

INFLUENCE DU PÂTURAGE SUR LA STRUCTURE, LA COMPOSITION
ET LA DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION DE MARES TEMPORAIRES
MÉDITERRANÉENNES (TUNISIE SEPTENTRIONALE)

Hafawa FERCHICHI-BEN JAMAA^{1,2,3}, Serge D. MULLER³, Zeineb GHRABI-GAMMAR^{2,4},
Laïla RHAZI⁵, Ingeborg SOULIÉ-MÄRSCHÉ³, Amor Mokhtar GAMMAR², Mounira OUALI^{1,2},
Semia BEN SAAD-LIMAM^{1,2} & Amina DAOUD-BOUATTOR^{*1,2}

SUMMARY. — *Influence of grazing on structure, composition and dynamics of vegetation in Mediterranean temporary pools (northern Tunisia).* — Three temporary pools of Sejenane region (northern Tunisia) have been studied with the aims of characterizing their vegetation, and of specifying the impact of grazing on their structure, composition and dynamics. Permanent transects of quadrats have been surveyed in spring and summer during two (not-grazed pool) to three years (grazed pools). The vegetation of the three pools is organized in three concentric belts related to the topographic gradient. The between-years dynamics is strongly characterized by the alternation of distinct spring and summer vegetations. Grazing appears as the main control of the composition and structure of hydrophytic plant communities. It prevents the colonization by competitive, perturbation-sensitive species, and favours the persistence of annual, light-demanding dwarf plants. In order to protect the biodiversity of these rare habitats in Tunisia, it is necessary to maintain, through an adapted management of grazing, a landscape mosaic of grazed and not-grazed zones

RÉSUMÉ. — Trois mares temporaires de la région de Sejenane (Tunisie septentrionale) ont été étudiées afin de caractériser leur végétation et de préciser l'influence du pâturage sur sa structure, sa composition et sa dynamique intra- et interannuelle. Des transects de quadrats permanents ont été suivis au printemps et en été durant deux (mare non pâturée) à trois ans (mares pâturées). Le cortège floristique des mares étudiées est organisé en trois ceintures concentriques liées au gradient topographique. La dynamique intra-annuelle de la végétation est nettement marquée par l'alternance de cortèges printaniers et estivaux distincts. Le pâturage apparaît comme le principal facteur contrôlant la composition et la structure des communautés végétales hydrophytiques. Il limite le développement des espèces compétitives sensibles aux perturbations et favorise le maintien d'une flore de petite taille, thérophytique et héliophile. Afin de préserver la biodiversité de ces habitats rares en Tunisie, il apparaît nécessaire de maintenir, par une gestion adaptée du pâturage, une mosaïque paysagère de zones non pâturées et pâturées.

¹ Université de Tunis El Manar, Faculté des Sciences de Tunis, Département de Biologie, 2092, Tunis, Tunisie

² Université de la Manouba, Faculté des Lettres, des Arts et des Humanités de Manouba, UR99/UR/02-04 Biogéographie, Climatologie Appliquée et Dynamique Erosive, 2010, Manouba, Tunisie

³ Université Montpellier-2 - CNRS, Institut des Sciences de l'Évolution (ISE-M), case 061, 34095 Montpellier cedex 05, France

⁴ Université de Carthage, Institut National Agronomique de Tunisie, 43 Avenue Charles Nicolle, 1082 Cité Mahrajène, Tunis, Tunisie.

⁵ Université Hassan II Casablanca, Faculté des Sciences Ain Chock, Laboratoire d'Ecologie Aquatique et Environnement, BP 5366, Maarif, Casablanca, Maroc

* Adresse E-mail: daoudamina200@yahoo.fr

Les mares temporaires sont des zones humides peu profondes, généralement de petite taille, et caractérisées par une alternance intra-annuelle de phases sèches et humides. Ces habitats abritent des communautés biologiques remarquables, qui leur sont en grande partie inféodées et sont caractérisées par de nombreuses espèces rares, menacées et à forte valeur patrimoniale (Médail *et al.*, 1998 ; Quézel, 1998 ; Grillas *et al.*, 2004). En région méditerranéenne, où elles sont particulièrement abondantes, les mares temporaires présentent un intérêt environnemental majeur, en raison notamment de leur richesse biologique très élevée qui contribue fortement à la biodiversité régionale (Rhazi *et al.*, 2012), et constituent des points chauds de biodiversité (Médail & Quézel, 1999). Malgré les multiples fonctions physiques, écologiques et sociales qu'elles remplissent (Bouahim *et al.*, 2010), les mares temporaires sont restées, en raison surtout de leur taille réduite et de leur caractère éphémère, très à l'écart de l'intérêt porté par la communauté scientifique aux zones humides plus étendues (lacs, sebkhas, etc.). Ce constat explique que ces habitats demeurent méconnus, en particulier sur la rive sud de la Méditerranée. Ils y sont fortement dégradés, souvent de manière involontaire, et les principales menaces identifiées (destruction par comblement et drainage à des fins agricoles et urbanistiques, modification du fonctionnement hydrologique, pollution, envahissement par les ligneux et dégradation par le public) sont extrêmement préoccupantes (Gallego-Fernandez *et al.*, 1999 ; Grillas *et al.*, 2004 ; Zacharias & Zamparas, 2010 ; Rhazi *et al.*, 2012). En Tunisie, comme dans le reste du Maghreb, aucune mare temporaire n'est à ce jour protégée. Les études récentes, portant sur la flore menacée des zones humides du pays (Ghrabi-Gammar *et al.*, 2009) et sur les communautés des zones humides temporaires des Mogods (Ferchichi-Ben Jamaa *et al.*, 2010 ; Daoud-Bouattour *et al.*, 2011), ont pourtant révélé leur grande richesse, malheureusement en fort déclin.

Une des zones les plus emblématiques de ce déclin est la Garâa Sejenane qui était, probablement jusqu'en 1960, la zone humide à la flore la plus riche de Tunisie. Ce vaste marais temporaire endoréique constituait l'unique localité tunisienne pour une dizaine d'espèces, dont une endémique stricte, *Rumex tunetanus* (Pottier-Alapetite, 1958, 1979-1981). Son drainage et sa mise en culture (Jaritz & Schulke, 1972) ont entraîné, d'une part, l'extinction locale de plusieurs espèces (*Alternanthera sessilis*, *Butomus umbellatus*, *Exaculum pusillum*, *Nymphaea alba*, *Persicaria amphibia*, *Utricularia gibba*, *U. vulgaris* ; Gauthier-Lièvre, 1931 ; Maire, 1952-1987 ; Cuénod, 1954 ; Pottier-Alapetite, 1952, 1958, 1979-1981), et d'autre part, la formation de petites zones humides isolées, qui semble avoir favorisé la colonisation et/ou le développement de deux espèces nouvelles pour la Tunisie, *Pilularia minuta* et *Crassula vaillantii* (Daoud-Bouattour *et al.*, 2009). Les milieux humides résiduels, bien que très morcelés, abritent encore une biodiversité élevée (Ferchichi-Ben Jamaa *et al.*, 2010) qui semble compatible avec les pratiques traditionnelles, et en particulier le pâturage extensif pratiqué par les populations locales. La région de Sejenane est, en effet, une zone rurale dont la population dépend encore essentiellement d'un agropastoralisme vivrier. Toutefois, l'agriculture a fortement évolué au cours des dernières décennies, en particulier au sein de la Garâa Sejenane (tabac, melon, pastèque, piment, etc.), et des aménagements importants (barrage, assainissement, infrastructures routières etc.) sont en cours ou prévus dans un avenir proche afin de désenclaver la région et de favoriser son développement économique. L'augmentation de la démographie qui devrait logiquement accompagner ces changements se traduira sans aucun doute par une pression accrue sur les fragiles habitats humides, déjà bien dégradés.

Au vu de l'importance du pastoralisme au Maghreb, l'existence de mares temporaires non pâturées est exceptionnelle, et n'a été rencontrée jusqu'à présent que dans deux réserves de chasse au Maroc (Bouahim *et al.*, 2010). La découverte d'une telle mare à proximité de la Garâa Sejenane a motivé la présente étude, en offrant une opportunité unique d'analyser l'impact du pâturage sur les communautés hydrophytiques. Le travail présenté est basé sur une approche comparative, portant sur trois mares temporaires de profondeurs et de tailles différentes, et soumises ou non à une pression pastorale. Les résultats attendus ont pour objectifs : (1) de caractériser la composition, la structure et la dynamique intra- et interannuelle de la végétation des habitats temporaires résiduels de la Garâa Sejenane et de ses environs ; (2) d'étudier l'impact du pâturage sur leurs communautés végétales ; et (3) d'identifier les implications de ces résultats pour la conservation.

SITES, MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITES ÉTUDIÉS

L'étude porte sur trois mares temporaires (Maachar1, Maa1 ; Maachar2, Maa2 ; Guetma, Gue ; Tab. I ; Figs. 1 & 2) situées au sein du bassin versant de l'oued Sejenane dans la région des Mogods (Tunisie septentrionale) : Maa1 et Maa2 sont à la limite est de la Garâa Sejenane, vaste dépression endoréique, et Gue est en bordure de route, à environ 7 km au nord de la garâa. Les sols y sont fortement hydromorphes et essentiellement composés de sables siliceux, de limons et d'argiles (Le Floc'h, 1959). Le bioclimat est méditerranéen humide à hiver doux, avec une pluviométrie moyenne annuelle de 879 mm caractérisée par une forte irrégularité saisonnière (73 % entre octobre et février) et interannuelle. Les vents dominants sont de secteur nord-ouest (Kassab, 1979). La Garâa Sejenane est entourée de collines érodées culminant à environ 400 m d'altitude et couvertes de subéraies thermoméditerranéennes dégradées et de maquis de cistes (Dimanche & Schoenenberger, 1970).

TABLEAU I
Caractéristiques des trois mares étudiées

	Maachar1	Maachar2	Guetma
Code	Maa1	Maa2	Gue
Latitude	37°05'10"N	37°05'07"N	37°07'37"N
Longitude	09°12'27"E	09°12'25"E	09°15'59"E
Altitude (m)	103	103	98
Superficie (m ²)	1130	620	530
Nombre total de quadrats	40	30	28
Sables (%)	40,72	16,59	56,58
Limons (%)	54,73	75,83	40,44
Argiles (%)	4,54	7,59	2,98
Pâturage	Oui	Oui	Non
Mise en culture	Non	Non	Non
Profondeur maximale de l'eau (P, cm)	13	25	19
Surface sous P ≥ 10 cm (S, m ²)	28,5	2,0	47,2
Ratio S / Surface totale	0.2%	4.6%	8.9%
Longueur du transect T1 (m)	40	36	26
Longueur du transect T2 (m)	36	22	26

Les mares Maa1 et Maa2, de profondeurs et de tailles différentes, constituent une partie des parcours pastoraux d'un douar voisin (Maachar) : des troupeaux d'ovins accompagnés de quelques bovins et de quelques équins (ânes, mulets) passent quotidiennement sur les sites durant toute l'année. La mare Gue est non pâturée, mais ses abords font l'objet d'extraction d'argile pour la poterie artisanale locale.

ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION

Les trois mares ont fait l'objet de suivis phytoécologiques et hydrologiques : la végétation a été étudiée à deux périodes par an (avril-mai ; juillet), pendant deux cycles hydrologiques (2008-2009) pour Gue, et pendant trois cycles (2007-2009) pour Maa1 et Maa2. L'abondance de chaque plante a été estimée selon la méthode des quadrats permanents (0,3 x 0,3 m, divisés en neuf cases de 0,1 x 0,1 m) régulièrement répartis, tous les 2 m, le long de deux transects perpendiculaires passant par la partie la plus profonde de la mare (Rhazi, 2001 ; Grillas *et al.*, 2004). La longueur des transects, et donc le nombre de quadrats par transect, varient en fonction de la surface de chacune des trois mares (Tab. I ; Fig. 2) ; 98 quadrats ont été suivis pour l'ensemble des trois mares. L'abondance de chaque espèce est définie comme le nombre (entre 0 et 9) de cases (1 dm²) dans lesquelles elle est présente. La nomenclature botanique respecte Le Floc'h *et al.* (2010). La profondeur de l'eau, qui influence la durée de submersion, a fait l'objet de deux types de mesure : (1) la profondeur maximale (Pmax) a été mesurée en février 2010, au centre de quadrats de 0,25 m² sur une grille couvrant toute la mare ; (2) la profondeur des relevés (Prel) a été systématiquement mesurée au niveau de chaque quadrat, lors des relevés de végétation. La mesure des profondeurs maximales a été utilisée pour reconstituer

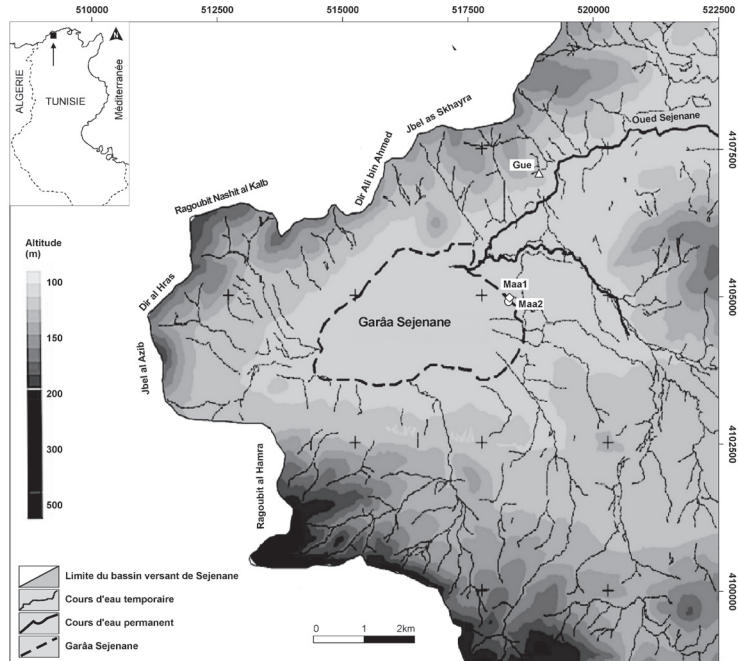


Figure 1. — Localisation des trois mares temporaires étudiées au sein du bassin versant de l’Oued Sejenane (région des Mogods, Tunisie septentrionale). Maa1, Maachar1 ; Maa2, Maachar2 ; Gue, Guetma.

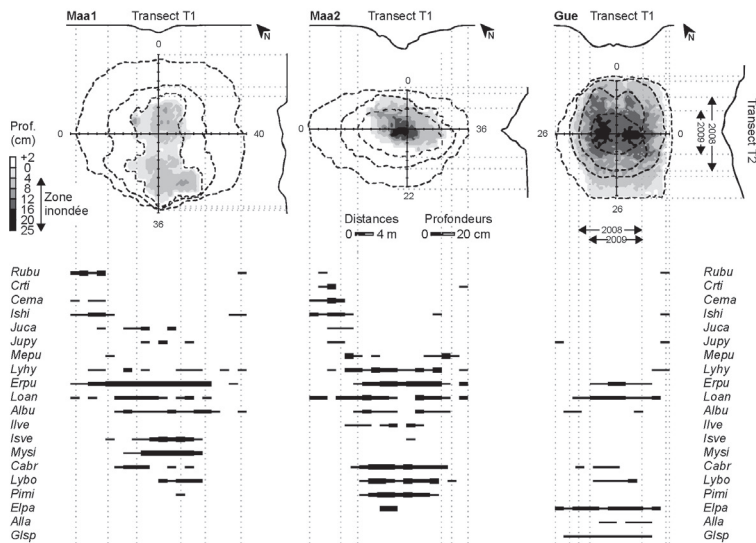


Figure 2. — Représentation schématique des ceintures de végétation et de la topographie des trois mares étudiées. Les lignes perpendiculaires correspondent aux deux transects de quadrats étudiés dans chaque mare. Les chiffres indiqués à leurs extrémités correspondent à leur longueur (en m). La délimitation des ceintures de végétation sur les deux transects a été établie à l’aide de classifications hiérarchiques ascendantes et a été extrapolée à l’ensemble de la mare en tenant compte de la topographie. La distribution des 20 principales espèces sur le transect 1 a été représentée sous la carte de la mare correspondante. La signification des codes est donnée dans le Tableau I. La largeur du trait représente le nombre d’années de présence (de 1 à 3 pour Maa1 et Maa2 ; de 1 à 2 pour Gue).

la topographie de chacune des trois mares. Un échantillon de sédiment de surface a été prélevé au centre de chaque mare pour l'analyse granulométrique. En absence de données quantitatives de pression pastorale, l'impact du pâturage a été abordé par la comparaison entre la composition floristique des deux mares temporaires pâturées (Maa1 et Maa2) et celle de la mare non pâturée (Gue). Enfin, bien que la méthode des quadrats permanents ne permette pas de définir des syntaxons de manière rigoureuse, les données obtenues ont été utilisées pour poser des hypothèses sur les possibles affinités phytosociologiques des communautés rencontrées et rattacher certaines d'entre elles à des syntaxons déjà décrits localement.

ANALYSE DES DONNÉES

Des analyses factorielles des correspondances (AFC ; logiciel STATOS, Roux, 1999) ont été effectuées, d'abord sur l'ensemble des données (avril/mai ; juillet) pour caractériser la variation temporelle (barycentres) et l'influence du pâturage, et ensuite sur les données printanières (avril/mai) de chacune des mares pour étudier la structuration de la végétation pendant la phase humide. Pour la première AFC, seules les 67 espèces présentant au moins cinq occurrences ont été utilisées, car les espèces rares avaient un effet disproportionné sur les données et rendaient illisibles les graphes, sans apporter d'information significative ; pour la deuxième AFC où la moindre quantité des données utilisées minimisait l'importance des espèces rares, toutes les espèces présentes dans les mares ont été utilisées (Tab. II). Dans l'AFC générale, les données environnementales (nature du substrat, profondeur de l'eau au moment du relevé, profondeur maximale de l'eau) et le pâturage (Tab. I) ont été intégrés en tant que variables supplémentaires. La délimitation des ceintures de végétation le long des deux transects des trois mares a été établie à l'aide d'une classification hiérarchique ascendante (CHA), basée sur la distance de Ward (Ward, 1963), et réalisée à l'aide du logiciel Minitab (version 15.1.10, Minitab Inc.).

TABLEAU II

Espèces inventoriées dans les trois mares étudiées et prises en compte pour les différentes AFC. Cycle de vie : A, annuel ; V, vivace. Ecologie : H, hydrophyte ; T, terrestre. Optimum de développement : P, printemps ; E, été. AFC : Tot, AFC totale (Fig. 4) ; M1, Maachar1 (Fig. 5) ; M2, Maachar2 (Fig. 6) ; G, Guetma (Fig. 7). Les astérisques indiquent les espèces rares en Tunisie (d'après Cuénod, 1954 ; Pottier-Alapetite, 1979-1981 ; Ghrabi-Gammar *et al.*, 2009)

Espèce	Code	Cycle de vie	Écologie	Optimum de développement	AFC
<i>Alisma lanceolatum</i> With.	Alla	V	H	P	Tot, G
<i>Alopecurus bulbosus</i> Gouan	Albu	V	H	P	Tot, M1, M2, G
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Anar	A	T	P	Tot, M1, M2, G
<i>Asphodelus aestivus</i> Brot.	Asae	V	T	P	M1, M2
<i>Bellis annua</i> L.	Bean	A	T	P	Tot, M1, M2, G
<i>Bromus hordeaceus</i> L. subsp. <i>hordeaceus</i>	Brho	A	T	E	Tot, M1, M2, G
<i>Bromus madritensis</i> L.	Brma	A	T	E	Tot, G
<i>Callitriche brutia</i> Petagna	Cabr	A	H	P	Tot, M1, M2, G
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Cabu	A	T	E	M2
<i>Carex divisa</i> Huds.	Cadivi	V	H	P	M1
<i>Carlina racemosa</i> L.	Cara	V	T	E	Tot, M1, M2
<i>Carthamus lanatus</i> L.	Cala	A	T	E	Tot, M1, M2
<i>Centaurium maritimum</i> (L.) Fritsch	Cema	A	T	P	Tot, M1, M2
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	Cepu	A	T	P	M1
<i>Chamaemelum fuscatum</i> (Brot) Vasc.	Chfu	A	T	E	Tot, M1, M2
<i>Cichorium endivia</i> L.	Cien	V	T	E	M1
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Coar	V	T	E	Tot, M1, M2
<i>Coronopus squamatus</i> (Forssk.) Asch.	Cosq	A	T	P	M2
<i>Corrigiola litoralis</i> L.	Coli	A	H	E	Tot, M2
<i>Crassula tillaea</i> Lest.-Garl.	Crti	A	T	P	Tot, M2
<i>Cressa cretica</i> L.	Crcr	V	H	E	Tot
<i>Crypsis schoenoides</i> (L.) Lam.*	Crsh	A	H	E	Tot
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Cyda	V	T	P	Tot, M1, M2, G

Espèce	Code	Cycle de vie	Écologie	Optimum de développement	AFC
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	Elpa	V	H	P	Tot,M2, G
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér.	Erci	A	T	E	Tot,M1, M2
<i>Eryngium pusillum</i> L.	Erpu	V	H	P	Tot,M1,M2,G
<i>Euphorbia exigua</i> L.	Euex	A	T	P	Tot,M1
<i>Filago pygmaea</i> (L.) Brot.	Fipy	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Filago vulgaris</i> Lam.	Fivu	A	T	P	M2
<i>Galactites tomentosa</i> Moench.	Gato	A	T	E	Tot,M1,M2,G
<i>Galium parisiense</i> L.	Gapa	A	T	P	Tot,M1, M2
<i>Glyceria spicata</i> (Biv.) Guss.	Glsp	V	H	P	Tot,G
<i>Hedynois cretica</i> (L.) Dum. Cours.	Hecr	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Hordeum murinum</i> L.	Homu	V	T	E	M2, G
<i>Hypochaeris achyrophorus</i> L.	Hyac	A	T	E	Tot,M1, M2
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Hyra	V	T	E	Tot,M1,M2,G
<i>Illecebrum verticillatum</i> L.*	Ilve	A	H	P	Tot,M2
<i>Isoetes histrix</i> Bory	Ishi	V	H	P	Tot,M2, G
<i>Isoetes velata</i> A. Braun*	Isve	V	H	P	Tot,M1,M2
<i>Isolepis cernua</i> (Vahl.) Roemer & Schultes	Isce	A	H	P	M1,G
<i>Juncus bufonius</i> L.	Jubu	A	H	P	Tot,M1,M2,G
<i>Juncus capitatus</i> Weigl	Juca	A	H	P	Tot,M1,M2
<i>Juncus fontanesii</i> J.Gay	Jufo	V	H	P	Tot,G
<i>Juncus pygmaeus</i> L.C.M. Richard*	Jupy	A	H	P	Tot,M1,M2,G
<i>Kickxia commutata</i> (Reichneb.) Fritsch	Kico	V	T	E	Tot,M1, M2
<i>Logfia gallica</i> (L.) Coss. & Germ	Loga	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Lolium rigidum</i> Gaudin	Lori	A	T	E	Tot,M1, M2
<i>Lotus hispidus</i> (Desf.ex DC.)	Lohi	A	H	P	Tot,M1,M2,G
<i>Lythrum borysthenticum</i> (Schrank) Litv.*	Lybo	A	H	P	Tot,M1,M2,G
<i>Lythrum hyssopifolia</i> L.	Lyhy	A	H	P	Tot,M1,M2,G
<i>Lythrum junceum</i> Banks & Sol.	Lyju	V	H	P	G
<i>Medicago ciliaris</i> (L.) All.	Meci	A	T	E	G
<i>Medicago polymorpha</i> L.	Mepo	A	T	E	G
<i>Mentha pulegium</i> L.	Mepu	V	H	P	Tot,M1,M2
<i>Myosotis sicula</i> Guss.	Mysi	A	H	P	Tot,M1
<i>Ononis alba</i> Poir.	Onal	A	T	E	Tot,M1,M2
<i>Petrorhagia prolifera</i> (L.) P.W. Ball & Heywood	Pepr	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Pilularia minuta</i> Durieu ex A. Braun*	Pimi	A	H	P	Tot,M1,M2
<i>Plantago belardii</i> All.	Plbe	A	T	P	M1
<i>Plantago coronopus</i> L.	Plco	V	T	P	Tot,M1,M2,G
<i>Plantago lagopus</i> L.	Plla	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Plantago crassifolia</i> Forssk.	Plcr	A	T	P	Tot,G
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	Pote	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Polygonum aviculare</i> L.	Poav	A	T	P	M2
<i>Pulicaria sicula</i> (L.) Moris	Pusi	A	T	E	Tot,M1

Espèce	Code	Cycle de vie	Écologie	Optimum de développement	AFC
<i>Ranunculus sardous</i> Crantz	Rasa	A	H	P	Tot,M1,M2,G
<i>Rumex bucephalophorus</i> L.	Rubu	A	T	P	Tot,M1,M2,G
<i>Rumex crispus</i> L.	Rucr	V	T	P	M1
<i>Sagina apetala</i> Ard.	Saap	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Scorpiurus vermiculatus</i> L.	Seve	A	T	E	G
<i>Sherardia arvensis</i> L.	Shar	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Silene gallica</i> L.	Siga	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Solenopsis laurentia</i> (L.) C. Presl	Sola	A	H	P	Tot,G
<i>Spergula arvensis</i> L.	Spar	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertn	Toba	A	T	E	Tot,M1,M2
<i>Trifolium campestre</i> Schreb	Trca	A	T	P	Tot,M1,M2,G
<i>Trifolium cherleri</i> L.	Trch	A	T	P	G
<i>Trifolium filiforme</i> L.	Trfi	A	H	P	Tot,M1
<i>Trifolium fragiferum</i> L.	Trfr	V	H	P	Tot,M1,G
<i>Trifolium isthmocarpum</i> Brot.	Tris	A	T	P	M2
<i>Trifolium nigrescens</i> Viv.	Trni	A	T	P	Tot,M1,M2,G
<i>Trifolium resupinatum</i> L.	Trre	A	H	P	Tot,M1,M2
<i>Trifolium subterraneum</i> L.	Trsub	A	H	P	Tot,M1,M2
<i>Trifolium suffocatum</i> L.	Trsuf	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	Trto	A	T	P	Tot,M1,M2
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C Gmel	Vumy	A	T	P	Tot,M1,M2,G

RÉSULTATS

COMPOSITION FLORISTIQUE

Quatre-vingt-six espèces ont été rencontrées dans les trois mares étudiées au cours des trois années de suivi de la végétation (Tab. II), avec 63 espèces annuelles (73,2 %) et 23 espèces vivaces (26,7 %). Les trois mares abritent *Pilularia minuta*, une Ptéridophyte caractéristique des mares temporaires méditerranéennes, extrêmement rare et récemment découverte en Tunisie (Daoud-Bouattour *et al.*, 2009 ; Ghrabi-Gammar *et al.*, 2009). Les deux mares Maa1 et Maa2 présentent, en dépit des différences de taille et de profondeur, des caractéristiques floristiques très similaires (Figs. 2 & 3). En revanche, la mare Gue, qui présente une taille et une profondeur maximales intermédiaires mais qui est la seule mare non pâturée, diffère sensiblement des deux mares de Maachar par une richesse floristique moindre et par des proportions plus élevées de vivaces et d'hydrophytes (espèces dont au moins une partie du cycle de vie a lieu dans l'eau).

La Fig. 4 révèle l'existence de quatre communautés (hydrophytique héliophytique, hydrophytique amphibie, terrestre printanière et terrestre estivale) et sépare Gue des deux autres mares. Le premier axe isole le cortège héliophytique propre à Gue, qui comprend *Alisma lanceolatum*, *Eleocharis palustris*, *Glyceria spicata* et *Juncus fontanesii* et est fortement associé à une hydrologie importante. Le deuxième axe isole le cortège estival à *Crypsis schoenoides* et *Corrigiola litoralis*, particulier à Maa1 et surtout Maa2 (Fig. 4C), tout en associant ces deux mares au pâturage. Le cortège amphibie à *Isoetes velata*, qui apparaît en position centrale, est la seule communauté commune aux trois mares. Ces différents éléments révèlent l'importance prédominante de deux facteurs antagonistes : (1) l'hydrologie, qui favorise les communautés héliophytiques, et (2) le pâturage, qui les élimine au profit des communautés amphibies.

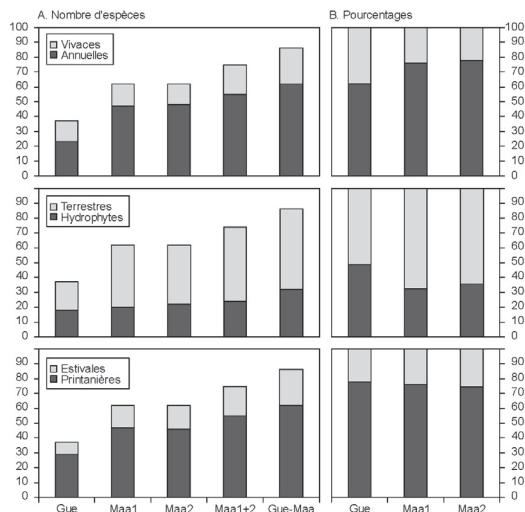


Figure 3. — Nombre et pourcentages des différentes espèces selon le cycle de vie, l'écologie et la phénologie dans les trois mares étudiées (Gue, Maa1, Maa2), dans les deux mares de Maachar confondues (Maa1+2), et pour l'ensemble des trois mares (Gue-Maa).

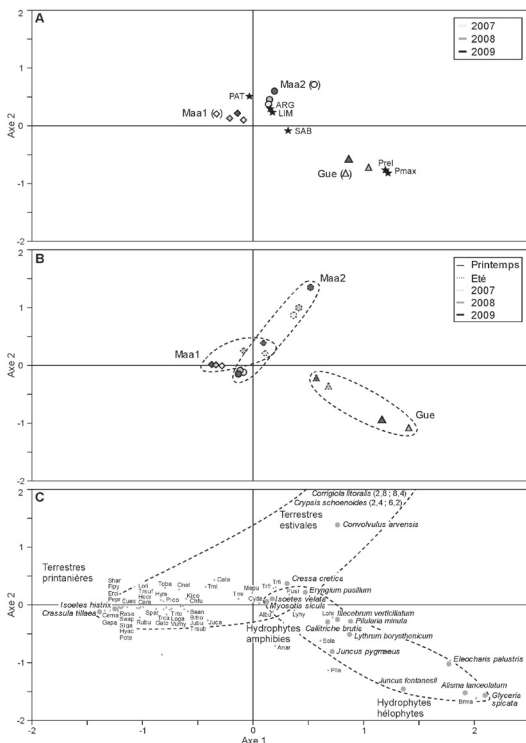


Figure 4. — Structure spatio-temporelle de la végétation à l'échelle des trois mares étudiées, mise en évidence sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances générale : A, Variabilité interannuelle et variables supplémentaires (ARG ; argile ; LIM, limon ; PAT, pâturage ; Pmax, profondeur maximale de l'eau ; SAB, sable) ; B, Variabilité intra-annuelle ; C, Distribution des espèces (la signification des abréviations des noms d'espèce est donnée Tab. II) ; les coordonnées de *Corrigiola litoralis* et *Crypsis schoenoides* sont données entre parenthèses. Les axes 1 et 2 ont respectivement des pourcentages d'inertie de 7,06 et 6,20.

DYNAMIQUE TEMPORELLE DE LA VÉGÉTATION

Le second axe de la Fig. 4 traduit la variabilité saisonnière de Maa1 et Maa2, et distingue en particulier le cortège estival de Maa2, caractérisé par *Convolvulus arvensis*, *Corrigiola litoralis* et *Crypsis schoenoides* (Fig. 4C). L'importance de cette variabilité saisonnière est également révélée par les distances entre les barycentres, qui, pour une mare donnée, sont plus élevées entre les saisons (printemps/été) qu'entre les années pour une saison donnée. Ceci montre que la variabilité entre les trois années est très faible, et largement inférieure à la variabilité intra-annuelle. Cette dernière n'est toutefois pas identique entre les trois mares, et est plus importante à Gue et à Maa2 qu'à Maa1 (Fig. 4B).

STRUCTURATION DE LA VÉGÉTATION

Les Figs. 5, 6 et 7 mettent en évidence la structuration de la végétation printanière des trois mares étudiées (Fig. 2). Bien que les AFC révèlent une organisation selon un gradient (continuum), il est possible de distinguer grâce aux espèces dominantes les trois ceintures (centrale, intermédiaire et externe ; Figs. 5A, 6A et 7A) décrites dans la littérature (par exemple, Grillas *et al.*, 2004). Alors que Maa1 (Fig. 5A) et Maa2 (Fig. 6A) présentent des ceintures clairement identifiées, Gue (Fig. 7A) présente une zonation moins nette, avec les zones centrale et intermédiaire en partie confondues. Chacune des ceintures apparaît cependant caractérisée par un cortège floristique propre, comme le montre, sur les AFC (Figs. 5B, 6B et 7B), la bonne concordance entre les distributions des espèces végétales et des quadrats :

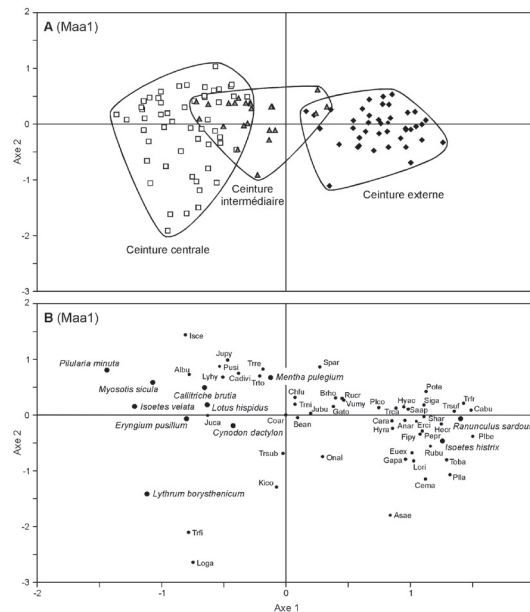


Figure 5. — Structure spatiale de la végétation printanière de Maa1, mise en évidence par les 2 premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances. A, Distribution des quadrats ; B, Distribution des espèces. La signification des abréviations des noms d'espèces est donnée Tab. II. Les symboles représentés sur le graphe A identifient les différentes ceintures. Les axes 1 et 2 ont respectivement des pourcentages d'inertie de 12,98 et 6,37.

- La ceinture centrale apparaît plus homogène à Gue (Fig. 7B) qu'à Maa1 (Fig. 5B) et Maa2 (Fig. 6B). Elle est caractérisée à Gue par des hélophytes (*Alisma lanceolatum*, *Eleocharis palustris*, *Glyceria spicata*), et dans les deux autres mares par des espèces amphibies (*Illecebrum verticillatum*, *Isoetes velata*, *Myosotis sicula*, *Pilularia minuta*). Quelques espèces sont communes aux ceintures centrales des trois mares (*Callitriche brutia*, *Eryngium pusillum*, *Lotus hispidus* et *Lythrum borysthenicum*) ;

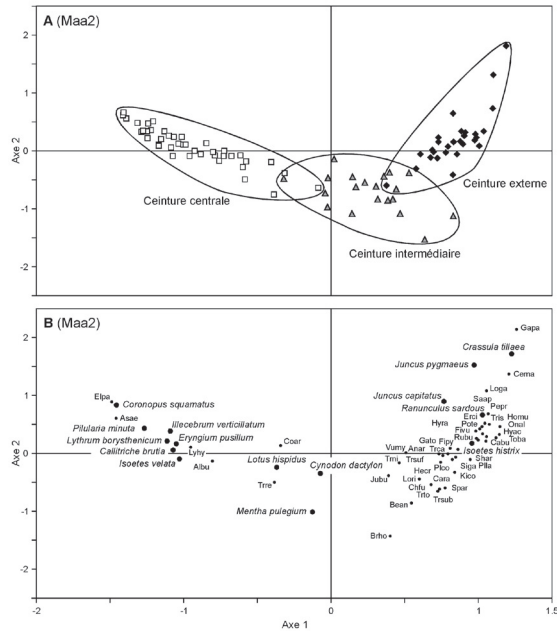


Figure 6. — Structure spatiale de la végétation printanière de Maa2, mise en évidence par les deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances. A, Distribution des quadrats ; B, Distribution des espèces. La signification des abréviations des noms d'espèces est donnée Tab. II. Les symboles représentés sur le graphe A identifient les différentes ceintures. Les axes 1 et 2 ont respectivement des pourcentages d'inertie de 16,01 et 6,95.

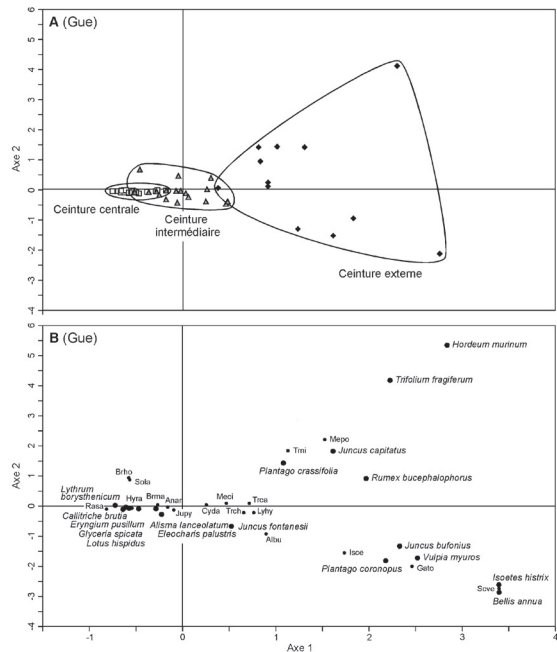


Figure 7. — Structure spatiale de la végétation printanière de Gue, mise en évidence par les deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances. A, Distribution des quadrats ; B, Distribution des espèces. La signification des abréviations des noms d'espèces est donnée Tab. II. Les symboles représentés sur le graphe A identifient les différentes ceintures. Les axes 1 et 2 ont respectivement des pourcentages d'inertie de 12,46 et 11,25.

- La ceinture externe présente les assemblages floristiques les plus riches, avec une grande diversité d'espèces à affinité terrestre et d'espèces opportunistes. Ces communautés sont cependant plus hétérogènes à Gue qu'à Maa1 et Maa2. En effet, la Fig. 7B montre la présence à Gue de différentes communautés, respectivement composées (1) de *Bellis annua* et *Isoetes histrix*, (2) de *Juncus bufonius*, *Plantago coronopus* et *Vulpia myuros*, (3) de *Rumex bucephalophorus* et *Juncus capitatus*, et (4) d'*Hordeum murinum* et *Trifolium fragiferum*. Au contraire, les ceintures externes de Maa1 (Fig. 5B) et Maa2 (Fig. 6B) présentent des physionomies beaucoup plus homogènes et dominées par le groupement thérophytique à *Isoetes histrix* et *Ranunculus sardous*.

- La ceinture intermédiaire présente un cortège floristique moins caractérisé, et apparaît plutôt comme une zone de transition. Elle est toutefois marquée par l'abondance des trèfles (*Trifolium* spp.), de *Cynodon dactylon*, ainsi que de *Mentha pulegium* à Maa1 (Fig. 5B) et Maa2 (Fig. 6B), et de *Juncus fontanesii* à Gue (Fig. 7B).

DISCUSSION

DÉTERMINISME DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE

La végétation des trois mares étudiées est représentative des mares temporaires méditerranéennes oligotrophes, et est en particulier très similaire à celle des dayas marocaines (Rhazi *et al.*, 2001a, 2009) et des mares algériennes (Chevassut & Quézel, 1956 ; Zouaïdia, 2003 ; de Béclair, 2005). Nous y retrouvons la végétation amphibie de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea*, incluant *Isoetes histrix*, *I. velata*, *Juncus bufonius*, *J. capitatus*, *J. pygmaeus*, etc. (Deil, 2005 ; Bagella *et al.*, 2009a ; Rhazi *et al.*, 2009). Il existe toutefois quelques différences, comme par exemple la présence d'*Eryngium pusillum*, remplacé au Maroc par l'espèce vicariante *Eryngium atlanticum*. Les trois mares étudiées présentent une forte proportion de thérophytes (73,2 %), comparable à celles des mares d'autres régions méditerranéennes (Zedler, 1990 ; Médail *et al.*, 1998 ; Rhazi *et al.*, 2012). La dominance des espèces annuelles traduit l'adaptation des communautés à l'imprévisibilité des conditions environnementales (Grillas *et al.*, 2004 ; Deil, 2005 ; Williams, 2006), en favorisant les espèces à cycle court qui investissent plus dans la reproduction sexuée que dans le développement végétatif (Zedler, 1987 ; Rhazi *et al.*, 2006).

Le cortège floristique de Gue se distingue de celui de Maa1 et Maa2 par une moindre richesse et par la présence d'un petit groupe d'espèces propre à cette mare (Fig. 4C). Ce groupe est constitué d'hydrophytes héliophytiques (*Alisma lanceolatum*, *Eleocharis palustris*, *Glyceria spicata*, *Juncus fontanesii*) qui s'y développent en formation dense et élevée. Une telle communauté traduit une forte compétition, en lien avec l'absence de perturbation (ici le pâturage), et peut-être également avec la nature du substrat. Par contre, le cortège floristique des deux mares de Maachar apparaît dominé par des espèces tolérantes au pâturage, autant durant la phase humide (par exemple, *Cynodon dactylon*, *Eryngium pusillum*, *Illecebrum verticillatum*, *Isoetes velata*, *Rumex* spp., *Trifolium* spp.) que durant la phase sèche. La proportion des espèces annuelles est également plus importante à Maa1 et Maa2 (75,8 et 77,4 %, respectivement) qu'à Gue (62,2 %). L'influence du pâturage est également révélée dans les mares de Maachar par l'absence de stratification verticale, la petite taille des plantes, la présence de plages de sol nu et l'abondance, dans les pelouses environnantes, d'*Asphodelus aestivus*, connue pour être indicatrice de surpâturage (Le Houérou, 1981 ; Pantis & Mardiris, 1992). Le pâturage apparaît ainsi comme un facteur majeur de contrôle de la composition floristique et de la stratification végétale des mares étudiées. L'influence du pâturage sur les communautés végétales de l'*Isoetion* a également été mise en évidence dans le sud de la France, où l'abandon des pratiques pastorales a conduit à l'envahissement de nombreuses mares par les héliophytes (Grillas *et al.*, 2004 ; Rhazi *et al.*, 2005), et en Corse, où le développement du cortège des *Isoeto-Littorelletea* et des *Isoeto-Nanojuncetea* est attribué au piétinement par les bovins (Paradis & Pozzo di Borgo, 2005). Cette dynamique est très généralement marquée, comme c'est en partie le cas dans notre étude, par une réduction de la richesse totale et de la richesse

en hydrophytes et en espèces rares (Deil, 2005). L'influence du pâturage se traduit principalement par la modification des équilibres compétitifs (Chambers & Prepas, 1990 ; Gough & Grace, 1998) et par l'ouverture du milieu, qui sont favorables au développement des espèces héliophiles et faiblement compétitives, parmi lesquelles se trouve la plupart des annuelles. Ces espèces, caractéristiques des mares temporaires, supportent en effet difficilement l'ombrage des héliophytes et l'eutrophisation du milieu résultant de l'accumulation de leur litière. Ceci a notamment été prouvé pour *Isoetes setacea* et *Teucrium aristatum*, dont le maintien dans le sud de la France est clairement lié au pâturage (Le Dantec *et al.*, 1998 ; Grillas *et al.*, 2004 ; Rhazi *et al.*, 2005). La fréquentation des mares par les troupeaux entraîne également, par l'intermédiaire du piétinement, la modification de la nature et/ou de la structure du substrat, et l'accélération des processus érosifs, favorisant ainsi la création de niches de régénération propices à la germination de nouvelles espèces (Johnstone, 1986 ; Paradis & Pozzo di Borgo, 2005). Ce phénomène explique en particulier le plus grand développement de *Pilularia minuta* à Maa1 et Maa2, et la récente invasion de Maa2 par une espèce introduite d'Australie, *Crassula helmsii* (Ferchichi-Ben Jamaa *et al.*, 2010). Ces deux espèces se rencontrent en effet préférentiellement dans les zones de sol nu et les empreintes d'animaux.

DÉTERMINISME DE LA DYNAMIQUE DE VÉGÉTATION

Dynamique interannuelle

Les modèles climatiques prévoient des changements importants du régime des précipitations dans le bassin méditerranéen pour les décennies à venir (par exemple, Bates *et al.*, 2008), susceptibles d'avoir un impact sur les milieux humides méditerranéens (Galewski, 2008). Ces derniers sont toutefois adaptés à des variations importantes de volume d'eau, et pour les habitats temporaires, d'hydropériode (Metge, 1986). Des suivis pluriannuels (10 ans) ont montré que la variabilité climatique interannuelle influence fortement la composition et la richesse spécifiques des communautés végétales de mares temporaires (Jeffries, 2008 ; Rhazi *et al.*, 2009). Cette influence a même été mise en évidence dans la région de Benslimane, au Maroc, simplement en comparant deux années à régime pluviométrique contrasté (Rhazi, 2001). Elle s'y traduit par la modification du développement, de la composition et de l'extension des différentes ceintures, notamment au travers du contrôle des germinations de la banque de graines (Rhazi *et al.*, 2001b, 2009). Des travaux réalisés en Amérique du Nord ont même montré que des changements de régime hydrologique et de température de germination pouvaient entraîner la disparition de certaines espèces, et le remplacement d'espèces indigènes par des espèces introduites (Gulmon, 1992 ; Hogenbirk & Wein, 1992 ; Bliss & Zedler, 1998).

Dans le cadre de notre étude, les périodes du suivi de la végétation (2006/2007, 2007/2008, 2008/2009) ont été respectivement caractérisées par des précipitations de 853,0, 786,5 et 1045,5 mm (source : station météo de Sejenane-Délégation, BIRH). L'importance des précipitations et leur faible variation interannuelle (moyenne de 896,6 mm ; écart-type de 97,9 ; période 2006-2011) peuvent expliquer la stabilité des assemblages floristiques observée. La région des Mogods est en effet située en ambiance bioclimatique humide, au contraire de la région de Benslimane étudiée par Rhazi (2001) et Rhazi *et al.* (2009), qui se trouve dans le semi-aride. Cette différence bioclimatique entraîne vraisemblablement une plus grande vulnérabilité des communautés végétales des *dayas* de la Meseta côtière ouest-marocaine en comparaison de celles des mares nord-tunisiennes, qui bénéficient de précipitations annuelles presque toujours suffisantes. Nous pouvons toutefois noter la réduction de superficie de la ceinture centrale de Gue entre 2008 et 2009, qui apparaît paradoxale au vu de l'augmentation des précipitations enregistrées sur cette période.

Dynamique intra-annuelle

Si la dynamique interannuelle de la végétation apparaît comme négligeable à l'échelle de notre étude, la dynamique intra-annuelle (inter-saisonnière) est plus importante. Cette alternance, au cours de l'année, de plusieurs types de groupements végétaux, parfois définie comme une succession cyclique (Chevassut, 1956 ; Paradis & Pozzo di Borgo, 2005), est une des

caractéristiques majeures sur le plan fonctionnel des habitats humides temporaires (Grillas & Roché, 1997 ; Grillas *et al.*, 2004). Cette dynamique est mise en évidence, dans les mares étudiées, par l'existence de cortèges printaniers et estivaux distincts, autant pour les ceintures hydrophytiques que pour les ceintures terrestres (Espírito Santo & Arsénio, 2005). Les communautés hydrophytiques printanières (par exemple, *Callitriche brutia*, *Illecebrum verticillatum*, *Isoetes velata*, *Juncus pygmaeus*, *Lythrum borysthenticum*, *Myosotis sicula*, *Pilularia minuta*) et les communautés terrestres printanières (*Coronopus squamatus*, *Crassula tillaea*, *Isoetes histrix*, *Ranunculus sardous*) sont remplacées en été par des communautés terrestres non structurées, essentiellement composées d'espèces opportunistes (*sensu* Rhazi, 2001 ; par exemple, *Carthamus lanatus*, *Cichorium endivia*) et d'espèces à développement tardif (par exemple, *Corrigiola litoralis*, *Crypsis schoenoides*, *Kickxia commutata*). Cette dynamique a également été mise en évidence par Bergmeier & Raus (1999), qui distinguent au sein de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea* sous climat méditerranéen, les espèces à floraison ou sporulation printanière (germination précoce), comme *Juncus capitatus* et *Isoetes histrix*, des espèces estivales et automnales (germination tardive), comme *Cyperus flavescens* et *C. fuscus*. Ces différences de phénologie, souvent liées à des conditions de germination différentielles (Lundholm & Larson, 2004), permettent une exploitation optimale de toutes les niches écologiques, en même temps qu'un évitement de la compétition.

La variabilité intra-annuelle, mise en évidence par la distance entre barycentres de printemps et d'été, apparaît en outre plus importante à Gue et Maa2 qu'à Maa1. Cette variabilité, qui traduit la spécificité des cortèges floristiques printanier de Gue et estival de Maa2, peut être mise en relation avec, d'une part le pâturage (Gue), et d'autre part la profondeur d'eau, c'est-à-dire la topographie (Gue, Maa2). Ceci corrobore les résultats obtenus dans diverses régions de Méditerranée (Bergmeier, 2001 ; Grillas *et al.*, 2004 ; Paradis & Pozzo di Borgo, 2005 ; Bagella *et al.*, 2009b), qui révèlent une sensibilité différente des mares aux variations climatiques saisonnières en fonction de leur typologie (profondeur, taille, nature/structure du substrat) et des caractéristiques géomorphologiques locales (pente, altitude...). Nous pouvons noter que la taille des mares n'est pas en relation avec leur profondeur, Maa2 et Gue étant à la fois les plus petites et les plus profondes. La profondeur, qui détermine le régime hydrologique (durée d'inondation et date d'assèchement), explique vraisemblablement à Maa2 le maintien de zones de sol nu, le très faible développement des vivaces (*Trifolium* spp., par exemple) et la présence d'un cortège estival spécifique (Keeley & Zedler, 1998; Grillas *et al.*, 2004 ; Deil, 2005). Dans ces conditions, certaines vivaces peuvent même adopter un rythme de développement annuel (Zedler, 1990). L'influence de la profondeur de la mare sur l'hydro-période est révélée par le développement printanier à Maa1 de *Pulicaria sicula*, qui traduit l'assèchement précoce de cette mare par rapport aux deux autres. En effet, *P. sicula* est une thérophyte à développement estival, associée à la phase d'assèchement des mares (Paradis & Pozzo di Borgo, 2005).

DÉTERMINISME DE LA STRUCTURE DE VÉGÉTATION

Les résultats obtenus révèlent une structuration des mares temporaires en trois ceintures concentriques, liées à un gradient de profondeur de l'eau et donc à la durée de submersion (Lorenzoni & Paradis, 2000 ; Grillas *et al.*, 2004 ; Deil, 2005). Cette structure, également observée au Maroc (Rhazi, 2001 ; Rhazi *et al.*, 2006) et en Sardaigne (Bagella *et al.*, 2009b), semble être caractéristique des mares temporaires méditerranéennes : elle comprend une zone externe dominée par des espèces terrestres, une zone intermédiaire dominée par des espèces amphibies et une zone centrale dominée par des espèces aquatiques. Les *vernal pools* de Californie présentent une structuration similaire (Bauder, 2000), bien que les auteurs nord-américains y distinguent souvent jusqu'à 6 ou 7 ceintures différentes (Kopecko & Lathrop, 1975 ; Zedler, 1984, 1987 ; Crowe *et al.*, 1994).

La distribution différente entre les mares étudiées de certaines espèces, comme *Alopecurus bulbosus*, *Isolepis cernua*, *Juncus bufonius*, *J. pygmaeus* et *Lythrum hyssopifolia*, montre l'influence de la topographie sur la composition floristique des différentes ceintures. Les AFC mettent également en évidence l'hétérogénéité floristique des différentes ceintures

pour chacune des mares. Alors que les trois ceintures de Maa1 et Maa2 présentent un degré d'hétérogénéité similaire, elles apparaissent très différentes à Gue : la ceinture centrale y est très homogène, et la ceinture externe très hétérogène.

La ceinture centrale de Gue est dominée par un petit nombre d'espèces hélophytiques (*Alisma lanceolatum*, *Eleocharis palustris*, *Glyceria spicata*, et *Oenanthe fistulosa*, présente dans la mare en dehors des quadrats) qui constituent un tapis herbacé à fort recouvrement et limitent le développement des espèces moins compétitives. Cette communauté pourrait être rattachée à l'*Eleocharitetum palustris* Ubrizsy 1948, et être une association vicariante de l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae* de Foucault 1984, décrite en France (Natura 2000, 1992), voire peut-être également de l'*Eleocharo palustris-Juncetum heterophylli* Paradis & Pozzo di Borgo 2005, décrite en Corse. Elle se différencie toutefois de cette dernière association par l'absence de *Juncus heterophyllus*, et par un plus fort recouvrement. Les ceintures centrales de Maa1 et Maa2 sont dominées par des communautés similaires, caractérisées par *Isoetes velata*, *Lythrum borysthenicum*, *Myosotis sicula* et *Pilularia minuta*. Ces communautés amphibies correspondent à l'association *Myosotido siculae-Isoetetum velatae* Pottier-Alapetite 1952 (Pottier-Alapetite, 1952), comprise dans l'alliance de l'*Antinorio agrostideae-Isoetion velatae* de Foucault 1988 (de Foucault, 1988). La forte hétérogénéité floristique de cette association, capable de se développer dans une large gamme de conditions hydrologiques (depuis les rives des lacs semi-permanents et des marais jusqu'aux mares temporaires et aux cultures inondables), a été mise en évidence à l'échelle des Mogods dans un travail précédent (Ferchichi-Ben Jamaa *et al.*, 2010).

La ceinture externe de Gue diffère également des ceintures externes de Maa1 et Maa2, mais cette fois en raison d'une plus grande hétérogénéité floristique. Cette caractéristique semble traduire l'hétérogénéité du substrat (sableux à argileux) et la microtopographie contrastée. Les abords de la mare de Gue sont en effet colonisés par de petites populations localisées d'espèces très variées : notamment, *Isoetes histrix*, *Juncus bufonius*, *Plantago coronopus* et *P. crassifolia* sur sable, et *Hordeum murinum* et *Medicago* spp. sur argile. *Ophioglossum lusitanicum* et *Pilularia minuta* s'observent en petites populations dispersées sur le bord et aux alentours de la mare, en dehors des transects. Le très faible recouvrement de la végétation de cette ceinture externe et l'association des différentes espèces en populations relativement séparées dans l'espace ne permettent pas de parler de communauté proprement dite. Ce n'est pas le cas à Maa1 et Maa2, où les ceintures externes sont dominées par une communauté continue à *Crassula tillaea*, *Isoetes histrix*, *Ranunculus sardous*, *Rumex bucephalophorus* et *Sagina apetala*. Cette communauté correspond à un faciès surpâturé et appauvri de l'*Isoetio histricis-Radioletum linoidis* Chevassut & Quézel 1956 (Chevassut & Quézel, 1956) inclus dans l'alliance de l'*Ophioglossolusitanici-Isoetion histricis* de Foucault 1988 (de Foucault, 1988). Les caractéristiques manquantes localement sont principalement *Cicendia filiformis*, *Radiola linoides* et *Solenopsis laurentia*, qui ont été rencontrées, dans les Mogods, le long de ruisseaux temporaires au sein des subéraies (Ferchichi-Ben Jamaa *et al.*, 2010).

Enfin, les ceintures intermédiaires, surtout développées à Maa1 et Maa2, apparaissent essentiellement caractérisées par diverses espèces de trèfles annuels, associés à *Juncus bufonius* et *Mentha pulegium*. Cette communauté thérophytique, intermédiaire entre la communauté amphibie et la communauté de pelouses humides, correspond à l'alliance du *Juncenion bufonii* Philippi 1968 (= *Radiolon linoidis* Pietsch 1971) et à la classe des *Juncetea bufonii* de Foucault 1988 (Philippi, 1968 ; de Foucault, 1988).

L'organisation spatiale de la végétation des trois mares étudiées reflète clairement un gradient hydrologique lié à la topographie, qui influence la durée de submersion et la granulométrie des sédiments (granulométrie décroissante de la périphérie vers le centre ; Rhazi *et al.*, 2001b). Toutefois, les résultats obtenus révèlent d'importantes différences entre, d'une part Gue, et d'autre part Maa1 et Maa2, qui traduisent l'influence du pâturage. Ce facteur apparaît notamment réduire l'hétérogénéité biocoenotique des ceintures externes, probablement par le tassement et l'homogénéisation du substrat, et augmenter celle des ceintures centrales, par réduction de la compétition. Il contribue en effet à limiter le développement des hélophytes, et notamment des espèces vivaces rhizomateuses très compétitives (Rhazi *et al.*, 2005). Il

entraîne également une meilleure caractérisation des ceintures dans l'espace, en particulier en ce qui concerne la ceinture intermédiaire, plus développée en contexte pâturé. Enfin, il influence clairement la nature et la structure des communautés végétales. Effectivement, si la communauté dense et élevée à *Eleocharis palustris* et *Glyceria spicata* semble liée à l'absence du pâturage, les communautés respectives à *Isoetes velata*, à *I. histrix* et à *Juncus bufonius*, basses et plus ouvertes, apparaissent favorisées par un pâturage extensif (Espirito Santo & Arsénio, 2005).

CONCLUSIONS ET IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION

La comparaison entre les données floristiques recueillies durant deux années dans une mare temporaire non pâturée et durant trois années dans deux mares pâturées a permis de caractériser la richesse spécifique de cet écosystème en Tunisie septentrionale, et de mettre en évidence sa structure en trois ceintures concentriques, typique des mares temporaires méditerranéennes. Les trois mares étudiées, de faibles profondeurs et de petites tailles, sont toutefois différentes sur ces points des mares temporaires du Maroc, qui atteignent couramment des superficies de plusieurs milliers de mètres carrés, voire de plusieurs hectares, pour des profondeurs comprises entre 6 et 60 cm (Rhazi *et al.*, 2012). La Tunisie septentrionale compte quelques rares plans d'eau relativement étendus (Majen Choucha et Majen Chitane, dans les Mogods, et Majen el Ma et Sraï el Majen, en Kroumirie), mais, en raison du climat humide de cette région, les deux premiers, qui ne s'assèchent pas régulièrement, sont plutôt considérés comme des lacs semi-permanents (Ferchichi-Ben Jamaa *et al.*, 2010). Ils partagent toutefois avec les mares du Maroc un cortège d'espèces aquatiques plus riche que les mares étudiées ici, et abritent notamment *Elatine alsinastrum*, *Helosciadium crassipes*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Nitella opaca*, *N. translucens* et *Ranunculus baudotii*.

En raison du nombre réduit de mares temporaires en Tunisie et de la difficulté à réaliser des suivis saisonniers, les résultats obtenus peuvent difficilement être validés statistiquement. Cependant, bien que montrant l'influence de la topographie et des variations climatiques saisonnières, ils révèlent l'influence prédominante du pâturage dans la composition et la structuration des communautés végétales hydrophytiques. Sans influencer directement la structuration en ceintures concentriques des mares, le pâturage apparaît responsable de leur composition spécifique, de la stratification verticale de la végétation et de leur extension spatiale. Il influence notamment l'hétérogénéité biocoenotique des ceintures, de manière opposée aux deux extrémités du gradient hydrologique : augmentation de l'hétérogénéité au centre des mares par réduction de la compétition, et diminution de l'hétérogénéité sur les marges par homogénéisation et tassement du substrat. La taille extrêmement réduite de ces habitats explique très probablement leur sensibilité élevée à toute perturbation, y compris le pâturage. Ce dernier a notamment entraîné, dans les mares étudiées, le maintien de communautés amphibiennes faiblement compétitives et relativement résilientes : communautés à *Isoetes velata* (*Myosotido siculae-Isoetetum velatae* Pottier-Alapetite 1952), à *Isoetes histrix* (*Isoeteto histricis-Radioletum linoidis* Chevassut & Quézel 1956) et à *Juncus bufonius* (*Juncenion bufonii* Philippi 1968). Ces communautés abritent en particulier *Pilularia minuta*, une espèce rarissime, inféodée aux mares temporaires méditerranéennes, et dont les populations tunisiennes ont été découvertes récemment (Daoud-Bouattour *et al.*, 2009).

Le pâturage paraît donc, dans la zone étudiée, avoir des influences en partie contradictoires sur la biodiversité des mares temporaires. D'une part, il limite le développement des espèces les plus sensibles (*Eleocharis palustris*, *Glyceria spicata*, *Ophioglossum lusitanicum*) ; d'autre part, il favorise l'expression d'une flore héliophile pionnière comprenant de nombreuses espèces à forte valeur patrimoniale (*Isoetes velata*, *Lythrum borysthenticum*, *Pilularia minuta*, etc.). Dans l'optique de conserver la biodiversité, autant en termes d'espèces que de communautés, il apparaît nécessaire de maintenir une mosaïque paysagère comprenant à la fois des zones pâturées et non pâturées. Une situation comparable est rapportée pour le Portugal, où l'existence des mares temporaires a longtemps été compatible avec des activités agropastorales traditionnelles diversifiées, mais se trouve aujourd'hui menacée par l'intensifi-

cation de l'agriculture et le développement du tourisme (Pinto-Cruz *et al.*, 2009). Le pâturage modéré est d'ailleurs souvent utilisé comme moyen de gestion de la diversité floristique des zones humides (Gordon *et al.*, 1990 ; Dumont *et al.*, 2007). Dans cette optique, il doit être réalisé sous le contrôle de scientifiques ou de gestionnaires, capables d'évaluer les changements des communautés végétales et d'orienter les pratiques en fonction. Au vu de la rareté et de la petitesse des mares temporaires de Tunisie, qui les rendent extrêmement vulnérables à toute perturbation, la mise en place d'une telle gestion est urgente pour préserver leur biodiversité. Ceci est d'autant plus vrai que les pratiques agropastorales locales, jusqu'à présent extensives, évoluent rapidement sous l'influence des pouvoirs publics qui cherchent à développer l'économie de la région. L'intensification et l'expansion des activités humaines est une des causes majeures de disparition des mares temporaires à l'échelle du bassin méditerranéen (Grillas *et al.*, 2004 ; Pinto-Cruz *et al.*, 2009).

REMERCIEMENTS

Le travail présenté a bénéficié d'un financement Egide-CMCU (PHC Utique 07G0908), CMPTM (08-TM 82), et U.R. Biogéographie, Climatologie Appliquée et Dynamique Erosive, FLAHM, Université de la Manouba. Nous remercions les trois relecteurs anonymes de leur intérêt pour cette étude, et de leur contribution à l'amélioration du manuscrit. Cette publication est la contribution ISEM 2013-080.

RÉFÉRENCES

- BAGELLA, S., CARIA, M.C., FARRIS, E. & FILIGHEDDU, R. (2009a). — Phytosociological analyses in Sardinian Mediterranean temporary wet habitats. *Fitosociologia*, 46: 11-26.
- BAGELLA, S., CARIA, M.A., FARRIS, E. & FILIGHEDDU, R.S. (2009b). — Spatial-time variability and conservation relevance of plant communities in Mediterranean temporary wet habitats: a case study in Sardinia (Italy). *Plant Biosyst.*, 143: 435-442.
- BATES, B., KUNDZEWICZ, Z.W., WU, S. & PALUTIKOF, J. (2008). — *Climate change and water*. Technical paper of the Intergovernmental Panel for Climate Change, IPCC Secretariat, Geneva, Switzerland.
- BAUDER, E.T. (2000). — Inundation effects on small-scale plant distributions in San Diego, California vernal pools. *Aquat. Ecol.*, 34: 43-61.
- BERGMEIER, E. (2001). — Seasonal pools in the vegetation of Gavdos (Greece) -in situ conservation required. *Bocconea*, 13: 511-516.
- BERGMEIER, E. & RAUS, T. (1999). — Verbreitung und Einnischung von Arten der Isoeto-Nanojuncetea in Griechenland. *Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz*, 17: 463-479.
- BLISS, S.A. & ZEDLER, P.A. (1998). — The germination process in vernal pools: sensitivity to environmental conditions and effects on community structure. *Oecologia*, 113: 67-73.
- BOUAHIM, S., RHAZI, L., AMAMI, B., SAHIB, N., RHAZI, M., WATERKEYN, A., ZOUAHRI, A., MESLEARD, F., MULLER, S.D. & GRILLAS, P. (2010). — Impact of grazing on the species richness of plant communities in Mediterranean temporary pools (western Morocco). *C. R. Biologies*, 333: 670-679.
- CHAMBERS, P.A. & PREPAS, E.E. (1990). — Competition and coexistence in submerged aquatic plant communities: the effects of species interaction versus abiotic factors. *Freshwater Biol.*, 23: 541-550.
- CHEVASSUT, G. (1956). — Les groupements végétaux du marais de la Rassauta. *Ann. Inst. Agr. Serv. Rech. Exp. Agr. Algérie*, 10 : 1-96.
- CHEVASSUT, G. & QUÉZEL, P. (1956). — Contribution à l'étude des groupements végétaux de mares temporaires à *Isoetes velata* et des dépressions humides à *Isoetes hystrix* en Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 47: 60-73.
- CROWE, E.A., BUSACCA, A.J., REGANOLD, J.P. & ZAMORA, B.A. (1954). — Vegetation zones and soil characteristics in vernal pools in the Channeled Scabland of eastern Washington. *West. N. Am. Nat.*, 54: 234-247.
- CUÉNOD, A. (1954). — *Flore analytique et synoptique de la Tunisie (Cryptogames Vasculaires, Gymnospermes et Monocotylédones)*. Imprimerie SEFAN, Tunis.
- DAOUD-BOUATTOUR, A., MULLER, S.D., FERCHICHI-BEN JAMAA, H., GHRABI-GAMMAR, Z., RHAZI, L., GAMMAR, A.M., KARRAY, M.R., SOULIÉ-MÄRSCHÉ, I., ZOUAÏDIA, H., DE BÉLAIR, G., GRILLAS, P. & BEN SAAD-LIMAM, S. (2009). — Recent discovery of the small pillwort (*Pilularia minuta* Durieu, Marsileaceae) in Tunisia: Hope for an endangered emblematic species of Mediterranean temporary pools? *C. R. Biologies*, 332: 886-897.
- DAOUD-BOUATTOUR, A., MULLER, S.D., FERCHICHI-BEN JAMAA, H., BEN SAAD-LIMAM, S., RHAZI, L., SOULIÉ-MÄRSCHÉ, I., ROUISSI, M., TOUATI, B., BEN HAJ JILANI, I., GAMMAR, A.M. & GHRABI-GAMMAR, Z. (2011). — Conservation of Mediterranean wetlands: Interest of historical approach. *C. R. Biologies*, 334: 742-756.

- DE BÉLAIR, G. (2005). — Dynamique de la végétation de mares temporaires en Afrique du Nord. *Ecol. Medit.*, 31: 1-18.
- DE FOUCAULT, B. (1988). — Les végétations herbacées basses amphibies: Systématique, structuralisme, synsystématique. *Diss. Bot.*, 121: 1-150.
- DEIL, U. (2005). — A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands – a global perspective. *Phytocoenologia*, 35: 533-705.
- DIMANCHE, P. & SCHOENENBERGER, A. (1970). — *Description des milieux des Mogods et de Kroumirie*. Institut national de Recherches forestières, Tunis.
- DUMONT, B., FARRUGGIA, A. & GAREL, J.P. (2007). — Pâturage et biodiversité des prairies permanentes. *Rencontre Recherche Ruminants*, 14: 17-24.
- ESPIRITO SANTO, D. & ARSÉNIO, P. (2005). — Influence of land use on the composition of plant communities from seasonal pond ecosystems in the Guadiana Valley Natural Park (Portugal). *Phytocoenologia*, 35: 267-281.
- FERCHICHI-BEN JAMAA, H., MULLER, S.D., DAOUD-BOUATTOUT, A., GHRABI-GAMMAR, Z., RHAZI, L., SOULIÉ-MÄRSCHÉ, I., OUALI, M. & BEN SAAD-LIMAM, S. (2010). — Structures de végétation et conservation des zones humides temporaires méditerranéennes : la région des Mogods (Tunisie septentrionale). *C. R. Biologies*, 333: 265-279.
- GALEWSKI, T. (2008). — *Vers un observatoire des zones humides méditerranéennes: Evolution de la biodiversité de 1970 à nos jours*, Rapport MedWet (Convention Ramsar), Tour du Valat, Le Sambuc.
- GALLEGO-FERNANDEZ, J.B., GARCIA-MORA, M.R. & GARCIA-NOVO, F. (1999). — Small wetlands lost: a biological conservation hazard in Mediterranean landscapes. *Environ. Conserv.*, 26: 190-199.
- GAUTHIER-LIÈVRE, L. (1931). — Recherches sur la flore des eaux continentales de l'Afrique du Nord. *Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, mémoire hors-série.
- GHRABI-GAMMAR, Z., DAOUD-BOUATTOUT, A., FERCHICHI, H., GAMMAR, A.M., MULLER, S.D., RHAZI, L. & LIMAM-BEN SAAD, S. (2009). — Flore vasculaire rare, endémique et menacée des zones humides de Tunisie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 64: 19-40.
- GORDON, I.J., DUNCAN, P., GRILLAS, P. & LECOMTE, T. (1990). — The use of domestic herbivores in the conservation of biological richness of European wetlands. *Bull. Ecol.*, 21: 49-60.
- GOUGH, L. & GRACE, J.B. (1998). — Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology*, 79: 1586-1594.
- GRILLAS, P., GAUTHIER, P., YAVERCOVSKI, N. & PERENNOU, C. (2004). — *Mediterranean temporary pools*. Tour du Valat, Arles (2 vols).
- GRILLAS, P. & ROCHÉ, J. (1997). — *Végétation des marais temporaires. Écologie et gestion*. Conservation des zones humides méditerranéennes 8, Tour du Valat, Le Sambuc.
- GULMON, S.L. (1992). — Patterns of seed-germination in Californian serpentine grasslands species. *Oecologia*, 89: 27-31.
- HOGENBIRK, J.C. & WEIN, R.W. (1992). — Temperature effects on seedling emergence from boreal wetland soils: implications for climate change. *Aquat. Bot.*, 42: 361-373.
- JARITZ, G. & SCHULKE, E. (1972). — *Premières expériences sur les pâturages à base de trèfle souterrain en grande culture dans le Nord-Ouest de la Tunisie*. Documents techniques n° 63, INRAT, Ariana.
- JEFFRIES, M. (2008). — The spatial and temporal heterogeneity of macrophyte communities in thirty small, temporary ponds over a period of ten years. *Ecography*, 31: 765-775.
- JOHNSTONE, I.M. (1986). — Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biol. Rev.*, 61: 369-394.
- KASSAB, A. (1979). — L'homme et le milieu naturel dans les régions de Sejnane et Tabarca. *Méditerranée*, 35: 39-46.
- KEELEY, J.E. & ZEDLER, P.H. (1998). — Characterization and global distribution of vernal pools. Pp 1-14 in: C.W. Witham, E.T. Bauder, D. Belk, W.R. Ferren & R. Ornduff (eds.). *Ecology, conservation, and management of vernal pool ecosystems*, Sacramento.
- KOPECKO, K.J.P. & LATHROP, E.W. (1975). — Vegetation zonation in a vernal marsh on the Santa Rosa Plateau of Riverside County, California. *Aliso*, 8: 281-288.
- LE DANTEC, C., SUC, J.-P., SUBALLYOVA, D., VERNET, J.-L., FAUQUETTE, S. & CALLEJA, M. (1998). — Évolution floristique des abords de la mare de Grammont (Montpellier, sud de la France) depuis un siècle : disparition d'*Isoetes setacea* Lam. *Ecol. Medit.*, 24: 159-170.
- LE FLOC'H, E., BOULOS, L. & VÉLA, E. (2010). — *Flore de Tunisie, Catalogue synonymique commenté*. Banque Nationale de Gènes, Tunis.
- LE FLOC'H, J. (1959). — *Etude pédologique de la plaine de Sedjenane et de ses abords*. S/Pédologique, Tunis.
- LE HOUÉROU, H.N. (1981). — Impact of man and his animals on Mediterranean vegetation. in: F. di Castri *et al.* (eds.). *Mediterranean-type shrublands*, New York, Elsevier Sci. Pub. Co.
- LORENZONI, C. & PARADIS, G. (2000). — Phytosociologie des mares temporaires méditerranéennes : les Tre Padule et la Padule Maggiore (Suartone, commune de Bonifacio, Corse). *Coll. Phyt.*, 27: 571-593.
- LUNDHOLM, J.T. & LARSON, D.W. (2004). — Experimental separation of resource quantity from temporal variability: seedling responses to water pulses. *Oecologia*, 141: 346-352.
- MAIRE, R. (1952-1987). — *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Le Chevalier, Paris, (16 vols).
- MÉDAIL, F., MICHAUD, H., MOLINA, J., PARADIS, G. & LOISEL, R. (1998). — Conservation de la flore et de la végétation des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne. *Ecol. Medit.*, 24: 119-134.

- MÉDAIL, F. & QUÉZEL, P. (1999). — Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conserv. Biol.*, 13: 1510-1513.
- METGE, G. (1986). — *Étude des écosystèmes hydromorphes (dayas et merjas) de la meseta occidentale marocaine*. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille III, Marseille, France.
- PANTIS, J. & MARDIRIS, T.A. (1992). — The effects of grazing and fires on degradation processes of Mediterranean ecosystems. *Isr. J. Bot.*, 41: 233-242.
- PARADIS, G. & POZZO DI BORGO, M.L. (2005). — Étude phytosociologique et inventaire floristique de la réserve naturelle des Tre Padule de Suartone (Corse). *J. Bot. Soc. Bot. Fr.*, 30: 27-103.
- PHILIPPI, G. (1968). — Zur Kenntnis der Zwergbinsengesellschaften (Ordnung der *Cyperetalia fuscii*) des Oberrheingebietes. *Veröff. Landesstelle Nat.schutz Landsch.pfl. Baden-Württ.*, 36: 65-130.
- PINTO-CRUZ, C., MOLINA, J.A., BARBOUR, M., SILVA, V. & ESPÍRITO-SANTO, M.D. (2009). — Plant communities as a tool in temporary ponds conservation in SW Portugal. *Hydrobiologia*, 643: 11-24.
- POTTIER-ALAPETITE, G. (1952). — Note préliminaire sur l'*Isoetion* tunisien. *Sessions Extr. Soc. Bot. Fr.* 99: 4-6.
- POTTIER-ALAPETITE, G. (1958). — Intérêt phytogéographique de la région de Sedjenane en Tunisie. *Vegetatio*, 8: 176-180.
- POTTIER-ALAPETITE, G. (1979-1981). — *Flore de la Tunisie (Angiospermes-Dicotylédones)*. Publications scientifiques tunisiennes. Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche Scientifique, Ministère de l'Agriculture, Tunis, (2 vols).
- QUÉZEL, P. (1998). — La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation. *Ecol. Médit.*, 24:111-117.
- RHAZI, L. (2001). — *Étude de la végétation des mares temporaires et l'impact des activités humaines sur la richesse et la conservation des espèces rares au Maroc*. Thèse d'état, Université Hassan II, Faculté des Sciences Ain Chock, Casablanca, Maroc.
- RHAZI, L., GRILLAS, P., MOUNIROU TOURÉ, A. & TAN HAM, L. (2001a). — Impact of land use in catchment and human activities on water, sediment and vegetation of Mediterranean temporary pools. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. Vie*, 324: 165-177.
- RHAZI, L., GRILLAS, P., RHAZI, M. & AZNAR, J.C. (2009). — Ten-year dynamics of vegetation in a Mediterranean temporary pool in western Morocco. *Hydrobiologia*, 634: 185-194.
- RHAZI, L., GRILLAS, P., SABER, E., RHAZI, M., BRENDONCK, L. & WATERKEYN, A. (2012). — Vegetation of Mediterranean temporary pools: a fading jewel? *Hydrobiologia*, 689: 23-36.
- RHAZI, L., GRILLAS, P., TAN HAM, L. & EL KHYARI, D. (2001b). — The seed bank and the between-years dynamics of the vegetation of a Mediterranean temporary pool (NW Morocco). *Ecol. Médit.*, 27: 69-88.
- RHAZI, L., RHAZI, M., GRILLAS, P. & EL KHYARI, D. (2006). — Richness and structure of plant communities in temporary pools from western Morocco: influence of human activities. *Hydrobiologia*, 570: 197-203.
- RHAZI, M., GRILLAS, P., MÉDAIL, F. & RHAZI, L. (2005). — Consequences of shrub clearing on the richness of aquatic vegetation in oligotrophic seasonal pools in Southern France. *Phytocoenologia*, 35: 489-510.
- ROUX, M. (1999). — *Statos, méthodes statistiques pour la biologie, version 1.7*. Université Aix-Marseille-3, Marseille.
- WARD, J.H. (1963). — Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Amer. Statist. Assoc.*, 58: 236-244.
- WILLIAMS, D.D. (2006). — *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford.
- ZACHARIAS, I. & ZAMPARAS, M. (2010). — Mediterranean temporary ponds. A disappearing ecosystem. *Biodivers. Conserv.*, 19: 3827-3834.
- ZEDLER, P.H. (1984). — Micro-distribution of vernal pool plants of Kearney Mesa, San Diego Co. in: S. Jain & P. Moyle (eds.), *Vernal Pools and Intermittent Streams*. Institute of Ecology Publication, 28, University of California, Davis, CA.
- ZEDLER, P.H. (1987). — The ecology of Southern California vernal pools: a community profile. *U. S. Fish & Wildlife Service Biological Report*, 85: 7-11.
- ZEDLER, P.H. (1990). — Life histories of vernal pool vascular plants. Pp 123-146 in: D.H. Ikeda & R.A. Schlising (eds.), *Vernal Pool Plants: Their Habitat and Biology*. Studies from the Herbarium, 8, California State University, Chico, CA.
- ZOUAÏDIA, H. (2003). — *Contribution à l'étude écologique d'un complexe de mares temporaires « Mares Gauthier »*. Mémoire d'ingénieur d'état, Université Badji Mokhtar, Annaba, Algérie.