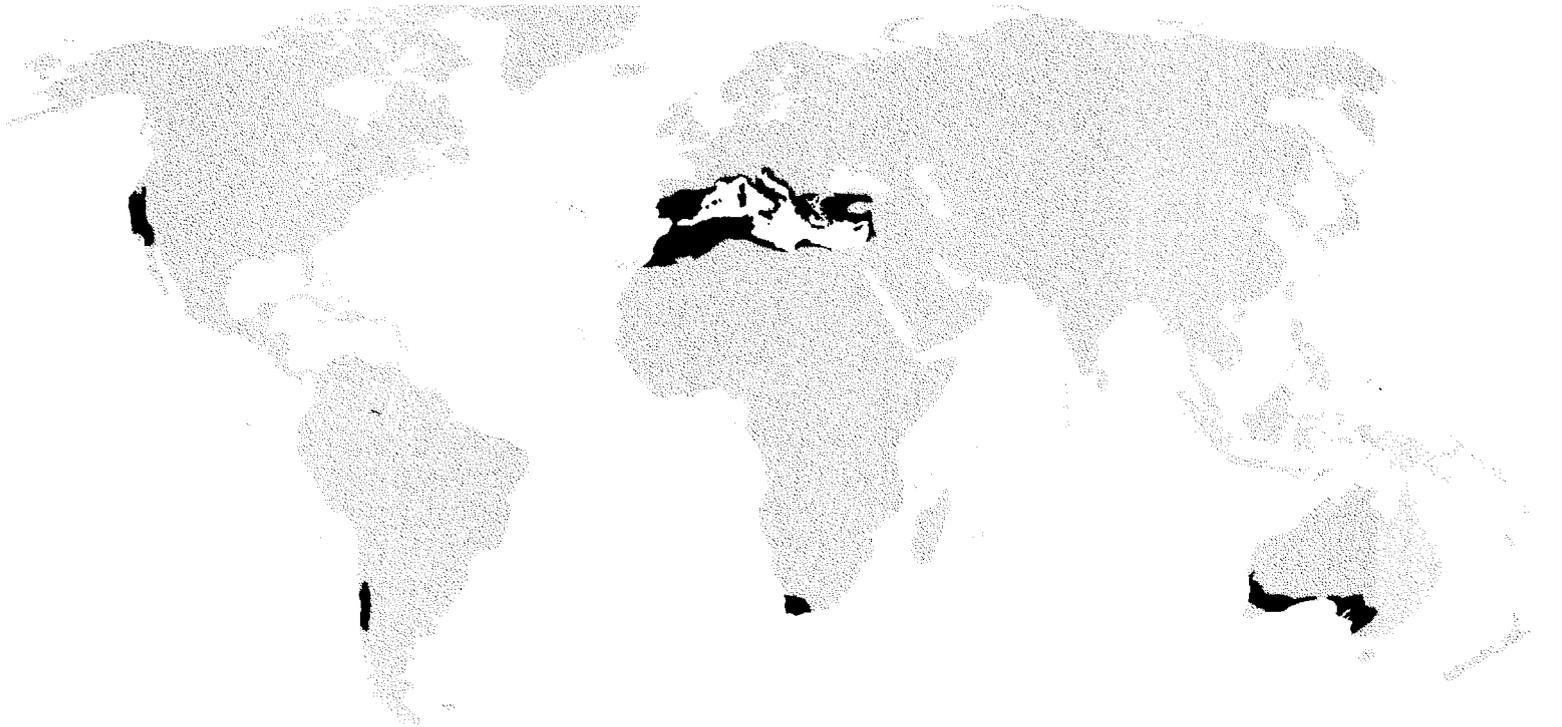


ecologia mediterranea

Revue Internationale d'Ecologie Méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology



*Ecologie et conservation des mares temporaires méditerranéennes :
l'exemple des mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute (Hérault, France)*

TOME 24 - fascicule 2 - 1998

ISSN : 0153-8756

REDACTEURS / EDITORS

Frédéric MEDAIL
 Philip ROCHE
 Thierry TATONI
 Frédéric MAGNIN

COORDINATRICE / COORDINATOR

Sophie BOUDEMAGHE

TRESORIER / TREASURER

Jacques-Louis de BEAULIEU

FONDATEUR / FOUNDER

Prof. Pierre QUEZEL

COMITE DE LECTURE / ADVISORY BOARD

ARONSON J., CEFE CNRS, Montpellier	LE FLOC'H E., CEFE CNRS, Montpellier
BARBERO M., IMEP, Univ. Aix-Marseille III	MARGARIS N. S., Univ. of the Aegan, Mytilène, Grèce
BROCK M., Univ. of New England, Armidale, Australie	OVALLE C., CSI Quilamapu, INIA, Chili
CHEYLAN M., EPHE, Montpellier	PEDROTTI F., Univ. degli Studi, Camerino, Italie
DEBUSSCHE M., CEFE CNRS, Montpellier	PLEGUEZUELOS J. M., Univ. de Grenade, Espagne
FADY B., INRA, Avignon	PONEL P., IMEP, CNRS, Marseille
GOODFRIEND G. A., Carnegie Inst. Washington, USA	PRODON R., Labo. Arago, Univ. P. M. Curie, Paris VI
GRILLAS P., Station Biologique Tour du Valat, Arles	RICHARDSON D. M., Univ. Cape Town, Afrique du Sud
GUIOT J., IMEP, CNRS, Marseille	SANS F. X., Univ. de Barcelone, Espagne
HOBBS R. J., CSIRO, Midland, Australie	SCHMIDA A., Hebrew Univ. of Jerusalem, Israël
KREITER S., ENSA-M INRA, Montpellier	URBINATI C., Agripolis, Legnaro, Italie

ecologia mediterranea

Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme
 Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, case 461
 13397 MARSEILLE Cedex 20 FRANCE

Tél. : + 33 4 91 28 89 76 - Fax : + 33 4 91 28 80 51
 E-mail : ecologia.mediterranea@botmed.u-3mrs.fr
 URL : <http://www.ecologia.fst.u-3mrs.fr>

Abonnements / Subscription

- Un an = deux numéros / *one year = two issues* :
- France : 400 F + 60 F de frais de port
 - Europe : 400 F + 80 F de frais de port
 - Amérique, Afrique, Asie : 400 F + 120 F de frais de port

Tous les fascicules de la revue sont disponibles. Pour les commander et pour tout renseignement, nous contacter à l'adresse ci-dessus. *All issues are available. To order or to obtain information, please contact the address above.*

We acknowledge Natalia Diaz Burlinson and Carey Meredith Suehs for the verification of English texts.

ecologia mediterranea

**ECOLOGIE ET CONSERVATION DES
MARES TEMPORAIRES MEDITERRANEENNES :
L'EXEMPLE DES MARES DE LA RESERVE NATURELLE DE
ROQUE-HAUTE (HERAULT, FRANCE)**

Colloque organisé par l'Association de Gestion de la Réserve Naturelle
de Roque-Haute (AGRN-RH) et son Comité Scientifique

Montpellier (France) le 09 juillet 1997



Partenaires financiers



Comité d'organisation

Jean-Antoine RIOUX (Président du Comité Scientifique)
André DIGUET (Président de l'AGRN-RH)
Hassan SOUHEIL (Conservateur de la Réserve)
Aude DOUMENGE (Secrétaire-Animatrice)

Remerciements

Présidents de l'Université de Montpellier II
Sandrine GENTHON (Stagiaire AGRN-RH)
Anne LE ROUX
Membres de l'AGRN-RH et du Comité Scientifique

Introduction aux actes du Colloque

André DIGUET, Président de l'Association de Gestion de la Réserve Naturelle de Roque-Haute (AGRN-RH)

Maison de la Réserve, 1 rue de la Tour 34420 Portiragnes, France

La Réserve Naturelle de Roque-Haute, créée en décembre 1975, s'étend sur les communes de Portiragnes et de Vias dans la région du Biterrois. Elle compte un grand nombre de mares temporaires méditerranéennes (205) hébergeant des espèces végétales exceptionnelles (en particulier des Ptéridophytes semi-aquatiques). Sa sauvegarde dépend de l'association de gestion créée en 1985 et de son comité scientifique mis en place en 1990 et présidé par M. le professeur Rioux.

Pendant de nombreuses années, observations de terrain et collectes de données se sont accumulées. Chercheurs et spécialistes des zones humides doivent maintenant faire la synthèse des connaissances obtenues pour éclairer l'association de gestion. De leurs recommandations découleront nos objectifs, nos actions et la programmation des futures recherches scientifiques.

Le plan de gestion en cours d'élaboration va intégrer toutes ces recommandations pour préserver au mieux les espèces rares et leur habitat.

Seuls les scientifiques peuvent valider les orientations fondamentales du gestionnaire chargé de veiller sur la flore des mares comme sur celle du matorral qui les entoure.

Site d'un grand intérêt, à valeur paysagère non négligeable, Roque-Haute constitue, en raison de la rareté de ses habitats humides, de sa géologie (volcan et terrains volcaniques), de sa richesse floristique et faunistique, un joyau du patrimoine naturel français. Grâce aux contributions des divers intervenants du colloque, réunis à l'initiative du professeur Rioux, l'AGRN que je préside va pouvoir de façon satisfaisante remplir la mission qui lui a été confiée : prendre les décisions d'aménagement qui s'imposent pour que prospère la flore originale de la Réserve. La gestion ne s'improvise pas, elle découle de la biologie des espèces rares et de leurs rapports complexes avec l'environnement que vous allez évoquer. Toute activité dans la Réserve devra demain en tenir compte.

Propos liminaires

Jean-Antoine RIOUX, Président du Comité Scientifique

Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonnet 34000 Montpellier, France

Le présent séminaire aurait pu s'intituler "*Contribution d'un comité scientifique à l'élaboration du plan de gestion d'une Réserve Naturelle*", tant il est vrai que, dans ce domaine, le chercheur prend une place sans cesse croissante. La Réserve de Roque-Haute n'échappe pas à la règle. La qualité des intervenants, autant que la nombreuse assistance venue les écouter, en témoignent. Au nom du Comité Scientifique, recevez mes plus sincères remerciements.

Mais, avant de céder la place aux orateurs, permettez-moi de rappeler en quelques mots le rôle du chercheur, et particulièrement de l'écologue, dans les problématiques de protection.

A la fois naturaliste de vocation, chercheur de profession et homme de conviction, ce type de "scientifique" doit se garder de toute ingérence administrative. S'il cédait à cette obligation, il se verrait entraîné vers la seule "recherche sur commande" (recherche finalisée de l'UNESCO). Dès lors, il s'éloignerait de la recherche *sensu stricto*, qu'elle soit fondamentale ou appliquée. A son insu, le concept socio-politique de développement éco-centré influencerait sa démarche propre en la dénaturant gravement. Son efficacité cognitive s'en trouverait affaiblie et les décideurs eux-mêmes ne verraient plus en lui qu'un simple prestataire de services (gestion "clé en main") dont, à terme, ils pourraient faire l'économie. Bien entendu, les grand perdants en seraient les espèces et les milieux à protéger.

Toutefois, dès l'instant où ce danger se trouve écarté, une nouvelle question se pose : l'écologue qui vient de contribuer à l'élaboration du modèle de gestion doit-il poursuivre une activité "temps plein" aux côtés de l'administrateur ou doit-il reprendre ses propres recherches ? En fait, l'intervention du chercheur ne saurait se terminer sans la validation du modèle proposé. Pour confirmer, nuancer ou infirmer ses hypothèses, il doit accompagner la gestion, plusieurs années durant, à l'aide d'observations et d'expérimentations pratiquées sur quelques sites dûment choisis pour leur représentativité. Dans la plupart des cas, ces opérations nécessitent l'installation *in natura* de matériel lourd, charge dont le gestionnaire doit assumer la responsabilité sur le long terme.

Mais revenons au propos de notre séminaire : celui de la gestion écologique des mares à Isoètes, dans le site classé de Roque-Haute.

Trois catégories de données, correspondant à trois niveaux d'intégration, peuvent être utilisées tour à tour : celle des populations, des peuplements et des biocénoses. Ainsi, l'analyse génétique et démographique de *Marsilea strigosa* constitue un excellent exemple de l'approche populationnelle. De même, les différentes contributions floristiques (typologie des mares) et faunistiques (Arthropodes aquatiques, Batraciens) illustrent bien le niveau des peuplements. Quant au niveau des biocénoses, le plus complexe, il est seulement évoqué à propos de l'étude dynamique des nomocénoses végétales et animales. Enfin deux exemples de "régression écologique" sont présentés, permettant d'identifier, pour chacun d'eux, le facteur étiologique déterminant : l'explosion démographique du Sanglier et l'abandon des pratiques sylvo-pastorales traditionnelles. A ce propos, le dossier de classement du site, établi au début des années soixante, constitue un document historique de toute première importance. Même remarque pour l'analyse pollinique des sédiments de la célèbre Mare de Grammont, près de Montpellier, où l'*Isoetion* a définitivement (?) disparu depuis la seconde Guerre Mondiale.

En définitive, nous sommes convaincus de l'intérêt heuristique du présent séminaire. Décidé par les instances de gestion, soutenu par la Direction Régionale de l'Environnement, il devrait contribuer efficacement à la protection d'un site prestigieux, Roque-Haute, tout en permettant aux écologues de différents horizons de parfaire leurs outils de connaissance, tant méthodologiques que conceptuels.

PREMIERE PARTIE

Ecologie et conservation des mares temporaires méditerranéennes

La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation

Pierre QUEZEL

Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, case 461, Faculté des Sciences et Techniques St Jérôme
13397 Marseille Cedex 20, France

RESUME

Les mares transitoires, qui se retrouvent dans toutes les régions du monde à climat méditerranéen, représentent un milieu très spécial, à flore remarquable, s'organisant autour de divers cryptogames vasculaires, *Isoetes* en particulier, et qui à l'heure actuelle, sont en grand danger de disparition. Plus de la moitié des espèces présentes sont rares, vulnérables ou en voie d'extinction à la suite de l'intensification ou de la transformation des actions anthropiques. Surtout bien représentées en Méditerranée occidentale, elles sont éparées, rares et floristiquement moins riches dans l'est de la Méditerranée.

Mots clés : mares transitoires, région méditerranéenne, richesse floristique, conservation

ABSTRACT

The vernal pools, which existing in all global areas with a Mediterranean-type climate, constitute a very special biotope with a rich and distinct flora where Pteridophytæ and especially *Isoetes* play an important role. Many of them are actually in very endangered situation, and half of the component species are rare, vulnerable or threatened, as a result of intensification or modification of human activities. Although they are well developed in the western part of Mediterranean, the vernal pools in the eastern part are scattered with a less diversified flora.

Key-words: vernal pools, Mediterranean, floristic richness, conservation

INTRODUCTION

Les mares transitoires oligotrophes représentent un habitat singulier et très remarquable, en particulier par l'intérêt de la flore qui s'y développe, mais aussi par leur vulnérabilité. Elles constituent, selon le terme de Braun-Blanquet (1936), un joyau floristique dans le monde méditerranéen, où elles sont présentes dans les cinq régions méditerranéennes du monde, avec une composition floristique sinon identique, du moins comparable, puisqu'elle s'organise autour de divers cryptogames vasculaires, où les genres *Isoetes*, *Marsilea* et *Pilularia* jouent un rôle de premier plan.

Ces mares caractérisent en effet les climats présentant une période de sécheresse assez longue pour entraîner la disparition du plan d'eau durant plusieurs mois, condition réalisée en particulier en région climatique méditerranéenne, mais aussi dans les zones tropicales sèches (Sahel, Amérique du sud en particulier) où elles présentent un fond floristique comparable, se développant après les pluies de mousson, mais où dominent toutefois les espèces de souche tropicale.

En effet, à peu près dans toutes ces régions, elles sont caractérisées du point de vue floristique par diverses espèces d'*Isoetes* (plus de 60 espèces), de *Marsilea* (environ 25 espèces), de *Pilularia* (6 espèces), auxquels il convient d'ajouter les genres *Stylites* (deux espèces sur l'altiplano péruvien), *Regnelidium* au Brésil tropical aride et *Phylloglossum* en Australie méditerranéenne. Remarquons toutefois que les trois premiers genres individualisent quelques espèces hygrophiles pérennes dans des régions dépourvues de sécheresse estivale et en particulier en Europe continentale, dans les lacs et les marais permanents (*Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *I. boryana*, *Marsilea quadrifolia* et *P. globulifera*).

Dans les régions à climat méditerranéen et en particulier dans l'hémisphère nord, de grandes convergences floristiques et écologiques s'observent entre les "vernal pools" de Californie (Barbour & Major, 1977) et les mares transitoires à *Isoetes* du pourtour méditerranéen.

Dans l'hémisphère austral, la flore de ces mares est notablement différente pour des raisons historiques et biogéographiques évidentes, mais *Isoetes*, *Marsilea*, voire *Pilularia* en Australie, sont présents.

LES MARES TEMPORAIRES DU BASSIN MEDITERRANEEN

Aspects phytosociologiques

En région circum-méditerranéenne, les mares à *Isoetes* se rencontrent du Portugal au Proche-Orient. Elles se développent sur des substrats non calcaires, ce qui réduit notablement leur extension potentielle, notamment en Méditerranée Orientale. Sur les substrats calcaires, d'autres types de végétation nettement différents et indiscutablement moins riches peuvent s'organiser, mais les Cryptogames vasculaires cités ci-dessus y font défaut. Il en est de même pour certaines mares argileuses ou saumâtres en bordure de zones salées. Sans entrer dans le détail, signalons que du point de vue phytosociologique, ces trois ensembles peuvent se rapporter respectivement à l'*Isoetion setaceae* Br.-Bl. 1931, au *Preslion cervinae* Br.-Bl. 1931 et à l'*Heleochoion* Br.-Bl. 1952 (incl. *Crypsidion aculeatae* Pignatti 1954). Nous évoquerons ici que le premier, en remarquant cependant que certains groupements typiquement méditerranéens ont été rapportés, en Corse en particulier (Gamisans, 1976, 1991), voire en Provence (Loisel, 1976) au moins jusqu'à plus ample information, au *Littorellion* W. Koch 1926 caractéristique des mares d'eau douce transitoires en région européenne. Les mares à *Isoetes* en région circum-méditerranéenne, constituent en fait un ensemble hétérogène du point de vue floristique et phytosociologique, où diverses structures de végétation ont été définies pour la première fois pour le site de Roque-Haute (Braun-Blanquet, 1936), mais dont l'interprétation et la hiérarchisation définitives restent encore sujettes à débat à l'heure actuelle (European Communities Commission, 1991 ; Julve, 1993 ; Médail, 1994). Les portions centrales des mares, inondées durant plusieurs mois (7-8 en général), sont occupées par les formations à *Isoetes* amphibies (*I. velata*, *I. setacea*, *I. olympica*) alors que les marges humides, mais aussi certains bas-fonds, ravins et chemins creux, sont colonisés par les *Isoetes* exondés (*I. durieui* et *I. histrix*). Nous fournissons à titre indicatif dans le Tableau 1, la liste des principales associations méditerranéennes françaises qui peuvent être rattachées à l'*Isoetion*. Certaines pelouses méso-hygrophiles très remarquables à *Serapias* : *Serapion* Aubert & Loisel 1971, apparaissent parfois, notamment en Provence cristalline, en bordure des formations à *Isoetes*.

Communautés amphibies à <i>Isoetes durieui</i> et <i>I. histrix</i> <i>Radiolo-Isoetetum histricis</i> Chevassut & Quézel 1956 <i>Illicebro-Isoetetum durieui</i> Gamisans 1991 <i>Isoetetum durieui</i> Br.-Bl. (1931) 1935 <i>Sysimbrello asperae-Isoetetum durieui</i> Barbero 1965 <i>Serapio-Oenanthetum lachenalii histricetosum</i> Barbero 1967
Communautés immergées à <i>Isoetes setacea</i> et <i>I. velata</i> <i>Isoetetum setaceae</i> Br.-Bl. 1931 <i>Bulliardio vallantii-Isoetetum velatae</i> Barbero & Poirion 1965 <i>Lythro borysthenici-Ranunculetum rodiei Isoetetosum velatae</i> Barbero 1965
Autres groupements non dominés par les <i>Isoetes</i> <i>Spirantheo aestivalis-Anagallidetum tenellae</i> Aubert & Loisel 1971 <i>Myosuro-Bulliardietum vaillantii</i> Br.-Bl. 1935 <i>Plantagino-Nananthetum perpusillae</i> De Marco & Mossa 1980 <i>Junco-Morisietum hypogaeae</i> Gamisans (1975) 1976 <i>Elatinetum macropodae</i> Br.-Bl. (1931) 1935

Tableau 1. Liste des principales associations se rattachant à l'*Isoetion* Br.-Bl. 1931 en France méditerranéenne

Enfin, les mares à longue inondation permettent le développement de groupements à grandes hémicryptophytes voire à géophytes (*Phragmites*, *Typha*, *Scirpus*, etc.).

Aspects floristiques

Sur le plan floristique, il n'est pas sans intérêt de chercher à préciser la localisation des cryptogames vasculaires liées à ces divers habitats sur l'ensemble du pourtour méditerranéen (Figures 1, 2 et 3), malgré les nombreuses incertitudes qui demeurent en raison de confusions taxinomiques ou encore de données anciennes ambiguës ou non vérifiées.

Les *Isoetes* immergés sont représentés essentiellement par trois espèces : *I. setacea* de répartition ibéro-languedocienne et dont la présence en Provence et en Corse reste à vérifier, *I. velata*, typiquement ouest-méditerranéen et *I. olympica* est-méditerranéen. Il convient de leur adjoindre les rarissimes *I. malinverniana* de la plaine du Pô et *I. heldreichii* du Pinde méridional. Signalons encore que, seul parmi ces espèces, *I. velata* représente un complexe de taxons délicat à interpréter avec au moins neuf sous-espèces (Greuter *et al.*, 1984-1989) dont plusieurs de répartition atlantique.

Les *Isoetes* émergés sont représentés par *I. durieui*, essentiellement ouest-méditerranéen et très localisé en Grèce et en Anatolie et *I. histrix*, circum-méditerranéen, avec quelques irradiations sur le littoral atlantique français.

Les *Marsilea* sont représentées par quatre espèces : *M. strigosa*, essentiellement dans sa variété *pubescens*, ouest-méditerranéenne cantonnée surtout en

zone littorale et sub-littorale en Europe et plus largement répartie au Maroc et en Algérie occidentale, *M. minuta*, espèce tropicale extrêmement localisée en Afrique du Nord où ses stations du littoral algérien central paraissent avoir disparu et récemment retrouvée dans le Rharb, mais présente encore en Egypte et au Prêche-Orient, *M. batardi*, endémique du sud espagnol et *M. aegyptiaca* sub-saharienne. *Pilularia minuta* enfin est essentiellement ouest-méditerranéenne avec de rarissimes localités dans les îles égéennes et sur le littoral dalmate.

La liste des Phanérogames liées aux mares à *Isoetes* est beaucoup plus longue et beaucoup plus difficile à établir. Récemment Médail *et al.* (1996) ont établi une liste de 74 espèces liées aux mares à *Isoetes* en France méditerranéenne (Tableau 2), comprenant de nombreuses espèces rares et menacées (45), dont en particulier sur le continent, *Agrostis pourretii*, *Cardamine parviflora*, *Littorella uniflora*, *Lythrum thesioides*, *Molineriella minuta*, *Ranunculus lateriflorus*, *Pilularia minuta*, *Teucrium aristatum* et en Corse, *Elatine macropoda*, *Eryngium pusillum*, *Morisia monanthos*.

Dans les autres pays du pourtour méditerranéen, les données restent trop éparées et souvent trop anciennes pour chercher à dégager une vue synthétique. Contentons nous de signaler que la quasi-totalité des espèces signalées en France se rencontrent également en Méditerranée occidentale (Pietsch, 1973), notamment en Espagne (Rivas-Goday, 1970), Baléares (Llorens, 1979), Portugal, Italie (Brullo, Grillo & Terrasi, 1976 ; Raimondo, 1995) et en Cyrénaïque (Brullo & Furnari, 1988), avec toutefois quelques particularités.

Agrostis pourretii Willd.	Lythrum borysthenicum (Schrank) Litv. (= Peplis erecta, P. hispidula)
Airopsis tenella (Cav.) Asch. & Graebner	Lythrum hyssopifolia L.
Anagallis arvensis L. subsp. parviflora (Hoffm. & Link) Arcangeli	Lythrum thesioides M. Bieb.
Anagallis minima (L.) E.H.L. Krause (= Centunculus minimus)	Lythrum thymifolium L.
Antinoria insularis Parl.	Lythrum tribracteatum Salzm. ex Sprengel
Apium crassipes (Koch) Reichenb. fil.	Marsilea strigosa Willd.
Callitriche brutia Petagna	Mentha cervina L.
Callitriche truncata Guss. subsp. occidentalis (Rouy) Br.-Bl.	Mentha pulegium L.
Callitriche truncata Guss. subsp. truncata	Moenchia erecta (L.) P. Gaertner, B. Meyer & Scherb. s.l.
Cardamine parviflora L.	Molineriella minuta (L.) Rouy
Carex punctata Gaudin	Montia fontana L. subsp. chondrosperma (Fenzl) Walters (= M. minor C.C. Gmelin)
Chaetonychia cymosa (L.) Sweet	Morisia monanthos (Viv.) Ascherson
Cicendia filiformis (L.) Delarbre	Myosotis sicula Guss.
Crassula vaillantii (Willd.) Roth.	Myosurus breviscapus Huth
Damasonium polyspermum Coss.	Nananthea perpusilla (Loisel.) DC.
Elatine hydropiper L.	Ophioglossum azoricum C. Presl.
Elatine macropoda Guss.	Ophioglossum lusitanicum L.
Eryngium pusillum L.	Pilularia minuta Durieu ex A. Braun
Exacallium pusillum (Lam.) Caruel	Polygonum romanum Jacq. subsp. gallicum (Raffa.) Raffa. & Villar
Gratiola officinalis L.	Pulicaria sicula (L.) Moris
Heliotropium supinum L.	Pulicaria vulgaris Gaertn.
Illecebrum verticillatum L.	Radiola linoïdes Roth.
Isoetes durieui Bory	Ranunculus lateriflorus DC.
Isoetes histrix Bory	Ranunculus ophioglossifolius Vill.
Isoetes setacea Lam.	Ranunculus revelieri Boreau subsp. revelieri
Isoetes velata A. Braun subsp. velata	Ranunculus revelieri Boreau subsp. rodiei (Litard.) Tutin
Isolepis cernua (Vahl) Roemer & Schultes (= Scirpus savii Seb. & Mauri)	Sisymbrella aspera (L.) Spach s. l. (= Nasturtium asperum (L.) Boiss.)
Isolepis setacea (L.) R.Br. (= Scirpus setaceus L.)	Solenopsis laurentia (L.) C. Presl.
Juncus bufonius L.	Solenopsis minuta (L.) C. Presl. subsp. corsica Meikle
Juncus capitatus Weigel	Teucrium aristatum Pérez Lara
Juncus pygmaeus L.C.M. Richard	Trifolium angulatum Waldst. & Kit.
Juncus tenageia L. fil.	Trifolium ornithopoides Oeder
Kickxia cirrhosa (L.) Fritsch	Triglochin bulbosum L. subsp. laxiflorum (Guss.) Rouy
Kickxia commutata (Reichenb.) Fritsch subsp. commutata	Verbena supina L.
Littorella uniflora (L.) Ascherson	Veronica acinifolia L.
Lotus angustissimus L. subsp. angustissimus	Veronica anagalloïdes Guss.
Lotus angustissimus L. subsp. suaveolens (Pers.) O. Bolos & Vigo	
Lotus conimbricensis Brot.	
Lotus pedunculatus Cav.	

Tableau 2. Liste des taxons des mares temporaires oligotrophes de France (d'après Médail *et al.*, 1996)



Figure 1. Localisation des cryptogames vasculaires des mares temporaires du bassin méditerranéen. *Isoetes velata sensu lato* (—); *Isoetes setacea* (---); *Isoetes olympica* (.....); □ : *I. malinverniana*; ■ : *I. heldreichii*

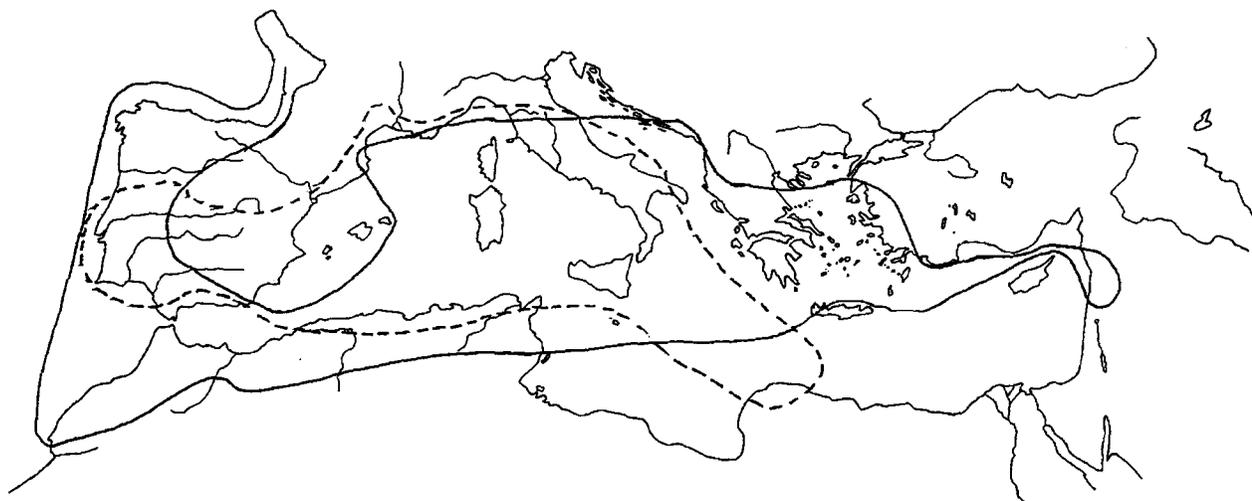


Figure 2. Localisation des cryptogames vasculaires des mares temporaires du bassin méditerranéen. *I. histrix* (—) ; *I. durieui* (- - - -)

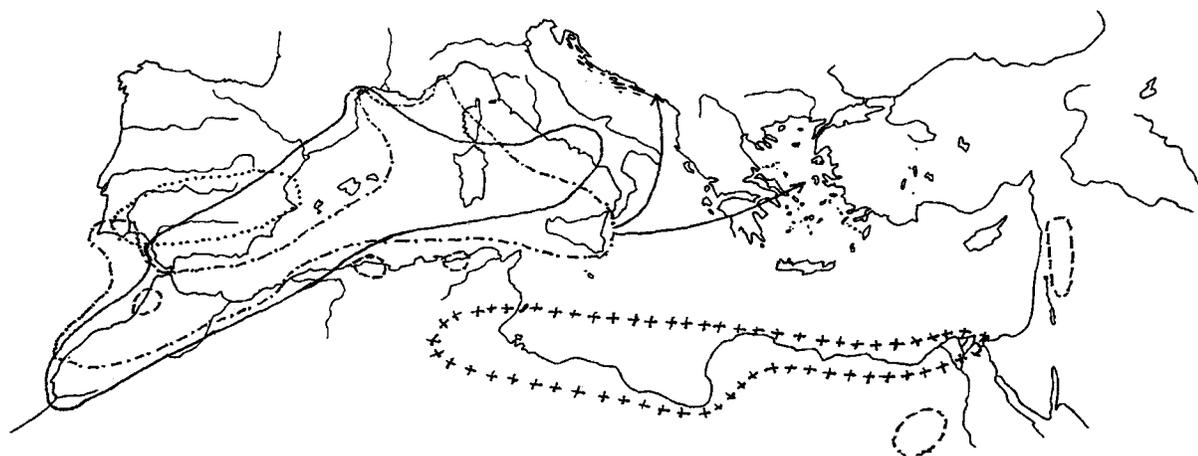


Figure 3. Localisation des cryptogames vasculaires des mares temporaires du bassin méditerranéen. *Marsilea strigosa* (—) ; *M. batardi* (.) ; *M. minuta* (- - - -) ; *M. aegyptiaca* (+ + + +) ; *Pilularia minuta* (. - . -)

En région tyrrhénienne, Corse et Sardaigne offrent les genres endémiques *Morisia* et *Nananthea*, alors que *Eryngium pusillum* est également présent en Italie du sud, en Sicile et sur le littoral numidien. Les riches dayas marocaines, hélas très détériorées par l'homme (Metge, 1986 ; Boutin *et al.*, 1982), hébergent en particulier *Benedictella benoistii*, genre endémique parfois rattaché aux *Lotus* dont il est affine, *Scirpus pseudo-setaceus*, *Ranunculus batrachioides*, ces deux dernières espèces présentes également en Algérie (Chevassut & Quézel, 1956, 1958). Quelques espèces plus fréquentes en Afrique tropicale s'observent épisodiquement dans les dayas nord-africaines et en particulier *Oldenlandia capensis* au Maroc et *Laurenbergia tetrandra* à El Kala.

Il est intéressant de souligner que les formations à *Isoetes* de Méditerranée orientale, même si elles restent mal connues (Grandstein & Smittenberg, 1977, pour la Crète), présentent de toute façon un appauvrissement considérable de leur flore; moins du quart des espèces signalées à l'ouest y sont présentes et l'endémisme extrêmement réduit (cf. pour la Grèce Economidou, 1995).

Aspects biogéographiques

Du point de vue biogéographique, les mares transitoires à *Isoetes* posent d'intéressants problèmes ; il apparaît en effet, malgré le manque d'informations précises qui subsistent dans plusieurs pays du pourtour

méditerranéen, notamment en Anatolie et au Proche Orient, que les îles Tyrrhéniennes avec deux genres endémiques et les zones littorales du bassin méditerranéen occidental constituent le centre majeur d'individualisation de ce type de végétation où cohabitent des taxa typiquement méditerranéens (*Isoetes* sp., *Marsilea* sp., *Pilularia minuta*, *Antinoria*, *Damasonium*, *Elatine* sp., *Lotus* sp., *Lythrum* sp., *Ranunculus* sp., *Morisia*, *Nananthea*, *Trifolium* sp., etc.) et des taxa plutôt européens ou atlantiques, en général liés dans ces régions au Littorellion, tels que *Cicendia*, *Illecebrum*, *Juncus* sp., *Littorella*, *Radiola*, *Veronica* sp. etc., où ils s'associent d'ailleurs souvent à d'autres représentants des genres *Isoetes*, *Marsilea* et *Pilularia*. Le cortège des mares à *Isoetes* s'appauvrit en Méditerranée orientale, où des éléments floristiques nouveaux n'apparaissent pas. Les rares listes ou relevés disponibles en Grèce avec *Isoetes histrix* et plus à l'est avec *I. olympica*, ne présentent que peu d'espèces, souvent géographiquement éparées.

IMPACTS ANTHROPIQUES ET CONSERVATION

Les mares transitoires à *Isoetes*, représentent un milieu de haut intérêt biologique et écologique dont la sauvegarde doit être assurée de façon impérative. Elles représentent des types d'habitats extrêmement sensibles et vulnérables qui ont subi au cours des dernières décennies des dégâts considérables voire irrémédiables. Le drainage et le colmatage des mares entraînent la disparition définitive du milieu, comme cela a été le cas par exemple pour la mare de St Estève près de Perpignan où a été détruit un biotope très riche avec *Isoetes setacea*, *Marsilea* etc., ou encore les mares de la Rassauta près d'Alger. Les incendies et surtout les opérations lourdes de débroussaillage facilitent l'érosion dans le bassin-versant et l'atterrissement des mares, comme cela a été observé dans le massif de la Colle du Rouet dans le Var.

Mais l'utilisation rationnelle du milieu par l'homme, comme cela a été généralement le cas jusque vers 1950 constitue sans doute un des facteurs majeurs de la conservation de la diversité biologique des mares. Suite à la pression anthropique croissante sur le revers sud de la Méditerranée, dans les pays du Maghreb et au Maroc en particulier, de très nombreuses dayas ont été soit mises en culture, notamment aux environs de Casablanca, soit soumises comme point d'eau au début de l'été à un piétinement intense de

troupeaux toujours plus nombreux, notamment dans la forêt de la Mamora près de Rabat, ou encore sur le Moyen Atlas. La situation est devenue dramatique et, à titre d'exemple, *Benedictella* n'a plus été observée depuis plus de 40 ans !

Inversement, l'abandon de toute activité traditionnelle et essentiellement d'un parcours contrôlé des troupeaux favorise la remontée biologique des marges des mares, où s'installent une véritable ripisylve à *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus pubescens*, dont l'ombre perturbe profondément le milieu végétal les espèces remarquables, héliophiles strictes. Cette diminution de l'ensoleillement et par conséquent de la température de l'eau, limite l'évaporation et augmente la durée de la mise en eau, permettant un développement rapide des hautes herbes pérennes, *Phragmites*, *Typha*, *Scirpus* etc., qui éliminent totalement ou en partie les espèces de l'*Isoetion*. L'exemple de la mare de Grammont près de Montpellier est de ce point de vue très significatif. Ce site célèbre auprès de botanistes locaux a en effet vu l'*Isoetion* disparaître dans les années 50 (Harant *et al.*, 1950) à la suite du développement de la ripisylve, puis de la mise en eau permanente. Il apparaît donc que toute tentative de protection de ce type d'habitat n'est pas évidente *a priori*. Elle dépendra avant tout des impacts anthropiques actuels et, si la mise en réserve est envisageable dans certaines zones du sud de la Méditerranée afin d'assurer la reconstitution du capital biologique, au nord il devra s'agir plutôt d'une gestion rationnelle essayant de reconstituer l'usage traditionnel qui existait encore dans la première moitié de ce siècle (exploitation mesurée du capital forestier dans le bassin versant, pâturage contrôlé etc.). Dans ces conditions, un plan de sauvegarde au coup par coup, en fonction des situations locales, s'impose donc.

Il n'en reste pas moins que des mesures sont nécessaires à peu près partout, si l'on veut assurer le maintien du capital biologique de ce type d'habitat qui est sans conteste un des plus originaux et des plus riches sur le pourtour méditerranéen. Ces mares n'occupent que des surfaces exiguës, sans doute moins d'un millier d'hectares sur l'ensemble de la région méditerranéenne, et depuis une trentaine d'années un nombre important de sites, pourtant célèbres chez les naturalistes, ont été détruits. Plus de la moitié des espèces présentes dans ces biotopes est constituée par des taxons considérés par les instances nationales et internationales comme menacées, vulnérables ou en danger

d'extinction. Assurer leur survie ne sera pas tâche facile, mais il s'agit là d'une nécessité et d'un devoir aussi bien pour les botanistes que pour les écologistes et les généticiens.

BIBLIOGRAPHIE

- Aubert G. & Loisel R., 1971. Contribution à l'étude des groupements des *Isoeto-Nanojuncetea* et des *Helianthemetea annua* dans le sud-est méditerranéen français. *Ann. Univ. Provence*, 45: 203-241.
- Barbour M.G & Major M., 1977. *Terrestrial vegetation of California*. J. Willey and sons, New-York.
- Boutin C., Lesne L. & Thiéry A., 1982. Ecologie et typologie de quelques mares temporaires à *Isoetes* d'une région aride du Maroc. *Ecol. Médit.*, 8 : 31-56.
- Braun-Blanquet J., 1936. *Un joyau floristique et phytosociologique, l'Isoetion méditerranéen*. SIGMA, Comm. 42.
- Braun-Blanquet J., 1952. *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*, C.N.R.S., Montpellier. 298p.
- Brullo F. & Furnari F., 1988. La vegetazione del Gebel el-Akdar, (Cirenaica settentrionale). *Boll. Acc. Gioenia Sc. Nat.*, 27 : 197-412.
- Brullo S., Grillo M. & Terrasi M.C., 1976. Ricerche fitosociologiche sui pascoli di Monte Lauro (Sicilia meridionale). *Bull. Acc. Gioenia Sc. Nat.*, 12 : 84-104
- Chevassut G. & Quézel P., 1956. Contribution à l'étude des groupements végétaux des mares transitoires à *Isoetes velata* et des dépressions humides à *Isoetes histrix* en Afrique du nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 47: 59-73.
- Chevassut G. & Quézel P., 1958. L'association à *Damasonium polyspermum* et *Ranunculus batrachoides*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 49 : 204-210.
- Economidou E., 1995. Aperçu des habitats dulçaquicoles temporaires de Grèce (étangs, mares, oueds) et de leurs espèces végétales. *7èmes Rencontres A.R.P.E., Coll. Bio'Mes, Digne-les-Bains* : 65-67.
- European Communities Commission, 1991. *CORINE Biotops manual, Habitats of the European Community*. Data specifications – part 2. Official Publ. Europ. Comm., Luxembourg, 300 p.
- Gamisans J., 1976. La végétation des montagnes corses, I. *Phytocoenologia*, 3(4): 423-498.
- Gamisans J., 1991. *La végétation de la Corse*. In Jeanmonod D. & Burdet H.M. eds., Compl. Prodr. Flore corse, annexe 2, Cons. & Jard. Bot. Genève. 391 p.
- Grandstein S.R. & Smittenber G.J.H., 1977. The hygrophilous vegetation of western Crete. *Vegetatio*, 34 : 65-86.
- Greuter W., Burdet H.M. & Long G., 1984-1989. *Med-Checklist*. 3 vol., Conserv. & Jard. Bot. Genève, Genève.
- Harant H., Quézel P. & Rioux J., 1950. L'Isoetion de la mare de Grammont. *Bull. Soc. Bot. France*, 97 : 173-175.
- Julve P., 1993. Synopsis phytosociologique de la France. *Lejeunia*, 140 : 1-160.
- Llorens L., 1979. Notes sobre l'Isoetion a Mallorca. *Collect. Bot.*, 11(8) : 241-249.
- Loisel R., 1976. *La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français*. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III, 384 p. + annexes.
- Médail F., 1994. *Liste des habitats naturels retenus dans la Directive 92/43/CEE du 21 Mai 1992, présents en région méditerranéenne française*. IMEP & Conservatoire Botanique National de Porquerolles, 72 p.
- Médail F., Michaud H., Molina J. & Loisel R., 1996. Biodiversité et conservation des phytocénoses des mares temporaires oligotrophes de France méditerranéenne. *7èmes Rencontres de l'ARPE, Digne-les-Bains, Coll. Bio'Mes* : 47-57.
- Metge G., 1986. *Etude des écosystèmes hydromorphes (mares temporaires & merjas) de la Meseta occidentale marocaine*. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III, 280 p.
- Pietsch W., 1973. Beitrag zur Gliederung der europäischen Zwergbinsengesellschaften (*Isoeto-Nanojuncetea*). *Vegetatio*, 28 : 401-438.
- Raimondo F., 1995. La flore des habitats humides éphémères menacée en Sicile. *7èmes Rencontres de l'A.R.P.E., Coll. Bio'Mes, Digne-les-Bains* : 75.
- Rivas-Goday S., 1970. Revision de las comunidades españolas de la clase *Isoeto-Nanojuncetea*. *Ann. Inst. Bot. Cavanilles*, 27 : 226-286.

Conservation de la flore et de la végétation des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne

Frédéric MEDAIL¹, Henri MICHAUD², James MOLINA², Guilhan PARADIS³ & Roger LOISEL¹

¹ Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie (CNRS), case 461. F - 13397 Marseille Cedex 20

² Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles - Antenne Languedoc-Roussillon. Institut de Botanique, 163 rue A. Broussonnet. F - 34090 Montpellier

³ Université de Corse, Faculté des Sciences, Botanique, B.P. 52. F - 20250 Corte

RESUME

Les mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes comptent parmi les écosystèmes de plus grand intérêt biologique et biogéographique en France méditerranéenne. Après une discussion relative à la définition et à la classification des mares temporaires est abordée l'origine géomorphologique ou anthropique de ces formations. L'examen des secteurs riches en mares temporaires permet de dégager 19 "secteurs-phares" au sein des régions Provence-Alpes-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon et Corse. Le bilan des menaces d'origine anthropique et le nombre imposant de végétaux rares et en régression rapide (au moins 49 taxons) révèlent l'impérieuse nécessité de dresser des plans de conservation et de gestion de la globalité des écosystèmes comportant des mares temporaires, avec éventuellement restauration des sites atteints par l'eutrophisation (Grammont, Roque-Haute en partie...). Il faut aussi analyser plus finement l'agencement et la dynamique spatio-temporelle de ces phytocénoses en relation avec les paramètres climatiques, édaphiques et anthropiques, afin de connaître l'évolution et les successions végétales, en situations normales ou perturbées, éléments nécessaires en vue d'une gestion de ces fragiles ensembles biotiques.

Mots-clés : mares temporaires, bassin méditerranéen, perturbations, conservation, plantes rares

ABSTRACT

In Mediterranean France, freshwater, oligotrophic, temporary ponds figure among some of the most interesting ecosystems from a biologic and biogeographic point of view. Following a definition and classification of vernal pools, the geomorphologic or anthropic origins of these formations will be discussed. A survey of areas rich in such pools has allowed us to describe 19 "hotspots" in the regions of Provence-Alpes-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon, and Corsica. The assessment of negative human impact and the imposing number of rare plant in rapid regression (49 taxa) reveal a great need for conservation and management efforts treating the totality of ecocomplexes containing vernal pools. Conservation measures should be undertaken at the metapopulation and landscape levels, with the eventual restoration of sites affected by eutrophisation in mind (Grammont, parts of Roque-Haute...). To better understand their evolution and succession, further analysis and refinement of the dynamics of these plant communities in regard to climatic, edaphic, and anthropic parameters, in normal and disturbed conditions, is needed. Such studies are essential for the management of these fragile ecosystems.

Keywords: temporary ponds, Mediterranean Basin, disturbances, conservation, rare plants

INTRODUCTION

Les mares temporaires oligotrophes dulçaquicoles abritent des communautés animales et végétales de grande richesse et originalité, où les espèces ont des attributs vitaux particulièrement adaptés aux variations inter- et intra-annuelles des conditions environnementales (Grillas & Roché, 1997 ; Bliss & Zedler, 1998). Ces écosystèmes sont essentiellement répartis sur le pourtour du bassin méditerranéen, en particulier en Méditerranée occidentale (Espagne, Baléares, Afrique du Nord et France). Des formations végétales structurellement voisines ont aussi été signalées en Grèce et dans certaines îles de la mer Egée (Quézel, 1998).

En France méridionale, l'intérêt floristique des mares temporaires explique les nombreuses herborisations effectuées par les anciens botanistes, dès le 18^{ème} siècle (Pélissier et Banal, Broussonet, Delile, Gouan, à la célèbre mare de Grammont), ou bien au 19^{ème} siècle (Perreymond, Bertrand, Hanry, dans les mares du Var et de Pouzolzs en Costière nîmoise). Mais c'est J. Braun-Blanquet qui dressa, en 1936, la première synthèse relative à la végétation des mares temporaires (*Isoeto-Nanojuncetea*, *Isoetion*) et souligna leur grande valeur botanique et écologique.

Après la synthèse dressée par Barbero *et al.* (1982), la présente étude vise, en s'appuyant sur les communautés de phanérogames et de ptéridophytes à : (i) identifier les secteurs les plus riches en mares temporaires de France méditerranéenne (régions Provence-Alpes-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon et Corse), (ii) définir les menaces s'exerçant sur ces systèmes, (iii) dégager quelques éléments pour une conservation et gestion dynamique.

DEFINITION ET DELIMITATION DES MARES TEMPORAIRES OLIGOTROPHES ET DULÇAQUICOLES

Il n'est pas facile de circonscrire simplement, aussi bien sur le plan géographique qu'écologique, les écosystèmes méditerranéens liés aux mares temporaires. En effet, de nombreux termes de passage existent dans les zones marginales littorales ou juxta-méditerranéennes. Ainsi, des mares temporaires saumâtres se rencontrent en Camargue et en Basse-Crau, et dans ce cas, certaines espèces des *Isoeto-Nanojuncetea* qui présentent une plus grande amplitude écologique (*Damasonium polyspermum*, *Kickxia*

commutata, *Lythrum tribracteatum*, *Myosurus breviscapus*), coexistent avec des taxons plus halophiles comme *Cressa cretica* et des *Salicornia* annuels. Des mares saumâtres se rencontrent (ou se rencontraient) également entre Roque-Haute et la plage de Portiragne d'après Braun-Blanquet *et al.* (1952), avec *Lythrum tribracteatum*, *Myosurus breviscapus*, *Ranunculus sardous*, *Coronopus squamatus* ; des communautés semblables existent encore aujourd'hui à l'étang de Capestang (Aude-Hérault), aux côtés de *Cressa cretica*, de *Crypsis spp.* et de *Limonium narbonense*, ou à l'étang d'Ouveillan (Aude). En Corse ou en Languedoc-Roussillon, certains taxons (ex. *Heliotropium supinum*) existent au sein des mares temporaires mais aussi dans les zones littorales dénudées et périodiquement inondées, avec dans ce cas des thérophytes estivales nitrophiles ne faisant pas partie de la phase asséchée des mares temporaires (*Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*, *Chenopodium chenopodioides*, *Glinus lotoides*) (Paradis, 1993 ; Paradis & Lorenzoni, 1994). D'autres formations marginales existent à l'intérieur des terres, dans des milieux temporairement inondés, mais non oligotrophes et aux eaux richement minéralisées, que l'on rencontre aux étangs de Pujaut (Gard) et des Aulnes (Bouches-du-Rhône) où se côtoient des espèces semi-halophiles ou nitrophiles (*Crypsis schoenoides*, *Verbena supina*, *Heliotropium supinum* et *Spergularia div. sp.*) et des hygrophiles comme *Lythrum tribracteatum* et *Mentha cervina*. Sur le plan écologique, il convient de signaler l'existence de mares temporaires sur substrat calcaire, en particulier parmi les garrigues languedociennes (garrigues du Montpelliérais ou de l'Uzègeois, La Gardiole, Causses méridionaux : "Lavognes", lac temporaire des Rives...) avec *Lythrum tribracteatum*, *Mentha cervina*, *Damasonium polyspermum* ou *D. alisma* et *Pulicaria vulgaris* ; en Provence, citons dans les Bouches-du-Rhône la mare de l'Estagnolet, à La Barben et la mare du plateau du Cengle (avec *Lythrum*, *Damasonium*), et dans le centre-Var les mares de Besse/Issole et de Flassans/Issole, qui abritent *Artemisia molinieri* (Quézel *et al.*, 1966). Ces mares sur calcaire n'ont jamais fait l'objet d'investigations approfondies et ne seront donc pas considérées dans cette synthèse, bien que leur valeur patrimoniale soit importante.

En marge du domaine méditerranéen, existent des formations suintantes à *Isoetes durieui* (Cévennes, Caroux, Montagne Noire audoise) et/ou à *Ophioglossum azoricum* (Cévennes lozérienne, Avants-Monts à

Graissessac), enrichies d'éléments plus septentrionaux ou atlantiques (Rioux & Baudière, 1962 ; Boudrie, 1995). En Corse, certains taxons, hôtes habituels des mares temporaires, peuvent se rencontrer aussi en altitude ; ainsi, Lambinon (1992) signale sur la montagne de Cagna, à 1000 m, une petite dépression avec divers taxons de l'*Isoetion*, tandis que Fridlender et Gamisans (1994) ont découvert *Ophioglossum azoricum* dans une nardaie humide à 1640 m d'altitude.

De plus, quelques espèces des *Isoetio-Nanojuncetea* (*Mentha cervina*, *Ranunculus ophioglossifolius*) peuvent se rencontrer sur les bords ou dans les fonds de ruisseaux inondés continuellement ou dans des prairies mésophiles. Le cas des ruisseaux temporaires de la plaine des Maures ou de l'Estérel est à mettre à part car, en raison de leur abondance, ils jouent un rôle fonctionnel de premier plan. Ces structures linéaires sont essentielles comme éléments de dispersion des diaspores et de réserve pour les espèces hygrophiles de l'*Isoetion*. Enfin, les pelouses temporairement humides, situées le plus souvent en bordure de chemin, ou les tonsures au sein des cistaies, n'ont pas été retenues, sauf si elles s'intègrent à des secteurs riches en mares, comme les pelouses à *Serapias* des Maures. Nous nous limiterons donc à l'étude des mares temporaires méditerranéennes sur substrat non directement calcaire. Ce sont des mares endoréiques d'origine géomorphologique ou anthropique, aux sols généralement superficiels et peu épais (< à 50 cm le plus souvent), à texture sableuse ou sablo-limoneuse, pauvres en humus, de pH acide ou faiblement basique (5,2 à 7,7) selon Barbero *et al.* (1982). La microtopographie et la variabilité du régime hydrique déterminent l'agencement et la composition floristique des phytocénoses qui connaissent de grandes variations spatio-temporelles. Chaque mare temporaire constitue un écosystème complexe formé de diverses ceintures de végétation où l'on peut distinguer très schématiquement : (i) une zone centrale en eau jusqu'en mai-juin, colonisée par des communautés aquatiques et/ou amphibies, remplacées lors de la phase d'assèchement estival par des communautés à annuelles ; (ii) une zone périphérique dominée par des ceintures de végétation formées de végétaux vivaces (*Schoenus nigricans*, *Eleocharis div. sp...*) en mosaïque avec des groupements à espèces annuelles hygrophiles ; (iii) une zone externe exondée où se rencontrent diverses pelouses à végétaux mésohygrophiles (ex pelouses à *Serapias* de la plaine des Maures : figure 2), ou une

ceinture de ligneux jouant souvent un rôle efficace de barrière. Enfin, il faut faire la distinction entre les communautés et espèces de la phase inondée et celles de la phase asséchée, l'ensemble pouvant être interprété soit comme deux écosystèmes différents dans le temps, soit comme deux écophases successives d'un écosystème unique.

ORIGINE DES MARES TEMPORAIRES

L'existence de mares temporaires résulte soit d'une origine "naturelle" due à des conditions géomorphologiques et géologiques particulières, soit d'une origine artificielle imputable à l'action humaine.

Origine géomorphologique

La genèse la plus courante des mares temporairement inondées résulte :

- soit de phénomènes érosifs s'exerçant sur des roches compactes et peu fissurées, le plus souvent d'origine volcanique ou métamorphique : socle de labradorites et de cinérites de Biot, tables horizontales de rhyolites de l'Estérel et de la Colle du Rouet, mares situées sur d'anciennes plateformes littorales en Corse du Sud ;

- soit d'un colmatage de dépression déjà existantes mais perméables (substrat arénacé), par des particules limono-argileuses. Ce dernier cas se rencontre surtout en Corse et dans la plaine des Maures, où abondent les micro-dépressions sur un substratum d'âge permien constitué de grès siliceux, pélites et conglomérats.

En plaine de Crau, en Costière nîmoise et jusqu'à la mare de Grammont, l'existence de dépressions trouve son origine soit dans l'effondrement ou le tassement du substratum pliocène (poudingue formé de cailloutis siliceux), en rapport avec des phénomènes karstiques ayant affecté les calcaires sous-jacents, soit en raison de l'existence d'une nappe argileuse (Marcelin, 1947). L'eau des mares provient uniquement des précipitations si le poudingue est compact, mais en Crau, les fissures dans le poudingue ou sa moindre épaisseur, permettent la résurgence d'eau provenant de nappes profondes, au niveau des "laurons" (Molinier & Tallon, 1947). En Corse, les mares des Tre Padule ont une origine tectonique et sont issues d'un compartiment effondré par suite du jeu de failles qui parcourent le socle granitique (Muracciole *et al.*, 1996).

Origine anthropique

En Languedoc, l'extraction de blocs de basalte a créé des excavations de profondeur variable, dont certaines ont été colonisées par les espèces de l'*Isoetion*. Ainsi, les mares basaltiques de Rigaud, aux environs d'Agde, datant du Moyen-Age, résultent de l'extraction de pierres de construction ; selon Le Brun (1965), les dépressions du plateau de Roque-Haute sont plus récentes (17^{ème} siècle) et réalisées lors de la création du Canal du Midi. En Corse, la plupart des carrières de granite abritent des petites mares oligotrophes. A Biot, de profonds creux issus de l'exploitation de cinérites n'abritent qu'une flore aquatique composée de *Typha*, *Alisma* et *Eleocharis* (Poirion & Barbero, 1966). Molinier et Tallon (1947) signalent que l'homme a creusé des dépressions en Costière nîmoise, comme à Redessan, afin de crever la dalle de poudingue ("tapara"), ou pour concentrer l'eau à usage d'abreuvoir. Les mares issues d'abreuvoirs pour le bétail sont également nombreuses en Corse du Sud. Loisel (1976) souligne la rapide colonisation par les espèces des groupements à *Isoetes*, des mares néoformées par l'action anthropique (bouversements topographiques suite à la création de piste), dans le bois de Palayson (Var). Dans les Pyrénées-Orientales (Fenuouillèdes), Lewin et Escoubeyrou (1997) indiquent que les plus grandes concentrations d'espèces de l'*Isoetion* se situent dans des fossés creusés le long des pistes. Enfin, en Corse, un cas singulier est constitué par les mares issues de trous d'obus (Tre Padule de Frasselli) (Muracciole *et al.*, 1996).

REPARTITION ET INTERET BOTANIQUE DES PRINCIPALES ZONES RICHES EN MARES TEMPORAIRES DE LA REGION MEDITERRANEENNE FRANÇAISE

A partir des données fournies par la littérature et des nombreuses prospections de terrain, il est possible de dresser une répartition assez fidèle des secteurs les plus riches en mares temporaires de France méditerranéenne. Après examen des listes floristiques et des phytocénoses individualisées, 19 "secteurs-phares" ont ainsi été retenus, 14 sur le continent et 5 en Corse (Figures 1 et 3).

Mares de Provence et Côte d'Azur

- Massif de Biot

Ce massif volcanique des Alpes-Maritimes est constitué de conglomérats andésitiques d'âge Oligo-Miocène (Campredon & Boucarut, 1975). Les multiples cuvettes, à peine concaves, s'étendent sur 5 km² environ et ne présentent pas de zonation bien apparente selon Poirion et Barbero (1966). *Isoetes durieui* constitue l'espèce la plus fréquente tandis que l'absence de *Cicendia filiformis* et d'*Exaculum pusillum*, espèces à cycle printanier tardif, s'explique sans doute par le dessèchement précoce de ces dépressions peu profondes. L'intérêt floristique des mares de Biot réside surtout dans la présence de *Molineriella minuta*, seule station française continentale, et de *Pilularia minuta* ; cette dernière a été découverte par Poirion et Vivant (1969) en trois minuscules colonies distantes de quelques mètres, et bien qu'elle n'ait plus été revue depuis, sa présence demeure plausible selon Salanon (comm. oral., 1995) car les biotopes ont peu évolué.

- Massifs de l'Estérel et de la Colle-du-Rouet - Plaine de Palayson

Parmi les escarpements de rhyolite de la Colle-du-Rouet et de l'Estérel, certaines structures tabulaires, creusées par l'érosion, présentent des micro-cuvettes non fissurées de quelques dm² de surface, tapissées par un horizon sablo-limoneux acide (pH moyen de 5,2), de 5 à 10 cm de profondeur (Poirion, 1964 ; Poirion & Barbero, 1965 ; Hébrard, 1970). Dans ces mares cupulaires remplies suivant les années d'octobre à mai, se développent essentiellement *Isoetes velata*, *Crassula vaillantii*, *Callitriche stagnalis*, et parfois *Ranunculus revelieri* subsp. *rodiei*. Ces cupules sont assez fréquentes dans le petit massif de la Colle-du-Rouet, mais beaucoup plus rares dans l'Estérel, entre la pointe de la Galère et le cap Roux (Poirion, 1964) et au sommet de Roussiveau (P. Orsini, comm. pers., 1994). La plaine de Palayson est parsemée de mares argilo-limoneuses différentes des précédentes, puisque localisées dans les dépressions arenacées issues de la dégradation des grès permien (Barbero *et al.*, 1969). La mare de Catchèou est la plus importante, avec 3000 m² de surface et une profondeur maximale dépassant 50 cm ; dans la zone centrale prospère *Isoetes velata*, qui existe jusqu'à la périphérie avec *Ranunculus revelieri* subsp. *rodiei*, *Gratiola officinalis*, *Juncus spp.*, *Scirpus spp.* et enfin, dans les parties plus sèches, *Isoetes durieui*, *Lythrum spp.* et *Aira spp.*

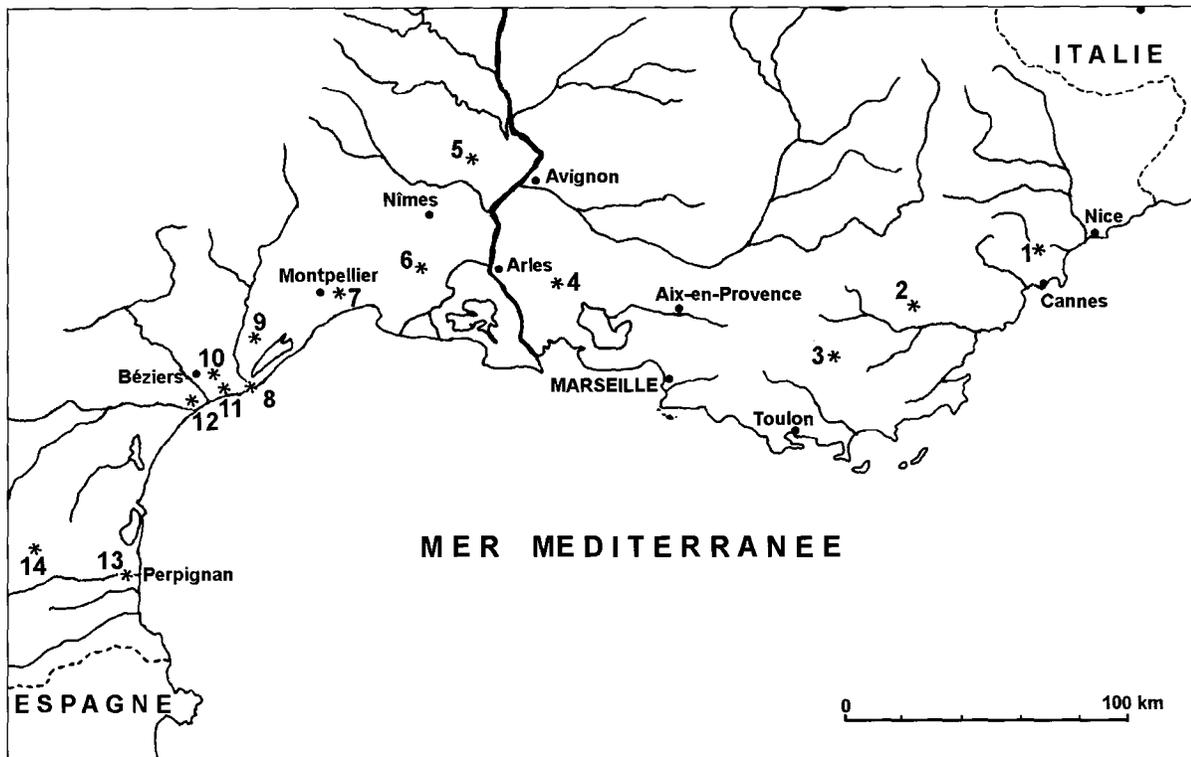


Figure 1. Localisation des 14 sites riches en mares temporaires, retenus en France continentale méditerranéenne
 1 : massif de Biot ; 2 : massifs de l'Estérel et de la Colle du Rouet ; 3 : plaine des Maures ; 4 : plaine de Crau ; 5 : étang de la Cappellet ; 6 : Costière nîmoise ; 7 : mare de Grammont ; 8 : région d'Agde ; 9 : plateau de Pézenas ; 10 : plaine de Béziers ; 11 : plateau de Roque-Haute ; 12 : plateau de Vendres ; 13 : mare de St-Estève et environs ; 14 : plateau de Rodès

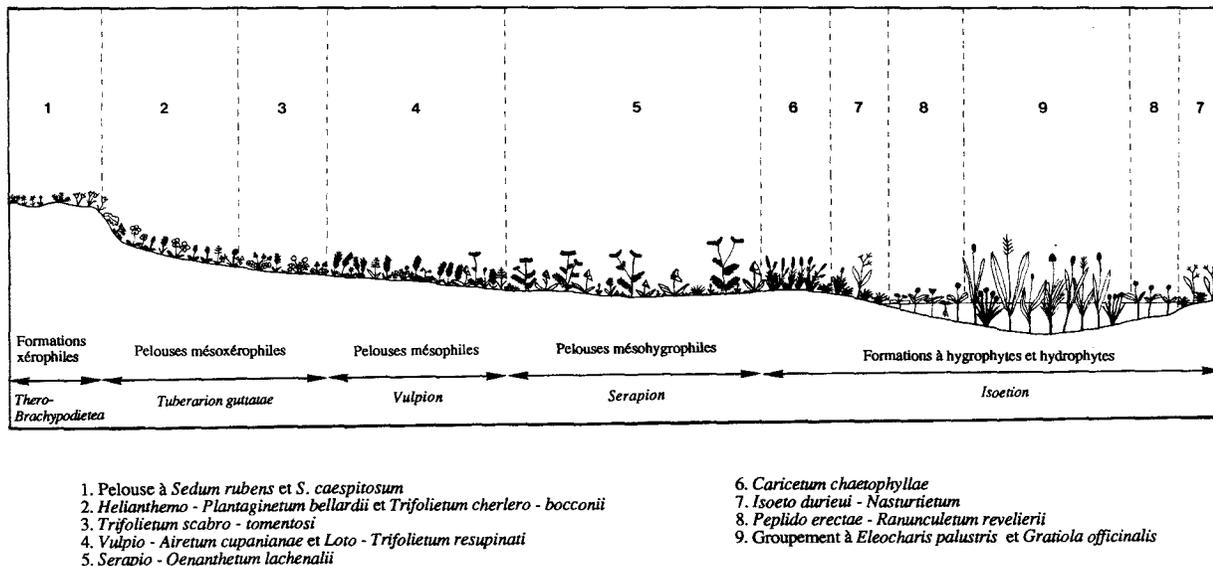


Figure 2. Zonation des communautés végétales d'une mare temporaire de la plaine des Maures (d'après Loisel et al., 1994)

- Plaine des Maures

Au nord du massif des Maures, s'étend sur 12800 ha, une dépression alluviale d'âge permien, formée de grès siliceux, pélites et conglomérats, avec quelques passages rhyolitiques. La microtopographie complexe a déterminé un dense réseau de ruisseaux temporairement humides qui alimentent une multitude de mares. L'agencement et la zonation de ces phytocénoses a été particulièrement bien étudié par Bouchard (1951-1952), Barbero (1964, 1965, 1967), Aubert et Loisel (1971) et Loisel (1976) : aux formations à hygrophytes de l'*Isoetion* succèdent des pelouses mésohygrophiles riches en *Serapias*, puis des pelouses mésophiles à *Vulpia* et *Aira*, et enfin des formations à *Tuberaria* et *Trifolium spp.* (Figure 2, d'après Loisel *et al.*, 1994). L'ensemble de la plaine des Maures abrite 47 végétaux protégés sur le plan national et régional, dont 27 liés aux mares et ruisseaux temporaires (Loisel *et al.*, 1994). Parmi ces dernières, citons : *Ranunculus revelieri* subsp. *rodiei*, endémique de Provence découvert par Rodié (1936), *Exaculum pusillum*, *Ophioglossum azoricum* et *Isoetes velata* subsp. *velata* (découvert en 1998 par L. Marsols et confirmé par A. Lavagne).

- Plaine de Crau

Les groupements des mares temporaires de Crau, floristiquement appauvris, comprennent des formations à *Solenopsis laurentia* d'une part, et à *Damasonium polyspermum* et *Juncus tenageia* d'autre part, ceinturant les fissures dans le poudingue (Molinier & Tallon, 1947). Ces auteurs signalent l'importance de la teneur en sels dissous et en calcaire (jusqu'à 35%) dans le fond des cuvettes qui n'excèdent pas quelques m². La plante la plus intéressante sur le plan biogéographique est *Teucrium aristatum*, subendémique franco-espagnole qui colonise le bord de quelques dépressions, accompagnée de *Lythrum tribracteatum* et de *Myosurus breviscapus* (Maire *et al.*, 1947).

Mares du Languedoc-Roussillon

- Etang de la Capelle

Cet étang, situé dans les garrigues de l'Uzègeois, occupe une dépression naturelle dans les collines gréseuses. Des espèces de l'*Isoetion* s'y rencontrent dans des parcelles sablonneuses inondables, cultivées ou en jachères, en périphérie de l'étang, avec une flore rappelant celle, désormais disparue, des anciens étangs de

Costière (Jonquières, Pazac ou Redessan-Campuguet) : *Schoenoplectus supinus*, *Damasonium polyspermum*, *Lythrum tribracteatum*, *Lythrum thesioides*, *Potentilla supina*, *Heliotropium supinum*, *Pulicaria vulgaris* pour les éléments les plus remarquables actuellement recensés.

- Costière nîmoise

La Costière nîmoise s'étend entre le Rhône et les garrigues de Nîmes, sur 40 km de long et 10 km de large environ. Les inflexions dans le poudingue imperméable ("tapara", épais de 1 à 3 m) abritaient des phytocénoses et plantes hygrophiles remarquables (*Isoetes setacea*, *I. velata*, quatre espèces de *Lythrum...*), qui ont aujourd'hui totalement disparu. Molinier et Tallon (1948) avaient recensé une vingtaine de dépressions ("laquet") dont la moitié étaient déjà drainées et cultivées à l'époque. Les dernières mares ont été anéanties dans les années 1970 (Prudhomme, 1988), peu après la découverte par Tallon (1967) de deux grandes raretés de la flore française : *Trifolium angulatum* et *Ranunculus lateriflorus*.

- Mare de Grammont

La mare de Grammont (Hérault) est installée sur une terrasse de cailloutis siliceux charriés par le Rhône pliocène. La cuvette était située dans les bois d'Aigremoine, mais des défrichements successifs pour installer la vigne ont réduit les formations boisées à quelques îlots. Il y avait autrefois des peuplements à *Mentha cervina* et une ceinture à *Isoetes setacea* (*locus classicus*), divers *Lythrum*, *Cicendia filiformis* et *Cardamine parviflora* (Harant *et al.*, 1950). Cependant, une mise en eau permanente a modifié les cycles d'alternance submersion/émersion, avec pour conséquence le développement de végétaux expansionnistes (*Typha latifolia*, *Scirpus maritimus* et *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa*), une eutrophisation importante et l'apparition d'une très épaisse couche de vase (Le Dantec *et al.*, 1998). A l'heure actuelle, la seule espèce, encore existante, dotée d'une valeur patrimoniale est *Gratiola officinalis*.

- Région d'Agde

Les mares du plateau d'Agde sont installées sur des basaltes et trois ensembles sont à distinguer :

(i) les mares de Rigaud, disparues il y a une trentaine d'années suite à la construction d'un lotissement, étaient les mieux connues (Thévenaud, 1862 ; Braun-

Blanquet 1936 ; Braun-Blanquet *et al.*, 1952) ; elles hébergeaient des communautés à *Damasonium polyspermum*, *Elatine macropoda*, *Polygonum romanum* subsp. *gallicum*, *Lythrum tribacteatum*, *Heliotropium supinum*... ; (ii) dans la première moitié du 19^{ème} siècle, un peuplement de *Marsilea strigosa* a existé à Agde, dans une petite mare située à la Grande Conque (sur la Clape d'Agde, près de la mer) ; (iii) le seul ensemble de mares qui subsiste actuellement se trouve à N.D. de l'Agenouillade ; il s'agit d'anciennes carrières établies sur une coulée de basalte ; leur étude détaillée n'a pas été réalisée mais un cortège d'espèces semblable à celui des mares de Rigaud existe. A noter parmi les pelouses situées en marge des mares, la présence de l'endémique languedocienne *Polygonum romanum* subsp. *gallicum* (Jauzein, comm. pers.).

- Plateau basaltique de la région de Pézenas

Un vaste plateau basaltique s'étend, au nord de Pézenas, à partir du volcan des Baumes qui lui a donné naissance. Diverses dépressions parsèment la zone. Les plus grandes, sur le plateau entre Caux et Fontès, d'origine naturelle, ont été pour l'essentiel drainées et cultivées. Des végétaux de l'*Isoetion* (*Lythrum thymifolia*, *L. tribacteatum*, *Myosurus breviscapus*, *Trifolium ornithopodioides*, *Ranunculus lateriflorus*) s'y rencontrent néanmoins, dans les fossés ou zones incultes. D'autres dépressions, plus petites, correspondent à d'anciennes carrières (bois du Parc). Découvertes au 19^{ème} siècle par Biche (1881), elles étaient depuis tombées dans l'oubli. Il s'y rencontre encore en grande abondance *Lythrum thymifolia*, *Pulicaria vulgaris* et *Myosurus breviscapus*, et l'inventaire de ces mares est en cours.

- Plaine de Béziers

Elle comporte des tonsures et ruisselets à *Isoetes durieui*, parmi le maquis. Quelques mares artificielles dans la terrasse quaternaire siliceuse existent également et sont souvent situées à proximité des pelouses à *Isoetes durieui* qui fournissent une bonne part de la flore s'installant dans ces mares. Ces ensembles peu connus abritent toutefois le rare *Myosotis sicula*, accompagné de divers *Lythrum* et *Juncus* annuels, et très localement de *Polygonum romanum* subsp. *gallicum*. Une mare de découverte récente (H.M. et J.M. ined.) présente un plus haut intérêt ; le fond est tapissé d'*Isoetes setacea*, accompagné de *Pilularia minuta*, et

de nombreuses annuelles (*Lythrum thymifolia*, *Exaculum pusillum*, *Myosotis sicula*...) les accompagnent.

- Plateau de Roque-Haute

Il s'agit d'un plateau volcanique parsemé de plus de 200 mares, d'origines artificielle (extraction de pierre à bâtir) ou naturelle (Molina, 1998). Ces mares à submersion temporaire ou semi-temporaire couvrent 15 ha, dont près de 4 ha pour les seules dépressions à *Isoetes* et *Marsilea* (Moubayed, 1998). Parmi ces dépressions plus ou moins profondes et d'étendue allant de quelques m² à plusieurs milliers de m², les plus intéressantes du point de vue floristique sont : (i) les mares les moins profondes à *Myosurus breviscapus*, *Myosotis sicula*, *Crassula vaillantii*, *Lythrum spp.*, *Lotus conimbricensis* et *Polygonum romanum* subsp. *gallicum* ; (ii) les mares les plus longtemps immergées, où se développent des peuplements denses d'*Isoetes setacea* accompagnés parfois de *Pilularia minuta*, *Ranunculus lateriflorus*, *Mentha cervina*, *Marsilea strigosa*, divers *Juncus* et *Lythrum* annuels. Parmi les végétaux les plus remarquables de Roque-Haute, *Marsilea strigosa* se rencontre dans 16 mares (Colas *et al.*, 1996), tandis que *Pilularia minuta* a été retrouvé en 1996 (Boudrie *et al.*, 1998).

Certaines mares évoluent vers des peuplements à grands héliophytes (*Scirpus maritimus*, *S. tabernaemontani*, *Phragmites australis* et *Typha*) ; les espèces de l'*Isoetion* sont alors cantonnées sur les marges ou disparaissent. De plus, la progression du maquis alentour entraîne une fermeture du milieu particulièrement sensible sur le bord des mares et des dépressions les moins profondes.

- Plateau de Vendres

Le plateau de Vendres (Hérault) constitue un replat d'altitude avec de légères dépressions ; cette topographie favorise l'hydromorphie des sols avec constitution d'une nappe perchée entraînant un excès d'eau en période pluvieuse. Les sols sont constitués d'un horizon supérieur graveleux-caillouteux très perméable et acide, d'une épaisseur voisine de 50 cm, et d'un horizon sous-jacent argileux à structure compacte, quasiment imperméable et responsable de la forte hydromorphie. Alimentées par les eaux de pluie, ces dépressions sont disposées sur des poches d'argiles gonflantes et sont (ou ont été) cultivées en vignes.

Elles hébergent des peuplements à *Damasonium polyspermum* et, pour la principale d'entre elles, une

importante population de *Marsilea strigosa* (selon Colas *et al.*, 1996, la population principale s'étend sur 2 ha environ, et deux autres populations plus réduites couvrent quelques dizaines de m²) accompagnée de *Pulicaria vulgaris*, *Juncus spp.*, *Lythrum spp.* et *Ranunculus* aquatiques, auxquelles se mêlent diverses rudérales (*Erigeron spp.*, *Rumex conglomeratus...*) ; en bordure de la grande dépression se développe *Polygonum romanum* subsp. *gallicum*.

- Mare de Saint-Estève et ses environs

Les mares transitoires de la région de Saint-Estève se situent sur la terrasse fluviale villafranchienne de la rive gauche de la Têt (Pyrénées-Orientales). Deux ensembles, aujourd'hui quasiment détruits, sont à distinguer (Amigo, 1987) :

(i) la jachère inondable du mas de Torremilla qui comportait, sur près d'un hectare, un peuplement à *Deschampsia media* accompagné de *Marsilea strigosa*, *Polygonum romanum* subsp. *gallicum*, *Myosurus breviscapus*, *Crassula vaillantii*, *Trifolium ornithopodioides* et *Lotus conimbricensis* (Baudière & Cauwet, 1968) a disparu. Cependant, une série de communautés semblables a été récemment découverte à peu de distance par deux d'entre nous (J.M. et H.M., ined.) ; les populations de *Marsilea strigosa* (avec *Myosurus breviscapus*, *Lythrum thymifolia*, *Pulicaria vulgaris*, *Polygonum romanum* subsp. *gallicum*...) occupent des friches post-culturelles inondables, en particulier dans les sillons provoqués par le dessouchage des ceps de vignes.

(ii) la mare de Saint-Estève qui constitue un bassin endoréique de deux hectares environ. Le fond de la dépression est tapissée d'une couche d'argile résiduelle qui réduit la percolation ; le remplissage se réalise donc par ruissellements depuis les coteaux alentour, mais des remontées éventuelles à partir de la nappe peuvent être envisagés (Amigo, 1987). Une formation à *Isoetes durieui* ou *I. histrix* recelait surtout *Myosotis sicula* et *Cicendia pusilla* et elle ceinturait une vaste zone à *Isoetes velata* et *I. setacea*. En périphérie de ces deux ensembles très dégradés, se rencontrent encore des formations de maquis inondables, avec parmi les myrtes : *Polygonum romanum* subsp. *gallicum*, *Lythrum thymifolia*, *Kickxia commutata*, *Isoetes durieui*.

- Plateau de Rodès

Ce site localisé dans les Pyrénées-Orientales, en Fenouillèdes, sur un plateau granitique (500 m d'altitude) qui domine la vallée de la Têt, a été récemment découvert (Lewin & Escoubeyrou, 1997). Les petites dépressions comblées d'arènes grossières, les fossés et les prairies maigres inondables abritent une riche flore mésohygrophile, développée en mosaïque avec un matorral à *Cistus laurifolius* piqueté de *Quercus ilex* et *Q. pubescens*. Les végétaux les plus remarquables sont : *Isoetes velata* subsp. *velata*, *Ophioglossum azoricum*, *Lythrum thymifolium*, *Myosotis sicula*, *Mentha cervina*, et *Ranunculus nodiflorus* (une des plus grosses populations de France, comportant des centaines de milliers de pieds). L'ensemble du site, encore en bon état de conservation, est menacé par la création d'une carrière de granite ; des mesures de protection méritent d'être prises rapidement, ainsi que des prospections et études complémentaires.

Mares de Corse

Les mares temporaires de Corse, certaines connues depuis longtemps (Malcuit, 1962 ; Quézel & Zevaco, 1964 ; Gamisans, 1991), ont fait l'objet d'inventaires et d'études phytoécologiques récents (Lorenzoni, 1997 ; Lorenzoni & Paradis, 1997, 1998 et sous presse). De plus, des prospections réalisées en 1998 (Paradis, inédit) ont permis de trouver d'autres mares et de préciser leur composition floristique. Seules les mares de superficie relativement importante (au moins quelques m²) sont indiquées sur la figure 3. La plupart sont proches du littoral et se localisent aux extrémités nord (pointe du cap Corse), nord-ouest (Agriate) et sud de la Corse (environs de Porto-Vecchio et de Bonifacio, littoral du sud-ouest).

- Cap Corse

Au niveau des crêtes du cap Corse existent de petites dépressions de quelques m² (de 0,1 à 25 m²) ou des pelouses, sur sol limono-sablonneux temporairement humide ; les espèces de *Isoetion* se rencontrent ici à des altitudes atteignant 1200m, c'est-à-dire à l'étage supraméditerranéen (Gamisans, 1991). Cette formation est surtout remarquable par la présence de *Morisia monanthos*, crucifère paléoendémique se rapprochant du genre nord-africain *Raffenaldia*.

Par contre, trois véritables mares temporaires se situent, vers 4 à 5 m d'altitude, sur la plate-forme en roches métamorphiques, au sud de la baie de Capandola ; sept espèces assez rares en Corse se rencontrent : *Pulicaria sicula* et *P. vulgaris*, *Tolypella glomerata*, *Ranunculus trichophyllus*, *Callitriche brutia*, *Isoetes velata* et *Antinoria insularis*.

- Agriate

La découverte de minuscules mares éphémères dans la région des Agriate (Bocca di Thieghe, ouest du mont Gruppiu, environs de Mignola, bergeries de Trave, Bocca di Nezza) date d'une décennie et ces mares recèlent quelques espèces rares de l'*Isoetion* (*Airopsis tenella*, *Antinoria insularis*, *Crassula vailantii*, *Isoetes velata*). Mais les mares temporaires véritables, d'origine surtout anthropique, ne sont présentes que dans le champ de tir de Casta et près de Malfalcu (mare de Taglia Carne). Décrites par Marchetti (1997), elles comportent *Ranunculus fucoides*, *Callitriche brutia*, *Ranunculus ophioglossifolius* et *R. revelieri*.

- Région de Porto-Vecchio

Les environs de Porto-Vecchio abritent un assez grand nombre de mares temporaires. Les plus grandes et les plus intéressantes du point de vue phytocénotique sont la mare au nord de l'étang d'Arasu (*Pilularia minuta*, *Isoetes histrix*), la mare de Mura dell'Unda (*Pilularia minuta*, *Isoetes velata*, *Littorella uniflora*, *Heliotropium supinum*), celles d'Alzu di Gallina (*Isoetes histrix*) et de Muratellu (*Pilularia minuta*, *Isoetes velata*, *Heliotropium supinum*). Lorenzoni et Paradis (1997) viennent de signaler l'existence d'une petite mare (Padulellu) où se rencontrent en particulier *Tolypella glomerata*, *Callitriche brutia*, *Pilularia minuta*, *Heliotropium supinum*, *Isoetes velata* subsp. *velata*, *Pilularia minuta*, et surtout *Elatine brochonii*, espèce jusqu'alors seulement connue d'Espagne et du Sud-Ouest de la France.

- Région de Bonifacio

La commune de Bonifacio possède de très nombreuses mares temporaires, certaines connues depuis longtemps (Malcuit, 1962 ; Quézel & Zevaco, 1964 ; Zevaco, 1966).

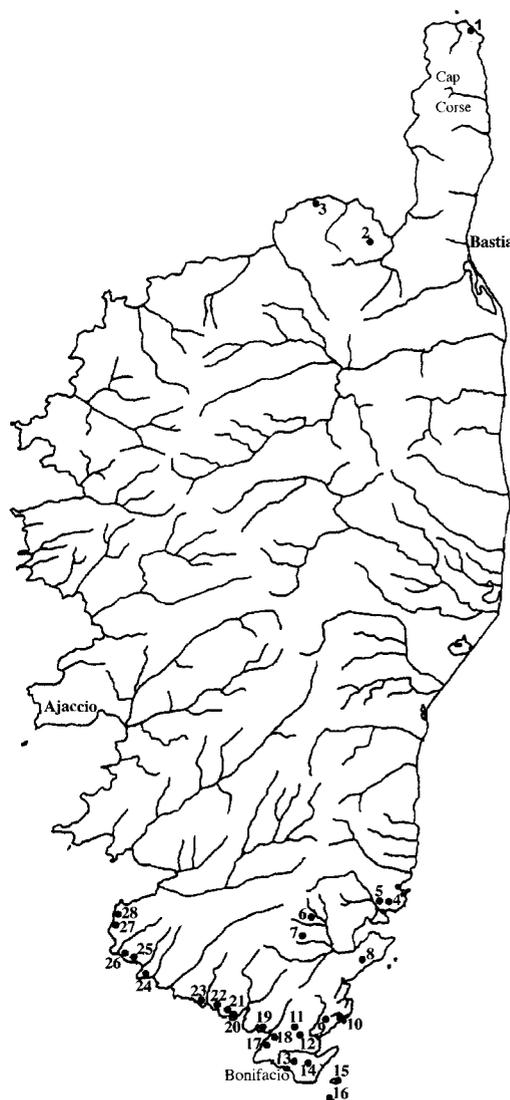


Figure 3. Localisation des principales mares temporaires de la Corse (d'après Lorenzoni & Paradis, travail en cours). Les mares éphémères, de très petites superficies, présentes çà et là, au bas des crêtes du Cap Corse, dans les Agriate et au nord de Porto-Vecchio, n'ont pas été indiquées.

Cap Corse : 1 : Capandola ; Agriate : 2 : champ de tir de Casta ; 3 : Taglia Carne (Malfalcu). Environs de Porto-Vecchio : 4 : nord de l'étang d'Arasu ; 5 : Mura dell'Unda ; 6 : Alzu di Gallina ; 7 : Muratellu ; 8 : Padulellu. Zone de Bonifacio : 9 : Tre Padule et Padule Maggiore (Suartone) ; 10 : Rondinara ; 11 : Tre Padule de Frasseli ; 12 : mares du sud-est de Frasseli ; 13 : Padule et mare de Paraguano ; 14 : Musella et est de Musella ; 15 : île Cavallo ; 16 : île Lavez-zu. Littoral du sud-ouest : 17 : Tonnara ; 18 : Ventilegne ; 19 : Testarella ; 20 : Capineru ; 21 : Chevanu ; 22 : Arbitru ; 23 : Tour d'Olmeto et Furnellu ; 24 : Capu di Zivia ; 25 : Cala di Barbaju ; 26 : Senetosa ; 27 : Salina ; 28 : Canusellu

Le site le plus célèbre demeure sans conteste les mares des Tre Padule et la Padule Maggiore, proches du hameau de Suartone, où existe un assortiment phytocénotique remarquable (Lorenzoni & Paradis, sous presse), avec en particulier *Apium crassipes*, *Antinoria insularis*, *Heliotropium supinum*, *Isoetes hystrix* et *I. velata*, *Littorella uniflora*, *Myosotis sicula*, *Pilularia minuta* et *Ranunculus revelieri* subsp. *revelieri*.

La petite mare du golfe de la Rondinara comporte *Isoetes velata* et *Littorella uniflora*. Les mares naturelles (Tre Padule) du plateau de Frasseli et les mares d'origine anthropique situées au sud-est présentent *Pilularia minuta*, *Isoetes velata*, *Littorella uniflora*, *Antinoria insularis* et *Heliotropium supinum*. Les autres mares de Bonifacio sont celles de Padulu, de Paraguano, de Musella (seule station nationale d'*Eryngium pusillum* : Lorenzoni & Paradis, 1998), des îles de Cavallo et Lavezzi, avec des stations à *Elatine hydropiper* et *Elatine macropoda* (Zevaco, 1966). Abrutant 60% des végétaux rares des mares temporaires françaises, ce secteur apparaît comme le plus intéressant de France pour ce type d'habitat

- Littoral du sud-ouest

Les plates-formes littorales du sud-ouest de la Corse abritent un assez grand nombre de mares temporaires mais de faible superficie et s'asséchant donc vite au cours du printemps. Les plus intéressantes par la présence d'espèces rares sont celles de Capineru (*Isoetes velata*) (Lorenzoni *et al.*, 1994) et de la Tour

d'Olmeto - « rentrant » de Furnellu (*Pilularia minuta*, *Isoetes velata*, *Crassula vaillantii*) (Paradis & Lorenzoni, inédit). Plus vers l'intérieur et en altitude (montagne de Cagna, vers Bitalza), Lambinon (1992) signale un groupement comprenant *Exaculum pusillum*, *Cicendia filiformis*, *Ranunculus revelieri*, *Solenopsis minuta* subsp. *corsica*, *Lotus angustissimus* et *Radiola linoides*.

STRATEGIES DE VIE DES ESPECES

Le spectre des types biologiques des 76 espèces retenues comme caractéristiques préférentielles des mares temporaires oligotrophes comporte (Médail *et al.*, 1996) : 79% de plantes annuelles ou bisannuelles, 14% de géophytes et seulement 7% d'hémicryptophytes vivaces. La prédominance des thérophytes au sein des formations de l'*Isoetion* est bien connue (Braun-Blanquet, 1936 ; Nozeran & Roux, 1958 ; Barbero *et al.*, 1982), reflet d'une adaptation à des conditions environnementales particulièrement drastiques (Bliss & Zedler, 1998) : les dates d'inondation et les variations intra- et inter-annuelles des hauteurs d'eau conduisent à la sélection d'espèces à cycles court (éphémérophytes) qui investissent dans la reproduction sexuée au détriment de leur développement végétatif, voire présentent un changement de stratégie de vie : *Isoetes velata*, habituellement géophyte, devient annuel dans les petites cupules de rhyolite de la Colle-du-Rouet (Poirion & Barbero, 1965 ; Loisel, 1976).

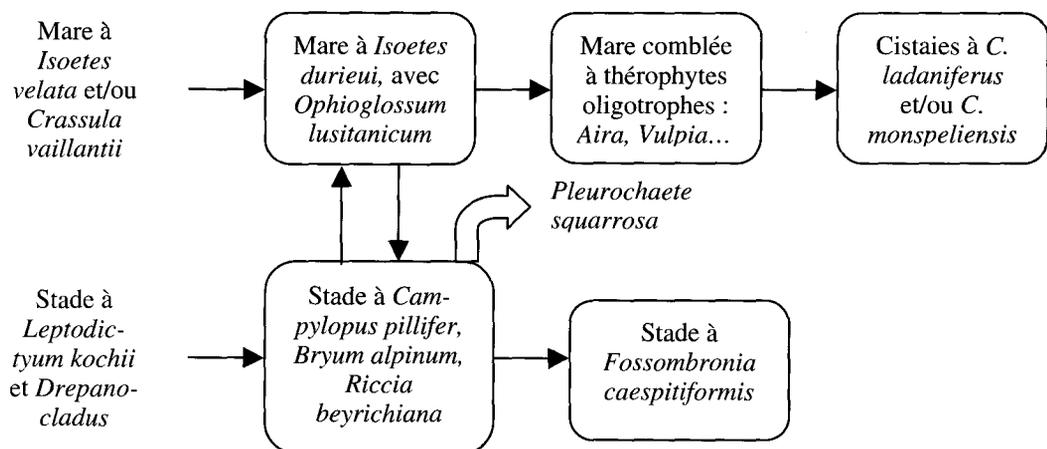


Figure 4. Schéma de la dynamique du comblement des mares cupulaires de la Colle du Rouet (Estérel), d'après Poirion & Barbero (1965) et Hébrard (1970), modifié

Lors des années à pluviosité déficiente, la plupart des espèces sont de petite taille, voire absentes (*Solenopsis*, *Exaculum*, *Cicendia*, *Radiola*), et parfaitement adaptées aux stress (taxons stress-tolérants, "S", ou tolérants au stress-rudéraux "S-R", *sensu* Grime, 1977). La banque de graines du sol doit jouer un rôle primordial, avec des diaspores dotées d'une longévité supérieure à la moyenne. Ainsi, les sporocarpes de certaines fougères constituent des organes de conservation très efficace et Colas *et al.* (1996) ont pu par exemple obtenir 15 embryons de *Marsilea strigosa* à partir d'un sporocarpe âgé de 103 ans. Les spectres de dissémination des phytocénoses des mares temporaires n'ont jamais été étudiés dans le détail, mais l'ornithochorie (notamment l'épizoochorie : Le Brun, 1965) et l'hydrochorie sont les types majeurs de dispersion. Les mares d'origine anthropique (Roque-Haute, Agde), en particulier, ont été vraisemblablement colonisées par des espèces transportées par les oiseaux ; l'apparition d'espèces nouvelles dans des secteurs bien connus (*Pilularia minuta*, à Biot par exemple) pourrait relever du même phénomène. Le rôle des amphibiens, notamment des tritons, qui peuvent parcourir une distance de 1 km en une nuit (Crivelli, *comm. oral.*, 1996), dans la dispersion inter-mares mériterait d'être étudié, tout comme la place des sangliers dans les processus de dissémination (endo- et épi-zoochorie). Les stratégies de vie des espèces des *Isoeto-Nanojuncetea* montrent que ces taxons répondent parfaitement aux variations environnementales de ces habitats, particulièrement contrastées dans l'espace et dans le temps, et cela aura des incidences dans les opérations de conservation (Grillas & Roché, 1997).

IMPACTS ET DEGRADATION DES HABITATS

En situations peu perturbées, les phytocénoses des mares temporaires présentent une zonation assez tranchée, conditionnée par le niveau d'eau en liaison avec la microtopographie du site. L'équilibre général de ces communautés est fragile et dépend d'un cycle basé sur l'alternance submersion/exondation de l'ensemble (Barbero *et al.*, 1982 ; Amigo, 1987). Comme tous les milieux humides littoraux et juxta-littoraux de France méditerranéenne, les mares temporaires sont des habitats en régression, menacés par l'impact anthropique. Les causes d'altération ou de dégradation sont multiples et s'exercent à des niveaux écologiques variables

(Tableau 1). Toutefois, en raison de la grande adaptation des espèces aux variations spatio-temporelles de l'environnement, il faut être prudent avant d'affirmer la disparition totale des végétaux de l'*Isoetion*. L'exemple de la redécouverte de *Marsilea*, *Isoetes* et *Lythrum thymifolia* à St-Estève souligne d'ailleurs le rôle de la banque de diaspores du sol dans le maintien à long terme de ces espèces.

La situation des mares temporaires est beaucoup plus préoccupante en France continentale qu'en Corse où l'état de conservation semble assez satisfaisant (hormis les mares de la plaine orientale, pour la plupart détruites ou drainées comme celle à *Eryngium pusillum* de Vix). Sur le continent, trois ensembles parmi les 14 "secteurs-phares" retenus, ont quasiment disparu ou été transformés : (i) la mare de Saint-Estève, transformée en étang permanent, parallèlement au comblement de la dépression de Torremilla par des déblais (Amigo, 1987) ; (ii) les multiples dépressions de la Costière nîmoise, drainées et mises en culture, puis totalement anéanties dans les années 1970 ; (iii) la mare de Grammont ayant subi dès le début du siècle un bouleversement profond (eutrophisation et développement des héliophytes) qui a entraîné la disparition, dans les années 1950, des dernières espèces de l'*Isoetion* (Harant *et al.*, 1950 ; Le Dantec *et al.*, 1998). Des destructions partielles, occasionnées par le développement d'infrastructures importantes (lotissements, golfs, routes), ont affecté des portions de la plaine des Maures, du bois de Palayson et du massif de Biot, en Provence. En Languedoc, certaines mares de la région d'Agde servent de dépôts de décombres ou ont disparu sous un lotissement (mares de Rigaud). Les mises en culture menacent les mares temporaires du coussou de Crau et les abords de la Padule Maggiore (Corse), de même que les pratiques viticoles intensives du plateau de Vendres. Des opérations forestières de reboisements à base de résineux ont également affecté le réseau hydrique du bois de Palayson (Var) ou du Grand Bois (Hérault). Plus insidieux, les phénomènes d'atterrissement provoquent le colmatage des mares et ruisseaux temporaires ; ces comblements résultent de l'amplification des processus érosifs, par suite de l'extension des incendies de forêts, des débroussailllements drastiques et de la multiplication des pistes pour la Défense des Forêts Contre l'Incendie (D.F.C.I.).

	Biot	Estérel	Maures	Crau	Capelle	Costières	Grammont	Agde	Pézenas	Béziers	Roque-Haute	Vendres	St Estève	Rodès	Bonifacio	Porto-Vecchio	Littoral SW	Cap Corse	Agriate
Perturbations																			
Substitution par infrastructure	x	x	x	x		x		x		x			x						
Assèchement - Drain						x			x			x							
Mise en eau permanente							x						x						
Mise en culture sans drain				x	x	x						x	x						
Modification de la qualité des eaux			x	x			x	x		x	x								
Comblements - atterrissements	x	x	x			x	x						x		x	x			x
Opérations forestières		x								x					x				
Etat de conservation	bon	moyen	moyen	moyen	moyen	disparu	disparu	moyen		médiocre	moyen	moyen	moyen	bon	moyen	bon	moyen	bon	bon
Menaces	forte	forte	forte	moyenne	inconnues			moyenne		moyenne	moyenne	forte	fortes	fortes	forte	faible	moyenne	faible	faible

Tableau 1. Perturbations, état de conservation et menaces des 19 sites de France méditerranéenne, riches en mares temporaires

Les atterrissements favorisent le développement des ligneux, la fermeture du milieu et la modification rapide des biotopes.

Le processus de comblement et les successions de groupements de bryophytes et phanérophyles ont bien été mis en évidence par Hébrard (1970) dans les cuvettes de rhyolite de l'Estérel (Figure 4). En Corse, des véhicules tout-terrain circulent de temps à autre sur plusieurs mares asséchées dont celle de Padulellu (Porto-Vecchio) en provoquant la mise à nu des gravillons du chemin. Ces derniers sont entraînés dans la mare lors des pluies et recouvrent la station d'*Elatine brochonii* (Lorenzoni & Paradis, 1997).

La modification des régimes de perturbation peut induire la colonisation des mares par des espèces compétitrices, aux bonnes capacités de dispersion (anémochores et ornithochores) et souvent rudérales (*Dittrichia viscosa*, *D. graveolens*, *Heliotropium europaeum*, *Portulaca oleracea*...). Certaines xénophytes (*Conyza div. sp.*, *Aster squamatus*, *Euphorbia maculata*...) concurrencent les éphémérophytes indigènes. Ainsi, comme l'avaient déjà signalé Poirion et Barbero (1965), de nombreuses mares et cupules des bordures littorales des Maures, de l'Estérel et du massif de Biot sont colonisées par un xénophyte sud-africain *Freesia corymbosa*, parfaitement naturalisé et dynamique. En Corse, *Cotula coronopifolia*, théro-

phyte d'Afrique du Sud, affecte sérieusement la plupart des zones humides de basses altitudes (Natali & Jeanmonod, 1996), mais les mares temporaires oligotrophes ne sont pas encore colonisées. Enfin, la destruction de la ceinture externe de ligneux bordant les mares facilite aussi l'invasion des plantes anémochores, comme cela été constaté en Corse.

IMPACT SUR LES ESPECES

Parmi les 76 végétaux caractéristiques des mares temporaires, 49 ont été classés comme espèces vulnérables (Tableau 2) dans une partie ou la totalité de leur aire française. Ce sont pour la plupart des végétaux soit protégés sur le plan national ou régional, soit inscrit au "Livre rouge des végétaux menacés de France, espèces prioritaires" (18 taxons) (Olivier *et al.*, 1995). L'état passé et actuel a été établi grâce aux multiples données bibliographiques et aux observations inédites de terrain. L'examen de ce tableau montre la nette disparité entre la situation corse et l'état de conservation sur le continent : en Corse, la quasi-totalité (96%) des indications concernent des taxons actuellement présents dans les 5 secteurs retenus, tandis que la situation en Provence et en Languedoc s'avère nettement plus préoccupante : la moitié des mentions sont relatives à des taxons disparu (0) ou non revus depuis plus de 10 ans (0?) dans le secteur considéré (Tableau 2).

Végétaux remarquables des mares temporaires ⁽¹⁾	Protection	Biot	Estérel	Maures	Crau	Capelle	Costières	Grammont	Agde	Pézenas	Béziers	Roque-Haute	Vendres	St Esteve	Rodès	Bonifacio	Porto-Vecchio	Littoral SW	Cap Corse	Agriate
<i>Agrostis pourretii</i>	Paca		x	x												x	x	x		
<i>Airopsis tenella</i>		x	x	0?							x	x								x
<i>Antinoria insularis</i>	Corse - LR															x		x	x	x
<i>Apium crassipes</i>																x	x	x	0?	
<i>Callitriche truncata subsp. occidentalis</i>				0?				0												
<i>Callitriche truncata subsp. truncata</i>																x				
<i>Cardamine parviflora</i>								0												
<i>Cicendia filiformis</i>	Paca		x	x				0								x	x	x	x	x
<i>Crassula vailantii</i>	Paca, Lang.	0?	x	x							x		0?			x		x	x	x
<i>Damasonium polyspermum</i>	Nat				x	x	0		x			x	x							
<i>Elatine bronchii</i>	Nat - LR																x			
<i>Elatine macropoda</i>	Lang.						0		x			0?				x				
<i>Eryngium pusillum</i>	Nat - LR															x				
<i>Exaculum pusillum</i>	Paca		x	x			0	0			x	x		0		x	x	x	x	
<i>Gratiola officinalis</i>	Nat		x	x	x	x	0	x	0		x				x					
<i>Heliotropium supinum</i>	Lang.				x	x	0		0			0?				x	x	x		
<i>Isoetes histrix</i>	Nat		0?	0?										0		x	x			
<i>Isoetes setacea</i>	Nat - LR		0				0	0			x	x		0						
<i>Isoetes velata subsp. velata</i>	Nat - LR		x	x			0							0	x	x	x	x	x	x
<i>Kickxia cirrhosa</i>	Nat		x	x												x	x	x	x	
<i>Kickxia commutata subsp. commutata</i>	Nat			x	x		x	0?				0?		x		x	x	x	x	x
<i>Littorella uniflora</i>	Nat	0?			0?											x	x			
<i>Lotus conimbricensis</i>	Paca, Lang.	x	0?	x			0					x		0?		x	x	x	x	
<i>Lythrum thesioides</i>	Nat - LR					x	0?													
<i>Lythrum thymifolia</i>	Nat - LR	x	x	0?	x		x	0	x	x	x	x	x	x	x					
<i>Lythrum tribracteatum</i>	Nat - LR				x	x	x		x	x		x	x							
<i>Marsilea strigosa</i>	Nat - LR								0			x	x	x						
<i>Mentha cervina</i>	Paca - LR				x	0?	0	0				x		0	x					
<i>Molineriella minuta</i>	Nat	x														x				x
<i>Morisia monanthos</i>	Nat - LR															x				x
<i>Myosotis sicula</i>	Lang.										x	x		0	x	x	x	x		
<i>Myosurus breviscapus</i>					x		0?		x	x	x	x		x						
<i>Ophioglossum azoricum</i>	Nat - LR		x	x								x			x	x		x		
<i>Ophioglossum lusitanicum</i>	Paca, Lang.	x	x	x	0											x			x	x
<i>Prilularia minuta</i>	Nat - LR	0?									x	x				x	x	x		
<i>Polygonum romanum subsp. gallicum</i>	Lang.								x		x	x	x	x						
<i>Pulicaria sicula</i>	Paca, Lang.				0?		0?					0?				x	x	x	x	x
<i>Pulicaria vulgaris</i>	Nat.				x	x	0	0	x	x	x	x	x	x		x		x	x	
<i>Ranunculus lateriflorus</i>	Nat - LR						0			x		x								
<i>Ranunculus nodiflorus</i>	Nat - LR														x					
<i>Ranunculus revelieri subsp. revelieri</i>	Nat - LR															x	x	x		x
<i>Ranunculus revelieri subsp. rodiei</i>	Nat - LR		x	x																
<i>Solenopsis laurentia</i>	Paca	0?	x	x	0?											x	x	x	x	x
<i>Solenopsis minuta subsp. corsica</i>																		x	x	
<i>Teucrium aristatum</i>	Nat - LR				x															
<i>Trifolium angulatum</i>							0	0												
<i>Trifolium ornithopodioides</i>	Lang.						0	0		x	x	0?		0?		0?				
<i>Triglochin bulbosum subsp. laxiflorum</i>	Nat															x	x	x	x	x
<i>Verbena supina</i>	Paca				0?															

Tableau 2. Liste des plantes vasculaires les plus rares (protégées et/ou menacées), présentes au sein des 19 sites retenus en France méditerranéenne

Protection : Nat : espèce protégée sur tout le territoire national ; Paca : espèce protégée en Provence-Alpes-Côte d'Azur ; Corse : espèce protégée en Corse ; Lang. : espèce protégée en Languedoc-Roussillon ; LR : espèce inscrite au "Livre rouge de la flore menacée de France, espèces prioritaires" (Olivier *et al.*, 1995)

Statut : x : taxon actuellement présent dans le site considéré ; 0? : taxon non revu depuis plus de 10 ans dans le site considéré ; 0 : taxon vraisemblablement disparu dans le site considéré

⁽¹⁾ Nomenclature de Kerguelen (1993)

CONSERVATION ET GESTION DES MARES

La conservation des phytocénoses et des végétaux des mares temporaires passe d'abord par l'application stricte des mesures juridiques ; 20 habitats prioritaires retenus dans la Directive C.E.E. sur la conservation des milieux naturels, concernant les mares (Médail *et al.*, 1996) et des Zones Spéciales de Conservation devront être désignées dans le cadre du réseau européen "Natura 2000". Il semble que devant l'ignorance de la valeur biologique et de la grande vulnérabilité de tels milieux, seules des mesures de gestion avec maîtrise du foncier (création de réserves naturelles, arrêtés de protection de biotope) assureraient durablement la conservation de ces ensembles. Actuellement, seuls quelques sites bénéficient d'une mesure de protection : le plateau de Roque-Haute est classé en Réserve Naturelle, les trois mares de Capandola (Corse) et une partie de la plaine des Maures ont été achetées par le Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres, tandis que la mare de Mura dell'Unda (N. Porto-Vecchio) a fait l'objet d'un arrêté de protection de biotope. En outre, une Réserve Naturelle est en cours de création pour le site des Tre Padule (Corse), tandis que la mare de Lanau (station de *Teucrium aristatum*), en Crau, est en voie d'acquisition.

Outre les dispositifs légaux, des mesures de gestion de ces espaces et espèces menacés doivent être envisagées en regard de chaque situation. Soulignons que certains impacts anthropozoogènes peuvent être favorables, voire nécessaires, pour la pérennité des milieux à régime hydrique transitoire. Ainsi, sur le plateau de Vendres, les divers taxons des *Isoeto-Nanojuncetea* n'ont pas ou que peu souffert du pâturage ou des travaux aratoires traditionnels, mais au contraire se sont maintenus grâce à ces pratiques qui ont limité la progression des Cyperaceae, Juncaceae et Poaceae expansionnistes ; le rarissime *Marsilea strigosa*, qui a une propension extraordinaire à faire des rhizomes jusqu'à une longueur de un mètre, a pu être dispersé par certains labours. A Saint-Estève, le léger piétinement provoqué par des personnes récoltant *Mentha cervina*, avait permis le développement de *Marsilea* (Amigo, 1987). Le pâturage modéré, en limitant la concurrence, permet le maintien de ces formations et espèces héliophiles, mais le surpâturage et l'accumulation de fèces, notamment sur quelques ma-

res corses (Padule Maggiore), pourraient modifier l'organisation des communautés. Aucune opération de réhabilitation ou de restauration des mares dégradées n'a été entreprise, bien que les services publics gestionnaires de la mare de Grammont étudient les modalités de sa restauration, à la lueur d'une étude paléoécologique récente (Le Dantec *et al.*, 1998).

De façon générale, il importe de tenir compte des variations spatio-temporelles des habitats à régime transitoire pour conduire les interventions à des niveaux hiérarchiques assez élevés de type écosystème ou paysage. La conservation de ces milieux doit être réalisée en réseaux, c'est-à-dire qu'il ne suffit pas de conserver une zone riche en espèces rares, mais également les mares actuellement de plus faible richesse avec lesquelles des échanges de diaspores peuvent s'effectuer. L'intégration dans ces réseaux fonctionnels de milieux *a priori* marginaux (tonsures humides, fonds de ruisseaux, prairies inondables...), vis à vis des mares, augmenterait vraisemblablement les capacités de résilience de l'ensemble du système et devrait garantir le maintien de l'organisation en métapopulation de la plupart des végétaux (Hanski, 1998).

Ainsi, alors que la typologie des mares temporaires est assez bien connue en France méditerranéenne, il convient désormais d'aborder la dynamique de ces communautés isolées (Grillas & Roché, 1997), et notamment de : (i) mieux comprendre la dynamique des diverses « ceintures » de végétation par rapport au régime hydrique des mares, (ii) suivre les phénomènes d'atterrissements en liaison avec les diverses perturbations environnantes, (iii) étudier les conséquences des divers niveaux de pâturage et de l'impact des populations de sangliers sur la dynamique des communautés végétales. Sur le plan théorique, ces mares, isolées sur le plan spatial mais plus ou moins fonctionnellement connectées, constituent de bons systèmes pour tester la validité et la pertinence du concept de métapopulation et pour étudier les flux d'espèces.

Remerciements

Nous remercions pour leurs informations ou leur aide : S. Boudemaghe, P. Jauzein, A. Lavagne, C. Lorenzoni, P. Orsini, R. Salanon, P.A. Schäffer, C. Suehs.

BIBLIOGRAPHIE

- Amigo J.J., 1987. Exit la mare temporaire de San-Estève (Saint-Estève, Pyrénées-Orientales, France). *Naturalia Ruscionensia*, 1 : 71-136.
- Aubert G. & Loisel R., 1971. Contribution à l'étude des groupements des *Isoeto-Nanojuncetea* et des *Helianthemetea annua* dans le sud-est méditerranéen français. *Ann. Univ. Provence*, 45 : 203-241.
- Barbero M., 1964. *L'Isoetion en Provence. Etude écologique et phytosociologique*. D.E.S. Fac. Sci. Marseille : 85 p. + annexes.
- Barbero M., 1965. Groupements hygrophiles de l'*Isoetion* dans les Maures. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 112 : 276-290.
- Barbero M., 1967. L'*Isoetion* des Maures, groupements mésophiles, études du milieu. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 39 : 25-37.
- Barbero M., Giudicelli J., Loisel R., Quézel P. & Terzian E., 1982. Etude des biocénoses des mares et ruisseaux temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. *Bull. Ecol.*, 13 : 387-400.
- Barbero M., Loisel R. & Poirion L., 1969. Sur quelques aspects mal connus de la flore et de la végétation de l'Estérel. *Le Monde des Plantes*, 364 : 4-7.
- Baudière A. & Cauwet A.M., 1968. Sur quelques plantes inédites, rares ou critiques de la flore des Pyrénées-Orientales et des Corbières audoises. *Naturalia Mons-peliensia, sér. bot.*, 19 : 179-200.
- Biche B., 1881. Flore des environs de Roque-Haute, communes de Vias et de Portiragnes. *Bull. Soc. Et. Sci. Nat. Béziers*, 5 : 119-144.
- Bliss S.A. & Zedler P.H., 1998. The germination process in vernal pools: sensitivity to environmental conditions and effects on community structure. *Oecologia*, 113 : 67-73.
- Bouchard J., 1951-1952. Un *Isoetion* dans les basses Maures. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 98 : 158-161 et 99 : 259.
- Boudrie M., 1995. Découverte d'*Ophioglossum azoricum* C. Presl. dans les Cévennes. *Le Monde des Plantes*, 454 : 14-15.
- Boudrie M., Michaud H., Molina J. & Salabert J., 1998. Les Ptéridophytes du département de l'Hérault. *Le Monde des Plantes*, 462 : 11-19.
- Braun-Blanquet J., 1936. Un joyau floristique et phytosociologique, "l'*Isoetion*" méditerranéen. *Comm. S.I.G.M.A.*, 42. *Bull. Soc. Et. Sci. nat.*, 46 : 23 p.
- Braun-Blanquet J., Roussine N. & Nègre R., 1952. *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. C.N.R.S., Paris : 298 p.
- Campredon R. & Boucarut M., 1975. *Guides géologiques régionaux. Alpes-Maritimes, Maures, Estérel*. Masson, Paris : 175 p.
- Colas B., Riba M. & Molina J., 1996. Statut démographique de *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae), *Hormatophylla pyrenaica* (Lapeyr.) Cullen & Dudley (Brassicaceae) et *Marsilea strigosa* Willd. (Marsileaceae-Pteridophyta), trois plantes rares du sud de la France. *Acta Bot. Gallica*, 143 : 191-198.
- Deschâtres R., 1989. *Trifolium ornithopodioides* L. In : D. Jeanmonod & H.M. Burdet (eds.). Notes et contributions à la flore de Corse, V. *Candollea*, 44 : 597.
- Fridlender A. & Gamisans J., 1994. *Ophioglossum azoricum* C. Prel. In : D. Jeanmonod & H.M. Burdet (eds.). Notes et contributions à la flore de Corse, X. *Candollea*, 49 : 573.
- Gamisans J., 1991. *La végétation de la Corse*. In : Jeanmonod D. & Burdet H.M. (éds.). Compl. Prodr. Fl. Corse, annexe 2. Conserv. & Jard. bot. Genève : 391 p.
- Grillas P. & Roché J., 1997. *La végétation des marais temporaires*. Conservation des zones humides méditerranéennes, numéro 8. Tour du Valat, Arles : 90 p.
- Grime J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.*, 111 : 1169-1194.
- Hanski I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, 396 : 41-49.
- Harant H., Quézel P. & Rioux J., 1950. L'*Isoetion* de la "mare de Grammont". *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 173-175.
- Hébrard J.P., 1970. Formations muscinales rupicoles de Provence cristalline. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 44 : 99-119.
- Kerguélen M., 1993. *Index synonymique de la Flore de France*. Collection Patrimoines Naturels, vol. 8. Mus. Nat. Hist. Natur., Paris. 197 p.
- Lambinon J., 1992. *Exaculum pusillum* (Lam.) Caruel. In : D. Jeanmonod & H.M. Burdet (eds.). Notes et contributions à la flore de Corse, VIII. *Candollea*, 47 : 297.
- Le Brun P., 1965. Oiseaux migrateurs et dispersion des plantes hygrophiles. *Le Monde des Plantes*, 348 : 9-12.
- Le Dantec C., Suc J.P., Suballyova D., Vernet J.L., Fauquette S. & Calleja M., 1998. Evolution floristique des abords de la mare de Grammont (Montpellier, sud de la France) depuis un siècle : disparition d'*Isoetes setacea* Lam. *Ecol. Medit.*, 24 (2) : 159-170.
- Lewin J.M. & Escoubeyrou G., 1997. L'*Isoetion* et groupements associés en Fenouillèdes (Pyrénées-Orientales). *Le Monde des Plantes*, 460 : 22-23.
- Loisel R., 1976. *La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français*. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III : 384 p. + annexes.
- Loisel R., Médail F. & Quézel P., 1994. Syntaxonomie, habitats et intérêt patrimonial de la plaine des Maures (sud-est continental français). *Colloques phytosociologiques*, 22 : 555-564.
- Lorenzoni C., 1996. *Pilularia minuta* Durieu. In : D. Jeanmonod & H.M. Burdet (eds.). Notes et contributions à la flore de Corse, XII. *Candollea*, 51 : 518.
- Lorenzoni C., (collaboration de G. Paradis) 1997. *Etude de la végétation des mares temporaires méditerranéennes de la Corse*. Collectivité Territoriale de Corse, Office de l'Environnement de la Corse, programme LIFE « Conservation des habitats naturels et des espèces végétales d'intérêt prioritaire de la Corse », 247 p., 7 pl. (document inédit).
- Lorenzoni C. & Paradis G., 1997. Description phytosociologique d'une mare temporaire à *Elatine brochonii* dans le sud de la Corse. *Bull. Soc. bot. Centre-Ouest*, 28 : 21-46.
- Lorenzoni C. & Paradis G., 1998. Description phytosociologie de la station corse d'*Eryngium pusillum*. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, 29 : 7-32.
- Lorenzoni C. & Paradis G., *sous presse*. Phytosociologie et phytocartographie de mares temporaires méditerranéennes: les Tre Padule de Suartone (Corse). *Colloques phytosociologiques*, 26.

- Lorenzoni C., Paradis G. & Piazza C., 1994. Un exemple de typologie d'habitats littoraux basée sur la phytosociologie : les pourtours de la baie de Figari et du cap de la Testa Ventilegne (Corse du Sud). *Colloques phytosociologiques*, 22 : 213-296.
- Maire R., Molinier R. & Tallon G., 1947. Une labiée nouvelle de la flore française. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 94 : 215-219.
- Malcuit G., 1962. L'*Isoetion* en Corse. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 33 : 87-102.
- Marcelin P., 1947. *Observations sur des terres et des sols en région méditerranéenne. I. Terres et sols en Costière*. Nîmes.
- Marchetti E., 1997. *Les mares temporaires de Corse. Essai de typologie*. Mémoire DESS « Ecosystèmes méditerranéen », Univ. Corse, Faculté des Sciences, Corte, 142 p. (document inédit).
- Médail F., Michaud H., Molina J. & Loisel R., 1996. Biodiversité et conservation des phytocénoses des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne. *Actes des 7èmes Rencontres de l'A.R.P.E. Provence-Alpes-Côte d'Azur. Colloque scientifique international Bio'Mes*, Digne : 47-57.
- Molina J., 1998. Typologie des mares de Roque-Haute (Hérault, France). *Ecol. Medit.*, 24(2) : 207-213.
- Molinier R. & Tallon G., 1947. L'*Isoetion* en Crau (Bouches-du-Rhône). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 94 : 260-268.
- Molinier R. & Tallon G., 1948. L'*Isoetion* en Costière nîmoise. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 95 : 343-353.
- Moubayed J., 1998. Le plateau basaltique de Roque-Haute (Hérault, France) : principales caractéristiques et qualité globale de la zone humide. *Ecol. Medit.*, 24(2) : 185-206.
- Muracciole M., Paradis G., Lorenzoni C. & Guyot I., 1996. Essai de synthèse des connaissances sur les mares temporaires méditerranéennes en Corse. Bilan des actions de protection et des gestion engagées. *Communication présentée aux Journées BIOMES 96*, Nice, octobre 1996.
- Natali A. & Jeanmonod D., 1996. *Flore analytique des plantes introduites en Corse*. In : Jeanmonod D. & Burdet H.M. (éds.). Compléments au Prodrôme de la flore corse, Conserv. & Jardin bot. Genève : 211 p.
- Nozeran R. & Roux J., 1958. A propos d'un *Isoetion* dans les Pyrénées-Orientales. *Naturalia Monspeliensia*, 10 : 81-90.
- Olivier L., Galland J.P., Maurin H. & Roux J.P., 1995. *Livre rouge de la flore menacée de France. Tome 1 : espèces prioritaires*. Collection Patrimoines naturels, volume 20. Museum National d'Histoire Naturelle, Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Ministère de l'Environnement, Paris : lxxxvi, 486 p., clxi.
- Paradis G., 1993. *Glinus lotoides* L. (Molluginaceae), espèce nouvelle pour la flore de Corse et de France. Localisation, synécologie. *Acta Bot. Gallica*, 140 (7) : 819-826.
- Paradis G. & Lorenzoni C., 1994. Etude phytosociologique de communautés thérophytiques hygro-nitrophiles estivo-automnales de la Corse (groupements à *Crypsis aculeata*, *Crypsis schoenoides*, *Glinus lotoides* et *Chenopodium chenopodioides*). Nouvelles propositions syntaxonomiques. (2e contribution). *Le Monde des Plantes*, 449 : 19-26.
- Poirion L., 1964. Contribution à l'étude de la flore de l'Estérel. Les petites mares du porphyre. *Riviera sci.*, s.n. : 37-40.
- Poirion L. & Barbero M., 1965. Groupements à *Isoetes velata* A. Braun (*Isoetes variabilis* Le Grand). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 112 : 436-442.
- Poirion L. & Barbero M., 1966. L'*Isoetion* du massif de Biot (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 113 : 410-415 + 1 tab. h.-t.
- Poirion L. & Vivant J., 1969. *Pilularia minuta* Durieu à Biot (A.-M.). *Le Monde des Plantes*, 364 : 11.
- Prudhomme J., 1988. Pèlerinages amers après 40 ans d'herborisation (suite). *Le Monde des Plantes*, 429-430 : 32-36.
- Quézel P., 1998. La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne : intérêt patrimonial et conservation. *Ecol. Medit.*, 24(2) : 111-117.
- Quézel P. & Zévaco C., 1964. Découverte en Corse de *Pilularia minuta* Dur. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 111 : 274-275.
- Quézel P., Barbero M. & Loisel R., 1966. *Artemisia molinieri*, espèce nouvelle pour la flore française. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 113 : 524-531.
- Rioux J.A. & Baudière A., 1962. Présence de *Trifolium ligusticum* Balb. dans le massif du Caroux. *Ann. Soc. Hort. Hist. nat. Hérault*, 4 : 198-199.
- Rodié J., 1936. Découverte du *Ranunculus revelieri* Bor. dans le Var. *Ann. Soc. Hist. nat. Toulon*, 20 : 125-129.
- Tallon G., 1967. *Trifolium angulatum* W. et K. et *Ranunculus lateriflorus* D.C. dans l'*Isoetion* de la Costière nîmoise. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 114 : 329-331.
- Thévenaud A., 1862. Rapport de M. A. Thévenaud sur l'herborisation dirigée par lui, le 4 juin, à Agde, aux mares de Rigaud. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 9 : 608-610.
- Zévaco C., 1966. Sur la présence en Corse d'*Elatine macropoda* Guss. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse*, 579 : 65-70.

La faune des mares temporaires, son originalité et son intérêt pour la biodiversité des eaux continentales méditerranéennes

Jean GIUDICELLI¹ & Alain THIERY²

¹ Laboratoire d'Ecologie des Eaux Continentales, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 20, France

² Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, 33 rue Louis Pasteur, 84000 Avignon, France

RESUME

Les mares temporaires hébergent des organismes qui doivent s'adapter aux fluctuations de leur habitat. Cette particularité détermine l'originalité faunistique de ces milieux. Le peuplement d'invertébrés des mares temporaires comprend deux catégories d'espèces :

- les espèces migrantes sont des formes ailées (insectes) provenant de milieux aquatiques permanents et qui participent à la colonisation des mares dès leur mise en eau.

- les espèces résidentes dont tout le cycle biologique a lieu dans la mare temporaire ; elles se trouvent toujours confrontées à une période d'assec.

Les Crustacés, qui constituent la majorité des espèces résidentes, réunissent plus de 90% de l'effectif total de la communauté animale peuplant ces mares. Ils représentent l'élément le plus caractéristique du peuplement car ils sont strictement inféodés à ce biotope par l'intermédiaire de leur écophase de résistance, l'œuf.

La colonisation des milieux néoformés et la dynamique temporelle des communautés animales ont été analysées dans 9 stations significatives.

Mots-clés : mares temporaires, communautés d'invertébrés, adaptations écophysiologicals, œufs de résistance, dynamique temporelle des peuplements, successions écologiques

ABSTRACT

The temporary ponds are inhabited by organisms able to adapt their life cycle to the fluctuating, unstable habitat. This distinctive feature determines the faunistic originality of this environment. The invertebrate communities of temporary ponds comprise two categories of species:

- the migrant species, which are winged forms (insects) originating from permanent aquatic habitats, and which contribute to the first phase of colonisation, a short time after flooding.

- the resident species, characterised by their life cycle taking place entirely in temporary aquatic habitats and always subjected to a period of drought.

Crustaceans, which include most of the resident species, represent up to 90% of the total number of the animal community inhabiting temporary ponds.

The colonisation of the neoformed biotops and the temporal dynamics of the animal communities were studied in detail in 9 significant stations.

Keywords: temporary ponds, invertebrate communities, ecophysiological adaptations, resting eggs, temporal dynamics of communities, ecological successions

INTRODUCTION

Les mares temporaires existent dans de nombreuses régions du monde, avec une plus grande fréquence dans les régions désertiques ou arides. La région méditerranéenne, marquée dans son climat par l'existence d'une période sèche estivale de trois mois minimum, fait partie des régions les plus riches en habitats aquatiques temporaires, tant au plan quantitatif que qualitatif, en regard de la grande diversité des biotopes répertoriés.

Les écosystèmes limniques temporaires présentent des variations de leurs paramètres abiotiques (température, minéralité, oxygène dissous...) dont l'amplitude est bien supérieure à celle des milieux homologues permanents (marais, étangs, lacs...). L'assèchement plus ou moins cyclique de l'habitat apparaît comme l'un des principaux facteurs responsables de la sélection des espèces d'invertébrés aquatiques qui le colonisent. Durée de l'assèchement et récurrence de l'habitat déterminent alors l'originalité faunistique de ces milieux. Les peuplements d'invertébrés des mares temporaires contribuent à la biodiversité des eaux continentales méditerranéennes par leur richesse taxonomique, leur originalité faunistique et par la variété de leurs réponses écophysologiques qui adaptent les organismes à ces conditions d'habitat extrêmes.

La présente étude est une synthèse sur les écosystèmes d'eau douce temporaires de Provence et du Maroc Occidental (Terzian, 1979 ; Barbero *et al.*, 1982 ; Metge, 1986 ; Thiéry, 1987).

COMMUNAUTES D'INVERTEBRES ET ADAPTATIONS DES ORGANISMES AUX MILIEUX AQUATIQUES TEMPORAIRES

Le peuplement d'invertébrés des eaux temporaires comprend deux catégories d'espèces, chacune ayant sélectionné une des deux stratégies possibles pour survivre dans ces milieux et pour les coloniser : la capacité de migrer et la capacité de se maintenir dans le biotope pendant l'assèchement.

Les espèces migrantes

Elles proviennent de milieux aquatiques permanents. Ce sont principalement des insectes dont la plus grande part est composée de Coléoptères Dytiscidae et Hydrophilidae, d'Hétéroptères Corixidae et Notonectidae, et de Diptères Chironomidae. Leur contribution

quantitative aux communautés d'invertébrés est importante puisqu'au Maroc elles représentent près de 60% de la faune d'invertébrés des mares temporaires étudiées dans la région côtière de Casablanca (Metge, 1986) et plus de 65% de la faune des mares temporaires étudiées dans le Haut Atlas (Thiéry, 1987).

En Provence, on retrouve des contributions comparables avec 60 à 70% d'espèces migrantes dans les mares temporaires des Bouches-du-Rhône et du Var, les seules qui dans le sud de la France ont fait l'objet d'études prenant en compte la plupart des groupes taxonomiques (Terzian, 1979 ; Barbero *et al.*, 1982).

Inventaire des stations de Provence

1. « Mare de Crau ». (Bouches-du-Rhône), région de Mas Thibert. - diamètre : 70 m, profondeur maximum : 80 cm.
2. « Mare de Catchéou 1 ». (Var, bordure occidentale du massif de l'Estérel), dans le bois de Palayson. - diamètre moyen : 30 m, profondeur moyenne : 30 cm. Biotope récent.
3. « Mare de Catchéou 2 ». A une centaine de mètres de la précédente. - diamètre moyen : 45 m, profondeur moyenne : 40 cm.
4. « Mare de Catchéou 3 ». Biotope envahi par les macrophytes et en partie comblé.
5. « Mare cupulaire 1 ». (Var, massif de la Colle du Rouet). Cuvette d'érosion sur rhyolite. - diamètre : 65 cm. Premier stade de l'évolution de l'*Isoetion*.
6. « Mare cupulaire 2 ». Même localisation. - longueur : 155 cm, largeur : 60 cm. Deuxième stade de l'évolution de l'*Isoetion*.

Les insectes, en particulier les Hétéroptères et les Coléoptères, du fait de leurs possibilités de déplacement importantes et de leur aptitude à découvrir rapidement les plans d'eau, colonisent les mares dès leur mise en eau. Parmi ceux-ci, le milieu a sélectionné des espèces à cycle court capables de développer leur écophase aquatique en quelques semaines après la ponte des adultes.

Les espèces résidentes

Au cours de leur cycle biologique, qui se déroule dans la même mare temporaire, elles doivent affronter l'assèchement de leur habitat. Elles passent alors par un état de vie ralentie à un stade déterminé de leur développement. Dans ce groupe nous trouvons quelques Nematelminthes, de nombreux Crustacés entomotraces (Copépodes, Branchiopodes, Ostracodes) et quelques Insectes (Coléoptères Hydrophilidae du genre *Berosus* et Diptères Chironomidae). Leur survie pendant l'assèchement est réalisée suivant des modalités qui varient selon les groupes taxonomiques.

Production de formes de résistance chez les Crustacés

Nombreux sont les Crustacés qui produisent des œufs de résistance. Citons pour mémoire les Copépodes, dont les espèces des eaux temporaires de Provence ont fait l'objet d'études détaillées et les Cladocères qui peuvent produire des éphippies en alternance avec des phases de reproduction directe parthénogénétique.

Les données présentées ici ont été obtenues sur les Crustacés considérés comme les plus caractéristiques de la faune des mares temporaires, les Branchiopodes.

L'œuf est l'écophase de résistance à l'assèchement de la mare. Les études en microscopie électronique à balayage réalisées sur les Notostracés du genre *Triops* (Thiéry, 1985) et divers Anostracés (*Tanymastigites*, *Artemia*), par Thiéry *et al.* (1995) ont montré que l'enveloppe externe des œufs est formée d'alvéoles accolées réparties en 2 ou 3 couches. Ce réseau alvéolaire (Figure 1), en communication avec l'extérieur par des pores, a des fonctions multiples : respiration, résistance aux chocs et surtout isolation thermique pour protéger l'embryon en cryptobiose (diapause) des fortes chaleurs estivales enregistrées à la surface des sédiments pendant la phase d'exondée. En conditions expérimentales, les œufs peuvent supporter des températures extrêmes (2h à -271°C, 20 h à +70°C). Aucune éclosion ne se produit pendant la phase inondée. La blastula ou la gastrula protégée par ses enveloppes reprend son développement dès l'hydratation de l'œuf dans les quelques heures qui suivent la remise en eau de la mare. Cette reprise du développement est consécutive aux processus osmotiques qui assurent l'ouverture de l'enveloppe alvéolaire externe.

Chez la plupart des Crustacés Branchiopodes vivant dans les mares temporaires, l'éclosion de l'œuf nécessite le passage préalable par une succession de plusieurs phases d'assèchement. Il en résulte, à un instant donné, dans les sédiments d'une mare temporaire, la présence d'un lot hétérogène d'œufs qui ont été pondus lors de phases de submersion antérieures (n-1, n-2...). Des expériences ont montré que des œufs pouvaient encore éclore après 11 remises en eau successives (Thiéry, 1987). De ce lot, que l'on qualifie de "banque d'œufs", n'éclorent que la fraction des œufs qui a subi le nombre d'assèchements nécessaire à leur éclosion. Cette stratégie d'éclosions différées constitue une

adaptation remarquable de ces Crustacés à des habitats aquatiques astatiques, fugaces, qui peuvent être en eau plusieurs fois de suite sans que la durée des périodes d'inondation permette aux individus d'atteindre la maturité sexuelle et donc de renouveler le stock d'œufs de la mare.

Les études de microscopie à balayage ont montré aussi que la structure de l'enveloppe externe présente des caractéristiques morphologiques qui se sont révélées spécifiques (Mura & Thiéry, 1986 ; Thiéry *et al.*, 1995). La spécificité des enveloppes apporte des éléments pour préciser les relations phylogénétiques entre les genres et les familles d'Anostracés.

La spécificité morphologique des œufs présente un autre intérêt : la possibilité d'identifier la présence d'espèces à partir des œufs contenus dans les sédiments de mares asséchées. Par exemple, l'identification d'œufs dans des échantillons de sédiments de Corse permettent d'affirmer qu'il existe en Corse du Sud un Anostracé du genre *Tanymastix*, très voisin de *Tanymastix stellae*, endémique sarde, alors qu'aucun individu adulte de cette espèce n'a jamais été trouvé dans l'île jusqu'à présent (Champeau & Thiéry, 1990).

Enfouissement dans le substrat

Cette adaptation concerne des Crustacés Copépodes (stades copépodites) et Ostracodes (à un stade de développement proche de l'état adulte).

Quelques insectes Coléoptères, tels certains Hydrophilidae du genre *Berosus*, à l'approche de l'assèchement peuvent s'enfouir, soit au stade larvaire (*B. guttalis*) et se nymphoser à sec dans une petite logette (Thiéry, 1979), soit au stade adulte (Alquier, 1975). Des espèces des genres *Helophorus* et *Laccobius* sont aussi susceptibles de survivre à des périodes d'assèchement.

Chez les Diptères, des Chironomidae de la tribu des Chironomini (*Chironomus* -groupe *plumosus* ou *thummi*-, *Polypedilum pharao*), ont la faculté de s'enfouir au stade larvaire, parfois à plusieurs centimètres de profondeur le long des racines des macrophytes aquatiques et de se maintenir en quiescence durant des périodes pouvant atteindre plusieurs semaines (Thiéry, 1979).

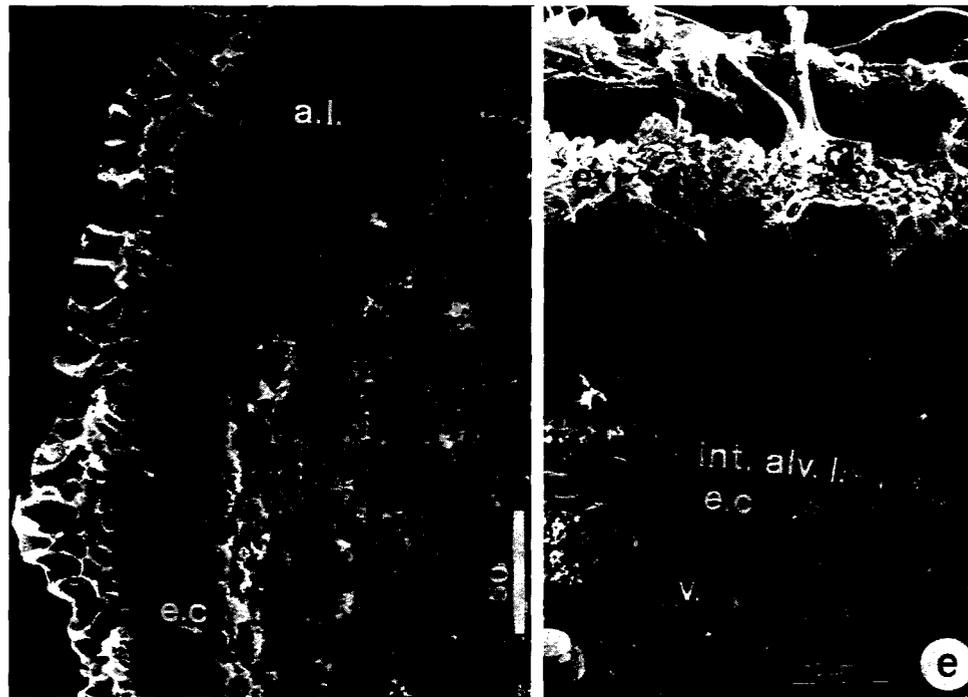


Figure 1. Structure de la paroi des œufs de Branchiopodes (microscopie électronique à balayage) (modifié d'après Thiéry, 1996). Photo de gauche : œuf de *Lepidurus* (Notostracé), a.l. : couche alvéolaire ; e.c. : cuticule embryonnaire chitineuse. Photo de droite : œuf de *Tanyastigites* (Anostracé), genre endémique d'Afrique du nord. c.l. : couche corticale ; e.c. : cuticule embryonnaire ; ext.alv.l. : couche alvéolaire externe ; h. : ornements externes filamenteuses ("hairs") ; int.alv.l. : couche alvéolaire interne ; v. : vitellus. (Echelles en μm)

	Région de Marrakech (Jbilet)	Haut Atlas	Moyen Atlas	Plaine de la Chaouia
Crustacés	18	13	13	26
Insectes	40	19	13	33
Invertébrés "divers"	8	4	4	6
Vertébrés Amphibiens	2	3	1	5

Tableau 1. Richesse faunistique comparée entre les 4 grands secteurs du Maroc Occidental (modifié d'après Thiéry, 1987)

Enfin, citons quelques Mollusques Gastéropodes Pulmonés (physes, lymnées, planorbis) qui s'enfouissent dans les fentes de retrait des sédiments. Leur survie dépend de la période de l'assèchement et de la profondeur à laquelle ils se situent pendant la période exondée ainsi que de l'existence de microhabitats refuges (anfractuosités, tapis algal...).

DIVERSITE ET ORIGINALITE DES PEUPELEMENTS

Le peuplement des mares temporaires, si l'on se réfère aux quelques travaux où il a été pris en compte dans sa quasi totalité, manifeste une richesse spécifique élevée. Ainsi, dans les six mares temporaires étudiées au Maroc dans la région de Casablanca par

Metge (1986), 180 espèces d'invertébrés ont été recensées. Dans les mares étudiées par Thiéry (1987) en différentes régions du Maroc (région de Marrakech, plaine de la Chaouia, Haut Atlas et Moyen Atlas), les peuplements ont une richesse spécifique moins élevée (car certains groupes comme les Diptères Chironomides n'ont pas été pris en compte dans cette étude). Dans tous les cas, on observe un partage du peuplement en deux groupes, Crustacés (résidents) et Insectes (migrants), comme le montre le tableau 1.

L'inventaire faunistique des mares temporaires du Sud-Est de la France (Terzian, 1979 ; Barbero *et al.*, 1982) s'élève à 143 espèces (les Copépodes n'ayant pas été déterminés).

La composition taxinomique et fonctionnelle du peuplement est la suivante :

espèces résidentes	25		
		Crustacés	
		Anostraca	3
		Notostraca	1
		Conchostraca	1
		Cladocera	7
		Ostracoda	9
		Mollusques	4
espèces migrantes	118		
		Insectes	
		Ephéméroptères	1
		Hétéroptères	26
		Odonatoptères	15
		Diptères	9
		(Chironomides non déterminés)	
		Trichoptères	3
		Coléoptères	67

Les Insectes sont représentés par un grand nombre d'espèces dont les populations sont peu abondantes. Leur communauté est constituée, à l'exception de quelques Coléoptères Hydrophilidae (*Berosus*, *Helophorus*...) cités parmi les formes résidentes, d'espèces migrantes dont aucune n'est caractéristique de ces milieux.

Les Crustacés, représentés par des espèces résidentes, ont des effectifs souvent très importants avec de fortes densités par litre d'eau. Avec peu d'espèces ils constituent parfois plus de 90% de l'effectif total. Leur diversité spécifique est moindre mais ils constituent les éléments les plus caractéristique et originaux. Les Branchiopodes Anostracés, Notostracés et Conchostracés étant particulièrement inféodés à ces biotopes grâce à leur écophase résistante, l'oeuf, en sont les éléments les plus remarquables.

La comparaison de la richesse du peuplement des mares du Var (mares de Catchéou, mares cupulaires de la Colle du Rouet) et des Bouches-du-Rhône (mare de Crau) amène plusieurs constatations (Tableau 2).

La richesse moyenne (nombre moyen d'espèces récoltées par échantillon) est très éloignée de la richesse totale d'un même biotope. Ceci résulte de la présence de nombreuses espèces sporadiques ou fuga-

ces qui ne figurent que dans quelques prélèvements et qui comptent très peu d'individus.

La richesse taxinomique des mares temporaires dépend de leur surface inondée (Figure 2). En ce qui concerne les échelles de diversité, on constate une variation importante de la diversité alpha (intra-biotopique) alors que la diversité bêta (inter-biotopique ou régionale) est plus forte, ici 143. La variabilité de la diversité au niveau des biotopes traduit l'existence d'une forte variété des peuplements au sein d'une région ou d'une zone géographique.

DYNAMIQUE TEMPORELLE DES PEUPELEMENTS

Dynamique saisonnière

L'exemple que nous retiendrons concerne le cycle hydrologique de la mare de Crau, biotope caractérisé par une longue phase inondée, de l'ordre de 8 mois consécutifs (Figure 3).

Les courbes cumulatives d'apparition et de disparition des espèces ont été établies. Elles montrent que l'écosystème aquatique est de type évolutif. La richesse n'atteint jamais un palier, comme c'est le cas dans les milieux permanents.

Dans l'exemple de la mare de Crau, apparaissent 4 phases (a, b, c, d) dans l'évolution du peuplement :

a- Du début de la mise en eau (novembre) jusqu'à la fin février, la courbe est régulièrement ascendante. La colonisation se fait d'abord par des espèces qui ont passé la période d'assez en état de vie ralentie (quiescence ou diapause) : Nématodes, Gastéropodes et surtout Crustacés. On note ensuite l'arrivée des imagos d'insectes, en majorité des femelles qui viennent pondre leurs œufs ; très rapidement les larves néonates viennent augmenter la richesse du peuplement.

b- En mars, la pente devient plus forte, consécutivement à un nouvel afflux d'Insectes Coléoptères et Hétéroptères.

c- La courbe s'infléchit au début d'avril suite à de l'abaissement du niveau d'eau, ce qui restreint progressivement la surface du plan d'eau. La réduction de l'espace vital, qui fait croître les densités des invertébrés, associée à l'augmentation des teneurs minérales (anions et cations) et à une diminution parfois importante des teneurs en oxygène dissous, est perçue chez de nombreuses espèces comme un signal d'alarme et

stations	richesse totale	richesse moyenne	dimension (diamètre)
mare de Crau	87	20,5	70 m
mare de Catchéou 1	59	17,2	30 m
mare de Catchéou 2	84	13,4	45 m
mare de Catchéou 3	53	16	10 m
mare cupulaire 1	8	4,1	0,65 m
mare cupulaire 3	11	5	1,70 m
mare cupulaire 5	4	1,4	0,85 m

Tableau 2. Richesse totale et richesse moyenne des mares du sud-est de la France

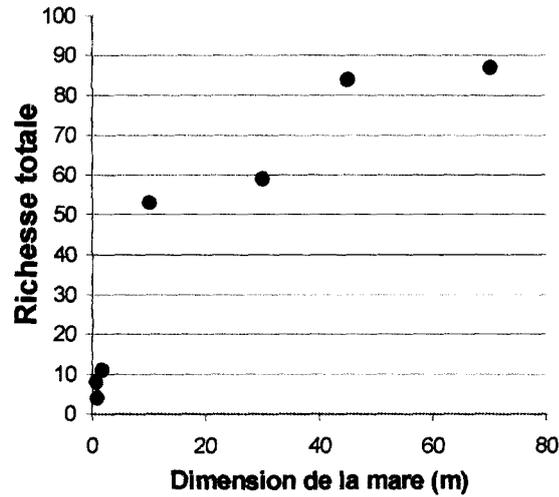


Figure 2. Relation entre la richesse taxinomique et la dimension des mares temporaires du sud-est de la France

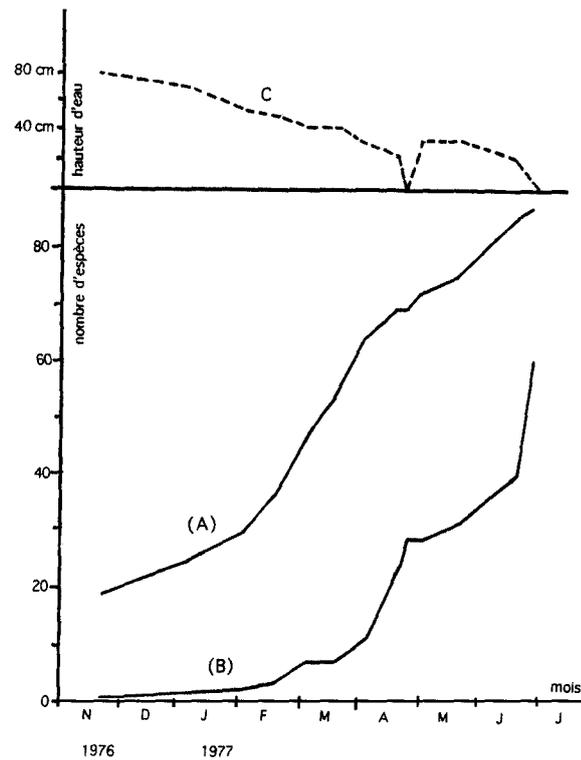


Figure 3. Courbes cumulatives d'apparition (A) et de disparition (B) des espèces d'invertébrés dans une mare de Crau (département des Bouches-du-Rhône) en relation avec le niveau de l'eau (C)

déclenche un comportement de fuite (Hétéroptères, Coléoptères...) ou provoque l'apparition des écofaunes résistantes, comme c'est le cas chez les Cladocères Daphniidae avec la production synchrone des éphippies.

d- Les pluies à la fin mai font remonter le niveau de l'eau, ce qui amène de nouvelles pontes d'insectes rapidement suivies d'éclosions.

Cette dynamique saisonnière, marquée principalement par des phases de colonisation en début de cycle hydrologique ou de fuite en fin de cycle, se retrouve dans la plupart des écosystèmes temporaires de la région méditerranéenne (Thiéry, 1987).

Dynamique à long terme (successions écologiques)

Elle a été étudiée dans le Var sur 3 grandes mares (Figure 4) et sur 5 mares cupulaires d'âges différents (Figure 5).

Grandes mares

a- Une mare jeune (n°1) où la végétation est formée de taxons pionniers. La communauté animale comprend 59 taxons. Son organisation est déséquilibrée du fait de la dominance de deux populations de Gastéropodes (*Physa* et *Lymnaea*) qui représentent 60% de l'abondance totale.

b- Une mare plus évoluée (n°2) avec différenciation de plusieurs ceintures de végétation. La communauté compte 84 taxons, dont une majorité de Coléoptères. Elle présente une structure plus équilibrée (meilleure équitabilité).

c- Une mare en voie de comblement (n°3). La communauté animale regroupe 53 taxons avec une dominance moyenne, non excessive, des Mollusques et des Odonates. Les Coléoptères sont moins représentés que dans le stade évolutif précédent.

Entre les trois éléments de cette succession, on assiste à un remplacement d'espèces au sein de certains groupes zoologiques. Ainsi, chez les Crustacés Ostracodes, *Cypridopsis vidua* (mare 1) est remplacée par *Cyclocypris ovum* dans les deux autres mares.

Mares cupulaires

Une dynamique de ce type s'observe dans les mares cupulaires. Le remplacement des espèces affecte

surtout les Crustacés. Cette évolution se fait au détriment des formes nageuses : les Crustacés Branchiopodes Anostracés, Cladocères et Ostracodes sont remplacés par des formes benthiques, telles les larves de Diptères Cératopogonides et Chironomides, les Nématodes et les Acariens Oribates.

CONCLUSION

Si l'on considère la diversité globale des Crustacés Branchiopodes (groupe zoologique le plus caractéristique de ce type de milieux), les mares temporaires contribuent largement à la richesse faunistique des pays de la région méditerranéenne. Le nombre d'espèces de Branchiopodes rares ou endémiques peuplant ces mares varie de 8,5% (Tunisie, Yougoslavie) à près de 40% au Maroc et 45% en France. On recense en région méditerranéenne 45 espèces d'Anostracés dont 16 sont endémiques. L'apport des biotopes stagnants temporaires à la richesse faunistique des milieux aquatiques continentaux de la zone méditerranéenne avait été signalé dès 1910 par Daday de Dees. Récemment, Brtek & Thiéry (1995) ont montré la richesse élevée en espèces de Crustacés Branchiopodes de cette région, comparée à celle des milieux temporaires d'autres latitudes. Les données géographiques regroupées dans l'Atlas des Crustacés Branchiopodes Anostraca, Notostraca, Spinicaudata de France confirment la richesse de la région méditerranéenne en biotopes temporaires variés et en espèces rares. Il convient donc de porter une attention toute particulière à ces milieux aquatiques temporaires qui sont parmi les plus menacés par l'action humaine du fait de l'agriculture, de l'urbanisation et de leurs conséquences en terme d'eutrophisation et de pollution. Leurs dimensions modestes et leur caractère saisonnier, voire éphémère, en font des milieux peu et mal perçus par le grand public et même par la communauté des protecteurs de la nature, de sorte que les mares temporaires et la faune qui les habite sont très rarement prises en compte dans les programmes de protection des biotopes et de la biodiversité. On notera toutefois qu'une prise de conscience semble poindre, à l'exemple d'une tentative de classement d'un complexe de mares temporaires dans le cadre de la convention RAMSAR.

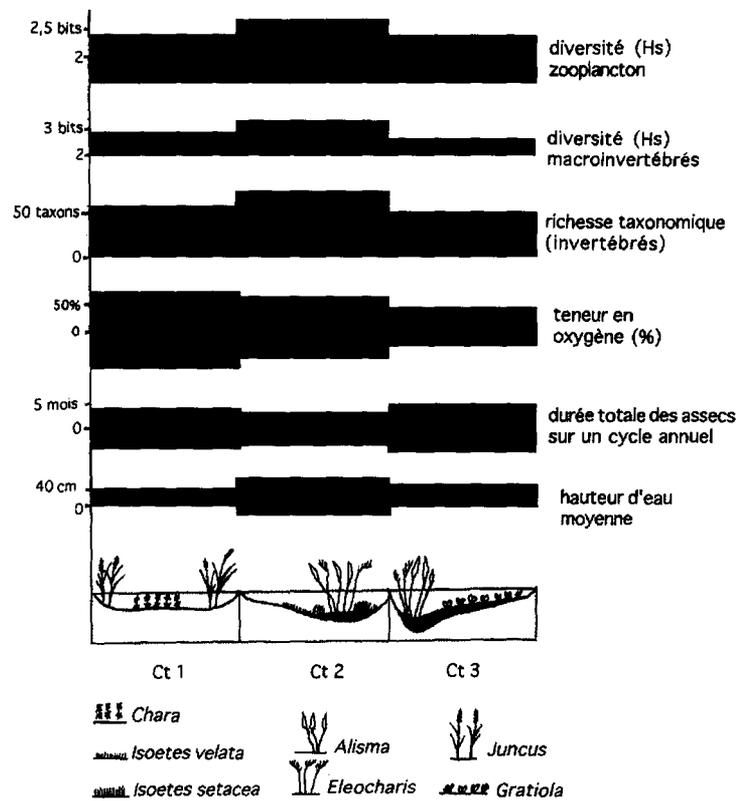


Figure 4. Evolution des principales caractéristiques abiotiques et biotiques dans trois grandes mares d'âges différents (mares de Catchéou dans le bois de Palayson, département du Var) (modifié d'après Terzian, 1979)

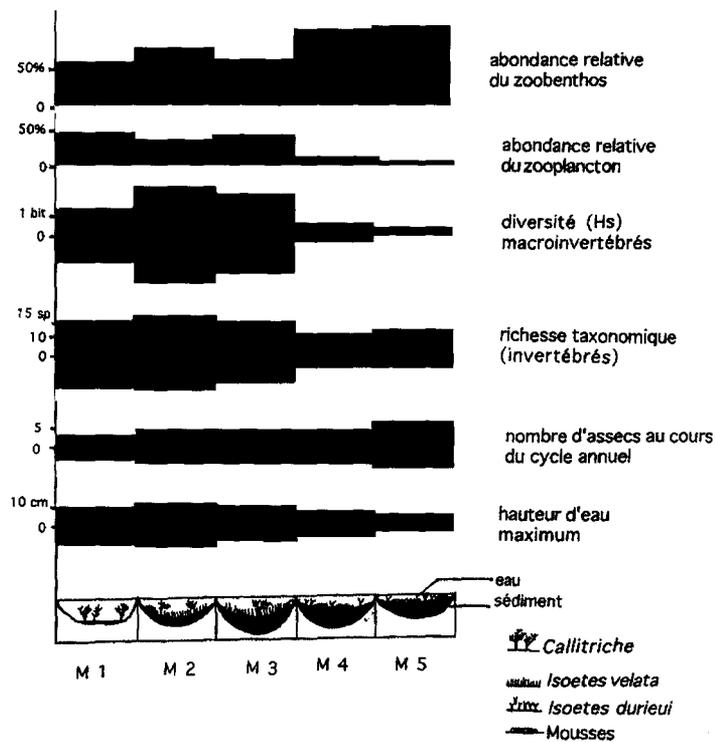


Figure 5. Evolution des principales caractéristiques abiotiques et biotiques dans cinq mares cupulaires d'âges différents (massif de la Colle du Rouet, département du Var) (modifié d'après Terzian, 1979)

En l'état actuel des choses, une faune originale d'invertébrés, dont les Crustacés sont les composants les plus caractéristiques, remarquable par son intérêt taxinomique, biogéographique et aussi par ses adaptations écophysiologiques, est en voie de disparition avant même que l'on ait véritablement pris conscience de l'intérêt des milieux auxquels cette faune est strictement inféodée.

BIBLIOGRAPHIE

- Barbero M., Giudicelli J., Loisel R., Quézel P. & Terzian E., 1982. Etude des biocénoses des mares et ruisseaux temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. *Bull. Ecol.*, 13(4) : 387-400.
- Brtek J. & Thiéry A., 1995. The geographic distribution of the European Branchiopods (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata). *Hydrobiologia*, 298 : 263-280.
- Champeau A. & Thiéry A. 1990. Les Crustacés Entomostracés des eaux stagnantes de Corse. Importance particulière des espèces monovoltines méditerranéennes de Copépodes Calanoïdes et d'Anostracés dans le sud-est de l'île. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 115(1) : 55-75.
- Daday de Dees E., 1910. Monographie systématique des Phyllopodés Anostracés. *Ann. Sci. nat.Zool.*, 9(9) : 91-489.
- Metge G., 1986. *Etude des écosystèmes hydromorphes (dayas et merjas) de la Méséta Occidentale Marocaine*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III, 280 p.
- Mura G. & Thiéry A., 1986. Taxonomical significance of scanning electron microscopic morphology of the euphyllopods' resting eggs from Morocco. Part I. Anostraca. *Vie et Milieu*, 36(2) : 125-131.
- Terzian E., 1979. *Ecologie des mares temporaires de l'Isoetion sur la Crau et l'Estérel (France)*. Thèse de 3ème cycle, Université d'Aix-Marseille III.
- Thiéry A., 1979. Influence de l'assèchement estival sur le peuplement d'Insectes aquatiques d'un marais saumâtre de Crau (Bouches-du-Rhône). *Ann. de Limnologie*, 15(2) : 181-191.
- Thiéry A., 1985. Ponte et ultrastructure de l'oeuf chez *Triops granarius* (Lucas) (Crustacea, Notostraca) : adaptations à l'assèchement de l'habitat. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 22(5) : 3024-3028.
- Thiéry A., 1987. *Les Crustacés Branchiopodes (Anostraca, Notostraca, Conchostraca) des mares temporaires du Maroc Occidental. Taxonomie, biogéographie, écologie*. Thèse Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III, 405 p.
- Thiéry A., Brtek J. & Gasc C., 1995. Cyst morphology of European branchiopods (Crustacea : Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 4^e série, 17(1-2) : 107-140.

Marsilea strigosa Willd. : statut génétique et démographique d'une espèce menacée

Marsilea strigosa Willd. : genetic and demographic status of an endangered species

Renaud VITALIS^{1,2}, Bruno COLAS^{1,2,3}, Miquel RIBA⁴ & Isabelle OLIVIERI^{2,3}

¹ Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles, Castel S^{te} Claire, rue S^{te} Claire, 83418 Hyères Cedex, France

² Laboratoire Génétique et Environnement, C. C. 065, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, UMR 5554, Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France
Tél. : (33) 4 67 14 47 19 ; Fax. : (33) 4 67 14 20 32 ; E-mail : vitalis@isem.univ-montp2.fr

³ Station de Génétique et Amélioration des Plantes, Institut National de la Recherche Agronomique de Montpellier, Domaine de Melgueil, 34130 Mauguio, France

⁴ Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, 08193 Barcelona, Espagne

RESUME

Les *Marsileaceae* sont des fougères hétérospores, aquatiques, particulièrement adaptées aux mares temporaires. Le but principal de cette étude est de déterminer le statut démographique et génétique de cette espèce, en insistant sur les effets de la structure spatiale des populations et de leur dynamique sur la diversité génétique.

Mots-clés : *Marsilea strigosa*, biologie de la conservation, génétique des populations, marqueurs enzymatiques, marqueurs RAPDs

ABSTRACT

Marsileaceae are aquatic heterosporeous ferns, well adapted to temporary ponds. The main goal of this study is to report on the genetic and demographic status of this species. We emphasize how the spatial structure of populations and temporal dynamics of the populations affect the amount of genetic variation observed.

Key-words: *Marsilea strigosa*, conservation biology, population genetics, enzymatic markers, RAPDs markers

ABRIDGED ENGLISH VERSION

Natural populations live in a temporally and spatially varying environments. They face short term threats (demographical, genetical and environmental stochasticity) and long term threats (loss of evolutionary potential), that eventually may lead to extinction. Effective population size and dispersal rates are keyparameters to understand these threats. They can be evaluated by direct (demographic surveys) and indirect (measures of genetical variability) methods. The goal of this study is to report on the demographic and genetic status of an endangered species of fern *Marsilea strigosa*, Willd. (*Marsileaceae-Pteridophyta*). This knowledge is a necessary, but not sufficient prerequisite, to propose management clues for threatened species. We sampled three populations in the south of France and seven spanish populations. The population of Roque-Haute (France) was surveyed in June 1994 and June 1995. For the Roque-Haute and Vendres populations, genetic variability was assessed at 11 enzymatic systems (17 putative loci) and 9 RAPDs loci. For all other populations, enzymatic polymorphism was assessed at 7 systems (12 loci). No polymorphism was detected, within and among sampled populations. Small population sizes and reduced colonisation ability are expected to reduce variability within population. The lack of polymorphism among populations can be interpreted in two ways : either there is still gene flow over long distances, or a single founder event was followed by successive colonisations, or both. All sampled populations could thus be issued from a single clone.

INTRODUCTION

Les populations naturelles vivent dans un environnement changeant, à la fois dans le temps et dans l'espace. Elles font face à deux catégories de menaces conduisant toutes deux éventuellement à l'extinction : une menace à court terme, liée aux variations stochastiques démographiques, génétiques et environnementales, et une menace à long terme, que représente la perte de potentiel évolutif (en l'absence de variabilité sur des caractères adaptatifs, la sélection naturelle ne peut en effet s'exercer pour promouvoir de nouvelles adaptations). Les variations continues du milieu menacent alors la persistance d'une espèce, incapable de faire face à de nouvelles conditions environnementales. Bien sûr, tous ces facteurs de risque sont étroitement interconnectés (Gilpin & Soulé, 1986).

Hormis les risques environnementaux (plusieurs années consécutives de sécheresse, incendies) les risques à court terme sont liés principalement aux incertitudes démographiques (dans une population de petite taille, il se peut que, par hasard, sans l'intervention de causes environnementales ou génétiques, aucun individu ne se reproduise une année) et aux incertitudes génétiques (la dérive génétique peut, parmi d'autres effets, conduire à la fixation d'allèles légèrement délétères et diminuer la valeur sélective des individus) (Shaffer, 1981 ; 1987). Dans ces deux cas, la taille efficace des populations ainsi que la capacité à coloniser de nouveaux sites favorables sont des facteurs primordiaux. La taille efficace peut être interprétée comme une mesure du taux auquel la variabilité génétique est perdue sous l'effet de la dérive génétique. De façon plus précise, on définit la taille efficace de variance comme étant la taille d'une population idéale, panmictique, qui retiendrait la même variance génétique

que la population étudiée. Elle est, dans une certaine mesure, corrélée au nombre d'individus qui participent à la reproduction. La capacité à coloniser de nouveaux sites, quant à elle, sera d'autant plus forte que les individus montrent beaucoup d'aptitude à la dispersion. Elle permet de contrebalancer l'effet des extinctions locales : c'est la dynamique à l'échelle de la métapopulation (Olivieri *et al.*, 1990).

Ces paramètres clefs que sont la taille efficace et le taux de dispersion peuvent être estimés par des approches directes (suivis démographiques des populations) et indirectes (mesures de la variabilité génétique). L'approche indirecte repose sur le fait que la diversité génétique mesurée sur des marqueurs neutres vis-à-vis de la sélection naturelle est avant tout un reflet de l'histoire démographique des populations.

L'objectif de cette étude est de documenter le statut démographique et génétique de *Marsilea strigosa* Willd. (*Marsileaceae-Pteridophyta*), fougère aquatique rare, inscrite dans le Livre Rouge des Espèces Menacées de France (Olivier *et al.*, 1995), ainsi que dans la Directive Européenne "Habitats", où elle bénéficie de la mention d'espèce vulnérable. L'aire de répartition de cette espèce est disjointe. On la trouve sur le pourtour méditerranéen (France, Espagne, Baléares, Algérie, Maroc, Egypte, Italie, Sardaigne) et dans le delta de la Volga, au nord de la mer Caspienne (Tutin *et al.*, 1964).

Les *Marsileaceae* sont particulièrement adaptées aux habitats de mares temporaires. La fécondation des spores et la germination des sporophytes semblent avoir lieu au début du printemps, dans les mares inondées. Dans les mares en eau (10 à 50 cm de profondeur), les plantes adultes sont caractérisées par leurs frondes glabres, flottant à la surface de l'eau. Avec l'avancement de la saison, les mares s'assèchent et les

Marsilea développent des frondes pubescentes, plus prostrées. Sur le stolon, se forment les sporocarpes, organes contenant les spores, qui constituent ainsi un organe particulier de résistance à la sécheresse. Les spores que renferment ce sporocarpes sont sexuées. Les microspores et les macrospores vont former respectivement les gamétophytes mâles et femelles, qui contiennent les gamètes mâles (libérés dans le milieu aquatique) et femelles. Ce système de reproduction particulier des fougères dites hétérosporées, empêche l'autofécondation intra-gamétophytique.

Dans la perspective de proposer un plan de gestion d'une espèce menacée telle que *Marsilea strigosa*, la connaissance de son statut démographique et génétique constitue un pré-requis nécessaire, bien que non-suffisant. La combinaison des deux approches, directes et indirectes, nous informe sur la démographie de cette espèce et donc sur les risques qu'elle encourt à court terme (Ellstrand & Elam, 1993 ; Lande & Barrowclough, 1987 ; Ewens *et al.*, 1987). Dans une perspective de gestion à plus long terme, le choix de stratégies de conservation, de réintroduction de nouvelles populations, ou de renforcement des populations existantes reposera entre autres sur la connaissance de la variabilité génétique des populations qui composent l'espèce (Gilpin & Soulé, 1986).

METHODES

Echantillonnage

L'échantillonnage de *Marsilea strigosa* concerne trois populations françaises et sept populations espagnoles (Figure 1). Les seules populations françaises connues au début de l'étude se trouvaient en région Languedoc-Roussillon, dans la réserve naturelle de Roque-Haute (population connue depuis au moins 150 ans) et à Vendres (population connue depuis environ 40 ans), près de Béziers (Prelli & Boudrie, 1992). L'échantillonnage de ces deux populations a été réalisé en 1994. Une troisième population a été découverte à Saint Estève (Pyrénées-Orientales) par James Molina en juillet 1996, à la suite d'une prospection près d'un site d'où la plante avait apparemment disparu en 1982 (Amigo, 1987). Les populations espagnoles (Menorca, Mallorca, Sinarcas, Ciudad Real, Valdepeñas, Guadalajara, Huesca) ont été échantillonnées au printemps 1996. Les individus récoltés ont été maintenus en serre, à la station expérimentale de Mauguio de l'Institut National de Recherche Agronomique

(I.N.R.A.) Centre de Montpellier, sous un régime de reproduction végétative obligatoire.

La population de Roque-Haute est extrêmement fragmentée. Parmi les quelques 200 mares que l'on dénombre sur le site, *Marsilea strigosa* n'en occupe qu'une quinzaine. La population de Vendres est, quant à elle, continue dans l'espace, relativement dense, et s'étale sur environ deux hectares dans les friches d'une ancienne vigne, inondée en hiver. Trois sous-populations, relativement denses et distantes de quelques dizaines de mètres composent la population de Saint Estève. Les populations espagnoles présentent également des situations contrastées : la population de Huesca couvre de façon dense et continue 7 ha d'une légère dépression dans le sol et rappelle, par sa structure spatiale continue, la population de Vendres. A Mallorca, *M. strigosa* n'a été observée que dans 2 des dizaines de petites mares creusées dans le calcaire d'un site s'étendant sur plusieurs hectares. La population de Sinarcas est constituée de deux mares distantes de quelques mètres. Dans cette population, comme dans les autres (Menorca, Ciudad Real, Valdepeñas, Guadalajara), *M. strigosa* a généralement été observée en bordure de mare, occupant peu densément l'espace.

Suivi de la population de Roque-Haute

Nous avons effectué un suivi démographique de la population de Roque-Haute, qui a consisté à déterminer la présence ou l'absence de la plante dans les différentes mares qui composent le site. Ce suivi a été réalisé de façon exhaustive sur l'ensemble des mares en juin 1994 et juin 1995.

Electrophorèse enzymatique

Quelques frondes de chaque individu ont été broyées à 4°C dans le tampon d'extraction (100 mM Tris-HCl pH=7,6 ; 4% Thioglycolate de Sodium, 2% Polyéthylène glycol 20000) et les extraits enzymatiques obtenus dans le surnageant après centrifugation ont été absorbés sur des mèches de papier filtre conservées par la suite à -80°C. Les électrophorèses enzymatiques ont été réalisées sur gels horizontaux d'amidon 12,5%. Quatre systèmes de tampon ont été utilisés : Histidine-Citrate 6,5 (Kephart, 1990), Lithium-Borate modifié de Soltis *et al.* (1983) et Kephart (1990 ; tampon de gel : 39 mM LiOH.H₂O, acide borique 188 mM, pH=8,3 ; tampon d'électrodes : 4

mM LiOH, 19 mM acide borique, 45 mM Tris, 7 mM acide citrique H₂O, pH=8,3), Tris-Borate-EDTA modifié de Soltis *et al.* (1983) et Wendel & Weeden (1989) ; tampon de gel : 180mM Tris, 4 mM EDTA, 100 mM acide borique, pH=8,6 ; tampon d'électrodes : 45 mM Tris, 1 mM EDTA, 25 mM acide borique, pH=8,6) et Tris-Citrate 7,2 (Soltis *et al.*, 1983). 33 systèmes enzymatiques ont été testés. 11 systèmes ont présenté une activité suffisante pour une lecture et une interprétation claires : 6-phosphogluconate déshydrogénase, aspartate aminotransférase, aldolase, estérase, β -galactosidase, malate déshydrogénase, enzyme malique, phosphatase acide, phosphoglucose isomérase, phosphoglucomutase et shikimate déshydrogénase (Tableau 1). Les systèmes de tampon utilisés pour chaque système enzymatique sont indiqués dans le tableau 1. Le génotype de 60 individus des populations de Roque-Haute et de Vendres ont été génotypés pour l'ensemble de ces systèmes enzymatiques (Tableau 2). Parmi ces 11 systèmes enzymatiques, 7 systèmes (AAT, EST, MDH, ME, PGI, PGM et SkDH) ont été résolus sur la population de Saint Estève, ainsi que sur 138 individus échantillonnés en Espagne, à Menorca, Mallorca, Sinarcas, Ciudad Real, Valdepeñas, Guadalajara et Huesca (Tableau 2).

Polymorphisme RAPD

La technique des ADN polymorphes amplifiés aléatoirement (Randomly Amplified Polymorphic DNAs, RAPDs) a été décrite par Williams *et al.* (1990). Il s'agit de l'amplification par une réaction de polymérisation en chaîne (Polymerase Chain Reaction, PCR) de fragments « anonymes » du génome, par l'utilisation de courtes amorces oligonucléotidiques générées de façon aléatoire. Le polymorphisme observé est analysé en terme de présence ou d'absence de produit d'amplification (l'absence d'amplification pouvant être due, par exemple, à une mutation ponctuelle dans le site d'amorçage). Ce sont donc des marqueurs dominants, en général très polymorphes.

L'ADN génomique total a été extrait à partir de quelques frondes de chaque individu, selon le protocole suivant : Les frondes sont broyées dans l'azote liquide (-196°C). Le broyat est rapidement mélangé au tampon d'extraction (2% CTAB, 1% PVP, 100 mM Tris HCl, 20 mM EDTA, 1.4 M NaCl, 0.2% v/v β -mercapto-éthanol) et incubé au bain-marie à 65°C pendant 30 min. Après l'ajout d'un volume de chloro-

forme/alcool isoamylique (24/1) et centrifugation (13000 trs/min), la phase aqueuse est récupérée et l'ADN est précipité par l'ajout de 3/4 de volume d'isopropanol froid (-20°C). Après centrifugation et élimination du surnageant, le culot d'ADN est rincé à l'éthanol 70° et resuspendu dans 100 μ L H₂O. Parmi les 30 amorces testées (Opéron), 3 ont donné un profil électrophorétique interprétable et répétable (tableau 3). Les PCRs ont été réalisées sur un thermocycleur Crocodile II (Appligene), dans un volume final de 25 μ L contenant 25 ng d'ADN, 0.2 mM dNTPs, 2 mM MgCl₂, 1 U GoldStar DNA Polymérase (Eurogentec), 30 ng d'amorces. Après une dénaturation initiale de 4 min à 94°C, les PCRs ont consisté en 41 cycles d'1 min de dénaturation à 93°C, 2 min d'hybridation des amorces à 40°C et 2 min 30 s d'élongation à 72°C, suivi d'une élongation finale de 6 min à 72°C. Les produits d'amplification ont été analysés par électrophorèse sur gels d'agarose 1.5 %, Tris-Borate-EDTA (TBE) 0.5 X colorés au Bromure d'Ethidium (BET) et visualisés sous Ultra Violet. 43 individus des populations de Roque-Haute et Vendres ont été génotypés pour les 3 amorces RAPDs (Tableau 2).

RESULTATS

Suivi de la population de Roque-Haute

Marsilea strigosa n'occupe qu'un faible nombre de mares qui composent le site de la réserve de Roque-Haute. En 1994 la plante a été observée dans seize mares. En 1995, la plante n'a été recensée que dans onze des seize mares où elle était présente en 1994, et dans une seule autre mare (Figure 2).

Polymorphisme génétique

Onze systèmes enzymatiques ont été analysés sur les populations de Roque-Haute et Vendres (Tableau 2). Le nombre de bandes observé (Tableau 1) correspond dans presque tous les cas au nombre maximum de locus (isozymes) trouvé chez les plantes (Wendel & Weeden, 1989). Seul le système SkDH fait l'exception, puisque trois bandes ont été observées, alors que l'on n'attend en général pas plus de deux locus isozymiques chez les plantes pour ce système (Wendel & Weeden, 1989).

Système enzymatique	Acronyme	Numéro E.C (1)	Systèmes de tampon	Solutions de révélation	Nombre de locus
6-phosphogluconate déshydrogénase	6-PGD	1.1.1.44.	Histidine-Citrate 6.5	Wendel & Weeden, 1989	1
Aspartate aminotransférase	AAT	2.6.1.1.	Lithium-Borate modifié	Vallejos, 1983	1
Aldolase	ALD	4.1.2.13.	Tris-Citrate 7.2	Soltis <i>et al.</i> , 1983	2
Estérase	EST	3.1.1.1.	Tris-Borate EDTA modifié	Wendel & Weeden, 1989	2
β -galactosidase	GAL	3.2.1.23.	Lithium-Borate modifié	Wendel & Weeden, 1989	1
Malate déshydrogénase	MDH	1.1.1.37.	Tris-Citrate 7.2	modifié de Wendel & Weeden, 1989 (2)	2
Enzyme malique	ME	1.1.1.40.	Tris-Borate EDTA modifié	modifié de Wendel & Weeden, 1989 (2)	1
Phosphatase acide	ACP	3.1.3.2.	Lithium-Borate modifié	Soltis <i>et al.</i> , 1983	1
Phosphoglucose isomérase	PGI	5.3.1.9.	Lithium-Borate modifié	modifié de Wendel & Weeden, 1989 (2)	1
Phosphoglucomutase	PGM	2.7.5.1.	Tris-Borate EDTA modifié	modifié de Wendel & Weeden, 1989 (2)	2
Shikimate déshydrogénase	SkDH	1.1.1.25.	Tris-Citrate 7.2	modifié de Wendel & Weeden, 1989 (2)	3

(1) Enzyme Commission number

(2) c.f. Annexe

Tableau 1. Systèmes de tampon utilisés pour les électrophorèses enzymatiques et nombre de locus isozymiques résolus
Table 1. Buffer systems used for enzymes electrophoresis and number of isozymes loci observed

Populations	Systèmes enzymatiques											Marqueurs RAPDs		
	AAT	EST	MDH	ME	PGI	PGM	SkDH	6-PGD	ALD	GAL	ACP	B13	C18	P6
Roque-Haute	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	22	22	22
Vendres	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	21	21	21
St Estève	20	20	20	20	20	20	20	-	-	-	-	-	-	-
Menorca	14	14	14	14	14	14	14	-	-	-	-	-	-	-
Mallorca	6+4	6+4	6+4	6+4	6+4	6+4	6+4	-	-	-	-	-	-	-
Sinarcas	15+14	15+14	15+14	15+14	15+14	15+14	15+14	-	-	-	-	-	-	-
Ciudad Real	15	15	15	15	15	15	15	-	-	-	-	-	-	-
Valdepeñas	20	20	20	20	20	20	20	-	-	-	-	-	-	-
Guadajara	18	18	18	18	18	18	18	-	-	-	-	-	-	-
Huesca	32	32	32	32	32	32	32	-	-	-	-	-	-	-

Tableau 2. Nombre d'individus échantillonnés dans chaque population pour chaque locus
Table 2. Number of sampled individuals for each population at each locus

Amorce	Séquence (5'-3')	Nombre de locus
B13	TTCCCCCGCT	2
C18	TGAGTGGGTG	2
P6	GTGGGCTGAC	5

Tableau 3. Séquences des amorces utilisées pour les RAPDs et nombre de locus détectés
Table 3. Primers sequences used for RAPDs and number of detected loci

Il faut cependant noter que l'étude de Wendel & Weeden (1989) a essentiellement porté sur des données obtenues sur des gymnospermes ou des angiospermes, très peu d'études de ce type ayant été menées sur les fougères. Au total, 17 bandes monomorphes pour l'ensemble des individus échantillonnés ont été observées. Il n'existe donc aucune variation génétique à ces 17 locus présumés, ni à l'intérieur de ces deux populations, ni entre elles. Le polymorphisme RAPD testé sur les populations de Roque-Haute et Vendres (Tableau 2) a permis l'identification de neuf bandes amplifiées au total, pour les trois amorces utilisées (Tableau 3). Chaque bande étant assimilée à un locus, ce sont neuf locus supplémentaires qui se sont avérés monomorphes au sein de ces deux populations, comme entre elles. Les sept systèmes enzymatiques analysés pour l'ensemble des autres populations (Tableau 2) ont permis la détection de 12 locus isozymiques (Tableau 1), qui se sont avérés monomorphes au sein des populations ainsi qu'à l'échelle de l'ensemble des populations, et ont révélé la présence des mêmes allèles que ceux observés dans les populations françaises.

DISCUSSION

Marsilea strigosa fonctionne-t-elle en métapopulation à Roque-Haute ?

Cette étude est encore préliminaire et le recensement des mares occupées par *M. strigosa* doit se poursuivre pour comprendre la dynamique de la population de Roque-Haute. L'objectif de cette étude est de déterminer si cette population fonctionne en métapopulation (population subdivisée soumise à une dynamique d'extinctions et de recolonisations locales : Olivieri et al., 1990) et donc de quantifier les taux d'extinction locaux ainsi que la dynamique de recolonisation. L'analyse de la relation entre la distance à la mare occupée la plus proche et la probabilité de recolonisation après une extinction locale pourrait, par exemple, nous permettre de comprendre si la recolonisation se fait par dispersion de propagules d'une mare à une autre, ou bien par refondation à partir d'un stock de sporocarpes des années antérieures. Dans ce dernier cas, la dynamique observée serait la résultante de la dynamique de mise en eau des différentes mares et

réfléterait la variabilité inter-annuelle des conditions hydrologiques. Il faut cependant souligner la difficulté d'estimer la densité ou le nombre de plantes présentes sur un site (forte densité d'*Isoetes* aux périodes de recensement), d'autant plus que l'existence d'un régime de reproduction clonal rend plus difficile l'interprétation du nombre d'individus observés. Bien que ces données soient encore incomplètes, elles suggèrent une capacité de dispersion réduite, étant donné le faible nombre de mares occupées, et donc une faible aptitude à la colonisation de nouveaux sites. Ce dernier point peut être appuyé par le fait que le seul organe qui puisse permettre la dispersion est le sporocarpe, qui reste accroché sur le stolon. La zoochorie pourrait donc être le seul moyen de dispersion de cette espèce. Il n'existe en revanche aucune preuve de son existence.

L'absence de polymorphisme génétique : un syndrome de la rareté ?

Mises à part les populations de Vendres et Huesca, les populations de *M. strigosa* échantillonnées sont de petite taille, en terme de nombre d'individus observés. La faible taille des populations, leur degré d'isolement (Figure 1) et une faible aptitude à la dispersion (suggérée par le suivi de la population de Roque-Haute) sont autant de facteurs qui limitent le maintien d'un polymorphisme intra-population. L'absence de polymorphisme sur l'ensemble des populations françaises et espagnoles peut s'interpréter en invoquant deux hypothèses, non mutuellement exclusives : soit il existe des flux de gènes sur de longues distances, soit un événement de fondation unique a été suivi d'événements de colonisation successifs dans les différentes populations. En considérant la faible capacité de colonisation supposée à Roque-Haute, la seconde hypothèse devrait être privilégiée. Etant donnée la capacité de reproduction végétative de cette espèce, toutes les populations échantillonnées pourraient alors être issues d'un même clone.

Les espèces rares présentent en général un polymorphisme génétique neutre réduit, bien que cela ne soit pas une règle absolue (Avisé, 1994 ; Young et al., 1993).



Figure 1. Répartition géographique des populations françaises et espagnoles de *Marsilea strigosa* échantillonnées entre 1994 et 1996

Figure 1. Geographical distribution of french and spanish populations of *Marsilea strigosa* sampled between 1994 and 1996

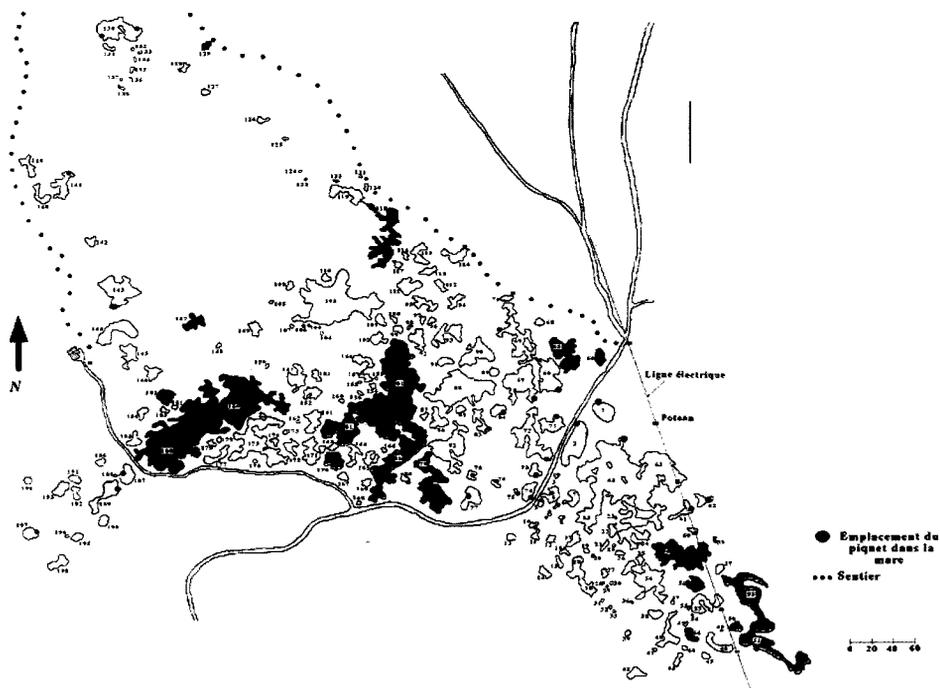


Figure 2. Suivi démographique de la population de Roque-Haute entre 1994 et 1995. Les mares sont numérotées de 1 à 198. Les mares dans lesquelles *Marsilea strigosa* a été observée en 1994 sont colorées en gris clair, les mares dans lesquelles *M. strigosa* a été observée en 1994 et en 1995 sont colorées en gris foncé et la mare 56, dans laquelle la plante n'a été observée qu'en 1995, est colorée en noir. Les lignes pointillées représentent des chemins secondaires.

Figure 2. Demographic survey of Roque-Haute population between 1994 and 1995. Ponds are numbered from 1 to 198. The ponds in which *Marsilea strigosa* was observed in 1994 are filled with light grey. The ponds in which *M. strigosa* was observed in 1994 and 1995 are filled with in dark grey and the pond 56, in which the plant was only observed in 1995, is filled with black. Dotted lines figure secondary pathways.

De nombreuses espèces végétales endémiques ou presque endémiques se sont révélées monomorphes pour un nombre comparable de locus enzymatiques. C'est le cas de *Harperocallis flava* Mc Daniel (*Liliaceae*) (Godt *et al.*, 1997), *Malacothamus fasciculatus* (Nutt.) Greene var. *nesioticus* (Rob.) Kearn. (*Malvaceae*) (Swensen *et al.*, 1995), et *Bensoniella oregona* (*Saxifragaceae*) (Soltis *et al.*, 1992). *Pedicularis furbishiae* (*Scrophulariaceae*) (Waller *et al.*, 1987), *Howellia aquaticus* (*Campanulaceae*) (Lesica *et al.*, 1988), et *Trifolium reflexum* (*Fabaceae*) (Hickey *et al.*, 1991), toutes des espèces rares ou menacées, se sont également révélées monomorphes à l'échelle intra- comme inter-populationnelle. D'autres espèces rares ou menacées ont montré un polymorphisme enzymatique très faible. C'est le cas de *Trifolium stoloniferum* (Hickey *et al.*, 1991), *Helonias bullata* (*Liliaceae*) (Godt *et al.*, 1995) ainsi que pour *Geum radiatum* (*Rosaceae*), *Carex misera* (*Cyperaceae*), *Trichophorum cespitosum* (*Cyperaceae*) et *Calamagrostis cainii* (*Poaceae*) (Godt *et al.*, 1996). Dans toutes ces études, les auteurs ont invoqué l'effet de la dérive génétique qui suit une réduction brutale de la taille de la population (goulot d'étranglement) pour expliquer le faible polymorphisme enzymatique observé. Le pourcentage de locus polymorphes ainsi que le nombre moyen d'allèles par locus (richesse allélique) sont généralement corrélés positivement à la taille des populations (Fréville *et al.*, 1998 ; Sun, 1996 ; van Treuren *et al.*, 1991 ; Rajimann *et al.*, 1994 ; Prober & Brown, 1994 ; Young *et al.*, 1996). En menant une méta-analyse sur les données de la littérature, Frankham (1996) a montré que non seulement ces derniers paramètres, mais également l'hétérozygotie, étaient corrélés positivement et de façon significative à la taille des populations. Il a également montré que la variabilité génétique neutre est significativement plus faible chez les espèces rares que chez les espèces répandues.

Quels sont les risques d'extinction associés à la génétique des petites populations ?

Des modèles théoriques montrent que l'hétérozygotie estimée à partir d'un échantillon de locus neutres est positivement corrélée à l'hétérozygotie moyenne du génome, lorsque l'hétérozygotie moyenne de la population est faible (Chakraborty, 1981 ; Mitton & Pierce, 1980). Ceci

suggère que le faible polymorphisme mesuré sur des marqueurs moléculaires neutres dans les populations d'espèces rares peut refléter un faible polymorphisme à l'échelle du génome. On observe fréquemment une diminution de la valeur adaptative des individus dans les populations de petite taille. Chez *Lolium multiflorum* Lam., Polans & Allard (1989) ont mesuré une diminution de la variabilité de caractères liés à la vigueur végétative et au succès reproducteur. Une étude menée sur deux espèces menacées de poissons a montré des résultats similaires : chez *Poeciliopsis monacha* (*Poeciliidae*), la perte de variation subie après des diminutions brutales d'effectif était associée avec une diminution de la stabilité développementale, de la tolérance au stress, de l'habileté compétitrice et une augmentation de la charge parasitaire, tandis que chez *P. occidentalis*, la variabilité résiduelle mesurée sur des marqueurs enzymatiques était associée à une plus grande survie, une meilleure croissance, une plus forte fécondité et une plus grande stabilité développementale (Vrijenhoek, 1994). Une diminution de la valeur adaptative des descendants d'individus appartenant à des populations de petite taille a été observée chez *Gentiana pneumonanthe* (*Gentianaceae*) (Oostermeijer *et al.*, 1994 ; 1995). Dans dix populations naturelles d'*Ipomopsis aggregata* (*Polemoniaceae*), Heschel & Paige (1995) ont démontré que la valeur adaptative des individus appartenant à des populations de petite taille était réduite. Bijlsma *et al.* (1994) ont observé le même phénomène chez *Scabiosa columbaria* L. (*Dipsacaceae*) et *Salvia pratensis* L. (*Labiatae*). Ces derniers auteurs nomment l'ensemble du processus « érosion génétique » (augmentation de la consanguinité dans les populations de petite taille, diminution de la valeur adaptative des individus de ces populations).

Toutes ces observations peuvent être interprétées comme étant la conséquence du « fardeau de mutation », qui désigne la réduction des performances des individus par l'accumulation de mutations délétères (Haldane, 1937). L'expression de mutations légèrement délétères récessives augmente en effet avec la consanguinité : C'est la « dépression de consanguinité ». Des modèles théoriques ont montré que la consanguinité, en augmentant l'expression des allèles délétères récessifs, et les exposant donc à la sélection, pouvait ainsi diminuer le fardeau (Barret & Charlesworth, 1991 ; Hauser *et al.*, 1994). D'autres auteurs

ont insisté sur le fait que le fardeau dépendait de la taille des populations : dans le cas des populations de petite taille, la sélection devient moins efficace, la fixation de nouvelles mutations est facilitée et la taille des populations diminue sous l'effet de la diminution de la valeur adaptative des individus (Lynch & Gabriel, 1990 ; Gabriel & Bürger, 1994). Ce processus décrit sous le terme de « fonte mutationnelle » peut finalement conduire à l'extinction (van Noodwijk, 1994 ; Lande, 1994 ; Lynch *et al.*, 1995a ; 1995b).

Des données tirées de la littérature ont permis à Frankham (1995 ; 1998) de trouver une corrélation positive entre le risque d'extinction et la consanguinité pour des populations de laboratoire de souris et de drosophiles. Mais un très bel exemple a été publié récemment par une équipe finlandaise qui démontre pour la première fois sur des populations naturelles que le risque d'extinction augmente avec la consanguinité (Saccheri *et al.*, 1998).

Quelles sont les conséquences pour la gestion à long terme des espèces menacées ?

Pour certains auteurs, identifier et maîtriser les risques d'extinction liés à la stochasticité environnementale est de première importance et doit l'emporter sur les considérations génétiques (Lande, 1988 ; Goodman, 1987 ; Shaffer, 1987 ; Menges, 1992 ; Gilligan *et al.*, 1997). A plus long terme, il s'agit également de préserver le potentiel adaptatif des espèces (Avisé, 1996). Préserver la variabilité génétique des populations naturelles menacées constitue donc un enjeu majeur pour les préserver d'un risque d'extinction accru.

Malheureusement la relation entre polymorphisme neutre et potentiel adaptatif n'est pas démontrée (Lynch, 1996). D'autre part, une réduction brutale de l'effectif d'une population (goulot d'étranglement) peut avoir d'autres conséquences sur la variance additive, c'est-à-dire la part de la variance sur laquelle s'exerce la sélection naturelle. Notamment, la variance additive peut augmenter après la réduction d'effectif lorsqu'il existe des interactions entre allèles à un locus (dominance) ou entre locus (épistasie) (Carson, 1990) : malgré la diminution de viabilité qu'accompagne un goulot d'étranglement (dépression de consanguinité), on peut observer une conversion de la variance de dominance en variance additive (Wang *et al.*, 1998b). Les écarts à l'équilibre de Hardy-

Weinberg qui suivent un goulot d'étranglement (Wang, 1996), ou les déséquilibres de liaison qui s'ensuivent peuvent aussi conduire à une augmentation de la variance additive (Wang *et al.*, 1998a). La réduction d'effectif permet également la conversion de certains types de variance dus aux interactions entre locus, en variance additive (Goodnight, 1988 ; Whitlock *et al.*, 1993). Ces études théoriques peuvent permettre d'interpréter les résultats obtenus en laboratoire, qui montrent une augmentation de la variance additive avec la consanguinité sur des caractères morphologiques chez la mouche domestique (Bryant *et al.*, 1986) ou sur des mesures de viabilité chez la drosophile (López-Fanjul & Villaverde, 1989). Widén & Andersson (1993) ont mesuré une plus forte variance additive et une plus grande héritabilité sur des caractères quantitatifs liés à la valeur adaptative dans les plus petites populations de *Senecio integrifolius* (Asteraceae), espèce rare et menacée en Suède. On peut donc s'attendre à des changements importants dans l'organisation de la variabilité neutre et sélectionnée dans les petites populations subissant des réductions importantes de leurs effectifs. Malheureusement, les relations entre l'une et l'autre ne sont pas triviales et dépendent fortement du déterminisme de la variabilité adaptative.

Pourquoi chercher des marqueurs neutres plus polymorphes ?

L'analyse de la variabilité génétique neutre et de sa distribution spatiale n'est donc pas directement extrapolable à la variabilité pour des caractères adaptatifs, seuls soumis par définition à l'action de la sélection naturelle. Bien qu'un effet de fondation important affectera aussi bien des locus neutres que des locus soumis à la sélection, il est possible que la mesure de la variabilité sur des caractères quantitatifs ne soit pas corrélée avec la mesure de variabilité sur des gènes neutres, en raison du déterminisme génétique de ces caractères adaptatifs (nombre de gènes impliqués, interactions entre ces gènes, type de sélection exercée sur ces gènes). En revanche, ces mesures indirectes peuvent nous permettre de faire des inférences précises sur la biologie de l'espèce, en termes de système de reproduction et de capacité de dispersion. Des marqueurs de type microsatellite (courtes séquences dispersées dans les génomes, constituées de répétitions de motifs de 1 à 5 nucléotides) sont actuellement en

cours de mise au point au laboratoire. Ces marqueurs sont parmi les plus polymorphes connus à l'heure actuelle, en raison de leur taux de mutation élevé (Jarne & Lagoda, 1996). Si ces marqueurs microsatellites permettent de détecter de la variabilité génétique entre les populations de *M. strigosa*, nous serons en mesure de quantifier les flux de gènes entre les populations échantillonnées. En terme de gestion des populations, nous pourrions ainsi savoir si une des causes de la rareté de cette espèce est sa faible capacité de dispersion, comme c'est par exemple le cas pour *Centaurea corymbosa* Pourret (*Asteraceae*) (Colas *et al.*, 1997). Une mesure de gestion pourrait alors être la création de nouvelles populations. Si en outre, ces marqueurs sont variables à l'échelle intra-populationnelle, nous pourrions caractériser le régime de reproduction (végétatif, autogamie partielle ou totale) de cette espèce.

Enfin, en guise de perspective, la présence d'échantillons de *M. strigosa* dans les herbiers de Montpellier nous offre une occasion rare d'un suivi génétique temporel de populations sur une échelle de temps assez importante. Des travaux préliminaires ont en effet montré qu'il était possible d'obtenir des germinations à partir de sporocarpes âgés de plus d'un siècle (Colas *et al.*, 1996). Le suivi de la population de Roque-Haute à l'échelle de ce siècle permettrait de tester l'hypothèse selon laquelle la diversité génétique aurait diminué au cours du temps.

Remerciements

Ces travaux ont été financés par la Région Languedoc-Roussillon et la collaboration entre les universités de Montpellier et de Barcelone a été financée par le Ministère des Affaires Etrangères (Programme PICASSO). Nous remercions l'Institut National de Recherche Agronomique, Centre de Montpellier, qui a permis la culture de spécimens en serre. Nous remercions Sylvie Muratorio qui a participé à la recherche de polymorphisme RAPD, James Molina pour son aide lors des prospections et des échantillonnages en France, Josep Lluís Gradaille Tortella et Magdalena Vicens (Jardí Botànic de Sóller) pour leur aide à Mallorca, Joël Mathez ainsi que P. A. Schäffer, pour l'accès aux Herbiers de l'Institut de Botanique de Montpellier. Merci à Hassan Souheil et Philippe March (Association de la Réserve Naturelle de Roque-Haute) pour nous avoir donné accès aux versions informatiques des cartes de la réserve. Nous remercions

Frédéric Médail, Hélène Fréville ainsi qu'un lecteur anonyme pour leurs commentaires sur la version précédente de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- Amigo, J.J., 1987. Exit la mare temporaire de San-Estève (Saint Estève, Pyrénées-Orientales, France). *Naturalia Ruscinonensia*, 1 : 71-136.
- Avise J.C., 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, New York. 511 p.
- Avise, J.C., 1996. Introduction : The scope of conservation genetics. In Avise J.C. & Hamrick J.L. (eds) *Conservation Genetics. Case histories from nature*. Chapman & Hall, New York : 1-9.
- Barret S.C.H. & Charlesworth D., 1991. Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature*, 352 : 522-524.
- Bijlsma R., Ouborg N.J. & Treuren R. van, 1994. On genetic erosion and population extinction in plants : A case study in *Scabiosa columbaria* and *Salvia pratensis*. In : Loescke V., Tomiuk J. & Jain S.K. (eds), *Conservation genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel : 255-271.
- Bryant E.H., McCommas S.A. & Combs L. M., 1986. The effect of an experimental bottleneck upon the quantitative genetic variation in the housefly. *Genetics*, 114 : 1191-1211.
- Carson, H.L., 1990. Increased genetic variance after a population bottleneck. *Trends Ecol. Evol.*, 5 : 228-230.
- Chakraborty R., 1981. The distribution of the number of heterozygous loci in an individual in natural populations. *Genetics*, 98 : 461-466.
- Colas B., Riba M. & Molina J., 1996. Statut démographique de *Centaurea corymbosa* Pourret (*Asteraceae*), *Hormatophylla pyrenaica* (Lapeyr.) Cullen & Dudley (*Brassicaceae*), et *Marsilea strigosa* Willd. (*Marsileaceae-Pteridophyta*), trois plantes rares dans le sud de la France. *Acta bot. Gallica*, 143 : 191-198.
- Colas B., Olivieri I. & Riba M. 1997. *Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction : A demographic and genetic study. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94 : 3471-3476.
- Ellstrand N.C. & Elam D. R., 1993. Population genetic consequences of small population size : Implications for plant conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24 : 217-242.
- Ewens W.J., Brockwell P.J. Gani J.M. & Resnick S.I., 1987. Minimum viable population size in the presence of catastrophe. In : Soulé M. E. (ed.), *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge : 59-68.
- Frankham R., 1995. Inbreeding and extinction : A threshold effect. *Conserv. Biol.*, 9 : 792-799.
- Frankham R., 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conserv. Biol.*, 10 : 1500-1508.
- Frankham R., 1998. Inbreeding and extinction : Island populations. *Conserv. Biol.*, 12 : 665-675.
- Fréville H., Colas B., Riba M., Ronfort J. & Olivieri I., 1998. Predicting endemism from population structure of

- a widespread species : Case study in *Centaurea maculosa* Lam. (Asteraceae). *Conserv. Biol.*, 12 : 1-10.
- Gabriel W. & Bürger R., 1994. Extinction risk by mutational meltdown: synergistic effects between population regulation and genetic drift. In : Loeschcke V., Tomiuk J. & Jain S. K. (eds), *Conservation genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel : 69-84.
- Gilligan D.M., Woodworth L.M., Montgomery M.E., Briscoe D.A. & Frankham R., 1997. Is mutation accumulation a threat to the survival of endangered populations ?. *Conserv. Biol.*, 11 : 1235-1241.
- Gilpin M.E. & Soulé M.E., 1986. Minimum viable populations : Processes of species extinction. In : Soulé M.E. (ed.), *Conservation biology : The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland : 19-34.
- Godt M.J.W., Hamrick J.L. & Bratton S., 1995. Genetic diversity in a threatened wetland species, *Helionas bullata* (Liliaceae). *Conserv. Biol.*, 9 : 596-604.
- Godt M.J.W., Johnson B.R. & Hamrick J.L., 1996. Genetic diversity and population size in four rare southern appalachian plant species. *Conserv. Biol.*, 10 : 796-805.
- Godt M.J.W., Walker J. & Hamrick J.L., 1997. Genetic diversity in the endangered lily *Harpetocallis flava* and a close relative, *Tofieldia racemosa*. *Conserv. Biol.*, 11 : 361-366.
- Goodnight C.J., 1988. Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. *Evolution*, 42 : 441-454.
- Haldane J.B.S., 1937. The effect of variation on fitness. *Am. Nat.*, 71 : 337-349.
- Hauser T.P., Damgaard C. & Loeschcke V., 1994. Effects of inbreeding in small plant populations : Expectations and implications for conservation. In : Loeschcke V., Tomiuk J. & Jain S.K. (eds), *Conservation genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel : 115-129.
- Heschel M.S. & Paige K.N., 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in Scarlet Gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conserv. Biol.*, 9 : 126-133.
- Hickey R.J., Vincent M.A. & Guttman S.I., 1991. Genetic variation in running buffalo clover (*Trifolium stoloniferum*, Fabaceae). *Conserv. Biol.*, 5 : 309-316.
- Jarne P. & Lagoda P., 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol. Evol.*, 11 : 424-429.
- Kephart S.R., 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes : A comparative analysis of techniques. *Am. J. Bot.*, 77 : 693-712.
- Lande R., 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241 : 1455-1460.
- Lande R. ; 1994. Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. *Evolution*, 48 : 1460-1469.
- Lande R. & Barrowclough G.F., 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In : Soulé M.E. (ed.), *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge : 87-123.
- Lesica P., Leary R.F., Allendorf F.W. & Bilderback D.E. 1988. Lack of genetic diversity within and among populations of an endangered plant, *Howellia aquatilis*. *Conserv. Biol.*, 2 : 275-282.
- López-Fanjul C. & Villaverde A., 1989. Inbreeding increases genetic variance for viability in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 43 : 1800-1804.
- Lynch M., 1996. A quantitative-genetic prospective on conservation issues. In Avise J.C. & Hamrick J.L. (eds) *Conservation Genetics. Case histories from nature*. Chapman & Hall, New York : 471-501.
- Lynch M., Conery J. & Bürger R., 1995a. Mutation accumulation and the extinction of small populations. *Am. Nat.*, 146 : 489-518.
- Lynch M., Conery J. & Bürger R., 1995b. Mutational meltdowns in sexual populations. *Evolution*, 49 : 1067-1080.
- Lynch M. & Gabriel W., 1990. Mutation load and the survival of small populations. *Evolution*, 44 : 1725-1737.
- Menges E.S., 1992. Stochastic modeling of extinction in plant populations. In : Fiedler P.L. & Jain S.K. (eds), *Conservation biology : The theory and practice of nature conservation, preservation and management*. Chapman and Hall, London : 253-275.
- Mitton J.B. & Pierce B.A., 1980. The distribution of individual heterozygosity in natural populations. *Genetics*, 95 : 1043-1054.
- van Noordwijk A.J., 1994. The interaction of inbreeding depression and environmental stochasticity in the risk of extinction of small populations. In : Loeschcke V., Tomiuk J. & Jain S. K. (eds), *Conservation genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel : 131-146.
- Olivier L., Galland J.P. & Maurin, H., 1995. *Livre rouge de la flore menacée de France. Tome 1. Espèces prioritaires*. M. N. H. N., Service du Patrimoine Naturel, Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Ministère de l'Environnement, Direction de la Nature et des Paysages. Paris, 486 p.
- Olivieri I., Couvet D. & Gouyon P.-H., 1990. The genetics of transient populations : Research at the metapopulation level. *Trends Ecol. Evol.*, 5 : 207-210.
- Oostermeijer J.G.B., van Eijck M.W., van Leeuwen N.C. & den Nijs J.C.M., 1995. Analysis of the relationship between allozymic heterozygosity and fitness in the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *J. Evol. Biol.*, 8 : 739-759.
- Oostermeijer J.G.B., van Eijck M.W. & den Nijs J.C.M., 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia*, 97 : 289-296.
- Polans N.O. & Allard R.W., 1989. An experimental evaluation of the recovery potential of ryegrass populations from genetic stress resulting from restriction of population size. *Evolution*, 43 : 1320-1324.
- Prelli R. & Boudrie M., 1992. *Atlas écologique des fougères et plantes alliées*. Editions Lechevalier, Paris.
- Prober, S.M. & Brown, A.H.D., 1994. Conservation of the grassy white box woodlands : Population genetics and fragmentation of *Eucalyptus albens*. *Conserv. Biol.*, 8 : 1003-1013.
- Raijmann, L.E., van Leeuwen, N.C., Kersten, R., Oostermeijer, J.G.B., den Nijs, H.C.M. & Menken, S.B.J., 1994. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conserv. Biol.*, 8 : 1014-1026.
- Saccheri I., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W. & Hanski I., 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly population. *Nature*, 392 : 491-494.

- Shaffer M., 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 31 : 131-134.
- Shaffer M., 1987. Minimum viable populations : coping with uncertainty. In : Soulé M.E. (ed.), *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge : 69-86.
- Soltis D.E., Haufler C.H., Darrow D.C. & Gastony G.J., 1983. Starch gel electrophoresis of ferns : A compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *Am. fern. J.*, 73 : 9-27.
- Soltis P.S., Soltis D.E., Tucker T.L. & Lang F.A., 1992. Allozyme variability is absent in the narrow endemic *Bensoniella oregona* (Saxifragaceae). *Conserv. Biol.*, 6 : 131-134.
- Sun M., 1996. Effects of population size, mating system, and evolutionary origin on genetic diversity in *Spiranthes sinensis* and *S. hongkongensis*. *Conserv. Biol.*, 10 : 785-795.
- Swensen S.M., Allan G.J., Howe M., Elisens W.J., Junak S.A. & Rieseberg L.H., 1995. Genetic analysis of the endangered island endemic *Malacothamus fasciculatus* (Nutt.) Greene var. *nesioticus* (Rob.) Kear. (*Malvaceae*). *Conserv. Biol.*, 9 : 404-415.
- van Treuren, R., Bijlsma, R., van Delden, W. & Ouborg, N.J., 1991. The significance of genetic erosion in the process of extinction. I. Genetic differentiation in *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria* in relation to population size. *Heredity*, 66 : 181-189.
- Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M. & Webb D.A., 1964. *Flora Europaea*. Vol. 1, Cambridge University Press, Cambridge.
- Vrijenhoek R.C., 1994. Genetic diversity and fitness in small populations. In : Loeschcke V., Tomiuk J. & Jain S.K. (eds), *Conservation genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel : 37-53.
- Waller D.M., O'Malley D.M. & Gawler S.C. 1987. Genetic variation in the extreme endemic *Pedicularis furbishiae* (*Scrophulariaceae*). *Conserv. Biol.*, 1 : 335-340.
- Wang J., 1996. Deviation from Hardy-Weinberg proportions in finite diploid populations. *Genet. Res.* 68 : 249-257.
- Wang J., Caballero A. & Hill W.G., 1998a. The effect of linkage disequilibrium and deviation from Hardy-Weinberg proportions on the changes in genetic variance with bottlenecks. *Heredity*, 81 : 174-186.
- Wang J., Caballero A., Keightley, P.D. & Hill W.G., 1998b. Bottleneck effect on genetic variance : A theoretical investigation of the role of dominance. *Genetics*, 150 : 435-447.
- Wendel J.F. & Weeden N.F., 1989. Visualisation and interpretation of plant isozymes. In : Soltis D.E. & Soltis P.S. (eds), *Isozymes in plant biology*. Chapman and Hall, London : 5-45.
- Whitlock M.C. Phillips P.C. & Wade M.J., 1993. Gene interaction affects the additive genetic variance in subdivided populations with extinction and migration. *Evolution*, 47 : 1758-1769.
- Widén, B. & Andersson, S., 1993. Quantitative genetics of life-history and morphology in a rare plant, *Senecio integrifolius*. *Heredity*, 70 : 503-514.
- Williams J.G.K., Kubelik A.R., Livak J., Rafalski J.A. & Tingey S.V., 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res.*, 18 : 6531-6535.
- Young A., Boyle T. & Brown T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11 : 413-418.
- Young, A.G., Merriam, H.G. & Warwick, S.I., 1993. The effect of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity*, 71 : 277-289.

ANNEXE 1

Solutions de révélation des systèmes enzymatiques, modifiées de Wendel & Weeden (1989)

Malate déshydrogénase	
Tris Hcl 0,1 M pH=9,1	5 ml
Malate de sodium	10 ml
H ₂ O	q.s.p. 50 ml
NAD	20 mg
PMS 0.2%	1 ml
NBT 1%	1 ml
Enzyme malique	
Malate de sodium 0,4 M pH=7,0	10 ml
Tris HCl 1M pH=8,0	5 ml
H ₂ O	q.s.p. 50 ml
MgCl ₂	100 mg
NADP	10 mg
NBT 1%	1 ml
PMS 0,2%	1 ml
Glucose 6-phosphate déshydrogénase	10 U.
Phosphoglucose isomérase	
Tris HCl 1M pH=8,0	50 ml
Fructose 6-phosphate	30 mg
MgCl ₂	100 mg
NADP	10 mg
MTT 1%	1 ml
PMS 0.2%	1 ml
Phosphoglucomutase	
Tris Hcl 0,1 M pH=8,0	50 ml
D glucose 1-phosphate	20 mg
MgCl ₂	100 mg
NADP	10 mg
MTT 1%	1 ml
PMS 0,2%	1 ml
Glucose 6-phosphate déshydrogénase	10 U.
Shikimate déshydrogénase	
Tris Hcl 0,1 M pH=8,0	50 ml
Acide shikimique	25 mg
NADP	10 mg
MTT 1%	1 ml
PMS 0,2%	1 ml

Evolution floristique des abords de la mare de Grammont (Montpellier, sud de la France) depuis un siècle : disparition d'*Isoetes setacea* Lam.

Floristic evolution around the Grammont pond (Montpellier, Southern France) from one century : disappearance of *Isoetes setacea* Lam.

Cécile LE DANTEC¹, Jean-Pierre SUC², Danica SUBALLYOVA³, Jean-Louis VERNET⁴, Séverine FAUQUETTE⁵ & Michel CALLEJA⁶

¹ Laboratoire de Paléoenvironnement, Anthracologie et Action de l'Homme, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier, France ; adresse actuelle : 13 rue du Clos Janèque, 56750 Damgan, France

² Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie (UMR 5565 CNRS), Université Lyon 1, 27-43 boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France

³ F.R. Sciences de la Terre, Université Lyon 1, 27-43 boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France

⁴ Laboratoire de Paléoenvironnement, Anthracologie et Action de l'Homme (UPRESA 505 CNRS), Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier, France

⁵ Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (UPRESA CNRS), case 451, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, avenue Escadrille Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex 20, France

⁶ Paléoenvironnements et Palynologie, Institut des Sciences de l'Evolution, case 061, Université Montpellier 2, 34095 Montpellier Cedex 5, France

RESUME

La mare de Grammont, ancienne station à *Isoetes setacea* Lam., et ses abords ont fait l'objet depuis 1767 de cinq inventaires floristiques dont trois concernent les 100 dernières années environ. Le dernier inventaire (1994) est comparé à la flore sporo-pollinique du sédiment de surface de la mare qui est ensuite utilisé pour valider huit autres spectres sporo-polliniques (réalisés sur une carotte longue de 60 cm) en terme d'évolution de la végétation. L'étude sporo-pollinique met bien en évidence la disparition d'*Isoetes setacea* (vers 1950) dans un contexte de modification d'un écosystème déjà très fragilisé. Les changements enregistrés dans l'ensemble de la flore sporo-pollinique permettent, à la lumière de quelques analyses géochimiques, de se faire une idée des causes de la disparition de cette espèce. Des propositions sont avancées pour son éventuelle réintroduction.

Mots-clés : palynologie, mares temporaires, écosystème méditerranéen, réensemencement, écologie de la restauration

ABSTRACT

The flora of the Grammont pond, a historical locality with *Isoetes setacea* Lam., and of the surrounding area have been examined five times since 1767. Three of these inventories concerned approximately the last 100 years. Results of the record in 1994 are compared to the spore-pollen flora from the pond's surface sediment. As a consequence, eight older spore-pollen spectra recorded along a core of 60 cm length appear representative of the vegetation evolution. The disappearance of *Isoetes setacea*, which occurred around the year 1950, is well recorded in the spore-pollen analyses which confirms an important transformation of the already modified ecosystem. The spore-pollen record and geochemical analyses provide information about the complex causes of the disappearance of *Isoetes*. Several actions are proposed before its possible resowing.

Key-words : palynology, temporary ponds, Mediterranean ecosystem, resowing, restoration ecology

ABRIDGED ENGLISH VERSION

Introduction

For 150 years, the Grammont pond (Figure 1) has been famous for its *Isoetes setacea* Lam. community (Aubouy, 1897). This species disappeared from the locality in 1950 (Harant *et al.*, 1950). Before resowing the locality (P. Grillas & L. Tan Ham, investigation in progress), it is necessary to obtain more information about the causes of its extinction.

Methods

A cored borehole (60 cm length) has been taken on the northern edge of the pond, where *Isoetes* previously flourished. Spore-pollen analyses have been achieved and completed by geochemical measurements (CaCO₃ content, pH).

Results

1. Core lithology

Four facies have been cored, from the base to the top (Figure 2) :

- yellow clay (9 cm thick),
- yellow sand (9 cm thick),
- greenish clay (12 cm thick),
- plastic dark clay (30 cm thick).

2. Spore-pollen flora (Figure 2)

Deciduous and evergreen oaks predominate with lesser frequent pines. *Isoetes* microspores are frequent (> 10 %) from samples 9 to 5, but are absent above these samples. Expansion of *Populus*, *Fraxinus* and *Typha* illustrates the evolution of the plant ecosystem toward its present-day composition, as known thanks to the plant inventories realised since 1763 (Beuzart & Giordano, 1995). This change is located in the core at about 30 cm depth. A transitional interval is obvious between 45 and 25 cm deep during which hygrophilous plants (*Polygonum amphibium*, *Typha*, Cyperaceae *p.p.*) become scarce at the expense of halophytes such as Amaranthaceae-Chenopodiaceae and *Tamarix*. At the same time, mushroom spores strongly increase probably in relation with increasing run-off.

3. Sediment chronology

The year 1950 may be located at 30 cm deep (*Isoetes* disappearance). Time calibration is not precise for the underlying sediments. If applying a lower sedimentation rate (because these deposits are less rich in organic matter), an age slightly prior to the end of the last century may be proposed for the base of the cored section.

4. Comparison between spore-pollen record and vegetation

It seems that the *Isoetes* community of Grammont has still been weak : at its maximum it represents a little more than 10 % of the spore-pollen assemblage at the expense of the Roque-Haute *Isolates* ponds (Western Languedoc) where today *Isoetes setacea* represents more than 80 % in the surface sediment spore-pollen spectrum.

The surface sample of the Grammont borehole provides a very consistent representation of the modern local vegetation as demonstrated by the comparison with the mean yearly atmospheric pollen content at Montpellier (Table 1). The main taxa (88% of the Grammont spore-pollen total) are *Quercus pubescens*, *Q. ilex*, *Pinus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Typha*, *Polygonum amphibium* and Cupressaceae. So, the underlying spore-pollen spectra may be considered as highly representative of the previous vegetation phases.

Two factor analyses (Figures 3 and 4) support the above-mentioned evolution of the ecosystem and, in addition, discriminate samples 9 to 7 from samples 5 to 1, emphasising the lithological break corresponding to the disappearance of *Isoetes* and to replacements within the vegetation. Tendency to autrophication of the pond is also confirmed. Two phases characterised by abundant hygrophilous plants are separated by an interval during which halophytes locally enlarged.

5. Geochemical analyses

Six samples have been analysed (Figure 5). CaCO₃ content is almost constant and relatively high (30 %) in contrasts to the modern *Isoetes* ponds which are poor in carbonate (Barbero *et al.*, 1982) ; pH measurements show an important drop between 34.5 and 28.5 cm deep, i.e. near the disappearance level of *Isoetes*.

Discussion

Spore-pollen analyses prove three successive phases (Figure 6) :

- from 60 to 45 cm depth, a phase characterised by hygrophilous plants including *Isoetes* ;
- from 45 to 25 cm deep, decline of the latter and development of halophilous (even nitrophilous) elements ;
- above 25 cm deep, spread of hygrophilous trees (*Populus*, *Fraxinus*) ; disappearance of *Isoetes*.

It is also established that state of *Isoetes setacea* at Grammont was delicate a century ago. The halophytic phase has preceded the *Isoetes* extinction that is coeval with the pH and lithological breaks. This phase has surely caused the mercy stroke for *Isoetes*.

Among the causes examined to explain the disappearance of *Isoetes*, increasing run-off of waters rich in calcium carbonate (Fulcrand, 1990) must be considered, especially if their content in nutritive elements (as nitrates and phosphates) was amplified, inducing eutrophication of the pond. This hypothesis is supported by the consistent expansion of mushroom spores (increasing run-off) and monocellular algae (increasing eutrophication) (Figure 2). So, oxygenation of water, so much necessary to *Isoetes*, diminished.

In addition, climatic fluctuations must be considered, especially the seasonal distribution of rainfall between 1936 to 1948 (Molinier & Tallon, 1947 and 1948). Indeed, pluviometric records show repetitive years (1936, 1937, 1939, 1941, 1942, 1943, 1944, 1945) with relatively dry spring and/or autumn on both sides of summer drought (Figure 7). This might have provoked a salted crust at the surface sediment, propitious to halophytes. As a consequence, the surface sediment might have become water-

proof when more rainy years (1951, from 1956 to 1960) occurred that might have produced a continuous water filling of the pond, contributing also to the ecosystem deterioration (Harant & Jarry, 1960). The last record of *Isoetes* in May 1950 might have been caused by rainfalls at the end of 1949 (Figure 7).

Conclusion

The extinction process of *Isoetes* at Grammont appears complex. Spore-pollen analyses suggest that *Isoetes* has never been prosperous here. It has been eliminated because of some natural and/or anthropic changes in water supply to the pond (a more accentuated dryness in the years between 1936 and 1945, increasing run-off). *Isoetes setacea* could sporadically reappear (as in 1950) thanks to rainy autumns-winters. Unfortunately, this became impossible afterwards because of :

- eutrophication of water followed by the continuous filling of the pond ;
- multiplication of trees, stimulating hard competition.

Before resowing *Isoetes setacea* at Grammont, some actions are suggested :

- cleaning the pond sediments ;
- clearing and elimination of trees ;
- restoration of traditional uses in maintenance, such as restoration of pastures ;
- reestablishment of the natural hydrologic cycle.

Then, the renewed ecosystem must be protected and closely watched.

INTRODUCTION

La mare de Grammont (Figure 1) est célèbre depuis 150 ans pour sa communauté à *Isoetes setacea* Lam. (Aubouy, 1897). Aujourd'hui, cet *Isoetes*, bien qu'encore présent en Languedoc (Barbero *et al.*, 1982), a disparu du site de Grammont. La dernière observation de cette plante remonte à 1950 (Harant *et al.*, 1950) et les conditions de sa disparition ne sont pas totalement élucidées. Or, dans l'optique d'un éventuel réensemencement de la mare (P. Grillas & L. Tan Ham, recherches en cours), il est apparu essentiel de chercher à préciser les causes de l'élimination de cette espèce. L'analyse sporo-pollinique des sédiments de la mare a été entreprise dans ce but et complétée par des analyses géochimiques du sédiment.

METHODES

Nous avons réalisé un petit sondage (au carottier russe) en juin 1995 sur la bordure nord de la mare, à proximité immédiate de la demi-ceinture à *Isoetes* telle qu'elle a été observée pour la dernière fois (Harant *et al.*, 1950). Cette zone est aujourd'hui occupée par une population dense de *Typha*.

Traités classiquement (acide chlorhydrique, acide fluorhydrique, filtrations, etc.), neuf échantillons, régulièrement espacés sur la carotte, ont fourni une flore sporo-pollinique de 67 taxons. Les assemblages sporo-

polliniques ont été regroupés dans un diagramme palynologique (Figure 2). Les pourcentages de chaque taxon ont été calculés sur une somme de base qui comprend tous les grains de pollen. Le contenu sporo-pollinique de ces sédiments a été comparé à plusieurs inventaires successifs de végétation. Il a en outre fait l'objet de deux analyses factorielles des correspondances (A.F.C.) : une portant sur la totalité des taxons, l'autre appliquée aux seules espèces hygrophiles. Les résultats obtenus nous ont amené à effectuer des analyses géochimiques (teneur en CaCO₃ par la méthode de titrage et pH) sur six échantillons respectivement situés aux profondeurs 56 cm, 43 cm, 34,5 cm, 28,5 cm, 17 cm et 2,5 cm.

RESULTATS

Lithologie de la carotte

La carotte, prélevée sous une tranche d'eau de 60 cm, longue de 60 cm, présente de bas en haut les faciès suivants (Figure 2) :

- de 51 à 60 cm de profondeur, argile jaune ;
- de 42 à 51 cm de profondeur, sable jaune ;
- de 42 à 30 cm de profondeur, argile verdâtre ;
- de 30 cm de profondeur au sommet, argile plastique sombre, s'enrichissant en matière humique vers le haut.

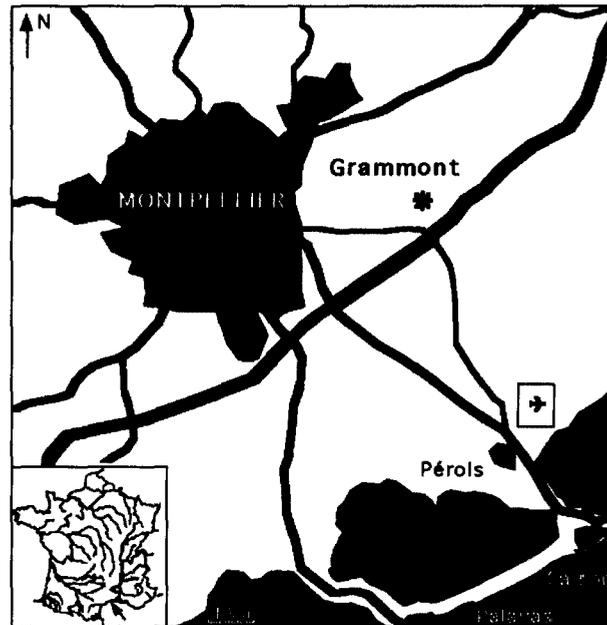


Figure 1. Carte de localisation du site de Grammont
 Figure 1. Location map of the Grammont pond

En dépit de plusieurs essais, le sondage n'a pu être poussé plus profondément en raison de la dureté du substrat correspondant probablement à des cailloutis de la nappe alluviale rhodanienne d'âge Pliocène (Denizot & Gottis, 1961).

La flore sporo-pollinique

Les assemblages sporo-polliniques sont dominés par des chênes (décidus et sempervirents) et des pins. Les microspores d'*Isoetes*, qui nous intéressaient ici au premier chef, sont fréquentes à la base du profil (plus de 10 %) puis disparaissent au-dessus de l'échantillon 5. Cet événement est contemporain de l'expansion de *Populus*, de *Fraxinus* et de *Typha* et annonce l'évolution de la communauté végétale vers sa composition actuelle, comme en témoignent les inventaires successifs de végétation réalisés entre 1763 et 1994 (Beuzart & Giordano, 1995). Il est à noter que le niveau de cette modification apparaît dès la profondeur 30 cm qui, dans le profil sédimentaire, correspond à la limite entre les argiles verdâtres et les argiles plastiques sombres.

Pendant la phase de raréfaction d'*Isoetes* (entre les cotes 45 et 25 cm), d'autres modifications sont enre-

gistrées telles que le brutal accroissement des fréquences des spores de champignons et l'augmentation des spores monolètes (Ptéridophytes). Dans ce même intervalle, les pollens de Cyperaceae se raréfient tout comme ceux de *Polygonum amphibium* et *Typha*. Ces modifications sont probablement la conséquence d'une augmentation du ruissellement marqué par les pourcentages accrus des spores de champignons et des spores monolètes de Ptéridophytes, ce qui aurait provoqué la quasi disparition des plantes hygrophiles (*Typha*, *Polygonum amphibium*, Cyperaceae *pro parte*). On remarque aussi l'augmentation concomitante des pollens de *Tamarix* et des Amaranthaceae-Chenopodiaceae qui, pour l'essentiel, peuvent représenter des végétaux halophiles. Il semble qu'une modification assez brutale soit alors intervenue dans le mode de sédimentation de la mare de Grammont.

Chronologie des sédiments étudiés

Compte tenu des enregistrements sporo-polliniques, la disparition de l'*Isoetes* (observé pour la dernière fois sur le site en 1950 : Harant *et al.*, 1950) est enregistrée vers 30 cm de profondeur, ce qui indique un taux de sédimentation de l'ordre de 0,7 cm/an.

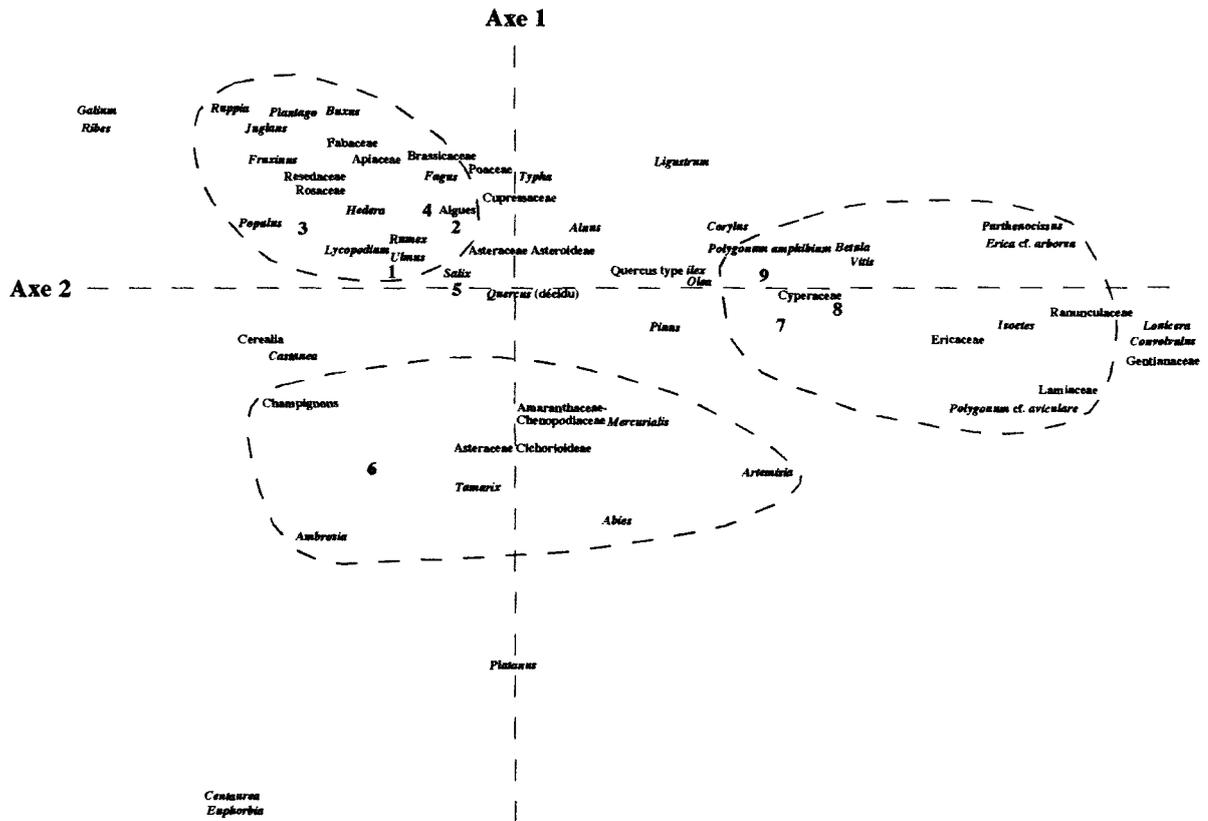


Figure 3. Analyse factorielle des correspondances de l'analyse sporo-polliniques relative à l'intégralité des taxons
 Figure 3. Correspondance analysis of the spore-pollen data, taking into account all the taxa

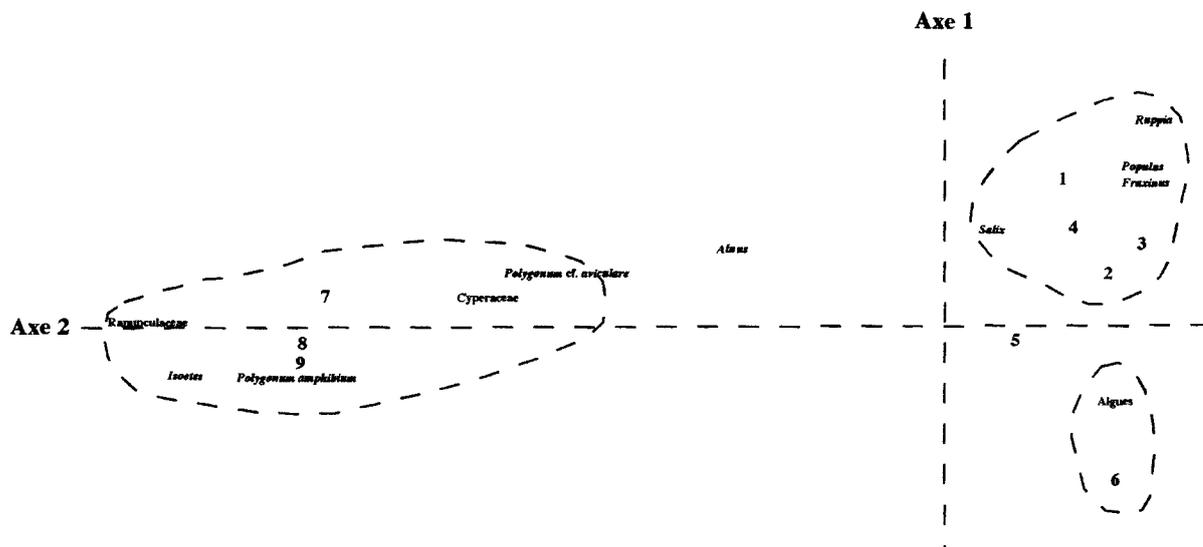


Figure 4. Analyse factorielle des correspondances de l'analyse sporo-pollinique relative aux seuls taxons hygrophiles
 Figure 4. Correspondance analysis of the spore-pollen data, taking into account only the hygrophilous taxa

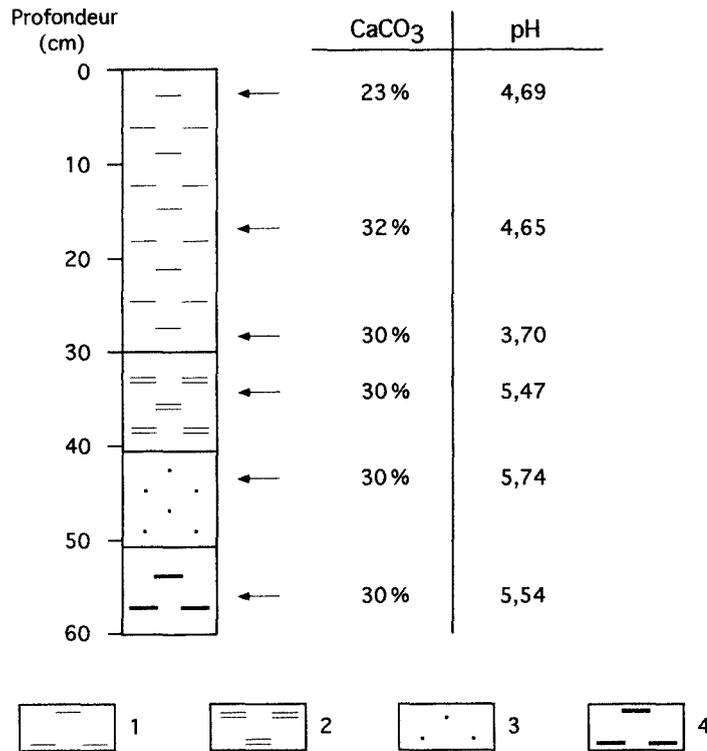


Figure 5. Résultat des analyses sédimentologiques réalisées aux profondeurs 56 cm, 43 cm, 34,5 cm, 28,5 cm, 17 cm et 2,5 cm
 1, argile plastique sombre ; 2, argile verdâtre ; 3, sable jaune ; 4, argile jaune
 Figure 5. Sedimentological analyses on borehole samples at 56 cm, 43 cm, 34.5 cm, 28.5 cm, 17 cm and 2.5 cm depth
 1, dark plastic clay ; 2, greenish clay ; 3, yellow sand ; 4, yellow clay

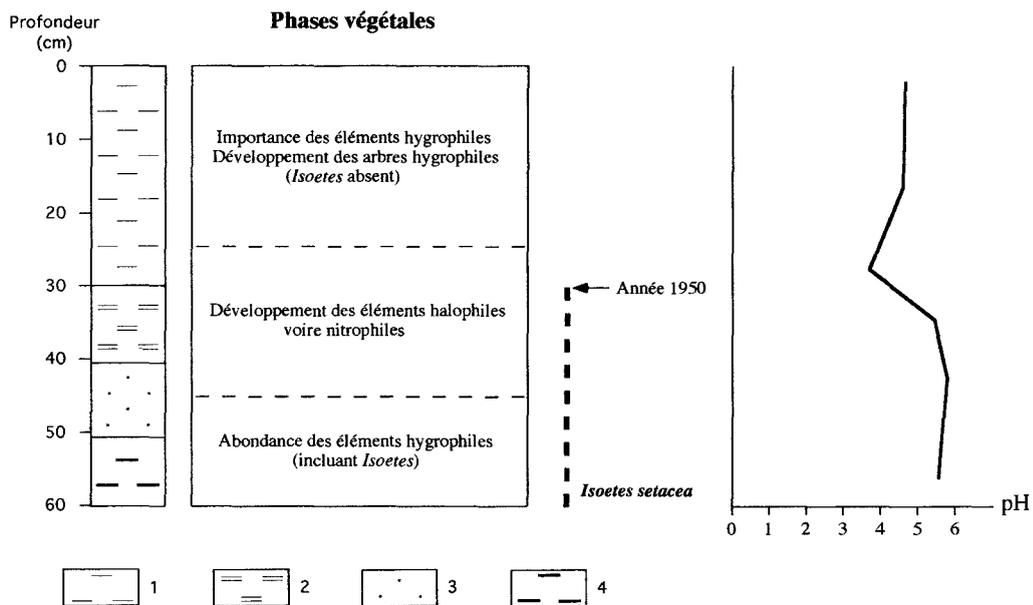


Figure 6. Synthèse des principales transformations survenues dans l'écosystème de la mare de Grammont depuis un siècle environ. 1, argile plastique sombre ; 2, argile verdâtre ; 3, sable jaune ; 4, argile jaune
 Figure 6. Synthesis of the main changes occurred within the Grammont pond ecosystem from about one century
 1, dark plastic clay ; 2, greenish clay ; 3, yellow sand ; 4, yellow clay

L'évaluation du temps représenté par les 30 cm sous-jacent est plus aléatoire. En leur appliquant la valeur précédemment obtenue pour le taux de sédimentation, on arrive à une date proche du début du siècle pour la base du sondage. Ceci ne peut constituer qu'une valeur minimale d'autant plus que l'on peut envisager un taux de sédimentation moins élevé compte tenu de la richesse moindre en matières humiques.

Comparaison entre flore sporo-pollinique et végétation

Une première remarque concerne la représentation pollinique d'*Isoetes*. Les spores d'*Isoetes* ne dépassent guère 10% dans les sédiments représentatifs du début du siècle ou de la fin du siècle précédent. Cela signifie que la population était déjà extrêmement restreinte par comparaison avec les pourcentages obtenus (plus de 80 % d'*Isoetes*) dans les sédiments superficiels de mares actuelles à *Isoetes* de Roque-Haute (Languedoc occidental).

Il convient de prime abord de se poser la question de la représentativité du contenu sporo-pollinique par rapport à la végétation immédiatement environnante. Le spectre pollinique superficiel (échantillon n° 1) est, comme la végétation actuelle, dominé par *Quercus pubescens* et *Q. ilex*, *Pinus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Typha*, *Polygonum amphibium* et les Cupressaceae. Les apports polliniques lointains, tel que celui de *Castanea*, sont très faibles. Les cultures régionales (*Olea*, céréales, *Vitis* surtout) sont nettement sous-représentées dans les assemblages polliniques. *Viburnum tinus* et *Laurus nobilis*, abondants dans la végétation actuelle, ne se retrouvent pas dans l'analyse pollinique : pour la première espèce, cela peut exprimer la faible quantité de grains de pollen émis et/ou leur faible dispersion ; pour la seconde, cela s'explique aisément par l'extrême fragilité de son pollen. Nous en déduisons la valeur locale très marquée de ce spectre sporo-pollinique. La signature locale de ce spectre est également corroborée par la comparaison avec le contenu pollinique annuel moyen de l'atmosphère de Montpellier (Tableau 1) dont le capteur était installé à l'aéroport Montpellier-Méditerranée, c'est-à-dire à 5 km de la mare de Grammont (Figure 1). Le spectre pollinique atmosphérique fournit une image représentative de la végétation locale, régionale et lointaine. En effet, les taxons vivant dans le voisinage immédiat

de la mare représentent plus de 88 % de la flore pollinique de Grammont avec, au premier rang, *Pinus*, les chênes et *Fraxinus*. Ces taxons représentent 55,2 % du spectre atmosphérique. Les plantes hygrophiles (*Typha*, *Polygonum amphibium*, Cyperaceae *p.p.*) reflètent moins de 7 % de la flore pollinique et sont sous-représentées dans l'enregistrement sédimentaire. Hormis ce handicap, nous pensons que la flore pollinique des sédiments superficiels de la mare de Grammont livre une image représentative de la végétation locale actuelle et cette propriété sera étendue aux périodes antérieures. Les changements enregistrés dans le diagramme sporo-pollinique (Figure 2) semblent bien refléter l'évolution du milieu environnant la mare qui, d'ouvert, est devenu fermé comme en témoigne la comparaison entre les inventaires floristiques réalisés en 1767-1797 et 1994 (Beuzart & Giordano, 1995) : le nombre des espèces herbacées est passé de 78 à 59, celui des espèces arbustives de 14 à 11, celui des espèces arborescentes de 2 à 7 ; la richesse spécifique a régressé de 93 à 74.

Deux analyses factorielles des correspondances ont été réalisées à partir des résultats de l'analyse sporo-pollinique. Les valeurs propres de la première analyse (portant sur l'intégralité des taxons) indiquent que 55 % de l'information est expliquée par les axes 1 et 2 (Figure 3). On remarque une opposition nette entre les échantillons 7, 8 et 9 d'une part (niveaux les plus anciens) et les six autres échantillons. L'axe 1 oppose *Fraxinus* et *Populus*, qui sont bien représentés, à des taxons comme *Polygonum amphibium*, *P. cf. aviculare*, *Isoetes*, Ranunculaceae. Cet axe peut donc refléter un changement de la taille des taxons présents dans la communauté végétale. En effet, les échantillons 7, 8 et 9 sont bien corrélés avec les végétaux de petite taille et s'opposent à l'échantillon 3, bien corrélé avec *Fraxinus* et *Populus*. L'axe 2 oppose des taxons essentiellement halo-nitrophiles (Amaranthaceae-Chenopodiaceae, *Tamarix*, *Artemisia*) à des éléments plutôt hygrophiles (Poaceae *p.p.*, *Typha*, *Fraxinus*, *Populus*, *Ruppia*, algues). Il semble témoigner de la hauteur de la tranche d'eau du marais. Cette idée est confortée par l'opposition entre les échantillons 6 (corrélé avec les végétaux halophiles) et 4 (corrélé avec les éléments aquatiques). La seconde analyse factorielle a été réalisée à partir des seuls taxons de milieu humide (Figure 4). 82,6 % de l'information sont expliqués par les axes 1 et 2. L'axe 1 sépare les Ranunculaceae, Cyperaceae, *Isoetes* et *Polygonum*

ampibium, des algues. L'axe 2 oppose les algues aux *Populus*, *Fraxinus* et *Ruppia*. L'axe 1 sépare les échantillons 1 à 5 des échantillons 7, 8 et 9. Ces trois derniers échantillons sont associés à des herbacées de milieu humide oligotrophe alors que, de l'autre côté, on constate une certaine progression dans l'eutrophisation avec, à l'extrémité de l'axe, des espèces à dominante arborescente et de milieu humide permanent plus riche en matières organiques. En résumé, ces analyses factorielles semblent confirmer que le milieu tend effectivement à se fermer, que les eaux sont devenues de plus en plus riches en matière organique et que deux périodes favorables aux espèces aquatiques sont séparées par une période comptant des éléments halophiles voire nitrophiles.

Analyses géochimiques

La teneur en CaCO_3 est constante (30 %) à l'exception de l'échantillon sommital où elle s'abaisse à 23 % (Figure 5). En général, les eaux des mares à *Isoetes* sont pauvres en carbonate de calcium (Barbero *et al.*, 1982). Celle de Grammont en contient aujourd'hui 42 mg/l. L'étude calcimétrique ne révèle aucune modification ayant pu jouer un rôle dans la disparition d'*Isoetes*.

Par contre, le pH montre une rupture importante entre 34,5 cm et 28,5 cm de profondeur (Figure 5), c'est-à-dire dans les niveaux correspondant à la disparition de l'*Isoetes*. Le pH passe de valeurs dépassant 5 (maximum 5,74) à des valeurs avoisinant 4,6. Les mares actuelles à *Isoetes* ont un pH compris entre 5,2 et 7,7 (Barbero *et al.*, 1982). Aujourd'hui, le pH de la mare est compris entre 6,4 et 7,4 (Fulcrand, 1990).

DISCUSSION

L'analyse sporo-pollinique met en évidence trois phases successives (Figure 6) :

- de 60 cm à 45 cm de profondeur, une phase riche en plantes aquatiques incluant *Isoetes* ;
- de 45 cm à 25 cm de profondeur, une phase caractérisée par la raréfaction des plantes aquatiques et le développement des végétaux halophiles voire nitrophiles ;

- de 25 cm de profondeur au sommet de la carotte, une nouvelle phase riche en végétaux hygrophiles où les arbres (*Populus* et *Fraxinus*) jouent un rôle important en l'absence d'*Isoetes*.

L'analyse sporo-pollinique montre que les *Isoetes* du marais de Grammont étaient en situation de survie très précaire depuis la fin du 19^{ème} siècle. La phase à développement des éléments halophiles (de 45 à 25 cm de profondeur) a précédé sa disparition qui coïncide avec la chute du pH et la coupure lithologique. Cette phase à espèces halophiles semble avoir constitué le "coup de grâce" au maintien d'*Isoetes* à Grammont et c'est dans cette direction qu'il faut, semble-t-il, rechercher une des causes de sa disparition. La valeur du pH a connu une chute momentanée, mais ne revient pas aux valeurs précédant la disparition d'*Isoetes* qui se situaient dans la gamme de pH des eaux des mares actuelles à *Isoetes*. Il faut toutefois souligner l'ignorance de la relation exacte pouvant exister entre le pH de l'eau et celui d'un sédiment.

Parmi les causes avancées pour la disparition d'*Isoetes*, figure depuis 1977 le maintien à niveau constant de l'eau de la mare qui connaissait auparavant un régime saisonnier naturel d'assèchement. Il est maintenant établi que la raréfaction d'*Isoetes* (dès 60 cm de profondeur dans le diagramme sporo-pollinique), puis sa disparition (à 30 cm de profondeur), ont bien précédé la mise en eau permanente de la mare que l'on peut situer, sur la base d'un taux de sédimentation constant, dans les argiles plastiques sombres, vers 12 cm de profondeur seulement. La mise en eau permanente n'a donc pas induit la disparition de l'*Isoetes*. D'autre part, le pâturage a été arrêté vers 1970 ; il pouvait avoir des effets contradictoires sur l'écosystème : d'une part, par les excréments, il pouvait contribuer à l'enrichissement de la mare en éléments nutritifs azotés et par conséquent concourir à la prolifération des algues et des espèces rudérales, mais aussi à l'eutrophisation ; d'autre part, il pouvait favoriser le maintien d'un milieu ouvert nécessaire au développement d'*Isoetes*. Par exemple, à Roque-Haute, les arbres (*Ulmus*, *Fraxinus*) tendent à recoloniser le milieu depuis l'arrêt du pâturage vers 1970.

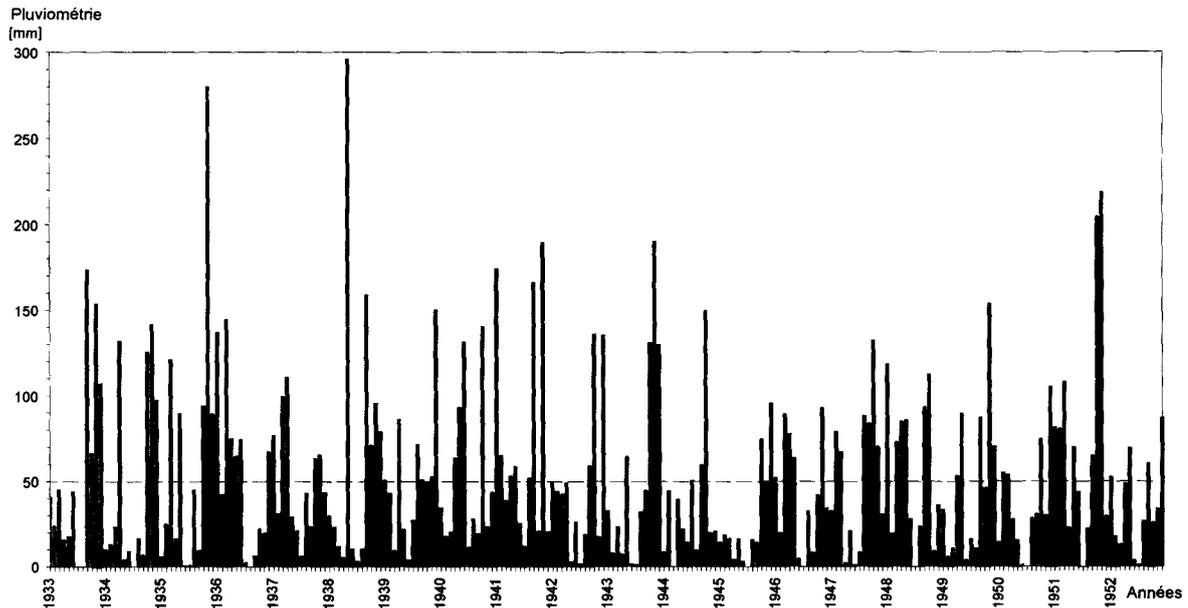


Figure 7. Enregistrements pluviométriques mensuels de Marseille (station de l'observatoire du Palais Lonchamp) de 1930 à 1960 (données de Météo-France). L'année est indiquée sous le repère du mois de janvier.

Figure 7. Monthly pluviometry at Marseille (Palais Lonchamp Observatory) from 1930 to 1960 (Météo-France data). Year is written at the location of January.

Taxa	Atmosphère de Montpellier Spectre pollinique annuel moyen %	Sondage de Grammont Echantillon n° 1 (profondeur 4 cm) %
<i>Pinus</i>	7,62	12,08
<i>Quercus décidus</i>	2,82	27,49
Cupressaceae	33,20	4,53
<i>Populus</i>	0,71	5,74
<i>Quercus ilex-coccifera</i>	7,68	15,40
<i>Vitis</i>	0,65	0,90
<i>Fraxinus</i>	2,05	10,27
<i>Carpinus</i>	0,11	0,30
<i>Tamarix</i>	0,20	2,11
<i>Olea</i>	0,65	1,81
<i>Castanea</i>	2,98	0,30
<i>Salix</i>	2,72	0,30
<i>Alnus</i>	0,60	0,60
<i>Corylus</i>	0,43	0,30
<i>Platanus</i>	3,86	0,60
<i>Rhamnus</i>	0,006	0,30
<i>Betula</i>	0,84	0,30
<i>Mercurialis</i>	0,16	0,30
Ericaceae	0,40	0,30
<i>Typha</i>	0,032	1,81
Poaceae	10,18	2,71
Cyperaceae	0,24	3,32
Céréales	1,28	1,20
Amaranthaceae-Chenopodiaceae	2,65	1,20
Apiaceae	0,55	0,30
<i>Polygonum</i>	0,016	0,30
<i>Polygonum amphibium</i>	0,00	1,51
<i>Plantago</i>	4,85	0,30
Resedaceae	0,002	0,30
<i>Rumex</i>	0,68	0,30
Lamiaceae	0,03	0,30
Ranunculaceae	0,05	0,60
<i>Artemisia</i>	0,94	0,30
Autres taxa	10,814	1,62

Tableau 1. Comparaison des fréquences relatives des principaux taxons présents à la fois dans le spectre pollinique atmosphérique annuel moyen de Montpellier (période 1977-1992 ; capteur placé à l'aéroport Montpellier-Méditerranée) et les sédiments superficiels de la mare de Grammont. Les taxons signalés en caractères gras sont ceux qui poussent actuellement à proximité immédiate de la mare de Grammont.

Table 1. Compared frequencies of the main taxa both recorded in the mean yearly air pollen spectrum at Montpellier (from 1977 to 1992 ; pollen trap located at the Montpellier-Méditerranée airport) and in the surface sediment sample of the Grammont pond. Taxa in thick characters grow today in the close surrounding of the Grammont pond.

De même, ne sont pas concernées par la disparition d'*Isoetes* d'autres opérations humaines récentes comme l'installation du Centre Horticole et l'augmentation des surfaces bétonnées ou goudronnées impliquant un ruissellement plus élevé vers la mare.

La mare se trouve dans une dépression entourée de trois buttes, dans un environnement calcaire. Le ruissellement des eaux de pluie y entraîne de nombreux ions et notamment des ions Ca^{++} . D'ailleurs, l'analyse de l'eau de la mare (Fulcrand, 1990) révèle des quantités très importantes de bicarbonate ($\text{HCO}_3^- = 117 \text{ mg/l}$) et de calcium ($\text{Ca}^{++} = 42 \text{ mg/l}$). Ces teneurs apparaissent fortes dans la mesure où l'on sait que le carbonate de calcium est absent des eaux des mares actuelles à *Isoetes* (Barbero *et al.*, 1982). Les sédiments de la mare de Grammont recèlent une quantité constante assez élevée de CaCO_3 (autour de 30 %). Mais, comme pour le pH, on ignore la relation entre la teneur en CaCO_3 de l'eau et celle du sédiment.

On peut se demander si un accroissement du ruissellement (associé à des apports azotés et phosphatés en relation avec l'emploi accentué des nitrates par la viticulture avoisinante) n'a pu provoquer la fragilisation de la population d'*Isoetes* et sa raréfaction. Cette idée peut être soutenue par la prolifération des spores de champignons (généralement associées en nombre aux eaux courantes) au-dessus de 35 cm de profondeur (Figure 2). Cet apport en substances nutritives peut avoir contribué à l'eutrophisation de la mare, entraînant le développement de nombreuses algues (Figure 2) qui auraient étouffé toute la flore demandant une eau bien oxygénée, en particulier l'*Isoetes*.

Le climat a pu également influencer l'histoire de cet écosystème. En effet, Molinier & Tallon (1948) invoquent une longue période de sécheresse entre 1936 et 1948. Cependant, cette période n'apparaît pas dans les données météorologiques de la station de Marseille (observatoire du Palais Lonchamp) (Figure 7), seuls enregistrements complets du midi de la France pour la tranche de temps concernée. Dans un travail précédent, ces mêmes auteurs mettaient l'accent sur la répartition saisonnière des précipitations, notamment sur l'importance de l'intensité des pluies d'automne et d'hiver dont l'effet peut être toutefois annihilé par une sécheresse prématurée et prolongée depuis le printemps (Molinier & Tallon, 1947). L'examen détaillé des enregistrements pluviométriques (Figure 7) montre la répétition d'années à prin-

temps et/ou automnes peu pluvieux (moins de 50 mm par mois) encadrant la sécheresse estivale : 1936, 1937, 1939, 1941, 1942, 1943, 1944, 1945. Cette période peut effectivement correspondre à la phase à éléments halophiles du diagramme sporo-pollinique (Figures 2 et 6) pendant laquelle, sous l'effet d'une intense évaporation, des eaux riches en substances solubles ou en substances colloïdales sont peut-être remontées de la nappe phréatique pour apparaître en surface. Une croûte saline a ainsi pu se former, sur laquelle des végétaux halophiles se seraient développés. La croûte saline peut avoir rendu le fond de la mare imperméable et les années plus pluvieuses qui suivirent (comme 1951 et de 1956 à 1960) ont pu entraîner la mise en eau permanente de la mare, contribuant au déséquilibre de l'écosystème (Harant & Jarry, 1960). Dans ce contexte, la dernière apparition d'*Isoetes* en 1950 a pu être favorisée par les fortes précipitations de la fin de l'année 1949 (Figure 6).

Les causes de la disparition de l'*Isoetes* de la mare de Grammont sont donc apparemment complexes. Il semble que l'*Isoetes* s'y trouvait voici un siècle dans une situation déjà précaire et dans un environnement défavorable. Peut-être aussi l'*Isoetes* de Grammont ne s'est-il jamais trouvé dans un contexte favorable. Si le processus d'évolution de l'écosystème apparaît clairement à travers le diagramme sporo-pollinique, il est difficile de faire appel à un seul événement déterminant pour expliquer la disparition de l'*Isoetes*. Deux facteurs principaux semblent pouvoir être invoqués :

- le ruissellement croissant, avec des eaux de plus en plus chargées en éléments nutritifs, qui aurait modifié la composition chimique de l'eau de la mare ;
- le climat, avec des variations saisonnières conséquentes.

Puis l'expansion d'espèces végétales mieux adaptées aux nouvelles conditions (*Populus*, *Fraxinus*, *Typha*) a dû rendre impossible tout retour, même fugace, de l'*Isoetes*. Les modifications les plus récentes du milieu (arrêt du pâturage, maintien en eau permanent de la mare) n'ont fait qu'accélérer l'évolution de l'écosystème dans le même sens.

Le réensemencement souhaité de la mare de Grammont en *Isoetes setacea* à partir d'une souche locale (macrospores à rechercher dans les sédiments carottés en septembre 1997 avec P. Grillas & L. Tan Ham) ou d'une souche régionale (Roque-Haute ?) devra absolument prendre en compte tous les facteurs énoncés ci-dessus en procédant, si possible :

- au décolmatage du fond de la mare ;
- à un débroussaillage sélectif et à la coupe des arbres ;
- à la réhabilitation des modes d'entretien régulier (pâturage, fauchage) ;
- au rétablissement du cycle hydrologique naturel.

CONCLUSION

Le diagramme sporo-pollinique éclaire sur l'évolution de l'écosystème environnant la mare de Grammont depuis un siècle environ. Cependant, il ne se dégage pas de facteur décisif qui ait été directement à l'origine de l'extinction de l'*Isoetes setacea*. L'analyse sporo-pollinique suggère que cet *Isoetes* était déjà en situation très précaire au début du siècle. De ce fait, il a subi de plein fouet les quelques modifications naturelles et(ou) anthropiques dans l'approvisionnement en eau de la mare, comme :

- une suite d'années à sécheresse plus importante (réparties entre 1936 et 1945),
- l'augmentation du ruissellement.

Par la suite, *Isoetes setacea* pouvait réapparaître épisodiquement (comme en 1950) à la faveur de précipitations post-estivales élevées. Ce ne fut plus le cas au-delà de 1950 car deux facteurs étaient déjà profondément modifiés, rendant la réapparition de l'espèce très aléatoire, voire impossible :

- l'eutrophisation des eaux de la mare suivie du maintien en eau permanent,
- le développement de la strate arborescente créant une forte concurrence.

Plusieurs mesures sont à adopter (décolmatage du fond de la mare, débroussaillage et coupe des arbres, réhabilitation des modes d'entretien traditionnels, rétablissement du cycle hydrologique naturel) avant la réintroduction d'*Isoetes setacea*. Ensuite, vu sa fragi-

lité, cet écosystème devra faire l'objet d'une protection et d'une surveillance très attentives.

Remerciements

A. Demaison et P. Croze ont éveillé notre intérêt pour l'isoète de Grammont et nous ont apporté leur soutien. J.-L. de Beaulieu nous a prêté le carottier russe pour la réalisation du sondage. H. Souheil nous a fourni des sédiments superficiels de mares à isoètes de Roque-Haute. P. Cour nous a communiqué le spectre pollinique atmosphérique annuel moyen de Montpellier. V. Jacq nous a transmis les données météorologiques. Nous remercions un rapporteur anonyme pour toutes ses suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

- Aubouy F., 1897. *Isoetes* de la mare de Grammont près de Montpellier (*Isoetes setacea* Delile). *Ann. Soc. bot. Lyon*, 22 : 1-5 & 20-25.
- Barbero M., Guidicelli J., Loisel R., Quézel P. & Terzian E., 1982. Etude des biocénoses des mares et ruisseaux temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. *Bull. Ecol.*, 13 (4) : 387-400.
- Beuzart I. & Giordano T., 1995. *Etudes et propositions de différents modes de gestion pour la mare de Grammont*. Rapport E.N.S.A.M., Montpellier, 50 p. (inédit).
- Denizot G. & Gottis M., 1961. Carte géologique de Montpellier au 1/50000ème. *Serv. Carte géol. France*, 27, 43.
- Fulcrand J., 1990. La population algale de la mare de Grammont. *Nat. Monsp.*, sér. Bot., 55 : 43-52.
- Harant H. & Jarry D., 1960. Grammont, site privilégié aux environs de Montpellier. *Ann. Soc. hort. Hist. nat. Hérault* : 74-81.
- Harant H., Quézel P. & Rioux J., 1950. L'*Isoetion* de la "Mare de Grammont". *Bull. Soc. bot. France*, 97 (7/9) : 173-175.
- Molinier R. & Tallon G., 1947. L'*Isoetion* en Crau (Bouches-du-Rhône). *Bull. Soc. bot. France*, 94 : 260-268.
- Molinier R. & Tallon G., 1948. L'*Isoetion* en Costière Nîmoise. *Bull. Soc. bot. France*, 95 : 343-353.

DEUXIEME PARTIE

Les mares temporaires de la Réserve Naturelle de Roque-Haute : écologie et conservation

Historique de la création de la Réserve Naturelle de Roque-Haute et sa végétation

An historical account of the establishment of the « Réserve Naturelle de Roque-Haute » and its vegetation

Louis TRABAUD

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UPR 9056, CNRS) 1919 route de Mende 34293 Montpellier, France

RESUME

Au cours des années soixante, lors de l'aménagement du littoral du Languedoc-Roussillon, la protection et la mise en réserve de zones d'intérêt biologique à conserver furent demandées dans le cadre des actions de la Mission Interministérielle pour l'Aménagement du Littoral Languedoc-Roussillon. Ainsi une quinzaine de sites à protéger furent proposés, dont le plateau de Roque-Haute et ses mares. Une première étape permit d'identifier les zones et de préciser leur intérêt scientifique. Une deuxième étape fut la cartographie de la végétation au niveau parcellaire (cadastre), afin de délimiter réellement les unités à protéger. Dans le rapport final, remis à la Mission pour dresser le dossier de classement, figuraient cette cartographie, l'état parcellaire des zones et des propriétaires, ainsi que les arguments scientifiques permettant le classement.

Entre les visites des années 1964-1965 (pour établir les critères scientifiques de classement du site), une cartographie réalisée en 1992, et la visite effectuée en juin 1997, d'importants changements sont apparus dans la végétation terrestre. A l'époque, le plateau était principalement recouvert par une garrigue basse à *Cistus monspeliensis* et *Brachypodium retusum*, maintenue en l'état par le feu et le pâturage ; l'action de l'homme y était encore assez forte. Les mares étaient utilisées par le bétail pour boire ou pâturer.

Actuellement, la végétation du plateau est constituée par une garrigue basse, dominée par *Quercus ilex* et *Phillyrea angustifolia*. Les cistes sont en voie de disparition. La végétation arbustive semble s'être densifiée. Les mares qui ne sont pas en permanence en eau sont envahies par des individus de *Ulmus campestris*, *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa*, *Tamarix gallica* (ces deux dernières espèces d'arbres n'avaient pas été notées en 1964-1965). Les mares qui conservent leur eau jusqu'en été (mares profondes) sont envahies par *Typha angustifolia*.

Mots clefs : Roque-Haute, historique, *Isoetes*, mares temporaires, dynamique

ABSTRACT

During the sixties and the development of the littoral Languedoc-Roussillon, the establishment of areas of protected biological interest (to be included in the development plan) were asked of the Mission Interministérielle pour l'Aménagement du Littoral Languedoc-Roussillon. Thus, fifteen sites to be protected were selected including the plateau of Roque-Haute and its ponds. A first working phase allowed identification of the areas and their scientific interest. The second phase was the mapping of plant communities at the cadastral level in order to establish what were the species to be protected. The final report delivered to the Mission for establishing the conservation documents, included the cartography, the cadastral survey and the owners names, and also the scientific arguments for allowing the preservation orders.

Between the visits and surveys in the years 1964/65 (to obtain the scientific criteria for establishment of the conservation documents), a vegetation mapping, and a visit at the beginning of summer 1997, many changes have occurred in the terrestrial vegetation. At that time, the plateau was mainly covered by a low garrigue dominated by *Cistus monspeliensis* and *Brachypodium retusum*, kept in check by fire and grazing; human action was quite strong. The ponds were used by livestock for drinking and grazing.

Now, the vegetation of the plateau constitutes a low garrigue in which *Quercus ilex* and *Phillyrea angustifolia* are dominant. *Cistus* is disappearing. Woody vegetation seems to be denser. The ponds which are not permanently full are encroached by trees of *Ulmus campestris*, *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa*, *Tamarix gallica* (these two last tree species were not observed in 1964/65). The ponds with water in summer (deeper) are invaded by *Typha angustifolia*.

Key-words: Roque-Haute, historical account, *Isoetes*, temporary ponds, dynamics

INTRODUCTION

Au début des années soixante, une pression touristique en provenance des pays du nord de l'Europe (Allemagne, Belgique, Pays-Bas, Grande Bretagne), mais aussi de France, se dessinait sur les rivages du bassin méditerranéen. Toutefois, la grande majorité des touristes ne faisait que traverser la France, sans s'arrêter, pour aller séjourner en Espagne ou en Italie. Conscient de ce problème économique et d'une perte importante d'apports financiers, le gouvernement français de l'époque décida d'aménager le littoral méditerranéen afin de retenir une partie des touristes. La portion du littoral située dans la région Provence-Côte d'Azur étant déjà pourvue de stations balnéaires connues, bien implantées et très actives, mais aussi pour éviter un déséquilibre économique ainsi qu'une sur-urbanisation dans cette région, le choix se porta sur le littoral Languedoc-Roussillon, sur lequel existaient quelques stations mais aussi des kilomètres de rivages encore inexploités et libres de toute urbanisation. C'est ainsi que fut créée la « Mission Interministérielle pour l'Aménagement du Littoral Languedoc-Roussillon ». Cet organisme fut chargé de concevoir un plan directeur d'aménagement, d'établir des infrastructures entre et pour les futures stations balnéaires qui allaient être créées, ainsi que la conception, l'implantation et la création de celles-ci, du delta du Rhône jusqu'à la frontière espagnole.

Devant l'ampleur d'un tel projet et conscients du risque de destruction que cet aménagement urbanistique pouvait faire encourir à certains sites présentant un intérêt écologique, faunistique, floristique, historique ou paysager, des personnalités régionales (parmi lesquelles les professeurs L. Emberger, H. Harant, P. Mares, G. Petit, J.A. Rioux) sensibilisées à la protection de l'environnement se réunirent et proposèrent une quinzaine de « sites d'intérêt biologique » à protéger dans le cadre de cet aménagement global ; le plateau de Roque-Haute en faisait partie. Avec l'accord de la Mission Interministérielle, ce fut le Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques du CNRS de Montpellier, sous la direction du professeur Emberger, qui fut chargé de cette étude. L'auteur du présent article fut chargé de réaliser le travail concret sur le terrain.

DEROULEMENT DES ACTIONS

La première phase du travail a consisté à repérer les emplacements (avec plus d'exactitudes que les propositions effectuées lors de la réunion préliminaire) des sites à conserver, de les situer sur une carte topographique (Institut Géographique National) au 1/20 000ème (échelle existant à l'époque), de vérifier la validité de l'intérêt scientifique et de rechercher la documentation (écrite ou orale) permettant d'apporter des éléments pour constituer le dossier de « l'intérêt biologique » du site. Le premier rapport, concernant douze sites retenus, fut remis à la Mission Interministérielle le 18 juillet 1964 (Emberger, 1964).

Ainsi, pour Roque-Haute, une première visite permit d'identifier le plateau basaltique, de le porter précisément sur une carte et de vérifier la présence des mares. Ensuite, à partir des documents, il fut établi une liste des espèces végétales rares et caractéristiques de ce milieu, rencontrées dans ou sur le bord des mares. La liste des plantes rares strictement localisées à ces mares (Braun-Blanquet, 1935) comprenait deux espèces d'*Isoetes* (*I. setacea*, *I. duriaei*), *Marsilea strigosa*, *Pilularia minuta*, *Ranunculus lateriflorus*, *Lythrum bibracteatum* et une Hépatique (*Riella batandieri*).

La deuxième phase a consisté en un inventaire des communautés végétales présentes sur les sites avec cartographie à l'échelle parcellaire afin de déterminer sur les documents cadastraux les parcelles devant être soumises à la protection.

A l'époque, huit communautés végétales ont été identifiées sur le plateau de Roque-Haute : les mares à *Isoetes*, un taillis de *Quercus ilex*, une garrigue à *Cistus monspeliensis*, des pelouses de *Brachypodium phoenicoides*, des friches anciennes à *Ditrichia (Inula) viscosa*, des friches anciennes à *Thymus vulgaris*, une friche à *Lavandula stoechas*, des friches récentes à *Foeniculum vulgare* subsp. *piperitum*. La liste des espèces dominantes de chacune de ces communautés a été aussi dressée. Ces communautés ont été cartographiées sur les plans cadastraux. Leur délimitation précise a pu être effectuée grâce à l'utilisation de photographies aériennes noir et blanc, certaines à l'échelle du 1/2500ème, prêtées par la Mission. Par la suite, la liste des propriétaires des parcelles concernées a été réalisée.

Le rapport final pour l'ensemble des douze sites retenus sur le littoral du Languedoc-Roussillon, ac-

compagné de la cartographie des communautés végétales sur plans cadastraux de tous les sites, ont été remis à la Mission Interministérielle le 24 avril 1965 (Emberger, 1965), afin que celle-ci puisse instruire le « dossier de classement » (Mission Interministérielle pour l'Aménagement du Littoral Languedoc-Roussillon, 1966). La liste des propriétaires a été envoyée le 18 décembre 1967.

La proposition de demande de mise en protection de la « Réserve de Roque-Haute » effectuait ses premiers pas et le site allait suivre son destin.

COMPARAISONS DE LA VEGETATION ENTRE TROIS PERIODES D'ETUDE

Etat en 1964-1965

Lors des premières visites sur le site du plateau de Roque-Haute (printemps 1964) et de la cartographie à l'échelle parcellaire des communautés végétales (printemps 1965), la végétation était constituée par huit types de communautés (Trabaud, 1965 ; voir extrait Figure 1).

Les mares à *Isoetes* pour lesquelles la protection était demandée étaient des mares peu profondes dans lesquelles vivaient : *Isoetes setacea*, *Isoetes duriaei*, *Lythrum borysthenicum*, *Myosotis sicula*, *Lythrum thymifolium*, *Juncus bufonius*, *Juncus pygmaeus*, *Mentha pulegium*, *Polypogon maritimus*, *Gaudinia fragilis*, *Juncus capitatus*, *Aira capillaris*.

Sur tout le plateau s'étendait une garrigue basse, ouverte mais continue de ciste de Montpellier. Elle était d'origine anthropique comme l'attestait des traces de feu et de pâturage. La pelouse à Brachypode rameux semblait en voie d'expansion. Les espèces les plus fréquemment rencontrées étaient : *Cistus monspeliensis*, *Brachypodium retusum*, *Rumex intermedius*, *Iris lutescens*, *Genista scorpius*, *Vincetoxicum nigrum*, *Asparagus acutifolius*, *Ruta angustifolia*, *Euphorbia characias*, *Thymus vulgaris*, *Daphne gnidium*.

En bordure du plateau se trouvait un taillis de chêne vert dense, de 2 à 4 mètres de hauteur. Les espèces rencontrées les plus abondantes étaient : *Quercus ilex*, *Ruscus aculeatus*, *Lonicera implexa*, *Asparagus acutifolius*, *Clematis flammula*, *Rhamnus alaternus*, *Viola alba* subsp. *scotophylla*, *Rubia perigrina*, *Quercus coccifera*, *Phillyrea angustifolia*, *Smilax aspera*, *Hedera helix*.

Parmi les communautés succédant à l'abandon des cultures, on pouvait rencontrer des pelouses denses de *Brachypodium phoenicoides*, avec comme espèces compagnes *Dactylis glomerata*, *Reichardia picroides*, *Centaurea aspera*. Différents types de friches anciennes existaient çà et là sur des terrains depuis longtemps abandonnés ; certaines étaient dominées par *Thymus vulgaris* en compagnie de *Carlina corymbosa*, *Foeniculum vulgare* subsp. *piperitum*, *Bellis silvestris*, *Bromus rubens*. Un petit lambeau présentait *Lavandula stoechas* et *Agrostis alba* ; des friches plus récentes à *Dittrichia (Inula) viscosa*, accompagnées par *Dactylis glomerata*, *Daucus carota*, *Phleum nodosum*, *Scabiosa maritima*, *Picris echioides*, *Calamintha nepeta*, *Convolvulus arvensis*, *Brachypodium phoenicoides*. Des friches très récentes dans lesquelles des traces de labours étaient encore visibles avec *Foeniculum vulgare* subsp. *piperitum*, *Eryngium campestre*, *Scabiosa maritima*, *Dactylis glomerata*, *Reichardia picroides*, *Trifolium angustifolium*.

Comparaison avec la carte dressée en 1992

En 1992 était dressée une carte de la végétation de la réserve de Roque-Haute (Blanc, 1992 ; voir extrait Figure 2) ; la comparaison des deux cartes permet de voir les changements qui se sont effectués sur une période de 28 ans. Afin de permettre un repérage rapide et précis nous nous référerons au chemin dit « chemin haut de Roque-Haute » porté sur le cadastre et qui relie le domaine à la route nationale 112 ; il divise le plateau en deux grandes parties quasiment d'égale superficie.

Le bois de *Quercus ilex* situé à l'ouest du dit « chemin » a conservé la même superficie et le même emplacement ; à côté et dans sa partie septentrionale, une friche ancienne à *Cistus monspeliensis* (en 1964) ayant quelques individus de *Q. ilex* s'est transformée en maquis haut. De la même façon, à l'est de ce chemin, des friches anciennes à *Dittrichia viscosa* ainsi que d'autres à *Lavandula stoechas* se sont embroussaillées, colonisées par des *Q. ilex*.

Les garrigues à *Cistus monspeliensis*, situées au sud-sud-est du chemin, sont devenues des maquis hauts par envahissement des *Q. ilex* (qui dans cette zone ont triplé leur superficie). Sur l'ensemble du plateau, la garrigue à *Cistus monspeliensis* où se trouvent les mares a perdu la moitié de la superficie qu'elle occupait en 1964.

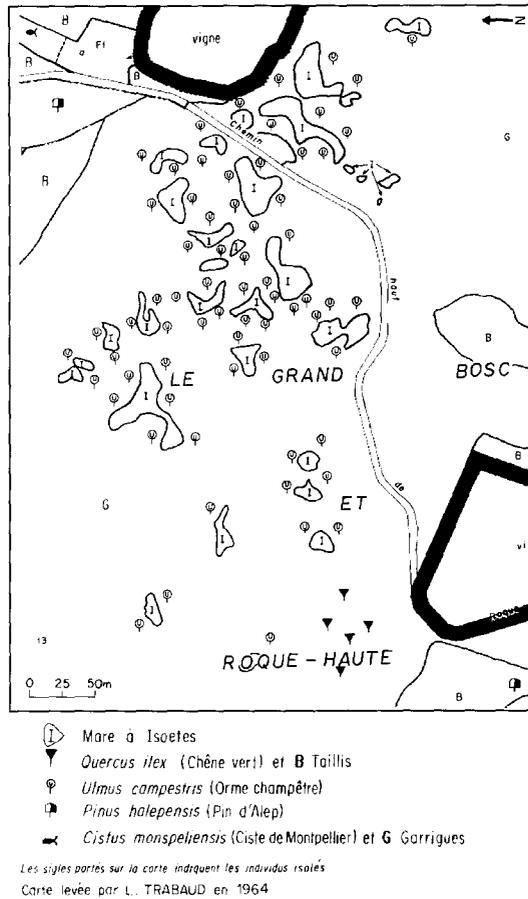


Figure 1. Extrait de la carte de la végétation de la Réserve de Roque-Haute levée par L. Trabaud en 1964

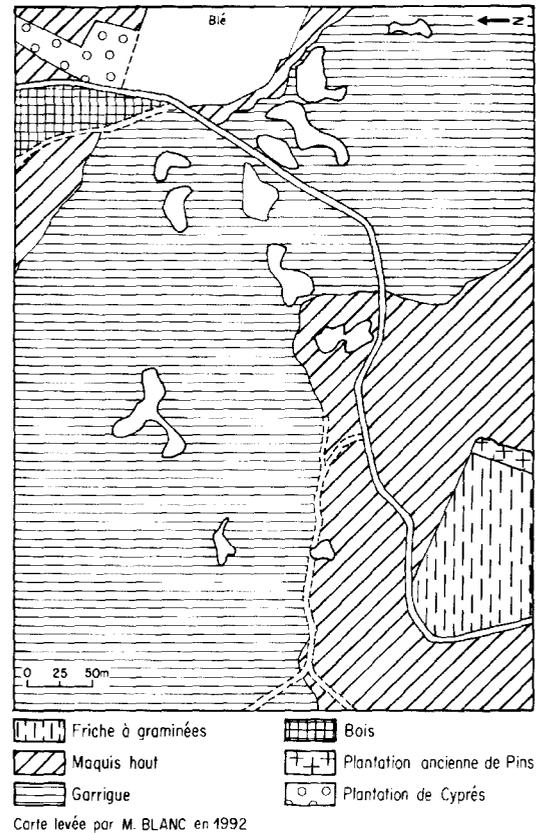


Figure 2. Extrait de la carte de la végétation de la Réserve de Roque-Haute levée par M. Blanc en 1992

Au sud du chemin, actuellement, une jeune friche à Graminées (*Poa* sp., *Avena* sp., *Dactylis glomerata*) remplace la vigne de l'époque.

Les anciens bois de *Pinus halepensis* et *P. pinea*, proches du domaine (situés à l'est et à l'ouest), sont toujours présents et ont conservé leurs superficies. Par contre, au nord-ouest, des jeunes reboisements de *Pinus* sp. ont été implantés sur la garrigue.

Le bois de *Q. ilex*, qui était en contrebas du plateau au nord de la Réserve, occupe la même place, sans perte ni gain de superficie.

Apparemment (mais il faut tenir compte des échelles auxquelles ont été effectuées les levées : 1/2500^{ème} pour L. Trabaud ; 1/5000^{ème} pour M. Blanc), des petites mares à *Isoetes* ont disparu, localisées pratiquement immédiatement au nord du « chemin haut » ; en effet, la carte de Blanc ne porte que les grandes mares. Par ailleurs, cette carte ne signale pas la présence d'espèces arborées autour des mares.

Une comparaison des listes floristiques des espèces principales rencontrées dans les groupements végétaux caractérisant le plateau et réalisées l'une par L. Trabaud (1964-65, ined.) et l'autre par Blanc (1992) montre qu'il y a peu de différences entre les espèces.

Pour la garrigue, la liste de Blanc porte *Quercus coccifera*, qui n'est pas signalé par Trabaud, alors que celui-ci fournit des noms d'espèces plus caractéristiques de communautés plus ouvertes (*Rumex intermedius*, *Daphne gnidium*, *Ruta angustifolia*) ; ceci pourrait être l'indication d'une densification de la végétation arbustive. D'autre part, Blanc (1992) signale dans le maquis haut et le taillis de *Q. ilex* la présence d'*Arbutus unedo* qui n'est pas signalé par Trabaud (1964-65, ined.) : serait-ce le signe d'une fermeture du maquis ?

Etat actuel

Lors d'une visite effectuée au début de juillet 1997, la végétation paraissait avoir légèrement changé. La garrigue était toujours aussi basse (ne dépassant pas 2 mètres de haut), mais plus fermée. En outre, le chêne vert (*Quercus ilex*) et la filaire (*Phillyrea angustifolia*) dominaient. Les cistes (*Cistus monspeliensis*) étaient en voie de disparition, vieux ou mal venant. Certaines espèces notées dans la garrigue en 1964 étaient moins apparentes (voir liste précédente). Autour des mares, alors que lors des toutes premières visites n'avait été observée que la présence d'*Ulmus campestris* (noté sur les cartes) comme arbre, en 1997 des individus de *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa* et *Tamarix gallica* étaient fortement présents et accompagnaient l'*Ulmus*. Dans les mares qui conservent leur eau jusqu'en été (mares profondes), les bords étaient envahis par *Typha angustifolia*, espèce rare ou non observée en 1964-65. Les autres communautés précédemment décrites et cartographiées (en particulier les friches) n'ont pas été parcourues lors de la visite de l'été 1997. Les traces d'incendies et de pâturage ont disparu, par contre il a été noté un fort impact du passage de sangliers.

Dans l'espace d'un laps de temps d'un peu plus d'une trentaine d'années, la végétation terrestre du plateau de Roque-Haute est devenue plus riche en ligneux et plus dense. Des arbres qui n'avaient pas été observés, ou peu abondants, lors des toutes premières investigations sont maintenant apparus ou plus fréquents. Quel sera le devenir des mares temporaires et des espèces inféodées à celles-ci si le phénomène

d'invasion continue ? Une remise en question importante de la gestion du site est-elle à envisager ? Faut-il remettre en œuvre les activités passées liées au pâturage : feux dirigés, troupeaux ? La gestion de ces systèmes ne doit pas être une protection statique, passive, mais une conservation dynamique réalisée en connaissant leur fonctionnement et leur évolution.

BIBLIOGRAPHIE

- Blanc M., 1992. *Occupation et passé parcellaire de la Réserve Naturelle de Roque-Haute*. Rapport de stage, 87 p.+ carte au 1/5 000. (inédit).
- Braun-Blanquet J., 1935. *Un joyau floristique et phytosociologique « l'Isoetion » méditerranéen*. Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, Communication 42, 23 p.
- Emberger L., 1964. *Rapport sur les sites à protéger au cours de l'aménagement du littoral Languedoc-Roussillon, leur délimitation et sur les mesures à prendre pour leur sauvegarde*. Rapport adressé à la Mission Interministérielle pour l'Aménagement Touristique du Littoral Languedoc-Roussillon, 9 p. (inédit).
- Emberger L., 1965. *Rapport sur les sites biologiques (biotopes) à protéger en raison de leur intérêt scientifique, situés dans le périmètre des travaux d'aménagement du littoral du Languedoc-Roussillon*. Rapport adressé à la Mission Interministérielle pour l'Aménagement Touristique du Littoral Languedoc-Roussillon, 14 p. (inédit).
- Mission Interministérielle pour l'Aménagement Touristique du Littoral Languedoc-Roussillon, 1966. *Réserve naturelle de Roque-Haute. Dossier de classement*. Deux cartes, un rapport, un état parcellaire, un document photographique. (inédit).
- Trabaud L. 1965. *Carte de la végétation du plateau de Roque-Haute*. Echelle cadastrale : 1/2500. (inédit).
- Trabaud L. 1967. Aperçu sur les réserves biologiques du littoral Languedoc-Roussillon. *Courrier de la Nature*, N° spécial : 101-104.

Le cadre géologique de la Réserve Naturelle de Roque-Haute

Jean-Yves CROCHET

Institut des Sciences de l'Evolution, Laboratoire de Paléontologie CC 064, Université de Montpellier II, place Eugène-Bataillon
34095 Montpellier Cedex 5, France

RESUME

L'existence de la Réserve Naturelle de Roque-Haute (Hérault, sud de la France) est justifiée par la présence de fougères rares qui se développent dans des mares temporaires. Ces dernières sont d'anciennes carrières creusées à la surface d'une coulée de basalte datée de $-640\ 000 \pm 9000$ ans (début du Pléistocène moyen). L'appareil volcanique de petite taille à l'origine de cette coulée, de type Strombolien, s'est édifié dans une ancienne vallée et forme aujourd'hui un relief dominant de 20 à 30 mètres les paysages environnants. Les terrains alentours sont datés du Pléistocène inférieur à l'Actuel.

ABSTRACT

The presence of rare ferns growing in temporary ponds justifies the creation of the Nature Reserve of Roque-Haute (Hérault, Southern France). These ponds are old quarries located in basalt flows dated $-640\ 000 \pm 9000$ years (early Middle Pleistocene). The small sized volcanic system at the origin of this flow is of Strombolian type. This system was located in an old valley and today's forms a relief dominating from 20 up to 30 m. the surrounding landscapes. Others formations around range from the Lower Pleistocene to the Recent.

Cet exposé a été rédigé après le colloque scientifique et n'a donc pas été présenté à cette occasion.

La Réserve Naturelle de Roque-Haute domine la plaine côtière à l'Est de la ville de Portiragnes. Son point culminant est coté à 43 mètres sur la carte I.G.N. 2645 Ouest (Sérignan – Valras plage). Les données résumées ci-dessous sont en accord avec la carte géologique 1/50 000 ème d'Agde (édition 1978).

Au sud de la réserve, la côte est située à deux kilomètres et cet espace est occupé par des alluvions lagunaires récentes plus ou moins salées (altitude moyenne : 2 mètres) formant des paluds traversés par le canal du Midi. Un cordon de dunes côtières de 3 à 8 mètres d'altitude est particulièrement développé entre les embouchures de l'Hérault et de l'Orb. Un système de dunes remaniées en partie, recouvert de végétation, s'observe en arrière de la côte entre les dunes actives et le canal.

A l'ouest, le paysage est en partie fermé par une butte-témoin située au nord de Portiragnes dont le sommet est occupée par des alluvions du Pléistocène moyen entre 30 et 36 mètres d'altitude. Entre 25 et 30 mètres, des dépôts fluviatiles (graviers, cailloutis, sables...) du Pléistocène inférieur (Quaternaire basal entre -1,8 million d'années et -700 000 ans) affleurent à proximité de la cave coopérative. La ville elle-même, plus basse, est construite sur des colluvions mises en place au cours du Pléistocène supérieur (Figure 1).

Au nord et à l'est, la Réserve domine la plaine du Biterrois (altitude comprise entre 10 et 15 mètres). Localement, cette plaine est constituée par les anciennes terrasses de l'Orb et du Libron. Ces terrasses sont datées du Pléistocène moyen basal, à partir de -700 000 ans. Les sédiments sont moins grossiers que ceux de la période précédente et ont été plus facilement érodés (cailloutis, sables, argiles plus ou moins sableuses avec quelques lits plus grossiers). Ces terrains constituent le substrat de l'appareil volcanique de Roque-Haute et lui sont légèrement antérieurs. En effet, cet appareil est daté de $-640\ 000 \pm 9000$ ans. A un kilomètre au nord-est, les tufs volcano-sédimentaires de Médeilhan reposent sur les mêmes niveaux et seraient légèrement plus anciens (-670 000 ans).

Les coulées de laves basaltiques associées au volcan de Roque-Haute se sont développées nécessairement dans une zone topographiquement basse à

l'époque (la vallée dans laquelle se déposaient les sédiments du Pléistocène moyen) et qui se retrouve aujourd'hui en élévation par rapport aux paysages alentours. La présence de ces roches volcaniques a préservé de l'érosion les couches sous-jacentes. Il y a eu donc une inversion locale du relief depuis le Quaternaire moyen car l'érosion a pu faire disparaître ces sédiments non consolidés, y compris ceux qui se seraient déposés localement après l'épisode éruptif. Au Pléistocène supérieur, de nouveaux sédiments fluviatiles sont déposés et des colluvions recouvrent les versants.

Dans ce contexte, l'élévation de la zone centrale de la Réserve (au-dessus de 15 mètres) s'explique par la présence du point d'émission des produits volcaniques, tufs et laves. Avec les anciens volcans d'Agde et de Vias, cet appareil marque l'extrémité méridionale d'un axe volcanique développé du Massif Central à l'Aubrac, au plateau de l'Escandorgue et à la basse vallée de l'Hérault. Ces appareils sont plus récents au sud qu'au nord. Celui de Roque-Haute marque la phase finale de ces éruptions.

Le secteur des Mourguettes

Les sédiments du Pléistocène moyen affleurent sur la partie la plus septentrionale de la Réserve mais aussi la plus basse. Cette dernière est occupée par des cultures, notamment des céréales. C'est dans le secteur des Mourguettes qu'un enclos chalcolithique a été étudié par J.-P. Grimal (1989).

Il y a presque 4000 ans, des blocs bruts de basalte détachés des fronts de coulées après leur mise à jour par l'érosion ont été probablement utilisés comme matériau de blocage des piquets de la clôture du site des Mourguettes. Nous n'avons pas de preuve formelle de l'ouverture de carrière pour cette période.

Les Terres Nègres (Figure 2)

Des terrains volcaniques affleurent sur la partie maîtresse de la Réserve et deux secteurs sont à considérer : les Terres Nègres à l'est qui forment une structure circulaire d'environ 500 mètres de diamètre à une altitude supérieure à 30 mètres et le Grand Bosc à l'ouest, plateau situé entre 25 et 30 mètres.

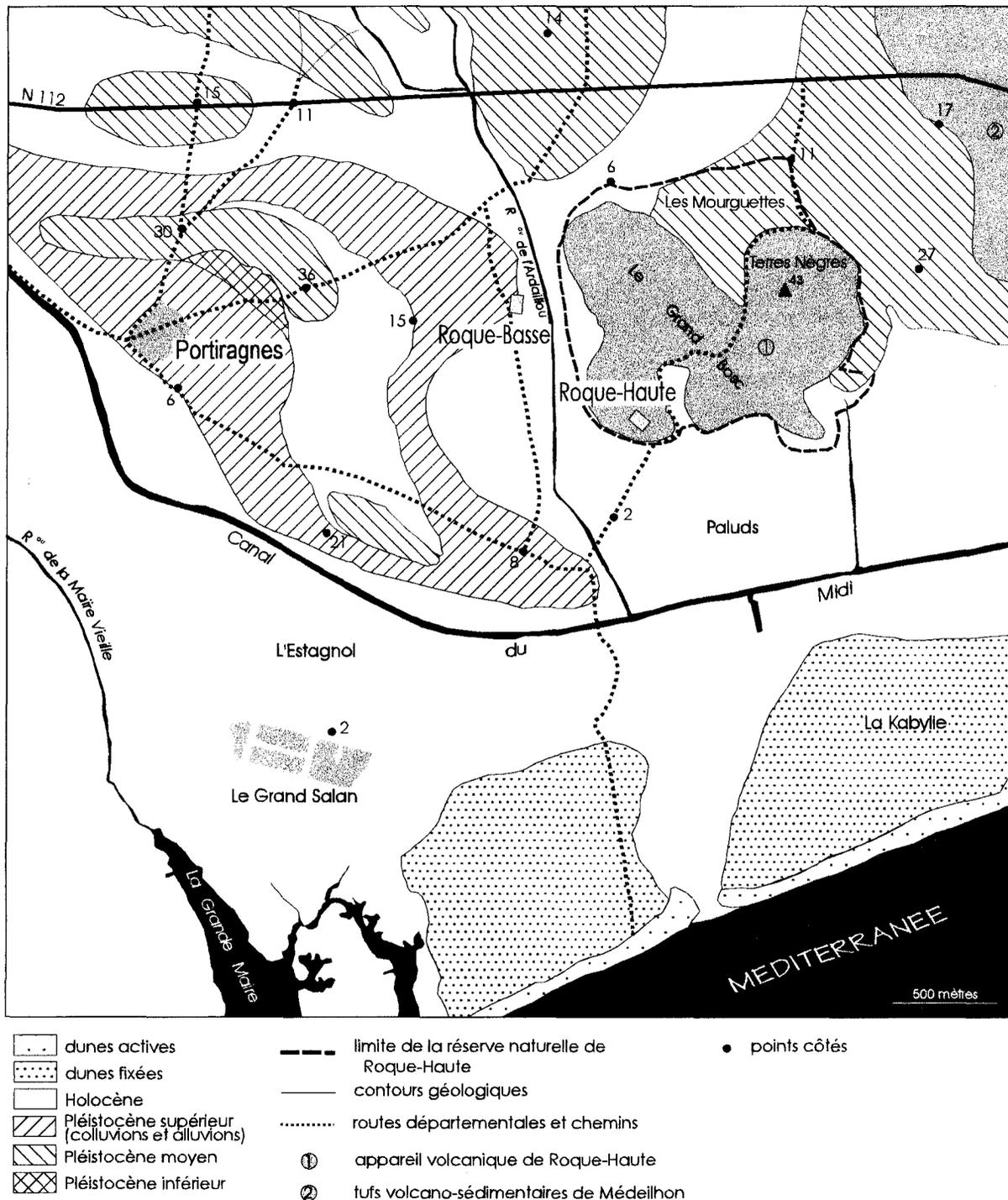


Figure 1. Carte géologique simplifiée des environs de Roque-Haute d'après la carte d'Agde (1/50 000 ème, édition du BRGM, 1978)

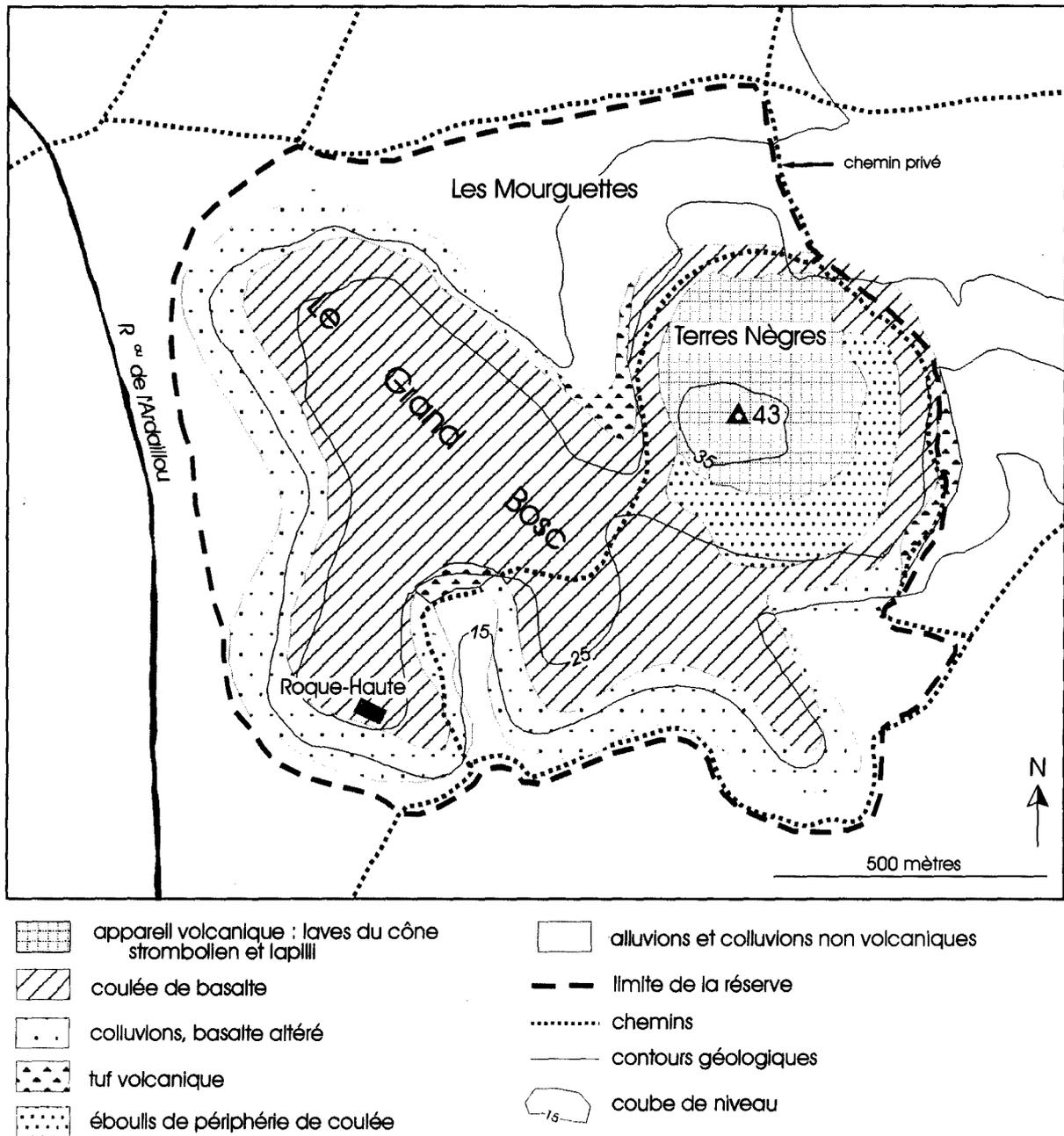


Figure 2. Carte géologique de la Réserve Naturelle de Roque-Haute d'après Parent (1961) et la carte géologique d'Agde

La partie la plus haute de la Réserve, les Terres Nègres, constitue la zone d'émission des produits volcaniques. Plusieurs épanchements successifs de basalte alternent avec des niveaux de tufs constitués par les produits émis par le volcan dans l'atmosphère (bombes et lapilli qui sont très vésiculés à cause d'un dégazage rapide, cendres...) et retombés sur le site. La composition des basaltes a été étudiée par Dautria et Liotard (1990). Une telle alternance, coulées et niveaux tuffacés, caractérise les éruptions de type Strombolien. A Roque-Haute, la phase éruptive du volcan a été courte, quelques jours au plus.

Le Grand Bosc (Figure 2)

Le plateau du Grand Bosc est constitué par la surface supérieure de la coulée basale qui s'est écoulée vers l'Ouest. La grande majorité des mares temporaires, habitat des fougères dont la présence justifie l'existence de la réserve, se situent sur ce plateau. Ces mares sont d'anciennes carrières. Après enlèvement du niveau scoriacé qui recouvre la coulée de basalte, les carriers avaient accès à la colonnade verticale ou orgue qui résulte du refroidissement lent de la coulée. L'examen attentif de quelques mares du Grand Bosc a permis de reconnaître des traces de techniques d'extraction des sommets des colonnes de basalte. Des saignées horizontales effectuées à la Pointerolle étaient préparées par les carriers. Elles permettaient une pré-fracturation du basalte. Des cavités plus larges étaient développées à espace régulier sur ces entailles et des coins en bois y étaient introduits ; puis une fois

humidifiés, ces derniers gonflaient jusqu'à l'éclatement de la colonne.

Cette technique est utilisée au moins depuis l'époque romaine et jusqu'à nos jours dans certaines régions. L'absence d'altération notable sur les fractures serait une indication d'une période d'exploitation relativement récente. Les blocs ainsi extraits servaient au façonnage de pierres froides utilisées en construction (encadrement d'ouvertures...). Au nord de la Réserve, une carrière plus récente a été ouverte pour extraire des blocs de basaltes massifs non organisés en colonnes. Le refroidissement a été plus rapide : nous sommes à la périphérie de la coulée.

Remerciements

L'auteur remercie vivement Laurence Meslin, dessinatrice à l'I.S.E.M. (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier) pour la réalisation informatique des deux figures qui illustrent cette note.

BIBLIOGRAPHIE

- Dautria J.M. & Liotard J.-M., 1990. Les basaltes d'affinité tholéiitiques de la marge méditerranéenne française. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 311, sér. II : 821- 827.
- Grimal J.P., 1989. L'enclos chalcolithique des Mourgettes (Portiragnes, Hérault). Actes de la Table-Ronde de Latte et Aix-en-Provence (15-18 Avril 1987) : enceintes, habitats ceinturés, sites perchés du Néolithique au Bronze ancien dans le sud de la France et les régions voisines. *Mém. Soc. Languedocienne de Préhistoire*, 2 : 93-97.
- Parent A., 1961. *Contribution à l'étude géologique des affleurements volcaniques de Roque-Haute, de Preignes et de Médeilhan (Hérault)*. Mém. Faculté des Sciences de Montpellier, D.E.S. de Géologie, p. 31-70 (inédit).

Le plateau basaltique de Roque-Haute (Hérault, France) : principales caractéristiques et qualité globale de la zone humide

The basaltic table of Roque-Haute (Herault, France): main characteristics and global quality of the wetland area

Joël MOUBAYED

Conseiller en hydrobiologie, Résidence les Mûriers Bt. A, 3 Imp. Enclos de l'Herbette, 34000 Montpellier, France

RESUME

Roque-Haute représente un des plateaux volcaniques du sud de la France le plus proche du littoral méditerranéen. Il se caractérise par sa zone humide à submersion temporaire qui comprend des mares, des ruisselets et des résurgences assimilées à des sources de type hélocrène où se développent certaines espèces végétales protégées. Dans ce travail, l'auteur donne un aperçu général sur les principales caractéristiques descriptives de la zone humide (typologie, hydrogéologie, topographie, zonation écologique, etc.) ainsi que des données concernant sa qualité biologique globale. Trois types de mares et de résurgences hélocrènes sont répertoriés. Des prélèvements récents (1994-97) nous ont permis de recenser un peuplement de 327 invertébrés aquatiques. Plus de 150 espèces, récoltées principalement dans les sources hélocrènes, correspondent à des types écologiques considérés comme des indicateurs biologiques du milieu naturel. Celles-ci trouvent des conditions favorables à leur épanouissement dans une variété de refuges et de microhabitats madicoles, hygropétriques, muscicoles, interstitiels, etc. dont la capacité biotique et les potentialités biogéographiques méritent d'être soulignées.

Mots clés : mares et sources temporaires, invertébrés aquatiques, indicateurs biologiques, qualité globale

ABSTRACT

Roque-Haute represents one of the Southeast volcanic table in Southern France where are recorded some protected aquatic plants from the wetland zone which includes temporary helocrenes, pools and ruisselets. In this paper, the author gives an outline of the typology and principles characteristics with respect to hydrological, physical and biological quality of the wetland area. Three types of both temporary helocrenes and pools are believed to characterise the domain of Roque-Haute. Recent investigations (1994-97) have allowed us to generate a list of 327 taxa of aquatic invertebrates which includes more than 150 ecotypical elements encountered in a high variety of habitats and microhabitats. Biological indicators (cold stenothermic and eurythermic species) are also recorded and believed to evaluate the ecotypical potential and the biological quality of the emergent water habitats. Helocrenes are the most typical habitats (madicolous, hygropetricolous, bryocolous, interstitiels, etc.) where low variation in temperature and heterogeneity of aquatic plants provide a wide variety of refuges for ecotypical representatives.

Key-words: temporary pools and helocrenes, aquatic invertebrates, biological indicators, global quality

INTRODUCTION ET GENERALITES

Longtemps considéré comme une étendue de matorral et de mares temporaires abritant des espèces végétales rares et protégées, le plateau basaltique de Roque-Haute se distingue aussi par sa zone humide et ses résurgences qui hébergent une faune aquatique riche et diversifiée de grand intérêt écologique et biogéographique.

Située à l'ouest de la ville d'Agde entre Portiragnes et Vias (Figure 1), la localité de Roque-Haute (altitude 25-41 m) représente un milieu unique dans son genre au sud de la France. Elle fait partie du territoire du domaine du même nom qui est une propriété privée. Elle a été récemment classée en Réserve Naturelle afin de protéger et de préserver certaines espèces appartenant aux genres *Isoetes*, *Marsilea*, et *Pilularia*. Son matorral dense qui couvre plus de 150 hectares, délimite une zone humide constituée de plus de 200 mares à submersion temporaire et semi-temporaire. Il se caractérise surtout par la présence de sources et de ruisselets de régime hydrologique intermittent dont la valeur écologique et hydrobiologique mérite d'être soulignée. Toutefois, du fait de sa proximité du littoral méditerranéen (environ 2,5 km), ce site privilégié peut être assimilé à un écosystème aquatique côtier mais faiblement soumis aux influences marines.

L'inventaire floristique et faunistique ainsi que l'intérêt écologique et biogéographique que représente cette localité en tant que site à caractère relictuel abritant des espèces rares sont détaillés dans certains documents internes de la réserve. Les données concernant l'aspect géologique de Roque-Haute et de ses environs sont fournies dans les travaux de Deperet (1897), Gèze (1955), Feugueur (1955), Parent (1961), Demaison (1989).

L'étude des caractéristiques descriptives de la zone humide, son régime hydrologique, sa typologie et ses sensibilités constituent le principal objectif de ce travail. Leurs relations avec les communautés animales aquatiques feront l'objet d'une analyse hydrobiologique qui permettra d'évaluer sa qualité globale et de mieux comprendre le fonctionnement écologique de cet écosystème.

LA ZONE HUMIDE : PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DESCRIPTIVES

Les milieux étudiés

Exposée plein sud, face à la mer, sur le flanc méridional du plateau de Roque-Haute, la zone humide se localise entre 25 et 30 m. Elle s'étend du SW au SE sur une superficie équivalente à près de 14 à 15 ha (10% de la Réserve Naturelle). Deux types de milieux peuvent être distingués de part et d'autre du tracé du chemin privé :

- les ruisselets temporaires R1, R2 et R3 ;
- les sources et les mares temporaires.

Les milieux à submersions temporaires représentent près de 80% (ou 12 ha) de cette zone, les milieux à submersion semi-temporaires ne couvrent que 20% (2 à 3 ha). Les mares à *Isoetes* + *Marsilea* occupent à elles seules plus de 65% (près de 10 ha) de la surface totale de la zone humide.

Les ruisselets

Par leur aspect hydrographique et leur orientation (Figures 1, 2, 3), les ruisselets R1, R2 et R3 matérialisent d'une façon assez précise le sens de l'écoulement des eaux de surface (ruissellement) et du sous-écoulement (perte par infiltration). Leur période d'écoulement est très courte (3 à 4 mois) et s'effectue avec des débits très faibles (3 litres/s maximum). Néanmoins, l'estimation des pertes par le sous-écoulement est considérée comme relativement significative. En effet, le bilan hydrologique constaté en 1996 et 97 s'évalue entre 10 000 et 13 000 m³ sur une année de faible pluviosité et entre 15 000 et 20 000 m³ sur une année humide.

Les résurgences et les mares

Leur typologie a été réalisée en prenant en considération l'évolution de certains facteurs comme le régime hydrologique, le nombre de phases d'assèchement, la période d'immersion, la nature et la structure du sol, l'amplitude thermique, le couvert végétal, l'ombrage, etc. Les sources appartiennent au type héliocrène dont l'alimentation en eau s'effectue avec un débit très faible à partir des affleurements basaltiques fissurés (suintement par le sous-écoulement). Ce type de sources est très fréquent en région montagneuse, et il constitue une des principales caractéristiques physiques, hydrologi-

ques et écologiques de l'ensemble de la zone humide. Trois types de résurgences et de mares temporaires ont pu être individualisés sur le territoire de Roque-Haute. Un aperçu succinct de leurs principales caractéristiques typologiques est indiqué ci-dessous :

- Type 1 (Tableau 1)

Ces milieux se situent en général vers la périphérie du plateau. Ils sont peu profonds, ouverts et très ensoleillés. Leur régime d'immersion se caractérise par l'alternance des phases d'assèchement et d'inondation. Description :

Type 1a : simples flaques de 2 à 5 m de long ; nombre de phases d'assèchement supérieur à 5 (5-10) ; immersion de courte durée (quelques jours à 1 mois) ; sol de texture grossière en cours de formation, très poreux ; hauteur d'eau maximale, 15 à 30 cm ; amplitude thermique très élevée, 25 à 30 °C ; gel hivernal fréquent ; herbiers aquatiques et subaquatiques absents ; algues filamenteuses peu denses ; bryophytes absents ; ombrage nul.

Type 1b : mares de petite taille, 5 à 10 m de long ; 2 à 3 phases d'assèchement ; immersion de courte durée, 2 à 3 mois ; sol peu épais (2 à 5 cm), très perméable, de nature grossière avec une prédominance de sable ; hauteur d'eau maximale, 40 à 50 cm ; amplitude thermique élevée, 15 à 20 °C ; herbiers aquatiques et subaquatiques présents ; algues flottantes et benthiques denses (*Spirogyres*, *Nostoc* parmelioides, etc.), bryophytes benthiques présents ; ombrage faible, seulement en bordure.

- Type 2 (Tableau 1)

Mares surtout localisées dans la partie centrale du plateau. Elles sont plus ou moins profondes et relativement plus complexes que les précédentes. Compte tenu de leur régime hydrologique (sous-écoulement) et de certains paramètres physiques (faible amplitude thermique de l'eau), un grand nombre de ces mares peut être assimilé à des sources de type héliocrène.

Description : taille moyenne, 10 à 20 m de long ; 1 à 2 phases d'assèchement ; immersion longue, 5 à 7 mois ; hauteur maximale, 100 à 150 cm ; sol plus ou moins épais (5 à 10 cm), sableux à sablo-limoneux avec présence de cailloux et de gravier, perméable ; litière présente mais relativement pauvre en matière organique ; amplitude thermique peu élevée, 10 à 15 °C ; herbiers aquatiques denses et diversifiés ; abondance d'algues filamenteuses (*Spirogyres*) et de *Nostocs* ;

bryophytes hygropétriques présents, bryophytes benthiques très denses ; ombrage faible à moyen.

- Type 3 (Tableau 2)

Ces mares se caractérisent essentiellement par leur très longue période d'immersion (9 à 11 mois) et la complexité de leur structure topographique, pédologique et phytosociologique. Elles se situent en général dans la partie centrale de la zone humide, le long des axes d'évacuation des eaux du sous-écoulement. Elles correspondent en fait à différents stades d'évolution des sources héliocrènes précédemment décrites avec toutefois une certaine tendance vers des milieux de plus en plus fermés et homogènes.

Description : une seule phase d'assèchement (milieux à immersion semi-temporaire) ; hauteur maximale d'eau, inférieure à 150 cm (type 3a) et supérieure à 200 cm (type 3b) ; sol épais (15 à 30 cm, type 3a ; supérieure à 50 cm, type 3b), limono-sableux à limoneux, peu ou très peu perméable ; litière importante, riche en matière organique d'origine animale et végétale (fibres végétales et substances humiques), noirâtre par endroits donnant naissance à un sol de type hydromorphe (type 3b) ; amplitude thermique faible (5 à 8 °C) due au renouvellement des eaux de surface par le sous-écoulement ; couvert végétal dense et diversifié qui se compose d'herbiers aquatiques, de bryophytes et d'algues vertes (surtout *Cladophora*) ; présence d'habitats hygropétriques, madicoles et interstitiels (mares de type 3a) ; ombrage moyen à élevé.

Régime hydrologique : sous-écoulement

La zone humide est alimentée uniquement par les eaux des précipitations. En dehors des périodes pluvieuses, son régime hydrologique dépend étroitement des variations d'une nappe superficielle sous-jacente et du sous-écoulement. Son assèchement s'effectue d'une manière progressive à partir de la périphérie (milieux de types 1 et 2) vers la partie centrale (milieux de types 2 et 3). Il peut être soit rapide suite à l'action du soleil et du vent, soit plus lent suite à l'évapotranspiration des végétaux ou au sous-écoulement. L'infiltration des eaux de surface à travers les fissurations du basalte ou les couches perméables sous-jacentes permet d'alimenter une nappe superficielle de très faible capacité. L'évacuation (ou perte) des eaux gravitaires en direction de la plaine s'effectue grâce au sous-écoulement et au mouvement piézométrique de la nappe superficielle.

Facteurs du milieu	Types de mares			
	1 a	1 b	2 a	2 b
Longueur moyenne en m	2-5	5-10	10-20	10-20
N. de phases d'assèchement	5-10	3-5	2-3	1-2
Durée d'immersion	3-30jrs	2-3mois	3-5mois	5-7mois
Perméabilité du sol	élevée	élevée	modérée	modérée
Epaisseur du sol en cm	en formation	2-3	5-10	5-15
Litière	absente	absente	pauvre	riche
Hauteur d'eau maximale	5-10	10-20	50-70	80-100
Amplitude thermique, T °c	25-30	15-20	10-15	8-12
Gel hivernal	fréquent	fréquent	rare	absent
Herbiers aquatiques	absents	présents	diversifiés	diversifiés
Algues filamenteuses	absentes	denses	denses	denses
Autres algues, Nostocs, etc.	absentes	présentes	denses	denses
Bryophytes benthiques	absents	présents	denses	denses
Bryophytes hygropétriques	absents	absents	présents	denses
Ombrage	nul	nul	en bordure	en bordure

Tableau 1. Caractéristiques physiographiques et biologiques des mares de types 1 et 2

Facteurs du milieu	Types de mares	
	3 a	3 b
Longueur moyenne en m	30-60	20-40
N. de phases d'assèchement	1	1
Durée d'immersion en mois	9 - 10	10 - 11
Perméabilité du sol	modérée	nulle
Epaisseur du sol en cm	10-40	50-150
Litière	modérée	importante
Substances humiques	traces	denses
Hauteur d'eau maximale en cm	100-130	150-200
Amplitude thermique, T °c	5 - 8	10 - 20
Faciès végétal dominant	<i>Isoetes</i>	<i>Phragmites/ Typha</i>
Structure des faciès végétaux	complexe	simple
Herbiers aquatiques, diversité	élevée	faible
Algues filamenteuses	denses	localisées
Bryophytes benthiques	denses	absentes
Bryophytes hygropétriques	présents	absents
Ombrage	modéré	élevé
Comblement	absent	avancé

Tableau 2. Caractéristiques physiographiques et biologiques des mares de types 3

Facteurs du milieu	Qualité globale de la zone humide			
	<i>Espèces dominantes</i>	<i>Isoetes</i>	<i>Phragmites</i>	<i>Typha</i>
1- Turbidité		faible	élevée	élevée
2- Colmatage		nul	moyen	important
3- Eutrophisation		nulle	moyenne	importante
4- Accumulation du bois mort		faible modérée	importante	
5- Période d'immersion		courte	longue très longue	
6- N. de phases d'assèchement		plusieurs	une ou deux une seule	
7- Type d'immersion		temporaire semi-temporaire	semi-temporaire	
8- Porosité du sol		élevée	faible	nulle
9- Infiltration		élevée	faible	nulle
10- Epaisseur du sol		faible	élevée	très élevée
11- Matières organiques et humiques		modérées	denses	très denses
12- Hauteur d'eau		faible	élevée	très élevée
13- Amplitude thermique de l'eau		modérée	faible	faible
14- Zones écologiques présentes		Z1 et Z2	Z3	Z3
15- Bryophytes benthiques		denses	absents	absents
16- Algues filamenteuses		abondantes	rars ou absentes	absentes
17- Ombrage		faible	modéré	élevé
18- Niveau de comblement		absence	partiel	total

Tableau 3. Evolution des principales caractéristiques physiographiques et biologiques de la zone humide de Roque-Haute

Cette évacuation est matérialisée par la présence de plusieurs sources latérales dont l'écoulement correspond à trois principaux axes hydrographiques qui sont représentés sur la figure 1 :

- sud, de faible débit, avec des pertes maximales de 300 à 500 ml/s ;
- nord-est, beaucoup plus importantes, avec des pertes qui atteignent 1500 à 2000 ml/s ;
- sud-est, la plus importante, avec des pertes de 2500 à 3000 ml/s.

Le matorral peut toutefois, par sa hauteur et sa densité, contribuer à prolonger la période d'immersion de certaines mares en réduisant l'effet des agents atmosphériques (vent, ensoleillement).

Les sols

La nature et la texture du sol dans la plupart des mares sont modelées par l'action combinée de plusieurs facteurs : le régime d'immersion ; le nombre de phases d'assèchement ; l'importance du sous-écoulement ; l'emplacement de la mare par rapport aux trois axes d'évacuation des eaux, etc. Vers la périphérie du plateau, les sols sont généralement peu épais et assez perméables. Ces sols sableux à sablo-limoneux résultant de l'érosion des roches basaltiques, se caractérisent par la prédominance d'une granulométrie grossière à surface rugueuse (cailloux, galets, gravier). L'affleurement du basalte fissuré est très fréquent dans la plupart des mares. Il est apparent tant en bordure qu'au centre de chaque dépression. Selon l'un des profils hydrogéologiques (profil 1, Figure 2.1), le degré de fissuration du basalte semble plus accentué à l'ouest du plateau où nous notons très peu d'arènes basaltiques et par conséquent une plus forte infiltration en profondeur. En revanche, à l'est de ce profil tout comme dans le secteur nord (profil 2, Figure 2.2 et Figure 3), la présence de couches imperméables au-dessus ou en dessous des arènes basaltiques ralentissent les phénomènes d'infiltration en donnant naissance à des sources latérales le long des pentes. A l'ouest et à l'est du plateau, la limite de la coulée basaltique est matérialisée par une falaise très fracturée (Figure 2). Sa hauteur est sensiblement croissante du sud vers le nord : 3 à 5 m à l'ouest et 2 à 3 m à l'est. Dans la partie centrale du plateau, les sols deviennent de plus en plus épais et peu perméables. Ils sont plus riches en matière organique et en substances humiques. Il s'agit de sols limono-sableux à limono-argileux qui retiennent longtemps l'humidité : sols de type hydromorphe.

La végétation

Le matorral de Roque-Haute se caractérise par une formation végétale ligneuse mixte où prédomine un maquis haut de chêne vert. Dans la zone humide, la végétation hygrophile se caractérise principalement par une grande diversité à la fois dans sa structure et dans la composition des faciès végétaux. En particulier, les strates arbustive et arborescente qui assurent un ombrage assez important au printemps et en été, offrent des conditions favorables au développement de la faune aquatique et subaquatique dans son ensemble. Dans la partie périphérique du plateau, le matorral est généralement dense et serré formant une structure arbustive basse où prédominent des ligneux secs : *Cistus*, *Juniperus*, etc. Toutefois, il est beaucoup plus dense à l'ouest qu'à l'est du plateau. Au NW et au SE, une forêt dense de chêne vert fait suite au maquis bas (Figure 3). Au SE, cette forêt se prolonge en contrebas du plateau jusqu'à la plaine. Dans la partie NW et NE, la couche d'arènes basaltiques permet le développement d'une lande à *Ericaceae*. Par endroits, les terrains meubles du flanc nord sont marqués par des effondrements spectaculaires.

La végétation aquatique la plus répandue dans la zone humide fait partie de l'alliance *Isoetion*. Elle appartient à l'une des deux strates, herbacée ou muscinale, dont la composition et la structure sont étroitement liées à la nature du sol, au régime hydrologique (présence ou absence de sous-écoulement), à la durée d'immersion et à l'emplacement de la mare par rapport aux trois axes d'évacuation des eaux souterraines et de surface.

L'évolution globale des composantes phytosociologiques est exprimée sur le tableau 3. Dans les mares plus ou moins profondes (types 2a, 2b, 3a), les genres prédominants sont : *Isoetes*, *Carex*, *Marsilea*, *Ranunculus*, *Callitriche*, *Scirpus*, *Juncus*, etc. Dans les mares plus profondes (type 3b), deux groupements végétaux assez complémentaires évoluent sur un sol limono-sableux à limono-argileux riche en matières humiques.

Il s'agit du *Scirpeto-Phragmitetum mediterraneum* (prédominance de *Phragmites*) et du *Scirpeto-Phragmitetum* (dominance de *Typha*).

Deux points doivent être soulignés :

- (i) Aux abords immédiats des points d'infiltration, habituellement la présence d'espèces oxybiontes et hygropétriques telles que les bryophytes ou les algues unicellulaires fixées qui recouvrent les rochers d'un enduit glissant aux couleurs brunâtres ou périphyton.

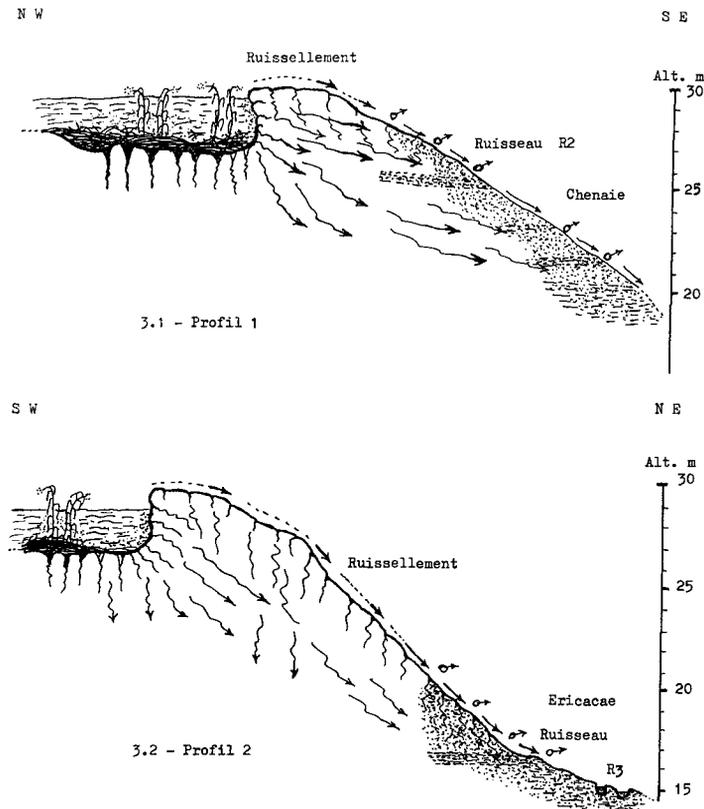


Figure 3. Localisation des sources temporaires et de leurs ruisselets dans les secteurs SE et NE du plateau de Roque-Haute. Profils hydrogéologiques selon deux axes : NW- SE (3.1, profil 1) et SW-NE (3.2, profil 2)

Ce dernier colonise aussi bien les surfaces rugueuses du basalte que ses anfractuosités en formant un film fin ou couverture biologique très appréciée par les organismes algivores, collecteurs, racleurs de substrat, etc.

(ii) Dans les mares autrefois alimentées par des résurgences hélocrènes, le renouvellement de l'eau par le sous-écoulement est fortement réduit suite au phénomène de colmatage. Les espèces végétales originelles ont totalement disparu avec le temps et se trouvent actuellement remplacées par d'autres plantes résistantes qui ont tendance à envahir le milieu aquatique dans son ensemble. C'est le cas par exemple des grandes herbes aquatiques appartenant aux genres *Typha*, *Phragmites*, *Juncus*, *Scirpus*, etc. A ces plantes, nous pouvons ajouter la présence sur le territoire de Roque-Haute d'une lentille d'eau (genre *Lemna*) qui commence à coloniser certains habitats favorables (eaux profondes et dormantes). Son introduction a été effectuée sans doute par des oiseaux aquatiques tels que les *Anatidae* phytophages ou les *Ardeidae*. Des mesures de surveillance des populations de *Lemna* doivent être entreprises à court terme

pour éviter son expansion et son installation dans l'ensemble de la zone humide.

LE MILIEU AQUATIQUE

Il regroupe non seulement les habitats immergés de bordure ou de pleine eau mais aussi les nombreux microhabitats hygropétriques, madicoles, muscicoles, ripicoles et interstitiels qui sont connus pour leur grande diversité biotique et leur originalité biogéographique.

Caractéristiques hydrogéologiques

La présence de sources temporaires sur certaines extrémités du plateau a permis d'établir deux profils hydrogéologiques théoriques (Figures 2 et 3). Le premier est orienté NW-SE (Figures 2.1 et 3.1) et le second SW-NE (Figures 2.2 et 3.2).

En fonction du niveau de jaillissement des sources latérales, deux types de couches perméables sont mises en évidence. Elles engendrent les eaux gravitaires du sous-écoulement et peuvent alors être assimilées à des nappes superficielles superposées mais de faible capa-

cité. La couche supérieure, en contact direct avec les eaux de surface, se caractérise par un régime hydrologique intermittent qui dépend principalement des apports atmosphériques. La couche inférieure, proche du niveau supérieur de la nappe de plaine en période de hautes eaux, se caractérise par un régime hydrologique qui dépend à la fois du sous-écoulement et des eaux phréatiques. La circulation des eaux du sous-écoulement entre les deux nappes superficielles de certaines mares est assurée grâce à des résurgences bien localisées le long des deux profils théoriques (Figures 2 et 3). Les milieux pourvus de ce genre de fonctionnement hydrogéologique correspondent en quelque sorte à des sources de type hélocrène qui sont d'un grand intérêt écologique et biologique dont dépend l'équilibre global de l'écosystème. Leur débit, certes faible même en période de pluie, assure un contact relativement permanent entre les eaux de surface et celles des deux nappes sous-jacentes. Il permet surtout de garantir une amplitude thermique assez faible pendant presque toute la phase d'immersion. La gravitation des eaux entre les nappes et les mares s'effectue verticalement selon deux sens : ascendant (correspondant aux apports) en période de hautes eaux et descendant (correspondant aux pertes) en période d'assèchement. Pendant la saison humide, les apports en eau par le sous-écoulement provoquent des remous au niveau du fond et par conséquent augmentent la turbidité de l'eau et favorisent le colmatage. Au début du printemps, les pertes en eau par infiltration deviennent de plus en plus importantes et engendrent certains phénomènes régulièrement constatés aux alentours des points d'infiltration :

- une accélération de la sédimentation ;
- une augmentation de la clarté de l'eau par réduction de la turbidité ;
- une meilleure oxygénation de l'eau et une plus forte pénétration des rayons lumineux ;
- une restructuration des différents faciès végétaux et des zones écologiques.

Evolution de la qualité globale du milieu

La qualité globale du milieu aquatique est tributaire de plusieurs facteurs écologiques qui peuvent favoriser ou freiner le développement du peuplement végétal et animal dans les mares. Citons en particulier :

- la turbidité de l'eau ;
- le colmatage du fond ;
- l'eutrophisation par les algues ;
- l'accumulation excessive de bois mort ;

- l'évolution des communautés végétales.

La turbidité

Elle est exprimée en pourcentage de visibilité évalué en fonction de la profondeur. Les eaux les plus chargées en suspensions organiques et en matières en suspension (MES) sont celles des mares de types 2 et 3. Le long des deux axes hydrogéologiques, s'observe un gradient croissant de la turbidité de l'eau d'ouest en est, entre novembre et février. Pendant la saison humide, les eaux souterraines provoquent des remous aux alentours des points de résurgences qui favorisent la disparition des substances insolubles en neutralisant leur floculation. Les plus fortes turbidités sont notées entre janvier et février. Au cours de cette période les MES de nature colloïdale et oléagineuse, donc insolubles, sont directement libérées à la surface de l'eau en formant par endroits un film qui s'étale sur 1 à 2 m de distance environ. Dans certaines mares situées au SE de la zone humide, ce phénomène prend une ampleur assez inquiétante pour la qualité du milieu aquatique. En effet, le film de colloïdes insolubles s'observe même en fin de période d'assèchement (mai à juin).

Le colmatage du fond

Dans les mares relativement profondes (type 3), la sédimentation des argiles, des limons et des MES (organiques et inorganiques) est assez importante autour des points d'infiltration. Parmi les mares les plus touchées par le colmatage du fond par les sédiments fins, citons en particulier celles assimilées à des résurgences hélocrènes. A moyen terme, leurs points d'infiltration n'assureront plus le renouvellement d'eau par le sous-écoulement. Ils finissent par se colmater et par perdre ainsi leur originalité et leur intérêt écologique et biologique. Leur sol devient de plus en plus épais, imperméable et anaérobie. Il s'enrichit en fibres végétales et en substances humiques et se transforme progressivement en sol de type hydromorphe. Ce dernier peut atteindre plus de 100 cm d'épaisseur dans certaines dépressions ou mares creusées de type 3.

Dans les mares peu profondes (types 1 et 2), l'infiltration est très élevée au cours de toute la période d'immersion. Le phénomène de colmatage du fond est très réduit du fait de la faible représentativité des sédiments fins dans le sol de ces mares.

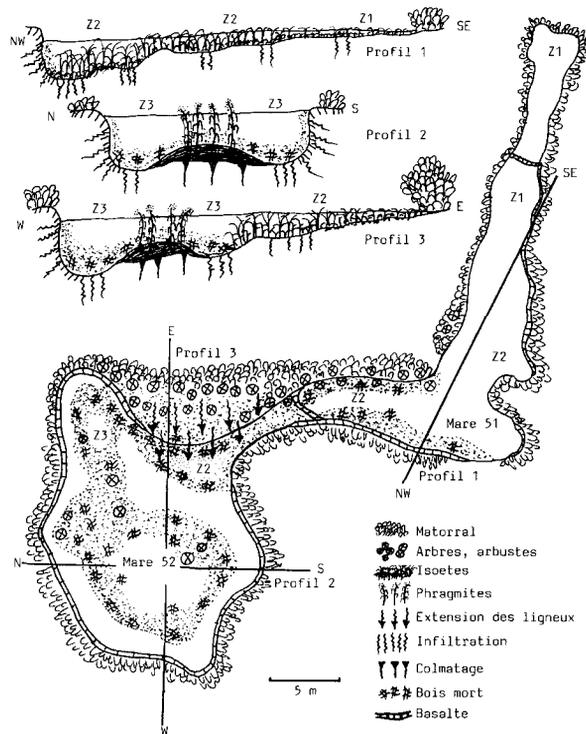


Figure 4. Représentation cartographique et topographique des mares 51 et 52 (secteur SE) selon différents types de profils. Localisation des trois zones écologiques : Z1 : zone littorale ; Z2 : zone préférentielle ; Z3 : zone fermée

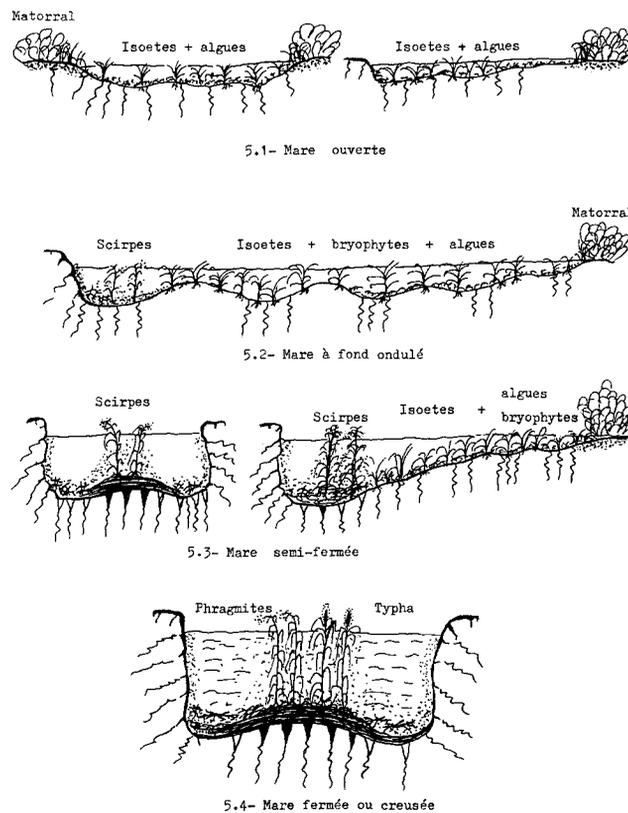


Figure 5. Représentation topographique de quatre types de mares qui caractérisent la zone humide de Roque-Haute. Mise en évidence du faciès végétal prédominant

Toutefois, certaines d'entre-elles se trouvent régulièrement visitées par les troupeaux de sangliers qui provoquent, suite au piétinement et aux bains de boue, d'importants dégâts en particulier au niveau de la qualité du sol. En effet, ce dernier, de texture généralement grossière, évolue très vite en perdant sa structure initiale. Il devient de plus en plus fin, sa perméabilité et sa porosité se réduisent et il garde par conséquent plus longtemps l'humidité.

Le comblement avancé de certaines mares de type 3 (mares 2, 56, 65, 66, 69, 71, 72) est principalement dû à l'extraction du basalte (anciennes carrières) et à la création du chemin privé. La dégradation de la qualité globale de ces mares semble assez préoccupante, compte tenu de leur très faible diversité biologique. Leur isolement par rapport au reste de la zone humide est principalement marqué par la nature et la structure de leurs composantes édaphiques et végétales : sol de type hydromorphe, noirâtre, anoxique et toxique ; végétation homogène et peu diversifiée composée de grandes herbes dominantes telles que *Scirpus*, *Phragmites*, *Typha*.

Eutrophisation par les algues

Dans la partie centrale du plateau, une intense prolifération d'algues bleues et vertes (unicellulaires et filamenteuses) a lieu dans certaines mares profondes (type 3b). Depuis 1993, ce phénomène évolue assez rapidement et s'étend à d'autres mares. Il s'agit d'une forme d'eutrophisation due en particulier au développement excessif des Cyanophycées qui donnent naissance à une stratification verticale des cyanobactéries (*Anabaena*) très toxiques pour les organismes et les plantes aquatiques. La dystrophie du milieu et son degré de toxicité se traduisent par des variations du taux d'oxygène dissous (amplitude importante entre le jour et la nuit), une asphyxie du fond et enfin, par une dégradation de la qualité biologique de l'eau. Les denses populations de Cyanophycées et d'algues filamenteuses complètement déstructurées forment une couche épaisse et opaque à la surface de l'eau en faisant écran aux rayons lumineux. Ce phénomène connu aussi sous le nom de « fleurs d'eau » se localise en général à l'emplacement des points d'infiltration colmatés qui se situent dans les secteurs d'eau libre des mares.

Accumulation de nécromasse

La décomposition totale ou partielle de nécromasse est un processus naturel qui s'effectue non seulement grâce aux agents atmosphériques et aux phénomènes physico-chimiques mais surtout par l'intermédiaire des organismes xylophages et détritivores. Dans certains cas, ce bois se putréfie et se trouve attaqué par des champignons et des bactéries qui peuvent empoisonner le milieu ambiant en libérant des substances toxiques souvent insolubles.

La nécromasse présente dans les mares et leurs alentours comporte des branches, feuilles, souches, brindilles, etc. Les feuilles, les tiges et les racines des grandes herbes aquatiques (*Phragmites*, *Typha*) sont à l'origine des plus fortes densités de fibres végétales accumulées chaque année au fond des mares. Leur importance est réellement inquiétante pour la qualité globale du milieu (eau et sédiment), même à court terme. Elle contribue non seulement à favoriser les phénomènes d'anaérobiose du fond mais surtout à accélérer son évolution vers l'hydromorphie.

En revanche, le bois mort qui provient du maquis et en particulier de la ripisylve est plutôt bénéfique tant pour le milieu aquatique (nourriture, habitat, abris, etc.) que pour la qualité de la litière. Une accumulation excessive de ce bois peut toutefois avoir des effets négatifs :

- le bois qui flotte à la surface de l'eau fait écran à la pénétration des rayons lumineux ;
- son accumulation près des points d'infiltration peut ralentir et entraver les échanges entre les eaux de surface et celles du sous-écoulement.

Parmi les conséquences sur la qualité du milieu, citons l'abaissement du taux d'oxygène de l'eau et l'affaiblissement de la capacité biotique du sédiment.

Enfin, il convient de rappeler que la décomposition du bois mort est plus rapide dans les mares qui subissent plusieurs phases d'assèchement par an (mares de types 1b, 2a et 2b). En revanche, dans les mares ayant une longue période d'immersion (type 3), ce phénomène s'effectue beaucoup plus lentement mais permet cependant l'installation d'un contingent non négligeable d'espèces xylophages et détritivores qui sont extrêmement utiles dans le maintien de l'équilibre écologique global de la zone humide.

Evolution des communautés végétales

Sur le tableau 3, ont été opposés l'ensemble des caractéristiques descriptives du milieu aux principales composantes végétales rencontrées dans la zone humide de Roque-Haute. L'évolution du couvert végétal apparaît profondément tributaire de certains facteurs du milieu qui méritent des suivis spécifiques bien définis. L'irréversibilité constatée au niveau de ces facteurs nous semble assez préoccupante à moyen terme. Le fonctionnement du régime hydrologique représente la principale composante responsable de l'évolution de la qualité biologique globale de cet écosystème aquatique.

ZONATION ECOLOGIQUE ET TOPOGRAPHIE DES MARES

Zonation écologique

Sur la figure 4, différents types de profils topographiques effectués dans les mares 51 et 52 (secteur SE) mettent en évidence trois zones écologiques bien distinctes. On peut d'abord individualiser une première zone littorale (Z1), une deuxième plus étendue et plus profonde (Z2) et enfin une troisième beaucoup plus profonde (Z3).

- La zone littorale Z1 se caractérise par la présence des deux strates herbacée et muscinale. Elle est délimitée en bordure soit par des herbiers aquatiques ou subaquatiques, soit par le maquis qui ne permet qu'un très faible ombrage. Dans la plupart des mares de types 2a, 2b et 3a, cette zone se caractérise par sa faible profondeur et l'alternance des phases d'inondation et d'exondation.

- La zone Z2 se localise soit dans la partie centrale (mare de type 2a) soit tout près des berges rocheuses et abruptes (mares de types 2b et 3a). Aux premiers stades de son évolution (octobre à janvier-février), elle n'est représentée que par la strate muscinale (bryophytes benthiques, algues, *Isoetes*, etc.). Les deux strates herbacée et muscinale ne coexistent qu'à partir de février-mars. Beaucoup plus vaste et généralement plus profonde que la précédente, cette zone se distingue principalement par la présence d'ondulations (points d'infiltration) et la grande variété de ses faciès végétaux (*Isoetes*, *Marsilea*, algues filamenteuses et bryophytes). Elle correspond en fait à la zone préférentielle pour les plantes et les organismes aquatiques. Elle se rencontre surtout dans les résurgences de type hélocrène.

- La zone Z3 se rencontre dans les mares de type 3a mais le plus souvent dans celles de type 3b où prédominent un sol noirâtre de type hydromorphe et une végétation envahissante et homogène comprenant les genres *Typha*, *Phragmites*, etc.

Topographie

Elle est principalement déterminée par les reliefs du fond, la nature des parois et des berges, la présence ou l'absence de points d'infiltration, etc. Sa signification typologique et sa valeur écologique ne sont valables que pendant une période bien définie, étant donné l'évolution relativement rapide des mares.

Sur les figures 4 et 5, sont représentés différents types de profils et de cartes topographiques de certaines mares caractéristiques de la zone humide. A chaque type topographique correspond un certain nombre de microhabitats aquatiques déterminés par la nature et la structure du faciès végétal. Ils sont exprimés sous forme de zones écologiques bien définies par le profil bathymétrique ou cartographique. Nous pouvons distinguer quatre types de topographie des mares sur le territoire de la réserve :

- mares ouvertes (Figure 5.1) ;
- mares à fond ondulé (Figures 4 et 5.2) ;
- mares semi-fermées (Figures 4 et 5.3) ;
- mares fermées ou creusées (Figure 5.4).

Mares ouvertes

Entourées de tous les côtés par le maquis, ces mares de type 1a, 1b et 2a présentent pratiquement le même type de profil topographique quelle que soit l'orientation de son axe (Figure 5.1).

Mares à fond ondulé

Elles appartiennent en général aux types 2a et 2b. Selon un axe bien déterminé, leur profil topographique présente une orientation assez caractéristique de leur stade d'évolution (Figures 4 et 5.2). Au cours de la période d'assèchement, ces mares ont la particularité de présenter une mosaïque d'habitats immergés ou émergés.

Mares semi-fermées

Ces mares ne s'ouvrent au matorral que par un seul côté, les autres berges étant de nature rocheuse.

Elles appartiennent aux types 2a, 2b et 3a. Deux types de profils topographiques peuvent être distingués selon l'orientation de l'axe (Figures 4 et 5.3).

Mares fermées ou creusées

Il s'agit particulièrement des dépressions profondes appartenant aux types 3a et 3b qui correspondent pour partie aux anciennes carrières d'extraction du basalte. Ces mares sont généralement colonisées par les grandes herbes aquatiques (*Typha*, *Scirpus*, *Phragmites*). Indépendamment de la nature du profil topographique effectué dans ces mares, celles-ci se présentent toujours sous forme d'une cuvette dont les berges sont entièrement constituées de parois rocheuses (Figure 5.4).

LA FAUNE AQUATIQUE

Méthodologie

L'échantillonnage des invertébrés aquatiques a été réalisé en fonction des caractéristiques topographiques et typologiques des mares. Les prélèvements sont effectués dans chacune des 3 zones écologiques en nous basant sur un critère primordial : le faciès végétal prédominant. A cet effet, deux filets de type "Troubleau" (surface égale à 250 cm² environ ; vide de maille, 250 µm) ont été utilisés : le premier, de surface circulaire, pour les organismes de pleine eau ; le second, de surface triangulaire, pour la faune benthique.

Un prélèvement est équivalent à une colone d'eau (filet circulaire) ou de sédiment (filet triangulaire) balayé par le filet sur une distance d'environ 50 cm. Un échantillon comprend 2, 3 ou 4 prélèvements selon la taille de la mare et l'étendue des 3 zones écologiques.

Cette méthode peut être considérée comme semi-quantitative mais elle répond d'une manière assez représentative aux objectifs fixés en accord avec les propriétaires du domaine et les responsables de la réserve. En effet, elle a été adaptée particulièrement au milieu étudié et aux buts recherchés tout en préservant au mieux les populations végétales protégées. Toutefois, les résultats obtenus sont estimés suffisants et considérés comme significatifs pour comparer les mares entre elles et évaluer ainsi la qualité globale de la zone humide.

Dans les ruisselets temporaires et les habitats subaquatiques (hydropétriques, madicoles, ripicoles, etc.), un échantillon correspond à 2 ou 3 prélèvements dont chacun couvre une surface de 100 cm² environ. Ces relevés ont été effectués en tenant compte de certains facteurs

tels que la nature du substrat, le faciès d'écoulement et l'exposition.

Toutefois, des élevages de larves et de nymphes de Diptères-Chironomidae nous ont permis d'associer les formes imaginaires aux récoltes d'adultes et d'exuvies nymphales. Ils fournissent un matériel précieux qui apporte un complément d'information d'une grande valeur écologique et taxonomique.

Résultats faunistiques

Un total de 332 espèces ou taxons d'invertébrés aquatiques est actuellement recensé dans la zone humide de Roque-Haute. Les insectes aquatiques figurent avec 262 espèces (79 %) dont 161 (49 %) appartiennent aux Diptères. Les Chironomidés représentent à eux seuls 37 % du peuplement global et 47 % des insectes. Ils se composent de 122 espèces qui se répartissent sur 50 genres.

Toutefois, nous mentionnons dans ce peuplement l'absence totale des Bivalves Sphaeriidae et des Lymnaeidae du genre *Lymnaea*. En effet, ces deux taxons ne semblent pas supporter la longue période d'assèchement du sédiment qui constitue un facteur limitant à leur développement. Les Sphaeriidae, en particulier, nécessitent pour leur enfouissement un sol suffisamment épais et plus ou moins humide en permanence (surtout en profondeur). Leur abondance dans des résurgences de type limnocène et des marais permanents de la plaine de la Crau est signalée par Moubayed (1986) et Giudicelli *et al.* (1980). Par conséquent, ce phénomène représente, sans doute, une des principales caractéristiques faunistiques et écologiques des sources hélocènes de Roque-Haute.

La localité de Roque-Haute est entourée par différents écosystèmes aquatiques de plaine avec lesquels les échanges faunistiques se confirment au niveau de la composition du peuplement. La présence dans la zone humide, de certains éléments atypiques, est constatée dans la plupart des habitats prospectés. Parmi eux, citons les formes halophiles qui, dès l'automne, se cantonnent de préférence dans les mares situées vers la périphérie du plateau. C'est le cas de *C. salinus* Daday, *S. fonscolombi* Sélys, *O. exaratus* Mulsant, *H. fulgidicollis* Motsh., *E. bivittata* Loew, *E. riparia* Fall., *C. annularius* (de Geer), *C. aprilius* Mg., *etc.* Ces espèces sont habituellement recensées dans les habitats aquatiques saumâtres qui se localisent dans la plaine au sud du plateau (proximité du littoral).

Elles témoignent, en effet, d'une certaine influence marine probablement due à la fréquence du pompage qui renforce le contact entre les eaux phréatiques et l'interface eau salée / eau douce.

La présence sur le territoire de la réserve de certains éléments faunistiques d'intérêt patrimonial ou biogéographique mérite d'être soulignée. Ils appartiennent tous aux Diptères Chironomidae. Il s'agit d'abord de 5 espèces qui sont nouvelles pour la faune de France récemment réactualisée par Serra-Tosio & Laville (1991) et Laville & Serra-Tosio (1996). A ces espèces, s'ajoute *P. grimmii* (Schneider) qui est citée pour la première fois du sud de la France. D'autres enfin, identifiées uniquement au niveau générique, s'avèrent nouvelles pour la Science. Celles-ci, sont en cours d'étude et peuvent, tout comme les Fougères et les espèces précédemment citées, caractériser le plateau de Roque-Haute, si les travaux ultérieurs le confirment.

QUALITE BIOLOGIQUE GLOBALE

L'évaluation de la qualité biologique globale dans la zone humide a été réalisée grâce aux invertébrés aquatiques pris en tant qu'indicateurs biologiques du milieu naturel. Ainsi, parmi un total de 332 taxa, nous avons pu individualiser 247 taxons susceptibles de caractériser l'ensemble des habitats de la zone humide et en particulier les facteurs écologiques responsables de la typologie et de la topographie des mares. Leur liste ainsi que leur répartition dans les différents types d'habitats prospectés sont données en Annexe 1. Pour chaque taxon est indiqué :

- sous forme d'initiales, son type biologique et son autécologie ;
- sous forme d'astérisque (*), la signification de sa valence écologique.

Les biocénoses

Les données concernant la typologie et l'autécologie des organismes aquatiques ont été recueillies dans la littérature ou obtenues à partir de nos observations personnelles.

Parmi les travaux et les références consultés, citons : Germain (1930), Guignot (1931/33, 1947), Pacaud (1939), Boettger (1944), Stephanides (1948), Verdier & Quézel (1951), Petit & Schachter (1954), Thienemann (1954), Vaillant (1955), Wagner (1955), Conci & Nielsen (1956), Rioux (1958), Harant & Jarry (1960), Pois-

son (1957), Galewski (1963, 1971), Bigot & Marazanof (1965), Champeau (1966), Aguesse (1968), Angus (1969, 1970), Steger (1972), Lindegaard *et al.* (1975), Tourenq (1976), Metge (1977), Knoepffler (1978), Moubayed (1978), Olmi (1978), Franciscolo (1979), Tamanini (1979), Terzian (1979), Girod *et al.* (1980), Giudicelli *et al.* (1980), Langton (1980, 1991), Pirisinu (1981), Cranston (1982), Stella (1982), Cottarelli & Mura (1983), Margaritora (1983), Amoros (1984), Rivosecchi (1984), Moubayed (1986), Mura (1986, 1991, 1992, 1995), Pont & Vaquer (1986), Thiéry (1987), Friday (1988), Oliver & Sinclair (1989), Vala (1989), Saether (1990), Wallace *et al.*, (1990), Lindegaard (1995), Moubayed *et al.*, (1998), Langton & Moubayed (1998).

En regroupant l'ensemble de ces données, quatre catégories de communautés aquatiques et subaquatiques peuvent caractériser l'ensemble de la zone humide :

- les temporaires typiques ;
- les semi-temporaires typiques ;
- les crénobiontes des résurgences hélocrènes ;
- les crénobiontes des ruisselets temporaires.

Dans chacune de ces 4 communautés, nous séparons les espèces fondamentales ou sédentaires (présence typologiquement et écologiquement significative) de celles dont la présence est provisoire ou accessoire.

Les temporaires typiques

Préférence pour les mares de types 1a, 1b, 2a ; surtout la zone littorale Z1. Faciès végétal avec prédominance d'*Isoetes*, d'algues et de bryophytes.

- Espèces fondamentales :

B. schaefferi Fischer, *T. stagnalis* (L.), *C. salinus*, *T. cancriformis* (Bosc), *Diaptomus* sp, *Hemidiaptomus* sp, *D. curvirostris* Eyl., *D. obtusa* Kurz, *D. pulex* Leydig, *S. vetulus* (O.F. Müller), *N. clavicornis* (Degeer), *B. affinis* Brullé, *B. signaticollis* (Charp.), *E. fuscipennis* (Thomson), *H. lividus* (Forster), *H. grand. maritimus* Rey, *H. liguricus* Angus, *P. leachi* Linné, *Si. lateralis* Leach, *Si. stagnalis* Leach, *Sc. stagnalis* Fall., *Ch. dorsalis* Str., *C. cf. longistylus*, *C. luridus* Str., *M. lindrothi* G., *etc.*

- Espèces accessoires :

G. urinator Illiger, *B. minutissimus* (Germar), *A. bipustulatus* (L.), *H. planus* (Fabr.), *R. suturalis* (MacL.), *E. politus* (Küster), *E. testaceus* (Fabr.), *H. fulgidicollis*, *H. liguricus* Angus, *O. exaratus*, *H. caraboides* (L.),

Dasyhelea sp, *Hy. dorsalis* (Fabr.), *P. dorsata* (Zett.), *T. ferruginea* Fall., *An. maculipennis* Meig., *C. pipiens* L., *O. pulchripalpis* (Rond.), *C. aprilinus*.

- Qualité biologique : moyenne à bonne.
- Equilibre écologique : bien structuré mais fragile.

Les semi-temporaires typiques

Préférence pour les mares de types 3a et 3b ; surtout la zone profonde Z3. Faciès végétal avec prédominance de *Cladophora*, *Ranunculus*, *Callitriche*, *Scirpus*, *Typha* et *Phragmites*.

- Espèces fondamentales :

A. contortus (L.) , *A. rotundatus* Bint., *P. acuta* Drap., *L. hoffmeisteri* Clap., *O. serpentina* (Müller), *C. neglecta* Sars, *C. bispinosa* Lucas, *S. exspinosus* (Koch), *A. aquaticus* (L.), *C. cognatum* Stephens, *L. barbarus* (Fabr.), *C. tenellum* (Villers), *I. elegans* Linden, *C. erythrae* (Brullé), *O. cancellatum* (L.), *H. flavipes* (Stev.), *M. nebulosa* (Mg.), *P. choreus* (Mg.) *C. flavocinctus* (K.), *C. intersectus* (Staeger), *C. sylvestris* (Fabr.), *C. annularius* (de Geer), *C. pseudothummi* Str.

- Espèces accessoires :

A. lacustris L., *H. guttatus* Aubé, *H. lineatocollis* (Marcham), *C. lateralimarginalis* Degeer, *L. atr. ytensis* Sharp., *L. muls. mulsanti* Zaits., *L. str. striatulus* (Fabr.), *A. limbata* Fabr., *N. cinerea* Puton, *M. reticulata* (Burm), *H. stagnorum* (L.), *N. cimicoides* L., *E. riparia* Fall., *I. albiseta* (Scop.), *S. sphegea* (Fabr.), *P. varius* (Fabr.), *C. pallidivittatus* (Mall.), *C. dorsalis*, *C. mancus* (Walk.), *P. tenellulus* (Walk.).

- Qualité biologique : médiocre à mauvaise.
- Equilibre écologique : stable mais faiblement structuré.

Les crénobiontes des résurgences hélocrènes

Préférence pour les résurgences hélocrènes (mares de type 2b et 3a) ; surtout les zones Z1 et Z2. Faciès végétal avec prédominance d'*Isoetes*, d'algues (Spirogyres et Nostocs) et de bryophytes.

- Espèces fondamentales :

Enchytraeidae, *A. contortus*, *L. viridis* (V. Linden), *A. isosceles* (Müller), *G. bilineatus* (Sturm), *A. nebulosus* (Forster), *H. tessellatus* Drapiez, *O. nobilis* Villa, *Atrichopogon* sp, *P. sagittalis* (K.), *Z. barbatipes* (K.), *C. melaleucus* (Mg.), *C. carriana* Edw., *C. lacustris* Edw., *C. lobata* Edw., *C. scutellata* Winn., *Heterotrissocladius* sp.1, *M. fluxuella* (Edw.), *M. eurynotus* (Holm.), *P. oxyura* Langton, *Psectrocladius* sp.1, *M. diffinis* Edw.,

M. pedellus (de Geer), *P. albicorne* (Mg.), *P. nubifer* (Skuze), *P. tritum* (Walk.), *St. maculipennis* (Mg.), *T. heusdensis* G.

- Espèces accessoires :

F. wautieri, *A. fluviatilis*, *G. albus* (Müller), *S. kingi* Sars, *L. gallica* (Aubert), *G. urinator* Illiger, *P. rot. rotundatus* Aub, *D. circumflexus* Fabr., *H. decoratus* (Gyll.), *O. major* (Rey), *H. angustatus* Germar, *H. nitidicollis* Mulsant, *H. granulum* (Motsh.), *D. algericus* (Lucas), *D. gracilis* (Karsch), *L. affinis* Curtis, *Bezzia* sp, *Culicoides* sp, *X. falcigera* (K.), *A. lucens* (Zett.), *B. nidorum* (Edw.), *B. subvernalis* (Edw.), *B. vernalis* (G.), *H. distylus* (K.), *Limnophyes* sp.1, *L. sp.2*, *L. brachytomus* (K.), *L. pentaplastus* (K.), *M. obscuripes* (Holm.), *O. fuscimanus* (K.), *O. oblidens* (Walk.), *P. rufiventris* (Mg.), *T. verralli* (Edw.), *M. confinis* (Mg.), *C. dorsalis*, *M. notescens* (Walk.), *P. austriacus* K., *P. grimmii* (Schn.), *V. arduennensis* (G.), etc.

- Qualité biologique : excellente.
- Equilibre écologique : stable, bien structuré mais fragile.

Les crénobiontes des ruisselets

Préférence pour les microhabitats muscicoles, hygropétriques, madicoles, ripicoles et intersticiels où prédominent des bryophytes et des algues unicellulaires benthiques (Diatomées, etc.).

- Espèces fondamentales :

H. tessellatus, *O. dilatatus* Steph., *L. str. striatulus* (Fabr.), *H. granulum*, *V. caprai* Tam., *S. angustipes* Edw., *Simulium* sp.1, *M. nebulosa*, *P. choreus*, *Z. barbatipes*, *C. melaleucus*, *C. lobata*, *M. atriclava* K., *M. eurynotus*, *M. fuscipes* (Mg.), *M. obscuripes*, *M. terrester* Pag., *M. ursinus* (Holm.), *O. fuscimanus*, *P. stylatus* (K.), *P. impensus* (Walk.), *R. glabricollis* (Mg.), *P. albimanus* (Mg.), *M. notescens*, *T. heusdensis*.

- Espèces accessoires :

L. gallica, *H. planus* (Fab.), *H. alternus* Gené, *H. griseus* Herbst, *L. atr. ytensis*, *H. granulum*, *Atalanta* sp, *Hy. dorsalis* (Fabr.), *I. albiseta* (Scop.), *P. dorsata* (Zett.), *E. claripennis* (Lund.), *E. ilkleysensis* (Edw.), *N. rectinervis* (K.), *O. rivicola* K. , *R. gallicus* Lehm., *T. vittata* Edw., *T. verralli*, *P. tritum*, *M. atrofasciata* (K.), *M. junci* (Mg.), *M. lindrothi*.

- Qualité biologique : excellente.
- Equilibre écologique : stabilité moyenne et fragile.

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'analyse et l'évaluation de la qualité biologique de la zone humide ne peuvent, en aucun cas, être réalisées sans une connaissance approfondie des facteurs écologiques responsables de la typologie et de la topographie des mares. Elles sont modelées par la combinaison de certaines caractéristiques mésologiques telles que le sous-écoulement, le régime d'immersion, l'écart thermique, la turbidité de l'eau, la nature du sol, le colmatage du fond, l'accumulation du bois mort, l'eutrophisation par les algues, etc.

La qualité physicochimique globale dépend étroitement du régime du sous-écoulement par les points d'infiltration. Elle est optimale au niveau des sources hélocrènes (mares 2a, 2b et 3a) où le régime hydrologique reste tributaire d'un seul et unique facteur : le renouvellement continu des eaux de surface par les nappes superficielles sous-jacentes.

La turbidité de l'eau et l'eutrophisation du milieu aquatique atteignent d'une année à l'autre une situation alarmante qui est de plus en plus critique. La première a lieu en décembre et janvier (type de mares concernées : 2a, 2b, 3a), la seconde affecte particulièrement les mares de type 3a et 3b à partir de février et se prolonge jusqu'en mai-juin.

D'une manière générale, février et mars représentent les mois les plus favorables pour le développement des organismes. A l'exception des mares de type 3b, l'ensemble de la zone humide enregistre une très nette amélioration de la qualité globale. Au cours de cette période, il s'effectue non seulement une véritable redistribution des habitats aquatiques mais aussi une réelle restructuration des faciès végétaux et des trois zones écologiques.

A partir d'avril, les échanges entre la nappe superficielle et les eaux de surface deviennent de plus en plus faibles. La stagnation de l'eau entraîne alors une augmentation du colmatage et accélère les phénomènes d'eutrophisation qui provoquent une nette diminution de la qualité globale du milieu.

Au total, 332 taxons ou espèces ont été recensés dans les différents types d'habitats de la zone humide. Parmi eux, nous avons individualisé une communauté de 247 taxons considérés comme des indicateurs biologiques du milieu naturel. La prédominance des insectes aquatiques est très nette (211 espèces ou 85,4 % du peuplement) et en particulier de certains groupes tels

que les Coléoptères (60 espèces) et les Diptères (125). Les Diptères Chironomidae représentent à eux seuls 40 % (98 espèces) du peuplement global et 46 % des insectes.

Compte tenu de l'importance et de la diversité du couvert végétal, les espèces hygrophiles, notamment, occupent une place privilégiée tant en densité qu'en nombre d'espèces (103 ou 49 % des insectes).

Une analyse globale du peuplement nous a permis de déceler la présence de 7 éléments faunistiques signalés pour la première fois en France. Il s'agit de *B. nidorum*, *L. brachytomus*, *M. fluxuella*, *M. eurynotus*, *P. baueri* Str., *P. danconai* (Marc.) et *S. vesparum* (G.). A ces espèces, s'ajoutent d'autres formes nouvelles pour la Science et leur l'étude taxonomique est en cours. Celles-ci représentent, à côté des Fougères et des plantes protégées, un intérêt patrimonial et une valeur biogéographique remarquables qui méritent une attention particulière.

Différents écosystèmes aquatiques de plaine délimitent hydrographiquement le domaine de Roque-Haute. L'apport d'éléments faunistiques par ces milieux environnants est constaté dans tous les habitats de la zone humide sans aucune distinction. Parmi les formes les plus atypiques, citons les formes halophiles qui colonisent de préférence les mares à immersion temporaire situés vers la périphérie du plateau. Il s'agit de : *C. salinus*, *H. fulgidicollis*, *O. exaratus*, *E. riparia*, *E. bivittata*, *C. annularius*, *C. aprilinus*, etc. Ces espèces sont régulièrement récoltées en période de remise en eau qui a lieu après les fortes pluies d'automne. Leur abondance dans les milieux saumâtres de la plaine sud (proche du littoral), témoigne d'une certaine influence marine qui semble en relation avec le pompage des eaux phréatiques (proximité de l'interface : eau salée / eau douce).

L'étude de la composition et de la structure du peuplement était nécessaire pour individualiser les différents types de communautés qui se rencontrent sur le territoire de la réserve. Ainsi, 4 types de communautés ou biocénoses représentatives de la zone humide ont été décelées. Ce sont les temporaires typiques, les semi-temporaires typiques, les crénobiontes des résurgences hélocrènes et les crénobiontes des ruisselets temporaires.

Les peuplements les plus diversifiés et les plus fragiles sont ceux des mares temporaires typiques, des résurgences hélocrènes et des ruisselets. Ceux des mares à immersion semi-temporaire, généralement homogènes

et plus stables, sont de qualité nettement inférieure mais prennent, malheureusement, une importance de plus en plus grande par rapport au peuplement global.

La qualité biologique de la zone humide, et plus particulièrement celle des mares à *Isoetes*, est tributaire du fonctionnement hydrologique des sources hélocrènes. Les points d'infiltration à travers lesquels s'effectuent les échanges entre la nappe superficielle et les eaux de surface représentent, en quelque sorte, le point vital de l'ensemble de l'écosystème aquatique. Ils se localisent généralement au niveau des zones écologiques Z2 et Z3 où les populations d'*Isoetes* constituent le faciès végétal prédominant.

Dans les résurgences hélocrènes et leurs alentours, la biocénose se compose de 123 espèces, ou 50 % du peuplement global. Elle regroupe non seulement des formes typiquement crénobiontes connues pour leur grande exigence biologique et écologique mais aussi un bon nombre d'espèces eurythermes à plus large répartition. Celles-ci se cantonnent de préférence non loin des points d'infiltration où elles trouvent une stabilité des conditions physicochimiques et une variété de microhabitats très favorables à leur développement.

L'analyse détaillée de la typologie des mares a montré que leur évolution s'effectue en faveur du régime d'immersion de longue durée. Les mares de type 3b constituent le stade ultime qui correspondrait à leur comblement et leur envahissement par les grandes herbes aquatiques (*Scirpus*, *Phragmites* et *Typha*).

Les données quantitatives se rapportant à certains bio-indicateurs ou écotypes traduisent d'une manière précise le passage d'un type de mare à un autre. Ainsi, trois groupes d'espèces, considérées comme fondamentales ou constantes (fréquence et densité élevées), serviront de témoin aux moindres changements constatés au niveau des facteurs responsables de la typologie des mares. Parmi elles, citons :

- les temporaires typiques qui marquent le passage du type 1 au type 2 : *A. rotundatus*, *B. schaefferi*, *T. stagnalis*, *C. salinus*, *T. cancriformis*, *B. affinis*, *B. signaticollis*, *E. fuscipennis*, *H. lividus*, *H. grandis maritimus*, *H. liguricus*, *M. fluxuella*, *Ch. dorsalis*, *C. luridus*, *M. lindrothi*, etc.

- les formes crénobiontes qui caractérisent les mares assimilées à des résurgences hélocrènes (types 2b et 3a) : *G. lineatus*, *A. nebulosus*, *H. tessellatus*, *O. nobilis*, *P. sagittalis*, *Z. barbatipes*, *C. carriana*, *Heterotrissocladius* sp.1, *P. oxyura*, *Psectrocladius* sp.1, *M. diffinis*, *M. pedellus*, *P. albicorne*, *P. nubifer*, *T. heusdensis*, etc.

- et enfin celles qui traduisent un régime d'immersion de longue durée, un sol de type hydromorphe, et un faciès végétal où prédominent *Phragmites*, *Typha* ou *Scirpus* : *A. contortus*, *P. acuta*, *A. lacustris*, *L. hoffmeisteri*, *C. neglecta*, *C. bispinosa*, *S. expinosus*, *A. aquaticus*, *C. cognatum*, *L. barbarus*, *C. erythrae*, *C. flavocinctus*, *C. intersectus*, *C. sylvestris*, *C. annularius*, *C. pseudothummi*, etc.

Les résurgences hélocrènes (type 3a en particulier) constituent le stade à la fois le plus critique et le plus fragile de l'évolution des mares. Des mesures de conservations sont nécessaires pour sauvegarder l'originalité typologique et biologique de ces habitats (notamment au niveau des mares 22, 24, 34, 51, 52, 63, 70, 81, 103).

En revanche, les mares de type 3b (2, 53, 56, 66, 69, 71, 72) sont en grande partie comblées ou en voie de comblement. Leur état actuel correspond, malheureusement, à une situation critique et surtout irréversible, dont l'extension pose de graves problèmes sur la qualité globale de la zone humide.

La présente étude nous a permis d'établir un état initial des caractéristiques typologiques des mares ainsi qu'une évaluation du potentiel biologique et écologique de ce milieu à la fois original et rare.

Le maintien d'une qualité globale satisfaisante et durable de la zone humide de Roque-Haute passe, en premier lieu, par une bonne connaissance de son fonctionnement et de sa diversité spécifique. Il nécessite toutefois des mesures de protection et des suivis spécifiques dont la mise en place demande une extrême prudence. Ainsi, la synergie entre gestionnaires et scientifiques devrait aboutir à une conservation à la fois rationnelle et valorisante des potentialités biogéographiques de ce site exceptionnel.

Remerciements

Je tiens à remercier mes collègues taxonomistes G. Mura (Italie), P.H. Langton (Angleterre), J.Cl. Vala, G. Vinçon, P. Dupont (France) qui ont bien voulu apporter leur contribution à la confirmation ou l'identification de certaines espèces. Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'aide précieuse du directeur de la réserve Mr. Souheil et la collaboration des propriétaires du domaine de Roque-Haute. Qu'ils veuillent tous trouver ici ma profonde gratitude.

BIBLIOGRAPHIE

- Aguesse P., 1968. *Les Odonates de l'Europe occidentale, du Nord de l'Afrique et des Iles atlantiques*. Masson et Cie, Paris, 258 p, 4 pl., 116 figures.
- Amoros C., 1984. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Crustacés Cladocères. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, (3,4) : 1-63.
- Angus R.B., 1969. Revisional notes on *Helophorus* F. (Col., Hydrophilidae). 1. General introduction and some species resembling *H. minutus* F. *Entomologist's mon. Mag.*, 105 : 1-24.
- Angus R.B., 1970. A revision of the genus *Helophorus* F. (Col. Hydrophilidae, subgenera *Orphelophorus* d'Orchymont, *Gephelophorus* Sharp. and *Meghelophorus* Kuwert. *Acta Zool. Fenn.*, 129 : 1-62.
- Bigot L. & F. Marazanof, 1965. Considération sur l'écologie des invertébrés terrestres et aquatiques des Marismas du Guadalquivir (Andalucia). *Vie et Milieu*, 16 (1,C) : 441-473.
- Boettger C.R., 1944. Basommatophora. Grimpe, G. and E. Wagler Ed., *Die Tierwelt der Nord und Ostsee*. 9 b2 : 241-478.
- Boycott A.E., 1936. The habitats of freshwater Mollusca in Britain. *J. Anim. Ecol.*, 5 : 86-116.
- Champeau, A., 1964. Contribution à l'étude écologique de la faune des eaux temporaires de haute Camargue. *Arch. Océanogr. Limnol., Ital.*, 14 (3) : 309-357.
- Conci C. & C. Nielsen, 1956. *Fauna d'Italia : Odonata*. Calderini, Bologna : 298 p., 156 figs.
- Cottarelli, V. & G. Mura, 1983. *Anostraci, Notostraci, Concostraci*. C.N.R., AQ / Italie, 18 : 1 73.
- Cranston, P.S., 1982. A key to the larvae of the british Orthocladiinae (Chironomidae). *Freshwat. Biol. Ass. Sc. Pub.*, 45 : 1 152.
- Delettre Y., 1984. *Recherches sur les Chironomides (Diptera) à larves édaphiques*. Biologie, écologie, mécanismes adaptatifs. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Rennes, 310 p.
- Demaison A., 1989. Géologie de la réserve naturelle de Roquehaute. *Soc. Protec. Nat. Languedoc-Roussillon*, 3 : 1 12.
- Deperet Ch., 1897. Notes sur le pliocène et sur les éruptions basaltiques des vallées de l'Orb et de l'Hérault. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3° sér., 25 : 641 662.
- Feugueur L., 1955. *Géologie profonde et hydrogéologie du Bas-Languedoc*.
- Franciscolo M.E., 1979. Coleoptera Haliplidae, Hygrobiidae, Gyrimidae, Dytiscidae. *Fauna d'Italia* 14, 804 p., 2235 figs.
- Friday L.E., 1988. A key to the adults of British water beetles. *Field Studies*, 7 (1) : 1 151.
- Galewski K., 1971. A study on morphobiotic adaptations of European species of the Dytiscidae (Coleoptera). *Polski Pismo Ent.*, 41 (3) : 487 702.
- Germain L., 1930. *Mollusques terrestres et fluviatiles*, Faune de France, P. Lechevalier Ed., Paris. 21/22, 897 p., 13 pl., 470 figs.
- Gèze B., 1955. Le volcanisme des Causses et du Bas Languedoc. *Bull. Volc.* 17, sér. 2 : 73 89.
- Girod A., J. Bianchi & M. Mariani, 1980. *Gastropodi*. 1 (Gastropoda : Pulmonata. Prosobranchia: Neritidae, Viviparidae, Bithyniidae, Valvatidae). C.N.R., AQ / Italie, 7 : 1 64.
- Giudicelli J., J. Moubayed & J.N. Tourenq, 1980. Un biotope hydrobiologique remarquable : les Laurons de la Crau (B.d.Rh., France). La communauté animale et ses relations avec le peuplement des biotopes aquatiques voisins. *Annals Limnol.*, 16 (3) : 271 297.
- Guignot F., 1931/33. *Les Hydrocanthares de France*. Miscellanea Entomologica Ed., Toulouse, 558 p, 7 pl., 588 figs.
- Guignot F., 1947. Coléoptères Hydrocanthares. In P. Lechevalier Ed., *Faune de France*, 48, 287 p, 128 figs.
- Harant H. & Jarry D., 1960. Grammont, site privilégié aux environs de Montpellier. *Ann. Soc. Hort. Hist. Nat., Hérault* : 74 81.
- Knoepffler L.P., 1978. *Triops cancriformis* (Bosc), crustacé phyllopede prédateur de têtards et de jeunes Amphibiens. *Vie et Milieu*, 28/29 (1C) : 117 121.
- Langton P.H., 1980. The genus *Psectrocladius* Kieffer (Diptera : Chironomidae) in Britain. *Entomologist's Gaz.*, 31 : 75 88.
- Langton P.H., 1991. *A key to pupal exuviae of West Palaearctic Chironomidae*. Privately published : Huntingdon, 386 p.
- Langton P.H. & J. Moubayed, 1998. Description of *Limnophyes gaillardi* sp. n. and *L. digueti* sp. n. (Dipt., Chironomidae) from helocrenes of the basaltic table of Roque Haute (Hérault, southern France). *Entomologist's Gaz.*, sous presse.
- Lindegaard C., 1995. Chironomidae (Diptera) of European cold springs and factors influencing their distribution. *J. Kansas Ent. Soc.*, 68 (2) : 108 131.
- Lindegaard C., J. Thorup & M. Bahn, 1975. The invertebrate fauna of the moss carpet in the Danish spring Ravnkilde and its seasonal, vertical and horizontal distribution. *Archiv für Hydrobiologie*, 75 : 109 139.
- Margaritera F., 1983. *Cladocera (Crustacea : Cladocera)*. C.N.R., AQ / Italie, 22 : 1 169.
- Metge G., 1977. *Etude synécologique de la dépression du Viguiérat (B.d.R.)*. Essai d'écologie quantitative en milieu hydromorphe et halophile. Thèse de 3^{ème} cycle, Aix-Marseille III, 464 pp.
- Moubayed J., 1978. *Etude écologique des marais du sud de la Crau (B.d.Rh.)*. Analyse des peuplements d'invertébrés dulçaquicoles et de leurs relations avec l'hydrologie, la végétation et les influences humaines. Thèse 3^{ème} cycle, Aix-Marseille III, 222 pp.
- Moubayed J., 1986. *Recherches sur la faunistique, la zoogéographie et l'écologie de trois réseaux hydrographiques du Liban : l'Assi, le Litani et le Beyrouth*. Thèse Doctorat d'Etat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 496 pp.
- Moubayed J., P.H. Langton & E. Morello, 1998. On some chironomid populations from permanent and temporary, springs, streams and pools in southern France : distribution and biogeographical significance. *Proc. 13° Int. Symp. Chir.*, Freiburg (Germany), sept., 1997, sous presse.
- Mura G., 1986. SEM morphological survey on the egg shell in the italian Anostracans (Crustacea, Branchiopoda). *Hydrobiologia*, 134 : 273 286.
- Mura G., 1991. Life history and interspecies relationships of *Chiricephalus diaphanus* Prévost and *Tanymastix stagnalis* (L.) (Crustacea, Anostraca) inhabiting a group of mountain ponds in Latium, Italy. *Hydrobiologia*, 212 : 45 59.

- Mura G., 1992. Additional remarks on cyst morphometrics in Anostracans and its significance. Part II : egg morphology. *Crustaceana*, 63 (3) : 225-246.
- Mura G., 1995. Morphological features of the mandible related to feeding habits of some Anostraca species. *Crustaceana*, 68 (1) : 83-102.
- Oliver D.R., & B.J. Sinclair, 1989. Madicolous Chironomidae (Diptera), with a review of *Metriocnemus hygropetricus* Kieffer. Acta biologica Debrecina Suppl., *Oecologica Hungarica*, 2 : 285-293.
- Olmi M., 1978. *Driopidi, Elmintidi (Coleoptera Dryopidae, Elminthidae)*. C.N.R., AQ / Italie, 2 : 73.
- Pacaud A., 1939. Ecologie des Cladocères. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, suppl. 25 : 1-267.
- Parent A., 1961. *Contribution à l'étude géologique des affleurements volcaniques de Roque Haute, de Preignes et de Médeilhac (Hérault)*. Mémoire D.E.S., Univ. Montpellier, 71 pp.
- Petit G. & D. Schachter, 1954. La Camargue. Etude écologique et faunistique. *Ann. Biol.*, 30 (5 6) : 193-253.
- Pirisinu Q., 1981. *Palpicorni (Coleoptera : Hydraenidae, Helophoridae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Sphaeridiidae)*. C.N.R., AQ / Italie, 13 : 1-97.
- Poisson R., 1957. Héteroptères aquatiques. *Faune de France*. In P. Lechevalier Ed., Paris, 61 : 1-264.
- Pont D. & Vaquer A., 1986. Influence du Phyllopoète *Triops cancriformis* (Bosc) sur la biocénose des rizières de Camargue. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 7 (1) : 75-88.
- Rioux, J.A., 1958. Les Culicidés du «Midi» méditerranéen. *Encyclopédie entomologique*, 35 P. Lechevalier, Paris, 303 pp.
- Rivosecchi, L., 1984. *Ditteri (Diptera)*. C.N.R., AQ / Italie, 28 : 1-177.
- Saether, O.A., 1990. A review of the genus *Limnophyes* Eaton from the Holarctic and Afrotropical regions (Diptera : Chironomidae, Orthocladiinae). *Ent. Scand. Suppl.*, 35 : 1-139.
- Steger, Ch., 1972. *Contribution à l'étude des Ostracodes des mares temporaires de Camargue. Autécologie de l'espèce Cypris bispinosa Lucas*. Thèse 3^{ème} cycle, Aix-Marseille III : 170 pp.
- Stella, E., 1954. Biogeographia dell'Isola di Zannone (Archipelago Poutino). *Entomotraca. R. C. Accad. Naz.*, 40 (4 5) : 150-154.
- Stephanides, T., 1948. A survey of the freshwater biology of Corfou and a certain other regions of Greece. *Prak. Hellenic. Hydrobiol. Inst.*, 2, (24) : 1-263.
- Tamanini, L., 1979. *Eterotteri acquatici (Heteroptera : Gerromorpha, Nepomorpha)*. C.N.R., AQ / Italie, 6 : 1-106.
- Terzian, E., 1979. *Ecologie des mares temporaires de l'isoetion dans la Crau et l'Esterel (France)*. Thèse 3^{ème} cycle, Aix Marseille, 221 pp.
- Thienemann, A., 1954. *Chironomus*. Leben, Verbreitung und wirtschaftlich Bedeutung der Chironomide. *Die Binnengewässer* 20 : 1-834.
- Thiéry, A., 1987. *Les Crustacés Branchiopodes Anostraca, Notostraca et Conchostraca des milieux limniques temporaires (dayas) au Maroc. Taxonomie, biogéographie, écologie*. Thèse Doctorat d'Etat, Aix-Marseille III, 405 pp.
- Tourenq, J.N., 1976. Recherches écologiques sur les Chironomidés (Diptera) de Camargue. I. Etude faunistique et biogéographique. *Annals Limnol.*, 12 (1) : 17-74.
- Vaillant, F., 1955. Recherches sur la faune madicole (hygro-pétrique s.l.) de France, de Corse et d'Afrique du Nord. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris*, sér. A, 11 : 1-258.
- Vala, J.Cl., 1989. Faune de France, France et régions limitrophes. Diptères Sciomyzidae euro méditerranéens. *Fédér. Fr. Soc. Sc. Nat.* 72 : 1-300.
- Verdier, P. & Quézel, P., 1951. Les populations de Carabiques de la région littorale languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Vie et Milieu*, 2 (1) : 69-94.
- Wallace, D., B. Wallace & G.N. Philipson, 1990. A key to the case bearing Caddis larvae of Britain and Ireland. *Freshwater Biol. Ass.*, 51 : 237.

ANNEXE 1 : LISTE DES INDICATEURS BIOLOGIQUES DU MILIEU

<i>Autécologie</i>	<i>Indicateurs biologiques</i>	<i>Répartition</i>	<i>Valence écologique</i>
	Mollusca		
stpt,er,br,rs,lt	Anisus contortus (L.)	2b ;3a ;3b ;R	*
stpt,er,br,rs,lt	A. rotundatus Bint.	1b ;2a ;2b ;3a ;3b ;R	***
stpt,br,rs,lt,	Armiger crista (L.)	3a ;3b	**
cr,sn,br,rs,lt	Gyraulus albus (Müller)	3a	***
tp,er,sa,br,rs	Galba truncatula Müller	3a ;3b ;R	***
stpt,rt,er,br,rs,lt	Physa acuta Drap.	2a ;2b ;3a ;3b ;R	**
stp,cr,sn,rs,rh	Ancylus fluviatilis Müller	3a	***
stpt,er,rs,lt	Acroloxus lacustris L.	2b ;3a ;3b	***
cr,sn,rs,lt	Ferrissia wautieri Mirelli	2b ;3a	***
	Hydridae		
rt,pr,lt	Hydra sp.1	2b ;3a	**
tpt,ps,ns	Nematoda	2a ;2b ;3a	**
	Hirudinea		
rt,ss,er,lt	Helobdella stagnalis L.	3b	*
	Oligochaeta		
stpt,rt,rs,er,lt	Limnodrilus hoffmeisteri	3b	**
stpt,rt,pr,br,rs,er,lt	Ophidonais serpentina	3a ;3b	**
cr,sn,rs,ms,lt	Enchytraeidae (5 espèces)	2a ;2b ;Ra ;R	***
	Araneidae		
stpt,pr,lt	Argyroneta aquatica L.	2b ;3a,3b	**
	Crustacea		
tpt,fl,dt,,pr	Branchippus schaefferi Fischer	1b ;2a ;2b	***
tpt,fl,dt,pr	Tanymastix stagnalis (L.)	1b ;2a ;2b	***
tpt,fl,dt,pr	Triops cancriformis (Bosc)	1b ;2a ;2b	***
tpt,pp,dt	Diaptomus sp	1a ;1b ;2a	***
tpt,pp,dt	Hemidiaptomus sp	2a ;2b ;3a	***
stpt,pp,dt	Candona neglecta	2b ;3a ;3b ;R	**
stpt,pp,dt,ns	Cypris bispinosa	3a ;3b	***
tpt,pp,dt	Acroperus harpae Sars	2a ;2b	**
tpt,pp,dt	Chydorus latus Sars	2a ;2b	**
tp,stp,pp,dt	Kurzia latissima (Kurz)	1b ;2a ;2b ;3a ;3b	*
tp,stp,pp,dt	Ceriodaphnia reticulata (Jurrine)	2b ;3a ;3b	*
tpt,pp,dt,	Daphnia curvirostris Eylmann	1b ;2a ;2b ;3a	***
tpt,pp,dt	D. obtusa Kurz	1b ;2a ;2b ;3a	***
tpt,pp,dt	D. pulex Leydig	1b ;2a ;2b ;3a	***
stpt,pp,dt	Simopcephalus exspinosus (Koch)	3a ;3b	***
tpt,pp,dt	S. vetulus (O.F. Müller)	1b ;2a ;2b ;3a	***
cr,stpt,pp,dt	Scapholeberis kingi Sars	3a	***
stpt,br,dt,rt,lt	Asellus aquaticus (L.)	2b ;3a ;3b	***
	Ephemeroptera		
cr,br,dt,hg,lt	Caenis luctuosa (Burm.)	3a	**
stpt,br,rs,hg,lt	Cloeon cognatum Stephens	2b ;3a ;3b	***
	Plecoptera		
cr,sn,xl,hg,it,	Leuctra gallica Aubert	3a ;R	***
	Odonata		
stpt,er,pr,lt	Coenagrion tenellum (Villers)	2a,2b ;3a ;3b	*
sttp,er,pr,lt	Ischnura elegans Linden	2a ;2b ;3a ;3b	**
cr,sn,pr,hg,lt	Aeschna isosceles (Müller)	2b ;3a	***
cr,sn,pr,hg,lt	Brachytron pratense (Müller)	2b ;3a	***
stpt,er,pr,hg,lt	Crocotthemis erythrae (Brullé)	2a,2b ;3a ;3b	**
stpt,er,pr,hg,lt	Orthetrum cancellatum (L.)	2b ;3a ;3b	**

<i>Autécologie</i>	<i>Indicateurs biologiques</i>	<i>Répartition</i>	<i>Valence écologique</i>
	Coleoptera		
stpt,pr,sn,lt	<i>Gyrinus caspius</i> Ménétr.	2a ;2b ;3a	**
tpt,pr,sn,lt	<i>G. urinator</i> Illiger	2a ;2b ;3a	***
stpt,ag,er,lt	<i>Haliplus guttatus</i> Aubé	2b ;3a ;3b	***
stpt,ag,er,lt	<i>H. lineatocollis</i> (Marcham)	2b ;3a ;3b	***
cr,ag,lt	<i>Peltodytes rot. rotundatus</i> Aubé	2b ;3a	***
tpt,er,pr,lt	<i>Noterus clavicornis</i> (Degeer)	1b ;2a ;2b ;3a ;3b	***
tpt,pr,er,lt	<i>Laccophilus obsoletus</i> West.	1b ;2a ;2b ;3a	***
cr,pr,hg,lt	<i>Hyphydrus aubei</i> Ganglr.	2a ;2b ;3a	***
tpt,er,pr,lt	<i>Bidessus minutissimus</i> (Germar)	2a ;2b	**
cr,sn,pr,hg,lt	<i>Dytiscus circumflexus</i> Fabr.	3a	**
cr,sn,pr,hg,lt	<i>D. marginalis</i> L.	3a	**
stpt,sn,pr,lt	<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm)	2a ;2b ;3a	***
tpt,sn,pr,lt	<i>Agabus bipustulatus</i> (L.)	2a ;2b ;3a	**
cr,sn,pr,lt	<i>A. nebulosus</i> (Forster)	2a ;2b ;3a	**
stpt,pr,er,lt	<i>Cybister lateralimarginalis</i> Degeer	3b	***
tpt,sn,pr,lt	<i>Hydroporus planus</i> (Fabr.)	2b ;3a ;R	**
tpt,sn,pr,lt	<i>H. tessellatus</i> Drapiez	2b ;3a ;R	***
tpt,pr,er,lt	<i>Rhantus suturalis</i> (MacL.)	1b ;2a	*
cr,tpt,pr,lt	<i>Ochthebius dilatatus</i> Steph.	2a ;2b ;3a ;R	***
cr,sn,pr,lt	<i>O. nobilis</i> Villa	2b ;3a	**
tpt,pr,er,lt	<i>Berosus affinis</i> Brullé	1b ;2a ;2b	**
tpt,pr,er,lt	<i>B. signaticollis</i> (Charp.)	1b ;2a ;2b ;3a	***
tpt,pr,lt	<i>Helophorus alternus</i> Gené	1b ;2a ;2b ;3a ;R	**
tpt,pr,lt	<i>H. asturiensis</i> Kuw.	1b ;2a ;2b ;3a	**
tpt,pr,er,lt	<i>H. fulgidicollis</i> Motsh.	1b ;2a	***
tpt,pr,er,lt	<i>H. grandis maritimus</i> Rey	1b ;2a ;2b	***
tpt,cr,pr,lt	<i>H. griseus</i> Herbst	2b ;3a ;R	***
tpt,pr,er,lt	<i>H. liguricus</i> Angus	1b ;2a ;2b	***
stpt,pr,hg,lt	<i>Laccobius atr. ytensis</i> Scharp.	2b ;3a ;3b ;R	*
stpt,pr,hg,lt	<i>L. muls. mulsanti</i> Zaits.	2a ;2b ;3a ;3b	**
stpt,pr,hg,lt	<i>L. str. striatulus</i> (Fabr.)	2b ;3A ;3b ;R	**
stpt,hg,br,lt	<i>Anacaena limbata</i>	2b ;3a ;3b	**
stpt,hg,dt,lt	<i>Limnebius</i> sp.1	2b ;3a ;3b	**
stpt,dt,xl,lt	<i>Cercyon</i> sp.1	3a ;3b	**
stpt,hg,pp,lt	<i>Hydrochus angustatus</i> Germar	2b ;3a	**
tpt,hg,lt	<i>Hydroscapha granulum</i> (Motsh.)	1b ;2a ;R	***
cr,pp,xl,lt	<i>Dryops algericus</i> (Lucas)	3a	***
cr,pp,xl,lt	<i>D. gracilis</i> (Karsch)	3a ;3b	***
cr,dt,xl,lt	<i>Oulimnius cf. major</i> (Rey)	2b ;3a	**
er,pp,sa,	Donaciinae	2b ;3a ;3b	*
	Heteroptera		
tpt,er,ns,sc,lt	<i>Plea leachi</i> Linné	1 ;2 ;3	**
stpt,er,sc,lt	<i>Nepa cinerea</i> var. <i>minor</i> Puton	3a ;3b	**
stpt,er,sc,lt	<i>Microvelia reticulata</i> (Burm.)	3a ;3b	***
stpt,er,sc,ns,lt	<i>Naucoris cimicoides</i> L.	2a ;2b ;3a ;3b	**
stpt,er,sc,ns,lt	<i>Notonecta mac. conspersus</i> Stal.	1b ;2a ;2b ;3a ;3b	**
tpt,er,sc,ns,lt	<i>Sigara lateralis</i> Leach	1a ;1b ;2a ;2b	**
tpt,er,sc,ns,lt	<i>S. stagnalis</i> Leach	1a ;1b ;2a ;2b	**
	Trichoptera		
stpt,er,pr,lt	<i>Holocentropus stagnalis</i> (Albarda)	2b ;3a ;3b	**
stpt,cr,dt,xl,hg,lt	<i>Limnephilus affinis</i> Curtis	2b ;3a ;3b	***
stpt,cr,dt,xl,hg	<i>L. centralis</i> Curtis	3a	***

<i>Autécologie</i>	<i>Indicateurs biologiques</i>	<i>Répartition</i>	<i>Valence écologique</i>
	Diptera		
cr,pq,ss,sc,ns	Atrichopogon sp.1	2a ;2b ;3a	*
cr,pq,sc,ns	Bezzia sp	2b ;3a	*
cr,pq,sc,ns	Culicoides sp.1	2b ;3a	*
tpt,pq,sc,ns	Dasyhelea sp.1	1b ;2a ;2b ;3a	*
pr,pq,sc,ns	Forcipomyia sp.1	3a	*
pq,sc,ns	Stilobezzia sp.1	2b ;3a	*
stpt,er,pr,lc	Chaoborus cristallinus Degeer	2b ;3a ;3b	***
cr,pr,sc,lt	Kowarzia tenella Wahlberg	2a ;2b ;3a	**
cr,pr,sc,lt	Atalanta sp.1	2b ;3a ;R	**
stpt,pr,pq,sc	Tabanus autumnalis L.	3a ;3b	**
stpt,pr,pq,sc	T. sp.1 (cf. bovinus)	3a;3b	**
stpt,rs,hg,lt	Dixella aestivalis Meigen	2b ;3a ;3b ;R	***
cr,hm,fl,rh	Simulium angustipes Edw.	3a ;R	***
cr,hm,fl,rh	S. sp.1	R	***
tpt,pr,sc,lt	Hydromyia dorsalis (Fabr.)	2b ;3a ;R	***
stpt,pr,sc,lt	Iliione albiseta (Scop.)	2b ;3a ;3b ;R	***
tpt,pr,sc,lt	Pherbellia dorsata (Zett.)	2a ;2b ;3a ;R	***
stpt,pr,sc,lt	Sepedon sphegea (Fabr.)	3a ;3b	***
tpt,er,pr,sc	Tetanocera ferruginea Fall.	2a ;2b ;3a	***
ttp,pr,sc,hm,ns	Muscidae(<i>Haematobia</i>)	R	***
ttp,er,pq,ss,ns	Anopheles maculipennis Meig.	2b ;3a ;3b ;R	***
ttp,er,pq,ss,ns	Culex pipiens L.	3a ;3b	***
ttp,er,pq,ss,ns	Orthopodomya pulchripalpis (Rond.)	3a ;3b	***
	Diptera-Chironomidae		
er,pr,hg,lt,lc	Macropelopia nebulosa	2b ;3a ;3b ;R	***
er,pr,hg,lt,lc	Procladius choreus (Mg.)	2a ;2b ;3a ;3b ;R	***
cr,pr,hg,lt	P. sagittalis(K.)	2b ;3a	***
cr,pr,hg,lt	Xenopelopia falcigera (K.)	2b ;3a	***
cr,sn,pr,hg,lt	Zavrelimyia barbatipes (K.)	2b ;3a ;R	***
cr,rs,hg,lt	Acricotopus lucens (Zett.)	2b ;3a	**
cr,sa,rs,ms	Bryophaenocladus nidorum (Edw.)	2b ;3a	**
cr,sa,rs,ms	B. vernalis (G.)	2b	**
cr,sa,rs,ms	Chaetocladius melaleucus (Mg.)	2b ;3a ;R	***
cr,rs,hg,lt	Corynoneura carriana Edw.	2b ;3a	**
cr,rs,hg,lt	C. lobata Edw.	2b ;3a ;R	***
stpt,er,pp,hg,lt	Cricotopus flavocinctus (K.)	2b ;3a ;3b	***
stpt,er,pp,hg,lt	C. intersectus (Staeger)	2b ;3a ;3b	***
stpt,er,pp,hg,lt	C. sylvestris (Fabr.)	2b ;3a ;3b	***
cr,pp,hg,rh	C. triannulatus (Macq.)	3a	*
cr,rs,hg,rh	Eukiefferiella claripennis (Lund.)	2b ;3a ;R	***
cr,rs,hg,rh	E. ilkleyensis (Edw.)	2b ;3a ;R	***
cr,sn,rs,it,hg	Heterotrissocladus marcidus (Walk.)	2a ;2b ;3a ;R	***
cr,sn,rs,it,hg	H. sp.1 (sp.n.)	2a ;2b ;3a	***
cr,sn,rs,hg,ms	Hydrobaenus distylus (K.)	2b ;3a ;R	***
cr,rp,hg	Limnophyes habilis (Walk.)	1b ;2a ;2b ;3a ;R	**
cr,sa,ms	L. pentaplastus (K.)	2a ;3a ;R	**
cr,sn,sa,hg	L. punctipennis (G.)	1b ;3a ;R	***
cr,sn,sa,hg	L. sp.1 (sp.n.)	1b ;2a ;3a	***
cr,sn,sa,hg	L. sp.2 (sp.n.)	2a ;2b ;3a	***
sa,rp,rs,ms	Mesosmittia fluxuella (Edw.)	1b ;2a ;2b	***
cr,sn,rs,sa,hg	Metriocnemus atriclava K.	2b ;R	***
cr,sn,rs,sa,hg	M. eurynotus (Holm.)	3a ;R	***

<i>Autécologie</i>	<i>Indicateurs biologiques</i>	<i>Répartition</i>	<i>Valence écologique</i>
cr,sn,rs,sa,ms	<i>M. fuscipes</i> (Mg.)	2b ;3a ;R	***
cr,sn,rs,sa,ms	<i>M. terrester</i> Pag.	2b ;3a ;R	***
cr,sn,rs,sa,hg	<i>M. ursinus</i> (Holm.)	2b ;3a ;R	***
cr,sn,rs,md	<i>Orthocladius fuscimanus</i> (K.)	2b ;3a ;R	***
cr,rs,hg,rh	<i>O. oblidens</i> (Walk.)	3a ;R	**
cr,rs,hg,rh	<i>O. rubicundus</i> (Mg.)	3a,R	**
cr,rs,hg,rh	<i>O. rivicola</i> K.	3a ;R	**
cr,rs,hg,lt,rh	<i>Parametriocnemus stylatus</i> (K.)	2b ;3a ;R	**
cr,sa,md,hg	<i>Paraphaenocladus impensus</i> (Walk.)	2b ;3a ;R	**
cr,rs,rh,hg	<i>Paratrichocladus rufiventris</i> (Mg.)	2b ;3a ;R	**
cr,ag,dt,hg,lc	<i>Psectrocladius bisetus</i> G.	2a ;2b ;3a	**
cr,ag,dt,hg,lc	<i>P. limbatellus</i> (Holm.)	2a ;2b ;3a ;	***
cr,ag,dt,hg,lc	<i>P. oxyura</i> Langton	2a ;2b ;3a ;	**
cr,ag,dt,hg,lc	<i>P. sordidellus</i> (Zett.)	2a ;2b ;3a	**
cr,sn,hg,ag,lt	<i>P. sp.1</i> (sp.n.)	1b ;2a ;2b ;3a	***
sa,rp,hg	<i>Pseudosmittia baueri</i> Str.	1b ;2a ;3a ;R	**
cr,sn,hg,ms,rh	<i>Rheocricotopus cf. gallicus</i> Lehm.	2b ;3a ;R	***
cr,rs,hg,rh	<i>R. glabricollis</i> (Mg.)	2b ;3a ;R	***
cr,rs,hg,lt	<i>Thienemanniella vittata</i> Edw.	2b ;3a ;R	***
er,hg,rh	<i>Tvetenia verrali</i> (Edw.)	3a ;R	**
stpt,er,dt,rt,lc,lt	<i>Camptochironomus pallidivittatus</i> (Mall)	3b	*
stpt,er,dt,rt,lc,lt	<i>Chironomus annularius</i> (de Geer)	1b ;2a ;2b ;3a ;3b ;R	***
tpt,er,dt,rt,lt	<i>C. aprilius</i> Mg.	2b ;3a	*
tpt,er,dt,rt,lt	<i>C. dorsalis sensu</i> Strenzke	2a ;2b ;3a	***
tpt,er,dt,rt,lc,lt	<i>C. luridus</i> Str.	2a ;2b ;3a ;3b	**
stpt,er,dt,rt,lc,lt	<i>C. pseudothummi</i> Str.	3a ;3b	***
stpt,er,dt,rt,lc,lt	<i>C. riparius</i> Mg.	1b ;2a ;2b ;3a ;3b ;R	**
tpt,er,rs,lt	<i>C. sp.1</i> (cf. <i>longistylus</i>)	2b ;2a ;3a	***
stpt,er,dt,rt,lc,	<i>Dicrotendipes notatus</i> (Mg.)	3a ;3b	**
er,dt,rt,lt	<i>Endochironomus tendens</i> (Fabr.)	2, ;3a ;3b	*
er,dt,rs,lt	<i>Kiefferulus tendipediformis</i> (G.)	2b ;3a ;3b	**
stpt,er,dt,rs,lc,lt	<i>Microchironomus tener</i> (K.)	2a ;2b ;3a ;3b	**
cr,dt,rs,lt	<i>Microtendipes confinis</i> (Mg.)	2b ;3a ;	**
cr,dt,rs,lt	<i>M. diffinis</i> Edw.	2a ;2b ;3a	**
cr,dt,rs,lt	<i>M. pedellus</i> (de Geer)	2b ;3a	***
stpt,er,dt,rs,lc,lt	<i>Parachironomus parilis</i> (de Geer)	2a ;2b ;3a ;3b	**
cr,dt,rs,lt	<i>Paratendipes albimanus</i> (Mg.)	2b ;3a ;R	***
cr,dt,rs,lt	<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Mg.)	2b,3a	*
cr,sn,dt,rs,hg,lt	<i>Polypedilum albicorne</i> (Mg.)	2b ;3a	***
cr,sn,dt,rs,hg,lt	<i>P. barboyoni</i> Serr.-Tos.	3a	***
er,rt,dt,hg,lt	<i>P. nubeculosum</i> (Mg.)	2a ;2b ;3a ;3b	**
cr,sn,dt,rs,hg,lt	<i>P. nubifer</i> (Skuse)	2b ;3a	***
cr,sn,dt,rs,hg,lt	<i>P. tritum</i> (Walk.)	3a	***
cr,sn,dt,rs,hg,lt	<i>Stictochironomus maculipennis</i> (Mg.)	2b ;3a	***
rt,dt,rs,hg,lc	<i>Cladotanytarsus mancus</i> (Walk.)	3a ;3b	*
cr,dt,rs,hg,lt,lc	<i>Micropsectra atrofasciata</i> (K.)	3a ;R	***
tpt,er,rt,dt,hg,lt	<i>M. lindrothi</i> G.	2a ;2b ;3a ;3b ;R	***
cr,dt,rs,hg,lt,lc	<i>M. notescens</i> (Walk.)	2b ;3a	***
cr,sn,dt,hg,lt	<i>Paratanytarsus austriacus</i> K.	2b ;3a	***
er,rt,dt,hg,lt	<i>P. dissimilis</i> Johan.	2b ;3a ;3b	***
cr,rt,dt,hg,lt	<i>P. grimmii</i> (Schneider)	3a ;3b	*
er,rt,dt,hg,lt	<i>P. tenellulus</i> (G.)	3b	*
cr,dt,rs,hg,lt	<i>Tanytarsus heusdensis</i> G.	2b ;3a ;R	***
cr,dt,rs,hg,lt	<i>Virgatanytarsus arduennensis</i> (G.)	3a	***

cr, crénophile ; er, eurytherme ; tpt, temporaire typique ; stpt, semi-temporaire typique ; hg, hygrophile ; rh, rhéophile ; lt, lénitophile ; lc, lacustre ; sa, subaquatique ; ms, muscicole ; rp, ripicole ; md, madicole ; sn, sensible ; rt, résistant ; ns, nuisible ; pr, prédateur ; dt, détritivore ; br, brouteur ; pp, phytophage ; rs, racleur ou mangeur de substrat ; ag, algivore ; xl, xylophage ; sc, suceur ; ss/hm, suceur de sang / haematophage ; pq, piqueur

Typologie des mares de Roque-Haute

James MOLINA

Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles, Antenne Languedoc-Roussillon, Institut de Botanique
163 rue Auguste Broussonnet, F-34090 Montpellier, France

RESUME

La Réserve Naturelle de Roque-Haute (Hérault, France) abrite un patrimoine naturel exceptionnel constitué par plus de 200 mares oligotrophes méditerranéennes temporaires et par une flore remarquable, avec notamment 24 espèces protégées.

Plusieurs associations végétales originales ont été décrites sur le site de Roque-Haute et relèvent des habitats naturels inscrits dans la "Directive Habitats" de l'Union Européenne. Ces associations se retrouvent souvent dans une même mare qui, dès lors, devient l'unité de gestion à prendre en compte. Une typologie à l'échelle de la mare, fondée sur la physionomie végétale et sur les espèces dominantes, a été élaborée pour être utilisée par le gestionnaire du site.

Actuellement, les problèmes rencontrés sont liés à des phénomènes d'eutrophisation et d'envahissement par des héliophytes coloniaux (scirpes, roseaux ou massettes), ou par des ligneux du maquis avoisinant (cistes), ou encore par des arbustes comme les ormes et les frênes qui poussent au bord des mares.

Mots-cléfs : végétation méditerranéenne, mares oligotrophes temporaires méditerranéennes, *Isoetion*, *Preslion*, flore protégée

ABSTRACT

The Roque-Haute Natural Reserve (Hérault, France) encompasses an exceptional natural heritage comprising more than 200 oligotrophic Mediterranean ponds. In those natural habitats grows an inestimable flora including 24 protected species of plants. In Roque-Haute, very rare plant associations were first described by phytosociologists, of which numerous amphibious communities have been placed under the "Habitats Directive" of the European Union. Often, these associations are gathered in the same pond, which then has to be considered as the effective unit for management.

A pond typology based on the vegetation physiognomy and dominant plant species has been suggested for use by the site manager. At the present time, most of the problems concerning rare plants and communities are correlated with invasive plants (and consecutive eutrophication of water), such as helophytes (reeds, bulrushes, sea club-rushes), or sclerophyllous shrubs from the maquis (*Cistus spp.*), or deciduous trees growing at the pond edge (elms, ashes).

Key-words: Mediterranean vegetation, oligotrophic Mediterranean pond, *Isoetion*, *Preslion*, protected flora

INTRODUCTION

Roque-Haute constitue un site célèbre en France depuis le milieu du 19^{ème} siècle pour les plantes rares qu'il abrite, particulièrement pour les ptéridophytes appartenant aux genres *Isoetes*, *Pilularia* et *Marsilea*. Dans la première moitié du 20^{ème} siècle, les chercheurs se sont attachés à décrire les associations végétales formées par ces espèces patrimoniales (Braun-Blanquet, 1936 ; Braun-Blanquet *et al.*, 1952), puis à comprendre le fonctionnement de ces communautés végétales. De nos jours, la mise en oeuvre de la "Directive Habitats" place le site de Roque-Haute au rang de site d'intérêt communautaire par les habitats naturels qu'il héberge. Les nombreuses plantes rares constituant ces communautés remarquables relevant de l'*Isoetion* et du *Preslion*, confèrent à Roque-Haute toute sa notoriété et son intérêt dans la conservation de la biodiversité générale.

Se pose dès lors, pour le gestionnaire du site, le problème de l'unité de gestion (espèce, association, écosystème...) à prendre en compte pour assurer la conservation de cette biodiversité remarquable.

HISTORIQUE DE LA DECOUVERTE DU SITE

Le lieu de Roque-Haute a été rendu célèbre par les herborisations qu'ont pu y mener les amateurs de la "science aimable" depuis le milieu du 19^{ème} siècle. C'est à l'occasion de la tenue de la 8^{ème} session extraordinaire de la toute jeune Société Botanique de France en 1862, que la région de Béziers et de Narbonne, jusqu'ici trop souvent ignorée au profit de la cité montpelliéraine et de ses alentours allant jusqu'aux Cévennes, sera reconnue et plus particulièrement que le site de Roque-Haute sera consacré.

On ne sait pas précisément qui a découvert le site d'herborisation de Roque-Haute. Pierre Duchartre, né en 1811 à Portiragnes, a beaucoup exploré sa contrée natale avant de professer la botanique à Paris. Il est l'auteur d'un "*Mémoire sur la géographie botanique des environs de Béziers*" lu en 1844 et fort remarqué à l'Académie des Sciences, dont un extrait sera publié la même année dans les comptes rendus de l'Académie. Mais la découverte du site est peut-être également due à un infatigable botaniste, le jardinier Esprit Fabre originaire de la ville d'Agde. Aubouy (1897) affirme que la découverte à Roque-Haute d'*Isoetes setacea*, 60 ans après sa découverte à Grammont par Pélissier et Banal, lui revient. Cette dernière espèce avait été dé-

terminée, à l'époque, sous le nom d'*Isoetes lacustris* par Linné lui-même, à qui un échantillon avait été envoyé par l'abbé Duvernois (voir à ce sujet Harant *et al.*, 1950).

Quelques botanistes, parmi lesquels Esprit Fabre (collaborateur de Dunal), le Dr Théveneau (qui a trouvé *Damasonium polyspermum* à Agde en 1857), le capitaine Braun, le Dr Jamain, les frères Liobéris et Indes de la Doctrine Chrétienne (découvreurs d'*Iris xyphium* sur la plage de Portiragnes) ont, vers le milieu du 19^{ème} siècle, fait de nombreuses trouvailles qui ont suscité l'intérêt et la visite de la Société Botanique de France. Le site de Roque-Haute comprenait à l'époque le plateau avec ses mares et ses garrigues mais s'étendait également jusqu'à la plage, englobant la végétation des terrains salés et des dunes.

Pendant l'excursion de la Société Botanique de France, le 3 juin 1862, Durieu de Maisonneuve découvrit, sous des cistes, l'Isoète qui porte son nom, *Isoetes duriaei* Bory, dont ce fut la première mention en France. Il échappait alors à la sagacité des collecteurs tout occupés à ramasser "en abondance" *Isoetes setacea* Lam. Le jardinier Fournier fit d'ailleurs d'abondantes récoltes d'*I. duriaei* qu'il distribua quelques jours plus tard aux sociétaires (Théveneau, 1862).

Esprit Fabre découvrit un *Marsilea* nouveau pour la Flore de France entre 1931 et 1935, qui lui fut dédié par Félix Dunal sous le nom de *Marsilea fabri* en 1936. On pensait que le champ de sa découverte était Roque-Haute qui a longtemps été considéré comme la seule station française de *Marsilea strigosa* Willd. (= *M. pubescens* Tenore, = *M. fabri* Dunal). En fait, il la découvrit à Agde-même, dans un emplacement aujourd'hui disparu sous les aménagements de la station balnéaire du Cap d'Agde (Saint-Hilaire, 1836 ; Dunal, 1837). Il existe actuellement trois localités de cette espèce en France, toutes situées en Languedoc-Roussillon (Boudrie *et al.*, 1998 ; Lewin, 1997).

En 1866, B. Balansa fit la découverte à Roque-Haute de deux plantes nouvelles pour la France, *Pilularia minuta* Durieu et un *Riella*, qui sera plus tard nommé *Riella gallica* (Balansa, 1866 ; Duval-Jouve, 1869). Professeur à Pézenas, B. Biche herborisa dans la région dès 1856 et étudia la flore de Roque-Haute en 1875 avec le Dr Théveneau, P. Chalon et P. Cannat. Il publia en 1880 la flore des environs de Roque-Haute. Ses herbiers sont conservés dans l'Herbier de l'Institut de Botanique de Montpellier (MPU). De

nombreux travaux floristiques furent par la suite consacrés à Roque-Haute et à la région de Béziers (voir particulièrement Carles, 1895).

Plus récemment, en 1992, *Aristolochia clusii* Lojac. (plante considérée jusqu'alors comme endémique de Sicile, de Malte et du sud de l'Italie) fut découvert par Ph. Jauzein sur les pentes du volcan de Roque-Haute (Jauzein, 1992).

Au titre des espèces rares, il faut aussi signaler la découverte par G. Dutartre en 1979 d'*Ophioglossum azoricum* C. Presl. (Boudrie *et al.*, 1998), espèce non directement liée aux mares.

Cette richesse floristique se traduit indirectement au travers de la liste des espèces protégées présentes sur Roque-Haute. On n'en dénombre pas moins de 24, soit presque 10 % des espèces protégées présentes dans la région Languedoc-Roussillon, dont le nombre atteint 260 (cumul des protections nationale et régionale).

Trois espèces (*Marsilea strigosa*, *Isoetes setacea* et *Pilularia minuta*) sont inscrites dans la Convention de Berne de 1979, relative à la conservation de la faune et de la flore sauvages, alors que le *Marsilea* est inscrite aux annexes II et IV de la "Directive Habitats" de mai 1992.

Il faut encore signaler que nombreuses sont les espèces citées dans le Livre rouge de la flore rare et menacée de France (Olivier *et al.*, 1995). Ces végétaux font partie d'un patrimoine naturel remarquable dont héritent les propriétaires et les gestionnaires du site de Roque-Haute et qu'il convient de conserver (Tableau 1).

APPROCHE PHYTOSOCIOLOGIQUE DES COMMUNAUTES VEGETALES DE ROQUE-HAUTE

La première approche fut celle de la phytosociologie qui s'est développée notamment au cours de la première moitié du 20^{ème} siècle à Montpellier avec l'école zuricho-montpelliéraine. On doit à Josias Braun-Blanquet (1936) d'avoir étudié les mares de Roque-Haute de ce point de vue et d'avoir le premier remarqué l'originalité des communautés végétales qui les peuplaient. Il qualifiait les associations végétales des mares temporaires de "joyau phytosociologique". Dans sa synthèse sur les groupements méditerranéens (Braun-Blanquet *et al.*, 1952), cet auteur rattache les associations végétales présentes sur Roque-Haute à deux alliances :

- alliance de l'*Isoetion* Br.-Bl. 1931,
- alliance du *Preslion cervinae* Br.-Bl. 1931.

Celles-ci réunissent des associations végétales amphibies, caractérisées par des espèces très spécialisées, capables de supporter des périodes prolongées de mise en eau et des périodes de sécheresse très forte.

Sur les 7 associations rattachées par Braun-Blanquet à l'alliance de l'*Isoetion*, deux furent décrites de Roque-Haute :

(i) L'*Isoetetum setacei* Br.-Bl. (1931) 1935 [association à *Isoetes setacea* et *Peplis hispidula* (= *Lythrum borysthenicum* (Litv.) Schrank) Br.-Bl. 1931] :

Dans son stade de développement optimum, elle forme une pelouse dense dominée par *Isoetes setacea* Lam. C'est à cette association qu'appartiennent *Marsilea strigosa* Willd., *Pilularia minuta* Durieu et *Ranunculus lateriflorus* DC. Elle existait dans trois autres secteurs de la plaine languedocienne d'où elle a disparu à la suite de modifications du milieu : drainage, mise en eau permanente (Médail *et al.*, 1998). Une nouvelle localité vient d'être découverte dans la région de Béziers (Melki *in* Boudrie *et al.*, 1998).

(ii) Le *Myosuro-Bulliardetum vaillantii* Br.-Bl. 1935 :

Elle nécessite pour se développer une période de mise en eau plus courte que l'association précédente. Elle se retrouve en périphérie des mares, sur les niveaux plus élevés, au contact du maquis avoisinant, ou dans des mares qui s'assèchent plus rapidement. Ses caractéristiques sont *Crassula vaillantii* (Willd.) Roth [= *Bulliarda vaillantii* (Willd.) DC.], *Myosurus breviscapus* Huth (= *M. heldreichii* Lév.) et *Veronica acinifolia* L.

Citons parmi les autres associations de cette alliance :

(i) L'*Isoetetum duriaei* Br.-Bl. (1931) 1935 (association à *Isoetes duriaei* et *Juncus capitatus* Br.-Bl. 1931), présent sur le site. Il correspond à des milieux temporairement inondés dans le maquis et en bordure des mares. Plusieurs faciès, à *Lotus conimbricensis* Brot., à *Lythrum thymifolia* L. ou à *Isoetes duriaei* Bory peuvent se rencontrer. Ce sont des communautés généralement de faible étendue. Cette association se retrouve dans la plaine méditerranéenne sur des sols acides temporairement inondés ou sur des suintements dans les massifs cristallins.

Taxons	Noms français	Protection nationale *	Protection régionale **	Observations
<i>Aristolochia clusii</i> Lojac.	Aristolochie de l'Escluse		X	hors des mares pentes sèches
<i>Crassula vaillantii</i> (Willd.) Roth	Crassula de Vaillant		X	
<i>Damasonium polyspermum</i> Cosson	Etoile d'eau à nombreuses graines	X		
<i>Elatine macropoda</i> Guss.	Elatine à longs pédicelles		X	anciennement signalé
<i>Gagea granatellii</i> (Parl.) Parl.	Gagée de Granatelli	X		hors des mares pelouses sèches
<i>Heliotropium supinum</i> L.	Heliotrope couché		X	anciennement signalé
<i>Isoetes duriaei</i> Bory	Isoète de Durieu	X		maquis et bords des mares
<i>Isoetes setacea</i> Lam.	Isoète grêle ou sétacé	X		
<i>Kickxia commutata</i> (Bernh.) Fritsch	Linaires grecque	X		
<i>Lotus conimbricensis</i> Brot.	Lotier de Coïmbre		X	
<i>Lythrum borysthenicum</i> (Schrank) Litv.	Péplis dressé		X	
<i>Lythrum thymifolia</i> L.	Salicaire à feuilles de thym	X		
<i>Lythrum tribracteatum</i> Salzm.	Salicaire à trois bractées	X		anciennement signalé
<i>Marsilea strigosa</i> Willd.	Fougère d'eau à quatre feuilles	X		
<i>Myosotis sicula</i> Guss.	Myosotis de Sicile		X	
<i>Ophioglossum azoricum</i> C. Presl	Ophioglosse des Açores	X		non directement lié aux mares
<i>Pilularia minuta</i> Durieu	Pilulaire délicate	X		
<i>Polygonum romanum</i> Jacq. subsp. <i>gallicum</i> (Raffaelli) Raffaelli & Villar	Renouée de France		X	
<i>Pulicaria sicula</i> Moris	Pulicaria de Sicile		X	anciennement signalé
<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertn.	Herbe de St Roch	X		
<i>Ranunculus lateriflorus</i> DC.	Renoncule à fleurs latérales	X		
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i> L.	Renoncule à feuilles d'ophioglosse	X		
<i>Tamarix africana</i> Poiret	Tamaris d'Afrique	X		bords des mares
<i>Trifolium ornithopodioides</i> L.	Trèfle pied-d'oiseau		X	anciennement signalé

Tableau 1. Végétaux supérieurs présents ou signalés sur le site de Roque-Haute et bénéficiant d'une protection réglementaire. * : arrêté du 20 janvier 1982 (J. O. du 13 mai 1982) modifié par l'arrêté du 31 août 1995 (J. O. du 17 octobre 1995)

** : arrêté du 29 octobre 1997 (J. O. du 17 janvier 1998)

Elle s'apparente plus à des tonsures qu'à une végétation de mares à proprement parler.

(ii) L'*Elatinum macropoda* Br.-Bl. (1931) 1935 (association à *Elatine macropoda* et *Herniaria glabra* Br.-Bl. 1935), à rechercher et à caractériser sur le terrain à Roque-Haute. Elle était connue des mares de Rigaud près d'Agde d'où elle a disparu ; cependant, elle existe toujours sur la même commune dans de petites cuvettes sur basalte.

Le *Preslion cervinae* est représenté par une seule association : le *Preslietum cervinae* Br.-Bl. 1931 [association à *Preslia* (= *Mentha*) *cervina* et *Eleocharis*

palustris Br.-Bl.]. C'est une association spécialisée de hautes herbes, à la différence des associations de l'*Isoetion* qui regroupent des pelouses rases ou naines (exception faite du développement d'*Isoetes setacea* en milieu inondé). Elle subit également des phases d'inondation et d'exondation.

D'autres mares sont colonisées par des hélophytes coloniaux comme le scirpe maritime (*Scirpus maritimus* L.), le roseau [*Phragmites australis* (Cav.) Steudel] ou une massette [*Typha domingensis* (Pers.) Steudel]. D'un point de vue phytosociologique, elles participent à de nombreuses associations végétales en Europe et ne peuvent, dans l'état des connaissances,

indiquer une association particulière sur Roque-Haute. Elles relèvent de conditions stationnelles déterminées (durée de submersion, qualité de l'eau, type et profondeur du substrat...). Ces mares restent généralement en eau beaucoup plus longtemps que celles de l'*Isoetion* ou du *Preslion*, et accumulent de la matière organique qui sédimente. Apparaissent également des arbustes à feuillage caduc comme les tamaris (*Tamarix africana* Poiret, *T. gallica* L.), des frênes [*Fraxinus angustifolia* Vahl subsp. *oxycarpa* (Willd.) P. Fournier] et des ormes (*Ulmus minor* Miller) particulièrement envahissants.

Quelques mares profondes s'assèchent tardivement et laissent apparaître un sol profond, épais et riche en matière organique. Sur leur bord se développent souvent des ceintures d'hélophytes. La végétation qui les colonise est franchement aquatique à base de renouées aquatiques, de callitriches, etc.

La "Directive Habitats" 92/43/CEE fixe dans sa première annexe la liste des habitats naturels à conserver au moyen d'un réseau écologique cohérent nommé Natura 2000. La liste de ces habitats se réfère à la typologie CORINE biotopes manuals (1991), qui se fonde sur une approche phytosociologique.

Ainsi, les mares temporaires méditerranéennes sont retenues sous le code 22.34* avec la mention "habitat prioritaire", c'est-à-dire que la "Communauté européenne porte une responsabilité particulière" dans leur conservation. En suivant la typologie CORINE, on peut décliner le code 22.34* en : 22.341 *Isoetion* et 22.342 *Preslion* et d'autres codes correspondant à des groupements végétaux qui ne sont pas présents sur le site.

De ce point de vue, le site de Roque-Haute est remarquable, car c'est le seul site où se trouvent certaines associations spécifiques de l'*Isoetion*, dans un réseau complexe de mares permettant l'expression de nombreuses variantes liées à la topographie, à la texture du sol, etc.

APPROCHE TYPOLOGIQUE DES MARES DE ROQUE-HAUTE

Grâce à la phytosociologie, les habitats de Roque-Haute sont facilement identifiables, du moins jusqu'à une certaine échelle. On peut en effet signaler la présence des associations dans un site ou une portion de site, ou dans une mare. Cependant, la caractérisation fine des associations végétales ne peut se faire qu'à grande échelle au sein d'une même mare, et elle est

sujette à des variations annuelles, fonction des conditions climatiques ou des perturbations extérieures (passage des sangliers par exemple). Le plus souvent, les associations sont disposées en mosaïque au sein de mares complexes. La végétation elle-même entraîne des modifications des conditions physiques et chimiques du milieu (sédimentation, apport de matière organique et eutrophisation) qui ont des répercussions sur les autres communautés présentes. Les mares évoluent sous l'action d'espèces particulières (très dynamiques) ou des facteurs induits par leur présence (eutrophisation).

L'élément minimal qui va intéresser le gestionnaire est constitué d'une mare entière avec toutes les communautés végétales qui la composent. Aussi, nous avons proposé une approche typologique simple pour aborder ces problèmes relatifs à la gestion des mares du site.

Le premier travail a été de dénombrer toutes les mares présentes sur le site, sans *a priori* sur leur importance et de les cartographier. Une campagne de terrain menée en 1994 par le Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles, a permis de recenser quelque 205 mares (Molina & Colas, 1994).

Une mare a été considérée comme une surface cohérente, recouverte à un moment de l'année par une tranche d'eau qui stagne plus ou moins longtemps. Certaines mares sont facilement cernables de par leur configuration et de par les formations végétales qui les occupent. D'autres, plus complexes, renferment plusieurs sous-unités qu'il est pratiquement impossible de délimiter sur le terrain, d'autant que les faciès de végétation qui les caractérisent sont sujets à une évolution et une dynamique parfois rapide.

La typologie proposée est simple et demande à être confortée par la suite ou affinée à l'aide d'autres paramètres. Elle se fonde sur la physionomie de la mare (sur sa complexité notamment) et principalement sur les formations végétales dominantes ou qui présentent le plus fort taux de recouvrement.

Elle prend en compte la présence d'espèces envahissantes (ligneux et espèces coloniales) et la plus ou moins longue permanence de l'eau. Ainsi, cinq grands types de mares ont été repérés :

Mares dites "à sol nu," c'est-à-dire à faible recouvrement végétal (sans Isoète)

Elles sont peu profondes et s'assèchent rapidement. Ce sont principalement des espèces annuelles qui for-

ment le cortège végétal. Dans ces mares se développent le *Myosuro-Bulliardetum vaillantii* ou des faciès appauvris de l'*Isoetetum duriaei*. Il est à noter que les formations relevant de l'*Isoetetum duriaei* sont disséminées dans les parties ouvertes du maquis et sur les bords de sentier. Apparaissent également des formations liées aux pelouses avoisinantes. Elles sont sujettes à l'envahissement par les ligneux bas du maquis (cistes). On y trouve fréquemment *Lythrum thymifolia*, *Herniaria glabra*, *Myosurus cf. breviscapus* et *Crasula vaillantii*, cette dernière très rare. Les associations végétales sont fragmentaires et interpénétrées par les communautés thérophytiques des pelouses alentours.

Ces formations sans Isoète sont généralement de faible étendue et se situent sur les marges de l'ensemble des mares. Dans la partie sud-ouest du plateau, certaines mares répondant à ce type ont été qualifiées de mares à "sol terreux" en comparaison avec d'autres à sol plutôt caillouteux (mais tout cela reste très relatif). Elles sont de plus grande taille, de faible profondeur et colonisées par de nombreuses espèces annuelles des pelouses. Leur caractérisation phytosociologique reste à faire. Deux sous-types ont été notés : à sol caillouteux, à sol terreux.

Mares à Isoètes dominants

Ce type correspond à l'*Isoetetum setacei* dans son développement optimal. Sur les bords, se développent les autres associations plus éphémères de l'*Isoetion*. L'Isoète est prospère et très abondant. Ses populations sont en très bon état de conservation à un niveau global, ce qui n'est pas toujours le cas dans certaines mares envahies par les ormes et les scirpes. Il s'exprime dès les premières pluies et forme un gazon dense qui ne flétrit qu'aux premières sécheresses. On observe de nombreuses germinations entre les touffes et dans les secteurs dégagés ou décapés par les sangliers. C'est dans ces mares que poussent *Marsilea strigosa* et la rare Pilulaire revue en 1996 (Boudrie *et al.*, 1998). De nombreuses espèces annuelles accomplissent leur cycle sur la terre encore humide, dès que la mare s'assèche (*Juncus pygmaeus*, *Juncus capitatus*, *Juncus tenageia*, *Myosotis sicula*, *Exaculum pusillum*).

Mares à graminées et à joncs vivaces dominants

Ces mares sont le plus souvent hétérogènes avec différents faciès en fonction de la topographie et donc

de la permanence de l'eau. Elles correspondent à des formations du *Preslietum cervinae* mais aussi à des faciès de pelouses mésophiles dominées par des espèces vivaces quelque peu coloniales. On trouve également, en fonction des conditions stationnelles, des fragments bien représentés des associations de l'*Isoetion*. Dans les cuvettes qui retiennent plus longtemps l'eau atmosphérique, des héliophytes coloniaux s'installent en peuplements denses. Dans ces mares s'installent les frênes, et particulièrement les ormes qui deviennent très envahissants.

On peut y trouver *Juncus striatus* Schousboe, espèce estimée rare dans la région mais certainement de répartition mal connue. Dans ces mares, prospère aussi *Oenanthe silaifolia* M. Bieb. qui s'exprime vers la fin du printemps.

Mares à grandes héliophytes

Elles sont en eau relativement longtemps et se caractérisent par une espèce dominante.

On trouve un faciès très dynamique à scirpe maritime s'installant facilement dans les dépressions sur sol profond des mares du type précédent. Le système souterrain rhizomateux permet au scirpe de rapidement occuper tout l'espace qui lui est favorable. Il est à noter que des espèces de *Juncus* vivaces ou même *Scirpus holoschoenus* ne sont pas envahissants. Dans les trouées de la végétation, apparaissent des espèces nitrophiles appartenant aux genres *Chenopodium*, *Solanum*, etc. Quand les conditions hydriques sont encore plus favorables, s'installent des roseaux et des massettes ou, dans de rares cas, le scirpe des lacs (*Scirpus tabernaemontani* C.C. Gmelin). Ces mares sont souvent ceinturées de tamaris, de frênes ou d'ormes.

Ainsi, nous avons noté trois grands sous-types :
 -à massettes (*Typha sp.*) ;
 -à roseaux (*Phragmites australis*) ;
 -à scirpes (*Scirpus spp.*).

Mares à tranche d'eau importante avec peu de végétation au fond

Quelques mares conservent l'eau très longtemps et sont trop profondes pour être envahies par des héliophytes sur toute leur surface. Sur leur bord se développent des ceintures de grands héliophytes et poussent des ligneux. La végétation est essentiellement aquatique, à base de renoncules et de callitriches.

A noter que *Ranunculus circinnatus* Sibth., espèce rare en région méditerranéenne a été trouvée dans une de ces mares. Quand elles s'assèchent, un sol brun noir apparaît, sur lequel quelques annuelles ubiquistes et tardives peuvent se développer.

CONCLUSION

Les espèces et les communautés végétales rencontrées sur Roque-Haute soulignent tout l'intérêt patrimonial de ce site exceptionnel. Il convient dès lors de gérer cet ensemble pour conserver toutes ses richesses face aux phénomènes d'évolution de la végétation. La typologie présentée permet de dresser un état des lieux à un instant donné. Soulignons que cette typologie a été validée dans le travail préliminaire de Grillas & Tan Ham (1998) en se basant sur l'analyse statistique multivariée des données floristiques des mares de Roque-Haute. Elle constitue une base pour établir un plan de gestion et permet aussi de focaliser l'attention sur certaines mares afin de comprendre leur fonctionnement propre et leur évolution.

BIBLIOGRAPHIE

- Aubouy A.-F., 1897. *L'Isoetes de la mare de Grammont, près Montpellier (Isoetes setacea Delile)*. Extrait des *Annales Société Botanique de Lyon* 22 (1897), Association Typographique, Lyon, 5 p.
- Balansa B., 1866. Découverte de deux cryptogames nouvelles pour la France. *Bull. Soc. Bot. France*, 13 : 93.
- Biche B., 1880. Flore des environs de Roque-Haute, communes de Vias et de Portiragnes. *Bull. Soc. Et. Sc. Nat. Béziers* 1880 : 119-144.
- Boudrie M., Michaud H., Molina J. & Salabert J., 1998. Observations ptéridologiques dans le département de l'Hérault. *Le Monde des Plantes*, 462 : 11-19.
- Braun-Blanquet J., 1936. Un joyau floristique et phytosociologique "*L'Isoetion*" méditerranéen. *Comm. S.I.G.M.A.* 42 : 1-23 ; extrait *Bull. Soc. Etude Sc. Nat. de Nîmes*, 47 (1930-1935).
- Braun-Blanquet J., Roussine N. & Nègre R., 1952. *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. CNRS éd., Paris, 298 p.
- Carles P., 1895. La botanique à Béziers. *Bull. Soc. Et. Sc Béziers*, 18 : 3-15.
- Chalon M., 1877. Rapport de M. Chalon sur l'excursion faite à Roque-Haute. *Bull. Soc. Et. Sc. Nat. Béziers* (1876) 1 : 49-51.
- CORINE biotopes manual, 1991. *Habitats of the European Community*. Office for Official publications of the European Communities, Luxembourg, 300 p.
- Dunal F., 1837. Observations d'Esprit Fabre sur la structure, le développement et les organes générateurs d'une espèce de *Marsilea* trouvée dans les environs d'Agde. *Annales des Sciences Naturelles*, 2^{ème} série, 7 : 221-233 + 2 planches.
- Duval-Jouve J., 1869. Note sur une localité nouvelle du *Pilularia minuta* Dr. *Bull. Soc. Bot. France*, 16 : 210-213.
- Grillas P. & Tan Ham L., 1998. Dynamique intra- et inter-annuelle de la végétation dans les mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute : programme d'étude et résultats préliminaires. *Ecologia Mediterranea*, 24(2) : 215-222.
- Harant H., Quézel P. & Rioux J.-A., 1950. L'*Isoetion* de la Mare de Grammont. *Bull. Soc. Bot. de France*, 97 : 173-174.
- Jauzein Ph., 1992. *Aristolochia clusii* Lojaccono en France. *Le Monde des Plantes*, 443 : 27-28.
- Médail F., Michaud H., Molina J., Paradis G. & Loisel R., 1998. Conservation de la flore et de la végétation des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne. *Ecologia Mediterranea*, 24(2) : 119-134.
- Lewin J.-M. & Escoubeyrou G., 1997. L'*Isoetion* et groupements associés en Fenouillèdes (Pyrénées-Orientales). *Le Monde des Plantes*, 460 : 22-23.
- Molina J. & Colas B., 1994. *Éléments pour une conservation de la diversité floristique des mares de Roque-Haute*. Conservatoire Botanique national méditerranéen de Porquerolles, 31 p. (Rapport inédit)
- Olivier L., Galland J.-P., Maurin H. & Roux J.-P. 1995. *Livre Rouge de la flore menacée de France. Tome I : Espèces prioritaires*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Ministère de l'Environnement Eds., [i]-lxxxvi, [ii], 1-486, [ii], [xci]-xlx.
- Saint-Hilaire A. (de), Mirbel & Dutrochet, 1836. Rapport fait à l'Académie des Sciences, par MM. De Mirbel, Dutrochet et Auguste de Saint-Hilaire, rapporteur, sur un Mémoire relatif à la structure et au développement des organes générateurs d'une espèce de *Marsilea* trouvée par M. Esprit Fabre dans les environs d'Agde. *Annales des Sciences Naturelles*, 2^{ème} série, 6 : 375-381.
- Thévèneau A., 1862. Rapport de M. A. Thévèneau sur l'herborisation dirigée par lui, le 3 juin, aux garrigues de Prègues et à Roque-Haute. *Bull. Soc. Bot. France, Session extraordinaire à Béziers et à Narbonne en juin 1862*, 9 : 573-578

Dynamique intra- et inter-annuelle de la végétation dans les mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute : programme d'étude et résultats préliminaires

Patrick GRILLAS & Laurine TAN HAM

Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc 13200 Arles, France

RESUME

Les mares temporaires méditerranéennes sont caractérisées par une grande richesse floristique et par la présence d'espèces rares. La végétation des mares temporaires a largement été décrite par de nombreux auteurs mais la dynamique et la dépendance de cette dynamique aux facteurs physiques et biotiques du milieu ont été peu étudiées. Les objectifs de ce projet sont d'étudier sur les mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute (1) la composition spécifique de la végétation des mares en relation avec le fonctionnement hydrologique intra- et inter-annuel des mares et (2) d'étudier l'impact de diverses perturbations sur la dynamique inter-annuelle de la végétation. La réserve contient environ 200 mares avec des caractéristiques hydrologiques et écologiques variées. Pendant la première phase de ce projet (3 ans), la dynamique intra- et inter-annuelle de la végétation sera étudiée sur un échantillon de 21 mares sur la Réserve Naturelle de Roque-Haute accompagnée par une étude hydrologique détaillée des mares et la mise au point d'un modèle hydrologique. La première phase a débuté en 1996 avec une mesure mensuelle de la végétation entre mai et août sur un échantillon de 21 mares sélectionnées en fonction d'une classification antérieure. Les résultats de la première année montrent que la richesse totale des mares n'était pas corrélée avec la longueur des transects ou avec le nombre de quadrats. La classification de Molina a été confirmée par l'analyse statistique multivariée des données floristiques. La composition spécifique de la végétation vivante s'est modifiée durant la période d'étude pendant que les mares s'asséchaient. La dynamique de la végétation et les facteurs de perturbation doivent être pris en compte dans la gestion du site afin de maintenir sa richesse floristique.

Mots clés : végétation, marais temporaires, communautés végétales, dynamique intra-annuelle

SUMMARY

The species richness of vegetation and the occurrence of rare species are characteristic features of Mediterranean temporary pools. The vegetation of temporary pools has often been described in the Mediterranean region but few studies have concentrated on the dynamics and its control by abiotic and biotic factors. The objectives of this project on the Roque-Haute Nature Reserve are to study (1) the relationships between the species composition of pools and the intra- and inter-annual hydrological characteristics, (2) the impact of various disturbances on the long-term dynamics of vegetation. The reserve contains about 200 pools with contrasting hydrological and ecological situations. During the first phase of the project (3 years) the intra- and inter-annual vegetation dynamics will be studied on a sample of 21 pools on Roque-Haute Nature Reserve. The project includes a detailed hydrological analysis of the pool and the establishment of an hydrological model. The first phase started in 1996 with a monthly survey of vegetation from May to August on a sample of 21 pools selected at random according to a previous classification. Preliminary results of the first year's observations reveal that the species richness of the pools was not correlated with the length of the transects nor with the number of quadrats. The pool classification by Molina was confirmed by the floristic data analysis. The species composition of the living vegetation was significantly modified during the observation period while pools were drying up. The management of the area should take into account the vegetation dynamics and the role of disturbance factors.

Key words: vegetation, temporary marshes, plant communities, intra-annual dynamic

INTRODUCTION

Les milieux endoréiques temporaires méditerranéens sont certainement les milieux aquatiques les plus typiques du bassin méditerranéen et les plus originaux de toutes les zones humides rencontrées dans cette zone géographique (Quézel, 1998). En particulier, les formations végétales de l'*Isoetion* rencontrées dans les mares temporaires oligotrophes sur substrat non calcaire (par exemple Roque-Haute) étaient considérées par Braun-Blanquet (1936) comme un joyau floristique de la région méditerranéenne. Excepté en Afrique du Nord où ils sont encore abondants (Metge, 1986), ces milieux deviennent rares du fait de leur transformation en milieux agricoles ou de leur destruction par des aménagements divers (routes, zones touristiques, cf. par exemple Médail *et al.*, 1996 ; Corona, 1991). Par des modifications hydrauliques ou des gestions non appropriées, certains se banalisent, entraînant une diminution de leur diversité biologique et une perte des espèces les plus caractéristiques (Médail *et al.*, 1996 ; Harant *et al.*, 1950 ; Amigo, 1987 ; Tamisier & Grillas, 1994).

La composition spécifique et la répartition spatiale de la végétation des marais temporaires méditerranéens sont bien connues (par exemple : Braun-Blanquet, 1936 ; Chevassut & Quézel, 1956 ; Barbero *et al.*, 1982 ; Metge, 1986). Les différences de composition floristique en fonction des conditions de sol, de climat, d'hydropériode ou bien d'origine biogéographique ont été bien étudiées à différentes échelles spatiales (zonation, classifications...). Par contre, le fonctionnement des peuplements de végétaux ainsi que leur dynamique sont mal connus. Des études fonctionnelles ont été réalisées dans les marais temporaires littoraux, en particulier en Camargue (Grillas *et al.*, 1993 ; Bonis *et al.*, 1995 ; Volder *et al.*, 1997 ; Grillas & Battedou, sous presse), mais peu sur les milieux d'eau douce oligotrophe.

Du fait de l'importance des contraintes hydriques dans l'ensemble des marais temporaires, il est probable que, sous bien des aspects, la dynamique des populations et peuplements dans les marais temporaires de Roque-Haute est analogue à celle rencontrée dans les marais littoraux. Toutefois, la richesse spécifique, certains facteurs écologiques importants et le fonctionnement hydrologique différent. Par ailleurs, le caractère vivace de certaines espèces, en particulier des espèces rares (*Isoetes*, *Marsilea*) amène à s'interroger

sur leur place dans ce type d'habitats, leurs mécanismes de survie et finalement leur conservation.

Le projet que nous débutons à Roque-Haute sur la végétation des mares a pour ambition de faire une analyse de la dynamique des peuplements afin d'identifier les facteurs clés pour leur conservation à long terme. Une première phase de l'étude est consacrée à l'analyse de la distribution spatiale de la végétation en fonction du fonctionnement hydrologique et à l'étude de l'impact des fluctuations hydrologiques inter-annuelles sur la végétation. Au cours d'une seconde phase seront étudiés les traits d'histoire de vie, les banques de graines et les mécanismes de survie des plantes pendant les périodes défavorables. De plus, la dynamique à moyen et à long terme de la végétation sera analysée. Deux points importants pour la conservation des richesses floristiques des mares seront étudiés :

- la succession vers des formations moins hygrophiles avec installation de ligneux qui empêchent le développement de toute végétation par interception de la lumière et accumulation de litière ;
- l'impact des perturbations provoquées par les sangliers (Maillard, 1998), qui consomment les parties souterraines de *Isoetes setacea* et *Scirpus maritimus*, sur la dynamique de la végétation et notamment sur le processus de « terrestrialisation ».

La première année d'observation (1996) a été consacrée à une première analyse de la végétation, à tester les méthodes et à la mise en place du suivi hydrologique.

MATERIEL ET METHODES

Un échantillon de 21 mares (Tableau 1) a été sélectionné au hasard parmi les cinq types de la classification de Molina (1998). Sur chacune de ces mares, une étude hydrologique et de la végétation a été initiée au cours du printemps 1996. Les niveaux d'eau ont été mesurés deux fois par mois à partir du mois de mai. Dans le cadre du programme multidisciplinaire en cours (Jakob *et al.*, 1998), une étude hydrologique complète avec topographie précise des mares, mesure des bassins versants, évaluation des différentes entrées et sorties d'eau (pluie, ruissellement, alimentations souterraines, infiltration, surverse, évapotranspiration) complétera les données initiales recueillies jusqu'à présent.

Sur chacune des mares, la végétation a été étudiée le long de deux transects permanents perpendiculaires à l'exception des mares 63 et 90 dont les formes ont nécessité l'installation de trois transects. Un de ces transects passait par le point le plus profond de la mare. Le long de ces transects les espèces étaient notées en présence - absence sur des quadrats de 0,2 x 0,2 m de côté disposés à intervalle régulier. La mesure de présence - absence sur des quadrats donne des résultats moins précis que la méthode phytosociologique classiquement utilisée sur ces habitats. En revanche, en faisant moins appel à l'estimation visuelle de l'observateur, elle est plus exacte et plus adéquate vis-à-vis de la multiplicité des observateurs. Le pas de mesure variait de 1 à 5 m entre mares, en relation avec leurs dimensions, de façon à obtenir au moins 20 points de mesure par mare. Les mesures ont été répétées chaque mois entre mai et août 1996. Les données floristiques ont été analysées par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC).

RESULTATS ET DISCUSSION

Richesse spécifique

Sur l'ensemble des relevés, 66 espèces ont été rencontrées sur les mares de Roque-Haute. Le nombre cumulé d'espèces rencontrées sur les relevés de chaque mare est compris entre 11 et 28 (moyenne = 17,4 ; écart-type = 4,3 ; $n = 21$). Le nombre d'espèces (par date et cumulé) rencontrées sur chaque mare n'est pas significativement corrélé avec le type de mares ($p < 0,05$; analyse de variance de Kruskal-Wallis).

Le nombre d'espèces rencontrées sur chaque mare n'est pas corrélé à la longueur des transects ou au nombre de points de mesure (Figure 1 ; $p > 0,05$; régression linéaire). De même, le nombre cumulé d'espèces par mare n'est pas corrélé avec sa profondeur maximale en mai ($p > 0,05$).

Richesse cumulée/nombre de dates d'observations

Le nombre cumulé d'espèces rencontrées en fonction du nombre de visites (Figure 2) augmente jusqu'à un plateau, atteint à partir de la troisième visite (juillet). A cette époque, la plupart des mares sont sèches. Sur la plupart des types de mares, il y a un remplacement des espèces au cours du cycle printanier. Pendant la phase aquatique hivernale, des hydrophytes submergées se développent abondamment dans les

mares. Certaines de ces espèces disparaissent rapidement (*Callitriche brutia*) au printemps lorsque le niveau de l'eau baisse et peuvent être remplacées par des espèces amphibies (par exemple *Ranunculus lateriflorus*) puis terrestres (*Lythrum*, *Lotus*, etc.). Le renouvellement des espèces est moins important dans les mares où des espèces à fort recouvrement dominant (*Isoetes setacea* mais surtout les clones *Scirpus maritimus*, *Typha angustifolia* et *Phragmites australis*).

Trois visites entre mai et juillet semblent suffisantes pour connaître la composition spécifique et la structure de la végétation. Pour les mares les moins profondes soumises à un assèchement particulièrement précoce, une visite en avril voire en mars est probablement indispensable. En revanche, dans ces mares la visite de juillet apporte peu d'informations nouvelles.

Les visites en automne n'ont pas permis de rencontrer de nouvelles espèces par rapport à celles observées au printemps et en été. Elles ne présentent donc pas d'intérêt pour l'étude de la structure de la végétation et de sa composition spécifique. Par contre, les données sur les dates de germination et les conditions écologiques déterminantes seront utilisées pour analyser le déterminisme de la dynamique de la végétation et les mécanismes de coexistence (Bonis *et al.*, 1995 ; Grillas & Battedou, sous presse).

Classification

Les trois premiers axes de l'AFC expliquent respectivement 14,4, 10,1 et 8,9 % (total 33,4 %) de la variance totale. L'axe 1 (Figure 3) sépare les mares peu profondes (types A, B et D), dominées par des espèces terrestres ou amphibies (*Lythrum thymifolium*, *Juncus bufonius*, *Crassula vaillantii*), des mares profondes (C et E) dominées par des héliophytes comme *Scirpus maritimus* ou *Phragmites australis*. L'axe 2 de l'AFC sépare les mares riches en espèces terrestres (*Centaureum pulchellum*, *Hypericum perforatum*, *Brachypodium retusum*, *Lythrum thymifolium*) de celles dominées par des espèces submergées (*Ranunculus trichophyllus*, *R. baudotii*, *Callitriche brutia*). L'axe 3 sépare les espèces les plus terrestres (*Geranium rotundifolium*, *Euphorbia exigua*, *Rumex conglomeratus*, *Trifolium campestre*) associées aux mares de type D et B ("herbeuses" et "caillouteuses").

Type de mare (Molina, 1998)	Numéro des mares
A ("à <i>Isoetes setacea</i> ")	1-21-64-65-77
B1 ("caillouteuse")	73-76
C2 ("à <i>Phragmites</i> ")	70-101
C3 ("à <i>Scirpus maritimus</i> ")	11-67-72-83-84-86-90
D ("herbeuse")	58-63
E ("à eau profonde")	12-56-61

Tableau 1. Liste des mares étudiées sur la Réserve Naturelle de Roque-Haute

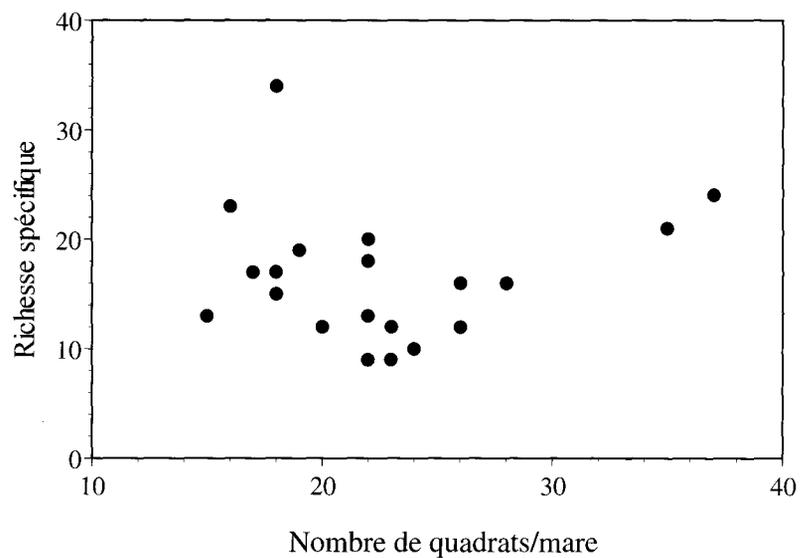


Figure 1. Nombre total d'espèces rencontrées par mare de mai à octobre en fonction du nombre de points de mesure (quadrats)

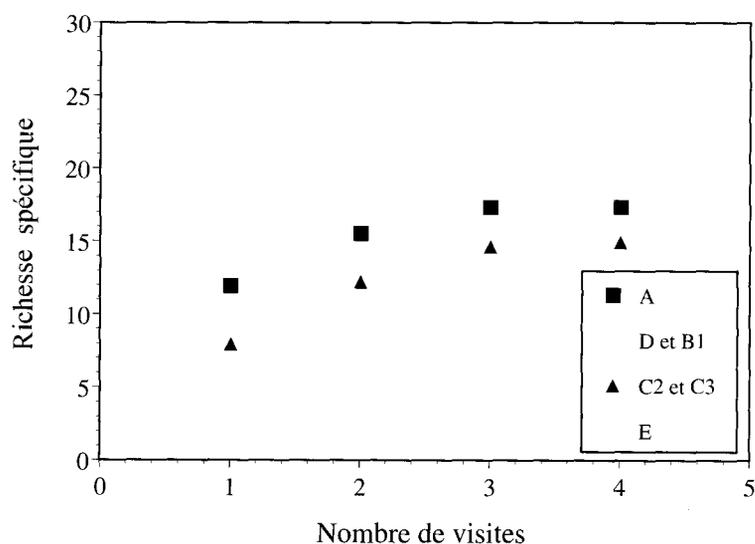


Figure 2. Nombre cumulé d'espèces recensées dans les mares en fonction du nombre de dates de mesures

Les deux premiers axes de l'AFC expriment également les modifications de la composition floristique des mares au cours du printemps et de l'été (Figure 4). La position des mares sur le graphe évolue entre mai et août. Elles sont plus proches au printemps du fait de l'abondance des hydrophytes submergées (*Ranunculus trichophyllus*, *R. baudotii*, *Callitriche brutia*) dans la végétation de la plupart des mares. Elles tendent à diverger avec le temps, avec d'une part la diminution de la contribution des hydrophytes à la végétation et d'autre part l'apparition d'espèces plus diversifiées en fonction des conditions hydrologiques.

Dans les mares les plus profondes, les grandes hélophytes (*Scirpus sp.*, *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*) deviennent fortement dominantes au cours du printemps alors que des annuelles amphibies ou des plantes terrestres (*Hypericum*, *Lythrum*, *Crasula*, *Centaurium*) sont abondantes dans les mares les moins profondes.

L'analyse factorielle des correspondances confirme la pertinence de la classification empirique réalisée par Molina à partir de la physionomie des mares et de l'espèce dominante. En effet, les différents types de mares sont répartis différemment sur le plan 1/2 de l'AFC même si des chevauchements existent et si certains types semblent peu différenciés. Les hydrophytes submergées semblent être relativement peu discriminantes pour distinguer les différents types de mares, probablement du fait du faible nombre d'espèces et de leur amplitude écologique importante. Les hydrophytes submergées semblent n'être indicatrices, dans ce cas, que de la profondeur de l'eau. Les types C2 et C3 ont été regroupés de même que les types D et B1. L'échantillon de mares sélectionnées pour cette étude pourrait être insuffisant pour distinguer tous les types de mares. Toutefois de tels problèmes sont inhérents à toute classification et sont relativement mineurs comparés aux modifications intra-annuelles de la composition spécifique (Figure 3). De plus, la classification s'adresse à la mare entière et non à des unités de végétation jugées plus ou moins homogènes. Ainsi une mare, en fonction de sa topographie, présente généralement différentes unités qui se succèdent le long du gradient d'hydromorphie. La topographie est particulièrement tourmentée dans les mares de Roque-Haute, sur substrat rocheux et de nature artificielle, par rapport aux mares de plaine sur substrat alluvionnaire.

Des appréciations ou classifications différentes des mares seront faites en fonction de la localisation des transects, de la saison et peut être de l'année d'observation.

La composition spécifique de la végétation dans les mares est souvent instable en région méditerranéenne (Bonis, 1993 ; Grillas & Battedou, sous presse) en relation avec des perturbations mais surtout avec l'hydropériode et les caractéristiques physico-chimiques de l'eau qui fluctuent avec les quantités de pluie et leur répartition temporelle (Serrano & Toja, 1995). La variabilité des conditions environnementales pourrait entraîner des fluctuations asynchrones des populations au cours du temps et permettre ainsi une plus grande richesse spécifique totale des mares en limitant l'exclusion compétitive (Hutchinson 1961 ; Chesson & Warner, 1981). Ces fluctuations sont probablement d'amplitude supérieure pour les formations végétales dominées par des annuelles (Brock, 1988). Ce point sera étudié sur les mares de Roque-Haute en comparant les résultats de 1996 avec les données récoltées au cours des années suivantes.

CONCLUSIONS ET IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Les données sont encore préliminaires et ne permettent pas de tirer des conclusions définitives pour ce projet qui doit intégrer les fluctuations inter-annuelles des conditions hydrologiques et de la végétation, ainsi que des mesures plus complètes des facteurs environnementaux. Il n'existe pas de données anciennes comparables aux nôtres sur cette Réserve. Les observations empiriques des gestionnaires du site suggèrent que la végétation des mares a été modifiée au cours du temps probablement à la suite de l'abandon du pâturage par les moutons. Les changements concerneraient une augmentation des peuplements d'hélophytes dans les mares profondes qui étaient pâturées pendant la phase exondée et des ligneux sur les marges. L'ampleur des changements et les conséquences pour les formations à *Isoetes setacea* ne sont pas connues. Il apparaît en première hypothèse que *Scirpus maritimus* puisse remplacer *Isoetes setacea* compte tenu de la similitude des gammes de profondeurs dans lesquelles on les rencontre et de la vigueur compétitive de cette Cyperaceae.

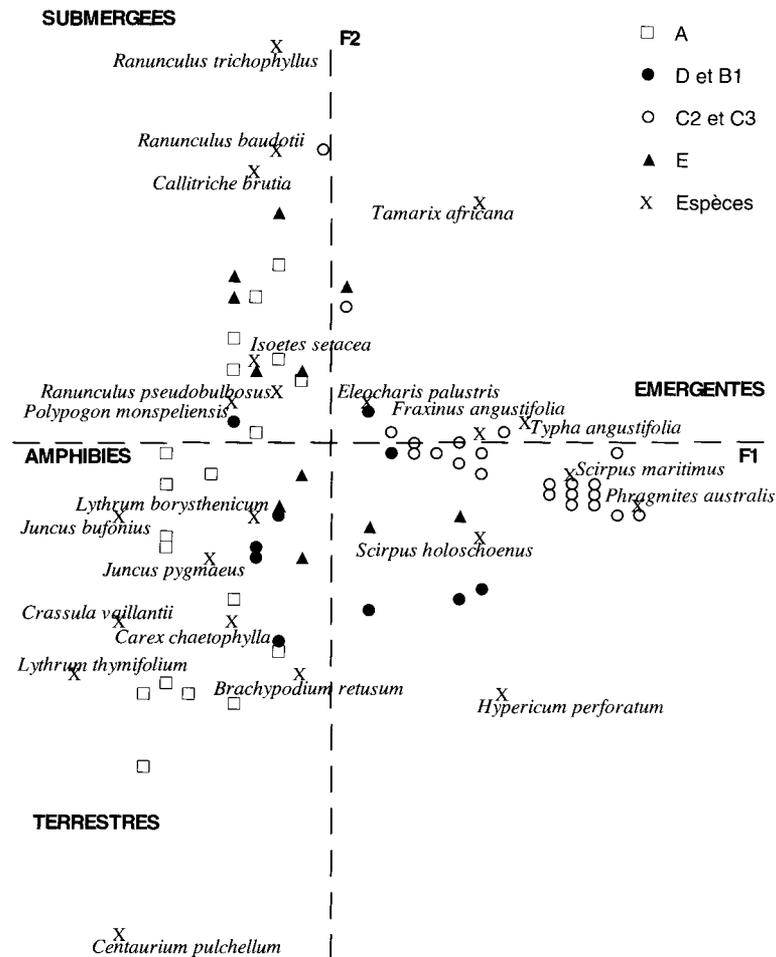


Figure 3. Plan 1/2 de l'Analyse Factorielle des Correspondances effectuée sur les relevés floristiques aux différentes dates sur les mares de Roque-Haute. Le type de mare (A : à *Isoetes setacea* ; D : sèche à herbes terrestres ; B1 : sèche caillouteuse ; C2 : profonde à *Phragmites* ; C3 à *Scirpus maritimus* ; E : profonde sans hélrophytes) correspond aux résultats de Molina (1998). Les espèces à faible contribution, localisées au centre du graphique, n'ont pas été représentées afin d'améliorer la lisibilité

Scirpus maritimus semble coloniser les mares en dépit d'une production de graines très faible causée par une faible diversité génétique des populations (espèce auto-incompatible, Charpentier non publié). Les ligneux (*Ulmus minor*, *Fraxinus angustifolia*...) colonisent les bordures des mares sans que l'on puisse mettre en évidence, faute de données anciennes, un impact sur les peuplement d'*Isoetes*, soit directement par exclusion compétitive, soit indirectement à travers les apports de matière organique dans les mares. Les sangliers pourraient contribuer à limiter l'expansion de *Scirpus maritimus* par prédation sur les tubercules. Le maintien des observations pendant plusieurs cycles annuels devrait permettre de mieux comprendre la dynamique inter-annuelle de la végétation.

BIBLIOGRAPHIE

- Amigo J.J., 1987. Exit la mare temporaire de San Esteve (Saint Estève, Pyrénées-Orientales, France). *Naturalia Ruscinonensia*, 1 : 71-136.
- Barbero M., Giudicelli J., Loisel P., Quézel, P. & Terzian E., 1982. Etude des biocénoses des mares et ruisseaux temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. *Bull. Ecol.*, 13 : 387-400.
- Bonis A., Lepart J. & Grillas P., 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos*, 74 : 81-92.
- Bonis A., 1993. *Dynamique des communautés et mécanismes de coexistence des populations de macrophytes immergées en marais temporaires*. Thèse de doctorat de l'Université de Montpellier II. 73 p.
- Braun-Blanquet J., 1936. Un joyau floristique et phytosociologique : l'"Isoetion" méditerranéen. *Comm. S.I.G.M.A.*, 23 p.

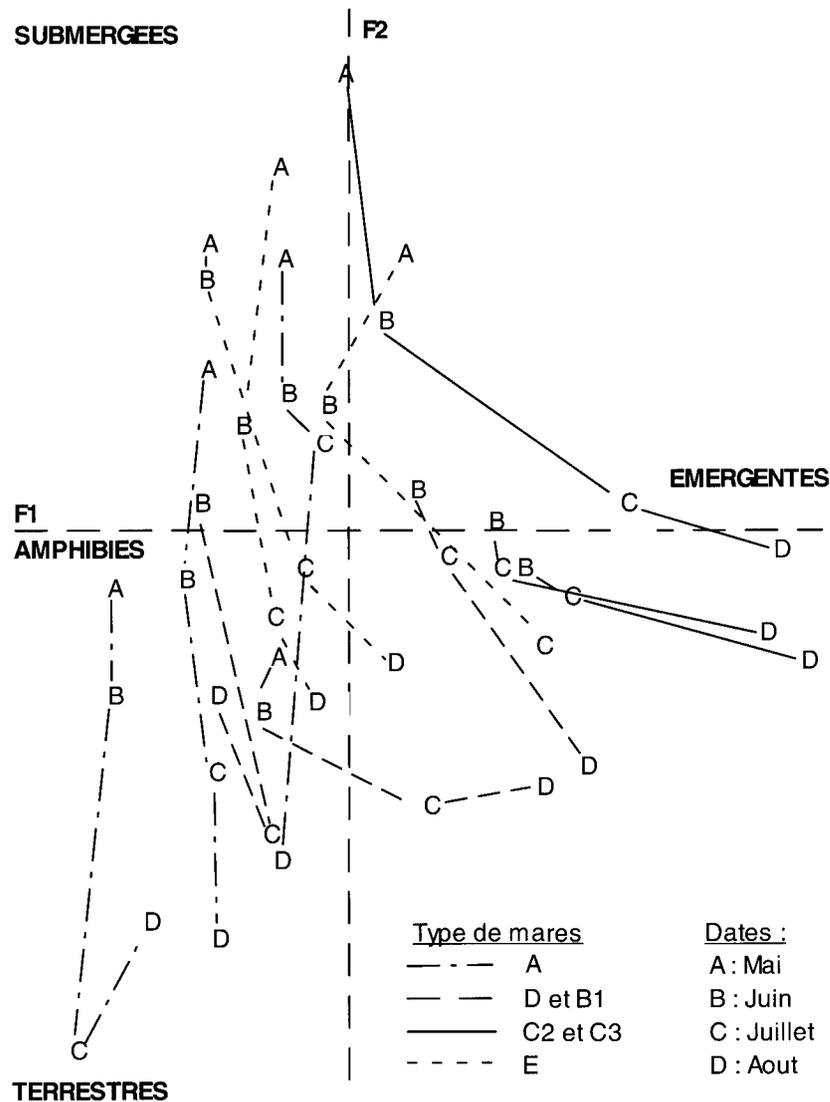


Figure 4. Modification de la position des mares sur le plan 1/2 de l'AFC en fonction de la date de mesure de la végétation. Types de mares : A : à *Isoetes setacea* ; B1 : sèche caillouteuse ; C2 : profonde à *Phragmites* ; C3 : à *Scirpus maritimus* ; D : sèche à herbes terrestres ; E : profonde sans héliophyte

Brock M.A., 1988. Flexibility of life cycle pattern as a mechanism for tolerance of fluctuations of environmental conditions by aquatic plants. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23 : 1949-1953.

Chesson P.L. & Warner R.R., 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Am. Nat.*, 1981, 117 : 923-943.

Chevassut G. & Quézel P., 1956. Contribution à l'étude des groupements végétaux des mares temporaires à *Isoetes velata* et de milieux humides à *Isoetes histrix* en Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. de l'Afrique du Nord*, 47 : 59-73.

Corona M.G., 1991. 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". Ed: Agencia de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, pp. 13-24.

Grillas P., Van Wijck C. & Bonis A., 1993. The effect of salinity on the dominance-diversity of coastal experi-

mental communities of coastal submerged macrophytes *J. Veg. Sci.* 4 (4) : 453-460.

Grillas P. & Battedou G., sous presse. 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" A.J. McComb (Ed). Proceedings of the INTECOL's V International Conference.

Harant H., Quézel P. & Rioux J., 1950. L' "Isoetion" de la mare de Grammont. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 97: 173-175.

Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95 : 137-145.

Jakob C., Veith M., Seitz A. & Crivelli, A.J., 1998. Données préliminaires sur la communauté d'amphibiens de la Réserve Naturelle de Roque-Haute dans le sud de la France. *Ecol. Medit.* 24 (2) : 235-240.

Maillard D., 1998. Approche du fonctionnement de la population de sangliers (*Sus scrofa* L.) de la Réserve Naturelle de Roque-Haute à partir des résultats scientifiques

- obtenus sur l'espèce en milieu méditerranéen. *Ecol. Médit.*, 24 (2) : 223-234.
- Médail F., Michaud H., Molina J. & Loisel R., 1996. Biodiversité et conservation des phytocénoses des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne. *Actes des 7^e Rencontres de l'ARPE*, Colloque scientifique international BIO'MES, Digne : 47-57.
- Metgé G., 1986. *Etude des écosystèmes hydromorphes (daya et merja) de la Meseta occidentale marocaine*. Thèse de l'Université de Marseille. 280 p.
- Molina J., 1998. Typologie des mares de Roque-Haute. *Ecol. Médit.*, 24 (2) : 207-213.
- Quézel P., 1998. La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne. *Ecol. Médit.*, 24 (2) : 111-117.
- Serrano L. & Toja J., 1995. Limnological description of four temporary ponds in the Donana National Park (SW, Spain). *Arch. Hydrobiol.*, 133 (4) : 497-516.
- Tamisier A. & Grillas P., 1994. A review of habitat changes in the Camargue: an assessment of the effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. *Biol. Conserv.*, 70 : 39-47.
- Volder A., A. Bonis & P. Grillas, 1997. Effects of drought and flooding on the reproduction of an amphibious plant, *Ranunculus peltatus*. *Aqua. Bot.* 58 : 113-120.

Approche du fonctionnement de la population de sangliers (*Sus scrofa* L.) de la Réserve Naturelle de Roque-Haute à partir des résultats scientifiques obtenus sur l'espèce en milieu méditerranéen

Daniel MAILLARD

Office National de la Chasse, Direction de la Recherche et du Développement, C.N.E.R.A. Cervidés-sangliers - 95, rue Pierre Flourens, 34098 Montpellier cedex 5, France Tel : 33 4 67 10 78 04 ; Fax : 33 4 67 10 78 02 ; E-mail : d.maillard@onc.gouv.fr

RESUME

Les récents suivis de sangliers, effectués en milieu méditerranéen par radio localisation, ont pu confirmer les résultats obtenus auparavant dans les forêts du nord de la France, à savoir : i) la forte sédentarité des compagnies en l'absence de perturbation humaine (domaine vital annuel < 1000 ha), d'où l'effet réservoir que constituent les zones interdites à la chasse en tant que zones refuges, ii) l'influence majeure d'une trop forte pression de chasse et notamment d'un trop grand nombre de battues avec chiens courants, sur l'augmentation des domaines vitaux des femelles (jusqu'à 15000 ha de septembre à décembre) et sur la dispersion des mâles à l'âge subadulte (environ 18 mois), iii) l'attachement des femelles à leur territoire d'origine.

L'absence de chasse sur Roque-Haute depuis plusieurs années fait de cette Réserve une zone-refuge privilégiée. La dynamique des populations de sangliers en France méditerranéenne est forte (100 à 200% d'augmentation selon les années) et les différentes méthodes utilisées de 1988 à 1996 pour limiter les effectifs sur la réserve ont montré, pour certaines (battues administratives, capture par filets linéaires, tirs de nuit) leur inefficacité à gérer de façon rationnelle la population et, pour d'autres (captures par cages), le coût important des opérations.

En raison de l'importance des effectifs de sangliers dans la Réserve et de leur comportement alimentaire, les dégâts sur les cultures limitrophes sont considérables et leur impact sur le milieu naturel pourrait à terme avoir des effets antagonistes à la sauvegarde des plantes protégées (impact direct par la consommation et indirect par le retournement du sol des mares temporaires).

La chasse, sous certaines conditions, est la méthode la mieux adaptée et la plus économique pour rétablir l'équilibre entre une population de sanglier et son habitat. La protection des cultures les plus vulnérables pourrait être envisagée certaines années (glandée nulle).

Mots-clés : sanglier, *Sus scrofa* L., garrigue, zone refuge, occupation de l'espace, dégâts agricoles, Hérault, France

ABSTRACT

The recent radiotracking data of wild boars, *Sus scrofa*, monitored in a Mediterranean habitat have enabled the confirmation of previous results obtained in the forests of northern France, i.e. : i) the strong sedentary behaviour of wild boar groups in the absence of human disturbance (annual home range < 1,000 ha) resulting in the un hunted areas, which in fact are refuge areas, and serve as wild boar reservoirs ; ii) the impact of too great a hunting pressure and notably of too many drive hunts with dogs on the expansion of female home ranges (up to 15,000 ha between September and December) and on the dispersal of males when they become subadults (around the age of 18 months) ; iii) the fidelity of sows to their original territory.

A year-long absence of hunting in Roque-Haute has turned this reserve into a privileged refuge area. Wild boar populations in Mediterranean France are quite dynamic (100 to 200% increase in numbers according to the year) and the different methods used between 1988 and 1996 to limit their numbers within the reserve have shown that some of them (administrative beat hunts, captures with linear nets, night shooting) were quite inefficient at managing these populations in a rational way, whereas other operations (cages captures) proved to be very costly.

Due to the size of wild boar numbers in the reserve and their feeding habits, damage in adjoining cultivated fields are considerable and their impact on the natural environment in the long term could adversely affect the efforts to preserve protected plant species (direct impact through consumption and an indirect one by the trampling of temporary marshlands).

Hunting under certain conditions would be the best and most economical method to re-establish the equilibrium between a wild boar population and its habitat. The installation of protective structures around the most vulnerable crops should be considered in certain years (years without mast).

Key-words: wild boar, *Sus scrofa* L., garrigue, refuge area, movements, crop damage, Herault, France

INTRODUCTION

Les prélèvements de sangliers ne cessent d'augmenter en France depuis 1973 mais selon des modalités différentes en fonction des régions. Pour certaines, la progression est régulière alors que pour d'autres, elle est spectaculaire à partir de 1989 (Vassant, 1996). La courbe des prélèvements en région de garrigues et maquis méditerranéens (Hérault, Gard, Aude, Pyrénées Orientales et Var) est particulièrement différente des autres, avec une augmentation très forte de 1975 à 1978, une baisse de 1978 à 1980, une remontée de 1980 à 1984, une nouvelle baisse de 1984 à 1990 et enfin une explosion jusqu'en 1996 (Figure 1).

Cette explosion des populations cause dans de nombreux sites des dégâts importants sur les cultures (Vassant, 1996). Le développement du sanglier en France est le résultat : i) d'une lente colonisation de tous les types de milieux (le sanglier s'adaptant à tous les habitats, du marécage "Dardaillon, 1984" à la montagne "d'Herbomez, 1985"), facilitée par l'indemnisation des dégâts agricoles à partir de 1970 et le changement des mentalités concernant le statut du sanglier (évolution d'un statut de nuisible à gibier), ii) de la mise en place de règles de tirs avec la volonté d'augmenter les effectifs (sauvegarde des femelles reproductives), iii) de la présence de nombreuses zones refuges où l'espèce peut proliférer rapidement (parcs

nationaux, réserves naturelles, réserves de chasse, etc.). La Réserve Naturelle de Roque-Haute étant l'exemple type de cette dernière composante.

QUELQUES RAPPELS BIOLOGIQUES SUR LE SANGLIER EN MILIEU MEDITERRANEEN

Dynamique des populations

En l'absence de modèle fiable pour la dynamique des populations de sanglier en région méditerranéenne (modélisation en cours), nous retiendrons ceux de Vassant (1994). Deux cas de figures sont proposés :

- en zone chassée sans consigne de tir, les chasseurs tuent en général les animaux les plus gros et le schéma qui peut être retenu est celui du tableau 1a, le taux d'accroissement est de 100% ;

- en zone chassée mais avec orientation du tir vers les jeunes ou en zone non chassée (réserves), la structure de la population montre une proportion d'adultes supérieure, et le taux d'accroissement atteint alors 150% (Tableau 1b). En cas de forte production alimentaire, il semble que le taux de femelles subadultes participant à la reproduction puisse atteindre 75% et que le nombre de jeunes produit par les femelles soit supérieur, le taux d'accroissement peut alors atteindre 200%.

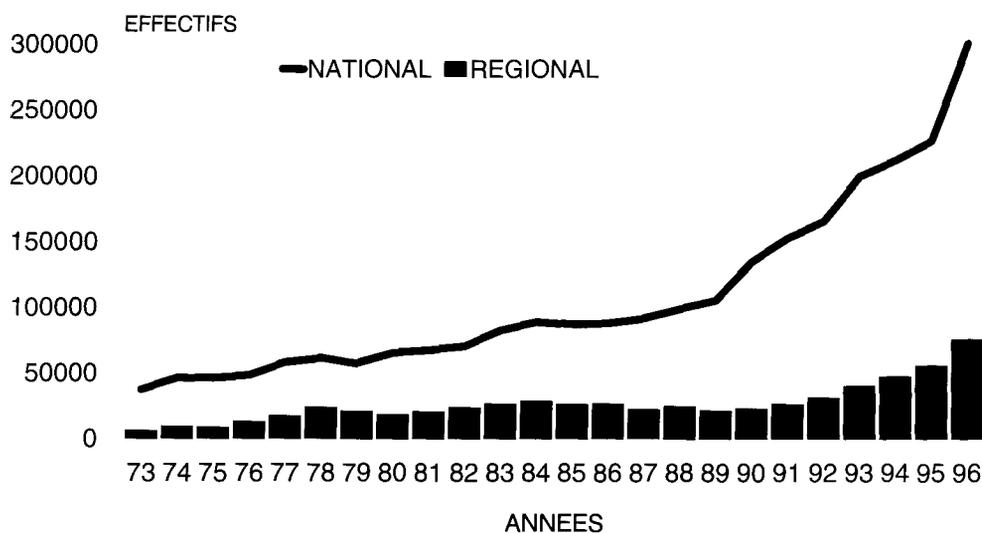


Figure 1. Évolution des prélèvements de sangliers en France et dans les garrigues et maquis de la région méditerranéenne française de 1973 à 1996 (source : réseau de correspondants cervidés-sangliers)

1a : cas d'une population jeune (tir préférentiel des gros individus)

Structure de la population femelle avant naissance	100 femelles 65 subadultes 35 adultes	
	(1 à 2 ans)	(+ de 2 ans)
Taux de participation à la reproduction	50%	95%
Nombre de jeunes viables à l'automne	65	133
Nombre de jeunes produits	2	4
Nombre total de jeunes produits	198	
Taux d'accroissement	100 %	

1b : cas d'une population sans prélèvement (ou tir orienté sur les jeunes)

Structure de la population femelle avant naissance	100 femelles 30 subadultes 70 adultes	
	(1 à 2 ans)	(+ de 2 ans)
Taux de participation à la reproduction	50%	95%
Nombre de jeunes viables à l'automne	296	266
Nombre de jeunes produits	2	4
Nombre total de jeunes produits	30	
Taux d'accroissement	150 %	

Tableau 1a et b. Taux d'accroissement de deux populations de 200 sangliers avec un sexe ratio équilibré (100 femelles + 100 mâles)

Dispersion et effet de la chasse

Le sanglier a longtemps été considéré à tort comme un animal nomade, voire migrateur. Les études réalisées depuis une vingtaine d'années dans le nord de la France puis, plus récemment, dans le sud ont pu montrer une forte stabilité territoriale, même si certains individus, essentiellement les mâles subadultes, acquièrent une attitude plus erratique (Figure 2) en période de chasse.

En effet, le dérangement par la chasse est le principal facteur favorisant la dispersion des animaux (Jullien *et al.*, 1991 ; Maillard & Fournier, 1995 ; Maillard *et al.*, 1996). Chez les femelles, il ne semble pas y avoir de différence selon la classe d'âge, mais selon la pression de chasse qu'elles ont subi. Pendant la période des mises-bas ainsi que l'été, la stratégie d'occupation de l'espace en critère de surface est peu variable d'une femelle à l'autre. La surface des domaines de bauges, calculée par la méthode des polygones convexes (Mohr, 1947), est la plus restreinte en mai-août (autour de 40 ha, Maillard, 1996).

Pendant la période de chasse, 3 stratégies ont pu être observées :

- Les femelles peu chassées ont réagi aux dérangements des battues par une augmentation de la taille de leur domaine de bauges. Toutefois, elles n'ont pas quitté leur territoire d'origine (Figure 3).

- Dans le cas où les femelles évoluent en partie dans une zone non chassée ou à proximité, elles peuvent, au contraire, diminuer la taille de leur domaine

de bauges en période de chasse pour ne fréquenter que la réserve (Figure 4).

- Par contre, les femelles qui ont subi des dérangements successifs rapprochés ont fui leur zone de bauges estivales à la recherche d'un territoire plus tranquille (Figure 5).

Lorsqu'elles trouvent un secteur plus calme, elles s'y maintiennent jusqu'à la fin de la chasse (Maillard & Fournier, 1994).

Phase d'activité

Horaires de la phase d'activité

Les sangliers démarrent leur activité au coucher du soleil en automne et en hiver, et d'une à trois heures avant, au printemps et en été (Figure 6). Ce n'est qu'en zone de réserve ou en parc que le sanglier peut avoir une activité diurne plus soutenue (Briedermann, 1971 ; Cugnasse *et al.*, 1987 ; Meynhardt, 1991). Si le début des activités est assez bien corrélé au coucher du soleil, l'arrêt est, quant à lui, indépendant du lever du jour, d'où une durée des trajets à peu près égale au cours de l'année. En effet, en automne et en hiver, les animaux se baugent tôt. En été (juillet à septembre), par contre, les sangliers et surtout les femelles ou compagnies, peuvent rester après l'aurore dans les vignes, jusqu'à l'arrivée des viticulteurs ou des vendangeurs.

Durée de la phase d'activité

La durée d'activité moyenne au cours de l'année est de 10h30 pour les femelles ($\sigma = 2h05$; $n = 66$) et 10h40 pour les mâles ($\sigma = 2h20$; $n = 31$). Les sangliers passent en moyenne, sur l'année, 44% plus ou moins 10% de leur temps à des activités de déplacement et de nourrissage. Nos résultats sont identiques à ceux trouvés en Camargue par Dardaillon (1984). Russo *et al.* (1995), dans le parc naturel de Maremma

(Italie), trouvent des valeurs nettement supérieures avec 65%. L'existence d'une variation saisonnière (Figure 6) ou territoriale peut être mise sur le compte des disponibilités alimentaires. En effet, dans les garrigues héraultaises, la durée moyenne maximum est atteinte en juillet lorsque la nourriture est diffuse et aléatoire. Cette interprétation est confirmée par les résultats de Douaud (1983) qui ne trouve pas de différence saisonnière dans le massif des Dhuits, car le nourrissage est intense et constant.

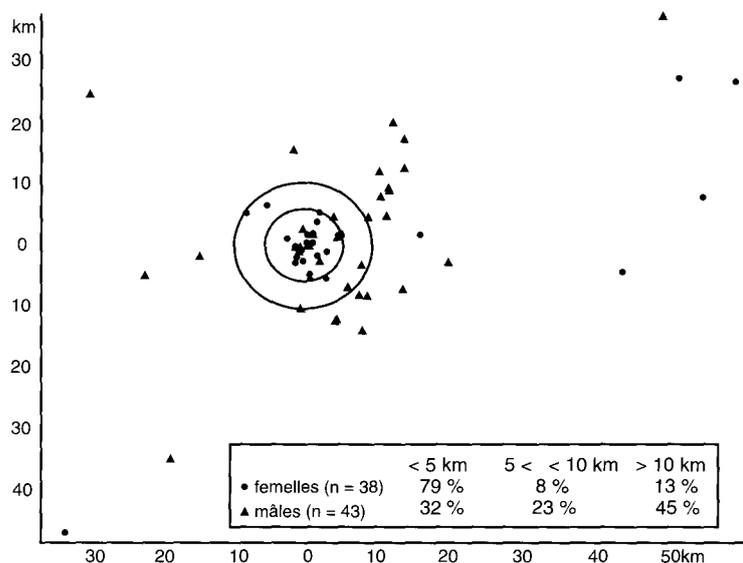


Figure 2. Dispersion de 81 marcassins marqués puis tués en chasse de 1989 à 1992 sur le plateau de Puéchabon, situé en milieu de garrigue méditerranéenne (Hérault, France) d'après Maillard (1996)

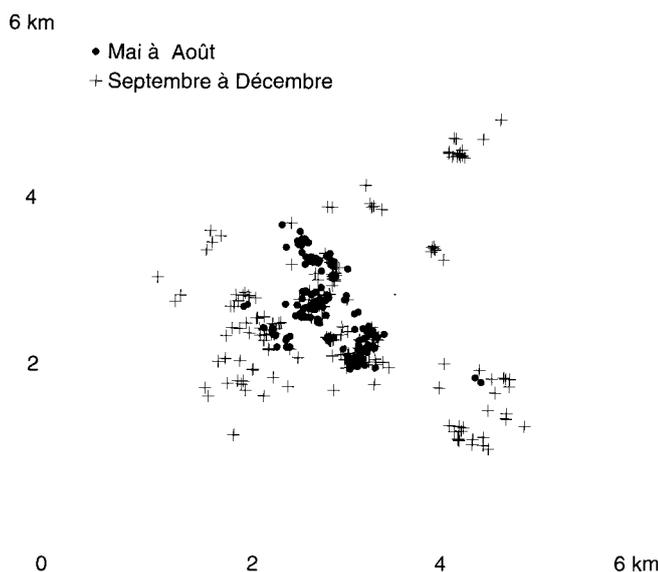


Figure 3. Evolution des domaines de bauges saisonniers d'une femelle peu chassée d'août 1992 à novembre 1993 en milieu de garrigue méditerranéenne (Hérault, France)

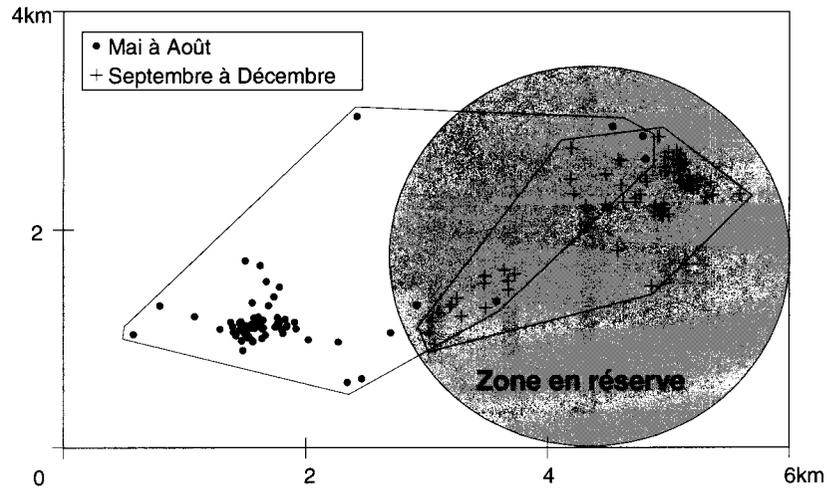


Figure 4. Evolution des domaines de bauges saisonniers d'une femelle fréquentant en partie une zone hors chasse en milieu de garrigue méditerranéenne (Hérault, France)

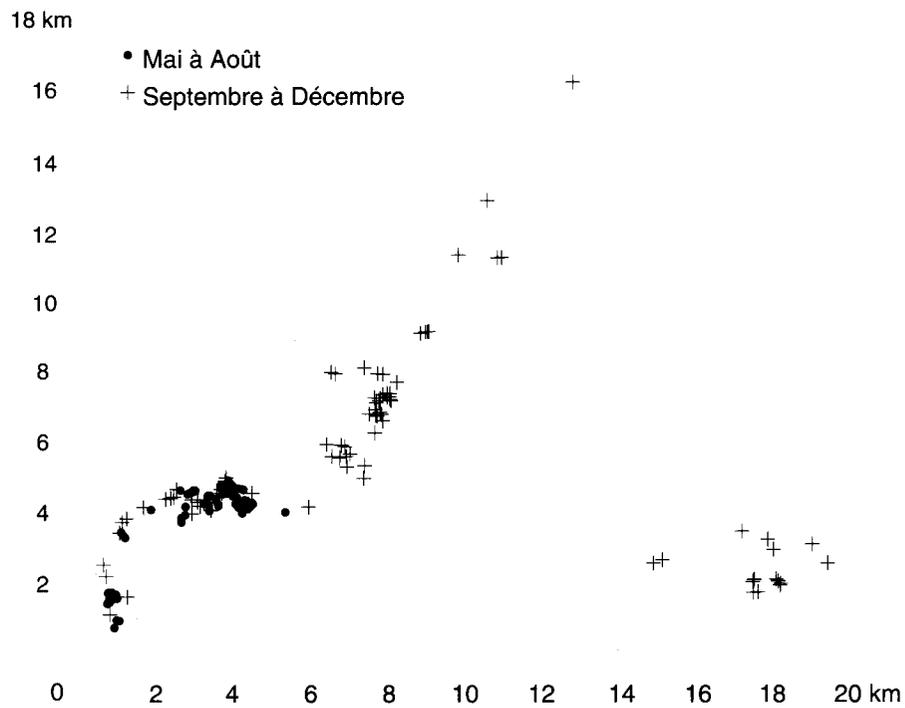


Figure 5. Evolution des domaines saisonniers de bauges d'une femelle adulte ayant subi une forte pression de chasse aux chiens courants en milieu de garrigue méditerranéenne (Hérault, France).

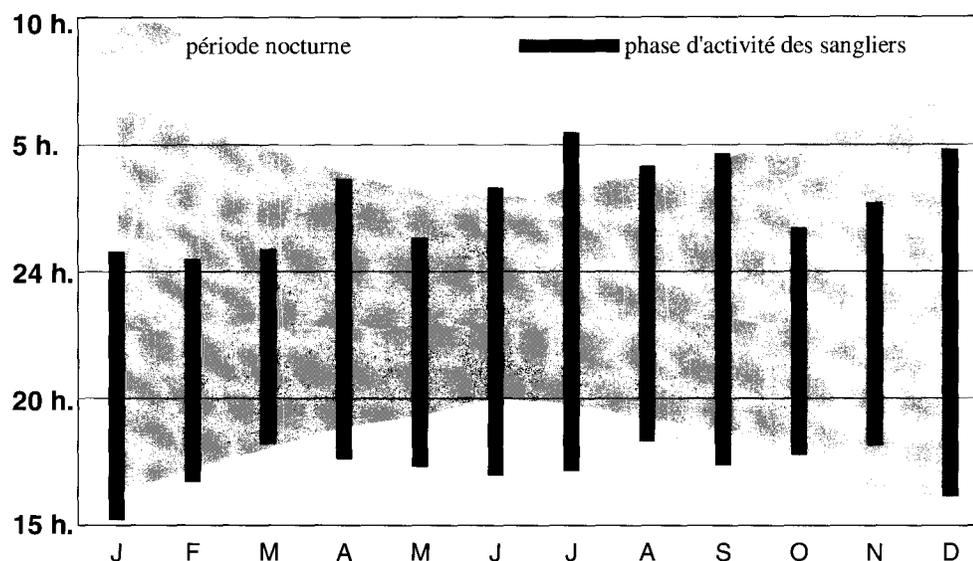


Figure 6. Début et fin d'activité des sangliers en fonction du soleil (heures G.M.T.) en milieu de garrigue méditerranéenne (Hérault, France)

Distances parcourues

La distance moyenne annuelle parcourue par phase d'activité journalière a été de 5823 ± 2092 m ($n = 92$) pour les femelles et 5463 ± 2557 m ($n = 46$) pour les mâles. La plus petite distance journalière parcourue a été de 898 m (femelle en octobre) et la plus grande 11376 m (mâle en juillet). La distance moyenne parcourue en janvier par les femelles est significativement inférieure à la moyenne annuelle (Maillard, 1996). Inversement, les trajets effectués en juillet et août sont significativement supérieurs, ainsi qu'en décembre pour les mâles (effet du rut). La variabilité est la plus forte d'août à octobre.

Surface prospectée

La surface moyenne journalière (calculée par la méthode du polygone convexe) prospectée par le sanglier, en zone de garrigue, est de $100 \text{ ha} \pm 89 \text{ ha}$ pour les mâles et de $104 \text{ ha} \pm 95 \text{ ha}$ pour les femelles. Cette surface varie en fonction des disponibilités, sachant que le sanglier est un animal opportuniste qui exploite en priorité les sources d'alimentation importantes et facilement accessibles (cultures, points d'affouragement, vignoble, etc.). En période de profusion alimentaire, leurs trajets d'activités sont assez similaires alors qu'en phase de pénurie, la variabilité est assez forte entre individus et, pour un même sanglier, d'un jour à l'autre (Figure 7).

Le tracé des déplacements effectués par la même femelle au cours de 3 jours consécutifs met bien en évidence cette variabilité. Le 1^{er} septembre 1992, elle a parcouru 5195 m en fréquentant au nord la garrigue et au sud le vignoble. Le 2 septembre 1992, son parcours de 4911 m a été très différent du premier, elle l'a concentré sur un diamètre de 500 m et n'a utilisé que la garrigue. Le 3 septembre 1992, avec 10640 m, elle exploite essentiellement le vignoble et les friches au sud-ouest.

Régime alimentaire

Aucune étude précise de régime alimentaire du sanglier n'a été réalisée sur Roque-Haute mais les résultats obtenus dans l'Hérault, en milieu de garrigue à chêne vert, montrent que l'espèce sait parfaitement tirer profit des différentes sources de nourriture, tout en montrant de nettes préférences lorsque plusieurs ressources sont disponibles.

Ainsi, les glands apparaissent comme l'aliment préféré et sont consommés dès et tant qu'ils sont disponibles (Génard & Lescouret, 1985 ; Fournier-Chambrillon *et al.*, 1994 et 1995 ; Fournier-Chambrillon, 1996).

Quelle que soit leur qualité, les glandées successives ne peuvent couvrir les besoins alimentaires de la population sur douze mois consécutifs et il existe une période de pénurie chaque année ; elle se situe avant tout en septembre, à la jonction entre deux glandées,

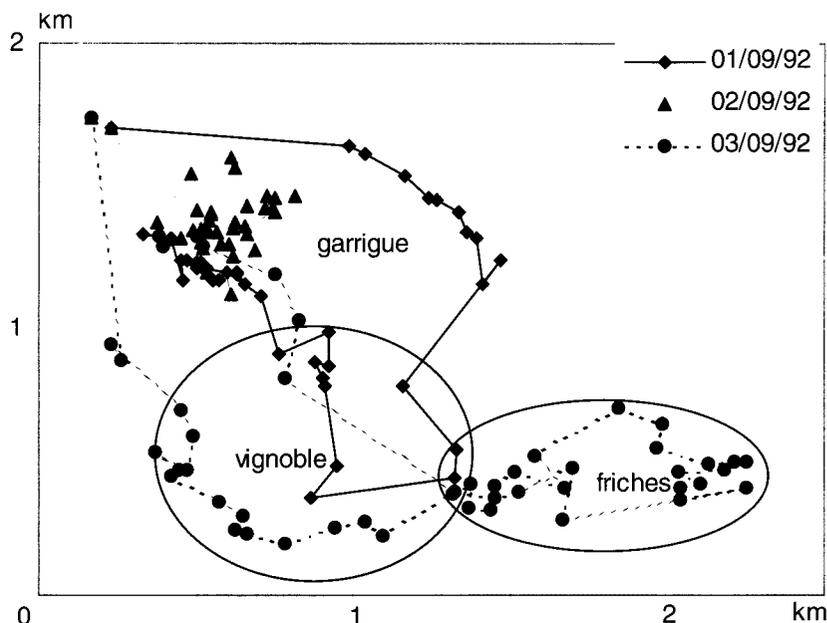


Figure 7. Tracés de 3 déplacements journaliers consécutifs d'une femelle adulte (FAd9) en milieu de garrigue méditerranéenne (Hérault, France)

mais elle peut, les années à faible glandée, débuter plus tôt ou se prolonger (Fournier-Chambrillon *et al.*, 1996).

Aussi, un manque de glands oblige-t-il le sanglier à diversifier son régime en fonction des autres disponibilités et le nombre total d'items ingérés par mois varie de façon inversement proportionnelle à la quantité de glands consommés (Figure 8). Le sanglier, opportuniste, se tourne alors vers les bulbes et racines en avril-mai, les fruits charnus comme l'amélanchier (*Amelanchier ovalis*) en juin-août, les baies de salsepareille (*Smilax aspera*) de juin à octobre etc. (voir Fournier-Chambrillon, 1996) et les cultures dès qu'elles sont attractives (Jullien *et al.*, 1990 ; Wlazelko & Labudzki, 1992 ; Leranoz-Urtasum, 1983) surtout si elles sont facilement accessibles, car elles offrent une forte disponibilité alimentaire.

La nourriture d'origine animale, consommée tout au long de l'année (88% d'occurrence) joue probablement un rôle indispensable. Les escargots, et surtout les vers de terre, sont consommés dès qu'ils sont accessibles. Par ailleurs, une analyse factorielle des correspondances a montré que leur consommation (en nombre d'individus) est étroitement liée à la pluviométrie, qui conditionne leur accessibilité (Fournier-Chambrillon, 1996). La recherche de ces lombrics

oblige le sanglier à bouter le sol. Si cette action mécanique peut avoir des actions positives (enfouissement des glands et autres graines), elle peut aussi avoir des actions négatives (retournement des prairies, des mares, etc.).

Typologie de l'habitat

Nous retiendrons ici, comme variables environnementales, la structure de la végétation qui semble être la variable prépondérante du choix des sites de repos des sangliers. En effet ils recherchent des milieux plutôt fermés surtout au niveau de la strate arbustive (recouvrement > 40%) (Maillard, 1996) pour se bauer.

Ces conclusions sont en accord avec celles de la plupart des auteurs qui associent ce choix à une recherche de sécurité et de quiétude, que ce soit dans les massifs forestiers (Baker, 1976 ; Ferry, 1977 ; Mauget, 1980 ; Douaud, 1983 ; Janeau & Spitz, 1984a) en zone marécageuse (Dardaillon, 1984, 1986 ; Kowalski, 1985), en zone de montagne (Merrigi & Sacchi, 1992) ou en milieu agricole (Spitz & Pépin, 1985 ; Cargnelutti, 1986 ; Cargnelutti *et al.*, 1995). En milieu de garrigue méditerranéenne, les taillis impénétrables sont particulièrement utilisés (Maillard *et al.*, 1995).

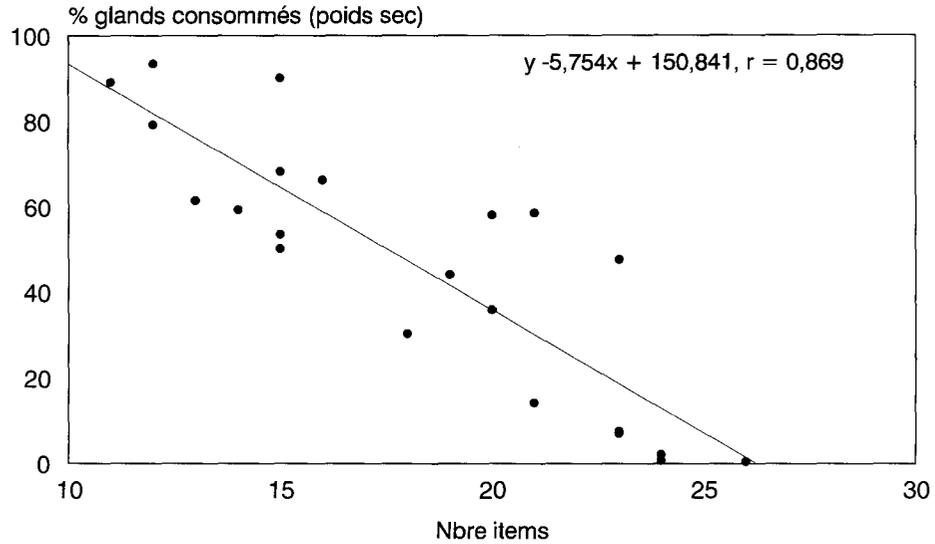


Figure 8. Relation entre la consommation de glands et le nombre d'items ingérés par le sanglier en milieu de garrigue méditerranéenne (Hérault, France), (janvier 1990 à décembre 1991)

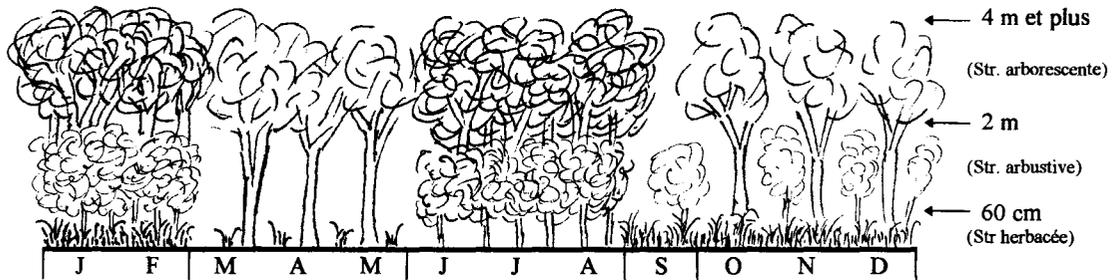


Figure 9. Représentation des typologies choisies par les sangliers pour leurs bauges en fonction des mois en milieu de garrigue méditerranéenne (Hérault, France)

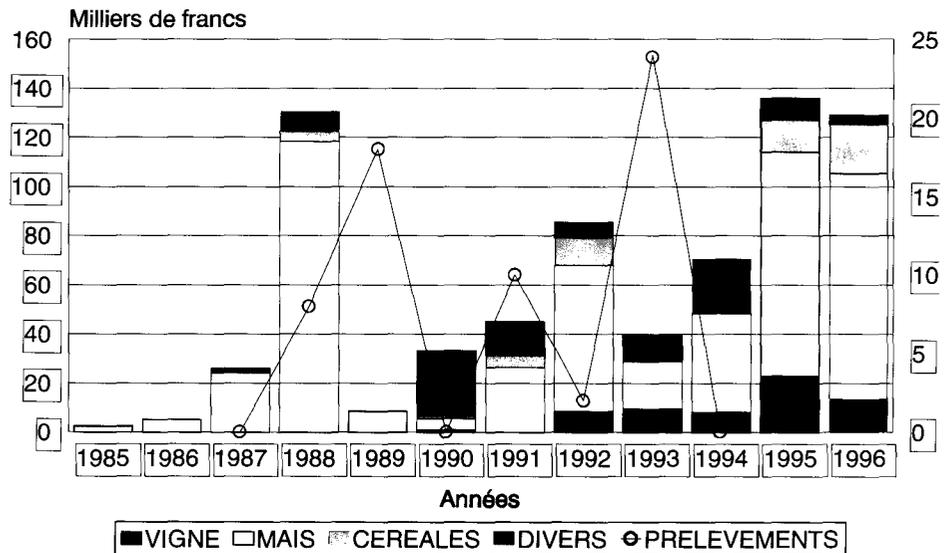


Figure 10. Évolution des dégâts et des prélèvements de sangliers sur la réserve de Roque-Haute de 1985 à 1996 (Hérault, France)

Le sanglier peut aussi se bauer dans des milieux plus ouverts et même dans les cultures ; mais ce choix n'est qu'occasionnel, même dans les régions d'agro-écosystème, et souvent, temporaire (Dardaillon, 1984 ; Sardin, 1985 ; Spitz & Pépin, 1985 ; Cargnelutti, 1986). En effet, Cargnelutti (1986) et Gérard *et al.*, (1991) notent que dans le Lauragais, milieu ouvert d'agro-écosystème, les zones forestières sont particulièrement fréquentées et conditionnent l'occupation de l'espace par les animaux. Si les différences entre sexes ne sont pas très marquées, nous avons pu, en revanche, mettre en évidence un choix saisonnier bien tranché (Figure 9). La température et le vent sont les principales variables météorologiques pouvant influencer le choix de certains sites de gîtes. Les animaux se protègent du vent fort et des températures extrêmes (froides ou chaudes) par le choix de milieux très denses (été et hiver). Seul le tapis herbacé varie ; il est faible en été (Meynhardt, 1991) et dense en hiver. Janneau & Spitz (1984b) pensent que le sanglier recherche un certain "confort thermique" et Dardaillon (1984, 1986) précise même qu'en hiver les sangliers tapissent leurs bauges avec une litière végétale, pour effectuer une protection efficace contre l'humidité du sol en cette saison, alors qu'en été le sol de la majorité des bauges est laissé nu.

LA RÉSERVE DE ROQUE-HAUTE

Cette Réserve Naturelle (décret ministériel du 9 décembre 1975) de 158 ha est située dans le département de l'Hérault, à l'ouest de Béziers. Les terrains volcaniques siliceux ou sablonneux accueillent une flore riche et variée, du fait de la présence de 205 mares temporaires. La présence dans ces mares de 4 espèces de fougères rares (*Isoetes setacea*, *Isoetes durieui*, *Marsilea strigosa* et *Pilularia minuta*) est à l'origine de la protection. Depuis 1975, toute action de chasse est interdite sur le domaine. Ainsi le sanglier, pratiquement absent de la zone avant la mise en réserve, s'y développe depuis une quinzaine d'années. Le phénomène suit l'augmentation nationale des effectifs qui est, dans notre cas, amplifié par l'effet réserve. D'autre part, le développement d'un milieu de plus en plus dense (Trabaud, 1998) offre des conditions optimum aux individus pour s'y reproduire tranquillement (un nid avec 6 marcassins a pu être observé en juin 1997) mais permet aussi d'accueillir les sangliers perturbés par la chasse pratiquée aux alentours. Roque-

Haute, par son statut de Réserve, entretient un noyau de population qui peut se diluer hors saison de chasse mais qui se concentre en septembre dès l'ouverture de la chasse. Cette situation favorise la présence d'une sur-densité d'animaux qui ne peut aller qu'en s'accroissant. Les marcassins femelles apprennent auprès de leur mère à se réfugier dans la Réserve et reproduiront ce schéma à l'âge adulte. Des exemples, ailleurs en France, montrent qu'à long terme, on peut observer des concentrations d'animaux, allant jusqu'à un sanglier à l'hectare, dans des zones non chassées. Ces situations engendrent automatiquement des dégâts dans les cultures avoisinantes (Figure 10) et, lorsque des prélèvements sont réalisés, les dégâts diminuent. Les opérations de captures par cages ou filets ont donné les meilleurs résultats (1989, 1991, 1993) alors que les battues administratives et les tirs de nuits ont été inefficaces. Toutefois la capture, qui est une méthode contraignante, coûteuse (68.000 F en 1989 pour le prélèvement de 18 individus) et orientée essentiellement vers les jeunes en épargnant les laies adultes plus méfiantes, ne permet de régler le problème qu'à court terme. Dans le cas de Roque-Haute, une fréquence des battues identique à celle effectuée hors Réserve (une battue minimum par semaine) semble nécessaire (milieu très dense) et permettra de diminuer considérablement le montant des dégâts agricoles indemnisés (300.000 F d'indemnités payées par les chasseurs entre 1991 et 1995). Certaines années, la mise en place de clôtures électriques sur les cultures les plus sensibles devra être envisagée.

Concernant l'impact des sangliers sur la végétation naturelle, on a pu observer un grand nombre de boutis dans les mares temporaires ce qui montre que le sanglier y recherche certains aliments. Toutefois, en l'absence d'étude précise du régime alimentaire et des disponibilités, il est difficile de définir les items recherchés : vers de terre, larves, bulbes d'*Isoetes*. Dardaillon en 1984 note une forte consommation de bulbes de *Scirpus maritimus* par le sanglier en Camargue. Or cette espèce végétale a tendance à envahir certaines mares de Roque-Haute menaçant ainsi les espèces aquatiques héliophiles. Sa consommation par la population de sangliers ne semble pas, dans ce site, pouvoir limiter sa progression. Une étude plus approfondie pourrait éventuellement être menée sur ce sujet pour répondre à ces questions. Une analyse rapide de quelques fèces récoltées fin juin, nous a permis de

déterminer des noyaux d'abricots, des noyaux de cerises, du blé et du carex.

CONCLUSION

En France méditerranéenne et dans la Réserve Naturelle de Roque-Haute, la dynamique des populations de sanglier est très forte. Si aucune limitation n'est effectuée, elle devient vite exponentielle. Contrairement aux ongulés herbivores sauvages (cerf ou chevreuil) ou domestiques (mouton ou chèvre), le sanglier ne peut pas à lui seul limiter la prolifération d'espèces colonisatrices comme le frêne, le saule et le peuplier qui envahissent les mares et risquent de faire disparaître à moyen ou long terme les espèces à protéger. Or le sanglier, animal déprédateur des cultures en période de pénurie de fruits forestiers, pose des problèmes de gestion importants dans ou à proximité des réserves interdites à la chasse. La chasse en battue par les prélèvements qu'elle occasionne mais aussi par le dérangement qu'elle provoque est un moyen peu onéreux qui permet de limiter les dégâts aux cultures. En effet, une pression de chasse soutenue oblige les animaux à une certaine mobilité qui provoque une plus forte vulnérabilité à la chasse et une augmentation de leur domaine vital permettant ainsi une dilution de leur impact sur le milieu.

D'autre part, une pratique normale de la chasse permet d'éviter les frictions entre les différentes équipes de chasseurs, les agriculteurs et les propriétaires ; en outre, les actions exceptionnelles (battues administratives, captures, tir de nuit) sont souvent mal perçues par les locaux.

Toute gestion de l'espèce par la chasse nécessite de se fixer un objectif puis d'appliquer des règles simples pour y aboutir (tir des adultes pour diminuer les effectifs de façon drastique ou tir des jeunes pour maintenir ou augmenter le niveau de la population).

En l'absence de méthodes de dénombrement fiable pour le sanglier, la vitesse de réalisation du tableau par rapport aux années précédentes donne une bonne indication du niveau des populations. Pour Roque-Haute, les observations réalisées au cours des chasses hebdomadaires pourraient dans un premier temps être utilisées comme indicateur de tendance des effectifs présents.

Remerciements

Je tiens à remercier la Fédération Départementale des Chasseurs de l'Hérault d'avoir bien voulu me fournir les données concernant les prélèvements et les dégâts réalisés sur Roque-Haute.

BIBLIOGRAPHIE

- Baker J.K., 1976. The feral pig in Hawaiï Volcanoes National Park. *Proc. Conf. Sci. Res. Natl. Parks*, 1 : 365-367.
- Briedermann L., 1971. Ermittlungen zur Aktivitätsperiodik des Mitteleuropäischen Wildschweines (*Sus scrofa* L.). *Zool., Garten Leipzig*, 40 : 302-327.
- Cargnelutti B., 1986. *Approche éco-éthologique du sanglier (Sus scrofa L.) dans la région agricole du Lauragais*. D.E.S. Université de Toulouse, 37 p.
- Cargnelutti B., Janeau G., Spitz F. & Cousse S., 1995. GIS as a means to identify the environmental conditions of wild boar diurnal resting places. *IBEX J.M.E.*, 3 : 156-159.
- Cugnasse J.M., Teillaud P. & Bon R., 1987. Résultats préliminaires sur l'activité diurne et sur la structure des groupes de sangliers (*Sus scrofa* L.) dans les Monts de l'Espinouse. *Gibier Faune Sauvage*, 4(3) : 267-277.
- Dardaillon M., 1984. *Le sanglier et le milieu camarguais, dynamique co-adaptative*. Thèse de doctorat, Université de Toulouse, 345p.
- Dardaillon M., 1986. Some aspects of the orientation in space of *Sus scrofa* as revealed by data home range, habitat use and movements. In : G. Beugnon (ed.), *Privat, I.E.C.*, Toulouse, 63-70.
- D'Herbomez S., 1986. *Les Ongulés sauvages du Vercors (Préalpes françaises). Distribution spatio-temporelle. Evaluation de l'influence des activités humaines (sylvicoles, agro-pastorales et de loisirs) et des facteurs naturels*. Thèse de doctorat, Université de Grenoble. 191 p.
- Douaud J.F., 1983. *Utilisation de l'espace et du temps et ses facteurs de modulation chez le Sanglier, Sus scrofa L., en milieu forestier ouvert (Massif des Dhuits, Haute-Marne)*. Thèse de doctorat, Université de Strasbourg. 151 p.
- Ferry M., 1977. *Etude de quelques aspects de l'écologie et de l'éthologie du sanglier (Sus scrofa L.) en forêt de Chizé*. Mémoire de fin d'études, E.N.I.T.A., Dijon. 50 p.
- Fournier-Chambrillon C., Maillard D. & Fournier P., 1994. Le régime alimentaire du sanglier en milieu méditerranéen. Approche des dégâts sur vignes. *Colloque de Bergerac «gestion du sanglier»* 9 et 10 Juillet 1993, France. *Bull. Mens. Off. Natl. Chasse*, 191 : 36-47.
- Fournier P., Maillard D. & Fournier-Chambrillon C., 1995. Use of spotlights for capturing wild boar (*Sus scrofa* L.). *IBEX J.M.E.*, 3 : 131-133.
- Fournier-Chambrillon C., 1996. *Etude du régime alimentaire d'une population de sangliers (Sus scrofa L.) en garrigue à chêne vert*. Thèse de docteur vétérinaire, Faculté de Médecine de Nantes. 123 p.
- Fournier-Chambrillon C., Maillard D. & Fournier P., 1996. Le régime alimentaire du sanglier (*Sus scrofa* L.) dans les garrigues de Montpellier. *Gibier Faune Sauvage/Game Wildlife*, 13(4) : 1457-1476.

- Génard M. & Lescourret F., 1985. Le sanglier (*Sus scrofa* L.) et les diaspores dans le Sud de la France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40(3) : 343-353.
- Gérard J.F., Cargnelutti B., Spitz F., Valet G. & Sardin T., 1991. Habitat use of wild boar in a french agroecosystem from late winter to early summer. *Acta Theriol.*, 36(1-2) : 119-129.
- Janeau G. & Spitz F., 1984a. L'espace chez le sanglier : occupation et mode d'utilisation journalier. *Gibier Faune Sauvage*, 1 : 73-89.
- Janeau G. & Spitz F., 1984b. Budget espace temps des sangliers (*Sus scrofa* L.) en forêt de Grésigne. In : Spitz F. & Pépin D. (eds.), *Symposium International sur le Sanglier*. Colloques de l'INRA, 22 : 123-134.
- Jullien J.M., Vivien Y., Brandt S. & Vassant J., 1990. Activité alimentaire et domaines vitaux de cinq sangliers mâles suivis par radiopistage dans le massif de Châteauvillain/Arc en Barrois. *Bull. Mens. Office Natl. Chasse*, 150 : 27-32.
- Jullien J.M., Brandt S., Vassant J. & Chantecaille S., 1991. Des sangliers chassés en battue en forêt domaniale de Châteauvillain/Arc-en-Barrois : leurs stratégies pour échapper aux chasseurs et aux chiens. *Bull. Mens. Off. Natl. Chasse*, 162 : 29-36.
- Kowalski Ch., 1985. *Etude écoéthologique du sanglier en Camargue. Mise en place de structures de recueil de données et résultats préliminaires*. Mémoire de fin d'études, E.N.I.T.A., Dijon. 53 p.
- Leranoz-Urtasum I., 1983. Solire la relaçon del jabali (*Sus scrofa* L.) con la agricultura, en Navarra septentrional. In : *Proceeding of the XVth. Congress of the Internat. Fauna Cinegetica y Silvestre "Especies y ecosistemas mediterraneos y neotropicales"*, Trujillo : 639-646.
- Maillard D. & Fournier P., 1994. Le sanglier en milieu méditerranéen. Occupation de l'espace. Unité de gestion. *Colloque de Bergerac «gestion du sanglier»* 9 et 10 Juillet 1993, France. Numéro spécial *Bull. Mens. Off. Natl. Chasse*, 191 : 26-35.
- Maillard D., Fournier P. & Lagarrigue V., 1995. Organisation spatiale des sites de repos des sangliers (*Sus scrofa* L.) en milieu méditerranéen. In : *Actes du colloque international "forêt méditerranéenne et faune sauvage"*. La Sainte Baume, France, 3 au 5 Nov. 1994. *Forêt méditerranéenne*, 16(3) : 313-324.
- Maillard D. & Fournier P., 1995. Effects of shooting with Hounds on size of resting range of wild boar (*Sus scrofa* L.) groups in mediterranean habitat. In : *Actes du Symposium international sur le sanglier et l'ordre des suiformes*, Turin, 29 mars au 3 Avril 1993. *IBEX J.M.E.*, 3 : 102-107.
- Maillard D., Fournier P. & Fournier-Chambrillon C., 1996. Influence of food availability and hunting on wild boar (*Sus scrofa* L.) home range size in mediterranean habitat. In : *Proceedings of "Schwarzwild symposium"*, 24-27 März 1996, Sopron, Hungarn : 69-81.
- Maillard D., 1996. *Occupation et utilisation de la garrigue et du vignoble méditerranéens par le sanglier (Sus scrofa L.)*. Thèse de doctorat en sciences, Université d'Aix-Marseille. 235 p. + publications.
- Mauget R., 1980. *Régulations écologiques, comportementales et physiologiques (fonction de reproduction), de l'adaptation du sanglier, Sus scrofa L., au milieu*. Thèse de doctorat d'Etat, Université de Tours. 299 p.
- Merrigi A. & Sacchi O., 1992. Habitat selection by wild boars in Northern Apennines (N. Italy). In : Spitz F. et al., (eds.), *Proceedings of the international Symposium "Ongulés/Ungulates 91"*, S.F.E.P.M.-I.R.G.M., Paris-Toulouse : 435-438.
- Meynhardt H., 1991. *Ma vie chez les sangliers*. Hatier-Chasseur français, Paris. 163 p.
- Mohr C.O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, 37 : 223-249.
- Russo L., Genov P. & Massei G., 1995. Preliminary data of activity patterns of wild boar (*Sus scrofa* L.) in the Maremma Natura Park (Italy). *IBEX J.M.E.*, 3 : 126-127.
- Sardin T., 1985. Relation entre le sanglier et les formations boisées dans divers environnements. Mémoire de fin d'études, E.N.I.T.E.F., Nogent sur Vernisson. 55 p.
- Spitz F. & Pépin D., 1985. Occupation de l'espace par le sanglier en zone de grande culture. In : *Proceeding of the XVIIth. Congress of the Internat. Union of Game Biol.*, Brussels, 953-959.
- Trabaud L., 1998. Historique de la création de la Réserve Naturelle de Roque-Haute et sa végétation. *Ecol. Medit.* 24(2) : 173-177.
- Vassant J., 1996. Evolution of wild boar populations and damage to crops in France between 1978 and 1993. In : *Proceedings of "Schwarzwild symposium"*, 24-27 März 1996, Sopron, Hungarn : 131-141.
- Vassant J., 1994. Notion de base pour la gestion. *Colloque de Bergerac «gestion du sanglier»* 9 et 10 Juillet 1993, France. Numéro spécial *Bull. Mens. Off. Natl. Chasse*, 191 : 48-57.
- Wlazelko M. & Labudzki L., 1992. Über die Nahrungskomponenten und die tropische Stellung des Schwarzwildes im Forschungsgebiet Zielonka. *Z. Jagdwiss.*, 38 : 81-87.

Données préliminaires sur la communauté d'amphibiens de la Réserve Naturelle de Roque-Haute dans le sud de la France

Preliminary data on the amphibian community of the Roque-Haute Nature Reserve, Southern France

Christiane JAKOB¹, Michael VEITH², Alfred SEITZ² & Alain J. CRIVELLI¹

¹ Station biologique de la Tour du Valat, le Sambuc, 13200 Arles, France

² Abteilung Populationsbiologie, Institut für Zoologie der Universität Mainz, Saarstrasse 21, 55099 Mainz, Allemagne

RESUME

Sept espèces d'amphibiens ont été dénombrées dans la Réserve Naturelle de Roque-Haute, deux urodèles : *Triturus marmoratus* et *T. helveticus* et cinq anoures : *Hyla meridionalis*, *Pelodytes punctatus*, *Pelobates cultripipes*, *Bufo calamita*, *Rana perezi*. Beaucoup de ces espèces ont une distribution géographique restreinte au sud de la France et à la Péninsule ibérique et la plupart sont considérées comme vulnérables. Seulement 25% des mares de Roque-Haute sont utilisées par les amphibiens pour leur reproduction. La période larvaire dure de l'automne à l'été suivant. Deux espèces ont à la fois une reproduction automnale et printanière, ce sont *Pelodytes punctatus* et *Pelobates cultripipes*. De nouvelles études sur le fonctionnement démographique et la génétique de ces populations d'amphibiens sont nécessaires afin d'évaluer leur viabilité et d'assurer leur protection.

Mot-clés : amphibiens, anoures, Urodèles, hydroperiode, reproduction, mares temporaires

ABSTRACT

Seven species of amphibians have been recorded at the Roque-Haute Nature Reserve, two newt species: *Triturus marmoratus* and *T. helveticus* and five frog species: *Hyla meridionalis*, *Pelodytes punctatus*, *Pelobates cultripipes*, *Bufo calamita*, *Rana perezi*. Many of these species have a geographic distribution restricted to southern France and the Iberian Peninsula, and are considered as vulnerable. Only 25% of the pools of the Roque-Haute Nature Reserve are used for amphibian reproduction. The larval period lasts from autumn to the end of the following summer. Two species have a reproduction in autumn as well as in spring: *Pelodytes punctatus* and *Pelobates cultripipes*. More studies are needed on the demography and the genetics of these amphibian populations in order to assess their viability and to ensure their conservation.

Key words: amphibians, newt, frogs, hydroperiod, reproduction, temporary ponds

INTRODUCTION

Les amphibiens font aujourd'hui l'objet d'une polémique dans le monde de la conservation : sont-ils réellement en voie de disparition ou s'agit-il simplement de fluctuations normales de ces populations ? Une des raisons de cette polémique est un manque de données évident et plus encore un manque d'études à long terme qui permettraient de répondre clairement à ces préoccupations (Blaustein & Wake, 1990 ; Pechmann & Wilbur, 1994 ; Blaustein, 1994 ; Sarkar, 1996). La Réserve Naturelle de Roque-Haute n'échappe pas à ce phénomène, puisqu'il n'y a aucune contribution publiée sur les amphibiens de ce site. Ceci est d'autant plus désolant que cette Réserve abrite un milieu, les mares temporaires, réputé pour être un milieu phare pour la reproduction des amphibiens (Beebee, 1996 ; Griffiths, 1997). Une des caractéristiques de ces mares, importante pour le succès de reproduction des amphibiens, est l'absence de poissons, prédateurs de leurs larves (Hecnar & M'Closkey, 1997).

Depuis le printemps 1996, nous avons entrepris dans le cadre d'un projet multidisciplinaire sur le fonctionnement des mares temporaires de Roque-Haute, une étude de la communauté d'amphibiens. Nous présentons ici des résultats préliminaires sur la composition spécifique de cette communauté et sur la reproduction des différentes espèces présentes sur le site.

MATERIEL ET METHODES

Dès le mois de mai 1996, et jusqu'à l'assèchement des dernières mares, 34 mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute ont été visitées régulièrement afin d'y détecter la présence de têtards et d'adultes d'amphibiens. Cette première étude était considérée comme une étude de faisabilité. De l'automne 1996 à l'assèchement des dernières mares en août 1997, nous avons visité mensuellement 198 mares. Nous avons donné au maximum 10 coups d'épuisette dans chaque mare afin de déterminer la présence ou l'absence de têtards. Toutes les larves capturées sont mesurées, puis remises à l'eau. Certains individus sont prélevés pour des déterminations sous la loupe binoculaire selon les critères développés par Gosner (1960). Paral-

èlement, nous enregistrons le niveau d'eau le plus profond, la conductivité et la température de l'eau.

RESULTATS ET DISCUSSION

Richesse spécifique du site

Aussi bien en 1996 qu'en 1997, nous avons trouvé dans les mares de Roque-Haute sept espèces d'amphibiens : deux urodèles (*Triturus marmoratus*, *Triturus helveticus*) et cinq anoues (*Bufo calamita*, *Hyla meridionalis*, *Pelodytes punctatus*, *Pelobates cultripes*, *Rana perezi*). Quatre espèces, le triton marbré, le triton palmé, le pélodyte ponctué et la rainette méridionale ne sont pas mentionnées pour la zone de Roque-Haute dans l'Atlas de distribution des reptiles et amphibiens du Languedoc-Roussillon (Geniez & Cheylan, 1987).

Trois de ces espèces, le pélodyte (*P. punctatus*), le pélobate (*P. cultripes*) et le triton marbré (*T. marmoratus*) ont le statut de « vulnérable » dans la liste rouge de la faune menacée de France (Maurin, 1994). Le triton marbré a aussi un intérêt communautaire puisqu'il est inscrit dans l'Annexe IV de la "Directive Habitat" de l'Union Européenne. Il est également considéré comme espèce prioritaire par le plan d'action Reptiles et Amphibiens élaboré par le Muséum National d'Histoire Naturelle, et il devra faire à l'avenir l'objet d'un plan d'action de conservation sur le plan national.

En comparaison avec d'autres sites en Languedoc-Roussillon (Oliver *et al.*, 1996 ; Salvidio & Quero, 1987 ; Pages, 1984), la richesse spécifique en amphibiens dans les mares de la réserve de Roque-Haute est importante. Il faudra donc en tenir compte à l'avenir, notamment dans le plan de gestion de la Réserve Naturelle de Roque-Haute.

Durée de submersion et reproduction

Lors de la période automne 1996-été 1997, les premières mares furent en eau dès le mois de septembre (Figure 1). En décembre, l'ensemble des mares était en eau. Les premières mares à être asséchées le furent en mars et les dernières en août. Fin avril, il y avait déjà 157 mares sèches sur les 198 suivies. Suite à des pluies importantes mi-mai, 16 mares furent remises en eau. Si l'on compare la situation de la submersion des mares entre mai 1996 et mai 1997,

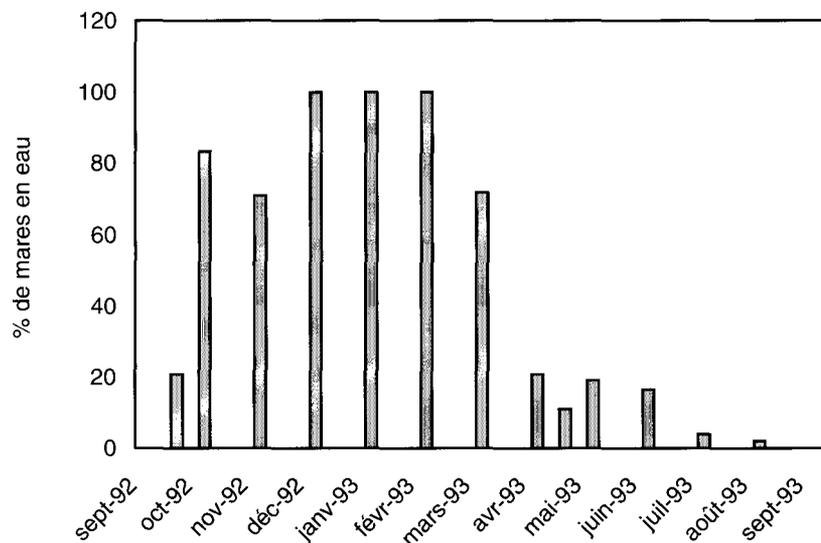


Figure 1. Pourcentages mensuels de mares en eau (N= 198 mares étudiées) depuis la mise en eau à l'assèchement lors de la période automne 1996-été 1997

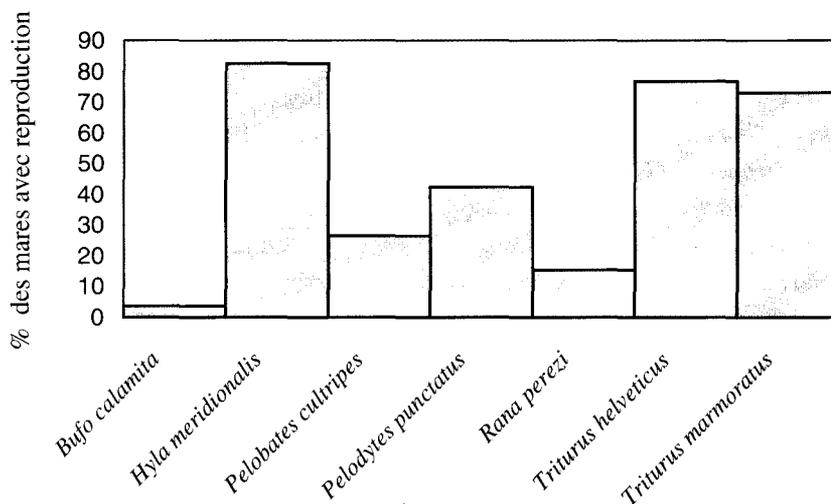


Figure 2. Occurrence de la reproduction des différentes espèces d'amphibiens des mares de Roque-Haute (100% = 198 mares)

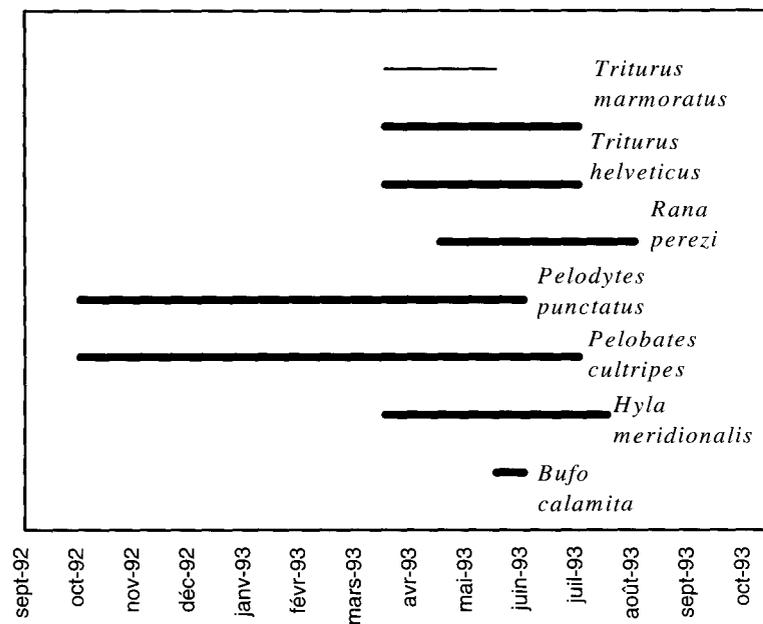


Figure 3. Période larvaire de l'automne 1996 à l'été 1997 des différentes espèces d'amphibiens présentes sur le site de Roque-Haute

on constate que sur 32 mares visitées les deux années, 16 sont sèches en mai 1997 alors qu'elles étaient encore en eau en mai 1996. Ceci confirme que la saison 1995-96 fut un cycle très humide avec des durées de mise en eau des mares exceptionnellement longues.

Seules 52 mares sur les 198 recensées ont été utilisées par les amphibiens pour leur reproduction (Figure 2). La rainette (*Hyla meridionalis*) et les deux espèces de tritons sont les plus fréquentes (*T. marmoratus* et *T. helveticus*). Leurs occurrences dépassent 70% de ces 52 mares utilisées pour la reproduction. Le crapaud calamite (*B. calamita*) est l'espèce la plus rare avec une occurrence de 3,8 %. Si l'on compare la composition spécifique de 16 mares en eau au mois de mai des deux années (Tableau 1), on constate qu'elle est identique dans 6 mares (37%) et différente dans 10 (63%). Parmi les mares qui ont une composition spécifique différente entre les deux années, 4 (25%) avaient plus d'espèces en mai 1997 qu'en mai 1996, 3 (19%) avaient plus d'espèces en mai 1996 qu'en mai 1997 et enfin 3 mares (19%) abritaient le même nombre d'espèces, mais celles-ci étaient différentes.

La présence de têtards ou larves de triton des différentes espèces rencontrées, varie énormément d'une espèce à l'autre (Figure 3). Deux espèces, le pélodyte et le pélobate ont à la fois des pontes automnales et des pontes printanières. En France, la ponte automnale

du pélodyte a souvent été observée, par exemple en Camargue (van den Elzen, 1979) et sur les Causses (Parayre, 1996), par contre les pontes automnales du Pélobate ne sont décrites que rarement (Gaillard-Castang, 1972). La ponte automnale du pélodyte et du pélobate a été décrite souvent dans le sud de l'Espagne et au Portugal (Diaz-Paniagua, 1986 ; Diaz-Paniagua, 1992 ; Rodriguez-Jimenez, 1988 ; Nöllert & Nöllert, 1992). Ces pontes automnales donnent des têtards qui passeront l'hiver avant de se métamorphoser au printemps suivant. Les autres espèces pondent au printemps et ont des périodes d'observation des larves de durée identique, soit 3 à 4 mois. Cependant, cette période d'observation des larves peut être plus longue que le développement larvaire (Diaz-Paniagua, 1986) pour les espèces susceptibles d'avoir des pontes successives (Rainette méridionale, Pélodyte ponctué). Le crapaud calamite s'est reproduit exclusivement et immédiatement dans deux mares remises en eau à la mi-mai 1997 avec une période larvaire de moins d'un mois, illustrant bien l'opportunisme de cette espèce (Rodriguez-Jimenez, 1988 ; Salvido & Quero, 1987). En 1996, il s'était reproduit dans trois mares, différentes de celles utilisées en 1997 en l'espace d'un mois et demi à peu près à la même époque. Comme cela a été montré ailleurs (Diaz-Paniagua, 1992 ; Al-

numéro de la mare	1996							1997								
	Bc	Hm	Pc	Pp	Rp	Th	Tm	total	Bc	Hm	Pc	Pp	Rp	Th	Tm	total
2	-	-	-	-	-	+	+	2	-	+	-	+	-	+	+	4
11	-	+	-	-	-	+	+	3	-	+	-	-	-	+	+	3
12	-	+	-	-	-	+	+	3	-	+	-	-	+	+	+	4
16	-	+	-	-	-	+	+	3	-	-	-	-	-	-	-	-
51	-	-	-	-	-	+	+	2	-	+	-	-	-	+	-	2
53	-	+	-	-	-	+	+	3	-	+	-	-	-	+	+	3
56	-	+	-	-	+	+	+	4	-	+	+	-	+	+	+	5
57	-	+	-	-	+	+	+	4	-	+	-	-	+	+	+	4
62	-	+	-	-	-	+	+	3	-	+	-	-	-	-	+	2
63	-	+	-	-	-	+	+	3	-	+	-	-	+	+	+	4
67	+	+	-	-	-	+	+	4	-	+	-	-	+	+	+	4
69	-	+	-	-	+	-	-	2	-	+	+	-	+	+	+	5
71	-	+	-	-	+	+	+	4	-	+	-	-	-	+	+	3
72	-	+	-	-	+	+	+	4	-	+	+	-	-	+	+	4
83	-	+	-	-	-	+	+	3	-	+	-	-	-	+	+	3
84	-	+	-	-	-	+	+	3	-	+	-	-	-	+	+	3

Tableau 1. Composition spécifique des amphibiens de 16 mares en eau en mai (années 1996 et 1997)

Bc : *Bufo calamita* ; Hm : *Hyla meridionalis* ; Pc : *Pelobates cultripes* ; Pp : *Pelodytes punctatus* ; Rp : *Rana perezi* ; Th : *Triturus helveticus* ; Tm : *Triturus marmoratus*

varez & Salvador, 1984), la communauté d'amphibiens de Roque-Haute montre des phénomènes de reproduction asynchrones selon les espèces. La température (Salvidio & Quero, 1987 ; Salvador & Carrascal, 1990), mais plus encore l'hydropériode, sont les facteurs clés expliquant le début et la durée des périodes larvaires et finalement le succès de reproduction (Pechmann *et al.*, 1989 ; Rowe & Dunson, 1995 ; Semlitsch *et al.*, 1996).

CONCLUSION

La communauté d'amphibiens de Roque-Haute est remarquable car elle abrite plusieurs espèces (*Triturus marmoratus*, *Pelobates cultripes*, *Hyla meridionalis*, *Rana perezi* et *Pelodytes punctatus*) dont la distribution est limitée au sud, sud-ouest de la France et à la Péninsule ibérique. De plus, beaucoup de ces espèces sont considérées comme vulnérables. Du fait d'une hydropériode très courte dans la plupart des mares, les amphibiens n'utilisent que 25% des mares présentes sur le site pour leur reproduction. La Réserve de Roque-Haute est très isolée géographiquement et les populations d'amphibiens ne semblent pas être très importantes. Il est donc nécessaire à l'avenir, pour assurer la pérennité de cette communauté d'amphibiens, de mieux connaître le fonctionnement démographique et la génétique de ces populations d'amphibiens,

d'établir leur degré d'isolement et d'évaluer leur viabilité.

Remerciements

Ce travail a été financé par la Fondation Tour du Valat. Nous remercions Messieurs B. de Clock, P. Gaillard, A. Diguët et H. Souheil pour nous permettre de travailler sur la Réserve Naturelle de Roque-Haute. Nous remercions également le Ministère de l'Environnement pour nous avoir autorisé à travailler sur ces espèces protégées. Elodie Gazave et F. Priour ont collaboré au travail de terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- Alvarez J. & Salvador A., 1984. Cria de Anuros en la laguna de Choros de Arriba (Leon) en 1980. *Mediterranea*, 7 : 27-48.
- Beebee T.J.C., 1996. *Ecology and Conservation of Amphibians*. Chapman & Hall, London. 214p.
- Blaustein A.R. & Wake D.B., 1990. Declining amphibian populations: A global phenomenon? *Trends Ecol. Evol.*, 5 : 203-204.
- Blaustein A.R., 1994. Chicken little or nero's fiddle? A perspective on declining amphibian populations. *Herpetologica*, 50 : 85-97.
- Diaz-Paniagua C., 1986. Reproductive period of amphibians in the biological reserve of Donana (SW Spain). In: Roczek Z. (ed.), *Studies in Herpetology*. 754 p.
- Diaz-Paniagua C., 1992. Variability in timing of larval season in an amphibian community in SW Spain. *Ecography*, 15 : 267-272.

- Elzen van den P., 1975. Contribution à la connaissance de *Pelodytes punctatus*, étudié en Camargue. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 100 : 691-692
- Gaillard-Castang A.M., 1972. *Recherches sur la biologie de Pelobates cultripès*. DES, U.E.R. Perpignan.
- Geniez P. & Cheylan M., 1987. *Atlas de distribution des reptiles et amphibiens du Languedoc-Roussillon*. EPHE, Montpellier. 114 p.
- Gosner K.L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16 : 183-190.
- Griffiths R.A., 1997. Temporary ponds as amphibian habitats. *Aquatic Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, 7 : 119-126.
- Hecnar S.J. & M'Closkey T.M., 1997. The effect of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biol. Conserv.*, 79 : 123-131.
- Maurin H., 1994. *Inventaire de la faune menacée en France*. Nathan, Paris. 176 p.
- Nöllert A. & Nöllert C., 1992. *Die Amphibien Europas: Bestimmung, Gefährdung, Schutz*. Franckh Kosmos Verlag, Stuttgart. 382 p.
- Oliver G., Serve L., Leboulanger C. & Blazi J.L., 1996. Vie et mort des mares temporaires du Roussillon (Pyrénées-Orientales, France). La mare d'Opoul, outil pédagogique. Radioscopie des mares, *In: Collection Environnement*, l'Harmattan, Paris : 135-151.
- Pages J.M., 1984. Ecologie des Amphibiens du sud-ouest de la montagne noire. *Alytes*. 3(2) : 56-69.
- Parayre C., 1996. *Des écosystèmes aquatiques particuliers : les « lavognes » du Parc national des Cévennes. Etude physique et écologique*. Diplôme EPHE, Montpellier. 211 p.
- Pechmann J.H.K., Scott D.E., Gibbons J.W. & Semlitsch R.D., 1989. Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecology and Management*, 1 : 3-11.
- Pechmann J.H.K. & Wilbur H.M., 1994. Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica*, 50 : 65-84.
- Rodriguez-Jimenez A.S., 1988. Fenología de una comunidad de Anfíbios asociada a cursos fluviales temporales. *Donana acta vertebrata*, 15 (1) : 29-43.
- Rowe C.L. & Dunson W.A., 1995. Impacts of hydroperiod on growth and survival of larval amphibians in temporary ponds of Central Pennsylvania, USA. *Oecologia*, 102 : 397-403.
- Salvador A. & Carrascal L.M., 1990. Reproductive phenology and temporal patterns of mate access in Mediterranean anurans. *Journal of Herpetology*, 24(4) : 438-441.
- Salvidio S. & Quero J.Y., 1987. Observations sur l'activité de *Pelobates cultripès*, *Bufo calamita* et *Bufo bufo* dans la mare du grand Travers (Hérault). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 41 : 1-7.
- Sarkar S., 1996. Ecological theory and anuran declines. *Biosciences*, 46 : 199-207.
- Semlitsch R.D., Scott D.E., Pechmann J.H.K. & Gibbons J.W., 1996. Structure and dynamics of an Amphibian community. Evidence from a 16-year study of a natural pond. *In: Cody M.L. & Smallwood J.A. (eds), Long-term studies of vertebrate communities*. Academic Press, London : 217-248.

LOUIS - J E A N
avenue d'Embrun, 05003 GAP cedex
Tél. : 04.92.53.17.00
Dépôt légal : 1129 — Décembre 1998
Imprimé en France

Instructions aux auteurs

Ecologia Mediterranea publie des travaux de recherche originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie fondamentale ou appliquée des régions méditerranéennes, à l'exception des milieux marins. La revue exclut les articles purement descriptifs ou de systématique. Ecologia Mediterranea privilégie les domaines scientifiques suivants : bioclimatologie, biogéographie, biologie de la conservation, biologie des populations, écologie génétique, écologie du paysage, écologie microbienne, écologie végétale et animale, écophysologie, paléoclimatologie, paléoécologie. La revue accepte également la publication d'actes de colloques, d'articles de synthèse, de notes méthodologiques, de comptes-rendus d'ouvrages, ainsi que des commentaires sur les articles récemment parus dans Ecologia Mediterranea.

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet, ou à des membres du Comité de Rédaction, ou aux Editeurs. La décision finale d'accepter ou refuser un article relève des Editeurs. L'article proposé doit être envoyé en triple exemplaire à l'adresse de la revue. Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé au secrétariat de la revue, sous 3 mois, imprimé en un exemplaire et informatisé (disquette 3.5', si possible PC et au format Word 7 ou .RTF). Les auteurs devront s'assurer de la correspondance entre le texte imprimé et le texte informatisé. Les illustrations originales seront jointes à l'envoi. Les épreuves corrigées doivent être retournées au secrétariat de la revue sans délai. Les livres et monographies devant être analysés seront envoyés aux Editeurs.

Préparation du manuscrit

Les articles (dactylographiés en double interligne, en format A4) doivent être rédigés de préférence en français ou en anglais, mais les travaux en espagnol ou en italien sont aussi acceptés. Si l'article soumis n'est pas rédigé en anglais, il est demandé (en plus des résumés) une version anglaise abrégée ainsi qu'une traduction en anglais des titres des figures et tableaux.

L'article doit être complet : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumés en français et anglais (au minimum), mots-clés, texte, puis remerciements, bibliographie, figures et tableaux. Le texte des articles originaux de recherche devrait normalement comporter quatre parties : introduction, méthodes, résultats, discussion.

En ce qui concerne la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes. Les titres ne seront pas numérotés. Pour numérotter les sous-titres, éviter les lettres. Attention, l'emploi de mots « soulignés » est à proscrire. Les noms d'auteurs cités figureront en minuscules dans le texte comme dans la bibliographie. En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Les ponctuations doubles (; ? !) sont précédées d'un espace, contrairement aux ponctuations simples (, .). En revanche, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue. L'adresse de chaque auteur sera indiquée. Dans le cas où la publication est le fait de plusieurs auteurs, il doit être précisé lors du premier envoi la personne à qui doit être retourné l'article après lecture.

Résumés, mots-clés et version abrégée

Les résumés doivent comporter 300 mots au maximum et la version anglaise abrégée 1000 mots (environ une page). Le nombre de mots-clés est limité à six, dans la langue des résumés ; ils ne doivent généralement pas figurer dans le titre.

Bibliographie

La bibliographie regroupera toutes les références citées et elles seules. Les références seront rangées dans l'ordre alphabétique des auteurs et de façon chronologique. Les abréviations internationales des titres des revues doivent être utilisées (sauf en cas de doute). Vérifier attentivement le manuscrit pour s'assurer que toutes les références citées dans le texte apparaissent bien en bibliographie et inversement. La mise en forme doit suivre les exemples suivants :

- article : Andow D.A., Karieva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.*, 4 : 177-188.
- ouvrage : Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London. 300 p.
- article d'ouvrage : May R.M., 1989. Levels of organization in ecology. In : Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public., Oxford : 339-363.
- actes d'un colloque : Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In : Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds), *Proceedings of the symposium on « Biodiversity : study, exploration, conservation »*, Ghent, 18 November 1992 : 121-141.

Citations et renvois appelés dans le texte

Les mots « figures » et « tableaux » annoncés dans le texte sont écrits en toutes lettres et en minuscules. Indiquer le nom d'auteur et l'année de publication (mais indiquer tous les auteurs dans la bibliographie). Exemples : « Since Dupont (1962) has shown that... », or « This is in agreement with previous results (Durand *et al.*, 1990 ; Dupond & Dupont, 1997) ... ». Le numéro de page de la citation n'est mentionné que dans le cas où elle est entre guillemets. Si la publication est écrite par plus de deux auteurs, le nom du premier doit être suivi par *et al.*

Abréviations, nomenclature et mots latins

L'usage d'une abréviation technique doit être précédée de sa signification lors de sa première apparition. Les codes de nomenclature doivent être respectés selon les conventions internationales. Les mots latins doivent être mis en italiques (*et al.*, *a priori*, *etc.*), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux. Lors de la première apparition du nom d'une espèce, il est demandé d'y faire figurer le nom d'auteur (exemple : *Olea europaea* L.).

Figures et tableaux

Les figures et tableaux (précédés des légendes correspondantes sur une feuille séparée) doivent être remis séparément du texte, prêts à l'impression, sans nécessiter de réduction (donc au maximum : format 16 x 22 cm ou 8 x 22 cm). Tous les documents devant être insérés dans le texte doivent être annoncés, numérotés dans l'ordre croissant et légendés. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes (: ou |) pour marquer les colonnes.

Tirés-à-part

Il est fourni 25 tirés-à-part par article, même lorsqu'il y a des auteurs multiples. Des tirés-à-part supplémentaires peuvent être obtenus à la demande : ils seront facturés.

Instructions to authors

Ecologia Mediterranea publishes original research report and reviews in the fields of fundamental and applied ecology of Mediterranean areas, except descriptive articles or articles about systematics. The editors of Ecologia Mediterranea invite original contributions in the fields of: bioclimatology, biogeography, conservation biology, population biology, genetic ecology, landscape ecology, microbial ecology, vegetal and animal ecology, ecophysiology, palaeoecology, palaeoclimatology, but not marine ecology. Symposium proceedings, review articles, methodological notes, book reviews and comments on recent papers in the journal are also published. Manuscripts are reviewed by appropriate referees, or by members of the Editorial Board, or by the Editors themselves. The final decision to accept or reject a manuscript is made by the Editors. Please send 3 copies of the manuscript to the editors. When an article is accepted, the authors should take the reviewers' comments into consideration. They must send back to the journal Editorial Office their corrected printed manuscript (one copy) and include the corresponding floppy disk (as far as possible: 3.5" PC, Word 7 or .RTF) within 3 months. The authors are asked to check the conformity between printed and computerised versions. Enclose the original illustrations. Corrected proofs must be returned to the journal Editorial Office without delay. Books and monographs to be reviewed must be submitted to the Editors.

Manuscript preparation

Manuscripts (typewritten with double spacing and A4 paper size) should preferably be written in French or English, but Spanish and Italian are accepted. If the language is not English, you should include an English short version and English titles for figures and tables.

The manuscript must be complete: French and English titles, author(s) and address(es), French and English abstracts (at least), an English short version (only if it is not the language used in the article), key-words, text, references, acknowledgements, figures and tables. For research papers, the text should normally consist of 4 sections: introduction, methods, results and discussion.

When typing the manuscript, please distinguish titles clearly from other paragraphs. Titles and subtitles should not be numbered. Avoid using letters to number subtitles. Use lower-case letters for names. Do not underline any words. In English, there is one space after punctuation, none before.

Copy editing of manuscripts is performed by the journal.

Each author's address should be specified. The first time, please state the complete address of the correspondent author to whom the proofs should be sent.

Abstract, key-words, abridged version

Abstracts should be no longer than 300 words. The English abridged version should not exceed one page (1000 words). Do not use more than six key-words (translated in the abstract's language). Key-words should not be present in the title.

References

All publications quoted in the text should be presented in a list of references following the text. The list of references should be arranged alphabetically by author and chronologically per author. You should abbreviate the titles of periodicals in the list of references (except if you are not sure of it). Make sure that all citations and references correspond. Use the following system for references:

- journal article:

Andow D.A., Karieva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.*, 4 : 177-188.

- book:

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London. 300 p.

- book section:

May R.M., 1989. Levels of organisation in ecology. *In* : Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public., Oxford : 339-363.

- conference proceedings:

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. *In* : Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds.), *Proceedings of the symposium on « Biodiversity: study, exploration, conservation »*, Ghent, 18 November 1992 : 121-141.

Citations in-text

The words « figures » and « tables » announced in-text should be written *in extenso* and in lower-case letters. In the text, refer to the author's name and year of publication (followed by pages only if it is a quotation). If a publication is written by more than two authors, the name of the first author should be used followed by « *et al.* » (this indication, however, should never be used in the list of references : first author and co-authors should be mentioned). Examples: « Since Dupont (1962) has shown that... », or « This is in agreement with previous results (Durand *et al.*, 1990 ; Dupont & Dupont, 1997) ... ».

Abbreviation, Latin words

Explanation of a technical abbreviation is required when first used. International convention codes for nomenclature should be used. Latin words should be in italics (*et al.*, *a priori*, *etc.*), particularly for taxonomic classifications (the first time, please state the author's name: for example, *Olea europaea* Linnée).

Figures and tables

All illustrations should be submitted separately and they should be preceded by the figure and table legends on a separate page. Figures and tables should be sent « ready to be printed », without need to be reduced (so their size should be 16 x 22 cm or 8 x 22 cm maximum). All the illustrations being in-text should be quoted, numbered in sequence and should have a legend. Computerised tables' columns should not be represented by signs (: or |).

Reprints

Twenty-five reprints will be supplied free of charge. By request, additional reprints can be ordered with a charge.

SOMMAIRE

A. DIGUET - Introduction	105
J.A. RIOUX - Propos liminaires	107
Première partie : Ecologie et conservation des mares temporaires méditerranéennes	
P. QUEZEL - La végétation des mares transitoires à <i>Isoetes</i> en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation	111
F. MEDAIL, H. MICHAUD, J. MOLINA, G. PARADIS & R. LOISEL - Conservation de la flore et de la végétation des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne	119
J. GIUDICELLI & A. THIERY - La faune des mares temporaires, son originalité et son intérêt pour la biodiversité des eaux continentales méditerranéennes	135
R. VITALIS, B. COLAS, M. RIBA & I. OLIVIERI - <i>Marsilea strigosa</i> Willd. : statut génétique et démographique d'une espèce menacée	145
C. LE DANTEC, J.P. SUC, D. SUBALLYOVA, J.L. VERNET, S. FAUQUETTE & M. CALLEJA - Evolution floristique des abords de la mare de Grammont (Montpellier, sud de la France) depuis un siècle : disparition d' <i>Isoetes setacea</i> Lam.	159
Deuxième partie : Les mares temporaires de la Réserve Naturelle de Roque-Haute, écologie et conservation	
L. TRABAUD - Historique de la création de la Réserve Naturelle de Roque-Haute et sa végétation	173
J.Y. CROCHET - Le cadre géologique de la Réserve Naturelle de Roque-Haute	179
J. MOUBAYED - Le plateau basaltique de Roque-Haute (Hérault, France) : principales caractéristiques et qualité globale de la zone humide	185
J. MOLINA - Typologie des mares de Roque-Haute	207
P. GRILLAS & L. TAN HAM - Dynamique intra- et inter-annuelle de la végétation dans les mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute : programme d'étude et résultats préliminaires	215
D. MAILLARD - Approche du fonctionnement de la population de sangliers (<i>Sus scrofa</i> L.) de la Réserve Naturelle de Roque-Haute à partir des résultats scientifiques obtenus sur l'espèce en milieu méditerranéen	223
C. JAKOB, M. VEITH, A. SEITZ & A.J. CRIVELLI - Données préliminaires sur la communauté d'amphibiens de la Réserve Naturelle de Roque-Haute dans le sud de la France	235



MINISTÈRE DE
L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE
ET DE L'ENVIRONNEMENT

DIRECTION REGIONALE DE
L'ENVIRONNEMENT
LANGUEDOC - ROUSSILLON

