INFLUENCE DE L'ASSECHEMENT ESTIVAL SUR LE PEUPLEMENT D'INSECTES AQUATIQUES D'UN MARAIS SAUMATRE TEMPORAIRE EN CRAU (BOUCHES-DU-RHONE)

par A. THIERY¹

Dans un marais saumâtre temporaire de la Crau, les seuls insectes adaptés à l'assèchement estival sont les Coléoptères Hydrophilidae et notamment l'espèce *Berosus guttalis*. Son cycle biologique est décrit et montre que l'assèchement qui survient lorsque près de 80 % des larves se trouvent au Stade III s'avère déterminant pour la nymphose. Le synchronisme du développement larvaire et de l'assèchement estival assure les plus grandes chances de survie à l'espèce.

Influence of summer drought on the population of aquatic insects in a temporary salt-marsh in the Crau district (mouth of the River Rhône).

In a temporary salt-marsh in Crau, the only insects adapted to the summer drought are species in the Hydrophilidae (Coleoptera), especially the dominant species *Berosus guttalis*. The life cycle of this species is described, and it is shown that, at the time of the drought, almost 80 % of the larvae are in Stage III which is proved to be essential for pupation. This synchronisation of larval development and summer drought ensure that the species has the species has the highest chance of survival.

Les conséquences de l'assèchement des biotopes aquatiques temporaires ont été étudiés par Petit et Schachter (1943), Fernando (1958) Chodorovsky (1969), Angus (1970), Champeau (1970), Alquier (1974). Alors que leurs travaux ont principalement porté sur l'autécologie d'une ou plusieurs espèces : Mollusques (*Paludetrina*), Coléoptères, Diptères (*Aedes communis*), Coléoptères Hydrophilidae (*Helophorus orientalis*), Crustacés Copépodes et Coléoptères Hydrophilidae (*Berosus spinosus*), nous avons cherché à connaître le devenir du peuplement tout entier et en particulier les conditions de survie « in situ » des espèces résistantes.

Les autres espèces, face à la disparition progressive du plan d'eau vont fuir vers des marais permanents ou simplement se déshydrater et mourir sur place.

1. Laboratoire de Biologie animale (Ecologie), Université d'Aix-Marseille III, rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4.

1. — CADRE DE L'ETUDE

Les diverses adaptations de résistance de ces organismes aquatiques ont été étudiées durant les étés 1976 et 1977 dans une petite mare dont la surface varie approximativement de 100 à 200 m² entre les basses eaux et les hautes eaux. Son cycle hydrologique est influencé par les conditions climatiques : remplissage en automne et en hiver, puis lente diminution du niveau au printemps jusqu'à l'assèchement qui survient au début de l'été. La présence d'une nappe phréatique superficielle saumâtre (15 g Cl⁻/l) à environ un mètre de profondeur maintient une certaine humidité relative des sédiments par remontée capillaire ainsi qu'une teneur en chlorures relativement constante.

La station est caractérisée par une végétation à *Aeluropus littoralis* qui occupe une zone dépressionnaire au centre d'une sansouire².

Les sédiments de structure massive sont très compacts : l'analyse granulométrique du solontchack révèle une teneur en argiles supérieure à 65 %.

2. — TECHNIQUES DE PRELEVEMENTS

Pour les prélèvements qualitatifs, nous avons utilisé la pioche et pour l'étude quantitative le cylindre de pédologie de 6 cm de hauteur pour 7 cm de diamètre, soit un volume de 231 cm³ pour une surface de base de 38,5 cm².

La méthode adoptée est la suivante : le cylindre est enfoncé cinq fois de suite autour d'un sondage témoin pris au hasard et destiné aux analyses de teneur en chlorures, en eau, de texture et de structure (ces composantes abiotiques sont considérées constantes pour les prélèvements distants d'une dizaine de centimètres). Chaque carotte est coupée en deux dans le sens de son épaisseur ; on dispose donc de deux tranches de trois centimètres ; chacune d'elle est placée dans un sac plastique étanche empêchant la deshydratation, puis immergée au laboratoire dans des bacs contenant de l'eau de la ville. La même opération est renouvelée à différentes profondeurs : de 0 à — 6 cm, de — 6 à 12 cm, de — 12 à 18 cm et de — 18 à — 24 cm. Au-delà nous avons estimé les conditions édaphiques incompatibles avec la vie : absence de fentes de retrait et de racines permettant l'enfouissement, sédiments trop compacts s'opposant à toute possibilité d'enfouissement.

2. Le caractère prédominant de la sansouire réside dans la présence de sel qui entretient une flore et une faune spéciale. Bigot (1961).

Les cinq prélèvements circulaires couvrent une surface de 192,5 cm² soit environ 200 cm².

A chaque sortie d'échantillonnage les prélèvements ont eu lieu entre 11 h et 13 h pour ne pas fausser les comparaisons par des phénomènes de rosée ; cinq séries de prélèvements, chacune regroupant les cinq carottages cités (soit au total une surface de 0,1 m²) ont été effectuées.

Au laboratoire, l'eau des bacs est filtrée tous les deux jours sur tamis à mailles fines (0,2 mm) et après trois semaines de mise en eau artificielle, chaque carotte est lavée sur tamis. Les individus sont fixés à l'alcool à 75°.

3. — CONDITIONS PHYSIQUES ET CHIMIQUES DANS LES SEDIMENTS

3.1. Températures

Des mesures ponctuelles à l'aide d'un thermomètre de pédologie du type « Bimetherm » gradué au degré (estimation possible au 1/4 de degré) montrent l'influence des fentes de retrait, considérées comme des refuges où règne un véritable microclimat. Les températures, à — 5 cm de profondeur, dans les fentes de retrait sont inférieures en moyenne de 3 à 4 °C par rapport à la terre compacte ; à — 15 cm les différences sont de 2 °C environ. Les températures de l'air en juillet sont comprises entre 30 et 32 °C.

3.2. Teneur actuelle en eau

Déterminée par différence de poids avant et après passage pendant 48 h à l'étuve à 105 °C, elle s'exprime pour 100 g de terre sèche (*fig. 1*).

Dans les sédiments, les pertes en eau par évaporation sont importantes. Au début de l'assèchement, l'ascension capillaire compense l'évaporation puis il y a rupture de lien capillaire et « self-mulching » La formation de cette croûte sèche en surface ralentit l'évaporation et maintient l'humidité des couches sous-jacentes (entre — 3 et — 9 cm). La nappe phréatique, profonde d'environ 80 cm permet une légère humidification des couches de — 15 à — 30 cm.

3.3. Teneur en chlore

Le chlore a été dosé par la méthode argentimétrique de Mohr après extraction à l'eau chaude. Les résultats sont exprimés en grammes de chlore par kilogramme de terre sèche (*fig. 1*).

FIG. 1. — Evolution des profils salins et hydriques dans les sédiments de la station à *Aeluropus littoralis*, pendant l'été 1976.
(En hachuré la zone où sont réparties les espèces résistantes.)

En surface, les fortes concentrations correspondent aux efflorescences.

En profondeur, la teneur en chlore décroît jusqu'à — 12 cm environ puis se stabilise au-delà, sous l'influence de la nappe phréatique minéralisée. Le profil salin est donc du type ascendant avec une salinisation dominante placée sous l'action de la nappe phréatique saumâtre.

3.4. Texture et structure

Les sédiments sont compacts de structure massive. Ils sont argileux ; nous notons la présence d'une mince couche de Cyanophycées en surface et de quelques racines assez profondes et enchevêtrées dans les cinq premiers centimètres.

4. — CARACTERISTIQUES DU PEUPLEMENT PENDANT L'ASSEC

Deux périodes écologiquement distinctes apparaissent :

— une période où la teneur en eau des sédiments de surface (de 0 à — 3 cm) reste supérieure à 40-50 %. Le peuplement est assez riche ; outre de nombreuses espèces terrestres en quête de proies (Aranéides *Pardosa cribata*, *Lycosa narbonensis* ; Crustacées Oniscoïdes ; Coléop-

tères Tréchides *Pogonus littoralis*, *Notaphus varius*, *Emphanes rivularis*, *Pogonus chalceus* et *Notaphus ephippium*) on rencontre sous la mince couche de Cyanophycées des Hétéroptères aquatiques : *Naucoris maculatus*, *Plea leachii*, des Coléoptères : *Ochthebius marinus*, *Guignotus pusillus* et des larves de Diptères en cours de métamorphose : *Tabanus autumnalis*, *Tipula oleracea*. Un peu plus profondément vers — 6 cm, à la limite du pseudo-gley, on récolte une grande quantité de larves de *Polypedilum pharao* (Chironomides) serrées verticalement les unes contre les autres ainsi que quelques larves de Coléoptères Hydrophilidae du genre *Berosus*.

Cette période dure de une à deux semaines suivant les conditions atmosphériques.

— la deuxième période apparaît avec la forte déshydratation des sédiments de surface et l'apparition de fentes de retrait très nettes. La teneur en eau est alors inférieure à 30 % (avec des minima de l'ordre de 12 %). Nombreuses sont les espèces qui meurent prisonnières dans une gangue extrêmement dure ; elle se dessèche rapidement. Dans ces conditions la survie des Chironomides est estimée à 20 jours environ (Tourenq 1975).

Les prélèvements deviennent alors très pauvres et les seules espèces récoltées vivantes durant l'été sont des Coléoptères Hydrophilidae :

Helophorus brevipalpis Bedel.

Helophorus minutus Fab.

Berosus spinosus Stev.

Berosus guttalis Rey.

L'homogénéité taxonomique de ces espèces appartenant à la même famille est à rapprocher avec les observations relevées dans les travaux ayant abordé le problème de la survie des insectes aquatiques durant l'assèchement.

Pierre (1951) en étudiant le peuplement des vases d'eau douce a relevé deux Coléoptères Hydrophilidae survivant à l'assec : *Helophorus minutus* et *Laccobius minutus*.

Fernando (1958) signale l'importance de *Helophorus brevipalpis* en tant que colonisateur des marais temporaires. Sa période d'activité dans la localité de Wytham dans le Berkshire (Angleterre) est strictement limitée au printemps et à l'été. Cette espèce est aussi signalée par Angus (1970) en Sibérie dans les marais temporaires saumâtres à assèchement périodique prolongé.

Alquier (1975) travaillant sur les peuplements des franges capillaires (Camargue, Tour du Valat) a mis en évidence la remarquable adaptation de *Berosus spinosus*. Au moment de la baisse du niveau de l'eau, les adultes s'enfouissent dans les sédiments humides et façonnent une logette dans laquelle ils passent l'été en quiescence.

La famille des Hydrophilidae possède donc une faculté d'adaptation à l'assèchement particulièrement prononcée.

5. — LOCALISATION DES ESPECES LATENTES ET FACTEURS INFLUENÇANT L'ENFOUISSEMENT

Durant la première semaine suivant la disparition du plan d'eau la faune reste dans les six premiers centimètres de sédiment. Au-delà le pseudo-gley trop compact contraint les organismes à ce concentrer au-dessus de sa limite supérieure dans une zone où l'humidité est la plus favorable compte tenu des possibilités d'enfouissement.

Pendant la période sèche nous avons récolté la plupart des individus dans la frange —3 à —6 cm. Exceptionnellement des larves peuvent s'enfoncer entre —18 et —21 cm; en se nourrissant des tissus des racines les larves suivent les galeries. Ce phénomène a déjà été signalé chez les Coléoptères Dryopidae où les larves ravagent certaines cultures de céréale (Berjon 1964) in Bertrand (1972).

La localisation des individus semble donc obéir à des facteurs physiques assez précis : teneur en eau, compacité des sédiments, végétation avec présence de racines profondes...

L'influence de ces deux derniers facteurs a pu être mise en évidence grâce à des prélèvements comparatifs effectués dans une mare semi-temporaire à *Scirpus maritimus* caractérisée par des sédiments limoneux (limons 60 %, argiles 32 %, sables 8 %) et par un chevelu racinaire peu profond et très peu enchevêtré.

En présence de sédiments argileux dans la station à *Aeluropus littoralis* les densités (moyennes) au mètre carré sont :

- 4 *Berosus spinosus*
- 2 *Berosus guttalis*
- 3 *Helophorus brevipalpis*
- 1 *Helophorus minutus*

Dans le biotope à *Scirpus maritimus* les densités sont légèrement plus fortes et principalement pour *B. guttalis* :

- 7 *B. spinosus*
- 21 *B. guttalis*
- 4 *H. brevipalpis*
- 0 *H. minutus*

La compacité des limons humides étant moins importante que celle des argiles, les individus ont de meilleures possibilités d'enfouissement (avant l'assèchement *B. spinosus* et *B. guttalis* possédaient des populations comparables).

6. — ETATS DE RESISTANCE DE *BEROSUS GUTTALIS*

B. guttalis étant l'espèce dominante, nous nous sommes intéressé à ses possibilités de résistance.

On note une modification du sex-ratio en faveur des femelles (80 %) et une absence de pigmentation des téguments chez les individus prélevés durant l'assec. Les élytres molles au toucher restent blanchâtres sans présenter la coloration brune propre à l'imago aquatique ; seul le labre testacée et les génitalia des mâles ont permis de déterminer les individus.

Le déroulement du cycle biologique de l'espèce explique ce phénomène. Les larves au stade III (stades déterminés par l'analyse biométrique des parties sclérifiées : capsule céphalique et plaque prothoracique) se nymphosent à sec dans une sorte de logette comme cela est connu chez de nombreux Hydrophilidae. « La plupart du temps, la nymphose a lieu à terre et si elle se produit sous l'eau c'est en règle générale, sans contact direct avec le liquide » (Bertrand 1972). La métamorphose se passant à l'obscurité, l'imago est dépigmenté. Empisonné dans sa logette dont l'atmosphère est saturée en humidité, il attend la remise en eau qui, en dissociant les sédiments le libèrera. Pour *B. spinosus* « la construction d'une logette dans un sol ayant une teneur en eau de l'ordre de 15 à 30 % permet à l'insecte de ne pas perdre d'eau grâce à l'atmosphère saturée qui règne dans son abri » (Alquier 1975) (fig. 2).

La réactivation est immédiate à la remise en eau et *B. guttalis* accompagné de *B. spinosus* est l'une des premières espèces à coloniser la mare en septembre.

Plusieurs larves au stade III, récoltées dans les sédiments durant les derniers jours de submersion, présentant des signes de turgescence caractéristique de la prénymphose, en particulier au niveau du thorax (fig. 2) confirment le passage pour l'espèce de la vie aquatique à la vie terrestre.

L'assèchement du biotope s'avère déterminant pour l'apparition de la nymphose :

— en 1976 l'assec se produit le 28 mai et les premières nymphes sont récoltées le 4 juin. Elles sont alors très jeunes, de couleur verdâtre et presque transparentes (fig. 2) ;

— en 1977 l'assec est retardé jusqu'au 26 juillet et les premières nymphes sont trouvées le 5 août.

Les larves au stade III attendent donc l'assèchement de leur biotope pour se nymphoser. A l'approche de l'été près de 80 % des larves sont au stade III. Les autres larves de stade I et stade II se deshydratent rapidement dès la disparition de l'eau.

FIG. 2. — En haut : *Berosus spinosus* adulte dans sa logette.

En bas à gauche : Larve de *Berosus guttalis* au stade III : on remarque la turgescence du thorax ainsi que l'éclatement des téguments.

En bas à droite : Nymphe de *Berosus guttalis*.

Ce synchronisme du développement larvaire avec l'assèchement estival assure de grandes chances de survie à l'espèce. La figure 3 résume les principales étapes du cycle de développement de *Berosus guttalis*.

FIG. 3. — Représentation schématique du cycle biologique de *Berosus guttalis* Rey. en milieu hydromorphe à assèchement estival.

CONCLUSION

Lors de la disparition de l'eau en période estivale la communauté d'invertébrés aquatiques disparaît soit par émigration vers des marais permanents soit par décès. Les seuls insectes adaptés à cette transition sont des Coléoptères Hydrophilidae : *Helophorus brevipalpis*, *Helophorus minutus*, *Berosus spinosus*, *Berosus guttalis*.

Leur résistance par enfouissement est limitée par des facteurs de compacité des sédiments, de densité du chevelu racinaire, par la teneur en eau des sédiments... Ils sont localisés dans une tranche nettement définie entre — 3 et — 6 cm de profondeur et échappent ainsi à l'action des prédateurs de la frange capillaire (Aranéides, Coléoptères Tréichidae).

Ils survivent grâce dans diverses formes d'abris : logettes avec atmosphère saturée en humidité, galeries profondes déterminées par les racines. Les espèces non protégées comme les Chironomides se dessèchent assez rapidement dès que les teneurs en eau deviennent inférieures à 30 %.

REMERCIEMENTS

Je remercie MM. Gautier, Théron et Tourenq pour avoir bien voulu effectuer ou vérifier les déterminations des Coléoptères Trechidae et Hydrophilidae et des Diptères Chironomidae.

TRAVAUX CITÉS

- ALQUIER (C.). 1974. — Le peuplement de la frange capillaire des mares temporaires en moyenne Camargue. Thèse 3^e Cycle, Aix-Marseille : 143 p.
- ANGUS (R. B.). 1966. — A preliminary note on the habitats of some species of *Helophorus* F. (Col. Hydrophilidae). *Entomol. Mon. Mag.*, 102 : 269-270.
- ANGUS (R. B.). 1970. — *Helophorus orientalis* (Col. Hydrophilidae). A parthenogenetic water beetle from Siberia and North America and a British Pleistocene fossil. *Can. Entomol.*, 102 (2) : 129-143.
- BERTRAND (H. P. I.). 1972. — *Larves et nymphes des Coléoptères aquatiques du globe*. Paillard, Paris, 804 p.
- CHAMPEAU (A.). 1970. — Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des Copépodes des eaux temporaires Provençales et Corses. Thèse d'Etat, Aix-Marseille, 360 p.
- CHODOROVSKY (V.). 1969. — The dessication of ephemeral pools and the rate of development of *Aedes communis* larvae. *Polskie. Arch. Hydrobiol.*, 16 (I) : 79-91.

- FERNANDO (C. H.). 1958. — The colonisation of small freshwater habitats by aquatic insects. *Ceylon. J. Sci. (B)*, 1 : 117-154.
- Gautier (G.). 1977. — Etude écologique des communautés de Tréhidés ripicoles halophiles en Camargue laguno-marine. Thèse 3^e Cycle, Aix-Marseille, 157 p.
- PETIT (G.) et SCHACHTER (D.). 1943. — Assèchement des eaux temporaires et « faune de remplacement » en Camargue. *C. R. Fac. Marseille*, 1 (1) : 87-105.
- PIERRE (F.). 1951. — *Les conditions écologiques et le peuplement des vases d'eau douce*. Encyclopédie Biogéographique. Lechevalier, Paris, 100 p.
- TOURENQ (J.-N.). 1975. — Recherches écologiques sur les Chironomides (Diptères) de Camargue. Thèse d'Etat. Toulouse, 424 p.