



MedWet

Conservation des zones humides méditerranéennes

Végétation des marais temporaires

Ecologie et gestion

P. Grillas et J. Roché



La Tour du Valat tient à remercier
le Conservatoire botanique national de Porquerolles, Joël Mathez (Université de Montpellier)
et tous ceux qui ont collaboré à l'élaboration de cette publication.

Production : Tour du Valat

Maquette : Tapages Publics

Couverture : Sonia Viterbi

Illustrations : Sonia Viterbi

© 1997 Agence BIOS, pour les photos,
excepté photos pages 6, 10, 14, 30, 34, 38, 54, 56, 62, 78 : Jean Roché ;
pages 16, 27, 31, 76 : Patrick Grillas ; pages 36, 43, 46, 50, 60, 66 : Alain Dervieux ;
pages 69, 71, 72, 74, 79 : Bruno Pambour ; pages 13, 17 : Laurine Tan Ham ; page 52 : Christian Perennou.

© 1997 Tour du Valat
Le Sambuc - 13200 Arles - France

Préparé et publié avec le concours financier de la Communauté Européenne.

Droits de traduction et reproduction des textes autorisés pour tous les pays,
avec mention Tour du Valat.

Droits de reproduction des photos réservés pour tous pays.

Une copie ou une reproduction des photos, même partielle,
par quelque procédé que ce soit, constitue une contrefaçon passible des peines
prévues par la loi du 11 mars 1957 sur la protection des droits d'auteurs.

Loi 49.956 du 16.07.1949

ISSN : 1271-8823 ISBN : 2-910368-15-7

MedWet



L'action de MedWet

Le bassin méditerranéen est riche en zones humides présentant de grandes valeurs écologiques, sociales et économiques. Cependant, ces importantes ressources naturelles ont été considérablement dégradées ou détruites, essentiellement au cours du XX^e siècle. Pour arrêter ces pertes, inverser la tendance et assurer une utilisation rationnelle de ces zones humides dans toute la Méditerranée, une action de collaboration concertée à long terme a été développée sous l'appellation « MedWet ».

Un projet préparatoire de trois ans a été lancé fin 1992 par la Commission européenne, la Convention de Ramsar sur les zones humides d'importance internationale, les gouvernements d'Espagne, de France, de Grèce, d'Italie et du Portugal, le Fonds mondial pour la nature (WWF), Wetlands International et la Station biologique de la Tour du Valat.

Ce projet se focalise sur la partie du bassin méditerranéen faisant partie de l'Union européenne, avec des activités pilotes entreprises dans d'autres pays tels que le Maroc et la Tunisie. Le financement provient pour les deux tiers de l'Union européenne dans le cadre du programme ACNAT, le complément étant apporté par les autres partenaires eux-mêmes.

Le concept de MedWet et son importance pour l'utilisation rationnelle des zones humides méditerranéennes ont été officiellement reconnus à Kushiro, en juin 1993, lors de la Conférence des parties contractantes à la Convention de Ramsar.

La série des publications MedWet

Les zones humides sont des écosystèmes complexes qui ont de plus en plus besoin d'être gérés de façon à conserver leur grande variété de valeurs et de fonctions. L'objectif de la série de publications MedWet est de mieux faire comprendre les zones humides méditerranéennes et de rendre disponible à leurs gestionnaires une information scientifique et technique pertinente et actualisée.



Patrick Grillas & Jean Roché, 1997

Végétation des marais temporaires, écologie et gestion


Conservation des zones humides méditerranéennes - numéro 8

Tour du Valat, Arles (France), 86 p.

Titres de la collection :

1. Caractéristiques générales des zones humides méditerranéennes
2. Fonctions et valeurs des zones humides méditerranéennes
3. L'aquaculture en milieux lagunaire et marin côtier
4. Gestion des sites de nidification pour oiseaux d'eau coloniaux
5. L'enjeu de l'eau
6. La végétation aquatique émergente, écologie et gestion
7. Conservation des poissons d'eau douce
8. Végétation des marais temporaires, écologie et gestion

Conservation des zones humides méditerranéennes

MedWet


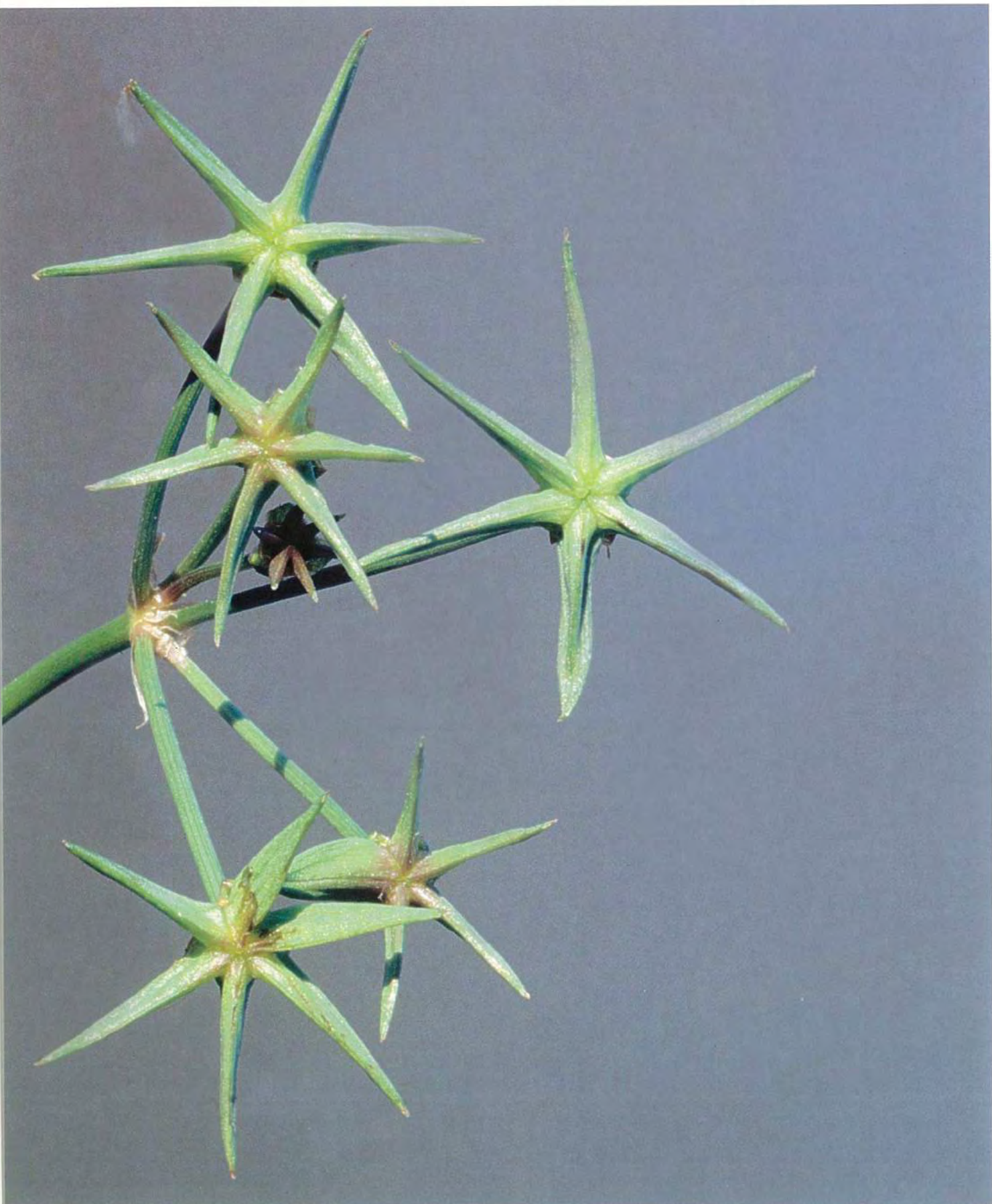
Végétation des marais temporaires

Ecologie et gestion

P. Grillas et J. Roché

Numéro 8

Collection éditée par J. Skinner et A. J. Crivelli



Préface

Si le Programme MedWet a été souvent reconnu comme une initiative tout à fait innovatrice et sans équivalent au niveau mondial, la série de publications qui en découle devient une référence incontournable pour le gestionnaire des zones humides en région méditerranéenne, ainsi que pour le décideur en matière de politiques de conservation de la biodiversité.

Nous trouvons dans chaque numéro de cette série tous les éléments jouant un rôle majeur dans le monde complexe des zones humides méditerranéennes et de leur conservation. De la description détaillée de leurs caractéristiques écologiques aux conflits d'intérêt entre les différents utilisateurs de leurs ressources, tout y est minutieusement analysé et expliqué de façon très compréhensible.

Par ailleurs, la série présente une double valeur ajoutée. D'une part, elle assure une approche intégrée de la connaissance scientifique des zones humides et, surtout, de la solution des problèmes que leur conservation à long terme pose aux gestionnaires et aux décideurs. D'autre part, elle aborde le sujet dans une perspective régionale qui souligne aussi bien les points communs que les particularités au sein du bassin méditerranéen.

Les marais temporaires méditerranéens constituent un type de milieu très singulier. La saisonnalité très irrégulière de son cycle hydrologique lui confère une dynamique qui a toujours attirée l'attention des scientifiques, mais aussi une extrême fragilité face aux nombreuses pressions anthropiques dont les effets se manifestent très rapidement sur les biocénoses associées.

La connaissance approfondie de la végétation de ces marais, de son évolution naturelle au long de l'année et de ses réponses aux changements environnementaux dépasse ainsi l'intérêt purement académique des érudits. Cet ouvrage fournit aux gestionnaires un outil de premier ordre permettant de détecter à temps tout indice de dégradation et pour les décideurs, un système d'alarme qui devrait permettre la mise en place des mesures de correction nécessaires afin d'éviter les effets pernicieux des politiques erronées.

Juan Manuel de Benito

Directeur du Centre Thématique Européen pour la Conservation de la Nature
Agence Européenne de l'Environnement



Table des matières

Introduction	11
Diversité des marais temporaires	15
Diversité des milieux : quelques exemples	16
Des milieux aux multiples contraintes	18
Végétation et faune des marais temporaires	25
Flore et communautés végétales	26
La faune	29
La vie de la plante	35
Le cycle biologique : un mode de vie	37
Le stock de graine : un capital bien géré	39
La germination : une spéculation sur l'avenir	41
La croissance : lenteur ou précipitation	44
La reproduction : renflouer les stocks semenciers	46
La dispersion : partir ou rester	50

Structure et dynamique	53
La zonation	55
Dynamique de la végétation dans le temps	57
Les marais temporaires saisonniers : des îles dans le paysage	60
Conservation et gestion	63
Un fragile équilibre	64
De multiples agressions	65
Des atouts pour la protection	69
Des stratégies de conservation	71
Conclusion	77
Glossaire	80
Bibliographie	82
Index	86



Introduction


Les zones humides se situent à l'interface entre le domaine terrestre et le domaine aquatique. Cette position intermédiaire dans le paysage et la diversité des formes que prennent les zones humides dans l'espace rendent difficile une définition précise.

Cette définition est encore plus délicate pour les marais temporaires. En effet si pendant la phase de submersion l'appartenance des marais temporaires aux zones humides est évidente, ils ne correspondent plus en aucune manière pendant leur phase exondée à l'image que l'on se fait généralement des zones humides. Ils se présentent alors sous forme de terrains desséchés d'aspect souvent aride. Malgré la nature transitoire de l'inondation, qui parfois ne dépasse pas quelques semaines, l'importance écologique de la phase aquatique est si importante que les marais temporaires doivent être rattachés aux zones humides.

Les marais temporaires occupent des dépressions souvent endoréiques*, soumises à une submersion suffisamment longue pour y autoriser le développement d'une végétation aquatique ou conditionner la formation de sols hydromorphes*. L'alimentation en eau se fait directement par les

Les marais temporaires font partie des habitats caractéristiques des deltas méditerranéens.
Les Cerisières, Camargue, France.

* Voir glossaire page 80



La faune et la flore des marais temporaires sont parfaitement adaptées à vivre dans des conditions hydrologiques instables.

pluies et indirectement par les apports du bassin versant (ruissellement) et par la nappe souterraine. Les marais en continuité physique avec des habitats soumis à une inondation permanente (bord de lacs, de marais permanents) ne sont pas inclus dans cette définition des marais temporaires. Cette définition très générale souligne leurs caractéristiques écologiques essentielles : l'alternance de phases inondées et exondées et l'isolement hydraulique au moins au niveau des eaux de surface. Largement distribués dans le monde, les marais temporaires apparaissent sous une multitude de conditions climatiques, par exemple dans les régions arctiques, tempérées, tropicales ou désertiques. Ils sont caractéristiques du pourtour méditerranéen mais se rencontrent aussi dans les régions du monde à climat analogue (Australie, Californie, Afrique du Sud...). Ils sont présents de la montagne jusqu'au niveau de la mer - parfois même en dessous dans le cas de certains bassins endoréiques.

La grande variabilité temporelle des conditions qui y règnent est le trait le plus remarquable de leur écologie. Certains peuvent connaître en quelques semaines une élévation de la salinité des eaux de quelques g/l à plus de 100 g/l (sur le littoral, dans les deltas, les bassins endoréiques) ou voir leur superficie inondée se réduire considérablement. De même, la durée et la fréquence de la submersion sont extrêmement variables d'une année à l'autre et d'un marais à l'autre. Dans la région méditerranéenne beaucoup s'assèchent tous les ans (marais saisonniers) ; sous des climats plus arides ils peuvent rester secs pendant plusieurs années (non saisonniers). Les marais éphémères sont inondés brièvement chaque année ou avec des fréquences plus faibles. Les marais semi-permanents s'assèchent seulement certaines années ou bien brièvement chaque année. Il existe ainsi une grande variété de marais temporaires dont les caractéristiques hydrologiques et biologiques dépendent du substrat, de la géomorphologie, et en grande partie du climat.

En climat méditerranéen, l'eau provient essentiellement des pluies réparties à l'automne et au printemps. La phase aquatique survient donc lorsque les températures sont relativement basses. L'été, les fortes chaleurs conduisent rapidement à l'assèchement. La nature temporaire de ces marais résulte ainsi de la combinaison de précipitations modestes et d'une forte évaporation conduisant à un déficit hydrique estival caractéristique.

L'étendue des marais temporaires méditerranéens est très variable depuis les immenses sebkhas de plusieurs milliers d'hectares (Afrique du Nord) jusqu'aux mares cupulaires de quelques décimètres carrés sur substrat rocheux (Provence, Sicile) en passant par les grands marais littoraux (delta du Guadalquivir) et les mares isolées de quelques ares ou hectares. D'une manière générale, leur dispersion à l'échelle du bassin méditerranéen et leur morcellement au sein d'une même région en font des milieux relativement isolés.

Introduction

Leur importance n'en est pas moindre, particulièrement en ce qui concerne la végétation. Exposée à des conditions écologiques extrêmes et instables, partagée sans cesse entre un environnement aquatique et terrestre, souvent isolée, la flore a développé dans ces milieux des adaptations remarquables pour survivre : variétés de taille, de formes de croissance, de mode de reproduction, de stratégies de vie. La faune a dû également s'adapter aux mêmes contraintes de sorte qu'au total, ces milieux hébergent un patrimoine génétique à la fois diversifié et de grande valeur : les espèces rares y sont nombreuses et beaucoup ont des modes de vie originaux. Les communautés végétales, ici largement dominées par les plantes herbacées, se sont organisées face à l'alternance inondation/assèchement : végétation aquatique dominante pendant la phase de submersion, amphibie pendant la période transitoire puis terrestre pendant celle de l'assèchement estival, tout ceci dans une perpétuelle dynamique dans l'espace, variable au gré des saisons et des années.



L. Tan Ham

Juncus striatus, une plante fragile typique des marais.

Paradoxalement, les marais temporaires qui apparaissent comme de véritables laboratoires d'études du monde vivant sont très mal connus tant sur le plan de la végétation que de la faune. Ceci est d'autant plus regrettable qu'ils sont devenus très rares et sont menacés de disparition. L'agriculture moderne offre les moyens de drainer facilement ces espaces généralement plats et stockant de faibles quantités d'eau pour en tirer de bonnes terres agricoles. L'industrialisation et le développement du tourisme sur le pourtour méditerranéen, consommateurs d'espace, transforment aussi complètement ces marais. Une menace plus inhabituelle pour ces zones humides est la mise en eau permanente (ou presque) dans le cadre de projet de régulation des crues, de gestion cynégétique ou piscicole ou de conservation de la faune. La gestion de ces milieux "oubliés", appuyée de plus en plus par de gros moyens techniques et financiers, s'accroît avant même que nous ayons une conscience claire de leur importance.

Cette brochure a pour objectif d'aider à la conservation des marais temporaires méditerranéens à travers la prise en compte de leurs richesses et des caractéristiques de leur fonctionnement écologique. Elle fait le point des connaissances sur leur végétation et leur écologie afin de donner les clés indispensables à leur conservation, leur gestion et leur restauration.



Diversité des marais temporaires

Les marais temporaires sont répartis sur l'ensemble du bassin méditerranéen. Ils occupent des dépressions où l'eau s'accumule pour des durées qui peuvent varier de quelques jours à plusieurs mois.

Ils regroupent une grande diversité de milieux qui se différencient par la taille, la durée de submersion, la région climatique, le substrat et la topographie.

Leur regroupement est effectué sur le critère de l'assèchement annuel qui constitue la contrainte écologique dominante dans l'ensemble de ces situations diversifiées.

Certains marais se couvrent de fleurs au printemps.
Acheloos, Grèce.

Diversité des milieux : quelques exemples

Un grand marais deltaïque en Espagne

Sur 27 000 ha, subsistent dans le delta du Guadalquivir des "marismas", marais temporaires saisonniers protégés par le Parc National de Doñana. Cette vaste cuvette argileuse fluvio-marine s'inonde régulièrement à partir des eaux de pluie, du ruisseau de la Rocina et du Guadalquivir. D'octobre à mars, le milieu est submergé par 20 à 40 cm d'eau. De mars à juin, le marais se vide progressivement. De juillet à septembre, il est à sec. Les marismas comprennent une large gamme de marais temporaires : les uns sont salés, d'autres saumâtres ou doux, réduits à de petites cuvettes ou formant de vastes étendues plus ou moins plates et profondes, sur substrat sableux entre les dunes ou bien limoneux.

Des sebkhas aux multiples visages en Algérie

Les sebkhas sont des dépressions très plates, ayant souvent moins d'un mètre de profondeur, reposant sur un substrat limoneux et/ou sableux. Elles s'étendent de quelques dizaines d'hectares à plusieurs dizaines de kilomètres carrés. Il en existe dans les plaines littorales (région d'Oran), en altitude (à 800 m sur le plateau constantinois) dans un environnement cultivé ou steppique. Elles sont alimentées par les eaux de pluie et le ruissellement associé mais connaissent une évaporation annuelle très forte, plusieurs fois supérieure aux précipitations. Elles s'assèchent chaque année pendant plusieurs mois ; la durée de l'assèchement varie entre années et entre l'ouest et l'est de l'Algérie. Dans l'ouest du pays, plus aride, l'assèchement est long et la très forte salinité des eaux (> 30 g/l) n'y



Les marais de Doñana, Espagne,
accueillent d'importantes
populations d'oiseaux d'eau en hiver

Diversité des marais temporaires



L. Tan Ham

Même des mares de petite taille peuvent abriter 15 à 20 espèces de macrophytes submergées. Roquehaute, France.

permet pas, bien souvent, le développement de végétation aquatique. Dans l'est au climat plus humide, la période de submersion est au contraire plus longue et peut exceptionnellement dépasser deux ans.

Des mares saisonnières artificielles en Languedoc

Dans le sud de la France, à Roquehaute, de petites mares se rencontrent sur d'anciennes coulées de basalte émises par l'un des volcans les plus méridionaux de la chaîne des Puy. Elles résultent d'extractions de pierre à bâtir effectuées dans la roche. Chaque année, ces mares au sol imperméable se remplissent grâce aux précipitations. Leur profondeur maximum varie de quelques centimètres à plus de 1 mètre, leur superficie est de quelques ares tout au plus. La durée de l'assèchement est très variable selon les mares, en fonction notamment de leur taille et de leur morphologie. Les plus profondes peuvent parfois conserver un peu d'eau au cœur de l'été. Sur moins de 200 ha, elles forment un archipel, isolé au milieu du maquis et de la garrigue, constitué de 200 petites "îles aquatiques", distantes les unes des autres de quelques dizaines de mètres.

Diversité de milieux, diversité de noms

Les noms désignant les marais temporaires sont nombreux et varient beaucoup d'une région à l'autre. Ils reflètent la diversité des formes que prennent ces écosystèmes. En

France, les mares, les lavognes des Causses, laquets de la région nîmoise, baisses en Camargue, sont autant de marais bien différents mais tous temporaires. En Afrique du Nord plusieurs termes désignent également ces milieux : daya, sebkha, chott...



Des milieux aux multiples contraintes

Les plantes exploitent trois ressources fondamentales : la lumière, l'eau et les nutriments. Elles ont en outre besoin d'oxygène pour leur respiration. L'accès à ces ressources s'effectue dans des conditions très contrastées durant les phases aquatiques et sèches du marais.

L'énergie lumineuse

Tous les végétaux autotrophes* sont dépendants de la lumière comme source d'énergie pour la photosynthèse, et la plupart des chaînes alimentaires ont à leur base ces végétaux. La diffusion de la lumière au sein des écosystèmes est donc essentielle. Or la pénétration de la lumière dans l'eau est difficile pour de multiples raisons dont les plus importantes sont :

- Une réflexion à la surface de l'eau qui renvoie dans l'atmosphère entre 2 et 100 % du rayonnement incident¹ : c'est l'effet de "miroir" des plans d'eau qui augmente lorsque le soleil est bas sur l'horizon.
- Une réflexion en chaîne sur les particules ou les organismes en suspension dans l'eau.
- Une absorption de l'énergie lumineuse par l'eau, les substances dissoutes qui la colorent (dont les acides humiques*, produit de la décomposition des végétaux ou les oxydes de fer), les particules et les organismes.

La lumière diminue donc rapidement lorsque la profondeur augmente et la vitesse d'atténuation dépend des caractéristiques de l'eau.

La lumière disponible pour les plantes submergées est également diminuée par la présence d'arbres sur la rive, ou de peuplements d'hélophytes* (par exemple *Phragmites*, *Typha*, *Scirpus*).

Les plantes émergées et *a fortiori* les plantes terrestres disposent bien plus facilement de l'énergie lumineuse que les plantes submergées.

Les ressources en nutriments

Si les plantes terrestres puisent leurs nutriments dans l'air (le carbone) et dans le sol, les plantes submergées exploitent à la fois l'eau et le sol. L'accès aux nutriments est souvent plus difficile aux plantes submergées qu'aux plantes terrestres. Les nutriments sont moins abondants dans l'eau que dans le sol ; en conditions aquatiques, par manque d'oxygène, ils se présentent dans le sol sous une forme chimique peu accessible aux plantes. L'absence d'oxygène dans le sédiment favorise de plus la formation de composés toxiques pour les plantes (par exemple Fe^{++} , S^{-}).

¹ - Kirk 1986

Diversité des marais temporaires

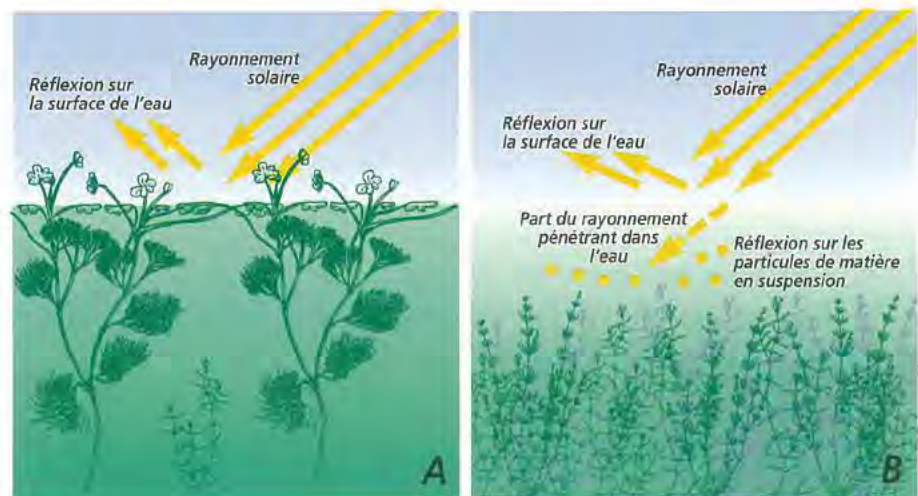
Le carbone inorganique est indispensable pour la photosynthèse. Les plantes terrestres puisent leur carbone inorganique dans l'air où il est abondant sous forme de dioxyde de carbone. Dans l'eau, le CO_2 est beaucoup moins abondant que dans l'air ; sa solubilité diminue lorsque la température augmente et sa vitesse de diffusion y est lente, particulièrement dans les eaux stagnantes.

Le carbone inorganique existe dans l'eau sous différentes formes dont les concentrations respectives varient avec le pH : dioxyde de carbone (CO_2), carbonate (HCO_3^-) et bicarbonate (CO_3^{2-}). Lorsque le pH est légèrement supérieur à la neutralité, l'eau est riche en carbonates. Sur certains sols, comme des sables siliceux ou des sols décalcifiés ($\text{pH} < 5$), l'eau est pauvre en carbonates et seule la forme CO_2 est présente en quantité significative.

Certaines espèces aquatiques ont développé la capacité, inconnue chez les plantes terrestres, à utiliser les carbonates (HCO_3^-) comme source de carbone inorganique¹. La présence de fortes concentrations de carbonates est associée à celle de calcium que certaines espèces ne tolèrent pas.


Dans les marais temporaires l'alternance de phases submergées et sèches favorise la minéralisation et le recyclage de la matière organique. Pendant les phases submergées, la dénitrification* est un processus important conduisant à la perte d'azote du sédiment par sa transformation en azote gazeux qui s'échappe dans l'atmosphère. L'azote est ainsi souvent l'élément le plus limitant pour la production végétale dans les marais alors que le phosphore est généralement limitant dans les lacs profonds. Les apports excessifs de phosphore et

L'accès aux principales ressources pour les plantes (lumière, dioxyde de carbone, oxygène) est très différent entre les phases aquatiques et terrestres



Les espèces qui possèdent des feuilles flottantes limitent la lumière disponible pour les plantes submergées (A).
Lorsqu'il n'y a pas de feuilles flottantes, une partie de la lumière incidente est réfléchi à la surface et la lumière diminue lorsque la profondeur augmente (B).

1 - Par exemple : Keeley & Sandquist, 1992



La toxicité des ions et les dépenses énergétiques pour lutter contre les effets des sels peuvent affecter sérieusement la croissance et le développement de certaines espèces. D'autres éléments comme le calcium peuvent déterminer aussi la présence ou l'abondance des espèces.

d'azote, souvent par des pollutions d'origine agricole ou domestique, conduisent à l'eutrophisation* des zones humides. Cette eutrophisation se caractérise dans les marais temporaires par le remplacement des espèces les moins productives par des héliophytes ou bien des développements d'algues filamenteuses et dans tous les cas par une forte diminution de la richesse floristique.

Des ions toxiques

Les sels nutritifs ne sont pas les seuls éléments dissous dans l'eau. D'autres ions, présents en quantités parfois importantes, peuvent affecter la composition spécifique du peuplement végétal ou la croissance des plantes. La salinité (due généralement aux ions Na^+ , Cl^- , SO_4^{2-}) est un facteur de stress pour les plantes terrestres et aquatiques. Présents dans le sédiment et/ou dans la nappe d'eau souterraine, les sels remontent en surface par capillarité à la faveur des fortes évaporations estivales. Ces remontées peuvent conduire durant la phase sèche à la formation d'une couche de sel à la surface du sol. Le sel a un double effet sur les plantes. En élevant la pression osmotique* de l'eau, il limite l'accès à l'eau et aux sels nutritifs dissous (comparable à une sécheresse physiologique). Les ions toxiques, facilement assimilables, réduisent l'efficacité des processus enzymatiques et métaboliques, en particulier la synthèse des protéines.

L'oxygène

Les ressources en oxygène, indispensable à la respiration, distinguent également les milieux aquatiques des milieux terrestres. Les plantes bénéficient dans l'atmosphère d'un approvisionnement non limitant en oxygène. En revanche, la solubilité de l'oxygène dans l'eau est faible et diminue lorsque la température augmente. La teneur de l'eau en oxygène dépend, d'une part, de l'intensité des apports diurnes par la photosynthèse et, d'autre part, de sa consommation par les micro-organismes qui décomposent la matière organique et pour la respiration des plantes et des animaux. Le besoin d'oxygène est le plus fort au niveau des organes souterrains du fait de la demande en oxygène du sol (pour la minéralisation de la matière organique). Les espèces terrestres ou amphibies diffèrent grandement dans leur tolérance à l'asphyxie des racines résultant de la saturation du sol en eau¹.

Diversité des marais temporaires

L'alimentation en eau

Dans les marais temporaires méditerranéens, les plantes terrestres sont exposées successivement aux excès comme au manque d'eau. Pour les plantes aquatiques, l'assèchement est la principale menace ; inversement la phase inondée est la contrainte dominante pour les espèces terrestres.

Peu d'apports et beaucoup de pertes

Les apports d'eau des marais temporaires se font directement par la pluie ou par les écoulements superficiels et souterrains. Selon les situations, l'un ou l'autre de ces apports domine. Les pluies directes sont bien souvent la principale ressource en eau des marais temporaires. En climat méditerranéen, elles tombent à l'automne et au printemps ou préférentiellement à l'une de ces deux saisons selon les régions. Dans les zones humides de plaine ou certains lacs temporaires karstiques* (en Croatie par exemple), le régime hydrique de surface est fortement influencé par celui des nappes souterraines. Dans les marais à fond imperméable, le ruissellement, et donc la taille du bassin versant, prennent davantage d'importance.

Les pertes en eau des marais ont de multiples origines, principalement l'évapotranspiration, l'infiltration, la percolation et le débordement. En climat méditerranéen, l'évaporation directe de l'eau et la transpiration des plantes sont fortes surtout en été, et sont accentuées localement par le vent. Les pertes par percolation verticale dépendent de la conductivité hydraulique (perméabilité) du substrat. Dans les roches compactes

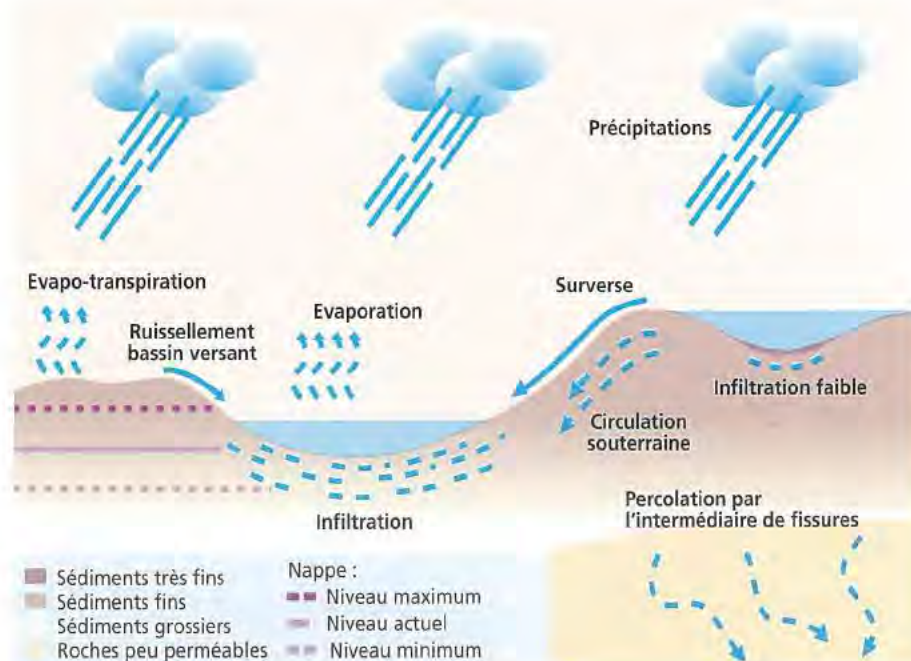


Schéma général du fonctionnement hydrologique d'un marais temporaire.

(calcaires, granites, basaltes, etc..), elles ne peuvent avoir lieu qu'à la faveur de crevasses ou de fissures. Dans les sols filtrants (limoneux ou sableux), l'eau s'infiltré à travers le fond de la totalité du marais. La granulométrie du sédiment contrôle les quantités d'eau perdues : la vitesse d'infiltration augmente avec la taille et l'arrangement des particules (la texture et la structure). Même sur substrat grossier, des sédimentations fines dans le marais peuvent créer une couche d'argile imperméable limitant ou stoppant l'infiltration.

La phase de mise en eau résulte d'un excédent des apports sur les sorties. Cet excédent intervient le plus souvent entre l'automne et la fin de l'hiver grâce à l'abondance des pluies et à de faibles pertes par évapotranspiration. Inversement au printemps les pertes augmentent rapidement avec la température.

Un bilan très variable

Dans le temps comme dans l'espace, l'approvisionnement en eau des plantes est soumis à une très grande variabilité.

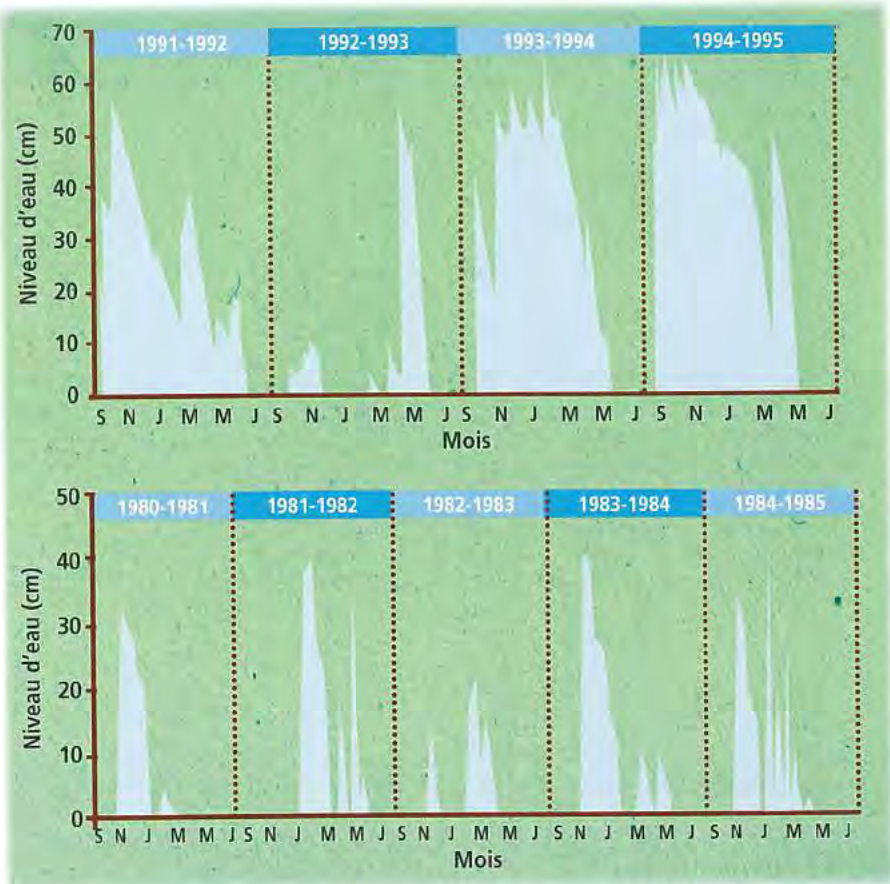
Pour la flore et la faune, trois paramètres de l'hydrologie des marais temporaires sont particulièrement importants : la date d'inondation, sa durée et la profondeur de submersion. Leurs valeurs sont extrêmement variables d'un site à l'autre en fonction des conditions locales et de l'importance relative des entrées et des sorties. La topographie, le rapport volume/surface notamment, affectent la capacité de rétention de l'eau.

De même, le bilan hydrique est variable d'une année à l'autre. Sur un même site, les dates, la profondeur et la durée de submersion peuvent fluctuer sensiblement en fonction des précipitations annuelles.

La conductivité hydraulique de quelques roches. d'après Todd, 1980.

Matériaux	Conductivité hydraulique (m/jour)
Graviers	150 - 450
Dune sable	20
Sable	2.5 - 45
Granite (altéré)	1.4
Calcaire	0.94
Grès	0.2 - 3.1
Schiste	0.2
Limons	0.08
Basalte	0.01
Dolomite	0.001
Argile	0.0002
Ardoise	0.00008

Diversité des marais temporaires



Variations des hauteurs d'eau au cours de quatre années consécutives dans deux marais temporaires :
En haut : La Cerisière sud en Camargue, France.
En bas : La région de Marrakech au Maroc d'après Dupuis, 1988.

Les dayas marocaines

Les dayas de la région de Marrakech sont petites (quelques centaines de mètres carrés), très plates (moins de 30 cm de profondeur) et de forme arrondie. Leur formation s'explique par l'action combinée de l'eau et du vent. Dans cette région, des tourbillons d'air chaud prennent souvent naissance au même endroit. Ils emportent en altitude poussières et sables et façonnent de petites dépressions aplaties qui formeront des flaques lors des pluies. Pendant cette phase aquatique, d'octobre à février, la roche mère schisteuse sous-jacente

est altérée et dégradée en fines particules d'argiles et de limons qui seront à leur tour emportées au cours de la phase sèche. Ainsi se creuse, petit à petit, la daya. Toutefois, les plus fines particules argileuses tendent à se déposer et à former d'année en année un sédiment compact capable de résister à l'érosion éolienne. Le creusement est stabilisé en son centre mais il peut continuer de s'étendre à la périphérie, agrandissant ainsi la daya.

d'après Boutin *et al.*, 1982



Végétation et faune des marais temporaires

Les marais temporaires se présentent au cours du cycle annuel sous trois visages différents : celui d'un milieu franchement aquatique (phase inondée), puis humide (phase d'assèchement) et enfin terrestre (phase sèche).

La variabilité des conditions écologiques permet à de nombreuses espèces animales et végétales de tirer parti de cet habitat. Cependant, l'instabilité constitue une contrainte très forte. Peu d'êtres vivants pouvant supporter ces contrastes tout au long de l'année, les espèces tentent d'échapper dans le temps ou dans l'espace au stress que constitue pour elles, la phase défavorable. Les formes de résistance en vie ralentie (les graines des plantes, les œufs des invertébrés) permettent d'échapper aux conditions difficiles. D'autres espèces, principalement animales, quittent le marais lorsque les conditions ne sont plus favorables (par exemple les formes adultes aériennes dont les larves sont aquatiques comme les libellules ou les amphibiens).

Les marais temporaires offrent un habitat de reproduction à de nombreux insectes ayant des larves aquatiques.
Ischnura elegans.

Flore et communautés végétales

Sur un même site, la succession de conditions écologiques contrastées (milieu aquatique puis terrestre, ou doux puis salé) offrent à de multiples espèces (aquatiques, amphibies, terrestres, plus ou moins halophytes*...) une niche écologique ; la flore est riche comparativement à celle des milieux environnants.

D'un site à l'autre, les conditions hydrologiques, de substrat, de salinité, de climat... diffèrent largement, de sorte que le peuplement végétal y est bien différent : le nombre d'espèces rencontrées au total est élevé.

La diversité des communautés végétales est plus difficile à évaluer que celle des espèces. Elle peut être abordée par la classification des associations végétales de l'ensemble des milieux en Europe (typologie "CORINE"). Ce système regroupe les formations végétales proches tant du point de vue de leur composition floristique que des conditions écologiques prédominantes.

Pour simplifier, deux grandes catégories de communautés végétales sont distinguées selon que l'eau soit douce ou salée.

Richesse floristique des mares provençales

La richesse floristique des mares temporaires de Provence (Massifs de l'Estérel et des Maures, Crau) dépend grandement de leur superficie. Les plus grandes (quelques dizaines d'ares tout au plus), hébergent 60 à 100 espèces. Les plus petites (cupules d'érosion dans la roche de quelques décimètres carrés) n'en possèdent que 15 à 20. La plus riche est la plus grande,

située sur un substrat calcaire : une mare de Crau possédant 104 espèces.

Beaucoup d'espèces sont très clairsemées : 40 à 50 % d'entre elles en effet sont présentes dans moins d'un relevé sur dix. Au contraire, dans les marais permanents la richesse spécifique est souvent limitée à moins d'une dizaine d'espèces avec un fort recouvrement (*Pbragmites*, *Scirpus*, *Potamogeton*, *Nuphar*).

d'après Barbéro *et al.* 1982

Végétation et faune des marais temporaires

Les associations des marais d'eau douce

La flore y dépend beaucoup de la profondeur de l'eau et de sa richesse en carbonates.

- Dans les marais peu profonds et de petite taille installés sur un substrat non calcaire, aux eaux souvent acides, dominent des associations à isoètes (*Isoetes durieui*, *I. velata*, *I. hystrix*...) et à joncs (*Juncus bufonius*, *J. pygmaeus*, *J. capitatus*...). Nombre d'espèces y sont connues pour leur rareté et sont protégées au plan régional, national ou européen. Plusieurs familles de ptéridophytes* y sont bien représentées (Isoétacées, Marsiléacées).
- Dans les marais sur substrat carbonaté (calcaire), les eaux sont plus riches en nutriments, plus fortement minéralisées et envahies par un riche peuplement de plantes aquatiques à feuilles linéaires : myriophylles (*M. alterniflorum*), zannichellies (*Z. pedunculata* et *Z. obtusifolia*), charas (*C. aspera* et *C. vulgaris*) et certains potamots (*P. pusillus*, *P. trichoïdes*). Parfois dominent les callitriches (*C. truncata*, *C. brutia*) et les renoncules à fleurs blanches (sous-genre *Batrachium*) comme *Ranunculus peltatus* ou *R. aquatilis*... Quelques espèces de characées comme *Chara aspera*, *C. vulgaris*, *Tohyrella glomerata* s'y rencontrent également.
- Certains marais sont essentiellement peuplés de characées du genre *Chara*, sur calcaire, et *Nitella*, sur substrat non calcaire.



Isoetes setacea
est une espèce rare
proche des fougères.

Les associations des marais saumâtres et salés

Elles se divisent schématiquement en deux types :

- Les marais à végétation non vasculaire (characées des genres *Lamprothamnium*, *Tolypella*, *Chara sp.*)
- Les marais à plantes vasculaires (*Ruppia*, *Ranunculus*, *Zannichellia...*) dont la composition floristique varie selon les conditions de milieu : profondeur, salinité des eaux, durée d'inondation, régime de pâturage. Les héliophytes (*Scirpus sp.*, *Eleocharis sp.*, *Typha sp.*) peuvent dominer dans ces milieux¹ et certaines espèces terrestres (*Aeluropus littoralis*, *Suaeda maritima*, *S. splendens*, *Limonium spp.*, *Cressa cretica...*) peuvent profiter de la phase d'assèchement pour atteindre un recouvrement important.

Les characées, des plantes originales

Les characées, abondantes dans de nombreux marais temporaires, peuvent faire penser par leur physionomie à des plantes à fleurs. Ce sont des algues vertes formant un groupe particulier, dont les plus vieilles espèces sont apparues il y a environ 400 millions d'années. La famille des characées ne comprend que six genres dont le genre *Chara* est le plus commun et le plus diversifié en Méditerranée (une vingtaine d'espèces). Produisant des gamètes* femelles protégés par une coque dure (l'oogone), les characées préfigurent le mode de reproduction par des graines développé plus tard chez les plantes

supérieures. Elles possèdent une étonnante aptitude à fixer le calcaire au point que les *Chara* en sont constituées jusqu'à 70 %². Leur fort développement peut modifier les caractéristiques physico-chimiques de l'eau : elles peuvent en abaisser la concentration en calcium et la turbidité par rétention des particules en suspension entre les verticilles*. Les abondantes formations qu'elles constituent sont à la fois un habitat pour de nombreux animaux (lieu de ponte et d'alimentation pour des poissons, des insectes...) en même temps qu'une source de nourriture appréciée des gastéropodes, cyprinidés et des canards³.

1 - Voir n° 6 dans la même collection.
2 - El Kbiati, 1987

3 - Guerlesquin & Podlejski, 1980

Végétation et faune des marais temporaires

La faune

La faune des marais temporaires est constituée d'espèces qui représentent un large spectre de dépendance au milieu aquatique.

Certaines d'entre elles sont caractéristiques de ce milieu alors que d'autres, plus ubiquistes*, sont également abondantes dans les milieux aquatiques permanents. Les espèces les plus caractéristiques des milieux à submersion temporaire ont un cycle de vie comportant deux phases essentielles, l'une aquatique et l'autre terrestre. Les amphibiens mais aussi de nombreuses espèces d'invertébrés sont dans ce cas, avec des stades larvaires aquatiques et des stades adultes aériens (libellules, moustiques...). Les espèces qui utilisent les marais temporaires uniquement pour leur alimentation sont généralement ubiquistes et ne dépendent donc pas étroitement de cet habitat. Ce sont des utilisateurs facultatifs qui peuvent quitter un habitat devenu défavorable pour en chercher un nouveau.

Le pélodyte ponctué
Pelodytes punctatus pond en
février afin que la métamorphose
des têtards puisse s'achever avant
le dessèchement des marais.





Chez les *Triops*, les œufs permettent de survivre pendant la période sèche.

J. Roché

Les invertébrés

Ils constituent un groupe important et diversifié. Si de nombreuses espèces ne sont pas exclusives de ces milieux, les peuplements diffèrent cependant de ceux des marais permanents. Les copépodes, phyllopoètes et ostracodes sont caractéristiques par leur présence, plus ou moins régulière¹. Au contraire, les isopodes, amphipodes et décapodes sont souvent absents ou peu abondants.

Les poissons

Strictement aquatiques, les poissons ne peuvent coloniser des milieux temporaires si ceux-ci ne sont pas connectés périodiquement à des milieux aquatiques permanents. S'il arrive que des poissons pénètrent dans des marais temporaires, leur reproduction y est possible mais son succès très aléatoire. La connexion avec le milieu aquatique permanent, souvent éphémère, ne permet qu'à une infime proportion des alevins de quitter le marais avant l'assèchement².

Les réponses adaptatives de la faune

Face à l'alternance de périodes sèches et d'inondation, les animaux aquatiques et notamment les invertébrés ont développé trois types de réponses adaptatives :

- Un cycle de vie très court pendant la phase aquatique relayé par des formes de résistance pendant la phase terrestre : de nombreux invertébrés (anostracés, copépodes, ostracodes) sont capables de s'enkyster pour traverser la période sèche prenant ainsi une forme de vie ralentie. Les moustiques grâce à leur développement larvaire rapide et la grande durée de survie des œufs dans le sédiment peuvent

coloniser des sites éphémères. L'éclosion des œufs survient à la mise en eau si la température est suffisante.

- La fuite des adultes vers d'autres milieux aquatiques : cas de certains diptères et coléoptères (dytiques par exemple)
- L'adaptation des adultes à la vie terrestre : odonates, trichoptères, diptères par exemple.

L'absence de poissons prédateurs permet à certains crustacés colorés ou de grande taille (*Branchipus sp.*, *Triops sp.*), de proliférer dans ces milieux.

1 - Ramdani, 1986

2 - Poizat & Crivelli, 1997

Végétation et faune des marais temporaires

Les amphibiens

Les amphibiens sont parfaitement adaptés aux marais temporaires : leurs larves et stades juvéniles sont strictement aquatiques alors que les adultes sont terrestres. La ponte, qui se déroule en général au printemps pendant la phase aquatique, n'a de chance de succès que si la durée de submersion est suffisamment longue pour permettre le passage par toutes les métamorphoses jusqu'au stade adulte. La rapidité de développement et la précocité de la ponte sont des paramètres essentiels dans le succès de la reproduction. En Andalousie, le pélobate cultripède (*Pelobates cultripes*) profite des températures clémentes pour pondre entre octobre et février, étalant ainsi ses métamorphoses de mi-mars à mi-juin. D'autres espèces disposent de moins de temps pour assurer leur reproduction. La ponte du pélodyte (*Pelodytes punctata*) débute en février et les métamorphoses en avril, la rainette méridionale (*Hyla meridionalis*) pond seulement à partir d'avril¹.


La variabilité des conditions d'inondation (date, durée) et la taille des populations, souvent petites et isolées, exposent les espèces à des risques d'extinction locale très élevés. Le fonctionnement en métapopulations* avec des échanges entre noyaux de populations exploitant des mares ou marais sensiblement différents les uns des autres limite cependant les risques.



Les pontes de crapaud calamite s'entremêlent à la végétation aquatique (*Callitriche brutia*).

P. Grillas

¹ - Nöllert & Nöllert, 1992



En Camargue, les sarcelles d'hiver s'alimentent dans les marais peu profonds de graines de cypéracées et d'oogones de characées¹. Les gros invertébrés comme les triops, constituent une nourriture de choix pour l'aigrette garzette, les hérons bihoreau, crabier et garde-bœuf².

Les oiseaux

Pendant la période de submersion les marais temporaires constituent trois types d'habitats permettant aux oiseaux d'eau d'assurer des fonctions essentielles.

■ Habitat d'alimentation

L'abondance des ressources végétales (feuilles, graines, tubercules) et animales (invertébrés) et leur disponibilité conditionnent l'utilisation par les hérons et canards, oies, râles et laridés. Les phases d'assèchement au printemps et de mise en eau à l'automne sont particulièrement propices à l'alimentation des limicoles en migration et des ardéidés en concentrant les proies sur de petites surfaces d'eau peu profonde.

■ Habitat de reproduction

Un couvert végétal dense est favorable à la nidification des poules d'eau, des foulques voire des canards les plus précoces (colvert) lorsque la période de submersion est suffisamment longue.

■ Habitat de repos

Les plus grands marais peuvent servir de remise diurne (par exemple les marais de Doñana, Espagne ou de Camargue) pour les canards en hivernage. Quand la présence d'arbres s'y prête les hérons arboricoles peuvent également s'y installer en dortoir.

Les mammifères

A la différence des oiseaux, les mammifères sauvages comme les lapins et les sangliers exploitent essentiellement la période d'assèchement alors que certains mammifères domestiques (chevaux, bovins) tirent parti de l'abondante production végétale de la phase aquatique. Bien que le marais temporaire n'apparaisse pour eux que comme un milieu d'appoint, leur impact n'y est pas négligeable : piétinement, grattage (lapins), labour (sanglier) modifient la structure du sol et la distribution des graines qu'il renferme ; les déjections apportent une fertilisation ; abrouissement* et pâturage contribuent à sélectionner les espèces et à structurer l'habitat.

1 - Tamisier, 1971

2 - Hafner, 1977

Végétation et faune des marais temporaires



R. Cavignaux / Bios

Les sangliers fouissent le sol en quête de nourriture.

Les animaux vecteurs de dissémination des plantes

Les animaux contribuent à la dissémination des semences dans les marais temporaires. Le déplacement des animaux de marais en marais favorise une dissémination dans un site favorable à la germination des graines. Beaucoup de graines ou de spores sont transportées à la surface du corps des animaux, dans leur fourrure, leurs sabots (ongulés sauvages et domestiques), leurs plumes, leurs pattes. Un centimètre cube de boue d'un marais temporaire peut contenir jusqu'à une dizaine de semences de diverses espèces. Darwin¹ avait noté la présence des graines de

plantes aquatiques sur le corps des oiseaux d'eau. Ainsi sur un échantillon de 36 oiseaux d'eau tués à la chasse dans un marais du New Jersey, 28 d'entre-eux portaient un total de 89 graines sur les pattes et surtout sur les plumes².

La dissémination peut aussi se réaliser après passage dans le tube digestif des animaux qui les consomment (canards, chevaux, ragondins, lapins...). Quelques graines échappent à l'action des sucs digestifs et sont rejetées dans le milieu en ayant conservé la capacité de germer. L'attaque modérée des enveloppes dures (scirpes par exemple) des graines par les sucs digestifs pourrait favoriser leur germination par levée des inhibitions tégumentaires*.

1 - Darwin, 1859

2 - Vivian-Smith & Stiles, 1994



La vie de la plante

L'alternance des phases sèches et aquatiques est difficile à supporter pour la plupart des plantes, qu'elles soient aquatiques, amphibies ou terrestres. Cette contrainte est d'autant plus grande que le calendrier des deux phases n'est pas identique chaque année.

La phase d'inondation impose de difficiles conditions de photosynthèse dans l'eau dues à la faible disponibilité de l'oxygène, du dioxyde de carbone et de la lumière. Les plantes aquatiques peuvent les surmonter par des adaptations d'ordre anatomique et physiologique : présence de tissus protecteurs peu épais facilitant l'absorption du rayonnement solaire (pas de cuticule*, pas de parenchyme palissadique*) et de tissus avec des espaces vides facilitant la circulation interne des gaz.

Les graines de *Ranunculus peltatus* résistent à la sécheresse estivale sous forme de graines dans l'attente d'une nouvelle mise en eau du marais.

(parenchyme lacuneux*), recours aux carbonates solubles (et non au CO_2) comme source de carbone inorganique, assimilation de nutriments par les feuilles et alimentation interne en oxygène des racines par les organes photosynthétiques. Les réponses adaptatives des plantes aquatiques à l'inondation sont très variées et dépendent de sa durée, de la hauteur, de la transparence et de la température de l'eau.

L'assèchement est une phase de transition, souvent brève (quelques semaines seulement), entre les phases aquatique et terrestre. Elle est exploitée par les espèces amphibies qui commencent leur développement en milieu aquatique et peuvent le terminer sur un substrat humide, voire sec.

La phase sèche ne manque pas non plus de contraintes : les fortes chaleurs estivales et le vent accroissent la transpiration des plantes terrestres, le manque d'eau les assoiffé. Dans les zones humides côtières ou dans les bassins endoréiques, les plantes terrestres rencontrent un stress supplémentaire particulièrement fort : la salinité.

Dans de telles conditions, les plantes ont développé une multitude de stratégies, au niveau de leur cycle biologique et dans toutes les phases de leur vie, leur permettant d'échapper aux effets de ces stress ou de les limiter.

En condition de forte luminosité,
Callitriche truncata produit
des bulles d'oxygène
au cours de la photosynthèse.



Le cycle biologique : un mode de vie

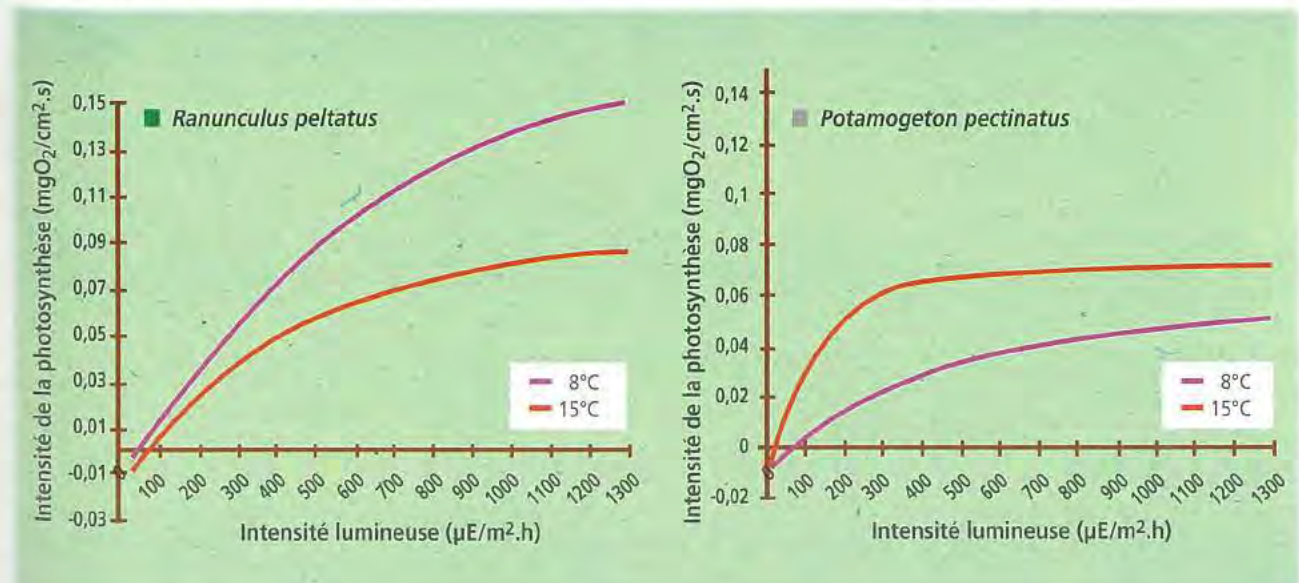
Les espèces annuelles évitent les stress...

Dans les marais temporaires méditerranéennes françaises, 79 % des espèces sont annuelles ou bisannuelles*1.

Un cycle de vie très court, telle est la stratégie de vie adoptée par la majorité des espèces des marais temporaires pour répondre à la diversité et à l'intensité des stress rencontrés au cours de l'année. Cette stratégie permet d'éviter les périodes les plus difficiles pour la croissance et à concentrer le cycle annuel sur la courte période favorable qui peut durer de quelques semaines à quelques mois. A l'exception des espèces amphibies, les plantes déroulent leur cycle, de la germination à la production des graines, durant l'une des phases, aquatique ou terrestre. Elles échappent ainsi au fort contraste écologique engendré par l'alternance des conditions sèches et submergées. La plupart des plantes sont donc annuelles et passent la période difficile sous forme de graine ou spore. Les espèces vivaces* dominent en revanche dans les milieux plus stables comme les marais permanents où leur pérennité est un avantage dans la compétition pour l'espace, pour la lumière et les nutriments.

La courte durée de l'inondation, dont la majeure partie se déroule en hiver, impose aux espèces aquatiques de boucler rapidement leur cycle de vie. Les plantes aquatiques augmentent leurs chances de succès (la production de graines) en exploitant la totalité de la phase d'inondation et par conséquent en n'étant pas exigeantes sur les conditions de lumière et de température. Les espèces strictement aquatiques (*Zannicbellia sp.*, *Callitriche sp.* ...) ou certaines amphibies (*Ranunculus peltatus*) sont capables de germer dès l'automne si le marais est en eau et de se reproduire en fin d'hiver et au début du

La photosynthèse mesurée par la quantité d'oxygène produit, augmente avec l'intensité lumineuse et avec la température. *Ranunculus peltatus* croît dans les marais temporaires et *Potamogeton pectinatus* dans les marais permanent 2.



1 - Médail et al., 1996

2 - Volder et al., in press

printemps. En revanche, les espèces de la phase terrestre, qu'elles soient amphibies ou strictement terrestres, germent au printemps et se reproduisent à la fin de celui-ci (par exemple *Lythrum tribracteatum*) ou en été (par exemple *Pulicaria sicula*).

... les espèces vivaces s'y adaptent

Quelques espèces vivaces occupent les marais temporaires grâce à des formes de croissance terrestres ou amphibies (hélrophytes) mais jamais entièrement aquatiques. Leur survie passe par l'une des conditions suivantes :

- Supporter le contraste entre une inondation de plusieurs mois et une sécheresse prolongée. Quelques fougères aquatiques (*Marsilea strigosa*, *Pilularia minuta*, *Isoetes sp.*) et *Cressa cretica*, sont capables d'entrer en dormance pendant la période défavorable. *M. strigosa* et *P. minuta* se développent pendant la phase aquatique et résistent à l'assèchement estival par leurs parties souterraines bien protégées contre la dessiccation. Inversement le cycle de vie de *Cressa cretica* est terrestre et son appareil racinaire entre en vie ralentie pendant la phase aquatique. Si le contraste saisonnier est atténué par une humidité persistante du sol, plusieurs hélrophytes peuvent se maintenir (phragmites, scirpes, joncs).
- Fonctionner temporairement comme une espèce annuelle : devant des conditions trop difficiles, les organes pérennes de certaines espèces disparaissent. La plante n'assure plus alors son avenir que dans ses graines ou ses spores, comme une plante annuelle. C'est le cas d'*Isoetes velata* dont la partie pérenne, semblable à un bulbe, meurt lors de grandes sécheresses estivales. L'isoète ne subsiste plus alors que par ses spores.
- Coloniser le milieu à partir d'habitats proches plus sûrs : ces espèces ne sont pas dépendantes des marais temporaires qu'elles coloniseront pendant les années favorables. Cette stratégie est adoptée par des espèces opportunistes capables d'accroître rapidement leurs populations et possédant de grandes aptitudes à la dispersion des semences. Elles sont aussi bien aquatiques (scirpes originaires des marais permanents) que terrestres (*Limonium spp.* issus des prairies salées).



J. Roché

Lythrum tribracteatum,
une des nombreuses espèces
des marais temporaires.

Le stock de graines : un capital bien géré

L'existence des plantes annuelles dans les marais temporaires est très précaire.

Les études camarguaises suggèrent que les générations de graines diffèrent dans leur taux de germination, fort chez les graines les plus jeunes, plus faible chez les graines âgées soumises à des phases de dormance¹. Les jeunes graines ont un fort taux de germination si les conditions de la première mise en eau sont favorables. Cette fraction permet de développer rapidement des populations importantes. Les graines âgées du stock semencier germent plus difficilement ; elles assurent à long terme la pérennité du stock et donc l'avenir de la population.

La consommation par les herbivores, les échecs répétés de la germination ou de la reproduction dans un environnement instable, sont autant de causes potentielles de disparition d'une population locale. Le stock de graines dans le sol est donc de la plus haute importance pour la survie d'une population d'un site donné.

Deux conditions assurent la pérennité de ce stock, véritable "banque de graines" : une longévité des graines dans le sol qui dépasse l'année et une germination chaque année qui ne mobilise pas la totalité du stock. Le nombre de graines viables est le meilleur moyen d'estimer la taille de la population. Cette mesure est de loin préférable à celle effectuée à partir de la végétation (nombre de pieds par exemple) car une espèce très abondante (par ses graines) peut très bien être en attente de conditions favorables à la germination et se trouver fort peu représentée "en surface" à l'état de plante verte.

La dimension des stocks semenciers, leur durée de vie, leur rôle dans le fonctionnement des populations dans les marais méditerranéens sont relativement peu connus. Si les données sont encore fragmentaires, quelques informations sur le fonctionnement des stocks de graines des marais temporaires méditerranéens commencent à être disponibles.

Des graines par dizaines de milliers

L'inventaire de stocks de graines dans les deux premiers centimètres de sol a révélé à Doñana (Espagne) et en Camargue (France), la présence de plusieurs dizaines à centaines de milliers de graines par mètre carré². La densité des graines dépend de la distribution des espèces dans l'espace (abondance de graines de plantes submergées au centre des marais, de graines de plantes amphibies sur les rives), mais aussi des mécanismes et des agents de dissémination.

■ Espagne² ■ France¹

Milieux	Doñana	Camargue
Densité de graines milliers/m ²	320 - 530	40 - 800

Des milliers de graines dans le fond des marais temporaires attendent des conditions favorables pour germer.

1 - Bonis, 1993

2 - Grillas et al., 1993

En Australie, Brock et Britton ont évalué la possibilité d'utiliser les stocks dormants pour la restauration de sites asséchés. Des échantillons de sédiment contenant 21 espèces ont été collectés en 1982 et mis en condition de germination en 1993. Deux espèces seulement ont été capables de germer après 11 années d'assèchement : *Juncus articulatus* et *Myriophyllum variifolium*. Dans le site étudié, le stock relictuel de semences ne permettait donc pas de reconstituer la végétation originelle après un assèchement long. Ainsi, le recours à des transplantations de semences ou de plantes peut s'avérer nécessaire dans un projet de restauration¹.

Distribution verticale des graines

Le nombre de graines décroît rapidement de la surface vers la profondeur. Dans deux marais temporaires de Camargue, 76 à 97 % des graines et spores se trouvaient dans les quatre premiers centimètres de sédiment, valeurs très proches de celles relevées dans les marais du Guadalquivir ou de Californie (80 %) et bien supérieures à celle de prairies humides (20 à 50 % des graines dans les cinq premiers centimètres). A Doñana (Espagne) et en Camargue, des graines viables ont été trouvées jusqu'à 10 cm de profondeur.

La distribution verticale dans le sol résulte de multiples phénomènes : l'importance du dépôt de semences à la surface du sol, la sédimentation souvent faible dans les marais temporaires, la migration progressive vers le bas par des fentes de retrait dans le sédiment, l'activité animale (piétinement par le bétail, fouissement par les sangliers, grattage des lapins), la mortalité naturelle et la consommation par divers animaux. En Camargue, il est probable que la prédation par les nombreux canards granivores contribue à diminuer le stock en surface, mais cet impact est probablement très irrégulier dans l'espace et n'a pas été mesuré.

Longévité des semences

La durée de vie des graines dans le sol est mal connue. Les graines de *Callitriche truncata*, *Zannichellia pedunculata*, *Ranunculus peltatus* ou les spores de characées ou d'*Isoetes* restent viables plusieurs années. Il est courant, dans les marais temporaires, que des espèces ne soient pas observées pendant des années puis apparaissent brusquement en grand nombre. Les graines, de certaines espèces sont viables sur des périodes longues. Le fait est attesté pour celles de *Chenopodium album* (1 700 ans), *Rumex crispus* (80 ans) et pour les spores d'*Isoetes* et de *Marsilea* par le biais d'herbiers conservés pendant plusieurs dizaines d'années. Toutefois, cela n'implique pas que la longévité dans les conditions naturelles soit aussi élevée. La survie des spores est probablement bien meilleure au sec et à l'abri de la prédation que dans les marais soumis à l'alternance de conditions sèches et humides.

¹ - Brock & Britton, 1995

La germination : une spéculation sur l'avenir

La germination est un stade très important dans le cycle de vie des plantes du marais temporaire.

Les conditions de submersion étant fluctuantes, et la date d'assèchement non prévisible pour les plantes au moment de la mise en eau, la germination représente un véritable pari sur les chances de succès. Dans cette spéculation le stock de semences est le capital, les graines qui germent constituent la mise, et le gain est représenté par le nombre de graines produites à la fin de la saison.

Une stratégie ...

Dans un milieu instable et peu prévisible, les espèces ne peuvent risquer tout leur capital à la fois en laissant germer toutes leurs graines dès que les conditions deviennent favorables. De multiples problèmes peuvent survenir durant la croissance ou la reproduction, qui conduiraient à l'extinction de la population si la totalité du stock était engagée. Les stocks doivent permettre à la population de supporter plusieurs années consécutives sans reproduction. A long terme, il est bien préférable de réserver une partie des semences, et donc de disposer de mécanismes limitant le nombre de graines qui germent.



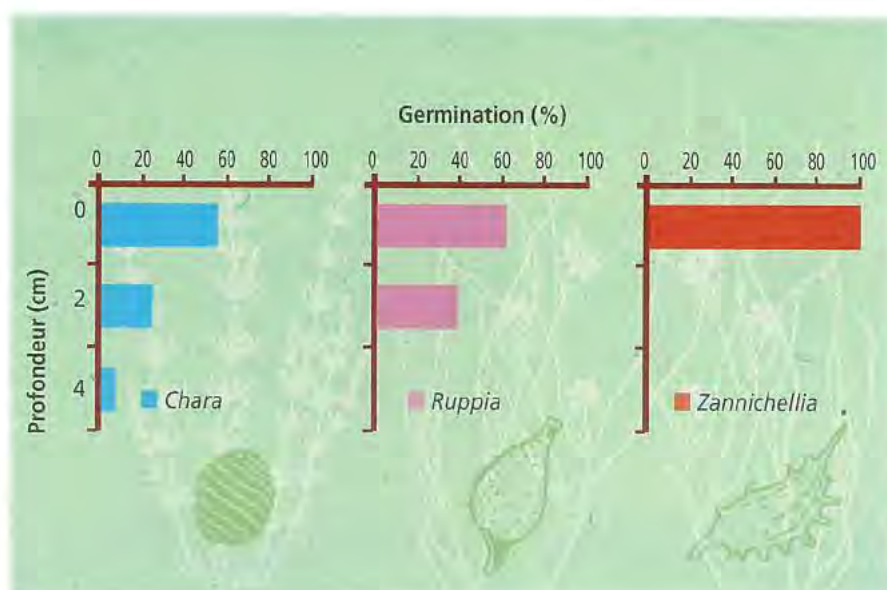
Les pluies d'automne déclenchent la germination de nombreuses espèces.

Température, humidité, lumière (intensité, composition), salinité, oxygène contrôlent la germination. L'influence de chacun de ces facteurs dépend beaucoup des espèces et des interactions entre les facteurs. L'état physiologique, les dormances primaires ou secondaires de la graine limitent aussi la germination.

... régulée par de nombreux facteurs

La température joue un grand rôle dans le contrôle de la germination. Elle permet de distinguer deux types d'espèces. Chez celles dont l'optimum est assez bas (espèces aquatiques et amphibies), la germination à l'automne ou au début du printemps est possible dès l'arrivée des pluies. La plante bénéficie donc d'une période de croissance assez longue en conditions humides. En même temps, l'inhibition de la germination par de fortes températures prévient le risque d'une germination tardive au moment de l'assèchement. Il semble que la stratégie de germination de nombreuses espèces se reproduisant au printemps (*Zannichellia*, *Callitriche*, *Ranunculus peltatus*) repose sur ce couple de facteurs inondation/température. La température optimale de germination est supérieure chez d'autres espèces moins dépendantes de l'inondation et pouvant se reproduire rapidement au printemps (*Illecebrum*) ou bien ayant une floraison printanière tardive (*Lythrum*). La température intervient non seulement par sa valeur moyenne mais aussi par ses fluctuations qui peuvent être nécessaires pour lever les dormances des graines (*Rumex obtusifolius*) parfois en combinaison avec la lumière (*Lycopus europaeus*).

Une expérience a montré que 99 à 100 % des graines qui germent sont situées dans les deux premiers centimètres de sédiment. Celles situées plus profondément ne germent pas ou bien ne peuvent émettre de plantules assez longues pour atteindre la surface, faute de réserves nutritives suffisantes dans la graine. Toutefois cette partie inactive de la banque de semences, plus âgée et sans doute en dormance, peut être réactivée par le bouleversement du sédiment.



Les graines situées dans les deux premiers centimètres du sédiment ont un taux de germination plus élevé que celles enfouies en profondeur¹.

1 - Bonis & Lepart, 1994

La vie de la plante

La lumière est indispensable à la germination de *Zannichellia pedunculata*² ou de *Callitriche truncata*. L'inhibition à l'obscurité est contrôlée par une protéine photosensible dans les parois de la graine, le phytochrome. L'enfouissement des semences limite ainsi la germination des espèces photosensibles et contribue à maintenir le stock dans le sol. Ces graines pourront germer si elles sont exposées à la lumière, à la suite d'un bouleversement du sol par les animaux par exemple.

Des expériences en conditions contrôlées ont montré que des assèchements suivis de remises en eau stimulaient la germination des graines et parfois en modifiaient la réponse à la température¹.

La teneur en oxygène du sol diminue fortement pendant la phase de submersion du fait de la mauvaise solubilité de l'oxygène dans l'eau et de la demande biologique en oxygène du sédiment. Cette chute, dont les implications sont encore mal connues, pourrait constituer un signal de submersion favorisant la germination des semences de plantes aquatiques et inhibant celle des plantes terrestres ou empêchant leur développement ultérieur.

La salinité est un facteur physique d'importance très variable dans les marais littoraux. La plupart des espèces sont moins tolérantes aux fortes salinités au moment de leur germination que pendant le reste de leur cycle. La salinité au moment de la mise en eau peut constituer un facteur important en sélectionnant les espèces en fonction de leur tolérance. Le "choc salin" qui intervient au moment de l'assèchement n'est pas sans conséquence : chez *Zannichellia pedunculata*, il diminue la température optimale de la germination³ et favorise ainsi une germination rapide à la remise en eau l'automne suivant. L'élévation de la salinité en fin de printemps contribuerait aussi à limiter la germination, jouant ainsi le rôle de signal avant une proche période d'assèchement.

Dans les eaux claires, la bonne pénétration de la lumière permet une intense production végétale sur le fond.



A. Dervieux

La croissance : lenteur ou précipitation

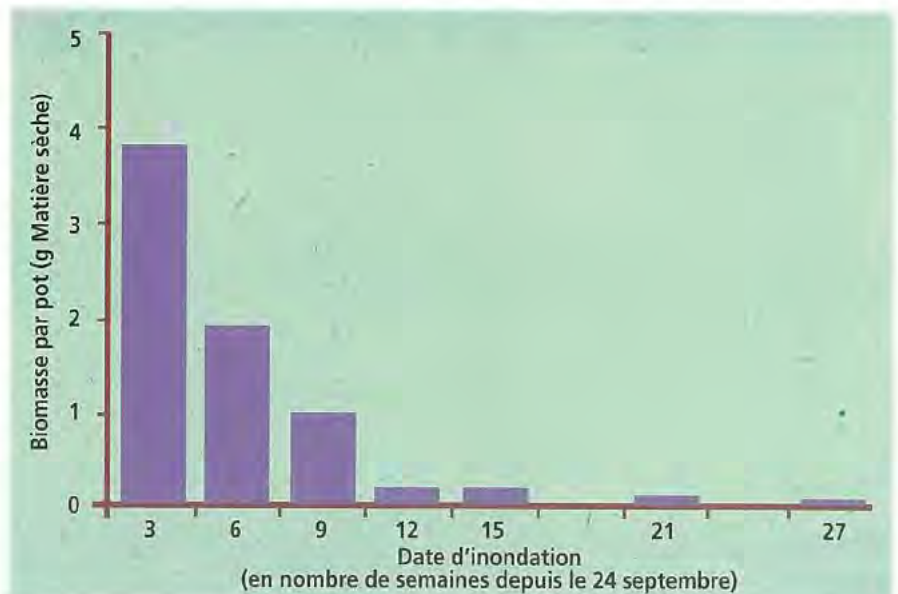
La période de croissance des plantes dans les marais temporaires diffère selon les espèces.

Elle est tributaire de la phase sèche chez les plantes terrestres, de la phase inondée chez les plantes aquatiques et de la période de transition chez les amphibiens. De multiples facteurs affectent la croissance des espèces aquatiques.

Importance de la date d'inondation

Des échantillons de sédiment d'un marais temporaire camarguais ont été soumis expérimentalement sur le terrain à sept dates de mise en eau différentes réparties de fin septembre à mi-mars. Un intervalle de trois semaines sépare les cinq premières dates et de six semaines pour les deux dernières. La biomasse végétale produite sur chaque échantillon a été récoltée début mai, date correspondant au début de la baisse rapide du niveau d'eau et au maximum de production dans ce marais. La chute de production fut très

forte dès le début de l'expérimentation : un retard de seulement trois semaines dans la mise en eau à l'automne (24 septembre ou 15 octobre) a eu pour conséquence une diminution de près de moitié de la biomasse totale des plantes aquatiques. Ce déficit de biomasse ne résulte pas seulement du raccourcissement de la durée de submersion exploitée pour la croissance mais aussi de la perte, au début de l'automne, d'une période favorable en raison de ses températures douces. Une submersion plus longue au printemps peut néanmoins compenser une faible biomasse résultant d'une mise en eau tardive à l'automne.



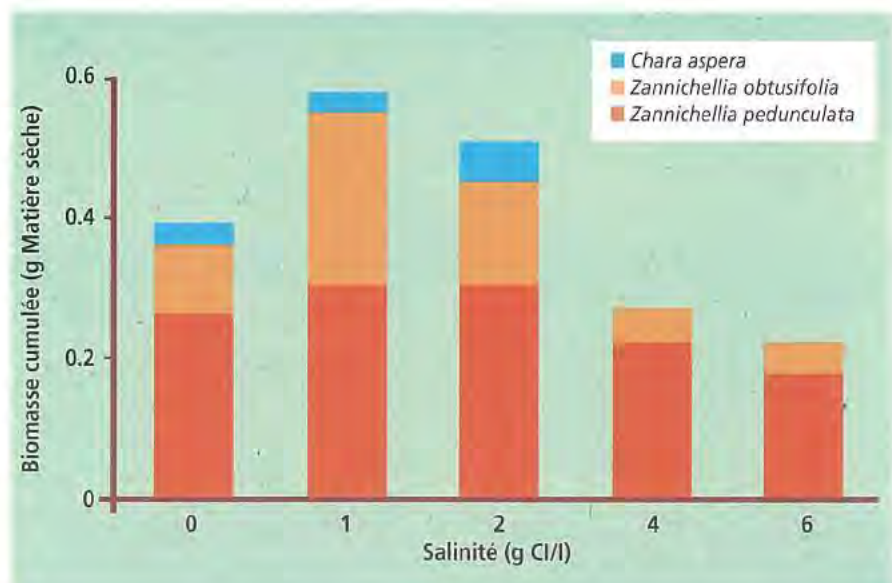
Une submersion précoce augmente la production de biomasse. d'après Grillas & Battedou, sous presse.

La vie de la plante

La durée de submersion et les conditions de température et de lumière pendant cette période sont déterminantes. Plus l'inondation est durable, plus les hydrophytes disposent de temps pour produire de la matière végétale. De courtes périodes de submersion limitent donc la production de biomasse. De plus, pendant l'hiver, la lumière et la température sont limitantes pour la production végétale. Une mise en eau précoce à l'automne ou un assèchement tardif au printemps offrent en revanche d'excellentes opportunités de croissance.

La turbidité de l'eau peut par ailleurs limiter la photosynthèse et donc la production végétale. La mise en suspension de sédiments par le brassage de l'eau (vent, passage d'animaux) diminue considérablement la pénétration de la lumière, déjà difficile dans la colonne d'eau, et peut empêcher le développement d'herbiers submergés¹. L'effet de la turbidité est aggravé quand la profondeur est importante.

La tolérance au sel est plus forte pendant la croissance que pendant la germination. Les conséquences de l'exposition au sel diffèrent largement entre espèces ; *Althenia filiformis*, *Chara canescens* sont très tolérantes au sel. Les *Ruppia* tolèrent des concentrations de 1,5 à 60 ‰ de sels totaux dissous. Pour d'autres espèces, la production est fortement diminuée par de faibles concentrations de sels (*Callitriche truncata*, *Chara vulgaris*) ou ne sont jamais rencontrées dans des stations exposées au sel (*Isoetes pl. sp.*, *Hippuris*). L'impact de la salinité dépend de l'amplitude annuelle des fluctuations et surtout de sa valeur au printemps, période la plus favorable à la croissance. A des concentrations élevées, les espèces non tolérantes sont tuées. Rares sont celles dont la croissance est stimulée par la présence du sel (*Arthrocnemum*, *Salicornia*).



Les espèces diffèrent dans leur tolérance au sel.
d'après Grillas et al., 1993.

1 - Duarte et al. 1990

La reproduction : renflouer les stocks semenciers



A. Dervilleux

Oogones de *Chara*.

La reproduction végétative est le mode de reproduction dominant dans les marais permanents alors que la reproduction sexuée est très largement dominante chez les plantes des marais temporaires.

Outre le remaniement génétique qu'elle implique et donc les possibilités d'adaptation à long terme, les graines ou spores produites par voie sexuée sont en général plus résistantes aux variations des conditions du milieu. Les graines possèdent des téguments* épais qui les protègent contre la dessiccation et contre les prédateurs. Les graines peuvent subsister pendant plusieurs années dans des conditions défavorables alors que les propagules* végétatives en sont incapables.

Quand investir ?

Les plantes submergées doivent produire leurs graines pendant la phase aquatique afin d'assurer leur descendance car elles meurent rapidement à l'exondation. Dans les marais à assèchement rapide, les plantes submergées sont caractérisées par une reproduction très précoce. Ainsi, au nord de l'Afrique, la reproduction sexuée de *Ranunculus peltatus* et de *Callitriche hermaphroditica* débute dès février. Dans les marais du littoral nord-méditerranéen, *Tolypella glomerata*, *T. hispanica* se reproduisent tôt en février-mars et beaucoup d'autres (*Zannichellia pedunculata*, *Z. obtusifolia*, *Ranunculus peltatus*, *Ruppia drepanensis*) au début d'avril ou en mai. Différentes espèces de *Chara* le font entre mai et juillet mais ces espèces sont surtout rencontrées dans des zones où l'assèchement est le plus tardif. D'autres encore peuvent enchaîner deux voire trois périodes de floraison si les conditions hydrologiques le permettent (*Zannichellia pedunculata*)

Les espèces amphibies se reproduisent généralement plus tard que les submergées, après la baisse du niveau de l'eau (*Damasonium polyspermum* par exemple). Quant aux espèces terrestres, leur floraison s'étale de la fin du printemps (*Lythrum tribracteatum*, *Limonium virgatum*) à l'automne (*Kickxia commutata*, *Pulicaria sicula*).

Pour quel résultat ?

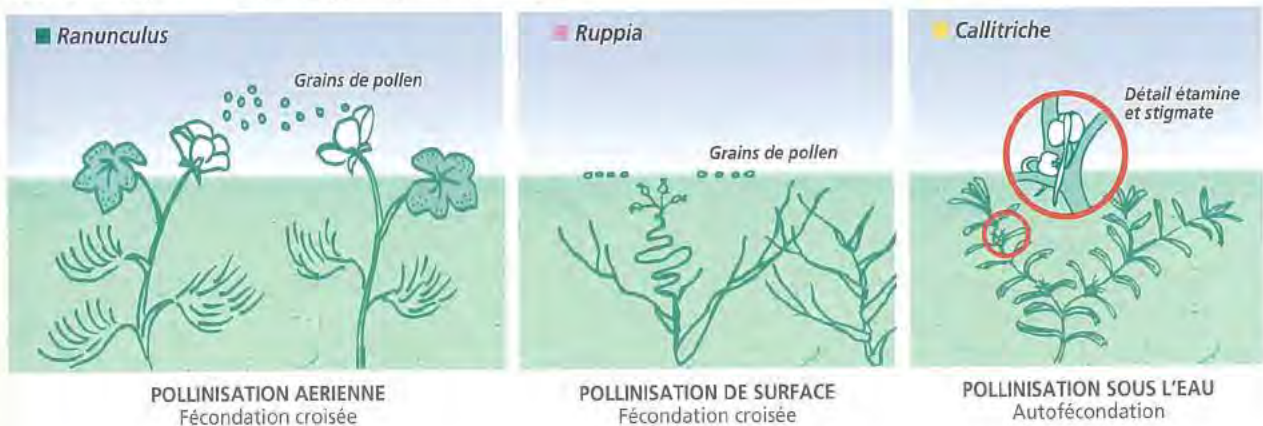
Le nombre de graines produites est très variable d'une espèce et d'une année à l'autre. Par exemple, *Cressa cretica* ne produit que quelques graines par m² contre plusieurs dizaines de milliers pour *Callitriche truncata*.

Difficultés de la pollinisation en milieu aquatique

La pollinisation est bien plus difficile dans l'eau que dans l'air car, aux difficultés du transport (faible fluidité du milieu liquide, absence d'insectes pollinisateurs) et de la rencontre des stigmates, s'ajoute le problème de la survie du pollen. Les plantes ont donc développé plusieurs stratégies :

- Rechercher l'atmosphère : chez 90 % des angiospermes* aquatiques, la pollinisation est aérienne. Pour gagner la surface, les plantes submergées doivent développer une taille suffisante dépendant de la profondeur de l'eau. Chez *Ranunculus peltatus*, les fleurs sont portées au dessus de la surface où leur stabilité est assurée par des feuilles flottantes entières, différentes des feuilles submergées très découpées. La pollinisation des fleurs femelles de *Ruppia cirrhosa* se fait à la surface de l'eau où les fleurs mâles détachées de la plante mère dérivent ; les fleurs femelles sont portées à la surface par de longs pédoncules qui se rétractent après la fécondation.
- L'autofécondation : la pollinisation sous l'eau est rare chez les angiospermes d'eau douce et concerne beaucoup de monocotylédones (par exemple *Zannichellia*, *Najas*) mais également quelques dicotylédones* (*Callitriche pro parte*). La plupart de ces espèces sont alors autogames : la fleur femelle est fécondée par le pollen de la même fleur. Divers mécanismes sont utilisés pour faciliter la rencontre des étamines avec le stigmate, dont la courbure des stigmates vers les étamines (*Callitriche*), ou la production d'une bulle d'air qui pousse le pollen vers le stigmate (*Ruppia maritima*, *Zannichellia pedunculata*).
- Des gamètes aquatiques. La pollinisation sous l'eau est la règle chez les ptéridophytes (*Isoetes*, *Marsilea*, *Pilularia*) ou les algues (charophytes) grâce à des gamètes aquatiques nageurs.

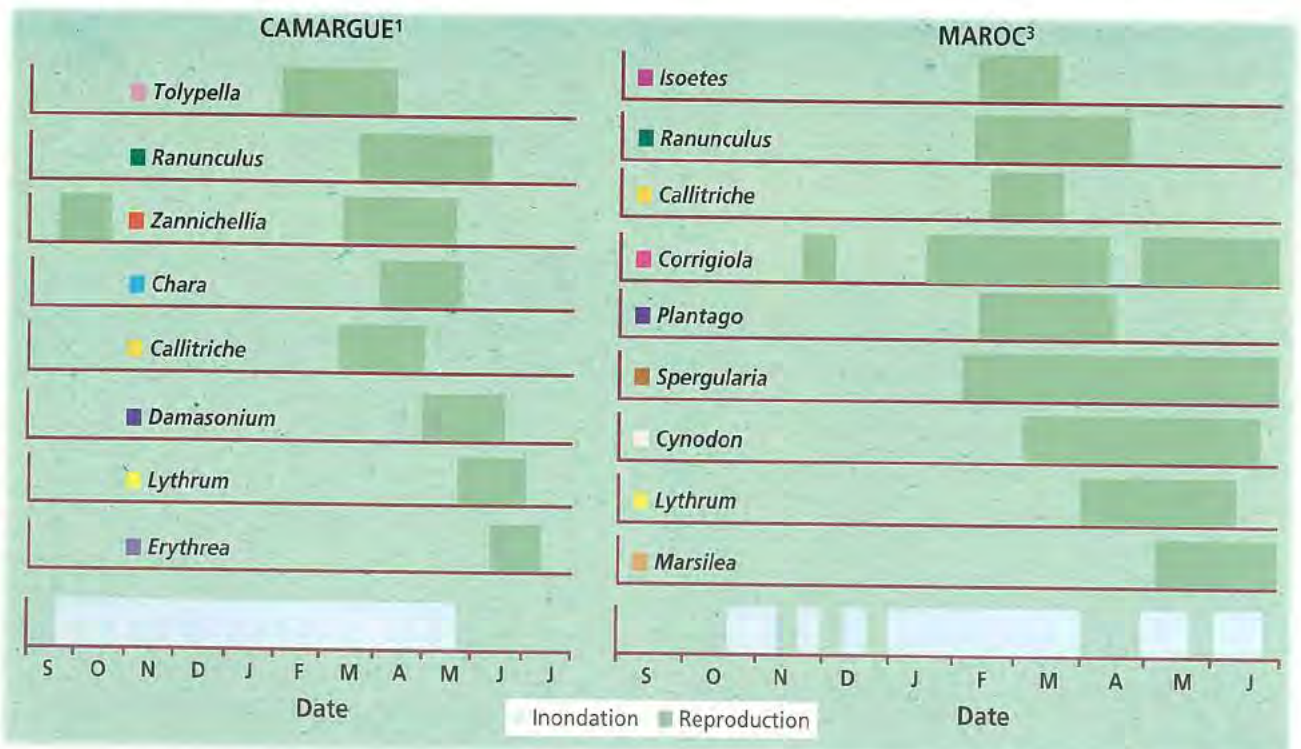
Trois modes de pollinisation utilisés par les plantes submergées.



Chez la plupart des espèces annuelles, dont celles rencontrées dans les marais temporaires, le nombre de graines produites varie avec la taille des plantes¹. La production potentielle de semences fluctue donc fortement d'une année à l'autre avec les conditions de germination et de croissance. Toutefois, pour les espèces submergées le potentiel de production de graines représenté par la biomasse ne sera réalisé que si l'assèchement n'intervient pas trop tôt. Il en résulte de grandes fluctuations quantitatives interannuelles des stocks semenciers. Ces fluctuations ne sont pas synchrones entre espèces. Le succès de reproduction des espèces les plus tardives (*Chara sp.*) est plus aléatoire que celui des espèces précoces.

D'autres facteurs affectent directement ou indirectement la production de graines des plantes. La compétition intra- et interspécifique affecte l'investissement des plantes dans la reproduction sexuée. Ainsi le nombre de graines produites par plante de *Ranunculus peltatus* diminue avec leur densité². De même, la fréquence des tiges de *Chara aspera* portant des oospores est significativement plus faible sous le couvert de *Ranunculus peltatus*. La prédation par les herbivores limite indirectement la reproduction sexuée à travers l'impact sur la biomasse, mais des invertébrés peuvent anéantir la reproduction de *Cressa cretica* en pondant dans les bourgeons floraux.

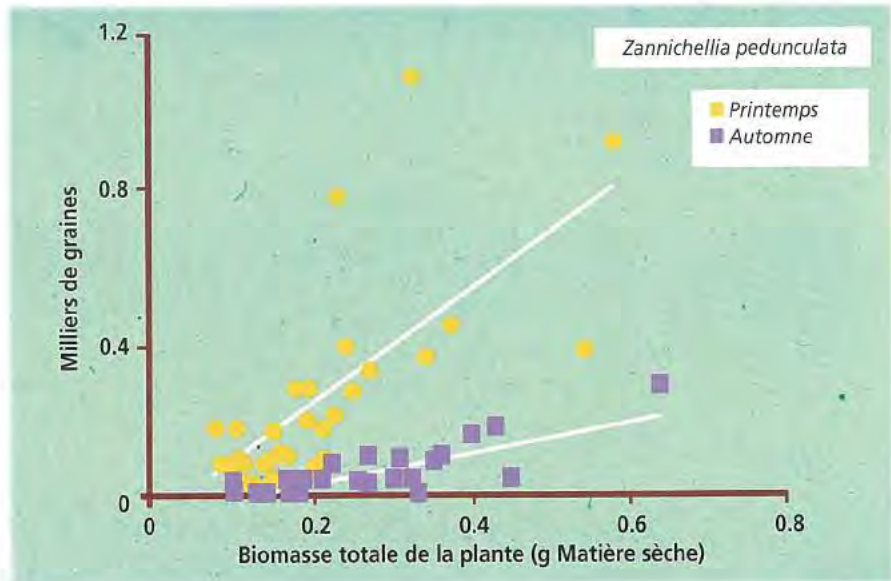
Phénologie de la reproduction de quelques plantes des marais temporaires.



1 - Bonis et al. 1995, Grillas et Battedou, in press 3 - Dupuis, 1988
 2 - Volder et al., in press

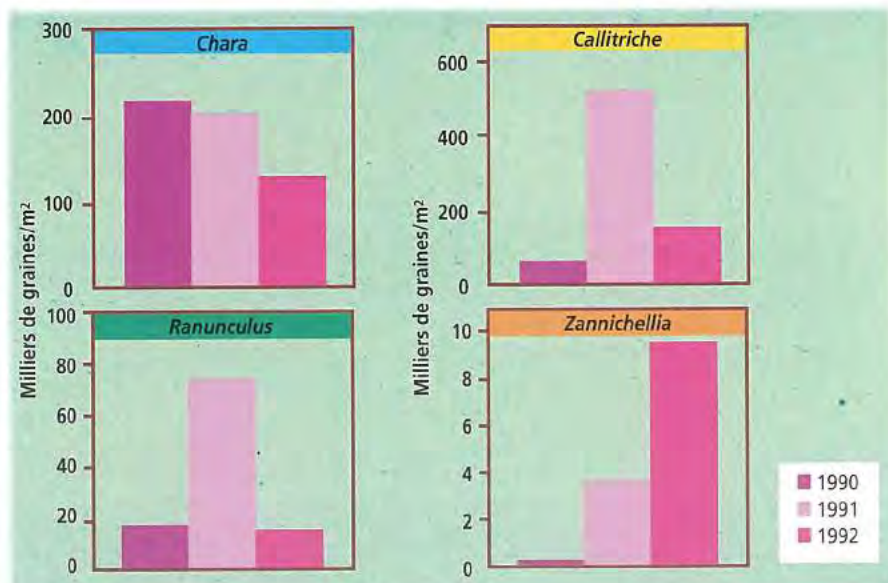
La vie de la plante

Zannichellia pedunculata produit beaucoup plus de graines au printemps qu'à l'automne. d'après Grillas et al., 1991.



Des stress environnementaux peuvent aussi modifier l'investissement reproducteur (le nombre de graines produites par unité de biomasse). L'exposition au sel (dans la gamme 0 - 18 g/l) diminue l'investissement reproducteur de *Chara contraria* alors que le même stress augmente celui de *Chara canescens*. La production de semences exacerbe alors le caractère tolérant ou non des espèces au sel.

Le succès de reproduction (nombre de graines/spores produits) fluctue de façon asynchrone entre espèces. d'après Bonis, 1993.



La dispersion : partir ou rester ?

Face à l'isolement spatial des marais temporaires dispersés sur le pourtour méditerranéen et souvent même à leur fragmentation en "mares" ou petits marais au sein même d'une région, quelle stratégie adopter pour sa descendance ?

Faut-il chercher de meilleures conditions de vie au loin et disséminer les semences à grande distance ou tenter de survivre sur place et laisser ses graines se répandre dans un faible périmètre ? Chaque stratégie a ses risques et ses atouts.

La dispersion sur le site parental garantit à court terme un habitat qui a déjà été favorable. Par contre, à long terme, l'absence de dispersion lointaine pour coloniser d'autres sites expose la population au risque d'extinction totale en cas de perturbation et au risque de diminution de la reproduction sexuée consécutive à l'isolement (dépression de consanguinité). Ce dernier risque est d'autant plus grand que la population est petite.

La dispersion lointaine réduit au contraire les risques d'extinction locale par apport de nouveaux gènes et offre la possibilité de coloniser de nouveaux sites. La colonisation ne pose relativement que peu de problèmes dans les grands complexes de zones humides, mais elle est aléatoire dans le cas de sites isolés et de petite taille.



Les formes aquatiques des invertébrés ne peuvent s'échapper quand le marais s'assèche.

La vie de la plante

Les lapins contribuent à la dispersion des graines par leurs crottes et par leur pelage.



C. Decout / Bicos

Isoetes sp. et *Ranunculus* section *Batrachium* ont des stratégies de dispersion limitées, l'un par la production de spores dans la terre, à la base des feuilles, l'autre, chez *R. peltatus* par exemple, par la courbure du pédoncule floral après la pollinisation qui enfonce les graines dans le sol à proximité immédiate du pied mère.

Au contraire, *Callitriche truncata*, *Mentha aquatica*, *Alisma sp.* produisent de nombreuses graines flottantes facilement dispersées à la surface de l'eau. Si ces graines coulent immédiatement chez certaines espèces, une dispersion à courte distance reste possible quand, à la phase d'inondation suivante, les plantules flottent en surface après la germination (ex. *Rumex*, *Callitriche*). La dispersion par le vent est bien exploitée aussi par *Eryngium sp.* dont la plante toute entière est roulée et emportée avec ses graines. Les mammifères et les oiseaux contribuent probablement de manière très efficace à la dispersion lointaine des graines. Le rôle disséminateur des lapins, grâce à leurs crottes, a été démontré en Californie dans un habitat semblable aux marais temporaires méditerranéens¹.

Chaque espèce utilise donc des modes de dissémination différents, certaines ayant même recours à plusieurs stratégies et à plusieurs agents disséminateurs simultanément. C'est le cas par exemple des isoètes dont les spores peuvent s'enterrer sur place ou être disséminées au loin par les oiseaux ou bien de *Ranunculus* qui dépose ses akènes* à proximité de la plante mère mais ils sont pourvus d'un bec parfois crochu qui facilite le transport par les animaux. Quelques espèces comme *Spergularia salina* produisent deux types de graines morphologiquement différentes (avec ou sans aile dans ce cas) correspondant à deux stratégies de dispersion².

1 - Zedler & Black, 1992

2 - Redbo-Torstensson & Telenius, 1995



Structure et dynamique

La biologie des plantes, leurs stratégies de survie dans les marais temporaires ont montré combien celles-ci peuvent s'adapter à des conditions difficiles.

La répartition des espèces dans l'espace est une réponse à la variation spatiale des contraintes rencontrées. A l'échelle de la région, des facteurs tels que la salinité, le pH des eaux, la nature du substrat sont essentiels pour comprendre la distribution des plantes et interpréter d'éventuelles différences de composition floristique d'un marais à un autre. Le pH et la géologie jouent un rôle de premier plan dans les marais intérieurs, de même que la salinité dans les marais littoraux ou les bassins endoréiques. A l'échelle locale, d'autres facteurs conditionnent l'habitat des espèces. Le régime d'inondation associé à la topographie (pente des rives notamment) est primordial. Ces deux facteurs combinés déterminent en effet des gradients écologiques (d'humidité, de salinité...) qui structurent la végétation : aquatique au

Ranunculus peltatus est une espèce à fleurs blanches commune dans les marais méditerranéens.

centre du marais, amphibie sur les rives, terrestre en périphérie. Les facteurs biotiques (compétition entre espèces, pâturage, perturbations diverses causées par les animaux...) jouent aussi un rôle, variable d'un site à l'autre.

Les formations végétales sont également instables dans le temps. Lorsque les conditions écologiques fluctuent d'année en année, elles bénéficient tantôt à un groupe d'espèces tantôt à un autre et le taux de renouvellement des espèces est élevé. Lorsque les conditions écologiques sont stables pendant quelques années, elles favorisent l'expansion d'une ou plusieurs espèces d'autant plus rapidement que la dynamique de leur population est forte.

La dynamique des peuplements végétaux est liée à celle des conditions écologiques. Elle met également en jeu l'aptitude colonisatrice des espèces et la dynamique de leurs populations, lesquelles résultent des grands traits de la biologie de chaque espèce (longévité, formes de croissance, tolérance à différents facteurs environnementaux, stratégies de reproduction...). Il reste que le hasard tient aussi sa place dans la dynamique spatiale et temporelle des communautés végétales, notamment parce que certains événements (forte perturbation du milieu) ou certaines phases du cycle biologique des plantes (dissémination des semences) sont aléatoires.



La dynamique des populations végétales est suivie minutieusement le long de transects.

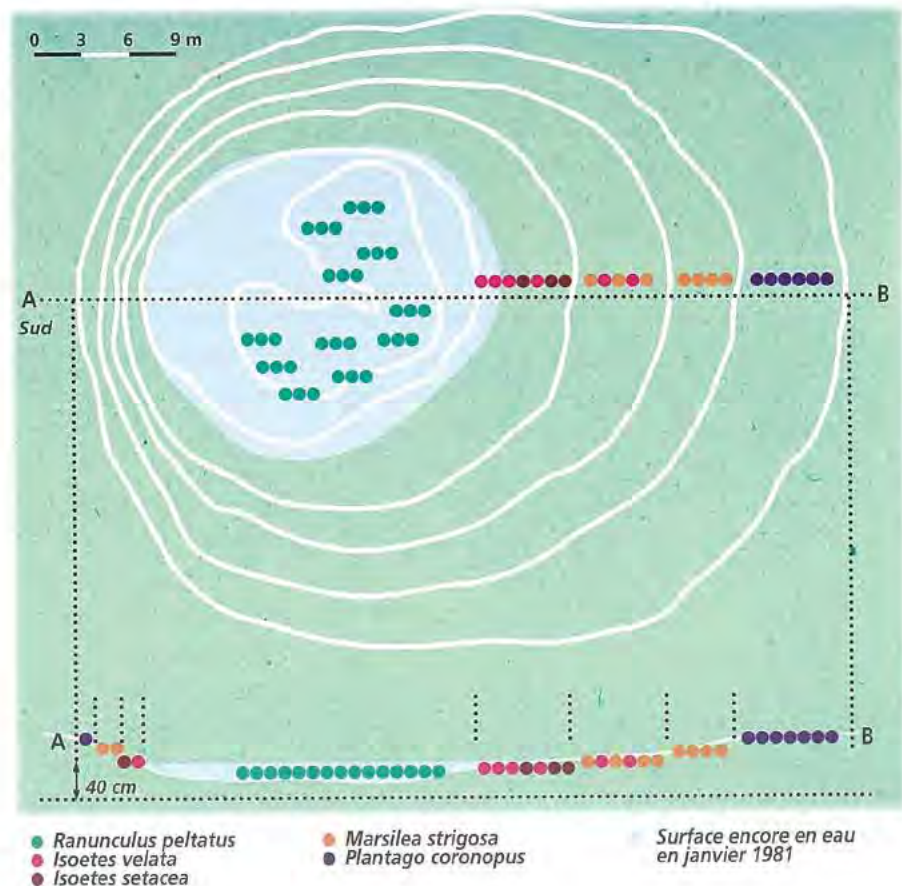
La zonation

La disposition des formations végétales en ceintures concentriques ou parallèles sur le bord des marais souligne la topographie.

Cette organisation résulte de plusieurs phénomènes dont le plus important est l'existence de gradients écologiques sur les rives : gradient de profondeur de l'eau, de durée d'inondation/assèchement, de granulométrie du substrat, de température, de lumière, voire de salinité. Chaque espèce peut exploiter une zone qui lui est propre au sein de ce gradient. La zonation de la végétation y est déterminée, moins par la profondeur, l'atténuation lumineuse ou la richesse en nutriments comme dans les marais permanents, que par la durée et la période de l'inondation.

La pente des rives influence grandement la distribution spatiale (la zonation) de la végétation parce qu'elle permet ou non l'expression d'une grande variété de conditions hydrologiques : une pente faible favorise la diversité des micro-habitats pour les plantes, au contraire une pente très forte ou abrupte laisse peu de place pour les espèces occupant une position intermédiaire sur le gradient topographique.

L'épaisseur des sédiments fins (argiles, limons) riches en nutriments et l'abondance de la matière organique, toutes deux plus élevées au centre des marais que sur les bords, contribuent aussi à la zonation de la végétation.



La distribution des espèces en ceintures concentriques sur les rives en pente douce résulte de leurs différences de tolérance à l'inondation. d'après Boutin et al. 1982.



J. Roché

La sécheresse peut sévir fortement sur les rives alors que le centre du marais est encore en eau.

La compétition renforce la zonation. Elle existe aussi bien entre plantes de même espèce que d'espèces différentes et avec d'autant plus d'intensité que la biomasse végétale (totale ou par espèce) est élevée. Les espèces pérennes ou émergentes sont en général plus compétitives que les espèces annuelles et celles à forte multiplication végétative peuvent limiter l'expansion des annuelles. Par exemple *Juncus gerardi*, *Scirpus maritimus* ou *Isoetes setacea* occupent durablement l'espace et limitent ou empêchent le développement des annuelles aquatiques ou amphibies. La compétition pour les nutriments dans l'eau joue vraisemblablement un rôle important au printemps lorsque leur concentration atteint son minimum et que la biomasse croît fortement. La compétition pour les nutriments est probablement intense dans les sites oligotrophes* où les sels nutritifs sont peu abondants.

Les animaux sauvages et domestiques perturbent les rapports de compétition entre les plantes et modifient la structure de la végétation. La faune sauvage peut exercer une pression de pâturage sur les marais temporaires à tous les stades. Pendant la phase submergée, les canards herbivores et les ragondins consomment respectivement les plantes submergées ou émergentes. Le pâturage par les anatidés intervient surtout en hivernage lorsque leurs densités sont élevées et que les marais temporaires constituent un habitat d'alimentation important.

Les sangliers utilisent les marais temporaires pendant la phase d'assèchement ou d'inondation où ils fouissent dans le sédiment humide ou faiblement submergé. Ils y consomment les parties charnues souterraines des plantes amphibies et émergentes (racines, rhizomes, tubercules).

Les herbivores domestiques consomment essentiellement les parties aériennes des espèces amphibies et des héliophytes. Seules les races les plus rustiques de vaches et chevaux pénètrent dans les marais lorsqu'ils sont en eau. Les moutons et les chèvres ne les utilisent qu'après l'assèchement.

Un pâturage modéré par les animaux présente de nombreux avantages : il maintient l'ouverture de la végétation, favorise une meilleure distribution de la lumière dans le marais, exporte une part de la biomasse végétale et finalement retarde l'évolution du milieu vers un écosystème terrestre. Face à des espèces coloniales (scirpes, roseaux...) qui tendent à fermer le milieu et à l'appauvrir, un pâturage extensif permet de maintenir des communautés végétales diversifiées. Son abandon dans maintes zones humides d'Europe a conduit, au fil des années, à un envahissement du milieu par des arbustes (ormes, frênes...) ou des peuplements pauvres en espèces (scirpaies, jonchaies).

Dynamique de la végétation dans le temps : les cycles annuels et pluriannuels

L'alternance d'une phase sèche et d'une phase inondée entraîne de profonds remaniements des peuplements végétaux, non seulement au cours de l'année mais d'une année à l'autre.

A la mise en eau du marais, les plantes réagissent de diverses manières :

- Les hydrophytes et les amphibies germent.
- Les terrestres annuelles qui ont subsisté pendant l'été meurent (soudes, bromes).
- Les pérennes terrestres et amphibies (salicornes, joncs) tentent de surmonter, par diverses adaptations, le stress que constitue l'inondation (l'alimentation en oxygène des parties souterraines, l'entrée en vie ralentie...).

La phase aquatique

Durant cette phase, la dynamique de la végétation dépend surtout du régime d'inondation et en particulier de trois de ses caractéristiques : la durée de la submersion, la date de début et de fin de l'inondation.

Une submersion suffisamment longue est indispensable pour le déroulement complet du cycle de végétation des plantes aquatiques, de la germination à la fructification (*Zannichellia pedunculata*, *Callitriche truncata*). De faibles durées de submersion contribueront à favoriser les espèces submergées ayant les cycles de végétation les plus courts.

La date de la mise en eau peut aussi influencer la composition du peuplement végétal. A court terme, la mise en eau déclenche la germination des plantes aquatiques et marque le début de leur cycle annuel. La germination est contrôlée par les conditions de température et de lumière. A des températures basses (< 10°C), elle est en général fortement retardée. Soumises à des températures élevées (> 25 - 30 °C), certaines espèces aquatiques à reproduction précoce comme *Zannichellia pedunculata*¹ ou *Callitriche truncata* ne germent plus. Les périodes les plus favorables pour la germination se situent donc à l'automne et au printemps qui bénéficient de meilleures conditions d'insolation et de température. Selon la précocité de l'inondation, telle ou telle espèce prendra davantage d'ascendant. A long terme, la date d'inondation intervient aussi dans le réapprovisionnement du stock de graines des plantes aquatiques. En effet, plus l'inondation est précoce, plus la biomasse végétale produite est grande² et donc meilleure est la

1 - Van Vierssen, 1982

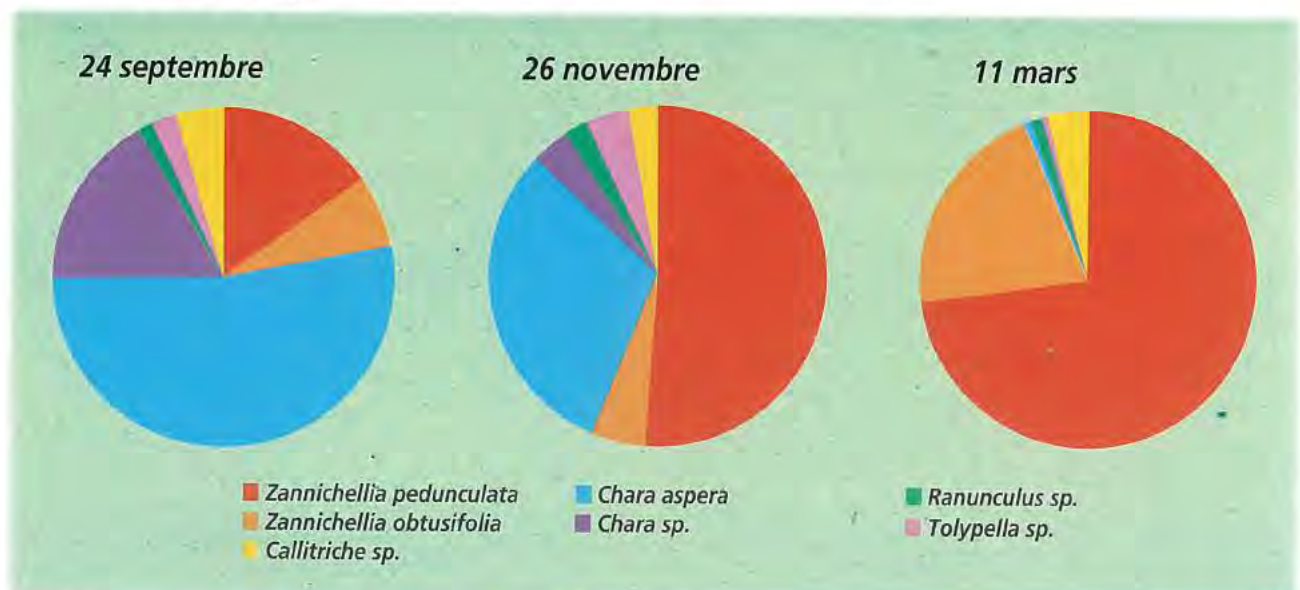
2 - Voir figure page 44

production de graines¹. Les espèces à fort stock de graines se dotent ainsi d'un potentiel qui pourra s'exprimer les années favorables. Si une période défavorable (sèche) survient, les plantes terrestres pourront pénétrer momentanément le milieu. Ainsi certains arbustes du maquis méditerranéen comme le pistachier *Pistacia lentiscus*, ou les cistes (*Cistus spp.*) parviennent à coloniser les marais temporaires à la faveur d'une succession d'années sèches mais sont tués par la submersion pendant les années humides.

La phase d'assèchement

Avec la baisse progressive du niveau des eaux, les plantes amphibies se développent tandis que la biomasse des plantes aquatiques diminue par mort des individus exondés et par manque d'espace vital. Il est essentiel pour les plantes aquatiques d'achever leur production de graines durant cette phase, faute de quoi elles risquent l'échec de la reproduction et l'épuisement de leur banque de graines. Les plantes aquatiques ont tout intérêt à se reproduire le plus tôt possible pour limiter les risques lors de l'entrée dans cette phase. C'est sans doute la capacité à se reproduire précocement, dès l'automne si la submersion est suffisante, qui semble expliquer, en partie, l'abondance de *Zannichellia pedunculata* en Camargue et dans les marais littoraux. La diminution de la colonne d'eau accompagnée par un réchauffement plus rapide dans la journée favoriserait la compression du cycle de croissance et une reproduction précoce¹.

Une expérimentation sur le terrain a montré que la composition spécifique de la végétation au printemps (avril) dépend de la date de mise en eau du marais. d'après Grillas, 1992.



1 - Barko and Smart, 1981

Structure et dynamique

Toutefois il est généralement admis que la reproduction précoce a un coût en terme de survie et de production et diminue finalement le nombre total de graines produites au cours d'une année favorable. Lorsque la submersion se poursuit tardivement au printemps, les espèces à reproduction tardive (*Chara sp.*) ont un avantage sur celles qui se reproduisent plus tôt (*Tolypella*, *Zannichellia*).

La phase terrestre

Dès l'assèchement du marais les espèces amphibies qui avaient germé en phase d'inondation (*Ranunculus spp.*, *Alisma ranunculoides*, *Damasonium polyspermum*) se développent rapidement et entament ou terminent leur reproduction.

La phase exondée est exploitée par les espèces terrestres. Les plantes annuelles vont boucler leur cycle très rapidement après l'assèchement (par exemple *Bromus*, *Hordeum* ou bien *Trifolium*, *Corrigiola*) et les plantes pérennes vont fleurir au cours de l'été (par exemple *Cressa cretica*, *Limonium vulgare*, *Plantago coronopus*) ou à l'automne.

La survie des plantes pendant la phase terrestre dépend des espèces, mais aussi de la capacité du sol à retenir l'humidité. Sur les sols sableux, filtrants et très secs en été, la végétation terrestre se limite à quelques espèces fugaces de petite taille adaptées à des conditions très instables (*Tillaea muscosa*, *Aira capillaris*, *Briza minor*, *Bromus hordeaceus*, *Hordeum marinum*...). Inversement sur des sols limoneux, enrichis en matière organique, la réserve en eau du sol peut rester suffisante pour assurer la survie d'espèces pérennes. Les sédiments des marais littoraux sont souvent suffisamment fins pour supporter une végétation pendant la phase terrestre mais le sel peut y devenir une forte contrainte supplémentaire. La végétation estivale de ces marais saumâtres comprend *Suaeda maritima*, *Suaeda splendens*, *Scirpus maritimus*, *Cressa cretica*, *Aeluropus littoralis* ou *Frankenia pulverulenta* par exemple. Sur des sols squelettiques et très filtrants, la sécheresse estivale limite fortement la végétation terrestre.

Le cycle annuel complet ne se réalise pas nécessairement dans tous les sites, ni même chaque année. Selon les conditions climatiques et les particularités locales, la végétation des phases terrestre ou aquatique peut être très limitée ou absente. Les ceintures de végétation peuvent se déplacer d'une année à l'autre et la végétation terrestre dominer à la faveur d'années sèches puis régresser les années humides au profit des communautés aquatiques.

Si la teneur en eau du sol est importante, *Ranunculus peltatus* est capable de germer et de boucler son cycle de vie aussi bien en conditions exondées qu'en conditions submergées. Si l'assèchement intervient tôt dans la saison, elle pourra remplacer ses tiges et feuilles adaptées à la phase aquatique (longues feuilles découpées en lanières, parenchyme lacuneux) par de nouvelles feuilles entières adaptées au milieu terrestre et assurer sa reproduction.

Les marais temporaires saisonniers : des îles dans le paysage

D'un point de vue paysager, les marais temporaires forment des taches dans le paysage. Vus d'avion, ils peuvent apparaître comme des "îles" insérées dans des milieux terrestres contrastant plus ou moins fortement avec le milieu environnant : forêts, maquis, prairies, pelouses, cultures.

Les populations animales et végétales ne s'y maintiennent que si le bilan entre les capacités de colonisation des espèces et les risques d'extinction locale est positif.

Les banques de graines pérennes limitent fortement les risques d'extinction locale en maintenant la population à un niveau élevé et en tamponnant les effets des années défavorables.

Les échanges entre sites se font essentiellement sous la forme de graines (ou de spores) ou de pollen. L'intensité des échanges entre sites dépend de la distance qui les sépare, de la perméabilité des habitats interstitiels pour les propagules, des mécanismes de dispersion et de l'importance de vecteurs potentiels pour le transport¹. Les graines peuvent être transportées par l'eau, le vent, les fourmis, les mammifères, les oiseaux. Le pollen est transporté par le vent, l'eau (plantes cryptogames avec gamètes nageurs comme *Isoetes sp.* ou *Pilularia sp.*) ou les insectes.



Les chevaux sont un
des vecteurs de dispersion
des graines et des spores.

¹ - Van der Pijl, 1982

Structure et dynamique

Dans les zones humides littorales, le grand nombre de sites sur une surface réduite (mares et marais par exemple en Camargue), les connections hydrauliques et l'abondance de la faune sauvage et domestique favorisent ces échanges. Dans les marais ou mares temporaires plus isolés, les échanges à longue distance sont probablement très réduits. Toutefois les oiseaux d'eau peuvent être des vecteurs très importants en voyageant rapidement d'une mare à une autre.

L'isolement écologique des marais temporaires rend la probabilité de dispersion à distance dans un site favorable très faible. Aussi les espèces des marais temporaires présentent-elles fréquemment des stratégies de faible dispersion comme par exemple *Isoetes sp.* avec ses spores souterraines ou *Lytbrum byssopifolium* qui conserve ses graines sur la plante. De telles aptitudes sont caractéristiques de la flore d'autres habitats isolés comme les véritables îles au milieu des mers ou les zones humides dans les régions désertiques.

A plus d'un égard, les marais temporaires peuvent donc être considérés comme de véritables îles continentales.

Quand l'isolement est rompu

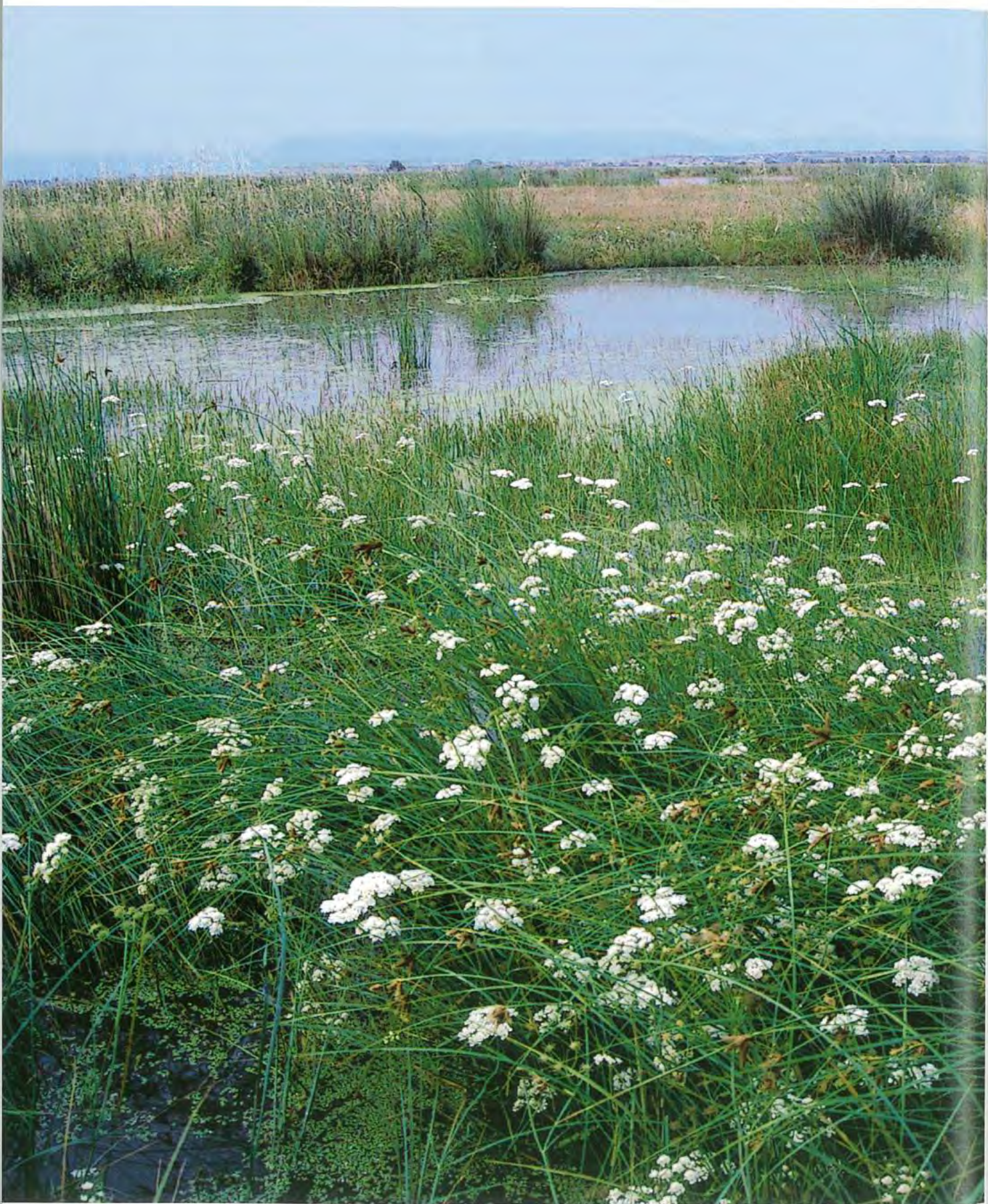
Si les mares temporaires accueillent des crustacés planctoniques originaux, elles le doivent à leur isolement car ces espèces, grosses et appétentes, n'y rencontrent aucun prédateur important, excepté quelques oiseaux (hérons, sterne hansel). Aussi, la connexion des marais temporaires avec des eaux permanentes à la suite de précipitations ou de travaux d'aménagement peut-elle menacer l'intégrité de ce peuplement. En Camargue par exemple, la création de canaux de drainage agricole a permis la colonisation des mares temporaires par les épinoches *Gasterosteus aculeatus*. Un suivi des populations de crustacés a montré que la prédation des poissons a fortement touché les grosses espèces planctoniques



P. Garguil / Bios

L'épinoche *Gasterosteus aculeatus*


(*Daphnia magna*, *Simocephalus vetulus*...) sans affecter les populations des plus petites¹. La conséquence de la rupture de l'isolement est la banalisation du zooplancton par l'extinction à court terme des espèces les plus caractéristiques des marais temporaires.



Conservation et gestion

Les marais temporaires présentent des conditions de vie très particulières auxquelles de nombreuses espèces sont inféodées.

Dans certains pays comme en Israël, la majorité des plantes endémiques vivent dans les zones temporairement inondées. Non seulement certains groupes faunistiques comme les crustacés Branchiopodes dépendent des marais temporaires mais leur diversité y atteint son maximum en région méditerranéenne¹. La raréfaction de ces refuges, et avec eux des espèces qu'ils abritent, conduit donc à une perte importante de biodiversité.



Un fragile équilibre

Les marais temporaires qui subsistent aujourd'hui en région méditerranéenne résultent le plus souvent d'un équilibre très précaire entre nature et intervention humaine.

A la différence des autres zones humides, les marais temporaires représentent peu de choses dans l'opinion publique, sans doute parce qu'ils n'abritent pas d'espèces animales spectaculaires.

Dans certains cas, des stations importantes de faune ou de flore peuvent être détruites, sans même que l'on s'en rende compte, par des pratiques agricoles ordinaires. C'est le cas de marais peu étendus, avec de faibles dénivelés ou irrégulièrement en eau. Les marais temporaires disparaissent ainsi de manière insidieuse.

Ces marais, souvent très plats et à l'hydrologie capricieuse, peuvent se combler rapidement. Dans les conditions naturelles, les plantes aquatiques submergées ont tendance à céder progressivement la place aux plantes émergées très compétitives (scirpes, roseaux) elles-mêmes remplacées au fil des années par la végétation terrestre ligneuse, d'abord sous forme de fourrés (par exemple à *Cistus spp.*, *Phillyrea angustifolia*), ou de boisements de frênes ou d'ormes. Cette succession menace les marais temporaires méditerranéens de disparition dans bien des régions. Mais à l'inverse, le pâturage extensif pratiqué depuis fort longtemps dans les marais temporaires stoppe ou ralentit cette évolution. Il limite le développement des plantes héliophytes envahissantes et l'accumulation de matière organique qui en résulte. La modification de cet équilibre entre pâturage et dynamique naturelle de la végétation peut mettre en péril l'existence même du marais.

Disparition et dégradation des marais temporaires

Sur tout le pourtour méditerranéen, les exemples de disparition de ces milieux sont nombreux. A Malte, des mares cupulaires ont disparu sous l'urbanisation. En Israël, en Espagne, en France, de nombreux marais temporaires ont été drainés pour être mis en

culture. Au Maroc et dans toute la région méditerranéenne, des marais ont été détruits dans le cadre de la lutte contre le paludisme. Le dépôt d'ordures, le surpâturage, la mise en eau permanente et l'eutrophisation causent leur dégradation. Les menaces sont à la fois variées et présentes dans la plupart des pays méditerranéens.

De multiples agressions

Les marais temporaires connaissent la plupart des agressions qui affectent les zones humides.

Les perturbations hydrologiques, l'eutrophisation à partir des eaux de drainage des cultures, la pollution chimique par les pesticides agricoles, les effluents industriels et domestiques ou l'envahissement par des communautés de plantes exotiques se propageant par voie d'eau, dégradent le fonctionnement du marais. La conquête de nouvelles terres agricoles, l'urbanisation à des fins industrielles et touristiques et l'extension des agglomérations conduisent à leur disparition¹. Compte tenu du manque d'information sur ces milieux, il est souvent difficile d'apprécier la vitesse de leur disparition.

Les marais temporaires sont en outre exposés à des perturbations spécifiques ou qui revêtent dans ces milieux une importance particulière.

Les perturbations hydrologiques et leurs conséquences

Les communautés vivantes des marais temporaires ont révélé une extrême sensibilité au régime hydrique du milieu. Toutes les activités propres à le perturber peuvent avoir de graves conséquences.

Les atteintes prennent de multiples formes :

■ La réduction de la durée de submersion

Les pompages d'eau en périphérie des marais abaissent le niveau des nappes phréatiques. Cette baisse tend à diminuer la fréquence et la durée de submersion car elle constitue un déficit hydrique qui devra être compensé par les précipitations et le ruissellement. Dans les marais côtiers, ce cas est fréquent à cause de prélèvements d'eau douce dans la zone dunaire exposant la nappe à des risques d'intrusions d'eau salée.

Dans la région de Cadix en 1948, sur 43 marais présents, 18 étaient permanents et 25 saisonniers pour une surface totale de 8 700 ha. En 1991, un seul était permanent, 6 semi-permanents, 13 saisonniers et 23 à sec².

Fragilité des populations

La distribution de certaines plantes des marais temporaires est si réduite que leur survie est extrêmement précaire. Ainsi en France, *Isoetes setacea* n'est connu que dans deux stations proches d'Agde et *Marsilea strigosa* dans le seul département de l'Hérault. En Europe,

Teucrium aristatum n'existe qu'en Espagne et dans une seule station en France (Crau) tandis que *Ranunculus revelieri* n'est présente qu'en France (Maures, Estérel) et en Italie (Sardaigne).

¹ - voir n° 5 dans la même collection

² - Corona, 1991

Des exemples de surexploitation de nappes souterraines à des fins agricoles se rencontrent par exemple en Espagne à Doñana et dans les Tablas de Daimiel.

La diminution de la fréquence de submersion est en général associée à celle de la durée. Elle contribue à la disparition de certaines populations par la compétition avec des espèces terrestres ou par le manque d'approvisionnement de la banque de graines, les échecs de reproduction devenant trop fréquents. Elle favorise aussi l'évolution du milieu aquatique en milieu terrestre et son embroussaillage.

La diminution de la durée de submersion conduit à la domination du peuplement végétal par les espèces terrestres et amphibies qui remplacent les plantes aquatiques strictes. Les espèces annuelles dont la reproduction est tardive (*Chara aspera*, *Potamogeton pectinatus*) seront plus menacées par un raccourcissement de la période d'inondation que celles à reproduction précoce (*Tolypella glomerata*, *Callitriche truncata*) car leurs chances de produire des graines sont diminuées. Ce genre de perturbation peut réduire la biomasse et la fréquence d'occurrence des espèces au fil des années et donc leurs chances de survie.

Chez les espèces terrestres et amphibies, l'impact de cette réduction est variable et dépend beaucoup de la persistance plus ou moins longue de l'humidité du sol. L'envahissement par des espèces pérennes herbacées ou ligneuses comme le frêne (*Fraxinus angustifolius*), l'orme (*Ulmus minor*), le filaire (*Phillyrea angustifolia*) ou les cistes (*Cistus spp.*) est alors possible avec une diminution considérable de la richesse spécifique de la végétation et des espèces caractéristiques.



Le dessèchement précoce du marais réduit la production de graines.

Conservation et gestion

■ L'allongement de la durée de la submersion

Cette perturbation a de nombreuses origines : submersion involontaire par des écoulements d'eau de drainage de l'agriculture (rizières par exemple) ou recherchée pour l'amélioration de pâturages, l'accueil du gibier d'eau ou plus généralement des oiseaux d'eau.

Si l'inondation est permanente ou presque, les espèces caractéristiques des milieux temporaires disparaissent et sont remplacées par quelques espèces très productives, submergées (*Potamogeton pectinatus*, *Myriophyllum spicatum*) ou émergées (*Scirpus maritimus*, *Typha spp.*). C'est le cas notamment en Camargue à la suite de la mise en eau estivale des marais de chasse. *Potamogeton pectinatus* y est particulièrement favorisé dans l'optique d'une gestion cynégétique car il fournit une importante biomasse végétale (graines, bulbes, feuilles) très appréciée des canards.

Les faibles profondeurs d'eau associées à des assèchements estivaux brefs favorisent les héliophytes¹. Quand les espèces pérennes coloniales dominent, la diversité des peuplements végétaux diminue et les communautés deviennent plus banales. De plus ces espèces, très productives en climat tempéré, peuvent constituer une nuisance dans les canaux et les lacs.

Le pâturage

Le pâturage n'est pas, en soi, une menace pour les marais temporaires puisqu'il a probablement contribué à leur conservation pendant des millénaires. C'est son intensité qui peut le rendre dévastateur en termes de conservation de la nature. Si la pression de pâturage est très forte comme c'est souvent le cas dans les marais méditerranéens, le couvert végétal se dégrade, des espèces rares disparaissent, la richesse du milieu diminue. *A contrario*, l'abandon du pâturage dans le nord de la région méditerranéenne conduit également à une perte de diversité et d'originalité dans la végétation aquatique avec en outre le retour progressif à un écosystème terrestre. Ce retour est cependant beaucoup

Les feux de forêts : une menace inattendue

Dans certaines régions exposées aux feux de forêts, les mares temporaires alimentées par le ruissellement des eaux tendent à se combler. Le phénomène résulte de la reprise d'érosion

des sols consécutive à la régression de la forêt, aux débroussaillments intensifs et au développement d'un réseau de pistes de défense contre l'incendie². Le colmatage plus rapide des dépressions favorise alors la colonisation par les ligneux et l'évolution vers un biotope terrestre.

1 - Voir n° 6 dans la même collection.

2 - Médail et al., 1996

plus lent en région méditerranéenne que dans des régions plus humides par suite d'une limitation de la production végétale durant l'été (sécheresse) et d'une rapide décomposition de la matière organique due à l'alternance d'une phase sèche et d'une phase inondée. Le pâturage par les animaux sauvages et domestiques exerce un impact principalement à deux niveaux :

■ La consommation de la végétation

L'impact direct des herbivores domestiques sur les plantes submergées est insignifiant. Il est beaucoup plus fort sur les espèces amphibies, les héliophytes et les arbustes qui peuvent limiter considérablement le développement des plantes submergées. Les préférences alimentaires des herbivores domestiques varient grandement selon les espèces. Les bovins sont les moins sélectifs. Ils peuvent se nourrir de rameaux d'arbres ou d'arbustes, de graminées ou d'une vaste gamme d'herbacées et font peu de refus. Les chevaux préfèrent les graminées mais peuvent avoir un impact important sur les arbres en les écorçant pendant l'hiver. Les moutons sélectionnent surtout les plantes herbacées et les chèvres les ligneux. Les préférences dépendent beaucoup des races considérées, les plus rustiques étant les moins exigeantes. L'impact quantitatif des herbivores sur la végétation aquatique dépend aussi beaucoup des espèces, des races, des formations végétales, des saisons.

■ Le piétinement

L'impact du piétinement sur le sol et la végétation dépend de la pression exercée et de la cohésion du sol. La pression exercée par un animal augmente avec son poids et diminue avec la surface du sabot : la pression est élevée chez les vaches, plus modérée chez les chevaux, faible chez les moutons et les chèvres qui pâturent de surcroît en période sèche. La cohésion du sédiment est plus grande lorsqu'il est sec et pauvre en matières organiques. Le passage répété des bovins sur un sol inondé peut être très dommageable, particulièrement s'il est riche en matières organiques ou peu cohésif (sableux...).

	Bovins	Equins	Caprins	Ovins
Graminées	+	+	-	+
Joncacées	+	+	+	-
Herbacées autres	+	-	+	+
Bourgeons, tiges, feuilles	-	-	+	-

+: nourriture principale, -: nourriture secondaire

Préférences alimentaires des herbivores domestiques d'après Gordon *et al.*, 1990.

Des atouts pour la protection

Le contexte naturel

Les marais temporaires possèdent des caractéristiques propres favorisant leur conservation ou leur permettant d'échapper, mieux que d'autres types de zones humides, à certaines menaces :

- L'alimentation en eau, principalement à partir des précipitations, rend un certain nombre de marais relativement indépendants des prélèvements effectués dans les nappes phréatiques par pompage, pour répondre aux besoins agricoles, industriels et urbains sans cesse croissants.
- Leur bassin versant, relativement réduit, les soustrait en partie aux pollutions lointaines que connaissent les réseaux hydrographiques et les marais avec lesquels les cours d'eau sont souvent en connexion.
- La faible capacité de stockage de l'eau, résultant de la saisonnalité de ces milieux et de la faible étendue de certains d'entre eux (les mares notamment), les rendent peu intéressants en région méditerranéenne pour assurer la fonction de réservoir d'eau potable, d'irrigation ou pour la régulation des crues.
- Les remontées de sel dans les marais littoraux dévalorisent la vocation agricole bien que cet obstacle puisse être surmonté par des modes de cultures appropriés (par exemple des cultures inondées en alternance).



Les marais temporaires ont souvent été nivelés et mis en culture.

- La faible superficie de certaines mares peut faciliter leur acquisition à des fins de protection ou leur mise en réserve. De telles mesures se révéleront efficaces si elle prennent en compte les relations entre sites indispensables à la conservation de méta-populations.

Le contexte juridique

L'importance des marais temporaires est aujourd'hui reconnue par différents textes réglementaires. Dans la plupart des pays méditerranéens, ont été établies des listes d'espèces menacées et/ou protégées au plan régional et national incluant des plantes de marais temporaires.

Pour les pays de l'Union Européenne, l'annexe I de la Directive Habitats fournit une liste des milieux remarquables en Europe, dont les mares et marais temporaires méditerranéens, qui sont regroupées dans trois catégories :

- Les eaux oligotrophes peu minéralisées des plaines sablonneuses de l'Ouest méditerranéen (Code CORINE 22.11 X 22.34)
- Les mares temporaires méditerranéennes (code CORINE 22.34)
- Les eaux oligo-mésotrophes calcaires à characées (code CORINE 22.12 X 22.44)

La valeur patrimoniale de la flore et des groupements végétaux des marais temporaires méditerranéens est donc patente. Elle est un atout indéniable en faveur de leur conservation notamment dans le cadre du réseau européen d'espaces naturels protégés "Natura 2 000".

Valeur patrimoniale des mares temporaires françaises

Une synthèse récente¹ révèle que les mares temporaires oligotrophes de France méditerranéenne abritent 20 associations inscrites dans la Directive Habitat.

Par le nombre des espèces remarquables, les mares temporaires se distinguent également. Ainsi dans la plaine des Maures (France) qui abrite déjà 45 espèces protégées sur le plan national et régional, 26 sont liées aux mares et aux ruisseaux temporaires. Les marais

temporaires de Camargue abritent 2 espèces protégées au plan national et 5 au plan régional sur un total respectif de 12 et 28 espèces camarguaises protégées.

Sur le plan géographique, la valeur patrimoniale est très inégalement répartie. Dans certaines régions comme le massif de l'Estérel, pas moins de 7 associations de la Directive Habitat sont représentées tandis que d'autres n'en connaissent qu'une ou deux. Il en va de même pour la diversité des espèces. Un site comme le plateau granitique de Tre Padule Suartone (Corse) abrite à lui seul 60 % des végétaux rares des mares temporaires françaises.

1 - Médail et al., 1996

Des stratégies de conservation

Une fois les menaces identifiées et la valeur biologique mesurée, la conservation des marais temporaires nécessite la définition d'une stratégie aussi globale que possible.

De nombreuses questions se posent : comment constituer un réseau de sites protégés ? La gestion de ces sites dans l'intérêt de la flore est-elle aussi compatible avec la conservation de la faune ? Faut-il toujours intervenir ? Si oui jusqu'à quel point ?

En fait, deux aspects principaux et complémentaires doivent être considérés en matière de conservation de la flore : la conservation des habitats et celle des espèces. L'une comme l'autre peuvent s'effectuer avec divers degrés d'intervention¹.

Conservation des habitats

Dans les marais temporaires non perturbés, il faut souligner la nécessité d'intervenir le moins possible sur les facteurs qui assurent la pérennité de l'écosystème (régime hydrique, pâturage) et qui ont contribué au maintien de la richesse. Ces milieux sont particulièrement sensibles à toute modification de la gestion existante qu'il s'agisse d'abandonner d'anciennes formes de gestion ou d'en introduire de nouvelles.

■ L'abandon de certaines pratiques

La mise en réserve naturelle de certains territoires s'accompagne souvent de l'abandon de pratiques agricoles traditionnelles (pâturage notamment) qui entretenaient le milieu et empêchaient son évolution vers un système terrestre. Paradoxalement, faute de gestion active, les marais temporaires ou leurs espèces rares peuvent disparaître dans des sites où ils sont protégés. La protection doit donc conduire à maintenir ou à rétablir certaines activités à condition d'en adapter les modalités aux objectifs de conservation (établissement d'un plan de gestion).

■ La compatibilité entre objectifs de gestion

Dans les grands marais temporaires littoraux, les objectifs de conservation ou de gestion sont le plus souvent la conservation des oiseaux d'eau (pour la chasse en particulier) ou le pastoralisme. La conservation d'autres groupes animaux (poissons, invertébrés) ou de plantes y est secondaire et généralement fortuite. La gestion dirigée vers les oiseaux d'eau ou les mammifères domestiques tend à limiter le stress hydrique estival et à soutenir la production végétale consommée par les animaux. Une telle gestion fait perdre au milieu non seulement sa diversité spécifique mais aussi son originalité. Le marais se banalise.



B. Pambour

La gestion pour la chasse a souvent transformé les marais temporaires en marais permanents.

¹ - Falk, 1990

Certaines espèces des marais temporaires peuvent survivre dans des rizières en dépit de techniques agricoles intensives (*Zannichellia*, *Chara*, *Triops*).



B. Pambour

Cette tendance s'observe nettement en Camargue. Pourtant, la production pastorale, la conservation des oiseaux d'eau ou la chasse ne sont pas nécessairement incompatibles avec la conservation de la richesse floristique.

Quand une gestion s'impose, des stratégies combinant plusieurs objectifs peuvent être appliquées :

- Au niveau stationnel : la conservation de la richesse floristique des marais temporaires exige une période minimale d'assèchement. Celle-ci est compatible avec la constitution d'un herbier pour les oiseaux d'eau en hiver si la mise en eau estivale du marais est partielle et suffisamment précoce. Si le régime hydrique appliqué favorise la dominance des hélrophytes, le pâturage, pendant la période estivale, peut en limiter le développement au profit des plantes submergées. Une gestion à objectifs multiples implique donc nécessairement la maîtrise de multiples outils de gestion. La création de petites mares est même envisageable, d'autant plus qu'elle est peu coûteuse et facile à mettre en œuvre.
- Au niveau régional : l'objectif général sera dans ce cas d'essayer de reproduire la variabilité spatiale et temporelle que connaissent les marais temporaires méditerranéens. Pour cela, la gestion hydraulique pourra être variable non seulement sur un même site d'une année à l'autre mais d'un site à l'autre au sein d'une même région. Cette stratégie, particulièrement adaptée à la conservation de la richesse floristique, est compatible avec la gestion des populations d'oiseaux d'eau dans la mesure où elle permet d'entretenir un nombre suffisant de marais en eau à différentes saisons pour l'accueil des nicheurs,

Conservation et gestion

des migrateurs et des hivernants. Les déplacements des oiseaux au sein d'un réseau de marais assurant plusieurs fonctions ne peuvent que favoriser les échanges entre des populations végétales isolées.

■ La répartition de l'effort de protection dans l'espace

La conservation des marais temporaires peut s'envisager selon deux stratégies : protéger un grand nombre de petits sites ou un petit nombre de sites étendus. Ce problème, très discuté, peut être abordé sous différents angles : richesse spécifique des peuplements, abondance de certaines populations, rareté ou vulnérabilité des espèces...

La conservation de la biodiversité implique de savoir si la richesse totale est plus grande et mieux protégée sur un seul site ou sur plusieurs totalisant la même superficie. De telles informations manquent pour les mares temporaires. La préférence pour un réseau de petits sites pose divers problèmes à long terme :

- un risque d'extinction de petites populations isolées : il est atténué dans les marais temporaires où la flore est dominée par des espèces annuelles (aquatiques, amphibiens ou terrestres) disposant d'un stock important de graines dans le sol.
- un risque de perte de diversité génétique : faute d'un brassage suffisant des gènes au sein d'une petite population, la faculté germinative des graines et le succès de la reproduction peuvent baisser. De telles conséquences menaceraient en revanche l'avenir des plantes annuelles des marais temporaires qui ont besoin de reconstituer leur stock de graines.

La préservation de petits sites est donc surtout envisageable si leur proximité laisse entrevoir la possibilité d'échanges d'individus ou de semences entre eux. La réserve naturelle de Roquehaute (Hérault, France) protège ainsi sur 158 ha une multitude de petites mares temporaires, de quelques ares chacune, formant un archipel isolé au milieu du maquis.

Deux outils essentiels de gestion des marais temporaires

■ Priorité à la gestion de l'eau...

L'alternance d'une phase sèche et d'une phase aquatique est l'élément clé de la conservation de la valeur patrimoniale des marais temporaires. Quand elle existe encore, cette alternance doit être conservée. Quand le régime d'inondation n'est pas perturbé, il est prioritaire de ne pas intervenir et de ne pas le modifier. Cependant, dès que le régime hydrique est maîtrisé par l'Homme, des objectifs de gestion doivent être définis puisque les dates et durées d'inondation déterminent les communautés végétales obtenues.

La gestion de l'eau est essentielle.
L'excès est aussi néfaste
que le manque.



■ ... puis au pâturage

L'utilisation d'animaux comme outils de gestion de l'espace suppose de bien connaître les impacts du pâturage sur la végétation. Ceux-ci sont variés et complexes. Ils peuvent être sélectifs (choix des espèces par les animaux) ou non (piétinement, apports plus ou moins localisés d'urine ou crottin) et affecter les plantes différemment selon leur stade de développement.

Chèvres et moutons se nourrissent exclusivement en terrain sec et n'ont d'intérêt ici que pour la limitation de la végétation pendant la phase d'assèchement. Chevaux et vaches peuvent se nourrir dans l'eau, plus ou moins profondément selon les races, les plus légères étant avantagées du fait de la faible portance des sols submergés. Les bovins et les équins de race Camargue sont très efficaces pour limiter la végétation émergente dans les marais car ils pénètrent facilement dans l'eau pour manger les plantes les plus appétentes (en particulier le roseau mais aussi le scirpe maritime).

Dans une perspective de conservation de la nature, la pratique du pâturage doit être raisonnée à la fois en fonction de la dynamique naturelle de la végétation et des autres objectifs de gestion du milieu. Un choix judicieux d'espèce(s), de race(s), une pression et des périodes de pâturage adaptées peuvent permettre un contrôle efficace de la végétation dans les marais temporaires, à faible coût, voire même une valorisation économique de la production végétale.

Conservation des espèces

La conservation des espèces dans leur habitat est toujours préférable à celle des espèces *ex situ*. Elle n'est pas toujours possible. Plusieurs degrés d'intervention peuvent être distingués.

■ Le renforcement de populations

Il s'effectue par la plantation d'individus dans des sites occupés par l'espèce ou dans des sites favorables. Son objectif est d'atteindre des effectifs assurant la survie de la population. Il se fait de préférence à partir d'individus de la même population ou d'une population proche préalablement cultivée et multipliée. Les exigences écologiques et biologiques de la population doivent être bien connues et les techniques de culture maîtrisées. Les individus sont ensuite réintroduits, en général sous forme de jeunes plantes. Ces techniques sont utilisées pour des espèces très menacées et longévives et ne peuvent s'appliquer que sur un nombre limité d'espèces des marais temporaires.

■ Les banques de graines

Les populations d'espèces vulnérables peuvent également être stockées dans des banques de graines par des centres spécialisés (jardins et conservatoires botaniques). Le stock de graines issu initialement de collectes dans la nature, peut être multiplié par culture de la plante afin d'accroître les quantités disponibles en vue d'éventuels repeuplements. Seule une très faible partie de la diversité génétique des populations peut être ainsi conservée, avec un risque de dérive génétique important.

L'action d'un Conservatoire botanique

Le Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles (France) intervient à plusieurs niveaux pour la conservation de la flore et de la végétation des marais temporaires méditerranéens (aire d'habilitation englobant les trois régions méditerranéennes française, Alpes exclues). Il stocke des graines de plantes remarquables poussant dans ces milieux (par ex. *Cressa cretica*, *Damasonium polyspermum*), en cultive en pépinières (ex. *Cressa cretica*). Dans certains cas, il renforce certaines populations

ou en crée de nouvelles par plantation dans des habitats favorables (ex. *Marsilea strigosa*). Il contribue à la conservation des habitats par l'inventaire des marais temporaires du sud de la France, la recherche et la cartographie de stations de certaines plantes rares (*Pilularia minuta*), la sensibilisation des gestionnaires et une assistance technique pour la mise au point de la gestion ou la restauration de mares temporaires (dégagement des mares cupulaires de la Colle du Rouet) et la suggestion de consignes d'acquisition d'un marais remarquable par des organismes de protection : site de *Teucrium aristatum* en Crau.



Conclusion

Les marais temporaires sont moins bien connus aujourd'hui que d'autres types de zones humides, tant au plan floristique que faunistique. Une politique de conservation de ces milieux est urgente parce que ceux-ci disparaissent rapidement et souvent de façon insidieuse. Pour cela, plusieurs aspects méritent d'être abordés.

Inventorier les marais temporaires

Ce travail peut s'appuyer sur les nombreux inventaires des zones humides existant actuellement autour du bassin méditerranéen¹. Accompagné d'un travail de cartographie, il peut être un outil très utile pour constituer un réseau de sites à protéger prenant notamment en compte les liens que peuvent entretenir certaines populations (échanges d'individus, de gènes...) d'un site à l'autre. Il est toutefois très difficile d'entreprendre un inventaire exhaustif des mares temporaires de petite taille qui sont souvent très dispersées.

Faire le point des connaissances

Dresser une synthèse bibliographique sur les marais temporaires est une étape importante car elle peut permettre de mieux comprendre leur fonctionnement, de stimuler l'échange des informations et des expériences, ainsi que la recherche sur des questions d'écologie ou sur des groupes floristiques ou faunistiques mal connus.

Les marais temporaires se prêtent à des recherches dans trois directions principales: la structure et le fonctionnement des populations et des communautés aquatiques, les processus de colonisation des habitats et la dynamique des écosystèmes dans le temps et l'espace, l'adaptation physiologique des organismes à la variabilité des conditions écologiques.

Préciser la valeur patrimoniale des marais temporaires

Dans bien des pays méditerranéens, peu de recherches concernant ces milieux sont aujourd'hui suffisamment avancées pour en évaluer exactement la valeur patrimoniale. Un travail sur la richesse floristique (et faunistique) des sites, l'abondance de certaines populations endémiques ou très localisées qu'ils peuvent accueillir reste à faire. Il est encore bien difficile de hiérarchiser la valeur patrimoniale des marais temporaires du pourtour méditerranéen.

Ranunculus revelieri
est protégée en France.



Les milieux aquatiques sont d'un grand intérêt pour l'éducation à l'environnement des enfants.



B. Pambour

Diversifier les stratégies de conservation

Les voies pour assurer la conservation des marais temporaires sont multiples. La panoplie des mesures à prendre, des stratégies à envisager, des techniques de conservation ou de restauration à employer dépendent largement du contexte propre à chaque État. Si, dans l'ouest méditerranéen, les directives européennes donnent déjà un cadre de travail important, dans l'est de la région en revanche, d'autres politiques sont à développer ou à concevoir.

Former et informer

Les modes de vie étonnants de bien des êtres vivant dans les marais temporaires constituent enfin un excellent atout pédagogique pour sensibiliser le public à la conservation de ces milieux. Dans un premier temps, il paraît indispensable de sensibiliser puis de former les responsables de l'éducation à l'environnement.



Glossaire

Abrouissement : action de brouter les bourgeons, jeunes pousses et rameaux des végétaux ligneux.

Akènes : fruit sec indéhiscant.

Angiospermes : groupe de plantes supérieures caractérisées par la protection des ovules dans la fleur à l'intérieur d'un ovaire.

Autotrophes (végétaux) : organisme capable de synthétiser sa matière organique exclusivement à partir des molécules inorganiques. Les plantes vertes contenant de la chlorophylle sont autotrophes : elles utilisent l'énergie lumineuse pour assimiler le carbone inorganique servant de matière première pour le métabolisme.

Bisannuelle : plante dont le cycle de vie se déroule généralement sur deux années successives.

Cuticule : mince couche protectrice sécrétée par les cellules de l'épiderme des végétaux.

Dénitrification : réduction des nitrates en azote gazeux. La dénitrification a lieu dans les sols inondés en absence d'oxygène sous l'action des micro-organismes.

Dicotylédones : groupe de plantes supérieures caractérisées par un embryon dans la graine comportant deux cotylédons, (les monocotylédones, comme par exemple les graminées, n'en ont qu'un).

Endoréiques : se dit des régions dont le réseau hydrographique, bien que caractérisé par un écoulement permanent, ne se raccorde pas à une mer ouverte.

Eutrophisation : phénomène d'enrichissement d'un système en matières organiques par prolifération des végétaux résultant des apports en sels nutritifs. Dans les milieux aquatiques, l'eutrophisation est souvent accélérée par des apports de nitrates, phosphates et composés organiques par le bassin versant. Elle peut conduire à des crises hyper-eutrophes caractérisées par une disparition de l'oxygène libre dans l'eau au cours de la décomposition de la matière organique.

Gamètes : cellule sexuelle vouée à s'unir à un gamète de l'autre sexe.

Halophyte : se dit des végétaux adaptés à la salinité du sol et de l'eau et capables de pousser en milieux saumâtres ou salés.

Hélophyte : plante aquatique dressée, enracinée dont la floraison et l'essentiel de l'appareil végétatif sont aériens. Les roseaux, scirpes et massettes sont des hélophytes.

Humique : relatif à, provenant de l'humus.

Hydromorphe : se dit d'un sol dont les caractères sont dus en partie à une saturation temporaire ou permanente en eau.

Karst : ensemble des formes superficielles et souterraines dues à la dissolution des roches calcaires.

Méta-population : population régionale dont la stabilité repose sur les échanges d'individus ou de gènes entre des sites disjoints.

Oligotrophe : se dit des eaux pauvres en substances nutritives et en matière organique, caractérisée par de faibles biomasses végétales.

Parenchyme lacuneux : tissu végétal situé à la face supérieure des feuilles et riche en chloroplastes contenant de la chlorophylle.

Parenchyme palissadique : tissu végétal peu différencié constitué de cellules grandes et irrégulières laissant de grands espaces intercellulaires.

Pression osmotique : pression exercée sur une membrane (par exemple la membrane d'une cellule végétale) liée à la différence de concentration des molécules dissoutes de part et d'autre de la membrane.

Propagule : organe de dissémination.

Ptéridophytes : embranchement du règne végétal regroupant les Filicinées (fougères), les Lycopodinées (lycopodes, sélaginelles et isoètes) et les Équisétinées (prêles).

Tégument : enveloppe extérieure d'un organe végétal.

Ubiquiste : se dit des espèces qui se rencontrent dans des milieux très différents.

Verticille : ensemble des pièces s'insérant sur axe au même niveau. Il peut s'agir de feuilles (la prêle), de fleurs (*Myriophyllum*) ou bien de rameaux d'un thalle d'algues (*Chara*).

Vivace : plante vivant plus d'un an en maintenant un appareil aérien et souterrain ou bien seulement souterrain (rhizomes, tubercules, bulbes).



Bibliographie

- Allan, D.G., Seaman M.T., & B. Kaletja** - The endorheic pans of South Africa, in "Wetlands of South Africa", Cowan, G.I. (Ed), 75-101, Department of Environmental Affairs and Tourism, Pretoria, South Africa, 1995.
- Aubert, G. & R. Loisel** - Contribution à l'étude des groupements des *Isoeto-Nanojuncetea* et des *Helianthemetea annua* dans le sud-est méditerranéen français. Annales de l'Université de Provence, vol. 45, 103-241, 1971.
- Barbero, M., Giudicelli, J., Loisel, R., Quezel, P. & E. Terzian** - Étude des biocénoses des mares et des ruisseaux temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. Bulletin d'Ecologie, vol. 13, 387-400, 1982.
- Barko, J.W. & R.M. Smart** - Comparative influences of light and temperature on the growth and the metabolism of selected submerged freshwater macrophytes. Ecological Monographs, vol. 51, 219-235, 1981.
- Bonis, A.** - Dynamique des communautés et mécanismes de coexistence des populations de macrophytes immergées en marais temporaires. Thèse de l'Université de Montpellier II, 1993.
- Bonis, A. & J. Lepart** - Vertical structure of seed banks and the impact of the depth of burial on recruitment in two temporary marshes. Vegetatio, vol. 112, 127-139, 1994.
- Bonis, A., Lepart, J. & P. Grillas** - Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. Oikos, vol. 74, 81-92, 1995.
- Boutin, C., Lesne, L. & A. Thiéry** - Ecologie et typologie de quelques mares temporaires à *Isoetes* d'une région aride du Maroc occidental. Ecologia Mediterranea, vol. VIII (3), 31-56, 1982.
- Brock, M.A. & D.L. Britton** - The role of seed banks in the revegetation of Australian temporary wetlands, in "Restoration of temperate wetlands", Wheeler, B.D., Shaw, S.C., Fojt, W. and R.A. Robertson (Eds), Wiley and Sons Ltd, 183-188, 1995.
- Brtek J. & A. Thiery** - The geographic distribution of the European Branchiopods (*Anostraca*, *Notostraca*, *Spinicaudata* and *Laevicaudata*). Hydrobiologia, 298, 263-280, 1995.
- Carlquist, S.** - Island biogeography. Columbia University Press, New York, USA, 1974.
- Cody, M.L. & J.McC. Overton** - Short term evolution of reduced dispersal in island plant populations. Journal of Ecology, vol. 84, 53-61, 1996.
- Corona, M.G.** - Antecedentes ecologicos de los humedales de la Provincia de Cadiz. "Plan rector de uso y gestion de las reservas naturales de las lagunas de Cadiz". Junta de Andalucía, 13-24, 1991.
- Crawford, R.M.M.** - Studies in plant survival. Studies in Ecology, Blackwell Scientific Publications, vol. 11, 1989.
- Darwin, C.** - On the origin of species. Murray, London, U.K., 1859.

Bibliographie

- Duarte, C., Montes, C., Augustí, S., Martino, P., Bernues, M. & J. Kalff** - Biomasa de macrofitos acuaticos en la marisma del Parque Nacional de Doñana (SW Espana) : importancia y factores ambientales que controlan su distribucion, *Limnetica*, vol. 6, 1-11, 1990.
- Dupuis, P.** - Dynamique et production primaire des macrophytes et microphytes des mares temporaires des Jbilet (dayas de la région de Marrakech-Maroc), Thèse de l'Université de Paris VI, 1988.
- El Khiati, N.** - Les characées (macroalgues) du Maroc : biotypologie des eaux continentales et production dans les dayas. Thèse de l'Université de Aix-Marseille I., 1987.
- Ellner, S. & A. Shmida** - Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* vol. 51, 133-144, 1981.
- Ellstrand, N.C. & D.R. Elam** - Population genetic consequences of small population size : Implications for plant conservation. *Annual Review Ecology and Systematics*, vol. 24, 217-242, 1993.
- Falk, D.A.** - The theory of integrated conservation strategies for biological diversity in "Ecosystem Management : rare species and significant habitats" R.S. Mitchell, C.J. Sheviak & D.J. Leopold (Eds), *New York State Museum Bulletin*, vol. 471, 5-10, 1990.
- Griggs, F.T. & S.K. Jain** - Conservation of vernal pool plants in California, II. Population biology of a rare and unique grass genus *Orcuttia*. *Biological Conservation*, vol. 27, 171-193, 1983.
- Gordon, I.J., Duncan, P., Grillas, P. & T. Lecomte** - The use of domestic herbivores in the conservation of the biological richness of European wetlands. *Bulletin d'Ecologie*, 21: 49-60, 1990.
- Grillas, P.** - Distribution of submerged macrophytes in the Camargue in relation to environmental factors. *Journal of Vegetation Science*, vol. 1, 393-402, 1990.
- Grillas, P.** - Les communautés de macrophytes submergées des marais temporaires oligo-halins de Camargue. Etude expérimentale des causes de la distribution des espèces. Thèse de doctorat de l'Université de Rennes I, 1992.
- Grillas, P. & G., Battedou** - Effects of flooding date on the biomass, species composition and seed production in submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S. France). "Wetlands for the Future" *Proceedings A.J. McComb (Ed)*, in press.
- Grillas, P., Garcia-Murillo, P., Geertz-Hansen, O., Marba, N., Montes, C., Duarte, C.M., Tan Ham, L. & A. Grossmann** - Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh : Abundance and correlation with established vegetation. *Oecologia*, vol. 94, 1-6, 1993.
- Grillas, P., Van Wijck, C. & A. Bonis** - The effect of salinity on the dominance-diversity of coastal experimental communities of coastal submerged macrophytes. *Journal of Vegetation Science*, vol. 4, 453-460, 1993.
- Grillas, P., Van Wijck, C. & A. Bonis** - Life history traits : a possible cause for the higher frequency of occurrence of *Zannichellia pedunculata* (Reichenb.) than of *Zannichellia obtusifolia* (Talavera, Garcia Murillo & Smit) in temporary marshes. *Aquatic Botany*, vol. 42, 1-13, 1991.
- Grime, J.P.** - Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242, 344-347, 1973.

- Guerlesquin, M., & V. Podlejski** - Characées et végétaux submergés flottants associés dans quelques milieux camarguais. *Naturalia Monspeliensia*, série Botanique, 36, 1-20, 1980.
- Hafner, H.**, - Contribution à l'étude écologique de quatre espèces de hérons (*Egretta g. garzetta* L., *Ardeola r. ralloides* Scop., *Ardeola i. ibis* L., *Nycticorax n. nycticorax* L.) pendant leur nidification en Camargue. Thèse de l'Université de Toulouse, 1977.
- Hecker, N., & P., Tomas Vives (Eds)** - The status of wetland inventories in the Mediterranean region. MEDWET/TWRB Publication n° 38, 146 p., 1996
- Hili, C., Axiak, V. & P.J. Schembri** - The Ghadira reserve : physico-chemical characteristics of the pool. *Centro*, 1 (5), 5-11, 1990.
- Keeley, J.E. & D.R. Sandquist** - Carbon : freshwater plants. *Plant, Cell and Environment*, vol. 15, 1021-1035, 1992.
- Kirk, J.T.O.** - Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, 401 p., 1986
- Lanfranco, E.** - The vegetation of the Ghadira nature reserve. *Centro* 1 (5), 1-4, 1990.
- Médail, F., Michaud, H., Molina, J. & R. Loisel** - Biodiversité et Conservation des phytocénoses des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne. Actes des 7e Rencontres de l'ARPE, Colloque scientifique international BIO'MES, Digne, 47-57, 1996.
- Nöllert, A. & C. Nöllert** - Die Amphibien Europas Bestimmung - Gefährdung-Schutz Franckh- Kosmos Verlag, Stuttgart, 1992.
- Poizat, G. & A.J. Crivelli** - Use of seasonally-flooded marshes by fish in a Mediterranean wetland : timing and demographic consequences. *Journal of Fish Biology*, vol. 51, 106-119, 1997 .
- Pont, D., Crivelli, A.J. & F. Guillot** - The impact of three-spined sticklebacks on the zooplankton of a previous fish-free pool. *Freshwater Biology*, vol. 26, 149-163, 1991.
- Pottier-Alapetite, G.** - Note préliminaire sur l'*Isoetion* tunisien. *Bulletin de la Société Botanique de France*, vol. 99 (10), 4-6, 1952.
- Ramdani, M.** - Ecologie des crustacés (copépodes, cladocères et ostracodes) des dayas marocaines. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille, 1986.
- Redbo-Torstensson, P. & A. Telenius** - Primary and secondary seed dispersal by wind and water in *Spergularia salina*. *Ecography*, vol. 18, 230-237, 1995.
- Rita, J. & G. Bibiloni** - Zonation de la vegetation hydrofila de balsas periodicas en las zonas semiaridas de Baleares. *Orsis*, vol. 6, 61-74, 1991.
- Ritland, K.** - The joint evolution of seed dormancy and flowering time in annual plants living in variable environments. *Theoretical Population Biology*, vol. 24, 213-243, 1983.
- Ritland, K. & S. Jain** - The comparative life-histories of two annual *Limnanthes* species in a temporally variable environment. *The American Naturalist*, vol. 124, 656-679, 1984.
- Synge, H., (ed)** - The biological aspects of rare plant conservation. Wiley & Sons, Chichester, 1981.
- Tamisier, A.** - Le régime alimentaire des sarcelles d'hiver *Anas crecca* L. en Camargue. *Alauda* 19, 4, 1-311, 1971.

Bibliographie

- Tamisier, A. & P. Grillas** - A review of habitat changes in the Camargue. An assessment of the effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. *Biological Conservation*, vol. 70, 39-47, 1994.
- Terzian, E.** - Ecologie des mares temporaires de l'*Isoetion* sur la Crau et l'Esterel (France). Thèse de l'Université de Marseille, 1979.
- Todd, D.K.** - Groundwater hydrology. 2d edition, Wiley and Sons, New York, 1980.
- Van der Pijl, L.** - Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Berlin, Germany, 1982.
- Van Vierssen, W.** - The ecology of communities dominated by *Zannichellia* taxa in Western Europe. I. Characterization and autecology of *Zannichellia* taxa. *Aquatic Botany*, vol. 12, 103-155, 1982.
- Verhoeven, J.T.A.** - The ecology of *Ruppia*-dominated communities in western Europe. I. Distribution of *Ruppia* representatives in relation to their autecology. *Aquatic Botany*, vol. 6, 197-268, 1979.
- Verhoeven, J.T.A. & W. Van Vierssen** - Structure of macrophytes dominated communities in two brackish lagoons on the island of Corsica, France. *Aquatic Botany*, vol. 5, 77-86, 1978.
- Verhoeven, J.T.A., Jacobs, R.P.W.M. & W. Van Vierssen** - Life strategies of aquatic plants : some critical notes and recommendations for further research, in : "Studies on aquatic vascular plants", Symoens, J.J., Hooper, S.S. and P. Compère (eds), Royal Botanical Society of Belgium, Brussels, Belgium, 158-164, 1982.
- Vivian-Smith, G. & E.W. Stiles** - Dispersal of salt marsh seeds on the feet and feathers of waterfowl. *Wetlands*, vol. 14 (4), 316-319, 1994.
- Wiggins, G.B., MacKay, R.J., & I.A. Smith** - Evolutionary and ecological strategies of animals in temporary pools. *Archiv for hydrobiology, Suppl.* 58, 97-206, 1980.
- Volder, A., Bonis, A. & P. Grillas** - Comparative effects of flooding and drought on the reproduction of an amphibious plant *Ranunculus pellatus*. *Aquatic Botany*, in press.
- Zedler, P.H.** - Life histories of vernal pool vascular plants. In "Vernal pool plants-their habitat and biology", Ikeda D.H. and R.A. Schlising (eds), Studies from the Herbarium n°8, California State University, Chico, USA, 123-146, 1990.
- Zedler, P.H.** - The ecology of southern California vernal pools : a community profile. U.S. Fish & Wildlife Service Biological Report 85 (7.11), 1987.
- Zedler, P.H. & C. Black** - Seed dispersal by a generalized herbivore : rabbits as dispersal vectors in a semiarid California vernal pool landscape. *American Midland Naturalist*, vol 128, 1-10, 1992.
- Zedler, P.H., Frazier, C.R. & C. Black** - Habitat creation as a strategy in ecosystem preservation : an example from vernal pools in San Diego County in : "Interface between ecology and land development in California", J.E. Keeley (ed), Southern California Academy of Sciences, Los Angeles, USA, 239-247, 1993.

Index

- Aeluropus* : 28, 59
Aira : 59
Afrique du Nord : 12, 16, 17
Alisma : 51, 59
Althemia : 45
Arthrocnemum : 45
- Briza* : 59
Bromus : 59
- Callitriche* : 27, 31, 36, 37, 40, 42, 43, 45, 46, 47, 48, 49, 51, 57, 58, 66
Camargue : 11, 17, 23, 32, 39, 40, 42, 44, 59, 61, 67, 70, 72, 74
Chara : 27, 28, 32, 40, 42, 45, 46, 48, 49, 58, 59, 66, 70
Chenopodium : 40
Cistus : 58, 64, 66
Corrigiola : 48, 59
Cressa : 28, 38, 46, 48, 59, 75
Croatie : 21
Croissance : 13, 20, 37, 38, 41, 42, 44, 45, 48, 54, 58
Cycle biologique : 29, 30, 36, 37, 38, 41, 43, 54, 57, 58, 59
Cynodon : 48
- Damasonium* : 7, 46, 48, 59, 75
Dispersion : 38, 50, 51, 60, 61
- Eleocharis* : 28
Eryngium : 51
Erythraea : 48
Espagne : 12, 16, 31, 32, 39, 64, 65, 66
- Faune : 12, 13, 22, 25, 29, 30, 31, 56, 61, 64, 71
France : 11, 17, 23, 39, 42, 58, 61, 64, 65, 67, 70, 73, 74, 75, 78
Frankenia : 59
- Germination : 33, 37, 39, 40, 41, 42, 43, 45, 48, 51, 57
- Hippuris* : 45
Hordeum : 59
- Illecebrum* : 42
Isoetes : 27, 38, 40, 45, 47, 48, 51, 55, 56, 60, 61, 65
Israël : 63, 64
Italie : 12, 65
- Juncus* : 13, 27, 38, 40, 56, 57, 68
Kickxia : 46
- Lamprothamnium* : 28
Limonium : 28, 38, 46, 59
Lycopus : 42
Lytbrum : 38, 43, 46, 48, 61
- Malte : 64
Maroc : 23, 48, 64
Marsilea : 38, 40, 47, 48, 55, 65, 75
Mentha : 51
Myriophylla : 27, 40, 67
- Nitella* : 27
Nuphar : 26
- Pbillyrea* : 64, 66
Pbragmites : 18, 26, 38, 56, 64, 74
Pilularia : 38, 47, 60, 75
Plantago : 48, 55, 59
Potamogeton : 26, 27, 37, 66, 67
Pulicaria : 38, 46
- Ranunculus* : 27, 28, 35, 37, 40, 42, 46, 47, 48, 49, 51, 55, 58, 59, 65, 78
Reproduction : 13, 28, 30, 31, 39, 41, 46, 48, 50, 54, 57, 58, 59, 66, 73
Rumex : 40, 42, 51
Ruppia : 28, 42, 45, 46, 47
- Salicornia* : 45, 57
Scirpus : 18, 26, 28, 33, 38, 56, 59, 64, 67
Spergularia : 51
Stock de graines : 39, 40, 41, 46, 48, 57, 58, 73, 75
Suaeda : 28, 59, 74
- Teucrium* : 65, 75
Tillaea : 59
Tolypella : 27, 28, 46, 48, 58, 59, 66
Typha : 18, 28, 67
- Zannichellia* : 27, 28, 37, 40, 42, 43, 45, 46, 47, 48, 49, 57, 58, 59
Zonation : 55, 56

Tour du Valat
Le Sambuc - 13200 Arles - France
Télécopie : ++ 33 (0)4 90 97 20 19
E. mail : secretariat@sansouire-tourduvalat.fr

Imprimé sur papier sans chlore.

Achévé d'imprimer en Novembre 1997
sur les presses de l'Imprimerie De Rudder
84000 Avignon - 04 90 89 94 00



La Station Biologique de la Tour du Valat implantée en Camargue (France), a été fondée en 1954 par M. Luc Hoffmann. Sa vocation première était principalement ornithologique.

En 1995, la Station représente environ 2 500 ha de terres appartenant à la Fondation Sansouire, fondation de droit français créée en 1976.

L'ensemble Tour du Valat - Petit Badon est l'un des rares secteurs de l'est de la Camargue où l'on trouve encore de vastes étendues de paysages presque naturels ayant échappé à la mise en valeur agricole de l'après-guerre.

Le programme de recherche de la Station est financé par plusieurs organismes nationaux et internationaux, mais la part la plus importante du financement est assurée par la Fondation Tour du Valat, fondation de droit suisse.

Au fil des ans, le programme scientifique de la Station s'est développé, intégrant des études sur la gestion de la végétation par les herbivores domestiques, l'écologie des poissons, les stratégies d'approvisionnement optimal, le comportement, la migration et le succès de reproduction chez les oiseaux coloniaux. La plupart de ces études ont été entreprises en Camargue, mais la Station a accru sa collaboration avec des chercheurs d'autres pays méditerranéens.

Ce programme a permis à la Station d'acquérir une connaissance approfondie de l'écologie des zones humides méditerranéennes, qui peut être appliquée aux problèmes liés à la gestion des zones humides dans la région.



Publié avec le soutien financier de la Commission des Communautés Européennes