

Les mares temporaires méditerranéennes

Volume 1 – Enjeux de conservation, fonctionnement et gestion

Grillas P., P. Gauthier, N. Yavercovski & C. Perennou

Production : Station biologique de la Tour du Valat
Maquette : Tapages Publics
Illustrations : Sonia Viterbi
Couverture : photos Jean Roché (en haut) et Dominique Rombaut (à droite)

© 2004 Station biologique de la Tour du Valat
Le Sambuc - 13200 Arles - France

Droits de traduction et reproduction autorisés (textes et illustrations)
pour tous les pays avec mention des auteurs et de la Station biologique de la Tour du Valat.
Droits de reproduction des photos réservés pour tous pays.
Une copie ou une reproduction des photos, même partielle, par quelque procédé que ce soit,
constitue une contrefaçon passible des peines prévues
par la loi du 11 mars 1957 sur la protection des droits d'auteurs.

Loi 49.956 du 16.07.1949

ISBN : 2-9103-6849-1

Le projet LIFE

“Mares Temporaires”

Le projet LIFE “Mares Temporaires” a été réalisé au cours de la période 1999-2004. Il avait pour objectifs de parvenir à une bonne gestion de sept sites situés en France méditerranéenne, et de développer des outils et méthodes de gestion de ces milieux fragiles qui soient transférables à l'échelle du Bassin méditerranéen.

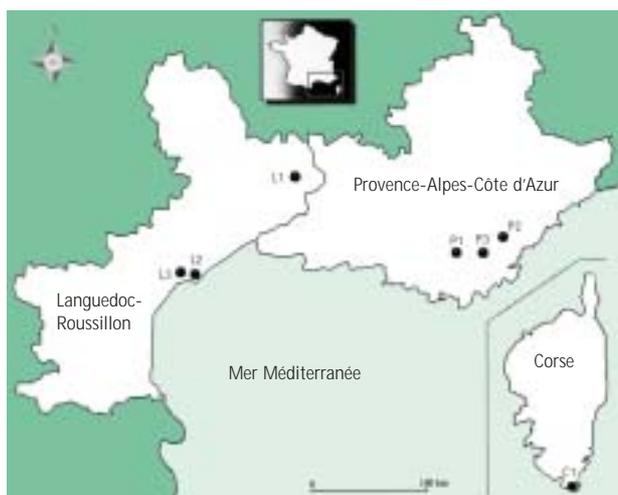
Le projet a été organisé en sept volets sites (cf. carte) et deux volets thématiques transversaux (“Sensibilisation” et “Gestion intégrée”). La Tour du Valat assurait la réalisation de ce dernier ainsi que la coordination générale du projet. Les autres volets avaient été délégués à six opérateurs locaux.

Le montant du projet était d'environ un million d'euros, dont 50 % financés par l'Union Européenne et le reste par une douzaine de partenaires.

Partenaires

Commission Européenne, Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (MEDD) et ses Directions régionales de l'environnement (PACA, Languedoc-Roussillon et Corse), Région Languedoc-Roussillon (Agence Méditerranéenne de l'Environnement), Région Corse (Office de l'Environnement de Corse), Région Provence-Alpes-Côte d'Azur (Agence Régionale pour l'Environnement : ARPE), Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres, Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Conservatoire des Espaces Naturels Languedoc-Roussillon, Conservatoire Etude des Ecosystèmes de Provence Alpes du Sud (CEEP), Association de Défense de la Nature des Pays d'Agde (ADENA), Association de Gestion de la Réserve Naturelle de Roque-Haute, Ecosphère, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (Université d'Aix-Marseille III), Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE), Départements du Gard et de l'Hérault, Office National des Forêts (Agences du Gard et du Var).

Carte de localisation du projet LIFE “Mares Temporaires”



Corse
C1 : Padulu

Languedoc-Roussillon
L1 : Etang de Valliguères
L2 : Notre-Dame de l'Agenouillade
L3 : Roque-Haute

Provence-Alpes-Côte d'Azur
P1 : Besse et Flassans
P2 : Colle du Rouet
P3 : Plaine des Maures

Réalisations

Les actions du projet étaient organisées selon six grands axes.

Amélioration des connaissances et élaboration de plans de gestion

Des inventaires de la faune, de la flore et des activités humaines ont eu lieu sur la plupart des sites, ainsi que des études plus approfondies sur des espèces ou des thématiques localement importantes : perception des mares par les riverains et les acteurs locaux, inventaire détaillé des micro-mares cupulaires, suivi d'espèces menacées, etc. Les résultats de ces études ont servi de base aux mesures proposées dans les plans de gestion, élaborés pour trois des sites.

Enfin, un premier inventaire des mares temporaires en France méditerranéenne a été réalisé, permettant d'identifier plus de 100 sites hébergeant près de 1 000 mares.

Maîtrise foncière et d'usage

Le contrôle de l'usage du sol par des organisations de protection des milieux naturels est un préalable à toute autre action de gestion des mares temporaires. Au total, plus de 83 hectares ont pu être acquis dans le cadre du projet. De plus, des conventions de gestion ont pu être passées avec les propriétaires (privés ou communes) sur deux sites au moins, accroissant notablement la surface dont l'usage est maîtrisé à moyen terme.

Travaux de gestion

Des travaux de gestion expérimentale ont eu lieu sur la plupart des sites : débroussaillage, curage, surcreusement d'une mare, arrachage d'espèces exotiques envahissantes, restauration d'une mare comblée etc. La plupart de ces travaux ont été accompagnés par un suivi précis de leur impact, afin d'en tirer des leçons transposables.

Sensibilisation

Une animation locale permanente a été effectuée sur les différents sites : information régulière des riverains, des élus et de tous les utilisateurs. De nombreuses opérations de sensibilisation, de communication et d'éducation à l'environnement ont eu lieu : “Green Days” européens, animations scolaires, plaquettes, panneaux d'information, pages web, posters, module pédagogique, articles de presse, émission télévisée, cassette vidéo, etc. Des manifestations locales ont été organisées pour inciter les populations à protéger les mares temporaires.

A l'échelle mondiale, une résolution appelant à la conservation des mares temporaires a été élaborée par le projet, et adoptée à la huitième Conférence Ramsar en Novembre 2002.

Gestion intégrée

Ce volet a fourni le cadre de réflexion préalable à tous les travaux de gestion entrepris. Il a également permis des échanges permanents entre les gestionnaires de sites et les scientifiques impliqués dans le projet : visites d'échanges inter-sites, ateliers thématiques, animation du réseau, etc. Enfin, ce guide de gestion des mares temporaires a été produit. Une conférence internationale finale a aussi été organisée, rassemblant près de 100 participants méditerranéens et européens.

Coordination

Une coordination permanente entre toutes ces différentes activités et partenaires a été organisée tout au long du projet. Un comité de pilotage a été constitué et animé, des contacts réguliers ont été entretenus avec la Commission Européenne et l'ensemble des partenaires du projet.

Les opérateurs et partenaires du projet LIFE-Nature "Conservation des Mares Temporaires Méditerranennes" n° 99/72049

Les opérateurs

ADENA : Association de Défense de la Nature des Pays d'Agde
Domaine du grand Clavelet, F-34300 Agde, France
Tél. : +33 (0)4 67 01 60 23, fax : +33 (0)4 67 01 60 29
adena-bagnas@tiscali.fr

AGRN.RH : Association de Gestion de la Réserve Naturelle de Roque-Haute
1, rue de la Tour, F-34420 Portiragnes, France
Tél. / fax : +33 (0)4 67 90 16
roque.haute@espaces-naturels.fr

CEEP : Conservatoire Etudes des Ecosystèmes de Provence Alpes du Sud
890, chemin de Bouenhour Haut, F-13090 Aix-en-Provence
Tél. : +33 (0)4 90 47 02 01, fax : +33 (0)4 90 47 05 28
espaces.naturels.provence@bdway.com

2. CEEP Var
1, place de la Convention, F-83340 Le Luc
Tél. : +33 (0)4 94 50 38 39, fax : 04 94 73 36 86

CEN-LR : Conservatoire des Espaces Naturels du Languedoc-Roussillon
20, rue de la République, Espace République, F-34000 Montpellier
Tél. : +33 (0)4 67 22 68 28, fax : +33 (0)4 67 22 68 27
cen-lr@wanadoo.fr

OEC : Office de l'Environnement de la Corse
Avenue Jean Nicoli, F-20250 Corte
Tél. : +33 (0)4 95 45 04 00, fax : +33 (0)4 95 45 04 01

TDV : Station Biologique de la Tour du Valat
Le Sambuc, F-13200 Arles
Tél. : +33 (0)4 90 97 20 13, fax : +33 (0)4 90 97 20 19
nom@tourduvalat.org, site internet : www.tourduvalat.org

Les partenaires

AME : Agence Méditerranéenne de l'Environnement
Espace littoral de l'Hôtel de Région, 417, rue Samuel Morse,
F-34000 Montpellier
Tél. : +33 (0)4 67 22 94 05, fax : +33 (0)4 67 22 94 05
nom@ame-lr.org

ARPE : Agence Régionale Pour l'Environnement PACA
Parc de la Duranée, avenue Léon Foucault, immeuble Le Levant
BP 432000, F-13591 Aix-en-Provence Cedex 03
Tél. : +33 (0)4 42 90 90 90, fax : +33 (0)4 42 90 90 91

Agence de l'Eau RMC : Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée et Corse
Direction de la Planification et de la Programmation, Unité Planification,
2-4, allée de Lodz, F-69363 Lyon Cedex 07
Tél. : +33 (0)4 72 71 26 00, fax : +33 (0)4 72 71 26 03

CBNMP : Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles
Castel Sainte-Claire, rue Auguste Brousseau, F-83418 Hyères cedex
Tél. : +33 (0)4 94 12 82 30, fax : +33 (0)4 94 12 82 31
cbn.siege@pnpc.com.fr

2. Antenne du Languedoc-Roussillon
Institut de Botanique, rue Auguste Brousseau, F-34090 Montpellier
Tél. : +33 (0)4 99 23 22 11, fax : +33 (0)4 99 23 22 12
cbn.lro@wanadoo.fr

CELRL : Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres
1. Délégation Languedoc-Roussillon
165, rue Paul Rimbaud, F-34184 Montpellier Cedex 4
Tél. : +33 (0)4 99 23 29 00, fax : +33 (0)4 99 23 29 09
languedoc-roussillon@conservatoire-du-littoral.fr

2. Délégation PACA
3, rue Marcel Arnaud, F-13100 Aix-en-Provence
Tél. : +33 (0)4 42.91.64.10, fax : +33 (0)4.42.91.64.11
paca@conservatoire-du-littoral.fr

Collectivité territoriale de Corse
22, cours Grandval, BP 215, F-20187 Ajaccio cedex
Tél. : +33 (0)4 95 51 64 64

Communauté d'Agglomération Hérault Méditerranée
ZI le Causse, BP 26, F-34630 Saint-Thibéry
Tél. : +33 (0)4 99 47 48 49, fax : +33 (0)4 99 47 48 50

Commission Européenne
DG ENV D1, BU 9 02/1, 200 Rue de la loi, B-1049 Bruxelles

Commune de Besse-sur-Issole
Hôtel de ville, place Noël Blache, F-83890 Besse-sur-Issole
Tél. : +33 (0)4 94 69 70 04, fax : +33 (0)4 94 59 65 57

Commune du Cannet des Maures
Hôtel de Ville, place de la Libération, F-83340 Le Cannet-des-Maures
Tél. : +33 (0)4 94 50 06 00, fax : +33 (0)4 94 73 49 61

Commune de Flassans-sur-Issole
Hôtel de ville, avenue du Général de Gaulle, F-83340 Flassans-sur-Issole
Tél. : +33 (0)4 94 37 00 50, fax : +33 (0)4 94 69 78 99

Commune du Muy
Hôtel de Ville, 4, rue Hôtel de Ville, F-83490 Le Muy
Tél. : +33 (0)4 94 19 84 24, fax : +33 (0)4 94 19 84 39

Commune de Portiragnes
Hôtel de Ville, avenue Jean Moulin, F-34420 Portiragnes
Tél. : + 33 (0)4 67 90 94 44, fax : +33(0)4 67 90 87 00

Commune de Vias
Hôtel de Ville, 6, place des Arènes, F-34450 Vias
Tél. : +33 (0)4 67 21 66 65, fax : +33 (0)4 67 21 52 21

Commune de Valliguières
Mairie de Valliguières, F-30210 Valliguières
Tél. : +33 (0)4 66 37 18 64, fax : +33 (0)4 66 37 36 45

Conseil Général du Gard
Hôtel du Département, rue Guillemette, F-30044 Nîmes cedex 9
Tél. : +33 (0)4 66 76 76 76

Conseil Général de l'Hérault
Hôtel du Département, 1 000, rue d'Alco, F-34087 Montpellier cedex 4
Tél. : +33 (0)4 67 67 67 67, fax : + 33 (0)4 67 67 76 41

Conseil Régional de Languedoc-Roussillon
Hôtel de Région, 201, avenue de la Pompignane, F-34064 Montpellier
cedex 2
Tél. : +33 (0)4 67 22 80 00, fax : +33 (0)4 67 22 81 92

Conseil Régional de Provence-Alpes-Côte-d'Azur
Hôtel de Région, 27, place Jules Guesde, F-13481 Marseille cedex 20
Tél. : +33 (0)4 42 90 90 90, site internet : www.cr-paca.fr

DIREN LR : Direction Régionale de l'Environnement du Languedoc-
Roussillon
58, avenue Marie de Montpellier, CS 79034, F-34965 Montpellier cedex 2
Tél. : +33 (0)4 67 15 41 41, fax : +33 (0)4 67 15 41 15
prenom.nom@languedoc-roussillon.environnement.gouv.fr

DIREN PACA : Direction Régionale de l'Environnement de PACA
Le Tholonet,
BP 120, F-13603 Aix-en-Provence cedex 1
Tél. : +33 (0)4 42 66 66 00, fax : +33 (0)4 42 66 66 01
prenom.nom@paca.environnement.gouv.fr

DIREN Corse : Direction Régionale de l'Environnement de Corse
Route d'Agliani, Montesoro, F-20600 Bastia
Tél. : +33 (0)4 95 30 13 70, fax : +33 (0)4 95 30 13 89
prenom.nom@corse.environnement.gouv.fr

Ecosphère
3 bis, rue des remises, F-94100 Saint-Maur-des-Fossés
Tél. : +33 (0)1 45 11 24 30, fax : +33 (0)1 45 11 24 37
lifemat@ecosphere.fr

EPHE : Ecole pratique des hautes études
Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des vertébrés, Case 94
Université de Montpellier II, place E. Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5
Tél. : +33 (0)4 67 14 32 90, fax : +33 (0)4 67 63 33 27

MEDD : Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable
Direction de la Nature et des paysages, 20, av. de Ségur, F-75302 Paris 07 SP
Tél. : +33 (0)1 42 19 20 21, site internet : www.environnement.gouv.fr

ONF Var : Office National des forêts, Agence Départementale du Var
Unité Spécialisée Développement, (A.D. O.N.F. 83)
101, chemin de San Peyre, F-83220 le Pradet
Tél. : +33 (0)4 98 01 32 50, fax : +33 (0)4 94 21 18 75
ag.var@onf.fr

ONF Gard : Office National des Forêts, Agence Départementale du Gard
1, impasse d'Alicante, BP 4033, F-30001 Nîmes Cedex 5
Tél. : +33 (0)4 66 04 79 00, fax : +33 (0)4 66 38 99 69
ag.gard@onf.fr

Université d'Aix Marseille III – IMEP
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie - CNRS UMR 6116
Université d'Aix-Marseille III
Europole méditerranéen de l'Arbois, bâtiment Villemin, BP 80
F-13545 Aix-en-Provence cedex 04, France
Tél. : +33 (0)4 42 90 84 06, fax +33 (0)4 42 90 84 48

Pole-relais "Mares et Mouillères de France"
Institut Européen du Développement Durable, Centre de Biogéographie-
Ecologie
66, rue de France, 77300 Fontainebleau
Tél. : +33 (0)1 60 72 19 61, fax : +33 (0)1 60 72 08 46
mares@iedd.org

Les mares temporaires méditerranéennes

volume 1

enjeux de conservation, fonctionnement et gestion

Editeurs : Grillas P., P. Gauthier, N. Yavercovski & C. Perennou
Editeurs associés : Thiéry A., M. Cheylan, C. Jakob, F. Médail,
G. Paradis, L. Rhazi, F. Boillot & F. Ruchon

Editeurs, éditeurs associés, auteurs

Besnard A. (EPHE), Boillot F. (CBNMP), Boutin J. (CEEP1), Catard A. (CEEP2), Chauvelon P. (TDV), Cheylan M. (EPHE), Duborper E. (TDV), Emblanch C. (université d'Avignon), Féliasiak D. (TDV), Gauthier P. (TDV), Genthon S. (AGRN.RH), Grillas P. (TDV), Hébrard J. P. (université d'Aix-Marseille III – IMEP1), Heurteaux P. (CNRS ad. perso. 1), Hugonnot V. (ad. perso. 2), Jakob C. (EPHE et TDV), Lombardini K. (EPHE), Marsol L. (ONF Var), Martin C. (université d'Avignon), Médail F. (université d'Aix-Marseille III – IMEP2), Paradis G. (université de Corse, ad. perso. 3), Perennou C. (TDV), Pichaud, M. (TDV), Quézel P. (université d'Aix-Marseille III – IMEP, ad. perso. 4), Rhazi L. (université Hassan II), Rhazi M. (TDV, université d'Aix-Marseille III – IMEP2), Rombaut D. (CEEP2), Ruchon F. (AGRN-RH), Samraoui B. (université d'Annaba), Scher O. (université de Provence, Aix-Marseille I), Soulié-Marsche I. (université Montpellier II), Thiéry A. (université de Provence, Aix-Marseille I) et Yavercovski N. (TDV)

AGRN.RH (Genthon S., Ruchon F.)
Association de Gestion de la Réserve Naturelle de Roque-Haute,
1, rue de la Tour, F-34420 Portiragnes
Tél/fax : +33 (0)4 67 90 81 16
roque.haute@espaces-naturels.fr

CBNMP (Boillot F.)
Conservatoire botanique national de Porquerolles, Castel Sainte Claire,
F-83418 Hyères cedex
Tél : +33 (0)4 94 12 82 30, fax : +33 (0)4 94 12 82 31
cbn.siege@pnpc.com.fr

CEEP1 (Boutin J.)
Conservatoire Études des Écosystèmes de Provence Alpes du Sud,
890, chemin de Bouenhour Haut, F-13090 Aix en Provence
Tél : +33 (0)4 90 47 02 01, fax : +33 (0)4 90 47 05 28
espaces.naturels.provence@bdway.com

CEEP2 (Catard A., Rombaut D.)
Conservatoire Études des Écosystèmes de Provence Alpes du Sud-Var,
1, place de la Convention, F-83340 Le Luc
Tél : +33 (0)4 94 50 38 39 / 06 16 97 82 03
antoine.catard@libertysurf.fr
dominique.rombaut@wanadoo.fr

EPHE (Besnard A., Cheylan M., Jakob C., Lombardini K.)
Ecole pratique des hautes études, Laboratoire de Biogéographie et Ecologie
des vertébrés, Case 94, Université de Montpellier II,
Place E. Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5
Tél : +33 (0)4 67 14 32 90
cheylan@univ-montp2.fr
christiane.jakob@gmx.net
katia89@hotmail.com

ONF Var (Marsol L.)
Unité Spécialisée Développement / Agence Départementale du Var de
l'Office National des Forêts (AD ONF 83),
101, chemin de San Peyre, F-83220 le Pradet
Tél : +33 (0)4 98 01 32 50, ligne directe : +33 (0)4 98 01 32 78, fax :
+33 (0)4 94 21 18 75
ag.var@onf.fr / Laurent.MARSOL@onf.fr

TDV (Chauvelon P., Duborper E., Féliasiak D., Gauthier P., Grillas P., Jakob C.,
Perennou C., Pichaud M., Rhazi M., Yavercovski N.)
Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, F-13200 Arles
Tél : +33 (0)4 90 97 20 13, fax : +33 (0)4 90 97 20 19
nom@tourduvalat.org

Université d'Aix-Marseille III – IMEP1 (Hébrard J.P.)
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie - CNRS UMR 6116,
Université d'Aix-Marseille III,
Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme,
Case 461, F-13397 Marseille cedex 20
Tél : +33 (0)4 91 28 85 35, fax : +33 (0)4 91 28 80 51

Université d'Aix Marseille III – IMEP2 (Médail F., Rhazi M.)
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie - CNRS UMR 6116,
Université d'Aix-Marseille III, Europole méditerranéenne de l'Arbois,
bâtiment Villemin, BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 04
Tél : +33 (0)4 42 90 84 06, fax : +33 (0)4 42 90 84 48
f.medail@univ-u-3mrs.fr

Université de Provence, Aix-Marseille I (Scher O., Thiéry A)
E.A. Biodiversité et environnement, Université de Provence,
3, place Victor Hugo, F-13331 Marseille cedex 3
Tél : +33 (0)4 91 10 64 25, fax : 04 91 10 63 03
alain.thiery@univ-avignon.fr

Université d'Avignon1 (Emblanch C.)
Laboratoire d'Hydrogéologie, Université d'Avignon et des pays de Vaucluse,
F-84000 Avignon
christophe.emblanch@univ-avignon.fr

Université d'Avignon (Martin C.)
Laboratoire de Biologie, Université d'Avignon et des pays de Vaucluse,
F-84000 Avignon
caroline.martin@univ-avignon.fr

Université de Montpellier II (Soulié-Marsche I.)
Laboratoire de Paléobotanique - UMR 5554 du CNRS, Université Montpellier II,
C.P. 062, Place E. Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5
Tél : +33 (0)4 67 14 39 78, fax : +33 (0)4 67 14 30 31
marsche@isem.univ-montp2.fr

Université d'Annaba (Samraoui B.)
Laboratoire de recherche des zones humides, Université d'Annaba,
4, rue Hassi-Beida, Annaba, Algérie
bsamraoui@yahoo.fr

Université Hassan II (Rhazi L.)
Faculté des Sciences Ain Chock, Laboratoire de Biologie et Physiologie
Végétale, BP 5366, Maarif Casablanca, Maroc
Tél : (212) 037 86 33 10, fax : (212) 022 23 06 74
lrhazi@hotmail.com

ad. perso. 1 (Heurteaux P.)
24, rue Pierre Renaudel, F-13200 Arles
Tél : +33 (0)4 90 52 09 00, fax : +33 (0)4 90 52 08 99
pierre.heurteaux@wanadoo.fr

ad. perso. 2 (Hugonnot V.)
Le Bourg, F-43270 Varennes Saint Honorat
Tél/Fax : +33 (0)4 71 00 23 07
vincent.hugonnot@wanadoo.fr

ad. perso. 3 (Paradis G.)
7, cours Général Leclerc, F-20000 Ajaccio
Tél : +33 (0)4 95 50 11 65
guilhan.paradis@wanadoo.fr

ad. perso. 4 (Quézel P.)
Chemin du Cabrol, F-13360 Roquevaire
pierre.quezel@wanadoo.fr

Remerciements

La Station biologique de la Tour du Valat remercie très vivement tous les éditeurs, auteurs et collaborateurs de ce volume, ainsi que Mohand Achérar (CEN-LR), Joël Bourideys (DIREN PACA), Christine Bousquet (AME), Jean Boutin (CEEP), Thomas Calvière (TDV), Maddy Cancemy (OEC), Marie-Luce Castelli (OEC), Paul Chemin (DIREN LR), Claire Chevin (MEDD), Béatrice Coisman (CEEP), Natacha Cotinaut (Mairie du Cannet-des-Maures), Geneviève Coutrot (TDV), Daniel Crépin (DIREN LR), Florence Daubigney (TDV), Christian Desplats (CELRL PACA), Aude Doumenge (AGRN-RH), Renaud Dupuy de la Grandrive (ADENA), Roger Estève (CELRL PACA), Sabine Fabre (CEN-LR), Mauricette Figarella (DIREN Corse), Guy-François Frisoni (Réserve Naturelle des Bouches de Bonifacio), Jérôme Fuselier (ADENA), Stéphanie Garnéro (CEN-LR), Jean Giudicelli (Maison régionale de l'eau, Barjols), Denis Gynouvès (ONF Var), Jean-Claude Heidet (CEEP), Claudie Houssard (CEN-LR), Bruno Julien (Commission Européenne), Emilio Laguna (*Generalitat* de Valence, Espagne), Olivier Limoges (Pôle relais Mares et Mouillères), Stéphanie Lieberherr (CEEP Var), Gilles Loliot (CELRL Languedoc-Roussillon), Isabelle Lourenço de Faria (Commission Européenne), Margarida Machado (Université d'Algarve, Portugal), Marc Maury (Ecosphère), Leopoldo Medina, Olivier Nalbone (ARPE), Georges Olivari (Maison régionale de l'eau, Barjols), Eric Parent (Agence de l'Eau RMC), Jean-Claude Pic (TDV), Marlène Savelli (OEC), Pierre Quartier (ONF Var), Bertrand Sajaloli (Pôle relais Mares et Mouillères), Nathalie Saur (Agence de l'Eau RMC), Alain Sandoz (TDV), Hassan Souheil (AGRN-RH), Laurine Tan Ham (TDV), Florence Verdier (CELRL LR) et Myriam Virevaire (CNBMP) pour leur contribution au projet LIFE "Mares Temporaires".

Préface

Les mares temporaires représentent sans doute un des milieux les plus remarquables mais aussi les plus menacés du monde méditerranéen. Elles constituent, en effet, un ensemble de biotopes très complexes liés aux caractéristiques majeures du climat méditerranéen : alternance, au cours de l'année, d'une, voire de plusieurs phases de mise en eau axées sur les périodes froides et fraîches, et d'une phase d'assèchement essentiellement estivale.

C'est dans cette mosaïque d'habitats que se sont différenciées des populations végétales et animales, hautement spécifiques, de mise en place très ancienne et souvent résiduelles. Divers groupes biologiques y ont individualisé des ensembles de genres et d'espèces particulières, notamment les végétaux mais aussi les crustacés ou les batraciens, alors que d'autres n'y ont développé que des espèces banales voire ubiquistes.

Certains de ces groupes restent encore pratiquement inconnus, tels les microarthropodes ou les arachnides, alors que d'autres, comme les phyllopoques, ont récemment bénéficié d'une analyse taxinomique approfondie. Depuis déjà plus de deux siècles, les botanistes se sont intéressés aux végétaux supérieurs et aux bryophytes. Ils ont également mis en évidence, dans la composante végétale de ces mares, les analogies remarquables existant entre les peuplements des diverses régions méditerranéennes du monde, soulignant ainsi l'extrême ancienneté de bon nombre des genres présents, et tout spécialement des cryptogrammes vasculaires *Isoetes*, *Marsilea* et *Pilularia*.

Les stratégies adaptatives mises en œuvre par nombre d'espèces des mares temporaires pour assurer leur survie sont souvent remarquables et complexes. De ce point de vue, ces milieux représentent un matériel idéal pour analyser l'impact des conditions écologiques drastiques sur les processus adaptatifs survenant sur des populations souvent réduites et dont l'habitat est extrêmement fragmenté.

La prise de conscience de l'intérêt biologique majeur des mares temporaires méditerranéennes est récente et malheureusement liée, bien souvent, à leur destruction progressive : longtemps considérées comme des curiosités, elles comptent, aujourd'hui, au nombre des habitats prioritaires de l'Union Européenne. L'accroissement des dégradations, généralement d'origine anthropique, qui affectent ces habitats, a entraîné de dramatiques perturbations, voire des disparitions, comme par exemple les mares de Grammont, de Saint-Estève ou de Biot en France méridionale.

Dans ces conditions, une réflexion générale, allant d'un état des lieux à l'élaboration d'une méthodologie de gestion et de restauration des mares temporaires méditerranéennes, s'est avérée indispensable. Elle doit prendre en compte la mise à jour des inventaires, surtout pour les groupes encore insuffisamment connus, et l'analyse des menaces de tous ordres qui pèsent actuellement sur ces biotopes. Cette réflexion doit aboutir à des programmes de suivi à moyen et long terme, mais aussi à la sensibilisation du public et des décideurs (collectivités, administrations, organismes gestionnaires, etc.) à l'intérêt exceptionnel – patrimonial mais aussi biologique – de ces habitats.

C'est dans ce but que le programme européen LIFE a été lancé en 1999. Il débouche aujourd'hui sur ce Guide de gestion des mares temporaires méditerranéennes qui, pour la première fois, établit des bilans, analyse l'impact des menaces grevant ces milieux et propose un certain nombre de mesures pour assurer leur conservation à moyen et long terme.

Quézel P.

Sommaire

1. Introduction	9	5. Méthodes de gestion et restauration	69
2. Biodiversité et enjeux de conservation	11	a. Du diagnostic au plan de gestion	69
a. Habitats	11	b. Maîtrise foncière et d'usage	76
b. Espèces végétales	18	c. Gestion des habitats et des espèces	79
c. Amphibiens	24	6. Suivi	88
d. Macro-crustacés	31	a. Pourquoi et comment faire un suivi ?	88
e. Insectes	32	b. Suivi hydrologique	90
3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème		c. Suivi de la végétation	94
et des populations	34	d. Suivi des amphibiens	98
a. Introduction	34	e. Suivi des macro-crustacés	102
b. Caractéristiques hydro-climatiques	35	f. Suivi des insectes	104
c. Espèces végétales	40	7. Education et communication	105
d. Amphibiens	46	Glossaire	109
e. Invertébrés	48	Références bibliographiques	111
f. Dynamique et génétique des populations	52		
4. Menaces sur les mares temporaires méditerranéennes	61		

Introduction

Grillas P.

Introduction

Les mares temporaires sont des milieux singuliers, ni vraiment aquatiques ni complètement terrestres, où l'alternance de phases sèches et inondées ainsi que l'isolement favorisent l'établissement de peuplements floristiques et faunistiques originaux et diversifiés (Encadré 1). Ces milieux sont caractéristiques de climats présentant une période de sécheresse longue, dans la région méditerranéenne mais aussi dans diverses régions du monde où règnent des climats plus ou moins arides : climats méditerranéens ou arides d'Afrique du Nord et du Sud, du continent américain (USA, Chili) ou d'Australie. L'étendue des mares temporaires méditerranéennes est très variable depuis les grandes mares de Provence ou les dayas d'Afrique du Nord (plusieurs hectares) jusqu'aux mares cupulaires de quelques décimètres carrés sur substrat rocheux (Provence, Sicile, Malte) en passant par des mares isolées de quelques ares.

Des habitats riches et diversifiés

Les mares temporaires présentent des caractéristiques communes quant à leur écologie. Cependant, elles ne constituent pas un groupe homogène et elles sont très diversifiées en fonction des régions biogéographiques et climatiques (voir chapitre suivant). Le régime hydrologique, les sols, la roche-mère et la physico-chimie des eaux jouent un grand rôle dans leur écologie. Dans des conditions écologiques extrêmes et instables, partagée sans cesse entre un environnement aquatique et terrestre, souvent isolée, la flore a développé, dans ces milieux, des adaptations remarquables pour survivre : variétés de tailles, de formes de croissance, de modes de reproduction et de stratégies de vie (Chapitre 3). La faune a dû également s'adapter aux mêmes contraintes, de sorte que ces milieux hébergent un patrimoine génétique diversifié et de grande valeur : les espèces rares y sont nombreuses et beaucoup y montrent des modes de vie originaux. Ainsi les amphibiens constituent un groupe très important dans les mares temporaires méditerranéennes avec

Encadré 1. Définition Ramsar des mares temporaires¹⁶

Les mares temporaires sont des zones humides de petite taille (habituellement < 10 ha) et peu profondes caractérisées par des alternances de phases sèches et inondées et par un fonctionnement hydrologique très autonome. Elles occupent des dépressions, souvent endoréiques, submergées pendant des intervalles de temps suffisamment longs pour permettre le développement de sols hydromorphes, d'une végétation aquatique ou amphibie, et de communautés animales spécifiques. Cependant, et de façon aussi importante, elles s'assèchent assez longtemps pour exclure les communautés plus banales de faune et de flore, caractéristiques des zones humides plus permanentes.

Cette définition exclut explicitement les milieux en contact physique direct avec des eaux permanentes (lisières de lac, marais permanents, grandes rivières, etc.) qui ne permettent généralement pas l'installation des espèces les plus caractéristiques de ces milieux.

Encadré 2. Mares temporaires méditerranéennes¹⁵

Plans d'eau temporaires très peu profonds (quelques centimètres) existant seulement en hiver ou à la fin du printemps, avec une végétation amphibie méditerranéenne composée d'espèces thérophytiques et géophytiques appartenant aux alliances *Isoetion*, *Nanocyperion flavescens*, *Preslion cervinae*, *Agrostion salmanticae*, *Heleochoilon* et *Lythtrion tribracteati*.

de nombreuses espèces rares ou localisées (Chapitre 2c). Plusieurs groupes d'invertébrés comme les crustacés phyllopoètes (Chapitre 2d) ou des insectes (Chapitre 2e) sont caractéristiques des mares temporaires et particulièrement bien adaptés à l'alternance des phases sèches et inondées.

Au sein des zones humides temporaires, la Directive de l'Union européenne 92/43/CEE du 21 mai 1992 (dite "Directive Habitats"¹¹⁸), réserve l'appellation mares temporaires méditerranéennes (Encadré 2) à deux grands types de milieux considérés comme prioritaires : des milieux exclusivement doux sur substrat non calcaire et des milieux sur substrat faiblement saumâtre, souvent calcaire. Les mares temporaires méditerranéennes sur substrat non calcaire sont caractérisées par leur richesse floristique et ont pu être qualifiées de "joyau floristique"⁵⁴. Elles se rencontrent dans les cinq régions du monde présentant un climat méditerranéen où leur végétation est caractérisée par des espèces des genres *Isoetes*, *Marsilea* et *Pilularia*³¹³. Sur substrat calcaire, d'autres types de végétation se rencontrent dans les mares temporaires, comprenant également des espèces rares des genres *Ranunculus*, *Damasonium* ou *Elatine*.

Vulnérabilité et menaces

Les mares temporaires sont des milieux très vulnérables du fait de leur faible profondeur d'eau et de leur taille souvent réduite. De plus les espèces qui les colonisent sont souvent discrètes et peu connues. Malgré une meilleure perception des zones humides par le public ces dernières années, les mares temporaires sont souvent mal reconnues et leur importance ignorée, ce qui les expose à des destructions non intentionnelles. Dans le Bassin méditerranéen, la conservation des mares temporaires a été depuis des millénaires compatible, voire favorisée, par l'activité agricole. Aujourd'hui, les conditions économiques sur les deux rives de la Méditerranée remettent en cause les conditions de leur conservation. L'agriculture moderne permet de drainer facilement ces espaces généralement plats et peu inondés pour en tirer de bonnes terres agricoles. L'industrialisation et le développement du tourisme leur portent également atteinte. Une menace plus inhabituelle est leur mise en eau quasi-permanente comme réservoirs pour la régulation des crues, la défense contre les incendies, voire pour la gestion cynégétique, piscicole ou la conservation de la faune.

Objectifs et limites de ce guide de gestion

Cet ouvrage a pour objectif d'aider à la conservation des mares temporaires méditerranéennes à travers la prise en compte de leurs richesses et de leur fonctionnement écologique. Il s'adresse, en priorité aux gestionnaires de sites dans toute la région méditerranéenne. Il vise à leur fournir l'information nécessaire pour identifier ces habitats, mieux connaître leur fonctionnement et l'écologie des espèces qui les occupent et, enfin, pouvoir gérer et restaurer les sites dégradés.



Roché J.

Une mare temporaire remarquable, la mare de Catchéou dans le bois de Palayson (Var, France)

L'ouvrage a été réalisé dans le cadre du projet LIFE-Nature "Conservation des Mares Temporaires Méditerranéennes n° 99/72049". Ce projet, dédié aux mares temporaires méditerranéennes du sud de la France, sera ultérieurement nommé LIFE "Mares Temporaires". Il s'appuie largement sur les expériences de gestion réalisées au cours de ce programme, mais aussi sur la littérature et l'expertise de scientifiques de différentes disciplines de toute la région méditerranéenne. L'analyse du fonctionnement écologique sert de base à cette réflexion. Le guide n'est donc pas conçu comme une série de "recettes" applicables directement mais plutôt comme une trame pour une action ajustée à chaque situation. Il est complété, dans le second volume, par une série de fiches détaillées sur des espèces importantes dans les mares temporaires méditerranéennes.

Le propos de ce guide couvre principalement les habitats prioritaires pour l'Union européenne et en particulier les mares temporaires oligotrophes*. Cependant, si les espèces peuvent être différentes, les processus écologiques sont très proches de ceux d'autres types de zones humides temporaires. Ainsi de nombreux points s'appliquent à d'autres milieux temporaires (mares en milieu saumâtre, par exemple), et occasionnellement des exemples ont été empruntés à d'autres types de mares temporaires.

2. Biodiversité et enjeux de conservation

a. Habitats

Yavercovski N., P. Grillas, G. Paradis & A. Thiéry

Introduction

Une "zone humide temporaire" est un milieu caractérisé par des alternances de phases inondées et exondées, quelles que soient la durée et la fréquence de ces phases. Une grande diversité de zones humides répondent à cette définition : bordures fluctuantes des plans d'eau permanents (lacs, lagunes, étangs, etc.), mares et ruisseaux temporaires, plaines d'inondation mais aussi des milieux artificialisés comme les rizières ou les marais salants. Leur distribution est principalement fonction des caractéristiques climatiques (bilan précipitation/évaporation), et dans une moindre mesure, de la géomorphologie du site et de son bassin versant. Elles se rencontrent majoritairement dans les régions connaissant une alternance marquée de saisons sèches et humides, c'est-à-dire sous les climats tropicaux, méditerranéens, arides et semi-arides^{16, 47} (Chapitre 1). Dans le Bassin méditerranéen, la quasi-totalité des pays et de leurs îles abrite des mares temporaires (Chapitre 2b et Encadré 3).

La plupart des classifications relatives aux zones humides temporaires sont fondées sur le caractère prévisible ou non de la mise en eau et sur sa durée (Tab. 1).

Les mares temporaires sont connues sous diverses appellations dans le monde : dayas au Maroc (ne pas confondre avec dayet, lac permanent), turloughs en Irlande (mares dont les niveaux d'eau varient avec les marées), polje (cuvette d'effondrement karstique) en Slovénie, potholes ou vernal pools en Amérique du Nord, vleis en Afrique du sud, padule en Corse, etc. Chacune de ces appellations recouvre des particularités hydrologiques, morphologiques, géographiques et culturelles différentes. Malgré la grande diversité des conditions environnementales auxquelles ils sont soumis, certains groupes d'organismes (des plantes, les crustacés ostracodes ou branchiopodes, des amphibiens, etc.) en sont caractéristiques sur tout le globe.

Plusieurs typologies (classifications) des mares temporaires existent. Elles diffèrent par la priorité relative donnée aux différents critères de classification : durée, fréquence d'inondation, origine, substrat, fonctionnement hydrologique, physique et chimie des eaux. La typologie CORINE Biotope³⁴ constitue, par exemple, un système de classification des habitats dans l'Union européenne, défini sur la base de la classification phytosociologique des communautés végétales (Encadré 4).

En Méditerranée, ces milieux présentent deux caractéristiques communes :

- la mise en eau presque toujours consécutive à des précipitations pluvieuses, la plupart du temps en automne et au printemps,
- une période obligatoire d'assèchement, variable en durée mais souvent longue de plusieurs mois.

Dans la typologie générale des zones humides (Tab. 1), les mares temporaires méditerranéennes sont rattachées aux zones humides temporaires saisonnières, c'est-à-dire à régime d'inondation prévisible.

Tableau 1. Classification simplifiée des zones humides temporaires (modifiée d'après Boulton & Brock⁴⁷)

Régime d'inondation	Caractère prévisible et durée de l'inondation
<p>Ephémère</p>	<p>Inondée uniquement après une pluie imprévisible et par ruissellement. La surface inondée sèche dans les jours qui suivent la mise en eau et accueille rarement des organismes aquatiques macroscopiques.</p>
<p>Episodique</p>	<p>Sèche 9 années sur 10, avec de rares et très irrégulières mises en eau (ou périodes d'humidité) qui peuvent durer quelques mois.</p>
<p>Intermittente</p>	<p>Alternativement humide et sèche, mais moins fréquemment et régulièrement que les zones humides saisonnières. La mise en eau peut durer des mois ou des années.</p>
<p>Saisonnière</p>	<p>Alternativement humide et sèche chaque année, en relation avec la saison. Se remplit normalement pendant la saison humide de l'année, et sèche de façon prévisible et avec une fréquence annuelle. La mise en eau persiste pendant plusieurs mois, assez longtemps pour que des formes de vie macroscopiques animales et végétales accomplissent les stades aquatiques de leur cycle de vie.</p>
<p>Presque permanente</p>	<p>Mise en eau prévisible bien que les niveaux d'eau puissent varier. L'apport d'eau annuel est supérieur aux pertes (ne sèche pas) 9 années sur 10. La majorité des organismes qui y vivent ne tolèrent pas la dessiccation.</p>

L'assèchement, considéré, il y a peu de temps encore, comme un "accident terrible" pour les biocénoses* de ces habitats, s'est révélé, au contraire, être le facteur dominant de leur originalité biologique (richesse, diversification des stratégies adaptatives, forte production, résilience, etc.). Dans toutes ces régions, la végétation et la faune des mares présentent des similitudes, comme la présence de ptéridophytes rares (*Marsilea* spp., *Isoetes* spp., *Pilularia* spp.) ou l'abondance de crustacés Phyllopodés, Cladocères, Ostracodes et Copépodes.

Encadré 3. Mares temporaires d'Algérie et du Maghreb

En Algérie, les mares temporaires sont les hydrosystèmes les plus communs et les plus caractéristiques. Parmi les taxons les plus représentatifs de ces milieux, les Copépodes calanoides (microcrustacés appartenant traditionnellement au zooplancton) occupent une place de choix³⁴⁰. Citons comme exemple les espèces endémiques en Afrique du Nord ou de distribution restreinte autour du Bassin méditerranéen comme *Copidodiaptomus numidicus* ou *Hemidiaptomus gurneyi*. Certains calanoides sont rares comme *Diaptomus cyaneus* ou liés aux mares saumâtres ou salées comme *Arctodiaptomus salinus* et *Arctodiaptomus wierzejskii*. Au Maghreb, de nombreuses espèces de puces d'eau (autres microcrustacés) du genre *Daphnia* pullulent uniquement au sein des mares temporaires.

Parmi les insectes aquatiques, beaucoup d'espèces ont développé des stratégies de survie et de reproduction (migration, diapause* embryonnaire, etc.) adaptées à la longue période d'exondation de leur biotope. Ainsi, les libellules *Aeshna mixta*, *Sympetrum meridionale* et *Sympetrum striolatum*, émigrent vers les forêts de haute montagne pour estiver durant de long mois. En automne, elles quittent leur refuge pour redescendre et se reproduire³³⁷. Les Zygoptères (demoiselles) *Lestes barbarus* et *Lestes viridis* estivent, quant à elles, au milieu des aulnaies où le microclimat ambiant évite leur dessiccation. Cette maturation sexuelle prolongée (3-4 mois) évite à de nombreuses espèces de se reproduire à un moment défavorable³³⁸.

Les amphibiens sont également adaptés aux vicissitudes du climat méditerranéen (reproduction précoce pour les taxons à développement lent et pontes tardives pour ceux à développement rapide). Le Triton de Poiret, *Pleurodeles poireti*, espèce endémique de l'Algérie et de la Tunisie, est inféodé aux mares temporaires dulçaquicoles*⁴⁰⁵ où les amphibiens rencontrent généralement moins de prédateurs malgré la présence fréquente de l'Aigrette garzette, *Egretta garzetta*, qui se nourrit préférentiellement dans ces milieux.

Depuis les travaux pionniers de Gauthier¹⁵⁹, peu d'études ont porté sur les mares algériennes. Cependant, récemment, le Laboratoire de Recherche des Zones Humides (université d'Annaba) a conduit une série d'études sur la biodiversité, la structure et le fonctionnement des mares temporaires. Les résultats préliminaires suggèrent que des déterminants écologiques comme la texture du sol et la salinité organisent la structure spatiale alors que la structure temporelle est étroitement liée à la régulation saisonnière des taxons.

Samraoui B.

Diversité des mares temporaires méditerranéennes

On distingue différents types de mares temporaires méditerranéennes en fonction de leur origine, du substrat sur lequel elles sont installées, de leur morphologie et de leur formation. Des substrats très différents leur confèrent des caractéristiques physico-chimiques spécifiques. Elles peuvent être présentes sur des roches basiques (calcaires, etc.) ou acides (granite, rhyolite, etc.) et sur des roches compactes ou des substrats plus ou moins filtrants. Elles peuvent être perchées sur des barres rocheuses ou situées dans des plaines littorales. Une partie de ces mares est d'origine naturelle, en relation avec divers processus géomorphologiques. Cependant, dans certaines régions, les mares d'origine artificielle, construites pour des usages particuliers (abreuvoirs pour les troupeaux, etc.) ou résultant indirectement des activités humaines (extraction de matériaux, etc.), sont nombreuses. Des milieux très transitoires, comme les ornières, ne sont pas considérés ici, même

Encadré 4. La phytosociologie, base de la classification des habitats dans l'Union européenne

La phytosociologie constitue l'étude des communautés végétales et de la façon dont les espèces végétales peuvent être groupées dans des biotopes aux caractéristiques écologiques et stationnelles précises. Formalisée en particulier par Braun-Blanquet^{53, 55} lors de ses études sur la végétation en Languedoc méditerranéen, la phytosociologie permet de dresser une typologie détaillée des formations végétales. L'élément clé de la phytosociologie basé sur le relevé floristique est l'association végétale dont plusieurs définitions ont été formulées ; initialement d'acceptation étroite : "l'association végétale est un groupement de composition floristique déterminée qui se retrouve semblable à lui-même partout où sont réalisées les mêmes conditions stationnelles. Elle est par définition un ensemble d'espèces dont la réunion est sous la dépendance directe du milieu"²⁶⁹, cette définition a perdu peu à peu de sa rigidité : "une association végétale est une combinaison originale d'espèces dont certaines dites caractéristiques lui sont particulièrement liées, les autres étant qualifiées de compagnes"¹⁷⁶. Barbero²⁴ indique que "les caractéristiques sont dans un complexe bio-climatique donné, les espèces les plus intimement liées à un milieu, parfois à un complexe de milieux, où elles présentent leur optimum de développement". L'association végétale, notion abstraite, est représentée sur le terrain par des individus d'association (peuplement végétal homogène observé sur le terrain et appartenant à l'association en question), qui vont être caractérisés par des listes complètes de végétaux réalisées sur une surface donnée, et considérée par le phytosociologue comme homogène sur le plan de la flore et de la végétation.

Pour nommer une association, le phytosociologue choisit une ou deux espèces caractéristiques ou dominantes. Le suffixe *-etum* est ajouté à la racine du nom de genre déterminant et son épithète spécifique mise au génitif. La seconde espèce qualificative est également mise au génitif, mais son déterminant générique se termine en *a*, *i* ou *ae*. Ainsi l'association caractérisée par *Isoetes duriaei* et *Nasturtium aspera* sera dénommée *Isoetes duriaei-Nasturtietum asperae*. Les associations sont regroupées par affinité floristique dans des alliances, elles-mêmes rassemblées en ordres.

D'après Quézel & Médail³¹⁵

si des organismes caractéristiques des mares temporaires, en particulier des crustacés, peuvent s'y développer.

Mares d'origine naturelle

Les processus naturels à l'origine des mares sont essentiellement l'érosion et le colmatage.

L'érosion peut résulter de l'action physico-chimique de l'eau (dissolution des calcaires pour certaines mares cupulaires ou les poljés, avec exportation de sédiments), de l'action du vent (exportation de sédiments fins), de processus géomorphologiques liés à la divagation des cours d'eau mais aussi de la combinaison de ces différents processus, éventuellement combinés à l'action de la faune voire de la flore^{49, 263, 380}.

Des colmatages naturels limitant le drainage ou le ruissellement peuvent contribuer à la création de mares (cas des séries de dépressions endoréiques* du nord-ouest de Benslimane au Maroc, des mares sur substrat Permien de la Plaine des Maures). L'origine des mares temporaires a des conséquences importantes sur leur richesse et leur fonctionnement, en particulier sur leur fonctionnement hydrologique (Chapitre 3b) et sur les connexions potentielles entre populations de plantes ou d'animaux (Chapitre 3f).

Encadré 5. Les mares temporaires méditerranéennes en France

Un premier inventaire, réalisé en 2003 en région méditerranéenne française³⁹¹, a permis d'identifier 106 sites représentant plus de 900 mares temporaires, la majorité relevant de l'habitat 3170 "mares temporaires méditerranéennes". Quelques mares temporaires méditerranéennes se rencontrent au nord de la région méditerranéenne (Poitou-Charente notamment).

On distingue trois grands types de mares en fonction du substrat²⁶⁰ :

- les mares temporaires saumâtres des zones humides littorales : Camargue, Basse Crau, marges littorales du Languedoc, Corse,
- les mares temporaires aux eaux assez richement minéralisées, le plus souvent sur substrat calcaire. Ce sont les mares des garrigues languedociennes (garrigues du Montpelliérain ou de l'Uzégeois, la Gardiole, causses méridionaux), et, en Provence, la mare de l'Estagnolet à La Barben, la mare du plateau de Cengle, et les mares du centre-Var,
- les mares temporaires dulçaquicoles*, aux sols généralement superficiels, de texture sableuse ou limoneuse, pauvres en humus, de pH acide ou faiblement basique. Dans la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur, on trouve d'est en ouest : les massifs de Biot, de l'Estérel, de la Colle du Rouet, la plaine de Palayson, la plaine des Maures et la plaine de Crau. Dans le Languedoc-Roussillon, on rencontre d'est en ouest : l'étang de Capelle, la Costière nîmoise, la région d'Agde, le plateau basaltique de Pézenas, la plaine de Béziers, les plateaux de Roque-Haute et de Vendres, les mares de Saint-Estève et du plateau de Rodès. En Corse, du nord au sud, s'échelonnent les mares du Cap Corse, des Agriate, du littoral du sud-ouest, de Porto-Vecchio et de Bonifacio.

Bien qu'elles totalisent une surface très réduite (sans aucun doute moins de 1 000 ha), les mares temporaires méditerranéennes abritent, en France, plusieurs centaines d'espèces végétales (Chapitre 2b), 14 espèces d'amphibiens (Chapitre 2c), 18 espèces de crustacés anostracés (Chapitre 2d) et de nombreuses espèces d'insectes (Chapitre 2e).

Yavercovski N., M. Cheylan & A. Thiéry

Un grand nombre de types de mares naturelles peuvent être distingués selon leur origine. Quelques-uns, caractéristiques, sont décrits ci-dessous.

Mares cupulaires

Ces mares de petite taille (quelques décimètres carrés à quelques mètres carrés) et de bassin versant très réduit, (Encadré 7) sont creusées par l'érosion dans des blocs de roche dure ou des dalles rocheuses. Leur alimentation en eau est exclusivement pluviale. La dessiccation de leurs sédiments est extrême en phase sèche. Ces cupules se caractérisent par une faible épaisseur de sol et par une

Encadré 6. Les dayas du Maroc

Le Maroc est considéré comme le premier pays à l'échelle du Bassin méditerranéen pour sa richesse en mares temporaires, appelées localement dayas. Elles sont largement représentées sur l'ensemble du territoire avec une fréquence faible à l'est, au sud et dans les hautes altitudes, et élevée dans la zone côtière ouest de Tanger à Tiznit. La durée de submersion diminue du nord (six à huit mois) au sud (un à deux mois) et d'ouest en est. D'un point de vue biogéographique, on observe une dominance très nette des espèces méditerranéennes et des espèces cosmopolites, alors que les taxons atlantiques sont peu représentés. Au Maroc, la grande diversité des situations climatiques, géologiques et géomorphologiques est à l'origine d'une variété remarquable de dayas. Les travaux réalisés sur les crustacés par Ramdani³¹⁸ et Thiéry³⁸⁰ ont permis de distinguer quatre ensembles principaux de dayas :

- *Dayas des plateaux orientaux arides près de la frontière algérienne et des zones sahariennes au sud et de l'Atlas* : localisées sur des plaines d'altitude de 900 à 1 400 m qui reçoivent moins de 200 mm d'eau par an irrégulièrement répartis, leur durée d'inondation est de quinze à soixante-quinze jours et elles peuvent rester sèches pendant plusieurs années. Elles sont peu profondes et ont, pour la plupart, une origine naturelle.
- *Dayas des plaines internes arides (Jbilet et le Haouz de Marrakech)* : localisées sur des plaines sous bioclimat aride de 300 à 1 000 m d'altitude recevant 200 à 400 mm d'eau par an, leur durée d'inondation est de deux à quatre mois. Leur substrat est schisteux et donne, par altération, un sol argileux.
- *Dayas des plaines côtières atlantiques (Gharb, Rabat avec la Suberaie de Mamora, la région de Benslimane, de Casablanca jusqu'à Settat et Essaouira)* : dans les plaines atlantiques de basse altitude (< 500 m) sous bioclimat subhumide et semi-aride, recevant 400 à 800 mm d'eau par an, ces dayas ont une durée d'inondation comprise entre cinq et sept mois. Leur sol est soit hydromorphe sur un substrat gréseux ou schisteux (dayas de Benslimane), soit sableux sur un plancher argileux imperméable (dayas de Mamora).
- *Dayas de montagnes (Moyen Atlas, Haut Atlas, Rif)* : elles se localisent sur les hautes altitudes (> 2 000 m) sous bioclimat humide et reçoivent plus de 800 mm d'eau par an directement par les eaux de pluies et indirectement par la fonte des neiges. Leur durée d'inondation est de trois à six mois. Leur substrat est basaltique, calcaire dolomitique ou gréseux rouge du Permien.

Rhazi L.

Les mares temporaires méditerranéennes

végétation discrète, associant des espèces de petite taille souvent rares. On les trouve, par exemple, au Maroc sur les dalles calcaires de la Chaouia³⁸⁰, à Malte sur les dalles calcaires de Kamenitzas^{21,223}, dans l'île Capraia en Italie²⁷⁷ et en France sur les dalles de rhyolithe dans le Var (Esterel), sur calcaire dans les Bouches-du-Rhône (Lamanon) ou sur affleurements granitiques en Corse.

Poljés et dolines

Ces mares résultent de dissolutions et/ou d'effondrements karstiques. Elles forment des dépressions caractérisées par des liens hydrologiques plus ou moins complexes avec le karst souterrain, sources d'une grande richesse floristique et faunistique (Encadré 13, Chapitre 3b).

On les trouve par exemple en France, en Provence (Centre Var), en Languedoc (lac des Rives sur le Causse du Larzac ou mare de Valliguières dans le Gard), en Corse (sur le calcaire de Bonifacio : mares de Padulu et de Musella), en Slovénie (d'où vient leur nom) et au Maroc, dans le Moyen Atlas (causse d'Ain Leu, Azrou, etc.) et dans les plaines de l'ouest, au sud de la Province de Benslimane.

Mares liées à la dynamique fluviale (mais déconnectées du cours d'eau)

Près du lit majeur des cours d'eau, ces faibles dépressions, de dénivellé inférieur à 1 m, peuvent être mises en eau par les précipitations

et/ou, selon les cas, par les fluctuations de la nappe souterraine. En France, à Avignon, les mares de l'île de la Barthelasse et en Camargue, les mares des Cerisères (Tour du Valat) appartiennent à ce type de formation.

Mares de légères dépressions topographiques

Ces mares sont installées sur des substrats peu perméables, argilo-limoneux, le plus souvent sans lien phréatique avec la nappe, même peu profonde. En Corse, les Tre Padule illustrent ce type de mares.

Mares de barrages dunaires

Ces mares occupent des sillons interdunaires de dunes actives ou fossiles. Elles sont bien développées sur le littoral marocain (Province de Benslimane), où des dunes consolidées sont disposées perpendiculairement à la pente générale des plateaux et constituent des obstacles à l'écoulement des cours d'eau^{311, 323}. On peut en observer également sur la côte languedocienne ou en Espagne.

Mares d'origine artificielle

Pour ses activités d'élevage, de voirie, d'irrigation, ou de stockage d'eau, l'homme a créé des bassins et des mares. Au fil du temps, ces milieux ont été colonisés par des biocénoses* dont la composition

Encadré 7. Les mares cupulaire de la Colle du Rouet

A la Colle du Rouet (Var), les cupules, creusées dans des reliefs tabulaires rhyolithiques, forment souvent, sur la même dalle, des systèmes de plusieurs dizaines de mares. L'existence de communications entre les mares suggère un fonctionnement en vases communicants. Au gré des épisodes orageux, les sédiments accumulés au fond des cupules en situation élevée sont emportés par les eaux et, éventuellement, redistribués dans des cupules voisines. Ce type de fonctionnement expliquerait :

- le maintien d'une végétation de type pionnier* dans la plupart des cupules,
- la propagation des espèces d'une cupule à l'autre,
- l'existence de niveaux de remplissage et de stades de végétation très variables entre cupules.

Pour les plantes et les crustacés des mares temporaires, l'effet des orages serait donc positif pour lutter contre la menace que constitue le comblement, et négatif lorsque la totalité de la banque de semences et d'œufs est vidangée.

En étudiant les mares cupulaires de l'île de Gavdos (Grèce), petites mares (< 1 m² et < 50 cm de profondeur) creusées dans des roches calcaires ou ophiolitiques, Bergmeier³⁰ a trouvé une relation claire entre la profondeur des mares, qui influence leur date d'assèchement, et leur végétation. Il a ainsi défini cinq types de mares : des plus aquatiques inondées jusqu'en mai avec *Zanichellia* et *Callitriche pulchra* comme espèces caractéristiques aux plus terrestres, en eau seulement jusqu'à début mars, avec *Tillea alata* et *Crepis pusilla*.

A la Colle du Rouet, la végétation de 14 cupules situées sur une même dalle rhyolithique (Fig. 1) a été étudiée selon la méthode des transects de quadrats. Dans chaque cupule, la richesse en espèces végétales (entre 1 et 22) était fortement corrélée à l'épaisseur moyenne du sédiment (de 1 à 8 cm). Une typologie des mares réalisée sur la base de la profondeur de la cupule et de l'épaisseur moyenne du sédiment fait apparaître 4 groupes assez différents :

- les cupules peu profondes (5 cm en moyenne) à sol squelettique, très pauvres en espèces avec *Crassula vaillantii*,

- les cupules profondes (10 cm en moyenne) à sol peu épais, pauvres en espèces avec *Callitriche brutia*, *Isoetes velata*, *Crassula vaillantii* et quelques espèces amphibiés,
- les cupules profondes et à sol épais (> 5 cm en moyenne), suffisamment humides pour abriter des espèces vivaces comme *Isoetes velata*, *Mentha pulegium* et plusieurs petit joncs annuels (*Juncus bufonius*, etc.),
- les cupules peu profondes à sol épais (2,4 cm en moyenne) avec des espèces nombreuses et plus riches en terrestres que les précédentes.

Ces mares cupulaires sont peuplées d'invertébrés à cycles biologiques courts¹⁶⁶ : quelques Branchiopodes anostracés comme *Tanymastix stagnalis*, des Cladocères, des Ostracodes et des Copépodes Cyclopoïdes. A ces crustacés s'ajoutent quelques insectes, des Diptères le plus généralement (larves de Culicidae, Ceratopogonidae et de Chironomidae). Dans tous les cas, ce sont des insectes migrants et d'habitats non spécialisés, dits opportunistes.

Pichaud, M., E. Duborper & N. Yavercovski



Un système de mares cupulaires (Colle du Rouet, Var, France)

Calard A.

2. Biodiversité et enjeux de conservation

et la structure évoluent assez souvent en rapport avec l'âge de l'habitat. Parmi la diversité des formes existantes, on peut retenir :

Lavognes des Causses (Sud de la France)

Ces abreuvoirs à moutons constituent de petites dépressions circulaires à fond naturel, empierré ou bétonné. Leur durée de mise en eau est très variable selon les sites. Elles peuvent constituer des milieux très importants dans ces régions dépourvues de points d'eau naturels.

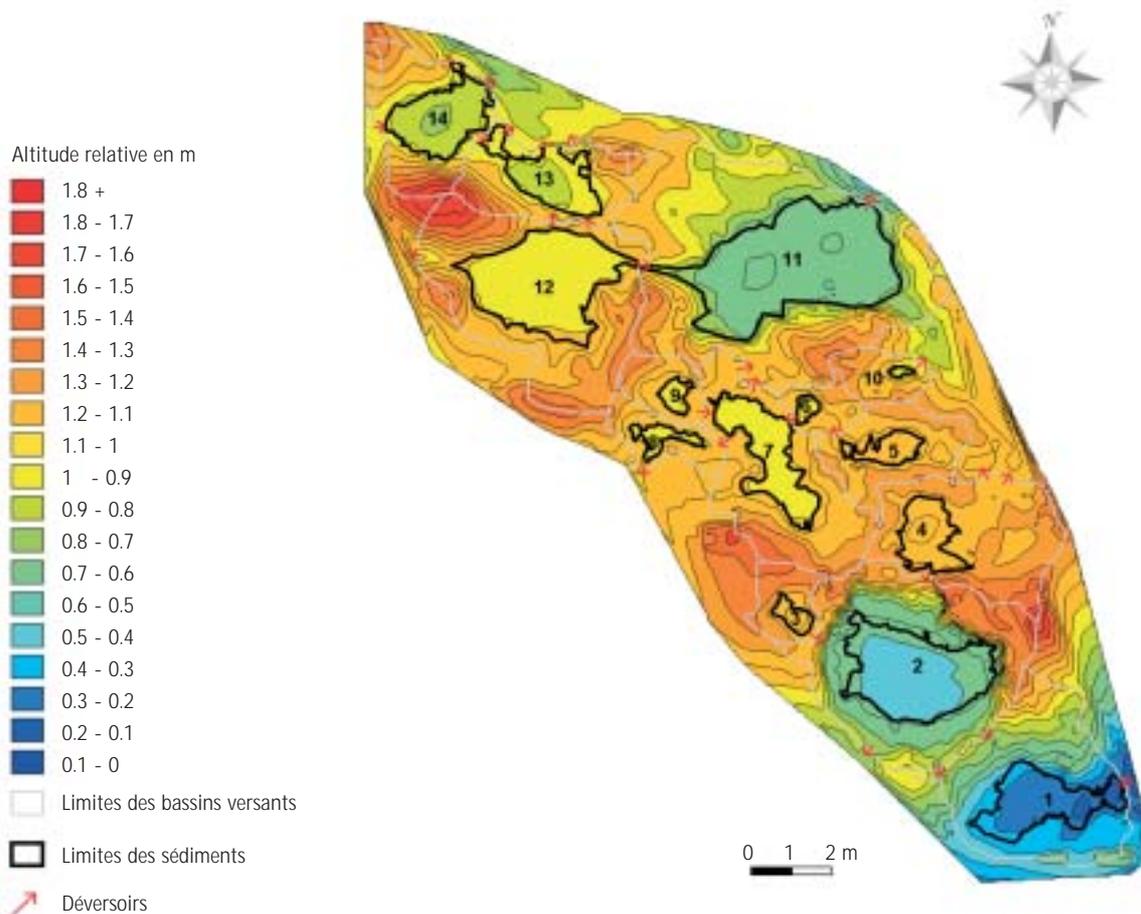
Excavations de roches

Des mares temporaires occupent, aujourd'hui, les trous formés dans les anciennes carrières par l'excavation de différents matériaux rocheux. En France, les bassins sur les pics rocheux calcaires au nord de l'étang de Berre et la Réserve Naturelle de Roque-Haute avec 205 mares résultant principalement de l'extraction du basalte⁹⁷, en constituent des exemples.



Une mare créée par excavation du basalte à Notre-Dame de l'Agenouillade (Hérault, France)

Figure 1. Un ensemble de mares cupulaires sur dalle rhyolithique (la Colle du Rouet, Var, France) : carte topographique



Carte : M. Pichaud et E. Duborper - Station biologique de la Tour du Valat

Retenues d'eau

Certaines mares sont issues de petites retenues d'eau servant à l'irrigation (mare de Catchéou dans le Var, mares des douars au Maroc, etc.) ou à la lutte contre l'incendie (plaine des Maures). En Corse, dans la plaine orientale, pour favoriser l'arboriculture ainsi que l'élevage ovin et bovin, de vastes barrages, presque complètement asséchés de mai à septembre, ont été implantés dans les vallées et les bas-fonds. Celui de Teppe Rosse, près d'Aléria, est le plus intéressant du point de vue de la biodiversité végétale. Ses rives en pentes douces favorisent l'implantation d'espèces estivales rares en Corse (*Gratiola officinalis*, *Pulicaria vulgaris*, etc.) à mesure que l'eau est prélevée pour l'irrigation^{289, 290}.

Bassins déversoirs d'orage et bassins antipollution créés en bordure d'autoroutes

Ces techno-milieus, à vocation de protection contre les inondations et la pollution, s'avèrent être de vrais pôles de biodiversité, tant pour la végétation que pour la faune (invertébrés et amphibiens^{343, 344, 345}). Leur substrat peut être naturel ou formé de bâches géotextiles avec une couche sédimentaire très fine. Ces biotopes sont de bons modèles pour analyser les impacts des polluants (métaux, hydrocarbures, etc.) sur le vivant²⁰².

Cadre législatif et institutionnel

La Directive européenne du 21 mai 1992 sur la conservation des habitats naturels, de la faune, de la flore sauvages¹¹⁸ est plus communément appelée Directive Habitats. Elle qualifie "d'intérêt communautaire" des habitats listés dans son Annexe I, parmi lesquels elle distingue des habitats particulièrement remarquables, qualifiés de "prioritaires". Elle liste également, dans son Annexe II, un certain nombre d'espèces animales et végétales dont l'habitat devra faire l'objet de mesures de conservation. Les pays membres de l'Union européenne s'engagent à protéger les habitats de l'Annexe I de la Directive Habitats et les habitats des espèces de l'Annexe II, en désignant des "Zones spéciales de conservation", qui constitueront le "Réseau Natura 2000".

Parmi la grande diversité des habitats des mares temporaires, certains sont considérés par l'Union européenne comme particulièrement importants en raison d'enjeux de conservation élevés liés à la rareté et à l'originalité de leurs communautés animales et végétales, et à leur écologie spécialisée. Ils sont regroupés dans deux habitats de l'Annexe I de la Directive Habitats, avec pour code et libellés :

- Eaux oligotrophes*, très peu minéralisées, sur sols généralement sableux de l'ouest méditerranéen (code Natura 2000 : 3120),
- Mares temporaires méditerranéennes (code Natura 2000 : 3170), habitat considéré comme prioritaire.

Le Manuel d'interprétation des habitats édité par l'Union européenne¹⁵ donne des définitions plus précises et décline ces habitats en habitats élémentaires, listés avec leurs espèces caractéristiques. En France, les habitats élémentaires font l'objet d'une fiche détaillée dans les Cahiers d'habitats¹⁵⁸, où ils sont décrits à leur niveau le plus fin, celui de l'association végétale.

Il est important de distinguer la mare, unité fonctionnelle, écologique et paysagère, des habitats "mares temporaires méditerranéennes" reconnus d'intérêt communautaire dans la Directive Habitats. En effet, au sein d'une même mare, les deux habitats d'intérêt communautaire et prioritaire (3120 et 3170, respectivement) peuvent coexister, comme c'est souvent le cas dans la plaine

Encadré 8. Comment identifier dans une mare temporaire les habitats reconnus d'intérêt communautaire ou prioritaires par l'Europe ?

Cette clé simplifiée d'identification des habitats ne constitue pas une clé d'identification des groupements phytosociologiques. Elle doit, néanmoins, permettre au gestionnaire de déterminer si une mare comporte ou non un habitat prioritaire ou d'intérêt communautaire. En outre, elle n'est valable que pour les habitats de France continentale et de Corse (Fig. 2).

L'identification des habitats 3120 et 3170 est basée sur le caractère acide ou basique du substrat, la durée d'inondation et la composition des communautés végétales amphibies : les listes non exhaustives "d'espèces clés", citées pour les caractériser, rassemblent des espèces appartenant à des régions et des groupements végétaux différents.

1.
 - Substrat siliceux (acide), submersion hivernale et tout ou partie du printemps 2
 - Substrat neutre ou basique (riche en calcaire), assèchement tardif (estival ou automnal) 5

2.
 - Submersion faible (saturation), irrégulière, surtout hivernale, pelouses à *Serapias* de la Provence cristalline :

Habitat 3120 : eaux oligotrophes très peu minéralisées sur sols ordinairement sableux de l'Ouest méditerranéen (alliance phytosociologique du *Serapion* Aubert et Loisel, 1971).

Espèces clés : *Serapias* spp., *Oenanthe lachenalii*, *Chysopogon gryllus*, *Isoetes histrix*.

- Submersion plus régulière et plus longue, espèces amphibies à développement printanier ou estival 3

3.
 - Profondeur inférieure à 0,4 m, espèces amphibies à développement printanier précoce 4
 - Profondeur supérieure à 0,4 m, espèces à développement printanier tardif ou estival :

Habitat 3170 : gazons méditerranéens amphibies longuement inondés (alliance phytosociologique du *Preslion cervinae* Br.-Bl. Ex Moor 1937).

Espèces clés : *Mentha cervina*, *Artemisia molinieri*, *Trifolium ornithopodioides*, *Oenanthe globulosa*.

4.
 - Groupements dominés par des espèces du genre *Isoetes* :

Habitat 3170 : mares temporaires méditerranéennes à *Isoetes* (alliance phytosociologique de l'*Isoetion* Br. Bl. 1936).

Espèces clés : *Isoetes* spp., *Marsilea strigosa*, *Pilularia minuta*, *Litorea uniflora*, *Ranunculus revelieri*, *Crassula vaillantii*.

- Gazons dominés par *Agrostis pourretii*. Un peu moins précoce que les groupements de l'*Isoetion*, ils lui succèdent au cours de la saison en Corse²⁹¹ :

Habitat 3170 : alliance phytosociologique de l'*Agrostion salmanticae* Rivas Goday 1958 (= *Agrostion pourretii* Rivas Goday 1958).

Espèces clés : *Agrostis pourretii*, associé à *Lythrum borysthenum* ou *Illecebrum verticillatum*.

2. Biodiversité et enjeux de conservation

5.

- Espèces amphibies à développement estival et automnal sur substrat riche en nutriments, parfois saumâtre :

Habitat 3170 : gazons méditerranéens amphibies halonitrophiles (alliance phytosociologique de l'*Heleochoion* Br.-Bl. in Br.-Bl., Roussine & Nègre 1952).

Espèces clés : *Heliotropium supinum*, *Crypsis aculeata*, *Crypsis schoenoides*, *Cressa cretica*.

- Espèces amphibies à développement printanier et estival colonisant des substrats plus riches, calcaires ou basiques :

Habitat 3170 : gazons amphibies annuels méditerranéens (ordre phytosociologique du *Nanocyperetalia* Klika, 1935)

Espèces clés : *Damasonium polyspermum*, *Lythrum tribracteatum*, *Cyperus flavescens*, *Cyperus fuscus*, *Elatine macropoda*, *Teucrium aristatum*.

Yavercovski N. & G. Paradis d'après Gaudillat & Hauri¹⁵⁸

des Maures (Var). De plus, l'habitat 3170 recouvre un grand nombre de groupements végétaux dont plusieurs s'observent parfois ensemble ou se succèdent dans le temps dans une même mare, en relation avec les gradients environnementaux. De même, une mare peut comporter un habitat reconnu d'intérêt communautaire par l'Union européenne sur une partie seulement, petite ou grande, de sa surface. Enfin, en relation avec la variabilité interannuelle du climat méditerranéen, les groupements végétaux ont une distribution spatiale également variable, au sein de la mare, d'une année à l'autre. Il arrive même que certains groupements de l'habitat prioritaire n'émergent pas certaines années.

Ces éléments rendent la détermination des habitats, au sens de la Directive Habitats (Encadré 8), par le non spécialiste, souvent difficile. Dans tous les cas, la gestion devra être considérée à une échelle pertinente qui est, au minimum, celle de la mare mais devra aussi, souvent, intégrer son bassin versant.

Figure 2. Localisation des habitats d'intérêt communautaire en France continentale méditerranéenne et de Corse



Carte : M. Pichaud et Nicole Yavercovski - Station biologique de la Tour du Valat

b. Espèces végétales

Médail F.

Introduction

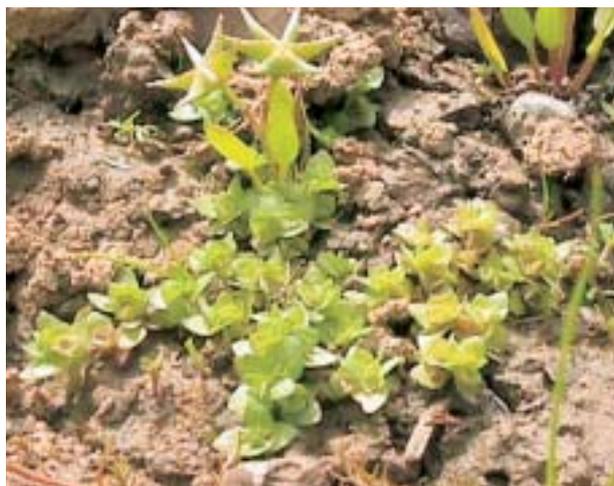
Sur le plan de la flore et de la végétation, les mares temporaires d'eau douce oligotrophe* sont classées parmi les écosystèmes de plus grand intérêt biologique et biogéographique en région méditerranéenne.

Les ensembles floristiques déterminants sont essentiellement répartis en Méditerranée occidentale : Espagne³³⁰, Baléares²³⁸, Portugal²⁰¹, Maroc^{49, 263, 323, 326}, Algérie^{76, 77}, Tunisie³⁰⁶, sud de la France²⁶⁰, Corse^{242, 260, 291}, Sardaigne²⁷⁴ et Sicile^{67, 248}. Des formations végétales structurellement voisines ont aussi été signalées en Libye⁶⁶, en Grèce continentale et sur certaines îles de la mer Egée^{30, 31, 126}, et de façon encore plus sporadique en Turquie²¹⁴ où il existe pourtant des secteurs intéressants mais méconnus (cf. la remarquable redécouverte récente de *Pilularia minuta* dans la région d'Izmir¹⁷⁸), tout comme en Syrie (Quézel, com. pers.).

Si ces habitats et végétaux sont assez bien connus dans certaines régions, il est difficile pour des raisons multiples, d'avoir une vision précise des enjeux de conservation à l'échelon méditerranéen. Peu spectaculaires et éphémères, ces milieux ont été parfois sous-prospectés (surtout en Méditerranée orientale où les connaissances acquises ne sont que récentes) ; les phases d'éclipse de ces végétaux lors d'années défavorables peuvent les faire croire disparus alors qu'ils se maintiennent dans la banque de semences du sol. Ces milieux subissent de plein fouet les agressions humaines (urbanisation, drainages, mises en culture, eutrophisation) et des secteurs très riches se dégradent rapidement (cas en Afrique du Nord). Enfin, le fonctionnement de ces systèmes complexes demeure mal connu et les opérations de conservation ou de restauration ne reposent donc que sur un corpus limité de connaissances. Dès lors, il n'est pas facile de dresser un bilan précis pour la zone périméditerranéenne. Cependant, grâce en partie aux prospections menées dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires", on bénéficie désormais d'une connaissance satisfaisante de la végétation des mares temporaires de France méridionale.

Richesse et diversité végétale des mares temporaires méditerranéennes

Les mares temporaires méditerranéennes abritent des communautés végétales d'une grande richesse en espèces rares ou menacées. Cette biodiversité élevée s'explique par les caractéristiques fonctionnelles et la dynamique de ces systèmes. Les conditions de non-équilibre et la faible productivité autorisent la coexistence de végétaux le plus souvent annuels, peu compétiteurs et de petite taille. Cependant, il existe une grande hétérogénéité spatio-temporelle de cette richesse et de la composition floristique qui dépendent étroitement des différences de dates de mise en eau³⁷ (Chapitre 3c). La relation généralement positive entre le nombre d'espèces et la surface, représente l'une des plus anciennes lois en écologie et en biogéographie*. Cette relation a été vérifiée pour un ensemble de mares médio-européennes²⁸³, mais pas pour des dayas nord-marocaines³²³. Par ailleurs, les mares temporaires sont généralement plus grande en Afrique du Nord qu'en Europe⁷⁶ : une mare à *Isoetes velata* d'un kilomètre de long sur une centaine de mètres de largeur a, par exemple, été recensée en Tunisie. Il est aussi classiquement admis, qu'à conditions écologiques similaires, les mares temporaires



Grillas P.

Damasonium polyspermum et *Elatine bronchonii*, deux espèces rares dans une daya en phase exondée (Benslimane, Maroc)

Encadré 9. Richesse floristique et activités humaines : le cas des mares temporaires du Maroc nord-occidental

Une étude précise des facteurs déterminant l'expression de la richesse floristique a été menée sur 30 mares (dayas) de la province de Benslimane (Maroc). Ces mares sont fortement anthropisées en raison de pratiques agricoles répétées, d'une pression de pâturage très forte et de leur utilisation comme lavoirs par les populations locales. Ces usages entraînent une pollution par le phosphore et les engrais à base d'azote, et finalement l'eutrophisation des eaux. Pourtant, la richesse floristique totale des mares n'est significativement différente ni entre celles dont le bassin versant est agricole ou forestier, ni entre types d'utilisation (pâturage seul ou agriculture et pâturage). Parmi les paramètres environnementaux considérés, seul le pH joue un rôle significatif. La surface des mares n'a pas d'influence. Cependant, raisonner simplement sur la base du nombre total d'espèces présentes est, en fait, peu révélateur des conséquences de l'anthropisation, en raison du remplacement d'un cortège très spécialisé de végétaux rares, typiques des mares, par des végétaux communs, plus adaptés aux perturbations humaines (espèces rudérales ou ubiquistes). Pour les seules espèces caractéristiques des mares, les mares des forêts sont plus riches que celles situées dans des zones cultivées. Les mares seulement pâturées présentent une richesse en végétaux caractéristiques nettement supérieure aux mares cultivées puis pâturées (26 contre 20 espèces). Cette richesse augmente avec la profondeur maximale de l'eau, le diamètre du plan d'eau au printemps et la durée de submersion, mais le pH ne joue pas de rôle significatif. Les écosystèmes présents en périphérie contribuent aussi à la richesse floristique des mares : la flore des forêts de chênes-lièges contribue pour environ 14 % à la richesse spécifique totale des mares forestières et les mauvaises herbes des cultures pour environ 20 % à la richesse totale des mares en milieu agricole. En dépit de activités humaines importantes, ces dayas conservent donc un cortège significatif d'espèces caractéristiques, car la longue submersion du centre des mares limite en général la pénétration du bétail et leur mise en culture. Cependant, les végétaux rares sont moins fréquents dans les mares perturbées.

Médail F. & L. Rhazi, d'après Rhazi³²³ ; Rhazi et al.³²⁶ ; Rhazi et al.³²⁷

d'Afrique du Nord ont une richesse floristique supérieure à celles d'Europe. Un ensemble de mares de petite taille comporte aussi plus d'espèces et a une plus forte valeur patrimoniale qu'une seule grande mare de surface équivalente²⁸³. Bien entendu, une stratégie de conservation ne doit pas négliger les plus grandes mares pour autant car les risques d'extinction des populations locales sont d'autant plus réduits que les habitats les abritant sont étendus.

Végétaux dépendant des mares temporaires méditerranéennes : aspects biogéographiques

La spécificité de la flore des mares temporaires méditerranéennes réside, en premier lieu, dans un riche cortège de Ptéridophytes (*Isoetes*, *Marsilea*, *Pilularia*), souvent strictement inféodées à ces milieux. Leurs besoins hydriques sont variables. A leur côté, existent des végétaux strictement dépendants de la submersion comme les *Callitriche* ou les diverses renoncules aquatiques. Parmi les autres genres bien représentés, citons les *Lythrum*, *Eryngium* et *Solenopsis*. La répartition des taxons des mares temporaires est souvent fragmentée, avec des populations séparées de plusieurs centaines de kilomètres. Faut-il y voir les vestiges d'une répartition ancienne plus vaste et plus jointive, ou le résultat d'une dispersion aléatoire à longue distance par le vent (spores des Ptéridophytes) ou les oiseaux (Encadré 26, Chapitre 3f). En l'absence d'études approfondies, il est pour l'instant impossible de répondre à cette question biogéographique. Toujours est-il que le centre majeur de différenciation des éléments floristiques considérés se localise dans la partie occidentale du bassin : Quézel³¹³ estime que moins du quart des espèces présentes à l'ouest se rencontrent en Méditerranée orientale.

Contrairement à celles de Californie²⁰⁵, les mares temporaires du Bassin méditerranéen se caractérisent par un endémisme végétal plutôt réduit (17 taxons endémiques*, soit 17,5 % de la liste globale des végétaux caractéristiques des mares (voir Tab. 2)). Seules quelques espèces endémiques existent, par exemple, *Eryngium atlanticum* au Maroc, *Isoetes heldreichii* en Grèce, *Ranunculus revelieri* (Corse et Provence), *Marsilea batardae* et *Ranunculus longipes* (péninsule ibérique), *Solenopsis bicolor* (Algérie et Tunisie) ou *Artemisia molinieri* (Provence). Les processus de spéciation ne sont pas forcément aboutis dans plusieurs cas où diverses sous-espèces endémiques (8 taxons) ont été décrites (cas de *Isoetes velata*, *Polygonum romanum*, *Ranunculus isthmicus*, *R. revelieri*, *Solenopsis minuta*).

Les modalités de peuplement de ces mares ont dû être complexes, et plusieurs ensembles peuvent être distingués : un ensemble typiquement méditerranéen, majoritaire (*Damasonium*, *Elatine*, *Kickxia*, *Lotus*, *Lythrum*, *Trifolium*, etc.), un ensemble médio-européen incluant des taxons méditerranéo-atlantiques (*Isoetes*, *Cicendia*, *Exaculum*, *Illecebrum*, *Littorella*, *Juncus*, etc.), et un ensemble floristique tropical (*Alternanthera*, *Marsilea*, *Oldenlandia*, *Laurenbergia*).

Enjeux de conservation et niveaux de protection sur le pourtour méditerranéen

Malgré nos connaissances limitées sur la répartition des végétaux caractéristiques des mares temporaires méditerranéennes, une première synthèse (Tab. 2) tente d'en recenser les espèces rares (pays par pays). Cette liste se base sur la consultation de divers catalogues, flores ou listes rouges, élaborés à l'échelon national et complétés par quelques données inédites.

Ce bilan regroupe actuellement 108 taxons de rang spécifique ou sub-spécifique. L'Espagne, la France et l'Italie comportent chacune un peu plus de 60 % de l'ensemble des espèces recensées; viennent ensuite le Maroc et l'Algérie avec environ 50 % des espèces. Les enjeux de conservation se situent donc prioritairement dans ces pays, en gardant à l'esprit que les menaces d'origine anthropique les plus aiguës se situent au Maghreb. Pour l'est du Bassin méditerranéen, notons le nombre assez élevé de végétaux présents en Grèce (42 taxons soit 39 % de l'ensemble), fruit de prospections

Encadré 10. Des enjeux de conservation importants pour les Bryophytes*

Les mares et marais temporaires méditerranéens représentent des biotopes importants pour les Bryophytes, spécialement pour les Hépatiques. Néanmoins, seules les *Riella* (*Riella helicophylla* [voir fiche espèce], *R. affinis*, *R. cossoniana*, *R. parisii*, *R. notariisii*, *R. numidica*, *R. bialata*, etc.) y sont strictement inféodées. Ces taxons dépendent essentiellement du régime submersion/dessiccation pour effectuer la totalité de leur cycle de développement. On rencontre également aux abords des mares *Sphaerocarpos texanus*, assez proche sur le plan taxonomique des *Riella* mais à écologie différente. Les Hépatiques du genre *Riccia*, sans être strictement localisées aux abords de mares temporaires, y trouvent cependant un biotope de prédilection. Une vingtaine d'espèces de *Riccia* (voir fiche espèce) peuvent être observées dans ces conditions (*Riccia macrocarpa*, *R. michelii*, *R. beyrichiana*, *R. canaliculata*, *R. perennis*, *R. crystallina*, etc.). La coexistence en une localité de nombreuses espèces de ce genre est un élément important lorsque l'on cherche à évaluer le niveau patrimonial d'un site. D'autres Hépatiques Marchantiales, telles qu'*Oxymitra incrassata* ou *Corsinia coriandrina* sont des hôtes classiques des fonds et des abords de cuvettes temporaires en voie d'assèchement. Les *Fossombronina* (*F. angulosa*, *F. crozalsii*, *F. pusilla*, *F. husnotii*, etc.) sont également bien représentées. Les Hépatiques à feuilles, comme *Gongylanthus ericetorum*, sont, d'une manière générale, moins bien représentées dans ces biotopes. Les Anthocérotes sont également assez fréquentes (*Anthoceros agrestis*, *Phaeoceros bulbiculosus*, *P. laevis*, etc.).

Nombreuses sont aussi les mousses naines des mares temporaires. Les Pottiacées, famille très importante dans le domaine méditerranéen, sont particulièrement bien représentées, par les genres *Phascum*, *Pottia*, *Acaulon*, *Weissia*, *Tortula*, etc. Les Funariacées (*Funaria microstoma* ou genre *Entosthodon* comme *E. obtusus*, *E. mouretii*), les espèces du genre *Bryum* (*Bryum alpinum*, *B. barnesii*, *B. bicolor*, *B. gemmiparum*, *B. klinggraeffii*, *B. pallens*, *B. tenuisetum*) dont de nombreux représentants possèdent des moyens de multiplication végétative* efficaces, sont généralement abondantes. Les Ephéméracées, espèces minuscules et très délicates, peuvent également coloniser les abords de mares temporaires. *Archidium alternifolium* (Archidiacées) peut former d'importantes colonies dans certaines mares temporaires.

Les espèces de Bryophytes* rares à l'échelle d'un pays ou dans tout le pourtour méditerranéen sont nombreuses dans ces habitats, mais elles ne sont généralement pas citées dans les listes d'alerte ou de protection par méconnaissance. *Riella helicophylla* fait exception à la règle en cumulant divers statuts (voir fiche espèce) dont celui d'espèce listée à l'Annexe II de la Directive Habitats.

Hugonnot V. & J.P. Hébrard



Roché J.

Artemisia molinieri, une espèce endémique de quelques mares du Centre-Var (France)

principalement réalisées durant la dernière décennie, et à un degré moindre en Turquie (34 taxons). Les pays du Proche-Orient et surtout des Balkans abritent un contingent assez limité d'espèces, peut-être lié à une sous-prospection. Certaines possèdent, néanmoins, une importance conservatoire de tout premier plan (cas de *Callitriche naftolskyi* en Israël et Syrie). Il faut aussi souligner l'importance de certaines grandes îles méditerranéennes (Corse, Sardaigne). Par contre, les mares ont subi de sérieux impacts ou ont localement disparu sur d'autres îles comme Malte et la Sicile, où les secteurs les plus riches semblent désormais se localiser surtout sur diverses petites îles satellites (Pantelleria, Lampedusa, Favignana, etc.) moins anthropisées.

A partir de l'aire de distribution globale et des indications nationales sur la rareté des espèces, il est possible de dégager une liste préliminaire de 38 végétaux parmi les plus rares et menacés des mares temporaires du pourtour méditerranéen (Tab. 2). Parmi ces taxons, *Benedictella benoistii*, endémique du nord-ouest du Maroc, n'a plus été revue depuis plusieurs décennies. Plusieurs Ptéridophytes caractéristiques des mares (*Pilularia minuta*, *P. globulifera*, *Marsilea minuta*, *M. strigosa*, *Isoetes setacea*) sont aussi fortement menacées dans la majorité de leurs stations. En Afrique du Nord, le statut de plusieurs taxons d'origine tropicale (*Alternanthera sessilis*, *Laurenbergia tetrandra*, *Marsilea minuta*, *M. aegyptiaca* et *Oldenlandia capensis*), très localisés sous forme d'isolats biogéographiques, est de nos jours totalement méconnu. De plus, *Callitriche* et *Elatine* semblent menacés sur leur aire de répartition. Les priorités de conservation doivent en premier lieu s'exercer sur les végétaux endémiques très localisés comme *Artemisia molinieri*, *Lythrum baeticum*, *Legousia juliani*, *Solenopsis balearica* et/ou *Coronopus navasii*.

Au niveau international, les végétaux des mares temporaires font encore l'objet de mesures de protection très limitées et clairement insuffisantes. Seuls 4 taxons sont inscrits à la Directive Habitats¹¹⁸ : *Marsilea batardae*, *M. quadrifolia*, *M. strigosa* et *Riella helicophylla*,

Encadré 11. Le rôle des Charophytes* dans les mares temporaires

Les Charophytes sont des plantes vertes, d'aspect macrophytique, fixées au substrat par des rhizoïdes*. Ces plantes pionnières forment rapidement des végétations submergées très denses, appelées "herbiers à Characées". Elles ont une importance considérable pour le fonctionnement des écosystèmes de mares temporaires où leur biomasse sèche peut atteindre 400 à 500 g/m² (130). Ces herbiers représentent un lieu d'abri et de ponte pour les invertébrés et les poissons. Il est fréquent de voir des "essaims" d'œufs d'ostracodes pondus à l'abri des verticilles des Characées.

Les Characées sont consommées par de nombreux invertébrés (crustacées, amphipodes et mollusques). Dans les lacs, elles constituent également la nourriture des poissons, des écrevisses et de certains oiseaux, comme, par exemple, la Nette rousse (*Netta rufina*)³⁹⁸ et peuvent représenter jusqu'à 90 % de la diète des Anatidés¹⁷⁷. La fonction alimentaire des Charophytes est également indirecte ; en effet, les thalles offrent une surface couverte de milliers d'épiphytes qui sont broutés par les invertébrés.

L'ensemble des espèces de Characées couvre un large éventail de paramètres physico-chimiques allant des eaux légèrement acides à fortement alcalines, avec une gamme de pH de 6 à 9,5. Leur tolérance thermique va, selon les espèces, de la zone boréale à l'équateur. Les espèces du genre *Chara* interviennent dans le cycle des carbonates par l'incrustation massive des thalles en calcite microcristalline et par la calcification des gyrogonites*^{390, 130}. Elles contribuent aussi significativement à l'oxygénation de l'eau⁴⁰¹.

La survie des Characées dans les milieux temporaires se fait grâce à leurs oospores qui présentent une morphologie spiralee, unique dans le monde végétal. Dans de nombreuses espèces, les oospores se calcifient du vivant de la plante et sont alors désignées comme gyrogonites. Les gyrogonites permettent l'identification des espèces dans la banque des semences y compris des taxons rares³⁶⁰. Les Charophytes sont connues par des gyrogonites fossiles depuis le Silurien supérieur (420 Ma).

La dissémination se fait essentiellement par les oiseaux qui non seulement transportent les gyrogonites dans leur plumage mais aussi dans leur tube digestif. Le transit dans l'estomac des canards n'altère nullement la viabilité des gyrogonites³⁰⁹. C'est ainsi que les voies des oiseaux migrateurs sont "balisées" de la Scandinavie à l'Europe du Sud par un chapelet de lacs dans lesquels apparaît l'espèce boréale *Nitellopsis obtusa*. Durant les phases humides de l'holocène, lorsque des sites lacustres adéquats existaient en Afrique du Nord, ce chapelet se trouvait prolongé jusqu'au Soudan et au Sénégal où l'on trouve les gyrogonites caractéristiques de *N. obtusa* à l'état fossile^{359, 270, 213}.

Les Charophytes sont encore trop souvent négligées dans la gestion des milieux humides alors que leur rôle comme facteur structurant est reconnu par de nombreux écologistes. Des listes rouges de Charophytes existent déjà dans de nombreux pays européens, en Australie et au Japon^{348, 416, 364, 351}. Il est aujourd'hui capital que la France, à l'instar de ces pays, se mobilise pour la création d'une liste rouge des Charophytes et prenne des mesures efficaces pour la protection de ces plantes.

Soulié-Marsche I.

Tableau 3. Végétaux caractéristiques des mares temporaires de France méditerranéenne ; d'après Médail *et al.*²⁵⁹, modifié et complété

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

et une révision des listes rouges serait également nécessaire (Encadrés 10 et 11). Les inclusions dans les listes rouges ou les décrets officiels de protection sont très disparates selon les pays et une meilleure hiérarchisation à l'échelon méditerranéen des menaces pesant sur ces espèces s'impose, en se basant sur les critères actuels de l'UICN³⁹⁵. Pour l'heure, le dernier Livre rouge mondial de l'UICN⁴⁰⁸ ne prend en compte que 11 taxons, et les oublis majeurs sont nombreux. Au niveau national, les rares livres ou listes rouges disponibles (Espagne, France, Israël, Italie, Malte) mettent en exergue la vulnérabilité de bon nombre de ces végétaux, à l'exception de celui de Grèce²⁹⁷ qui inclut seulement *Callitriche pulchra* et *Pilularia minuta* (Tab. 2).

Figure 4. Localisation des mares temporaires de Corse déterminantes pour les végétaux vasculaires, regroupées en cinq grands secteurs (d'après Lorenzoni & Paradis, in Médail *et al.*²⁶⁰). 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.



2. Biodiversité et enjeux de conservation

Tableau 4. Liste des plantes vasculaires rares, protégées ou menacées, présentes au sein des 20 zones considérées en France méditerranéenne (d'après Médail *et al.*²⁶⁰, complétée par les données de Lewin²³⁵, Jeanmonod²⁰³ et INFLOVAR¹⁹⁵)

Végétaux remarquables des mares temporaires	Protection	Provence - Côte d'Azur										Languedoc - Roussillon										Corse					
		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
<i>Agrostis pourretii</i> Willd.	PACA		x	x																							
<i>Airopsis tenella</i> (Cav.) Asch. & Graebner		x	x	0?																							
<i>Antinoria insularis</i> Parl.	Corse - livre rouge																										
<i>Apium crassipes</i> (Koch) Reichenb. fil.																											
<i>Artemisia molinieri</i> Quezel, Barbero & Loisel	Nat - livre rouge																										
<i>Callitriche truncata</i> Guss. subsp. <i>occidentalis</i> (Rouy) Br.-Bl.																											
<i>Callitriche truncata</i> Guss. subsp. <i>truncata</i>																											
<i>Cardamine parviflora</i> L.																											
<i>Cicendia filiformis</i> (L.) Delarbre	PACA		x	x																							
<i>Crassula vauillantii</i> (Willd.) Roth.	PACA LR	0?	x	x																							
<i>Crypsis schoenoides</i> (L.) Lam.																											
<i>Damasonium polyspermum</i> Coss.	Nat																										
<i>Elatine bronchonii</i> Clavaud	Nat - livre rouge																										
<i>Elatine macropoda</i> Guss.	LR																										
<i>Eryngium pusillum</i> L.	Nat - livre rouge																										
<i>Exaculum pusillum</i> (Lam.) Caruel	PACA		x	x																							
<i>Gratiola officinalis</i> L.	Nat		x	x																							
<i>Heliotropium supinum</i> L.	LR																										
<i>Isoetes histrix</i> Bory	Nat		0?	x																							
<i>Isoetes setacea</i> Lam.	Nat - livre rouge																										
<i>Isoetes velata</i> A. Braun subsp. <i>velata</i>	Nat - livre rouge		x	x																							
<i>Kickxia cirrhosa</i> (L.) Fritsch	Nat		x	x																							
<i>Kickxia commutata</i> (Reichenb.) Fritsch subsp. <i>commutata</i>	Nat	0?	x	x																							
<i>Littorella uniflora</i> (L.) Ascherson	Nat																										
<i>Lotus combricensis</i> Brot.	PACA LR	x	0?	x																							
<i>Lythrum thesioides</i> M. Bieb.	Nat - livre rouge																										
<i>Lythrum thymifolia</i> L.	Nat - livre rouge	x	x	x																							
<i>Lythrum tribracteatum</i> Salz. ex Sprengel	Nat - livre rouge																										
<i>Marsilea strigosa</i> Willd.	Nat - livre rouge																										
<i>Mentha cervina</i> L.	PACA - livre rouge																										
<i>Molinierella minuta</i> (L.) Rouy	Nat	x																									
<i>Morisia monanthos</i> (Viv.) Ascherson	Nat - livre rouge																										
<i>Myosotis sicula</i> Guss.	LR																										
<i>Myosurus sessilis</i> S. Watson																											
<i>Nananthea perpusilla</i> (Loisel.) DC.	Nat - livre rouge																										
<i>Ophioglossum azoricum</i> C. Presl.	Nat - livre rouge																										
<i>Ophioglossum lusitanicum</i> L.	PACA LR	x	x	x																							
<i>Pilularia minuta</i> Durieu ex A. Braun	Nat - livre rouge	0?																									
<i>Polygonum romanum</i> Jacq. subsp. <i>gallicum</i> (Raf.) Raf. & Vill.	Lang.																										
<i>Pulicaria sicula</i> (L.) Moris	PACA LR																										
<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertn.	Nat.																										
<i>Ranunculus lateriflorus</i> DC.	Nat - livre rouge																										
<i>Ranunculus nodiflorus</i> L.	Nat - livre rouge																										
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i> Vill.	Nat																										
<i>Ranunculus revelieri</i> Boreau subsp. <i>revelieri</i>	Nat - livre rouge																										
<i>Ranunculus revelieri</i> Boreau subsp. <i>rodiei</i> (Litard.) Tutin	Nat - livre rouge																										
<i>Solenopsis laurentia</i> (L.) C. Presl.	PACA	0?	x	x																							
<i>Solenopsis minuta</i> (L.) C. Presl. subsp. <i>corsica</i> Meikle																											
<i>Teucrium aristatum</i> Pérez Lara	Nat - livre rouge																										
<i>Trifolium angulatum</i> Waldst. & Kit.																											
<i>Trifolium ornithopodioides</i> Oeder	LR																										
<i>Triglochin bulbosum</i> L. subsp. <i>laxiflorum</i> (Guss.) Rouy	Nat																										
<i>Verbena supina</i> L.	PACA		x																								

Protection (arrêtés du 20 janvier 1982 et du 31 août 1995): Nat : espèce protégée sur tout le territoire national ; PACA : espèce protégée en Provence-Alpes-Côte d'Azur ; Corse : espèce protégée en Corse ; LR : espèce protégée en Languedoc-Roussillon ; livre rouge : espèce inscrite au *Livre rouge de la flore menacée de France, espèces prioritaires*²⁸⁵.

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.

Enjeux de conservation et niveaux de protection en France méditerranéenne

Parmi les 83 végétaux caractéristiques des mares temporaires de France (Tab. 3 et 4), 53 sont considérés menacés dans une partie ou la totalité de leur aire française (Tab. 4). Ce sont pour la plupart des végétaux protégés (44 taxons au total), soit sur le plan national (28 taxons), soit sur le plan régional en Corse (1 taxon), Languedoc-Roussillon (9 taxons) ou Provence-Alpes-Côte d'Azur (10 taxons). Il faut aussi remarquer que 20 taxons sont inscrits au *Livre rouge des végétaux menacés de France, espèces prioritaires*²⁸⁵, ce qui illustre toute l'importance des enjeux de conservation concernant ces espèces et leurs habitats en France méditerranéenne.

A partir des données fournies par la littérature et des prospections de terrain, 20 "secteurs-phares" pour leur richesse en végétaux caractéristiques des mares temporaires ont ainsi été retenus pour la France méditerranéenne, 15 sur le continent et 5 en Corse (voir Médail *et al.*²⁶⁰ pour le détail des divers secteurs) (Tab. 4, Fig. 3).

Les conditions de maintien des populations végétales des mares temporaires s'avèrent beaucoup plus préoccupantes en France continentale qu'en Corse (Tab. 4). En Corse (Fig. 4), l'état de conservation global des populations semble assez satisfaisant à l'heure actuelle sauf pour les mares de la plaine orientale qui ont été, pour la plupart, détruites ou drainées, comme celles à *Eryngium pusillum* de Vix ou celles à *Pilularia minuta* au nord d'Aleria et près de la tour de Vignale. Ces cas, certes encore marginaux, suggèrent que la dégradation des mares temporaires pourrait être rapide à basse altitude et sur le littoral. Les mares temporaires du sud de la Corse sont très riches avec 60 % des espèces caractéristiques rares de France recensées²⁶⁰. Les enjeux de conservation du secteur de Bonifacio et de Porto-Vecchio sont particulièrement élevés et sont remarquables à l'échelle du Bassin méditerranéen^{242, 291}.

Sur le continent, 3 ensembles de mares ont quasiment disparu ou ont été profondément modifiés par l'homme : la mare de Saint-Estève (Pyénées-Orientales) a été transformée en étang permanent¹¹ ; les multiples dépressions de la Costière nimoise (Gard) ont été drainées et mises en culture, puis totalement

anéanties dans les années 1970 ; la mise en eau de la mare de Grammont (Hérault) a contribué à la disparition de ses espèces caractéristiques dont *Isoetes setacea*²³⁰. Dans les Alpes-Maritimes, les pressions urbaines grignotent chaque jour davantage le massif de Biot et *Pilularia minuta* n'a plus été revue depuis des décennies dans son unique station. Dans la moitié des cas, en France méditerranéenne (Tab. 4), les taxons caractéristiques des mares temporaires sont considérés comme disparus (0) ou non revus depuis plus de 10 ans (0?) dans le site considéré. Cependant, en raison de l'adaptation de ces végétaux aux variations spatio-temporelles de l'environnement, il faut toujours être prudent avant d'affirmer leur disparition totale d'un site. L'exemple de la redécouverte récente de *Marsilea strigosa*, *Isoetes setacea*, *Lythrum thymifolia* et *L. thesioides* à proximité de la mare détruite de Saint-Estève souligne le rôle clé de la banque de semences du sol dans le maintien à moyen ou long terme de ces espèces.

c. Amphibiens

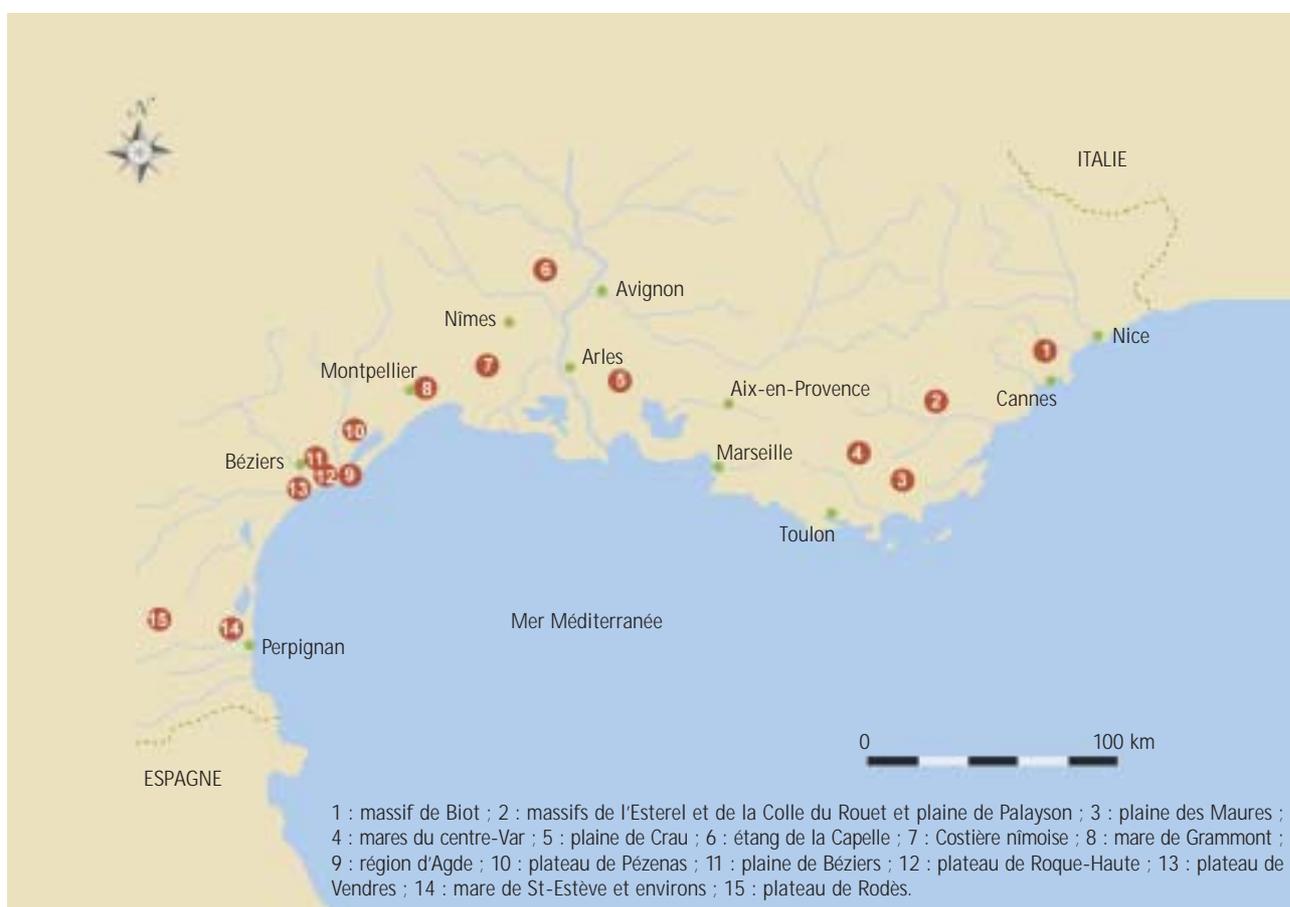
Cheylan M.

Introduction

Le mode de vie des amphibiens se caractérise par un développement larvaire particulier qui les rend tributaires du milieu aquatique mises à part quelques espèces pouvant mettre au monde des jeunes entièrement formés (la Salamandre noire, par exemple). Cette phase aquatique constitue la première étape de leur vie, fort différente de la vie terrestre des adultes. Les larves d'anoures (têtards) passent par une métamorphose spectaculaire, qui se traduit par d'importantes transformations morphologiques et physiologiques : acquisition d'une respiration pulmonée, apparition des pattes, résorption de la queue et passage d'une alimentation végétarienne à un régime insectivore. Cette phase larvaire, plus ou moins longue selon les cas, constitue une phase clé pour la survie des amphibiens d'où l'importance des sites de reproduction pour leur conservation. Elle est d'autant plus importante que les amphibiens se regroupent sur un nombre limité de sites.

Parmi les nombreux sites aquatiques en région méditerranéenne, seuls quelques-uns peuvent être utilisés par les amphibiens. Les œufs et les larves sont en effet très sensibles aux perturbations et aux prédateurs, ce qui limite le choix des sites de reproduction.

Figure 3. Localisation des 15 zones à mares temporaires déterminantes pour les végétaux vasculaires, en France continentale méditerranéenne (d'après Médail *et al.*²⁶⁰, modifié)



Si quelques espèces peuvent se reproduire dans les eaux vives (Salamandres, Euproctes), la plupart recherchent des eaux calmes, généralement isolées du réseau hydrographique. Les mares temporaires constituent, en conséquence, des lieux de reproduction privilégiés, dans la mesure où elles sont généralement isolées et peu occupées par les prédateurs (poissons, serpents aquatiques, oiseaux). Ces milieux sont également favorables sur le plan thermique et riches en phyto et zooplancton consommés par les larves. Contrairement aux eaux vives, les mares offrent par ailleurs une végétation aquatique abondante, propice au dépôt des pontes. Pour toutes ces raisons, la plupart des espèces ne se reproduisent en région méditerranéenne que dans les mares, et plus souvent encore, dans les seules mares temporaires. Ces milieux sont donc primordiaux pour la survie de ce groupe. Les cycles reproducteurs montrent à quel point cette adaptation est poussée, notamment le synchronisme de la ponte avec les périodes de mise en eau qui sont très irrégulières en région méditerranéenne (Chapitre 3d).

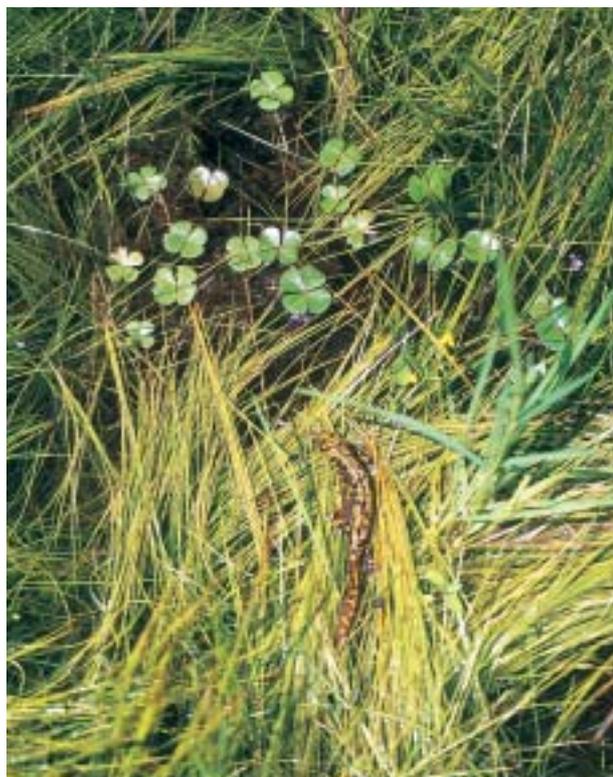
Les enjeux de conservation sont encore mal connus, notamment au sud et à l'est de la Méditerranée. Les synthèses thématiques ou nationales sont encore rares, si l'on excepte quelques travaux récents^{19, 121, 302, 355}. Les tentatives d'approches plus globales sont souvent restreintes aux seuls pays européens^{85, 91, 192, 225} et il n'existe pas de plans d'actions méditerranéens pour les amphibiens comme il y en a pour la conservation des plantes¹⁰⁸ ou des zones humides¹³. Sur la base des documents disponibles, il est donc difficile d'identifier les enjeux sur un plan géographique, hormis pour une région ou un pays bien particulier.

Les menaces qui pèsent sur les mares temporaires sont nombreuses (voir plus bas et Chapitre 4). Dans ce contexte, les amphibiens représentent d'excellents bio-indicateurs. En effet, ils sont sensibles aux perturbations physiques du milieu (raréfaction des sites de reproduction) comme aux perturbations de nature chimique (polluants, fertilisants, etc.) ou biologiques (piétinements par des animaux, introduction d'espèces, etc.). De plus, ils apportent des indications sur le milieu terrestre environnant le site de reproduction. Les atteintes portées à l'une ou l'autre des composantes du système se traduisent assez rapidement par des pertes au niveau des espèces ou des populations.

Nos connaissances sur la biologie des espèces méditerranéennes restent encore limitées. De nombreuses questions restent en suspens, par exemple, sur les facteurs déclenchant la reproduction ou sur la vie terrestre des animaux (distance de dispersion, nature des abris utilisés, milieu recherché, etc.). D'importantes questions se posent également par rapport à la viabilité des populations : quelle est la distance nécessaire entre sous-populations pour maintenir une espèce sur un territoire donné ? Quels sont les échanges entre mares ? Quels sont les effectifs minimums efficaces* pour une population isolée ? Les expériences de conservation ou de restauration sont également peu nombreuses si l'on excepte le travail effectué sur *Triturus cristatus* dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires" (Encadrés 26 et 50) ou les expériences menées aux Baléares sur *Alytes muletensis*³³².

Quelles sont les mares temporaires utilisées par les amphibiens ?

Les lacs de barrage, les grands cours d'eau et les lagunes saumâtres sont peu ou pas occupés par les amphibiens. Hormis ceux-ci, les amphibiens mettent à profit des sites très divers : étangs littoraux riches en macrophytes, "pannes" d'arrière-dune, dayas, mares abreuvoirs, dépressions naturelles sur sol rocheux, oueds en



Triturus marmoratus juvénile dans une mare à *Isoetes setacea* et *Marsilea strigosa* (Réserve naturelle de Roque-Haute, Hérault, France)

voie d'assèchement, bassins artificiels, carrières abandonnées, etc. Le caractère temporaire constitue un facteur clé (Chapitre 3d) pour beaucoup d'amphibiens méditerranéens. Sur les 71 espèces recensées à l'ouest du Bassin, 14 sont ainsi quasi inféodées aux mares temporaires et 25 y trouvent leur milieu préférentiel pour mener à bien leur reproduction (53 % du total des espèces, Tab. 5). La plupart des espèces se reproduisant dans les mares temporaires apprécient un habitat ouvert ou peu arboré. La présence de troupeaux leur est donc le plus souvent favorable.

Richesse et diversité des peuplements

Le Bassin méditerranéen a été reconnu comme un "point clé" de biodiversité à l'échelle mondiale^{38, 279, 314}, mais sa richesse batrachologique* reste modeste en raison des conditions climatiques peu favorables à ce groupe zoologique. Avec 78 espèces, cette faune occupe une position moyenne sur le plan de la richesse spécifique, à égalité avec le sud-ouest des Etats-Unis. Par rapport aux régions tropicales, cette richesse se caractérise, à égalité d'espèces par un plus grand nombre de genres et de familles. Son optimum de richesse se place vers 50° de latitude nord¹⁵⁶, c'est-à-dire en dehors de la zone méditerranéenne (nord de la France et sud de l'Allemagne). Dans le Bassin méditerranéen, la richesse spécifique en amphibiens décroît d'ouest en est, en relation avec le gradient d'aridité : 71 espèces à l'ouest contre 14 à l'est⁷⁸. Les pays les plus riches en espèces se situent au nord-ouest du Bassin : Espagne et Italie péninsulaire avec 25 espèces, France et Portugal avec 18 espèces, puis dans les Balkans (11 à 16 espèces) et enfin au Maghreb (7 à 11 espèces) (Tab. 5). Les îles sont plus pauvres en espèces (maximum 8 espèces en Sardaigne, minimum 1 aux Baléares si l'on exclut les espèces introduites). Pour les seules espèces liées aux mares temporaires, l'optimum de richesse se situe dans la région

Les mares temporaires méditerranéennes

Tableau 5. Liste des amphibiens présents dans le nord et le sud-ouest de la Méditerranée (Cheylan & Geniez, inédit)

		Importance mares	Catégories UICN (2001)	Directive Habitat	France continentale	Corse	Italie continentale	Sicile	Sardaigne	Slovénie	Croatie	Bosnie-Herzégovine	Serbie	Macédoine	Albanie	Grèce	Crète	Espagne continentale	Portugal	Balears	Maroc	Algérie	Tunisie	
URODELES																								
Proteidae	<i>Proteus anguinus</i>	NU	VU B1+2bc, C2a	II,IV																				
Salamandridae	<i>Salamandra salamandra</i>	A			S													VU	NT					
	<i>Salamandra corsica</i>	A					S																	
	<i>Salamandra algira</i>	A																	NT ¹					
	<i>Salamandrina terdigitata</i>	NU																						
	<i>Chiloglossa lusitanica</i>	NU	VU A2c	II, IV															VU	K				
	<i>Triturus cristatus</i>	I	LR/cd	II,IV	V																			
	<i>Triturus carnifex</i>	I		IV	I																			
	<i>Triturus karelinii</i>	I		IV																				
	<i>Triturus marmoratus</i>	D		IV	V														LC	NT				
	<i>Triturus pygmaeus</i>	D																	VU	NT ⁴				
	<i>Triturus alpestris (incl. cyreni)</i>	I																	VU					
	<i>Triturus vulgaris</i>	I																						
	<i>Triturus boscai</i>	D				S													LC	NT				
	<i>Triturus helveticus</i>	D				S													LC	K				
	<i>Triturus italicus</i>	D			IV																			
	<i>Euproctus asper</i>	NU			IV	R														NT				
	<i>Euproctus montanus</i>	A			IV		R																	
<i>Euproctus platycephalus</i>	A			IV																				
<i>Pleurodeles waltli</i>	D	CR A1ac, B1+2bcd		IV																				
<i>Pleurodeles poireti</i>	D																		NT					
Plethodontidae	<i>Speleomantes italicus</i>	NU		IV																				
	<i>Speleomantes ambrosii</i>	NU		II,IV																				
	<i>Speleomantes strinatii</i>	NU		II,IV ²	R																			
	<i>Speleomantes genei</i>	NU	LR/nt	II,IV																				
	<i>Speleomantes flavus</i>	NU	VU C2b, D2	II,IV																				
	<i>Speleomantes supramontis</i>	NU	LR/nt	II,IV																				
	<i>Speleomantes imperialis</i>	NU	LR/nt	II,IV																				
ANOURES																								
Discoglossidae	<i>Discoglossus pictus (incl. auritus)</i>	I		IV	I														I(lc)					
	<i>Discoglossus scovazzi</i>	I																						
	<i>Discoglossus galganoi</i>	I		IV															LC	NT				
	<i>Discoglossus jeanneae</i>	I		II, IV															NT					
	<i>Discoglossus sardus</i>	I		II,IV	R	R																		
	<i>Discoglossus montalentii</i>	A	VU A2c, B2c+3d, C2a	II,IV		R																		
	<i>Alytes obstetricans</i>	I		IV	I																			
	<i>Alytes dickhilleni</i>	A	VU B1+2cd																	VU	NT			
	<i>Alytes maurus</i>	I																						
	<i>Alytes muletensis</i>	A	CR B1+2bc	II*,IV																		CR		
	<i>Alytes cisternasii</i>	I		IV																NT	NT			
Bombinatoridae	<i>Bombina variegata (incl. pachypus)</i>	I		II,IV	V																			
Pelobatidae	<i>Pelobates fuscus</i>	D		IV			M																	
	<i>Pelobates syriacus</i>	I		IV																				
	<i>Pelobates cultripes</i>	D		IV	V																			
	<i>Pelobates varaldii</i>	D																						
Pelodytidae	<i>Pelodytes punctatus</i>	D			V		M																	
	<i>Pelodytes ibericus</i>	D																						
Bufonidae	<i>Bufo bufo (incl. spinosus, verrucosissimus)</i>	I			S																			
	<i>Bufo mauritanicus</i>	I																						
	<i>Bufo viridis</i>	D		IV		V																		
	<i>Bufo brongersmai</i>	I																						
	<i>Bufo calamita</i>	D		IV	S																			
Hylidae	<i>Hyla arborea</i>	I	LR/nt	IV																				
	<i>Hyla intermedia (= H. italica)</i>	I		IV ³																				
	<i>Hyla sarda</i>	I		IV ³		S																		
	<i>Hyla meridionalis</i>	I		IV	S																			
Ranidae	<i>Rana dalmatina</i>	A		IV	S																			
	<i>Rana italica</i>	A		IV																				
	<i>Rana graeca</i>	A		IV																				
	<i>Rana latastei</i>	A	LR/nt	II,IV			M																	
	<i>Rana iberica</i>	NU		IV																VU	NT			
	<i>Rana lessonae (incl. bergeri)</i>	A		IV		I?																		
	<i>Rana shqipericana</i>	A																						
	<i>Rana epirotica</i>	A																						
	<i>Rana kl. esculenta (incl. hispanica, maritima)</i>	A		V																				
	<i>Rana bedriagai (= R. levantina)</i>	A																						
	<i>Rana kurtmuelleri (= R. balkanica)</i>	A																						
	<i>Rana cerigensis</i>	?																						
	<i>Rana cretensis</i>	A																						
	<i>Rana kl. grafi</i>	I																						
	<i>Rana perezii</i>	I		V	S																			
	<i>Rana saharica (incl. riodeoroi)</i>	I																						
	<i>Rana riobunda</i>			V	I																			
espèces exotiques	<i>Rana catesbeiana</i>				I		I																	
total espèces indigènes: 71					18	6 (??)	25	5	8	14	16	14	16	11	14	15	3	25	18	1	11	9	7	
espèces propres au pays ou au territoire					0	3	5	0	5	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	1	3	0	0	
espèces introduites					5 (6?)	1?	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	

Importance des mares temporaires pour les espèces : D : déterminant ; I : important ; A : accessible ; NU : non utilisé.

Catégories UICN monde (version 2001³⁹⁵) : CR : gravement menacée d'extinction ; VU : vulnérable ; LR : faible risque.

Catégories liste rouge France²⁵⁶ : E : espèce en danger ; V : vulnérable ; R : rare ; I : statut indéterminé ; S : à surveiller.

Catégories liste rouge Espagne³⁰² : DD : données insuffisantes ; CR : espèce en péril critique ; EN : en péril ; VU : vulnérable ; NT : quasi menacée ; LC : préoccupation mineure.

Catégories liste rouge Portugal¹⁴¹ : V : espèce vulnérable ; R : rare ; I : statut indéterminé ; K : insuffisamment connu ; NT : non menacée.

Catégories pour l'Italie (Ministère de l'environnement) : M : menacé

I : espèce introduite

■ espèce endémique au territoire

1. possessions espagnoles au Maroc 2. comme sous-espèce de *ambrosii* 3. comme sous-espèce de *arborea* 4. comme sous-espèce de *marmoratus* * espèce prioritaire DH

Ibero-occitane (22 espèces), puis dans la région Italique (13 espèces), au Maghreb (12 espèces) et dans les Balkans (10 espèces). Les faunes insulaires possèdent peu d'espèces, en relation avec leur superficie (Tab. 6).

A l'échelle locale (quelques dizaines à quelques centaines de kilomètres carrés), des richesses spécifiques peuvent être données pour 4 régions :

- En Provence, l'inventaire de 16 mares du centre et du sud du département du Var (Joyeux, com. pers.) révèle une richesse spécifique comprise entre 3 et 6 espèces (richesse moyenne : 4,5 espèces), pour une richesse spécifique totale de 7 espèces sur l'ensemble du secteur considéré.
- En Languedoc, l'inventaire de 11 mares temporaires situées dans la région de Montpellier et de 16 mares dans la Réserve Naturelle de Roque-Haute près de Béziers permet d'estimer la richesse spécifique dans deux secteurs géographiques distincts. Dans le premier cas, le nombre d'espèces se reproduisant une année donnée dans une mare oscille entre 3 et 7, avec une valeur moyenne vers 5,09 espèces pour une richesse totale de 9 espèces sur l'ensemble de la zone échantillonnée⁷². Dans cette zone, une seule mare possède 7 espèces, ce qui constitue une valeur record pour la région. A Roque-Haute, le nombre d'espèces oscille entre 2 et 5 par mare, pour une richesse spécifique globale de 7 espèces. La richesse moyenne se situe entre 3,12 espèces (1996) et 3,5 espèces (1997), et il faut une dizaine de mares environ pour réunir l'ensemble des espèces une année donnée²⁰⁰.
- En Andalousie (Espagne), Diaz-Paniagua¹¹⁶ a inventorié 15 mares temporaires dans la Réserve Naturelle de Doñana. Dans cette région, le nombre moyen d'espèces par mares est de 4,6 (minimum 2, maximum 7) et il faut entre 8 et 10 mares pour obtenir les 10 espèces présentes dans le secteur étudié.
- Au Maroc, El Hamoumi¹²⁷ a inventorié un ensemble de milieux humides temporaires (dayas, gueltas, mares temporaires) dans la région de la Mamora et de la Merja de Sidi Boughaba. Dans ce cas, le nombre moyen d'espèces par site de reproduction est de 2,6 (minimum 1, maximum 4) et il faut entre 4 et 6 mares pour obtenir les 6 espèces présentes dans la région. Seule *Rana saharica* manque à cet inventaire compte tenu de ses préférences pour les puits dans cette partie du Maroc.

De ces quelques chiffres, on peut déduire qu'il faut, en moyenne, 10 mares pour "capter" la totalité des espèces présentes dans une région donnée. Un petit nombre de sites suffit donc à prendre en compte l'ensemble des espèces. Dans quelques cas particuliers, 1 à 2 mares peuvent retenir la quasi-totalité des espèces, mais il s'agit de cas exceptionnels, dus à des conditions de milieu particulièrement favorables : mare grande, diversifiée sur le plan physiologique, sans prédateurs aquatiques et à longue période de mise en eau avec assècs brefs mais réguliers. A Doñana, Diaz-Paniagua^{115, 116} a montré que ce sont les mares les plus grandes et les plus pérennes qui contiennent le plus d'espèces, ce qui est confirmé par les données de Jakob *et al.*^{197, 198} à Roque-Haute dans l'Hérault et par Alcazar & Béja⁶ dans le sud-est du Portugal. Pour ces derniers auteurs, il y aurait par ailleurs une relation significative entre la durée de l'hydropériode* et le nombre d'espèces patrimoniales, ce qui rejoint des constats faits en région méditerranéenne française. Des temps de mise en eau différents entre mares permettent souvent la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces. De façon générale, un ensemble de petites mares aux régimes hydriques variés semble préférable à une seule grande mare. Cette diversité des régimes hydriques et des conditions écologiques (superficie, profondeur, etc.) donne plus de stabilité au système en permettant une meilleure régularité de la reproduction des différentes espèces.

Originalité des faunes, biogéographie* et endémisme

Les faunes batrachologiques* méditerranéennes montrent de fortes originalités, dues très vraisemblablement à la complexité géographique du territoire (nombreuses îles, nombreuses péninsules, nombreuses zones montagneuses) mais aussi à l'isolement de cette région biogéographique par rapport aux foyers de diversification tropicaux situés au sud du Sahara et en Asie du sud-est.

- L'endémisme y atteint 58,7 % au niveau des espèces, ce qui est supérieur à la plupart des autres groupes botaniques et zoologiques (50 % chez les plantes vasculaires³¹², 44 % chez les poissons d'eau douce⁹⁵, 46 % chez les papillons¹⁸⁸, 17 % chez les oiseaux³⁸) à l'exception des reptiles⁷⁹ (62 %). Les principaux foyers d'endémisme se trouvent en péninsule Ibérique avec 13 espèces endémiques sur un total de 30 (43,3 %), en Corse-Sardaigne avec 9 espèces sur 12 (75 %), en péninsule Italique avec 9 sur 25 (36 %), au Maghreb avec 7 espèces sur 13 (53,8 %), puis dans les Balkans avec 6 espèces sur 22 (27,3 %). La Crète et les Baléares ne comptent qu'une seule espèce endémique et la Sicile aucune. Au Proche-Orient, 3 espèces sur 14 sont endémiques, soit 21 % d'endémisme. Si l'on ne prend en considération que les espèces liées aux mares temporaires, le classement se modifie quelque peu (Tab. 6). Dans ce cas, c'est la région Corso-Sarde qui vient en premier (66,6 %), suivie du Maghreb (58,3 %), de la région ibéro-occitane (36,3 %), de la région Italique (23 %) et enfin des Balkans (10 %).

- La diversité taxonomique des amphibiens est également élevée avec 19 genres, 10 familles et 2 ordres soit respectivement 4,3 %, 22,2 % et 66,6 % du total mondial.

Les familles les mieux représentées sont les Discoglossidae avec 73,3 % des espèces mondiales (11 sur 15), les Pelodytidae avec 66,6 % des espèces mondiales (2 sur 3), les Salamandridae avec 35,8 % et les Protéidae avec 16,6 % des espèces mondiales. Au niveau des genres, 7 des 19 genres présents dans la région méditerranéenne en sont strictement endémiques : *Discoglossus*, *Chioglossa*, *Euproctus*, *Salamandrina*, *Pleurodeles*, *Proteus* et *Speleomantes*, et plusieurs y sont majoritairement représentés : *Pelodytes*, *Pelobates*, *Alytes*, *Mertensiella* et *Triturus*. Parmi ceux-ci, beaucoup correspondent à des lignées anciennes à forte valeur patrimoniale. C'est le cas du genre *Pleurodeles*, constitué de 2 espèces appartenant à un groupe très primitif de Salamandridés²² ; du genre *Euproctus*, constitué d'une espèce dans les Pyrénées, une espèce en Corse et une en Sardaigne ; du genre *Chioglossa*, distinctement relictuel, avec une seule espèce



Discoglossus sardus, une amphibiens endémique des îles tyrrhéennes françaises et italiennes

Cheylian M.

dans le nord-ouest de la péninsule Ibérique, du genre *Discoglossus*, endémique en Méditerranée, avec une forte différenciation spécifique en péninsule Ibérique et dans les îles Tyrrhéniennes ; du genre *Pelobates*, unique représentant de la famille en Europe, avec 4 espèces plus ou moins propres à la région méditerranéenne ; du genre *Pelodytes*, seul genre de la famille des Pelodytidae, constituée aujourd'hui de 3 espèces parmi lesquelles 2 sont méditerranéennes et une caucasienne ; du genre *Alytes*, constitué de 5 espèces distribuées à l'ouest de la Méditerranée, sur des territoires parfois très restreints comme l'Alyte des Baléares, l'Alyte du Maroc, et l'Alyte de Cisternas au sud-ouest de la péninsule Ibérique. Plusieurs de ces lignées anciennes sont en phase de déclin, c'est-à-dire constituées de peu d'espèces, parfois une seule, souvent localisées géographiquement et généralement monotypiques : *Proteus*, *Salamandrina*, *Chioglossa*, *Euproctus* et *Pleurodeles*. D'autres en revanche sont en pleine diversification (*Speleomantes*, *Discoglossus*, *Alytes*), ce qui montre que les processus de radiation adaptative ne concernent pas que les lignées les plus modernes (genres *Rana*, *Hyla*, *Triturus* par exemple).

Principales menaces

A l'échelle mondiale, un déclin rapide et inquiétant de certaines populations d'amphibiens a été constaté à partir des années 1980^{7, 68, 180, 193}. Il s'est manifesté dans des régions très diverses, parfois vierges de toute activité humaine : Australie³⁹³, Costa-Rica²³⁷, ex-URSS²¹⁶, Pyrénées²⁵¹. Les causes de ce déclin restent encore largement inexplicables⁶⁸. Les hypothèses avancées sont nombreuses : changements climatiques, épidémies, acidification du milieu, augmentation des rayonnements UV-B ou introduction d'espèces exotiques, et, sans doute, non exclusives comme le suggèrent la plupart des travaux récents.

Jusqu'à présent, ce déclin global n'a été observé que localement en région méditerranéenne : dans le delta de l'Ebre (Santos com. pers.) et le Système central en Espagne^{252, 288} ainsi qu'au Portugal⁶. A l'inverse, en Languedoc, une étude a pu montrer que les populations d'amphibiens étaient restées stables au cours des vingt-cinq dernières années⁹⁸. La mise en place d'une veille biologique apparaît donc nécessaire, comme cela a été fait dans plusieurs régions du monde⁷².

Enjeux de conservation et mesures de protection pour l'ouest de la Méditerranée

Le tableau 5 propose une liste actualisée des amphibiens présents dans le sud de l'Europe et au Maghreb. Cette liste se base sur une

compilation bibliographique actuelle, d'où l'apparition de taxons non catalogués dans certains guides. Certaines positions taxonomiques ne sont pas encore unanimement acceptées et cet état des lieux sera donc amené à évoluer. Aux 39 espèces majoritairement (25 espèces) ou exclusivement (14 espèces) inféodées aux mares temporaires, s'ajoutent 2 espèces récemment implantées dans la région : *Rana catesbeiana* introduite en 1932 dans la région de Mantoue en Italie et *Rana ridibunda* acclimatée dans le sud de la France à partir des années 1980 et actuellement en phase d'expansion. Parmi ces 39 espèces, 30 méritent une attention particulière en raison de leur rareté ou des menaces qui pèsent sur elles (Tab. 7). Six d'entre elles peuvent être considérées comme prioritaires à l'échelle de la région méditerranéenne :

- *Triturus cristatus* n'est représenté que par 2 populations isolées dans le sud de la France, dont une se situe dans une zone en voie d'urbanisation⁶³.
- *Pleurodeles poireti* est endémique en Tunisie et dans l'est de l'Algérie. C'est une espèce au statut méconnu, mais semble-t-il menacée dans une partie de sa distribution (Samraoui, in Morand²⁷²).
- *Discoglossus jeanneae* occupe la moitié orientale de la péninsule Ibérique. Ses populations sont fragmentées et en faibles effectifs dans la majeure partie de sa distribution, hormis en Andalousie occidentale où l'espèce est encore abondamment représentée (Martinez-Solano et Garcia-Paris, in Pleguezuelos et al.³⁰²).
- *Alytes maurus* est une endémique marocaine, connue de 19 stations seulement dans l'extrême nord du pays (montagne du Rift, massif du Bou Naceur et Jbel Tazzeke)⁴³.
- *Pelobates cultripes* est endémique en région Ibéro-occitane où il occupe une aire assez vaste. C'est une espèce actuellement en déclin, que ce soit en péninsule Ibérique (Tejedo & Reques in Pleguezuelos et al.³⁰²) ou dans le sud de la France. Dans cette dernière région, il n'est connu que dans une centaine de sites (Cheylan & Thirion, in Duget & Melki¹²¹) et a disparu de plusieurs localités au cours des vingt dernières années.
- *Pelobates varaldii* ne se rencontre qu'au Maroc, sous forme de populations discontinues situées sur la côte atlantique, depuis Larache au nord jusqu'à Oualidia au sud⁹⁹. Il occupe des zones très peuplées, où les pressions d'urbanisation ont, d'ores et déjà, fait disparaître plusieurs populations (Thévenot, com. pers.).

Sur le plan réglementaire et de la reconnaissance du statut réel, la prise en compte des amphibiens est encore insuffisante, malgré des avancées importantes ces dernières années. La liste rouge mondiale de l'UICN³⁹⁶ ne prend en compte que 2 espèces à vaste distribution, non menacées à l'échelle mondiale (*Triturus cristatus* et *Hyla arborea*), et néglige des taxons endémiques à très faible

Tableau 6. Richesse spécifique et taux d'endémisme dans les principaux secteurs biogéographiques de Méditerranée occidentale (espèces inféodées aux mares temporaires seulement)

	superficie (km ²)	nombre d'espèces	nbre esp. endémiques	endémisme (%)
Région ibéro-occitane	561 800	22	8	36,4
Région italique	141 500	13	3	23,1
Balkans	221 300	10	1	10,0
Maghreb	597 900	12	7	58,3
Sicile	25 500	4	0	0,0
Corse	8 700	3	0	0,0
Sardaigne	23 800	3	0	0,0
Corse-Sardaigne	32 500	3	2	66,7
Crète	8 330	2	0	0,0
	4 934	1	0	0,0

Tableau 7. Liste des amphibiens pouvant être considérés menacés en Méditerranée occidentale

D : Déterminant ; I : Important

	Importance des mares	Région ibéro-occidentale	Endémiques	Région italique	Endémiques	Balkans	Endémiques	Maghreb	Endémiques	Sicile	Corse-Sardaigne	Endémiques	Crète	Balears
<i>Triturus marmoratus</i>	D	1												
<i>Triturus pygmaeus</i>	D	1	1											
<i>Triturus boscai</i>	D	1												
<i>Triturus helveticus</i>	D	1												
<i>Triturus italicus</i>	D			1	1									
<i>Pleurodeles waltl</i>	D	1						1						
<i>Pleurodeles poireti</i>	D							1	1					
<i>Pelobates fuscus</i>	D			1		1								
<i>Pelobates cultripedis</i>	D	1	1											
<i>Pelobates varaldii</i>	D							1	1					
<i>Pelodytes punctatus</i>	D	1		1										
<i>Pelodytes ibericus</i>	D	1	1											
<i>Bufo viridis</i>	D			1		1		1		1	1		1	I
<i>Bufo catalina</i>	D	1												
<i>Triturus cristatus</i>	I	1												
<i>Triturus camifex</i>	I			1	1	1								
<i>Triturus karelinii</i>	I					1	1							
<i>Triturus alpestris</i> (incl. <i>cyreni</i>)	I	1		1	1									
<i>Triturus vulgaris</i>	I			1	1									
<i>Discoglossus pictus</i>	I	I						1		1				
<i>Discoglossus scovazzi</i>	I							1	1					
<i>Discoglossus galganoi</i>	I	1	1											
<i>Discoglossus jeanneae</i>	I	1	1											
<i>Discoglossus sardus</i>	I	1	1	1							1			
<i>Alytes obstetricans</i>	I	1												
<i>Alytes maurus</i>	I							1	1					
<i>Alytes cisternasii</i>	I	1	1											
<i>Bombina variegata</i> (incl. <i>pachypus</i>)	I	1		1		1				1				
<i>Pelobates syriacus</i>	I					1								
<i>Bufo bufo</i> (incl. <i>spinosis</i> , <i>verrucosissimus</i>)	I	1		1		1		1						
<i>Bufo mauritanicus</i>	I							1	1					
<i>Bufo bronngersmaii</i>	I							1	1					
<i>Hyla arborea</i>	I	1	1			1								1
<i>Hyla intermedia</i> (= <i>H. italica</i>)	I			1	1					1				
<i>Hyla sarda</i>	I										1	1		
<i>Hyla meridionalis</i>	I	1		1				1						I
<i>Rana kl. grafi</i>	I	1	1											
<i>Rana perezi</i>	I	1	1											I
<i>Rana saharica</i> (incl. <i>riodeoroi</i>)	I							1	1					
		22	8	13	3	10	1	12	7	4	3	1	2	0

distribution comme *Pelobates varaldii* ou *Pleurodeles poireti*. La Directive Habitats¹¹⁸ retient 22 espèces en Annexe IV et 4 espèces en Annexe II : *Bombina variegata*, *Discoglossus jeanneae*, *D. sardus* et *Triturus cristatus*. Lors d'un séminaire sur les projets de rétablissement d'espèces d'amphibiens et de reptiles tenu à Hierro, Canaries, en octobre 1993, un groupe d'experts réunis sous l'égide du comité permanent de la convention de Berne a établi une liste d'espèces devant faire l'objet de plan de restauration⁹⁵. Les espèces retenues pour l'ouest de la Méditerranée étaient les suivantes : *Triturus cristatus*, *T. italicus*, *T. karelinii*, *Alytes obstetricans* (dans le sud de l'Espagne), *Pelobates fuscus insubricus* et *Bufo viridis*.

A l'échelle nationale, des listes rouges ont été établies dans un certain nombre de pays (France, Espagne, Portugal, Italie) mais il n'y a guère que l'Espagne³⁰² qui se soit dotée d'un ouvrage de référence faisant appel à des critères objectifs et à une connaissance approfondie du statut des espèces. La confrontation des listes espagnoles et portugaises fait apparaître des discordances qui tiennent plus à des différences d'appréciation qu'à des divergences de statut. Une harmonisation des critères s'avère nécessaire pour l'ensemble des pays méditerranéens.

Enjeux de conservation et mesures de protection en France méditerranéenne

La région méditerranéenne française accueille 24 amphibiens indigènes et 3 espèces introduites, actuellement en expansion dans la

région (Tab. 8). Parmi ces 24 espèces, au moins 14 peuvent être considérées comme vulnérables ou menacées du fait d'une distribution très réduite, d'un déclin avéré au cours des dernières décennies ou de menaces réelles sur les habitats. Quatre espèces sont aujourd'hui particulièrement en danger : 3 étroitement liées aux mares temporaires (le Triton crêté, le Sonneur à ventre jaune et le Pélobate cultripède) et une plus accessoirement (la Grenouille agile).

- Le Triton crêté était assez fréquent dans la basse vallée du Rhône au début du XX^e siècle. Il n'est plus connu aujourd'hui que de 5 stations, 2 récemment découvertes au sud de Valence (Blache, com. pers.), 1 en Ardèche et 2 dans la basse vallée du Rhône⁶³. De ces 5 populations, une seule fait actuellement l'objet de mesures conservatoires (Valliguières dans le Gard) grâce à l'inscription du site au réseau Natura 2000 (Encadré 26, Chapitre 3f).

- Le Sonneur à ventre jaune est une espèce en fort déclin dans la majeure partie de sa distribution, et tout particulièrement en région méditerranéenne française où il était abondant voici moins d'un siècle²⁵⁴. Aujourd'hui, il ne subsiste plus que dans la moyenne vallée de la Durance (une vingtaine de stations dans le secteur d'Embrun-Gap¹⁴) et dans certaines parties de la Haute Ardèche et du Diois⁹⁰. Il ne fait l'objet pour l'instant d'aucune mesure conservatoire.

- Le Pélobate cultripède est plus répandu, avec plus de 70 sites de reproduction en Languedoc, une trentaine en Provence et quelques sites en basse-Ardèche et dans le sud de la Drôme. Il s'agit néanmoins d'une espèce menacée, du fait de la spécificité de ses habitats et d'un cycle larvaire très long. En Provence, il a disparu de plusieurs stations connues dans les années 1970-1980, en particulier dans le Var et dans le Vaucluse. Une quinzaine de sites font l'objet de mesures conservatoires, dont plusieurs concernés par le projet LIFE "Mares Temporaires" : mares de Catchéou et de Gavoty dans le Var, étang de Valliguières dans le Gard, Réserve Naturelle de Roque-Haute dans l'Hérault⁶⁰.

- La Grenouille agile possède une distribution relictuelle dans le Midi de la France. En Provence, on ne la trouve que dans les massifs cristallins des Maures, de l'Esterel et du Rouet et leurs abords immédiats (dépression permienne essentiellement). En Languedoc, elle n'est connue que de la forêt de Valbonne dans le Gard et de l'ouest de la Montagne Noire, dans l'Aude et le Tarn (Revel, Castelnaudary, Mazamet). C'est une espèce plutôt forestière, inféodée aux vieilles forêts de feuillus : chênes-lièges, chênes-pubescents, châtaigniers. Ses populations paraissent assez stables mais compte tenu de leur isolement, de la fréquence des incendies de forêts et de la possible concurrence avec l'espèce envahissante *Rana ridibunda*, leur avenir n'est pas assuré.

Parmi les espèces classées comme vulnérables, certaines peuvent être localement en danger. C'est le cas de *Alytes obstetricans* en Basse Provence (Var et Bouches-du-Rhône) ou de *Discoglossus sardus* sur l'île du Levant.

Sur le plan des enjeux de conservation, on observe de fortes disparités entre les trois régions avec un statut de conservation globalement satisfaisant en Corse et médiocre en Provence et en Languedoc. Dans ces deux dernières régions, les zones littorales sont les plus touchées ; elles offrent des habitats souvent dégradés ou en voie de l'être. La déprise rurale y est très marquée ce qui contribue à la perte de biodiversité et à la transformation des espaces naturels en espaces artificialisés. L'état des connaissances ne permet guère de hiérarchiser les zones à enjeux pour la conservation des amphibiens sur le plan géographique. Toutefois, certains sites se dégagent : le complexe plaine des Maures-bois de

Les mares temporaires méditerranéennes

Tableau 8. Liste des amphibiens pouvant être considérés comme menacés dans la région méditerranéenne française

	Importance des mares	Catégories UICN (2001)	Directive Habitats	Provence	Languedoc	Corse
URODELES						
Salamandridae						
<i>Salamandra salamandra</i>	A					
<i>Salamandra corsica</i>	A					
<i>Triturus cristatus</i>	D	LR	II, IV			
<i>Triturus marmoratus</i>	D		IV			
<i>Triturus helveticus</i>	D					
<i>Euproctus asper</i>	NU		IV			
<i>Euproctus montanus</i>	A		IV			
Plethodontidae						
<i>Speleomantes strinatii</i>	NU		II, IV ²			
ANOURES						
Discoglossidae						
<i>Discoglossus pictus</i>	I		IV		I	
<i>Discoglossus sardus</i>	I		II, IV			
<i>Discoglossus montalentii</i>	A	VU	II, IV			
<i>Alytes obstetricans</i>	D		IV			
Bombinatoridae						
<i>Bombina variegata</i>	I		II, IV			
Pelobatidae						
<i>Pelobates cultripipes</i>	D		IV			
Pelodytidae						
<i>Pelodytes punctatus</i>	D					
Bufonidae						
<i>Bufo bufo</i>	I					
<i>Bufo calamita</i>	D		IV			
<i>Bufo viridis</i>	D					
Hyllidae						
<i>Hyla sarda</i>	I		IV ³			
<i>Hyla meridionalis</i>	I		IV			
Ranidae						
<i>Rana dalmatina</i>	A		IV			
<i>Rana lessonae bergeri</i>	A		IV			
<i>Rana bedriagae</i>					I	
<i>Rana kurtmuelleri</i>					I?	
<i>Rana kl. grafi</i>	I					
<i>Rana perezi</i>	I		V			
<i>Rana ridibunda</i>			V	I	I	
total espèces indigènes				15	14	6 (7)
total espèces vulnérables				6	5	3
total espèces en danger				3	2	0
espèces non menacées				6	7	3

Importance des mares temporaires pour les espèces :
D : déterminant, I : important, A : accessoire, NU : non utilisé.

■ non menacé ■ en danger
■ vulnérable I : introduite

Palayson-plateau de Besse-Flassans dans le Var, les Alpilles et La Camargue dans les Bouches-du-Rhône, le causse d'Aumelas et Roque-Haute dans l'Hérault, la mare d'Opoul et les environs de Salses dans les Pyrénées-Orientales. En Corse, le statut des amphibiens peut être considéré comme satisfaisant, malgré certaines inquiétudes pour l'Euprocte et le Crapaud vert³⁷⁴. Les milieux aquatiques sont globalement en bon état de conservation, même si des menaces existent sur les mares temporaires, notamment dans certains secteurs littoraux soumis à une urbanisation croissante.

Actions engagées ou en cours

Pour l'instant, il n'existe pas d'actions concertées au niveau méditerranéen en faveur des amphibiens. Quelques pays se sont cependant engagés dans des actions de conservation plus ou moins ambitieuses. C'est le cas de l'Espagne qui vient de se doter d'un *Livre rouge des reptiles et amphibiens d'Espagne*³⁰² qui fait le point sur le statut des espèces à l'échelle nationale et régionale. Pour chaque espèce, une fiche détaille les raisons qui ont guidé l'attribution de son statut national (basées sur la méthodologie de l'UICN), les éléments biologiques importants pour sa conservation, les menaces et un inventaire des populations les plus menacées. Un chapitre fait la synthèse des connaissances sur la conservation des amphibiens et des reptiles ainsi qu'une liste des programmes menés au niveau national et régional. Pas moins de trente programmes concernent les amphibiens dans cette liste. Parmi les actions engagées, il est intéressant de signaler la création expérimentale de mares dans la région de Zamora dans le cadre d'un projet LIFE "*Cigüeña negra en Los Arribes del Duero*"⁴. L'ouvrage propose également un état de la situation par région et un catalogue des aires importantes pour l'herpétofaune espagnole, basé sur une méthodologie précise. En France, un plan d'actions en faveur des reptiles et des amphibiens a été élaboré par le ministère de l'Environnement en 1996. Il n'a pas été suivi d'effet pour l'instant. En région méditerranéenne, deux projets LIFE se sont attachés pour partie à la conservation des mares temporaires et des faunes qui leur sont associées : le projet "*conservation des habitats naturels et des espèces végétales d'intérêt prioritaire de la Corse*", mené par l'Office de l'environnement de la Corse entre 1994 et 1997, et le projet "*sauvegarde des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon*" mené par le Conservatoire du littoral et des rivages lacustres de 1995 à 1997. Dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires", un inventaire des mares temporaires de Provence et du Languedoc-Roussillon est envisagé à partir de 2004. Il devrait permettre de localiser les mares les plus importantes pour la conservation des amphibiens. Par ailleurs, des travaux ponctuels sont menés sur quelques espèces : Triton crêté dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires", discoglosses pour lesquels un plan de restauration a été rédigé à la demande du ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, et Pélobate cultripède en Provence.

En Italie, plusieurs programmes régionaux ou locaux sont dédiés à la protection des amphibiens^{12, 335, 355} mais il n'existe pas de coordination nationale comme en Espagne.

Au Portugal, l'Instituto de Conservação da Natureza (ICN) a initié un *Livre rouge des vertébrés du Portugal* qui sera accompagné d'un *Atlas des reptiles et amphibiens du Portugal*. Sous l'impulsion de la Sociedade Portuguesa de Herpetologia créée en 1994, de nombreuses actions de conservation sont menées dans ce pays depuis une dizaine d'années en faveur des amphibiens.

Dans les pays du Maghreb, nous n'avons pas connaissance d'actions en cours pour la conservation des amphibiens.

d. Macro-crustacés

Thiéry A.

Les crustacés présentent une grande diversité dans les milieux temporaires. Les micro-crustacés, de taille adulte inférieure au millimètre, constituent principalement le zooplancton avec les Cladocères (les daphnies), les Copépodes et les organismes benthiques que sont les Ostracodes. Les macro-crustacés, de taille comprise entre un millimètre et quelques centimètres dans le cas des Notostracés (*Triops* et *Lepidurus*), sont représentés par les Branchiopodes, hors Cladocères. Des détails sur la morphologie, l'anatomie, la biologie de ces Branchiopodes peuvent être consultés, entre autre, dans Thiéry³⁸³ et Dumont & Negrea¹²⁴.

Les inventaires et la distribution des espèces des pays du Bassin méditerranéen sont bien connus (Tab. 9 et volume 2). On dénombre une cinquantaine d'espèces sur le pourtour méditerranéen, avec un maximum de 4 à 6 espèces (rarement 7) cohabitant au sein d'un même site³⁸², la plupart n'en hébergeant que 2 ou 3.

La classe des Branchiopodes comprend plusieurs ordres (Tab. 10) :

- L'ordre des Anostraca, dominant en nombre d'espèces, avec trois familles principales :
 - les Branchiopodidae représentées par le seul genre *Branchipus*, *B. schaefferi* étant l'espèce commune dans le Bassin méditerranéen,
 - les Tanyrastigidae avec les genres *Tanyrastix* (*T. stagnalis* à large distribution, *T. stellae* endémique corso-sarde, *T. motasi* endémique roumaine) et *Tanyrastigites* en Afrique du Nord,
 - les Chirocephalidae avec *Chirocephalus diaphanus*, très commun et abondant dans le Bassin méditerranéen, et le genre *Linderiella*, représenté par 3 espèces endémiques (Provence-France, Espagne, Moyen Atlas-Maroc).

- L'ordre des Notostraca n'est représenté que par une seule famille, les Triopsidae avec les genres *Triops* et *Lepidurus*.

- Les représentant de l'ordre des Spinicaudata sont plus rares, avec des populations parfois très localisées, comme c'est le cas en Provence où l'on ne connaît que 2 stations pour *Cyzicus tetracerus*, 2 stations pour *Imnadia yeyetta* et une station pour *Eoleptestheria ticinensis*, alors que, par exemple, *Chirocephalus diaphanus* et *Branchipus schaefferi* sont connus de plusieurs dizaines de sites.

Du fait de leurs origines qui remontent au Dévonien³⁸³, les Branchiopodes fascinent par leur morphologie primitive et leur stabilité morphologique, à tel point qu'on les a qualifié improprement de "fossiles

Tableau 9. Inventaire des espèces de macro-crustacés des pays du Bassin méditerranéen

ANOSTRACA										
<i>Artemia parthenogenetica</i> Barigozzi, 1974										
<i>Artemia salina</i> (L., 1758)										
<i>Artemia tunisiana</i> Bowen et Sterling, 1979										
<i>Branchinecta ferox</i> (H. Milne Edwards, 1840)										
<i>Branchinecta orientalis</i> G. O. Sars, 1903										
<i>Branchinectella media</i> Schmankevitsch, 1873										
<i>Branchinella spinosa</i> (H. Milne Edwards, 1840)										
• <i>Branchipus blanchardi</i> Daday, 1908										
• <i>Branchipus cortesi</i> Alonso & Jaume, 1991										
• <i>Branchipus intermedius</i> Orghidan, 1947										
• <i>Branchipus serbicus</i> Marincek & Petrov, 1991										
<i>Branchipus schaefferi</i> Fischer, 1834										
• <i>Chirocephalus brevialpis</i> (Orghidan, 1953)										
• <i>Chirocephalus carnuntanus</i> (Brauer, 1877)										
<i>Chirocephalus diaphanus</i> Prévost, 1803										
• <i>Chirocephalus ruffoi</i> Cottarelli & Mura, 1984										
• <i>Chirocephalus spinicaudatus</i> Simon, 1886 (n)										
• <i>Linderiella africana</i> Thiéry, 1986										
• <i>Linderiella massaliensis</i> Thiéry & Champeau, 1988										
• <i>Linderiella</i> sp.										
<i>Streptocephalus rubricaudatus</i> (Klunzinger, 1867)										
<i>Streptocephalus torvicornis</i> (Waga, 1842)										
<i>Streptocephalus torvicornis bucheti</i> Daday, 1910										
• <i>Tanyrastix affinis</i> Daday, 1910										
• <i>Tanyrastix motasi</i> Orghidan, 1945										
<i>Tanyrastix stagnalis</i> (L., 1758)										
• <i>Tanyrastix stellae</i> Cottarelli & Mura, 1983										
• <i>Tanyrastigites mزابica</i> (Gauthier, 1928)										
• <i>Tanyrastigites brteki</i> Thiéry, 1986										
• <i>Tanyrastigites perrieri</i> (Daday, 1910)										
• <i>Tanyrastigites cyrenaica</i> Brtek, 1972										
NOTOSTRACA										
<i>Lepidurus apus lubbocki</i> Brauer, 1873										
<i>Lepidurus couesii</i> Packard, 1875										
<i>Lepidurus apus apus</i> (L., 1758)										
<i>Triops cancrivormis mauretanicus</i> (Ghigi, 1921)										
<i>Triops cancrivormis simplex</i> (Ghigi, 1921)										
<i>Triops cancrivormis cancrivormis</i> (Bosc., 1801)										
<i>Triops numidicus</i> (Grube, 1865)										
SPINICAUDATA										
• <i>Cyzicus bucheti</i> (Daday, 1913)										
• <i>Cyzicus grubei</i> (Simon, 1886)										
<i>Cyzicus tetracerus</i> (Krynicky, 1830)										
<i>Eoleptestheria ticinensis</i> (Balsamo-Crivelli, 1859)										
<i>Imnadia yeyetta</i> Hertzog, 1935										
<i>Leptestheria dahalacensis</i> (Rüppel, 1837)										
<i>Leptestheria mayeti</i> Simon, 1885										
<i>Limnadia lenticularis</i> (L., 1761)										
• <i>Maghrebetheria maroccana</i> Thiéry, 1988										
LAEVICAUDATA										
<i>Lynceus brachyurus</i> Müller, 1776 (n)										
NB : Toutes les espèces citées dépendent des mares temporaires à l'exception des espèces du genre <i>Artemia</i> qui sont inféodées aux marais salants.										
• espèces endémiques										
(n) espèce du nord de la France										

Tableau 10. Nombre d'espèces de Branchiopodes dans quelques pays méditerranéens (d'après les données de Alonso⁸, Gauthier^{159, 160}, Cotarelli & Mura⁹³, Samraoui & Dumont³⁴⁰, Thiéry^{379, 380, 381}, Brtek & Thiéry⁶⁵, Petrov & Petrov²⁹⁶, etc.).

	Portugal	Espagne	France	Italie	Malte	Yougoslavie	Maroc	Algérie	Tunisie	Israël
Anostraca	3	11	12	13	2	10	11	11	6	7
Notostraca	2	3	2	4	1	2	4	3	2	2
Spinicaudata	2	4	4	5	1	4	4	3	2	5
Laevicaudata*	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Total	7	18	19	22	4	16	19	17	10	15
Endémiques	0	3	2	5	0	4	6	2	0	0

a. Les Laevicaudata sont des espèces paléarctiques présentes dans la partie nord de certains pays du Bassin méditerranéen.

vivants". Leurs œufs très résistants (voir Encadré 32, Chapitre 3b) sont de bons traceurs dans le suivi des aires de distribution. Les espèces du genre *Linderiella* illustrent, par exemple, la dérive des continents. Entre continents européen, américain et africain, on dénombre 5 espèces endémiques vicariantes* des mares temporaires sous climat méditerranéen (*L. africana*, *L. sp.* en Espagne, *L. santarosae* et *L. occidentalis* en Californie, et *L. massaliensis* en Provence) qui dérivent toutes, par spéciation allopatrique*, d'une espèce souche. Des cas d'endémisme sont possibles comme pour le genre *Tanymastigites* cantonné à l'Afrique du Nord (5 espèces répertoriées). Les Balkans et les zones montagneuses, du fait de leur isolement durant le Quaternaire, constituent également des foyers d'endémisme⁶⁵ pour plusieurs genres (*Branchinecta*, *Branchipus*, *Tanymastix*, *Chirocephalus* du groupe *spinicaudatus*).

Ces espèces, qui ont traversé sans réels dommages les diverses crises climatiques, sont actuellement à la merci des actions anthropiques. Les principales menaces sont les introductions de poissons (par exemple, introductions fréquentes de perches soleil, *Lepomis gibbosus*, de gambusies, *Gambusia affinis*, etc.), la destruction des sites (comblements, creusement), et les modifications de la composition chimique des eaux qui peuvent inhiber les éclosions lors des remises en eau. Dans tous les cas, les populations séparées les unes des autres par fragmentation de leurs aires de distribution sont fragilisées par la réduction des échanges entre elles (connectivité*).

D'un point de vue scientifique, les Branchiopodes représentent des sujets de choix pour l'étude des métapopulations*, la compréhension de leur stabilité génétique au sein des populations, les phénomènes de diapause des œufs de résistance, les adaptations écophysiologicals en réponse à l'anoxie*, la thermo-tolérance (sécrétion de protéines protectrices : les HSPs), etc.

A ces divers titres, les Branchiopodes sont de véritables symboles des mares temporaires. Ils doivent faire l'objet de mesures conservatoires et d'une définition de statuts de protection comme c'est le cas en Californie¹³³ ou à Malte²²⁴.



Roché J.

Triops cancriformis, un crustacé emblématique des mares temporaires

e. Insectes

Thiery A.

La faune entomologique des mares temporaires du Bassin méditerranéen est actuellement connue dans ses grandes lignes. Parmi les groupes^a majeurs colonisant régulièrement ces habitats, on trouve :

- les Ephémères avec 2 genres *Cloeon* et *Caenis*,
- de nombreux Odonatoptères (libellules), avec des Zygoptères (*Lestes*, *Ischnura*, *Coenagrion*) et des Anisoptères (*Sympetrum*, *Aeschna*, *Anax*, *Crocothemis*, etc.),
- de nombreux Hétéroptères (punaises d'eau) : *Notonecta*, *Plea*, *Sigara*, *Corixa*, *Micronecta* et *Gerris*,
- les Coléoptères : Dytiscidae (*Dytiscus*, *Agabus*, *Noterus*, *Coelambus*), Gyrinidae (*Gyrinus*), Helophoridae (*Helophorus*, *Berosus*, *Hydrous*, *Anacaena*), Haliplidae (*Halipilus*), etc.,
- quelques Trichoptères (*Limnephilus*, etc.),
- les Diptères principalement représentés par les Chironomides, les Ceratopogonidae et les Culicidae.

Si les Ephémères, les Odonates, les Trichoptères et les Diptères ne se présentent, dans l'eau, que sous forme larvaire, en revanche, les Hétéroptères et les Coléoptères utilisent également le milieu à l'état adulte (imagos). Dans tous les cas, les cycles biologiques des insectes comprennent une phase aérienne et une phase aquatique contrairement à ceux des crustacés des milieux aquatiques permanents (Cladocères, Copépodes, etc.), dont tous les stades de vie se déroulent en milieu aquatique.

D'un point de vue biogéographique, la plus grande partie des insectes peuplant les milieux temporaires de la région méditerranéenne sont d'origine paléarctique, y compris ceux d'Afrique du Nord. Les endémiques sont très rares, et la plupart des espèces ont des aires de distribution assez étendues.

La composition des communautés d'insectes des mares temporaires est très variable et en grande partie déterminée par l'hydrologie de l'habitat. La richesse en insectes croît avec la durée de submersion (Tab. 11) :

- Si le milieu est éphémère, on ne trouvera que quelques Diptères ubiquistes*, à cycles courts, comme les Chironomides et certains Culicides (moustiques). Ces espèces n'interfèrent que très peu avec la faune des crustacés, inféodée à ce milieu (Chapitre 2d) : le système fonctionne avec des entités cloisonnées, sans interactions trophiques*.
- Lorsque la durée de submersion est plus longue, on assiste à la colonisation par quelques insectes (Ephémères : *Cloeon*, Coléoptères Hydrophilidae : *Berosus*, *Helophorus*, Coléoptères Dytiscidae : *Coelambus*, *Agabus*), la plupart du temps herbivores ou détritivores. Les pontes de ces insectes peuvent se développer et la communauté d'invertébrés se complexifie.
- Quand la mare reste en eau quelques mois, un deuxième cortège d'insectes colonisateurs, très souvent des prédateurs, arrive : les Odonates, les Hétéroptères (*Notonecta*, *Plea*, *Corixa*, *Sigara*), les Coléoptères (*Gyrinus*, *Gerris*, *Dytiscus*). Dans ces mares à inondation longue, la richesse spécifique augmente et les chaînes trophiques se diversifient.

a. Pour l'identification taxonomique des insectes, voir Tachet *et al.*³⁶⁸ dont le domaine d'application couvre tout le Bassin méditerranéen. Pour les Odonates, voir D'Aguilar & Dommanget¹⁰¹ et pour les Coléoptères, Franciscolo¹⁵⁰ et Pirisinu³⁰¹.

2. Biodiversité et enjeux de conservation

L'arrivée massive des insectes s'explique par les vols migratoires, décrits, pour les Coléoptères, par Fernando¹³⁹, Fernando & Galbraith¹⁴⁰, Landin²²⁰, Landin & Vepsäläinen²²¹. Les facteurs qui influencent les mouvements migratoires des insectes sont multiples :

- Ils sont d'ordre météorologique (ensoleillement, nuages, température et humidité de l'air, vents). Des expériences de colonisation dans des bassins artificiels, réalisées de jour et de nuit, ont montré que les gros Coléoptères (*Agabus*, *Acilius*, etc.) migrent par nuits de pleine lune, que les Diptères Chironomides migrent régulièrement par temps couvert, alors que les Notonectes (Hétéroptères) migrent plutôt par temps ensoleillé (Thiéry, données inédites). La lumière incidente joue un rôle important dans la reconnaissance des plans d'eau et donc dans la colonisation des milieux temporaires (déclenchement d'un réflexe de descente après stimulation visuelle). D'une façon générale, la vitesse du vent limite les migrations.

- Ces facteurs météorologiques peuvent être associés à des facteurs biotiques comme la densité croissante de populations lorsque l'assèchement arrive à son terme. Cette densité augmente la fréquence des contacts entre individus et déclenche les vols d'émigration chez *Sigara*, par exemple.

- La faculté migratrice dépend également de facteurs écophysiologiques au sein des populations. Certaines espèces présentent un polymorphisme anatomique, d'origine génétique, qui détermine le développement de la musculature alaire et donc leur aptitude au vol. Chez les Hétéroptères Corixidae⁴¹⁵ et Gerridae, par exemple, les cas de musculatures atrophiées ou de réduction des ailes sont fréquents en milieu permanent. Par contre, dans les mares temporaires les formes à musculature alaire complète présentent un avantage sélectif certain pour la colonisation et la migration lorsque les conditions du milieu sont favorables ou défavorables.

Pendant les périodes favorables aux vols migratoires (température de l'air suffisante), la couleur de l'eau semble sélectionner les espèces colonisatrices. Cette couleur correspond à la charge en matières minérales et organiques dissoutes et en suspension, donc au temps écoulé depuis l'inondation de la mare³⁸⁰.

La richesse et la diversité de la faune entomologique dépendent également du développement des macrophytes, de la dissolution des matières organiques, du développement des populations microbiennes, etc.).

Si la plupart des insectes colonisent des habitats variés, certains sont inféodés à un habitat, un type de végétation ou une espèce végétale. Les Coléoptères du genre *Haliplus* se nourrissent de rameaux calcifiés de Characées. Certains Odonates sont également inféodés à des herbiers, des plantes à feuilles flottantes³⁴⁷ ou de plantes immergées dans des eaux stagnantes²⁵⁵. En Provence, le Coléoptère terrestre *Agrilus lacus* est strictement inféodé à l'Armoise (*Artemisia molinieri*), et donc endémique, comme elle, de trois mares temporaires.

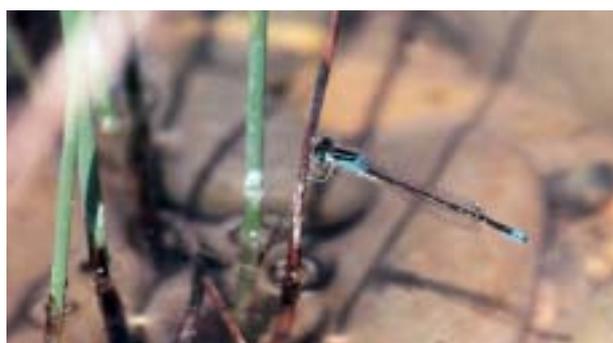
Quelques adaptations particulières permettent à certains insectes de résister dans les mares temporaires. Certaines espèces peuvent

s'enfouir et subsister, en vie ralentie, dans les sédiments sous forme adulte ou sous forme larvaire. Les Coléoptères *Helophorus* et *Berosus* atteignent 3 à 6 cm de profondeur dans des sédiments dont la teneur en eau est de l'ordre de 40 à 50 %. Dans le cas d'enfouissement larvaire, la larve peut se nymphoser à sec, comme *Berosus guttalis*³⁷⁶, ou résister plusieurs semaines jusqu'à la remise en eau comme l'Anisoptère, *Sympetrum striolatum*¹⁹⁰, et le Chironomidae, *Polypedilum pharao*³⁷⁵.

Les insectes représentent une part importante des biocénoses* aquatiques. Que ce soit au Maroc³⁸⁰ ou en Provence^{372, 386}, ils constituent de 60 à 70 % du nombre d'espèces cumulées sur un cycle hydrologique (par exemple, 118 insectes pour 143 invertébrés dans le sud-est de la France ou 60 à 76 % pour les mares de zone aride des Jbilet, proche de Marrakech, au Maroc).

Les Odonates des milieux temporaires peuvent n'être que de passage (Anisoptères Aeschnidae qui peuvent traverser la Méditerranée) ou être inféodés aux mares temporaires (une vingtaine d'espèces environ). Ces dernières sont sélectionnées par leurs cycles biologiques courts, avec un développement larvaire rapide. Certaines espèces présentent aussi une diapause embryonnaire facultative³⁴¹ qui leur procure une adaptation à l'imprévisibilité du milieu. Ce sont des *Lestes* (*L. viridis*, *L. barbarus*), des Libellulidae comme *Tanetrum fonscolombi* (syn. *Sympetrum fonscolombi*) et des *Sympetrum* (*S. sanguineum* et *S. striolatum* que l'on trouve à Lanau, dans les poljés du Var, etc.) ou *Crocothemis erythraea*. D'une façon générale, la diversité de la végétation est un des facteurs déterminant la richesse en Odonates d'une mare¹²⁰. Si les Zygoptères, du fait de leur vol saccadé, ne couvrent pas de grandes distances, les Anisoptères, au contraire, ont des distributions plus homogènes et couvrent des aires plus grandes²²⁹.

Outre les insectes aquatiques *sensu stricto*, une grande quantité d'insectes vivant à la surface des eaux, dans les zones de bordures végétalisées, etc. augmente la diversité spécifique de ces milieux. L'importance de ces insectes dans leur fonctionnement est décrite dans le chapitre 3e.



Ischnura pumilio : sa biologie et son écologie lui permettent de coloniser facilement les habitats à inondation temporaire

Tableau 11. Diversité en Odonates (Zygoptères et Anisoptères), en Hétéroptères et en Coléoptères en relation avec la durée de submersion de la mare (d'après Thiéry^{375, 380} ; Terzian³⁷²)

	Mare éphémère Provence (Estérel, France)	Mare temporaire Jbilet Marrakech (Maroc)	Mare de Lanau (Crau, France)	Mare à inondation longue Bonne Cougne (Provence, France)
Durée de submersion (en mois)	1	4	6	8
Richesse spécifique en Odonates	0	2	8	14
Richesse spécifique en Hétéroptères	2	9	18	17
Richesse spécifique en Coléoptères	3	22	47	13

3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

a. Introduction

Gauthier P. & P. Grillas

La caractéristique écologique essentielle des zones humides temporaires est l'alternance de phases inondées et exondées. Pendant chacune de ces phases, des facteurs environnementaux différents jouent un rôle prépondérant dans la structure et la dynamique de ces écosystèmes. Lors de la phase aquatique l'oxygène et le dioxyde de carbone dissous sont faiblement disponibles pour les plantes qui, pour pallier ces manques, ont développé des adaptations d'ordre anatomique et physiologique (feuilles découpées, réduction de l'épaisseur de la cuticule, utilisation des carbonates au lieu du CO₂ pour la photosynthèse, etc.). Lors de la phase exondée (été), la sécheresse édaphique est un facteur limitant très important pour la survie des organismes. Elle est liée à l'épaisseur et à la nature du sédiment (réserve en eau utile pour les végétaux, refuges humides et fentes de retrait pour les animaux). On peut considérer, à l'extrême, que plusieurs écosystèmes se succèdent sur un même espace : le premier inondé, à végétaux flottants et à animaux nageants, suivi par un stade d'assèchement progressif avec des végétaux amphibies, puis un stade sec à végétation et à faune terrestres.

Une seconde caractéristique écologique importante des mares temporaires sous climat méditerranéen est la forte variation inter-annuelle de la pluviométrie (rythme et intensité) résultant en des conditions d'inondation instables (Chapitre 3b).

Cette succession de phases contrastées et variables d'une année à l'autre, favorise l'émergence de communautés végétales et animales riches et originales, particulièrement adaptées à l'instabilité du milieu¹⁵⁷. Chez les végétaux, sont favorisées les espèces annuelles et les espèces vivaces possédant des structures anatomiques leur permettant de surmonter la phase sèche²⁶⁰ : bulbes des géophytes* (*Isoetes setacea*, etc.) et racines charnues des hémicryptophytes* (*Mentha pulegium*, etc.).

D'autres facteurs environnementaux comme la teneur en calcium et en nutriments* (azote, phosphore) sont fondamentaux pour le fonctionnement de ces milieux temporaires. Beaucoup de plantes ne tolèrent pas la présence de calcium dont la concentration détermine la mise en place de grands types de végétation. Par exemple, les milieux pauvres en calcaire et plus généralement en éléments dissous sont favorables aux formations à *Isoetes*. Inversement, les formations de l'*Heleochoion* (*Heliotropium supinum*, *Crypsis schoenoides*, etc.) sont souvent rencontrées sur des substrats riches en calcaire. De même, les crustacés ont besoin de calcium pour construire leur carapace.

Une eutrophisation d'origine naturelle (accumulation de débris végétaux) ou anthropique (apports d'engrais) peut bouleverser l'équilibre des communautés et entraîner leur banalisation, c'est-à-dire le remplacement des espèces caractéristiques par des généralistes plus productives (roseaux, scirpes, etc.). L'eutrophisation de l'eau, combinée aux phénomènes de comblement par les éléments fins ou grossiers du sol (atterrissement*), favorise aussi la

fermeture du milieu par des ligneux. Ce processus conduit non seulement à l'augmentation de la compétition pour la lumière chez les plantes mais peut aussi modifier la durée de mise en eau (via l'évapotranspiration) et la température des mares, ce qui affecte la flore et la faune.

D'autres phénomènes comme la sédimentation ou inversement l'érosion modifient le régime hydrologique des mares et ruisseaux temporaires.

Un autre facteur essentiel pour les populations végétales et animales dépendantes des mares temporaires est leur discontinuité. Leur dispersion à l'échelle du Bassin méditerranéen et leur morcellement au sein d'une même région en font des milieux très isolés. Les espèces occupant ces milieux apparaissent donc, dans le paysage, sous forme de populations fragmentées au sein d'une matrice d'habitats naturels (pelouses sèches, maquis ou forêts) ou anthropisés (champs, vignobles, etc.).

L'assujettissement des espèces aux contraintes environnementales varie en fonction de leurs stratégies de vie et de leur mobilité. Certaines espèces accomplissent tout leur cycle de vie dans ces milieux (les crustacés ou les plantes, par exemple). D'autres doivent nécessairement y effectuer une phase de leur vie (les amphibiens, par exemple). Enfin, des espèces plus opportunistes ne sont pas inféodées aux milieux temporaires mais profitent de conditions momentanément favorables pour y accomplir une partie de leur cycle (par exemple les libellules).

Des stratégies de vie convergentes ont parfois évolué chez les espèces végétales ou animales des milieux temporaires dont une grande adaptabilité du cycle de vie en réponse aux modifications du milieu¹⁸. Ainsi, par exemple, lorsque les niveaux d'eau diminuent au printemps et que la température de l'eau augmente, le développement des espèces est accéléré chez certains invertébrés ou amphibiens (métamorphose avancée) comme chez certaines plantes (floraison précoce caractéristique des espèces dites éphémérophytes*). Les plantes annuelles, de même que les crustacés, ont recours à des organes de reproduction résistants à la sécheresse, des graines ou des oospores* pour les premières et des œufs ou des cystes pour les seconds. Ces organes constituent des "banques" dans le sédiment leur permettant de répondre aux aléas du milieu en assurant un capital qui ne germera ou n'écloquera pas simultanément mais sur plusieurs années. Chez les amphibiens, la durée de vie au stade adulte leur permet de ne pas se reproduire certaines années, lorsque les conditions hydrologiques leur sont défavorables.

b. Caractéristiques hydro-climatiques

Chauvelon P. & P. Heurteaux

Dans les mares temporaires, comme dans tout biotope humide, l'eau est l'élément essentiel, le plus structurant pour le fonctionnement des écosystèmes. Les mares temporaires sont caractérisées par les fluctuations des niveaux d'eau (Fig. 5) qui déterminent des facteurs écologiques comme la durée d'inondation, les dates de mise en eau et d'assèchement ou la profondeur.

Le volume d'eau stocké dans une mare varie, d'une part en fonction des apports par la pluie (directs ou indirects) et par les eaux souterraines et, d'autre part en fonction des pertes par évaporation, surverse ou infiltration. Les pluies qui tombent sur le bassin versant suivent trois voies, elles s'évaporent, ruissellent en surface ou s'infiltrent dans le sol. La part de chacune de ces voies dépend de la nature du substrat, de la topographie et du couvert végétal. Les pertes vers l'atmosphère (sous forme de vapeur) sont dues soit à la vaporisation à partir de substrats humides (eau libre, sol et canopée mouillés par la pluie), soit à la transpiration des végétaux. On appelle évapotranspiration l'ensemble de ces deux phénomènes. Son importance est fonction de la densité et de la nature du couvert végétal du bassin versant. Le ruissellement et l'infiltration dépendent de la perméabilité du substrat et de la pente. Par exemple le ruissellement est plus important sur une roche compacte pentue alors que l'infiltration est plus forte sur une roche poreuse aux pentes atténuées.

Les variations saisonnières et interannuelles du volume d'eau stockée dans une mare traduisent, à l'état naturel, la variation temporelle du bilan des entrées (pluies directes, ruissellement de surface, apport d'eaux souterraines) et des sorties (infiltration, surverse et évapotranspiration). Il peut arriver que cet état naturel soit perturbé par l'homme (irrigation, drainage, usages domestiques, par exemple).

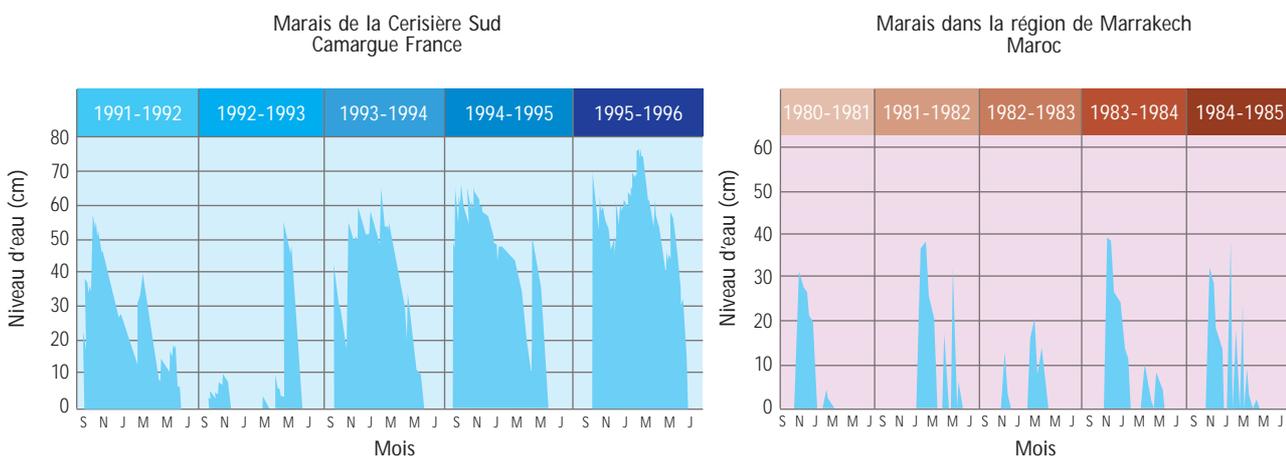


Les deux écophases* extrêmes (inondée et sèche) d'une mare temporaire méditerranéenne (Plaine des Maures, Var, France)

Cattard A.

$$\text{Stock} = [\text{pluie (apport direct + ruissellement)}] - [\text{évaporation de l'eau libre + transpiration}] \pm \text{eaux souterraines} \pm \text{actions anthropiques}$$

Figure 5. Variation des niveaux d'eau dans les marais temporaires de la Cerisière Sud (Camargue) et dans un marais de la région de Marrakech (d'après Grillas & Roché¹⁷⁵ complété)



En fonction du contexte géologique et géomorphologique, une grande diversité de fonctionnements hydrologiques se rencontrent (Fig. 6). Pour identifier à quel grand type de fonctionnement hydrologique une mare donnée se rattache, il faut caractériser et quantifier les différents processus hydroclimatiques intervenant dans ce fonctionnement. C'est une entreprise difficile, chaque cas étant particulier non seulement à cause des paramètres physiques caractérisant la mare et son environnement, mais aussi à cause des problèmes pratiques et des contraintes budgétaires auxquels le gestionnaire est confronté. Le matériel d'hydrométrie est cher et le prix de revient des études hydrologiques et hydrogéologiques est toujours relativement élevé, donc trop souvent difficile à financer.

La nature des données, très variée, concerne les points suivants.

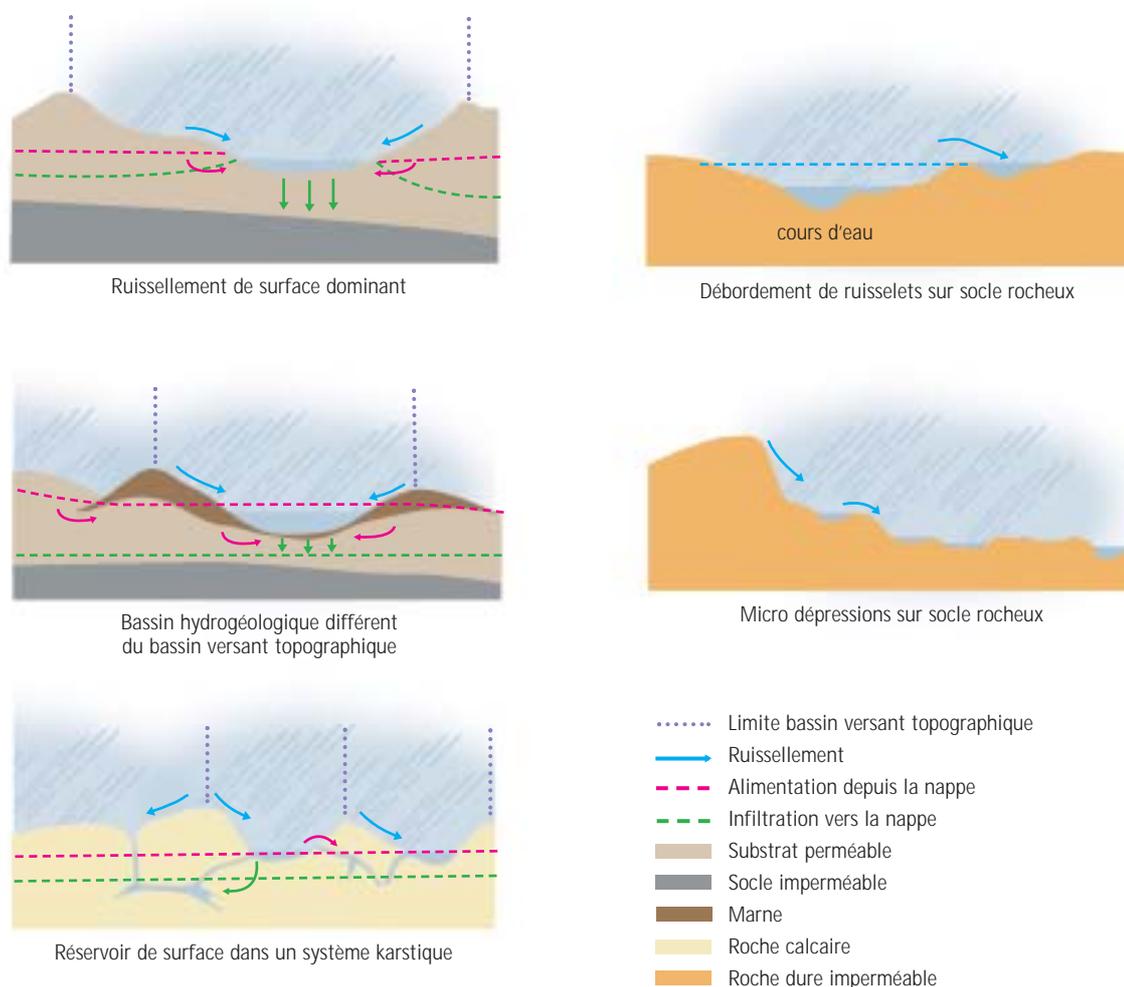
Contexte géographique

Il faudra faire une description fiable et actualisable des caractéristiques physiques et géographiques du système étudié. On peut citer de manière non exhaustive : la topographie, la géologie, la pédologie et l'occupation du sol. Souvent, dans le contexte particulier des zones humides, la connaissance de certaines caractéristiques du système socio-économique peut s'avérer indispensable : pratiques agricoles concernant la gestion de l'eau, inventaire et modes de gestion des infrastructures hydrauliques.

Fonctionnement hydro-climatique

La problématique de base de l'hydrologie au sens large, c'est-à-dire incluant l'hydrogéologie, consistant à connaître la répartition et à

Figure 6. Typologie du fonctionnement hydrologique des mares temporaires



3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

quantifier les termes du bilan hydrologique, il faut collecter le plus de données et les plus précises possibles sur la climatologie.

Il est nécessaire de connaître :

- la répartition temporelle des pluies du fait de son incidence sur la mise en eau du milieu aquatique étudié et des conséquences importantes pour le fonctionnement biologique,
- les facteurs climatiques déterminant le pouvoir évaporant de l'atmosphère que sont le déficit hygrométrique*, la température de l'air, l'énergie solaire rayonnée (ou la durée d'insolation) et la vitesse du vent. L'évaporation de l'eau libre et la transpiration de la végétation augmentent avec le pouvoir évaporant de l'atmosphère. L'évaporation de l'eau libre est d'autant plus importante que l'inertie thermique de la masse d'eau est faible (mares en phase d'assèchement). La transpiration végétale dépend en plus du degré d'humidité du substrat, de l'espèce et de son stade de développement.

Eaux souterraines

Les eaux souterraines occupent les vides des roches poreuses. Elles comprennent l'eau capillaire de la zone d'aération du sol qui est le réservoir dans lequel puise la végétation et, plus en profondeur, les nappes aquifères. L'interface entre la zone saturée et la zone insaturée est la surface piézométrique. En milieu perméable ou semi-perméable, les eaux de surface et les eaux souterraines sont interconnectées et entretiennent des échanges. En fonction de l'importance des apports par infiltration des pluies et des pertes par évapotranspiration du sol, la position de la surface piézométrique par rapport au fond des mares varie. Si elle se situe sous le fond, la mare aura tendance à alimenter la nappe. Si elle se situe au dessus de la cote de l'eau libre, la nappe aura tendance à alimenter la mare jusqu'à équilibre des niveaux. Pour des niveaux intermédiaires entre les cotes du fond et de l'eau de la mare, celle-ci alimentera la nappe peu ou prou en fonction de la perméabilité des terrains.

Les eaux souterraines ne se voient pas. Pour étudier leur dynamique, il faut mettre en œuvre des procédés et un appareillage de mesure souvent sophistiqués et chers, à la seule portée de spécialistes. Heureusement, la bonne gestion d'une mare temporaire ne nécessite pas d'entrer nécessairement dans l'intimité des relations entre les eaux souterraines et les eaux de surface. Il suffit le plus souvent de faire le "bilan de santé" de celles-ci en suivant

régulièrement l'évolution de paramètres facilement mesurables (cycle de l'eau, physico-chimie).

Connaître l'influence des eaux souterraines est toutefois indispensable dans certains cas, notamment dans la perspective d'un aménagement du plan d'eau, ou pour évaluer les conséquences d'activités humaines sur le bassin versant. Dans ce cas, il est vivement conseillé de faire appel à un bureau d'études ou à un laboratoire universitaire spécialisés.

Une première approche pourra être réalisée par des moyens relativement simples et permettra de mieux évaluer la nécessité de lancer des recherches plus approfondies. Un réseau de piézomètres (Chapitre 6b) renseignera sur la dynamique des eaux souterraines. Cependant, leur installation peut s'avérer difficile du fait de la nature du terrain et des risques de déprédation. Dans certains cas, les seules variations du niveau et (ou) de la conductivité électrique des eaux de surface révéleront de façon flagrante, l'intervention des eaux souterraines dans le cycle de l'eau d'une mare (Encadré 12).

Facteurs importants pour la biologie

Pour la compréhension des phénomènes biologiques dans les mares, un grand nombre de variables sont susceptibles d'être importantes. Elles doivent être hiérarchisées en fonction des situations locales.

- Lorsque la topographie est connue, le volume d'eau est caractérisé par la mesure régulière du niveau et renseigne donc sur les dates de mise en eau et d'assèchement (durée de submersion) qui sont des facteurs prépondérants pour les organismes vivants.
- L'état hydrique des sédiments progressivement émergés est un facteur qui conditionne la survie et le développement des individus après l'assèchement (faune et flore).
- La composition chimique de l'eau est toujours un facteur important pour la faune ou la flore. Outre les caractéristiques physico-chimiques classiques (température, pH, oxygène dissous, conductivité électrique), la composition ionique de l'eau peut conditionner la présence ou l'abondance de certaines espèces. A cet égard, la lithologie du bassin versant et du fond de la mare (granite, schiste, calcaire, etc.) est un bon indicateur qui devra être confirmé par une analyse de la balance ionique confiée à un laboratoire spécialisé.

Encadré 12. Un exemple d'intervention des eaux souterraines dans le cycle saisonnier d'un plan d'eau temporaire : L'étang de Valligüères (Gard)

La problématique de l'alimentation en eau de la mare a été abordée en 4 phases successives :

Etude préalable des documents existants : cartes topographiques, géologiques, photos aériennes, compte-rendus de prospections hydrogéologiques.

La dépression de Valligüères est entaillée au cœur d'un vaste plateau calcaire karstifié (Barrémien). Elle est bordée par de hautes parois assez pentues, faillées à leur base.

La présence de l'eau dans la dépression est attestée par l'existence d'une source importante (captée pour alimenter le village), de suintements signalés sur la carte topographique de l'IGN et par le ruisseau de Valligüères. L'étang de Valligüères occupe une zone basse d'environ 2 ha au pied de la paroi rocheuse, à l'est de la dépression.

Premières observations sur le terrain, fin avril 2000

L'étang est un plan d'eau temporaire endoréique qui ne reçoit ni n'alimente de ruisseau. Le fond calcaire de l'étang est tapissé d'une couche plus ou moins épaisse de marnes imperméables assez caillouteuses. Deux anciens abreuvoirs creusés par l'homme, constituent les ultimes trous d'eau avant l'assec estival, quand il a lieu. L'un (appelé ci-dessous "Mare aux tritons") est adossé à la paroi, l'autre (appelé "Grande mare") en est plus éloigné.

Les témoignages des habitants montrent que le régime hydrique de l'étang est calqué sur celui des pluies. Il reste en eau les années très humides et s'assèche plus ou moins tôt au printemps les années sèches. Pourtant, une observation sur le terrain, ajoutée aux indices relevés sur les cartes (source, etc.), a conduit à envisager une autre hypothèse de fonctionnement que la seule action antagoniste des pluies et de l'évaporation.

Fin avril 2000, il y a environ 25 cm d'eau dans la Mare aux tritons alors que la Grande mare s'est asséchée depuis peu. Le sol des

deux mares étant imperméable, la seule intervention des pluies et de l'évaporation ne suffit pas à expliquer la différence de comportement des deux mares au cours du printemps. D'autre part, un forage à la tarière à main dans la marne du fond de la Grande mare reste vide d'eau alors qu'un autre forage en bordure de la Mare aux tritons se remplit d'eau jusqu'au niveau de la mare.

Une hypothèse de travail

L'hydrodynamique saisonnière de l'étang ne serait pas pilotée directement par l'action des pluies et de l'évaporation s'exerçant au niveau du plan d'eau lui-même, mais indirectement par l'intermédiaire des eaux souterraines du plateau calcaire le surplombant. L'étang serait alimenté par un suintement de l'aquifère karstique pénétrant en force dans l'assise marneuse à la faveur de fissures au pied de la paroi.

La prospection sur le terrain (2000-2002) confirme cette hypothèse.

- Le suivi des niveaux d'eau (Fig. 7)

La comparaison de l'évolution réelle du niveau d'eau à celle qui aurait résulté du seul bilan des apports pluviaux et des pertes par évaporation montre une très nette discordance entre les deux. D'une manière générale, les niveaux calculés sont plus hauts que ceux mesurés en période de décrue de l'étang et plus bas en période de crue. Le marnage* de l'étang peut dépasser 5 m.

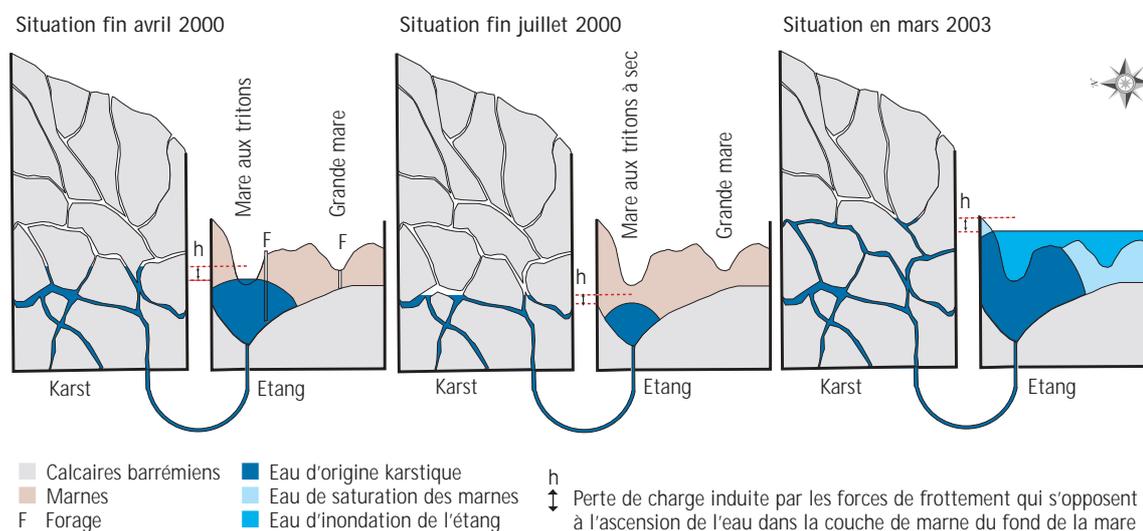
- Le suivi de la conductivité électrique des eaux*

D'une manière générale, la conductivité de l'étang est plus élevée en période de crue (apport des eaux plus minéralisées de l'aquifère karstique) qu'en période de décrue (pas d'apport karstique). La conductivité en période de hautes eaux est comparable à celle de la source alimentant le village (0,7 – 0,8 mS/cm à 20°C).

- L'ensemble étang-karst fonctionne selon le principe des vases communicants (Fig. 8).

Heurteaux P. & P. Chauvelon

Figure 8. Interprétation de la dynamique saisonnière des eaux souterraines et des plans d'eau (d'après Heurteaux¹⁸⁶)



Encadré 13. Un exemple de fonctionnement complexe : la mare de Bonne Cougne (Var)

La mare temporaire de Bonne Cougne présente une alimentation en eau qui lui confère un fonctionnement hydrologique particulier. De cette spécificité découle une richesse tant floristique^{1, 361} que faunistique^{204, 386}.

Une analyse bimensuelle de la qualité physico-chimique des eaux sur la totalité d'un cycle hydrologique a permis de déterminer l'origine des eaux et leur évolution temporelle¹³⁰.

On peut distinguer 4 phases (Fig. 9) :

Phase 1 : après la période d'assèchement correspondant à la saison sèche estivale, la mise en eau du biotope se fait par les eaux de ruissellement en surface. Ces eaux se caractérisent par une faible minéralisation ($C_{20} < 250 \mu S.cm^{-1}$) et un faciès bicarbonaté calcique.

Phase 2 : environ deux mois plus tard, l'aquifère karstique se met à couler et participe à l'alimentation de la mare ; ses eaux sont nettement plus minéralisées (C_{20} 600 à 750 $\mu S.cm^{-1}$) avec une teneur en sulfate élevée. On assiste à un début de mélange des eaux.

Phase 3 : l'exutoire de trop plein fonctionne plus faiblement. Le mélange des deux types d'eaux s'accroît.

Phase 4 : l'alimentation diminue et se tarit, le lac se ferme (le trop plein ne coule plus). La baisse du niveau des eaux ne se fait que par évaporation, le fond du lac étant totalement imperméable. La minéralisation des eaux augmente naturellement par évaporation. On note toutefois une particularité concernant certains ions comme la forte diminution des teneurs en calcium et en sulfates, résultat d'une intense activité biologique liée à la croissance des Characées (la précipitation des carbonates de calcium a été décrite par Lévy & Strauss²³³). Dans la mare de Bonne Cougne, les populations de *Chara vulgaris*, *C. contraria* et *C. connivens* forment d'épais herbiers, de biomasse pouvant atteindre de 300 à 550 g de matière sèche au mètre carré. Notons qu'en plus des Characées, les Ostracodes (principalement *Cypris bispinosa* et *Eucypris virens*), crustacés à valves calcifiées, contribuent au prélèvement du calcium des eaux.

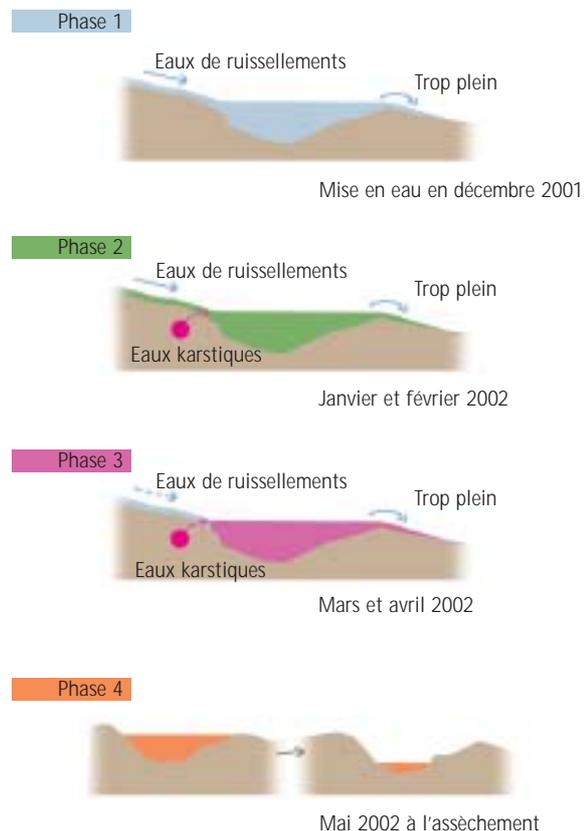
La conjonction de facteurs abiotiques successifs (ruissellements de surface collectant les eaux du bassin topographique, puis alimentation par les eaux souterraines du karst) et du contrôle biologique (développement des Characées précipitant les carbonates), font toute l'originalité du fonctionnement de cet écosystème temporaire méditerranéen.

Emblanch C. & A. Thiéry

Figure 7. Le suivi des niveaux d'eau de la mare de Valliquières



Figure 9. Schéma de mélange des eaux à Bonne-Cougne



c. Espèces végétales

Gauthier P., P. Grillas, V. Hugonnot & J.P. Hébrard

Le fonctionnement hydrologique des mares, avec les différentes variables telles que la hauteur d'eau, la durée d'inondation, les dates de mise en eau et d'assèchement, est le facteur essentiel qui détermine la répartition et le fonctionnement de la végétation. Les autres facteurs sont considérés au travers d'une approche typologique (Chapitre 2a) ou dans le chapitre traitant des impacts des activités humaines (nutriments*, pollution, pâturage, Chapitre 4).

Hauteur d'eau et structure de la végétation

Dans une mare donnée, la répartition spatiale et temporelle de la végétation est tout d'abord déterminée par les gradients de profondeur d'eau et de durée d'inondation. Au cours d'un cycle hydrologique, la végétation des mares temporaires sera successivement dominée par différents types de végétaux : des plantes aquatiques durant la phase de mise en eau, puis des amphibies lors de la phase d'assèchement et enfin des terrestres lors de la phase exondée (Encadré 14). Cette succession présente des variations entre années : lors des années très humides, les plantes aquatiques se développent davantage, au détriment des espèces terrestres ou opportunistes. De même, la végétation présente une répartition spatiale, en ceintures, qui est également déterminée, en grande partie, par les gradients hydrologiques.

Zonation

Les gradients topographiques dans les mares correspondent à des gradients de durée et de profondeur d'inondation²⁴². La végétation s'organise, au sein des mares, principalement le long de ces gradients (Encadré 14).

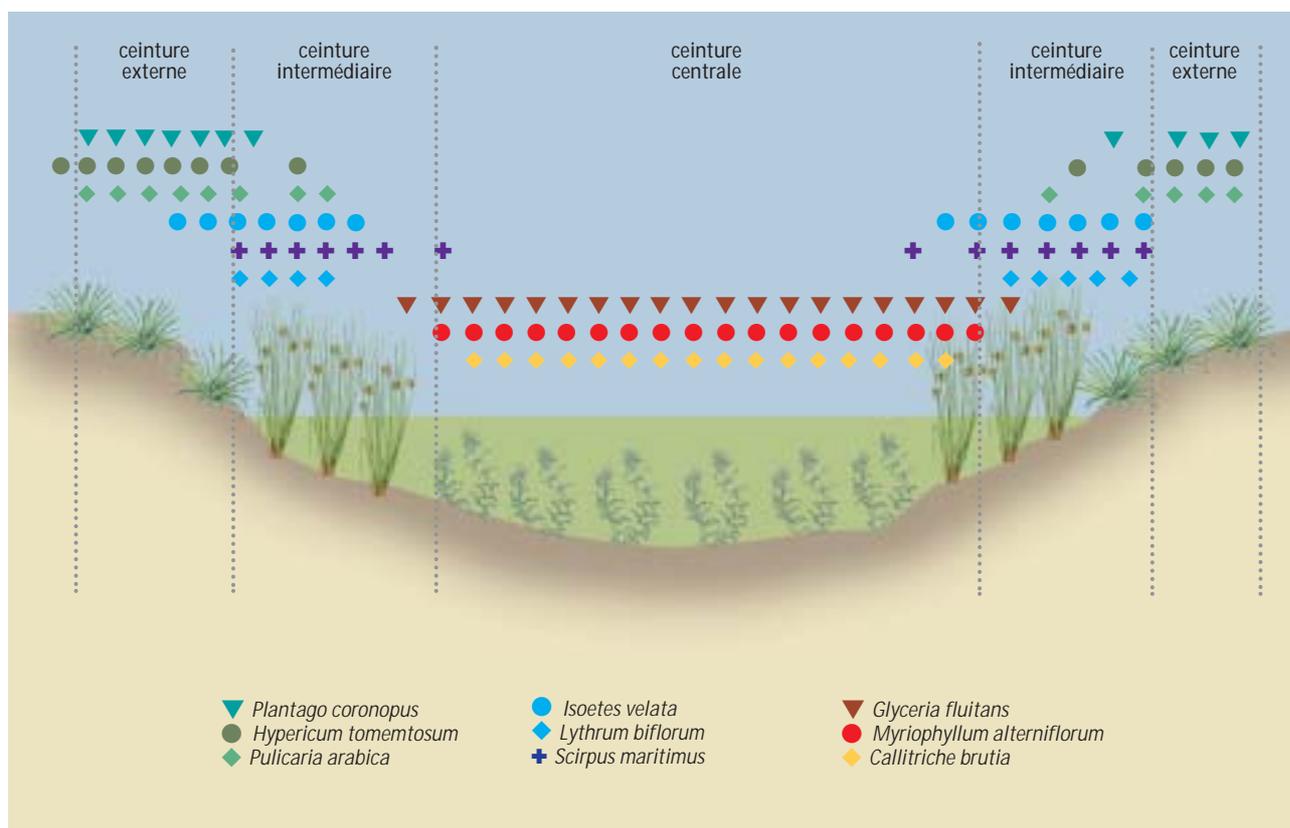
Encadré 14. La zonation de la végétation dans une mare du Maroc

Dans les mares du Maroc, trois zones (trois ceintures) sont souvent reconnues (Fig. 10) :

- Une zone centrale, où les communautés d'annuelles aquatiques (*Nitella translucens*, *Callitriche brutia*, etc.) sont remplacées, au printemps, par des communautés d'annuelles ou de vivaces amphibies (*Illecebrum verticillatum*, *Isoetes velata*, etc.) puis en été, par des communautés d'annuelles terrestres hygrophiles* (*Heliotropium supinum*, *Pulicaria arabica*, etc.).
- Une zone intermédiaire, où les végétaux vivaces (*Scirpus maritimus*, *Eleocharis palustris*, etc.) sont en mosaïque avec les espèces annuelles (*Lotus hispidus*, *Lythrum borysthenticum*, etc.).
- Une zone externe plus rapidement exondée, occupée par une végétation mésohygrophiles*. Elle comprend des espèces caractéristiques, amphibies annuelles (*Juncus capitatus*, *J. pygmaeus*, *Pilularia minuta*, *Elatine brochonii*, etc.) ou géophytes* (*Isoetes histrix*, etc.), des espèces plus généralistes (*Polypogon monspeliensis*, etc.) et parfois des espèces ligneuses terrestres (*Cistus* spp, *Cynara humilis*, *Asphodelus microcarpus*, etc.).

Rhazi L. d'après Rhazi et al.³²⁶ ; Rhazi et al.³²⁷

Figure 10. Zonation de la végétation dans la mare de Benslimane



3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

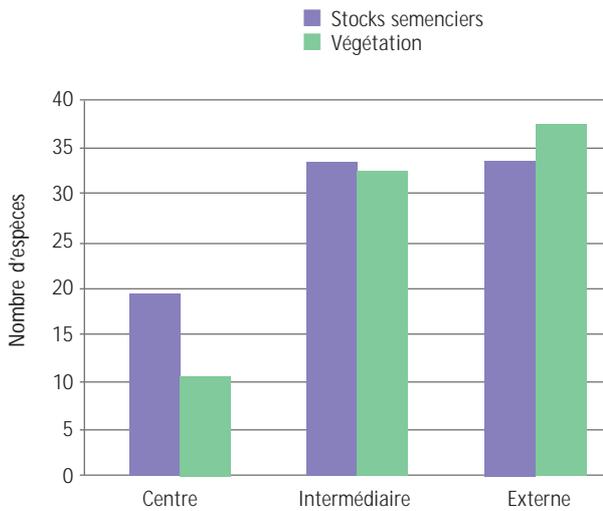


Figure 11. Richesse spécifique de la végétation et des stocks semenciers dans les trois ceintures de végétation d'une daya du Maroc

Chaque zone est colonisée majoritairement par des espèces présentant des caractéristiques écologiques particulières : elles doivent être tolérantes à une immersion longue dans la zone centrale, et résister à la sécheresse prononcée dans la zone périphérique. Dans la zone intermédiaire les stress inondation et sécheresse ne sont pas très intenses mais la compétition entre espèces y est souvent plus forte. Les ceintures de végétation correspondant aux zones se caractérisent généralement par une richesse spécifique décroissante de l'extérieur vers le centre de la mare (Fig. 11).

La zonation est plus ou moins marquée selon les sites en fonction des gradients topographiques. Elle suit rarement un schéma très strict et varie non seulement en fonction des caractéristiques topographiques et hydrologiques du site mais aussi avec des perturbations aléatoires (Fig. 12). De plus, la zonation est localement modifiée par le caractère colonial de certaines espèces (les tapis de joncs vivaces, par exemple).

Les limites de chaque zone et leur composition spécifique sont variables entre années. Elles pourront se déplacer vers l'intérieur ou l'extérieur de la mare selon que l'année sera très sèche ou très humide. L'abondance relative des vivaces et des annuelles dans ces ceintures varie aussi avec les niveaux d'inondations : une succession

Figure 12. Zonation de la végétation dans la mare de Rodié (Var, France)



d'années sèches entraînera l'augmentation progressive des terrestres et des vivaces, particulièrement dans la ceinture externe de végétation (Encadré 15). Les variations interannuelles de la végétation reposent largement sur les stocks semenciers. Ces variations temporelles peuvent être mises en évidence en comparant la végétation de surface à la banque de semences³²³.

La différence d'abondance relative des espèces entre le stock de semences et la végétation peut avoir des causes multiples dont les caractéristiques biologiques des espèces (traits d'histoire de vie*), des processus d'accumulation dans les stocks semenciers (voir plus bas) et le fonctionnement écologique des mares. L'investissement dans la production de semences est plus élevé chez les espèces à cycle court (annuelles) que chez celles à cycle long. La taille et la vigueur des plantules dépendent directement de la taille des semences. Selon les espèces, les ressources allouées à la reproduction seront réparties soit dans de grosses graines, peu nombreuses, soit dans des graines petites mais en grand nombre. Ainsi dans les marais temporaires de Coto Doñana, il existe une relation exponentielle négative entre la densité des semences et leur poids individuel¹⁷⁴.

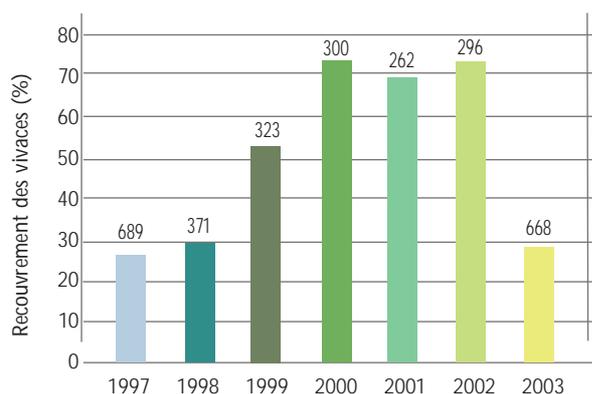
Les conditions environnementales, comme l'hydrologie ou la compétition, peuvent empêcher, pour des durées variables, la germination des graines.

Encadré 15. Dynamique interannuelle de la composition spécifique de la zone externe de la mare de Benslimane

La composition spécifique de la végétation a été suivie dans une daya marocaine pendant sept années (1997-2003). La végétation a évolué avec l'abondance des précipitations et plus rapidement dans les ceintures extérieures qu'au centre de la mare. Ainsi, entre deux années exceptionnellement humides (1997 et 2003), les espèces terrestres vivaces (essentiellement arbustives : *Cistus salviifolius* et *C. monspeliensis*) ont recolonisé la ceinture externe de végétation (Fig. 13). Elles représentaient 27 % de la flore en 1997 après une inondation exceptionnelle, 73 % en 2000 et 2002 pendant des années sèches et retombaient à 28 % en 2003 après un nouvel hiver très humide.

Rhazi L., d'après Rhazi et al.³²⁶ et données inédites

Figure 13. Pourcentage de recouvrement des vivaces dans la zone externe de la mare de Benslimane entre 1997 et 2003 en fonction des pluies cumulées (nombres figurant sur les histogrammes)



Stratégies de survie liées à l'alternance hydrologique

La variabilité des conditions environnementales favorise les espèces annuelles à cycle court, adaptées à l'une ou l'autre des phases du milieu (sèche ou en eau), ou encore à la période de transition (espèces amphibies). Les annuelles représentent environ 80 % des espèces caractéristiques des milieux humides temporaires²⁶⁰ (Encadré 16). Chez les espèces annuelles une grande partie des ressources est investie dans la production de graines et de spores (reproduction sexuée) leur permettant de surmonter la période défavorable. De plus, elles présentent une certaine flexibilité dans l'accomplissement de leur cycle biologique. Leur floraison est avancée ou retardée selon que les précipitations sont précoces ou tardives²⁵.

Malgré la dominance des annuelles, les plantes vivaces existent dans les mares temporaires où elles peuvent trouver leur habitat préférentiel. Parmi ces espèces, les *Isoetes* (voir fiche espèce) présentent des adaptations leur donnant une grande plasticité à l'irrégularité de l'alternance des phases sèches et inondées. Elles sont d'ordre physiologique, comme la capacité à faire de la photosynthèse en conditions exondées ou inondées, ou la grande tolérance du bulbe à la dessiccation. Le cycle de vie peut aussi être raccourci comme, par exemple, chez *Isoetes velata*, qui, dans les conditions extrêmes des mares cupulaires à la Colle du Rouet (Var, France), présente un cycle annuel³⁰³. Ces populations ne sont alors viables que parce que l'espèce peut produire des spores dès sa première année de vie, on parle d'une espèce annuelle facultative.

Des plantes vivaces moins spécialisées et plus tolérantes aux phases aquatiques et terrestres, sont aussi rencontrées dans les mares. Elles peuvent correspondre à des espèces amphibies dans

Encadré 16. Le régime hydrologique et la composition de la végétation

La date de mise en eau combine les effets de plusieurs variables comme la température, l'irradiation solaire et la durée du jour. En expérimentation en nature, Grillas et Battedou¹⁷² montrent que la date de mise en eau est un facteur décisif pour le développement des communautés d'annuelles aquatiques et qu'elle détermine leur composition spécifique (Fig. 14). La mise en eau précoce (septembre) conduit à la mise en place de communautés riches en espèces. Inversement une mise en eau tardive (mars) aboutit à une réduction du nombre d'espèces et à la dominance d'espèces opportunistes (*Zannichellia* spp.).

En expérimentant trois dates de mise en eau (février, mars et avril) sur des mares temporaires de Californie ("vernal pools"), Bliss et Zedler³⁷ constatent une diminution de 52 % de la richesse spécifique pour une mise en eau tardive, en avril, par rapport à une mise en eau précoce, en février. Avec une mise en eau précoce, la végétation est riche en espèces caractéristiques des mares temporaires. A l'inverse, lors d'une mise en eau tardive la végétation se banalise par l'augmentation des espèces plus généralistes (*Lythrum hyssopifolium*, *Crassula aquatica*, etc.). Pour ces auteurs, le cortège caractéristique des mares temporaires serait protégé contre des germinations "hors saison" par un verrouillage lié à une augmentation des températures.

Gauthier P. & P. Grillas

3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

Encadré 17. Les facteurs clés pour le développement des Charophytes*

Dans les mares temporaires, les Characées sont gouvernées par la dynamique des phases d'inondation/assèchement. Leur appareil végétatif ne tolère aucune exondation et elles ne subsistent, pendant l'assèchement, que sous la forme d'organes de résistance (oospores et gyrogonites*). Leur cycle biologique, de la germination à la production des organes de résistance, dure en général cinq à sept mois. Une submersion de trois mois est le strict minimum pour leur développement, même dans le cas des espèces précoces. La levée de dormance des oospores ne se fait qu'après 21-28 jours de mise en eau⁴⁰⁰ et si la durée de submersion est trop courte, les plantes ne pourront atteindre le stade de la reproduction sexuée. La durée de développement est cruciale et exclut ces plantes des milieux éphémères qui ne sont inondés que durant quelques semaines.

La date de mise en eau, et corrélativement la température, ont une grande influence sur la nature des espèces qui pourront germer. Seule une mise en eau à l'automne ou au début de l'hiver permet le développement des espèces vernaies qui présentent la plus grande valeur patrimoniale comme, par exemple, *Nitella opaca*, *Tolypella* spp., *Sphaerochara* et *Chara imperfecta*. Ces espèces sont d'autant plus précieuses pour la vie dans les mares qu'elles arrivent à une époque de l'année où les phanérogames aquatiques sont encore totalement absentes. Ces taxons se développent avec des températures froides (moins de 10 °C) et jaunissent puis se décomposent à partir de 18,5 °C⁽³⁶¹⁾. Leur rareté est probablement due au fait que ces conditions ne sont pas réunies tous les ans. Dans les sites LIFE du département du Var, le cycle 2000-2001 était optimal pour ces plantes alors qu'elles ne sont pas réapparues les deux hivers suivants. Une mise en eau tardive entraîne une forte compétition avec les phanérogames et donne lieu à l'expansion d'espèces opportunistes telles que *Chara vulgaris* et *C. globularis*. Cette flore appauvrie et ubiquiste se trouve dans 80 % des mares prospectées dans le Languedoc-Roussillon (Soulié-Märsche, données inédites).

La luminosité et la température sont des facteurs clés essentiels pour la fructification et la formation des oospores et des gyrogonites qui

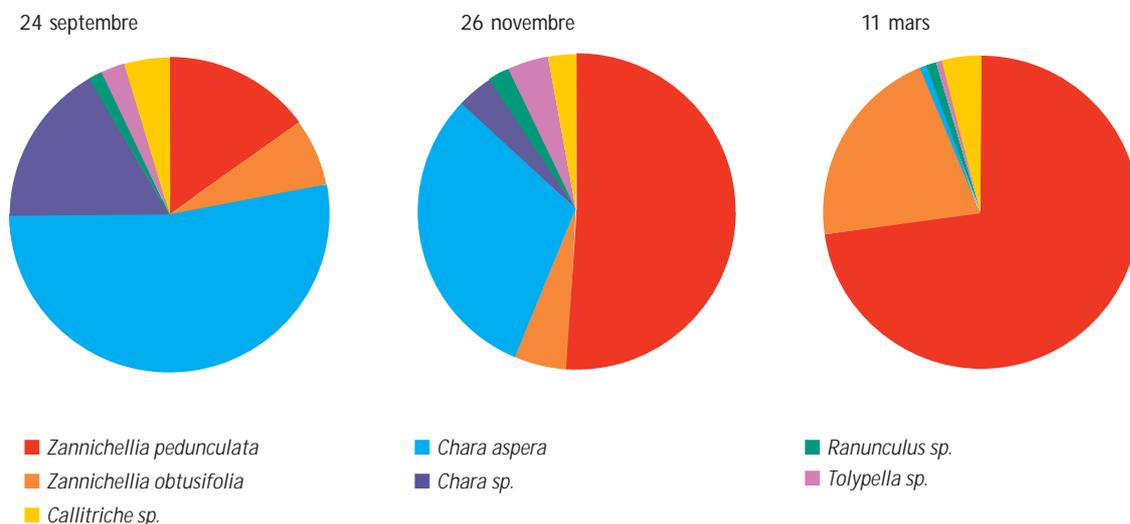
sont particulièrement indispensables dans un milieu temporaire. Les espèces des mares temporaires investissent donc beaucoup dans la formation des gyrogonites qui, ensuite, peuvent supporter une sécheresse de plusieurs années consécutives.

La surface et la topographie d'un site influent sur la diversité des Characées. Des taxons particulièrement héliophiles se développent, en général, à moins de 2 m de profondeur. Un milieu avec une profondeur progressive (0 à 2 ou même 4 m) donne lieu à une zonation bathymétrique des espèces de Characées aussi bien qu'à une succession saisonnière au cours de la réduction de la profondeur par évaporation. La mare de Bonne Cougne (Var) présente une biodiversité exceptionnelle grâce à la variété de micro-habitats dont elle se compose¹³⁰. Dix espèces de Charophytes, dont 5 extrêmement rares, s'y sont succédées au cours du cycle 2000/01³⁶¹.

La Protection des Characées, et notamment des espèces rares, dans les mares temporaires nécessite surtout le maintien de l'alternance des phases d'inondation et d'assèchement. Une mare temporaire transformée en milieu permanent va rapidement changer de cortège d'espèces et laisser la place à des espèces banales, comme *Chara vulgaris*, qui est, de loin, la plus ubiquiste en Europe. Beaucoup de Characées sont également capables de reproduction végétative, par bulbilles nodales, et adoptent une stratégie d'expansion lorsqu'elles se trouvent dans un milieu permanent, ce qui mène à des herbiers monospécifiques d'espèces de moindre intérêt pour la biodiversité. Un deuxième facteur de menace, non seulement pour les espèces rares mais aussi pour les Characées en général, est la pollution au sens large et la surcharge en nutriments. Les Characées ne supportent que de faibles taux de sulfates, nitrates et phosphates dans l'eau. Dans les mares entourées de terres agricoles en Languedoc-Roussillon, le lessivage des fertilisants et des herbicides doit être considéré comme la cause de la disparition de nombreuses populations au cours des dernières décennies.

Soulié-Märsche I.

Figure 14. Composition spécifique de la végétation en fonction de la date de mise en eau (d'après Grillas¹⁷¹)





Roche J.

Annuelle et amphibie, *Ranunculus baudotii* achève son cycle reproducteur en phase sèche

des conditions d'inondation longues (*Scirpus maritimus*, *Heleocharis palustris*) où un assèchement peu poussé permet la survie des rhizomes et des bulbes. Des espèces vivaces terrestres opportunistes s'installent également transitoirement dans les mares temporaires, à la faveur d'années sèches, dans les zones exondées. Ce sont, par exemple, des graminées comme *Dactylis hispanica*, *Holcus lanatus* ou *Agropyrum campestre* dans les Maures. On y rencontre aussi des ligneux présents dans les écosystèmes limitrophes, comme des cistes. Ces espèces connaissent des fluctuations d'abondance très importantes : elles prolifèrent à la faveur de séries d'années sèches et sont anéanties lorsqu'une inondation survient. Enfin certaines espèces terrestres supportent bien l'inondation hivernale et sont rencontrées fréquemment dans les mares temporaires sans en être spécialistes (par exemple *Dittrichia viscosa* et *Cynodon dactylon*).

Banque de semences

Le sédiment renferme aussi bien les organes de multiplication végétative des plantes vivaces bulbes, bulbilles, rhizomes, turions, bourgeons dormants, etc., que les graines ou les oospores* issues de la reproduction sexuée des plantes. Les organes de multiplication végétative, par la production de plantules de grande taille, présentent un avantage compétitif (production) par rapport aux graines dans les premiers stades de leur développement. Ces organes sont beaucoup moins fréquents dans les milieux temporaires du fait de leur moindre résistance à l'assèchement.

Chez les végétaux, la durée de vie des graines est très variable entre espèces. Celles subsistant moins d'un an (stocks transitoires) ne s'accumulent pas avec le temps et les effectifs de leurs stocks semenciers fluctuent très rapidement. D'autres espèces ont des graines longévives tendant à s'accumuler, en grand nombre, dans le sédiment. Dans les conditions environnementales très fluctuantes des mares temporaires, les espèces et les populations de plantes ont évolué vers la production de semences formant des stocks persistant plus d'une saison dans le sol. Ce stock longévif est fondamental quand les populations sont exposées à des échecs fréquents de la

reproduction où lorsque les conditions environnementales ne sont pas favorables pour la germination. Des stratégies multiples comme la production de petites graines, faiblement dispersantes, en grand nombre, avec des mécanismes limitant la germination et à longue durée de vie, ont été sélectionnées pour favoriser la constitution de cette banque (Chapitre 3f).

Chez les annuelles aquatiques, la capacité de produire des semences rapidement et en grand nombre est fondamentale pour la reconstitution de la banque de graines (ou de spores). *Callitriche truncata* germe, croît et se reproduit en moins de 30 jours, *Ranunculus peltatus* a besoin de plus de temps pour se reproduire mais peut achever son cycle de reproduction après l'assèchement du milieu grâce à des formes de croissance amphibies⁴⁰⁷. Les Characées requièrent une submersion longue pour se reproduire (Encadré 17). Elles ne bouclent pas leur cycle reproductif chaque année, mais compensent cela par une forte production d'oospores les années favorables, associée à un faible taux de germination annuel (maintien de stock).

Le nombre de semences produites par chaque espèce est corrélé à sa biomasse^{41, 174}. D'autre part la biomasse produite par les plantes aquatiques annuelles est, elle même, corrélée à la durée de la saison de croissance déterminée par les dates de mise en eau et d'assèchement¹⁷².

Il y a peu de mécanismes spécialisés de dispersion chez les plantes des mares temporaires : tout se passe comme si le danger était

Encadré 18. Longévité de la banque de semences

Les stocks semenciers augmentent la résilience de la végétation des mares temporaires, c'est-à-dire leur capacité à se reconstruire après une perturbation⁶⁰. Plusieurs études dans les mares temporaires illustrent l'apparition sporadique (tous les trois, cinq et dix ans), parfois en grand nombre d'espèces comme *Elatine brochonii* ou *Damasonium stellatum*, par exemple³²⁶. Ce phénomène repose sur la dormance et la longévité des semences. La longévité est très variable selon les espèces : des sporocarpes de *Marsilea strigosa* étaient viables après une certaine d'années de conservation en herbier⁶⁴ alors que ceux d'*Isoetes setacea* avaient perdu leur viabilité au bout d'une dizaine d'années (Michaux-Ferrière, com. pers.) dans des conditions de conservation proches. De plus, il est probable que les conditions de conservation affectent cette longévité et que celle-ci soit moins longue en nature qu'en herbier.

En Australie, la viabilité des banques de semences de 21 espèces issues de 6 mares différentes a été testée : au bout de onze années un seul échantillon donnait encore des germinations et seules 2 espèces (*Juncus articulatus* et *Myriophyllum variifolium*), continuaient à germer⁶¹. La durée de vie des semences de la plupart des espèces des mares australiennes est d'au moins trois ou quatre ans mais la durée moyenne ou maximale demeure inconnue⁶⁰.

Lors de projets de restauration de deux mares temporaires du sud de la France (Péguère dans le Var et Grammont dans l'Hérault), l'analyse préalable des stocks semenciers a montré que les espèces caractéristiques n'étaient plus présentes (ou plus viables) après respectivement environ quinze ans (Grillas, données inédites) et trente ans¹⁷³.

Gauthier P. & P. Grillas

3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

Encadré 19. Les facteurs clés dans le fonctionnement et la dynamique des populations de Bryophytes*

Les cortèges bryophytiques les plus spécialisés sont intimement liés au régime alternant période humide/période sèche. La plupart des espèces de Bryophytes de mares temporaires sont des pionnières plus ou moins fugaces présentant des stratégies spécialisées. Les espèces fugitives annuelles^a, itinérantes annuelles^b mais aussi colonisatrices^c y sont largement majoritaires. Il s'agit d'espèces souvent éphémères (parfois d'une durée de vie de quelques semaines seulement) produisant généralement des spores en grandes quantités. Ces spores leur permettent de subsister sous forme dormante pendant la période sèche. Ces espèces peuvent également posséder des organes de résistance végétatifs. C'est le cas de nombreuses Bryacées qui présentent un ou plusieurs types de propagules* (propagules tubériformes* sur les rhizoïdes*, propagules gemmiformes* aux aisselles des feuilles, etc.) ou encore de certaines hépatiques, comme *Phaeoceros bulbiculosus* qui possède des bulbilles pédicellées* à la face inférieure du thalle. Les espèces pérennes, véritablement tolérantes au stress, sont beaucoup plus rares et strictement limitées aux zones externes des mares temporaires où l'ombrage des plantes supérieures est plus grand et le sol un peu plus épais.

Les particularités morphologiques habituelles des espèces xérophiles (tolérantes à la sécheresse), comme la présence d'écaillés, de papilles ou de poils, ne suffisent pas à expliquer la formidable résistance des Bryophytes, en particulier des Hépatiques, aux conditions sévères de la saison sèche. D'autres mécanismes complexes, d'ordre physiologique, interviennent. La reviviscence (capacité de régénérer par réhydratation des tissus vivants à partir de tissus ayant subi une dessiccation extrême) de bon nombre de Bryophytes en est très probablement le déterminant essentiel. Ainsi, certaines espèces réputées annuelles présentent, en fait, dans certaines conditions, des mécanismes de ce

type. Les Hépatiques à thalle et, en particulier, le genre *Riccia* ainsi que les Pottiacées présentent de nombreuses espèces reviviscentes. Du fait des contraintes environnementales drastiques, les populations bryophytiques sont très instables dans le temps et dans l'espace et sont soumises à de grandes variations d'effectif d'une année à l'autre.

L'importance de la strate bryophytique dans l'équilibre du milieu "mare temporaire" est souvent négligée. Les tapis de Pottiacées, comme ceux de *Pleurochaete squarrosa*, espèce sociale fréquente en bordure de mare, ou encore les croûtes compactes formées par de nombreuses Hépatiques à thalle, s'opposent à une dessiccation excessive du substrat durant les périodes critiques et favorisent ainsi, dans une certaine mesure, les groupements de *Isoetion*. D'autres Bryophytes sociales peuvent au contraire favoriser l'évaporation dans les cuvettes les plus humides par mise en contact d'une surface d'eau plus importante avec l'air ambiant (phénomène de pompe capillaire). La strate bryophytique, par l'importance de la biomasse cumulée qu'elle représente, joue un rôle considérable dans l'enrichissement en matière organique des sols quasi-squelettiques de nombreuses mares temporaires. Durant la mauvaise saison, les croûtes d'hépatiques peuvent également jouer un rôle protecteur du sédiment et des micro-organismes associés vis-à-vis des agressions extérieures (radiation, vent, érosion, etc.).

Hugonnot V. & J.P. Hébrard

a. Les fugitives annuelles sont des espèces éphémères présentant un effort de reproduction sexuée fort (nombreux sporophytes), pas de reproduction asexuée et des petites spores à durée de vie longue.

b. Les itinérantes annuelles ont une vie courte (mais parfois plus d'un an), présentent un effort de reproduction sexuée fort (nombreux sporophytes), pas de reproduction asexuée et des spores grosses (d'où faible dissémination) à durée de vie moyenne.

c. Les colonisatrices sont des espèces à vie courte présentant un effort de reproduction sexuée et asexuée fort et des spores petites à durée de vie longue.

moins grand de rester là où la génération précédente a réussi à se reproduire, plutôt que de risquer une dispersion très aléatoire dans un milieu rare et discontinu. Klinkhamer *et al.*²⁰⁹ ont montré que plus les espèces constituent des banques de semences et moins elles sont aptes à la dispersion.

Chez les espèces des mares temporaires, des mécanismes de dormance* limitent le pourcentage de germinations lors d'une année donnée⁴¹ réduisant les risques d'extinction des populations³⁶⁵. La sortie de dormance est contrôlée, en partie, par des facteurs environnementaux, tels que la lumière, la saturation en eau du sédiment et la température, mais aussi par des processus physiologiques. Chez *Elatine brochonii*, Rhazi *et al.*³²⁴ ont mis en évidence deux facteurs contrôlant la germination : la saturation en eau du sédiment et la lumière.

Peu de données existent sur les pourcentages de semences d'une génération qui germent au cours d'un cycle hydrologique ou d'une mise en eau. En Australie, Brock⁶² a mesuré un taux de germination très faible (2,5 %) lors de la première année de remise en eau alors que Bonis *et al.*⁴² constataient un taux de germination beaucoup plus élevé, variant de 30 % pour les Charophytes à 50 % pour *Zannichellia*. De plus, ces auteurs constatent que des espèces capables de germer rapidement (non dormantes) au moment de leur

production vont entrer en dormance si elles ne trouvent pas rapidement des conditions favorables à leur germination. Ainsi ces espèces (par exemple *Callitriche truncata*) posséderaient, au même moment, un stock de semences jeunes, à fort taux de germination, et un stock plus âgé qui germe progressivement. Les informations sur la longévité des semences sont rares et parfois contradictoires (Encadré 18).

Pour un site donné, on peut souvent observer des différences entre la banque de semences et la végétation de surface. La présence, dans la banque de semences, d'espèces absentes de la végétation, peut indiquer que les conditions environnementales ne permettent pas la levée de dormance de ces espèces, que les germinations sont suivies d'échecs ou que certaines espèces sont éliminées par une compétition avec les communautés déjà établies. Par contre la présence, dans la végétation, d'espèces absentes dans la banque de semences, peut montrer des stocks semenciers transitoires, une colonisation récente (opportuniste) ou la multiplication uniquement végétative de certaines espèces.

Le nombre de semences viables dans la banque, plutôt que le comptage du nombre de pieds germés une année donnée (éminemment variable d'une année sur l'autre), est le meilleur moyen d'estimer la taille des populations.

d. Amphibiens

Jakob C. & M. Cheylan

Nature de l'habitat, facteurs physiques et biotiques

Les mares temporaires méditerranéennes sont des habitats très attractifs pour la plupart des espèces d'amphibiens en raison de plusieurs facteurs clés : l'absence de prédateurs (poissons notamment), l'absence de courant ou de variation brutale du niveau de l'eau et la température élevée de l'eau au printemps du fait des faibles profondeurs. Les facteurs clés de l'habitat de reproduction chez les amphibiens ont fait l'objet de nombreuses études en région méditerranéenne (voir, par exemple, Pavignano²⁹²).

La durée de mise en eau constitue un élément particulièrement important parce qu'il détermine le temps disponible pour le développement larvaire, qui conditionne lui-même le succès de la reproduction^{109, 194}. Des espèces comme le Triton marbré, la Grenouille de Perez ou le Pélobate cultripède exigent une longue durée de mise en eau pour accomplir leur cycle larvaire (2 à 4 mois). A l'opposé le développement larvaire du Crapaud calamite ou du Discoglosse est extrêmement bref (minimum 30 jours, voir aussi Encadré 20). La profondeur de la mare influence fortement la durée de mise en eau¹⁹⁸. Elle donne souvent une indication sur les potentialités de présence d'une espèce donnée mais pas systématiquement, par



Triturus marmoratus enroule ses œufs dans les feuilles des plantes immergées

Encadré 20. Plasticité de la reproduction des espèces par rapport aux dates de mise en eau

Face aux aléas climatiques de la région méditerranéenne, toutes les espèces n'ont pas la même capacité d'adaptation. Certaines sont plastiques, en général les espèces d'origine méditerranéennes comme les pélobates, pélodytes et discoglosses, alors que d'autres sont rigides, en général les espèces d'origine médio-européenne comme le Crapaud commun ou la Grenouille agile³³³. Les premières pourront déclencher leurs pontes plusieurs fois par an, à la faveur de fortes pluies, les secondes une seule fois dans l'année, en général à la sortie de l'hiver (février-mars). Chaque espèce a donc une phénologie de la période de reproduction différente. La variation des dates de mises en eau entre années permet à chaque espèce de se reproduire une année sur deux, en moyenne, sur un site donné. Un tel cycle bi- ou pluri-annuel est bien connu chez les amphibiens autour de la Méditerranée^{117, 181}.

Jakob C.

exemple, dans le cas des mares karstiques où les fluctuations des niveaux d'eau peuvent être très rapides.

La période de mise en eau joue également un rôle important pour le cortège et le nombre d'espèces présentes sur un site. Une mise en eau précoce est favorable aux espèces qui se reproduisent tôt (Crapaud commun, Grenouille agile, Pélobate, etc.) mais pas déterminante pour les espèces tardives (Rainette méridionale, grenouilles vertes). Par ailleurs, certaines espèces mettront à profit une mise en eau automnale pour se reproduire (Pélobate, Pélodyte et Discoglosse, essentiellement) et d'autres non (Crapaud commun, Grenouille agile, Rainette, tritons, etc.).

La présence d'une végétation aquatique sera déterminante pour certaines espèces²⁹² comme les tritons et la Rainette méridionale, notamment pour y fixer leurs pontes¹¹³. Elle sera, en revanche, peu importante pour d'autres (pélodytes, pélobates, discoglosses) et même défavorable pour des espèces comme le Crapaud calamite qui sélectionne plutôt les mares dépourvues de végétation.

La végétation rivulaire sera appréciée par des espèces comme la Rainette, le Crapaud commun, la Grenouille agile et les tritons, indifférente pour les discoglosses et les pélodytes, et plutôt défavorable pour le Pélobate ou le Crapaud calamite.

L'ombrage des mares est un facteur favorable pour des espèces comme les tritons^{116, 350}, mais défavorable pour d'autres comme le Crapaud calamite qui préfère les mares ensoleillées avec une température de l'eau plus élevée²⁸. Néanmoins, le Triton marbré se reproduit également dans des mares peu ombragées, si la profondeur de la mare permet une faible température de l'eau.

Une salinité nulle ou très réduite est exigée par la plupart des amphibiens. Il n'y a guère que le Pélobate, le Discoglosse et le Crapaud calamite, qui supportent des eaux légèrement salines.

Presque toutes les espèces, hormis le Crapaud commun et les grenouilles vertes, craignent la présence de prédateurs, surtout de poissons prédateurs des œufs et des têtards, qui sont généralement absents des mares temporaires endoréiques (Scocciati³⁵⁵ pour revue).

L'étroite dépendance de ces différents facteurs clés rend difficile une hiérarchisation de ceux-ci. Il convient, en outre, de prendre en compte d'autres facteurs tels que l'historique de la mare, son substrat, sa situation géographique et son contexte paysager (degré d'isolement par rapport à d'autres mares).

3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

Instabilité du milieu physique et exigences des espèces pour leur cycle annuel

L'hydropériode* est d'une grande importance pour la reproduction et la persistance des espèces dans le temps. Elle conditionne largement le succès de la reproduction et, par là, quelles espèces sont présentes sur un site donné. Au sein des communautés batrachologiques* méditerranéennes, les espèces sont plus ou moins flexibles quant à la date et à la durée de mise en eau (Encadré 20). Certaines espèces utilisent les mares dès la mise en eau, en automne, pour s'alimenter (Triton marbré, Triton crêté) ou s'y reproduire (Pélobate cultripède), d'autres à la sortie de l'hiver seulement (Crapaud commun, Grenouille agile) et d'autres, enfin, à la fin du printemps (Rainette, grenouilles vertes). A ces trois catégories, on peut ajouter les espèces opportunistes comme le Pélodyte ou le Discoglosse, qui se reproduisent dès qu'il pleut, hormis en plein hiver et au cœur de l'été.

La grande variabilité entre années des dates de mise en eau des mares endoréiques* méditerranéennes peut provoquer l'absence de reproduction une année donnée pour les espèces automnales ou de fin d'hiver (Encadré 21 et Tab. 1, Chapitre 2a). Le succès de reproduction peut donc varier selon les années, ce qui diffère assez nettement des situations observées hors région méditerranéenne où

Encadré 21. Variabilité pluviométrique (1997-2000) et reproduction des amphibiens dans les mares de Roque-Haute (Hérault, France).

En 1999, une mise en eau tardive des 198 mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute (en mai au lieu d'octobre/novembre) a provoqué, dans la communauté d'amphibiens, une situation quasi inversée par rapport aux autres années¹⁹⁸. Les espèces qui colonisaient le plus de mares en 1997, 1998 et 2000, n'ont pas pu se reproduire cette année-là. A l'inverse, les espèces qui occupaient d'habitude un petit nombre de mares, ont pu se reproduire plus largement (Tab.12). Les espèces précoces comme le Triton marbré et le Triton palmé, ainsi que l'espèce tardive, la Grenouille verte, n'ont pas pu ajuster leur date de ponte à une mise en eau tardive. En revanche, les espèces flexibles comme le Crapaud calamite ont eu, cette année-là, un succès de reproduction bien meilleur.

Jakob C.

Tableau 12. Nombre de mares peuplées par des larves de tritons et des têtards entre 1997 et 2000 sur le site de la Réserve Naturelle de Roque-Haute.

Nom scientifique	Nom commun	année			
		1997	1998	1999	2000
<i>Bufo calamita</i>	Crapaud calamite	2	0	24	2
<i>Hyla meridionalis</i>	Rainette méridionale	42	29	39	35
<i>Pelobates cultripes</i>	Pélobate	16	1	4	0
<i>Pelodytes punctatus</i>	Pélodyte ponctué	23	17	10	0
<i>Rana perezi</i>	Grenouille de Perez	9	10	0	1
<i>Triturus helveticus</i>	Triton palmé	40	39	0	27
<i>Triturus marmoratus</i>	Triton marbré	37	33	0	34

Encadré 22. Durée et plasticité du développement larvaire

En région méditerranéenne, la durée du développement larvaire conditionne largement le succès reproductif. On y rencontre des espèces à cycle larvaire long (tritons, Pélobate, alytes), des espèces à cycle court (Crapaud calamite, discoglosses) et des espèces intermédiaires (Pélodyte ponctué, Rainette méridionale, grenouilles vertes). Comme le temps de mise en eau est fonction de la pluviométrie, l'assèchement du site de reproduction peut se produire plus tôt une année de faibles précipitations, ce qui entraîne un échec de la reproduction chez les espèces à cycle long ou à reproduction tardive. En réponse à ces aléas, les amphibiens sont capables, dans une certaine mesure (norme de réaction propre à chaque espèce), d'adapter leur durée de développement larvaire à la durée de mise en eau¹¹⁰. Les années favorables, des jeunes de grande taille seront produits et les années défavorables, des jeunes de plus petite taille. L'abaissement du niveau de l'eau a également pour effet d'accroître la température de l'eau, ce qui permet aux larves d'accélérer leur développement. Tous ces mécanismes concourent à une bonne adaptation des amphibiens au caractère aléatoire du climat méditerranéen.

Jakob C.

la reproduction des amphibiens est le plus souvent annuelle. En général, ceci ne met pas en danger la survie de la population à long terme du fait de la longue durée de vie de la plupart des espèces.

La durée de mise en eau peut également varier entre années avec un impact important sur le succès reproductif des espèces (Encadré 22). Une espèce bien adaptée aux mares méditerranéennes pourra finir ou accélérer son développement jusqu'à la métamorphose pour échapper à un assèchement précoce, tandis qu'une espèce à cycle larvaire long ne pourra pas pondre ou sera condamnée à l'échec cette année-là. Enfin, les remises en eau occasionnelles ont une grande importance pour les espèces peu compétitives comme le Crapaud calamite, qui recherche surtout les mares dépourvues de prédateurs invertébrés et d'autres espèces d'amphibiens.



Une ponte desséchée de *Pelodytes punctatus* dans une mare précocement asséchée

Cheylian M.

Les mares temporaires méditerranéennes

Ségrégation spatiale et temporelle

Les mares constituent des milieux clos, de petite dimension, qui génèrent sans doute des phénomènes de compétition²⁷³. Cette compétition est partiellement diminuée par deux mécanismes : la ségrégation temporelle et la ségrégation spatiale. La ségrégation temporelle est forte pour les dates de reproduction (présence des adultes), moindre en ce qui concerne les larves. Une étude menée en Espagne a montré qu'il existe une différence significative dans la période reproductive des espèces mais également au sein des espèces³³³, les mâles plus grands et plus compétitifs étant les premiers à occuper la mare pour s'accoupler. Dans le Midi de la France, il est rare d'observer plus de 2 à 3 espèces d'Anoures en reproduction simultanée sur un site, ce qui limite les contacts entre espèces. Les associations les plus souvent observées se font entre le Pélobate et le Pélodyte à l'automne, entre le Crapaud commun, le Pélobate et le Pélodyte en fin d'hiver, ou entre le Pélobate et le Crapaud calamite au printemps. Parfois, cette simultanéité entraîne des accouplements entre espèces, par exemple un mâle Crapaud commun avec une femelle Pélobate mais ces cas restent, cependant, peu nombreux.

La ségrégation spatiale renforce l'isolement des reproducteurs, notamment dans le cas d'un réseau de mares (Encadré 23). Dans le cas de mares uniques, utilisées par plusieurs espèces (jusqu'à 6 espèces d'Anoures dans le Midi de la France), on observe généralement une ségrégation spatiale lors des pontes. A la mare de la Fertalières (Hérault), les pontes de Pélobate et de Crapaud commun sont toujours localisées sur les mêmes portions de rives d'une année à l'autre, avec une séparation assez nette entre les 2 espèces. De la même façon, les têtards de Crapaud calamite, de Pélodyte et de Pélobate n'exploiteront pas exactement les mêmes zones de végétation au sein d'une mare : les deux premiers seront plutôt cantonnés aux marges de la mare, dans les zones peu profondes et le troisième au centre de la mare, dans les parties les plus profondes.

Encadré 23. Ségrégation spatiale et temporelle des mares à Doñana

Diaz-Paniagua^{114, 115, 116} a pu observer, dans un réseau de 16 mares temporaires du Parc National de Doñana (sud-ouest de l'Espagne), les périodes larvaires de 10 espèces d'amphibiens durant six années. Les espèces qui pondaient le plus tôt en saison, donc en automne, étaient *Discoglossus galganoi* et *Pelobates cultripes*. Ces deux espèces ont montré, au cours de l'étude, la plus grande variation dans leur dates de début de ponte en relation avec les variations annuelles de mise en eau des mares.

La ségrégation spatiale des espèces dépendait essentiellement de la profondeur de la mare. Trois groupes ont été mis en évidence : un groupe qui pond dans les mares les plus éphémères, évitant ainsi les autres espèces (*Bufo calamita* et *Discoglossus galganoi*), un groupe qui pond dans les mares temporaires restant en eau assez longtemps (*Triturus marmoratus*, *T. boscai* et *Hyla meridionalis*) et un groupe utilisant les mares à inondation longue, voire pérennes (*Pelodytes punctatus*, *Pelobates cultripes*, *Bufo bufo*, *Rana perezi* et *Pleurodeles waltl*).

Jakob C.

e. Invertébrés

Thiéry A.

De nombreuses études ont porté sur la richesse des peuplements de macro-crustacés des milieux temporaires dans plusieurs pays et sous différentes influences climatiques en Europe^{9, 52, 282, 410}, en Australie^{26, 218}, aux USA¹⁶⁸ et en Afrique^{49, 106, 147, 148, 189, 250}.

En revanche, peu d'études ont été menées sur leur fonctionnement. L'hydrologie ressort, néanmoins, comme l'un des facteurs clés : elle conditionne la présence, la composition et la structuration des biocénoses* (flore, faune, etc.), et régule les communautés d'invertébrés aquatiques.

Structure de l'habitat

On distingue trois paramètres hydrologiques principaux : la durée de mise en eau, la qualité des eaux et la période (saison) à laquelle se fait la mise en eau.

La durée de mise en eau est déterminée par le climat (pluviosité, etc.), les sols (nature, porosité, etc.), la profondeur de la mare, la présence et la proximité d'une nappe phréatique. Elle intervient directement dans la structuration des communautés du fait de la dualité faune résidente-faune migrante telle qu'elle a été définie par Giudicelli & Thiéry¹⁶⁶ (Chapitre 2d). D'après les données recueillies dans des mares temporaires de divers pays du Bassin méditerranéen (France, Maroc, Algérie, etc.), la dynamique de colonisation s'établit^{148, 375, 377, 380} selon 4 phases plus ou moins distinctes :

- A. un stade pionnier avec une faible richesse, une dominance des espèces résidentes à stades de résistance et quelques espèces migrantes (moins de 5),
- B. un stade d'accroissement de la richesse par apports d'espèces migrantes (Hétéroptères, Coléoptères, Diptères, etc.),
- C. un stade d'équilibre (déroulement des cycles vitaux, reproduction, etc.),
- D. une phase de sénescence, où l'on constate une émigration et la disparition de certaines espèces résidentes à cycles courts (Anostracés, Cladocères, Rotifères, etc.).

A partir de ce modèle, la durée de mise en eau va permettre ou non l'installation et le développement de ces phases successives. Ce modèle dynamique reste toutefois théorique et doit être adapté à la diversité des situations :

- Dans le cas des milieux éphémères (moins de 3 semaines d'inondation, Fig. 15a), la richesse faunistique est faible. La faune d'invertébrés n'est représentée que par des crustacés à cycles courts (Copépodes cyclopoïdes), quelques vers et des Diptères ubiquistes* (Chironomides, Culicides, etc.) venant pondre dès que la mise en eau est détectée. Quelques Coléoptères, comme *Agabus nebulosus*, peuvent rapidement coloniser le nouvel habitat et assurer une forte prédation sur la microfaune jeune²⁰⁶. Dans ces milieux la diversité spécifique est faible, du fait de la prolifération de quelques espèces (niches écologiques vides, ressources nutritives en excès).
- Dans les mares temporaires (1 à 3 mois d'inondation, Fig. 15b) : les espèces pionnières* sont présentes, avec en particulier des macro-crustacés anostracés (*Branchipus*, *Lindiriella*, etc.) pouvant assurer leur reproduction du fait d'une durée de mise en eau plus longue. Suit la deuxième phase avec l'arrivée d'insectes migrants. Cette période se caractérise par une richesse croissante avec le temps. La diversité augmente du fait du rééquilibrage numérique des différentes espèces suite à l'établissement des relations trophiques*

3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

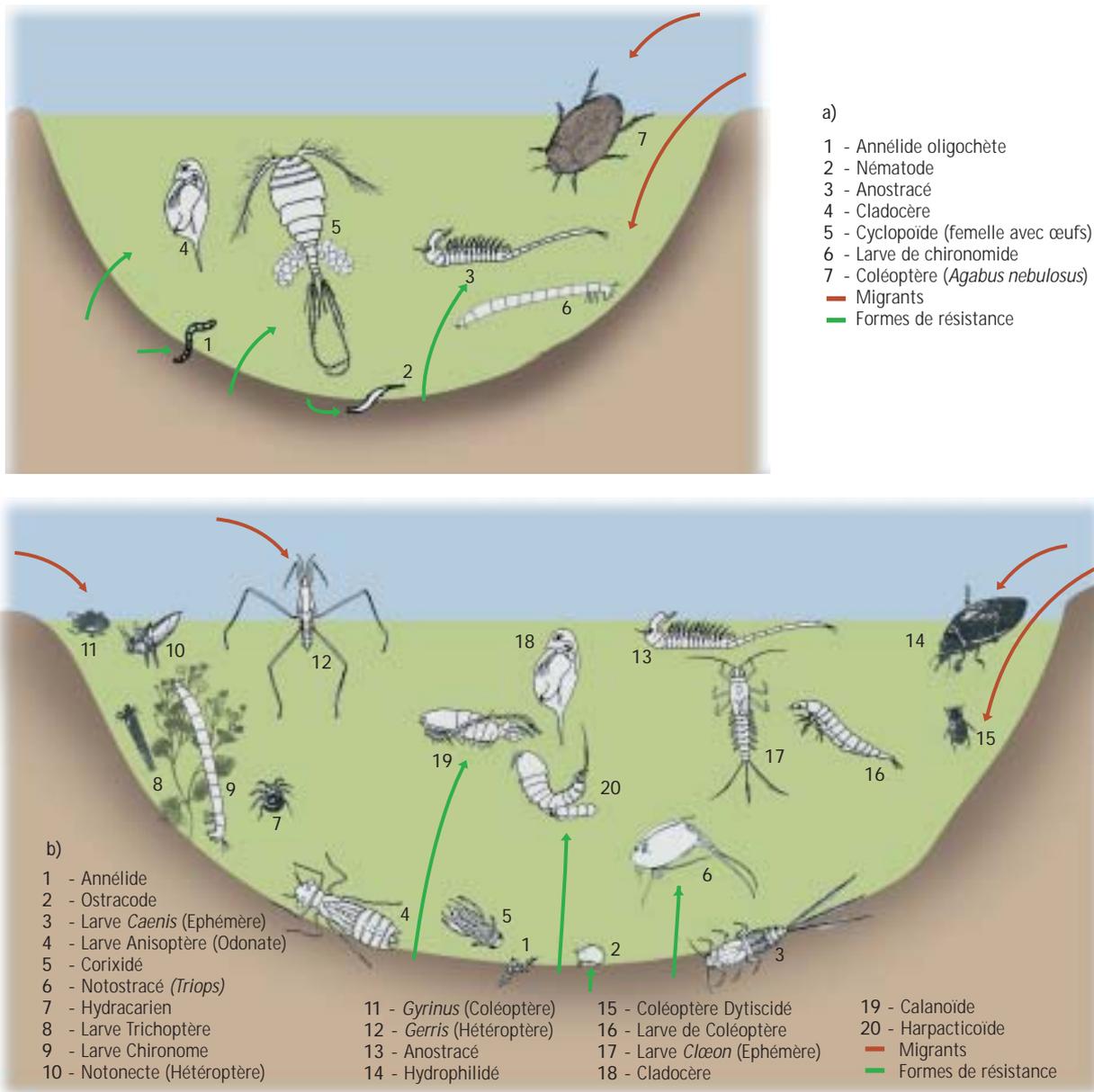
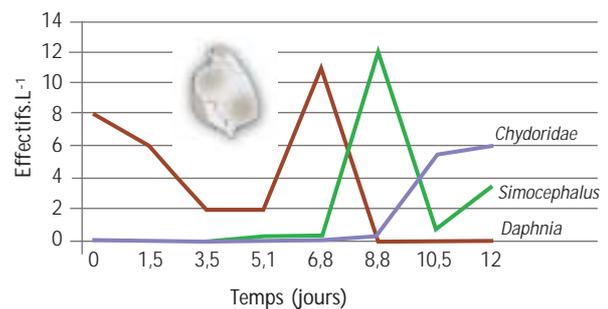


Figure 15. Structure des peuplements d'invertébrés dans les mares temporaires en fonction de la durée d'inondation. a) mare éphémère, b) mare temporaire

Figure 16. Succession des populations de Cladocères *Daphnia*, *Simocephalus* et *Chydoridae* illustrant la non compétition trophique au sein d'une même mare (d'après Laugier²²⁷)



(chaînes alimentaires). L'optimum atteint par la courbe dépend de la date d'assèchement.

- Dans les mares à durée de submersion plus longue (3 à 8 mois) la richesse augmente encore et les 4 phases peuvent être observées (cas de Bonne Cougne). Plus de 100 espèces peuvent parfois être notées au sein du biotope, avec toutefois des décalages temporels du fait de dates d'apparition et de durées de vie différentes. Au cours du temps, on assiste à une succession de populations^{211, 218, 363, 375, 377, 380, 410} (Fig. 16). Au sein du biotope la ségrégation est aussi spatiale du fait des exigences écologiques contrastées des espèces

(planctoniques, benthiques, etc.). Dans une mare temporaire, les espèces concurrentes sont rares du fait de la diversité des microhabitats et des régimes alimentaires (carnivores, filtreurs, racleurs, détritivores, etc.). Cette faible concurrence résulte à la fois du décalage temporel des stades de croissance et des préférences d'habitat. A titre d'exemple, si deux Anostracés coexistent au temps t , l'un sera au stade adulte reproducteur (*Branchipus schaefferi* ou *Tanytastix stagnalis*) et le second au stade juvénile (*Chirocephalus diaphanus* à croissance lente). Ces deux espèces n'exploitent pas les mêmes ressources alimentaires³⁸² du fait de différences anatomiques (distances entre les soies de leurs appendices foliacés*).

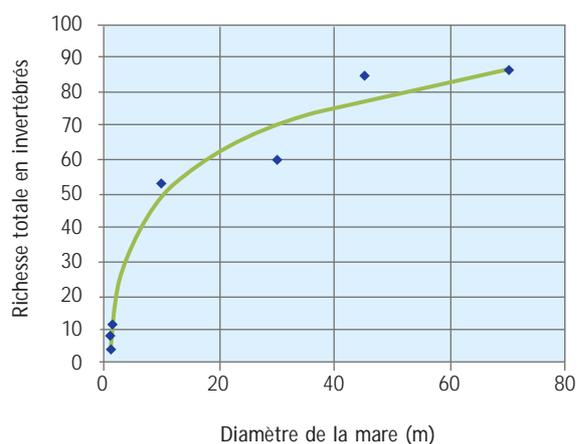
Facteurs géographiques

Les conditions d'éclairement (mares en terrain dénudé, mares forestières, etc.), et l'accessibilité tant pour l'entomofaune migrante que pour les oiseaux (Encadré 29, Chapitre 3f), jouent un rôle important dans la composition et la richesse spécifique. Les échanges de faune (connectivité*) dépendent aussi de la distance de la mare¹⁰ aux autres biotopes aquatiques, temporaires ou pérennes (réseau de canaux, rivières, lacs, étangs, etc.). Les mares temporaires fonctionnent un peu comme des îles^{125, 380} avec, en particulier, une richesse spécifique liée à la surface de la mare (Fig. 17). Comme pour les milieux insulaires, on assiste, avec une fréquence plus importante que dans les milieux continus, à des processus de spéciation avec l'émergence d'espèces endémiques*²⁷ comme *Linderiella*, *Tanytastix*, *Branchipus*, etc.

Qualité des eaux

Les exigences physiologiques de la faune invertébrée aquatique (excrétion et respiration) déterminent en partie leur présence potentielle dans une mare. La régulation osmotique dépend de la minéralité des eaux (salinité, dureté, etc.) qui varie entre sites mais aussi au cours d'un cycle annuel. La plupart des invertébrés d'eau douce ne survivent pas à des conductivités supérieures à 1,5 - 2 mS.cm⁻¹. Les processus osmotiques influent aussi sur l'éclosion des œufs de résistance des crustacés Branchiopodes et Copépodes. Aussi toute pollution (nitrates, phosphates, chlorures, etc.) met en péril la péren-

Figure 17. Evolution du nombre d'espèces d'invertébrés en fonction de la superficie de la mare (d'après Giudicelli & Thiéry¹⁶⁶)



Encadré 24. Mares temporaires : des milieux en surchauffe?

Les mares temporaires, du fait de leur profondeur et de leur couverture végétale faibles, présentent, à certaines périodes, des conditions de température parfois incompatibles avec la vie aquatique. La température agit directement sur la physiologie des organismes invertébrés (poikilothermes*) mais aussi indirectement par ses effets sur la solubilité de l'oxygène. Durant les périodes chaudes, où l'eau des mares peut parfois dépasser 30°C le jour, les crustacés *Triops*, par exemple, se trouvent proches du seuil létal, correspondant au seuil thermique de précipitation des protéines. Des disparitions brutales de populations se produisent en quelques heures lorsque l'eau passe le seuil de 32-33°C (Thiéry, données inédites).

Si la vitesse de développement est accélérée et la fécondité accrue, la contrepartie réside dans la moindre taille des individus à maturité et dans une longévité diminuée³⁸⁰. Les milieux temporaires de zones arides présentent une particularité originale liée à la turbidité des eaux. Observée dans des mares temporaires turbides en Israël⁴¹⁴, en Nouvelle Zélande²⁶ et aux USA¹³², l'existence d'une micro-stratification avec diminution de la température de 8 à 10°C à - 20 cm de profondeur (± 2 cm), restait inexplicée. Thiéry³⁸⁰ explique cette stratification dans les dayas du Maroc occidental. En résumé, les matières organiques particulières adsorbées sur les argiles en suspension piègent les radiations solaires et, en fonction du pH, se maintiennent en suspension du fait d'une augmentation de la viscosité de la couche superficielle de l'eau (épilimnion). La couche d'eau de 20 cm d'épaisseur qui a capté la température le jour demeure en surface la nuit, sans se mélanger avec la couche profonde. Cette dernière reste alors à la température de la nuit, soit de 8 à 10°C inférieure à celle de surface. Cette zone profonde (hypolimnion) offre un refuge thermique aux crustacés qui s'y regroupent le jour.

Lorsque l'assèchement devient de plus en plus prononcé, cette microthermocline disparaît et la colonne d'eau devient thermiquement homogène. Face à la forte augmentation de la température, les crustacés vont produire des protéines thermo-protectrices, les "Heat Shock Proteins" (HSPs), qui leur permettent de survivre quelques heures à plus de 36°C (une heure à 40°C chez *Artemia*). Cela correspond à une réponse métabolique au stress thermique comme le montrent les études de Miller & Mc Lennan²⁶⁶ sur *Artemia* et de Jean *et al.*²⁰² sur *Lepidurus*.

L'augmentation de la température de l'eau joue également un rôle sur l'activité des insectes, en déclenchant des vagues d'envol et de migration chez les Corixidae par exemple (*Sigara*, etc.). A l'inverse, les eaux chaudes de 20 à 25°C seront recherchées par des insectes en limite d'aire biogéographique, cas des espèces d'origine "éthiopienne" comme l'Odonate Anisoptère *Crocothemis erythraea*^{122, 123}, l'Hétéroptère *Anisops sardea* et le Coléoptère *Eretes sticticus*, considéré à tort comme endémique en Provence.

Thiéry A

nité des espèces. La température et la teneur en oxygène dissous sont des facteurs limitants pour la survie (Encadrés 24 et 25). Lors d'importants développements de populations algales, en saison chaude (printemps et été), des déficits en oxygène dissous de nuit peuvent devenir létaux pour les crustacés³⁸⁰.

Macrophytes

Le dernier facteur d'importance pour la macrofaune invertébrée est la présence d'herbiers submergés. Ils agissent comme des microhabitats refuges, cloisonnant la colonne d'eau et créant une hétérogénéité favorable à la biodiversité³⁹⁹. Comme le signale Aguesse², les rizières favorisent le développement d'*Ischnura elegans*, *I. pumilio*, *Crocothemis erythraea* et *Sympetrum fonscolombi*.

D'une façon générale, la diversité de la végétation et des hydrophytes* est un facteur déterminant de la richesse en Odonates d'une mare¹²⁰.

Les plantes émergées représentent des surfaces importantes colonisées par une microfaune sessile* qui sera une ressource nutritive pour des invertébrés racleurs (*Micronecta*, *Sigara*, etc.). De leur côté les Characées jouent un rôle important dans le piégeage des sédiments et contribuent à clarifier les eaux^{70, 342, 404}, ce qui a des effets

variables selon les espèces de crustacés. Les Cladocères, par exemple, sont favorisés par l'augmentation de la transparence de l'eau.

Les Characées métabolisent aussi le calcium et les carbonates pour l'édification de leur appareil végétatif et interviennent ainsi dans l'évolution de la qualité des eaux (Encadré 13, Chapitre 2a).

Si les phases dynamiques A et B décrites précédemment ne sont que peu végétalisées (inertie des germinations, croissance lente, etc.), les herbiers représentent une composante déterminante dans l'évolution des communautés animales lors des phases C et D.

Evolution des mares temporaires à moyen et long terme

Dans le temps, à l'échelle décennale, la mare temporaire ne reste pas stable mais évolue dans sa morphologie (comblement, etc.), ce qui entraîne des modifications de structure de sa biocénose*.

Encadré 25. Oxygène dissous et milieu temporaire

Dans les milieux temporaires, la teneur en oxygène dissous de l'eau est l'un des principaux facteurs limitants pour la survie de la faune invertébrée. Si la plupart des animaux ne sont pas affectés par des sursaturations supérieures à 150 %, les sous-saturations inférieures à 20 %, même limitées dans le temps (parfois quelques heures la nuit), représentent des seuils létaux.

Dans les mares temporaires, les teneurs en oxygène varient dans le temps et en fonction de la présence de végétaux submergés³⁸⁰ (Fig. 18). La végétation immergée (*Ranunculus*, algues filamenteuses *Spirogyra*, etc.) contribue à des fortes teneurs diurnes en O₂ dans l'eau (photosynthèse) et à des valeurs faibles pendant la nuit (respiration des végétaux). La végétation aquatique à feuilles émergées (*Heleocharis*, *Carex*, *Isoetes*, *Glyceria*, etc.) n'a que peu d'incidence. De plus, compte tenu des lois physiques de la solubilité des gaz, l'oxygène disponible diminue lorsque la température de l'eau augmente. Quand le milieu s'appauvrit en oxygène, les invertébrés aquatiques répondent de diverses façons :

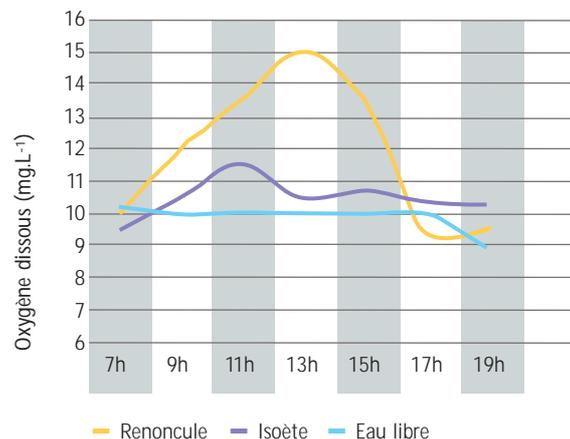
- en rentrant dans des phases de vie ralenties afin de limiter leur besoin en oxygène,
- en modifiant leurs activités et comportements biologiques (locomotion, etc.),
- en synthétisant des pigments respiratoires capables de mieux fixer l'oxygène. C'est le cas de certains crustacés, insectes et mollusques. Ainsi, les crustacés Branchiopodes (*Triops* par exemple) sont capables de synthétiser de l'hémoglobine extra-cellulaire¹⁴⁹. Chez les Anostracés *Artemia*, trois types d'hémoglobines, capables de fixer l'O₂ de façon réversible existent, ce qui leur donne une couleur rouge dans les conditions d'anoxie^{107, 268}. Les mollusques Gastéropodes pulmonés comme *Planorbis* ainsi que les larves de Diptères Chironomidae *Chironomus* du groupe *plumosus* et *thumni*, ont également cette capacité⁴¹³.

Outre la production d'hémoglobines, les crustacés peuvent modifier leur activité biologique en augmentant la vitesse de battements de

leurs appendices natatoires (ventilation forcée par accroissement du volume d'eau baignant les branchies). Ils modifient leur comportement par la réduction de leur consommation d'oxygène dissous¹³⁴ et par des migrations verticales chez les Anostracés²⁷¹, le retournement chez *Triops* (qui utilise la frange d'eau la plus oxygénée à l'interface air/eau), le regroupement dans la zone profonde donc plus fraîche de la mare chez les Notostracés. Une étude a ainsi montré que *Triops* ou *Leptosteria* ont des seuils létaux très bas, proches de 10 % de saturation, seuils qui ne sont que rarement rencontrés dans le milieu naturel³⁸⁰.

Martin C. & A. Thiéry

Figure 18. Evolution au cours d'une journée de l'oxygène dissous et du pH dans l'eau libre et dans un herbier (mare du Maroc) (d'après Thiéry³⁸⁰)



f. Dynamique et génétique des populations

P. Gauthier & P. Grillas

Introduction

Les mares temporaires ont une distribution discontinue. Analogues à des îles, elles sont séparées par des milieux très différents. Pour les

espèces strictement inféodées aux mares, l'analogie avec des îles est pertinente : les populations y sont isolées, souvent fluctuantes et à faible capacité de dispersion. En revanche, pour des espèces moins spécialisées, les mares peuvent constituer des habitats secondaires, plus ou moins durables. Ainsi, les mares sont peuplées à la fois par des espèces qui dépendent strictement de cet habitat et par d'autres qui l'utilisent de façon opportuniste.

On s'intéressera ici surtout à la biologie des populations des espèces spécialistes des zones humides temporaires : celles qui n'ont pas de refuge ou de population source à l'extérieur des mares temporaires,

Encadré 26. Suivi d'une population : le cas du Triton crêté *Triturus cristatus* sur le site de Valliguières dans le Gard (sud de la France)

Contexte

La population de tritons crêtés de l'étang de Valliguières (Gard) constitue une des dernières populations du Midi de la France. A ce titre, cet étang a été inclus dans le réseau des sites Natura 2000, en application de la Directive Habitats¹⁸. Depuis janvier 2000, cette population fait l'objet d'un suivi dans le cadre du LIFE "Mares Temporaires".

Problématique

La mise en eau de la mare est épisodique et conditionnée par les fortes pluies qui alimentent les eaux souterraines d'origine karstique (Encadré 12, Chapitre 3b). Durant les onze dernières années, seules cinq ont connu une mise en eau assez longue (assèchement en juillet-août) pour permettre le succès de la reproduction. En 2001, la structure de la population ne révélait que des adultes, laissant craindre un déclin rapide de celle-ci. Les questions qui se posaient alors étaient les suivantes. Quelle est la taille de la population ? Est-elle stable ou en diminution ? Est-ce qu'une reproduction bi- voire tri-annuelle suffit au maintien à long terme de celle-ci ? Peut-on augmenter la taille de la population et/ou son succès de reproduction afin de limiter ses risques d'extinction ?

Techniques utilisées

Un protocole de Capture-Marquage-Recapture (CMR) a été mis en place à partir de janvier 2000 à raison d'une visite tous les 15 jours durant la période de présence des tritons sur le site (novembre à mai environ, avec de fortes variations annuelles dans les temps de présence). Les tritons étaient capturés de nuit à l'épuisette et identifiés individuellement grâce aux taches noires qui ornent leur face ventrale (photo-identification individuelle). Trente-quatre visites sur le site ont permis 645 captures correspondant à 216 individus différents.

Résultats

La taille de la population a été estimée à 199 individus en 2001 (177-237) et 119 en 2002 (110-133) et un total de 213 individus pour les deux années, confirmant l'hypothèse d'une petite population (environ 100 femelles reproductrices). Les structures de taille montrent l'absence de juvéniles en 2001 dans la population. L'estimation des paramètres démographiques (taux de survie adulte, taux de recrutement) ne permet pas de modéliser avec précision l'avenir de la population. Une année de suivi supplémentaire est nécessaire. Cependant, les résultats montrent déjà que, pour une survie adulte estimée entre 59 et 88 %/an, la probabilité d'extinction de la population est très forte. Elle ne pourra se maintenir que dans l'hypothèse d'une survie adulte élevée (88 %/an) et avec un recrutement minimum de 56 individus tous les trois ans environ, ce qui est une valeur forte mais sans doute réalisable. Sans intervention sur le milieu (conservation d'un cycle de mise en eau bi- voire tri-annuel), un recrutement d'environ 30 % à chaque reproduction réussie sera nécessaire au maintien de

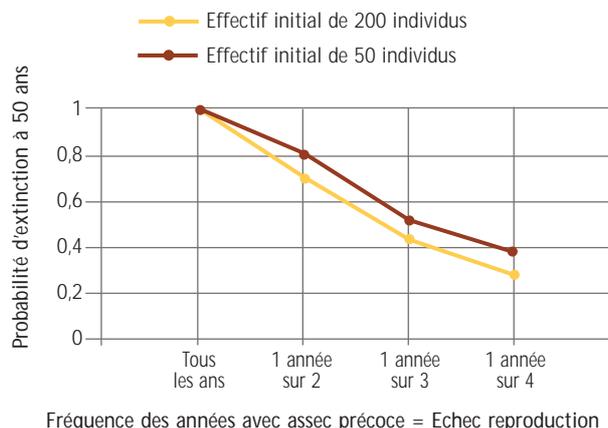


Capture nocturne et reconnaissance individuelle de *Triturus cristatus* à l'étang de Valliguières

la population. Avec une reproduction tous les ans, le recrutement nécessaire pour stabiliser la population n'est plus que de 15 %. Dans l'hypothèse d'une reproduction réussie tous les deux ans, la population a 95 % de chance de se maintenir au delà de cent ans si la survie adulte se maintient à 88 % et si, au minimum, 32 individus sont recrutés tous les deux ans dans la population (Fig. 19). Face à ce constat, le projet LIFE "Mares Temporaires" a identifié plusieurs actions de gestion favorables au maintien et à la survie de la population de tritons : le surcreusement de la mare pour prolonger la période d'inondation et permettre aux larves d'achever leur métamorphose plus fréquemment, la création de mares additionnelles pour augmenter les effectifs et limiter les risques d'extinction, la gestion du couvert végétal pour faciliter le cheminement des tritons pendant leur phase terrestre et la mise en place de pierriers à proximité des berges pour sécuriser l'émergence des amphibiens juvéniles vis-à-vis des sangliers.

Cheylan M., K. Lombardini & A. Besnard

Figure 19. Probabilité d'extinction d'une population isolée de Triton crêté soumise à différentes fréquences d'assèchement (d'après Besnard³²)



3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

ou celles qui doivent nécessairement y accomplir une partie de leur cycle.

La connaissance de la biologie des populations et l'évaluation de leur diversité génétique sont indispensables pour leur gestion et leur conservation à long terme. Il est généralement accepté que la capacité d'adaptation des populations est liée à leur diversité génétique. Inversement et paradoxalement, une bonne adaptation locale à des milieux extrêmes peut aussi avoir comme conséquence une diminution de leur diversité génétique. Pour évaluer la diversité génétique des populations d'une espèce, plusieurs paramètres clés sont à prendre en compte : l'histoire des populations, leur taille, leur degré d'isolement, le système de reproduction (auto ou allogamie*), la nature des flux de gènes et l'existence d'adaptations locales.

Une hiérarchisation des populations en fonction de leur niveau d'intérêt peut s'avérer nécessaire pour orienter le choix des gestionnaires vers telle ou telle population lorsque toutes, par exemple, ne peuvent pas faire l'objet de mesures conservatoires. Les biologistes de la conservation ont donc créé, dans les années 1980, la notion d'unité évolutive d'intérêt (Evolutionary Significant Unit ou ESU) : unité population qui mérite une gestion particulière et une haute priorité de conservation, sur la base d'une variation adaptative déterminée sur des données écologiques et/ou génétiques⁹⁴.

Des populations souvent petites et isolées

La probabilité d'extinction est plus grande dans les populations de petite taille, et, plus particulièrement, dans un environnement fluctuant comme les mares temporaires. Dans ces milieux, les populations sont souvent détruites totalement ou partiellement, par exemple par un assèchement ou une inondation précoce (cas du Triton crêté, Encadré 26), avant qu'elles n'aient pu accomplir leur cycle de reproduction.

Dans les populations de petite taille, l'augmentation de la consanguinité (dérive génétique) peut aboutir à l'accumulation de mutations défavorables, susceptibles de conduire à leur extinction. Elle s'accompagne généralement d'une diminution de la capacité d'adaptation (valeur sélective) des individus.

La faible taille des populations constitue donc un risque pour les espèces du fait du risque aléatoire d'extinction lié aux fortes fluctuations environnementales et de la réduction des capacités d'adaptation due à la consanguinité. Certaines caractéristiques biologiques des espèces comme le système de reproduction (autogamie*/allogamie*), la dispersion (du pollen et des semences) ou l'importance du stock semencier pour les plantes, peuvent accentuer ou atténuer ce risque.

Conséquences de l'isolement pour la reproduction et pour la dispersion

L'isolement et la petite taille des populations imposent des contraintes fortes pour leur dynamique. Pour les individus, les enjeux sont de laisser des descendants susceptibles de maintenir la population et de les disperser dans plusieurs sites pour éviter les risques d'extinction locale accidentelle.

La reproduction sexuée représente un coût²⁸⁶ dans la contrainte de la recherche de partenaires et du fait de la transmission d'une seule copie de ses propres gènes. En contrepartie, elle réduit la dépression

Encadré 27. Les paradoxes de l'Armoise de Molinier

L'Armoise de Molinier (*Artemisia molinieri*) est une espèce rare, endémique de trois mares temporaires du Var et décrite comme en danger d'extinction^{285, 261}. Les deux principales populations d'Armoise sont localisées dans les lacs temporaires de Gavoty (Besse-sur-Issole) et de Redon (Flassans-sur-Issole), inclus dans le projet LIFE "Mares Temporaires".

Torrel *et al.*³⁸⁹ ont réalisé une étude écologique et génétique sur les deux principales populations d'Armoise de Molinier visant à évaluer les risques encourus par cette espèce et à proposer des mesures de conservation. Les résultats étaient les suivants :

- Dans les deux sites, l'Armoise est très abondante (quelques milliers d'individus) et représente l'espèce dominante.
- La diversité génétique est élevée et inattendue chez une plante à distribution géographique aussi restreinte. De plus, aucun déséquilibre génétique (dérive) n'a été mis en évidence.
- Les deux populations, distantes de 4 km, sont très peu différenciées génétiquement ce qui indiquerait l'existence de flux de gènes (échanges de pollen ou de graines) entre elles ou un isolement récent.

Le taux de viabilité du pollen (10 % à Redon et 30 % à Gavoty) et celui de germination des graines (4 % et 14 % respectivement) sont peu élevés dans les deux populations. La faible fertilité de la population de Redon peut, en partie, être liée à la contamination des capitules par un champignon et aux conditions environnementales (forte concentration de nutriments, inondations irrégulières, impact anthropique, pâturage, etc.).

Dans ces conditions, l'Armoise se propagerait donc essentiellement par voie végétative grâce à un vigoureux système de stolons. Le taux de reproduction sexuée bas semble suffisant pour maintenir des populations denses et une diversité génétique importante. Torrel *et al.*³⁸⁹ ont conclu que les principales mesures de conservation devaient consister en un maintien en l'état des deux lacs (statut légal de protection et/ou acquisition par une institution publique) associé à une surveillance continue des populations.

En 2000, la moitié du Lac Redon a été labouré, détruisant une partie de la population d'Armoise et permettant l'expression d'espèces à forte valeur patrimoniale comme *Lythrum tribracteatum*, *Damasonium polyspermum* et *Heliotropium supinum*¹. Ce lac est pâturé avec 200 ovins en parcours extensif.

Finalement, l'Armoise de Molinier présente le paradoxe d'être une espèce rare avec un comportement d'espèce dominante et exclusive : le devenir des autres espèces sous couvert de l'Armoise est incertain. Compte tenu de son niveau d'endémisme élevé, l'Armoise représente un enjeu de conservation prioritaire par rapport aux espèces, également protégées mais beaucoup moins rares, dont elle partage l'habitat.

Gauthier P., D. Rombaut & P. Grillas



Artemisia molinieri, une espèce endémique mais dominante au lac Redon (Var, France)

de consanguinité* et augmente donc la "qualité" et les chances de succès des descendants. De nombreuses espèces animales et végétales des mares temporaires sont capables de se multiplier sans fécondation croisée : certains invertébrés pratiquent la parthénogenèse (Encadré 28) et l'autogamie* est fréquente chez les plantes. Dans des mares temporaires de la région de San Diego (USA), par exemple, 12 espèces sur 20 sont autogames⁴¹⁷. Dans la Réserve Naturelle de Roque-Haute, les populations de Scirpe maritime (auto-incompatible) ne produisent pas ou peu de graines du fait de leur isolement et du manque de pollen provenant des mares voisines⁷⁵. Les espèces végétales spécialistes des mares temporaires tendent à disperser pollen et fruits moins efficacement que les généralistes (voir plus bas). Avec des flux de gènes réduits, elles devraient présenter plus de différenciations entre populations que les espèces généralistes. La faible dispersion (quelques centimètres ou décimètres) peut engendrer l'apparition de différenciations génétiques au sein d'une même mare. En effet, Linhart²³⁶ a montré, dans des mares temporaires, l'existence de différenciations génétiques adaptatives entre des populations de *Veronica peregrina* distantes de 2 à 5 m : les plantes du centre de la mare étaient adaptées à une compétition intra-spécifique forte dans un environnement humide et prévisible alors que celles de la périphérie étaient adaptées à une compétition interspécifique élevée dans un milieu plus sec et instable.

La dispersion favorise la colonisation de nouveaux sites et évite l'extinction des espèces ou des gènes. Les œufs et les graines permettent la dispersion des individus alors que la mobilité du pollen ou des gamètes assure la dispersion des gènes. A court terme, en particulier dans les milieux insulaires, l'aptitude à la dispersion peut être contre-sélectionnée : la probabilité de réussir pour une plante peut être maximale là où ont poussé les générations précédentes. Les populations colonisant de nouveaux milieux isolés peuvent perdre très rapidement les caractères favorisant leur dispersion. Ainsi dans des petites îles, chez plusieurs espèces d'*Asteraceae*, une dizaine d'années seulement après leur introduction, une réduction de leur capacité de dispersion a été observée^{69, 83}. Les faibles effectifs facilitent ces adaptations. Chez les plantes des mares temporaires, cette réduction des mécanismes de dispersion a aussi été constatée⁴¹⁷ (Fig. 20).

A l'échelle de la Méditerranée, la colonisation de sites très éloignés par des cortèges floristiques et faunistiques similaires suggère, néanmoins, l'existence d'une dispersion sur de longues distances par les oiseaux, le vent, etc. Des spores, des graines et des œufs

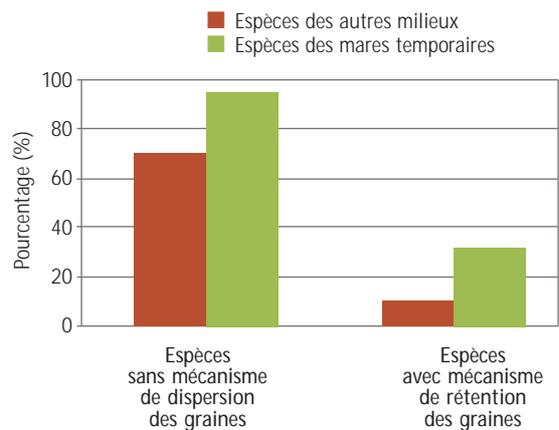


Figure 20. Taux d'espèces sans mécanisme de dispersion et avec des mécanismes de rétention des graines chez les végétaux des mares temporaires et des autres habitats en Californie (d'après Zedler⁴¹⁷)

d'invertébrés peuvent être transportés, parfois sur de longues distances, dans l'argile collée aux pattes des oiseaux ou supporter sans dommage le passage dans leur tube digestif^{143, 308}. Ce phénomène facilite vraisemblablement la colonisation de sites nouveaux et les flux de gènes entre populations. En environnement aride ou semi-aride, où les mares temporaires constituent des lieux privilégiés d'arrêt pour les oiseaux d'eau²⁰⁸, la distance de dispersion sera fonction de la durée et de la distance de leurs déplacements. Sur de plus courtes distances, d'autres vertébrés comme le bétail³⁸⁰, les sangliers, les rats⁴⁸ ou les lapins⁴¹⁸ sont aussi des agents de dispersion des graines ou des œufs de macro-crustacés. Le rôle des amphibiens mériterait d'être étudié^{40, 380}.

Champeau et Thiéry⁷⁴ ont observé un transport des œufs de crustacés par les vents sahariens depuis l'Afrique du Nord vers le sud de l'Europe. Ils expliquent l'existence d'un gradient sud-nord dans l'aire de répartition de certaines espèces comme le résultat d'un gradient de retombée en fonction de la masse des œufs. Les gros œufs de *Triops numidicus* retombent, par exemple, en Sicile et à Majorque alors que des œufs plus petits, comme ceux des Copépodes Calanoïdes, retombent plus au nord vers la Corse (Fig. 21). Les graines d'*Elatine brochonii* sont si petites que l'on peut supposer qu'elles sont transportées par des vents forts.

Encadré 28. La parthénogenèse : un moyen efficace de peupler rapidement le milieu

1. A la mise en eau, les œufs de résistance de Cladocères enfouis dans les sédiments éclosent et donnent naissance à deux femelles amictiques (diploïdes mais incapables de s'accoupler).
2. Ces femelles donnent naissance par parthénogenèse à des jeunes (ovo-viviparité) ou à des œufs capables d'éclore immédiatement (œufs immédiats). Les œufs immédiats éclosent pour donner des femelles amictiques et ainsi de suite. Ce type de reproduction a l'avantage de produire, à moindre coût, des individus en grand nombre (3 à 45 par femelle selon l'espèce et les conditions du milieu).
3. Lorsque les conditions environnementales deviennent plus drastiques (augmentation de la minéralité, de la température, etc.), les femelles amictiques produisent des femelles mictiques (diploïdes

mais capables de s'accoupler) ainsi que des mâles (de taille souvent plus petite que les femelles).

4. Fécondée par un mâle, la femelle mictique donne un œuf de résistance nécessitant une phase de maturation (phase d'assèchement suffisamment longue) avant l'éclosion. Ces œufs résistent quelques mois à plusieurs années, enfouis dans le sédiment lorsque les conditions du milieu sont défavorables, jusqu'à l'éclosion.

La parthénogenèse est un phénomène courant en milieu permanent (stable) où certaines populations (Cladocères, Rotifères) se développent en l'absence totale de mâle et d'œufs de résistance. Par contre, lorsque les conditions deviennent drastiques, le sex-ratio* (rapport du nombre de mâles sur celui de femelles) est proche de 1 et la survie des espèces repose essentiellement sur la production de stades de résistance issus de la reproduction sexuée.

Gauthier P. & A. Thiéry d'après Peters & Bernardi²⁹⁵

3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

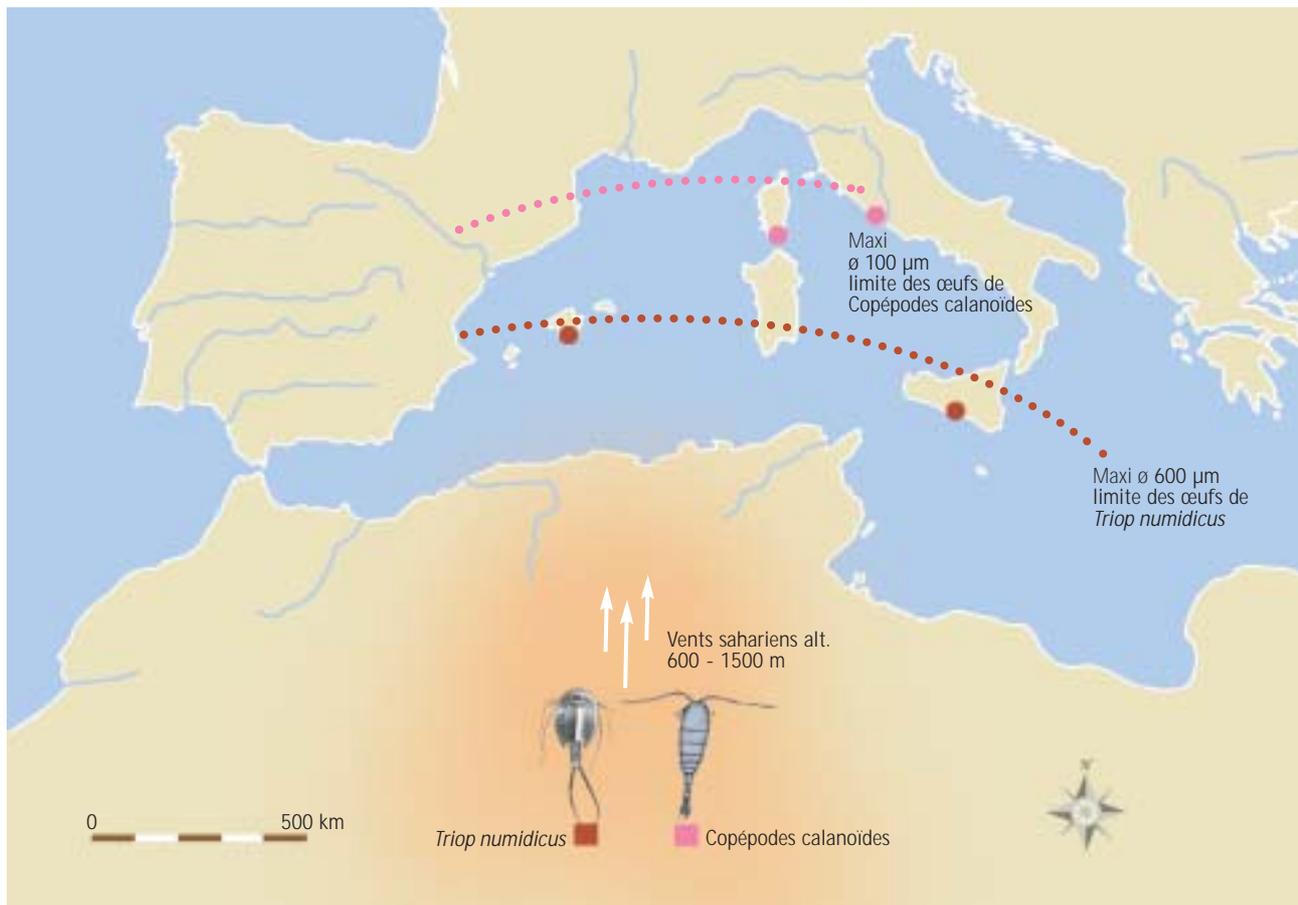
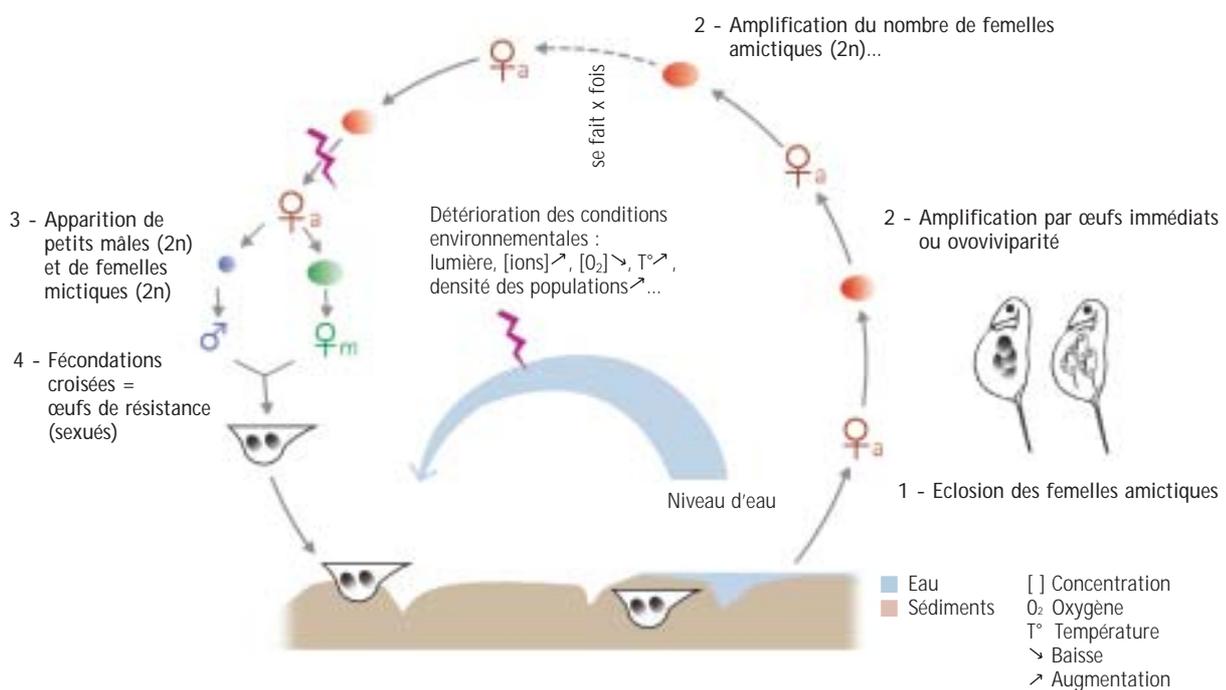


Figure 21. Carte de distribution de retombée des œufs de résistance de crustacés selon un gradient de taille (modifié d'après Champeau & Thiéry⁷⁴)

Figure 22. Cycle des Cladocères/Daphnidae



Encadré 29. La dispersion par les oiseaux

Dans les marais temporaires du Parc National de Doñana (sud-ouest de l'Espagne), Figuerola¹⁴³ a étudié le transport des graines, spores et œufs par les oiseaux. Il a ainsi observé un transport externe important sur le plumage et les pattes de 6 espèces d'oiseaux d'eau : 2 canards, 2 échassiers et 2 rallidés. Les graines adhéraient préférentiellement au plumage et les œufs aux pattes. Même certaines graines sans adaptation pour la dispersion (*Ruppia*) étaient transportées.

Le transport interne jouait aussi un rôle important avec environ 65 % des fientes des oiseaux d'eau capturés qui contenaient des propagules* non digérées et viables, appartenant à 7 genres de plantes ainsi que des crustacés et des Bryozoaires. Les oiseaux d'eau consommaient et déplaçaient encore un nombre important de propagules, en plein hiver, cinq mois après le pic de production de graines¹⁴⁴. Lors du jeûne prémigratoire, les oiseaux augmentent le temps de rétention des propagules (seize heures), accroissant ainsi leur distance de dispersion. Les oiseaux d'eau constituent vraisemblablement les principaux agents de dispersion d'œufs et de semences, au sein, vers et à partir des marais temporaires de Doñana¹⁶⁹.

P. Gauthier & P. Grillas

Banque de semences, dynamique et génétique des populations

Dans les conditions environnementales très fluctuantes des mares temporaires, certaines espèces de plantes et de crustacés ont évolué vers la production d'organes persistant plus d'une saison dans le sol (Chapitre 3, Encadré 32) et constituant ainsi des banques de semences (graines ou spores) ou d'œufs. Ces banques permettent aux populations de se maintenir même lors d'échecs de la reproduction, répétés sur plusieurs années consécutives. Au Maroc, par exemple, les années d'apparition d'*Elatine brochonii* dans les dayas (Fig. 23) correspondent aux plus pluvieuses, les graines restant en dormance* pendant les autres années³²⁶.

La banque de semences ou d'œufs augmente la taille effective des populations et leur diversité génétique. En accroissant la diversité

génétique et en mélangeant une année donnée des individus issus de plusieurs générations précédentes, la banque diminue le taux de changements évolutifs (constitue un frein à l'évolution) et limite les risques de réduction rapide de la diversité⁶⁴. Dans les milieux aquatiques temporaires, les banques atténuent les conséquences des fluctuations de taille des populations et permettent le maintien de leur diversité génétique.

La diversité génétique de la végétation établie ne représente pas un échantillon aléatoire de celle de la banque de semences¹²⁸. Elle résulte d'une sélection pouvant provenir, par exemple, de l'élimination des individus consanguins (contre-sélection) ou bien de taux de germinations différents selon les génotypes* (filtre environnemental à la germination).

Implications pour la gestion

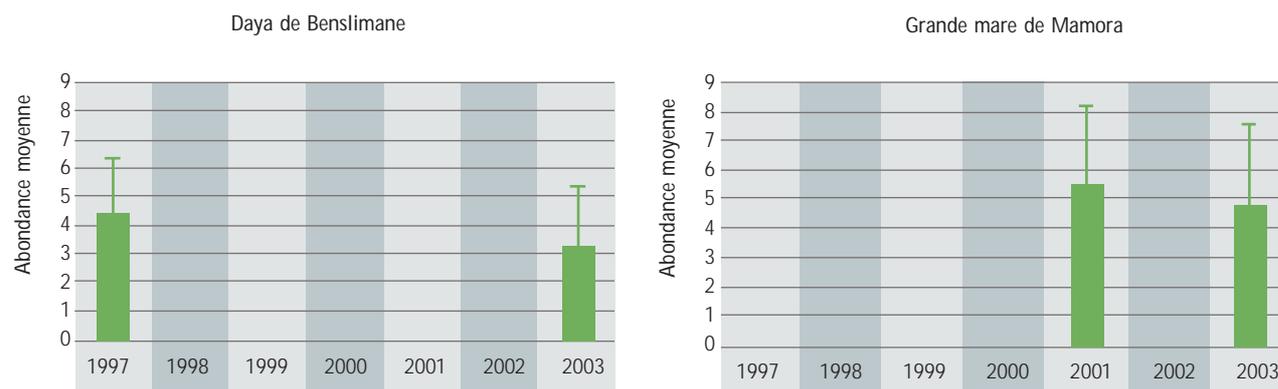
L'estimation de la taille des populations est fondamentale lors de la mise en place de mesures de gestion. On considère souvent qu'un effectif seuil de 100 individus effectivement reproducteurs est nécessaire dans une population²⁴³ soit 300 à 1 000 individus

Encadré 30. Génétique des populations de *Marsilea strigosa* à Roque-Haute

Marsilea strigosa est une espèce rare, endémique de certaines mares temporaires du Bassin méditerranéen. Sa variabilité génétique a été analysée à l'échelle méditerranéenne globale et à celle de la métapopulation* très fragmentée de la Réserve Naturelle de Roque-Haute (Hérault, France). L'étude montre que *Marsilea strigosa* est auto-féconde. A l'échelle méditerranéenne, la forte différenciation entre populations indique des flux de gènes très restreints ou nuls. De façon plus surprenante, les flux de gènes semblent également très limités entre les différentes mares de Roque-Haute, malgré leur proximité (quelques dizaines de mètres en général). La similitude apparente des mares entre elles cache une forte structuration génétique des populations de *Marsilea strigosa* : certaines d'entre elles ne contiennent qu'un génotype* tandis que d'autres renferment tous les génotypes rencontrés à Roque-Haute.

d'après Vitalis et al.⁴⁰⁶

Figure 23. Variation interannuelle de l'abondance d'*Elatine brochonii* dans deux dayas au Maroc



3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

Encadré 31. Espèces rares ou menacées

Il existe plusieurs façons d'être rare (Tab. 13). Pour les habitats très spécifiques comme les mares temporaires, la rareté des espèces sera plus particulièrement liée à celle de leur habitat (rareté de distribution plus que de nombre). *Isoetes setacea*, par exemple, colonise des sites peu nombreux et épars, mais souvent en grands effectifs³²⁸. On trouve toutefois, dans les mares temporaires, des espèces rares en effectifs réduits (par exemple *Marsilea* à Roque-Haute) qui, outre le peu de sites potentiels, doivent faire face à des problèmes démographiques et génétiques liés au nombre restreint d'individus. Les espèces rares ou menacées présentent souvent une

diversité génétique faible ou nulle qui résulte généralement du passage des populations par des goulots d'étranglement limitant la diversité intra-population et de l'absence de flux de gènes entre populations résiduelles. On considère généralement qu'une espèce spécialiste, très adaptée à un milieu particulier, est plus vulnérable qu'une espèce généraliste. Cependant, la rarefaction de ce milieu favorable (isolement) sélectionne les gènes induisant une moindre capacité de dispersion, ce qui, en retour, a de fortes chances de favoriser une bonne adaptation locale.

Gauthier P.

Tableau 13. Types de rareté chez quelques végétaux présents dans les mares temporaires (d'après Rabinowitz *et al.*³¹⁷)

Taille des populations	Habitat peu spécifique		Habitat très spécifique	
	Espèce à grande aire de répartition	Espèce à petite aire de répartition	Espèce à grande aire de répartition	Espèce à petite aire de répartition
Localement élevée	Espèces communes <i>Ranunculus ophioglossifolius</i>		<i>Illecebrum verticillatum</i> <i>Isoetes velata</i> <i>Callitriche brutia</i>	<i>Artemisia molinieri</i> <i>Ranunculus rodiei</i> <i>Aplum crassipes</i>
Partout faible	<i>Knickxia commutata</i>	<i>Marsilea batardae</i> <i>Morisia monanthos</i>	<i>Pilularia minuta</i> <i>Damasonium bourgaei</i> <i>Marsilea strigosa</i>	<i>Teucrium aristatum</i> <i>Laurenbergia tetrandra</i>

potentiellement reproducteurs. En dessous de ce seuil, les populations courent un risque important d'extinction au bout de 50 à 100 générations en raison de la probabilité élevée de l'apparition de mutations délétères. La protection de populations avec des effectifs inférieurs à ces seuils est incertaine et les efforts de gestion devront porter vers l'augmentation des effectifs.

Le critère de taille est souvent déterminant pour décider si une population requiert ou non un renforcement. Cette estimation sera facilitée si l'on connaît : l'isolement géographique, l'histoire de la population, le système de reproduction de l'espèce étudiée, la dispersion des semences et du pollen, l'histoire évolutive de l'espèce et de ses populations (expansion ou régression), et l'existence d'une banque de semences.

Des connaissances sur la diversité génétique de la population peuvent aussi s'avérer importantes. A long terme, un faible niveau de variation génétique (dérive) peut diminuer le potentiel d'adaptation de la population aux changements du milieu. Toutefois, des populations génétiquement peu diverses localement peuvent être importantes pour maintenir le niveau de variation global d'une espèce, en particulier si elles correspondent à des adaptations locales.

Selon les cas, différents principes de gestion devront être appliqués pour le renforcement des populations des mares temporaires. Dans le cas de populations résiduelles, le renforcement par des

individus issus du même site (après multiplication *ex-situ* c'est-à-dire hors-site) ou de sites très proches doit être favorisé pour maintenir les adaptations locales et surtout éviter les échecs liés à la mauvaise adaptation des populations introduites. Le renforcement par des populations plus lointaines peut, néanmoins, s'avérer nécessaire si les populations locales sont trop appauvries génétiquement ou ne peuvent pas être produites *ex-situ* (effectifs trop réduits, culture ou élevage non maîtrisée).

Dans le cas de métapopulations* (par exemple Triton, voir Encadré 33), des échanges peuvent être envisagés plus facilement, particulièrement entre sites de la métapopulation.

Lors de projets de réintroduction faisant suite à une extinction locale, les populations sources devront être sélectionnées avec soin, notamment en fonction des paramètres du milieu, de la proximité géographique et écologique.

En terme de conservation globale des espèces, il faut tenir compte du fort niveau d'isolement des populations. Le plus grand nombre possible de populations devra être préservé pour assurer une représentation maximale de la diversité génétique et phénotypique des espèces. Si des populations doivent inévitablement disparaître, il semble primordial de protéger celles présentant un bon état de fonctionnement, c'est-à-dire une taille suffisante, une reproduction régulière et, pour les plantes, une banque de semences viables.

Encadré 32. Prévoir l'imprévisible : les stratégies de résistance des invertébrés à l'assèchement

Pour une espèce aquatique, vivre dans une mare temporaire c'est répondre ou s'adapter à la disparition de son milieu de vie. La plupart des insectes migrent pour quitter un biotope devenu inhospitalier ou pour coloniser un nouveau biotope. Cependant, une part importante des invertébrés aquatiques ont développé des stratégies adaptatives, parmi lesquelles la production de formes (éco-phases*) résistantes est l'une des plus remarquable. Ces organismes sont qualifiés de résidents, par opposition aux migrants.

De nombreux groupes taxonomiques résidents peuvent coloniser les mares temporaires comme les Spongiaires (*Spongilla*), Cnidaires (hydres), Plathelminthes (Rhabdocoeles du genre *Mesostoma*), Nématodes, Annélides Oligochètes Naididae et Tubificidae, Rotifères, Bryozoaires Plumatellidae, crustacés Branchiopodes, Cladocères, Ostracodes, et Copépodes Cyclopoïdes, Calanoïdes et Harpacticoides.

On distingue différents modes de résistance :

Type 1 : les œufs de résistance en diapause* se rencontrent chez les crustacés Branchiopodes, Ostracodes et Copépodes, les éphippies chez les Cladocères, les statoblastes chez les Bryozoaires et les gemmules chez les Spongiaires (Fig. 24).

Type 2 : la déshydratation des adultes ou des larves s'observe chez les Némathelminthe (Fig. 24) et Rotifères bdelloïdes. Des stades larvaires ou adultes peuvent également résister en vie ralentie dans les sédiments ; c'est le cas des larves d'Odonates *Sympetrum striolatum*¹⁹⁰ (5 semaines dans les sédiments), de Diptères Chironomides *Polypedilum pharao*³⁷⁵ et de Coléoptères qui vont se nymphoser à sec comme *Berosus*³⁷⁵. La réactivation de ces organismes en quiescence* est liée directement à la réhydratation des sédiments.

Type 3 : des stades larvaires en quiescence (appelée aussi dormance) chez les Copépodes Calanoïdes reprennent leur développement immédiatement à la remise en eau.

Les formes de résistance de type 1 assurent plusieurs fonctions :

- la constitution d'une banque d'œufs similaire à celle de la banque de graines permettant une colonisation rapide de l'habitat dès la

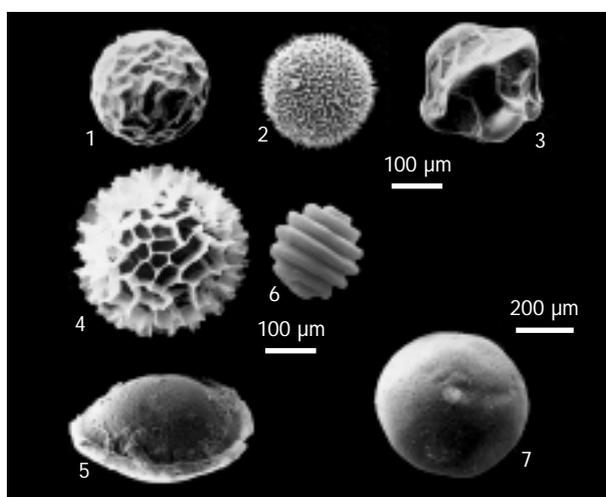
remise en eau ; les crustacés sont les premiers à coloniser la mare et, à ce titre, de véritables pionniers,

- la dissémination par les vents (anémochorie*) et les animaux (zoochorie).

Les œufs de Branchiopodes Anostracés et de Cladocères ont des structures et des morphologies spécifiques (Fig. 25) qui permettent l'identification des espèces^{278, 387} même lorsque le milieu est à sec (Chapitre 6f).

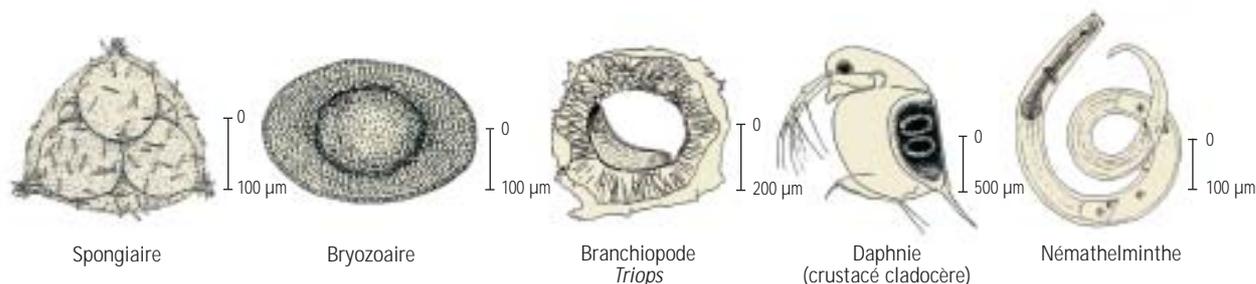
Thiéry A.

Figure 25. Morphologie au microscope électronique à balayage des œufs de résistance de 7 espèces de macro-crustacés de la région provençale



- | | |
|---|-----------------------------------|
| 1. <i>Branchinella spinosa</i>
Marais du Caban | 3. <i>Branchipus shaefferi</i> |
| 2. <i>Linderiella massaliensis</i>
endémique à 4 mares de Provence | 4. <i>Chirocephalus diaphanus</i> |
| | 5. <i>Tanymastix stagnalis</i> |
| | 6. <i>Imnadia yeyetta</i> |
| | 7. <i>Lepidurus apus</i> |

Figure 24. Oeufs de résistance d'invertébrés



3. Fonctionnement et dynamique de l'écosystème et des populations

Encadré 33. Déplacements intermares des tritons

Dans le réseau des mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute, Jakob¹⁹⁶ a marqué individuellement, avec des puces électroniques, 470 tritons marbrés (*Triturus marmoratus*), permettant de suivre leurs déplacements de 1998 à 2000 (Fig. 26 et 27). Au sein de la même année, les tritons se sont déplacés en moyenne de 27 m et au maximum de 163 m pour rejoindre une autre mare en eau. Entre années, la distance moyenne de déplacement était de 33 m et au maximum de 168 m. Une étude dans la vallée du Rhône (Lyon) sur des mares séparées par des distances croissantes²⁶⁴, montre que la distance de migration entre des populations de tritons alpestres (*Triturus alpestris*), palmés (*T. helveticus*) ou crêtés (*T. cristatus*) est relativement faible. Un isolement total peut être observé entre populations distantes de plus de 350 m.

Jakob C.



Jakob C.

Suivi par radiotracking des déplacements de *Triturus marmoratus* à Roque-Haute



→ Nombre de tritons déplacés vers une autre mare

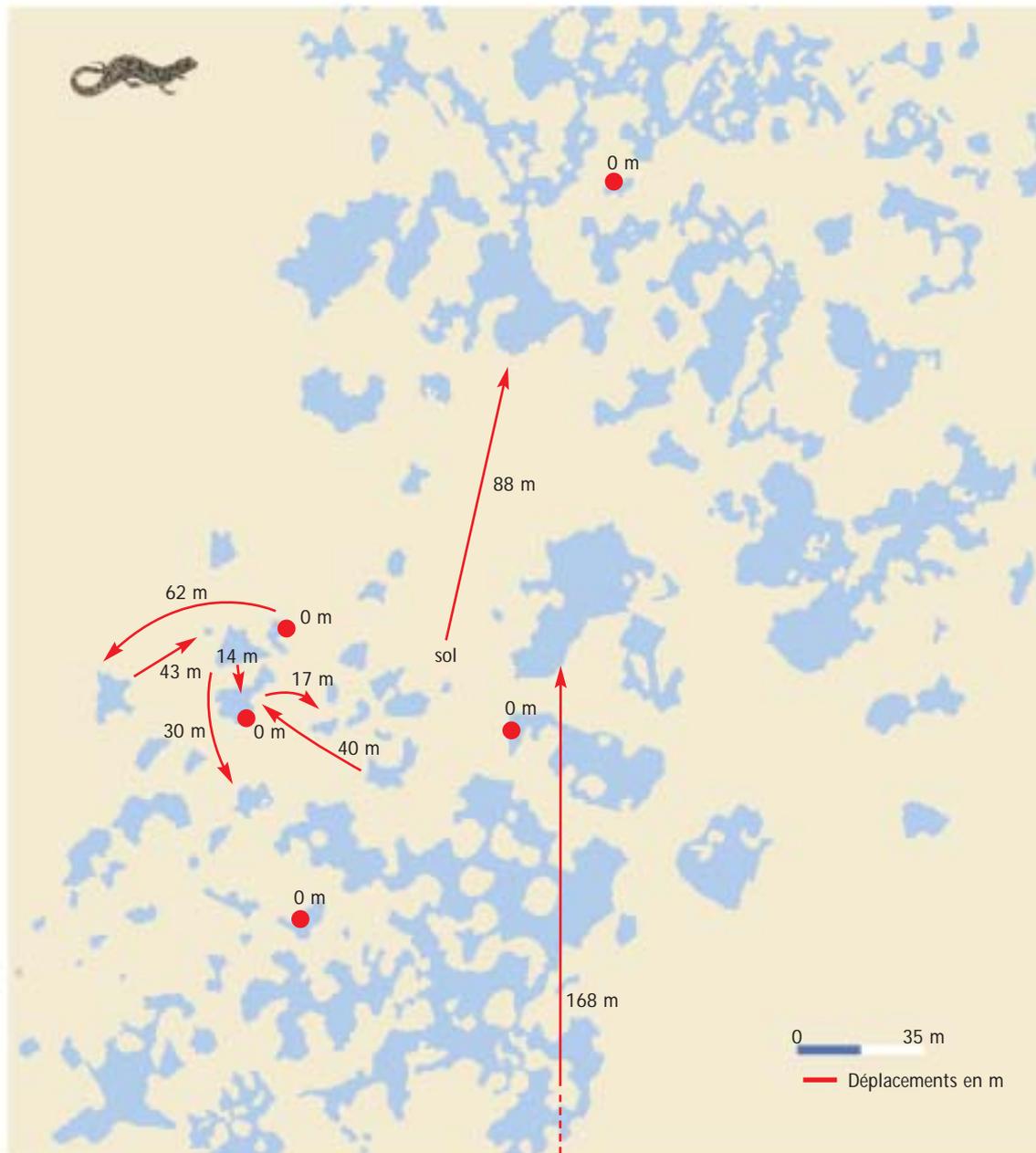
● Représentent le nombre tritons marqués au premier évènement de capture

Figure 26.

Déplacements des tritons marbrés marqués et recapturés au cours d'une période d'inondation (1998) à Roque-Haute

Les mares temporaires méditerranéennes

Figure 27. Déplacements interannuels de tritons marbrés marqués et recapturés à Roque-Haute (entre 1998 et 1999, entre 1999 et 2000, et entre 1998 et 2000)



4. Menaces sur les mares temporaires méditerranéennes

Gauthier P., P. Grillas & M. Cheylan

Les mares temporaires sont souvent dispersées dans l'espace et, du fait de leur faible surface, sont potentiellement faciles à détruire. Cependant, dans une perspective historique, l'action de l'homme sur les mares est contrastée : d'une part les pressions anthropiques multiples les détruisent ou les dégradent, d'autre part de nombreuses mares ont une origine artificielle, créées pour remplir diverses fonctions, dont celle d'abreuvoir pour le bétail³⁷³ (Encadré 34). Aujourd'hui, malgré l'absence de données précises, il est évident que la dégradation et la destruction des mares temporaires méditerranéennes l'emportent largement sur la création.

Les caractéristiques hydrologiques (durée, hauteur, dates) et la faible productivité (peu de nutriments*, sécheresse estivale) des mares temporaires sont les facteurs les plus importants pour la conservation de leurs espèces et de leurs communautés caractéristiques (Chapitre 3). Lorsqu'elles affectent ces facteurs, les activités humaines ont un impact sur la conservation des espèces qu'elles hébergent. Il convient de distinguer les atteintes conduisant à la destruction directe des mares (urbanisation, comblement, etc.) des dégradations ou perturbations (par exemple drainage partiel, pollution), moins irrémédiables, mais qui modifient leur fonctionnement écologique. L'introduction d'espèces envahissantes, la fermeture du milieu ou l'atterrissement* naturel perturbent aussi l'équilibre fragile de ces habitats et de leurs espèces.

Même si la plupart des menaces qui pèsent sur les mares temporaires sont communes à l'ensemble du pourtour méditerranéen, on constate un contraste entre les pays du Nord et ceux du Sud. Utiles pour une économie agricole basée sur une exploitation extensive, les mares présentent aujourd'hui un intérêt limité dans la plupart des régions européennes où elles sont abandonnées ou détruites^{284, 373}. Dans les pays du Sud, elles conservent au contraire une utilité dans leur contexte économique actuel. Leur importance risque, cependant, de diminuer à la faveur du développement économique.

Destruction des sites

Au cours des cinquante dernières années, l'urbanisme a subi un essor très important sur le pourtour méditerranéen, en rapport avec la croissance démographique et le développement du tourisme. Les zones humides temporaires en milieu périurbain sont confrontées à des menaces de comblements lors d'aménagements locaux routiers. Dans la région Languedoc-Roussillon, la majorité des régressions et des extinctions locales de plantes rares ont été provoquées par la destruction directe des habitats (urbanisation) et par l'intensification de l'utilisation des terres²²⁸. Près d'Agde, les mares de Rigaud ont disparu lors de la construction d'un lotissement²⁶⁰ et celles de Notre-Dame de l'Agenouillade (Agde, Hérault) sont encerclées par l'urbanisation. Les mares du Plateau de Vendres (Hérault) et de Rodié (Var) ont été dégradées ou partiellement détruites par des infrastructures routières. A Malte comme au Maroc, la disparition des mares consécutivement à l'urbanisation est fréquente près des villes^{21, 222, 322}.

La rarefaction des sites a des conséquences importantes sur les populations, notamment d'amphibiens, en réduisant les échanges

Encadré 34. Mares temporaires dans le sud de la France : un bilan parfois positif en nombre mais toujours négatif en qualité

Aucune étude ne permet aujourd'hui de mesurer le déclin des milieux temporaires. Cependant, si dans certains secteurs du sud de la France comme le massif des Maures (Var) ou le causse d'Aumelas (Hérault), les créations sont certainement supérieures aux disparitions, elles ne leur sont pas équivalentes en qualité. Dans le massif et la plaine des Maures, les créations ont deux fonctions principales : des petites retenues d'eau pour la défense des forêts contre les incendies (DFCI) et des mares à vocation cynégétiques. Certaines accueillent de belles populations d'amphibiens, surtout des espèces pionnières* (Crapaud calamite, Crapaud commun, Pélodyte) mais aussi des espèces rares (Pélobate). En revanche, elles présentent un faible intérêt sur le plan botanique, car souvent creusées dans la terre et donc boueuses. Sur le causse d'Aumelas, de nombreuses mares à vocation cynégétique, également attractives pour certains amphibiens, ont été créées au cours des vingt dernières années sans que l'on constate des destructions de mares anciennes (type lavognes, voir Chapitre 2a).

En Languedoc, Chaline⁷² reprenant en 2001 des inventaires de mares réalisés en 1974 par Gabrion¹⁵³, a constaté une disparition de 6 mares sur les 94 étudiées. Dans le même temps, les créations de mares étaient bien plus nombreuses parmi lesquelles Chaline distingue :

- les mares abreuvoirs, de plus en plus souvent bâchées et donc peu intéressantes pour la faune et la flore (sur les causes essentiellement),
- les mares à but cynégétique, petites, souvent cimentées, en général assez profondes et plus ou moins dépourvues de végétation,
- les retenues collinaires à but de DFCI, alimentées par des ruisselets, en général profondes et d'assez grande taille.

Ces nouveaux types de mares attirent quelques amphibiens pionniers* des milieux instables (Crapaud calamite, Pélodyte) ou généralistes (Crapaud commun, Triton palmé, Rainette méridionale) mais sont globalement bien plus pauvres que les mares traditionnelles de cette région.

Cheylan M.



Dans la plaine des Maures, la construction d'un golf a détruit de nombreux ruisselets temporaires à Isoetes durie

entre populations et donc leur survie à long terme (Chapitre 3d). Dans certains cas, la destruction du paysage peut conduire à l'extinction totale de toutes les espèces. C'est le cas, par exemple, du delta de l'Ebre, en Espagne où, suite à une artificialisation extrême du paysage, tous les amphibiens ont aujourd'hui disparu, jusqu'aux espèces les plus résistantes comme la Grenouille de Perez (Santos, com. pers.). En contraste, le delta de la Camargue n'a perdu aucune de ses espèces originelles grâce à la préservation d'espaces naturels encore importants.

Perturbations de l'hydrologie

En région méditerranéenne, la santé publique a justifié le drainage ou le comblement des mares, "foyers à maladie" redoutés par l'homme. Ainsi des mares ont été asséchées au Maroc²⁶³ et à Malte¹⁸² pour lutter contre le moustique (*Anopheles labranchiae*), vecteur du paludisme.

Les zones humides temporaires sont aussi comblées ou drainées pour augmenter les surfaces arables. L'intensification de l'agriculture est la principale cause de disparition des mares en Espagne entre 1955 et 1980 (Medina, com. pers.) et dans les costières nimoises (France) dans la même période³¹⁰.

Les pompages dans la nappe phréatique pour l'agriculture et pour l'approvisionnement en eau potable des zones urbaines, par exemple dans le Parc National de Donaña au sud-ouest de l'Espagne³⁵⁷, à Malte¹⁸² ou dans le nord-est de l'Algérie¹⁰⁵, aboutissent à l'assèchement précoce de ces milieux et mettent donc en péril leurs communautés d'espèces animales et végétales caractéristiques.

Encadré 35. La route, une barrière infranchissable

La construction d'infrastructures linéaires (routes, autoroutes, TGV, etc.) entraîne inévitablement la destruction de nombreuses forêts, prairies et zones humides.

Les routes provoquent une forte mortalité des amphibiens. Elle a été évaluée entre 34 et 61 % lors de la traversée d'une route ayant un trafic de 3 200 véhicules par jour et de 89 à 98 % sur une autoroute (trafic supérieur à 20 000 véhicules par jour)¹⁸⁴. Après une nuit d'orage, 456 tritons palmés, 314 rainettes méridionales, 2 crapauds calamites et 2 grenouilles rieuses ont été trouvés écrasés sur 60 m d'une route à faible trafic, située près de Montpellier⁷⁹. Une vaste enquête lancée en Catalogne à partir de 2001 devrait permettre de chiffrer cette mortalité sur l'ensemble d'une région²³⁹.

Infranchissables pour bon nombre d'espèces d'amphibiens^{36, 231}, ces barrières réduisent ou suppriment les possibilités d'échanges entre les populations situées de part et d'autre des voies³⁵³. Cet isolement rend les populations plus vulnérables au risque d'extinction que ce soit pour des causes génétiques, démographiques ou d'accidents environnementaux aléatoires⁴¹². Au cours des quinze dernières années, 2 des 4 populations de pélobates cultripèdes connues dans le département du Var se sont ainsi éteintes sans espoir de recolonisation compte tenu des distances qui séparent ces sites des populations les plus proches. En Allemagne, des populations de grenouilles rousses (*Rana temporaria*) ont montré un appauvrissement génétique suite à la création d'une autoroute³²⁰.

Gauthier P. & M. Cheylan



Tan Ham L.

Banalisation de la végétation de la mare de Grammont (Hérault, France) suite à sa mise en eau permanente

L'extraction de matériaux minéraux pour la construction entraîne une augmentation de la durée d'inondation et de la turbidité des mares au Maroc qui s'accompagne de leur appauvrissement en espèces rares³²⁵. La création de réservoirs pour l'irrigation ou la défense contre les incendies (DFCI), par surcreusement ou endiguement, provoque une mise en eau permanente des milieux temporaires. Plusieurs mares qui abritaient des crustacés rares (*Branchipus cortesi*) ont ainsi été surcreusées au Portugal et ont perdu leur caractère écologique temporaire²⁴⁴. La mare de Saint-Estève dans les Pyrénées-Orientales et la mare de Grammont près de Montpellier ont aussi été transformées en mares permanentes suite à des modifications hydrologiques de leur bassin versant^{11, 230, 284}. Ces changements hydrologiques conduisent à la diminution de la richesse floristique, notamment des Bryophytes (Hugonnot & Hébrard, com. pers.), à la disparition des espèces rares et à leur remplacement par une flore aquatique plus expansionniste à base d'hélophytes* (*Typha latifolia*, *Scirpus maritimus*, etc.). Cependant une augmentation de la durée d'inondation des mares peut s'avérer favorable à la faune aquatique (amphibiens, insectes, crustacés) en lui permettant d'achever son cycle de reproduction.

Perturbations par le feu

Le feu constitue une perturbation majeure en région méditerranéenne. Ses impacts sont peu étudiés mais probablement multiples : directs sur la faune, la flore et les stocks semenciers et indirects sur l'hydrologie, la sédimentation et les espèces exotiques, par exemple. Dans le cas des mares et ruisseaux temporaires, l'incendie a des effets positifs dans le sens où la destruction des ligneux et l'ouverture du paysage favorisent les espèces méditerranéennes. Il a également des effets négatifs sur les populations et sur le milieu (comblement par les cendres et les limons, etc.) pouvant affecter l'ensemble des espèces.

La biomasse végétale, la date du feu et l'humidité du sol sont des facteurs susceptibles de faire varier largement la température d'un feu et ses conséquences sur les espèces et leurs organes de résistance. Les plantes vivaces possédant des rhizomes ou bulbes souterrains résistent bien au passage du feu. Ainsi l'Armoise de Molinier ne semble pas affectée par le brûlis hivernal de ses tiges sèches. De même, les grands joncs ou les scirpes produisent de nouvelles feuilles dans les quelques semaines qui suivent un incendie.

4. Menaces sur les mares temporaires méditerranéennes

Le passage du feu a probablement un impact destructeur plus important sur les stocks semenciers superficiels et sur les plantes vivaces dépourvues d'organes de résistance souterrains (cistes, par exemple).

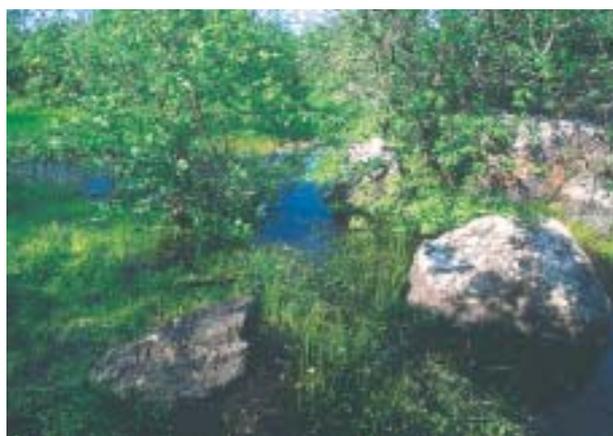
En ouvrant le milieu, le feu favoriserait l'installation des espèces exotiques pionnières^{*162}. La destruction de la ceinture de ligneux bordant les mares pourrait expliquer la propagation de *Dittrichia viscosa* dans les mares des Tre Padule de Suartone au sud de la Corse^{241, 242}. Les modifications de la dynamique des nutriments et de la teneur en composés toxiques relargués (phénols, tanins) n'ont pas été étudiées ; pourtant ils constituent aussi des menaces potentielles pour les espèces.

En Catalogne, une étude dans le Parc Naturel de Garraf a montré une diminution de la richesse spécifique et de l'abondance des larves d'amphibiens dans les mares touchées par le feu avec de fortes différences entre espèces : la Rainette méridionale (*Hyla meridionalis*) était la plus touchée tandis que le Pélodyte et la Grenouille de Perez étaient peu affectés⁸². Les espèces arboricoles seraient plus sensibles au feu que les espèces de milieu ouvert qui sont moins atteintes, voire à moyen terme, favorisées. Dans la Serra de Grandola (Portugal), un an après le feu, la communauté d'amphibiens était significativement altérée avec une réduction notable des effectifs d'Urodèles *Triturus marmoratus* et *Salamandra salamandra*⁹². Dans les Maures, immédiatement après un incendie, une des rares espèces encore présente est la Grenouille rieuse (*Rana ridibunda*), espèce envahissante à fort pouvoir reproductif (Cheylan, com. pers.). On manque cependant de recul pour évaluer l'impact à moyen terme des incendies sur les amphibiens. Pour combler ces lacunes, une étude est envisagée sur les mares du site Natura 2000 "Bois de Palayson-Colle-du-Rouet", à la suite des incendies de l'été 2003.

Les incendies peuvent aussi modifier le fonctionnement hydrologique des mares et ruisseaux temporaires (augmentation du régime de crue, évapotranspiration, etc.) par l'augmentation de l'érosion du bassin versant et des apports de sédiments qui en résultent (par exemple dans les Maures^{80, 260, 311}). Dans les petits ruisseaux aux lits peu profonds, un débit temporairement important peut évacuer la majorité des sédiments. En revanche, dans les ruisseaux plus importants les sédiments persistent durablement dans les vasques profondes, modifiant ainsi leurs caractéristiques hydrologiques (capacité d'accueil pour la Cistude, par exemple). Dans le cas des mares, l'accumulation sédimentaire augmentera avec la taille du bassin versant. Indirectement liées aux incendies, des opérations forestières de reboisement ou d'aménagement de défense contre les incendies, en bouleversant la topographie du sol, peuvent compromettre le bon fonctionnement du réseau hydrique des mares et ruisseaux temporaires (par exemple, le réseau hydrique du bois de Palayson ou de la plaine des Maures²⁶⁰).

Envahissement par des plantes compétitives (ligneux, hélrophytes*, etc.)

L'abandon des pratiques agricoles et en particulier du pâturage extensif des troupeaux se traduit par la "fermeture du milieu", c'est-à-dire la colonisation des milieux herbacés (pelouses, prairies) par des espèces ligneuses. La simple augmentation de la densité du couvert herbacé constitue une menace pour des plantes annuelles peu compétitives (Encadré 49, Chapitre 5c) et pour des



Roche J.

A Roque-Haute (Hérault, France), la dynamique des ligneux, suite à l'arrêt du pâturage, a un impact négatif sur les populations d'Isoetes setacea

amphibiens inféodés à des paysages ouverts : Pélobate cultripède (*Pelobates cultripedes*), Crapaud calamite (*Bufo calamita*) ou Pélodyte ponctué (*Pelodytes punctatus*). Les Bryophytes des mares temporaires ne survivent que très peu de temps lorsqu'elles sont soumises à l'ombrage ou à la concurrence des graminées coloniales (Hugonnot & Hébrard, com. pers.). Au contraire, les milieux pâturés irrégulièrement sont souvent très riches en Bryophytes.

L'inondation (hauteur et durée) limite l'extension des espèces ligneuses dans les mares temporaires. Cependant, les espèces tolérantes à l'inondation se développent en bordure et dans les zones peu profondes des mares. La progression des ligneux autour et dans les mares temporaires résulte généralement de l'abandon du pâturage des troupeaux. Ce phénomène entraîne une diminution du rayonnement solaire et de la température qui peuvent freiner la croissance des plantes herbacées (Encadré 46, Chapitre 5c). De plus, l'ombrage, la diminution de la vitesse du vent et de la température de l'eau réduisent l'évapotranspiration en hiver et tendent donc à augmenter les durées d'inondations. Inversement, la présence de certaines essences, grandes consommatrices d'eau, peut conduire à une forte augmentation de l'évapotranspiration pendant la saison de croissance et accélérer l'assèchement. Des mares sont ainsi asséchées par des plantations d'Eucalyptus, comme c'est le cas au Portugal pour la production papetière^{244, 300}, ou au Maroc pour le bois d'œuvre ou de chauffage, ou afin "d'assainir" ces zones souvent considérées comme insalubres (Rhazi L., com. pers.).

Apport de nutriments*

L'apport direct de nutriments dans les mares est probablement rare en France même si les marges de certaines mares sont cultivées. Certaines dayas marocaines sont, par contre, encore utilisées comme lavoirs par les populations locales qui y déversent des lésives riches en phosphates³²⁵. L'accumulation des fèces du bétail au sein des mares ou en périphérie immédiate est aussi une source potentielle de nutriments dont l'impact reste à évaluer.

Lorsque les mares temporaires constituent des îlots au milieu des grandes cultures céréalières ou viticoles, l'agriculture représente une menace par ses apports indirects en engrais *via* les eaux de ruissellement ou les eaux souterraines. L'accumulation des nutriments issus de l'agriculture a été observée dans le substrat argileux des dayas marocaines³²⁵.

Encadré 36. Les substances chimiques et les amphibiens

Les œufs et les larves des amphibiens sont particulièrement exposés aux effets toxiques en milieu aqueux mais les adultes, en estivation ou en hibernation, ne peuvent pas nécessairement fuir la contamination. Selon l'espèce, le stade de développement et le niveau de contamination de l'habitat, les amphibiens assimilent les agents toxiques par différentes voies : par la peau, par inhalation et/ou par ingestion directe ou indirecte (consommation des insectes cibles des pesticides). Même si les concentrations de pesticides dans l'environnement atteignent rarement les doses létales déterminées en laboratoire, les effets sub-létaux peuvent avoir des conséquences dramatiques particulièrement sur les larves (malformations, alimentation ou déplacement perturbés, retard de croissance, etc.) et entraîner, à plus ou moins long terme, leur disparition (Fig. 28). Chez les amphibiens, les pesticides peuvent interagir avec le système endocrinien. La température, les radiations UV-B et le pH sont connus pour amplifier leurs effets néfastes. Il semble enfin que la

présence dans l'environnement de plusieurs substances chimiques ait des effets cumulatifs.

Lorsque des pesticides doivent être utilisés dans une zone agricole, il est particulièrement important d'éviter les périodes de reproduction (phases de migrations vers et depuis les sites de reproduction, présence d'œufs et de larves dans l'eau, phase de dispersion des juvéniles) et de migration (mouvements des adultes entre résidences d'été et d'hiver) et de surveiller la manière dont la substance est appliquée en évitant de couvrir inutilement des zones alentours dont des mares. Améliorer les techniques agricoles et limiter les risques de contamination en filtrant les eaux d'écoulement avant qu'elles n'atteignent les plans d'eau sont deux stratégies fondamentales pour limiter les contaminations. Des zones tampons en marges des zones cultivées sont un des moyens les plus efficaces pour atténuer les contaminations.

Gauthier P. & M. Cheylan d'après Scocianti³⁵⁵ et Blaustein & Kiesecker³⁵

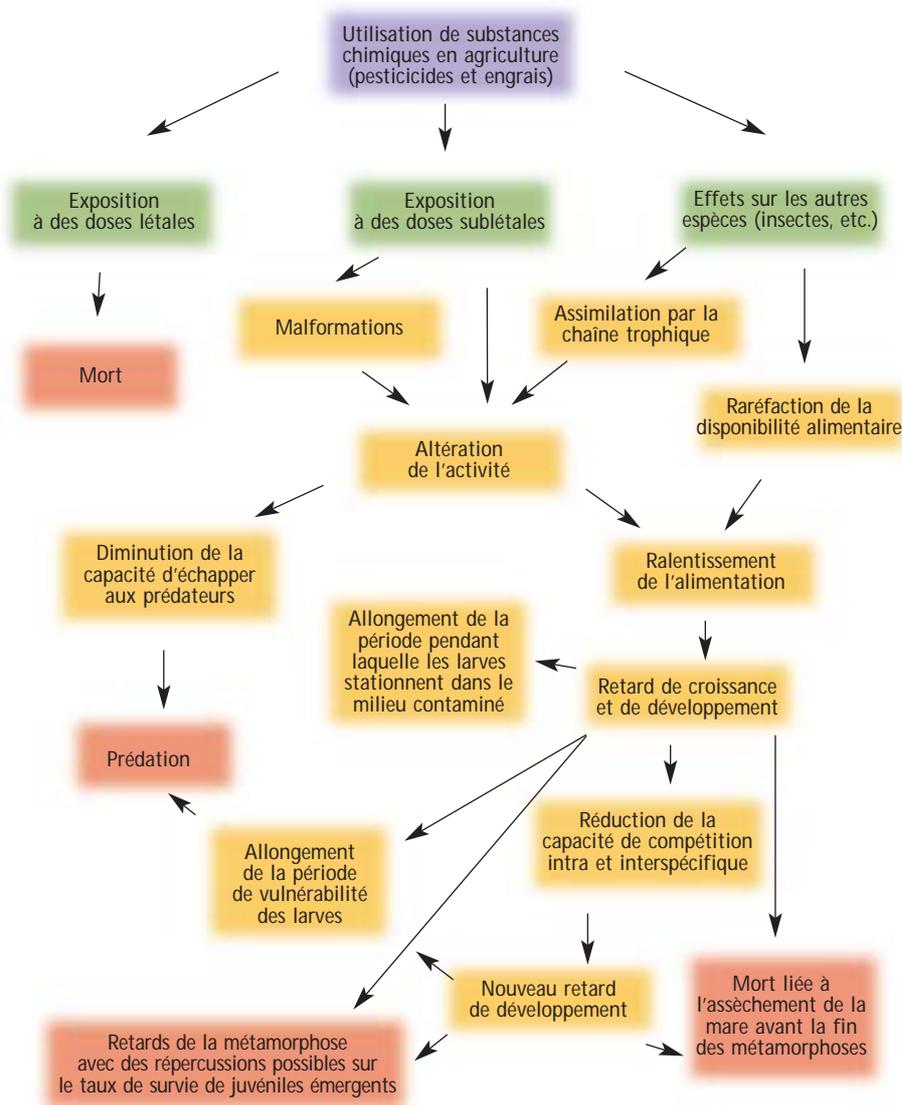


Figure 28. Effets possibles des substances chimiques de l'agriculture sur les populations d'amphibiens

4. Menaces sur les mares temporaires méditerranéennes

Plusieurs expériences en laboratoire ont montré que les larves d'amphibiens s'alimentent moins, se déplacent moins vite, présentent des déséquilibres, des malformations et un taux de mortalité accru quand des faibles niveaux de nitrates et de nitrites sont additionnés à l'eau^{249, 409} (Encadré 36). En Espagne, 3 espèces d'amphibiens se sont révélées très sensibles au nitrate d'ammonium : la Rainette arboricole, le Discoglosse de Galganoï et le Crapaud commun²⁸⁷. Chez la Rainette, une mortalité de 30 % a été constatée pour des concentrations de 50 mgL⁻¹ (concentration légale admise pour la consommation humaine). Les autres espèces, moins sensibles, montraient néanmoins une croissance ralentie et des anomalies de développement.

Les amendements en phosphore et en potassium peuvent aussi eutrophiser les mares, induire des proliférations algales et favoriser les espèces végétales compétitives au détriment des espèces rares et caractéristiques. Béja et Alcazar²⁹ soupçonnent ainsi que la prolifération des massettes (*Typha* sp.), dans des mares au Portugal, résulte d'une concentration croissante en éléments nutritifs. La pollution peut aussi être d'origine urbaine : au centre de l'Espagne¹⁴⁶ et au Maroc (Rhazi, Thiéry, com. pers.), on a pu observer des déversements d'eaux usées urbaines dans les zones humides temporaires. La mare d'Opoul (Pyrénées-Orientales, France) a été utilisée, dans le passé, comme exutoire de la station d'épuration des eaux domestiques^{210, 284}, sans que l'on sache si ces apports ont eu des conséquences fâcheuses sur les batraciens ou sur la flore.

Polluants toxiques et décharges

Dans le cadre de la lutte contre le paludisme, des produits insecticides sont déversés directement dans les mares (au Maroc²⁶³). Les apports indirects peuvent provenir des activités humaines diverses sur le bassin versant, notamment les produits phytosanitaires utilisés dans l'agriculture. Les routes sont des sources de pollution très diverses, que ce soit à l'occasion d'accidents impliquant des véhicules transportant des produits toxiques, par les lessivats routiers riches en hydrocarbures ou par les produits utilisés pour l'entretien des routes (herbicides, sels, chaux, etc.). Dans le cas des zones humides karstiques, l'origine de la contamination peut être beaucoup plus lointaine que ne le laisse suggérer le bassin versant superficiel (Chapitre 3b). Le degré de contamination d'un site varie surtout en fonction de la quantité de produit chimique déversée par unité de surface, mais aussi de la taille de la surface traitée et de la rémanence des substances. Il n'est pas rare de trouver des concentrations plus élevées de substances toxiques dans les petites mares isolées (systèmes fermés) situées près des zones agricoles que dans des zones humides plus vastes où le renouvellement de l'eau est plus important.

Partout en Méditerranée, les mares temporaires servent de dépôts d'ordures ou de gravats. Ces dépôts font régresser les Bryophytes caractéristiques et provoquent l'apparition de groupements terricoles nitrophiles à *Barbula unguiculata*, *Funaria hygrometrica*, etc., qui sont des espèces rudérales très banales (Hugonnot & Hébrard, com. pers.).

L'accumulation de pesticides dans les eaux de ruissellement, représente un risque élevé pour les amphibiens (Encadré 36) et les invertébrés aquatiques¹⁶⁶ (Encadré 37). Dans un certain nombre de cas, il semble que les amphibiens aient de bonnes capacités de résistance aux agents polluants. L'établissement de populations d'amphibiens dans les bassins de rétention des eaux de lessivage

Encadré 37. Les pesticides et les libellules

La qualité des eaux de surface s'est fortement dégradée depuis plusieurs années et les libellules semblent actuellement moins nombreuses, certaines espèces paraissant même avoir disparu¹⁰¹. Des études récentes⁵⁸ montrent que plusieurs pesticides contaminent de façon chronique les eaux de pluie, en particulier l'Atrazine (herbicide), la DEA (diéthylatrazine), l'Alachlore (herbicide), le Lindane (γ -HCH) (insecticide) et son isomère le β -HCH. Les teneurs en pesticides dans les eaux peuvent parfois dépasser plusieurs dizaines de milligrammes à l'hectare (en Atrazine et Alachlore). Si peu d'études existent dans la région méditerranéenne, on dispose de données dans les régions périphériques montrant une grande sensibilité des libellules aux pesticides durant leur vie aquatique, c'est-à-dire aux stades larvaires.

Le Méthoprène, agent régulateur de croissance des insectes, utilisé pour lutter contre les moustiques, provoque une diminution des peuplements d'Odonates^{362, 56}. De même les carbamates sont actifs sur 7 genres de Zygoptères et d'Anisoptères¹⁶⁴. Après sept jours d'application de Diflubenzuron, Zgomba *et al.*⁴²⁰ constatent 72 % de mortalité des Odonates en Yougoslavie. Les applications de *Bacillus thuringiensis*, BT sérotype H-14, provoquent des réactions similaires. Des résultats identiques ont été observés sur les populations de Diptères Chironomides³⁰⁵.

Les organophosphates provoquent la mort des larves de libellules en moins de deux heures. Le Fenthion, le Bromophos et le Lindane sont très toxiques sur les Zygoptères (*Lestes sponsa*, *Ischnura elegans*, *Coenagrion puella*) pour lesquelles on enregistre une mortalité de 40 % des populations en moins de 48 heures²¹². Les concentrations élevées en Roténone, éliminent les Aeschnidae. D'une façon générale, dans les eaux contaminées, les densités en Odonates sont réduites de 30 % par rapport aux milieux naturels³⁷⁰. En Allemagne, dans la région d'Hambourg, seules 2 espèces *Coenagrion puella* et *C. pulchellum* ont survécu sur les 14 connues 25 ans plus tôt¹⁸³.

Dans le cas des rizières, les pesticides ont fait l'objet d'études récentes : en Grèce, Schnapauff *et al.*³⁴⁹ montrent un effet négatif du Propanil (N-(3,4-dichlorophényl)-propionamid) associé au Parathion (un organophosphoré) sur les populations d'*Ischnura elegans*. En Camargue, Suhling *et al.*³⁶⁶ notent que *Sympetrum fonscolombii* et *Orthetrum cancellatum*, sont clairement affectées par des traitements qui associent l'Icazon à l'Alphaméthine (un pyréthroïde). Suhling (com. pers.) émet l'hypothèse que *Sympetrum depressiusculum*, qui sera bientôt ajoutée à la liste rouge mondiale UICN et dont les larves se développaient dans les rizières camarguaises dans les années 1960³, a disparu consécutivement à l'utilisation des insecticides. En Camargue, le Fipronyl, seul insecticide actuellement autorisé, est lui aussi soupçonné d'entraîner une réduction de la taille et une modification de la structure des populations chez la moitié des espèces présentes dans les rizières¹⁵⁵ (*Crocothemis erythraea*, *Orthetrum cancellatum* et *O. albistylum*).

Les larves d'Odonates sont de bons indicateurs de la qualité des eaux^{369, 253}. Un suivi à long terme des populations d'Odonates est donc du plus haut intérêt pour la gestion des milieux. Toutefois, les libellules étant connues pour leurs grandes capacités de vol, un inventaire basé sur les occurrences d'adultes n'est pas pertinent. L'autochtonie des adultes doit être vérifiée par l'étude des larves et des exuvies, preuves d'une reproduction réussie dans le biotope.

Thiéry A.

des autoroutes (Scher, com. pers.) ou la persistance d'un peuplement diversifié dans la mare d'Opoul dans les Pyrénées-Orientales, qui constitue le réceptacle d'un vignoble soumis à de nombreux traitements²⁸⁴, semblent le montrer.

Perturbations physiques du sédiment

Les perturbations physiques du milieu (fouissement des sangliers dans le sédiment, piétinement par le bétail, passages de véhicules, apports de sédiments du bassin versant, creusement, etc.) peuvent avoir des effets positifs ou négatifs selon les cas sur la conservation des flores et des faunes des mares temporaires. Les perturbations physiques peuvent contribuer à la réduction du couvert végétal et donc, indirectement, favoriser les espèces annuelles ou peu compétitives. Lorsque ces perturbations deviennent trop fréquentes, en particulier pendant la saison de croissance des plantes, elles peuvent réduire la taille des populations, les fragmenter et empêcher les plantes de boucler leur cycle et de se reproduire. D'une manière générale, l'analyse de l'impact des perturbations doit se faire en considérant le mode de perturbation et les impacts potentiels, d'une part sur les populations sensibles et d'autre part sur des espèces concurrentes.

La création d'ornières par le passage répété de véhicules, particulièrement des véhicules tout-terrain (voitures, motos), peut modifier le fonctionnement hydrologique des mares. Ainsi, par exemple, dans la mare de Padulellu près de Porto Vecchio (Corse), suite au passage répété des 4 x 4, le ruissellement a augmenté sur le bassin versant, entraînant des graviers qui recouvrent la station d'*Elatine brochonii*²⁴¹. Dans d'autres sites, le surpiétinement localisé conduit à un tassement exagéré du substrat et parvient à faire régresser la plupart des espèces de Bryophytes (Hugonnot & Hébrard, com. pers.) et d'Angiospermes* caractéristiques. Ainsi dans la mare de Chevanu (Corse du Sud) qui, en été, sert de parking, les effectifs de l'annuelle *Lythrum borysthenicum* ont chuté d'environ 90 % entre 1991 et 2003 (Paradis & Pozzo di Borgo, données inédites).

Sur la rive sud de la Méditerranée, la forte croissance démographique des dernières décennies a conduit à une augmentation du cheptel ovin et bovin qui provoque, au Maroc et en Algérie, des dégâts non négligeables sur les mares et les milieux naturels voisins^{81, 263, 339}. Malgré un mode d'élevage extensif, les animaux se concentrent autour des mares. Le piétinement intense du bétail déstructure les sols³²³ qui deviennent très instables, augmentant la turbidité et diminuant la lumière disponible pour les plantes. Dans des mares de la forêt de la Mamora (Rabat, Maroc), la turbidité générée par le passage du bétail semble pouvoir expliquer le faible développement de la végétation aquatique et amphibie pendant la phase submergée.

Sédimentation

Les mares temporaires sont des milieux peu profonds, ce qui les rend potentiellement très sensibles au comblement par des dépôts sédimentaires. Ces dépôts sont en partie le résultat de processus naturels dont la vitesse est fonction de la nature du substrat, de l'intensité du ruissellement des eaux de pluie (pente, perméabilité), de l'étendue du bassin versant et de l'équilibre entre les processus de dépôt et d'érosion. Ces processus peuvent être accélérés par les activités humaines (voir au dessus, ce chapitre). La sédimentation peut être à dominante minérale ou organique. Dans le second cas,



Roché J.

Impact du labour et de la fauche sur *Artemisia molinieri* au lac Redon (Var, France)

la matière organique peut provenir de la mare elle-même dans des situations de forte production (litières d'hélophytes, d'arbres, etc.), de la périphérie ou du bassin versant.

Le comblement contribue à la diminution du nombre d'espèces rares et à l'installation d'espèces compétitives herbacées (*Scirpus maritimus*, *Phragmites australis*, *Paspalum* ssp., *Dittrichia viscosa*, *Typha*, etc.) et/ou ligneuses, par une diminution du stress lié à l'inondation et une augmentation de la productivité du milieu. L'installation de ces végétaux productifs contribue également à l'assèchement des mares temporaires³⁵⁷ par l'accumulation de matière organique et l'augmentation de l'évapotranspiration. En Afrique du Nord, dans certains cas les processus de comblement des dayas seraient ralentis par l'effet des vents tourbillonnants qui, lors de la phase sèche, soulèvent et emportent les particules sédimentaires accumulées en fond de cuvette^{263, 323, 380}.

L'alluvionnement constitue une menace particulière pour les Bryophytes : lorsqu'une mare temporaire tend à se colmater et à perdre son régime alternant, les 15 à 30 espèces caractéristiques du cycle submersion/dessiccation disparaissent et laissent place à un cortège d'espèces banales, peu nombreuses et non spécialisées avec des recouvrements élevés. On rencontrera, dans ces conditions, *Amblystegium riparium* et *Drepanocladus aduncus* qui forment des tapis de tiges entremêlées ou *Bryum pseudotriquetrum*, par exemple. Ces espèces accompagnent généralement les grandes hélophytes (*Typha* ou *Scirpes*) (Hugonnot & Hébrard, com. pers.). Le dépôt d'une litière de feuilles coriaces, de cistes par exemple, peut constituer un sérieux obstacle pour les plantes herbacées de petite taille, notamment les Bryophytes terricoles (Hugonnot & Hébrard, com. pers.) ou les isoètes³²⁸ qui se font recouvrir.

Impact des espèces envahissantes

La colonisation des mares par des plantes exotiques compétitives, souvent rudérales, peut engendrer une concurrence avec les espèces caractéristiques des mares temporaires. Poirion & Barbero³⁰³ signalent ainsi la colonisation de nombreuses mares et cupules de l'Esterel, et du massif de Biot (Var) par une plante sud-africaine très dynamique : *Freesia alba*. Dans les Maures encore, *Paspalum dilatatum*, *Panicum capillare* et *Euphorbia prostrata*, les deux premières s'étant *a priori* surtout propagées le long du réseau routier, colonisent les zones d'accumulation sédimentaire en fond des ruisseaux et des mares (Médail, com. pers.). Ces espèces participent à la fermeture du milieu et doivent donc être surveillées même si, compte tenu de leur développement surtout estival ou automnal, leur impact sur les autres espèces des mares temporaires reste probablement faible. En Corse, c'est une autre espèce sud-africaine, *Cotula coronopifolia* qui affecte sérieusement la plupart des zones humides de basse altitude²⁸⁰, notamment la mare temporaire de la Tour d'Olméto (Paradis, com. pers.).

La mise en eau permanente des mares temporaires et l'installation de retenues sur les ruisseaux temporaires sont généralement suivies de l'introduction de poissons, souvent exotiques, qui constituent une menace majeure pour les amphibiens^{4, 51, 98, 154, 258, 272}. Par exemple en Provence, l'étang de Saint-Rémy dans les Alpilles accueillait dans les années 1960 plusieurs espèces patrimoniales pour la région (*Triturus helveticus*, *Alytes obstetricans*, *Pelobates cultripes*, *Pelodytes punctatus*) qui ont aujourd'hui totalement disparues du fait de l'introduction de poissons (Peyre, com. pers.). Semblable constat a été fait dans la région cantabrique, la Province de La Coruña (Espagne), en Algérie et dans le Languedoc où

le nombre d'amphibiens dans les sites avec poissons est très inférieure à celui observé dans les sites sans poisson. Les gambusies (*Gambusia affinis*), introduits en France, en Espagne et en Algérie dans les années 1970 pour lutter contre les moustiques^{96, 136, 340}, sont régulièrement trouvés dans les mares temporaires où ils ont un impact négatif sur certaines espèces de zooplancton (*Daphnia* spp). Dans des marais temporaires de Camargue, l'entrée accidentelle d'épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) par les canaux d'irrigation, a provoqué, dans le zooplancton, l'extinction progressive des espèces les plus grandes et les plus visibles (colorées) qui sont caractéristiques de ces milieux³⁰⁴.

L'explosion des populations d'écrevisses de Louisiane (*Procambarus clarkii*) a des effets négatifs directs sur la végétation des mares temporaires et indirects sur les espèces animales colonisant ces milieux en diminuant leurs ressources alimentaires et en altérant leurs zones refuges (voir, par exemple, dans le Parc National de Doñana¹⁷⁹). Dans la Réserve Naturelle de Paul do Boquilobo (Portugal), 13 espèces d'amphibiens pouvaient être observées jusqu'au début des années 1990^{100, 319}. Onze ans après implantation de l'écrevisse de Louisiane, seules 4 espèces ont été retrouvées, avec des effectifs nettement inférieurs à ceux observés lors du premier inventaire en 1993. Seul *Bufo calamita*, inféodé aux flaques très éphémères, non colonisées par l'écrevisse, a vu ses effectifs croître localement. L'impact des écrevisses de Louisiane est parfois augmenté par l'introduction de poissons exotiques avec des effets considérables sur les peuplements d'amphibiens comme dans la Province de La Coruña¹⁵⁴ (Espagne) et dans le Parc de l'Alentejo au sud-ouest du Portugal²⁹.

En général, ces prédateurs s'attaquent aux œufs et aux larves des espèces d'amphibiens les plus sensibles. Quelques espèces montrent cependant des résistances à ces prédateurs, soit par la toxicité de leurs larves (*Bufo bufo*), soit par des comportements d'évitement (*Rana* sp., certains Urodèles). Par ailleurs, la plupart des batraciens identifient la présence de poissons grâce à une reconnaissance chimique¹⁹¹, ce qui leur permet d'éviter les sites colonisés par ceux-ci. Cet évitement aboutit cependant à une perte des sites de reproduction qui accélère le déclin des espèces.

Encadré 38. *Damasonium alisma* et le labour

Devictor¹¹² a comparé les banques de graines de *Damasonium alisma* dans des mares situées dans des zones en jachère avec celles de mares situées dans des zones cultivées. Malgré une densité de plantes 3 à 5 fois plus élevée dans les zones cultivées que dans les zones en jachère, le nombre moyen de graines, dans la banque du sol, était équivalent dans les deux zones (environ 300 graines en moyenne par prélèvement de 250g). Dans les zones en jachère, les graines étaient trouvées essentiellement en surface alors qu'elles avaient une distribution plus homogène dans le profil du sol dans les zones cultivées. Les taux de germination des graines, dans la zone en jachère, étaient de 70 % et 45 % respectivement pour les horizons superficiels et profonds, et dans la zone cultivée de 40 et 80 % pour les horizons superficiels et profonds.

Le labour peut expliquer cette répartition contrastée. Dans la partie cultivée, les graines produites l'été, à pouvoir germinatif élevé, sont enterrées par le labour d'automne et les graines retrouvées en surface sont d'âges variables avec un taux de germination plus faible. Dans la zone en jachère, les graines restent en surface et germent au printemps suivant.

Le labour présente donc des effets antagonistes sur la banque de graines de *Damasonium* : positif par l'ouverture du milieu, il favorise l'expression de cette espèce héliophile et négatif parce qu'il enfouit les graines qui perdent progressivement leur pouvoir germinatif.

d'après Devictor¹¹²



Envahissement de la mare de Padulu (Corse) par *Dittrichia viscosa*

Pozzo di Borgo M. L.

Impact de la faune domestique et cynégétique

Les herbivores sauvages et domestiques ont des effets doubles et antagonistes : d'une part, ils peuvent compromettre la survie, la production et la reproduction des plantes et, d'autre part, ils réduisent la concurrence et créent des niches favorables à la régénération des espèces peu compétitives (voir plus haut, ce chapitre, § "Envahissement par les ligneux"). Des effets négatifs du pâturage printanier sur la floraison et la fructification de certaines espèces des mares temporaires (*Ranunculus sardous*, *Orchis laxiflora*, *Agrostis pourretii*, etc.) ont, par exemple, été constatés en Corse dans la dépression de Padulu²⁹¹. De tels impacts négatifs sont classiques dans les zones surpâturées du Maghreb. Au Maroc, le surpâturage conduit non seulement à une dégradation du couvert végétal, mais il est aussi supposé responsable de la disparition d'espèces rares³¹³. Au nord de la Méditerranée, le pâturage contribue à l'inverse au maintien de certaines espèces menacées : c'est notamment le cas

du Pélobate cultripède, amphibien très localisé dans le sud de la France, qui est étroitement lié à l'action des troupeaux, mais aussi du Pélodyte et du Crapaud calamite. La germination de la Germandrée aristée est, elle aussi, étroitement liée au passage du bétail (Chapitre 5d, Encadré 49).

L'augmentation des populations de sangliers (*Sus scrofa*) s'accompagne d'une pression accrue sur le milieu et, en particulier, sur les zones humides⁵. Maillard²⁴⁷ s'en inquiète dans la Réserve Naturelle de Roque-Haute, où les sédiments des mares sont occasionnellement retournés par les sangliers, peut-être à la recherche de bulbes d'isoètes (Rhazi, com. pers.).

Toutefois, ces perturbations créent des sites favorables pour la germination des plantes et jouent probablement un rôle positif si leur fréquence n'est pas trop grande. Les sangliers représentent en revanche une menace pour les amphibiens en bouleversant leurs refuges autour des mares, comme cela a été observé à Valligüères, par exemple²⁴⁰ (Chapitre 3f, Encadré 26).



Grillas P.

Au Maroc, le surpâturage des dayas constitue une menace pour la flore (Mamora, Maroc)

5. Méthodes de gestion et restauration

a. Du diagnostic au plan de gestion

Perennou C., P. Gauthier & P. Grillas

Le diagnostic, une nécessité avant toute gestion

Qu'est-ce que la gestion ?

"Gérer un milieu naturel, c'est agir (ou ne pas agir) pour conserver, voire augmenter, sa valeur patrimoniale ; cela peut consister à maintenir des activités traditionnelles, utiliser des techniques modernes ou simplement surveiller une évolution naturelle, afin d'entretenir ou de modifier un équilibre écologique, en fonction d'objectifs précis de conservation"³³¹.

Pourquoi une gestion des mares temporaires méditerranéenne est-elle nécessaire ?

Diverses activités humaines et processus naturels agissent directement ou indirectement sur les mares et sont susceptibles de modifier leur fonctionnement et d'affecter les espèces qu'elles hébergent (Chapitre 4). Une gestion active peut être nécessaire pour compenser ou corriger les processus ayant un impact négatif sur le fonctionnement ou la richesse biologique des mares. Enfin, la restauration des sites est nécessaire lorsque les processus de dégradation sont trop avancés.

Un cadre : le plan de gestion

Avant d'agir (ou ne pas agir) sur les mares temporaires, une phase préalable de réflexion et d'organisation des actions de gestion est nécessaire. De plus en plus fréquemment, elle se matérialise par un plan de gestion, outil désormais largement reconnu. Il consiste en :

- Une démarche qui vise à élaborer en commun des projets d'actions utiles à la conservation du site, reconnus et acceptés par toutes les parties impliquées : propriétaires, usagers du site, administrations, associations.
- Un document qui finalise le résultat de cette démarche. Le plan de gestion ne se résume pas à ce seul document, même approuvé formellement par toutes les parties concernées : il restera alors le plus souvent inappliqué par des acteurs locaux ne se sentant pas concernés, alors que sa raison d'être est de servir quotidiennement à la gestion du site.

Un plan de gestion peut se décliner en de multiples variantes et appellations selon les contextes. En France, les Réserves Naturelles, les terrains du Conservatoire du Littoral ou de conservatoires régionaux de sites se dotent de plans de gestion *stricto sensu*³³¹. Les Documents d'objectifs pour les sites Natura 2000 de France sont des plans de gestion où les propriétaires et usagers jouent un rôle important³⁹⁷, de même que les Schémas d'Aménagement et de Gestion des Eaux (ou SAGE) sont équivalents à des plans de gestion pour de petits bassins versants. La diversité des appellations ne doit toutefois pas occulter la remarquable constance des grandes étapes logiques de ces plans de gestion, qui correspond à un enchaînement de questionnements (voir plus bas, ce chapitre). Plus largement, en Europe et dans le Bassin méditerranéen, la même approche méthodologique est également suivie ou préconi-

Encadré 39. Les plans de gestion de sites à mares temporaires en France

La Réserve Naturelle Volontaire de la Tour du Valat, suivie de la Réserve Naturelle de Roque-Haute, ont été les deux premiers sites de France, riches en mares temporaires, à se doter d'un plan de gestion, respectivement dans les années 1980 et 1990. Dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires", trois des sites concernés ont également développé leur plan de gestion : Notre-Dame de l'Agenouillade, Valliguières et Padulu. Les Tre Padule de Suartone ayant été déclarés Réserve Naturelle en 2000, un plan de gestion devrait y être élaboré prochainement. Enfin, nombre de sites³⁹¹ figurant sur la liste proposée par la France pour intégrer le réseau Natura 2000 ont initié leur Document d'objectif. Ce document est en cours d'élaboration pour 19 sites.

Perennou C.

sée¹³⁵. Par la suite la notion de plan de gestion sera utilisée dans un sens très général recouvrant, sauf mention particulière, les différentes formes qu'il peut prendre.

Diagnostic et plan de gestion

Le diagnostic du site est toujours une phase clé pour établir les premières hypothèses sur les changements écologiques éventuellement en cours, afin de proposer les mesures de gestion et de suivi à engager pour sauvegarder, réhabiliter ou recréer un milieu. La démarche générale des plans de gestion est présentée ici, appliquée aux mares temporaires, en y incluant la phase de diagnostic.

Étapes du plan de gestion

La structure des plans de gestion (Tab. 14) correspond à un enchaînement de questions/réponses. Le diagnostic du site correspond aux étapes 1, 2, 3 et 5. Les différentes étapes sont présentées ci-dessous, en insistant sur les aspects spécifiques aux mares temporaires, les aspects plus génériques pouvant être consultés dans RNF³³¹.

1. Le contexte

La zone concernée doit être délimitée au préalable, en distinguant une zone centrale (la mare ou le ruisseau) et une zone d'influence correspondant à l'espace de fonctionnalité³⁵⁶. Il s'agit de *"l'espace proche de la zone humide, ayant une dépendance directe et des liens fonctionnels évidents avec la zone humide, à l'intérieur duquel certaines activités peuvent avoir une incidence directe, forte et rapide sur le milieu et conditionner sérieusement sa pérennité"*.

La zone d'influence est délimitée selon des critères techniques : alimentation en eaux souterraines ou superficielles, apports d'éléments polluants, zone de recharge en sédiments, domaines vitaux des espèces mobiles, etc.³⁵⁶ Sa dimension est donc variable en fonction de la taille, du type et de la situation géographique de la mare, des facteurs impliqués et du domaine vital des espèces que l'on souhaite conserver. Elle peut être très vaste, pour certains paramètres. Par exemple, la qualité et la quantité de l'eau dans les mares en zones karstiques (mare de Valliguières) dépendent d'une nappe souterraine régionale ; elles pourront être affectées par des sources de pollution ou de perturbation hydrologique très éloignées.

Tableau 14. Les grandes étapes logiques du plan de gestion

Dans quel contexte travaille-t-on ?	1. CONTEXTE GENERAL DU SITE
Que contient le site ?	2. DESCRIPTION ET ANALYSE DU SITE
Quelle est sa valeur ?	3. EVALUATION DU PATRIMOINE NATUREL ET SOCIAL ET DES VALEURS ECONOMIQUES
Vers où doit-on aller ?	4. OBJECTIFS IDEAUX, A LONG TERME
Quels sont les contraintes et les atouts ?	5. FACTEURS INFLUENCANT LA GESTION (En positif ou négatif)
Que décide-t-on ?	6. OBJECTIFS OPERATIONNELS
Comment le faire ?	7. PROJETS/ PROGRAMMES OPERATIONS ET TACHES
Par où commence-t-on ?	8. MISE EN ŒUVRE PLAN DE TRAVAIL, ORGANISATION, BUDGET
Est-ce pertinent/efficace ?	9. SUIVI - EVALUATION BILAN ANNUEL DES TACHES REALISEES ET DES OBJECTIFS ATTEINTS. REVISION DU PLAN

modifié d'après Perennou et al.²⁹⁴

Le long d'un ruisseau, la zone d'influence peut être très longue (toute la zone amont d'un point donné) et plus ou moins large selon le bassin versant. De plus, à l'intérieur même du ruisseau, la connectivité* amont-aval est très forte, avec une redistribution par le courant des sédiments et des propagules (œuf, graines, etc.) pendant les crues.

2. L'approche descriptive

Elle repose sur la recherche de données anciennes et l'acquisition de nouvelles données.

Collecte des données anciennes

Basée sur des recherches bibliographiques et des recherches de témoignages, cette première phase permet de définir non seulement l'état actuel, mais si possible aussi un état antérieur "de référence". Plusieurs sources sont utilisables :

Données écrites : Certains sites ont fait l'objet de travaux de recherche ou d'inventaires ayant donné lieu à des publications, certaines anciennes (par exemple la mare de Grammont, Hérault, France). Les données non publiées (rapports, mémoires d'étudiants, compte-rendus de sorties de terrain, etc.) peuvent être également très riches en informations détaillées et seront recherchées auprès des universités et des sociétés savantes. Les articles de presse

peuvent renseigner sur l'intérêt, les usages ou les événements (feux, etc.) survenus sur un site. Des recherches auprès du cadastre ou des archives peuvent expliquer, par un changement de propriétaire ou de statut, des modifications dans les usages et les modes de gestion d'un site.

Données photographiques : Des photographies aériennes (ou au sol) datées peuvent donner des renseignements précieux sur l'évolution d'un site et de sa zone d'influence (bassin versant). Les photographies aériennes sont, par exemple, très utiles pour étudier les changements d'occupation du sol, la progression/régression d'un boisement ou de l'urbanisation. Des photos aériennes sont disponibles sur toute la France depuis 1950, en noir et blanc puis en couleur, par exemple auprès de l'IGN (www.ign.fr) ou de l'Inventaire Forestier National (www.ifn.fr). Les photographies au sol, si leur localisation est précise, peuvent donner des indications précieuses sur la structure générale de la végétation ou les usages.

Données orales : Une enquête (questionnaire écrit ou oral) auprès des usagers ou des habitants proches renseignera sur la perception actuelle du site (valeurs) et sur les usages passés et présents. Ces témoignages peuvent permettre, par exemple, de dater l'abandon de certaines pratiques (élevage, etc.) ou le développement d'autres (grandes cultures, etc.). Ces informations doivent toutefois être prises avec précaution et recoupées avec d'autres sources.

Inventaires écologiques

Cette phase consiste à définir un état initial (ou état "zéro") du site, en :

- dressant une liste des espèces animales et végétales présentes sur le site (et selon les cas également sur sa zone d'influence), idéalement en les cartographiant (exemple : Fig. 29),
- identifiant et décrivant les variables environnementales clés pour le fonctionnement de celui-ci, incluant la zone d'influence,
- identifiant les menaces actuelles ou à venir (en particulier anthropiques mais pas seulement).

3. L'évaluation du site

Cette évaluation hiérarchise l'importance des espèces/habitats présents sur un site au moyen de listes de référence : listes des espèces protégées (au niveau mondial, européen, national, régional), Livres rouges (aux mêmes niveaux), Annexes de la Directive Habitats¹⁸, etc.



Marsilea strigosa, une espèce emblématique des mares temporaires (annexes I de la Convention de Berne, II et IV de la Directive Habitats)

Figure 29. Exemple de présentation de l'information sur la valeur patrimoniale d'un site (extrait du plan de gestion de Notre-Dame de l'Agenouillade, Fuselier¹⁵²)



Les mares temporaires méditerranéennes

Tableau 15. Plantes de valeur patrimoniale présentes sur la Réserve Naturelle de Roque-Haute

	EUROPEEN		NATIONAL		REGIONAL
	Ber	DH	Pr	LR	
I. HABITATS Mares temporaires méditerranéenne (code 3170)		Ann. I Prior.			
II. ESPECES					
<i>Adonis annua</i>				T 2	
<i>Aristolochia clusii</i>					x
<i>Bufoia tenuifolia</i>				T 2	
<i>Bupleurum semicompositum</i>					x
<i>Chenopodium urbicum</i>				T 2	
<i>Crassula vaillantii</i>				T 2	x
<i>Damasonium polyspermum</i>			x		
• <i>Elatine macropoda</i>				T 2	x
<i>Gagea granatelli</i>			x		
• <i>Heliotropium supinum</i>					x
<i>Isoetes duriaei</i>			x	T 2	
<i>Isoetes setacea</i>			x	V	
<i>Kickxia commutata</i>			x	T 2	
<i>Lotus conimbricensis</i>				T 2	x
<i>Lythrum borysthenicum</i>					x
<i>Lythrum thymifolia</i>			x	V	
• <i>Lythrum tribracteatum</i>			x	V	
<i>Marsilea strigosa</i>	x	x	x	V	
<i>Mentha cervina</i>				V	
<i>Myosotis sicula</i>					x
<i>Nonea echiooides</i>				T 2	
<i>Ophioglossum azoricum</i>			x	V	
<i>Orobanche laevis</i>				T 2	
<i>Picris pauciflora</i>				T 2	
<i>Pilularia minuta</i>	x		x	V	
<i>Polygonum romanum</i> ssp. <i>gallicum</i>				T 2	x
• <i>Pulicaria sicula</i>				T 2	x
<i>Pulicaria vulgaris</i>			x	T 2	
<i>Ranunculus lateriflorus</i>			x	V	
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>			x	T 2	
<i>Romulea columnae</i>					x
<i>Romulea ramiflora</i>				T 2	
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>				T 2	
<i>Tamarix africana</i>			x	T 2	
• <i>Trifolium ornithopodioides</i>					x
<i>Valerianella microcarpa</i>				T 2	
<i>Velezia rigida</i>				T 2	
<i>Veronica acinifolia</i>				T 2	

En vert : espèce protégée des mares temporaires

Autres espèces : espèce protégée d'habitats autres que les mares temporaires
• espèce anciennement signalée mais dont la présence actuelle est considérée comme douteuse

Statut européen :

Ber = Convention de Berne

DH = Directive Habitats

Statut national :

Pr = Statut de protection officiel

x = protégé

LR = Livre rouge national

T 2 : espèce proposée pour figurer au tome 2 du Livre rouge

V = Vulnérable

Statut régional : Statut de protection officiel

x = protégé

Les espèces figurant sur la Liste rouge mondiale (www.redlist.org), ou à l'Annexe II de la Directive Habitats, ont, *a priori*, un intérêt majeur comparées à une espèce protégée ou rare simplement au niveau local (exemple Tab. 15). L'évaluation pourra aussi s'appuyer sur des experts reconnus, en particulier pour des groupes peu représentés dans les listes (insectes et crustacés, par exemple).

Par exemple, sur la Réserve Naturelle de Roque-Haute (Tab. 15), 2 espèces de plantes ainsi que l'habitat "Mares temporaires méditerranéennes" (prioritaire à l'Annexe I de la Directive Habitats) sont d'importance européenne. Treize espèces sont d'intérêt national (protection nationale et/ou Livre rouge), avec 16 supplémentaires proposées pour le Tome 2 du Livre rouge. Enfin, 12 espèces sont d'intérêt régional. Il est à noter qu'il n'existe pas de liste pour évaluer l'intérêt des habitats au niveau national ou régional.

L'identification de l'habitat 3170 en France peut être facilitée par l'utilisation des Cahiers d'Habitats¹⁵⁸ qui détaillent les sous-catégories de cet habitat, leurs cortèges de plantes caractéristiques (qui en permettent l'identification) et leurs exigences écologiques (voir aussi Encadré 8, Chapitre 2a).

4. Les orientations (ou objectifs à long terme)

La présence de l'habitat "mares temporaires méditerranéennes" et d'espèces à statut patrimonial élevé, justifiera souvent que leur conservation soit des objectifs à long terme du plan de gestion. Plus généralement, la conservation ou la restauration du fonctionnement hydrologique et/ou écologique optimal d'un site guidera généralement les orientations de gestion. L'examen des atouts et contraintes du site est nécessaire avant la définition des objectifs à long terme de la gestion.

5. Les facteurs pouvant influencer la gestion (atouts et contraintes) et leurs indicateurs

La phase descriptive (cf. § 2. ci-dessus) a permis d'identifier des facteurs, internes ou externes au site, ayant ou pouvant avoir un impact sur son fonctionnement ou sa valeur patrimoniale. La présente étape a pour but de les recenser systématiquement, et d'évaluer l'importance (actuelle ou potentielle) de leurs effets.

Les causes potentielles de dysfonctionnement d'une mare sont très nombreuses et il n'est pas possible de les lister toutes (Chapitre 4).

Cependant, une évaluation systématique de l'importance des facteurs de perturbations les plus fréquents est nécessaire. Elle pourra être faite à partir d'indicateurs d'impact évaluant l'état des populations et des communautés, et d'indicateurs du fonctionnement du milieu physique qui apporteront souvent des informations sur les causes et les mécanismes du dysfonctionnement.

Indicateurs d'impact

Le dysfonctionnement d'une mare temporaire sera soupçonné lorsque :

- la taille des populations d'une ou plusieurs espèces caractéristiques (animale ou végétale) diminue,
- des communautés d'espèces ou des espèces caractéristiques disparaissent et/ou sont remplacées par d'autres (progression des grandes hélophytes* et des arbres, augmentation des algues, etc.),
- des espèces typiques de conditions écologiques différentes coexistent avec les espèces caractéristiques des mares temporaires.

L'hypothèse d'un dysfonctionnement pourra découler d'une étude historique établissant des changements d'état dans le temps et/ou d'une comparaison avec des milieux similaires (richesse en espèces, en groupes d'espèces, abondance d'espèces particulières, etc.). Cette analyse doit impérativement prendre en compte les fluctuations normales des populations, notamment sous l'effet des conditions météorologiques. L'interprétation des données sera facilitée par des références : données antérieures sur le même site et dans les mêmes conditions climatiques, ou observations sur d'autres sites pertinents (les fluctuations ne sont pas nécessairement synchrones entre sites). La comparaison entre l'état actuel et les données anciennes devra être prudente et tenir compte de possibles différences de méthodes et d'objectifs.

Le déclin d'une espèce peut non seulement être lié à la disparition de son habitat, mais aussi à d'autres facteurs comme l'apparition d'un nouveau prédateur, des problèmes de reproduction (prédation des semences ou des œufs, stérilité, consanguinité, etc.) qui n'ont pas nécessairement de lien avec l'habitat. Le diagnostic sur une espèce pourra donc amener à des recherches plus poussées sur sa biologie.

Lorsque des dysfonctionnements sont confirmés ou probables, leurs causes doivent être recherchées. Des hypothèses, généralement multiples au départ, sont émises. Dans le cas des mares temporaires, des perturbations des facteurs clés "classiques" du fonctionnement sont recherchées : régime hydrologique, qualité de l'eau (eutrophisation ou pollution), sédimentation, fermeture du milieu (cf. Chapitre 4).

Indicateurs de fonctionnement

Le nombre d'indicateurs potentiels est très élevé lorsque l'on considère la diversité des causes de dégradation des écosystèmes. Si quelques indicateurs sont pertinents dans de nombreux cas (hauteur d'eau, par exemple), la recherche des indicateurs les mieux adaptés à une situation locale sera faite par une analyse du fonctionnement orientée vers les causes les plus probables de changement écologique. Par exemple le régime hydrologique peut être bouleversé soudainement par des interventions anthropiques (drainage, colmatage d'une mare, approvisionnement artificiel et continu, etc.) : les modifications écologiques seront donc immédiates et le diagnostic facile à établir visuellement. Lorsque les modifications hydrologiques sont moins fortes, comme des réductions ou prolongements de la période d'inondation (par pompage, changement climatique, modification de la zone d'influence, etc.), un suivi à long terme sera nécessaire pour le mettre en évidence.

L'effet d'un apport en nutriments (eutrophisation) sera diagnostiqué par des mesures de nutriments (cause), d'oxygène dissous, pH, production primaire (conséquences) ou par des espèces indicatrices : par exemple la prolifération de certaines algues ou des hélophytes au détriment des plantes typiques de conditions oligotrophes* ou la disparition d'espèces animales sensibles aux conditions d'oxygénation de l'eau (certains insectes, etc.).

L'apport de toxiques (herbicides, insecticides ou pollutions accidentelles) sera souvent plus difficile à mettre en évidence. Même si certains organismes (Bryophytes et invertébrés, par exemple) sont reconnus comme accumulateurs de substances, leur quantification reste délicate. Lorsque l'hypothèse de pollution toxique est retenue, l'appel à des spécialistes est indispensable pour la vérifier.

La sédimentation et l'érosion sont des phénomènes naturels, dont la vitesse varie en fonction de la nature du substrat, de la pente et de l'état de la végétation (Chapitre 4). La vitesse de sédimentation peut augmenter lorsque le couvert végétal sur le bassin versant diminue (déboisement, feu, surfréquentation, etc.). Le régime hydrologique et les communautés végétales et animales vont être affectées progressivement. Des espèces végétales plus compétitives et moins exigeantes en eau s'installent. Un suivi de la profondeur de l'eau et/ou de l'épaisseur du sédiment pourront donc aider au diagnostic. La sédimentation organique est souvent moins importante que la composante minérale du fait de la faible productivité des mares qui résulte de leur pauvreté en nutriments et de conditions hydrologiques limitantes. Cependant, cette composante



En été, l'utilisation de la mare de Chevanu (Corse du Sud) comme parking crée des tassements et des ornières visibles pendant la phase inondée

organique peut devenir prépondérante lorsque les apports de litière du bassin versant sont importants ou lorsque des espèces productives s'installent dans la mare (ligneux, héliophytes) (Chapitres 4 et 5c).

Indicateurs d'usage

Les changements d'usages entraînent des modifications des écosystèmes concernant tant le milieu physique que les populations (Chapitre 4). Il faut identifier ces changements d'usages à partir d'indicateurs simples comme, par exemple :

- l'abandon du pâturage (indicateurs de fermeture du milieu, espèces indicatrices, forme caractéristique des arbustes abrutis, murets, etc.),
- la culture des mares ou de leurs bordures (labours, murets, drains, etc.),
- le creusement (extraction de matériaux, forme de la mare, pentes, etc.),
- les dépôts divers,
- l'utilisation comme parking (tassement du sol, destruction de la végétation, ornières, etc.).

6. Les objectifs opérationnels

Les objectifs opérationnels de gestion des mares temporaires méditerranéennes seront la déclinaison locale des orientations (§ 4 ci-dessus), une fois les contraintes et les atouts locaux pris en compte (§ 5). Certains objectifs seront centrés sur les enjeux de conservation de la biodiversité (espèces ou communautés précises, caractéristiques physiques, etc.), d'autres sur les activités et usages de la mare ou des milieux environnants (pâturage, cultures, forêt, zone urbanisée, etc.) et d'autres encore sur l'intégration du site dans une dimension sociale. Par exemple, le plan de gestion de Valli-guières¹⁶¹ prévoit, entre autres, les objectifs suivants :

- augmenter la taille et la viabilité de la population de Triton crêté en accroissant son succès de reproduction et sa survie adulte,
- améliorer les potentialités d'accueil pour les reptiles,
- impliquer la commune et ses habitants dans les actions de gestion ou de connaissance du site.

7. / 8. Les opérations

Les opérations de gestion susceptibles d'être mise en œuvre sont très nombreuses en réponse à la diversité des écosystèmes et des menaces. Il peut s'agir, par exemple, de la simple surveillance du maintien des caractères écologiques clés du site (hydrologie notamment), de la gestion écologique fine voire de la restauration de mares, d'actions sur le bassin versant, de la sensibilisation d'usagers, de l'éducation à l'environnement, d'actions spécifiques sur une espèce et/ou d'acquisition de site ou de gestion par contrat. Deux cas particuliers peuvent être signalés ici :

- La restauration de mares

Les objectifs de gestion viseront, en priorité, à contrôler ou à corriger des changements écologiques défavorables. Les opérations consisteront à supprimer les causes de dégradation (sédimentation ou pollution, par exemple) puis à rétablir un fonctionnement favorable aux espèces caractéristiques des mares temporaires méditerranéennes. Des interventions sur l'eau, le sol, la végétation et l'information des usagers seront souvent requises et elles seront accompagnées, si nécessaire, par la réintroduction ou le renforcement des populations des espèces.

- La création

Il s'agit, dans ce cas, de construire un site fonctionnel là où il n'y en a pas. La création d'une mare temporaire méditerranéenne nécessite une étude préalable poussée sur le fonctionnement écologique du site^{33, 215, 411, 419}. Des caractéristiques physiques (substrat, hydrologie, etc.) adéquates sont indispensables tandis que d'autres augmentent les chances de succès lors d'une création (proximité d'autres mares temporaires, etc.) (§ "Atouts et contraintes", ce chapitre).

Hors d'un plan de gestion : diagnostic rapide ou approfondi ?

Dans certains cas un diagnostic de site est nécessaire sans qu'il soit intégré, au moins dans une première étape, dans un plan de gestion (par exemple expertise dans le cadre d'une gestion



Grillas P.

L'étude de la banque de graines (carottages du sédiment), un outil dans le diagnostic de faisabilité de la restauration (mare de Péguière, Var, France)

contractuelle telle que Natura 2000). Ce diagnostic peut être plus ou moins poussé selon les cas.

Le diagnostic rapide, basé sur des inventaires écologiques permet, à l'aide de comparaisons (bibliographiques ou sites de référence), d'identifier des dysfonctionnements éventuels et d'émettre des hypothèses sur leurs causes. Ce diagnostic rapide correspond aux phases 1 à 3 et 5 du plan de gestion. La personne qui l'établit doit connaître parfaitement l'écologie de ce type d'écosystème (mares ou ruisseaux temporaires) et de préférence le site. Il pourra faire appel à des experts extérieurs sur des thèmes qui requièrent une expertise plus pointue, sur des espèces (par exemple identification de certains groupes, biologie des populations) ou sur des processus complexes (hydrologie, hydrogéologie, etc.). Outre ses connaissances fondamentales, un expert possède surtout des références pour établir des comparaisons et donc identifier des dysfonctionnements.

Le diagnostic approfondi pousse l'analyse en la concentrant sur les résultats du diagnostic rapide. C'est l'ensemble "Diagnostic initial + Diagnostic approfondi" qui génère les hypothèses sur lesquelles seront décidés les mesures de gestion et les suivis (Chapitre 6 et Tomas-Vives³⁸⁸). Le diagnostic approfondi est en général utilisé dans les deux cas suivants :

- la validation (ou la réfutation) des hypothèses formulées sur les causes des changements écologiques identifiés au préalable,
- l'évaluation de la résilience de l'écosystème, c'est-à-dire de sa capacité à recouvrer un fonctionnement normal lorsqu'on aura corrigé la (les) cause(s) de son dysfonctionnement. L'étude cherchera par exemple à évaluer les possibilités de restauration de populations sans intervention directe (introduction, renforcement de populations).

La plupart des diagnostics réussis, qui conduisent à des mesures de gestion efficaces et à des suivis adaptés, découlent, au départ, d'inventaires précis des espèces et des facteurs environnementaux.

Encadré 41. Un diagnostic approfondi : la mare de Péguière (Plaine des Maures, Var)

La mare de Péguière était connue, il y a seulement une dizaine d'années, comme hébergeant une flore caractéristique des bas niveaux de l'*Isoetion* (Médail, com. pers.) avec des espèces comme *Ranunculus revelieri*. Elle présente aujourd'hui plusieurs indices d'un comblement :

- pas de période d'eau libre (eaux de surface),
- une forte épaisseur de sol,
- les groupements végétaux des mares temporaires n'y apparaissent plus qu'à l'état fragmentaire dans de petites dépressions.

Des inventaires floristiques (transects de quadrats) montrent aujourd'hui une flore prairiale banale avec *Paspalum dilatatum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca gr. ovina*, *Holcus lanatus*, *Avena barbata*, etc. Une étude topographique et du fonctionnement hydrologique a montré que les niveaux d'eau dépendent d'une nappe souterraine qui suit le profil (non horizontal) du substrat rocheux sous-jacent.

La cause probable de la dynamique de comblement de la mare est l'érosion forte du bassin versant, favorisée par la dégradation de la végétation par le feu et par le passage répété et le stationnement de véhicules (auto, moto). Le bassin versant étant aujourd'hui protégé contre la circulation des automobiles, la végétation devrait rapidement reconquérir celui-ci et la vitesse d'érosion devrait ralentir. La restauration (curage) de la mare peut donc être envisagée.

La végétation actuelle (état 0) étant très pauvre, il a semblé nécessaire d'évaluer le potentiel de la banque de graines pour restaurer la richesse floristique antérieure du site. Des carottages réguliers du sol ont donc été effectués sur toute la superficie de la mare. Ces carottes ont ensuite été divisées en 4 couches de profondeur (de 2,5 cm) pour localiser d'éventuels stocks semenciers viables. Des tests de germination sur ces couches de sol ont mis en évidence la pauvreté de ces stocks pour les espèces recherchées (*Isoetion*).

La restauration végétale du site ne peut donc pas être basée sur sa propre banque de graines. Elle devra reposer sur des recolonisations spontanées à partir de sites proches (réseau de ruisselets du bassin versant) ou sur une réintroduction contrôlée de semences.

Gauthier P. & P. Grillas

Encadré 40. Un diagnostic rapide : la mare de Rodié (Plaine des Maures, Var)

C'est dans cette mare emblématique de la plaine des Maures que la Renoncule de Rodié (*Ranunculus revelieri* subsp. *rodiei*) a été découverte et décrite pour la première fois. Aujourd'hui, un diagnostic rapide basé sur la distribution de la végétation émet l'hypothèse que les joncs (*Juncus conglomeratus*) envahissent la mare. Le diagnostic rapide ne permet pas de vérifier cette hypothèse de changement écologique. La cause envisagée est l'altération du fonctionnement hydrologique suite à l'élargissement de la route qui a empiété sur la mare.

Pour tester l'hypothèse et évaluer l'impact éventuel de la progression des joncs sur la Renoncule de Rodié une surveillance du site a été décidée. Elle repose sur plusieurs points :

Une cartographie détaillée des joncs et de la végétation a été établie au moment de la mise en eau maximum.

Le recouvrement de la Renoncule de Rodié et des autres espèces végétales est suivi régulièrement à l'aide de transects de quadrats fixes.

De plus, la renoncule fait l'objet de dénombrements précis sur chaque quadrat.

Le niveau des eaux de surfaces (suivi hydrologique) est relevé régulièrement sur une échelle fixe au centre de la mare. L'existence d'une étude topographique fine réalisée préalablement permet de déduire la durée d'inondation en différents points de la mare à partir de ce niveau d'eau, en un point fixe.

Gauthier P. & P. Grillas

b. Maîtrise foncière et d'usage

Perennou C.

Dans la plupart des pays du Bassin méditerranéen, l'Etat ou les autorités régionales peut limiter les usages sur des terrains privés, dans le cadre de mesures réglementaires de protection. Cependant, il ne peut pas forcer un propriétaire qui ne le souhaite pas, à les gérer pour la protection de la nature. Aussi, le contrôle de l'usage du sol par des organisations publiques ou privées de protection de la nature peut être indispensable à la gestion des mares temporaires. Ce contrôle peut être soit total (acquisition), soit partiel (contrat, bail, convention avec le propriétaire). L'acquisition, voire le contrôle partiel des terrains, ne représente pas un préalable devant être appliqué dans tous les cas. Des moyens moins contraignants, et moins onéreux, seront privilégiés chaque fois que cela sera possible.

L'importance du recours à l'acquisition ou à la gestion contractuelle pour la conservation d'habitats naturels est très variable selon les régions et les pays. Certains disposent d'organismes privés ou publics dotés de moyens propres et d'expériences sur ces modes de contrôle. Cependant, dans nombre de pays, les expériences sont inexistantes ou très récentes. De plus, l'information est très dispersée, peu publiée et presque jamais spécifique aux mares temporaires méditerranéennes. Les synthèses sont rares, à l'exception de celle réalisée dans les pays méditerranéens de l'Union européenne dans le cadre du projet LIFE "Registre Vert" pour les milieux côtiers⁴⁴ (www.green-register.org). Ce qui suit repose donc, essentiellement, sur des bilans relatifs à des milieux naturels plus larges (sites Natura 2000, secteur côtier, etc.). La pertinence de cette information pour les mares est toutefois très probable. Hors de l'Union européenne, l'information est quasi-inexistante et les actions de maîtrise foncière ou d'usage semblent quasi-impossibles, notamment parce que, très souvent, le propriétaire du terrain est inconnu. Des superpositions de droits coutumiers et de nationalisations/dénationalisations peuvent, en effet, créer un flou juridique difficile à démêler (Bougeant, com. pers.).

Dans l'Union européenne, la Commission ne juge recevable l'acquisition de terrains de grande valeur biologique dans le cadre de projets LIFE, que dans la mesure où elle permet une gestion active, nécessaire pour la protection des espèces ou des habitats clés. Pour les terrains considérés comme déjà protégés par leur intégration au réseau Natura 2000, l'acquisition sous LIFE ne peut pas être vue comme un moyen de contrer des menaces, qui relèvent, dans cette situation, de la seule responsabilité des Etats membres. Les mares temporaires constituent un habitat bien adapté à la philosophie de Natura 2000, qui prône une gestion la plus contractuelle possible : ces milieux ont longtemps dépendu d'activités humaines traditionnelles aujourd'hui en déclin (pâturage) ; leur restauration passe souvent par un maintien ou une restauration de celles-ci, en accord avec ceux qui les pratiquent ou par une adaptation des pratiques (défense forestière contre les incendies, par exemple) vers des méthodes plus compatibles avec leur conservation.

a. Selon les régions, ces conservatoires sont soit associatifs, soit dépendent de collectivités locales.

b. Tels que le Service des Domaines en France, les Comisiones Provinciales de Urbanismo en Espagne, et des instances similaires en Italie et au Portugal.

Acquisition foncière

L'acquisition est le mode de contrôle offrant le plus de garanties à long terme. Elle peut être réalisée par un organisme public :

- en France : Conservatoire du Littoral, Départements,
- au Portugal, après l'achat par l'Etat dans les années 1970 des terrains de l'actuelle Réserve Naturelle de Paul de Boquilobo, l'Istituto de Conservação da Natureza a récemment commencé à acquérir des terrains au sein des aires protégées qu'il gère,
- en Espagne, le gouvernement de la Communauté Autonome des Baléares (8 000 ha acquis) a une bonne expérience d'acquisition de terrains pour la nature,
- en Italie, aucune autorité publique n'a acquis de terrains pour la conservation à ce jour, mais certaines régions commencent à s'y intéresser,
- en Grèce, l'Etat acquiert les terrains en Zone Centrale des Parcs Nationaux²⁰ mais l'information manque sur les surfaces acquises, à ce jour. La même procédure y est simplement envisagée dans le cadre de Natura 2000²⁰ et, plus largement, pour des secteurs côtiers naturels proches de zones touristiques⁴⁴.

L'acquisition peut aussi être menée par un acteur privé :

- fondation : Fondation Sansouire en France (nombreuses mares temporaires en Camargue), Fundacio Territori i Paisatge en Catalogne (FUNDTIP ; 7 000 ha acquis en deux ans d'activité), Fondation Global Nature en Espagne (www.fundacionglobalnature.org/), etc.
- association : WWF Italie (nombreuses "oasis"), Conservatoire Régional des Sites^a en France, GOB et SEO/BirdLIFE en Espagne (540 ha achetés par la SEO dans les steppes de Belchite et le delta de l'Ebre, dans le cadre de projets européens ACNAT/LIFE) (www.seo.org), Ligue pour la Protection de la Nature au Portugal (achat de terrains de valeur ornithologique dans le sud du pays, Castro Verde, dans le cadre de deux projets LIFE), etc.

Dans la plupart des sources, il n'est pas précisé si les terrains acquis contiennent ou non des mares temporaires.

Structures plus souples administrativement, mais disposant souvent d'une trésorerie moindre que les autorités publiques, elles sont davantage soumises aux aléas financiers d'un projet : retards de paiements par les bailleurs de fonds, emprunts moins faciles.

L'acquisition est facilitée quand des organismes spécifiques, dont c'est l'une des principales missions sinon la seule, existent : moyens spécifiques alloués, compétences et contacts en matière foncière, dispositions légales facilitant leur intervention (droit de préemption, organismes de régulation des prix^b, possibilité d'expropriation, inaliénabilité des terrains acquis, etc.). Des régions espagnoles ont ainsi souvent abandonné des projets en raison de leur complexité administrative.

L'inaliénabilité est l'une des meilleures garanties de la protection de sites à très long terme : une fois acquis, aucun risque de revente n'existe. Elle est la règle en France pour les terrains du Conservatoire du Littoral et en Espagne pour ceux de la FUNDTIP.

L'expropriation est un moyen coûteux (procédures légales), à utiliser avec parcimonie et surtout utile comme argument de négociation. Le droit de préemption existe dans tous les pays méditerranéens de l'Union européenne mais à des degrés divers : fort et largement utilisé en France, faible en Italie et en Espagne, limité à une étroite bande côtière au Portugal et inutilisé, dans un but de conservation, en Grèce.

L'étude menée dans le cadre du Registre Vert⁴⁴ a ainsi conclu que les principaux outils légaux permettant l'acquisition de terrains

existent bien dans les pays méditerranéens de l'Union européenne mais sont peu utilisés à des fins de conservation.

L'acquisition peut sembler coûteuse dans l'absolu : dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires", 2 500 € à 4 000 € / ha environ ont été alloués pour des achats réalisés en 2002-2004 dans le sud de la France. Toutefois, un bilan des acquisitions en France par le Conservatoire du Littoral montre que les montants sont faibles au regard des investissements dans d'autres domaines⁴⁴.

Maitrise d'usage par contrat/convention

Ces moyens permettent de contrôler partiellement l'usage du sol sans l'acquérir et donc, à moindre coût. Ils peuvent aussi, si le gestionnaire est le propriétaire, être utiles pour déléguer une partie des actions de gestion (notamment par le pâturage).

Contrats et conventions peuvent être de nature et de durée très diverses même au sein d'un même pays (voir Lévy-Bruhl & Coquilard²³⁴, pour la France par exemple). Leur facilité de mise en œuvre pour la conservation de milieux naturels est probablement variable selon les pays, mais aucune synthèse n'existe. Ces modes de gestion entrent dans le cadre d'une tendance croissante à responsabiliser les propriétaires privés (voir par exemple Pietx²⁹⁸) et sont

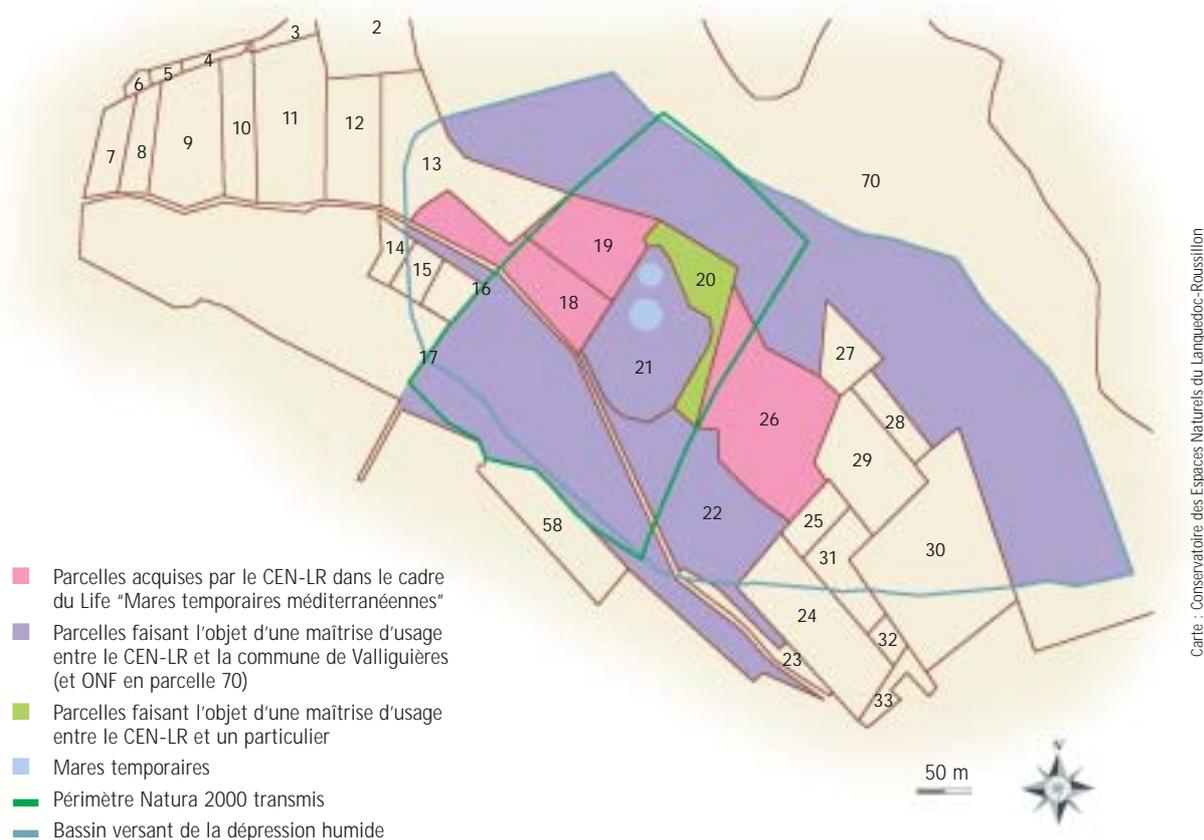
particulièrement adaptés à "l'esprit Natura 2000". Il faut aussi noter que, sur un site donné, ils peuvent être utilisés de façon complémentaire à l'acquisition foncière, comme cela a été le cas sur un certain nombre de sites du LIFE (Fig. 30), pour maîtriser tant les mares que leur bassin versant.

En France, les Conservatoires Régionaux d'Espaces Naturels pratiquent régulièrement ce mode de contrôle de l'espace. Ils gèrent aujourd'hui plus de 35 000 ha de milieux naturels par contrat avec des centaines d'agriculteurs et de communes¹³¹.

En Slovénie, un projet LIFE Nature dans le Karst Edge (Kraski rob) situé dans la partie subméditerranéenne du pays, prévoit la restauration de 4 mares puis leur gestion au travers de contrats avec les propriétaires/gestionnaires officiels, en vue de conserver leurs valeurs biologiques (Sovinç & Lipej, com. pers.).

En Espagne, une vingtaine d'ONGs (essentiellement de Catalogne et des Baléares) ont initié depuis 1999 des actions de ce type en faveur de milieux naturels, et un guide sur ces pratiques a été publié en catalan (Pietx, com. pers.). La Fondation Global Nature a, par exemple, créé, au moyen de conventions avec les propriétaires, un réseau de 49 réserves biologiques privées, couvrant près de 4 000 ha, pour la protection de la Tortue grecque *Testudo graeca* en Andalousie et dans la Région de Murcie (www.fundacionglobalnature.org).

Figure 30. Bilan foncier du site Natura 2000 de l'étang de Valligüières



Les mares temporaires méditerranéennes

De tels réseaux pourraient donc être créés pour d'autres espèces ou habitats tels que les mares temporaires. La SEO/BirdLIFE (www.seo.org) gère aussi 8 réserves (plus de 1 000 ha) par convention avec des propriétaires privés ou municipaux, essentiellement des habitats de valeur ornithologique. Dans le delta du Guadalquivir, un domaine privé qui constitue une enclave au sein du Parc National de Doñana (la "Finca de los Gonzalez-Byass") contient des mares temporaires. Sa gestion est soumise aux lignes directrices de gestion du Parc National, au travers d'un accord passé avec les propriétaires (Serrano, com. pers.).

La Communauté Autonome de Valence a créé un système original de "micro-réserves floristiques"²¹⁷, qui sont un système hybride de contractualisation et de protection légale forte et indemnisée. Une micro-réserve (toujours < 20 ha) repose sur l'acceptation volontaire de contraintes de gestion prescrites dans un contrat passé avec les autorités régionales. Il est non révocable par le propriétaire, sauf à devoir rembourser l'indemnité perçue augmentée d'intérêts. Le propriétaire est indemnisé en une fois, à hauteur de 1 800 €/ha dans le cas des zones humides (maximum de 6 010 €/site pour des propriétaires privés ou municipaux, 18 030 €/site dans le cas d'une ONG, fondation ou université). Une surprime de 50 % est possible si les sites contiennent des espèces botaniques strictement protégées par la Directive Habitats. Début 2003, sur les 150 micro-réserves ainsi créées à Valencia, 3 contiennent des mares temporaires (Tab. 16).

Devant son succès, cette formule a été proposée aussi pour les régions de Castilla-La Mancha et d'Andalousie (Reques, com. pers.).

En Andalousie, un système mixte (contractuel-réglementaire) similaire existe par la loi 2/89 du 18 Juillet 1989. Il donne la possibilité de créer des Réserves Naturelles Concertées pour des sites de grande valeur naturelle, notamment sur des terrains privés. Il ne semble pas encore avoir été utilisé pour la protection de mares temporaires. En 2002, le gouvernement espagnol a ouvert une ligne de crédits permettant de passer de tels contrats pour la gestion de sites Natura 2000 (Pietx, com. pers.).

Au Portugal, les cas sont très rares. Un contrat agri-environnemental (non encore accepté) a été proposé pour un site à mares temporaires (Alcazar, com. pers.). Dans le Parque Natural do Vale do Guadiana, des contrats sont passés par l'organisme gestionnaire du Parc (ICN) avec des propriétaires pour des mesures favorables à l'avifaune. De telles mesures n'y sont pas jugées nécessaires pour la conservation des mares temporaires du Parc en raison de leur faible surface, facile à mettre hors culture (Cardoso, com. pers.).

Au Maroc, le site Ramsar de Sidi Bou Ghaba englobe une frange de marais temporaires. Classé domaine forestier, il est, à ce titre, propriété de l'Etat et géré par le Département des Eaux et Forêts et de la Désertification. La Société Protectrice des Animaux et de la Nature (SPANNA), ONG marocaine reconnue d'utilité publique, gère depuis quelques années la totalité du site, sur la base d'une convention avec le Département. La SPANNA réalise la surveillance et la conservation de la faune et la flore, l'accueil des visiteurs et la gestion du centre éducatif. Cette gestion se fait en concertation avec toutes les parties impliquées dans la conservation de l'environnement dans le cadre d'un comité local (Bouchafra, com. pers.). Un tel exemple de gestion contractuelle de terrains par une ONG de protection est remarquable et peut-être unique pour la rive sud de la Méditerranée.

Bilan de ces modes de contrôle

En Grèce, acquisition foncière et contrats de location pour la protection d'habitats n'ont toujours pas cours (Dimitriou, com. pers.), hormis dans la zone centrale des Parcs Nationaux.

Au Portugal, ces modes d'intervention restent très peu utilisés (Alcazar, com. pers.) malgré quelques réalisations récentes par des ONG et des organismes d'état (ICN).

En Espagne, les acquisitions ont surtout concerné des sites de valeur ornithologique (donc *a priori* pas de mares temporaires) ; quelques exemples de gestion mi-contractuelle, mi-réglementaire existent dans les micro-réserves de Valencia.

En France, diverses mares temporaires sont sous maîtrise foncière au moins partielle, tant par l'Etat (Conservatoire du Littoral) que par des ONG : Valliguières, Redon, Plaine des Maures, mares de Lanau, de la Tour du Valat et de Vendres, etc. Au total, plus de 2 000 ha où sont disséminées ces mares, sont ainsi protégés. Des conventions de gestion ont, par ailleurs, été passées avec les propriétaires ou les gestionnaires sur deux sites au moins (au 1/10/2003), dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires". Des mesures contractuelles complémentaires seront vraisemblablement proposées dans le cadre de la mise en place de contrats Natura 2000 sur d'autres sites importants à mares temporaires.

En Turquie, ces modes de protection/gestion de l'espace ne semblent pas pratiqués, ni par l'Etat ni par les ONG (Bulus, com. pers.) alors qu'au Maroc une expérience de gestion par convention, bien que ne concernant pas des mares, est en cours.

Tableau 16. Micro-réserves de Valencia contenant des mares temporaires

Micro-réserve	Propriétaire	Surface
Lavajo de Arriba	Municipalité de Sinarcas	0,5 ha
Lavajo de Abajo	idem	0,7 ha
Balsa de la Dehesa	Municipalité de Soneja	10,5 ha (ca. 3 ha de zone humide, 7,5 ha de subéraie et de mattoral)

Encadré 42. Acquisition foncière : les enseignements du projet LIFE "Mares Temporaires" pour la France

Assurer la maîtrise foncière ou d'usage est souvent très consommateur de temps, toutes les étapes suivantes pouvant générer des retards, comme l'a montré le projet LIFE "Mares Temporaires" :

- identification et localisation des propriétaires, pas toujours réalisables avant dépôt du projet,
- contacts préalables avec des propriétaires peu sensibles à la conservation,
- négociation, parfois compliquée du fait de terrains en indivision, des revirements des propriétaires, une évolution rapide du marché foncier local,
- délais administratifs variés : délibération de l'acheteur public, obtention des prêts bancaires, etc.

Ainsi, dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires", des délais de trois à quatre ans entre les premiers contacts (phase de montage du projet) et la signature de l'acte d'achat ont été observés. Des interruptions du processus à l'issue des phases de localisation et de prise de contact avec les propriétaires ont aussi lieu pour des raisons variées :

- changement d'avis des propriétaires (ou d'une partie de ceux-ci en cas d'indivision), ne voulant plus vendre ou louer leurs terres,
- vente à un autre acheteur privé (aux décisions plus rapides), ou acceptant un prix d'achat supérieur.

Dans le cadre d'un projet de courte durée (4-5 ans) du type LIFE, des effets pervers peuvent être observés en fin de projet. Les vendeurs augmentent leurs prix de vente sachant que les opérateurs ont peu de temps avant de perdre les crédits LIFE. Si la demande dépasse ce qui est acceptable pour les bailleurs de fonds, des acquisitions prévues doivent être abandonnées.

Au total, sur les 5 sites initialement prévus pour des acquisitions, seuls 2 ont pu en bénéficier, ainsi qu'un troisième non prévu initialement où des opportunités sont apparues. Sur l'un des sites, une partie des acquisitions a, de plus, été remplacée par des conventions de gestion, jugées suffisantes au vu des enjeux de gestion.

Perennou C.

c. Gestion des habitats et des espèces

Gauthier P. & P. Grillas

Introduction

La gestion/restauration ou la création de mares temporaires doit être précédée d'un diagnostic approfondi (Chapitre 5a). Ce préalable permet de minimiser les interventions hasardeuses. Parfois, en l'absence d'éléments permettant de confirmer les hypothèses sur les changements en cours, les décisions peuvent ne se fonder que sur ces simples hypothèses. La connaissance de situations et de sites analogues est alors fondamentale. Dans tous les cas, une évaluation de la gestion est indispensable (Chapitre 6), afin, éventuellement, de remettre en cause les hypothèses et/ou d'adapter les actions de gestion ("Gestion adaptative").

Que le projet soit de gestion/conservation, de restauration ou de création d'une mare temporaire, il est fondamental de s'assurer du maintien (ou de la restauration/création) d'un régime hydrologique instable : cette irrégularité est un facteur clé du fonctionnement de cet habitat et de ses espèces.

Avant toute opération de restauration il est nécessaire de :

- s'assurer que les causes du changement négatif observé sont supprimées (ou peuvent l'être facilement),
- évaluer la faisabilité, le coût humain, le coût financier et la probabilité de succès,
- estimer l'impact d'une intervention sur le fonctionnement de l'écosystème dans sa globalité : des opérations visant à favoriser une espèce ou un groupe d'espèces peuvent en défavoriser d'autres ou nuire à certains usages humains (coûts et bénéfices d'une intervention),
- évaluer jusqu'où doit aller l'intervention : lorsque des conditions hydrologiques naturelles ont été rétablies, doit-on laisser les espèces recoloniser naturellement le site ? ou doit-on réimplanter l'ensemble ou une partie des espèces que l'on souhaite voir revenir ?⁴¹⁹

Encadré 43. Recommandations générales pour la restauration des zones humides

Zedler⁴¹⁹ propose 10 principes de base pour la restauration des zones humides :

- La localisation du site est déterminante : les conditions géologiques, hydriques, etc., doivent être favorables.
- Des sites naturels doivent être utilisés comme référence.
- Le régime hydrologique (l'instabilité dans le cas de mares et ruisseaux temporaires) est un facteur crucial pour restaurer la biodiversité et les fonctions d'une zone humide.
- Les multiples composantes (nutriments, matière organique, sédimentation, végétation, faune, etc.) de l'écosystème se développent à différentes vitesses.
- L'accumulation de nutriments (P, N) dans les sédiments peut ralentir la reconstitution de la biodiversité.
- Certaines perturbations (débroussaillage, pâturage, etc.) peuvent augmenter la richesse spécifique.
- La présence d'une banque de semences et/ou de processus de dispersion peuvent faciliter la restauration d'un couvert végétal riche.
- Les conditions environnementales et les caractéristiques biologiques des espèces doivent être considérées lorsque l'on souhaite restaurer la biodiversité d'un site. Il peut être inutile de réimplanter les espèces qui colonisent naturellement les sites quand les conditions écologiques deviennent favorables²⁶⁷, alors que la nature doit être aidée pour certaines espèces sensibles ou quand le repeuplement naturel est improbable⁴⁰² (absence de banque ou de population source).
- Prédire la restauration d'une zone humide repose sur la théorie des successions, la végétation évoluant constamment sur un site donné.
- L'existence de différences génétiques au sein des espèces (écotypes) peut influencer le résultat de projet de restauration : l'introduction de populations maladaptées aux conditions écologiques d'un site peut se solder par un échec (disparition, etc.).

D'après Zedler⁴¹⁹

Les mares temporaires méditerranéennes

Lorsque l'on est amené à manipuler les espèces, plusieurs problèmes vont se poser⁴⁰⁸ :

- légaux : la manipulation des espèces protégées est soumise à la législation,
- techniques : la reproduction en captivité (ou *in vivo*) ou la réimplantation *in natura* sont mal maîtrisées pour la plupart des espèces,
- génétiques : les populations sources pour une réimplantation devront généralement provenir de sites proches, pour limiter les pollutions génétiques et favoriser la valeur adaptative locale. Les risques de goulot d'étranglement* (faible diversité génétique liée aux effectifs réduits) seront, néanmoins, toujours présents.

Principales opérations de gestion du milieu dans les zones humides temporaires

Le choix des opérations de gestion est d'abord déterminé en fonction de la pertinence vis-à-vis du problème existant et des processus engagés (Tab. 17). Pour chacune de ces opérations, l'évaluation de la faisabilité technique et des coûts associés sont des éléments très importants à prendre en compte avant le lancement de l'opération.

Encadré 44. Gestion post incendie d'une mare temporaire : l'exemple de la mare de Catchéou (Var)

Au cours de l'été 2003, le massif et la plaine des Maures ont été profondément touchés par des incendies avec 1 960 ha brûlés. Les secteurs à mares cupulaires dans le massif et à dépressions et ruisseaux temporaires dans la plaine se situent dans la zone ravagée. Dans la plaine de Palayson, outre plusieurs ruisseaux temporaires, la célèbre mare de Catchéou a été incendiée. Suite à la disparition du couvert végétal, une sédimentation accélérée ainsi qu'une forte eutrophisation sont à craindre, en raison de l'érosion du bassin versant (substrat riche en sables). Le feu constitue donc une double menace : directe sur les populations (amphibiens, reptiles, etc.) qui ne peuvent lui échapper et indirecte par l'atterrissement qui peut modifier le régime hydrologique de la mare, donc perturber indirectement ses communautés végétales et animales (réduction de la durée d'inondation). L'enfouissement des semis induit aussi un risque d'échec à la germination pour certaines plantes.

Compte tenu de la très haute valeur patrimoniale de ce site, l'Office National des Forêts a choisi d'intervenir préventivement. Des opérations de génie écologique ont donc été réalisées par l'ONF, en partenariat avec le CEEP. Ces actions, inspirées des techniques de type Restauration des Terrains en Montagne (RTM), ont été adaptées à la problématique et à la taille de la mare visant à limiter l'érosion et le dépôt de sédiments dans celle-ci.

Les travaux de gestion ont constitué en :

- la pose de fascines en demi-cercle et sur deux rangées, tout autour de la mare. Ces fascines sont constituées de branches de bruyères arborescentes *Erica arborea* (non brûlées), renforcées sur le dessus par des cannes de Provence *Arundo donax* pour plus de rigidité. Des piquets de 10 cm de diamètre permettent de maintenir solidement ces fascines dont la base est légèrement enterrée dans le sol. Les fascines ont pour objectif de limiter le comblement de la mare par les colluvions issues du bassin versant, en particulier

Des opérations de gestion menées sur les sites du projet LIFE "Mares Temporaires" et sur d'autres sites à mares temporaires sont présentées ici, à titre d'exemple. Elle ne sauraient être transférées sans que la démarche complète, depuis l'analyse de l'état initial et des problèmes de gestion, n'ait été menée à bien. Les connaissances souvent incomplètes ou en partie empiriques ne permettent pas de proposer des modèles généraux de gestion ou de restauration. La mise en place d'une opération de gestion est, avant tout, un choix local en fonction de l'information existante (bibliographie, suivi, comparaison, etc.), de la configuration du site et des moyens disponibles.

La gestion de la sédimentation

Le comblement fait partie de la dynamique naturelle des mares mais peut être accentué par des perturbations diverses (Chapitre 4, Encadré 44). Il résulte d'une accumulation de minéraux, provenant du bassin versant et de matières organiques produites sur place ou importées. Les conséquences de la sédimentation sont l'augmentation de l'épaisseur du sédiment et de sa réserve en eau (d'où diminution du stress hydrique estival et compétitivité accrue des vivaces), la diminution de la hauteur et de la durée d'inondation (d'où atterrissement*), l'enfouissement des stocks semenciers et l'impossibilité de germination pour les espèces à petites graines,

lors des pluies d'automne, généralement fortes. Elles doivent également limiter l'apport de cendres dans la dépression. Elles agissent comme des filtres et laissent passer l'eau,

- dans les talwegs du bassin versant, une coupe des arbustes brûlés avec exportation de la nécromasse,
- l'abattage et l'évacuation des arbres morts carbonisés dans un rayon de 50 m autour de la mare.

Un suivi du site est prévu comprenant :

- le fonctionnement hydrologique (dates de mise en eau et d'assèchement, hauteurs d'eau),
- la mesure de la vitesse de sédimentation au moyen de règles graduées situées au fond de la mare,
- un suivi de la faune (invertébrés et amphibiens),
- un suivi de la flore,
- un suivi photographique.

Catard A. & L. Marsol



Après incendie, la protection de la mare de Catchéou par des fascines atténue la dynamique de comblement (avant incendie, voir photo page 10)

5. Méthodes de gestion et restauration

Tableau 17. Choix des opérations de gestion en fonction de la pertinence vis-à-vis du problème existant et des processus engagés

Problèmes	Processus	Objectif	Mode de Gestion	Remarques (faisabilité...)	Coût
Comblement	Accumulation sédimentaire • réduction de l'hydropériode • enfouissement des semences	Restaurer un régime hydrologique favorable Remettre les semences en surface en conditions propices à la germination	Creusement manuel si petites surfaces (pelle), mécanique si surfaces plus élevées (pelleteuse) Restauration du couvert végétal du bassin versant, limitation de la fréquentation	Détermination préalable du niveau de creusement en fonction du fonctionnement antérieur, des banques de semence, etc.	Dépend de la distance d'exportation des sédiments
	Accumulation de litière d'origine interne ou périphérique d'où • enfouissement des semences • eutrophisation	Supprimer la litière Réduire les sources internes ou périphériques Limiter l'accumulation	Décapage superficiel (manuel) Contrôle des ligneux et des grandes hélophytes	Opération délicate : risque élevé d'exportation des stock semenciers avec la litière et de dommages sur la végétation existante	Faible si surface faible
	Drainage	Restaurer un régime hydrologique favorable	Obturation des drains, remblai		
Modification directe du régime hydrologique	Mise en eau permanente par alimentation directe (tuyau, etc.)	Restaurer un régime hydrologique favorable	Suppression de l'alimentation		
	Détournement des eaux de ruissellement, plantations sur bassin versant, ponction sur la nappe Mise en eau permanente par modification du bassin versant (barrage, etc.) ou alimentation de la nappe	Restaurer un régime hydrologique favorable	Restauration du bassin versant, réglementation des ponctions sur la nappe	Très variable	Très variable
Compétition/Lumière, Eutrophisation	Progression des ligneux	Ouvrir le milieu, limiter les apports de matière organique	Débroussaillage ou coupe avec exportation des branchages coupés, pâturage		
	Progression des grandes hélophytes	Limiter la compétition Limiter les apports de matière organique	Coupe ou/et étrépage avec exportation de la matière coupée et déracinée Pâturage	La cause de la progression doit être identifiée (modification du régime hydrologique ? Absence de pâturage ?) L'étrépage présente un risque élevé d'exportation des stocks semenciers avec le mat racinaire et de dommages sur la végétation existante	
	Augmentation de la densité de petites herbacées terrestres ou amphibiens	Limiter la compétition	Fauchage avec exportation du produit de fauche, pâturage		
	Espèce végétale envahissante	Limiter la compétition Limiter l'accumulation de matière organique	Arrachage manuel, pâturage Information, communication	La durabilité des actions engagées pour limiter l'envahissement doit être évaluée	
Prédation	Introduction animale (poisson, écrevisses, etc.)	Éliminer le prédateur	Élimination de la faune piscicole/retour à une hydrologie instable Information, communication	L'élimination des écrevisses comme de certains amphibiens envahissants est très peu probable car ils ont des refuges à l'extérieur des mares	
Pollution	Déversement direct	Sensibiliser, réduire les risques	Information, communication auprès du public et des collectivités locales, services d'état en charge du respect des lois anti-pollution		
	Déversement indirect sur bassin versant	Limiter les sources de pollution	Information, communication, contrats, etc.		
Déblais, décharge		Nettoyage	Information, communication, etc.		
Surpâturage, surpiétinement	Modification de la structure du substrat, accélération des processus érosifs Détérioration du couvert végétal Limitation de la reproduction	Réduire la charge de pâturage, modifier les saisons de pâturage, etc.	Information, communication, contrats, etc.		
Embroussaillage du bassin versant	Perturbation de la progression des amphibiens en phase terrestre	Ouvrir le milieu	Débroussaillage ou coupe avec exportation des branchages coupés Pâturage	Le débroussaillage doit être limité pour ne pas accroître l'érosion et maintenir des zones refuges, abris potentiels pour les amphibiens	

Encadré 45. Un cas de restauration par le creusement : la mare de Péguière, Var, France

Un comblement de la mare a été diagnostiqué, causé par l'érosion accélérée du bassin versant dont la végétation a été dégradée par le passage de véhicules (Encadré 41, Chapitre 5a). L'acquisition par le Conservatoire du Littoral et la gestion par la commune (Cannet-des-Maures) ont permis de contrôler la circulation des automobiles : la végétation devrait rapidement reconquérir celui-ci et l'érosion ralentir. Le diagnostic concluait également à la possibilité de restaurer le fonctionnement hydrologique de la mare par creusement et à l'absence de stocks semenciers résiduels significatifs pouvant restaurer les populations de plantes des mares temporaires.

Un projet de restauration a donc été défini, procédant en plusieurs étapes :

- Etablir un bilan hydrique de la mare.
- Réaliser les travaux de creusement.
- Vérifier le rétablissement des conditions hydrologiques favorables (éventuellement réaliser des travaux correctifs).
- Surveiller l'apparition éventuelle des espèces recherchées.
- Lorsque les conditions hydrologiques sont rétablies et si les espèces ne colonisent pas spontanément le milieu, les introduire sous forme de stocks semenciers provenant des sites les plus proches (ruisseaux voisins).

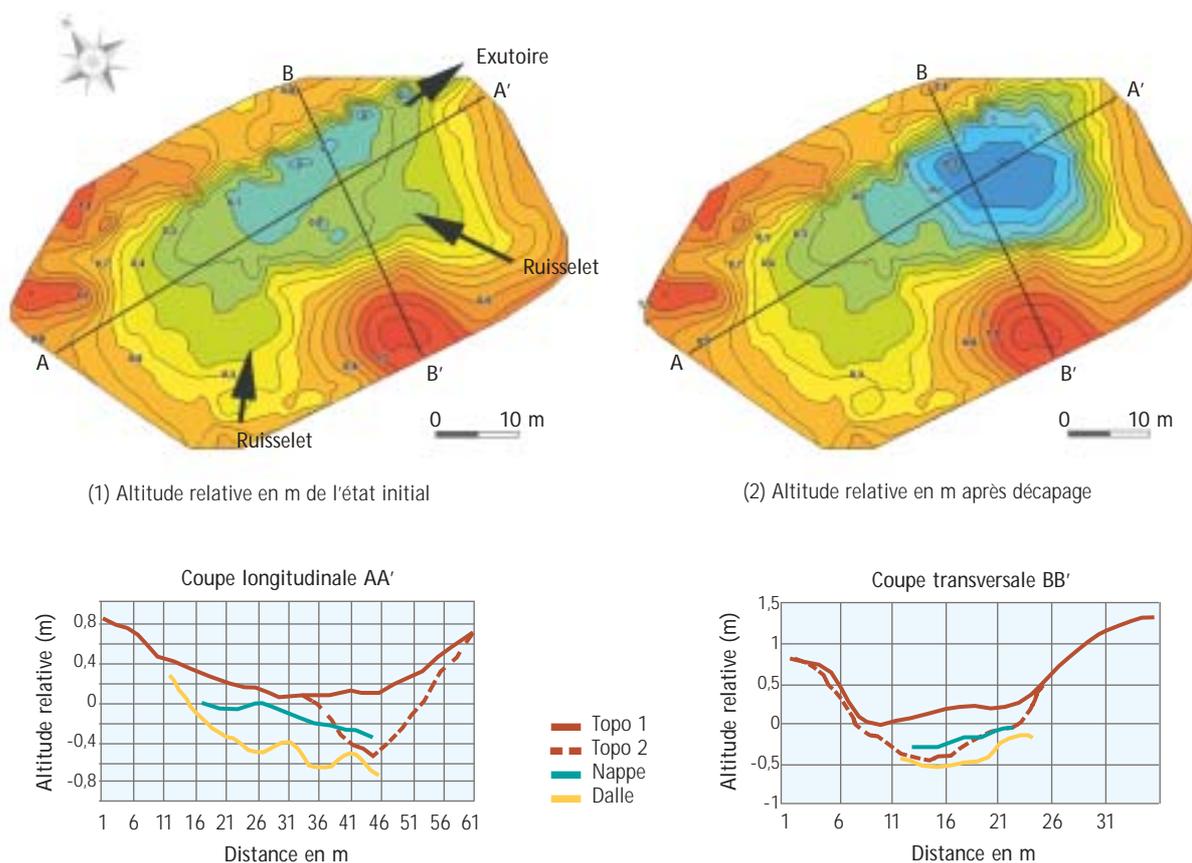
Un plan a été préparé pour le décapage et l'exportation des sédiments superficiels dans la partie est de la mare (Fig. 31). L'épaisseur à décaper a été définie de façon à ramener la surface du sol sous le niveau de la nappe, mesuré en mai 2001, et à conserver une faible épaisseur de sol au dessus de la dalle rocheuse. Ce décapage est prévu près de l'arrivée d'un ruisseau pour favoriser la mise en eau et sur une partie limitée de la mare pour diminuer les coûts d'évacuation du sédiment, et vérifier si les objectifs hydrologiques sont atteints (submersion durant quelques semaines par an, au moins pendant les années humides). Des travaux correctifs pourront être apportés si nécessaire. Comme aucun horizon de sol ne nécessite d'être conservé pour réensemencer le site, les sédiments décapés seront exportés mais déposés à faible distance pour limiter les coûts de transport. Les pentes définies sont faibles afin d'éviter l'érosion et favoriser une plus grande diversité de conditions.

La surface remaniée sur ce plan est de 530 m² pour un volume de sédiment exporté de 115 m³. Le coût de l'opération est estimé à 3 300 € dont environ un tiers pour le creusement et le reste pour le transport des déblais.

La réalisation des travaux est prévue dans les premières semaines de 2004.

Grillas P., N. Yavercovski, E. Duborper & M. Pichaud

Figure 31. Plan de restauration de la mare de Péguières



exigeantes en lumière. Elle aboutit, le plus souvent, à la banalisation des communautés végétales et animales (pertes des espèces spécialistes et de la faune n'y effectuant qu'une partie de son cycle).

La gestion permet de limiter l'accumulation de sédiments minéraux ou organiques, lorsque les causes en sont bien identifiées. La dégradation de la végétation dans le bassin versant est une cause classique d'accélération de l'érosion du bassin versant et, par suite, de la sédimentation dans les zones humides en aval. Les causes de cette dégradation peuvent être contrôlées par la gestion (contrôle du pâturage, fréquentation humaine, pistes véhicules, etc.). Au minimum une barrière végétale peut être constituée en périphérie pour stopper le sédiment tout en laissant passer l'eau.

Lorsque le comblement est lié à une accumulation minérale, un fonctionnement hydrologique correct peut être restauré en surcreusant la mare et en exportant les sédiments. En fonction de la taille de la mare, ce creusement pourra être mécanique ou manuel. Les principales difficultés de la restauration par décapage du sédiment superficiel sont d'une part le choix du niveau à atteindre (niveau historique ou à calculer à partir d'objectifs hydrologiques) et d'autre part la présence ou non de stocks semenciers viables. Le creusement devra donc être complété par une étude cartographique du substrat sous-jacent et une analyse des différents horizons de sols pour localiser les stocks semenciers et si possible les utiliser pour restaurer la végétation.

La gestion des ligneux

La colonisation des ligneux autour et dans les mares temporaires entraîne des problèmes d'ombrage (compétition) et d'accumulation de litière, et, par suite, des difficultés d'émergence et de développement pour les espèces héliophiles* (Chapitre 4). L'ouverture du milieu diminue la compétition pour la lumière et les apports de litière. En fonction de la superficie de la zone à débroussailler, la coupe pourra être manuelle (cisaille) ou mécanique (tronçonneuse, débroussailluse). Un entretien de la coupe devra ensuite être assuré, de préférence par des troupeaux qui pourront limiter à la fois les espèces ligneuses mais aussi les herbacées les plus compétitives. Selon la nature des espèces que l'on souhaite contrôler, le choix des herbivores pourra être différent. Par exemple, les caprins et dans une moindre mesure les ovins seront plus efficaces que les bovins ou les équins pour contrôler les ligneux.

La gestion par le pâturage doit faire l'objet de convention avec l'éleveur, où peuvent figurer les périodes éventuelles d'exclusion du pâturage (sensibilité de certaines espèces à des stades critiques de leur développement) et les charges maximales à l'hectare (seuil de risque de surpâturage). L'impact du pâturage peut être mesuré pour des espèces cibles particulières ou, globalement, pour la richesse ou la structure des peuplements ou de l'écosystème.

La gestion des héliophytes

La progression des grandes héliophytes (joncs, scirpes, massettes) dans les mares temporaires peut être liée à diverses causes comme une augmentation de l'épaisseur du sédiment, une élévation et/ou une stabilisation des niveaux d'eau. Ces espèces fortement compétitives se développent au détriment des espèces caractéristiques des mares qui supportent difficilement leur ombrage et l'eutrophisation du milieu résultant de l'accumulation de leur litière. La gestion des héliophytes (joncs, scirpes) vise donc, comme pour les ligneux, à réduire l'ombrage et les apports de litière.

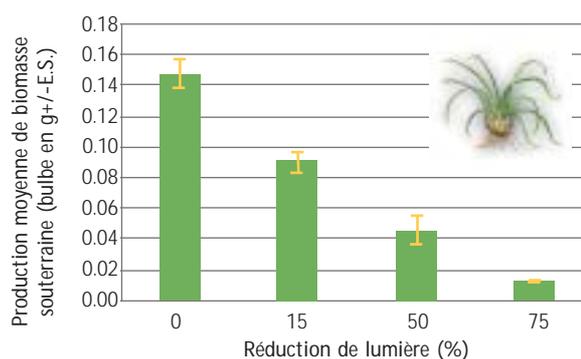
Encadré 46. Progression des ligneux dans les mares de Roque-Haute

Dans les mares de la Réserve Naturelle de Roque-Haute (Hérault) où le pâturage a disparu depuis une cinquantaine d'années, l'expansion de l'Orme (*Ulmus minor*) et du Frêne (*Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa*) semble défavorable aux populations d'*Isoetes setacea*^{32b}. Cette hypothèse a été testée au cours d'une opération de débroussaillage expérimental. Un an après la coupe des ligneux, la fréquence des isoètes avait augmenté de 43 % dans la zone débroussaillée pour une augmentation de 7 % seulement dans la zone non débroussaillée (effet "année"). De plus, dans les zones éclaircies, un retrait de la litière augmentait encore de 14 % la fréquence des isoètes. Une expérimentation complémentaire, en laboratoire, a montré que la réduction de la lumière affecte la production de biomasse et la production de spores chez cette espèce (Fig. 32). Ces résultats suggèrent donc que l'interception de la lumière par les ligneux, ou plus généralement les espèces compétitives, suffit pour expliquer la réduction des petites espèces caractéristiques des mares temporaires méditerranéennes. D'autres effets peuvent s'y associer en particulier ceux associés à la décomposition de la matière organique ou la modification des sols mais ils n'ont pas été testés.

Rhazi M.

Dans le cas des héliophytes, la coupe mécanique (débroussailluse), suivie de l'évacuation des produits de coupe, pourra être complétée par l'étrépage*, technique qui consiste à décapier le mat racinaire pour éliminer radicalement les plantes (équivalent du dessouchage pour les ligneux) et faciliter la reprise des espèces exigeantes en lumière (héliophiles). Cette seconde action de gestion doit être assez précise, et donc souvent manuelle, pour ne pas décapier une banque de semences sous-jacente qui aurait éventuellement subsisté sous les héliophytes. L'entretien des coupes devra être assuré manuellement et/ou par un pâturage raisonné.

Figure 32. Impact de la lumière sur la production de biomasse et de spores chez *Isoetes setacea*



Encadré 47. Un exemple de gestion par le débroussaillage : le lac des Aurèdes (Var, France)

La retenue artificielle des Aurèdes, située au milieu du domaine des Escarcets, propriété du Conservatoire du Littoral, a été aménagée dans les années 1960 et 1970 dans le cadre de la défense contre les incendies. Ses bords sont soumis à des inondations temporaires et sont occupés par de nombreuses espèces de *Isoetion*. En l'absence de pâturage, ces zones sont, aujourd'hui, en partie envahies par des héliophytes : joncs (*Juncus conglomeratus*) et scirpes (*Scirpus holoscheonus*).

Dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires", une expérimentation de gestion par le débroussaillage (simulation du pâturage) a été mise en place dans 2 secteurs, l'un dominé par les joncs et l'autre par les scirpes, pour tester l'effet préjudiciable de ces héliophytes sur les espèces du cortège de *Isoetion*.

Dans ces 2 secteurs, 3 zones homogènes (réplicats) ont été délimitées. Chaque zone a ensuite été divisée en 2, une zone témoin et une zone traitée. Dans les secteurs à joncs et à scirpes, les 3 zones témoins n'ont subi aucun traitement et les 3 zones traitées ont été débroussaillées chaque automne, avec évacuation des débris de coupe.

Dans le secteur à joncs, à l'automne 2001, un étrépage* a aussi été testé sur une partie de chaque zone traitée.

Dans toutes les zones la végétation a été étudiée par la méthode des transects de quadrats, en 2001, avant toute intervention (état 0), en 2002 et en 2003.

L'ouverture du milieu a eu un impact sur :

- la richesse spécifique totale qui est passée de 66 espèces en 2001 à 105 en 2002 puis 77 en 2003,
- le nombre d'espèces caractéristiques des mares temporaires (Fig. 33).

Dans le secteur à joncs, ce nombre a peu évolué dans les zones témoins. Dans les zones débroussaillées, il est passé de 3 (en 2001) à 8 (en 2002) puis 7 (en 2003). En même temps, dans la partie étrépee, il a évolué de zéro à 4 puis 3.

Pour le secteur à scirpes, dans les zones témoins, il a triplé entre 2001 et 2002 (de 2 à 6 espèces) et est retombé à 3 en 2003. Simultanément, dans les zones traitées, il est passé de 2 à 12 puis à 6.

L'effet de l'ouverture du milieu a été très positif en 2002 et un peu moins en 2003. Toutefois l'apparition d'espèces de *Isoetion* ne correspond pas toujours à la restauration de cette formation végétale. En effet, cette dernière n'apparaît complètement que sur des sols peu profonds (< 15 cm) voire squelettiques. Au delà de 20 cm

d'épaisseur, la réserve en eau du sol permet le développement de grandes héliophytes qui concurrencent les espèces de *Isoetion*, ce qui est le cas dans les zones choisies pour les expérimentations de débroussaillage. L'expression et le maintien de *Isoetion* en dehors de son habitat optimal nécessite donc, non seulement un contrôle sévère de la végétation émergente, mais aussi des conditions climatiques favorables comme ce fut le cas en 2002 (alors qu'il y a eu une inondation tardive en 2003).

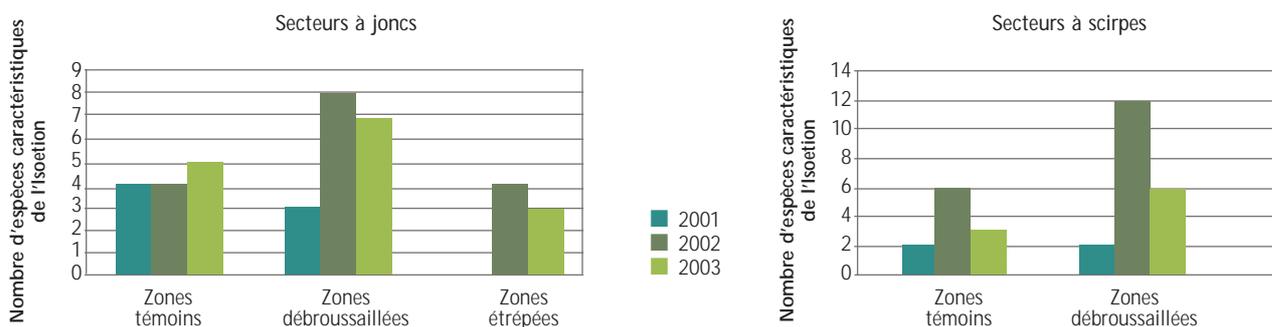
Consécutivement à l'étrépage, les espèces de *Isoetion* recolonisent aussi le milieu mais en densité relativement faible, peut-être en raison de la disparition de la banque de semences sous les tapis de racines.

Féliasiak D., E. Duborper & N. Yavercovski



Gestion expérimentale du site des Petites Aurèdes (Plaine des Maures) par la fauche des joncs

Figure 33. Impact de l'ouverture du milieu sur le nombre d'espèces caractéristiques des mares



La gestion du couvert herbacé

Certaines espèces à forte valeur patrimoniale, de petite taille, peuvent être très sensibles à la compétition du couvert herbacé. Elles seront favorisées par le maintien d'une végétation rase, peu dense et par la présence de micro-perturbations liées, par exemple, au passage des animaux sauvages ou domestiques.

La création

La création d'une mare temporaire consiste, dans un premier temps, à créer une dépression qui va retenir l'eau pendant la saison humide. Lorsque la dépression est créée, plusieurs solutions sont donc possibles pour l'implantation des espèces et particulièrement des espèces végétales :

- Il est généralement plus favorable de laisser libre cours à la colonisation naturelle à partir de sites proches²⁶⁷. La proximité de zones humides temporaires fonctionnelles, "réservoirs potentiels", augmente la probabilité de colonisation naturelle des sites artificiels par des espèces animales ou végétales spécialistes. Elle accroît la probabilité de caractéristiques physiques adéquates (nature du substrat, porosité,

filtration, présence d'une nappe, météorologie, etc.) qu'il convient de vérifier avant d'entreprendre des travaux de création.

- Si la colonisation spontanée est impossible (absence de sites suffisamment proche) ou trop lente, la réimplantation d'espèces animales et/ou végétales peut être envisagée. Les organismes seront issus des sites les plus proches possible pour limiter les pollutions génétiques et optimiser les chances de réussite (conditions de croissance proches de celles de leurs sites d'origine). Ils devront être en effectifs suffisants pour limiter les risques de goulot d'étranglement* dans la structuration génétique des populations.

Pour les espèces végétales, la réintroduction sera, de préférence, réalisée sous forme de graines ou de sol contenant des stocks semenciers diversifiés^{62, 403}. L'introduction de semences devra être effective avant la remise en eau automnale pour optimiser les chances de germination. Les conditions de sol devront être adéquates pour la germination des graines et la croissance des plantes. D'autre part la compétition avec des espèces plus performantes doit être maîtrisée. Dans un premier temps, la protection contre des herbivores facilitera le développement initial des populations.

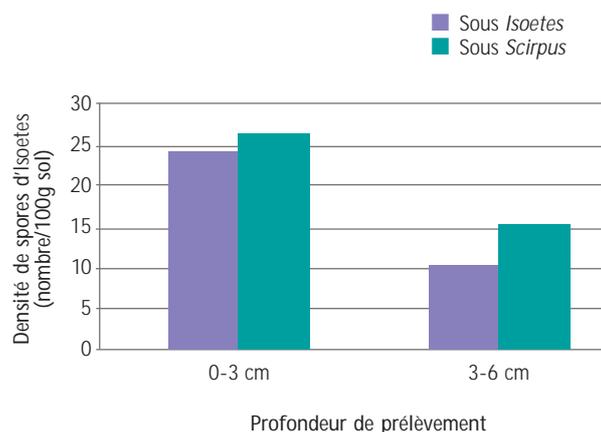
Encadré 48. La compétition Scirpe-Isoète à Roque-Haute

Pour tester l'hypothèse que des formations à Isoète (*Isoetes setacea*) ont été remplacées localement par des formations à Scirpe maritime (*Scirpus maritimus*) dans les mares de Roque-Haute, une mesure des stocks semenciers a été réalisée. Si le Scirpe a remplacé récemment l'Isoète, les densités de spores d'Isoète, peu mobiles, ne doivent pas différer significativement entre les deux types de formations. Des échantillons de sédiments (0-3 cm) ont été prélevés, dans plusieurs mares, dans des formations dominées respectivement par le Scirpe ou l'Isoète. La densité des spores d'Isoète dans ces échantillons a été évaluée par la méthode des germinations (d'avril à octobre).

Les densités de spores d'Isoète étaient aussi élevées sous les formations à Scirpe que sous celles à Isoète (entre 10 et 15 spores pour 100 g de sol, entre 0 et 3 cm de profondeur, Fig. 34). Le développement récent du Scirpe est donc confirmé ; il est probablement lié à des modifications dans l'utilisation des mares temporaires, et en particulier à l'abandon du pâturage extensif par les moutons. Le vieillissement des mares pourrait également s'être accompagné d'un enrichissement en nutriments facilitant la dominance du Scirpe. Une gestion simulant le pâturage (coupe rase et régulière des scirpes) ou la reprise du pâturage ovin devrait stimuler la dynamique des formations à Isoète en réduisant l'avantage compétitif du Scirpe.

Grillas P.

Figure 34. Densité des spores d'*Isoetes* sous les formations à Scirpe et à Isoète



Encadré 49. Pâturage et conservation des populations de *Teucrium aristatum*

La mare de Lanau, en Crau (Bouches-du-Rhône) est le seul refuge en France de la Germandrée aristée (*Teucrium aristatum*, Lamiaceae)²⁸⁵. Des petites populations éparses sont distribuées dans la ceinture de végétation externe de la mare, dans des petites dépressions dénudées et périodiquement inondées. La végétation herbacée est haute et dense depuis l'arrêt du pâturage au cours des dernières années.

Pour cette espèce, apparemment très sensible à la compétition avec les autres herbacées, le pâturage extensif semble une condition nécessaire au maintien de populations importantes, voire à sa survie. Pour vérifier cette hypothèse, une partie de la mare a été réouverte au pâturage et les effectifs de Germandrée ont été dénombrés pendant trois ans dans les deux zones (pâturée et exclos). Une croissance très importante de la population a été observée dans la zone pâturée (Fig. 35). Dans la zone en exclos, une seule plante enracinée dans une zone dénudée de l'exclos, liée sans doute à une perturbation par des lapins, a été observée en 2003. Non seulement le pâturage limite la densité du couvert végétal dominant et donc la compétition, mais le piétinement favorise aussi la création des micro dépressions propices à la germination de la Germandrée. L'hypothèse initiale semble confirmée et la partie de la mare ouverte au pâturage devrait être étendue avec une poursuite du suivi.

Yavercovski N., J. Boutin & E. Duborper

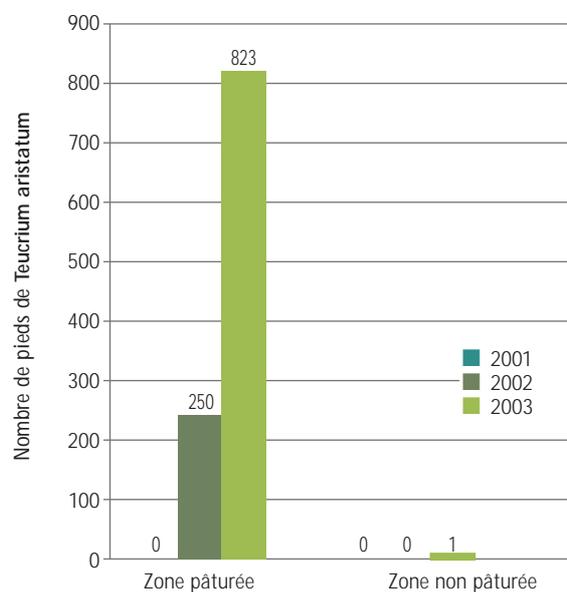


Figure 35. Dynamique de *Teucrium aristatum* dans la mare de Lanau



Grillas P.

Gestion des populations d'espèces rares par le pâturage dans la mare de Lanau (France) : partie pâturée inondée à gauche, exclos à droite

Encadré 50. Réintroduction, renforcement de populations

Le renforcement de populations constitue un moyen important pour le maintien de celles dont les effectifs ne suffisent plus à garantir la survie de l'espèce.

Ces projets doivent être réglementés et réalisés avec beaucoup de précautions pour garantir la réussite à long terme. Il existe une "charte" de réintroduction de l'UICN qui liste les opérations à suivre³⁹⁴.

Contrairement à ce qui a été réalisé pour d'autres groupes de vertébrés (oiseaux, mammifères), il existe très peu de cas de réintroduction d'amphibiens en Europe^{12, 91}.

En revanche, des opérations de déplacement de populations ont été menées dans plusieurs pays, par exemple, en France²³², en Espagne³³² et en Italie^{354, 355}. Ces translocations sont effectuées lorsque les biotopes naturels doivent être détruits (cas d'un aménagement), lorsqu'ils ne peuvent être restaurés ou lorsque les risques d'extinction de l'espèce nécessitent d'accroître le nombre des populations.

Ce moyen est pertinent dans le cas où le déclin n'est pas lié à des questions environnementales non résolues.

Les résultats de telles opérations dépendent de plusieurs facteurs, dont le nombre d'individus déplacés et les caractéristiques du site d'accueil. En cas de création de mares, le choix du type de milieu aquatique à réaliser doit s'appuyer sur une étude des caractéristiques environnementales du site, de la présence des autres zones humides à proximité et de la connaissance des exigences spécifiques de l'espèce "cible".

L'exemple du Triton crêté Triturus cristatus

Plusieurs translocations de populations ont été réalisées chez le Triton crêté en Grande Bretagne^{98, 89, 226, 257}. Sur 178 opérations effectuées, 37 % ont réussi, 10 % ont échoué et dans plus de 40 % des cas, l'absence de suivi à long terme a empêché l'évaluation de ces projets. La probabilité d'échec est forte que ce soit avec le déplacement d'adultes, de larves et/ou d'œufs. Chaque stade présente des avantages et des désavantages dont il faut tenir compte lors d'une translocation.

Le déplacement d'individus adultes pose deux problèmes : l'attachement au site d'origine (retour vers le site si la distance et la nature du paysage le permet) et la mauvaise adaptation au site de substitution (méconnaissance du milieu terrestre notamment).

Le déplacement de larves semble préférable car celles-ci n'ont pas encore développé les capacités sensorielles leur permettant de s'orienter en phase terrestre : elles seront capables de s'orienter de façon normale pendant la migration. L'inconvénient des stades larvaires réside dans les faibles taux de survie durant la phase d'immaturité. L'échec de la translocation peut être dû à la mauvaise qualité du site récepteur. Quelques recommandations simples sont données dans le tableau 18 pour évaluer la qualité de ce site.

Dans le Midi de la France (Valliguières) un projet de conservation d'une population de tritons crêtés est actuellement en cours de réalisation par le Conservatoire des Espaces Naturels du Languedoc Roussillon (CEN-LR). Le creusement d'une mare artificielle à proximité de la mare d'origine est envisagé à la fois sur le plan expérimental et opérationnel. Cette opération devrait permettre de rendre la reproduction plus régulière et de créer un second site de reproduction destiné à augmenter l'effectif et les probabilités de survie de la population (Encadré 26).

Lombardini K.

Tableau 18. Critères de sélection des sites à Triton crêté - indicateurs négatifs

1. Absence d'autres espèces d'amphibiens dans la mare
Particulièrement le Triton palmé qui a des exigences d'habitat similaires.

Un site riche en amphibiens constitue un élément favorable sauf s'il s'agit d'espèces compétitrices (Grenouille rieuse, etc.).

2. Présence de poissons et d'écrevisses dans la mare
Les poissons et les écrevisses sont des prédateurs de larves et d'adultes. Leur présence peut être catastrophique pour les tritons.

3. Incursions ponctuelles de hérons dans la mare
Les hérons sont des prédateurs de larves et d'adultes. Leur présence peut être catastrophique pour les tritons.

4. Habitat terrestre trop petit ou dégradé
Le milieu terrestre à proximité de la mare peut supporter environ 250 tritons crêtés adultes par hectare. Toutefois l'absence de certains éléments (haies, bois, etc.) peut être préjudiciable pour cette espèce.

5. Habitat aquatique inadéquat
L'absence de végétaux aquatiques nécessaires au dépôt des pontes et à la production d'invertébrés peut être défavorable au maintien de certaines populations d'amphibiens. La végétation herbacée peut permettre aux amphibiens de se cacher et d'échapper aux prédateurs comme les hérons, etc.

6. Présence d'une "barrière" dans le milieu terrestre
La présence d'une rivière à cours rapide, d'une grande route ou de cultures nues à moins de 100 m de la mare peut être dangereuse pour les tritons "explorateurs".

7. Accès du public
Le public pourrait relâcher des poissons dans la mare ou autres espèces indésirables. Des sites situés à l'écart ou d'accès difficile sont préférables.

8. Présence de tritons crêtés dans la mare
Ajouter une colonie de tritons dans une mare déjà occupée ne représente presque jamais un bénéfice en terme de conservation.

9. Absence d'arbre
Le couvert arboré peut être défavorable aux oiseaux prédateurs.

6. Suivi

a. Pourquoi et comment faire un suivi ?

Perennou C.

Un suivi, au sens large, consiste en une collecte régulière et homogène de données : mêmes paramètres, relevés à intervalles souvent réguliers, en utilisant la même méthode. En fait, ce terme recouvre deux réalités différentes, dont le choix dépendra des objectifs du gestionnaire.

- La surveillance continue, dont l'objectif est simplement de connaître la variation dans le temps de la grandeur mesurée (le nombre de pieds de *Marsilea* dans une mare, le nombre de tritons reproducteurs, l'arrivée ou l'extension d'une espèce envahissante, les niveaux d'eau ou l'eutrophisation d'une mare, etc.). Plus simple et souvent moins coûteuse à mettre en œuvre, elle est aussi la plus répandue chez les gestionnaires. Toutefois, elle a des limites, souvent méconnues, la principale étant qu'elle ne permet généralement pas d'identifier, *a posteriori*, les causes des phénomènes observés. Cependant, une surveillance continue initiale permet de mesurer des changements et d'engager, par la suite, un programme de suivi lorsque il s'avère nécessaire. Avant la mise en œuvre des mesures de terrain, le choix de méthodes et d'indicateurs^a pertinents, permettant d'approcher au mieux la réalité (biologique, socio-économique, etc.), est essentiel.

- Le suivi (au sens strict) a des objectifs plus ambitieux : identifier les causes des variations détectées (par exemple "Quelle est la cause du déclin du Triton crêté sur mon site ?"), ou vérifier qu'un paramètre jugé essentiel reste dans des limites acceptables ou évolue dans le sens souhaité. Le suivi pourra accompagner une intervention de gestion afin de vérifier qu'elle conduit au résultat voulu (redressement des effectifs par exemple). Les résultats du suivi permettent, si besoin est, d'adapter la gestion. En ce sens, le suivi est un outil vital pour une gestion adaptative des milieux. Si le gestionnaire souhaite connaître les causes d'un phénomène qui l'intéresse, la réponse du milieu à une action de gestion, etc., la mise en place d'un véritable suivi demandera souvent la mesure de paramètres additionnels par rapport à la simple surveillance continue du phénomène. Pour concevoir un tel programme, un cadre a été proposé dans le Manuel MedWet pour le suivi (Tomas Vives³⁸⁸ téléchargeable sur www.wetlands.org/pubs&/wetland_pub.html#MW5). Pour résumer (Tab. 19), un programme de suivi peut être construit de façon itérative¹⁴⁵ dont on retiendra essentiellement les points suivants :

- L'identification préalable et précise du problème/de la question à traiter est fondamentale : une formulation trop vague empêche de développer ensuite un programme de suivi rigoureux.

- Un objectif précis du suivi doit être formulé. Cette formulation ne peut pas se limiter à "suivre la population de telle espèce" ou

a. Il est essentiel de bien distinguer l'indicateur du phénomène qui intéresse le gestionnaire. Par exemple, l'eutrophisation est un phénomène complexe, qui peut être approché par des indicateurs du type "Concentration dans l'eau de nitrates, de phosphates, etc." ; mais l'eutrophisation ne se réduit pas à ces paramètres.

"suivre l'intensité de tel phénomène" ; ce pourra être par contre "vérifier si les pompages dans la nappe diminuent l'alimentation en eau de la mare temporaire par les résurgences" ou "vérifier que le débroussaillage des alentours de la mare permet aux isoètes de réapparaître en plus grand nombre".

- Il est nécessaire de formuler une hypothèse sur l'évolution attendue du phénomène que l'on suit, ce qui permet de distinguer suivi de surveillance continue pour laquelle, au départ, les tendances des paramètres suivis ne sont pas identifiées.

- Un suivi ne peut répondre qu'à la question précise pour laquelle il a été conçu. Ses résultats seront généralement inopérants pour répondre à une autre question, même similaire en apparence.

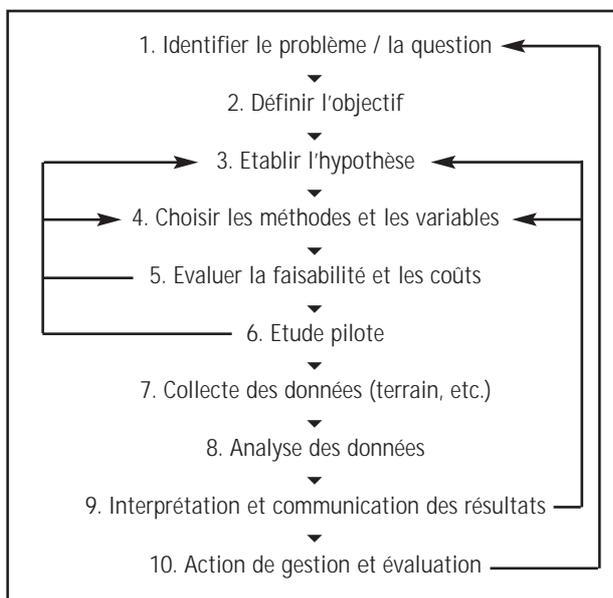
L'aboutissement d'un suivi est une action ou un choix de gestion (étape 10), relative au problème soulevé en premier lieu (étape 1). Pour un gestionnaire de site, la seule amélioration des connaissances, sans implication de gestion résultante, ne justifie généralement pas la mise en place de suivis coûteux en temps et en moyens.

Ainsi, un programme de suivi au sens strict se rapproche de l'expérimentation scientifique par la rigueur de sa conception et par la démarche hypothético-déductive. Par la suite, le mot "suivi" désignera, sauf spécification contraire, aussi bien la surveillance continue que les suivis, au sens strict, décrits ci-dessus.

La collecte et l'analyse des données

Le choix des méthodes de suivi doit être fait en considérant non seulement les objectifs du suivi mais aussi les méthodes d'analyse de données et les coûts. Une étude pilote est vivement recommandée afin d'évaluer l'ensemble du protocole pour ne pas trop investir dans un suivi. Un grand nombre de méthodes de suivi peuvent être utilisées et il n'est pas possible, dans le cadre de ce guide de gestion, d'en faire une revue systématique. Avant d'initier un programme de suivi, il sera préférable de consulter des ouvrages spécialisés notamment sur les méthodes de mesure et d'analyse de données^{73, 129, 142, 346} et/ou de consulter un spécialiste. Le type

Tableau 19. Cadre MedWet pour le suivi



d'échantillonnage, la permanence ou non des points de relevés, les autres aspects de la collecte (saison, fréquence, etc.), et les méthodes d'analyse des données ultérieures, doivent être choisis en lien étroit avec un spécialiste du domaine concerné. A défaut, le risque est grand de ne pouvoir tirer aucune interprétation rigoureuse des données collectées (fréquence insuffisante, période inadaptée, etc.) ou d'effectuer un travail de terrain trop lourd (mesures trop fréquentes pour la question posée, par exemple).

Certaines caractéristiques physiques et biologiques des mares temporaires méditerranéennes ainsi que leur dynamique interannuelle doivent être prises en compte dans le choix des méthodes et des protocoles. Quelques exemples illustrant les particularités des mares temporaires et des méthodes bien adaptées à ces milieux sont proposées dans ce chapitre 6 (b-f).

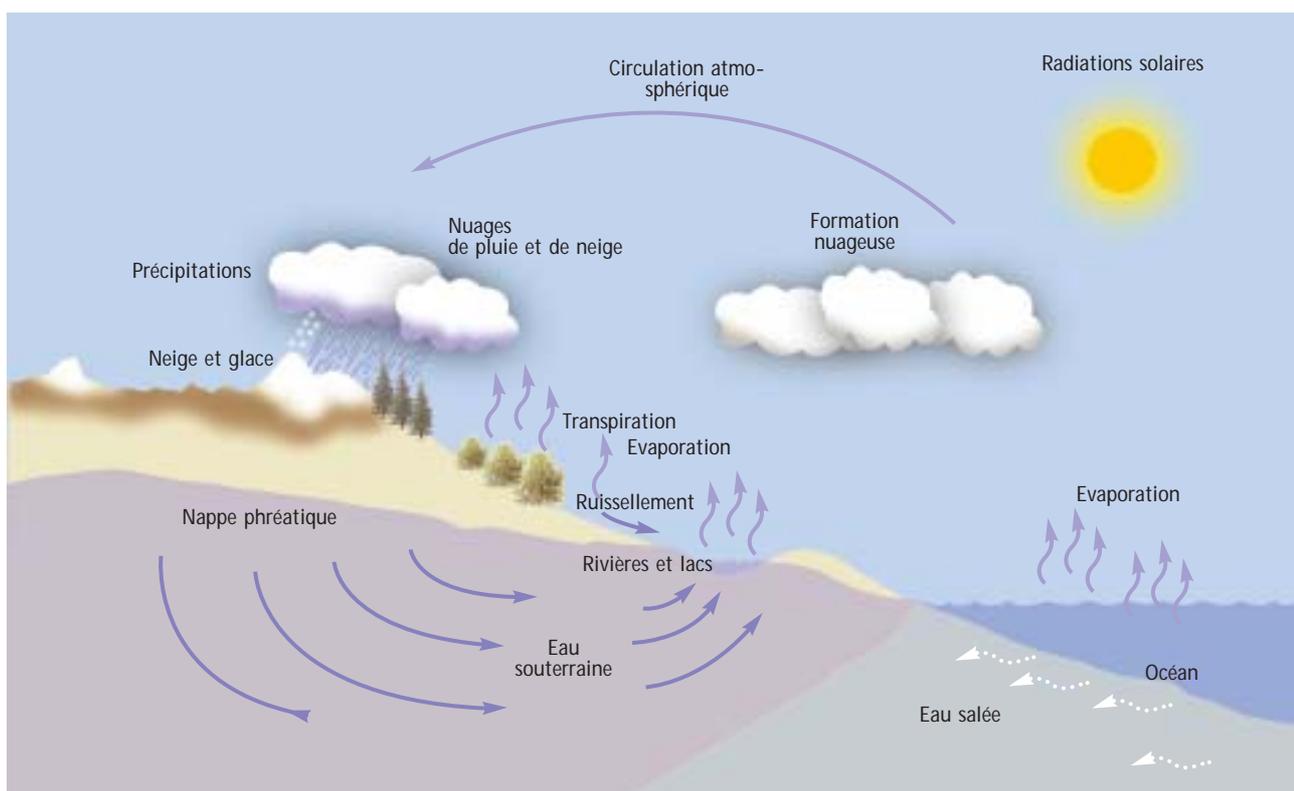
La grande variabilité temporelle et spatiale dans l'abondance des espèces pose des problèmes pratiques de localisation des points de mesure et de la fréquence des relevés. Cette irrégularité augmente la variance interannuelle des variables (abondance, par exemple) et rend plus difficile la détection de variations écologiques ou les effets d'un changement de gestion qui ne seront perceptibles qu'après plusieurs années.

Les mares cupulaires sont parfois si petites que leur surface ne permet pas de placer un nombre suffisant d'échantillons pour répondre aux exigences statistiques. La possibilité d'utiliser des échantillons de petites dimensions, grâce à la très petite taille des plantes, permet, parfois, de résoudre ce problème en augmentant leur nombre.

Les facteurs physiques du milieu et par suite la végétation et diverses espèces animales, s'organisent en gradients le long du gradient topographique. Selon l'objectif du suivi de la végétation, la répartition des points de mesure sera régulière sur l'ensemble de la mare, équilibrée entre les différentes ceintures, ou linéaire, parallèle au gradient principal pour évaluer le déplacement dans le temps des espèces.

Il faut souligner que plus l'objectif du suivi sera ambitieux, plus il sera coûteux, notamment en termes de temps pour la collecte des données. Aussi est-il souvent préférable, pour le gestionnaire, de partir des ressources disponibles ("combien de temps mon équipe pourra-t-elle consacrer chaque année à ce suivi ?") pour définir un objectif réaliste sous cette contrainte, plutôt que de se fixer un objectif nécessitant des moyens dont on ne disposera pas, pour ne faire, ensuite, que la moitié du travail.

Figure 36. Cycle de l'eau



b. Suivi hydrologique

Chauvelon P. & P. Heurteaux

L'établissement d'un diagnostic quantitatif du fonctionnement hydrologique d'un plan d'eau nécessite le recensement des composantes du cycle de l'eau (Fig. 36) qui interviennent dans ce fonctionnement. Une connaissance suffisante des caractéristiques géographiques et géologiques du milieu étudié et un minimum d'équipement de mesure (capacité métrologique) sont indispensables.

Les caractéristiques géographiques et géologiques à connaître ont déjà été évoquées dans le Chapitre 3b.

Elles s'obtiennent par une étude approfondie de tous les documents pouvant être rassemblés concernant un environnement élargi du site étudié : cartes topographiques, cartes géologiques, cartes pédologiques, vues aériennes (photos et/ou images satellitaires). Ces données permettent de préciser les lignes de crête définissant le bassin versant, de calculer sa surface, d'apprécier sa topographie et sa végétation, de connaître sa lithologie (roches compactes, roches poreuses, réseaux karstiques) et d'envisager une possible intervention des eaux souterraines dans le cycle de l'eau de surface. Cette documentation facilitera l'inventaire et la description des aménagements sur le bassin versant susceptibles d'avoir une influence sur les écoulements (fossés, drains, etc.)

Des précisions supplémentaires seront souvent nécessaires : levés topographiques pour préciser les courbes de niveau des cartes et pour faire la bathymétrie détaillée des plans d'eau (Encadré 51), caractérisation locale du substrat sédimentaire du fond des mares (texture, structure, stratification) et à proximité jusqu'à une profondeur au moins égale à la cote du fond des mares.

La capacité métrologique concerne au premier chef le suivi de l'évolution des niveaux d'eau de la mare, la quantification des précipitations, de l'évaporation de l'eau libre et de l'évapotranspiration. Il faut rappeler que l'exploitation de matériel hydrométrique installé en un lieu public est souvent soumise au risque de vol ou de vandalisme.

La mesure des niveaux (Encadré 52) doit être faite régulièrement. Leur enregistrement automatique en continu est évidemment la meilleure solution. Si l'on doit se contenter de mesures ponctuelles, deux mesures par mois semblent un minimum. Si possible, les mesures des épisodes pluvieux se feront, au plus tard, un ou deux jours après leur fin. Si l'on se cantonne à un calendrier avec des dates d'intervention fixées systématiquement au cours du temps, il y a peu de chance que les dates de visites coïncident avec des événements hydrologiques intéressants.

Pour quantifier les précipitations, on utilisera le plus souvent les données des réseaux d'observation existants (Encadré 53), malgré la variabilité spatiale importante des pluies, notamment en région méditerranéenne où les précipitations orageuses prédominent. Lorsque la densité des pluviomètres est insuffisante et pour un bilan précis, la mesure sur site, c'est-à-dire à moins d'un kilomètre de distance, et à la même altitude, s'avèrera nécessaire.

L'estimation des flux d'eau vers l'atmosphère (évaporation et évapotranspiration) se fera le plus souvent par le calcul à partir de données climatologiques, en utilisant des formules empiriques.

Encadré 51. La topographie et la bathymétrie

La bathymétrie des mares étudiées peut être obtenue assez facilement en mode relatif, par rapport à la surface calme du plan d'eau, à une période de remplissage maximal de la mare. Il suffira pour cela d'un ruban gradué, d'une jauge de profondeur et de bonnes cuissardes.

Il est conseillé d'avoir au moins 2 repères fixes au sol, alignés selon le plus grand axe de la mare : un en position "centrale" et l'autre en bordure ou sur la rive. Ces repères bien visibles (bornes de géomètre, piquets solidement enfoncés) serviront de référence pour la description géométrique du site et les suivis. Nous proposons comme base de description de mesurer ensuite les profondeurs selon 4 à 8 transects régulièrement espacés à partir de l'axe de référence matérialisé par les 2 repères au sol. Les densités de transects dans la mare et de points de mesure par transect sont très variables en fonction de la topographie : ils seront faibles sur des pentes régulières et augmenteront lorsque les pentes sont irrégulières.

Pour un travail alliant précision, quantité de données et économie de temps, il est nécessaire d'utiliser du matériel de topographie professionnel. Le théodolithe électronique ou station totale, à visée laser, permet d'acquérir, avec deux opérateurs, plusieurs centaines de points par jour avec une précision centimétrique, et de récupérer les points stockés en mémoire pour une utilisation informatique directe.

Certains GPS différentiels permettent d'effectuer des relevés avec une précision centimétrique, en ne monopolisant, une fois la station de référence mise en place, qu'un opérateur sur le terrain, pouvant se déplacer dans un rayon de plusieurs kilomètres autour de la référence pour effectuer le relevé de points.

Ces dispositifs de mesure sont coûteux, mais des possibilités de location existent pour les deux types (environ 1 000 € la semaine pour un GPS différentiel, des locations à la journée sont possibles). Il faudra prévoir une formation de base sur leur utilisation, dispensée par les loueurs.

Lorsque les budgets de fonctionnement sont limités, mais que le personnel est disponible et le temps non limitant, il est possible d'investir pour le prix d'une semaine de location, dans l'achat de matériel optique (lunette, mire, etc.) réutilisable à volonté.

Chauvelon P. & P. Heurteaux

Toutes nécessitent au minimum la température de l'air sous abri, et d'autres plus élaborées comme celle de Penman²⁹³ réclament, en plus, l'humidité de l'air, le rayonnement solaire et/ou la durée d'insolation et la vitesse du vent.

Peu de gestionnaires auront la possibilité de mesurer ces paramètres eux-mêmes à l'aide d'une station météorologique automatique sur leur site. Les données seront à rechercher auprès des organismes gérant des réseaux de mesures. En France, on obtiendra ces données auprès de Météo-France, de l'INRA, à titre onéreux, et éventuellement des services départementaux de l'agriculture (DDA) ou de l'équipement (DDE).

L'évapotranspiration réelle (ETR) d'un couvert végétal n'est pas calculable *a priori*, et la méthode communément utilisée consiste à passer par l'intermédiaire d'une valeur climatique de référence : l'évapotranspiration potentielle climatique (ETP). En fonction de la disponibilité en eau du substrat, l'ETR d'un couvert végétal représentera une proportion plus ou moins grande de l'ETP.

Encadré 52. La mesure des niveaux des eaux de surface

Une échelle limnimétrique (de niveau) peut être achetée dans le commerce (en tôle émaillée) ou fabriquée artisanalement. En principe le zéro de la règle doit correspondre au point le plus profond de la mare. Le niveau doit pouvoir être lu de la berge (avec ou sans jumelles).

La mise en place d'une échelle limnimétrique au point le plus profond de la mare peut poser des problèmes logistiques et (ou) esthétiques si les variations de niveau sont importantes. Si la configuration de la mare le permet, on peut envisager la pose d'une règle oblique appuyée sur une berge, il faudra alors tenir compte de l'angle d'inclinaison pour corriger la lecture.

Dans tous les cas, une installation visible et accessible à tous court le risque de déprédation. Si les risques ou les difficultés techniques rendent impossible la pose d'une échelle, on peut installer dans la mare un ou plusieurs repères discrets et stables dont on a mesuré la cote par rapport au point le plus profond de la mare. On mesure alors la hauteur d'eau en plaçant une canne verticalement sur le repère.

C'est un moyen simple et peu coûteux pour relever les niveaux à intervalle de temps régulier. Cependant, dans le cas de sites difficilement accessibles ou de manque de personnel, il ne permettra pas d'obtenir l'information correspondant aux phases critiques de variations soudaines des niveaux. Dans la mesure du possible, on privilégiera donc l'utilisation de dispositifs enregistreurs.

On désigne sous le nom de limnigraphes tous les appareils permettant d'enregistrer les variations de niveau en continu. Il en existe plusieurs modèles (limnigraphes à flotteurs mécaniques ou électroniques, sondes à pression). Leur prix les rend souvent inabordable d'autant plus qu'ils courent les mêmes risques que les règles.

Chauvelon P. & P. Heurteaux

Parts relatives des approvisionnements en eau

Il est difficile de quantifier la part de l'alimentation en eau d'une mare par le ruissellement sur son bassin versant ou par les eaux souterraines.

Si la prospection s'avère possible (roche meuble, sables, limons, peu caillouteuse), il sera utile d'avoir un aperçu de l'hydrodynamique souterraine par l'implantation et l'exploitation d'un réseau de piézomètres (Encadré 54).

Sur une roche compacte fissurée ou une formation très caillouteuse, aucune prospection "légère" (tarière à main) n'est possible. Dans l'espoir de mieux comprendre les interactions mare-nappe, on pourra dans ce cas se contenter de repérer les puits et les sources susceptibles d'exister sur le bassin versant, et de comparer l'évolution des niveaux et de la conductivité dans ces puits et sources avec ceux de la mare. Cette démarche implique des raccordements topographiques souvent difficiles à effectuer.



Roche J.

A Valliguières, l'influence des eaux karstiques sur la mare a été établie par leur suivi piézométrique

Encadré 53. La mesure des précipitations

Les pluviomètres sont des récipients ouverts vers le haut qui captent la pluie qui tombe sur leur surface. En principe, il n'y a pas plus simple, mais le caractère ponctuel de la réception, les turbulences créées par le vent et l'appareil lui-même, nuisent à la représentativité de la mesure extrapolée à tout un site. Par contre, la taille de la surface réceptrice n'a qu'une faible influence sur le pourcentage de pluie recueillie³²¹. Idéalement, il vaut donc mieux répartir sur un site plusieurs petits capteurs qu'un seul grand.

Il existe plusieurs types de pluviomètres à lecture instantanée. Pour tous ceux-ci, il est important que la mesure suive de peu un épisode pluvieux. Le modèle le plus couramment utilisé en France est le pluviomètre "Association" ("Association scientifique de France"). Il est composé d'un seau coiffé d'un entonnoir dont l'ouverture est une bague rigide de 400 cm² chanfreinée extérieurement. L'appareil est calé sur un support. Il est en zinc ou en matière plastique. La mesure des hauteurs précipitées se fait dans une éprouvette graduée en millimètres et dixièmes de millimètres. Un millimètre de pluie correspond à 1 litre par mètre carré.

Le pluviomètre doit être disposé selon des conditions normalisées : surface de réception horizontale, entre 1 m et 1,5 m du sol. Il doit être dégagé pour éviter l'interaction des obstacles voisins (arbres, bâtiment, etc.), il doit en être éloigné d'une distance au moins égale à 3 fois la hauteur de l'obstacle le plus proche. Les pluviomètres installés dans les lieux ouverts au public n'ont guère de chance de survie. Dans ce cas, il sera préférable de prospecter dans le voisinage du site pour repérer les pluviomètres "privés" ou de chercher un propriétaire complaisant, disposé à héberger l'appareil et à assurer les relevés. Il faudra, dans tous les cas, se procurer les données du poste de la Météorologie nationale le plus proche sachant que les données sont souvent payantes.

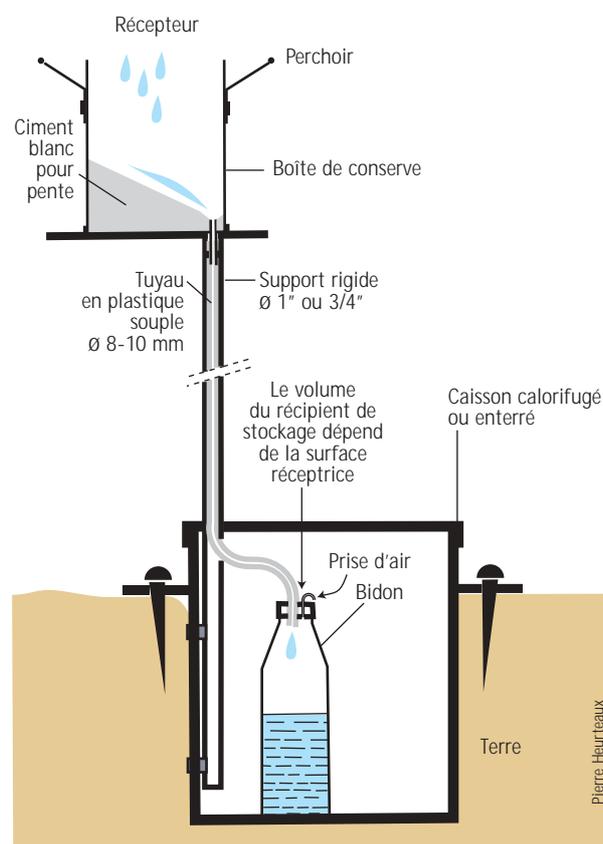
Il existe des pluviographes à augets basculeurs ou à siphon qui enregistrent les épisodes pluvieux en continu.

Des pluviomètres totalisateurs stockent aussi l'eau de pluie. Ces appareils sont pratiques sur les sites difficiles d'accès ou lorsque le personnel manque pour une récupération quotidienne des données. Il est possible de fabriquer soi-même un pluviomètre totalisateur (Fig. 37). Il suffit de souder un ajutage à la base de l'entonnoir d'un pluviomètre "Association" ou de tout autre récipient (boîte de conserve de grande taille, type collectivité, dont on mesure la surface réceptrice et dans laquelle on coule du ciment blanc en biseau pour canaliser l'écoulement, éviter le rebond des gouttes et lester), de le relier par un tube en matière plastique souple à un bidon opaque placé dans un caisson soigneusement calorifugé (enterré si possible). L'opacité empêche la prolifération d'algues. Le support de la surface réceptrice est un tube métallique creux (type chauffage central) dans lequel passe le tuyau plastique à l'abri de

la lumière. Si les relevés sont très espacés, quelques gouttes d'huile de vaseline et de formol dans le bidon évitent l'évaporation et la putréfaction des débris organiques (fientes d'oiseaux). Une peinture laquée facilite le glissement des gouttes et protège de la corrosion. Le volume d'eau de pluie recueilli est mesuré dans une éprouvette ou par pesée du bidon taré (au gramme ou au décigramme près, si possible). Connaissant la surface réceptrice du pluviomètre, on traduit le volume mesuré en hauteur de pluie. Ainsi avec un pluviomètre de 400 cm² et un bidon de 10 litres, on peut stocker jusqu'à 250 mm de précipitations. Les hauteurs de pluie mesurées doivent être arrondies au millimètre supérieur. Pour limiter les salissures, il est parfois nécessaire de munir le récepteur d'un perchoir à oiseaux (petite tige de fer).

Heurteaux P. & P. Chauvelon

Figure 37. Un pluviomètre totalisateur à fabriquer soi-même



Encadré 54. La mesure des niveaux des eaux souterraines par la méthode des piézomètres : des moyens simples de mise en œuvre

- Qu'est-ce qu'un piézomètre ?

Un piézomètre est un regard sur une nappe d'eau souterraine. C'est un tuyau mis en place dans le sol et qui pénètre dans cette nappe, en principe jusqu'à son substratum imperméable. Un filtre (crépine) permet aux eaux souterraines de pénétrer à l'intérieur du tube jusqu'au niveau piézométrique dont on peut mesurer les variations. On peut également extraire de l'eau pour analyse.

- Quelles sont les informations que peuvent fournir les piézomètres et comment les obtenir ?

Pour avoir un aperçu de la dynamique de la nappe et de son éventuelle connexion avec un plan d'eau, il faut installer plusieurs piézomètres. Leur nombre minimum et leur disposition spatiale dépendent de la configuration du terrain et l'avis d'un spécialiste est souhaitable sur ce point. La plus ou moins grande facilité des travaux, la sécurité des installations et le temps qu'on pourra consacrer au suivi, sont aussi à prendre en compte. *A priori*, la méthode des transects est à conseiller pour apprécier la position de la nappe et sa pente. Par exemple, le long d'un axe privilégié, on installera un alignement de piézomètres à 0, 2, 10, 50 et 100 m à partir du bord de la mare (plus un dans la mare si possible).

- Quel matériel et quelles méthodes pour la fabrication et l'implantation de piézomètres ?

Le mode d'implantation des piézomètres (avant-trou par forage, forçage par battage), le matériau constitutif (métal, PVC), la crépine et le diamètre des tubes dépendent de la nature du terrain et du type de mesure des niveaux à effectuer (mesures instantanées ou enregistrement).

Si le terrain est une roche meuble peu caillouteuse et si la nappe d'eau souterraine est peu profonde, il est commode de fabriquer les piézomètres avec du tube PVC normalisé assez épais pour éviter le gauchissement. Ils sont mis en place dans un avant-trou creusé à la tarière à main le plus verticalement possible. La crépine est le plus souvent un morceau de bas nylon, fixé à la base du tube par du fil de fer (ou un serre-joint), et, si nécessaire, protégé par un manchon de gravillons.

La meilleure période pour l'implantation de piézomètres (Fig. 38) est le cœur de l'été, au moment des plus basses eaux. Dans les terrains sans cohésion (sable), il n'est pas facile de travailler en milieu saturé.

Lorsque l'avant-trou est creusé (phase 1, Fig. 38), on y place le piézomètre le plus verticalement possible. On verse autour de celui-ci un peu de gravillons siliceux, on relève le tube de quelques centimètres, créant ainsi un petit manchon perméable (phases 2 et 3). Avec la terre sortie de l'avant-trou, on fait une boue assez fluide, on la verse et on la tasse dans l'avant-trou autour du piézomètre (phase 4).

En milieu inondable, la partie aérienne du piézomètre doit être assez longue pour ne pas risquer d'être submergée. Il est recommandé de protéger la base du tube des infiltrations parasites, en plaçant celui-ci au centre d'un carter (un morceau de tube de plus grand diamètre ou autre) enfoncé d'une vingtaine de centimètres dans le sol et rempli de terre (phase 5).

Le piézomètre doit être bouché, mais la libre communication avec l'atmosphère doit être assurée.

Pour des mesures instantanées du niveau piézométrique, du tube PVC de 45-50 mm de diamètre convient bien. L'avant-trou est alors creusé avec une tarière Hélix de 100 mm de diamètre (ou 125 mm, voire ci-dessous). Pour l'enregistrement des variations de niveau,

les diamètres des avant-trous et des piézomètres doivent être adaptés à l'appareil enregistreur. Pour un système à flotteur de diamètre 80 mm, prévoir une tarière de diamètre 150 mm et du tube PVC de diamètre 120-125 mm. On peut faire l'avant-trou avec une tarière de diamètre 125 mm et utiliser du tube PVC de 95-100 mm de diamètre, mais dans ce cas, la verticalité doit être particulièrement soignée.

- Comment lire les niveaux dans les piézomètres ?

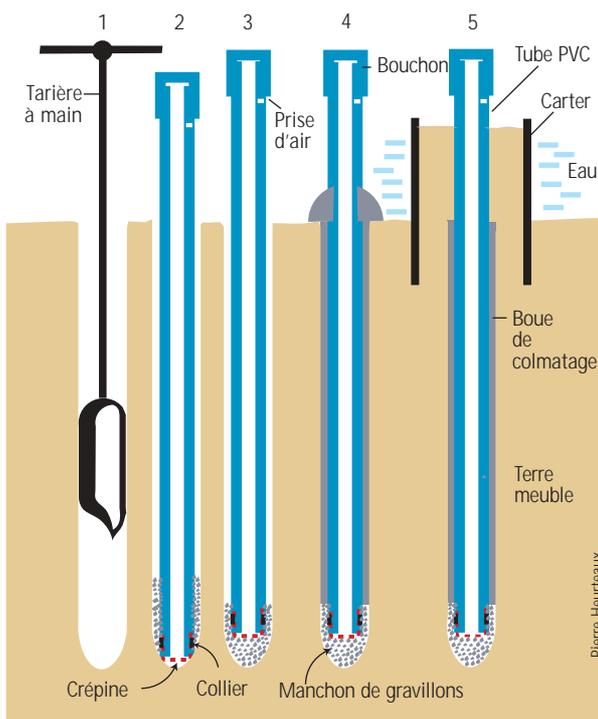
La meilleure solution est bien sûr de se procurer dans le commerce une sonde limnimétrique à repérage lumineux ou sonore des niveaux. On peut aussi fabriquer une sonde lumineuse à peu de frais sur le modèle de celle décrite par Heurteaux¹⁸⁵. Pour les nappes très peu profondes, une sonde rigide en matériau mouillant (une tige de bois graduée de petite section par exemple) suffira.

- Comment extraire l'eau des piézomètres ?

Dans le cas des terrains semi-perméables, l'eau peut séjourner longtemps dans les piézomètres. Avant tout prélèvement d'eau, il est donc prudent de faire un soutirage (voire de vider les tubes), d'attendre quelques instants et de prélever de l'eau au fond du tube. Pour cela, il est nécessaire de pomper. Pour les faibles profondeurs, une petite pompe aspirante à main suffit (pompe de cale manuelle, par exemple).

Heurteaux P. & P. Chauvelon

Figure 38. Fabrication et mise en place de piézomètres



c. Suivi de la végétation

Grillas P. & P. Gauthier

Le suivi de la végétation vise généralement à mettre en évidence l'effet des changements du milieu (régime hydrique ou épaisseur du sol, par exemple) sur la végétation dans son ensemble, ou sur certaines espèces en particulier. Le suivi implique de définir, au préalable, un état de référence et la gamme de variations autour de cette "norme" jugée naturelle ou acceptable. Dans le cas des mares temporaires, une connaissance préalable de l'amplitude et de la fréquence des variations naturelles, sous l'effet des conditions météorologiques, en particulier, est très importante.

Dans le cadre d'un suivi, deux séries de variables doivent être mesurées : celles concernant les objectifs de gestion (des espèces rares, caractéristiques, envahissantes, etc.) et celles concernant les facteurs biotiques ou abiotiques pouvant expliquer les changements. Dans les mares temporaires méditerranéennes, le choix des méthodes sera influencé par :

- des caractéristiques liées à l'habitat :
 - l'instabilité de la végétation et de l'hydrologie,
 - la superficie, parfois très faible,
 - la profondeur de l'eau qui peut varier très largement (mares karstiques, turlough, polje, etc.) dans le temps et avec des gradients spatiaux forts.
- des paramètres clés de la végétation typique de ce milieu :
 - l'importance des espèces annuelles à cycle court,
 - la fréquence des espèces de petite taille,
 - la reconnaissance individuelle impossible chez de nombreuses espèces (multiplication végétative),
 - l'installation parfois dominante de plantes de grande taille (héliophytes*, ligneux),
 - l'existence d'une banque de semences.

La plupart des techniques exposées requièrent une collecte de données pendant au moins deux à trois ans, mais de préférence cinq à dix ans, afin de pouvoir quantifier l'impact de l'évolution naturelle du milieu ou des mesures de gestion.

Compte-tenu de la rapide succession des espèces, ces techniques nécessitent habituellement des mesures réparties sur l'ensemble d'un cycle de végétation. A défaut, le gestionnaire devra cibler son passage en fonction du pic de végétation, de la visibilité ou du stade de développement de l'espèce qu'il suit, et plus généralement, de la question à laquelle il souhaite répondre.

Inventaire

C'est la liste des espèces observées sur un site, dont l'établissement doit nécessairement faire l'objet de plusieurs passages car les espèces se succèdent au cours du cycle annuel. En raison de l'irrégularité de l'émergence de certaines espèces, elle peut aussi requérir plusieurs années d'observations. L'inventaire est surtout préconisé lors d'études exploratoires, pour l'élaboration d'un diagnostic et pour décrire l'évolution de la richesse spécifique, lors des projets de restauration ou de création¹⁶⁷.

Suivi d'une espèce rare, menacée ou envahissante

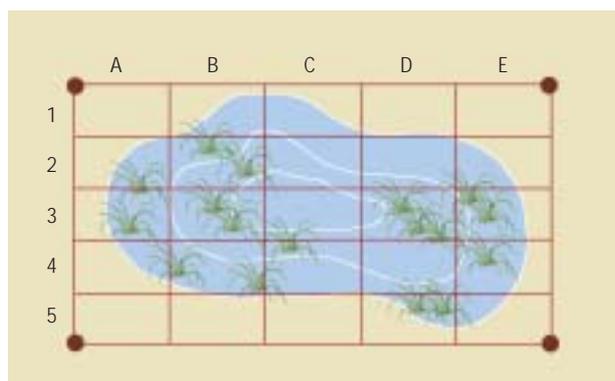
En fonction de sa densité sur le site d'étude, différents protocoles seront envisagés.

Une espèce très rare aux individus épars (facilement dénombrables) fera l'objet d'un dénombrement total, éventuellement accompagné d'une cartographie des individus, associée à des données complémentaires (topographie, etc.). La précision de la méthode dépend de la probabilité de détection de l'espèce (taille, couleur, etc.). La cartographie sera facilitée par un quadrillage matérialisé du site d'étude permettant de limiter les risques de rater ou de compter plusieurs fois les mêmes individus, et surtout de suivre la progression/régression de cette espèce sur plusieurs années (Fig. 39). Pour donner lieu à un diagnostic sur la population, ce dénombrement devra être complété par des mesures de paramètres démographiques : reproduction, production de graines, nombre de plantules atteignant la maturité reproductive, etc.¹⁶⁷ Pour définir la taille réelle de la population (déclin, stabilité ou progression), une étude de sa banque de semences (voir plus loin) sera nécessaire.

Dans le cas d'une espèce aux densités plus importantes dont le recensement exhaustif est impossible, un échantillonnage utilisant des quadrats permanents sera privilégié. A l'intérieur d'un quadrat, les espèces sont caractérisées par leur présence/absence, leur recouvrement, leur fréquence ou leur nombre. Pour les espèces des mares temporaires, qui sont généralement de petite taille, un quadrat de 25 à 50 cm de côté peut être suffisant. Seules les plantes enracinées à l'intérieur du quadrat sont prises en compte, mais l'essentiel est de conserver un critère constant entre quadrats. Plus le nombre de quadrats sera grand, meilleure sera la précision des estimations.

Le recouvrement est la méthode la plus classiquement utilisée dans l'étude de la végétation^{176, 207}. Elle consiste à estimer la projection au sol de la surface de chaque espèce, la végétation étant subdivisée en strates (arborée, arbustive et herbacée, par exemple). Cette méthode ne sera efficace et rapide que si l'expérimentateur est chevronné ou que la végétation étudiée est simple (une ou quelques espèces éparses). Les écarts entre observateurs peu expérimentés augmenteront avec la complexité de la structure de la végétation (nombre d'espèces, diversité des formes de croissance). Pour cette raison, des mesures moins précises mais moins sensibles au changement d'observateur sont privilégiées³⁶⁷. Ainsi l'abondance (ou fréquence) d'une espèce pourra être mesurée sur des quadrats divisés en carrés. Par exemple, dans un quadrat de 30 cm de côté subdivisé en 9 carrés de 10 cm de côté, l'abondance sera mesurée comme le nombre de carrés (0 à 9) dans laquelle elle est présente. Les quadrats peuvent aussi être redistribués aléatoirement chaque année.

Figure 39. Suivi d'une espèce végétale rare ou éparse à l'aide d'un quadrillage permanent



Le recouvrement d'une espèce sur une surface donnée peut aussi être évalué par une analyse d'image photographique. Cette méthode est aujourd'hui facilitée par la simplicité de mise en œuvre de photos numériques et des traitements d'images. Elle est adaptée aux peuplements très faiblement diversifiés (1 ou 2 espèces) sur sol nu car elle nécessite un contraste important entre le substrat et la végétation. La densité de *Marsilea* dans les mares à sec à la fin de l'été, pourrait, par exemple, être obtenue de cette façon.

Suivi des communautés végétales émergentes

Une zonation en ceintures de la végétation est souvent reconnue dans les mares temporaires (Chapitre 3c), le long du gradient hydromorphique. Le transect (permanent ou non) est la méthode la plus pertinente pour suivre les variations de la végétation le long de ce gradient. Le transect consiste en une ligne, appliquée, dans ce cas, perpendiculairement aux ceintures de végétation (Fig. 40) et coupant la mare entièrement ou jusqu'à son centre. Selon la taille et

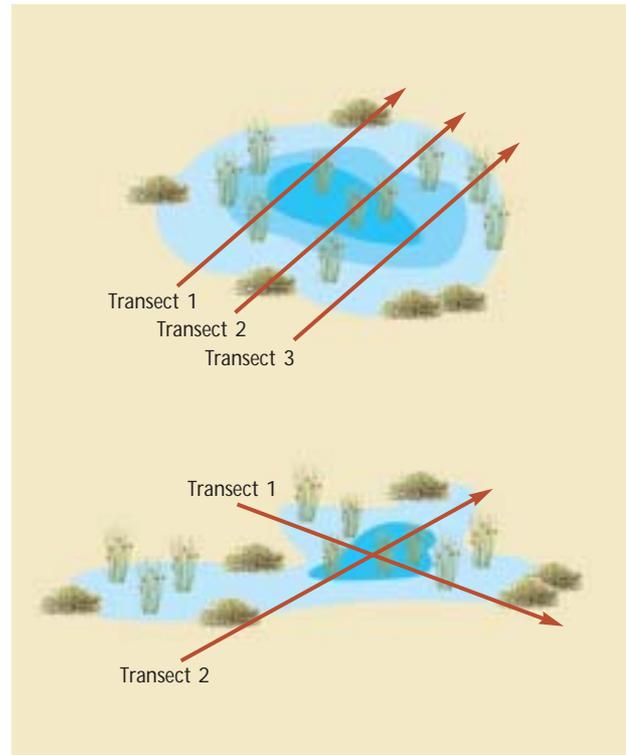


Figure 40. Mise en place des transects de végétation dans les mares temporaires



Grillas P.

Suivi de la dynamique de la végétation par la méthode des transects de quadrats dans une mare de Mamora (Maroc)

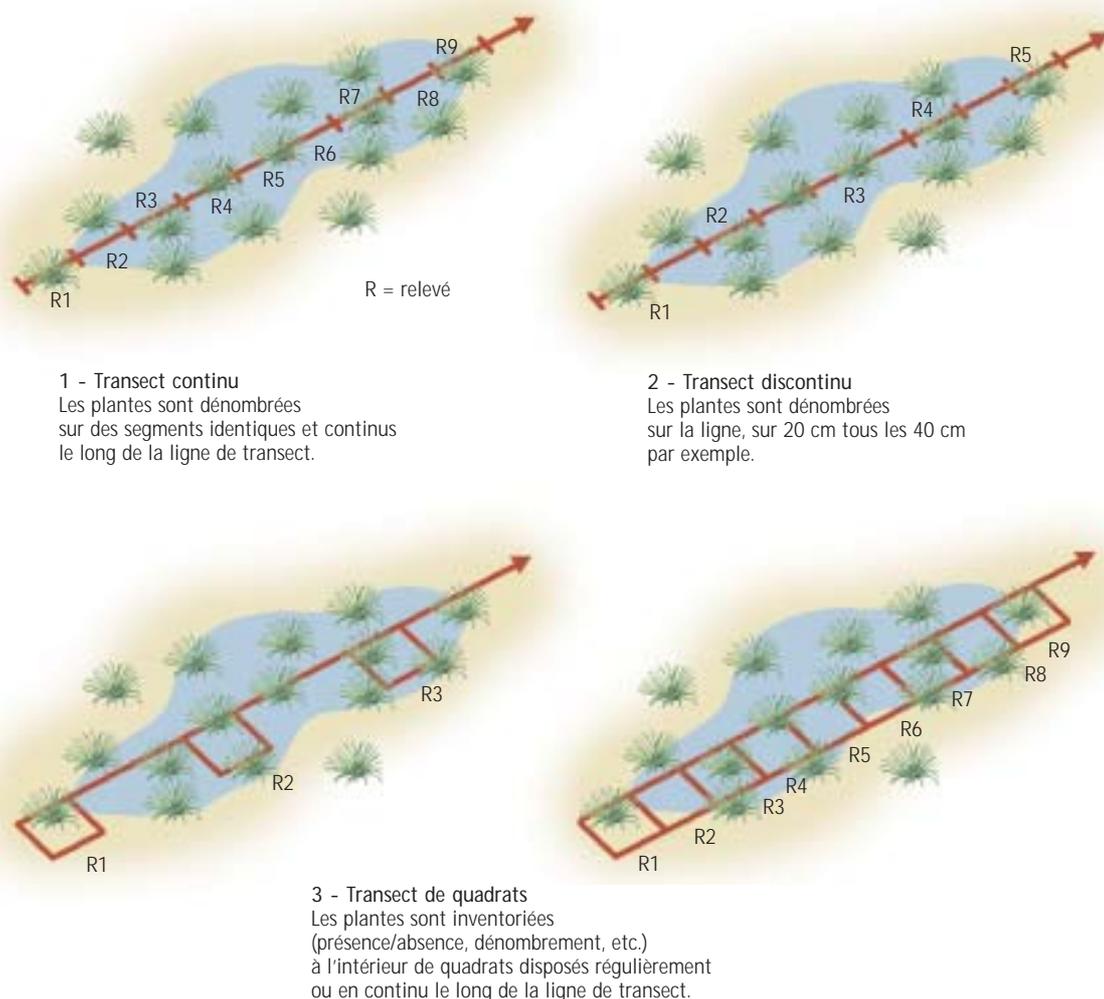


Figure 41. Différentes méthodes de mesures mises en œuvre pour suivre la végétation le long des transects

la topographie (homogénéité) de celle-ci, un ou plusieurs transects seront tracés, parallèlement ou perpendiculairement les uns aux autres.

Le transect présente l'avantage d'une grande facilité de mise en œuvre mais l'inconvénient d'une faible représentativité spatiale. Différentes méthodes de mesures peuvent être mises en œuvre le long de transects.

- La mesure par points consiste à noter toutes les plantes qui touchent une aiguille piquée régulièrement dans la végétation. Elle requiert beaucoup de temps et de rigueur, et n'ouvre pas vers une exploitation spatialisée des données (on obtient des moyennes par espèce et par transect).
- La mesure par segment consiste à inventorier les espèces sur des segments de longueur constante (par exemple 10 cm) disposés en continu (Fig. 41-a) ou à intervalles réguliers (par exemple 0.50 m) (Fig 41-b). Les longueurs des segments et des intervalles permettent une adaptation à des situations très variées.

- La mesure sur quadrats suit le même principe que sur segments mais autorise, sur chaque point, le recensement d'un plus grand nombre d'espèces et la quantification de leur abondance. Cette méthode permet ainsi une exploitation spatiale des données d'abondance le long des gradients environnementaux (Fig. 41-c et d). Le suivi sur des points de mesures permanents, éventuellement au sein d'un protocole d'échantillonnage stratifié^a par zone, sera souvent privilégié : ses inconvénients en terme de représentativité et d'indépendance des données sont largement compensés par la facilité, le temps de mise en œuvre et la capacité à identifier des

a. Echantillonnage stratifié : Lorsque l'objet d'étude présente une organisation spatiale particulière et connue (par opposition à une distribution aléatoire), la construction du protocole d'échantillonnage repose sur cette distribution. Par exemple, si on suppose que la profondeur de la mare influe sur la richesse spécifique, on choisit, *a priori*, un nombre équivalent de mares profondes et superficielles, de façon à ne pas suréchantillonner la catégorie la plus commune (égaliser l'effort sur une typologie prédéfinie).

changements. La persistance de piquets permanents peut s'avérer délicate dans les mares temporaires où il sont régulièrement déterrés, en raison de l'inondation hivernale qui ameublissent les sols, et de la curiosité des hommes et des animaux (sanglier, bétail). Le marquage discret par des plots solidement enterrés et dépassant peu du sol est préférable bien qu'ils soient plus difficiles à retrouver. Quelques repères extérieurs à la mare peuvent être judicieusement placés et permettre de replacer, à chaque relevé, des axes de référence.

Etude de la banque de semences

L'estimation de la banque de semences est nécessaire lorsque l'on souhaite évaluer la taille d'une population d'annuelles avec des semences dormantes ou la capacité d'une espèce ou d'un cortège d'espèces à se régénérer après une perturbation (Chapitre 3c). Cette mesure n'est généralement pas à la portée du gestionnaire (coût, infrastructure, etc.). Toutefois, dans le cas d'une espèce à forte valeur patrimoniale, il pourra souhaiter la mettre en œuvre en collaboration avec un spécialiste.

L'étude de la banque de semences commence par des prélèvements standardisés de sédiment (carottages). Le diamètre et la profondeur de la carotte sont adaptés à la taille des graines, à la profondeur du substrat et à la problématique : généralement de 2 à 20 cm de diamètre. Rechercher des semences au-delà de 5 cm de profondeur ne se justifie que dans des cas particuliers comme, par exemple, l'enfouissement des semences par la sédimentation, le labour ou les perturbations par les sangliers (Encadrés 38 et 41).

Deux techniques avec des résultats différents peuvent alors être envisagées selon l'objectif : le comptage direct des semences ou la mise en conditions de germination des semences des sols. L'une et l'autre reposent sur des protocoles relativement lourds (en heures et en précision).

Le comptage direct des semences est réalisé après leur extraction par tamisage sur une série de tamis de mailles différentes. La plus petite maille est généralement de 0,15 à 0,20 mm. Les semences sont ensuite identifiées sous binoculaire. Cette technique donne un inventaire et une estimation de l'abondance relative des semences, mais n'informe pas sur leur viabilité. On obtient, ainsi, une surestimation des stocks viables que des tests complémentaires de germination permettent d'évaluer. De tels tests nécessitent de maîtriser les conditions de germination des espèces recherchées et peuvent être très compliqués à mettre en œuvre (mares avec plus de 100 espèces !).

Le comptage indirect des semences viables à partir des plantules consiste à mettre les échantillons de sol dans des conditions optimales pour la germination des semences. Cette méthode requiert une infrastructure suffisante (serre, enceinte climatisée) pour accueillir les expérimentations de germination et une maîtrise des conditions de germination des espèces végétales. Elle donne une estimation des semences viables mais tend à déprécier les stocks semenciers : toutes les graines viables ne germent probablement pas. De plus cette méthode nécessite la capacité à reconnaître les plantes au stade plantule, celles-ci n'atteignant pas forcément le stade adulte pendant l'expérience.

Pour les Bryophytes, les problématiques du suivi sont sensiblement les mêmes que pour les plantes vasculaires (Hugonnot & Hebrard, com. pers.), même si l'utilisation du transect est moins courante³⁶⁷. Par ailleurs, la détermination des espèces sur le terrain est souvent plus difficile, voire impossible pour certains groupes. Les prélèvements pour une détermination en laboratoire, qui peuvent perturber le milieu, s'imposent donc plus fréquemment que pour les végétaux vasculaires.

Les principales méthodes utilisables en fonction des objectifs poursuivis sont récapitulées dans le Tableau 20.

Objectifs	Méthodes possibles	Temps	Coûts autres	Niveau de connaissances requis
Inventaire	Visites répétées sur site	*	*	**
Suivi d'une espèce éparse	Dénombrement et cartographie fine	**	*	*
Suivi d'une espèce plus abondante	Quadrats permanents	**	*	**
Suivi d'une communauté	Transect permanent continu	**	*	**
	Transect permanent discontinu	**	*	**
	Transect permanent de quadrats	**	*	**
Etude de la banque de semences	Comptage direct	***	***	***
	Comptage indirect	**	**	***
	Technique mixte	***	***	***

Tableau 20. Evaluation et objectifs des méthodes de suivi de la végétation

* = faible, ** = modéré, *** = important

d. Suivi des amphibiens

Jakob C.

Généralités

Un cycle de vie qui conditionne les possibilités de suivis
Les méthodes utilisées pour le suivi des amphibiens portent pour l'essentiel sur la phase aquatique, lorsque les animaux sont concentrés dans les mares et, pour plusieurs d'entre elles, sur l'échantillonnage de nuit. Dans la grande majorité des cas, il faut donc synchroniser les visites avec les périodes de reproduction, elles-mêmes souvent liées aux périodes de pluie. L'échantillonnage des adultes est donc contraignant par rapport à l'échantillonnage des larves, qui peut se pratiquer de jour comme de nuit et sur des périodes bien plus longues.

Reproduction

A l'instar d'autres groupes d'animaux des mares temporaires, la reproduction des amphibiens montre de fortes variations d'une année à l'autre (Encadré 21, Chapitre 3d). Il est donc difficile de différencier les fluctuations de populations à long terme des variations observées sur le court terme. Certaines espèces se caractérisent par une flexibilité importante leur permettant de s'adapter aux variations interannuelles des précipitations alors que d'autres sont plus stables (Encadré 22, Chapitre 3d). Pour le suivi des amphibiens plusieurs paramètres seront importants : le choix de la période des échantillonnages, la nécessité de visites répétées durant les périodes favorables, l'intérêt de poursuivre le suivi sur plusieurs années consécutives et la corrélation des échantillonnages avec les données d'une station météorologique locale et les données physiques du milieu, pour en faire une interprétation correcte.

Réglementation et protection

Les amphibiens sont soumis à réglementation dans la plupart des pays européens. Sur le territoire français, toutes les espèces sont protégées par la loi (arrêté du 24 avril, J.O. du 12 mai 1979) excepté *Rana esculenta* et *Rana temporaria* qui font l'objet d'une réglementation particulière. Pour tout projet de suivi impliquant une manipulation des amphibiens, il faut donc, au préalable, demander les autorisations. Celles-ci sont délivrées par les préfectures des départements, en France, et par les Comunidades Autónomas, en Espagne.

Au-delà de ces démarches administratives, il convient d'être prudent lors de la manipulation des animaux, adultes ou larves. Ils possèdent, en effet, une peau fragile, notamment les espèces couvertes de mucus. Il est donc recommandé de les garder en main un minimum de temps.

Quelques conseils :

- Variabilité dans le temps : de fortes variations interannuelles dans la reproduction peuvent apparaître (Fig. 42), il est donc conseillé, pour tout inventaire complet, de mener les prospections sur au moins trois ans.
- Les méthodes présentées sont adaptées à la petite surface des mares temporaires.
- La combinaison de plusieurs techniques sur le terrain est très souhaitable.
- Les techniques présentées tiennent compte de l'expérience acquise sur les mares temporaires du Midi de la France, il existe bien sûr d'autres méthodes, non abordées ici^{121, 187}.

Encadré 55. Explorer un nouveau site

Dans un site inconnu (par exemple un plateau, un massif avec un nombre de mares inconnu), on commencera par un repérage nocturne après de fortes précipitations et avec une température de l'air plutôt élevée (pas en-dessous de 13 °C), en automne (octobre-novembre) ou au printemps (février à avril, pour les périodes propices pour la reproduction, voir Fig. 42). La localisation des lieux (mares) occupés se fera alors à l'ouïe, grâce aux vocalisations de certaines espèces (grenouilles, rainettes essentiellement). Après cette phase de localisation, les méthodes d'inventaire habituelles pourront être appliquées.

Jakob C.

Méthodes

Le choix des méthodes dépendra essentiellement de l'objectif recherché mais devra prendre en compte leurs exigences techniques et leur coût. Les résultats qui pourront être obtenus sont essentiellement l'inventaire, l'évaluation de la taille d'une population ou le suivi démographique.

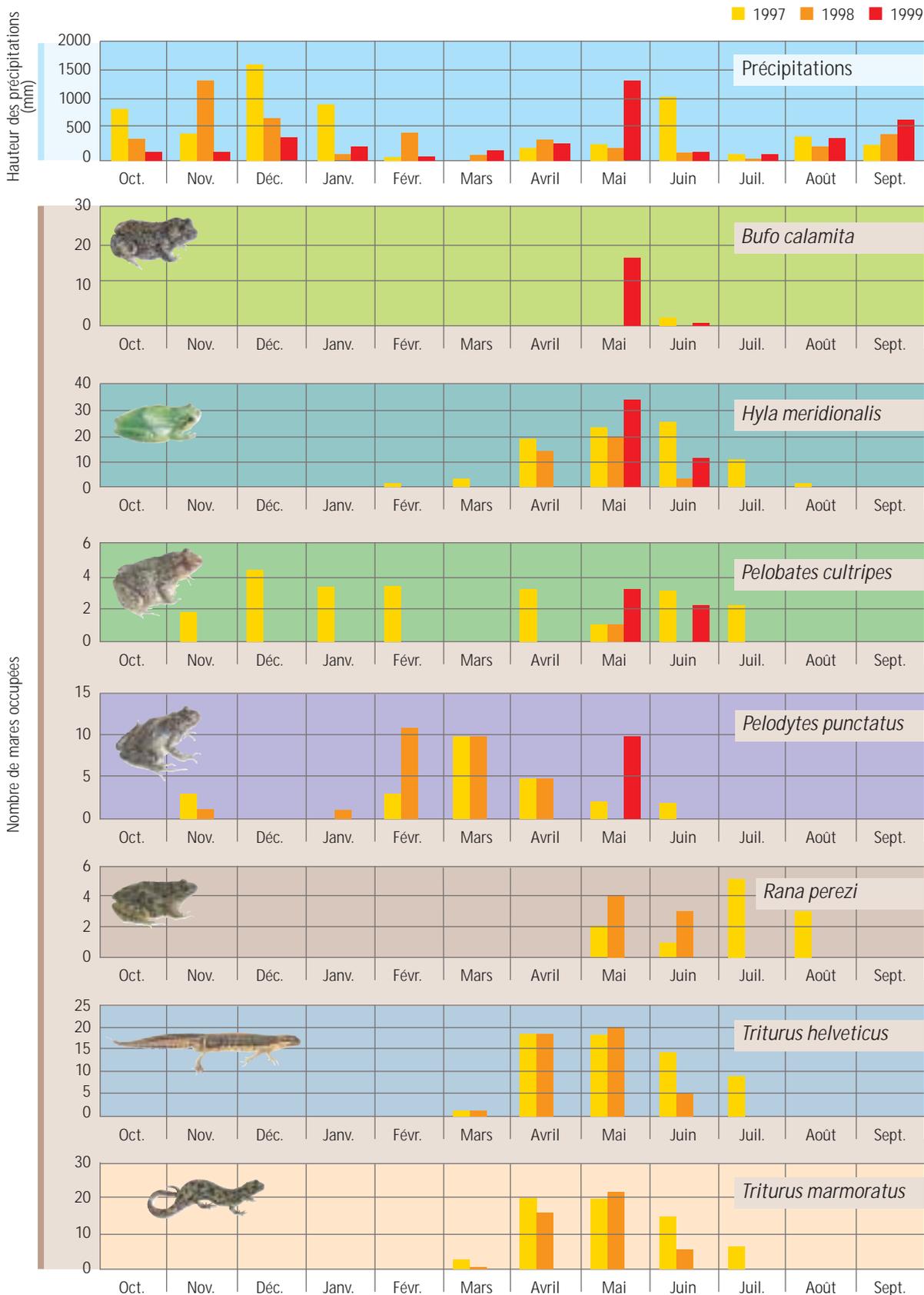
Inventaire

Il consiste à dresser une simple liste des espèces présentes sur un site donné. En fonction du temps passé et de la méthode utilisée, cette liste d'espèces peut varier considérablement. Il faut donc choisir la période la plus propice à l'observation des amphibiens (Fig. 42) et éventuellement effectuer quelques observations de vérification en dehors de cette période. Dans le Midi de la France, les périodes les plus appropriées sont octobre-novembre pour la période automnale et février à avril pour la période printanière.

Plusieurs méthodes existent :

- La détection visuelle des adultes se fera de préférence de nuit, à l'aide d'une torche, à proximité des sites potentiels de reproduction. Ce protocole est facile à mettre en œuvre. Il nécessite un équipement minimal et permet des comparaisons entre sites lorsque l'effort d'observation est standardisé (nombre d'heures-personnes). La seule contrainte de cette méthode est une bonne capacité d'identification des espèces. Sous certaines conditions, les prospections de jour peuvent également donner de bons résultats, principalement au moment de la sortie des individus récemment métamorphosés (mai-juin surtout dans le Midi de la France). Il s'agit, dans ce cas, de rechercher les animaux à proximité immédiate de la mare, sous les pierres ou les objets situés à peu de distance de celle-ci.
- Le comptage auditif (de nuit) consiste en des sorties de nuit pour identifier les espèces présentes par leur chant caractéristique. Le protocole est simple, l'équipement minimal et l'effort d'observation (nombre d'heures/personnes) peut être standardisé entre sites. En revanche, cette méthode est limitée aux amphibiens chanteurs (certains anoues uniquement) et son application dépend des conditions météorologiques (pluie, pas de vent, température élevée pour certaines espèces, comme le Pélobate cultripède). Pour les grands sites, elle s'avère plus difficile à mettre en œuvre à cause de la portée limitée du chant. Dans ce cas, elle peut être combinée avec des transects (cf. Chapitre 6d). Une bonne connaissance des chants d'anoues est nécessaire, sauf si des enregistrements sont effectués et soumis à des spécialistes.
- L'échantillonnage des larves se fait à l'aide d'une épuisette à mailles assez grosses (2 à 3 mm) plongée de façon régulière à différentes

Figure 42. Occurrence mensuelle des têtards de plusieurs espèces d'amphibiens (mares de Roque-Haute, Hérault) sur trois années de suivi (d'après Jakob¹⁹⁶), dans 184 mares de Roque-Haute



Les mares temporaires méditerranéennes

profondeur d'eau dans la mare. La récolte des larves doit se faire délicatement car celles-ci sont très fragiles (celles de tritons notamment). Pour l'identification, elles sont placées dans un récipient transparent sous toutes ses faces de façon à pouvoir observer l'animal dans sa totalité. Les larves sont relâchées aussitôt après leur détermination. Par cette technique, on obtient une liste exhaustive des amphibiens se reproduisant dans la mare une année donnée. Dans le Midi de la France, un échantillonnage mensuel de février à juin permet, en principe, d'obtenir toutes les espèces. Les avantages sont un équipement minimal et des résultats comparables entre sites. La méthode nécessite de savoir déterminer les espèces au stade larvaire/têtard. Elle peut avoir un impact destructeur non négligeable sur la végétation (et sur les pontes).

- Le piégeage : il existe deux types essentiels de pièges dans cet objectif d'inventaire.

- Le piège à lumière consiste en un cube transparent en plastique, avec des ouvertures latérales en forme d'entonnoir. Une source de lumière se trouve à l'intérieur. Le cube flotte à la surface et les ouvertures sont sous l'eau. Les têtards et les larves sont attirés par la lumière et restent piégés à l'intérieur. Cette méthode présente l'avantage de pouvoir échantillonner des zones inaccessibles et de minimiser le temps d'échantillonnage et la perturbation du milieu. Les coûts des pièges (environ 100 € le piège) ou leur temps de fabrication représentent des contraintes à prendre en compte. De plus, ils sont souvent insuffisants pour toute la colonne d'eau (taille, volume de la mare), et ne peuvent donc être utilisés que de façon complémentaire aux autres méthodes. En outre, certains prédateurs des larves peuvent entrer dans les pièges.

- Le piège-abri consiste à placer à proximité de la mare des abris artificiels ou naturels attractifs pour les amphibiens : plaque en fibrociment, planche, pierre plate. Ces abris sont utilisés par les adultes et les larves, à certaines périodes de l'année (automne et printemps surtout). Ceci permet d'inventorier les espèces de jour et de dater certaines phases importantes de la reproduction : émergence des larves notamment. Cette technique est surtout efficace pour les tritons, le Pélodyte, les crapauds du genre *Bufo*, les alytes et les discoglosses.

Ouvrages d'identification recommandés : au niveau européen, deux ouvrages récents sont particulièrement recommandés : Nöllert & Nöllert²⁸¹ et Arnold & Ovenden¹⁷. Pour la France, Duguet & Melki¹²¹ livre une clé d'identification des adultes, des larves et des pontes ainsi qu'un CD audio de tous les chants, et Miaud & Muratet²⁶⁵ propose deux clés de détermination (une pour les œufs et les pontes, et une pour les larves et les têtards) illustrées par des photos. Pour la péninsule ibérique, l'ouvrage de Salvador & Garcia Paris³³⁴ permet une excellente détermination des adultes (critères d'identification sous forme de dessins et de nombreuses photos) et des larves (clé sous forme de dessins).

Taille de la population

Si l'on veut chiffrer le nombre d'individus d'une espèce, les méthodes s'alourdissent. Tout dépend alors de la précision souhaitée, du temps que l'on peut y consacrer et des espèces présentes identifiées par un inventaire préalable.

- Comptages auditifs : la méthode est similaire à celle décrite ci-dessus, mais on cherche dans ce cas à quantifier les mâles chanteurs. Des mesures répétées au printemps, voire à l'automne, peuvent être nécessaires. Le nombre d'animaux est souvent noté en classes (1, < 10, < 50, < 100, etc.) surtout pour les espèces dont les mâles

chanteurs apparaissent sur le site de ponte de façon synchronisée (Pélodyte ponctué) ou en grand nombre (Rainette méridionale, Grenouille verte). Cette méthode est bien adaptée aux mares de surface petite et moyenne et en faible nombre, mais délicate à mettre en œuvre sur certains sites avec un réseau de mares avoisinantes. C'est le cas par exemple de la Réserve Naturelle de Roque-Haute dans l'Hérault (environ 200 mares), pour laquelle il est difficile d'échantillonner toutes les mares en une nuit. Elle ne s'applique qu'à relativement peu d'espèces : Rainette, Grenouille verte, Pélodyte ponctué et Crapaud calamite essentiellement.

- Comptages des adultes en reproduction : la méthode consiste à dénombrer les individus présents sur un site. Elle peut s'avérer efficace pour les espèces dont la reproduction est brève et massive (Crapaud commun, Pélodote) ou pour les espèces qui restent longtemps sur le site de reproduction (gros tritons). Elle n'est pas adaptée aux espèces dont la reproduction est étalée dans le temps (Pélodyte, Rainette) ou dont le temps de séjour sur les sites de reproduction est très bref (Discoglosse, Pélodyte). Dans tous les cas, on sous-estime le nombre de reproducteurs présents. Cette méthode livre un ordre de grandeur de la population et non une estimation précise de celle-ci.

- Comptage des pontes : la méthode consiste à compter, de jour ou de nuit, les pontes déposées par les femelles. Elle permet dans certains cas une excellente estimation de la population, ou plus exactement, du nombre de femelles utilisant le site à un instant donné. Elle ne s'applique qu'à peu d'espèces : Pélodyte et Grenouille agile, essentiellement. Il faut en effet que les pontes soient faciles à individualiser (boule d'œufs pour la Grenouille agile, manchon en forme de cigare pour le Pélodyte) et déposées sur une courte période (quelques jours). Elle ne s'applique pas aux pontes en cordons (genre *Bufo*, Pélodote), aux pontes fragmentées (tritons, discoglosses) ou trop étalées dans le temps.

- Clôture à amphibiens : cette méthode consiste à poser une clôture autour de la mare, et des pièges enterrés (seaux ou pots de fleurs) à l'intérieur ou à l'extérieur de la clôture. Les amphibiens, surtout les adultes, tombent dans les pièges en arrivant ou en quittant la mare. On obtient ainsi une liste des espèces, une estimation du nombre d'individus utilisant le site, la chronologie des entrées/sorties et la direction qu'ils prennent. C'est une méthode efficace si le sol est assez meuble pour mettre en place le dispositif. Pour certaines espèces, la méthode n'est pas adaptée : la Rainette méridionale,



Relevé des pièges en bordure d'une clôture à Amphibiens (Roque-Haute)

Roche J.

Hyla meridionalis, grimpe facilement sur ce genre d'obstacle. L'impact sur l'environnement est par ailleurs non négligeable. De plus, les risques de prédation et de mortalité sont élevés sur les animaux captifs, ce qui nécessite des contrôles réguliers, au moins tous les deux jours et donc un grand investissement en temps.

- La capture/marquage/recapture (CMR)^a consiste à marquer, lors de deux sessions ou plus, tous les individus capturés. A partir des taux de recaptures, on obtient par quelques calculs simples une estimation de la taille de la population. Cette méthode pré suppose un certain nombre de conditions rarement remplies dans les populations d'amphibiens : absence d'émigration-immigration, absence de mortalité, égalité de probabilité de capture entre les individus, etc. Elle nécessite de bien connaître la biologie de l'espèce pour être appliquée avec sécurité. Certaines espèces (Pélobate, Discoglosse) restent en effet très peu de temps sur le site de reproduction, avec un fort renouvellement d'une soirée à l'autre, ce qui invalide la méthode. Au-delà d'une estimation de la population, la technique permet d'obtenir des informations sur la dynamique de la population, au travers des histoires de vie individuelles (voir démographie ci-dessous).

Les méthodes de marquage varient selon les espèces. Le marquage collectif est souvent suffisant pour une estimation de la taille de la population. Pour cela, il existe plusieurs méthodes : photo-identification, marquage à l'aide de colorants vitaux, amputation d'un doigt, tatouage, implantation d'une puce électronique. Le marquage individuel donne accès à plus d'informations : survie individuelle à l'aide des techniques de CMR, fidélité au site, etc. La photo-identification est possible chez les espèces ayant un dessin ventral ou dorsal complexe (salamandres, tritons crêtés et marbrés, crapauds sonneurs, pélobates). Elle trouve ses limites lorsque la population est grande (supérieure à 200 individus) en raison du temps nécessaire à la reconnaissance de l'animal. Le marquage par transpondeur ("puce" électronique), implanté sous la peau, constitue une méthode alternative, valable pour toutes les espèces de taille suffisante.

Démographie

On vise ici à répondre à des questions précises, telles que : "le recrutement* en jeunes individus dans la population est-il suffisant pour assurer sa survie ?" ou "la population est-elle stable, en déclin ou en augmentation ?" Pour répondre à ce type de question, la méthode la plus adaptée est la méthode de CMR qui consiste à étudier le devenir dans le temps d'un échantillon représentatif d'individus (histoire de vie des individus). Une méthode alternative consiste à analyser la structure de la population et son évolution dans le temps.

- Estimation des taux de survie individuel et tendance démographique de la population : sur le plan technique, la méthode consiste à capturer un échantillon suffisant d'individus (représentatifs de la population), les marquer durablement et en faire un suivi dans le temps. Pour la capture, on utilisera les techniques précédemment évoquées (captures de nuit sur les sites de reproduction, clôtures avec pièges, pièges-abris, etc.). Le marquage individuel fait appel aux techniques exposées plus haut. La qualité des résultats dépendra essentiellement de plusieurs facteurs : la proportion d'individus marqués dans la population, le taux de recapture de ces individus et la durée du suivi. Pour estimer un taux de survie une année donnée, un suivi de trois ans est nécessaire (une année encadrée par deux années) ; pour estimer une tendance, plusieurs années sont nécessaires (au moins le temps de génération de l'espèce). Il s'agit donc d'une technique coûteuse en temps et nécessitant une

grande rigueur. Elle ne peut s'appliquer que dans des conditions bien particulières : population bien identifiée dans l'espace et dans le temps, bonne connaissance de la biologie de l'espèce et des facteurs pouvant influencer sur la survie des animaux. Il ne s'agit donc pas d'une technique de routine applicable par un gestionnaire.

- Structure démographique des populations et suivi des cohortes* : la méthode consiste à estimer l'importance relative des différentes cohortes (années de naissance ou classes d'âge) dans la population. Pour identifier les cohortes, on peut faire appel aux mesures de taille ou de poids des animaux (classes de taille ou de poids) ou à leur âge par la technique de la squelettochronologie* (voir Jakob *et al.*¹⁹⁹). Cette méthode est applicable sur des coupes osseuses de phalanges, prélevées sur les animaux vivants. Elle permet de lire les lignes d'arrêt de croissance hivernale et dans certains cas, la ligne de naissance, ce qui renseigne directement sur l'âge de l'individu. Délicate à mettre en œuvre, la squelettochronologie est limitée aux spécialistes autorisés et peu adaptée à un suivi. Dans la pratique, sauf exception, il est préférable de s'en tenir à des mesures de taille qui séparent quelques classes d'âge seulement (première année, deuxième année et adultes, dans la plupart des cas) mais qui peuvent révéler des dysfonctionnements majeurs : absence de recrutement durant plusieurs années, par exemple.

Les différentes méthodes décrites sont récapitulées dans le tableau 21 et évaluées en terme de temps, de coût et de niveau de connaissances requis.

a. Les expérimentations avec marquage des individus et de squelettochronologie qui nécessitent l'amputation d'une phalange des animaux, ne sont pas bénignes. Elles requièrent des demandes préalables d'autorisation dans lesquels il est clairement stipulé que les animaux ne seront pas tués. En France, ces demandes doivent être présentées auprès des DIREN qui les font ensuite parvenir au Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable.

Tableau 21. Evaluation des méthodes de suivi des amphibiens

Méthode	Objectif	Temps	Coût	Connaissances nécessaires	Efficacité de la technique
Observation de nuit	Inventaire	*	*	*	*
	Taille population	**	*	*	*
	Démographie	-	-	-	-
Comptage auditif	Inventaire	*	*	**	**
	Taille population	**	*	**	**
	Démographie	-	-	-	-
Epuisette	Inventaire	**	*	***	***
	Taille population	-	-	-	-
	Démographie	-	-	-	-
Pièges pour larves	Inventaire	*	***	***	**
	Taille population	-	-	-	-
	Démographie	-	-	-	-
Clôtures à amphibiens	Inventaire	**	**	*	***
	Taille population	***	**	*	**
	Démographie	***	**	**	***
Marquage collectif	Inventaire	-	-	-	-
	Taille population	**	**	**	**
	Démographie	**	*	***	**
Marquage individuel	Inventaire	-	-	-	-
	Taille population	***	***	**	***
	Démographie	***	***	***	***

* = faible, ** = modéré, *** = important

e. Suivi des macro-crustacés

Thiéry A

Contrairement aux insectes, les invertébrés à respiration exclusivement branchiale (dont les crustacés Branchiopodes) passent leur vie entière dans la mare sous deux états :

- un état actif, durant les périodes d'inondation, au cours duquel ils assurent leur cycle biologique (croissance, nutrition, reproduction, etc.), en passant par les stades larvaires, juvéniles et adultes,
- un état de diapause, durant les périodes d'assèchement, au cours duquel les populations ne survivent que sous forme d'œufs de résistance.

Lorsque la mare est en eau, seule une fraction de la population est active, l'autre peut demeurer dans les sédiments sous forme d'œufs pendant plusieurs années.

L'observation directe *in situ* des individus sera plus ou moins facile selon l'âge des organismes, donc leur stade de développement et leur taille. Du fait de la synchronisation des éclosions dès la remise en eau, tous les œufs arrivés à maturité de leur diapause éclosent en quelques heures ou quelques jours après submersion (la seule humectation ou réhydratation des sédiments est inefficace). Les individus nés à la même date évoluent en cohorte* ce qui facilite la détermination des stades de croissance. Durant les premières semaines de mise en eau, selon les vitesses spécifiques de croissance (Fig. 43), on ne trouvera que des larves ou des juvéniles, qui seront difficiles à observer et à identifier (petites tailles, transparentes).

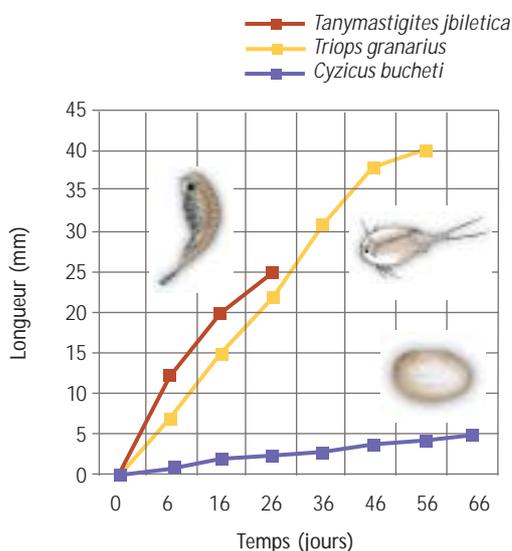
Méthodes

Inventaire

L'inventaire^a sera basé sur une série de prélèvements qualitatifs au filet de maille 100 à 200 µm. La fréquence des prélèvements et leur

a. Les données collectées feront l'objet d'une fiche destinée à compléter l'inventaire national initié par le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et le Service du Patrimoine de Paris (modèle joint au volume 2).

Figure 43. Vitesse de croissance des larves de macro-crustacés (d'après Thiéry³⁸⁰)



date seront fonction de la date et de la durée de mise en eau. Par exemple, pour une mise en eau en octobre et un assèchement en avril, au moins trois prélèvements devront être réalisés : respectivement quinze jours, deux-trois mois et trois mois après la mise en eau. Des prélèvements seront faits dans différentes zones de la mare, en eau libre, dans les herbiers enracinés ou flottants, etc., pour intégrer l'hétérogénéité de l'habitat. Dans tous les cas, les prélèvements se feront en tenant compte de l'ombre portée par l'observateur par temps ensoleillé, ainsi que du vent qui transmet les ondes de choc dues aux déplacements de l'opérateur. Les Branchiopodes sont en effet particulièrement sensibles à ces perturbations et peuvent fuir rapidement.

Pour l'identification, il est parfois possible de photographier les individus dans un cristalliseur, puis de les relâcher. Toutefois, ce travail se fait plus généralement au laboratoire après fixation à l'eau formolée 8-10 % vol./vol. (l'alcool à 70° provoque des déformations parfois excessives, ainsi que la disparition des couleurs par la dissolution des pigments). Il est utile de noter des colorations particulières *in vivo*. Les techniques de piégeage (nasses, appâts, pièges lumineux subaquatiques, etc.) ne donnent pas de résultats probants.

L'inventaire des formes aquatiques doit être complété par une recherche attentive des formes de résistance durant la phase asséchée. Cette méthode sera le plus souvent confiée à un organisme spécialisé et compétent. Il faut échantillonner à divers endroits de la mare sèche. Si des méthodes rigoureuses ont été proposées récemment, dont celle de Maffei *et al.*²⁴⁶, nous retiendrons, pour des raisons de simplicité, celle des transects (cf. Chapitre 6d) avec :

- un prélèvement au centre, au point le plus profond (lors de l'assèchement des femelles d'Anostracés ont pu se regrouper et libérer leurs pontes à cet endroit),
- un prélèvement à la périphérie un peu en dessous de la limite des hautes eaux (certains œufs flottent et, sous l'effet des vents, peuvent s'amasser sur les berges, particulièrement sous le vent dominant).

Chez les Notostracés, les femelles de *Triops* ont une nette tendance à agglutiner leurs œufs sur des graviers^{378, 385} alors que les femelles de *Lepidurus* les collent sur des feuilles ou les enfouissent partiellement dans les sédiments. Dans le cas des *Triops*, la ponte centrifuge (en bordure) est une adaptation qui permet aux œufs de n'éclore que lorsque le niveau d'eau est au plus haut : la durée d'inondation sera alors suffisante pour que les juvéniles arrivent à maturité.

La recherche des œufs se fait par lavage des sédiments sur un tamis de 100 µm de vide de maille ou par flottaison avec une eau saturée en sucre ou en CaCl₂ (méthode de séparation par différence de densités). En complément, il est possible de rechercher les macro-restes, c'est-à-dire les fragments de cuticules fortement chitinisés ou kératinisés (mandibules de *Lepidurus*, telsons de *Triops*, antennes de mâles de *Branchipus*, fragments de carapace de *Spinicaudata*, par exemple, Fig. 44). Cette méthode a été testée avec succès dans des biotopes restés à sec pendant plusieurs années en Afrique du Nord et sub-saharienne³⁸⁰.

Il est toujours utile de préciser les conditions dans lesquelles l'espèce a été récoltée. Les variables les plus importantes pour les crustacés sont la minéralisation (mesurée par la conductivité électrique), la transparence, la température, l'oxygène dissous, le pH et la profondeur de l'eau³⁸⁰ (Chapitre 3e). L'acquisition de ces mesures peut être confiée à un bureau d'étude ou un laboratoire universitaire.

Suivi des populations

Le suivi de la fréquence, de l'abondance, de la densité des populations par litre ou par unité de surface (m^2) et du sex-ratio* est plus lourd en temps et demande plus de rigueur. Dans ce cas la mare est divisée en cellules numérotées dont certaines (au moins 3) sont tirées au hasard pour un prélèvement de volume connu (technique des carrés latins). Moyenne et variance permettent d'établir la distribution de l'espèce au temps t . Par exemple, ce protocole appliqué à *Lindiriella massaliensis* dans la mare de Bonne Cougne (Var, France) a montré des regroupements d'individus en décembre, puis une distribution au hasard en janvier, avant la disparition spontanée de la population en février. A faible profondeur, les échantillons sont prélevés au cylindre sans fond^{275, 375, 380}. Son enfoncement de quelques centimètres dans les sédiments assure l'étanchéité à sa base ce qui permet de vider ou de filtrer la colonne d'eau dont on connaît le volume (surface de base x hauteur). Lorsque la profondeur dépasse 50-60 cm, on utilise un filet qui filtrera un volume d'eau déterminé par le diamètre d'ouverture et la longueur du trait (1 ou 2 m en général). L'emploi de substrats artificiels peut compléter les méthodes classiques (Encadré 56). Le dénombrement se fera sous loupe binoculaire et les comptages se feront soit à valeurs réelles (juvéniles, adultes), soit dans le cas de grands effectifs, selon la méthode de Frontier¹⁵¹ qui définit des classes d'abondance selon une progression géométrique :

- Cote 0 effectifs 0,
- Cote 1 effectifs 1 à 3,
- Cote 2 effectifs 4 à 17,
- Cote 3 effectifs 18 à 80,
- Cote 4 effectifs 80 à 350,
- Cote 5 effectifs 351 à 1 500, etc.

La détermination du sex-ratio* est utile dans le suivi des populations, l'évolution du ratio pouvant varier selon les espèces et en fonction du temps. Les techniques basées sur le suivi individuel sont inopérantes chez les crustacés : la mue ne permet pas le marquage coloré et la coupure d'un cerque, ou une amputation, comme cela peut se faire chez les amphibiens, provoque la mort rapide des individus suite à des hémorragies (système circulatoire ouvert).

L'étude des populations de macro-crustacés peut faire appel à d'autres méthodes mais qui sont relativement lourdes à mettre en

œuvre et qui peuvent demander un équipement rarement à disposition des gestionnaires et des compétences techniques très pointues. Lorsqu'elles seront nécessaires, ces méthodes (décrites sommairement ci-dessous) seront mises en œuvre par des équipes spécialisées.

Les courbes de croissance/tables de vie nécessitent l'établissement de corrélations entre la longueur totale ou d'un élément, comme le telson, et l'âge des individus. D'une façon générale, les Anostracés sont mesurés du front à l'extrémité des cerques inclus, les Notostracés par la longueur de la carapace et les Spinicaudata par la longueur des valves. Les mesures sont faites sur papier millimétré (estimations rapides) ou avec un micromètre oculaire sous loupe binoculaire.

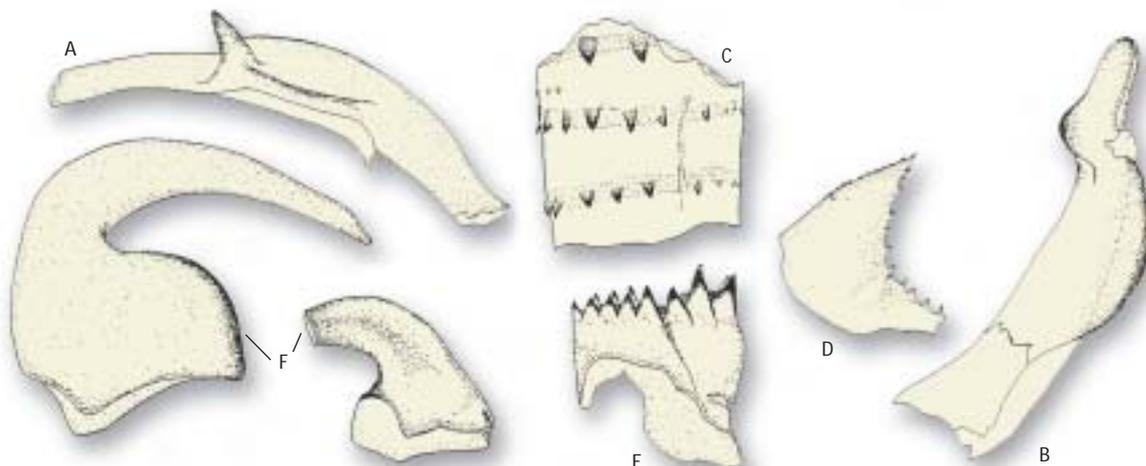
La fécondité se mesure par le nombre d'œufs de chaque ponte durant la vie de la femelle. A titre d'exemple, le nombre d'œufs croît de façon exponentielle, de 2 à 350 au sein d'une ponte avec l'âge de la femelle (8 à 17 mm). Sachant qu'elle peut pondre entre 4 et 6 fois au cours de son existence, on peut estimer le nombre d'œufs produits à plus de 650. Dans le cas de Spinicaudata (*Cyzicus*, *Leptestheria*, etc.), une femelle peut au cours de sa vie pondre plusieurs milliers d'œufs.

Les mesures de biomasses nécessitent une fixation au formaldéhyde 10 % (ne déforme pas et ne dissout pas ou peu les graisses : 6 à 8 % de perte de biomasse contre 25 % dans l'alcool), le séchage à l'étuve (65 °C), le refroidissement, puis la pesée des individus³⁸⁰ (isolément ou par lots de 10). L'établissement d'une équation de régression Longueur (L mm)-Poids sec (W mg) spécifique servira pour d'autres milieux sans avoir à recommencer ces opérations.

Dans le cadre d'études des métapopulations*, les méthodes utilisant l'outil moléculaire (structure génétique des populations, polymorphisme des loci, microsatellites, etc.) permettent de caractériser les populations (stabilité intrasite) et de quantifier leur isolement, ou leurs relations interpopulationnelles au sein d'un ensemble de sites correspondant à une aire fragmentée (voir Bohonak³⁹ et Brendonck *et al.*⁵⁷, pour des exemples chez les Anostracés).

Figure 44. Restes de macro-crustacés trouvés dans le sédiment (d'après Thiéry³⁸⁰)

A, B : Anostracés, antennes de *Branchipus schaefferi* et *Tanymastigites jbletica*
 C, D, E : Fragments de cerque de bouclier céphalo-thoraxique, mandibule de *Triops granarius*
 F : Conchostracé, fragment de pince de *Leptestheria mayeti*



f. Suivi des insectes

Thiéry A.

Inventaire

Les principes énoncés pour les macro-crustacés restent valables pour les insectes. Toutefois, pour l'inventaire d'un biotope, on peut y ajouter la méthode des chasses de nuit avec lampe UV sur fond de drap blanc. Ce type de piège est particulièrement efficace au début de l'été, période à laquelle beaucoup d'insectes se sont métamorphosés. La recherche des exuvies, comme dans le cas de libellules (Odonates) sera aussi d'une grande utilité¹⁶³ pour l'inventaire. Le marquage d'adultes peut également être réalisé afin d'estimer les effectifs par la méthode de capture-recapture (De Lury *in* Lamotte & Bourlière²¹⁹), comme cela a été fait pour les Coléoptères aquatiques Dytiscidae¹⁰⁴.

L'inventaire peut être semi-quantitatif. La classification proposée ci-dessous¹⁶⁵ distingue cinq groupes : les espèces fondamentales, constantes, compagnes, accessoires et sporadiques. Ces groupes sont définis sur l'ensemble des prélèvements par l'abondance relative des espèces ($Ar = \text{nombre d'individus de l'espèce } a \times 100 / \text{nombre total d'individus récoltés}$) et leur fréquence ($F = \text{nombre de prélèvements où l'espèce } a \text{ est présente} \times 100 / \text{nombre total de prélèvements}$) :

- fondamentales : $F > 50 \%$ et $Ar > 10 \%$,
- constantes : $F > 50 \%$ et $Ar < 10 \%$,
- compagnes : $20 < F < 50 \%$ quelle que soit Ar ,
- accessoires : $5 < F < 20 \%$,
- sporadiques : $F < 5 \%$.

Encadré 56. Une méthode originale d'échantillonnage en milieu stagnant

Si dans les milieux d'eaux courantes, des outils standardisés ont été développés pour échantillonner et caractériser les assemblages faunistiques, les milieux d'eaux stagnantes ne disposent pas de méthodes permettant d'évaluer leur diversité et de suivre leur évolution dans le temps (en réponse à des actions de gestion des mares, par exemple). Depuis quelques années, ont lieu des essais de substrats artificiels servant de supports de colonisation, qui permettraient de standardiser les abondances d'insectes³⁷¹. Ils sont élaborés à partir de matériaux naturels (gravier, bois, litière, etc.) ou artificiels (tuiles, briques, plantes en plastique, etc.).

La méthode, en cours de mise au point (Scher & Thiéry, com. pers.) sur des mares temporaires d'autoroutes, se base sur l'utilisation de substrats artificiels standards (plantes artificielles d'aquarium, brosse, tampon à récurer, etc). Les premiers résultats ont montré que, pour la majorité des taxons, une durée d'exposition minimum de trois semaines est nécessaire. Ils font aussi ressortir une attraction différentielle des invertébrés en fonction du substrat en liaison avec leur mode de vie (Tab. 22). Les Oligochètes, organismes fouisseurs benthiques, sont dominants dans le substrat "brosse" alors que les larves nageuses d'Odonates Zygoptères et les Epheméroptères *Cloeon* colonisent préférentiellement les substrats de pleine eau. Des résultats similaires sont notés pour le piégeage des larves de Chironomides et les crustacés Ostracodes.

L'utilisation de substrats artificiels permet de qualifier les impacts de la gestion sur les milieux stagnants peu profonds et présente des avantages en terme de coût, de standardisation, de répétitivité et de simplicité d'utilisation.

Scher O. & A. Thiéry

Tableau 22. Attraction différentielle des invertébrés en fonction des différents substrats artificiels

		Type de substrat			Densité par litre
		plante (mixte)	Brosse (benthique)	Grattoirs (pélagique)	
Oligochètes	min	63	595	14	
	max	379	8929	2319	
Epheméroptères	min	13	15	24	
	max	63	60	143	
Odonates	min	15	3	5	
	max	35	27	186	
Chironomides	min	19	60	48	
	max	107	298	286	
Ostracodes	min	11	21	124	
	max	100	354	1981	



Une méthode d'échantillonnage des invertébrés : l'installation de substrats artificiels comme supports de colonisation

Scher O.

7. Education et communication

Genthon S.

Les zones humides temporaires de Méditerranée disparaissent progressivement, le plus souvent dans l'indifférence générale, car ce sont des milieux peu ou mal connus du public. L'information et la sensibilisation des personnes ayant un impact sur leur devenir sont donc essentielles.

Communication : sortir les mares temporaires de l'oubli et faire connaître leurs richesses

Les protections réglementaires et la gestion des habitats ne suffisent pas, à elles seules, à protéger les mares temporaires. L'information et la sensibilisation du public sont primordiales non seulement pour prévenir les dégradations et les pollutions, mais également pour une meilleure prise en compte de la richesse de ces mares dans l'aménagement des territoires. Faire connaître les mares temporaires et valoriser leur gestion auprès d'un large public permet d'assurer la pérennité de la protection de ces zones humides.

Stratégie de communication

La diversité des acteurs de ces milieux impose une réflexion en amont sur l'identification des publics cibles et l'établissement d'une véritable stratégie permettant d'informer et de modifier les comportements des usagers. Au-delà de l'information, il s'agit aussi d'impliquer les publics dans la protection des mares temporaires par des actions concrètes sur le terrain ou des manifestations locales.

La communication sera efficace si une étude de fréquentation du site est préalablement réalisée. Elle permet de connaître les besoins et les attentes de chaque public identifié. Le choix des supports de communication découle de ces besoins et des objectifs que se fixe le gestionnaire (Tab. 23).

L'outil cadre est le plan de communication qui définit les objectifs et prévoit les opérations de sensibilisation sur plusieurs années (trois à cinq ans). Il peut être intégré au plan de gestion du site. Les objectifs de sensibilisation du public tiennent souvent compte d'une implication des populations locales. Ce sont elles qui ont un impact immédiat sur la protection de la mare temporaire de leur territoire.

Publics et outils d'information

Dans la plupart des cas, le gestionnaire doit assurer l'information :

- des aménageurs, agriculteurs/éleveurs, etc., susceptibles de détruire non intentionnellement certaines mares par des modifications de leur hydrologie ou des travaux (urbanisation, DFCI, pistes et routes, etc.),
- des promeneurs (les problèmes liés à la surfréquentation des sites sont nombreux),
- des décideurs et élus responsables de l'aménagement de leurs territoires et des politiques locales,
- des médias qui assureront une large diffusion de l'information,
- des enfants et des jeunes, futurs acteurs de la gestion des mares temporaires (voir paragraphe 2),
- des propriétaires du site et de ses abords.

Pour informer et impliquer le public, le gestionnaire dispose de plusieurs outils, dont certains ont été réalisés dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires" (Encadré 57) pour :

- les populations locales : programmes d'animations et de visites, panneaux d'information, infrastructures d'accueil, expositions, fête de la nature et autres manifestations locales, etc.
- les élus et les décideurs : plaquettes, dépliants, vidéos, visites de terrain spécifiques, inauguration des manifestations locales, campagnes d'information, etc.
- les enfants et les jeunes : sorties pédagogiques, interventions dans les établissements scolaires, accueil de stagiaires et formations, etc.
- le grand public : chantiers nature, manifestations (créer l'événement), bulletin d'information, brochures, dépliants, site Internet, vidéos, passages dans les médias (journaux locaux, TV), etc.
- les médias : communiqués et dossiers de presse, invitation aux manifestations, etc.
- les scientifiques et les gestionnaires : bulletin d'information, rapport annuel d'activités, site Internet, etc.

Les outils pour le grand public sont, bien évidemment, utilisables pour tous les autres publics spécifiques.

Quelques outils qui ont fait leurs preuves

Les chantiers nature sont de bons moyens pour impliquer le public dans la protection des mares temporaires, tout en l'informant sur les enjeux de protection. Les bénévoles participent ainsi concrètement à la préservation de leur patrimoine⁵⁰.

L'organisation régulière de manifestations locales entretient l'information des populations : fête de la nature, expositions, diaporamas, conférences, concours de dessins avec les écoles, etc.

Les visites guidées emmènent un large public à la découverte des mares temporaires sur le terrain.

Les documents d'information doivent être synthétiques, illustrés et pratiques : dépliant, bulletin d'information, rapport annuel d'activités, etc. Leur efficacité dépend aussi de leur diffusion, qu'il faut planifier à l'avance.

Le multimédia (Internet) permet une large diffusion de l'information, mais il est surtout utile dans la mise en réseau d'acteurs.

L'efficacité de la communication et des animations est d'autant plus grande que les actions de sensibilisation s'effectuent en partenariat avec les acteurs locaux et/ou par des réseaux auxquels participent le gestionnaire. Une régularité des événements organisés autour des mares temporaires permet d'intéresser toujours plus de personnes à la protection de ces milieux.

Education à l'environnement : les mares, de bons supports pédagogiques

Les enfants sont particulièrement sensibles aux mares temporaires qui sont des écosystèmes à leur échelle. Mener des activités pédagogiques sur la mare devient presque "un jeu d'enfants". A travers des sorties nature et des projets d'éducation à l'environnement, ces jeunes acquièrent des connaissances naturalistes sur le milieu pour mieux comprendre son fonctionnement et participer, à leur niveau, à une réflexion sur la protection des mares.

Une approche sensible et par l'imaginaire est aussi importante pour créer un lien affectif avec la nature, qui conditionne les comportements de demain. D'autre part, les enfants sont de bons vecteurs pour sensibiliser leurs parents.

Les mares temporaires méditerranéennes

Tableau 23. Choix éditoriaux de la Réserve Naturelle de Roque-Haute (AGRN.RH - Hérault)

Objectifs à moyen terme (extraits du plan de gestion)	Publics ciblés	Quel document ?
1. Faire découvrir la Réserve et sensibiliser le public, en particulier les jeunes, à la protection de la nature (accueil des visiteurs, programmes d'animations et modules pédagogiques)	Scolaires Grand public	- bande dessinée - carnets naturalistes et outils pédagogiques - panneaux d'information et d'interprétation - fiches pédagogiques de terrain
2. Intensifier la sensibilisation de la population locale - exposition itinérante - chantiers nature - journées portes ouvertes - soirées ponctuelles d'animation (diaporama, etc.) - appels aux médias locaux - consultation de la population locale - intervention dans des animations nature locales	Population locale, usagers de la Réserve, élus et touristes, etc.	- stand parapluie et expo florale - documents grand public (voir objectif n°3)
3. Faire connaître la Réserve et valoriser sa politique de gestion et de protection auprès de différents publics par : - des documents d'information, le multimédia (Internet) - des manifestations régionales (fête de la nature, de l'environnement, etc.), voire nationales (foires, salons, etc.), les relations avec les médias, journée mondiale des zones humides	Grand public Partenaires Partenaires et grand public Médias	- dépliant, plaquettes, brochures, fiches thématiques (archéologie, etc.) - site Internet (http://roque.haute.free.fr) - stand parapluie, affiches et documents promotionnels - rapport annuel d'activités - la lettre de Roque-Haute - bulletin d'information de la Réserve - communiqués, dossiers de presse, etc.
4. Poursuivre l'implication de la Réserve dans des réseaux de professionnels (coopération, échanges de savoir-faire et d'expériences dans la gestion des milieux naturels et en éducation à l'environnement) exemple 1 : projet LIFE "Mares Temporaires" exemple 2 : Réseau des espaces naturels protégés du Languedoc-Roussillon	Grand public, décideurs Gestionnaires d'espaces naturels et partenaires	- dépliant, panneaux, vidéo sur les mares temporaires - la lettre du Réseau Régional (bulletin d'information)
5. Favoriser la recherche scientifique sur la Réserve	Chercheurs naturalistes et scientifiques	- actes du colloque de 1998 (Revue Ecologia Mediterranea)

Encadré 57. Principales réalisations du volet "sensibilisation" du projet LIFE "Mares Temporaires"

Le projet LIFE "Mares Temporaires" (1999-2004) a permis de réaliser toute une panoplie d'outils d'information communs aux trois régions du sud de la France : Corse, Languedoc-Roussillon et PACA :

Plaquettes et dépliants ont largement été diffusés lors de campagnes de sensibilisation des décideurs et des élus (mailing) ou de la campagne nationale d'information.

Les panneaux d'information sur site mettent en relief le patrimoine local ; il sont complétés sur l'un des sites (plaine des Maures) par une exposition itinérante qui circulera dans les différentes communes concernées.

Un module pédagogique livre des conseils pratiques et des informations aux enseignants et animateurs pour qu'ils montent des projets pédagogiques autour des mares temporaires.

Les manifestations organisées à l'occasion des journées vertes européennes ou de fêtes locales de la nature permettent de sensibiliser des publics très variés. Elles sont très efficaces pour impliquer les populations locales.

La sollicitation régulière des médias contribue à une large diffusion de l'information, tant au niveau local lors de manifestations ou d'animations, qu'au niveau national, pour des campagnes de presse. Il est important d'informer régulièrement les médias.

Un forum de discussion "Mares temporaires" permet d'échanger des données et de partager des expériences aussi bien pour l'éducation à l'environnement que pour la gestion des mares. Ce nouveau réseau d'acteurs est amené à se développer grâce au multimédia (Internet) :

http://fr.groups.yahoo.com/group/mares_temporaires.

Un reportage télévisé en Languedoc-Roussillon a été réalisé en 2001. Cette vidéo a été diffusée auprès des centres de ressources (médiathèques, etc.) et des décideurs. Elle a été utilisée pour des manifestations régionales ou lors de campagnes de sensibilisation des élus, afin d'obtenir des appuis aux projets de protection et de gestion des mares temporaires. Ce film de 12 minutes trace le portrait de plusieurs mares temporaires du Languedoc-Roussillon, de leurs richesses naturelles, des menaces qui pèsent sur elles et des actions pour les protéger.

Ces outils ont renforcé les actions de sensibilisation déjà menées localement avant ce projet (accueil des visiteurs, manifestations, animations pédagogiques, etc.).

Genthon S.

Les mares temporaires sont également de bons supports pédagogiques pour faire passer des savoir-faire, notamment des techniques d'observation de la nature et d'utilisation du matériel d'observation (objectif méthodologique).

Le module pédagogique "mares temporaires", réalisé dans le cadre du projet LIFE "Mares Temporaires", propose ainsi, aux enseignants et aux animateurs, des outils pratiques pour réaliser des animations autour de ces milieux.

L'outil cadre qui permet de développer l'éducation à l'environnement autour de la mare temporaire est le plan d'interprétation⁵⁹. Il inventorie les ressources, analyse les potentiels pédagogiques de l'espace naturel et définit ceux qui sont exploitables en fonction de la fragilité du milieu et des contraintes d'animation (durée,

intérêt, etc.). Il consiste aussi à hiérarchiser les objectifs et choisir des publics.

Les actions pédagogiques s'effectuent toujours dans le respect des objectifs prioritaires de conservation du patrimoine du site.

Formation/Coopération : échanger des expériences et s'impliquer dans des réseaux d'acteurs

L'implication du gestionnaire dans des réseaux régionaux (GRAINE, CPN, etc.) ou nationaux (ATEN, Réserves Naturelles de France, Espaces Naturels de France, etc.), voire internationaux, permet d'obtenir des moyens techniques et parfois financiers pour réaliser des actions de sensibilisation. C'est aussi l'assurance de toucher un public plus large et un moyen d'échanger des expériences.

Le développement d'outils communs permet d'homogénéiser les discours et de sensibiliser également les acteurs de l'éducation à l'environnement (enseignants, éducateurs, animateurs, formateurs, etc.). De plus, la réalisation de supports de communication est souvent onéreuse, et pour les petites structures, il peut être intéressant de réaliser des outils communs pour partager les coûts.

Le travail en réseau permet surtout d'échanger des méthodes éducatives et de faire participer les acteurs locaux (établissements scolaires, universités, associations, etc.) à la vie de leurs territoires. Toutes ces actions contribuent à une meilleure intégration de l'espace naturel dans le tissu socio-culturel local. Les acteurs locaux



Animation pédagogique autour d'une mare à Roque-Haute : mesure de la température de l'eau

Corbinau N.

Les mares temporaires méditerranéennes

se mobiliseront d'autant plus pour la protection des mares temporaires, si le site devient partie intégrante de la vie locale.

Le projet LIFE "Mares Temporaires" a constitué un premier réseau d'animateurs et de techniciens qui interviennent sur les mares temporaires à la suite d'une formation commune. Un séminaire destiné à développer des animations autour des mares temporaires a réuni, en 2001, pour la première fois gestionnaires et animateurs pour mettre en commun leurs expériences d'animation sur ces zones humides, et réfléchir sur des animations transférables sur d'autres sites. Un forum Internet, le "Club mares temporaires" permet de poursuivre les échanges et de mettre en ligne des outils pédagogiques (http://fr.groups.yahoo.com/group/mares_temporaires).

Le module pédagogique produit par ce projet LIFE "Mares Temporaires" est l'aboutissement concret de cette capitalisation d'expériences variées.

En conclusion, la communication, l'éducation à l'environnement et l'implication du gestionnaire dans des réseaux de professionnels contribuent à faire connaître les mares temporaires méditerranéennes pour les protéger. C'est un investissement sur le long terme, destiné à changer les comportements et à faire intégrer ces zones humides dans le développement local.



Roche J.

Visite d'experts du projet LIFE "Mares temporaires" dans la Plaine des Maures

Glossaire

Allogamie : mode de reproduction sexuée désignant la fécondation croisée chez les végétaux.

Anémochorie : phénomène de dispersion des graines, spores, œufs, etc. de certaines espèces animales et végétales par le vent.

Angiospermes : groupe constitué par les plantes à fleurs dont les ovules sont contenus dans une cavité close, ou ovaire. Elles réunissent la majorité des espèces végétales terrestres de taille moyenne ou grande.

Anoxie : désigne l'absence d'oxygène dans le milieu.

Appendice foliacé : appendice des arthropodes élargi en forme de feuille, jouant un rôle dans la collecte et la filtration des particules alimentaires, et la respiration chez les crustacés

Atterrissement : phénomène consécutif à un remplissage progressif par l'accumulation de matériel (terre, limons, sables, graviers, etc.).

Autogamie : (= autofécondation) mode de reproduction sexuée résultant de l'union de deux gamètes (mâle et femelle) produits par le même individu animal ou la même fleur.

Batrachologique : relatif aux batracien = amphibiens.

Biocénose : ensemble des organismes vivants, animaux et végétaux, qui occupent le même biotope.

Biogéographie : embranchement de la biologie qui a pour objet la distribution géographique des plantes et des animaux.

Bryophytes : groupe constitué par l'ensemble des mousses et des hépatiques.

Charophytes : groupe particulier des algues comprenant une seule famille : les Characeae, caractérisées par la structure verticillée du thalle et par une structure hautement complexe de leurs organes de reproduction (anthéridies et oogones).

Cohorte : ensemble d'individus ayant vécu un événement semblable pendant la même période (individus nés au même moment ou se reproduisant au même moment dans les mares, par exemple).

Conductivité électrique de l'eau : mesure simple de concentration des ions dans l'eau ; la conductivité, mesurée en Siemens, est l'inverse de la résistance électrique.

Connectivité : processus qui assure des échanges d'individus entre des sous-populations locales d'une même espèce pour former une unité démographique fonctionnelle.

Dépression de consanguinité : reproduction entre parents proches conduisant à la production d'individus de moins bonne qualité.

Diapause : période au cours de laquelle l'activité métabolique et le développement d'un insecte sont suspendus à un stade déterminé (œuf, larve, nymphe ou adulte) de son évolution, sous l'action de facteurs internes ou externes.

Dormance : état physiologique temporaire de certains organes végétaux, caractérisé par une vie ralentie et provoqué par des conditions extérieures défavorables. Seules des conditions microclimatiques et/ou physiologiques *ad hoc*, peuvent mettre un terme à cet état en levant la dormance.

Dulçaquicole : se dit des organismes qui vivent exclusivement en eau douce.

Écophase : au cours de son cycle biologique, une espèce passe par différents stades (œuf, larve, juvénile, etc.). Une écophase correspond à l'un de ces stades avec une écologie particulière par rapport aux autres éléments du cycle.

Effectif minimum efficace : effectif des individus participant effectivement à la reproduction d'une population à un moment donné. Cet effectif est toujours inférieur au nombre d'individus

présents dans la population, une fraction des individus ne se reproduisant pas (sénilité, absence de partenaires, phénomènes de harem etc.).

Endémique : se dit d'une espèce exclusivement inféodée à une aire biogéographique donnée, souvent de faible étendue.

Endoréique : désigne des biotopes lacustres (lacs, mares, etc.) situés en fond de cuvettes continentales fermées et donc dépourvus d'exutoire.

Ephémérophyte : se dit d'une plante qui possède un cycle végétatif très court.

Etrépage : action qui consiste à enlever la couche superficielle ou le mat racinaire.

Gemmiforme : en forme de bourgeon.

Génotype : ensemble des caractères génétiques que possède et transmet un organisme.

Géophyte : espèces végétales qui survivent à la saison défavorable grâce à l'existence d'un bulbe, un rhizome ou tout autre type d'organe de réserve souterrain (voir fig. glossaire, volume 2).

Goulot d'étranglement : diminution soudaine dans la taille d'une population correspondant à une diminution de la variabilité génétique totale.

Gyrogonite : fructification femelle calcifiée des charophytes correspondant à des formes fossiles ou vivantes après dispersion. Elles sont invariablement constituées de cinq cellules spiralées senestres, jointives au sommet.

Héliophile : se dit d'une plante qui croît dans des conditions de fort ensoleillement.

Hélrophyte : plante de marais dont les parties bourgeonnantes qui permettent la survie pendant la mauvaise saison sont disposées dans la vase alors qu'à la bonne saison elles développent un appareil aérien dépassant la surface de l'eau (Roseau, par exemple).

Hémicryptophyte : plante herbacée vivace dont les parties bourgeonnantes qui permettent la survie pendant la mauvaise saison sont disposées à la surface du sol, à limite inférieure de la tige (ou de la touffe pour les graminées cespiteuses) (voir fig. glossaire, volume 2).

Hydropériode : période de l'année pendant laquelle la mare est en eau.

Hydrophyte : plante qui vit en milieu aquatique (Myriophylle, Nénuphar).

Hygrométrique : relatif à l'hygrométrie, c'est-à-dire à l'ensemble des méthodes et techniques permettant d'étudier la quantité de vapeur d'eau contenue dans l'air.

Hygrophile : organismes inféodés à des biotopes caractérisés par une forte humidité du sol.

Marnage : amplitude entre les niveaux d'eau les plus bas et les plus élevés d'un plan d'eau.

Mésogyrophile : organismes inféodés à des biotopes caractérisés par une humidité modérée du sol.

Métapopulation : ensemble de populations interconnectées par des événements de migration (flux de gènes) et soumises à des phénomènes d'extinctions et de recolonisations. Ce concept peut être élargi à tout ensemble de populations évoluant de manière plus ou moins indépendante, interconnectées par de rares événements de migration.

Multiplication végétative : mode de reproduction d'une espèce végétale à partir d'organes végétatifs (stolons, rhizomes, tubercules, etc.).

Nutriments : corps simple pouvant être assimilé par un organisme sans qu'il y ait transformation digestive (par exemple phosphate, nitrate, etc.).

Oligotrophe : qualifie une eau pauvre en nutriments (nitrates, phosphates, sulfates) et a pour contraire «eutrophe».

Oospore : fructification femelle des charophytes constituée d'une spore à coque résistante.

Pédicellé : se dit d'un organe porté par un pédicelle, comme les capsules renfermant les spores chez de nombreuses bryophytes.

Pionnier : individu ou espèce qui s'installe sur un espace inhabité, par exemple après une perturbation.

Poikilotherme : se dit d'un animal dont la température corporelle varie en fonction de la température du milieu dans lequel il vit (reptiles, insectes ou crustacés, par exemple).

Propagule : toute part d'un organisme, produite par multiplication asexuée ou reproduction sexuée, susceptible de donner un nouvel individu.

Quiescence : état d'arrêt temporaire du développement d'un invertébré provoqué par des conditions écologiques défavorables comme la sécheresse. La sortie de quiescence intervient immédiatement après le retour à des conditions favorables.

Recrutement : ajout de nouveaux individus à une population. Le recrutement se fait par reproduction, immigration et repeuplement.

Rhizoïde : poil faisant fonction de racine, en particulier chez les mousses.

Sessile : Botanique : organe (feuille, fleur) dépourvu de pétiole ou de pédoncule. Faune : microorganisme fixé sur un support (tige, roche, etc.)

Sex-ratio : rapport des proportions des sexes mâle et femelle au sein d'une population définie.

Squelettochronologie : méthode de détermination de l'âge d'un vertébré (amphibien dans ce travail) par le dénombrement des stries d'accroissement observables sur des sections de phalanges ou d'humérus.

Spéciation allopatrique : formation d'une nouvelle espèce se produisant lorsque deux populations sont séparées par une barrière biogéographique empêchant les échanges de gènes (= par opposition à spéciation sympatrique, sans isolement géographique).

Traits d'histoire de vie : caractéristiques significatives du cycle de vie par lequel passe un organisme et plus particulièrement celles associées aux stratégies de survie et de reproduction.

Trophique : tout ce qui concerne la nutrition des végétaux et des animaux.

Tubériforme : en forme de tubercule.

Ubiquiste : désigne des espèces capables de coloniser des habitats très variés et qui, de ce fait, ont souvent une répartition géographique très large.

Vicariante : se dit des espèces animales ou végétales, proches du point de vue taxonomique, qui occupent des milieux aux caractères écologiques analogues dans des régions géographiques différentes.

Références bibliographiques

- Aboucaya, A., H. Michaud & M. Delorme, 2002. Etude de la flore et de la végétation des mares temporaires de Gavoti (Besse sur Issole), Redon (Flassans sur Issole) et Bonne-Cougne (Gonfaron) participant à l'élaboration du site NATURA 2000 PR125. DIREN/CEEP, Rapport d'expertise NATURA 2000, 12 pages + annexes.
- Aguesse, P., 1968. *Les Odonates de l'Europe Occidentale, du Nord de l'Afrique et des îles atlantiques. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen*, vol 4. Masson, Paris, 258 pages.
- Aguesse, P. & F. Marazanof, 1965. Les modifications des milieux aquatiques de Camargue au cours des trente dernières années. *Ann. Limnol.* **1(2)**: 163-190.
- Alarcos, G., M. Lizana, M. Ortiz & A. Aragon, 2002. Colonization by amphibians of newly created ponds in los arribes del Duero of Zamora in VII Congreso Luso-Espanhol de Herpetologia, Evora, 2-5 octubre 2002, Resumos, p. 31.
- Albrey, A. D., L. A. Toth & J. W. Koebel, 1999. Effect of rooting by feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage. *Wetlands* **19(3)**: 535-544.
- Alcazar, R. & P. Beja, 2002. Agricultural intensification and conservation of amphibians on mediterranean temporary ponds in VII Congreso Luso-Espanhol de Herpetologia, 2-5 octubre 2002, Resumos, Evora, p. 93.
- Alford, R. A. & S. J. Richards, 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol.* **30**: 133-165.
- Alonso, M., 1996. Crustacea Branchiopoda in *Fauna Iberica*, vol 7. Museo Nacional de Ciencias naturales/Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 486 pages.
- Alonso, M. & M. Comelles, 1987. Catalogo limnológico de las zonas húmedas esteparias de la cuenca del Duero, Castilla y Leon.
- Amezaga, J. M., L. Santamaria & A. J. Green, 2002. Biotic wetland connectivity supporting a new approach for wetland policy. *Acta Oecol. Oecol. Gen.* **23**: 213-222.
- Amigo, J. J., 1987. Exit la mare temporaire de St Estève (St Estève, Pyrénées Orientales, France). *Nat. Rusc.* **1**: 71-136.
- Andreone, F., R. Fortina & A. Chiminello, 1993. Natural history, ecology and conservation of the italian spadefoot toad *Pelobates fuscus insubricus*. Zoological Society "La Torbiera" **2**.
- Anonyme, 1992. *A Strategy to Stop and Reverse Wetland Loss and Degradation in the Mediterranean Basin*. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau and Regione Friuli-Venezia Giulia, Trieste, 40 pages.
- Anonyme, 1995. *Faune sauvage des Alpes du Haut-Dauphiné. Atlas des Vertébrés, Tome I*. Parc National des Ecrins et Centre de recherches alpin sur les vertébrés, Gap.
- Anonyme, 1999. *Le manuel d'interprétation des habitats de l'Union Européenne EUR15/2*. Commission Européenne DG Environnement, Natura 2000, 132 pages.
- Anonyme, 2002. La Convention sur les zones humides. Résolution VIII.33 - La désignation de mares temporaires. http://www.ramsar.org/key_res_viii_33f.ht.
- Arnold, E. N. & D. Oviden, 2002. *A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe*. Collins, 288 pages.
- Aronson, J., J. Kigel & A. Shmida, 1990. Comparative plant sizes and reproductive strategies in desert and mediterranean populations of ephemeral plants. *Israel J. Bot.* **39**: 413-430.
- Astudillo, G. & B. Arano, 1995. Europa y su herpetofauna: responsabilidades de cada país en lo referente a conservación. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* **6**: 14-15.
- Aulong, S., 2002. La directive 92/43/CEE dite "Habitats, Faune, Flore". Analyse comparative de la mise en œuvre en Europe. Tour du Valat, LAMETA, CNASEA, Rapport final d'études, Arles, 115 pages.
- Axiak, V., E. Mallia, V. Gauci, P. J. Schembri, A. Mallia & A. J. Vella, 1999. *State of the environment. Summary report for Malta 1998*. Malta University Press, 130 pages.
- Barbadillo, L. J., M. Garcia-Paris & B. Sanchiz, 1997. Origenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica in *Distribucion y biogeografía de los anfibios y reptiles en Espana y Portugal*, J.M. Pleguezuelos (ed.). Universidad de Granada y AHE, Granada, pp. 47-100.
- Barbero, M., 1965. Groupements hygrophiles de l'Isoétion dans les Maures. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **112**: 276-290.
- Barbero, M., 1972. Etudes phytosociologiques et écologiques comparées des végétations orophiles alpines, subalpines et mésogéennes des Alpes maritimes et ligures. Thèse de Doctorat d'état, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 418 pages.
- Barbero, M., J. Giudicelli, R. Loisel, P. Quézel & E. Terzian, 1982. Etude des biocénoses des mares et ruisseaux temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. *Bull. Ecol.* **13(4)**: 387-400.
- Barclay, M. H., 1966. An ecological study of a temporary pond near Auckland, New Zealand. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.* **17**: 239-258 + 1 pl. h. t.
- Baskin, Y., 1994. California's ephemeral pools may be a good model for speciation. *Biosci.* **44(6)**: 384-388.
- Beebee, T. J. C., L. V. Fleming & D. Race, 1993. Characteristics of natterjack toad (*Bufo calamita*) breeding sites on a scottish saltmarsh. *Herpetol. J.* **3**: 68-69.
- Beja, P. & R. Alcazar, 2003. Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification : an evaluation using amphibians. *Biol. Conserv.* **114**: 317-326.
- Bergmeier, E., 2001. Seasonal pools in the vegetation of Gavdos (Greece) - *in situ* conservation required. *Bocconea* **13**: 511-516.
- Bergmeier, E. & T. Raus, 1999. Verbreitung und Einnischung von Arten der Isoëto-Nanojuncetea in Griechenland. *Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz* **17**: 463-467.
- Besnard, A., 2002. Dynamique de la population de Triton crêté (*Triturus cristatus*) de l'étang de Valliguières (Gard). Une étude prospective. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 30 pages.
- Biggs, J., P. Williams, M. Whitfield, G. Fox & P. Nicolet, 2000. *Ponds, pools and lochans: guidance and good practice in the management and creation of small waterbodies in Scotland*. Scottish Environment Protection Agency, Stirling, 69 pages.
- Bissardon, M. & L. Guibal, 1997. *CORINE biotopes, version originale, Types d'habitats français*. ENGREF Nancy, 217 pages.
- Blaustein, A. R. & J. M. Kiesecker, 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecol. Lett.* **5**: 597-608.
- Blaustein, A. R., D. B. Wake & W. P. Sousa, 1994. Amphibians decline: judging stability, persistence and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conserv. Biol.* **8**: 60-71.
- Bliss, S. A. & P. H. Zedler, 1998. The germination process in vernal pools : sensitivity to environmental conditions and effects on community structure. *Oecologia* **113**: 67-73.
- Blondel, J. & J. Arronson, 1999. *Biology and wildlife of the mediterranean region*. Oxford University Press, London, 328 pages.
- Bohonak, A. J., 1998. Genetic population structure of the fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca) in the rocky mountains of Colorado. *Can. J. Zool.* **76**: 2049-2057.
- Bohonak, A. J. & H. H. Whiteman, 1999. Dispersal of the fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca): effects of hydroperiod and salamanders. *Limnol. Oceanogr.* **44(3)**: 487-493.
- Bonis, A., P. Grillas, C. Van Wijck & J. Lepart, 1993. The effect of salinity on the reproduction of coastal submerged macrophytes in experimental communities. *J. Veg. Sc.* **4**: 461-468.
- Bonis, A., J. Lepart & P. Grillas, 1995. Seed bank dynamics and co-existence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* **74**: 81-92.
- Bons, J. & P. Geniez, 1996. *Amphibiens et reptiles du Maroc*. AHE, Barcelona, 319 pages.
- Bougeant, P., F. Bernard & B. Costa Marini, 2001. Etude préparatoire au renforcement et à l'harmonisation de politiques de protection offensives du littoral méditerranéen, par l'outil foncier notamment, dans les pays riverains de l'Union Européenne. Conservatoire du Littoral, Rapport final à l'Union Européenne, Projet LIFE98 ENV/F/000337, Paris.
- Boulos, L., 1995. *Flora of Egypt, checklist*. Al Hadara Publishing, Cairo, Egypt, 283 pages.
- Boulos, L., 1999-2002. *Flora of Egypt*, 3 vol. Al Hadara, Cairo, Egypt.
- Boulton, A. J. & M. A. Brock, 1999. *Australian Freshwater Ecology, Processes and Management*. Gleneagles Publishing, Australia.
- Bourgeois, K., E. Vidal, C. Suehs & F. Médail, soumis. Synergistic interaction among invaders : alien mammals help alien plants to invade Mediterranean islands. *Ecography*.
- Boutin, C., L. Lesne & A. Thiery, 1982. Ecologie et typologie de quelques mares temporaires à Isoètes d'une région aride du Maroc occidental. *Ecol. Mediterr.* **8(3)**: 31-56.
- Bouyx, Y., 2003. *Chantiers nature de bénévoles-volontaires*, vol 71. ATEN, Montpellier, 96 pages.
- Braña, F., L. Frechilla & G. Orizaola, 1996. Effect of introduced fish on amphibian assemblages in mountain lakes of northern Spain. *Herpetol. J.* **6**: 145-148.

52. Bratton, J. H., 1990. Seasonal pools. An overlooked invertebrate habitat. *British Wildlife* **2**: 22-29.
53. Braun Blanquet, J., 1915. Les cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual). Etude de la végétation méditerranéenne I. *Arch. Sci. Phys. Natur. Genève* **4**: 39-40.
54. Braun Blanquet, J., 1935. Un joyau floristique et phytosociologique, l'Isoetion méditerranéen. *Bull. Soc. Sc. Nîmes, SIGMA* **42(47)**: 1-43.
55. Braun Blanquet, J., 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde*. Springer-Verlag, Wien & New York, 865 pages.
56. Bréaud, T. P., J. E. Farlow, C. D. Steelman & P. E. Schilling, 1977. Effects of the insect growth regulator Methoprene on natural populations of aquatic organisms in Louisiana intermediate marsh habitats. *Mosq. News* **37**: 704-712.
57. Brendonck, L., L. De Meester & B. J. Riddoch, 2000. Regional structuring of genetic variation in short-lived rock pool populations of *Branchipodopsis wolffi* (Crustacea: Anostraca). *Oecologia* **123(4)**: 506-515.
58. Briand, O., R. Seux, M. Millet & M. Clément, 2002. Influence de la pluviométrie sur la contamination de l'atmosphère et des eaux de pluie par les pesticides. *Rev. Sci. Eau* **15(4)**: 767-787.
59. Bringer, J. P., 1992. *Méthodologie des plans d'interprétation*. ATEN-Ministère de l'environnement, Montpellier, 80 pages.
60. Brock, M. A., 1998. Are temporary wetlands resilient? Evidence from seed banks of Australian and South African wetlands in *Wetlands for the future*, A. J. McCombs and J. A. Davis (eds.). Gleneagles Publishing, Adelaide, Australia, pp. 193-206.
61. Brock, M. A. & D. L. Britton, 1995. The role of seed bank in the revegetation of Australian temporary wetlands in *Restoration of temperate wetlands*, B. D. Wheeler, S. C. Shaw, W. Fojt and R. A. Robertson (eds.). John Wiley and Sons Ltd, pp. 183-188.
62. Brock, M. A. & K. H. Rogers, 1998. The regeneration potential of the seed bank of an ephemeral floodplain in South Africa. *Aquat. Bot.* **61**: 123-135.
63. Brogard, J., M. Cheylan & P. Geniez, 1996. Découverte du triton crêté *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Caudata) dans la région méditerranéenne française. *Bull. Soc. Herp. Fr* **80**: 9-13.
64. Brown, J. S. & D. L. Venable, 1986. Evolutionary ecology of seed bank annuals in temporally varying environments. *Am. Natural.* **127**: 31-47.
65. Brtek, J. & A. Thiery, 1995. The geographic distribution of the European Branchiopods (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata). *Hydrobiologia* **298**: 263-280.
66. Brullo, S. & F. Furnari, 1994. La vegetazione del Gebel el-Akhdar (Cirenaica settentrionale). *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat.* **27**: 197-412.
67. Brullo, S., M. Grillo & T. M.C., 1976. Ricerche fitosociologiche sui pascoli di Monte Lauro (Sicilia meridionale). *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat.* **12**: 84-104.
68. Carey, C., W. R. Heyer, J. Wilkinson, R. A. Alford, J. W. Artzen, T. Halliday, L. Hungerford, K. R. Lips, E. M. Middleton, S. A. Orchard & A. S. Rand, 2001. Amphibian declines and environmental change: use of remote-sensing data to identify environmental correlates. *Conserv. Biol.* **15(4)**: 903-913.
69. Carlquist, S., 1966. The biota of long distance dispersal II. Loss of dispersability in the Pacific Compositae. *Evolution* **20**: 30-48.
70. Casanova, M. T., M. D. De Winton & J. S. Clayton, 2002. Do Charophytes clear turbid waters? *Verh. Int. Verein. Limnol.* **28**: 1 440-1 443.
71. Castroviejo, S., 1986-2001. *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Iberica e Islas Baleares*, 10 vol. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
72. Chaline, O., 2001. Le déclin global des Amphibiens concerne-t-il notre région ? Deux inventaires à 30 ans d'intervalle. Mémoire maîtrise, Université Montpellier 2.
73. Chalmers, N. & P. Parker, 1986. *The OU project guide*, vol 9. Field Studies Council, 108 pages.
74. Champeau, A. & A. Thiery, 1990. Les Crustacés Entomostracés des eaux stagnantes de Corse. Importance particulière des espèces monovoltines méditerranéennes de Copépodes Calanoides et d'Anostracés dans le Sud-Est de l'île. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **115(1)**: 55-75.
75. Charpentier, A., P. Grillas & J. D. Thompson, 2000. The effect of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae). *Am. J. Bot.* **87(4)**: 502-507.
76. Chevassut, G. & P. Quézel, 1956. Contribution à l'étude des groupements végétaux de mares temporaires à *Isoetes velata* et de dépressions humides à *Isoetes hystrix* en Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* **47**: 59-73.
77. Chevassut, G. & P. Quézel, 1958. L'association à *Damasonium polyspermum* et *Ranunculus batrachoides*. *Bull. Soc. Hist. nat. Afrique du Nord* **49**: 204-210.
78. Cheylan, M., 1995. Les reptiles du paléarctique occidental. Diversité et conservation. PH.D, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 367 pages.
79. Cheylan, M. & F. Poitevin, 1994. Conservazione di Rettili e Anfibi in *La gestione degli ambienti costieri e insulari del Mediterraneo*, Montbailliu X. & Torre A. (eds.). Sole, Alghero, pp. 275-336.
80. Cheylan, M. & F. Poitevin, 1999. Le Pelobate à couteaux (*Pelobates cultripes*) en zone littorale du Languedoc-Roussillon : statut et propositions pour une meilleure protection de l'espèce. *Diren LR*, 42 pages.
81. Chninique, J., 1990. Etude floristique des mares temporaires (Dayas) de la province de Benslimane et de leurs potentialités agro-pastorales. Thèse de 3ème cycle, Université Mohammed V, Rabat.
82. Clivillé, S., A. Montori, G. A. Llorente, X. Santos & M. A. Carretero, 1997. El impacto de los incendios forestales sobre los anfibios. *Quercus* **138**: 10-13.
83. Cody, M. L. & J. Mc Overton, 1996. Short term evolution of reduced dispersal in island populations. *J. Ecol.* **84**: 53-61.
84. Colas, B., M. Riba & J. Molina, 1996. Statut démographique de *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae), *Hormatophylla pyrenaica* (Lapeyr) Cullen et Dudley (Brassicaceae) et *Marsilea strigosa* Willd. (Marsileaceae-Pteridophyta), trois plantes rares du Sud de la France. *Acta Bot. Gal.* **143**: 191-198.
85. Conseil De L'europe, 1994. *Séminaire sur les projets de rétablissement d'espèces d'amphibiens et de reptiles*, vol 19. Council of Europe Press, Strasbourg, 100 pages.
86. Conti, F., A. Manzi & F. Pedrotti, 1992. *Libro rosso delle piante d'Italia*. WWF Italia, Roma, 637 pages.
87. Conti, F., A. Manzi & F. Pedrotti, 1997. *Libro rosso regionali delle piante d'Italia*. WWF Italia & Società Botanica Italiana, Roma, 139 pages.
88. Cooke, A. S., 2000. Translocation of small numbers of crested newts (*Triturus cristatus*) to a relatively large site. *Herpetol. Bull.* **75**: 25-29.
89. Cooke, A. S. & R. S. Oldham, 1995. Establishment of populations of the common frog *Rana temporaria* and common toad *Bufo bufo* in a newly created reserve following translocation. *Herpetol. J.* **5**: 173-180.
90. Cora, 2002. *Reptiles et amphibiens de Rhône-Alpes, Atlas préliminaire*. Centre Ornithologique Rhône-Alpes, Lyon, 146 pages.
91. Corbett, K., 1989. *Conservation of european reptiles and amphibians*. Council Of Europe, WWF, 273 pages.
92. Costa, H. M., R. Braz, R. Carvalho, R. Rebelo & E. G. Crespo, 2002. Effects of a wildfire in the amphibian and small mammal communities of cork-oak woodlands on Serra de Grandola in *VII Congresso Luso-Espanhol de Herpetologia*, 2-5 outubro 2002, Resumos, Evora, p. 108.
93. Cotarelli, V. & G. Mura, 1983. Anostraci, Notostraci, Concostraci (Crustacea Anostraca, Notostraca, Conchostraca) in *Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane*. Consiglio Nazionale delle Ricerche, AQ/1/194, **18**, 73 pages.
94. Crandall, K. A., O. R. P. Bininda-Emonds, G. M. Mace & R. K. Wayne, 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 290-295.
95. Crivelli, A. & P. S. Maitland, 1995. Endemic freshwater fishes of the northern Mediterranean region. *Biol. Conserv.* **72**: 121-337.
96. Crivelli, A. J. & V. Boy, 1987. The diet of the mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird & Girard) (Poeciliidae) in mediterranean France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **42**: 421-433.
97. Crochet, J. Y., 1998. Le cadre géologique de la Réserve Naturelle de Roque-Haute. *Ecol. Mediterr.* **24(2)**: 179-183.
98. Crochet, P. A., O. Chaline, M. Cheylan & C. P. Guillaume, sous presse. No evidence of general decline in an amphibian community of Southern France. *Conserv. Biol.*
99. Crochet, P. A. & P. Geniez, 2003. First live record of *Pelobates varaldii* Pasteur et Bons, 1959 in the Oualidia area (Morocco). *Herpetozoa* **16(1/2)**: 93-94.
100. Cruz, M. J., R. Braz & E. G. Crespo, 2002. Vulnerability of the larval phases of Amphibians from southern Portugal to predation by the american crayfish, *Procambarus clarkii*. in *VII Congresso Luso-Espanhol de Herpetologia. Resumos*, 2-5 outubro 2002, Evora, p. 47.
101. D'Aguilar, J. & J. L. Dommange, 1998. *Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord*. Delachaux et Niestlé, 463 pages.
102. Davis, P., 1965-1985. *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, 9 vol. Edinburgh University Press, Edinburgh.
103. Davis, P., R. R. Mill & K. Tan, 1988. *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, vol 10, supplement. Edinburgh University Press, Edinburgh.

104. Davy-Bowker, J., 2002. A mark and recapture study of water beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in a group of semi-permanent and temporary ponds. *Aquat. Ecol.* **36**: 435-446.
105. De Belair, G. & B. Samraoui, 1994. Death of a lake : Lac Noir in the Northeastern Algeria. *Environ. Conserv.* **21**(2): 169-172.
106. De Lepiney, L., 1961. Recherches écologiques et biologiques sur les crustacés de deux mares temporaires. *Trav. Inst. Sci. Chérifien Fac. Sci. Rabat. Sér. Zool.* **25**: 75 pages + 2 planches h. t.
107. De Smet, K., M. L. Van Hauwaert, L. Moens & J. Van Beeumen, 1987. The structure of *Artemia* sp. haemoglobins II. A comparison of the structural units composing the *Artemia* sp. globin chains in *Artemia Research and its Applications*, W. Declair, L. Moens, H. Siegers, E. Jaspers and P. Sorgeloos (eds.). Universa Press, Wetteren, Belgium, pp. 41-51.
108. Delanoë, O., B. Montmollin De & L. Olivier, 1996. *Conservation of Mediterranean Island Plants*. IUCN, Cambridge, 106 pages.
109. Denver, R. J., 1997. Environmental stress as a developmental cue: Corticotropin-releasing hormone is a proximate mediator of adaptive phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Hormones and behavior* **31**: 169-179.
110. Denver, R. J., N. Mirhadi & M. Phillips, 1998. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: response of *Scaphiophus hammondii* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology* **79**(6): 1859-1872.
111. Destombes, J. & A. Jeannette, 1966. Mémoire explicatif de la carte géologique de la Meseta côtière à l'est de Casablanca au 1/50 000, région de Mohammedia, Bouznika et Benslimane. Notes et mémoires du service des services géologiques du Maroc **180bis**.
112. Devictor, V., 2003. Impact du labour sur la dynamique des banques de graines. Cas des mares temporaires situées dans des champs cultivés. Université Paris VI, DEA, Paris, 30 pages.
113. Diaz-Paniagua, C., 1986. Reproductive period of amphibians in the biological reserve of Donana in *Studies in Herpetology*, Z. Rocek (ed.), pp. 429-432.
114. Diaz-Paniagua, C., 1986. Selección de plantas para la ovoposición en *Triturus marmoratus*. *Revista Espanola de Herpetologica*: 317-327.
115. Diaz-Paniagua, C., 1988. Temporal segregation in larval amphibian communities in temporary ponds at a locality in SW Spain. *Amphib. Reptilia* **9**: 15-26.
116. Diaz-Paniagua, C., 1990. Temporary ponds as breeding sites of amphibians at a locality in southwestern Spain. *Herpetol. J.* **1**: 447-453.
117. Diaz-Paniagua, C., 1998. Reproductive dynamics of a population of small marbled newts (*Triturus marmoratus pygmaeus*) in south-western Spain. *Herpetol. J.* **8**: 93-98.
118. Directive-92/43/CEE, 1992. Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la Conservation des Habitats Naturels ainsi que de la Faune et de la Flore sauvages. *Journal officiel des Communautés européennes* **L206**: 7.
119. Dominguez Lozano, F., 2000. Lista roja de la flora vascular española. *Conservacion Vegetal* **6**: 40.
120. Dommanget, J. L., 1987. Etude faunistique et bibliographique des Odonates de France in *Inventaires de Faune et de Flore*. Museum National d'Histoire Naturelle/Secrétariat de la Faune et de la Flore, Paris, 283 pages.
121. Duguet, R. & F. Melki, 2003. *Les amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. éditions Biotope, Mèze, 480 pages.
122. Dumont, H. J., 1976. Odonata from south Morocco, Rio de Oro and Mauretania with biogeographical notes. *Odonatologica* **5**(2): 107-117.
123. Dumont, H. J., 1978. Les Odonates du Parc National du Niocolo-Koba et du Lac de Guiers (Sénégal) pendant la saison sèche. *Bull. I.F.A.N. sér. A*(4): 847-951.
124. Dumont, H. J. & S. V. Negrea, 2002. Introduction to the class Branchiopoda in *Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the World*, Vol 19, H. J. F. Dumont (ed.). Backhuys Publishers, 398 pages.
125. Ebert, T. A. & M. L. Balko, 1987. Temporary pools as islands in space and in times: the biota of vernal pools in San Diego, Southern California, USA. *Arch. Hydrobiol.* **110**(1): 101-123.
126. Economidou, E., 1996. Aperçu des habitats dulçaquicoles temporaires de Grèce (étangs, mares, oueds) et de leurs espèces végétales in *Actes des 7èmes Rencontres de l'A.R.P.E. Provence-Alpes-Côte d'Azur. Colloque scientifique international Bio/Mes*, Digne, pp. 65-68.
127. El Hamoumi, R., 1988. Etude de l'écologie et des cycles de reproduction de quelques Amphibiens Anoures du Maeoc (Maamora et Moyen-Atlas). Université Mohammed V, Rabat, 165 pages.
128. Elam, D. R., 1996. Population genetics of vernal pool plants : Theory, data and conservation application in *Ecology, conservation and management of vernal pool ecosystems*. C.W. Witham, E.T. Bauder, D. Belk, W.R. Ferren Jr and R. Ornduff (eds.), Sacramento, pp. 180-189.
129. Elzinga, C. L., D. W. Salzer, J. W. Willoughby & J. P. Gibbs, 2001. *Monitoring plant and animal populations*. Blackwell Science, 360 pages.
130. Emblanch, C., I. Soulié-Marsche, M. Daniel, R. Simler & A. Thiéry, 2002. A karstic inflow vs. functioning and biota of a temporary pond in Provence: the case study of the Bonne Cougne temporary pond (Var, southern France) in *Karst and Environment*, F. Carrasco, J. J. Duran and B. Andreo (eds.), pp. 139-143.
131. ENF, 2000. Les espaces naturels protégés par les conservatoires. Science et Nature Hors-Série.
132. Eriksen, C. H., 1966. Diurnal limnology of two highly turbid puddles. *Verh. Int. Verein. Limnol.* **16**: 507-514.
133. Eriksen, C. H. & D. Belk, 1999. *Fairy shrimps of California's puddles, pools and playas*, Eureka, California, 196 pages.
134. Eriksen, C. H. & R. J. Brown, 1980. Comparative respiratory, physiology and ecology of phyllopod Crustacea. II. Anostraca. *Crustaceana* **39**(1): 11-21.
135. EUROSITE, 1999. Toolkit : Management Planning. EUROSITE, Tilburg, NL.
136. Fahd, K., L. Serrano & J. Toja, 2000. Crustacean and rotifer composition of temporary ponds in the Doñana National Park (SW Spain) during floods. *Hydrobiologia* **436**: 41-49.
137. Felisiak, D., 2003. Etude de la dynamique de la végétation d'une mare temporaire méditerranéenne du centre Var en réponse à un test de gestion expérimentale, Maitrise, Montpellier, 46 pages.
138. Fennane, M. & M. Ibn Tattou, 1998. Catalogue des plantes vasculaires rares, menacées ou endémiques du Maroc. *Bocconia* **8**: 1-243.
139. Fernando, C. H., 1958. The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects. 1. General discussion, methods and colonization in the aquatic coleoptera. *Ceylon J. Sci. Biol. Sci.* **1**: 117-154.
140. Fernando, C. H. & D. Galbraith, 1973. Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing small habitats. *Verh. Int. Verein. Limnol.* **18**: 1564-1575.
141. Ferrand De Almeida, N., P. Ferrand De Almeida, H. Goncalves, F. Sequeira, J. Teixeira & F. Ferrand De Almeida, 2001. *Guias Fapas Anfíbios e répteis de Portugal*. Fapas & Camara Municipal do Porto, Porto, 249 pages.
142. Fiers, V., 2003. *Etudes scientifiques en espaces naturels. Cadre méthodologique pour le recueil et le traitement de données naturalistes*, Cahier technique N°72. GIP ATEN, Montpellier, 96 pages.
143. Figuerola, J., 2002. The role of waterfowl in the passive transport of aquatic organisms: from local processes to long distance dispersal. Thèse de Doctorat, Université Autonome de Madrid, Madrid, 246 pages.
144. Figuerola, J., A. J. Green & L. Santamaria, 2003. Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in doñana, South-west Spain. *Global Ecol. Biogeogr.* **12**: 427-436.
145. Finlayson, M., 1996. Cadre de conception d'un programme de suivi in *Suivi des zones humides méditerranéennes : Guide méthodologique*, P. Tomas-Vives (ed.). Publication Medwet, Wetlands International, Slimbridge, RU et ICN, Lisbonne, Portugal, pp. 25-34.
146. Florin, M., C. Montes & F. Rueda, 1993. Origin, Hydrolic functioning and morphometric characteristics of small, shallow, semiarid lakes (lagunas) in La Mancha, central Spain. *Wetlands* **13**(4): 247-259.
147. Forge, P., 1976. Données sur les milieux limniques stagnants des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia* **72**: 293-300.
148. Forge, P., 1979. Données sur les peuplements d'Hydrocanthares des mares temporaires des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Sér. E. Ecologie* **12**: 93-113.
149. Fox, H. M., 1955. The effect of oxygen on the concentration of haem in invertebrates. *Proc. Roy. Soc. London, S. B.* **143**: 203-214.
150. Franciscolo, M. E., 1979. Coleoptera Haliplidae, Hygrobiidae, Gyridae, Dytiscidae in *Fauna d'Italia*. Calderini, Bologna, 804 pages.
151. Frontier, S., 1969. Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. Exp. Biol. Ecol.* **3**: 18-26.
152. Fuselier, J., 2001. Notre Dame de l'Agneuillade. Proposition de plan de gestion 2001-2006. Société de protection de la nature d'Agde, Agde, 69 pages + annexes.
153. Gabrion, 1976. La néoténie chez *Triturus helveticus* RAS. Etude morpho-fonctionnelle de la fonction thyroïdienne. Thèse de Doctorat, Montpellier 2, Montpellier, 500 pages.
154. Galan, P., 1997. Declive de poblaciones de anfibios en dos embalses de La Coruna (Noroeste de Espana) por introduccion de especies exóticas. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* **8**: 38-40.
155. Garnero, S., 2001. Les produits phytopharmaceutiques utilisés sur le riz en Camargue. *Revue bibliographique de leur comportement environnemental*. Université de Bourgogne, Dijon, 20 pages.

156. Gasc, J. P., A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J. P. Martinez-Rica, H. Maurin, M. E. Oliveira, T. S. Sofianidou, M. Weith & A. Zuidervijk, 1997. *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. SEH & MNHM, Paris, 496 pages.
157. Gasith, A. & V. H. Resh, 1999. Streams in mediterranean climate regions : abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Ann. Rev. Ecol.* **30**: 51-81.
158. Gaudillat, V. & J. Haury, 2002. *Habitats Humides*, vol 3/7. La documentation française, Paris, 457 pages.
159. Gauthier, H., 1928. Nouvelles recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. Minerva, Alger, 419 pages.
160. Gauthier, H., 1933. Nouvelles recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* **24**: 63-68.
161. Gendre, T., 2003. Plan de gestion de l'étang de Valliguières 2003-2008. Conservatoire des Espaces Naturels du Languedoc-Roussillon, Montpellier, 75 pages + annexes.
162. Gerhardt, F. & C. K. Collinge, 2003. Exotic plant invasions of vernal pools in the central valley of California, USA. *J. Biogeogr.* **30**: 1 043-1 052.
163. Gerken, B. & K. Sternberg, 1999. *Die exuvien europäischer libellen (Insecta, Odonata)*. Arnika & Eisvogel, Höxter & Jena, 354 pages.
164. Gibbs, K. E., T. M. Mingo & D. L. Courtemanch, 1984. Persistence of Carbaryl (Sevin-4-Oil®) in woodland ponds and its effects on pond macroinvertebrates following forest sraing. *CnE* **116**: 203-213.
165. Giudicelli, J., 1968. Recherches sur le peuplement, l'écologie et la biogéographie d'un réseau hydrographique de la Corse centrale. Thèse Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille, 437 pages.
166. Giudicelli, J. & A. Thiéry, 1998. La faune des mares temporaires, son originalité et son intérêt pour la biodiversité des eaux continentales méditerranéennes. *Ecol. Mediterr.* **24(2)**: 135-143.
167. Goldsmith, F., 1991. *Monitoring for conservation and ecology*. Chapman and Hall, London, 275 pages.
168. Graham, T. B., 2002. Survey of aquatic macroinvertebrates and amphibians at Wupatki National Monument, Arizona, USA: an evaluation of selected factors affecting species richness in ephemeral pools. *Hydrobiologia* **486**: 215-224.
169. Green, A. J., J. Figuerola & M. I. Sánchez, 2002. Implications of waterbird ecology for dispersal of aquatic organisms. *Acta Oecol. Oecol. Gen.* **23**: 177-189.
170. Greuter, W., H. M. Burdet & G. Long, 1984-1989. *Med-Checklist*, 3 vol. Conservatoire et Jardins botaniques de Genève, Genève.
171. Grillas, P., 1992. Les communautés de macrophytes submergées des marais temporaires oligo-halins de Camargue. Etude expérimentale des causes de la distribution des espèces. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I.
172. Grillas, P. & G. Battedou, 1998. Effects of flooding date on biomass, species composition and seed production in submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S. France) in *Wetlands for the future*, A. J. McCombs and J. A. Davis (eds.). Gleneagles Publishing, Adelaide, Australia, pp. 207-218.
173. Grillas, P., P. Chauvelon & L. Tan Ham, 1998. Restauration ou récréation de la mare de Grammont. Station Biologique de la Tour du Valat, Rapport Final, Arles, 27 pages.
174. Grillas, P., P. Garcia-Murillo, O. Geertz-Hansen, N. Marba, C. Montes, C. M. Duarte, L. Tan Ham & A. Grossmann, 1993. Submerged macrophyte seed bank in a mediterranean temporary marsh : abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia* **94**: 1-6.
175. Grillas, P. & J. Roché, 1997. La végétation des marais temporaires. Tour du Valat, Arles, 90 pages.
176. Guinochet, M., 1973. *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227 pages.
177. Guiral Pelegrin, J. J., 1981. Introduction al estudio de la alimentacion de las Anátidas y Fochas de la Laguna de Gallocanta. in *Estudio de la biocenosis de la laguna de Gallocanta y su Cuenca*, P. S. A. (eds.). Ceotma MOPU, Madrid, pp. 708-739.
178. Güner, A., N. Ozahatay, T. Ekim & K. H. Baser, 2000. *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, vol 11, supplement 2. Edinburgh University Press, Edinburgh.
179. Gutiérrez-Yurrita, P. J. & C. Montes, 1999. Bioenergetics and phenomogy of reproduction of the introduced red swanp crayfish, *Procambarus clarkii* in Doñana National Park, Spain, and implications for species management. *Freshwater Biol.* **42**: 561-574.
180. Halliday, T., 1998. A declining amphibian conundrum. *Nature* **394**: 418-419.
181. Hamoumi, R. E., 1988. Etude de l'écologie et des cycles de reproduction de quelques Amphibiens anoures du Maroc (Maamora et Moyen-Atlas) in *Faculté des Sciences*. Université Mohamed V, Rabat.
182. Haslam, S. M., 1998. Ponds and pools of Malta : Past and Present in *Ponds and pond landscapes of Europe*, J. Boothby (ed.). Liverpool John Moores University, Maastricht, the Netherlands, pp. 117-124.
183. Heckman, C. W., 1981. Long-term effects of intensive pesticide applications on the aquatic community in orchard drainage ditches near Hamburg, Germany. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **10**: 393-426.
184. Hels, T. & E. Bushwald, 2001. The effect of road kills on amphibian populations. *Biol. Conserv.* **99**: 331-340.
185. Heurteaux, P., 1969. Recherches sur les rapports des eaux souterraines avec les eaux de surfaces (étangs, marais, rizières), les sols halomorphes et la végétation de Camargue. Thèse de Doctorat d'état es Sciences Naturelles, Montpellier, 341 pages.
186. Heurteaux, P., 2002. Essai d'interprétation du fonctionnement hydrologique de l'étang de Valliguières (Gard). CEN LR, 40 pages.
187. Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. W. M. Diarmid, L. A. C. Hayek & M. S. Foster (Editors), 1994. *Measuring and Monitoring biological diversity: Standard methods for Amphibians*. Smithsonian Institution press, Washington.
188. Higgins, L. K. G. & N. D. Riley, 1988. *A field guide to the butterflies of Britain and Europe*, London.
189. Hildrew, A. G., 1985. A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *J. Anim. Ecol.* **54**: 99-110.
190. Holland, S., 1991. Distribution of dragonflies in Gloucestershire in *See Books*, S. J. Jbds (ed.). Tuddington Press, Cheltenham UK, pp. 5- 49.
191. Holomuzki, J. R., 1995. Oviposition sites and fish-deterrent mechanisms of two stream anurans. *Copeia*: 607-613.
192. Honegger, R. E., 1978. *Amphibiens et Reptiles menacés en Europe*, vol 15. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 127 pages.
193. Houlihan, J. E., C. S. Findlay, B. R. Schmidt, A. H. Meyer & S. L. Kuzmin, 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* **404**: 752-755.
194. Ildos, A. S. & N. Ancona, 1994. Analysis of amphibian habitat preferences in a farmland area (Po plain, Northern Italy). *Amphib. Reptilia* **15**: 307-316.
195. Infflover, 2003. Données récentes sur la flore du Var. *Monde Plant.* **479**: 16-21.
196. Jakob, C., 2001. Lebenszyklus einer mediterranen *Triturus marmoratus* population (Urodela)- Auswirkungen von Klima und temporärem Habitat auf Reproduktion, demographische Populationsstruktur und Migrationsverhalten. PhD. Joh.-Gutenberg Universität, Mainz, 103 pages.
197. Jakob, C., A. Morand & A. Crivelli, 1999. Amphibian communities in a mosaic of mediterranean seasonally-flooded ponds: species richness and composition (Nature Reserve of Roque-Haute, France) in *Current Studies in Herpetology*, C. Miaud and G. Guyétant (eds.). SEH, Le Bourget du Lac, 480 pages.
198. Jakob, C., G. Poizat, M. Veith, A. Seitz & A. J. Crivelli, 2003. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a mediterranean pond network with unpredictable hydrology. *Hydrobiologia* **499**: 51-61.
199. Jakob, C., A. Seitz, A. J. Crivelli & C. Miaud, 2002. Growth cycle of the marbled newt (*Triturus marmoratus*) in the mediterranean region assessed by skeletochronology. *Amphib. Reptilia* **23**: 407-418.
200. Jakob, C., M. Veith, A. Seitz & A. J. Crivelli, 1998. Données préliminaires sur la communautés d'amphibiens de la réserve naturelle de Roque-Haute dans le Sud de la France. *Ecol. Mediterr.* **24(2)**: 235-240.
201. Jansen, J. & M. Menezes De Sequeira, 1999. The vegetation of shallow waters and seasonally inundated habitats (Littorelletea and Isoëto-Nanojuncetea) in the higher parts of the Serrada Estrela, Portugal. *Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz* **17**: 449-462.
202. Jean, S., L. De Jong, X. Moreau & A. Thiéry, 2003. HSPs expression in branchiopods (Crustacea): biomarker of stress adaptation and whiteness of evolution in *7th Evolutionary Biology meeting*, 25-27 juin, Marseille.
203. Jeanmonod, D., 2000. *Pulicaria vulgaris* (L.) Gaertner in *Notes et contributions à la flore corse*, XVI, D. Jeanmonod (ed.). Candollea, p. 52.
204. Joyeux, A., 2002. Amphibiens et Reptiles du site NATURA 2000 FR 9301621: statuts, menaces, conservation. DIREN/CEEP, Rapport d'expertise NATURA 2000, 63 pages.
205. Keeley, J. E. & P. H. Zedler, 1998. Characterization and global distribution of vernal pools in *Ecology, conservation, and management of vernal pool ecosystems*. Proceedings of a 1996 conference, C.W. Witham, E.T. Bauder, D. Belk, W.R. Ferren Jr and Ornduff (eds.). California Native Plant Society, Sacramento, pp. 1-14.
206. Kehl, S. & K. Dettner, 2003. Predation by pioneer water beetles (Coleoptera, Dytiscidae) from sandpit ponds, based on crop-content analysis and laboratory experiments. *Arch. Hydrobiol.* **158(1)**: 109-126.

207. Kent, M. & P. Coker, 1992. *Vegetation description and analysis. A practical approach*. Bellhaven Press, London, 363 pages.
208. Kingford, R. T. & J. L. Porter, 1993. Waterbird of lake Eyre, Australia. *Biol. Conserv.* **65**: 141-151.
209. Klinkhamer, P. G. L., T. J. De Long, J. A. J. Metz & J. Val, 1987. Life history tactics of annual organisms : the joint effects of dispersal and delayed germination. *Theor. Popul. Biol.* **32**: 127-156.
210. Knoepffler, L. P., 1979. *Triops cancriformis* (Bosc.), Crustacé phyllo-pode prédateur de têtards et de jeunes amphibiens. *Vie Milieu* **28-29(1-série C)**: 117-121.
211. Knoepffler, L. P. & C. Razouls, 1981. Variations annuelles de la biomasse des Crustacés planctoniques dans une mare temporaire des Corbières (Mare d'Opoul). *Vie Milieu* **31(2)**: 165-170.
212. Köhler, R., 1993. Ökologische und ökotoxikologische Bewertung von Umweltchemikalien in naturnahen Freilanteichen am Beispiel von-HCH (Lindan). DrT, Techn. Hochschule, Darmstadt, Germany.
213. Kröpelin, S. & I. Soulié-Marsche, 1991. Charophyte remains from Wadi Howar as evidence for deep mid-Holocene freshwater lakes in Eastern Sahara (NW Sudan). *Quatern. Res.* **36**: 210 - 223.
214. Kürschner, H. & G. Parolly, 1999. On the occurrence of *Isoetes histrix* in the Menderes massif of western Turkey, a synecological study and the first record of an Isoëtium community for Turkey. *Bot. Jahrb. Syst.* **121**.
215. Kusler, J. A. & M. E. Kentula, 1995. *Wetland creation and restoration: the status of science*. Island Press, Washington DC, USA.
216. Kuzmin, S. L., 1994. The problem of declining amphibian populations in the commonwealth of independants states and adjacent territories. *Alytes* **12(3)**: 123-134.
217. Laguna, E., 2002. The micro-reserves as a tool for conservation of threatened plants in Europe. Council of Europe, Nature and Environment n° 121, Strasbourg, 120 pages.
218. Lake, P. S., I. A. E. Bayly & D. W. Morton, 1989. The phenology of a temporary pond in western Victoria, Australia, with special reference to invertebrate succession. *Arch. Hydrobiol.* **115(2)**: 171-202.
219. Lamotte, M. & F. Bourlière, 1971. *Problèmes d'écologie. L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques*. Masson, Paris, 294 pages.
220. Landin, J., 1980. Habitats, life history, migration and dispersal by flight of two water-beetles *Helophorus brevipalpis* and *H. strigifrons* (Hydrophilidae). *Holarctic Ecol.* **3**: 190-201.
221. Landin, J. & K. Vepsäläinen, 1977. Spring dispersal flights of pond-skaters *Gerris* spp. (Heteroptera). *Oikos* **29**: 156-160.
222. Lanfranco, E., 1989. The Flora in Red data book for the maltese Islands, P.J. Schrembri and J. Sultana (eds.). Department of Information, Ministry of Education, Beltisseb, pp. 5-70.
223. Lanfranco, S., 1995. Ecological succession in maltese freshwater rockpools. University of Malta, 195 pages.
224. Lanfranco, S., 2000. Species richness of microcrustaceans in temporary freshwater rockpools in the maltese islands in *Aquatic habitat as ecological islands*. Proceedings of the conference at University of Plymouth 5-7th September 2000.
225. Langton, T. & J. A. Burton, 1997. *Amphibiens et Reptiles. La sauvegarde des espèces et des habitats par la gestion*, vol 4. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 100 pages.
226. Langton, T. E. S., C. L. Beckett, K. Morgan & R. C. Dryden, 1994. Translocation of a crested newt *Triturus cristatus* population from a site in Crewe, Cheshire, to a nearby receptor site in *Conservation and management of great crested newts*, A. Gent and R. Bray (eds.). English Nature, pp. 92-103.
227. Laugier, G., 2001. Etude d'une mare temporaire provençale : succession et distribution spatiale des populations zooplanctoniques. Université Aix-Marseille I - Laboratoire de biologie animale (Plancton), Mémoire de Maîtrise.
228. Lavergne, S., 2003. Les espèces végétales rares ont-elles des caractéristiques écologiques et biologiques propres ? Applications à la conservation de la flore du Languedoc-Roussillon. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier, 83 pages.
229. Lavergne-Viala, M. & A. Thiéry, 1982. Les Odonates de Marrakech : inventaire et clé de détermination à base de ptéroglyphes. *Bull. Fac. Sci., Marrakech. (Sc. Vie)* **2**: 63-74.
230. Le Dantec, C., J. P. Suc, D. Suballyova, J. L. Vernet, S. Fauquette & M. Calleja, 1998. Evolution floristique des abords de la mare de Grammont (Montpellier, Sud de la France) depuis un siècle : disparition d'*Isoetes setacea* Lam. *Ecol. Mediterr.* **28(2)**: 159-170.
231. Lehniten, R. M., S. M. Galatowitsch & J. R. Tester, 1999. Consequences of habitat loss and fragmentation for wetland amphibian assemblages. *Wetlands* **19**: 1-12.
232. Leman, S., J. J. Morère, L. Martin-Bouyer & H. Salomon, 1995. Conservation of an amphibian community in the marsh of Charvas (Isère, France). *Proceedings of the 7th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, 15-19 September 1993*, G.A. Lorente, A. Montori, X. Santos and M.A. Carretero (eds.). Scientia Herpetologica, Barcelona, Spain, pp. 352-353.
233. Lévy, L. W. & R. Strauss, 1969. Sur la précipitation des carbonates de baryum et de calcium par *Chara fragilis* Desvaux. *C. R. Acad. Sc. Paris Sér. III Sci. Vie* **269**: 2453-2456.
234. Lévy-Bruhl, V. & H. Coquillard, 1998. *La gestion et la protection de l'espace en 36 fiches juridiques*. ATEN / La Documentation Française, Montpellier, 72 pages.
235. Lewin, J. M., 2000. Heurs et malheurs des milieux humides temporaires en Roussillon. *Monde Plant.* **468**: 16.
236. Linhart, Y., 1976. Evolutionary studies of plants populations in vernal pools in *Vernal pools: their ecology and conservation*, S. Jain (ed.). University of California, Davis, C.A.
237. Lips, K. R., 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conserv. Biol.* **12(1)**: 106-117.
238. Llorens, L., 1979. Notes sobre l'Isoetium a Mallorca. *Collect. Bot.* **11**: 241-249.
239. Llorente, G. A., A. Montori, X. Santos, N. Garriga, A. Richter-Boix & M. A. Carretero, 2002. Amphibians and reptiles road mortality in Catalonia: a short time new project. VII Congresso Luso-Espanhol de Herpetologia, Evora, 2-5 octubro 2002, Resumos, p. 58.
240. Lombardini, K., M. Cheylan & A. Olivier, 2002. Suivi patrimonial de la communauté d'amphibiens de la mare de Valliguières, Gard - troisième année d'étude. Conservatoire des Espaces Naturels de Languedoc Roussillon, Montpellier, 27 pages.
241. Lorenzoni, C. & G. Paradis, 1997. Description phytosociologique d'une mare temporaire à *Elatine brochonii* dans le Sud de la Corse. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest N.S.* **28**: 21-46.
242. Lorenzoni, C. & G. Paradis, 2000. Phytosociologie de mares temporaires méditerranéennes: les Tre Padule et la Padule Maggiore (Suartone, commune de Bonifacio, Corse). *Coll. Phytosociol.* **XXVII**: 571-587.
243. Lynch, M., J. Conery & R. Bürger, 1995. Mutation accumulation and the extinction of small populations. *Am. Natural.* **146(4)**: 489-518.
244. Machado, M., M. Cristo & L. Cancela Da Fonseca, 1999. Non-cladoceran branchiopod crustaceans from southwest Portugal. I. Occurrence notes. *Crustaceana* **72(2)**: 591-602.
245. Machado, M., M. Cristo, J. Reis & L. Cancela Da Fonseca, 1999. Biological data on *Triops cancriformis mauritanicus* (Ghigi, 1921) and *Cyzicus grubei* (Simon, 1886)-crustacea, branchiopoda-in SW Portugal temporary ponds. *Limnetica* **16**: 1-7.
246. Maffei, C., G. Mura & P. Zarattini, 2002. Assessing anostracan (Crustacea: Branchiopoda) cyst bank size: an attempt at a standardized method. *Hydrobiologia* **486**: 255-261.
247. 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. Mediterr.* **24(2)**: 223-234.
248. Marceno, C. & S. Trapani, 1976. L'Isoëtium duriei Bory nell' Plana dei Greci (Sicilia occidentale). *Atti Accad. Sci. Lettr. Arti Palermo*, ser. 4 **35**: 395-399.
249. Marco, A., C. Quilchano & A. R. Blaustein, 1999. Sensitivity to nitrate and nitrite in pond-breeding amphibians from the pacific northwest, USA. *Environ. Toxicol. Chem.* **18(12)**: 2836-2839.
250. Marque, C. & G. Metge, 1991. Influence des facteurs physiques et chimiques des eaux superficielles sur la production primaire des mares temporaires (dayas) de la Meseta occidentale marocaine ; essai de typologie. *Ecol. Medit.* **17**: 89-102.
251. Marquez, R., J. L. Olmo & J. Bosch, 1995. Recurrent mass mortality of larval midwife toads *Alytes obstetricans* in a lake in the pyrenean mountains. *Herpetol. J.* **5**: 287-289.
252. Martinez-Solano, I., J. Bosch & M. Garcia-Paris, 2003. Demographic trends and community stability in a montane amphibian assemblage. *Conserv. Biol.* **17**: 238-244.
253. Masselot, G. & A. Nel, 2003. Les Odonates sont-ils des taxons bioindicateurs? *Martinia* **19(1)**: 5-39.
254. Massemin, D. & M. Cheylan, 2001. Eléments bibliographiques sur le statut passé et actuel du sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* (L.) (Anura ; Discoglossidae) en région méditerranéenne française. *Bull. Soc. Herp. Fr* **97**: 41-47.
255. Mastrantuona, L., 1991. Zoobenthos associated with submerged macrophytes in littoral areas of Lake Vico (Italy): some relations between fauna structure and water quality. *Limnetica* **7**: 153-162.

256. Maurin, H., 1994. *Inventaire de la faune menacée en France*. Nathan, Paris, 175 pages.
257. May, R., 1996. The translocation of great crested newts, a protected species. Unpublished MSc Thesis, University of Wales, Aberystwyth.
258. Mazzoti, S. & G. Stagni, 1993. *Gli anfibi e i rettili dell'Emilia-Romagna*. Museo Civico di Storia Naturale di Ferrara, Ferrara, Italie.
259. Médail, F., H. Michaud, J. Molina & R. Loisel, 1996. Biodiversité et conservation des phytocénoses des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne in *Actes des 7^e Rencontres de l'A.R.P.E. Provence-Alpes-Côte d'Azur. Colloque scientifique international Bio/Mes, Digne*, pp. 47-57.
260. Médail, F., H. Michaud, J. Molina, G. Paradis & R. Loisel, 1998. Conservation de la flore et de la végétation des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France Méditerranéenne. *Ecol. Méditerr.* **24**(2): 119-134.
261. Médail, F. & R. Verlaque, 1997. Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica : Implication for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* **80**: 269-280.
262. Meikle, R. D., 1977-1985. *Flora of Cyprus*, 2 vol. Royal Botanic Garden, Kew, 1969 pages.
263. Metge, G., 1986. Etude des écosystèmes hydromorphes (dayas et merjas) de la meseta occidentale marocaine. thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille III, Marseille, 280 pages.
264. Miaud, C., 1990. La dynamique des populations subdivisées: étude comparative chez trois Amphibiens Urodèles (*Triturus alpestris*, *T. helveticus*, et *T. cristatus*). Thèse de doctorat, Claude Bernard-Lyon I, Lyon, 205 pages.
265. Miaud, C. & J. Muratet, 2004. Identifier les œufs et les larves des Amphibiens de France. Inra Editions.
266. Miller, D. & A. G. McLennan, 1987. Synthesis of heat shock proteins and thermotolerance in *Artemia* cysts and larvae in *Artemia Research and its Applications*, W. Declair, L. Moens, H. Siegers, E. Jaspers and P. Sorgeloos (eds.). Universa Press, Wetteren, Belgium, pp. 433-449.
267. Mitsch, W. J., 1998. Self design and wetland creation : early results of a freshwater marsh experiment in *Wetlands for the future*, A.J. McCombs and J.A. Davis (eds.). Gleneagles Publishing, Adelaide, Australia, pp. 635-656.
268. Moens, L., M. L. Van Hauwaert, D. Geelen, G. Verpooten & J. Van Beeumen, 1987. The structure of *Artemia* sp. haemoglobins I. The amino acid sequence of a structural unit in *Artemia Research and its Applications*, W. Declair, L. Moens, H. Siegers, E. Jaspers and P. Sorgeloos (eds.). Universa Press, Wetteren, Belgium, pp. 93-98.
269. Molinier, R., 1934. Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille* **27**: 1-274 + 4 pl. h.-t.
270. Monteillet, J., 1988. Environnements sédimentaires et paléocologie du Delta du Sénégal au Quaternaire. Thèse de doctorat-ès-Sci., Laboratoire de Recherche de Sédimentologie marine, Université Perpignan, 267 pages.
271. Moore, W. G. & A. Burne, 1968. Lethal oxygen thresholds for certain temporary pond invertebrates and their applicability to field situations. *Ecology* **49**: 349-351.
272. Morand, A., 2001. *Amphibiens et Reptiles, écologie et gestion*, vol 11, Tour du Valat -Le Sambuc -Arles, 112 pages.
273. Morin, P. J., 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monogr.* **53**(2): 119-138.
274. Mossa, L., 1986. Aspetti vegetazionali della Giara di Gesturi. *Ann. Bot. (Roma), Studi sul Territorio* **45** (suppl. 5): 1-28.
275. Moubayed, Z., 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, de la végétation et les influences humaines. Thèse 3^e Cycle, Université d'Aix-Marseille 3, 222 pages.
276. Mouterde, P., 1966-1984. *Nouvelle flore du Liban et de la Syrie*, 4 vol. Dar el-Machreq, Beyrouth.
277. Mura, G. & G. Barsotti, 1985. Reperti inediti di Anostraci (Crustacea, Branchiopoda) dall'arcipelago Toscano (Isola di Capraia). *Quad. Mus. Stor. Nat. Livorno* **6**: 47-51.
278. Mura, G. & A. Thiéry, 1986. Taxonomical significance of scanning electron microscopic morphology of the Euphyllopod's resting eggs from Morocco. Part I. Anostraca. *Vie Milieu* **36**(2): 125-131.
279. Myers, A. A. & S. De Grave, 2000. Endemism: Origins and implications. *Vie Milieu* **50**(4): 195-203.
280. Natali, A. & D. Jeanmonod, 1996. Flore analytique des plantes introduites en Corse in *Compléments au Prodrome de la flore de Corse*, D. Jeanmonod and H.M. Burdet (eds.). Conservatoire et Jardin Botanique, Genève, 211 pages.
281. Nöllert, G. & A. Nöllert, 1996. *Die Amphibien Europas*. Franckh-Kosmos Verlag, 382 pages
282. Nourisson, M. & P. Aguesse, 1961. Cycle annuel des phyllopoques d'une mare temporaire de Camargue. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **86**: 754-762.
283. Oertli, B., D. Auderset-Joye, E. Castella, R. Juje, D. Cambin & B. Lachavanne, 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biol. Conserv.* **104**: 59-70.
284. Oliver, G., L. Serve, C. Leboulanger & J. L. Blazi, 1997. Vie et mort des mares temporaires du Roussillon (Pyrénées Orientales, France). La mare d'Opoul, outil pédagogique in *Radioscopie des mares*, A. Teissier-Ensminger and B. Sajaloli (eds.). L'harmattan, Paris, pp. 135-151.
285. Olivier, L., J. P. Galland, H. Maurin & J. F. Roux, 1995. *Livre rouge de la flore menacée de France. Tome 1. Espèces prioritaires*. Museum National d'Histoire Naturelle, Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Ministère de l'Environnement, Paris, 486 pages + annexes.
286. Olivieri, I. & R. Vitalis, 2001. La biologie des Extinctions. *Med. Sci.* **17**: 63-69.
287. Ortiz, M., M. Lizana, G. Alarcos, G. Martin-Sanchez & A. Aragon, 2002. Conservation status of the amphibian populations in high mountain lakes of the spanish central system in *VII Congreso Luso-Espanhol de Herpetologia, Evora, 2-5 octubre 2002, Resumos*, p. 142.
288. Ortiz, M., N. Saiz, A. Marco & M. Lizana, 2002. Effects of chemical fertilizers on embryos and larvae of six iberian amphibians in *VII Congreso Luso-Espanhol de Herpetologia, Evora, 2-5 octubre 2002, Resumos*, p. 58.
289. Paradis, G. & C. Lorenzoni, 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. (2^e contribution). *Monde Plant.* **449**: 19-26.
290. Paradis, G. & C. Lorenzoni, 1994. Localisation en Corse des principales espèces citées dans l'étude phytosociologique des communautés thérophytiques hygro-nitrophyles estivo-automnales de l'île. *Monde Plant.* **450**: 5-8.
291. Paradis, G., M. L. Pozzo Di Borgo & C. Lorenzoni, 2002. Contribution à l'étude de la végétation des mares temporaires de la Corse 4. Depression de Padulu (Bonifacio, Corse). *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest N.S.* **33**: 133-184.
292. Pavignano, A., 1990. Niche overlap in tadpole populations *Pelobates fuscus insubricus* and *Hyla aborea* at a pond in north western Italy. *Bull. Zool.* **57**: 83-87.
293. Penman, H. L., 1948. Natural evaporation from open, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. London, S. B.* **A193**: 120-146.
294. Perennou, C., J. L. Lucchesi, P. Gerbeaux & J. Roche, 1996. *Module de Formation "Plan de Gestion d'une zone humide méditerranéenne"*. MedWet / Tour du Valat.
295. Peters, R. M. & R. De Bernardi, 1987. *Daphnia. Memorie dell'Istituto italiano di idrobiologia dott. Marco de Marchi*, 45. Consiglio Nazionale delle Ricerche, Verbania Pallanza, 502 pages.
296. Petrov, B. & I. Petrov, 1997. The status of Anostraca, Notostraca and Conchostraca (Crustacea: Branchiopoda) in Yugoslavia. *Hydrobiologia* **359**: 29-35.
297. Phitos, D., A. Strid, S. Snogerup & W. Greuter, 1995. *The Red Data Book of rare and threatend plants of Greece*. WWF, Athens, 526 pages.
298. Pietx, J., 2002. Custodia del territorio: Una nueva vía de acuerdo entre la sociedad y la propiedad privada para una conservación del territorio orientada al derecho civil. Comunicación al Simposi La Dimensió Ambiental del Territori davant els Drets Patrimonials. Universitat Pompeu Fabra, Barcelona.
299. Pignatti, S., 1982. *Flora d'Italia*, 3 vol. Edagricole, Bologna.
300. Pinto, M. J., 1997. Habitats naturais e de espécies da flora de Portugal-Sudoeste serrano e litoral. I Conceitos e critérios aplicados na caracterização e cartographia do sudoeste serrano e litoral: 1-25, figs. 1-2, app. 1-3 ; II Propostas de conservação biológica para o sudoeste serrano e litoral:1-28. Museu, Laboratório e jardim botânico da universidade de Lisboa, Lisbon.
301. Pirisinu, Q., 1981. Palpicorni. (Coleoptera: Hydrænidae, Helophoridae, Spercheidae, Hydrichidae, Hydrophilidae, Sphaeridiidae) in *Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane*, Consiglio Nazionale Delle Ricerche, AQ/1/128, 97 pages.
302. Pleguezuelos, J. M., R. Marquez & M. Lizana, 2002. *Atlas y libro rojo de los Anfibios y los Reptiles de Espana*. Direccion general de Conservacion de la Naturaleza - Asociacion Herpetologica Espanola, Madrid, 587 pages.
303. Poirion, L. & M. Barbero, 1965. Groupements à *Isoetes velata* A. Braun (*Isoetes variabilis* Le Grand). *Bull. Soc. Bot. Fr.* **112**: 436-442.

304. Pont, D., A. Crivelli & F. Guillot, 1991. The impact of three-spined sticklebacks on the zooplankton of a previously fish-free pool. *Freshwater Biol.* **26**: 149-163.
305. Pont, D., E. Franquet & J. N. Tourenq, 1999. Impact of different *Bacillus thuringiensis* variety israelensis treatments on a Chironomid (Diptera Chironomidae) community in a temporary marsh. *J. Econ. Entomol.* **92**(2): 266-272.
306. Pottier-Alapetite, G., 1952. Note préliminaire sur l'isoetion tunisien. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **99**: 4-6.
307. Pottier-Alapetite, G., 1979-1981. *Flore de la Tunisie*, 3 vol. Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique et Ministère de l'Agriculture, Tunis.
308. Proctor, V. W., 1961. Dispersal of *Riella* spores by waterfowl. *Bryologist* **64**: 58-61.
309. Proctor, V. W., 1962. Viability of *Chara* oospores taken from migratory waterbirds. *Ecology* **43**: 656-658.
310. Prudhomme, J., 1988. Pélerinages amers après 40 ans d'herborisation (suite). *Monde Plant.* **429-430**: 32-36.
311. Puech, C., J. Lavabre & C. Martin, 1991. Les feux de forêts de l'été 1990 dans le massif des Maures. *Sécheresse* **2**: 175-181.
312. Quézel, P., 1985. Definition of the Mediterranean region and origin of its flora in *Plant conservation in the Mediterranean area*, Gomez-Campo C. (ed.), Dr W. Junk, Dordrecht, pp. 9-24.
313. Quézel, P., 1998. La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation. *Ecol. Mediterr.* **24**(2): 111-117.
314. Quézel, P. & F. Médail, 1995. La région circum-méditerranéenne, centre mondial majeur de biodiversité végétale in *Actes des 6^e rencontres de l'Agence régionale pour l'environnement*, Gap, France, pp. 152-160.
315. Quézel, P. & F. Médail, 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du Bassin Méditerranéen*. Elsevier, Paris, 573 pages.
316. Quézel, P. & S. Santa, 1962-1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*, 2 vol. CNRS, Paris, 1 170 pages.
317. Rabinowitz, D., S. Cairns & T. Dillon, 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles in *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*, Me Soulé (ed.). Sinauer Associates, Sunderland, pp. 182-204.
318. Ramdani, M., 1986. Ecologie des crustacés (Copépodes, Cladocères et Ostracodes) des dayas marocaines. Thèse de Doctorat, Université Marseille I, Marseille, 217 pages + annexes.
319. Rebelo, R., M. J. Cruz, P. Segurado, M. Sousa & E. G. Crespo, 2002. Collapse of the Amphibian community of "Paul de Boquilobo" natural reserve, after the introduction of the american red crayfish, *Procambarus clarkii* in VII Congresso Luso-Espanhol de Herpetologia, Resumos, 2-5 outubro 2002, Evora, p. 78.
320. Reh, W. & A. Seitz, 1990. The influence of land use on the genetic structure of populations of the common frog *Rana temporaria*. *Biol. Conserv.* **54**: 239-249.
321. Remenieras, G., 1960. *L'hydrologie de l'ingénieur*. Eyrolles, 413 pages.
322. Rhazi, L., 1990. Sur le traitement de l'information phyto-écologique de quelques dayas temporaires de la province de benslimane "ouest marocain". Thèse de 3^e cycle, Université Mohammed V, Rabat.
323. Rhazi, L., 2001. Etude de la végétation des mares temporaires et l'impact des activités humaines sur la richesse et la conservation des espèces rares au Maroc. Thèse de Doctorat, Université Hassan II - Faculté des Sciences Ain Chock - Casablanca, Casablanca, 190 pages.
324. Rhazi, L., P. Grillas, A. Charpentier & D. El Khyari, en cours. The germination and growth characteristics of *Elatine bronchonii* clav. (Elatinaceae), a rare amphibious annual in vernal pools.
325. Rhazi, L., P. Grillas, A. Mounirou Touré & L. Tan Ham, 2001. Impact of land use in catchment and human activities on water, sediment and vegetation of Mediterranean temporary pools. *C. R. Acad. Sc. Paris Sér. III Sci. Vie* **324**: 165-177.
326. Rhazi, L., P. Grillas, L. Tan Ham & D. El Khyari, 2001. The seed bank and the between years dynamics of the vegetation of a mediterranean temporary pool (NW Morocco). *Ecol. Mediterr.* **27**(1): 69-88.
327. Rhazi, L., M. Rhazi, P. Grillas & D. El Khyari, 2004. Richness and structure of plant communities in temporary pools from western Morocco : influence of human activities. *Hydrobiologia (sous presse)*.
328. Rhazi, M., P. Grillas, A. Charpentier & F. Médail, 2004. Experimental management of mediterranean temporary pools for conservation of the rare quillwort, *Isoetes setacea*. *Biol. Conserv. (sous presse)*.
329. Rich, T. C. G. & F. L. Nicholls-Vuille, 2001. Taxonomy and distribution of European *Damasonium* (Alismataceae). *Edinb. J. Bot.* **58**: 45-55.
330. Rivas-Goday, S., 1970. Revision de las comunidades hispanicas de la clase "Isoeto-Nanojuncetea" Br.-Bl. & Tux. 1943. *Anal. Inst. Bot. A.J. Cavanilles.* **27**: 225-276.
331. RNF, 1998. *Plan de gestion des Réserves Naturelles*. ATEN, Montpellier, 100 pages.
332. Román, A., 2002. *Alytes muletensis* in *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*, J. M. Pleguezuelos, R. Márquez and M. Lizana (eds.). Dirección General de Conservación de la Naturelez-Asociación Herpetológica Española. 2^e impression, Madrid, pp. 79-81.
333. Salvador, A. & L. M. Carrascal, 1990. Reproductive phenology and temporal patterns of mate access in Mediterranean anurans. *J. Herpetol.* **24**(4): 438-441.
334. Salvador, A. & M. Garcia Paris, 2001. *Anfibios españoles*, Talavera de la Rena, 269 pages.
335. Salvidio, S., L. Lamagni, G. Doria, R. Jesu & S. Ortale, 2000. Ecologia e distribuzione in Italia di *Pelodytes punctatus* (Amphibia, Anura) e *Timon lepidus* (Reptilia, Sauria). Università di Genova, 74 pages.
336. Samraoui, B., 2002. Branchiopoda (Ctenopoda and Anomopoda) and Copepoda from eastern Numibia, Algeria. *Hydrobiologia* **470**: 173-179.
337. Samraoui, B., S. Bouzid, R. Boulahbal & P. S. Corbet, 1998. Postponed reproductive maturation in upland refuges maintains life-cycle continuity during the hot, dry season in Algerian dragonflies (Odonata : Anisoptera). *Int. J. Odonat.* **1**: 119-135.
338. Samraoui, B. & P. S. Corbet, 2000. The Odonata of Numibia. Part II: seasonal ecology. *Int. J. Odonat.* **3**: 27-39.
339. Samraoui, B., G. De Belair & S. Benyacoub, 1992. A mutch threatened lake : Lac des Oiseaux in Northeastern Algeria. *Environ. Conserv.* **19**(3): 264-267 + 276.
340. Samraoui, B. & H. J. Dumont, 2002. The large branchiopods (Anostraca, Notostraca and Spinicaudata) of Numibia (Algeria). *Hydrobiologia* **486**: 119-123.
341. Schaller, F., 1965. Action de la photopériode croissante sur des larves en diapause d'*Aeschna cyanea* Müll. (Insecte Odonate) maintenues à basse température. *C. R. séances Soc. Biol.* **159**(4): 846-849.
342. Scheffer, M., M. Van Den Berg, A. Breukelaar, C. Breukers, H. Coops, R. Doef & M. L. Meijer, 1994. Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes. *Aquat. Bot.* **49**: 193-196.
343. Scher, O. & A. Thiéry, 2002. Biocénoses et qualité des eaux des mares de bordure d'autoroutes du Sud de la France in *5^e Congrès International de Limnologie-Océanographie*, 9-12 septembre, Paris.
344. Scher, O. & A. Thiéry, 2003. Amphibiens et milieux anthropisés: cas des bassins autoroutiers de rétention des autoroutes du Sud de la France. *Congrès de la Société Herpétologique de France*, 2-5 juillet, Banyuls.
345. Scher, O. & A. Thiéry, 2003. Biodiversité aquatique des bassins autoroutiers en région méditerranéenne. *Congrès de l'Association Française de Limnologie*, décembre, Metz.
346. Scherrer, B., 1984. *Biostatistique*. Morin, G., Chicoutimi, Québec, Canada, 850 pages.
347. Schindler, M., C. Fesl & A. Chovanec, 2003. Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia* **497**: 169-180.
348. Schmidt, D. K., K. Van De Weyer, W. Krause, L. Kies, U. Garniel, U. Geissler, A. Gutowski, R. Samietz, W. Schütz, H.-C. Vahle, M. Vöge, P. Wolff & A. Melzer, 1996. Rote Liste der Armeleucheralgen (Charophyceae) Deutschlands in *Rote Liste der gefährdeten Pflanzen Deutschlands*, G. Ludwig and M. Schnittler (eds.). Schriftenreihe für Vegetationskunde, Bonn-Bad-Godesberg, pp. 709-739.
349. Schnapauß, I., K. Ullmann & F. Suhling, 2000. Die libellullen lebensgemeinschaft griechischer reifelder: auswirkungen von habitatdauer, anbaumethode und vegetationsdichte. *Libellula supp.* **3**: 63-80.
350. Schoorl, J. & A. Zuiderwijk, 1981. Ecological isolation in *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus* (Amphibia : Salamandridae). *Amphib. Reptilia* **3**(4): 235-252.
351. Schubert, H. & I. Blindow, 2003. *Charophytes of the Baltic Sea*. Gantner Verlag, Ruggel, Finlande, 325 pages.
352. Scocciati, C., 1998. Azioni di conservazione degli Anfibi in Toscana. In : Ferri V. (red.), Il Progetto Rospì Lombardia, iniziative di censimento, studio e salvaguardia degli Anfibi in Lombardia : consuntivo dei primi sei anni (1990-1996). Comunità Montana Alto Sebino e Regione Lombardia. La Cittadina, azienda grafica, Gianico (Brescia), Italia: 173-184.
353. Scocciati, C., 1998. Loss of ponds in three different areas of Tuscany : past and present causes, conservation plans and restoration projects in *Ponds and pond landscapes of Europe*, J. Boothby (ed.). Liverpool John Moores University, Maastricht, the Netherlands, pp. 203-211.
354. Scocciati, C., 1998. Progetti di ripristino, miglioramento ambientale e costruzione di zone umide per la conservazione di Anfibi e Rettili. Atti del Convegno interregionale, Conservazione e ripristino delle

- zone umide delle Marche : quali prospettive ? Fano 24 ottobre 1997. Documenti e Ricerche del Laboratorio di Ecologia all'aperto "Stagni Urbani" di Fano **1**: 35-44.
355. Scoccianti, C., 2001. *Amphibia: aspetti di ecologia della conservazione*. Guido Persichino Grafica, Firenze, 428 pages.
356. SDAGE, 2000. Politique d'inventaires : Objectifs et Méthodologie. Notes techniques du SDAGE N° 5. Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, DIREN Rhône -Alpes, Lyon, 32 pages.
357. Serrano, L. & L. Serrano, 1996. Influence of groundwater exploitation for urban water supply on temporary ponds from the Doñana National Park (SW Spain). *J. Environ. Manage.* **46**: 229-238.
358. Shmida, A., O. Fragman, R. Nathan, Z. Shamir & Y. Sapir, 2002. The red plants of Israel: a proposal of updated and revised list of plant species protected by the law. *Ecol. Mediterr.* **28**: 55-64.
359. Soulié-Marsche, I., 1982. Découverte du genre *Nitellopsis* (Charophytes) en Afrique. *Cah. Micropaléontol.* **2**: 111-122.
360. Soulié-Marsche, I., 2002. Les Charophytes comme biomarqueurs pour la reconstitution des paléoenvironnements lacustres in *Géologie de la Préhistoire: Méthodes, Techniques, Applications*, J.C. Miskovsky (ed.). GEOPRE, Paris, pp. 751-768.
361. Soulié-Marsche, I., 2003. Les Characées de trois lacs du Centre Var, Bonne Cougne, Redon et Gavoti. CEEP, Rapport d'expertise, non publié, 61 pages.
362. Steelman, C. D., J. E. Farlow, T. P. Breaud & P. E. Schilling, 1975. Effects of growth regulators on *Psorophora columbiae* (Dyar and Knab) and non-target aquatic insect species in rice fields. *Mosq. News* **35**: 67-76.
363. Steiner, C. F. & A. H. Roy, 2003. Seasonal succession in fishless ponds: effects of enrichment and invertebrate predators on zooplankton community structure. *Hydrobiologia* **490**: 125-134.
364. Stewart, F. & J. M. Church, 1992. *Red Data book of Britain and Ireland: Stoneworts*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, U.K., 144 pages.
365. Stöcklin, J. & M. Fisher, 1999. Plants with long lived seeds have lower extinction rates in grassland remnants. *Oecologia* **120**: 539-543.
366. Suhling, F., S. Befeld, M. Häusler, K. Katzur, S. Lepkojus & F. Mesléard, 2000. Effects of insecticide applications on macroinvertebrate density and biomass in rice fields in the Rhône delta, France. *Hydrobiologia* **431**: 69-79.
367. Sutherland, W. J., 1996. *Ecological Census Techniques. A handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, 336 pages.
368. Tachet, H., P. Richoux, M. Bournaud & P. Usseglio-Polatera, 2002. *Invertébrés d'eau douce. Systématique, biologie, écologie*. CNRS édition, Paris, 587 pages.
369. Takamura, K., S. Hatakeyama & H. Shiraishi, 1991. Odonate larvae as an indicator of pesticide contamination. *Appl. Entomol. Zool.* **26**: 321-326.
370. Takamura, K. & M. Yasuno, 1986. Effects of pesticide application on chironomide larvae and ostracods in rice fields. *Appl. Ent. Zool.* **21**: 370-376.
371. Taylor, B. & K. Kovats, 1995. Review of artificial substrates for benthos sample collection. Prepared for: Canada Centre for Mineral and Energy Technology, under the auspices of the Aquatic Effects Effects Technology Evaluation (AETE).
372. Terzian, E., 1979. Ecologie des mares temporaires de l'isoetion sur la Crau et l'Esterel (France). Thèse 3^e Cycle, Université d'Aix-Marseille 3, 228 pages.
373. Tessier-Ensminger, A. & B. Sajaloli, 1997. *Radioscopie des mares*. L'Harmattan, Paris, 288 pages.
374. Thibault, J. C., M. Delaugerre & J. F. Noblet, 1984. *Livre rouge des vertébrés menacés de la Corse*, 117 vol. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio.
375. Thiéry, A., 1978. Etude des communautés d'invertébrés aquatiques dans différents biotopes des marais du Plan du Bourg (Bouches-du-Rhône, France). Thèse 3^e Cycle, Université d'Aix-Marseille 3, 171 pages.
376. Thiéry, A., 1979. Influence de l'assèchement estival sur le peuplement d'insectes aquatiques d'un marais saumâtre temporaire en Crau (Bouches-du-Rhône). *Annls. Limnol.* **15**(2): 181-191.
377. Thiéry, A., 1981. Contribution à la connaissance des Héteroptères du Maroc: les Héteroptères aquatiques du Haut-Atlas occidental. *Bull. Inst. Sci. Rabat* **5**: 13-34.
378. Thiéry, A., 1985. Ponte et ultrastructure de l'œuf chez *Triops granarius* Lucas (Crustacea, Notostraca): adaptations à l'assèchement de l'habitat. *Verh. Int. Verein. Limnol.* **22**: 3024-3028.
379. Thiéry, A., 1986. Les Crustacés Branchiopodes (Anostraca, Notostraca et Conchostraca) du Maroc Occidental I. Inventaire et répartition. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **122**: 145-155.
380. Thiéry, A., 1987. Les crustacés branchiopodes Anostraca, Notostraca et Conchostraca des milieux limniques temporaires (Dayas) au Maroc. Taxonomie, biogéographie, écologie. Thèse de Doctorat ès Science, Université d'Aix Marseille 3, Marseille, 405 pages.
381. Thiéry, A., 1988. Complément à la répartition des Crustacés Branchiopodes Anostraca, Notostraca et Conchostraca du Maroc: le Maroc Oriental. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **124**: 225-233.
382. Thiéry, A., 1991. Multispecies coexistence of branchiopods (Anostraca, Notostraca & Laevicaudata) in temporary ponds of Chaouia plain (western Morocco): sympatry or syntopy between usually allopatric species. *Hydrobiologia* **212**: 117-136.
383. Thiéry, A., 1996. Classe Branchiopoda Calman 1909: Ordres des Anostraca Sars 1867, Notostraca Sars 1867, Spinicaudata Linder 1945, Laevicaudata Linder 1945 in *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé and J. Forest (eds.). Masson, Paris, pp. 287-351.
384. Thiéry, A., 1996. Large Branchiopods (Crustacea: Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata) in temporary inland waters of the Arabian peninsula in *Fauna of Saudi Arabia*, W. Buttiker and F. Krupp (eds.). Switzerland and National Commission for Wild Life Conservation and Development, Riyadh, pp. 37-98.
385. Thiéry, A., 1997. Horizontal distribution and abundance of cysts of several large branchiopods in temporary pool and ditch sediments. *Hydrobiologia* **359**: 177-189.
386. Thiéry, A., R. Barthélemy, A. Baud & C. Cuoc, 2002. Inventaire et expertise portant sur les invertébrés aquatiques, l'analyse de l'eau et les enjeux patrimoniaux des lacs de Bonne Cougne, Redon et Gavoti (Var). DIREN/CEEP, Rapport NATURA 2000, 58 pages.
387. Thiéry, A., J. Brtek & C. Gasc, 1995. Cyst morphology of European branchiopods (Crustacea: Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Ani.* **17** (1-2): 107-140.
388. Tomas-Vives, P., 1996. *Suivi des Zones Humides Méditerranéennes : Guide Méthodologique*. Publication Medwet, Wetlands International, Slimbridge, RU et ICN, Lisbonne, Portugal, 150 pages.
389. Torrel, M., M. Bosh, J. Martin & J. Vallés, 1999. Cytogenetic and isozymic characterization of the narrow endemic species *Artemisia molinieri* (Asteraceae, Anthemideae) : implications for its systematics and conservation. *Can. J. Bot.* **77**: 51-60.
390. Tourenq, J. N., 1975. Recherches sur les Chironomides (Diptera) de Camargue. Thèse de Doctorat ès Science, Université de Toulouse, 424 pages.
391. Trillaud, N., 2003. Inventaire préliminaire des mares temporaires méditerranéennes du sud de la France. Station Biologique de la Tour du Valat, Arles, 18 pages.
392. Tutin, T. G., V. H. Heywood, N. A. Burgess, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters & D. A. Webb, 1964-1993. *Flora Europaea*, 5 vol. Cambridge University Press, Cambridge.
393. Tyler, M. J., 1991. Declining amphibian populations a global phenomenon? An Australian perspective. *Alytes* **9**(2): 43-50.
394. UICN, 1998. *Lignes directrices relatives aux réintroductions*. UICN, Gland, 12 pages.
395. UICN, 2001. *Catégories et critères de l'UICN pour la Liste Rouge: version 3.1. Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN*. UICN, Gland & Cambridge, ii + 32 pages.
396. UICN, 2003. 2003 IUCN Red List of threatened species <www.red-list.org> Downloaded on 29 January 2004.
397. Valentin-Smith, G., 1998. *Guide méthodologique des documents d'objectifs Natura 2000*. ATEN, Montpellier, 144 pages.
398. Van Den Berg, M. S. & H. Coops, 1999. Stoneworts. The Directorate-General for Public Works and Water Management, RIZA Report 98.055, Leylstad, NL, 40 pages.
399. Van Den Berg, M. S., H. Coops, R. Noordhuis, J. Van Schie & J. Simons, 1997. Macroinvertebrates communities in relation to submerged vegetation in two *Chara* dominated lakes. *Hydrobiologia* **342/343**: 143-150.
400. Van Den Berg, M. S., H. Coops, J. Simons & A. De Kreizer, 1998. Competition between *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus* as a function of temperature and light. *Aquat. Bot.* **60**: 241-250.
401. Van Den Berg, M. S., H. Coops, J. Simons & J. Pilon, 2002. A comparative study of the use of inorganic carbon resources by *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus*. *Aquat. Bot.* **72**: 219-233.
402. Van Der Valk, A. G., 1998. Succession theory and restoration of wetland vegetation in *Wetlands for the future*, A.J. McCombs and J.A. Davis (eds.). Gleneagles Publishing, Adelaide, Australia, pp. 657-667.
403. Van Der Valk, A. G., R. L. Peterson & C. B. Davis, 1992. Restoration and creation of freshwater wetlands using seed banks. *Wetlands Ecol. Manage.* **1**(4): 191-197.

404. Vaquer, A., 1984. Biomasse et production des characées dans les rizières de Camargue (France) et leur importance écologique. *Acta Oecol. Oecol. Plant.* **5(4)**: 299-313.
405. Veith, M., C. Mayer, B. Samraoui, D. D. Barroso & S. Bogaerts, 2004. From Europe to Africa and back: evidence for multiple intercontinental dispersal in ribbed salamanders (genus *Pleurodeles*). *J. Biogeogr.* **31**: 159-171.
406. Vitalis, R., M. Riba, B. Colas, P. Grillas & I. Olivieri, 2002. Multilocus genetic structure at contrasted spatial scales of the endangered water fern *Marsilea strigosa* Willd (Marsileaceae Pteridophyta). *Am. J. Bot.* **89(7)**: 1 142-1 155.
407. Volder, A., A. Bonis & P. Grillas, 1997. Effects of drought and flooding on the reproduction of an amphibious plant *Ranunculus peltatus*. *Aquat. Bot.* **58**: 113-120.
408. Walter, K. S. & H. J. Gillett, 1998. *1997 IUCN Red List of threatened plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Centre*. IUCN-The World Conservation Union, Gland & Cambridge, lxiv + 862 pages.
409. Watt, P. J. & P. Jarvis, 1997. Survival analysis in palmate newts exposed to ammonium nitrate agricultural fertilizer. *Ecotoxicology* **6**: 355-362.
410. Williams, D. D., 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* **7**: 105-117.
411. Williams, P., J. Biggs, M. Whitfield, A. Thorne, S. Bryant, G. Fox & P. Nicolet, 1999. *The pond book : a guide to the management and creation of ponds*. The ponds conservation trust, Oxford, 105 pages.
412. Wissel, C., T. Stephan & S. H. Zschke, 1994. Modelling extinction and survival of small populations in *Minimum animal populations*, H. Remmert (ed.). Springer-Verlag, Heidelberg, 164 pages.
413. Wood, E. J., 1980. The oxygen transport and storage proteins of invertebrates in *In Essays in Biochemistry*, P. N. Campbell and R. D. Marshall (eds.). Academic Press, N. Y., pp. 1-47.
414. Yaron, Z., 1964. Notes on the ecology and Entomostraca fauna of temporary rainpools of in Israel. *Hydrobiologia* **24**: 489-513.
415. Young, T. P., 1965. Flight muscle polymorphism in british Corixidae : ecological observations. *J. Anim. Ecol.* **54**: 353-389.
416. Yousef, A. M., H. Schubert & H. Von Nordheim, 2001. *Charophytes in the Baltic Sea - Threats and Conservation*. Bundesamt für Naturschutz, Schriftenreihe Landschaftspflege und Naturschutz, Bonn- Bad Godesberg, 140 pages.
417. Zedler, P. H., 1990. Life histories of vernal pool vascular plants in *Vernal pools plants: their habitat and biology*, D.H. Ikeda and R.A. Schlising (eds.). California State University, Chico, C.A., pp. 123-146.
418. Zedler, P. H. & C. Black, 1992. Seed dispersal by a generalised herbivore : rabbits as diaspersion vectors in semi-arid California vernal pools landscape. *Am. Mid. Nat.* **128**: 1-10.
419. Zelder, J. B., 2000. Progress in wetland restoration ecology. *Trends Ecol. Evol.* **15(10)**: 402-407.
420. Zgomba, M., D. Petrovic & Z. Srdic, 1986. Mosquito larvicide impact on mayflies (Ephemeroptera) and dragonflies (Odonoptera) in aquatic biotopes. *Proceedings of the 3rd European Congres of Entomology*, Amsterdam, pp. 3-352 (abstract).

Station biologique de la Tour du Valat
Le Sambuc – 13200 Arles – France
Tél. + 33 (0) 490 972 013
Fax + 33 (0) 490 972 019
Email : secretariat@tourduvalat.org
Site web : <http://www.tourduvalat.org>

Achévé d'imprimer en avril 2004
sur papier sans chlore
sur les presses de l'imprimerie De Rudder à Avignon
Tél. 04 90 89 94 00

Dépôt légal : mai 2004

Imprimé en France