

Dynamique de la végétation de mares temporaires en Afrique du Nord (Numidie orientale, NE Algérie)

Gérard de Bélair

Laboratoire de recherche sur les zones humides (LRZH), Université Badji Mokhtar, BP533, 23000 Annaba, Algérie.
Email : gerard_de_belair@yahoo.com

Résumé

La dynamique écologique des milieux endoréiques temporaires méditerranéens a été peu étudiée en Afrique du Nord, et jamais en Numidie (NE algérien). Dans cette région, 26 mares temporaires ont fait l'objet de suivis phytoécologiques et hydrologiques et la végétation a été systématiquement échantillonnée chaque mois durant l'hydropériode, au cours de trois cycles annuels (1998-2001). Les stations étudiées sont distribuées le long de deux transects de 90 km environ. Une analyse inter-classes a été appliquée sur un tableau rassemblant 539 relevés et 136 espèces végétales. Cette analyse a pour but de séparer deux effets, l'un temporel qui permet de décrire la succession des espèces, l'autre spatial qui est relatif à la typologie stationnelle. Les résultats permettent de distinguer nettement deux périodes dans l'année (été/automne et hiver/printemps), définies notamment par la présence de *Panicum repens* d'une part et de *Ranunculus baudotii* d'autre part. La typologie aboutit à définir trois groupes parmi les mares, déterminés successivement par : groupe 1, *Characeae* et *Juncus acutus* ; groupe 2, *Callitriche obtusangula* et *Isoetes velata subsp. typica* ; groupe 3, *C. obtusangula* et *Alisma plantago-aquatica*. Une annexe comporte une description détaillée des 26 hydrosystèmes de mares temporaires et permet d'en percevoir la richesse floristique, incluant la présence remarquable d'un élément original représentatif d'une « poche relictuelle afrotropicale ».

Mots-clés

Mares temporaires, analyse inter-classes, succession végétale, typologie, biogéographie, élément afrotropical.

Abstract

The temporary ponds have been less studied in Northern Africa than in Mediterranean Europe. Moreover, no study is devoted to the ecology of these ponds in Numidia (North-Eastern Algeria). Thus to fill this gap, we have surveyed 26 temporary ponds and we have examined the fluctuations of plant assemblages and hydrology. These samples were performed monthly (nine months) during the hydroperiod and along three annual cycles (1998-2001). The studied ponds are distributed along two transects of 90 km. We obtain a table of 539 relevés and 136 plant taxa. This table was submitted to an ACP and then to a Discrimin : Between analysis. This analysis allows to distinguish temporal and spatial effects : the first describes the succession of taxa, and the second the typology of ponds. Our results show that the temporal effect conveyed two periods (summer-autumn and winter-spring) with respectively *Panicum repens* and *Ranunculus baudotii*. The spatial effect permits to divide the twenty-six temporary ponds into three groups: group 1, *Characeae* and *Juncus acutus*; group 2, *Callitriche obtusangula* and *Isoetes velata subsp. typica*; group 3, *C. obtusangula* and *Alisma plantago-aquatica*. An appendix includes a detailed description of these 26 temporary ponds, with some data related to plant richness and a focus about the most outstanding biogeographic elements present within the « afrotropical relict pocket ».

Key-words

Temporary ponds, discrimin: between analysis, plant succession, typology, biogeography, afrotropical element.

INTRODUCTION

La flore et la végétation des mares temporaires méditerranéennes ont fait l'objet de nombreux travaux et synthèses récents (Quézel, 1998 ; Médail *et al.*, 1998 ; Marti & Esteban, 2001 ; Rhazi *et al.*, 2003 ; Grillas *et al.*, 2004 ; Deil, 2005). Leur intérêt et leur originalité biogéographique et écologique ne sont plus à démontrer à l'échelle du bassin méditerranéen, mais les études phytodynamiques de ces milieux complexes demeurent peu nombreuses, particulièrement au sud de la Méditerranée alors que ces mares subissent des impacts anthropiques majeurs (Rhazi *et al.*, 2001).

L'Algérie, et plus particulièrement la Numidie (au sens des divisions biogéographiques proposées par Quézel & Santa, 1962-1963), est riche en mares temporaires répondant aux critères Ramsar (Grillas *et al.*, 2004). Plus d'une centaine d'entre elles ont été échantillonnées de 1995 à 2001 (Samraoui & de Bélaïr, 1997, 1998). Un certain nombre d'études avait été effectué auparavant sur l'Algérie de manière sporadique, incluant des travaux non seulement sur les Spermaphytes ou les Ptéridophytes, mais également sur les algues d'eaux douces : Cyanophycées, Diatomées, Myxophycées et Chlorophycées et, notamment, les Charophycées (Lefranc, 1865 ; Gauthier-Lièvre, 1937 ; Feldmann, 1946 ; Morgan, 1982 ; Stevenson *et al.*, 1989). Gauthier-Lièvre (1937) présente, dans sa thèse, un historique très détaillé des travaux réalisés en Algérie et, plus particulièrement en Numidie, sur les zones humides. Cette auteur soulignait « *qu'en Algérie, les conditions optimales pour le développement d'une flore riche et variée sont réalisées sur toute l'étendue du secteur numidien, car c'est là que la pluviosité est la plus élevée et que se trouvent sur de grandes surfaces des affleurements de terrains siliceux, en l'espèce des grès éocènes* ».

Tous ces motifs nous ont amené à choisir 26 mares temporaires de Numidie orientale, dispersées le long d'un axe de 90 km environ. Sur les cinq campagnes réalisées de 1996 à 2001, seules les trois dernières campagnes ont été retenues en raison de l'effort homogène d'échantillonnage exercé durant ces trois cycles (1998-2001) sur les 26 stations. L'objectif envisagé de cette étude était triple : (i) évaluer la biodiversité végétale de ces mares, (ii) étudier la succession des espèces dans le temps (structure temporelle), et (iii) définir la typologie stationnelle (structure spatiale) des mares, dont seule une étude partielle portant sur un seul cycle avait été déjà présentée (de Bélaïr, 2004). Ces deux dernières questions sont souvent soulevées par les écologues à partir de recherches en hydrobiologie, sur la flore comme sur la

faune (Degiorgi & Grandmottet, 1993 ; Bornette *et al.*, 1994 ; Gaertner *et al.*, 1998). Cette approche dynamique se base sur les analyses statistiques multivariées qui ont déjà fait leur preuve en milieu aquatique (Dolédéc & Chessel, 1987, 1989 ; Beffy & Dolédéc, 1991). Une double analyse, interclasses (mois et stations), des données floristiques permet de séparer l'effet temporel de l'effet spatial et permet de discriminer les facteurs responsables de l'évolution de la végétation de ces mares temporaires de Numidie.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Zone d'étude

La Numidie forme une unité biogéographique précise, développée en croissant autour du Djebel Edough (sommet : 1 008 m) à l'Ouest d'Annaba (fig. 1). Elle est délimitée au Nord par la Méditerranée, au Sud par un ensemble de collines d'altitude moyenne (massifs de la Medjerda et de Guelma), n'excédant pas les 1 200 m (Djebel Rhorra, à la frontière tunisienne), à l'Est par la frontière algéro-tunisienne, correspondant au « rebroussement » de l'Atlas tellien vers la mer (Joleaud, 1936) et à l'Ouest par le massif de Filfila.

À l'Est comme à l'Ouest de ce massif, se sont développés, au Quaternaire récent, deux ensembles dunaires, pouvant atteindre 100 m et formant barrage pour les eaux d'amont. Aussi, les apports hydriques abondants des oueds, rejoignant les plaines sub-littorales numidiennes de faible altitude (1 à 5 m), atteignent difficilement la mer et forment de nombreux méandres ; c'est le cas, à l'Est, des oueds El Kébir Est et Bou Namoussa, drainant tous les oueds secondaires sur près de 50 km par un seul exutoire (oued Mafragh) et Seybouse, tandis qu'à l'Ouest, un seul oued, El Kébir Ouest, draine toutes les eaux d'amont. Ces plaines, où l'écoulement est difficile, sont donc facilement inondables et favorisent la formation de nombreux marais (garâas) et mares de surface variable. De plus, un ensemble de phénomènes tectoniques explique la présence d'un grand marais, d'une lagune et de deux lacs ; de plus, toutes les plaines sublittorales sont soumises à un phénomène de subsidence (Marre, 1992). Les dunes elles-mêmes recèlent de très nombreux hydrosystèmes plus ou moins éphémères, liées aux ondulations du massif dunaire et alimentées par la remontée hivernale de la nappe hydrique.

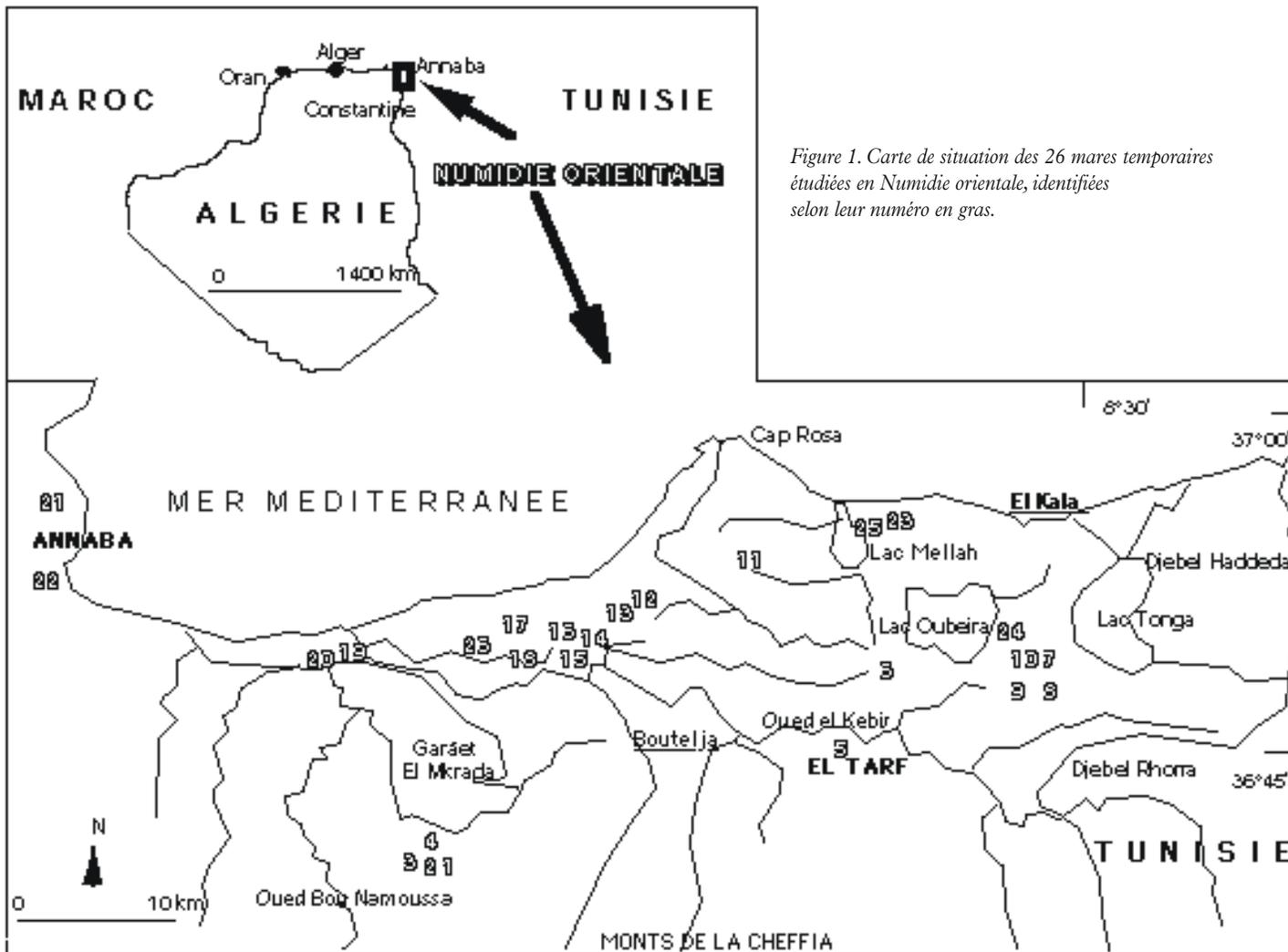


Figure 1. Carte de situation des 26 mares temporaires étudiées en Numidie orientale, identifiées selon leur numéro en gras.

Cette géomorphologie contrastée détermine un vaste éventail d'hydrosystèmes endoréiques, dont l'alimentation hydrique est assurée temporairement par les pluies, les inondations ou la nappe hydrique. Ces mares temporaires peuvent être groupées en quatre types, en fonction de leur environnement géomorphologique : dunes, plaines alluvionnaires, plaines colluvionnaires et collines gréseuses (tableau 1 : paramètres mésologiques et annexes). Les mares étudiées sont réparties le long de deux axes routiers, d'Ouest en Est depuis Annaba : la RN 44 au Sud et le CW 109 au Nord. Le premier axe traverse les plaines sublittorales, le second longe le massif dunaire de Boutelja (fig. 1).

Échantillonnages

Durant chaque hydropériode (tableau 2), la végétation de 26 mares a été systématiquement échantillonnée chaque

mois lors de trois cycles, répartis entre les années 1998-1999, 1999-2000 et 2000-2001. Ont été intégrés, dans la mesure du possible, des relevés précédant la période d'inondation ou lui succédant. Il s'avère ainsi possible de décrire la végétation résistante à l'assèchement, sinon même une flore particulière précédant l'hydropériode ou lui succédant. Deux cas ont été distingués :

— Toutes les hydrophytes, hygrophytes et amphiphytes sont affectées d'un indice d'abondance-recouvrement de 1 à 10. La somme de ces indices pour une mare à une date donnée peut excéder 10 en raison de la présence de plusieurs strates :

* hydriques : hydrophytes flottantes, enracinées, submergées, hygrophytes au milieu desquelles se développent des hydrophytes, etc., occupant donc des lames d'eau différentes ;

* aériennes : en raison de l'importance de l'ombre dans les paramètres écologiques, il a été tenu compte

Tableau 1. Paramètres mésologiques de vingt-six mares (analyses effectuées par la Tour du Valat).

Table 1. Mesological parameters of twenty-six ponds (analyses carried out by Tour du Valat).

N° Analyses	Mares	Altitude (m)	Surface (ares)	Profondeur (cm)	Argile (%)	Limon	Sable fin	Sable grossier	pH	Unité
1	Fe1	3	0.5	120	24.9	15.9	22.6	15.5	4.70	morphologique plaine alluvionnaire
2	Fe2	3	0.5	120	43.1	14.1	9.5	4.4	4.05	plaine alluvionnaire
3	Fe3	3	0.5	80	44.7	13.8	7.2	4.1	3.90	plaine alluvionnaire
4	Fe4	3	0.5	120	43.1	14.1	9.5	4.4	4.05	plaine alluvionnaire
5	Fren	18	7.0	75	45.3	7.5	2.3	0.2	7.90	plaine alluvionnaire
6	Mess	28	4.5	80	34.3	9.0	17.3	27.0	4.80	plaine colluvionnaire
7	Gau1	35	10.0	40	21.0	18.3	24.7	18.1	5.60	plaine colluvionnaire
8	Gau2	35	3.5	45	21.0	18.3	24.7	18.1	5.60	plaine colluvionnaire
9	Gau3	35	2.0	65	37.8	8.2	7.1	16.4	4.80	plaine colluvionnaire
10	Gau4	35	2.5	70	37.8	8.2	7.1	16.4	4.80	plaine colluvionnaire
11	Fedj	110	6.5	100	19.9	10.8	29.9	26.8	5.00	colline gréseuse
12	Gera	15	3.5	50	22.1	4.5	5.6	56.7	6.25	dune
13	Isoe	20	3.0	25	14.4	3.3	6.2	66.9	5.70	dune
14	Ecol	15	3.5	42	23.5	6.6	8.3	44.7	5.35	dune
15	Sud	8	5.5	70	6.0	1.2	5.2	85.8	6.05	dune
16	Hrib	10	6.0	130	5.8	0.5	3.6	88.1	4.20	dune
17	Tama	28	3.5	120	11.3	2.0	19.5	63.6	6.70	dune
18	Carr	18	3.5	100	4.3	0.7	4.8	88.7	5.95	dune
19	Mafr	2	6.5	86	6.1	0.7	5.3	87.4	8.35	dune
20	Sang	3	7.0	86	6.3	0.5	7.0	84.7	8.25	dune
21	Bouk	1	20.0	90	20.0	14.6	25.1	24.1	7.75	plaine alluvionnaire
22	Sali	3	100.0	45	56.0	5.9	3.7	0.4	8.15	plaine alluvionnaire
23	Rupp	2	15.0	70	4.3	0.5	2.2	92.5	7.45	dune
24	Frin	30	2.0	25	5.1	0.5	7.3	85.9	5.60	rives lac: dune
25	Bleu	8	0.5	90	5.1	1.3	5.5	86.8	5.45	dune
26	Buto	9	15.0	70	61.3	1.7	1.1	2.3	5.80	plaine alluvionnaire

Tableau 2. Hydropériodes de 26 mares temporaires durant 3 cycles.

Table 2. Hydroperiods of twenty-six ponds for three cycles.

1998-99												
r. relevé.	Sept.	Oct.	Nov.	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	
Pluviosité (Salines)	63	61	237	64	157	103	48	44	38	9	13	
Pluviosité (El Kala)	54.1	90	241.2	95.2								
N°												
1				r	r	r	r	r	r	r	r	sec
2				r	r	r	r	r	r	r	r	sec
3				r	r	r	r	r	r	r	r	sec
4				r	r	r	r	r	r	r	r	sec
5				r	r	r	r	r	r	r	r	sec
6				r	r	r	r	r	r	r	r	r
7			r	r	r	r	r	r	r	r	r	sec
8			r	r	r	r	r	r	r	r	r	sec
9			r	r	r	r	r	r	r	r	r	sec
10			r	r	r	r	r	r	r	r	r	sec
11			r	r	r	r	r	r	r	r	r	r (faibl en eau)
12			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
13			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
14			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
15			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
16			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
17			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
18			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
19			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
20			r	r	r	r	r	r	r	r	r	
21			r	r	r	r	r	r	r	r	r	faibl en eau
22			r	r	r	r	r	r	r	r	r	sec
23			r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
24			r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
25			r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
26			r	r	r	r	r	r	r	r	r	r

1999-2000 (suite)										
N°	Mares									
		3,13, 20.XII.1999	10,24, I.2000	4,14,21,II.	13,20.III.	10,24.IV.	8,15,29.V.	519,VI		
1	Fe1	à sec: r	r	r	r	r	r	r	r	r
2	Fe2	à sec: r	r	r	r	r	r	r	r	r
3	Fe3	à sec: r	r	r	r	r	r	r	r	r
4	Fe4	à sec: r	r	r	r	r	r	r	r	r
5	Fré	r	r	r	r	r	à sec			
6	Mes	r	r	r	r	r	quasi-sec: r	r		
7	Ga1	r	r	r	r	r	quasi-sec: r	r		
8	Ga2	r	r	r	r	r	quasi-sec: r	r		
9	Ga3	r	r	r	r	r	quasi-sec: r	r		
10	Ga4	r	r	r	r	r	quasi-sec: r	r		
11	Fedj	r	r	r	r	r	r	r	r	r
12	Gér	r	r	r	r	r	sec: r			
13	Iso	r	r	r	r	r	sec: r			
14	BeEc	r	r	r	r	r	r			
15	BeS	r	r	r	r	r	lab: r			
16	HrN	r	r	r	r	r	rédi: r			
17	Tam	r	r	r	r	r	r	r	r	r
18	Carr	r	r	r	r	r	r	3 bassins		
19	Maf	r	r	r	r	r	r	r	r	r
20	San	r	r	r	r	r	r	r	r	r
21	Bouk	r	r	r	r	r	r	r	r	r
22	Sal	r	r		r	r	r	3°bas: r		
23	Rup	r	r	r	r	r	r	r	r	r
24	ElFr		r	r	à sec: r					
25	MLB	r	r	r	r	r	r	r	r	r
26	But	r	r	r	r	r	r	r	r	sec

Tableau 3. Liste de 136 espèces végétales, inventoriées dans 26 marais de Numidie.

Table 3. Checklist of 136 plant species, sampled in twenty-six ponds of Numidia (Northeastern Algeria).

N° analyse	Code	Taxa analysés (Quezel & Santa, 1962-1963)	Taxa (selon Valdés et al., 2002)	N° analyse	Code	Taxa analysés (Quezel & Santa, 1962-1963)	Taxa (selon Valdés et al., 2002)
1	Agsv	<i>Agrostis semi-verticillata</i>	<i>Polygonum viridis</i>	69	Lyeu	<i>Lycopus europaeus</i>	
2	Albu	<i>Alopecurus bulbosus</i> subsp. <i>macrostachyos</i>		70	Lyhy	<i>Lythrum hyssopifolia</i>	
3	Alpa	<i>Alisma plantago-aquatica</i>		71	Lyju	<i>Lythrum junceum</i>	
4	Altr	<i>Allium triquetrum</i>		72	Lynu	<i>Lythrum numulariaefolia</i>	
5	Apr	<i>Apium crassipes</i>		73	Lysa	<i>Lythrum salicaria</i>	
6	Apno	<i>Apium nodiflorum</i>		74	Mepu	<i>Mentha pulegium</i>	
7	Atlit	<i>Atriplex litoralis</i>		75	Mero	<i>Mentha rotundifolia</i>	
8	Apa	<i>Atriplex patula</i>	<i>A. litoralis</i> ?	76	Myal	<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	
9	Atpo	<i>Atriplex portulacoides</i>	<i>Halmione portulacoides</i>	77	Naof	<i>Nasturtium officinale</i>	
10	Bere	<i>Bellis repens</i>		78	Oefi	<i>Oenanthe fistulosa</i>	
11	Bevu	<i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i>	<i>Beta maritima</i>	79	Oegl	<i>Oenanthe globulosa</i>	
12	Buum	<i>Buonomus umbellatus</i>		80	Oleu	<i>Olea europea</i>	
13	Cadi	<i>Carex divisa</i>		81	Orpr	<i>Ormenis praecox</i>	
14	Calpe	<i>Callitriche padanulata</i>	<i>C. brutia</i>	82	Padi	<i>Paspalum disichum</i>	
15	Caob	<i>Callitriche obusangula</i>		83	Pare	<i>Panicum repens</i>	
16	Capu	<i>Carex punctata</i>		84	Phau	<i>Phragmites australis</i>	
17	Catr	<i>Callitriche truncata</i>		85	Plco	<i>Plantago coronopus</i>	
18	Cede	<i>Genatophyllum demersum</i>		86	Pler	<i>Plantago crassifolia</i>	
19	Char	Characeae		87	Poal	<i>Populus alba</i>	
20	Chlo	Chlorophyceae		88	Poan	<i>Poa annua</i>	
21	Chmy	<i>Chrysanthemum myconis</i>		89	Poatr	<i>Poa trivialis</i>	
22	Ciefl	<i>Cicendia filiformis</i>		90	Pola	<i>Polygonum lapathifolium</i>	
23	Coco	<i>Cotula coronopifolia</i>		91	Poma	<i>Polygonum maritimum</i> subsp. <i>subspathaceum</i>	
24	Coli	<i>Corrigiola litoralis</i>		92	Pomo	<i>Polygonum monspeliensis</i>	
25	Graox	<i>Crataegus oxyacantha</i> subsp. <i>monogyna</i>		93	Pomod	<i>Potamogeton nodosus</i>	
26	Cyda	<i>Cynodon dactylon</i>		94	Pope	<i>Potamogeton pectinatus</i>	
27	Cyfl	<i>Cyperus flavescens</i>	<i>Pyperus flavescens</i>	95	Pore	<i>Potentilla reptans</i>	
28	Cylo	<i>Cyperus longus</i> subsp. <i>eu-longus</i>		96	Posa	<i>Polygonum salicifolium</i>	
29	Cyro	<i>Cyperus rotundus</i> subsp. <i>eu-rotundus</i>		97	Poiatr	<i>Potamogeton trichoides</i>	
30	Daal	<i>Damasonium alisma</i> subsp. <i>bourgei</i>		98	Raba	<i>Ranunculus baudouii</i>	
31	Disa	<i>Digitaria sanguinalis</i>		99	Rafi	<i>Ranunculus ficaria</i>	
32	Ectra	<i>Echinodorus ranunculoides</i>	<i>Baldellia ranunculoides</i>	100	Rahe	<i>Ranunculus hederaceus</i>	
33	Elal	<i>Elatine alsinastrum</i>		101	Rama	<i>Ranunculus macrophyllus</i>	

34	Elbr	<i>Elatine brochonii</i>		102	Ramu	<i>Ranunculus muricatus</i>	
35	Elemu	<i>Eleocharis multicaulis</i>		103	Raop	<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>	
36	Elhyd	<i>Elatine hydropter</i>		104	Rasa	<i>Ranunculus sardous</i>	
37	Elpa	<i>Eleocharis palustris</i>		105	Rasc	<i>Ranunculus sceleratus</i>	
38	Eupu	<i>Euphorbia pubescens</i>		106	Ratr	<i>Ranunculus trichophyllus</i>	
39	Fran	<i>Fraxinus angustifolia</i>		107	Ruco	<i>Rumex conglomeratus</i>	
40	Frlae	<i>Frankenia laevis</i>		108	Ruma	<i>Ruppia maritima</i>	
41	Fupu	<i>Fuirena pubescens</i>		109	Rupu	<i>Rumex pulcher</i>	
42	Gapa	<i>Gallium palustre</i>		110	Ruul	<i>Rubus ulmifolius</i>	
43	Ghfl	<i>Glyceria fluitans</i>		111	Saat	<i>Salix atrocinerea</i>	
44	Gilot	<i>Glinus lotoides</i>		112	Saleu	<i>Salicornia arabica (S. fruticosa)</i>	<i>Sarcocornia fruticosa</i>
45	Hola	<i>Holcus lanatus</i>		113	Saso	<i>Salsola soda</i>	
46	Iive	<i>Illecebrum verticillatum</i>		114	Sava	<i>Samolus valerandi</i>	
47	Irps	<i>Iris pseudo-acorus</i>		115	Sece	<i>Scirpus cernuus</i>	<i>Isolepis cernua</i>
48	Ishi	<i>Isoetes histrix</i>		116	Scho	<i>Scirpus holoschoenus</i>	<i>Scirpoides holoschoenus</i>
49	Isve	<i>Isoetes velata subsp. typica</i>		117	Scin	<i>Scirpus inclinatus</i>	
50	Juac	<i>Juncus acutus</i>		118	Sela	<i>Scirpus lactustris</i>	<i>Schoenoplectus lacustris</i>
51	Juan	<i>Juncus anceps</i>		119	Scma	<i>Scirpus maritimus</i>	<i>Bolboschoenus maritimus</i>
52	Juart	<i>Juncus articulatus</i>		120	Seni	<i>Schoenus nigricans</i>	
53	Jubu	<i>Juncus bufonius</i>		121	Seja	<i>Senecio jacobaea</i>	
54	Juca	<i>Juncus capitatus</i>		122	Sicr	<i>Silene coeli-rosa</i>	
55	Jucon	<i>Juncus conglomeratus</i>		123	Soni	<i>Solanum nigrum</i>	
56	Juef	<i>Juncus effusus</i>		124	Sper	<i>Sparganium erectum subsp. polyedrum</i>	
57	Juhe	<i>Juncus heterophyllus</i>		125	Spfl	<i>Spergula flaccida</i>	<i>Spergula fallax</i>
58	Juin	<i>Juncus inflexus</i>		126	Spsa	<i>Spergularia salina</i>	<i>Spergularia marina</i>
59	Juma	<i>Juncus maritimus</i>	<i>J. rigidus</i>	127	Taga	<i>Tamarix gallica</i>	
60	Jupy	<i>Juncus pygmaeus</i>		128	Trfi	<i>Trifolium filiforme</i>	
61	Jusu	<i>Juncus subulatus</i>		129	Trrep	<i>Trifolium resupinatum</i>	
62	Jute	<i>Juncus tenageia</i>		130	Trres	<i>Trifolium repens</i>	
63	Labi	<i>Laurentia bicolor</i>		131	Tyan	<i>Typha angustifolia subsp. australis</i>	
64	Lehex	<i>Leersia hexandra</i>	<i>Oryza hexandra ?</i>	132	Utex	<i>Utricularia exoleta</i>	
65	Lemi	<i>Lemna minor</i>		133	Utvu	<i>Utricularia vulgaris subsp. major</i>	
66	Lino	<i>Lippia nodiflora</i>	<i>Phyla nodiflora</i>	134	Veaa	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	
67	Loco	<i>Lotus corniculatus subsp. decumbens</i>		135	Woar	<i>Wolffia arrhiza</i>	
68	Lupa	<i>Ludwigia palustris</i>		136	Zapa	<i>Zanichellia palustris subsp. pedunculata</i>	

de la frondaison des arbres ou arbustes dominant partiellement ou totalement certaines mares (cf. Frênes, entièrement couvert par cette espèce, El Feïd 1, partiellement couvert par l'olivier ou Fedjouj, par le peuplier et le saule, etc.).

— Toutes les mésophytes ou espèces ripicoles présentes sont notées 1, en raison de leur présence constante et de l'information qu'elles apportent sur la formation végétale à laquelle appartiennent les mares.

Analyse inter-classes

Les données sont par la suite cumulées dans un tableau unique, comprenant la somme des relevés des trois campagnes (1998-2001), soient 539 relevés et 136 espèces végétales. Un tel tableau a été soumis à l'analyse inter-classes qui conduit à une description de la structure globale sur trois cycles. La liste des espèces et leurs codes sont rassemblés dans le tableau 3.

Une première analyse par Analyse en Composantes Principales (ACP) est nécessaire pour accéder à la suivante. Sur la base de cette ACP, il est alors possible d'effectuer l'analyse inter-classes, dont le déroulement est décrit dans le logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1996).

RÉSULTATS

Conséquences écologiques globales des hydropériodes

Les résultats hydrologiques montrent clairement que les trois cycles de mise en eau/assèchement sont très différents (tableau 2) : 8 mois pour le premier cycle, à peine 7 mois pour le deuxième, et 9 mois pour le dernier. Ceci reflète parfaitement la variabilité inter-annuelle des conditions climatiques en Afrique du Nord. Lorsque l'hydropériode est courte, certaines espèces végétales ne s'expriment pas, particulièrement en fin de cycle qui est brutalement interrompu par la période estivale ; c'est le cas par exemple des petites Gentianaceae comme *Exaculum pusillum* ou *Cicendia filiformis*. Par contre, les cycles des espèces principales (cf. analyses : ACP et Analyse inter-classes), comme *Callitriche obtusangula*, *C. truncata* et *Ranunculus baudotii* ont tendance à se chevaucher.

Si la majorité des mares se remet en eau simultanément, un certain nombre d'entre elles accusent un retard plus ou moins important (cas des mares El Feïd) ou elles achèvent brusquement leur cycle en raison de

perturbations externes tels que les labours et la mise en culture. Enfin, certaines mares peuvent se maintenir en eau au-delà de la période d'échantillonnage et présenter ainsi une hydropériode qui franchit la période estivale, si la pluviosité a été bien répartie tout au long de l'année (ex. Fedjouj, Tamaris, Mafragh ou Sangliers). Aussi, les statuts des mares, à l'intérieur d'une même campagne, sont variables : aux deux extrêmes, existent des mares temporaires très éphémères (hydropériode de 2 à 3 mois) comme El Frin, et des mares temporaires semi-permanentes où l'hydropériode peut, une année sur deux ou trois, franchir la période estivale. Seules les mares les plus profondes appartiennent à ce dernier ensemble.

Analyse inter-classes

L'inventaire des 26 mares étudiées et la réalisation de 539 relevés ont permis d'identifier 136 espèces végétales en Numidie, relevés qui ont été soumis à une ACP puis à une analyse inter-classes. Les quatre premiers facteurs de l'ACP (0.13, 0.09, 0.07 et 0.06) ne mettent pas en évidence une structure très forte des données. L'analyse inter-classes, concernant la succession des espèces dans le temps et la typologie des mares, a été précédée de deux tests de permutation, afin de déterminer la pertinence d'une telle analyse. Les tests sont dans les deux cas très significatifs.

Structure temporelle (fig. 2)

L'analyse interclasses affiche deux axes rassemblant la majorité de l'information (respectivement, 0.42 et 0.40).

L'axe 1 met en évidence dans la structure principale, deux groupes (2 semestres ?) :

— groupe 1 (automne-hiver surtout), marqué par la présence de *Panicum repens* (83), *Digitaria sanguinalis* (31), *Isoetes histrix* (48) et *Lippia nodiflora* (= *Phyla nodiflora*) (66) : mois d'octobre à décembre et mois de juin (1 à 3 et 9 dans la fig. 2) ;

— groupe 2 (printemps-été), dominé par *Ranunculus baudotii* (98), *Alisma plantago-aquatica* (3), *Apium crassipes* (5), *Myriophyllum alterniflorum* (76), *Poa annua* (88), *Ranunculus ophioglossifolius* (103), *R. sardous* (104), *Scirpus cernuus* (115) et *Scirpus maritimus* (119) : mois de janvier à mai (4 à 7 dans la fig. 2).

L'axe 2 distinguerait, dans la structure secondaire, deux nouveaux groupes, chevauchant chacun des groupes précédents ; il permet la séparation :

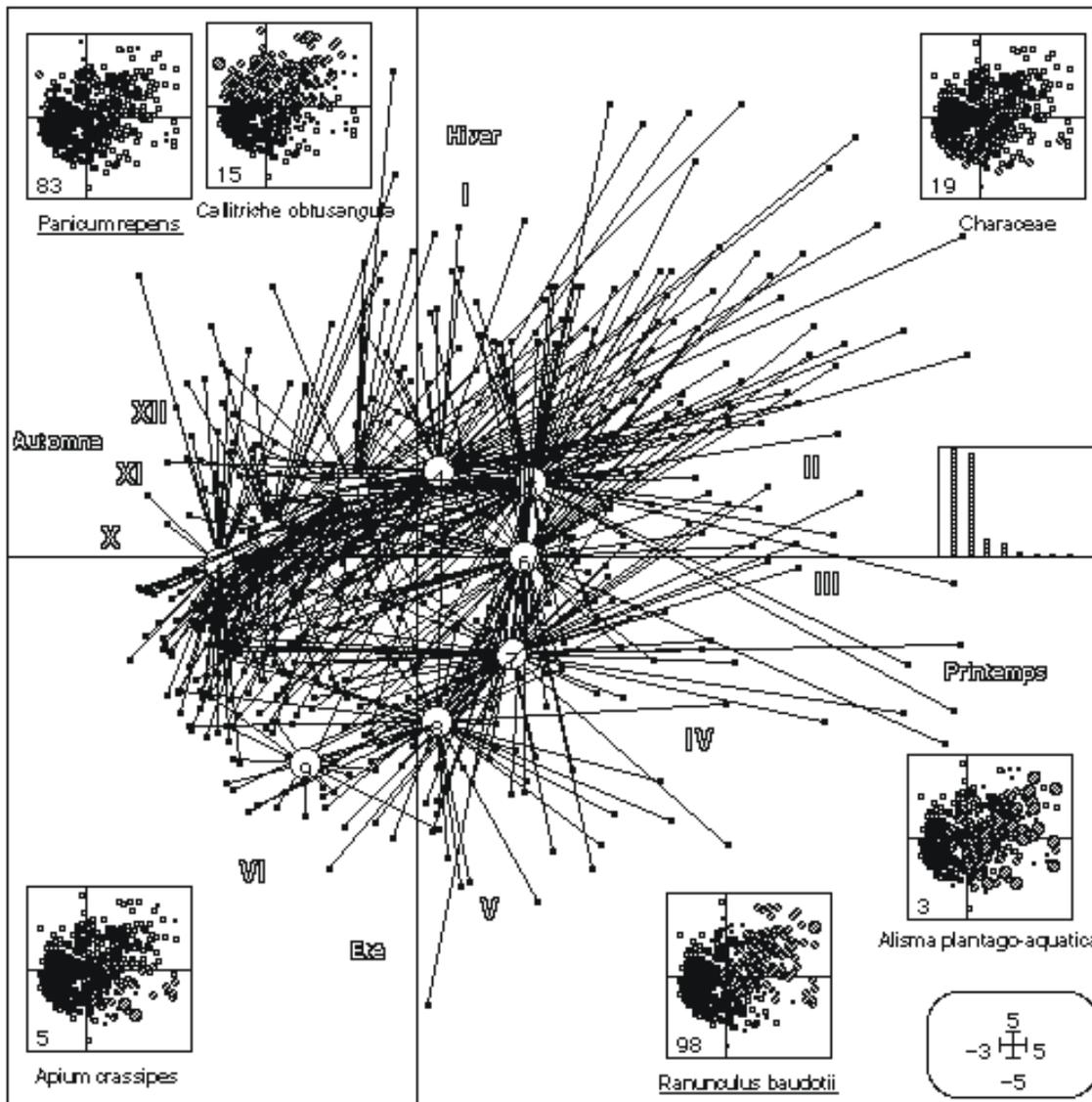


Figure 2. Structure temporelle de la végétation des 26 mares temporaires. Carte factorielle 1-2 de l'analyse inter-classes : 9 mois x 136 espèces végétales x 3 cycles. À droite, graphe des valeurs propres. Chaque mois, d'octobre à juin (chiffres romains : X à XII et I à VI), est figuré au centre (chiffres arabes : 1 à 9, entourés d'un cercle). Chaque relevé est au barycentre des relevés (figurés à l'extrémité des flèches par un carré noir), effectués sur 26 mares durant 3 cycles. La succession des espèces est présentée sous forme de quadrats, à échelle réduite de la carte factorielle initiale. La distribution de chaque espèce est figurée par des carrés blancs, lorsqu'elle est absente, par des cercles, lorsqu'elle est présente ; le diamètre de ces cercles est proportionnel à l'indice d'abondance. En caractères normaux, les espèces dominantes, en italiques, les espèces secondaires.

- des mois dominés par *Ranunculus baudotii* et *Callitriche obtusangula* (15 : en italiques dans la fig. 2) : mois 2 et 3 (novembre-décembre) dans le groupe 1, mois 4 et 5 (janvier-février) dans le groupe 2 ;
- des mois où se développent *Apium crassipes*, des *Characeae* (19) et *Lythrum hyssopifolia* (70), accompagnés de *Cyperus longus* (28), *Baldellia ranunculoïdes* (32), *Galium palustre* (42) et *Paspalum distichum* (82) : mois 1 et 9 (octobre et juin) d'une part, mois 6 à 8 (mars à mai) d'autre part.

Pouvons-nous en inférer que quatre saisons avec des nuances sont mises en évidence dans ce dernier découpage ? De plus, cette discrimination apporte-t-elle un élément nouveau à la réflexion ?

Structure spatiale (fig. 3)

L'analyse inter-classes repose sur deux axes qui récoltent une information nettement plus faible que dans l'analyse précédente (0.22 et 0.16) ; les autres axes seront abordés, mais ils n'apportent qu'une information limitée (axes 3 et 4 : 0.10 et 0.09).

L'axe 1 fait apparaître une structure principale, répartissant les mares en deux groupes :

- groupe 1 à *Characeae* (19) et *Juncus acutus* (50) qu'accompagnent *Juncus maritimus* (*J. rigidus* Valdès et al., 2002) (59), *Typha angustifolia* (131) et *Tamarix gallica* (127) : mares 3 à 6, 11 et 18 à 26.
- groupe 2 à *Callitriche obtusangula* (15), *Isoetes velata* (49) et *Myriophyllum alterniflorum* (76) principalement

et, secondairement, *Baldellia ranunculoides* (32), *Eleocharis palustris* (37) et *Glyceria fluitans* (43) : mares 1, 2, 7 à 10 et 12 à 17.

L'axe 2 fait ressortir une structure secondaire distinguant dans chacun des groupes un nouveau groupement, défini par *Scirpus maritimus* (= *Schoenoplectus maritimus*) (119 : en italiques dans la fig. 3) et *Alisma plantago-aquatica* (3 : en italiques), qu'accompagne souvent *Scirpus lacustris* (= *Schoenoplectus lacustris*) (118).

Cette analyse permet une partition des 26 mares de la manière suivante :

- du groupe 1, se dégage un groupe à *Scirpus maritimus*, *S. lacustris* et *Typha angustifolia* : mares 1, 2, 4, 15, 16 et 17,
- du groupe 2 se détache, de la même manière, un groupe à *Scirpus maritimus* : mares 3, 4, 5, 6, 21, 22, 24, 25 et 26.

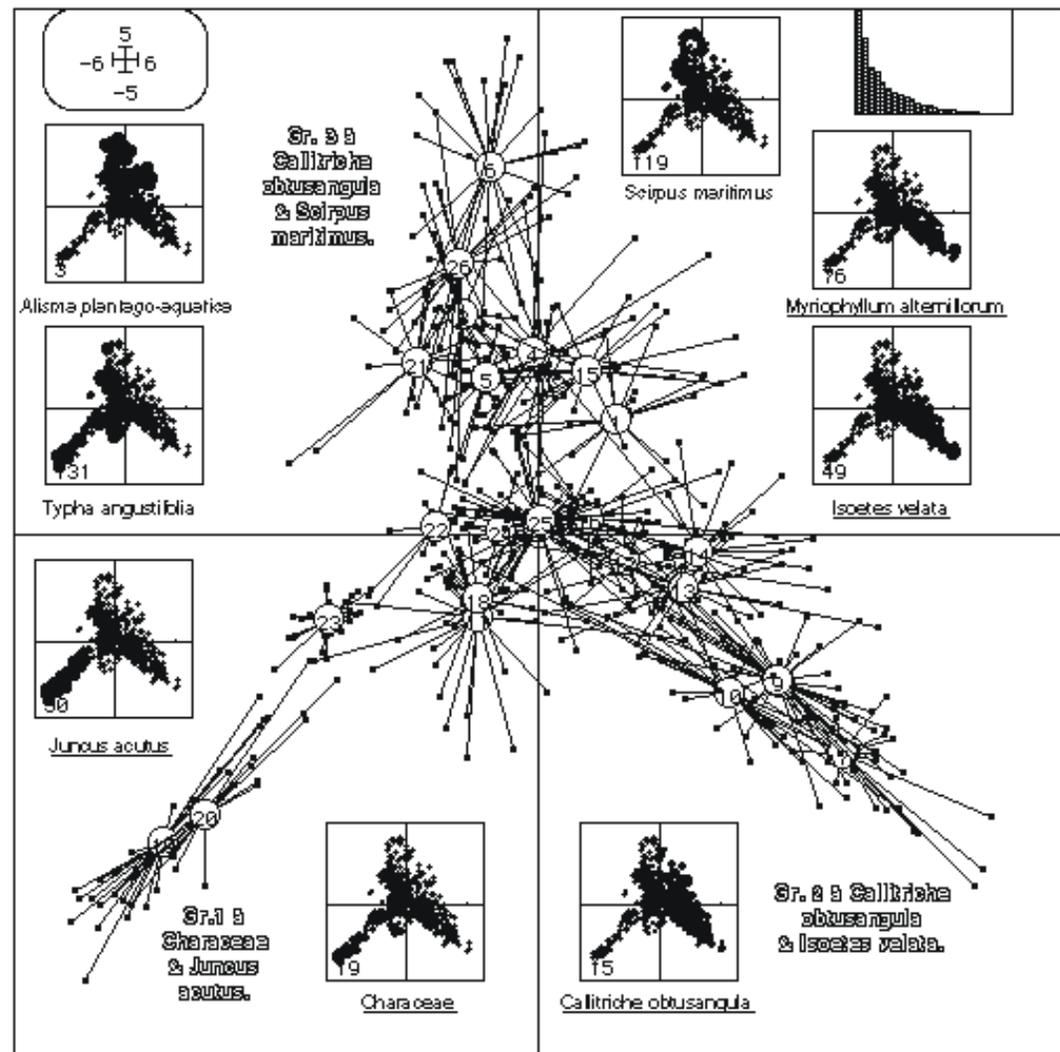
En résumé, il existe trois groupes nettement éloignés des axes 1 et 2, et donc clairement identifiables par la dominance des espèces qu'ils contiennent :

- * groupe 1 à *Characeae*, *J. maritimus* et *J. acutus* : 11, 18 à 20 et 23 ;
- * groupe 2 à *Callitriche obtusangula*, *Isoetes velata* et *Myriophyllum alterniflorum* : 7 à 10 (8 masqué par 9) et 12 à 14 ;
- * groupe 3 à *Callitriche obtusangula*, *Scirpus maritimus* et *Alisma plantago-aquatica* : 1, 2 (masqué par 4), 15, d'une part, 3 à 6 avec 21 et 26 d'autre part.

En outre, un groupe mal défini par ces axes et rassemblé vers l'origine, comporte les mares 16, 17 (masqué par 25), 22, 24 et 25. Chacune de ces mares est originale :

(i) soit par sa composition floristique (ainsi, les mares 16 et 17 relèvent à la fois des groupes 2 et 3 ; la mare 22,

Figure 3. Structure spatiale de la végétation des 26 mares temporaires. Carte factorielle 1-2 de l'analyse inter-classes : 26 mares x 136 espèces végétales x 3 cycles. En haut, à droite, graphe des valeurs propres. Chaque station (affectée d'un chiffre de 1 à 26) est au barycentre de l'ensemble des relevés (liés à la durée de l'hydropériode) effectués durant 3 cycles. La distribution de chaque taxon est représentée dans un quadrat à échelle réduite de la carte factorielle principale. La distribution de chaque espèce est figurée par des carrés blancs, lorsqu'elle est présente ; le diamètre de ces cercles est proportionnel à l'indice d'abondance. La typologie des mares est définie par 3 groupes végétaux, clairement identifiés.



marquée par une forte salinité, comporte une association végétale particulière à *Salicornia arabica* et *Salsola soda* ; la station 25 est dominée par plusieurs espèces, absentes des autres, comme *Wolffia arrhiza*, *Ludwigia palustris* et *Oryza hexandra* ;

(ii) soit par la brièveté de son hydropériode ; tel est le cas de la station 24.

Les axes 3 et 4 ne prennent en charge que des situations particulières en raison de la dominance d'une espèce. Ainsi, *Wolffia arrhiza* (135) est permanente et abondante dans la mare du lac Bleu et *Ruppia maritima* (108) dans la mare Ruppia.

DISCUSSION

Structure temporelle : succession des espèces végétales

A propos du climat en Algérie, Seltzer (1946) souligne : « Le climat est partout méditerranéen, i.e. caractérisé par une saison pluvieuse allant en moyenne de septembre à mai, et par un été sec et ensoleillé ». La végétation exprimée lors des mois d'été est dans notre étude, par définition, sous-représentée dans notre échantillonnage. La structure bi-partite recouvre donc surtout la « saison pluvieuse » ; elle est déterminée par l'axe 1 et sépare deux ensembles végétaux, l'un englobant les mois d'octobre à décembre et de juin, définis par *Panicum repens* et ses associés, l'autre, les mois de janvier à mai, marqués par la présence de *Ranunculus baudotii* et ses associés. Le premier ensemble se développe en effet particulièrement au début de l'été (juillet et août n'ont pas été échantillonnés) et se poursuit durant l'automne, où les Graminées, comme *Panicum repens* et *Paspalum distichum* à développement concomitant, entrent dans le stade végétatif. Lors de la remise en eau des mares, un délai de germination et de floraison est évidemment nécessaire pour que *R. baudotii* puisse, à son tour, coloniser les mares.

L'axe 2 introduit des nuances, et à *R. baudotii* s'adjoint la présence de *Callitriche obtusangula*. Cette dernière espèce précède la mise en place de *R. baudotii* et peut persister longtemps en association avec elle ; elle disparaît lorsque *R. baudotii* occupe progressivement les mares et entre en compétition avec *C. obtusangula* pour la lumière. Elle est capable de germer, se développer et occuper la niche écologique, libérée de toute autre espèce, dès le début de l'hydropériode des mares. A la lecture de la fig. 3, c'est la succession habituelle des groupes

écologiques, sinon des espèces, « imbriquées en écailles » (Godron, 1967) que laissent apparaître les distributions de *C. obtusangula* (stades 3, 4, 5 et 6), *R. baudotii* (stades 5, 6 et 7), *Alisma plantago-aquatica* (stades 5, 6 7 et 8), *Apium crassipes* (stades 6, 7, 8 et 9) et les *Characeae* (stades 8, 9, 1 et 2).

Il est important de noter que les stades 1 à 4 sont condensés, tandis que les suivants sont plus dispersés. Les premiers stades ne mettent que peu en évidence les différences entre stations, où dominant partout les Graminées à floraison estivalo-automnale, *Panicum repens* et *Paspalum distichum*. Durant les stades suivants, la flore se diversifie (cf. typologie) et son analyse discrimine plus clairement les étapes de la succession des espèces.

Structure spatiale : typologie des stations

Les trois groupes (1, 2, 3) signalés ci-dessus ont été décrits par les phytosociologues comme appartenant à trois ordres différents (Braun-Blanquet *et al.*, 1951).

Le groupe 1 à *Juncus acutus*, *J. maritimus* et *Typha angustifolia*, avec les nuances qui s'imposent pour le Sud méditerranéen et particulièrement la Numidie, formerait une association appartenant aux *Juncetalia maritimi* Br.-Bl. 1931 (Gehu, 1993) ; les groupements de cet ordre appartiendraient aux « prés salés » selon ces auteurs et seraient surtout constitués de Glumiflores. Ce groupement à *Juncus acutus* et *J. maritimus* a fait l'objet de nombreux travaux, mais les *Characeae* ne sont pas incluses dans la définition de ce syntaxon. Pourtant, Feldmann (1946) a décrit un grand nombre de *Characeae* en Numidie : *Tolypella mucronata*, huit espèces de *Nitella* et cinq *Chara*, sur 35 espèces en Afrique du Nord, dont 28 pour l'Algérie. Les *Characeae* rencontrées dans les mares étudiées appartiennent à divers milieux, dont certains plus ou moins saumâtres. Une actualisation de ces travaux semble donc indispensable et devrait ouvrir à une identification des *Characeae* récoltées. L'association entre plantes pérennes (hélrophytes ou succulentes), des genres *Arthrocnemum*, *Juncus* et *Scirpus* est connue et a fait l'objet de travaux, comme ceux de l'équipe d'Espinar *et al.* (2002) sur la zonation des macrophytes submergées dans les marais salants méditerranéens.

Le groupe 2, souvent dénommé prairies à *Isoetes*, a particulièrement été étudié par Chevassut & Quézel (1956), Poirion & Barbero (1965), Aubert & Loisel (1971), Barbero (1965, 1967), Rhazi *et al.* (2004). La

présence importante de formations tourbeuses dans la région est favorable à la formation de ces prairies humides à très humides. Souvent situées en interface entre les dunes et les plaines sublittorales, donc à biodiversité souvent très élevée, ce type de formation appartiendrait à l'ordre *Isoetalia*. Br.-Bl. 1931 (Gehu, 1993). De manière générale, les mares de Numidie, comportant *Isoetes velata* (probablement, subsp. *typica*), sont situées dans des prairies mésophiles à *Isoetes histrix* ; la texture est sableuse avec des sables grossiers de dunes, et des sables fins ayant pour origine les grès et argiles dits de Numidie (Joleaud, 1936).

Le groupement à *Isoetes* et *Myriophyllum alterniflorum* est, sans conteste, celui qui attire le plus notre attention sur le plan de la richesse spécifique, composition floristique et valeur patrimoniale en raison des espèces présentes, souvent rares ou appartenant à l'élément afrotropical. Médail *et al.* (1998) pour la France méditerranéenne, Quézel (1998) et Grillas *et al.* (2004) pour les pays méditerranéens mettent en exergue ce groupement et les espèces qui le composent, y compris certaines *Characeae*, qui lui sont associées. Ainsi, *Callitriche truncata*, *Ceratophyllum demersum*, *Elatine alsinastrum*, *E. brochoni*, *Illecebrum verticillatum*, *Cicendia filiformis*, *Exaculum pusillum* (non noté dans la liste des espèces, mais présent dans les stations Gauthier) sont considérées comme rares en Algérie, et spéciales à la Numidie. Trois espèces sont d'origine afrotropicale : *Scirpus inclinatus*, *Utricularia exoleta* et *Wolffia arrhiza* qui peut être envahissante. Une endémique algéro-tunisienne, *Bellis repens*, est largement présente dans ce groupement. D'autres espèces, connues sur tout le pourtour de la Méditerranée, appartiennent également à ce groupement, comme *Apium crassipes* ou *Ranunculus sceleratus*, considérées comme rares en Algérie. *R. ophioglossifolius*, *Baldellia ranunculoides* ou *Glyceria fluitans* sont, elles, communes. Les mares temporaires, occupées par ce groupement, présentent la plus grande richesse spécifique et elles devraient avoir un statut prioritaire de protection. Or, la plupart d'entre elles sont convoitées en raison d'une autre richesse, celle de leur sol, dont la texture recèle un taux élevé de matière organique, favorable à certaines cultures (arachide, notamment). Ce groupement avait fait l'objet en Algérie de plusieurs études, citées plus haut, mais il n'avait pas été décrit pour la Numidie.

Le groupe 3 à *Scirpus maritimus* dépendrait de l'ordre *Phragmitetalia*, et plus particulièrement de l'association *Scirpetum maritimi compacti* Dahl et Hadac 1941 (Gehu, 1993). La notation des auteurs est éclairante :

« *L'association colonise les vases fines au bord des étangs et des fleuves de la région côtière ; elle est faiblement halophile et supporte un dessèchement temporaire* ».

Ce groupement à *Scirpus maritimus* a été largement étudié, et l'espèce principale qui occupe de grandes surfaces autour de la Méditerranée, a fait l'objet de plusieurs investigations récentes. Ainsi, Charpentier *et al.* (2000) et Charpentier (2002) ont étudié les conséquences de la croissance clonale sur la dynamique et la structure spatiale des populations de ce scirpe. Il est connu comme étant un bioindicateur de l'alcalinité du sol, mais dans la région d'étude, l'écologie de cette unité nuancerait cette affirmation (cf. annexes). Ce groupement comporte souvent des *Characeae*, qu'il possède en commun avec le groupe précédent. Trois espèces, liées à ce groupe, *Oryza hexandra*, *Fuirena pubescens* et *Glinus lotoides*, appartiennent à l'élément tropical. Cette dernière tapisse le fond des mares et des marais, sinon des lacs durant toute la période estivale.

Cette première typologie mérite toutefois quelques compléments. En effet, si les espèces les plus caractéristiques de ces mares sont souvent identiques à celles de l'Europe méditerranéenne, d'autres sont particulières à l'Afrique du Nord, notamment à la Numidie. Elles forment ainsi des associations locales, étudiées par Gehu (1993) qui fait également un état des végétaux rares, sinon rarissimes de la région. L'élément le plus original est sans conteste la présence significative d'espèces d'origine biogéographique afrotropicale (8,8 % des végétaux recensés). Ce caractère n'avait pas échappé à Lefranc (1865) et il a aussi été signalé dans l'étude générale concernant les zones humides de la région d'El Kala par Stevenson *et al.* (1989). La présence de cet élément est plus importante dans les deux groupes à *Isoetes* et *Scirpus maritimus*, avec *Fuirena pubescens*, *Glinus lotoides*, *Leersia* (= *Oryza*) *hexandra*, *Scirpus inclinatus*, *Utricularia exoleta* et *Wolffia arrhiza*, toutes réputées rares au niveau national. Ainsi la Numidie, où ces taxons sont souvent signalés comme exclusifs de cette région, représente le siège de cette « poche afrotropicale ». Il faudrait y ajouter deux espèces, très envahissantes et de même origine : *Panicum repens* et *Paspalum distichum*. Cette situation biogéographique suppose des conditions écologiques particulières à la Numidie, qui sont favorables au maintien et au développement de tels végétaux exigeants en température et humidité.

L'originalité de deux mares (déterminée par les axes 3 et 4) mérite d'être soulignée. Vincent (2004) invite à prendre en charge cette originalité, quand il indique :

« on n'a plus ici une opposition entre le typique (ici une typologie à trois groupements) et le singulier (les deux mares, l'une à *Ruppia maritima*, l'autre à *Wolffia arrhiza*), mais ce dernier est présent comme l'obstacle qui permet et exige que l'on dépasse la première généralisation ». Ces deux mares posent des questionnements écologiques en raison de leur composition floristique bien à part. En Numidie, aucune de nos investigations ne nous a permis de trouver une autre mare dominée ainsi par *Ruppia maritima* qui entre en concurrence avec les autres espèces végétales particulièrement pour la lumière. Simultanément, en oxygénant le milieu, elle favorise une multitude de niches écologiques, occupées par des Amphibiens comme la Grenouille verte, par le phytoplancton et le zooplancton. Le groupement où intervient *Wolffia arrhiza* est plus fréquent ; il occupe non seulement la mare du lac Bleu, mais les rives de certains lacs ou étangs en Numidie, chaque fois que le milieu s'eutrophise (Samraoui & de Béclair, 1997).

CONCLUSION

L'échantillonnage de 26 mares temporaires réalisé durant trois cycles (1998-2001) a permis d'inventorier 136 espèces végétales en Numidie. L'ACP puis l'analyse inter-classes ont permis de séparer deux effets : temporel et spatial. La succession des espèces (effet temporel) met en évidence la séparation de l'année en deux groupes, l'un dominé par *Panicum repens* en automne-été, et l'autre par *Ranunculus baudotii* en hiver-printemps ; une partition dans ce dernier groupe paraît plus aléatoire en raison de la structure habituelle « en écailles » des espèces. La typologie met très nettement en évidence trois groupes, caractérisés successivement par (i) *Juncus maritimus*, *J. acutus* et des *Characeae*, (ii) par *Scirpus maritimus* et ses associés et enfin (iii) par *Isoetes velata* et *Myriophyllum alterniflorum*.

Comme l'on dispose d'autres paramètres environnementaux caractéristiques du milieu, une analyse supplémentaire pourra être effectuée en croisant les tableaux floristique et mésologique afin d'établir le bien-fondé de cette typologie. L'analyse de co-inertie représente probablement l'instrument répondant le mieux à ce type de manipulation (Thioulouse *et al.*, 1996).

L'ensemble de ces hydrosystèmes temporaires correspond à une large amplitude du pH allant d'une alcalinité élevée à une acidité forte. Ces mares rassemblent une flore diversifiée, dont beaucoup d'espèces sont rares à très rares en Algérie ; elles sont partiellement d'origine

tropicale (8 espèces), et majoritairement inféodées à la seule Numidie. Cette originalité confère donc aux mares temporaires de Numidie un intérêt patrimonial indéniable. Face à la vulnérabilité de ces mares, ces résultats devraient inciter à la mise en place de rapides mesures conservatoires afin de sauver ces fragiles écosystèmes d'une disparition sans doute inéluctable liée à l'anthropisation croissante du littoral algérien.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier le Laboratoire de recherche sur les zones humides d'Annaba et la Station biologique de la tour du Valat pour les aides appréciables apportées dans le cadre de cette étude. Merci également au Dr Frédéric Médail (IMEP-CNRS, Univ. Aix-Marseille III) pour ses remarques et suggestions.

Bibliographie

- AUBERT G. & LOISEL R., 1971. Contribution à l'étude des groupements des *Isoeto-Nanojuncetea* et des *Helianthemetea annua* dans le sud-est méditerranéen français. *Ann. Univ. Provence, Marseille*, 45 : 203-241.
- BARBERO M., 1965. Groupements hygrophiles de l'*Isoetion* dans les Maures. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 112 : 276-290.
- BARBERO M., 1967. L'*Isoetion* des Maures. Groupements mésophiles – Etude du milieu. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 39 : 25-37.
- BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N. & NÈGRE R., 1951. *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. CNRS, Paris, 297 p.
- BEFFY J.-L. & DOLÉDEC S., 1991. Mise en évidence d'une typologie spatiale dans le cas d'un fort effet temporel : un exemple en hydrobiologie. *Bull. Ecol.*, 22 : 3-11.
- BORNETTE G., AMOROS C., CASTELLA C. & BEFFY J.-L., 1994. Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhône River channels. *Végétatio*, 110 : 171-184.
- CHARPENTIER A., GRILLAS P. & THOMPSON J.-D., 2000. The effect of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae). *Am. J. Bot.*, 87 : 502-507.
- CHARPENTIER A., 2002. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evol. Ecol.*, 15 : 521-530.
- CHEVASSUT G. & QUÉZEL P., 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. Afrique du Nord*, 47 : 59-73.

- DE BÉLAIR G. & BENCHEIKH-LEHOCINE M., 1987. Composition et déterminisme de la végétation d'une plaine côtière marécageuse : la Mafragh (Annaba, Algérie). *Bull. Ecol.*, 18 : 393-407.
- DE BÉLAIR G., 2004. Statut spatio-temporel de 25 mares temporaires, cycle 2000-2001 (Numidie orientale, Algérie). Conférence internationale : Les mares temporaires méditerranéennes : de la connaissance à la gestion. Roquebrune-sur-Argens, communication : 6 p.
- DEGIORGI F. & GRANDMOTTET J.-P., 1993. Relations entre la topographie aquatique et l'organisation spatiale de l'ichtyofaune lacustre : définition des modalités spatiales d'une stratégie de prélèvements reproductibles. *Bull. Fr. Pêche Pisciculture*, 329 : 199-220.
- DEIL U., 2005. A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands – a global perspective. *Phytocoenologia*, 35 : 533-705.
- DOLEDEC S. & CHESSEL D., 1987. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I. Description d'un plan d'observation complet par projection de variables. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, 8 : 403-426.
- DOLEDEC S. & CHESSEL D., 1989. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, 10 : 207-232.
- ESPINAR J.-L., GARCIA L.V., GARCIA MURILLO P. & TOJA J., 2002. Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh : a facilitation effect from established helophytes inquest. *J. Vég. Sci.*, 13 : 831-840.
- FELDMANN G., 1946. Les Charophycées d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 37 : 64-118.
- GAERTNER J.-C., CHESSEL D. & BERTRAND J., 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages : a multitable approach. *Aquat. Living Resour.*, 11 : 75-85.
- GAUTHIER-LIÈVRE L., 1937. Recherches sur la flore des eaux continentales de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*. Mém. hors série, Alger. 300 p.
- GEHUJ.-M., KAABECHE M. & GHARZOULI R., 1993. Phytosociologie et typologie des habitats des rives des lacs de la région d'El Kala (Algérie). *Coll. Phytosociol.* XXII. Syntaxonomie typologique des habitats. Bailleul, pp. 297-331.
- GODRON M., 1967. Les groupes écologiques imbriqués en écailles. *Oecol. Plant.*, 2 : 217-226.
- GRILLAS P., GAUTHIER P., YAVERCOSKI N. & PERENNOU C., 2004. *Les mares temporaires méditerranéennes. Tour du Valat. Volume I – Enjeux de conservation, fonctionnement et gestion* : 119 p. ; *volume II - Fiches espèces* : 128 p.
- JOLEAUD L., 1936. *Etude géologique de la région de Bône et de La Calle*. Bull. Serv. Carte géolog. Algérie. Imp. Typo-litho et Cie, Alger, 2° série, n° 12, 185 p., 4 pl., 25 fig. et tab.
- LEFRANC E., 1865. La Calle. Topographie, Botanique et Climatologie. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 12 : 415-431.
- MARRE A., 1992. *Le Tell Oriental Algérien. De Collo à la frontière tunisienne. Etude géomorphologique*. OPU, Alger, 2 vol. : 624 p.
- MARTI C. & ESTEBAN A., 2001. *Across The Waters-Newsletter. Posidonia*. WWF Mediterranean Programme. 3 p.
- 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.
- MORGAN N.C., 1983. An ecological survey of standing waters in North West Africa : II. Site descriptions for Tunisia and Algeria. *Biol. Conserv.*, 24 : 83-113.
- POIRION L. & BARBERO M., 1965. Groupements à *Isoetes velata* A. Braun (*Isoetes variabilis* Le Grand). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 112 : 436-442.
- QUÉZEL P. & SANTA S., 1962-1963. *Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. CNRS. Paris. 1 170 p.
- QUÉZEL P., 1978. Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard*, 65 : 479-534.
- QUÉZEL P., 1998. La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation. *Ecol. Medit.*, 24 : 111-117.
- RHAZI L., GRILLAS P., MOUNIROU TOURÉ A. & TAN HAM L., 2001. Impact of land use and activities on water, sediment and vegetation of temporary pools in Morocco. *C.R. Acad. Sci. Paris. Série III, Sci. Vie*, 324 : 165-177.
- RHAZI M., GRILLAS P., CHARPENTIER A. & MÉDAIL F., 2004. Experimental management of Mediterranean temporary pools for conservation of the rare quillwort *Isoetes setacea*. *Biol. Conserv.*, 118 : 675-684.
- SAMRAOUI B. & G. DE BELAIR, 1997. The Guerbes-Senhadja wetlands (N.E. Algeria). Part I : an overview. *Ecologie*, 28, 3 : 233-250.
- SAMRAOUI B. & G. DE BELAIR, 1998. *Les zones humides de la Numidie orientale. Bilan des connaissances et perspectives de gestion. Synthèse*. Univ. Annaba, Algérie. 90 p.
- SELTZER P., 1946. *Le climat de l'Algérie*. Univ. Alger., Alger, 219 p.
- STEVENSON A.C., SKINNER J., HOLLIS G.E. & SMART M., 1988. The El Kala Park and environs, Algeria : An ecological evaluation. *Env. Conserv.*, 15 : 335-348.
- THIOULOUSE J., D. CHESSEL, S. DOLEDEC & J.-M. OLIVIER, 1996. ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7 : 75-83.
- VALDÈS B., REDJALI M., ACHHAL EL KADMIRI A., JURY J.-L. & MONTSERRAT J.-M., 2002. *Catalogue des Plantes vasculaires du Nord du Maroc, incluant des clés d'identification*. CSIC, Madrid. Vol. I & II, 1 007 p.
- VINCENT H., 2004. Parler des animaux : une rhétorique furtive. *Le Courrier de l'Environnement INRA*, 51 : 55-60.

ANNEXES

Paramètres floristiques et mésologiques des 26 mares temporaires étudiées

D'Ouest en Est, les 26 mares temporaires décrites sont situées dans des environnements différents déterminés par des paramètres mésologiques et des formations végétales diverses. Ces mares ont été classées selon quatre unités géomorphologiques, et une brève description mésologique et floristique est fournie.

1. Plaines sublittorales alluvionnaires

* **Boukamira** (21) est une mare littorale sablo-argileuse, à proximité de la ville d'Annaba ; son pH est alcalin : 7.75. Elle sert de dépotoir et d'exutoire pour les eaux usées, mais ce n'est pas, du moins actuellement, un obstacle à l'expression d'une biodiversité floristique élevée. Elle fait partie d'un complexe de mares du même type, naturelles ou artificielles. Elle est entourée d'une prairie à *Trifolium campestre*, *Melilotus infestus* et *M. siculus*, *Lolium rigidum*, *Hordeum marinum*, *Crypsis alopecuroides*, *Medicago intertexta*, *Ricinus communis* et de quelques espèces rares, comme *Heliotropium curassavicum*, *Scirpus littoralis* (origine biogéographique : paléo-subtropicale) ou *Rumex algeriensis* (endémique).

* **Salines** (22) fait partie d'un ensemble, aujourd'hui abandonné, de bassins de décantation pour la production de sel ; elle est également en position littorale, sans contact direct avec la mer. La dominante est argileuse (56 %). Elle comporte une formation à *Hordeum marinum* et *Lolium rigidum*, accompagnés de *Puccinellia distans*, *Melilotus infestus*, *Medicago intertexta* et *Rumex algeriensis* ; cette mare se caractérise par un milieu alcalin (pH = 8.15) et un grand nombre d'espèces messicoles en raison de la présence tout autour de terres cultivées.

* **Mares d'El-Feïd** (1 à 4). Elles sont situées sur les rives sud-ouest du marais de la M'krada ou plaine de la Mafragh (de Bélaïr & Bencheikh-Lehocine, 1987) ; elles ont été creusées pour l'abreuvement du bétail dans une prairie d'une grande richesse spécifique (ainsi, un transect effectué sur 150 m avait mis en évidence près de 150 taxons). Citons *Glinus lotoides* qui se développe dans les mares asséchées en été, *Dactylis glomerata*, *Gaudinia fragilis*, *Myosotis sicula*, *Hordeum bulbosum*, *Sonchus asper*, *Stachys arvensis*, *Medicago intertexta*, *Asphodelus aestivus*, *Hypochoeris radicata*, *Festuca elatior* et *Phalaris arundinacea*, ces deux dernières souvent dominantes au printemps. La dominante texturale est argilo-limoneuse, sauf pour Feïd 1 à texture équilibrée. Malgré la proximité d'un marais relativement alcalin, les pH sont acides (de 4 à 5). Deux Orchidées sont disséminées dans cette prairie : *Serapias strictiflora* et *S. parviflora*.

* **Frênes** (5) est localisé dans la ripisylve à *Ulmus campestris* et *Populus alba* de l'oued El Kébir-Est. La zone où s'est développée cette mare a été plantée de *Fraxinus angustifolia*. Sa texture est principalement argileuse (45.3 %) ; son environnement est

constitué par une formation à *Asphodelus aestivus*, *Urginea maritima*, *Hypochoeris radicata*, *Ranunculus bulbosus*, *Plantago lanceolata*, *Medicago littoralis* et *Ormenis mixta*.

2. Plaines sublittorales colluvionnaires

* **Messida** (6) présente une texture sablo-argileuse (sable : 40 % et argile : 34 %) ; située en aval de collines gréseuses et à proximité de l'oued Messida, son pH est très acide (4.80). Proche de terres cultivées, *Medicago sp.*, *Melilotus sp.* et *Trifolium sp.* abondent avec quelques graminées.

* **Les mares Gauthier** (7 à 10). Leur dominante texturale est plutôt sableuse pour les mares 7 et 8 (21 % d'argile, 18 % de limon et 36 % de sable), nettement plus argileuse (38 %) pour les mares 9 et 10. Leur pH est également acide (de 4.80 à 5.60). Des bosquets de *Quercus suber*, *Pistacia lentiscus* et *Myrtus communis* sont dispersés dans une prairie humide, jalonnée de mares aux dimensions variables (de quelques ares à plusieurs hectares). La formation est dominée, en-dehors des vestiges d'une subéraie, par *Asphodelus aestivus*, *Hypochoeris radicata*, *Eryngium barrelieri* et, au gré des saisons, par *Bellis annua*, *Triglochin laxiflora*, *Leucojum autumnale*, *Romulea bulbocodium*, *Briza maxima* et *Radiola linoides*.

* **Butomes** (26). Elle occupe une dépression étalée en longueur, rapidement inondée lors des crues de l'oued El Kébir-Est. Située au Nord-Est du marais du Mkrada, elle présente une végétation similaire. Sa texture est dominée par les argiles (61.3 %). Son caractère remarquable réside dans une population d'extension variable de *Butomus umbellatus* ; cette espèce considérée en Algérie comme très rare (Quézel & Santa, 1962), a été signalée aux environs d'Alger (Maison-Carrée = El Harrach ?) et surtout en Numidie (5 stations ont été repérées entre Skikda et El Kala). *Scirpus littoralis* est également présente avec *Dipsacus sylvestris* et *Verbena officinalis*.

3. Massif dunaire

* **El Frin** (24) appartient à un ensemble, souvent très fugace, de mares mises en eau sur les rives du lac Oubeïra, favorisées par une série de micro-reliefs et de micro-dépressions. La totalité de cette prairie humide, plus ou moins tourbeuse à l'origine, est désormais cultivée depuis les années 1990 (arachide, principalement) ; la végétation s'est rapidement banalisée, la tourbe s'étant minéralisée. Peu d'espèces ont le temps de se développer du fait de la brève hydropériode (3 mois en moyenne) et elles sont rapidement remplacées par un tapis d'*Ormenis mixta*. Signalons que les fossés proches sont favorables à certaines Orchidées, comme *Serapias stenopetala* ou *Ophrys bombyliflora*.

* **La mare Ruppia** (23) est adossée en pleine dune aux rochers maritimes dans une dépression. Sa texture est évidemment dominée par les sables (95 %) avec un pH alcalin (7.45). Ceci explique la présence massive de *Ruppia maritima*, seule mare repérée avec ce taxon. *Tamarix gallica* (*T. africana* ?) l'entoure presque totalement en ceinture, suivie d'une ceinture externe de *Phillyrea latifolia*, *Myrtus communis* et *Quercus coccifera*. Le sol est légèrement tourbeux, mais fortement dégradé par le piétinement et le pâturage du bétail.

* **Mare Lac Bleu** (25). Temporairement alimentée par une source et se déversant sur le lac, elle est située à mi-pente et sert à abreuver le bétail et, éventuellement à irriguer les terres toutes cultivées sur le pourtour. La texture est composée à près de 93 % de sable, mais l'accumulation de matière organique (une petite aulnaie s'est développée en aval) crée un milieu plus ou moins tourbeux riche en azote (C/N = 5.08). Ces conditions mésologiques sont à l'origine du développement des *Utricularia*. L'anthropisation (tendance à l'eutrophie) se traduit par le fort développement de *Wolffia arrhiza* et de *Nasturtium officinale*.

* **Gérard** (12) se situe en aval du cordon littoral septentrional, s'étalant d'Est en Ouest entre Annaba et le Djebel Koursi. Le sable domine (62 %), l'argile ne représentant que 22 % de la fraction texturale. Adossée à ce cordon, l'accumulation de la végétation et donc de la matière organique favorise la formation de tourbe. En situation d'interface entre dunes et plaines sublittorales, elle présente une très grande biodiversité, où domine la magnocariçaie (*Carex elata*, *C. acutiformis*, *Cladium mariscus*, etc.), ainsi que *Salix atrocinerea*, *Erica scoparia*, *Alliaria officinalis*, *Oxalis corniculata*, *Brassica decumbens* et les rares *Anagallis crassifolia* et *Radiola linoides*.

* **Isoetes** (13) et **Berrihane école** (14) sont en situation de prairie humide tourbeuse, à texture sableuse (76 % de sable) sur dune et à pH acide (5.6). Le plus souvent mises en culture (arachide principalement), ces mares sont très vulnérables et d'une très grande richesse spécifique, y compris en espèces patrimoniales avec la présence de plusieurs taxons en voie de disparition. Prédominent les *Isoetes*, *Isolepis setacea*, *Imperata cylindrica* et *Serapias strictiflora*. Les quelques haies basses qui jalonnent ces prairies rassemblent les reliques de forêts humides sur tourbes (aulnaies), avec *Erica scoparia*, *Pteridium aquilinum*, *Myrtus communis*, *Salix atrocinerea*, *Carex sp.*, etc.

* **Berrihane Sud** (15) se trouve à la sortie ouest du village de même nom. C'est une station à dominante sableuse (91 % de sable) et à pH acide (6.05). Dépression largement entourée d'*Eucalyptus sp.*, ayant servi de déversoir à un élevage de poulets, la réserve de graines et fruits demeure suffisante pour exprimer une certaine richesse spécifique certaines années. La présence de tourbe, malgré sa mise en culture saisonnière, est favorable à cette expression. Elle subit périodiquement les inondations de l'oued El Kébir-Est, ce qui explique son caractère mixte : formations à *Isoetes velata* (dunes) et à *Scirpus maritimus* (plaines sublittorales).

* **Hrib Nord** (16) est une ancienne carrière de sable, et cette mare est périodiquement connectée à la précédente, située en aval. Sa texture sableuse est du même ordre que la précédente (92 %) avec un pH très acide (4.20). Souvent asséchée et cultivée, cette mare exprime certaines années une très grande biodiversité, y compris certaines Orchidées. Aux espèces, citées dans l'analyse, s'ajoutent quelques espèces banales, comme *Euphorbia helioscopia*, *Linaria pinnifolia* ou *Senecio leucanthemifolius*.

* **Tamaris** (17) appartenait à un ensemble assez proche de celui du groupement à *Isoetes*, témoin le nombre d'individus

d'*Isoetes velata* présents à proximité ; cet ensemble, très marqué par la mise en culture, était naguère occupé par des bosquets de *Quercus suber*. La fraction sableuse est élevée (84 %). Comme la plupart de ces hydrosytèmes dunaires, elle est riche en matière organique, donc avec une dominante de l'azote (C/N = 5.89). La frondaison d'un individu de *Quercus suber* centenaire recouvre partiellement ce site. *Imperata cylindrica*, *Arundo donax*, *Hypericum humifusum*, *Aster squamatus*, *Inula graveolens*, *Bellis annua*, *Alliaria officinalis* et *Chenopodium album* sont fréquents autour de cette mare.

* **Carrière** (18) a été utilisée pour l'extraction du sable, et elle permet l'abreuvement des troupeaux et l'irrigation des terres cultivées environnantes. Elle est parfois alimentée par une source, issue de la nappe dunaire. Sableuse à 93 %, son pH est acide (5.95). Elle est la seule où ont été trouvés *Damasium alisma* et, avec les Salines, *Zanichellia palustris subsp. pedunculata* (sous-espèce à confirmer, étant donné les conditions écologiques très différentes des Salines).

* **Mafragh** (19) fait partie d'un complexe de mares, favorisé par l'altitude faible (à peine 2 m au-dessus du niveau de la mer). Au Nord-Ouest du marais du Mkrada et à proximité de l'exutoire de 3 oueds (Oued Mafragh), un certain nombre de diaspores sont véhiculées par les inondations hivernales avec des pénétrations maritimes possibles ce qui favorise une relative richesse spécifique. Sa texture est dominée par l'argile à 93 % avec un pH alcalin de 8.35. Entièrement entourée naguère par la cocciféraie, ce sont désormais les Joncs qui dominent dans cette plaine basse aux nombreuses petites dépressions inondables. Le développement des *Characeae* s'avère remarquable et ces taxons peuvent occuper la totalité de la strate végétale immergée.

* **Sangliers** (20), est une dépression située en interface entre les dunes et la plaine sublittorale. Sa texture et son pH sont presque identiques à ceux de la Mafragh. Cependant, à la différence de la précédente, elle est largement entourée de végétation, y compris arbustive, puisqu'une cocciféraie la domine sur trois côtés. Elle a subi plusieurs incendies, probablement pour permettre la repousse de graminées palatables. Les *Characeae* s'y développent régulièrement, tapissant le fond du site.

Ces deux stations ont un statut particulier par rapport aux autres mares dunaires. Elles appartiennent à la partie basse de la Plaine de la Mafragh, proche de la mer, à une altitude très faible (entre 2 et 3 m au-dessus du niveau de la mer) et elles présentent donc un pH alcalin.

4. Collines gréseuses

* **Fedjouj** (11) est une mare artificielle, utilisée dans les années 1990 comme carrière de tout-venant. Localisée au creux de collines gréseuses (aval du djebel Koursi), sa texture est sablo-argileuse (57 % de sable et 20 % d'argile). Le cortège floristique environnant est celui des subéraies, accompagné d'*Inula viscosa* et *I. graveolens*. En l'espace de 10 années, cette mare, très pauvre en espèces, s'est considérablement enrichie, y compris en espèces rares, comme *Eleocharis multicaulis* ou *Fuirena pubescens* et même en *Characeae*.