est comprise entre 1200 et 1400 m (Boisson et al. (in press)). Parmi elles, trois sites où *Aeollanthus saxatilis* était naturellement présente ont été sélectionnés pour cette étude : il s'agit des collines Fungurume VII, VIII et XII. Un écosystème reconstruit a été sélectionné également. Il s'agit de Fungurume phase I.

La table 1 donne l'état de naturalité des quatre sites d'étude, le code qui a été associé à chacun dans la suite de ce travail et les données récoltées sur chacun.

Table 1. Naturalité des sites d'études, codes associés et données récoltées.

Nom du site	Naturalité	Code	Données
Fungurume VII	Ecosystème naturel ayant été perturbé	F7	Sol, démographie, polliniseurs
Fungurume VIII	Ecosystème naturel en cours de perturbation	F8	Sol, démographie, polliniseurs
Fungurume XII	Ecosystème naturel relativement préservé	F12	Sol
Fungurume phase I	Ecosystème reconstruit	F1	Sol, démographie, polliniseurs

L'écosystème reconstruit Fungurume phase I a été terminé en 2014. Il n'a plus subi de perturbation depuis. Le site ne présente pas d'arbre et son relief est négligeable. La population d'*Aeollanthus saxatilis* de l'écosystème naturel Fungurume VIII se trouve sur les RSC à flanc de colline, en-dessous du sommet. Cet écosystème ne présente que peu d'arbres autour des rochers à *Aeollanthus saxatilis*. Il subit actuellement une perturbation liée à l'extraction artisanale de minéraux, dont la pression s'est accrue ces dernières années (Sylvain Boisson, communication personnelle). La population de l'écosystème naturel Fungurume VII se trouve sur les RSC au sommet de la colline. La moitié de la population se trouve sous le couvert des arbres. Ce site a été coupé en deux, sans doute du temps de la Gécamines, ce qui a constitué une perturbation importante (Sylvain Boisson, communication personnelle). Actuellement, il fait également l'objet d'exploitation artisanale,

cependant la pression y est bien moindre que sur Fungurume VIII. La population d'*Aeollanthus saxatilis* de l'écosystème naturel Fungurume XII se trouve sur les RSC situés à flanc de colline mais aussi sur le sommet. La majeure partie de la population se trouve sous le couvert des arbres. Cet écosystème naturel apparaît comme le plus préservé d'entre les trois. L'exploitation artisanale s'y produit tout de même, mais de façon très marginale.

9. Échantillonnage

Il faut préciser qu'en raison du temps imparti pour réaliser la collecte des données, il n'était pas possible de collecter toutes les données sur les quatre sites. La première visite de Fungurume XII, lors de la phase préalable de reconnaissance des sites, ayant révélé que cette population était en fin de floraison, cet écosystème n'a pas été repris pour la collecte de données démographiques et de pollinisation. Seuls les prélèvements de sol nécessaires à la caractérisation de la niche édaphique réalisée ont donc été effectués sur F12. Pour cela, dix rochers indépendants présentant des cavités à *Aeollanthus saxatilis* ont été sélectionnés de manière aléatoire au sein de la population et de manière à couvrir l'ensemble de la population.

Sur F7, F8 et l'écosystème reconstruit F1, l'ensemble des données ont été récoltées. Pour cela, dix quadrats semi-permanents de 50x50 cm ont été placés de manière aléatoire sur chacun de ces trois sites, en suivant la méthode de la « *random walk* » de manière à couvrir l'ensemble de la population. Un point de départ est déterminé au hasard. Après une minute de marche, le premier individu d'*Aeollanthus saxatilis* repéré devient le centre du quadrat. Les quadrats ont été marqués à la peinture afin d'assurer leur maintien entre les deux sessions de collecte de données.

Chaque quadrat a été divisé en 9 sous-quadrats égaux permettant un échantillonnage plus fin au sein du quadrat. Le centre de chaque sous-quadrat a également été marqué à la peinture. L'individu le plus proche du centre de chaque sous-quadrat constituait un individu « *focal* ». Des données supplémentaires ont été collectées sur ces individus focaux par rapport aux données collectées sur l'ensemble des individus du quadrat, comme explicité plus loin.

Toutes les tiges partant d'un même point ont été considérées comme appartenant à un seul individu. Les tiges partant d'un point différent ont été considérées comme appartenant à des individus différents. L'individu est ici défini comme un tubercule, donc un ramet.

10. Niche édaphique réalisée

10.1. Collecte des données

10.1.1. Prélèvements de sols

Afin de caractériser la niche édaphique réalisée d'*Aeollanthus saxatilis*, dix échantillons indépendants de sol ont été prélevés sur chacun des quatre sites d'étude, soit un total de 40 échantillons. Ces échantillons ont été récoltés à l'échelle du rocher sur Fungurume XII. Sur les trois sites F1, F7 et F8, ils ont été prélevés dans la mesure du possible autour de chaque quadrat, en élargissant le champ de recherche au rocher en cas de quantité insuffisante de substrat dans les cavités situées autour des quadrats.

La méthode de prélèvement suivante a été appliquée. Chaque échantillon devait contenir du sol provenant d'au moins trois cavités à *Aeollanthus* différentes situées autour d'un même quadrat (F1, F7 et F8) ou sur le même rocher (F12). Tout d'abord, la couche superficielle du sol d'une cavité à *Aeollanthus saxatilis* située autour du quadrat était grattée sur une profondeur d'1 mm de manière à retirer les mousses, lichens et débris en tout genre. Ensuite l'échantillon de sol était prélevé au moyen d'une cuiller de laboratoire et placé dans un sachet de congélation refermable. L'opération était répétée sur au moins deux cavités à *Aeollanthus saxatilis* supplémentaires (voire plus selon la quantité de sol récolté), afin de constituer un échantillon composite du sol des cavités d'un même quadrat. L'identifiant du quadrat était noté sur le sachet.

Etant donné la faible à très faible profondeur de substrat disponible dans les cavités, la plupart de ces 40 échantillons étaient trop petits que pour permettre des analyses de sol complètes. Sur chacune des quatre populations étudiées, un échantillon global a donc été récolté indépendamment des rochers et des quadrats, à travers le rassemblement d'échantillons prélevés au hasard dans les substrats accueillant des individus d'*Aeollanthus saxatilis*. Ces gros échantillons peuvent ainsi être assimilés au substrat moyen observé dans chaque population. La méthode de prélèvement était la même que pour les 40 petits échantillons. Au moins une cavité à *Aeollanthus saxatilis* était échantillonnée par rocher.

10.1.2. Données de fitness

Afin d'étudier l'influence des variables édaphiques sur la fitness des individus et donc d'obtenir une caractérisation plus précise de la niche édaphique, des variables relatives à la fitness ont été récoltées sur les individus des quadrats de F1, F7 et F8. Le nombre de fleurs et le nombre de tiges ont été comptés sur tous les individus des quadrats, donnant par la même occasion le nombre total d'individus de chaque quadrat. Le nombre de fleurs par individu correspond en fait à la somme du nombre de fleurs, de fruits et de bourgeons floraux produits par l'individu, ainsi que les cicatrices visibles laissées par les fruits déjà tombés. La hauteur végétative et le nombre de feuilles ont été mesurés uniquement sur les individus focaux, se trouvant au centre des sous-quadrats. La hauteur végétative, mesurée en cm au moyen d'une règle graduée, désigne la longueur de tige comprise entre le sol et la dernière feuille avant le début de la hampe florale. Les fruits de ces individus focaux ont également été prélevés lors des deux sessions de collecte de données et placés dans des enveloppes en papier identifiées au code du quadrat et au numéro de l'individu. Enfin, le

recouvrement d'*Aeollanthus saxatilis* a été estimé de manière visuelle sur chaque quadrat, en pourcentage de la surface du quadrat.

10.1.3. Degré d'ombrage

Un paramètre supplémentaire observé sur le terrain a été jugé utile à considérer car susceptible d'influencer la fitness indépendamment des conditions édaphiques. Il s'agit du degré d'ombrage, estimé de manière visuelle. Pour cela, la liste des facteurs d'ombrage visibles était établie puis le degré d'ombrage était estimé en fonction de ces facteurs : fort (correspondant à un coefficient de 4) si le quadrat était ombragé la majeure partie de la journée (par exemple, si situé sous les arbres), moyen (3) si le quadrat était ombragé une partie de la journée (par exemple, en cas de proximité d'un arbre, d'un rocher plus haut ou de position basse sur le rocher), faible (2) si la durée d'ombrage au cours de la journée apparaissait réduite (ombrage simplement lié à la pente par exemple) et nul (1) en cas d'absence totale de facteurs d'ombrage.

10.2. Conditionnement des échantillons de sols

Les échantillons de sols ont d'abord été séchés à l'air libre par ouverture des sachets, avant d'être séchés à l'étuve à 40°C pendant 48 heures. Chaque échantillon a ensuite été tamisé à 2 mm au moyen d'un pilon et d'un mortier en porcelaine. Une première pesée de l'échantillon tamisé était alors effectuée. Si la masse sèche de l'échantillon tamisé à 2mm était supérieur à 5 grammes, un sous-échantillon était prélevé afin d'être broyé à 200 µm en vue d'une détermination de la teneur en matières organiques. La quantité de sol prélevé pour le sous-échantillon dépendait de la masse sèche de l'échantillon : la table 2 donne la masse de sous-échantillon prélevée en fonction de la masse de l'échantillon tamisé à 2mm.

Table 2. Masse de sous-échantillon prélevée en fonction de la masse de l'échantillon tamisé à 2 mm.

Masse échantillon 2mm (g)	< 5 g	5-6 g	6-7 g	7-10 g	10-20 g	> 20g
Masse sous-échantillon (g)	0	1	2	3	4	10

Après prélèvement du sous-échantillon, le reste de l'échantillon tamisé à 2 mm était placé dans un pot portant une étiquette mentionnant le code correspondant à l'échantillon (identifiant) et la granulométrie (2mm). Le sous-échantillon était ensuite broyé à 200 µm au moyen d'un mortier et d'un pilon en agate, puis à son tour placé dans un pot portant une étiquette mentionnant son code identifiant et sa granulométrie (200 µm).

10.3. Analyse des échantillons de sol

Tous les échantillons prélevés à l'échelle du quadrat (F1, F7 et F8) ou du rocher (F12) ont été analysés de manière à déterminer la teneur en calcium, cuivre et cobalt biodisponible. Ce dosage a été réalisé par extraction à l'EDTA puis dosage par spectrométrie d'absorption atomique. En outre, lorsque c'était possible, c'est-à-dire lorsqu'un sous-échantillon avait pu être prélevé pour être broyé à 200 µm, ils ont également subi une quantification du carbone organique total. Le dosage du carbone organique total a été réalisé par la méthode de titrage en retour Springer-Klee. Sept échantillons parmi les 40 n'ont pas pu subir l'analyse carbone.

Les quatre échantillons globaux prélevés à l'échelle de la population ont également subi ces deux analyses. Ils ont en outre subi un dosage de l'azote total par la méthode de Kjeldahl (effectuée sur les sous-échantillons tamisés à 200 µm), et une analyse de la granulométrie (effectuée sur les échantillons tamisés à 2 mm). Leur pH eau a également été déterminé.

Les analyses de sol ont été réalisées par le personnel de l'axe Echanges Eau-Sol-Plantes du département BIOSE à Gembloux Agro-Bio Tech.

10.4. Choix des variables de performance (fitness)

Huit variables ont été sélectionnées de manière à couvrir un ensemble cohérent et varié d'informations relatives à la performance individuelle et collective. Les informations devant être couvertes ont été identifiées comme étant la croissance (c'est-à-dire l'augmentation quantitative des dimensions de la plante : longueur, largeur, diamètre, surface, volume et masse), le développement végétatif et le développement reproducteur (à savoir les transformations qualitatives de la plante liées à l'apparition de nouveaux organes respectivement végétatifs et reproducteurs), ainsi que le succès de reproduction.

La hauteur moyenne des individus, donnée en cm, est un indicateur direct de la croissance en hauteur.

Le nombre moyen de feuilles par tige a été choisi comme indicateur du développement végétatif.

Le rapport moyen entre nombre de feuilles et hauteur des individus (feuilles/cm) informe sur la morphologie des individus. Il représente le degré d'équilibre entre croissance en hauteur et développement des organes végétatifs. Une faible valeur de ce rapport indique une allocation préférentielle de l'énergie à la croissance en hauteur par rapport au développement végétatif, ce qui traduit un stress subi par l'individu (Sekimura et al., 2000).

Le recouvrement en *Aeollanthus saxatilis* du quadrat, donné en pourcents (%), est à la fois un indicateur de la densité du peuplement, de la croissance et du développement végétatif au niveau supra-individuel.

Le nombre moyen de fleurs par individu fleuri est un indicateur de l'énergie allouée par l'individu au développement reproducteur. Il a été préféré au nombre moyen de fleurs par individu afin de s'affranchir au mieux de l'effet de la structure d'âge de la population, prise en compte du reste à travers la variable « Proportion d'individus à une tige dans le quadrat » décrite ci-après.

La proportion moyenne de graines viables par individu est un indicateur du potentiel reproducteur de l'individu.

La proportion d'individus reproducteurs dans le quadrat est une mesure du succès reproducteur et des capacités de régénération de la population à un niveau supra-individuel. Un individu reproducteur en 2018 est défini comme un individu ayant produit au moins deux fleurs durant la période de floraison 2018.

La proportion d'individus à une tige dans le quadrat est un indicateur direct du succès effectif de la reproduction, que celle-ci soit végétative ou sexuée par ailleurs. En effet, ce travail fait l'hypothèse que le nombre de tiges d'un individu d'*Aeollanthus saxatilis* augmente lorsque son âge augmente. Le nombre de tiges peut dès lors constituer un proxy pour l'âge. Aussi, il a été considéré qu'un individu ne présentant qu'une tige faisait partie des plus basses classes d'âge.

10.5. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R Studio.

Chacune des sept données manquantes de pourcentage de carbone organique total a été remplacée par la moyenne des contenus en carbone total présentés par les quadrats (F1, F7 et F8) ou rochers (F12) du même site. Cette manipulation a permis de conserver dans les analyses statistiques l'ensemble des données disponibles pour le cuivre, le cobalt, le calcium et éventuellement le degré d'ombrage. A chaque quadrat était associée une valeur de chacune de ces variables, issue de l'analyse de l'échantillon correspondant (variables édaphiques) ou des relevés de terrain (degré d'ombrage).

Une analyse en composantes principales (ACP) réalisée au moyen des packages R 'FactoMineR' et 'Factoextra' (Lê et al., 2008) a permis d'explorer les corrélations entre les variables édaphiques considérées (cuivre, cobalt, calcium et carbone organique total) et de visualiser les principales sources édaphiques de variation entre les quatre sites étudiés et au sein des sites. L'ACP a été réalisée à partir des données de sol des quadrats de F1, F7 et F8 et des rochers de F12.

La niche édaphique réalisée d'*Aeollanthus saxatilis* a été modélisée au moyen de graphiques en violon. Les fonctions utilisées ont été créées par Sylvain Boisson à partir du package R 'vioplot' (Boisson et al., 2016b). Les packages R 'Stats' et 'Vioplot' ont été utilisés (Hintze & Nelson, 1998). Ces violinplots combinent un boxplot avec une courbe de densité (Boisson et al., 2016b). Ils ont été réalisés à partir des données collectées sur F1, F7 et F8. Les données de chaque quadrat ont été copiées un nombre de fois correspondant au nombre d'individus du quadrat. Ainsi, la courbe de densité représente la courbe de réponse de l'espèce, c'est-à-dire le nombre d'individus d'*Aeollanthus saxatilis* observés par quadrat en fonction des gradients considérés. L'optimum de niche est alors défini par la médiane des données (Boisson et al., 2016b). L'écart interquartile des boxplots contient 50% des individus et peut être assimilé à la partie centrale de la niche (Boisson et al., 2016b).

Des modèles linéaires ont été créés en utilisant la méthode de *forward selection* (« sélection avant ») pour étudier l'influence des paramètres édaphiques considérés sur les variables de fitness (package R 'stats'). L'influence du degré d'ombrage a également été étudiée en complément.

L'analyse a été réalisée sur les données relatives aux quadrats, la moyenne de chaque variable de fitness a donc été préalablement calculée pour chaque quadrat. Le premier modèle construit est un modèle nul, sans aucune variable explicative entrante. Chaque variable explicative disponible est ensuite testée indépendamment des autres et celle qui est la plus significative parmi toutes est sélectionnée. Chaque variable restante est ensuite testée et la variable qui apporte l'information la plus significative au modèle contenant déjà la première variable sélectionnée est retenue comme deuxième variable. A chaque étape, la variable sélectionnée est la variable la plus significative parmi toutes les variables restantes. Si aucune variable n'apporte d'information significative non redondante, la sélection s'arrête, quelle que soit l'étape. Le seuil de significativité a été fixé à 5%. Cette méthode permet de retenir uniquement les variables apportant une information significative pour expliquer la variance de la variable à expliquer. L'avantage est que les modèles retenus ne seront pas sur-ajustés, mais la méthode ne tient pas compte de la possibilité d'interactions significatives entre variables elles-mêmes non significatives pour expliquer la variance observée. Le choix de la méthode sera discuté dans la partie « Discussion ».

11. Pollinisation d'*Aeollanthus saxatilis*

11.1. Collecte des données

11.1.1. Guilde de polliniseurs

11.1.1.1. Capture des insectes polliniseurs

Parmi les dix quadrats posés respectivement sur F1, F7 et F8, six quadrats par site ont été sélectionnés pour servir de support aux sessions d'observation des insectes polliniseurs, soit un total de 18 quadrats. Etant donné que les observations préliminaires avaient laissé prévoir un taux de visite faible et que l'objectif principal était tout de même d'obtenir une première idée de la guilde de polliniseurs d'*Aeollanthus saxatilis*, le choix s'est porté sur les six quadrats de chaque site présentant la plus forte densité florale, afin de maximiser les chances d'observations fructueuses. Trois sessions d'observation de 20 minutes ont été effectuées sur chacun des 18 quadrats : deux ont eu lieu lors de la première session de collecte des données (du 06 au 10 mars) et une lors de la deuxième (du 19 au 22 mars). Dans la mesure du possible, les trois sessions d'un même quadrat ont été réparties au mieux sur les différents moments de la journée, idéalement une au matin, une en milieu de journée et une en après-midi. Cependant, les contraintes organisationnelles n'ont pas toujours permis d'ajuster les sessions.

Avant chaque session d'observation, les variables environnementales « humidité relative », « température », et « vitesse du vent » étaient mesurées à l'aide d'un mesureur environnemental Kestrel 3000. La couverture nuageuse était également estimée de manière visuelle, selon les critères donnés à la table 3. Enfin, le nombre d'unités florales strictement comprises dans le quadrat a été compté avant chaque session d'observation. L'heure de début et l'heure de fin de chaque session ont également été notées.

En outre, une session d'observation supplémentaire a été effectuée sur trois quadrats de Fungurume VII, sur les six quadrats de Fungurume phase I et deux fois de façon libre (hors quadrat) sur Fungurume phase I.

Table 3. Critères d'estimation de la couverture nuageuse.

Classe de couverture nuageuse	Critère
Nulle	Ciel entièrement dégagé
Faible	Toutes les déclinaisons de ciel bleu avec quelques nuages épars
Moyenne	Plus ou moins 50% de ciel dégagé et 50% de nuages, une majorité ne pouvant raisonnablement pas être distinguée visuellement ; ou bien alternance de nuages et de ciel dégagé dans le temps au cours de la session d'observation
Forte	Toutes les déclinaisons d'un ciel couvert présentant quelques patches dégagés
Totale	Ciel entièrement couvert

Chaque session d'observation devait couvrir une durée effective de 20 minutes, mesurée au chronomètre. Durant une session, l'observateur surveillait toutes les fleurs du quadrat. Tout insecte entrant en contact avec une fleur d'*Aeollanthus saxatilis* contenue dans le quadrat était considéré comme pollinisateur et devait être capturé. Le chronomètre était arrêté puis ré-activé après la capture. Les captures ont été effectuées au moyen d'un filet de couleur blanche. Les insectes capturés ont été placés vivants dans des petits pots de plastique refermables, identifiés selon le code de la session d'observation et le numéro de l'insecte capturé. Si un insecte observé n'avait pas pu être capturé, une description courte était indiquée sur la feuille de relevé et l'insecte était tout de même numéroté.

Les insectes se posant sur des fleurs situées hors du quadrat mais entrant tout de même dans le champ d'observation de l'opérateur étaient également capturés, de manière à compléter au maximum la guilde de polliniseurs (observations qualitatives). Cependant, il était bien indiqué que ces insectes avaient été attrapés hors quadrat.

11.1.1.2. Conservation des insectes pollinisateurs

Le soir de leur capture, les insectes pollinisateurs étaient placés au congélateur. Ensuite, ils ont été soigneusement enveloppés dans du papier essuie-tout imbibé d'alcool à 70° et mis en eppendorf de façon à assurer leur sécurité. La technique de conservation utilisée se justifie par les nombreux transports impliquant un risque de dégradation des échantillons et la nécessité de passer à la douane où l'alcool est en principe interdit.

11.1.1.3. Identification des insectes pollinisateurs

Les Hyménoptères ont été pré-identifiés jusqu'au genre ou au sous-genre à Lubumbashi avec l'aide d'Alain Tshibungu, doctorant FSA/UNILU, au moyen d'un binoculaire et sur base de l'ouvrage d'Eardley et al. (2010) : Les genres et sous-genres d'abeilles de l'Afrique subsaharienne (Eardley et al., 2010).

A Gembloux, des photographies des 19 insectes capturés ont été effectuées au moyen d'un binoculaire, d'une caméra Euromex et du logiciel ImageFocusAlpha. Ces photographies ont ensuite été envoyées à des spécialistes sous forme d'une présentation PowerPoint. Les Diptères ont été identifiés par Kurt Jordaens et Marc De Meyer, diptéristes au Royal Museum for Central Africa. Les Hyménoptères ont été définitivement déterminés au niveau générique par Alain Pauly, hyménoptériste spécialiste des Halictidae, et Matthieu Aubert, entomologiste spécialiste d'abeilles sauvages.

11.1.2. Taux de fécondation et taux d'avortement

11.1.2.1. Collecte des fruits

Les fruits des individus focaux ont été récoltés sur F1, F7 et F8 lors des deux sessions de collecte des données. Lors de la première session (du 06 au 10 mars 2018), seules les capsules sèches ont été prélevées, de manière à permettre aux capsules non matures et aux éventuelles fleurs de poursuivre leur développement. Lors de la deuxième session de collecte (du 19 au 22 mars 2018), l'entièreté des hampes florales des focaux ont été prélevées. Les fruits et hampes florales prélevées ont été conservés dans des sachets en papier identifiés au code du quadrat et au numéro de l'individu focal (ou de son sous-quadrat).

11.1.2.2. Comptage des graines

Parmi les individus focaux dont des fruits avaient pu être prélevés et pour les quadrats contenant au moins quatre individus focaux, trois individus focaux par quadrat ont été aléatoirement sélectionnés. Pour ce faire, des nombres aléatoires compris entre 1 et 9 ont été générés au moyen d'un générateur informatique de nombres aléatoires, de manière à sélectionner les individus focaux sur base du numéro de leur sous-quadrat. Les individus dont le sous-quadrat correspondait aux trois premiers numéros différents apparaissant dans la séquence de nombres aléatoires ont été sélectionnés. Si un numéro correspondait à un sous-quadrat vide ou dont le focal n'avait pas produit de fruits, on passait au numéro suivant. Pour les quadrats contenant trois individus focaux ou moins, tous ces focaux étaient automatiquement sélectionnés.

Les fruits récoltés sur un même focal lors des deux sessions de collecte ont été rassemblés. Pour chacune des capsules prélevées, le nombre de graines viables et abortées contenues ou ayant été contenues dans la capsule a été compté. L'opération a été réalisée au binoculaire, les capsules étant placées sur un papier blanc et manipulées au moyen d'un scalpel et d'une aiguille de laboratoire. Les capsules entières dont la partie inférieure et la partie supérieure étaient encore liées, ainsi que les calyx libres, ont été considérés comme « capsules ». Les parties supérieures de capsules isolées n'ont pas été comptabilisées comme capsules. Si elles contenaient des graines, celles-ci étaient comptabilisées comme des « graines libres » car en cas de nombre inférieur à 4, il n'était pas possible de savoir si les graines manquantes étaient matures et déjà tombées, ou abortées et encore fixées sur un calyx libre.

Pour être considérée comme « viable », une graine devait présenter un aspect à la fois dur et lisse. Les graines non matures (encore jaunes) mais remplissant ces conditions ont donc été considérées comme viables. Certaines graines avaient été écrasées ou fissurées lors des nombreux transports, elles ont également été comptabilisées comme viables si leur aspect laissait penser qu'elles avaient

rempli les conditions lorsqu'elles étaient en bon état. En revanche, toutes les graines toujours accrochées à leur réceptacle et dont le développement n'avait pas été initié ont automatiquement été considérées comme avortées. De même, toute graine formée mais molle ou d'aspect flétri a été comptabilisée comme une graine avortée.

11.2. Analyses

Une série d'analyses descriptives ont été réalisées sur base des données récoltées lors des sessions d'observation. Tous les histogrammes ont été réalisés à l'aide du logiciel Microsoft Excel 2016.

11.2.1. Activité journalière

L'activité journalière des polliniseurs a été quantifiée en fonction de la période de la journée. Pour cela, les sessions d'observation ont été regroupées par tranches-horaires de deux heures de manière à découper la journée en six tranches-horaires correspondant au début de matinée (7h-9h), à la fin de matinée (9h-11h), au milieu de journée (11h-13h), au début d'après-midi (13h-15h), au milieu d'après-midi (15h-17h) et à la fin d'après-midi (17h-19h). Pour chaque session d'observation, y compris les sessions supplémentaires et celles réalisées hors quadрат, le nombre total d'insectes polliniseurs d'*Aeollanthus saxatilis* observés pendant la session d'observation a été ramené à l'heure (c'est-à-dire multiplié par 3). Ce nombre inclut également les insectes observés hors quadrat. Une fréquence moyenne d'observation par heure a ensuite été calculée pour chaque tranche-horaire de deux heures en calculant la moyenne des fréquences d'observation des sessions ayant eu lieu durant la période considérée. Un histogramme des fréquences moyennes d'observation par heure en fonction de la période de la journée a alors été construit.

11.2.2. Influence des conditions environnementales

L'influence des conditions environnementales (température, vitesse du vent et couverture nuageuse) sur la fréquence de visites par fleur et par heure a été étudiée de manière purement descriptive également. Seules les données des trois sessions principales effectuées sur les quadrats ont été prises en compte dans cette partie.

Les sessions d'observation ont été regroupées dans des classes de température en fonction de la température observée au début de chaque session. Les classes de température sont d'une largeur d'intervalle de 4°C et comprises entre 20 et 40°C. Pour chaque session d'observation, le nombre d'insectes polliniseurs observés sur les fleurs du quadrat a été ramené à l'heure et divisé par le nombre d'unités florales compté dans le quadrat avant la session, afin d'obtenir une fréquence de visite par heure et par fleur par session. Une fréquence moyenne de visites par heure, par fleur et par classe de température a ensuite été calculée pour chaque classe de température en effectuant la moyenne des fréquences de visite par heure et par fleur des sessions entrant dans cette classe de température.

La même méthode a été utilisée pour étudier l'influence des classes de vitesse du vent sur la fréquence de visites par heure et par fleur. Les vitesses de vent observées variant entre 0 et 2,5 m/s, six classes de vitesse de vent ont été déterminées. Elles présentent pour les cinq premières un intervalle de classe d'une largeur de 0,5 m/s, la dernière étant un intervalle semi-ouvert.

La même méthode a également été utilisée pour étudier l'influence de la couverture nuageuse sur la fréquence de visites par fleur et par heure. Les classes de couverture nuageuse sont données à la table 3.

11.2.3. Fréquence de visites par heure et par fleur

Pour chaque population (F1, F7 et F8) et au total, la fréquence moyenne de visites par heure et par fleur a été calculée en utilisant uniquement les données des trois sessions principales réalisées par quadrat. Seuls les insectes observés sur une fleur faisant partie du quadrat ont été pris en compte dans le calcul de la fréquence de visite, afin de pouvoir ramener le nombre de visites observées par session au nombre d'unités florales comptées dans le quadrat avant la session. Une fréquence moyenne de visites par fleur et par heure par quadrat a été calculée pour chacun des 18 quadrats en effectuant la moyenne des fréquences de visites observées lors des trois sessions. Ensuite, la fréquence moyenne de visites par fleur et par heure a été calculée pour chaque population et au total en effectuant la moyenne des fréquences moyennes de visite par fleur et par heure par quadrat.

11.2.4. Fréquence de visites par heure, par fleur et par groupe de polliniseurs

Les polliniseurs observés ont été attribués à deux groupes correspondant à l'ordre auquel ils appartenaient, à savoir les Diptères ou les Hyménoptères. Pour chaque session, la fréquence de visite par fleur et par heure a été calculée pour chacun des deux groupes. Ensuite, une fréquence de visites par groupe de polliniseurs a été calculée pour chaque population d'*Aeollanthus saxatilis* étudiée et au total, en utilisant la même méthode que décrite ci-dessus.

11.2.5. Succès de pollinisation et taux d'avortement

Le succès de pollinisation a été assimilé à la proportion de capsules contenant au moins une graine viable, en considérant que ces capsules étaient donc issues de fleurs ayant été pollinisées avec succès. La proportion de capsules contenant au moins une graine viable a été calculée sur Excel pour chaque individu focal sélectionné. Ensuite, la moyenne a été effectuée par population d'*Aeollanthus saxatilis* et au total.

Le taux d'avortement a été calculé par individu focal en ne tenant compte que des capsules issues de fleurs ayant été pollinisées avec succès. Ensuite, la moyenne a été effectuée par population et au total.

La relation entre la fréquence moyenne de visites par fleur, par heure et par quadrat et la proportion moyenne de fleurs pollinisées avec succès par quadrat a été étudiée à travers la création d'un modèle linéaire sur R Studio (fonction *lm()*, package 'stats'). L'analyse a été effectuée sur les données relatives aux quadrats. La même méthode a été appliquée pour étudier la relation entre la fréquence moyenne de visites par fleur et par heure par quadrat et la proportion moyenne de graines viables produites par individu par quadrat.

12. Démographie et état de conservation d'*A. saxatilis*

12.1. Collecte des données

Le nombre de tiges produites par tubercule a été utilisé en tant que proxy de l'âge des ramets. Le nombre de tiges a été compté sur tous les individus de tous les quadrats. Toute tige apparemment vivante est prise en compte.

Le nombre de fleurs, bourgeons floraux, fruits et cicatrices ayant également été compté sur tous les individus, le nombre d'individus reproducteurs est connu. Un individu reproducteur est défini comme un ramet ayant produit au moins deux fleurs en 2018. Le recouvrement aérien d'*Aeollanthus saxatilis* a de plus été estimé de manière visuelle en pourcents de la surface du quadrat.

12.2. Analyses

Les analyses réalisées sont essentiellement descriptives. Pour chacune des trois populations (F1, F7 et F8), l'histogramme montrant la distribution des individus en fonction de leur nombre de tiges a été construit sur Excel à partir des données brutes. Cette distribution est assimilée à la structure d'âge de chaque population.

La proportion moyenne d'individus reproducteurs par quadrat ainsi que le recouvrement moyen d'*A. saxatilis* par quadrat ont également été calculés pour chacune des trois populations.

13. Succès de l'écosystème reconstruit

13.1. Collecte des données

Le succès de l'écosystème reconstruit a été évalué par comparaison directe avec les écosystèmes naturels. La comparaison a porté sur trois critères : la structure de l'habitat, la pollinisation et le succès reproducteur, et la démographie. Les variables étudiées sont les mêmes que pour répondre aux trois premiers objectifs.

13.2. Analyses statistiques

La plupart des comparaisons ont été effectuées au moyen d'une analyse de la variance de la variable à expliquer entre les trois populations (ANOVA).

Avant chaque ANOVA, un test de Levene a été effectué afin de vérifier l'homoscédasticité. En cas de rejet de l'hypothèse nulle d'égalité des variances, la variable à expliquer subissait une transformation racine carrée ou logarithmique de base 10 selon que la variance de la variable étudiée sur les différents sites était proportionnelle à la moyenne de la variable sur chaque site ou au carré de sa moyenne.

Les ANOVAs ont été effectuées par création d'un modèle linéaire généralisé ou d'un modèle mixte suivi d'une ANOVA (fonction *anova()*) sur le logiciel R Studio (package 'stats'). Le modèle mixte a été

utilisé lorsque l'analyse était effectuée sur les données relatives à un niveau inférieur aux quadrats (sessions d'observation, individus, ...) afin de tenir compte de l'effet de dépendance entre les objets de niveau inférieur induit par le facteur aléatoire « Quadrat ».

Le seuil de significativité a été fixé à 5% pour toutes les analyses. En cas d'existence d'une différence significative, un test de comparaisons multiples de Tukey et une structuration des moyennes étaient réalisés (package 'multcomp'). La différence entre les sites au niveau des variables étudiées était donc considérée comme significative lorsque la *p*-valeur de la différence était inférieure à 0,05. Lorsque la moyenne observée sur l'écosystème reconstruit F1 pouvait être considérée comme équivalente à la moyenne observée sur au moins l'un des deux écosystèmes naturels F7 et F8, on a conclu au succès de l'écosystème reconstruit pour le paramètre considéré.

13.2.1. Structure de l'habitat

Une analyse de la variance (ANOVA) des teneurs en cuivre, en cobalt, en calcium et en carbone organique total entre les quatre sites d'étude a été effectuée. Cette analyse a été réalisée sur les données relatives aux quadrats.

En raison de l'hétéroscédasticité, les données de cuivre ont dû subir une transformation racine carrée et les données de calcium ont dû subir une transformation logarithmique de base 10.

L'ANOVA du contenu en matières organiques entre les sites a été réalisée sur le jeu de données original, sans remplacement des données manquantes.

13.2.2. Succès reproducteur d'*Aeollanthus saxatilis*

13.2.2.1. Diversité des polliniseurs présents

Le nombre total de polliniseurs observés, le nombre de spécimens observés par groupe et les taxons observés sur l'écosystème reconstruit ont été comparés avec ceux observés sur F7 et F8. Cette comparaison n'a pas nécessité d'analyse statistique.

13.2.2.2. Fréquence de visites

Une analyse de la variance de la fréquence moyenne de visite par heure et par fleur par session d'observation entre les sites a été effectuée. L'analyse a été effectuée sur les données relatives aux sessions d'observation. Etant donné que le facteur aléatoire « Quadrat » impliquait une interdépendance entre les trois sessions d'observation réalisées sur un même quadrat, un modèle mixte a été créé au moyen de la fonction *lmer()* (package R 'lme4') afin de tenir compte de l'effet de ce facteur aléatoire. L'ANOVA a ensuite été réalisée sur ce modèle.

Une analyse de la variance de la fréquence de visites par heure et par fleur par groupe de polliniseurs entre les trois sites a également été réalisée de façon similaire. Les groupes correspondaient aux deux ordres observés, à savoir les Diptères et le Hyménoptères.

13.2.2.3. Succès de pollinisation et taux d'avortement

Une analyse de la variance de la proportion moyenne de capsules issues de fleurs ayant été pollinisées avec succès entre les trois populations F1, F7 et F8 a été effectuée. L'analyse a été

effectuée sur les données relatives aux individus. Les individus appartenant à un même quadrat ne pouvant pas être considérés comme indépendants, la même méthode a été utilisée pour tenir compte du facteur aléatoire « Quadrat ».

13.2.3. Démographie

La distribution des individus en fonction de leur nombre de tiges observée sur l'écosystème reconstruit a été comparée aux distributions observées sur chacun des deux écosystèmes naturels F7 et F8 au moyen d'un test de Kolmogorov-Smirnov (fonction *ks.test()* du package R 'stats').

Une analyse de la variance de la proportion moyenne d'individus reproducteurs par quadrat et du recouvrement moyen d'*Aeollanthus saxatilis* par quadrat entre les populations a été effectuée. Les deux analyses ont été réalisées sur les données relatives aux quadrats.

RÉSULTATS

1. Niche réalisée

Les substrats accueillant *Aeollanthus saxatilis* sont très variables au niveau des teneurs en cuivre et en cobalt. Sur l'ensemble des quatre sites d'études, *Aeollanthus saxatilis* a été trouvée sur des substrats dont les teneurs variaient respectivement entre 27 et 2100 ppm pour le cuivre (moyenne générale des échantillons à l'échelle du quadrat [ou du rocher pour F12] \pm écart-type: 556,17 \pm 576,31 ppm) et entre 4 et 753 ppm pour le cobalt (moyenne générale à l'échelle du quadrat ou du rocher : 80,46 \pm 120,31 ppm). Elle se développe donc tant sur des sols très minéralisés en cuivre et/ou en cobalt que sur des sols peu minéralisés. Les moyennes générales de calcium et de carbone organique à l'échelle du quadrat ou du rocher sont respectivement de 356,60 \pm 380,47 mg/100g et de 10,16 \pm 7,53 % (moyenne \pm écart-type).

Les substrats à *Aeollanthus saxatilis* présentent en moyenne un faible rapport C/N, toujours inférieur à 8, indiquant une minéralisation très rapide de la matière organique et donc une activité intense des micro-organismes. Ils sont en outre tous acides. La granulométrie est variable entre les sites.

Les résultats des analyses des échantillons récoltés à l'échelle du quadrat (pour Fungurume phase I, Fungurume VII et Fungurume VIII) ou du rocher (pour Fungurume XII) sont donnés à la table 4.

Les résultats des analyses des quatre échantillons globaux donnent une vue d'ensemble non seulement des teneurs moyennes en ETM et autres éléments pouvant être rencontrées plus généralement à l'échelle de chacune des quatre populations, mais aussi de l'importance relative de chaque classe de granulométrie. Ces résultats sont disponibles à la table 5.

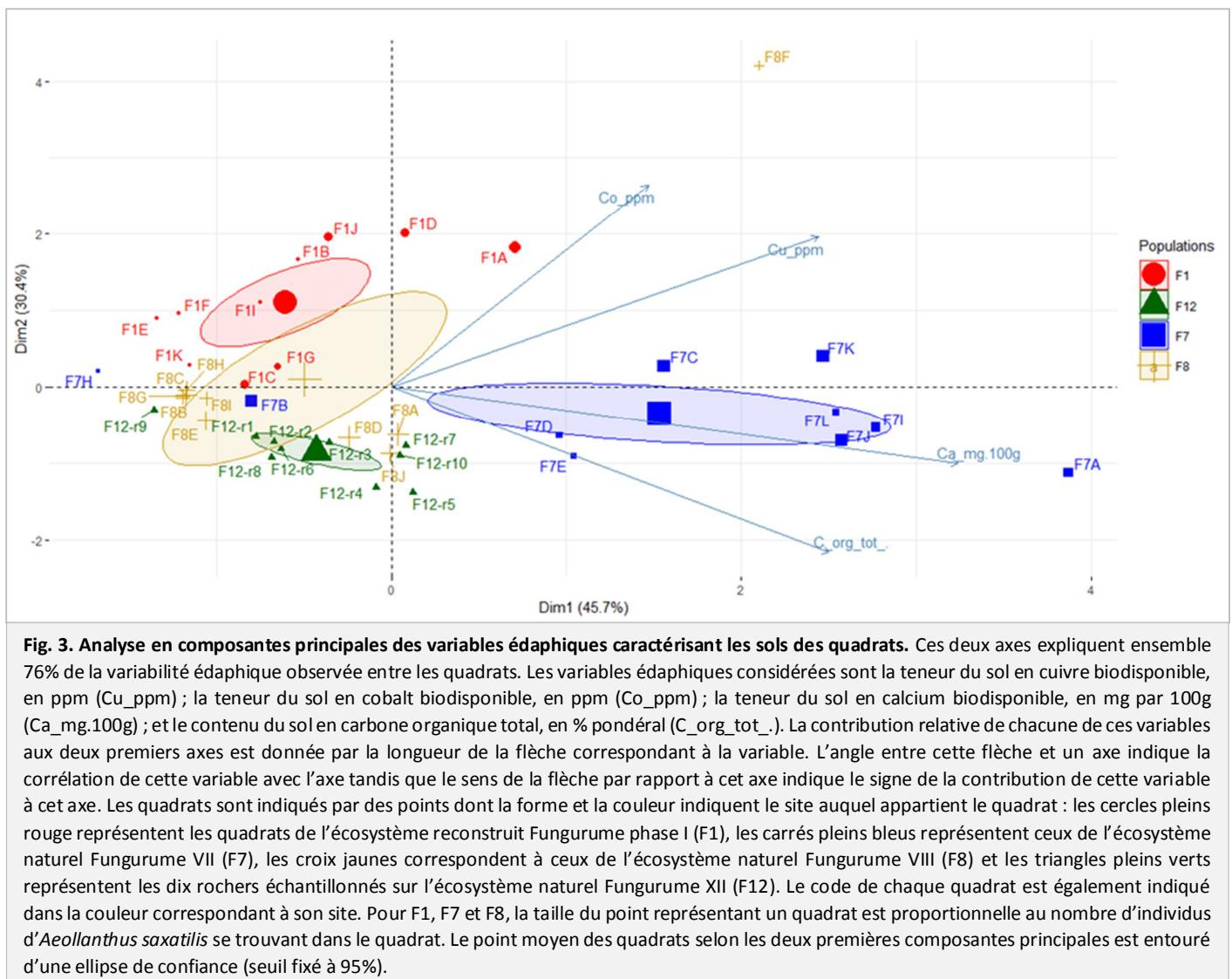
Table 4. Résultats des analyses des échantillons de sol à l'échelle du quadrat ou du rocher : moyennes et écart-types des paramètres considérés. Pour chaque site, les moyennes ont été calculées à partir de dix échantillons. Sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase I (F1) et les écosystèmes naturels Fungurume VII (F7) et Fungurume VIII (F8), ces échantillons ont été prélevés dans des cavités à *Aeollanthus saxatilis* situées autour des quadrats. Sur l'écosystème naturel Fungurume XII (F12), les dix échantillons ont été prélevés dans les cavités à *Aeollanthus saxatilis* de dix rochers différents. Les analyses de sol ont été réalisées suivant le protocole résumé au chapitre 10.3 de la partie Matériel et méthodes de ce travail. Les lettres situées sous les moyennes montrent la structuration des moyennes d'après les résultats de l'analyse de la variance. Les données de cuivre ont subi une transformation racine carrée et les données de calcium ont subi une transformation logarithmique de base 10 pour remédier à l'hétéroscédasticité.

	Populations				Total
	F1	F7	F8	F12	
Cuivre (ppm)	896,70 ± 622,32 b	976,56 ± 536,78 b	272,56 ± 305,04 a	78,85 ± 55,22 a	556,17 ± 576,31
Cobalt (ppm)	95,95 ± 67,83 a	75,23 ± 53,91 a	115,94 ± 225,29 a	34,73 ± 20,90 a	80,46 ± 120,31
Calcium (mg/100g)	131,60 ± 128,03 a	841,60 ± 458,24 b	180,27 ± 141,78 a	272,95 ± 144,53 ab	356,61 ± 380,47
C organique total (%)	2,91 ± 3,03 a	15,14 ± 9,84 b	9,96 ± 5,84 ab	13,70 ± 4,20 b	10,16 ± 7,53

Table 5. Résultats des analyses des échantillons de sol globaux des quatre populations, moyennes et écarts-types des paramètres considérés. Les quatre échantillons globaux ont été obtenus en rassemblant des échantillons récoltés au hasard sur l'ensemble de la population mais hors des quadrats. F1 représente l'écosystème reconstruit. F7, F8 et F12 représentent respectivement les écosystèmes naturels Fungurume VII, Fungurume VIII et Fungurume XII. Les analyses de sol ont été réalisées suivant le protocole résumé au chapitre 10.3. de la partie Matériel et méthodes de ce travail.

	Population				Moyenne ± écart-type	
	F1	F7	F8	F12		
Éléments minéraux	Cuivre (ppm)	942,39	1102,05	195,12	120,05	589,90 ± 504,37
	Cobalt (ppm)	104,34	58,83	98,61	55,83	79,40 ± 25,62
	Calcium (mg/100g)	157,55	323,06	301,79	372,89	288,82 ± 92,45
	Carbone organique total (%)	4,47	11,25	14,78	18,29	12,20 ± 5,90
	Azote total (%)	2,38	6,58	6,58	10,64	6,55 ± 3,37
	Rapport C/N	1,88	1,71	2,25	1,72	1,89 ± 0,25
pH	pH eau	5,81	5,10	5,40	5,17	5,37 ± 0,32
Granulométrie	Argiles (%)	7,60	11,90	41,00	36,50	24,25 ± 16,93
	Limon fin (%)	11,70	18,00	12,10	13,80	13,90 ± 2,88
	Limon grossier (%)	12,60	15,90	7,90	4,40	10,20 ± 5,07
	Total limons (%)	24,30	33,90	20,00	18,20	24,10 ± 7,02
	Sables (%)	68,10	54,20	39,00	45,30	51,65 ± 12,62

La variation entre quadrats au niveau des variables édaphiques se structure en fonction des sites (figure 3) : les quadrats appartenant à un même site forment pour la plupart des groupes bien identifiables. Les quadrats de Fungurume VIII (F8) et les rochers de Fungurume XII (F12) présentent les teneurs en ETM les plus faibles, mis à part le quadrat F8F dont le substrat est étonnamment riche en cobalt et en cuivre en comparaison avec celui des autres quadrats du même site. Hormis ce quadrat, la variation au sein de ces deux sites naturels est plus faible que celle observée sur Fungurume VII (F7) et sur l'écosystème reconstruit (F1).



La variation entre les quadrats de Fungurume VIII et entre ceux de Fungurume XII est en outre principalement dirigée par les mêmes variables, à savoir le carbone organique total et le calcium (figure 3). Fungurume VII est le site dont les substrats sont, globalement, les plus riches en cuivre et

en cobalt. Il est aussi le site présentant la plus grande variabilité entre ses quadrats. Cette variabilité se structure principalement le long d'un gradient de calcium. La variation entre les quadrats de Fungurume phase I (F1) se structure quant à elle principalement le long des gradients de cuivre et de cobalt. Les variables les plus corrélées avec l'axe 1 sont le calcium, le carbone organique et le cuivre. La variable la plus corrélée avec l'axe 2 est le cobalt. Deux groupes de variables corrélées entre elles sont identifiables : le cuivre et le cobalt d'une part, le carbone et le calcium d'autre part (figure 3).

Les courbes de réponse d'*Aeollanthus saxatilis* le long du gradient de cuivre (figure 4 (a)) varient fortement en fonction des sites : parmi l'ensemble des individus échantillonnés sur l'écosystème naturel Fungurume VIII (F8), le plus grand nombre d'individus a été observé sur des substrats présentant des concentrations en cuivre avoisinant les 125 ppm, où se trouve également l'optimum de niche sur ce site, tandis que sur l'écosystème naturel Fungurume VII (F7) la majorité des individus se trouvaient sur des substrats bien plus minéralisés. L'optimum de niche sur F7 correspond en effet à des concentrations en cuivre avoisinant les 1250 ppm. Sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase I (F1) en revanche, le nombre d'individus observés reste relativement constant le long d'un gradient en cuivre s'étendant de 254 à 2100 ppm et l'optimum de niche se trouve à une concentration en cuivre avoisinant les 900 ppm. La partie centrale de la niche, contenant 50% des individus, est très réduite sur F8 ; la figure 3 montrait en effet une faible variation entre les quadrats de ce site au niveau des teneurs en cuivre. On peut voir au contraire que la partie centrale de la niche édaphique réalisée est fort étendue sur l'écosystème reconstruit, l'importante variation observée sur la figure 3 entre les quadrats de F1 au niveau des teneurs en cuivre ne se traduit donc pas au niveau de l'établissement des individus. La courbe de réponse totale de l'espèce tend à montrer un optimum dans les concentrations en cuivre moins élevées, vers les 200 ppm.

A l'inverse, les courbes de réponse d'*A. saxatilis* le long du gradient en cobalt sur les trois sites, bien que de formes différentes, montrent toutes un maximum de densité sur des substrats présentant des concentrations en cobalt d'environ 50 ppm (figure 4 (b)). La partie centrale de la niche, contenant 50 % des individus, se révèle cependant plus large sur l'écosystème reconstruit que sur les deux sites naturels. L'optimum global de niche réalisée se trouve vers les 75 ppm en cobalt.

Les courbes de réponse de l'espèce le long du gradient de calcium sont à peu de choses près similaires sur F1 et sur F8, avec un maximum de densité et un optimum de niche se trouvant aux alentours de 130 mg/100g (figure 4 (c)). La courbe de réponse sur F7 diffère fortement de celles des deux autres sites, avec un optimum de niche situé à plus de 900 mg de calcium/100g de sol. La partie centrale de la niche est aussi plus large que celle des deux autres sites et centrée sur le milieu du gradient de calcium observé sur le site. L'importante variation observée sur la figure 3 entre les quadrats de F7 au niveau des teneurs en calcium n'influence donc pas la répartition des individus. L'optimum de niche global se situe aux alentours de 200 mg/100g et la partie centrale de la niche globale de l'espèce s'étend entre 130 et plus de 500 mg/100g.

Les courbes de réponse d'*A. saxatilis* le long du gradient en carbone organique total sont à nouveau très différentes selon la population (figure 4 (d)). L'optimum de niche sur Fungurume phase I se situe à des contenus en carbone organique total plus faibles que sur les deux autres sites : il se trouve aux alentours de 2% sur F1, contre environ 7% sur F8 et environ 17% sur F7. La plupart des individus échantillonnés sur F7 se répartissent sur des substrats présentant entre 14 et 24% de

carbone organique total. Encore une fois, la variabilité observée au niveau du carbone entre les différents quadrats échantillonnés sur tous les sites ne se traduit pas au niveau de la répartition des individus. L'optimum global de niche se situe aux alentours des 7% de carbone organique total et la partie centrale de la niche réalisée globale s'étend entre 6 et 19%.

Il est rare que les niches réalisées observées sur les trois écosystèmes étudiés se recouvrent toutes les trois. L'espèce est donc capable de s'établir dans des conditions édaphiques très variées.

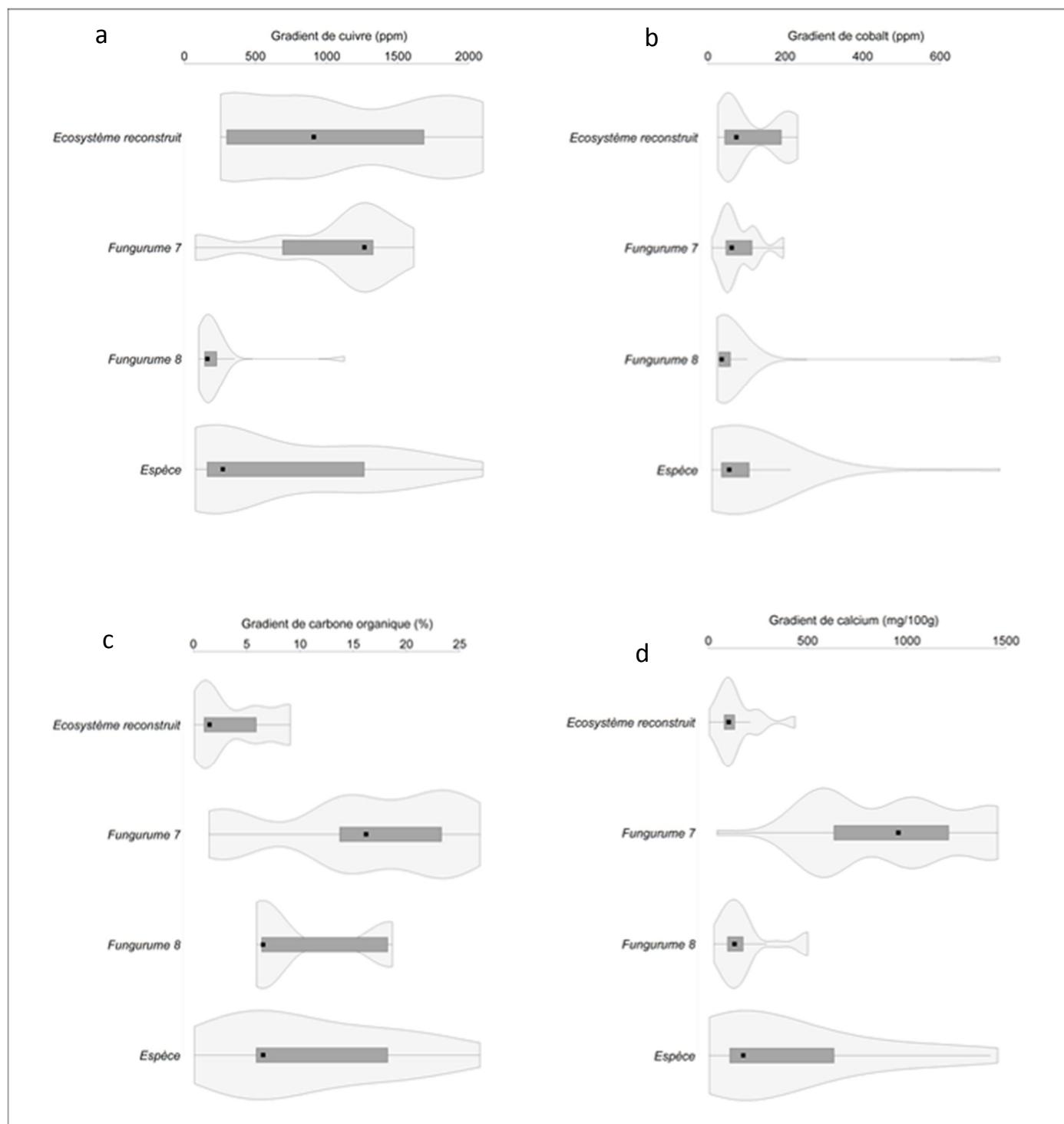


Fig. 4. Courbes de réponse des trois populations d'*Aeollanthus saxatilis* étudiées et de l'espèce le long d'un gradient de concentrations en : (a) cuivre biodisponible (ppm) ; (b) cobalt biodisponible (ppm) ; (c) calcium biodisponible (mg/100g) ; (d) carbone organique total. Les fonctions utilisées ont été créées par Sylvain Boisson à partir du package R 'vioplot' (Boisson et al., 2016b). Les violinplots modélisent la niche édaphique réalisée d'*Aeollanthus saxatilis*. Les carrés noirs donnent les médianes des teneurs du sol en cuivre (a), cobalt (b), calcium (c) et carbone organique total (d) observées dans les quadrats. Ils sont assimilables à l'optimum de niche pour chaque population et pour l'espèce entière. Les limites basses et hautes des rectangles gris foncé (boxplots) indiquent respectivement le premier et le troisième quartile. Ces rectangles peuvent être compris comme la partie centrale de la niche édaphique. Les segments de droite verticaux s'étendant au-dessus et en-dessous des boxplots montrent la plage de données comprise dans 1,5 fois l'écart interquartile. Les surfaces en gris clair traduisent le nombre d'individus d'*Aeollanthus saxatilis* comptés dans les quadrats le long du gradient considéré.

Concernant l'influence des paramètres édaphiques et du degré d'ombrage sur la performance, on peut constater l'absence de réponse des individus aux teneurs en ETM (cuivre et cobalt) pour ce qui est de leur croissance, de leur développement végétatif, reproductif et de leur reproduction (table 6). Le carbone est négativement corrélé à la hauteur moyenne. Le calcium influence positivement le nombre d'individus à une tige. La variable influençant le plus la performance des individus est sans conteste le degré d'ombrage. Celui-ci possède une influence majoritairement négative sur la performance, sauf pour ce qui est de la proportion moyenne de graines viables par individu.

Table 6. Relations linéaires entre les variables environnementales et les variables traduisant la performance des individus d'*Aeollanthus saxatilis*. Les variables caractérisant la performance se trouvent en tête de ligne. Pour construire les variables à expliquer de ces modèles, les données de fitness ont d'abord été recueillies à l'échelle de l'individu puis rassemblées par quadrat afin d'obtenir une moyenne à l'échelle de chaque quadrat. Les variables environnementales explicatives (variables édaphiques et degré d'ombrage) se trouvent en tête de colonne. Les modèles linéaires sont issus d'une *forward selection* dans R. Un modèle linéaire relatif à une variable de fitness se lit le long de la ligne dont cette variable est l'en-tête. Les coefficients de chaque variable entrant dans le modèle sont indiqués, ainsi que celui de l'ordonnée à l'origine. Lorsque la variable n'entre pas dans le modèle, une barre (/) est indiquée à la place du coefficient. Les coefficients en gras sont ceux dont la p-valeur est significative. Les trois dernières colonnes donnent le R² ajusté du modèle, la valeur de la variable F de Fisher ainsi que ses degrés de liberté, et la p-valeur totale du modèle en dernière colonne. Le seuil de signification est fixé à 5%.

Variables fitness	Variables environnementales						Paramètres du modèle		
	Cuivre (ppm)	Cobalt (ppm)	Calcium (mg/100g)	Carbone (%)	Degré d'ombrage	Ordonnée à l'origine du modèle	R ² ajusté	F	p-valeur du modèle
Hauteur moyenne (cm)	/	/	/	-0,1735	/	10,359	18,78%	7,704 1 et 28 d.l.	0,00971
Nb moyen de feuilles par tige	/	/	/	/	-14,552	83,832	14,68%	5,991 1 et 28 d.l.	0,0209
Rapport moyen nb feuilles/hauteur (feuilles/cm)	/	/	/	/	-1,284	8,788	20,76%	8,597 1 et 20 d.l.	0,00664
Recouvrement en <i>A. saxatilis</i> (%)	/	/	/	/	/	8,900	/	/	/
Nb moyen de fleurs par individu fleuri	/	/	/	/	/	82,180	/	/	/
Proportion moyenne de graines viables par individu (%)	/	/	/	/	7,693	30,667	14,17%	5,457 1 et 26 d.l.	0,0275
Proportion d'individus reproducteurs dans le quadrat (%)	/	/	/	/	-9,165	80,524	15,51%	6,323 1 et 28 d.l.	0,0179
Proportion d'individus à une tige dans le quadrat (%)	/	/	0,0159	/	/	14,291	20,65%	4,774 2 et 27 d.l.	0,0168

2. Pollinisation d'*Aeollanthus saxatilis*

2.1. Guilde de pollinisateurs

Au total, dans les quadrats et en-dehors de ceux-ci, onze taxons différents ont été capturés sur ou dans les fleurs d'*Aeollanthus saxatilis*. Ils se répartissent en deux ordres : quatre Diptères (figure 5) et sept Hyménoptères (figure 6).

Parmi les Diptères, trois taxons appartiennent à la famille des Syrphidae (table 7). Deux d'entre eux ont pu être identifiés jusqu'à l'espèce : il s'agit d'*Ischiodon aegyptius* (Wiedmann, 1830) et *Paragus borbonicus* Macquart, 1842. Le troisième appartient au genre *Paragus* et fait partie du groupe *longiventris*, qui contient un nombre inconnu d'espèces-sœurs. Son identification précise n'était donc pas possible. Le quatrième taxon de l'ordre des Diptères n'a pas pu être identifié avec certitude (table 8). Il pourrait s'agir soit d'un représentant de la famille des Ephydidae, soit d'un spécimen du genre *Atherigona* (famille des Muscidae).

Parmi les Hyménoptères, sept taxons différents ont été capturés sur les fleurs d'*Aeollanthus saxatilis* (table 7 et figure 6). Leur identification n'a pas pu être poussée jusqu'à l'espèce pour diverses raisons, mais leurs genres sont connus avec certitude. Quatre d'entre eux appartiennent à la famille des Apidae. Il s'agit des genres *Amegilla* Friese, 1897 ; *Braunsapis* Michener, 1969 ; *Ceratina* Latreille, 1802 et *Liotrigona* Moure, 1961. Les trois derniers taxons appartiennent à la famille des Halictidae. Leurs genres ont été identifiés comme étant respectivement *LasioGLOSSUM* Curtis, 1833 ; *Leuconomia* Pauly, 1980 et *Thrinchostoma* de Saussure, 1891.

Les trois taxons les plus observés sur les fleurs d'*Aeollanthus saxatilis* lors de cette étude sont les représentants du genre *Amegilla* Friese, 1897 (7 spécimens) ainsi que les Diptères *Paragus borbonicus* Macquart, 1842 (4 spécimens) et *Ischiodon aegyptius* (Wiedmann, 1830) (3 spécimens).

Outre les spécimens capturés, cinq Hyménoptères supplémentaires ont été observés sur les fleurs d'*Aeollanthus saxatilis* mais n'ont pas pu être capturés (table 8).

Table 7. Taxonomie, écologie et nombre de captures des polliniseurs identifiés. L'identification la plus précise de chaque taxon est donnée en deuxième colonne. Les taxons sont classés par ordre (Diptera/Hymenoptera) et par famille (première colonne). La troisième colonne fournit quelques précisions sur leur écologie : distribution, comportement, habitat et alimentation si disponibles. Les quatre dernières colonnes donnent le nombre de spécimens capturés par taxon sur chacun des sites et au total. F1 est l'écosystème reconstruit Fungurume phase I, F7 et F8 sont les écosystèmes naturels Fungurume VII et Fungurume VIII.

Famille	Taxon	Ecologie	Nb obs sur F1	Nb obs sur F7	Nb obs sur F8	Nb total obs
D I P T E R A						
Syrphidae	<i>Ischiodon aegyptius</i> (Wiedemann, 1830)	Distribution : région Afrotrropicale, Afrique du Nord, côtes méditerranéennes, sud de l'Italie, sud de l'Espagne, îles Canaries, Baléares et Yémen (1,2,3). Habitat : végétations sèches ouvertes et peu denses avec buissons, clairières forestières (1) Comportement : espèce généraliste (1,2). Alimentation : larve prédatrice principalement de pucerons et dans une moindre mesure de thrips (1).	2	0	1	3
	<i>Paragus borbonicus</i> Macquart, 1842	Distribution : partout en région Afrotrropicale y compris Madagascar, Principe, Maurice et la Réunion (4,6). Comportement : espèce généraliste également observée sur les fleurs de <i>Bulbostylis cupricola</i> (obs. réalisée sur site) Alimentation : larves se nourrisant de plusieurs espèces d'Aphididae et de Psyllidae (5).	1	0	3	4
	<i>Paragus</i> sp. (groupe <i>longiventris</i>)	Distribution : espèces-sœurs répandues dans toute la région Afrotrropicale, incluant Madagascar, les îles Comoro, São Tomé et le Sud du Yémen (7). Alimentation : les larves se nourrissent de pucerons (Aphididae) (7).	1	0	0	1
H Y M E N O P T E R A						
Apidae	<i>Amegilla</i> sp.	Distribution : genre répandu partout dans le monde (8). Habitat : abeilles solitaires nichant dans le sol (8). Comportement : généralistes (8,9) ; parmi les spécimens observés, plusieurs ont également été observés sur les fleurs de <i>Coleus claessensii</i> (observation réalisée sur site).	2	3	2	7
	<i>Braunsapis</i> sp.	Distribution : région Afrotrropicale, Australie et Orient (10). Habitat : nidifient dans des tiges creuses (10). Comportement : genre rassemblant des espèces aux mœurs très variées, allant du comportement social au parasitisme social (11)	0	0	2	2

Apidae	<i>Ceratina</i> sp.	Distribution : genre répandu partout dans le monde (12). Habitat : variés (12). Les espèces rubicoles (9). La plupart des espèces de <i>Ceratina</i> sont solitaires (12). Comportement : toutes les Ceratines collectent du pollen (9). La plupart des espèces sont généralistes, polylectiques ; quelques-unes sont oligolectiques.	0	0	1	1
	<i>Liotrigona</i> sp.	Distribution : la plupart des espèces décrites sont connues de Madagascar. Deux espèces ont été décrites en région Afrotropicale mais il est probable qu'il en existe plus (9,13). Habitat : variés (13). Le comportement précis de nidification reste inconnu ; elles nichent très probablement dans des petites cavités dans les arbres (13). Comportement : abeilles eusociales vivant en grandes colonies avec division du travail (13). Les espèces du genre <i>Liotrigona</i> ont rarement été vues en train de collecter du nectar ou du pollen, que ce soit de plantes cultivées ou de plantes sauvages (13).	0	1	0	1
Halictidae	<i>Lasiglossum</i>	Distribution : genre répandu partout dans le monde. Habitat : abeilles solitaires construisant leur nid dans le sol (14). Comportement : quasiment toutes les espèces collectent du pollen (9). Elles sont généralistes et constituent des pollinisateurs essentiels des cultures (14).	0	0	1	1
	<i>Leuconomia</i> sp.	Distribution : principalement région Afrotropicale (15). Habitat : les femelles nichent dans le sol (15). Comportement : espèces généralistes, polliniseurs essentiels des Fabaceae mais butinant également des fleurs d'autres familles, y compris des graminées (15).	1	0	0	1
	<i>Thrinchostoma</i> sp.	Distribution : genre répandu en Afrique tropicale et particulièrement Madagascar (16, 17), quelques espèces dans le sud de l'Asie. Comportement : toutes les espèces continentales collectent du pollen (9). Elles sont généralistes (9).	0	0	1	1

Note : les références relatives à la table 7 se trouvent à la fin de la bibliographie, en page 79.

Table 8. Ordre, description, sites et nombre d'observations des polliniseurs identifiés. La deuxième colonne donne une description du spécimen observé. Les quatre dernières colonnes donnent le nombre de spécimens observés sur chacun des sites et au total. F1 est l'écosystème reconstruit Fungurume phase I, F7 et F8 sont les écosystèmes naturels Fungurume VII et Fungurume VIII.

Taxon	Description	Nb obs sur F1	Nb obs sur F7	Nb obs sur F8	Nb total obs
D I P T E R A					
Diptera sp.	Petite mouche à longues pattes	0	0	1	1
H Y M E N O P T E R A					
Hymenoptera sp.	Grande abeille jaune	0	1	0	1
Hymenoptera sp.	Abeille noire de la taille d' <i>Apis mellifera</i>	0	1	0	1
Hymenoptera sp.	Petite abeille de 5 mm aux ailes transparentes	0	0	1	1
Hymenoptera sp.	Toute petite abeille noire ressemblant à <i>Liotrigona</i> sp.	0	0	1	1
Hymenoptera sp.	Petite abeille noire de la taille de <i>LasioGLOSSUM</i> sp.	0	1	0	1

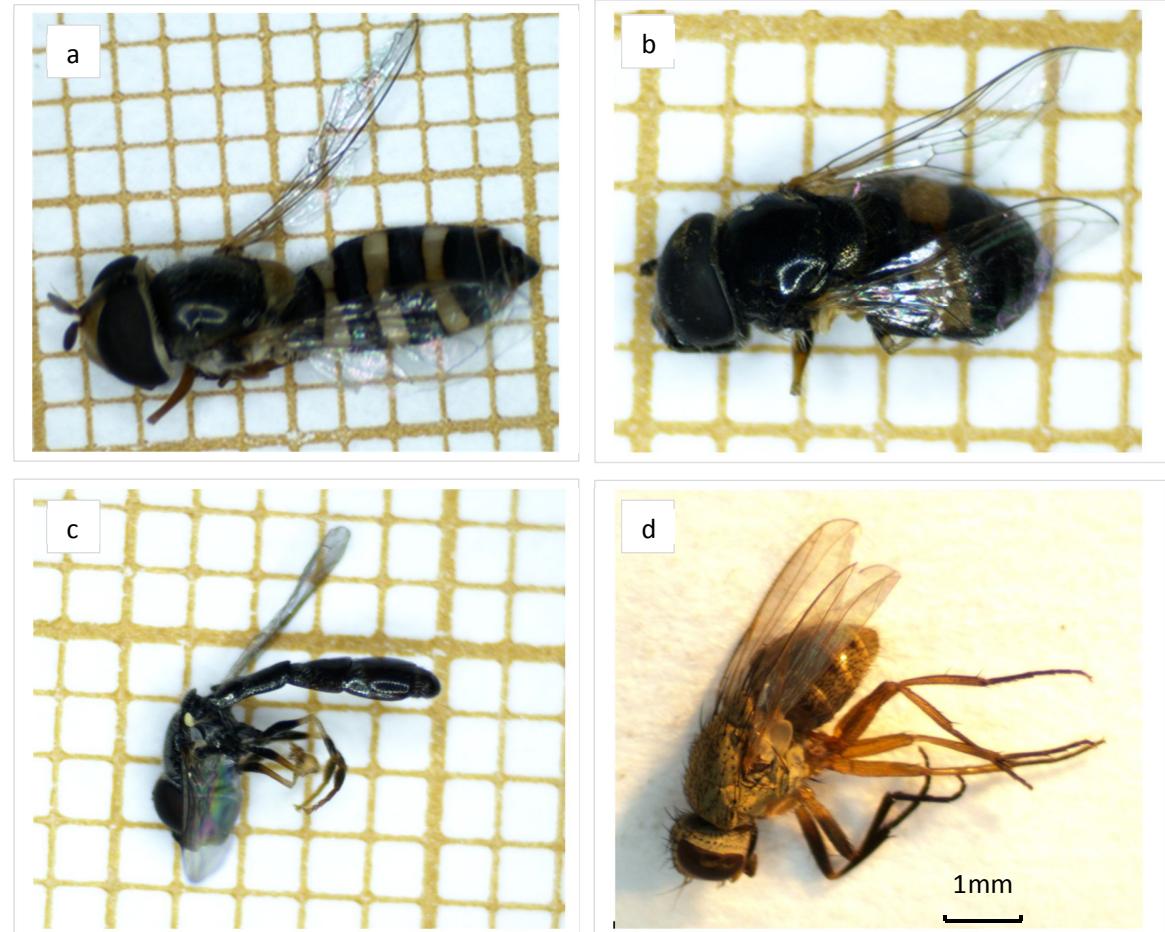


Fig. 5. Photographies des Diptères capturés sur les fleurs d'*Aeollanthus saxatilis*. (a) *Ischiodon aegyptius* (Wiedemann, 1830) (b) *Paragus borbonicus* Macquart, 1842 (c) *Paragus* sp. (d) Diptère non identifié.

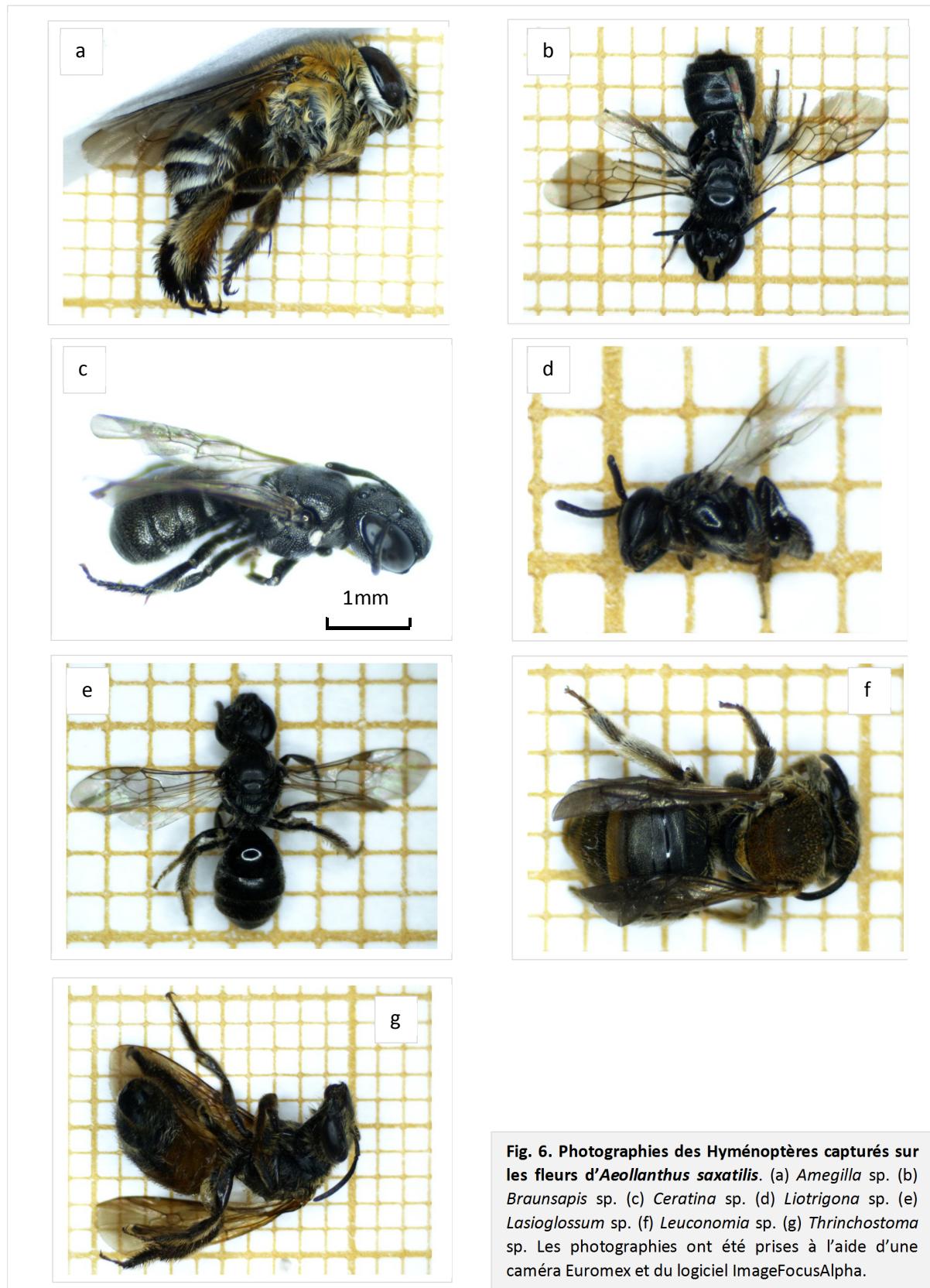
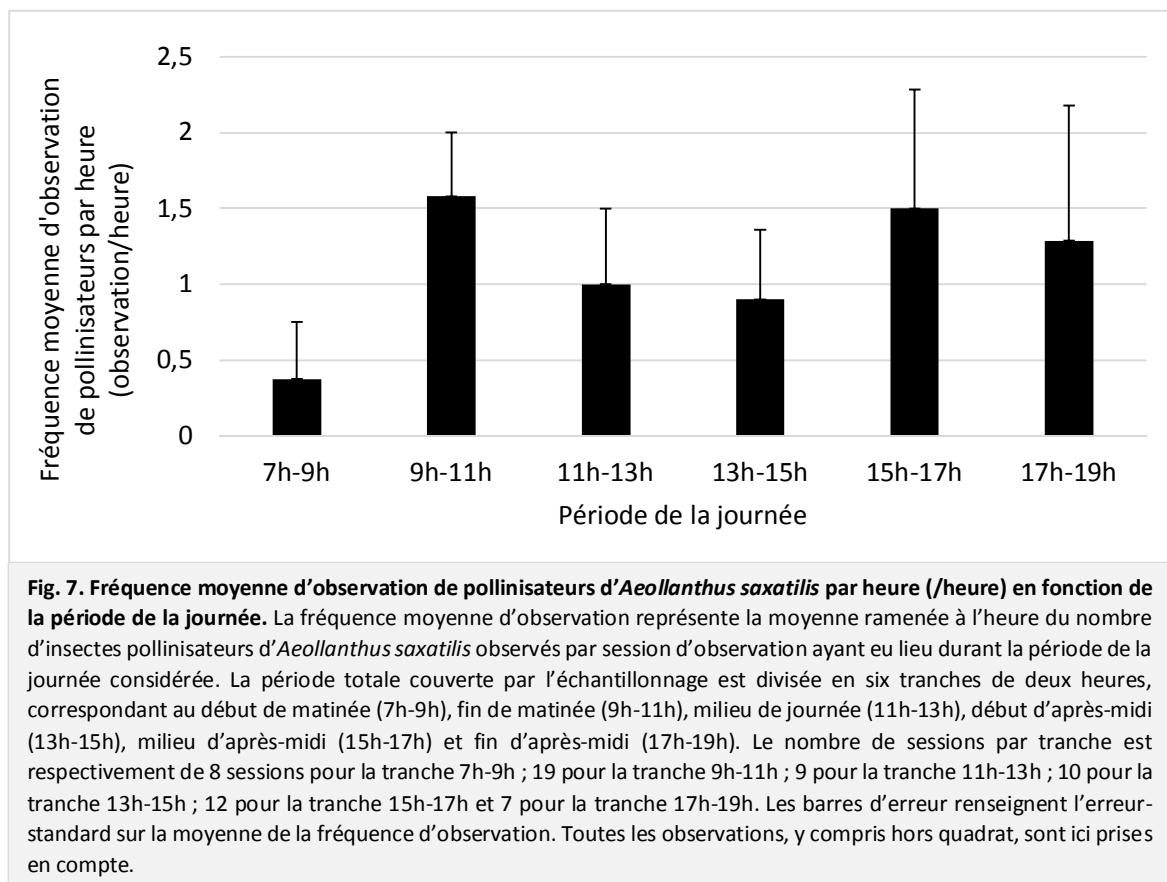


Fig. 6. Photographies des Hyménoptères capturés sur les fleurs d'*Aeollanthus saxatilis*. (a) *Amegilla* sp. (b) *Braunsapis* sp. (c) *Ceratina* sp. (d) *Liotrigona* sp. (e) *Lasioglossum* sp. (f) *Leuconomia* sp. (g) *Thrinchostoma* sp. Les photographies ont été prises à l'aide d'une caméra Euromex et du logiciel ImageFocusAlpha.

2.2. Activité journalière

L'activité des pollinisateurs varie en fonction de la période de la journée considérée. La fréquence moyenne d'observation par heure varie entre $0,38 \pm 1,06$ observations par heure en début de matinée (moyenne \pm écart-type), et $1,58 \pm 1,84$ observations par heure en fin de matinée (figure 7).



2.3. Influence des conditions environnementales sur la fréquence de visites

La fréquence moyenne de visites d'insectes polliniseurs d'*A. saxatilis* par heure et par fleur est la plus élevée lorsque la température est comprise entre 24 °C et 26 °C. Aucun pollinisateur n'a été observé en-dessous de 24°C, ni au-dessus de 36°C (figure 8). La fréquence moyenne de visite par heure et par fleur la plus importante a été observée par vitesse de vent comprise entre 2 et 2,5 m/s (figure 9). La fréquence moyenne de visite est la plus élevée lorsque la couverture nuageuse est moyenne (figure 10).

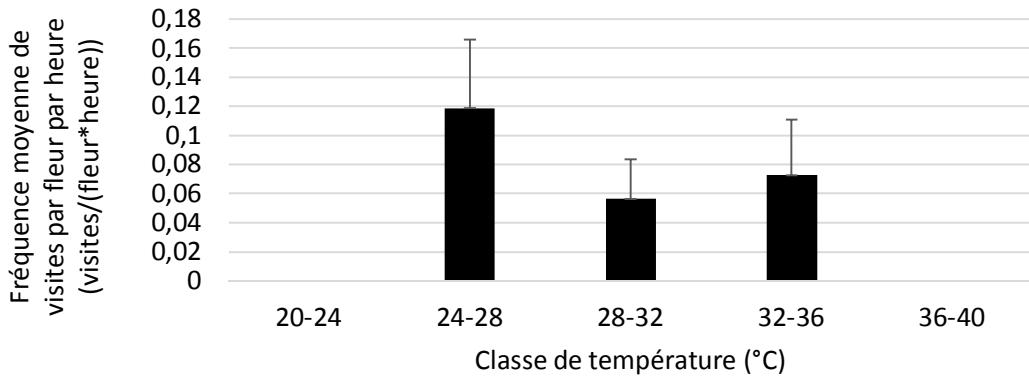


Fig. 8. Fréquence moyenne de visite de pollinisateurs d'*Aeollanthus saxatilis* par fleur et par heure [$[visites/(fleur*heure)]$] en fonction de la classe de température ($^{\circ}C$). Une mesure de température a été effectuée à la surface du quadrat juste avant le début de chaque session d'observation. Ces températures mesurées sont ici regroupées en classes d'une largeur de $4^{\circ}C$. Pour chaque classe, la fréquence moyenne de visite représente la moyenne des fréquences de visite observées lors des sessions d'observation regroupées dans cette classe. Le nombre de sessions par classe est respectivement de 10 sessions pour la classe $20-24^{\circ}C$, 16 sessions pour la classe $24-28^{\circ}C$, 13 sessions pour la classe $28-32^{\circ}C$, 11 sessions pour la classe $32-36^{\circ}C$ et 4 sessions pour la classe $36-40^{\circ}C$. Les barres d'erreur renseignent l'erreur-standard sur la moyenne de la fréquence de visites. Seulement les observations effectuées sur les quadrats sont prises en compte.

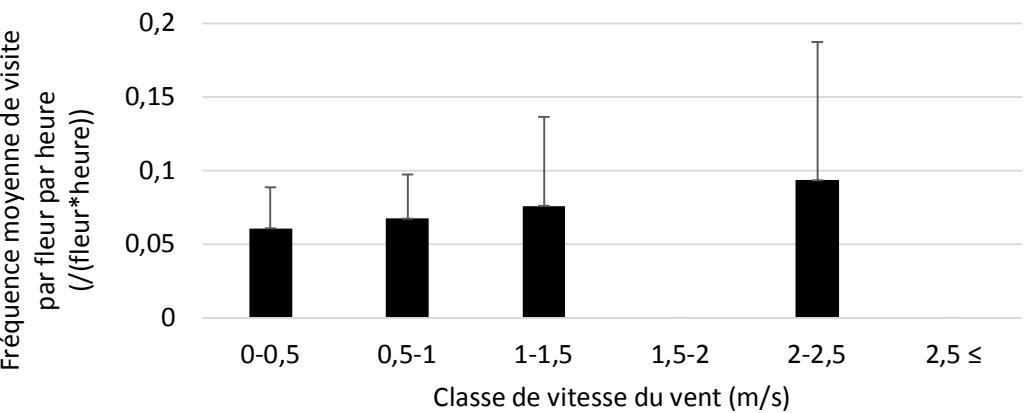


Fig. 9. Fréquence moyenne de visites de pollinisateurs d'*Aeollanthus saxatilis* par fleur et par heure [$[visites/(fleur*heure)]$] en fonction de la classe de vitesse de vent (m/s). Une mesure de vitesse du vent a été effectuée à la surface du quadrat juste avant le début de chaque session d'observation. Ces vitesses mesurées sont ici regroupées en classes d'une largeur de $0,5 m/s$. Pour chaque classe, la fréquence moyenne de visites représente la moyenne des taux de visite observés lors des sessions d'observation regroupées dans cette classe. Le nombre de sessions entrant dans chaque classe est respectivement de 16 sessions pour la classe $0-0,5$; 23 sessions pour la classe $0,5-1$; 7 sessions pour la classe $1-1,5$; 3 sessions pour la classe $1,5-2$; 4 sessions pour la classe $2-2,5$; et 1 session pour la classe $>2,5$. Les barres d'erreur renseignent l'erreur-standard sur la moyenne de la fréquence de visites. Seulement les observations effectuées sur les quadrats sont prises en compte.

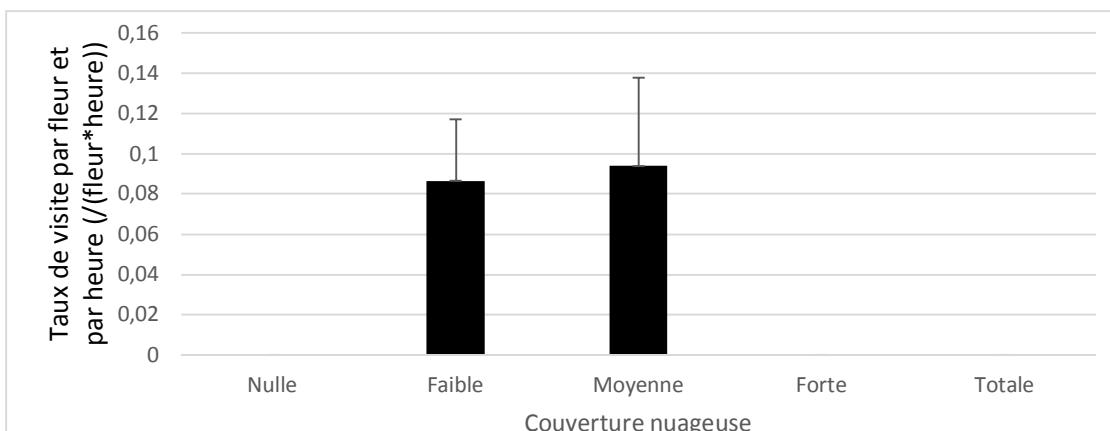
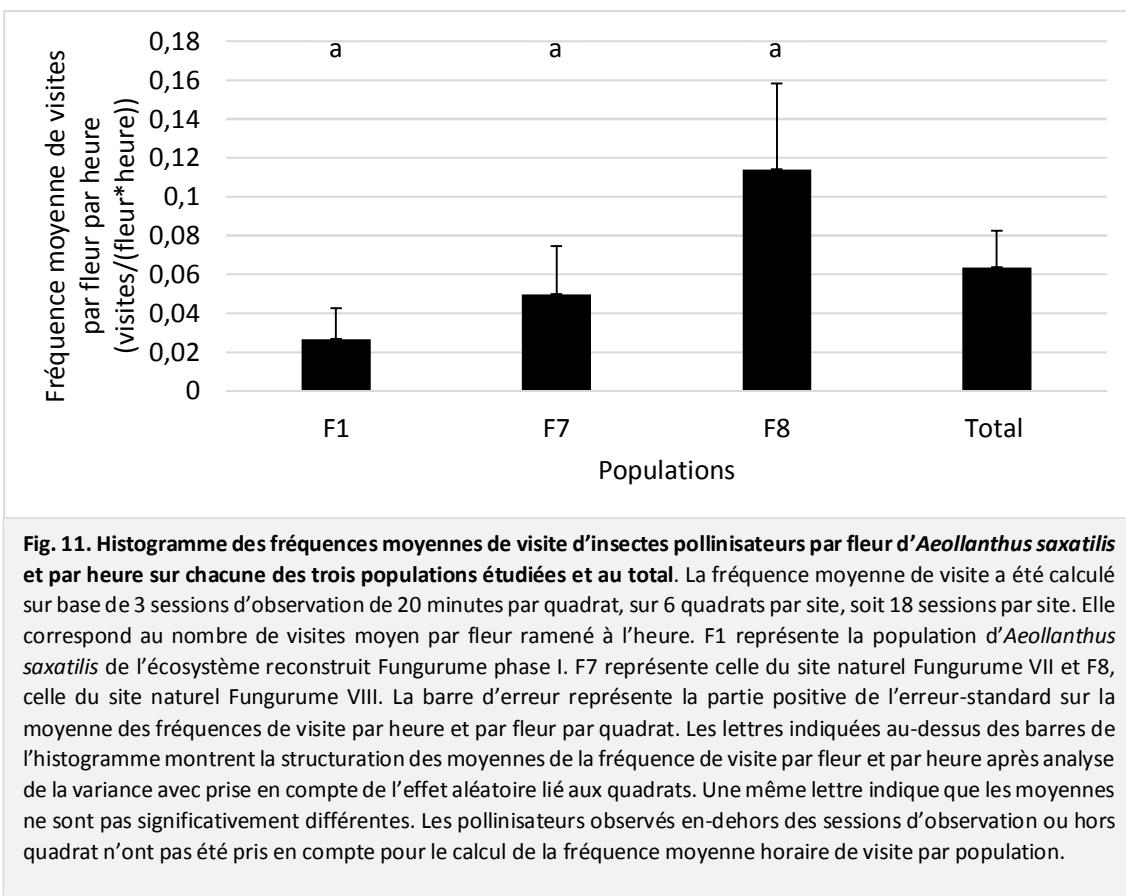


Fig. 10. Fréquence moyenne de visite de polliniseurs d'*Aeollanthus saxatilis* par fleur et par heure [visites/(fleur*heure)] en fonction de la couverture nuageuse. La couverture nuageuse a été estimée visuellement. La classe « Nulle » correspond à un ciel entièrement dégagé. La classe « Faible » correspond à toutes les déclinaisons d'une matrice de ciel dégagé dans laquelle se trouvent quelques nuages plus ou moins épars. La classe « Moyenne » correspond à une équivalence entre patches de ciel dégagé et de ciel couvert ou à une alternance de nuages et de ciel dégagé tout au long de la session d'observation, soit un équilibre entre nuages et ciel bleu dans l'espace ou dans le temps. La classe « Forte » correspond à toutes les déclinaisons d'une matrice nuageuse dans laquelle se trouvent quelques patches de ciel dégagé plus ou moins épars. La classe « Totale » correspond à un ciel entièrement couvert. Le nombre de sessions par classe de couverture nuageuse est respectivement de 3 pour la classe « Nulle » ; 18 pour la classe « Faible » ; 17 pour la classe « Moyenne » ; 3 pour la classe « Forte » et 6 pour la classe « Totale ». Les barres d'erreur renseignent l'erreur-standard sur la moyenne de la fréquence de visites. Seulement les observations effectuées sur les quadrats sont prises en compte.

2.4. Fréquence moyenne de visite

Sur l'ensemble des trois populations étudiées, la fréquence moyenne de visite par heure et par fleur d'*Aeollanthus saxatilis* est de $0,064 \pm 0,080$ visites par heure et par fleur (figure 11).



2.5. Fréquence de visites par groupe de polliniseurs

Au total sur les trois sites, les Hyménoptères présentent une fréquence moyenne de visite par fleur et par heure de $0,052 \pm 0,13$ visites par heure et par fleur (moyenne \pm écart-type) (figure 12). Ils représentent donc 82% des visites observées dans les quadrats. Les Diptères présentent quant à eux une fréquence moyenne de visite de $0,011 \pm 0,048$ visites par heure et par fleur (figure 12), soit 17% des visites observées dans les quadrats.

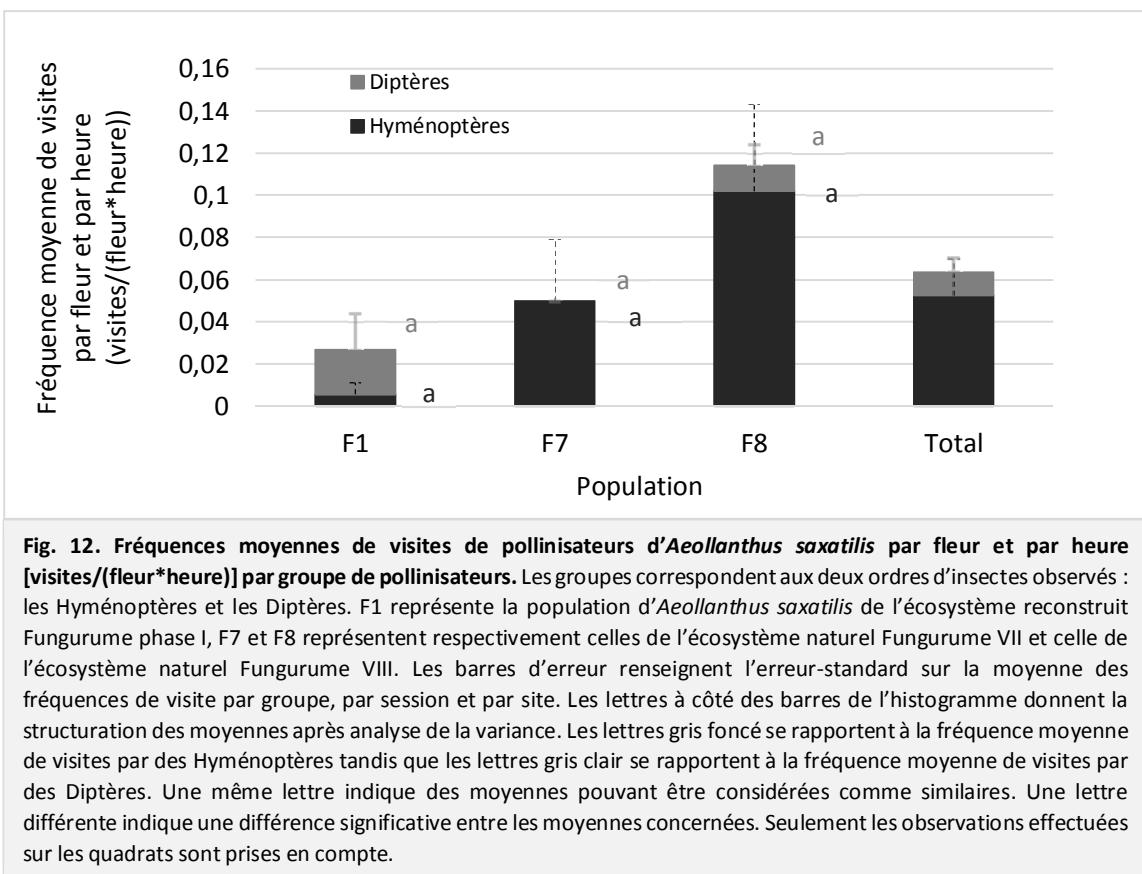


Fig. 12. Fréquences moyennes de visites de polliniseurs d'*Aeollanthus saxatilis* par fleur et par heure [visites/(fleur*heure)] par groupe de polliniseurs. Les groupes correspondent aux deux ordres d'insectes observés : les Hyménoptères et les Diptères. F1 représente la population d'*Aeollanthus saxatilis* de l'écosystème reconstruit Fungurume phase I, F7 et F8 représentent respectivement celles de l'écosystème naturel Fungurume VII et celle de l'écosystème naturel Fungurume VIII. Les barres d'erreur renseignent l'erreur-standard sur la moyenne des fréquences de visite par groupe, par session et par site. Les lettres à côté des barres de l'histogramme donnent la structuration des moyennes après analyse de la variance. Les lettres gris foncé se rapportent à la fréquence moyenne de visites par des Hyménoptères tandis que les lettres gris clair se rapportent à la fréquence moyenne de visites par des Diptères. Une même lettre indique des moyennes pouvant être considérées comme similaires. Une lettre différente indique une différence significative entre les moyennes concernées. Seulement les observations effectuées sur les quadrats sont prises en compte.

2.6. Succès de pollinisation et taux d'avortement

Le succès de pollinisation est estimé à travers la proportion moyenne de capsules contenant au moins une graine paraissant viable, c'est-à-dire développée convenablement, dure et lisse. Au total, la proportion moyenne de capsules issues de fleurs ayant été fécondées par individu s'élève à $75,71 \pm 29,58\%$ (moyenne \pm écart-type) (figure 13).

La proportion moyenne de graines viables produites par individu (par rapport à l'ensemble des graines, comptées tant dans les capsules issues de fleurs ayant été fécondées avec succès que dans celles issues de fleurs non fécondées) s'élève à $52,85 \pm 25,19\%$.

En ne prenant en compte que les capsules contenant au moins une graine viable, le taux d'avortement est de $31,44 \pm 15,19\%$ (figure 14). Autrement dit, si l'on prend quatre capsules issues de fleurs ayant été pollinisées avec succès, seules 11 graines sont susceptibles d'arriver à maturité au lieu des 16 graines contenues au total.

Aucune relation significative entre la fréquence moyenne de visite par fleur et par heure par quadrat et la proportion moyenne de fleurs pollinisées avec succès par quadrat n'a pu être mise en évidence (seuil de significativité fixé à 5%). De même, aucune relation significative entre la fréquence moyenne de visite par fleur et par heure par quadrat et la proportion moyenne de graines viables par individu par quadrat n'a pu être mise en évidence (seuil de significativité fixé à 5%).

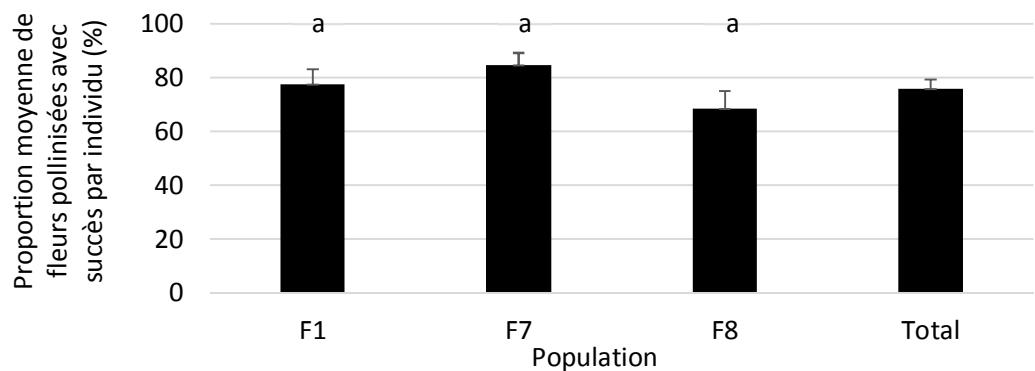


Fig. 13. Proportion moyenne de fleurs pollinisées avec succès par individu (%) sur les trois populations et au total. La proportion moyenne de fleurs pollinisées avec succès a été estimée à travers la proportion moyenne de capsules contenant au moins une graine viable. F1 représente la population d'*Aeollanthus saxatilis* de l'écosystème reconstruit Fungurume phase I. F7 représente celle de l'écosystème naturel Fungurume VII et F8, celle de l'écosystème naturel Fungurume VIII. Les barres d'erreur renseignent l'erreur-standard sur la moyenne de la proportion de fleurs pollinisées avec succès par individu. Les lettres situées au-dessus des barres de l'histogramme donnent la structuration des moyennes des trois populations après analyse de la variance. Une même lettre indique que les proportions moyennes de fleurs pollinisées avec succès par individu des deux populations peuvent être considérées comme équivalentes.

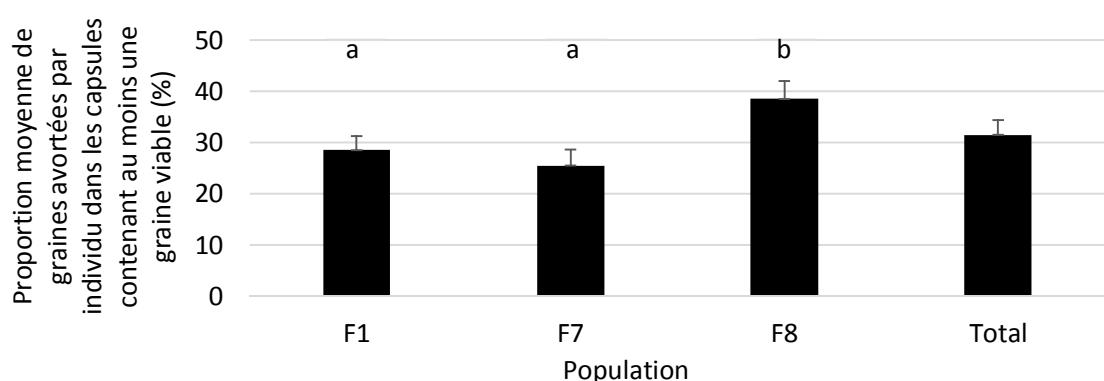


Fig. 14. Taux moyen d'avortement dans les capsules issues de fleurs pollinisées avec succès par individu (%) sur les trois populations et au total. Le taux moyen d'avortement a été estimé à travers la proportion moyenne de graines abortées dans les capsules contenant au moins une graine viable. F1 représente la population d'*Aeollanthus saxatilis* de l'écosystème reconstruit Fungurume phase I. F7 représente celle de l'écosystème naturel Fungurume VII et F8, celle de l'écosystème naturel Fungurume VIII. Les barres d'erreur renseignent l'erreur-standard sur la moyenne de la proportion de graines abortées par individu. Les lettres situées au-dessus des barres de l'histogramme donnent la structuration des moyennes des trois populations après analyse de la variance. Une même lettre indique que les proportions moyennes de fleurs pollinisées avec succès par individu des deux populations peuvent être considérées comme équivalentes. Une lettre différente indique une différence significative entre les moyennes.

3. Démographie et état de conservation d'*Aeollanthus saxatilis*

3.1. Structure d'âge

Sur chaque site et au total, la structure d'âge des populations d'*Aeollanthus saxatilis* a été approchée par la distribution des ramets échantillonnés en fonction de leur nombre de tiges. On constate que sur les deux sites naturels et au total, le nombre d'individus observés diminue lorsque l'âge augmente (figure 15 a, b et c).

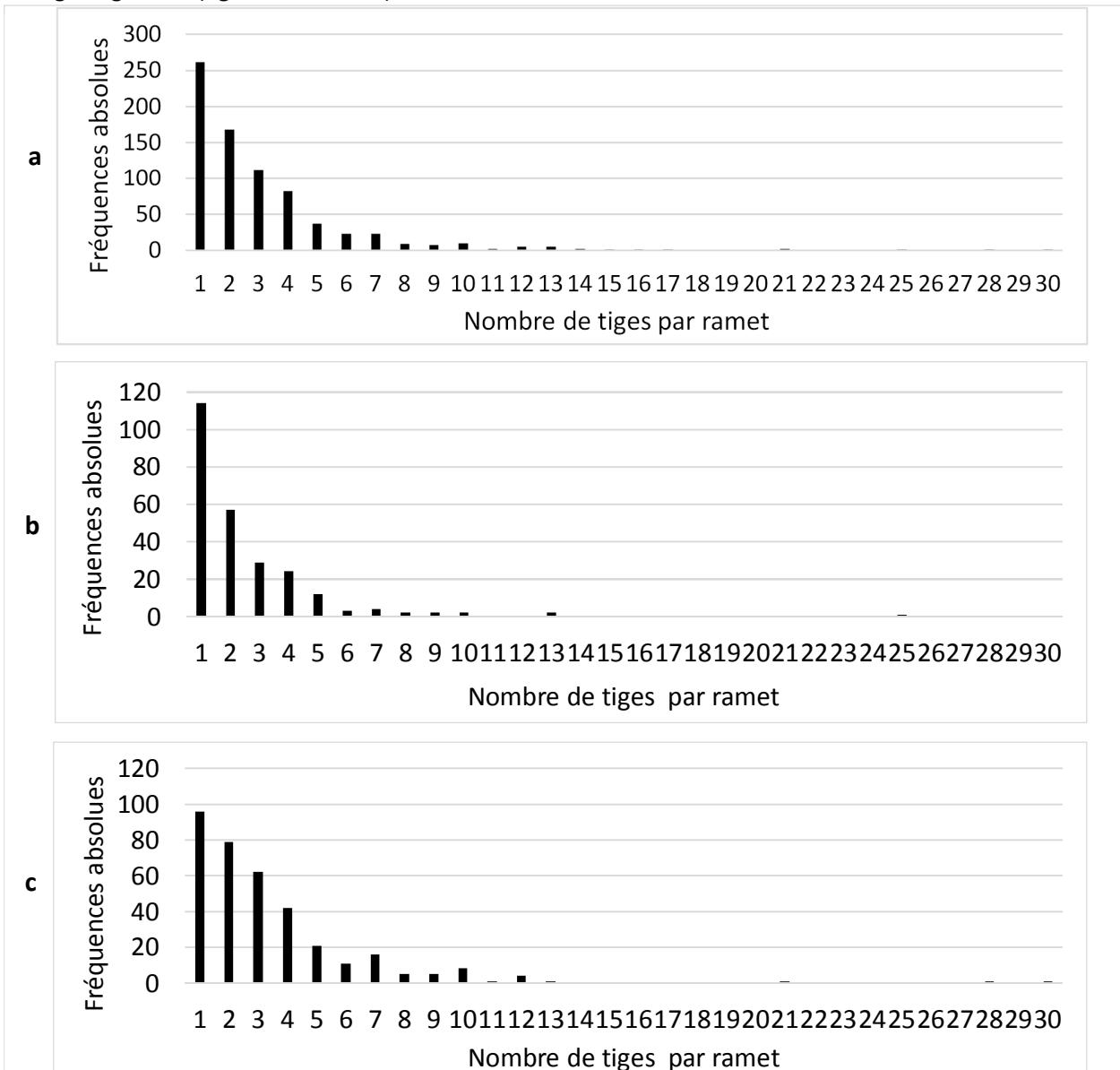


Fig. 15. Distribution des individus d'*Aeollanthus saxatilis* en fonction de leur nombre de tiges : (a) au total sur l'ensemble des trois populations (b) sur l'écosystème naturel Fungurume VII et (c) sur l'écosystème naturel Fungurume VIII. La fréquence absolue correspond au nombre total d'individus dans chaque classe de nombre de tiges, les classes ayant une largeur d'intervalle égale à 1.

3.2. Proportion moyenne d'individus reproducteurs

Au total, la proportion moyenne d'individus reproducteurs en 2018 par quadrat s'élève à $55,47 \pm 21,67\%$ (moyenne \pm écart-type) (figure 16). Sur le site naturel Fungurume VII, elle est de $51,16 \pm 22,25\%$. Sur le site naturel Fungurume VIII, elle est de $58,85 \pm 15,89\%$. Un individu reproducteur est défini comme un individu ayant produit au moins deux fleurs durant la période de floraison 2018.

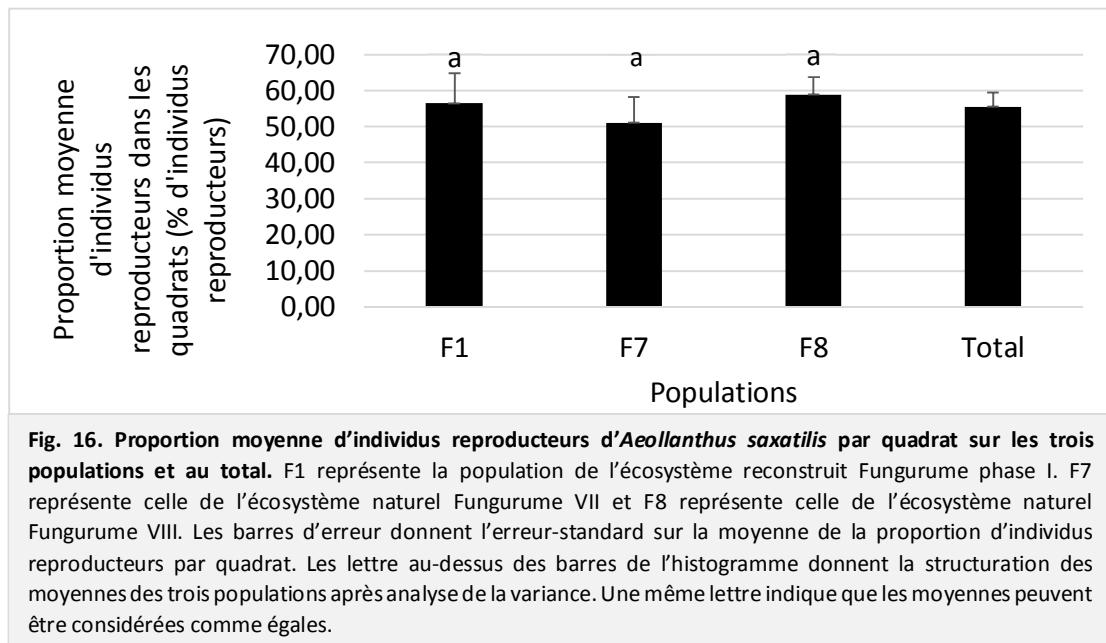


Fig. 16. Proportion moyenne d'individus reproducteurs d'*Aeollanthus saxatilis* par quadrat sur les trois populations et au total. F1 représente la population de l'écosystème reconstruit Fungurume phase I. F7 représente celle de l'écosystème naturel Fungurume VII et F8 représente celle de l'écosystème naturel Fungurume VIII. Les barres d'erreur donnent l'erreur-standard sur la moyenne de la proportion d'individus reproducteurs par quadrat. Les lettres au-dessus des barres de l'histogramme donnent la structuration des moyennes des trois populations après analyse de la variance. Une même lettre indique que les moyennes peuvent être considérées comme égales.

3.3. Recouvrement moyen d'*Aeollanthus saxatilis* par quadrat

En moyenne sur les trois sites, le recouvrement moyen est de $8,90 \pm 8,96\%$ (moyenne \pm écart-type) (figure 17). Sur l'écosystème naturel Fungurume VII (F7), il est de $5,70 \pm 3,92\%$ et sur l'écosystème naturel Fungurume VIII (F8), il atteint $15,30 \pm 13,02\%$.

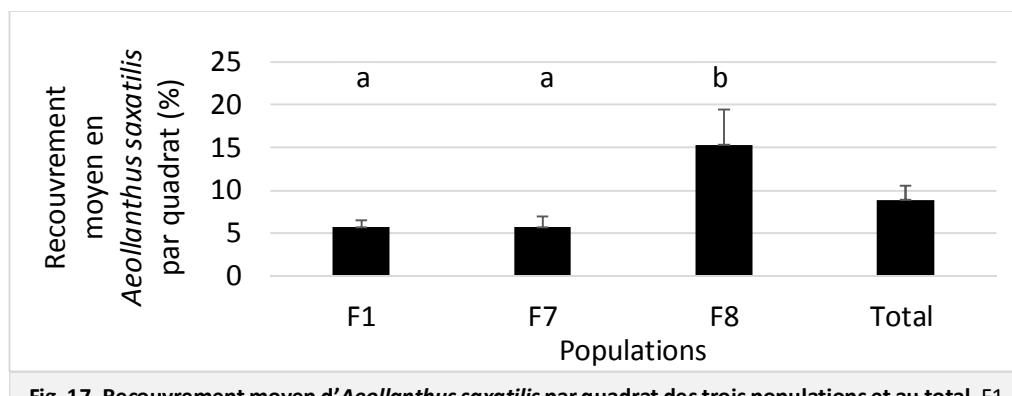


Fig. 17. Recouvrement moyen d'*Aeollanthus saxatilis* par quadrat des trois populations et au total. F1 représente la population de l'écosystème reconstruit Fungurume phase I. F7 représente celle de l'écosystème naturel Fungurume VII et F8 représente celle de l'écosystème naturel Fungurume VIII. Les barres d'erreur donnent l'erreur-standard sur la moyenne du recouvrement par quadrat. Les lettres au-dessus des barres de l'histogramme donnent la structuration des moyennes des trois populations après analyse de la variance. Une même lettre indique que les moyennes peuvent être considérées comme égales. Une lettre différente indique l'existence d'une différence significative entre les moyennes concernées.

4. Evaluation du succès de l'écosystème reconstruit Fungurume phase I

4.1. Structure de l'habitat – variables édaphiques

L'analyse de la variance entre les sites a permis de mettre en évidence certaines différences significatives (seuil de signification fixé à 5%) entre les sites étudiés au niveau des variables édaphiques (table 4). Ainsi, la teneur en cuivre biodisponible est significativement plus élevée sur l'écosystème reconstruit F1 et le site naturel F7 que sur les sites naturels F8 et F12 ($F_{3,36} = 15,25$; p -valeur = 0,003 pour F1-F8 ; p -valeurs < 0,001 pour F1-F12, F7-F12 et F7-F8) mais n'est pas significativement différente entre F1 et F7 ni entre F8 et F12. La teneur en calcium biodisponible est en moyenne significativement plus élevée dans les quadrats de F7 que sur dans ceux de F1 ($F_{3,36} = 8,34$; p -valeur < 0,001) et de F8 ($F_{3,36} = 8,34$; p -valeur = 0,0026) mais n'est pas significativement différente entre F1 et F8. Le contenu en carbone organique total est significativement plus élevé sur F7 et F12 que sur F1 ($F_{3,28} = 7,09$; p -valeur < 0,001), la moyenne observée dans les quadrats de F8 étant intermédiaire entre celles des deux groupes. Concernant la teneur en cobalt biodisponible du sol des cavités à *Aeollanthus saxatilis*, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les sites. D'une manière générale, les conditions édaphiques observées sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase I entrent dans la gamme de variabilité des conditions observées sur l'ensemble des sites naturels étudiés, comme le montre la structuration des moyennes à la table 4.

4.2. Succès reproducteur d'*Aeollanthus saxatilis*

4.2.1. Diversité des polliniseurs présents

Sept polliniseurs appartenant à cinq taxons différents ont été observés sur l'écosystème reconstruit (table 7). Parmi eux, quatre appartiennent à l'ordre des Diptères : *Paragus borbonicus* Macquart (1 spécimen), 1842, *Ischiodon aegyptius* (Wiedmann, 1830) (2 spécimens) et *Paragus* groupe *longiventris* (1 spécimen) ; les trois autres appartiennent à l'ordre des Hyménoptères : *Amegilla* Friese, 1897 (2 spécimens) et *Leuconomia* Pauly, 1980 (1 spécimen). Il faut préciser que parmi tous ces polliniseurs, seuls trois ont été observés à l'intérieur de quadrats. Il s'agit d'un spécimen d'*Ischiodon aegyptius*, du spécimen du genre *Paragus* groupe *longiventris*, et du spécimen du genre *Leuconomia* Pauly, 1980.

En comparaison, l'ensemble des polliniseurs observés sur Fungurume VII sont des Hyménoptères appartenant également à cinq taxons différents (tables 7 et 8). Les polliniseurs observés sur Fungurume VIII appartiennent quant à eux à 10 taxons différents, dont deux de l'ordre des Diptères et huit de l'ordre des Hyménoptères (tables 7 et 8).

4.2.2. Fréquence de visites

La fréquence moyenne de visite par heure et par fleur observée sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase I (F1) est de $0,027 \pm 0,039$ visites par fleur et par heure [moyenne \pm écart-type] (figure 11). Sur l'écosystème naturel Fungurume VII (F7), elle est de $0,050 \pm 0,061$ visites par fleur

et par heure (figure 11). Sur l'écosystème naturel Fungurume VIII (F8), elle s'élève à $0,11 \pm 0,108$ visites par fleur et par heure (figure 11).

Bien que ces taux varient quasiment du simple au quadruple, l'analyse de la variance du taux moyen de visite n'a pas permis de mettre en évidence de différence significative entre les populations, comme le montre la lettre représentant la structuration des moyennes ($F_{2,15} = 2,18$; p -valeur = 0,15) (figure 11).

On constate que la majorité des visites florales sur l'écosystème reconstruit sont assurées par des Diptères, tandis que les Hyménoptères sont les visiteurs les plus fréquents sur les deux écosystèmes naturels. Ainsi, la fréquence de visites florales par des Diptères est de $0,021 \pm 0,072$ visite par heure et par fleur sur Fungurume phase I [moyenne \pm écart-type], tandis qu'elle est de 0 ± 0 sur Fungurume VII et de $0,012 \pm 0,042$ visite par heure et par fleur sur Fungurume VIII (figure 12). Les Diptères représentent donc 79 % des polliniseurs observés dans les quadrats sur Fungurume phase I, contre 0% sur l'écosystème naturel Fungurume VII et 11% sur Fungurume VIII.

La fréquence de visites florales par des Hyménoptères sur l'écosystème reconstruit est de $0,0056 \pm 0,024$ visites par heure et par fleur tandis qu'elle est de $0,050 \pm 0,12$ sur Fungurume VII et de $0,10 \pm 0,17$ sur Fungurume VIII (figure 12). Les Hyménoptères représentent ainsi 21% des visites florales observées sur l'écosystème reconstruit, contre 100 % sur l'écosystème naturel Fungurume VII et 89% sur Fungurume VIII.

Cependant, comme indiqué sur la figure 12, l'analyse de la variance n'a pas permis de mettre en évidence une différence significative de fréquence de visites par des Hyménoptères entre l'écosystème reconstruit et l'écosystème naturel Fungurume VII ($F_{2,51} = 2,75$; p -valeur = 0,55) ni entre l'écosystème reconstruit et l'écosystème naturel Fungurume VIII ($F_{2,51} = 2,75$; p -valeur = 0,06). La fréquence de visites de Diptères par fleur et par heure n'est pas non plus significativement différente entre l'écosystème reconstruit et l'écosystème naturel F7 ($F_{2,51} = 0,88$; p -valeur = 0,38) ni entre l'écosystème reconstruit et F8 ($F_{2,51} = 0,88$; p -valeur = 0,84).

4.2.3. Succès de pollinisation et taux d'avortement

L'analyse de la variance entre les populations au niveau de la proportion moyenne de fleurs pollinisées avec succès par individu n'a pas permis de mettre en évidence de différence significative de succès de pollinisation par individu entre l'écosystème reconstruit et l'écosystème naturel Fungurume VII ($F_{2,69} = 0,84$; p -valeur = 0,83), ni entre l'écosystème reconstruit et l'écosystème naturel Fungurume VIII ($F_{2,69} = 0,84$; p -valeur = 0,75), comme le montre la structuration des moyennes sur la figure 13. La proportion moyenne de fleurs pollinisées avec succès est respectivement de $77,33 \pm 27,06$ % sur l'écosystème reconstruit (F1), $84,52 \pm 20,53$ % sur l'écosystème naturel Fungurume VII (F7) et $68,34 \pm 35,28$ % sur l'écosystème naturel Fungurume VIII (F8).

L'analyse de la variance entre les populations au niveau du taux moyen d'avortement par individu dans les capsules issues de fleurs ayant été pollinisées avec succès n'a pas non plus permis de mettre en évidence des différences significatives entre les trois populations ($F_{2,65} = 5,32$). Ainsi, le taux moyen d'avortement par individu n'est pas significativement différent sur l'écosystème reconstruit, où il est de $28,49 \pm 12,89$ %, que sur l'écosystème naturel Fungurume VII, où il est de $25,54 \pm 13,50$

% (p -valeur = 0,65) (figure 14). Il n'apparaît pas non plus significativement différent du taux moyen d'avortement observé sur l'écosystème naturel Fungurume VIII, qui atteint quant à lui $38,47 \pm 15,92$ % (p -valeur = 0,38) (figure 14).

4.3. Démographie

La structure d'âge observée sur l'écosystème reconstruit a été approximée par la distribution des individus en fonction de leur nombre de tiges. Le nombre d'individus observé par classe d'âge décroît lorsque l'âge des individus augmente (figure 18).

Le test de Kolmogorov-Smirnov appliqué aux distributions de proportions cumulées d'individus dans les différentes classes de nombre de tiges n'a pas permis de mettre en évidence une différence significative entre la population de Fungurume phase I et les populations des deux sites naturels au niveau de la structure d'âge.

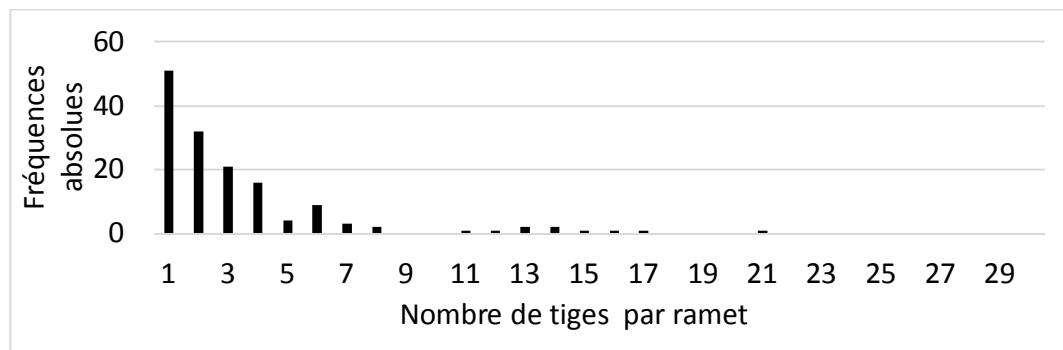


Fig. 18. Distribution des individus d'*Aeollanthus saxatilis* en fonction de leur nombre de tiges sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase I (F1). La fréquence absolue correspond au nombre total de ramets observés dans chaque classe de nombre de tiges sur F1, les classes ayant une largeur d'intervalle égale à 1.

La proportion moyenne d'individus reproducteurs par quadrat sur l'écosystème reconstruit s'élève à $56,41 \pm 27,04$ %. Comme le montre la structuration des moyennes donnée à la figure 16, aucune différence significative de proportion moyenne d'individus reproducteurs par quadrat entre les trois populations n'a pu être mise en évidence par l'analyse de la variance (seuil de significativité fixé à 5% ; $F_{2,15} = 0,042$; p -valeur = 0,96).

Le recouvrement moyen d'*Aeollanthus saxatilis* par quadrat sur l'écosystème reconstruit est de $5,70 \pm 2,41$ %. Comme le montre la structuration des moyennes donnée à la figure 17, l'analyse de la variance a permis de mettre en évidence une différence significative entre Fungurume phase I et Fungurume VIII au niveau du pourcentage de recouvrement (seuil de significativité fixé à 5% ; $F_{2,27} = 4,83$; p -valeur = 0,020), le recouvrement étant en moyenne significativement plus élevé dans les quadrats de F8 que dans ceux de F1. Le recouvrement moyen par quadrat étant exactement le même sur F1 que sur F7, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre ces deux sites par l'analyse de la variance.

DISCUSSION

1. Résultats généraux

Les résultats des analyses réalisées pour la caractérisation de la niche édaphique d'*Aeollanthus saxatilis* démontrent la capacité de l'espèce à se développer indépendamment des concentrations en ETM (cuivre et cobalt) du substrat et dans des conditions édaphiques très variables (tables 4 et 5, figures 3 et 4). Seul le degré d'ombrage a montré une influence sur la fitness individuelle et collective (table 6).

Les observations des polliniseurs de l'espèce ont révélé l'appartenance des polliniseurs à deux groupes : les Diptères et les Hyménoptères (tables 7 et 8, figures 5 et 6), les seconds présentant une fréquence moyenne de visites par fleur et par heure plus élevée que les premiers sur les deux populations naturelles mais plus faible sur l'écosystème reconstruit, bien que les différences de fréquence de visite entre les sites ne soient pas significatives (figure 12). Avec une fréquence moyenne de visite de 0,064 visites par heure et par fleur au total (figure 11), le pourcentage moyen de fleurs pollinisées avec succès s'élève à 76% (figure 13). Dans les capsules issues de ces fleurs, le taux moyen d'avortement de l'espèce est cependant de 31% (figure 14).

La structure d'âge de l'espèce suit une distribution en i, le nombre d'individus décroissant lorsque leur âge augmente (figure 15). La proportion moyenne d'individus reproducteurs est de 55% (figure 16).

Les conditions édaphiques observées sur l'écosystème reconstruit diffèrent parfois significativement de celles observées sur l'un ou l'autre des deux écosystèmes naturels F7 et F8, mais ne diffèrent jamais des deux simultanément (figure 4, table 4). L'écosystème reconstruit ne diffère pas significativement des écosystèmes naturels en termes de fréquence moyenne de visites des polliniseurs (figures 11 et 12), de succès de la pollinisation et de taux d'avortement. La distribution des individus de la population de l'écosystème reconstruit dans les classes d'âge ne diffère pas non plus des distributions observées sur les écosystèmes naturels, de même que la proportion moyenne d'individus reproducteurs et le recouvrement moyen par quadrat.

2. Contribution à la connaissance de la niche édaphique réalisée d'*Aeollanthus saxatilis*

Les mesures réalisées sur les 4 sites d'étude au niveau des teneurs du substrat des cavités en cuivre, cobalt et calcium biodisponibles et de son contenu en carbone organique total ont permis de mieux appréhender l'étendue de la gamme de conditions édaphiques dans lesquelles l'espèce se développe et se reproduit en conditions naturelles. Ce travail a permis de mettre en évidence plusieurs constatations importantes au niveau de la niche réalisée de l'espèce.

L'expérimentation menée par Delmée (2017) avait déjà permis de montrer que l'espèce ne nécessite pas de teneurs spécialement élevées en cuivre et/ou en cobalt dans le substrat pour sa germination. Cette expérimentation, réalisée en conditions contrôlées, avait donc permis de mieux appréhender la niche édaphique fondamentale de l'espèce pour les stades de germination, installation et croissance des plantules. Le présent travail a complété cette dernière en s'intéressant à la niche réalisée de l'espèce. Les résultats obtenus ont permis de confirmer ceux de Delmée (2017) et de les étendre aux autres stades de vie de l'espèce en mettant en évidence de fortes variations de concentrations en cuivre et en cobalt sur les substrats supportant des individus d'*Aeollanthus saxatilis* (tables 4 et 5, figures 3 et 4), certains d'entre eux n'étant pas plus riches en cuivre que les substrats non métallifères de la région (figure 4 ; Saad et al., 2012) tandis que d'autres présentaient des teneurs en cuivre pouvant aller jusqu'à 2100 ppm.

Aussi, il semble à présent évident qu'*Aeollanthus saxatilis* ne soit pas dépendante des fortes teneurs en cuivre et en cobalt pour sa germination, son installation, sa croissance, son développement et sa reproduction. Elle semble capable de s'établir, grandir et se reproduire sur une large gamme de concentrations en ETM, et ce sans exprimer de stress quantifiable au niveau de sa croissance ou de son développement tant végétatif que reproducteur. Elle ne peut donc pas être qualifiée d'endémique spécialiste, étant donné l'absence d'un besoin physiologique élevé en métaux (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985 ; Faucon et al., 2016 ; Boisson et al., 2017a ; Boisson et al., 2017b).

La classification par Malaisse et al. (2016) de cette espèce dans les mésocuprophytées hyperaccumulatrices en cobalt (le contenu en cobalt des feuilles variant entre 86 et 1343 µg/g d'après Malaisse et al. (2016)), tout comme sa classification dans les métallophytes absous (Meersseman et al., 2014) serait donc à revoir. En effet, Malaisse et al. (2016) renseignent qu'*Aeollanthus saxatilis* se développe de manière optimale sur les sols secs présentant des teneurs en cuivre comprises entre 200 et 800 ppm, et qu'elle peut également être retrouvée sur des sols secs dont les teneurs en cuivre peuvent aller jusqu'à 5000 ppm. Or, le présent travail ainsi que celui de Delmée (2017) ont permis de montrer que l'espèce était aussi capable de germer dans des sols non contaminés en cuivre ni en cobalt, et de se développer dans des sols à teneurs en cuivre et en cobalt très inférieures à 200 ppm (le minimum observé dans cette étude étant de 4.415 ppm pour le cobalt, sur Fungurume XII). Aucun des deux travaux n'a mis en évidence de déficit de germination, croissance ou développement sur les substrats non ou peu contaminés en cuivre et en cobalt. Il est possible que les fortes teneurs en cobalt observées dans les tissus foliaires par Malaisse et al. (2016) soient liées à un rinçage insuffisant des feuilles avant analyse, qui n'aurait pas éliminé les poussières de métaux déposées sur les feuilles (Faucon et al., 2007).

À l'inverse, Faucon et al. (2010) émettaient l'hypothèse qu'*Aeollanthus saxatilis* ne soit pas une métallophyte vraie étant donné que le cuivre de la plupart des rochers dans lesquels elle pousse a été très fortement lessivé par les pluies vu leur exposition au sommet des collines et dans un environnement souvent non boisé. Ils supposaient même qu'elle puisse ne pas être tolérante aux métaux lourds. Le présent travail a permis de mettre en évidence des teneurs très élevées en cuivre dans certains substrats à *Aeollanthus saxatilis*, allant à l'encontre de cette hypothèse. Il faut préciser que les sites sont naturellement plus enrichis en cuivre qu'en cobalt.

Une possible explication aux fortes teneurs en cuivre et en cobalt observées dans certains quadrats réside dans l'état de naturalité des sites. En effet, la figure 3 montre de plus fortes teneurs en cuivre

sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase I (F1) et sur l'écosystème naturel Fungurume VII (F7) que sur les écosystèmes naturels Fungurume VIII (F8) et Fungurume XII (F12). Or, il est évident que l'écosystème reconstruit F1 a subi des perturbations considérables lors de la translocation des communautés et des rochers. L'écosystème naturel F7 a également été fortement perturbé, sans doute par la Gécamines ; toujours est-il que la colline a été divisée en deux il y a longtemps, résultant en une grande faille. En revanche, la perturbation subie par F8 en raison des activités d'extraction artisanale est d'amplitude bien moindre malgré l'augmentation de l'exploitation artisanale depuis les deux dernières années. F12 reste actuellement relativement préservé. On peut donc supposer que les rochers ont effectivement été lessivés de leur cuivre, hypothèse appuyée par les faibles teneurs observées sur les deux sites les plus naturels Fungurume VIII et Fungurume XII, mais que des perturbations importantes sur les deux autres sites (F1 et F7) ont provoqué des soulèvements de poussières provenant de substrats fortement enrichis en cuivre. Il est possible qu'une partie de ces poussières se soient déposées dans les cavités des rochers où, relativement abritées, elles n'auraient pas été emportées par les pluies. Elles auraient ainsi enrichi de manière durable le substrat de ces cavités, à la base non ou faiblement contaminé. Cela pourrait expliquer les différences observées entre sites au niveau des teneurs en cuivre du substrat des cavités. Le fait qu'on retrouve cependant des *Aeollanthus saxatilis* également dans les cavités présentant des substrats riches en cuivre et que leur performance n'en soit pas réduite indique bien que l'espèce possède une tolérance certaine à cette contamination (Chipeng et al., 2010).

Dès lors, bien que l'espèce ne soit effectivement retrouvée que sur les surfaces des gisements cupro-cobaltifères du Katanga, il apparaît probable d'après les résultats combinés de cette étude et de celle de Delmée (2017), qu'elle soit en réalité une endémique refuge, tolérante à de très hautes concentrations en cuivre et cobalt biodisponibles mais tout aussi capable de se développer sur des sols beaucoup moins enrichis en ces ETM. L'espèce suit en effet le même schéma de réponse que *Gladiolus ledoctei* P.A. Duvign. & Bockstal [Iridaceae] (Boisson et al. (in press)), une espèce pouvant par ailleurs également être observée dans les cavités des RSC (observation réalisée sur le terrain). Cette espèce a été identifiée comme étant une endémique refuge, sur base de la comparaison de sa niche édaphique réalisée et de la réponse de sa croissance au gradient de cuivre (Boisson et al. (in press)). Or, tout comme *G. ledoctei* (Boisson et al. (in press)), *Aeollanthus saxatilis* présente une niche édaphique large et une germination, une croissance et un développement équivalents quelle que soit la teneur en ETM du sol. Elle semble donc correspondre au modèle d'endémisme refuge, qui postule que des espèces pourtant capables de pousser dans des environnements communs apparaissent endémiques au niveau édaphique car elles sont exclues de la végétation dominante sur les sols moins contraignants et donc poussées à se réfugier sur les milieux extrêmes où elles sont censées subir une compétition interspécifique plus faible (Gankin et Major, 1964 ; Kruckeberg & Rabinowitz, 1985 ; Boisson et al. (in press)).

Certaines observations effectuées sur site pourraient appuyer l'hypothèse d'un endémisme de type « refuge ». En effet, des individus poussant sur le sol même, sans enracinement dans un rocher, ont été observés sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase 1. De très nombreux individus ont en outre été observés sur la faille de l'écosystème naturel Fungurume VII. Ils attestent de la capacité d'*Aeollanthus saxatilis* à coloniser les sols nus résultant de perturbations d'origine anthropique. De tels cas sur sol étaient en revanche inexistant sur l'écosystème naturel F8 (observations réalisées sur le terrain).

Sur F1, un quadrat a été posé sur des individus d'*Aeollanthus saxatilis* enracinés dans le sol et complètement recouverts par *Microchloa altera* (Rendle) Stapf, une Poaceae pérenne cespituse poussant en touffes denses d'une hauteur de 50 cm et endémique des sols métallifères du Sud-Est du Katanga (Ngoy Shutcha et al., 2013 ; Boisson et al., 2015). Les individus d'*Aeollanthus saxatilis* de ce quadrat présentent en moyenne un faible rapport entre nombre total de feuilles et hauteur (rapport de 2,12 feuilles/cm en moyenne pour les individus de ce quadrat pour une moyenne de 4,81 feuilles/cm sur F1 et de 5,27 feuilles/cm au total sur les trois sites). La valeur faible de ce rapport traduit un stress qui provoque une allocation disproportionnée de l'énergie à la croissance en hauteur au détriment du développement (Sekimura et al., 2000). Ce quadrat étant celui dont le sol présente la teneur maximale en cuivre biodisponible observée dans cette étude, ce stress aurait pu être lié à la forte teneur en cuivre biodisponible ; cependant, ce paramètre n'a pas été identifié comme influençant significativement le rapport moyen entre nombre de feuilles et hauteur (table 6). Il est en revanche possible que ce stress soit dû à la compétition pour la lumière avec *Microchloa altera*, provoquant une hausse préférentielle de la croissance en hauteur des individus d'*Aeollanthus saxatilis* par rapport à leur développement végétatif. La densité de *Microchloa altera* a en effet considérablement augmenté depuis la mise en place de l'écosystème en 2014 (Sylvain Boisson, communication personnelle) et l'impact du degré d'ombrage sur le développement de l'espèce a été mis en lumière par cette étude (table 6). Ainsi, il se pourrait que ce soit un phénomène d'exclusion compétitive par la végétation dominante des autres communautés qui pousse *Aeollanthus saxatilis*, tolérante à une large gamme de conditions abiotiques, à se réfugier dans les cavités des roches siliceuses cellulaires où peu d'autres espèces peuvent se développer (Gakin et Major, 1964 ; Boisson et al., 2016a ; Boisson, 2016 (in press)), ou à coloniser les surfaces nues hostiles aux espèces plus exigeantes.

L'autre hypothèse communément avancée pour expliquer l'absence des taxons métalloïques endémiques en-dehors des sols métallifères réside dans le contrôle exercé par les hautes teneurs en métaux sur la pression des pathogènes (Boisson et al., 2016 ; Chipeng et al., 2010 ; Boisson et al., 2017b). Cependant, certaines teneurs en cuivre observées dans les quadrats lors de cette étude n'étaient pas plus élevées que celles des sols non métallifères de la région. En effet, la teneur en cuivre minimale observée dans les quadrats était de 27 ppm, tandis que les sols du Katanga considérés comme non minéralisés peuvent présenter au maximum 100 ppm de cuivre (Boisson, 2016 (in press)). Cette hypothèse n'apparaît donc pas suffisante pour expliquer l'absence globale d'*Aeollanthus saxatilis* en-dehors des cavités des RSC.

Les résultats obtenus dans cette étude possèdent des implications importantes pour la conservation de l'espèce, en particulier *ex-situ*. En effet, ils signifient que l'espèce pourrait être conservée sur des substrats non métallifères. Cela présente plusieurs avantages : d'abord, la culture en conditions contrôlées ne nécessiterait pas la manipulation d'éléments métalliques toxiques pour les opérateurs. Ensuite, la possibilité de conservation sur des substrats non contaminés en ETM offre de plus larges opportunités d'habitats de substitution qui pourraient être testées à l'avenir pour la conservation de l'espèce, notamment les cavités de vieux murs secs acides. Les résultats des analyses ayant montré que l'espèce n'était pas exigeante du point de vue des conditions édaphiques, il serait intéressant à l'avenir d'étudier l'influence de la compétition interspécifique sur son développement, afin d'en tenir compte dans les stratégies de conservation. L'exposition lumineuse constitue également un paramètre à prendre en compte.

3. Pollinisation d'*Aeollanthus saxatilis*

3.1. Contribution à la connaissance des polliniseurs d'*Aeollanthus saxatilis*

Ce travail constitue la première étude s'intéressant aux insectes polliniseurs dans le cadre des projets de conservation de la flore du cuivre. Il a permis une première approche de la guilde des polliniseurs d'*Aeollanthus saxatilis*. Trois taxons ont été observés à plusieurs reprises sur les fleurs de l'espèce et semblent constituer ses polliniseurs principaux : il s'agit d'Hyménoptères du genre *Amegilla* Friese, 1897 (Apidae) et des Diptères *Ischiodon aegyptius* (Wiedemann, 1830) et *Paragus borbonicus* Macquart, 1842 (appartenant tous deux à la famille des Syrphidae).

Il semble, d'après les observations réalisées sur site et les résultats de l'identification, qu'*Aeollanthus saxatilis* soit principalement pollinisée par des insectes généralistes. Cependant, l'étude a été réalisée en fin de période de floraison. Il se pourrait donc que le cycle d'éventuels polliniseurs spécialistes, calqué sur celui de la plante, ait déjà été terminé lors des relevés (Minckley et al., 1994). C'est pourquoi il serait intéressant d'effectuer des relevés durant la totalité de la période de floraison d'*Aeollanthus saxatilis*.

Il serait en outre intéressant d'identifier et de quantifier le(s) pollen(s) transporté(s) par les différents taxons (Monty, 2004). En effet, tous ne présentent pas nécessairement la même efficacité en termes de pollinisation (Fontaine et al., 2006). Cela permettrait non seulement de connaître leur importance respective pour la pollinisation d'*Aeollanthus saxatilis*, mais aussi d'obtenir une meilleure connaissance du réseau d'interactions plantes-polliniseurs pouvant être précieuse pour la conservation d'autres espèces végétales également.

Plus généralement, il serait intéressant d'étudier les polliniseurs d'autres espèces, de manière à appliquer une approche plus intégrée dans les stratégies de conservation. En effet, celles-ci étaient jusqu'à présent uniquement orientées vers la conservation de la flore. Or, ces efforts sont voués à l'échec si la reproduction des populations ou individus végétaux conservés n'est pas assurée, et il est évident que les polliniseurs jouent un rôle essentiel dans celle-ci (Fontaine et al., 2006 ; Patrício-Roberto & Campos, 2014), permettant une reproduction sexuée et donc un brassage génétique non permis par la reproduction végétative (Abrol, 2012). Il serait donc pertinent, de manière générale, d'inclure des actions de conservation des mutualistes dans les programmes de conservation de la flore, sachant que l'un des postulats de la biologie de la conservation est que les espèces sont interdépendantes (Soulé, 1985). L'étude des polliniseurs d'*Aeollanthus saxatilis* constitue une première étape vers une meilleure compréhension des interactions existant au sein de ces écosystèmes rares à haute valeur conservatoire. Une étude plus poussée de leur écologie (comportement de recherche de nourriture, sites de nidification, espèces visitées, capacités de dispersion, etc.) permettrait d'initier la réflexion sur les actions à mettre en place pour assurer leur conservation, et de poser les bases pour appliquer le même type de recherche à d'autres espèces menacées.

3.2. Fréquence de visite et succès de pollinisation

Les analyses statistiques n'ont pas permis de mettre en évidence une relation significative entre la fréquence moyenne de visite par fleur observée par quadrat et la proportion moyenne de fleurs pollinisées avec succès par quadrat, ni entre la fréquence de visite et la proportion moyenne de graines viables produites par individu dans les quadrats.

La probabilité qu'a une fleur d'être visitée pendant sa durée de réceptivité peut être calculée à partir des observations réalisées sur le terrain.

En effet, comme mentionné dans la description de l'espèce, une hampe florale compte en moyenne huit nœuds présentant chacun deux fleurs. Les observations réalisées sur site laissent à penser que les deux fleurs d'un même nœud sont réceptrices en même temps et s'ouvrent lorsque que les fleurs du nœud inférieur commencent à se faner. Sachant que la période de floraison d'*Aeollanthus saxatilis* s'étend de janvier à mars, soit 90 jours (que l'on peut raisonnablement réduire à 70 jours au vu du stade avancé de floraison lors de la deuxième session de relevés, de manière à s'intéresser à la période centrale de floraison), on peut en déduire que la durée moyenne de réceptivité d'une fleur atteint 8,25 jours, soit 198 heures. Il a été également observé que la fleur se fermait la nuit. Dès lors, de ces 198 heures, entre 74 et 99 heures couvrent la période d'activité des polliniseurs, selon que l'on compte des journées de 9 heures ou de 12 heures. Les résultats de cette étude ayant montré une fréquence de visite globale de 0,064 visites par heure et par fleur (figure 11), une fleur devrait donc recevoir en moyenne 5 à 6 visites au cours de sa durée de vie si l'on considère la même fréquence de visite tout au long de la période de floraison. Ce calcul est très approximatif mais indique néanmoins que la fréquence de visite observée est suffisante à assurer la pollinisation dans les populations étudiées.

Cependant, la proportion de fleurs pollinisées avec succès de 75% semble basse par rapport à celle à laquelle on aurait pu s'attendre si chaque fleur reçoit effectivement entre 5 et 6 visites d'insectes polliniseurs au cours de sa vie et que ces visites sont efficaces. Il doit donc exister d'autres facteurs limitant le succès de la pollinisation. Ces derniers pourraient notamment être liés à l'efficacité relative des différents polliniseurs, non prise en compte dans le calcul ci-dessus (Fontaine et al., 2006). En outre, le taux moyen d'avortement de 31,44% observé par individu dans les capsules issues de fleurs ayant été pollinisées avec succès, pourrait être lié à plusieurs types de mécanismes post-pollinisation, plutôt liés à la fécondation. Par exemple, il se peut qu'*Aeollanthus saxatilis* soit auto-incompatible, la dépression de consanguinité conduisant alors à l'avortement des ovules auto-fécondés par hasard (Collevatti et al., 2009). Il se peut également qu'un manque de ressources nutritives provoque un avortement sélectif des graines dont le génotype est le moins intéressant. Celui-ci peut encore être la conséquence d'une régulation maternelle de la qualité des descendants (Collevatti et al., 2009). Enfin, il est possible que les polliniseurs transportent du pollen d'autres espèces en plus de celui d'*Aeollanthus saxatilis*, peut-être en proportion d'un tiers tout comme le taux d'avortement, et que ce pollen étranger non compatible se dépose aussi dans une proportion d'un tiers ; la fécondation ne se produirait donc pas dans un tiers des cas (Abrol, 2012).

4. Etat de conservation et démographie d'*A. saxatilis*

Sur les deux sites naturels étudiés, la forme de la distribution des individus dans les classes de nombre de tiges (figure 15) traduit une régénération continue, sans que l'on puisse distinguer cependant la part de reproduction végétative de celle de reproduction sexuée. Aucun déficit dans les jeunes classes d'âge n'a été observé, contrairement à ce que l'on aurait pu attendre d'une espèce rare. Sa rareté n'est donc pas liée à une mauvaise régénération et l'état de conservation des populations naturelles n'est donc pas critique actuellement.

La justification du statut IUCN « Near Threatened » de l'espèce mentionne notamment une tendance actuelle de population inconnue (Meersseman et al., 2014). Le présent travail apporte un éclairage rassurant quant à la structure actuelle des populations. De plus, les projections annoncent un déclin continu du nombre d'individus matures (Meersseman et al., 2014). La proportion actuelle d'individus reproducteurs dans les populations est en moyenne supérieure à 50%. Il serait intéressant de suivre les populations sur quelques années afin de pouvoir estimer la tendance réelle, y compris sur l'écosystème reconstruit. D'après les résultats du présent travail, *Aeollanthus saxatilis* semble bien réagir aux perturbations d'origine anthropique. Les nombreux individus observés sur la faille de Fungurume VII en attestent. Cette constatation est encourageante pour la conservation et l'avenir de l'espèce. Cependant, l'hypothèse d'une dette d'extinction n'est pas à exclure. Il est en effet possible que l'espèce se maintienne provisoirement en raison d'un délai de réponse alors que l'habitat ou le réseau d'habitats ne sont plus suffisants pour sa survie à long terme ou que la population a été réduite de telle manière qu'elle est à présent vulnérable aux événements stochastiques catastrophiques (Cliquet et Declerq, 2017). Cette hypothèse ne doit pas être négligée vu le caractère pérenne d'*A. saxatilis*; de fait, la réponse des espèces pérennes à une modification des conditions environnementales est souvent lente (Brys et al., 2005). Or, l'observation d'une apparente subsistance de l'espèce dans un habitat dégradé pourrait conduire à une sous-estimation de la qualité d'habitat nécessaire à sa conservation (Bulman et al., 2007).

Il convient donc de rester prudent en interprétant les résultats de cette étude. Les populations d'*Aeollanthus saxatilis* devraient être suivies sur une période assez longue que pour pouvoir détecter un éventuel retard de réponse (Brys et al., 2005). Cela permettrait également d'estimer la tendance suivie par le nombre d'individus reproducteurs et la régénération.

5. Succès de l'écosystème reconstruit

5.1. Structure de l'habitat – variables édaphiques

La structuration des moyennes exposée à la table 4 montre que, d'une manière générale, les conditions édaphiques observées sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase I correspondent toujours à celles observées sur l'un ou l'autre écosystème naturel.

Les résultats de la partie « Niche édaphique » de cette étude ont mis en évidence l'importante variabilité existant entre et au sein des sites naturels d'occurrence d'*Aeollanthus saxatilis* au niveau des variables édaphiques (figures 3 et 4). Les conditions édaphiques observées sur l'écosystème

reconstruit Fungurume phase I entrent dans l'intervalle de variabilité observé sur l'ensemble des sites naturels étudiés, et de plus les analyses ont montré que l'espèce n'était pas exigeante, les variables édaphiques ne présentant que peu voire pas d'impact sur la performance des individus. On peut donc raisonnablement conclure au succès de l'écosystème reconstruit concernant la structure de l'habitat pour *Aeollanthus saxatilis* au niveau des variables environnementales étudiées, du moins jusqu'à présent. L'éventualité d'une dette d'extinction a déjà été abordée ci-dessus.

5.2. Capacité de l'habitat à soutenir une population reproductrice d'*Aeollanthus saxatilis*

La présence d'une diversité de polliniseurs intervient dans l'évaluation de la capacité de l'écosystème reconstruit à soutenir des populations reproductrices d'*Aeollanthus saxatilis*. En effet, elle est importante car tous ne présentent pas la même efficacité en termes de pollinisation (Fontaine et al., 2006). D'après les observations sur site résumées aux tables 7 et 8, la richesse spécifique de polliniseurs apparaît aussi élevée sur l'écosystème reconstruit Fungurume phase I que sur l'écosystème naturel Fungurume VII. En termes de quantité, le même nombre de spécimens a été observé sur l'écosystème reconstruit et sur l'écosystème naturel Fungurume VII, soit la moitié du nombre observé sur Fungurume VIII. La richesse spécifique et l'abondance des polliniseurs observées sur F1 entrent dans la gamme de variabilité observée au niveau des écosystèmes naturels, on peut donc conclure au succès de l'écosystème reconstruit du point de vue de la capacité à soutenir des populations viables de polliniseurs.

De plus, si l'on transpose le calcul développé au paragraphe 6.1.3., la fréquence de visite de 0,027 visite par heure et par fleur observée sur l'écosystème reconstruit implique qu'une fleur de l'écosystème reconstruit reçoit en moyenne entre 2 et un peu moins de 3 visites de polliniseurs au cours de sa vie, ce qui devrait être suffisant à assurer la pollinisation si les polliniseurs sont efficaces.

Cependant, bien que les analyses n'aient pas montré de différence significative, les observations de terrain ont révélé que les fleurs de l'écosystème naturel Fungurume VIII sont pollinisées à la fois par des Diptères et des Hyménoptères mais avec une majorité de visites par des Hyménoptères, et les polliniseurs actifs sur Fungurume VII sont exclusivement des Hyménoptères, aucun Diptère n'ayant été observé sur ce site. A l'inverse, il s'agit en majorité de Diptères sur l'écosystème reconstruit (figure 12). Or, l'efficacité des deux groupes pourrait être différente, comme discuté précédemment. Mais il est également possible qu'une partie des polliniseurs n'ait pas été observée sur Fungurume phase I (de même que sur les autres sites) en raison d'un manque de diversité des conditions environnementales couvertes lors des sessions d'observation, comme discuté précédemment. En outre, les insectes observés hors quadrat n'ont pas été pris en compte, étant donné qu'il n'était pas possible de ramener leur fréquence de visites à un nombre de fleurs. Cela fait diminuer les taux de visites obtenus et influence l'importance relative des deux groupes sur les sites.

Toutefois, aucun déficit n'a été observé sur l'écosystème reconstruit par rapport aux deux sites naturels au niveau du taux de fécondation et au niveau du taux d'avortement. L'écosystème

reconstruit apparaît même meilleur que l'écosystème naturel Fungurume VIII en ce qui concerne ce dernier critère, bien que la différence ne soit pas significative.

L'écosystème reconstruit semble donc remplir les conditions pour assurer le maintien de populations reproductrices d'*Aeollanthus saxatilis*. Du moins, jusqu'à présent ; encore une fois, l'hypothèse d'une dette d'extinction abordée plus haut ne peut pas être exclue, et ce, tant pour les pollinisateurs que pour *Aeollanthus saxatilis*. En effet, l'écosystème Fungurume phase I ayant été reconstruit il y a quatre ans, il est peut-être encore un peu tôt pour tirer des conclusions quant à son succès.

5.3. Capacité de l'habitat à soutenir une population viable d'*Aeollanthus saxatilis*

La structure d'âge observée sur l'écosystème reconstruit laisse penser que la population se régénère correctement. L'absence de différence significative entre la distribution des individus dans les classes d'âge sur F1 et celle observée sur F7 et F8 implique que la population de l'écosystème reconstruit suit la même dynamique que les populations naturelles (bien que celles-ci subissent ou aient subi également des perturbations). Au niveau de la proportion moyenne d'individus reproducteurs et du recouvrement moyen, l'écosystème reconstruit entre dans l'intervalle de variabilité observé sur les sites naturels. Avec les mêmes réserves qu'exprimées précédemment, ces constatations amènent également à conclure à un succès de l'écosystème reconstruit concernant sa capacité à soutenir une population viable d'*Aeollanthus saxatilis*.

6. Limites de l'étude

6.1. Niche édaphique réalisée

Les valeurs moyennes pour l'espèce obtenues à partir des échantillons globaux pour le cuivre, le cobalt, le calcium et le carbone organique sont relativement proches des valeurs moyennes obtenues à partir des petits échantillons (tables 4 et 5). Pour chaque variable prise séparément, ces derniers sont donc assez bien représentatifs de l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles les individus de chaque population se développent.

En revanche, les interactions entre variables sont complexes et il est possible que dix quadrats par site ne suffisent pas à capturer l'entièreté des combinaisons existant dans la nature. Des corrélations pouvant être dues au hasard ou à l'effet d'une autre variable peut-être non prise en compte dans cette étude sont donc susceptibles d'être observées.

D'une manière générale, les corrélations existant entre les différentes variables environnementales induisent la nécessité de rester prudent lors de l'interprétation des résultats obtenus. En particulier, la *forward selection* appliquée sur les variables environnementales pour étudier leur influence sur les différentes variables de fitness aboutit, à chaque étape, à la sélection de la variable apportant l'information la plus significative pour expliquer la variance observée au niveau de la variable de fitness. Une telle procédure sélectionne les variables une à une sans tenir compte des interactions

pouvant exister entre des variables elles-mêmes non significatives et les variables significatives déjà entrées dans le modèle. Pour certaines variables, une *backward selection* ou une *stepwise* auraient abouti à des résultats différents, à des modèles plus complets comprenant des variables certes non significatives, mais dont le retrait du modèle ferait diminuer la significativité des autres variables. Dans le cas de la proportion d'individus reproducteurs par exemple, trois des variables édaphiques expliquaient, seules, une part significative de la variance observée. Il s'agissait du cuivre, du carbone organique total et du degré d'ombrage. La sélection à la première étape du degré d'ombrage, la plus significative parmi les trois, a ensuite masqué l'effet des deux autres variables. Une *backward* ou une *stepwise selection* auraient abouti à la sélection, non seulement du degré d'ombrage, mais aussi du cuivre, du carbone organique total et du calcium, et ce pour expliquer la variance observée de la même variable. Toutefois, le modèle construit par *backward selection* pour expliquer la variation de la proportion d'individus reproducteurs était le seul, même parmi les *backward selection*, à faire intervenir la teneur en cuivre biodisponible. On peut donc imaginer que l'absence de réponse significative de la performance des individus aux ETM cuivre et cobalt est une conclusion pertinente.

De plus, le remplacement des sept données de carbone manquantes par les moyennes sur le même site induit un biais dans les résultats relatifs à la réponse de l'espèce le long du gradient en carbone (figure 3) et à l'influence du carbone organique total sur la performance (table 6).

Aussi, les modèles linéaires exposés à la table 6 donnent en réalité une idée peu précise des réponses aux variables environnementales observables au niveau de la performance des individus.

6.2. Pollinisation d'*Aeollanthus saxatilis*

Etant donné que les périodes de la journée n'ont pas toutes subi le même effort d'échantillonnage, les taux d'observation par période de la journée donnés à la figure 7 ne doivent pas être surinterprétés. En effet, la proportion de sessions d'observation sans aucun insecte observé est élevée. Il est donc possible que l'effort d'échantillonnage soit trop faible sur certaines périodes que pour pouvoir approcher l'activité réelle des pollinisateurs sur ces périodes. De plus, l'intégralité des relevés ont été effectués au mois de mars, tandis que la période de floraison d'*Aeollanthus saxatilis* s'étend de janvier à mars. C'est pourquoi la figure 7 est donnée à titre informatif et descriptif, une analyse statistique ayant été jugée non pertinente.

Les mêmes remarques peuvent être formulées concernant les figures 8, 9 et 10. Etant donné les contraintes importantes en termes de temps disponible pour effectuer les relevés, il n'a pas été possible de couvrir une diversité plus importante de conditions d'observation ni d'adapter les périodes des sessions d'observation de manière à équilibrer le nombre de sessions par classe de conditions environnementales. La forme étonnante de l'histogramme de la figure 9 (fréquence de visites en fonction de la classe de vitesse de vent) témoigne clairement d'un manque de répétitions couvrant d'une manière plus équitable les différentes conditions météorologiques. En effet, la littérature renseigne que l'activité des pollinisateurs est moindre par grand vent (Leroy, 2017). Aussi, ces figures visent simplement à donner une idée préliminaire des conditions d'observation les plus favorables à l'activité des pollinisateurs d'*Aeollanthus saxatilis*, en vue d'études plus poussées, mais doivent être complétées par un plus grand nombre d'observations mieux réparties selon les différents paramètres.

Les contraintes de temps disponible et de déplacement n'ont en outre pas permis d'équilibrer entre les différents sites les conditions environnementales couvertes par les sessions d'observation. En effet, les 18 sessions d'observation effectuées sur chaque site ont été réparties au maximum sur trois journées, voire même deux dans le cas de Fungurume VII. Le manque de variabilité des conditions environnementales couvertes sur un même site est susceptible d'induire des biais dans les fréquences de visites observée en moyenne sur chaque site indépendamment des autres. De même, les différences entre les conditions environnementales couvertes sur les différents sites sont susceptibles d'induire des biais dans les différences de fréquences de visites observées entre les sites.

Une deuxième critique pouvant être énoncée est que seules les capsules toujours accrochées aux hampes florales ont été récoltées. Cependant, vu la période de récolte, une grande partie des fruits s'étaient déjà détachés ; les cicatrices laissées par les capsules détachées étaient d'ailleurs visibles. Il n'est pas impossible que le pic de pollinisation ait été déjà dépassé au moment de la collecte de données (Minckley et al., 1994), et que les fruits récoltés présentent une plus grande proportion de capsules issues de fleurs n'ayant pas été pollinisées par rapport à la proportion réelle si calculée sur l'ensemble de la période de fructification.

6.3. Démographie

La variable utilisée comme proxy de l'âge des ramets est le nombre de tiges. Or, des analyses statistiques supplémentaires ont montré que le nombre de tiges pouvait être corrélé à certaines variables environnementales. Si globalement on peut imaginer que le nombre de tiges par ramet augmente sans doute avec l'âge de l'individu, il est en revanche peu probable qu'il s'agisse d'une relation linéaire.

6.4. Succès de l'écosystème reconstruit

L'évaluation du succès de l'écosystème reconstruit est basée sur la comparaison directe avec les deux populations naturelles étudiées, à savoir Fungurume VII et Fungurume VIII. Elle suppose donc que ces populations sont représentatives de la dynamique naturellement observée dans les habitats originaux d'*Aeollanthus saxatilis*. Or, comme dit précédemment, ces deux sites n'ont pas été épargnés par les perturbations anthropiques. Les conditions environnementales peuvent dès lors être différentes de celles d'origine et influencer les dynamiques et processus naturels (Vergeer et al., 2003 ; Brys et al., 2005). En effet, les conséquences écologiques d'une réduction de la taille d'une population, comme vraisemblablement subie par la colline de Fungurume VII coupée en deux, sont multiples (Millenium Ecosystem Assessment, 2005 ; Brys et al., 2005). Dans l'éventualité où l'ampleur des perturbations aurait dépassé les limites de la variabilité naturelle ou historique de ces écosystèmes, ils ne pourraient plus constituer un référentiel assimilable à un écosystème naturel intact (Limoges et al., 2013). En effet, des modifications dans la dynamique de population peuvent survenir après une altération de l'habitat (Brys et al., 2005). Cette réserve concerne non seulement les populations d'*Aeollanthus saxatilis*, mais aussi celles de ses polliniseurs, l'altération de l'habitat provoquant des changements dans la composition et la richesse des communautés de polliniseurs (Rafferty, 2017). L'ampleur du problème dépend toutefois de la définition de l'état de référence.

CONCLUSION

En conclusion, *Aeollanthus saxatilis* présente les caractéristiques d'une espèce endémique refuge. Sa large niche édaphique réalisée montre qu'elle n'est pas exigeante du point de vue des conditions environnementales et ne nécessite pas de teneurs spécialement élevées en cuivre ou en cobalt pour s'établir, se développer et se reproduire. Ses polliniseurs sont des Diptères appartenant principalement à la famille des Syrphidae et des Hyménoptères appartenant aux familles des Apidae et des Halictidae et de genres variés. La fréquence moyenne de visites par fleur et par heure observée semble suffisante pour assurer la pollinisation de l'espèce, bien que cela soit à nuancer car l'efficacité relative des différents polliniseurs n'est pas connue. De plus amples études seraient nécessaires afin d'obtenir une connaissance plus précise de l'écologie des polliniseurs et de pouvoir les inclure dans les programmes de conservation de la flore cupro-cobalticole. La structure démographique observée sur les populations étudiées traduit une régénération suffisante de l'espèce. Le succès de l'écosystème reconstruit, bien qu'il soit lui aussi à nuancer en raison de la base de comparaison avec des sites naturels eux-mêmes perturbés, est encourageant pour l'application de ce type de stratégie de conservation à *Aeollanthus saxatilis*. D'autres stratégies de conservation pourraient être testées sachant que l'espèce est un métallophyte facultatif.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrol D.P., 2012. *Pollination Biology : Biodiversity Conservation and Agricultural Production*. Dordrecht : Springer Netherlands.
- Adams J., 2009. *Species Richness : Patterns in the Diversity of Life*. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg.
- Anon., s.d. *Lamiales*. Available : <http://gentiana.org/sites/commun/generique/fckeditor/File/Systematique/asteridae/lamiales.pdf> [Accessed 08/08/2018].
- Baker A.J.M., 1981. Accumulators and excluders – strategies in the response of plants to heavy metals. *Journal of Plant Nutrition* **3**(1), 643-654.
- Baker A.J.M., Ernst W.H.O, van der Ent A., Malaisse F. & Ginocchio R., 2010. Metallophytes: The unique biological resource, its ecology and conservational status in Europe, central Africa and Latin America. In Batty L.C. & Hallberg K. B., eds. *Ecology of Industrial Pollution*. Cambridge : Cambridge University Press, 7-40.
- Boisson S., 2011. *Contribution à la conservation de la flore cupro-cobalticole endémique du Katanga (R.D.C.) : conservation en banque de graines et régénération d'espèces métalliques*. Travail de fin d'études : Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège (Belgique).
- Boisson S., 2016. *Caractérisation de la niche édaphique des espèces cupro-cobalticoles du Katanga (R.D. Congo) en vue de leur conservation et de leur valorisation dans des stratégies de phytostabilisation*. Thèse de doctorat : Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège (Belgique).
- Boisson S., Collignon J., Langunu S., Lebrun J., Ngoy Shutcha M. & Mahy G., 2015. Concilier la phytostabilisation des sols pollués avec la conservation de la flore cupro-cobalticole avec une stratégie nouvelle pour valoriser les écosystèmes extrêmes ? In : Bogaert J. & Halleux J.-M., eds. *Territoires périurbains. Développement, enjeux et perspectives dans les pays du Sud*. Gembloux, Belgique : Presses Agronomiques de Gembloux, 127-138.
- Boisson S., Le Stradic S., Commans M., Dumont A., Leclerc N., Thomas C. et Mahy G., 2016a. Copper tolerance of three *Crotalaria* species from southern D.R. Congo at the early development stage. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **20**(2), 151-160.
- Boisson S., Monty A., Lebrun J., Séleck M. & Mahy G., 2016. Edaphic niches of metallophytes from southeastern Democratic Republic of Congo : Implications for post-mining restoration. *Journal for Nature Conservation*, **33**, 18-24.
- Boisson S., Faucon M.-P., Le Stradic S., Lange B., Verbruggen N., Garin O., Tshomba Wetshy A., Séleck M., Masengo Kalenga W., goy Shutcha M., Mahy G., 2017a. Specialized edaphic niches of threatened copper endemic plant species in the D.R. Congo : implications for ex-situ conservation. *Plant and Soil*, **413**(1-2), 261-273.

- Boisson S., Ortmans W., Maréchal J., Majerus M., Mahy G. & Monty A., 2017b. No copper required for germination of an endangered endemic species from the Katangan copperbelt (Katanga, DR Congo) : *Diplolophium marthozianum*. *Tropical Ecology*, **58**(1), 193-198.
- Boisson S., Séleck M., Le Stradic S., Collignon J., Garin O., Malaisse, F., Ngoy Shutcha M. & Mahy G., 2018. Using phytostabilisation to conserve threatened endemic species in southeastern Democratic Republic of the Congo. *Ecological Research* **33**(4), 789-798. =
- Boisson S., Lange G., Garin O., Tshomba Wetshy A., Séleck M., Le Stradic S., Ngoy Shutcha M., Verbruggen N., Mahy G. & Faucon, M.-P. (in press). Specialist or refuge model for endemic metallophytes living in south-eastern D.R. Congo : implications for ex situ conservation.
- Brooks R.R., Reeves R.D., Morrison R.S. & Malaisse F., 1980. Hyperaccumulation of copper and cobalt – a review. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, **113**, 166-172.
- Brys R., Jacquemyn H., Endels P., De Blust G. & Hermy M., 2005. Effect of Habitat Deterioration on Population Dynamics and Extinction Risks in a Previously Common Perennial. *Conservation Biology*, **19**(5), 1633-1643.
- Bulman C.R., Wilson R.J., Holt A.R., Gálvez Bravo L., Early R.I., Warren M.S. & Thomas C.D., 2007. Minimum Viable Metapopulation Size, Extinction Debt, and the Conservation of a Declining Species. *Ecological Applications*, **17**(5), 1460-1473.
- Burge D., Stoughton T. & Jolles D., 2017. Soil Chemistry Patterns In An Edaphic Endemism Hotspot : The Pebble Plains of the San Bernardino Mountains, California. *Madroño*, **64**(1), 9-21.
- Canessa S., Converse S.J., West M., Clemann N., Gillespie G., McFadden M., Silla A.J., Parris K.M. & McCarthy M.A., 2016. Planning for ex situ conservation in the face of uncertainty. *Conservation Biology* **30**(3), 599-609.
- Chase J.M. & Myers J.A., 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **366**(1576), 2351-2363.
- Chipeng F. K., Hermans C., Colinet G., Faucon M.-P., Ngongo M., Meerts P., Verbruggen N., 2010. Copper tolerance in the cuprophyte *Haumaniastrum katangense* (S. Moore) P.P. Duvign & Planke. *Plant Soil*, **328**(1-2), 235-244.
- Cliquet A. & Decleer K., 2017. Halting and restoring species loss : incorporating the concepts of extinction debt, ecological trap and dark diversity into conservation and restoration law. *Griffith Law Review*, **26**(2), 178-201.
- Collevatti R.G., Estolano R., Garcia S.F. & Hay J.D., 2009. Seed abortion in the bat pollinated Neotropical tree species, *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Botany*, **87**(11), 1110-1115.
- Collins R. N. & Kinsela A. S., 2011. Pedogenic factors and measurements of the plant uptake of cobalt. *Plant and Soil*, **339**(1-2), 499-512.
- Delmée A., 2017. *Contribution à la conservation d'une espèce cupro-cobalticole endémique du Katanga : Influence du substrat sur la germination et la croissance d'Aeollanthus saxatilis*. Travail de fin d'études : Haute Ecole de Louvain en Hainaut.

Dirzo R. & Raven P.H., 2003. Global state of Biodiversity and Loss. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, **28**(1), 137-167.

De Jong R. & Van Achterberg C., 2007. Global Disjunctions and Flying Insects. In : Renema W., ed. *Biogeography, Time and Place ; Distributions, barriers and Islands*. Dordrecht, The Netherlands : Springer, 5-44.

Elton S.C., 1927. Animal ecology. Huxley, J. ed., London.

Eardley C., Kuhlmann M. & Pauly A., 2010. *Les genres et sous-genres d'abeilles de l'Afrique subsaharienne*, trad. A. Pauly. 2^e éd. Belgium : ABC TAXA.

Faucon M.-P., 2012. *Trésor minéral et diversité végétale*. Available : <https://www.sfecologie.org/regard/r32-m-p-faucon/> [Accessed 016/08/2018].

Faucon M.-P., Ngoy Shutcha M. & Meerts P., 2007. Revisiting copper and cobalt concentrations in supposed hyperaccumulators from SC Africa : influence of washing and metal concentrations in soil. *Plant Soil*, **301**, 29-36

Faucon, M-P., Meersseman, A., Ngoy Shutcha, M., Mahy, G., Ngongo Luhembwe, M., Malaisse, F. et Meerts, P., 2010. Copper endemism en the Congolese flora : a database of copper affinity and conservational value of cuprophytes. *Plant Ecology and Evolution*, **143**(1), 5-18.

Faucon M-P., Parmentier I., Colinet G., Mahy G., Ngongo Luhembwe M. & Meerts, P., 2011. May Rare Metallophytes Benefit from Disturbed Soils Following Mining Activity ? The case of the Crepidorhopalon tenuis in Katanga (D.R. Congo). *Restoration Ecology*, **19**(3), 333-343.

Faucon M.-P., Le Stradic S., Boisson S., Ilunga wa Ilunga E., Séleck M., Lange B., Delhaye G., Ngoy Shutcha M., Pourret O., Meerts P. & Mahy G., 2016. Implication of plant-soil relationships for conservation and restoration of copper-cobalt ecosystems. *Plant Soil*, **403**(1-2), 153-165.

Faucon M.-P., Tshilong B.M., Van Rossum F., Meerts P., Decocq G. & Mahy G., 2012b. Ecology and Hybridization Potential of Two Sympatric Metallophytes, the Narrow Endemic *Crepidorhopalon perennis* (Linderniaceae) and its More Widespread Congener *C. tenuis*. *Biotropica*, **44**(4), 454-462.

Fontaine C., Meriguet J., Loreau M., Dajoz I., 2006. La diversité des interactions plantes-polliniseurs : un pré-requis indispensable à la stabilité des écosystèmes. *Médecine/Sciences*, **22**(10), 817-819.

Gankin R. & Major J., 1964. *Arctostaphylos myrtifolia*, its Biology and Relationship to the Problem of Endemism. *Ecology*, **45**(4), 792-808.

Gibson R.H., Nelson I.L., Hopkins G.W., Hamlett B.J. & Memmott J., 2006. Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants : arable weeds as a case study. *Journal of Applied Ecology*, **43**(2), 246-257.

Gilbert B. & Levine J.M., 2017. Ecological drift and the distribution of species diversity. Proceedings. *Biological Sciences*, **284**(1855).

- Gous A., Willows-Munro S., Eardley C., Swanevelder Z.H., 2017. Pollination : impact, role-players, interactions and study – A South African perspective. *South African Journal of Science*, **113**(9-10), 1-8.
- Grinnell J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**(4), 427-433.
- Habel J. C., Dengler J., Janisova M., Török P., Wellstein C. & Wiezik M., 2013. European grassland ecosystems : threatened hotspots of biodiversity. *Biodiversity & Conservation*, **22**(10), 2131-2138.
- Hagemeyer J., 2004. Ecophysiology of Plant Growth Under Heavy Metal Stress. In : Prasad M.N.V. ed. *Heavy Metal Stress in Plants : From Biomolecules to Ecosystems*. 2^e éd. Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag, 201-222.
- Harzé M., Mahy G., Bizoux J.-P., Piqueray J. & Monty A., 2015. Specialist plant species harbour higher reproductive performances in recently restored calcareous grasslands than in reference habitats. *Plant Ecology and Evolution*, **148**(1), 181-190.
- Hintze J. L. and Nelson R. D., 1998. Violin plots: a box plot-density trace synergism. *The American Statistician*, **52**(2), 181-4.
- Hubbell S.P., 2006. Neutral Theory and the Evolution of Ecological Equivalence. *Ecology*, **87**(6), 1387-1398.
- Hutchinson G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, **22**(2), 415-427.
- Ilunga wa Ilunga E., Séleck M., Colinet G., Faucon M.-P., Meerts P., Mahy G., 2013. Small-scale diversity of plant communities and distribution of species niches on a copper rock outcrop in Upper Katanga, D.R. Congo. *Plant Ecology and Evolution*, **146**(2), 173-182 =
- International Union for Nature Conservation (IUCN), s.d. *IUCN Definitions – English*. Available : https://www.iucn.org/downloads/en_iucn_glossary_definitions.pdf [Accessed 21/05/2018].
- Jongejans E., Skarpaas O. & Shea K., 2008. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9**(3), 153-170.
- Kearns C.A., Inouye D.W. & Waser N.M., 1998. Endangered Mutualisms : The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**(1), 83-112.
- Kruckeberg A.R. et Rabinowitz D., 1985. Biological Aspects of Endemism in Higher Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**(1), 447-179.
- Lê S., Josse J. & Husson F., 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, **25**(1), 1-18.
- Leroy N., 2017. *Etude des réseaux plantes-polliniseurs et évaluation d'un outil de sélection des plantes dans le but d'améliorer la biodiversité des abeilles solitaires et les services écosystémiques associés*. Travail de fin d'études : Université de Liège.

- Limoges B., Boisseau G., Gratton L. & Kasisi R., 2013. Terminologie relative à la conservation de la biodiversité *in situ*. *Le naturaliste canadien*, **137**(2), 21-27.
- Malaisse F., Schaijies M. & D'Outreligne C., 2016. *Copper-cobalt flora of Upper Katanga and Copperbelt : field guide*. Gembloux : Presses agronomiques de Gembloux.
- Malay M.C. & Paulay G, 2010. Peripatric speciation drives diversification and distribution patterns of reef hermit crabs (Decapoda : Diogenidae : *Calcinus*). *Evolution*, **64**(3), 634-662
- Masel J., 2011. Quick guide : Genetic drift. *Current Biology*, **21**(20), R837-R838.
- Meersseman, A., Faucon, M.-P., Meerts, P., Mahy, G., Malaisse, F. & Ngongo Luhembwe, M., 2014. Aeollanthus saxatilis. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Available : <http://www.iucnredlist.org/details/summary/195375/0> [Accessed 08/07/2018].
- Meerts, P., Bogaert, J., Colinet, G., Lejoly, J., Mahy, G., Verbruggen, N. et Ngongo Luhembwe, M., 2015. Plants, Metallic Pollution and Environment in Katanga (DR Congo) : A Human and Scientific Adventure. *Bulletin des Séances de l'Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer*, **61**(4), 583-592.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and human well-being : synthesis*. Washington, DC : Island Press.
- Minckley R.L., Wcislo W.t., Yanega D. & Buchmann S.L., 1994. Behavior and Phenology of a Specialist Bee (*Dieunomia*) and Sunflower (*Helianthus*) Pollen Availability. *Ecology* **75**(5), 1406-1419.
- Mittermeier R.A., Turner W.R., Larsen F.W., Brooks T.M. & Gascon C., 2011. Global Biodiversity Conservation : The Critical Role of Hotspots. In : Zachos F.E. & Habel J.C., eds. *Biodiversity Hotspots : Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Berlin, Heidelberg : Springer, 3-22.
- Montalvo A.M., Williams S.L., Rice K.J., Buchmann S.L., Cory C., Handel S.N., Nabhan G.P., Primack R. & Robichaux R., 1997. Restoration Biology : A Population Biology Perspective. *Restoration Ecology*, **5**(4), 277-290.
- Monty A., 2004. *Caractérisation écologique de la pollinisation des Iris Oncocycles endémiques du Liban*. Travail de fin d'études : Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique).
- Morris W.F., Bloch P.L., Hudgens B.R., Moyle L.C. & Stinchcombe J.R., 2002. Population Viability Analysis in Endangered Species Recovery Plans : Past Use and Future Improvements. *Ecological Applications*, **12**(3), 708-712.
- Muyumba D.K., Liénard A., Mahy G., Luhembwe M.N. & Colinet G., 2015. Caractérisation des systèmes sols-plantes dans les collines de l'arc cuprifère du Katanga (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, **19**(2), 204-214.
- Ngoy Shutcha M., Meerts P., Ngoy Kazadi S., Faucon M.-P & Visser M., 2013. Low Caryopsis Production of the Toothbrush Grass (*Microchloa altera*) from Katanga (DR Congo) Could Limit

the Revegetation of Trace Metal Contaminated Lands by Seeding. *Ecological Restoration*, **31**(3), 240-244.

Oppel S., Hilton G., Ratcliffe N., Fenton C., Daley J., Gray G., Vickery J. & Gibbons D., 2014. Assessing population viability while accounting for demographic and environmental uncertainty. *Ecology*, **95**(7), 1809-1818.

Patrício-Roberto G.B. & Campos M.J.O., 2014. Aspects of Landscape and Pollinators-What is Important to Bee Conservation ? *Diversity*, **6**(1), 158-175.

Pimm S., Russell G.J., Gittleman J.L. & Brooks T.M., 1995. The Future of Biodiversity. *Science*, **269**(5222), 347-350.

Pocheville A., 2015. The ecological niche : History and recent controversies. In : Heams T., Huneman P., Lecointre G. & Silberstein M., eds. *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Dordrecht : Springer Netherlands, 547-586.

Rafferty N.E., 2017. Effects of global change on insect pollinators : multiple drivers lead to novel communities. *Current Opinion in Insect Science* **23**, 22-27.

Raven P.H., 1964. Catastrophic selection and edaphic endemism. *Evolution*, **18**(2), 336-338.

Rosen W.G., 1997. What's in a Name ? *BioScience*, **47**(10), 708-712.

Rovillé M., 2018a. *Biodiversité : Que recouvre ce mot ?* Available : http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/dosbiodiv/index.php?pid=decouv_chapA [Accessed 21/05/2018].

Rovillé M., 2018b. *Naissance d'un concept et d'un mot.* Available : http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/dosbiodiv/index.php?pid=decouv_chapA&savoir_id=savoir_a_1_1#sources1 [Accessed 15/05/2018].

Saad L., Parmentier I., Colinet G., Malaisse F., Faucon M.-P., Meerts P. & Mahy G., 2012. Investigating the Vegetation-Soil Relationships on the Copper-Cobalt Rock Outcrops of Katanga (D.R. Congo), an Essential Step in a Biodiversity Conservation Plan. *Restoration Ecology*, **20**(3), 405-415.

Schindler S., Breidbach O. & Jost J., 2011. *Choosing the fittest as a speciation mechanism.* Available : <https://arxiv.org/abs/1105.0818> [Accessed 16/07/2018].

Schmitt C.B., 2011. A Tough Choice : Approaches Towards the Setting of Global Conservation Priorities. In : Zachos F.E. & Habel J.C., eds. *Biodiversity Hotspots : Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Berlin, Heidelberg : Springer, 23-42.

Sekimura T., Roose T., Li B., Maini P.K., Suzuki J., Hara T., 2000. The effect of population density on shoot morphology of herbs in relation to light capture by leaves. *Ecological Modelling*, **128**(1), 51-62

Séleck M., Bizoux J.-P., Colinet G., Faucon M.-P., Guillaume A., Meerts P., Piqueray J. & Mahy G., 2013. Chemical soil factors influencing plant assemblages along copper-cobalt gradients : implications for conservation and restoration. *Plant and Soil*, **373**(1-2), 455-469.

Shah F.U.R., Ahmad N., Masood K.R., Peralta-Videa J.R. & Ahmad F.U.D., 2010. Heavy metal toxicity in plants. In : Ashraf M., Ozturk M. & Ahmad M.S.A. eds. *Plant Adaptation and Phytoremediation*. Dordrecht : Springer Netherlands, 71-97.

Siebert S.J., Van Wyk A.E. & Bredenkamp G.J., 2001. Endemism in the flora of ultramafic areas of Sekhukhuneland, South Africa. *South African Journal of Science* **97**(11-12), 529-532.

Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*. Available : www.ser.org [Accessed 11/08/2018]

Soulé M.E., 1985. What is Conservation Biology ? A new synthetic discipline addresses the dynamics and problems of perturbed species, communities and ecosystems. *BioScience* **35**(11), 727-734.

Tisdell C., 2010. *Conservation value*. University of Queensland, School of Economics, Economics, Ecology and Environment Working Papers, **165**.

Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN), 2012. *Catégories et Critères de la Liste rouge de l'IUCN : Version 3.1.*, 2^e éd. Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni : IUCN. Originalement publié en tant que International Union for Nature Conservation (IUCN), 2012. *IUCN Red List Categories and Criteria : Version 3.1. 2nd ed.* Gland, Switzerland and Cambridge, UK : IUCN.

Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN), 2018. *A propos de l'IUCN* [Online]. Gland, Suisse : Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN). Available : <https://www.iucn.org> [Accessed 13/08/2018]

United Nations Conference on Environment & Development (UNCED), 1992. Convention on Biological Diversity. Geneva : United Nations Conference on Environment and Development.

Vegeer P., Rengelink R., Copal A. & Ouborg N.J., 2003. The interacting effects of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. *Journal of Ecology*, **91**(1), 18-26.

Volis S. & Blecher M., 2010. Quasi in situ : a bridge between ex situ and in situ conservation of plants. *Biodiversity & Conservation*, **19**(9), 2441-2454.

Yamaguchi R. & Iwasa Y., 2017. A tipping point in parapatric speciation. *Journal of Theoretical Biology*, **421**(1), 81-92

Sites internet consultés :

<https://fr.climate-data.org/location/765254/> [09/08/2018]

(Données climatiques de la région de Fungurume)

Références de la table 7 :

- 1) Friedrich M., 2012-2018. *Ischiodon aegyptius* (Wiedmann, 1830). Available : https://arthropodafotos.de/dbsp.php?lang=eng&sc=1&ta=38_dipt_bra_syr&sci=Ischiodon&scisp=aegyptius [Accessed 23/07/2018].
- 2) Peter C.I., Dold A.P., Barker N.P. & Ripley B.S., 2004. Pollination biology of *Bergeranthus multiceps* (Aizoaceae) with preliminary observations of repeated flower opening and closure. *South African Journal of Science*, **100**(11-12) ; 624-629.
- 3) Mengual X., 2018. A new species of *Ischiodon* (Diptera, Syrphidae) from Madagascar. *African Invertebrates*, **59**(1), 55-73.
- 4) Catalogue of Life, 2018. *Paragus borbonicus* Macquart, 1842. Available : <http://www.catalogueoflife.org/col/details/species/id/e1ed086bd18635b5cedc65122e94cc99> [Accessed 23/07/2018].
- 5) Global Biodiversity Information Facility (GBIF), s.d. *Paragus borbonicus* Macquart, 1842. Available : <https://www.gbif.org/species/1535705> [Accessed 23/07/2018].
- 6) Global Biodiversity Information Facility (GBIF), s.d. *Paragus borbonicus* Macquart, 1842 in *Syrphidae Community Website*. Available : <https://www.gbif.org/species/115492847> [Accessed 23/07/2018].
- 7) Syrphidae Community Website, s.d. *Paragus (Pandasyophtalmus) longiventris* Loew. Available : <http://syrphidae.myspecies.info/taxonomy/term/170> [Accessed 23/07/2018].
- 8) van Noort S., 2018. *WaspWeb: Hymenoptera of the Afrotropical region* : Amegilla. Available : <http://www.waspweb.org/Apoidea/Apidae/Apinae/Anthophorini/Amegilla/index.htm> [Accessed 23/07/2018].
- 9) Eardley C., Kuhlmann M. & Pauly A., 2010. *Les genres et sous-genres d'abeilles de l'Afrique subsaharienne*, trad. A. Pauly. 2^e éd. Belgium : ABC TAXA.
- 10) van Noort S., 2018. *WaspWeb: Hymenoptera of the Afrotropical region* : Braunsapis Michener. Available : <http://www.waspweb.org/Apoidea/Apidae/Xylocopinae/Allodapini/Braunsapis/index.htm> [Accessed 23/07/2018].
- 11) Engel M.S., 2013. A new species of the allodapine bee genus *Braunsapis* from the Central African Republic (Hymenoptera : Apidae). *Journal of Melittology* **21**, 1-7.
- 12) BioNET-EAFRINET, s.d. Ceratina bees. Available : https://keys.lucidcentral.org/keys/v3/eafrinet/bee_genera/key/african_bee_genera/Media/Html_eafrica/Ceratina_beans.htm [Accessed 23/07/2018].
- 13) BioNET-EAFRINET, s.d. Liotrigona bees. Available : https://keys.lucidcentral.org/keys/v3/eafrinet/bee_genera/key/african_bee_genera/Media/Html_eafrica/Liotrigona_beans.htm [Accessed 23/07/2018].
- 14) BioNET-EAFRINET, s.d. Lasioglossum bees. Available : https://keys.lucidcentral.org/keys/v3/eafrinet/bee_genera/key/african_bee_genera/Media/Html_eafrica/Lasioglossum_beans.htm [Accessed 23/07/2018].
- 15) Pauly A., 2000. Classification des Nomiinae africains : le genre *Leuconomia* Pauly, 1980 (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique – Entomologie*, **70**, 165-188.
- 16) Pauly A., s.d. *Thrinchostoma Africa-Madagascar*. Available : <http://www.atlashymenoptera.net/page.asp?id=130> [Accessed 23/07/2018].
- 17) Michener C. D., 2000. *The Bees of the World*. Baltimore : Johns Hopkins University Press.