

**HYDROBIOLOGIE D'UN COMPLEXE PALUSTRE DE CRAU ;  
LES MARAIS DU PLAN DU BOURG  
(BOUCHES-DU-RHONE, FRANCE).  
STRUCTURE DES ECOSYSTEMES  
ET DYNAMIQUE DES COMMUNAUTES D'INVETEBRES AQUATIQUES**

par A. THIERY<sup>1</sup>

Les communautés d'invertébrés aquatiques peuplant les marais temporaires du Plan du Bourg sont étudiées.

Six stations d'étude sont définies et leurs caractéristiques écologiques précisées.

L'analyse de la composition et de la structure des peuplements stationnels permet de mettre en évidence les différences faunistiques entre les six biotopes, déterminées par deux facteurs abiotiques principaux : salinité des eaux et durée de mise en eau.

L'étude de l'évolution dynamique des peuplements permet de dégager un même mode de fonctionnement des écosystèmes.

**Hydrobiology of the marsh complex of Crau ;  
the swamps of the Plan du Bourg (mouth of the Rhone, France).  
Structure of the ecosystem and dynamics  
of the aquatic invertebrate community.**

*The communities of aquatic invertebrates living in the temporary pools of the Plan du Bourg were studied. Six study-sites were defined according to their ecological characteristics.*

*The analysis of the composition and structure of the populations at each site revealed faunistic differences between the six biotopes in relation to the abiotic factors of water salinity and submersion time.*

*A study of the dynamic changes in the populations showed that the ecosystems function in a similar way.*

**I. — INTRODUCTION**

Les marais du Plan du Bourg, bien que faisant partie du delta Rhodanien et constituant une enclave naturelle au sein d'un environnement industriel, furent délaissés par les naturalistes au détriment de la Camargue proprement dite.

La proximité de la zone industrielle de Fos-sur-Mer avec la menace qu'elle représente pour la nature environnante n'étaient pas un élément favorable à des recherches d'écologie fondamentale.

---

1. Laboratoire de Biologie Animale-Ecologie, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 4, France.

En 1964, Molinier, Viano, Leforestier et Devaux avaient inclus cette zone dans leur inventaire botanique de la Camargue.

Depuis cette date Metge (1977) a réalisé une étude synécologique de la dépression du Viguiérat dont les marais du Plan du Bourg constituent l'extrémité méridionale. Ce travail, principalement consacré à l'étude de la végétation et de son évolution en fonction de l'hydromorphie et de la teneur en sels des substrats, mentionne pour quelques stations un inventaire de la faune des invertébrés aquatiques. C'est le seul document dont nous disposons jusqu'à présent sur le peuplement animal de ces marais.

Dans une étude réalisée de janvier 1976 à février 1977 je me suis attaché à décrire les composantes physiques (hydrologie et hydrochimie) et biotiques (végétation, peuplement d'invertébrés aquatiques) des biotopes et à suivre l'évolution saisonnière des communautés animales en fonction des rythmes de submersion.

Le secteur d'étude, situé dans une zone où s'affrontent l'extrémité de la nappe saumâtre et les apports d'eau douce provenant du Rhône et de la nappe de Crau, présente l'intérêt d'offrir sur une faible superficie (environ 400 ha) une belle variété d'écosystèmes lénitiques : marais permanents, temporaires, saumâtres, d'eau douce.

## 2. — ETUDE DU MILIEU

### 2.1. Situation géographique (fig. 1) →

Les marais du Plan du Bourg sont situés à l'est du delta camargais en bordure ouest de la plaine de Crau. La zone marécageuse s'étend au nord du complexe industriel et portuaire de Fos-sur-Mer sur une superficie d'environ 2,5 km<sup>2</sup>. Ils sont bordés à l'ouest par le canal d'Arles à Fos et à l'est par l'étang du Landre.

### 2.2. Géologie et pédologie

Les sols de la dépression du Viguiérat sont formés d'alluvions fluvio-marines récentes reposant sur une assise correspondant au cailloutis de Crau qui plonge vers le Rhône sous les dépôts limoneux.

Ces substrats riches en sels se caractérisent par une texture fine argilo-limoneuse et par une faible teneur en matière organique.

Les couches superficielles présentent les propriétés structurales propres aux sols salés hydromorphes : structure feuilletée, squameuse reposant sur des horizons à structure polyédrique massive. Ces sols salins mal drainés se caractérisent également par l'existence dans le profil pédologique d'un horizon à gley ; ce sont des solontchaks jeunes, mouillés, chlorurés sodiques.

### 2.3. Hydrologie

L'alimentation de la dépression du Viguiérat dépend, d'une part, des eaux de surface et, d'autre part, des eaux souterraines.

— les eaux de surface sont amenées depuis les Alpilles par un réseau de canaux d'irrigation, de canaux de navigation (canal d'Arles à Fos) et de drainage.

— les eaux souterraines comprennent :

— la nappe superficielle localisée dans les sables et les limons

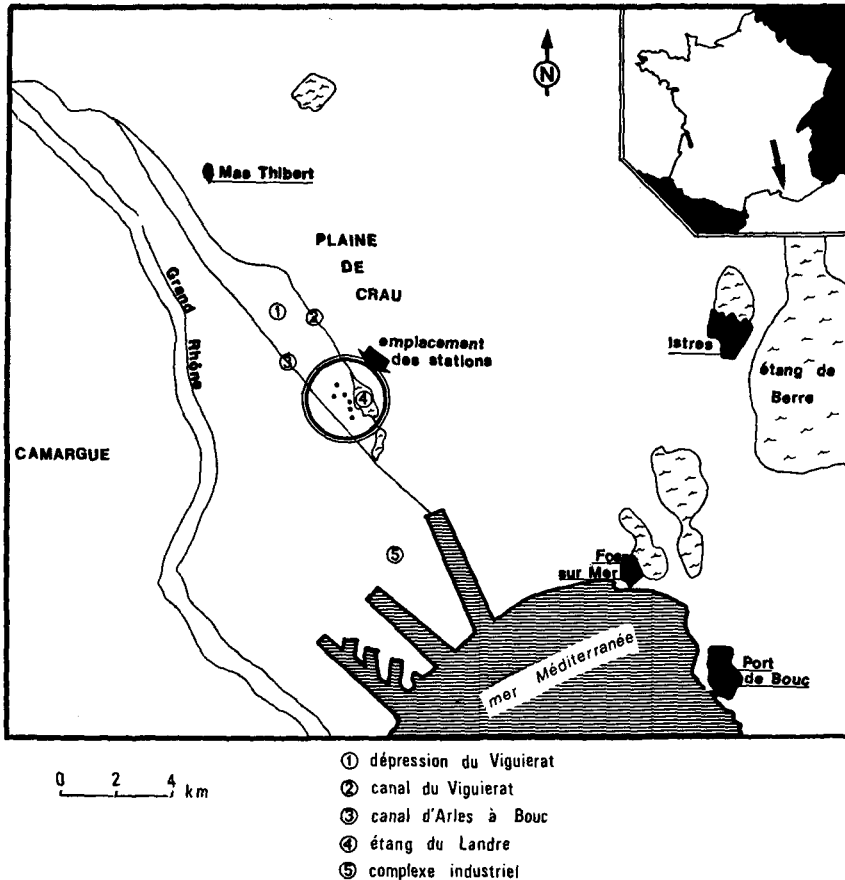


FIG. 1. — Les marais du Plan du Bourg ; Situation géographique et emplacement des stations.

- la nappe de Crau plus profonde située dans le cailloutis déposé par l'ancienne Durance (Villafranchien).
- le coin salé caractérisant l'intrusion marine dans les sédiments.

Lors de précipitations importantes, les eaux drainées par le bassin versant des Alpilles créent une surcharge des nappes, superficielle et profonde, provoquant, d'une part, l'inondation des marais et, d'autre part, le recul de l'interface eau douce-eau salée.

En période d'assèchement estival au contraire, le déficit en eau douce détermine la remontée du coin salé ; on assiste alors à une salinisation de la nappe superficielle et à une redistribution des sels dans les horizons supérieurs.

#### 2.4. Climatologie

— précipitations

Pour l'ensemble du delta Rhodanien les précipitations, comprises entre 500 et 600 mm, se concentrent au printemps (180 mm en 1976) et en automne (335 mm en 1976). En été les faibles précipitations associées à des températures élevées

(maximum en juin 1976 : 34,9 °C) déterminent une période sèche caractéristique du climat méditerranéen. Le diagramme ombrothermique de Gausson (fig. 2) permet de situer les mois secs.

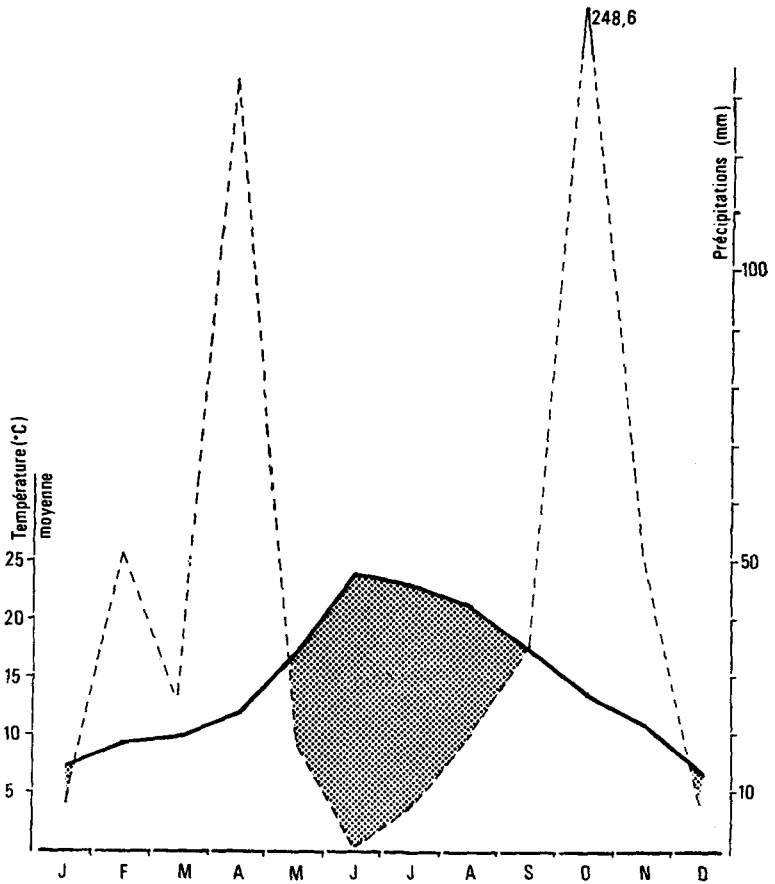


FIG. 2. — Diagramme ombrothermique pour l'année 1976 ; Les zones noircies représentent les mois « secs ».

#### — vents

Les vents principaux sont de deux types :

— le mistral, dominant par sa fréquence et sa violence descend de la vallée du Rhône ; froid et sec il assèche les plans d'eau et favorise l'écoulement des eaux vers la mer.

— les vents d'est, marins très humides, véhiculent des dépressions cycloniques qui vont s'accrocher aux reliefs des Alpilles et des collines d'Arles. Ils bloquent les écoulements de drainage en provoquant les hautes mers qui ont tendance à pénétrer vers l'intérieur des terres.

#### 2.5. Choix et description des stations

Dans le secteur géographique étudié deux facteurs dominants caractérisent les biotopes palustres :

— la chlorosité des eaux de surface

— la durée de submersion des biotopes.

Ces deux paramètres conditionnent l'implantation de la végétation ; c'est pourquoi le choix des stations a été basé sur des critères d'homogénéité floristique. Chacune des six stations retenues est individualisée par un faciès végétal (*sensu* Metge 1977). Considéré comme unité phytosociologique, le faciès permet le quadrillage d'une zone hétérogène en ensembles élémentaires au niveau desquels les conditions abiotiques sont analogues.

— Station 1 : c'est une dépression de faible profondeur à fond plat de 25 m de diamètre, submergée de la mi-septembre à la fin du mois de mai. La salinité moyenne de l'eau est de 6,49 % avec des maxima de 20 à 22 %. La végétation est un faciès à *Aeluropus littoralis-Scirpus maritimus*.

— Station 2 : elle se situe en bordure de l'étang du Landre et se trouve submergée de la mi-août à la fin mai. Les eaux ont une salinité moyenne de 3,69 %. Le faciès est du type *Scirpus maritimus*. Au printemps on assiste au développement d'algues filamenteuses (*Chaetomorpha linum*) et d'herbiers à *Ranunculus baudotii*.

— Station 3 : la végétation pratiquement monospécifique est représentée par le faciès à *Juncus maritimus*. Cette dépression à fond plat se trouve inondée durant plus de 9 mois par an. Les eaux ont une salinité moyenne de 1,93 %. Les sédiments argilo-limoneux sont recouverts par une épaisse litière organique. Au printemps le plan d'eau est encombré par les algues filamenteuses et les renouées.

— Station 4 : ce biotope est voisin de la station 3. Il s'individualise par un faciès à *Juncus maritimus-Scirpus maritimus*. Les eaux ont une salinité moyenne de 1,58 % et les sédiments sont dépourvus de litière. La durée de submersion est inférieure à celle de la station 3.

— Station 5 : ce biotope inondé seulement durant 4 à 5 mois par an apparaît comme un lieu de transition entre le milieu aquatique et le milieu terrestre. Les eaux ont une salinité moyenne de 2,07 %. Le faciès à *Salicornia fruticosa-Aeluropus littoralis* traduit le caractère intermittent de l'habitat.

— Station 6 : elle se présente comme une dépression d'environ 3 000 m<sup>2</sup> submergée durant onze mois de l'année. La végétation palustre monospécifique permet de définir un faciès à *Phragmites australis*. Les eaux ont une salinité moyenne de 1,51 % et les sédiments sont recouverts d'une très épaisse couche de rhizomes, tiges, algues en décomposition. A ce niveau on peut noter un fort dégagement d'hydrogène sulfuré.

## 2.6. Paramètres physiques et chimiques des eaux de submersion

Pour chaque station, deux composantes physiques (températures et hauteur de l'eau) et neuf composantes chimiques (oxygène dissous, pH, chlorures, calcium, magnésium, sulfates, nitrates, nitrates, phosphates) ont été mesurées deux fois par mois. Un diagramme semi-logarithmique de Schoeller exprime les variations saisonnières des teneurs en ions des eaux. Sur ce graphique figurent aussi deux courbes témoins : eau de mer et eau du Rhône. Elles permettent de suivre le sens de l'évolution de la composition chimique au cours de l'année : (fig. 3).

— en automne les concentrations ioniques se rapprochent de celles de l'eau douce (dilution des ions et abaissement de la nappe saumâtre par surcharge en eau douce provenant des précipitations importantes),

— au printemps et au début de l'été les tracés suivent une évolution parallèle à celle de l'eau de mer (remontée de la nappe saumâtre et augmentation de la concentration ionique par l'abaissement du niveau des eaux).

En règle générale les eaux des six stations sont pauvres en nitrites, nitrates et phosphates excepté lorsque les prélèvements sont effectués après le passage des taureaux ; les valeurs d'ordinaire faibles (nitrites = absence à 0,025 mg/l, nitrates = absence à 0,020 mg/l et phosphates = absence à 0,06 mg/l) peuvent atteindre des maxima respectifs de 0,8 mg/l, 0,85 mg/l et 1 mg/l.

— les teneurs en calcium et magnésium varient respectivement entre 80-280 mg/l et entre 40-450 mg/l.

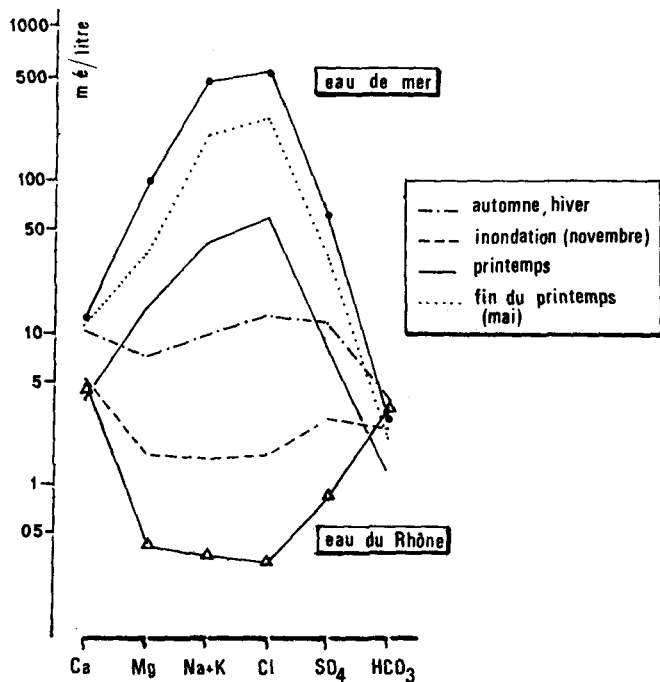


FIG. 3. — Evolution, générale aux six stations, de la composition chimique des eaux en cours d'année. — Diagramme semi-logarithmique de Schoeller.

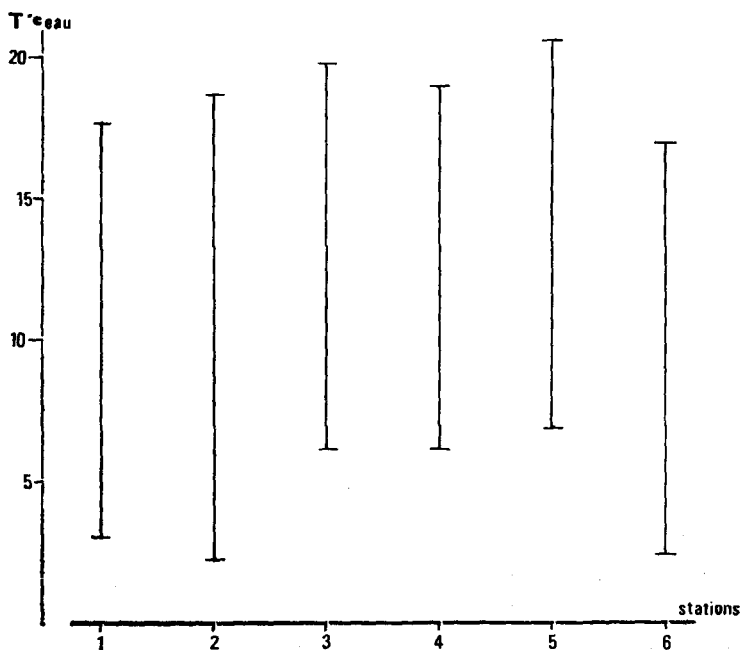


FIG. 4. — Températures de l'eau : amplitudes annuelles.

— le pH, toujours compris entre 7 et 8,5 au printemps, devient légèrement acide en automne et en hiver (6,5 à 6,8).

— le pourcentage à la saturation varie entre 60 % et 120 % excepté aux approches de l'été où l'on note un fort déficit en oxygène dissous (pourcentage à la saturation inférieur à 30 %).

— Les températures : Les amplitudes annuelles sont représentées sur la figure 4.

— Le niveau de l'eau : Il est mesuré le long d'une échelle placée au point le plus profond de chaque station. L'évolution de la hauteur des plans d'eau au cours de l'année 1976 est représentée figure 5.

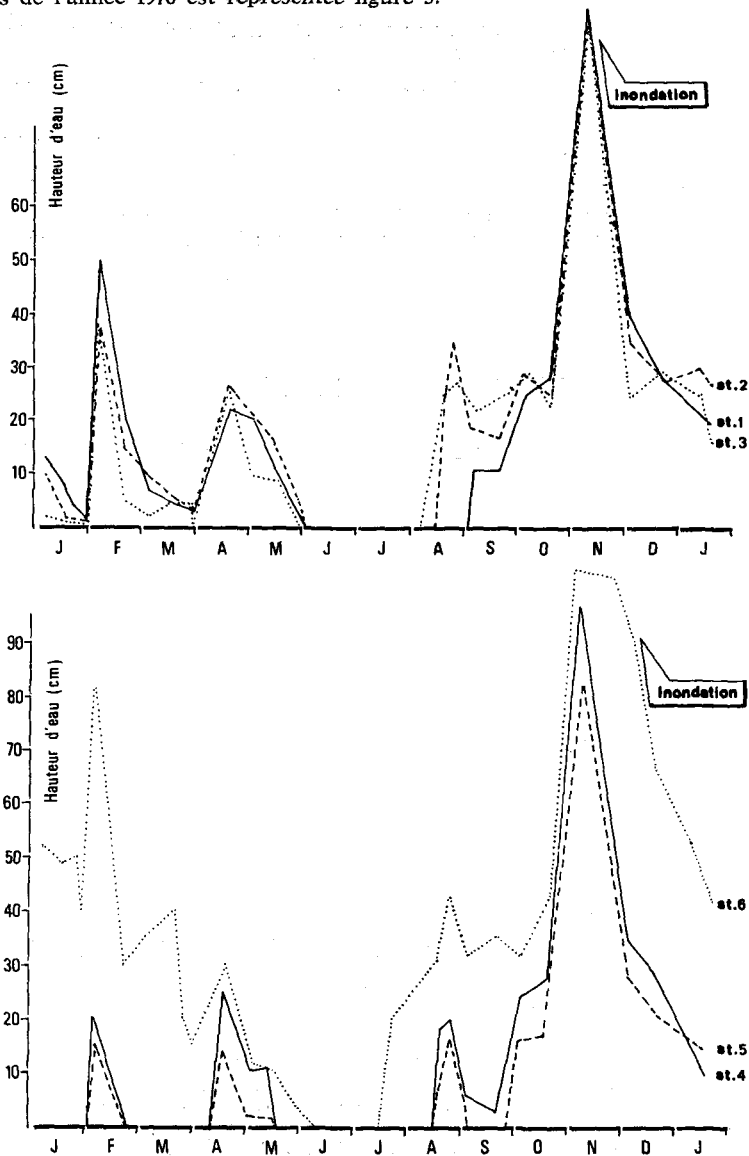


FIG. 5. — Variations du niveau de l'eau au cours de l'année 1976.

### 3. — ECHANTILLONNAGE

Les prélèvements quantitatifs ont été réalisés à l'aide d'un cylindre sans fond de 400 cm<sup>2</sup> de surface de base. La faune nageuse contenue dans la colonne d'eau est recueillie par filtration. Les sédiments sont prélevés sur 5 cm de profondeur afin de récolter la faune fouisseuse.

Deux séries de prélèvements préliminaires ont permis de déterminer que 5 unités d'échantillonnage, soit 0,2 m<sup>2</sup>, par station et par série de prélèvements sont bien représentatifs de la communauté animale.

Une fréquence bi-mensuelle des relevés permet de suivre l'évolution des communautés sans dépeupler les stations.

Notons que pour la station 6, trop profonde et encombrée de matière organique, le cylindre s'avérait inefficace ; la faune fut donc échantillonnée au filet traîné sur un mètre de distance.

Des prélèvements qualitatifs effectués en bordure des stations complètent les précédents. Ils ont pour but de récolter des imagos à larves aquatiques : Diptères, Trichoptères, Ephéméroptères, Odonates.

### 4. — COMPOSITION ET STRUCTURE DE LA ZOOCENOSE AQUATIQUE

Tous les groupes d'invertébrés aquatiques ont été déterminés jusqu'à l'espèce à l'exception des Diptères Ceratopogonidae, Stratiomyidae, Ephydriidae, Chaoboridae, et des Trichoptères.

124 espèces ou unités systématiques ont été identifiées. Leur liste complète figure en annexe.

Les Crustacés Entomostracés planctoniques (Cladocères, Copépodes, Ostracodes), bien qu'ayant été déterminés jusqu'à l'espèce, n'ont pas été considérés dans l'étude structurale et dynamique des peuplements, leur communauté devant être considérée à part, compte tenu des effectifs très élevés des populations.

#### 4.1. Remarques biogéographiques

La plus grande partie des 124 espèces récoltées est représentée par des éléments à large répartition en Europe. Il est intéressant de noter que malgré leur situation géographique méridionale, les marais n'abritent que quelques rares formes méditerranéennes : *Bidessus pumilus*, *Crocothemis erythraea*, *Polypedilum pharao*, *Halocladius stagnorum*, *Gammarus aequicauda*.

Cette apparente contradiction s'explique par le fait que les marais sont des milieux ouverts aux influences froides du mistral, de la nappe de Crau ainsi que des eaux du Rhône. Ces facteurs favorisent le maintien d'une faune paléarctique banale résultant d'échanges nombreux avec les régions limitrophes.



#### 4.2. Composition biotique des peuplements

L'abondance relative annuelle des différents groupes zoologiques par biotope est représentée sous la forme de spectres exprimés en pourcentage (fig 6).

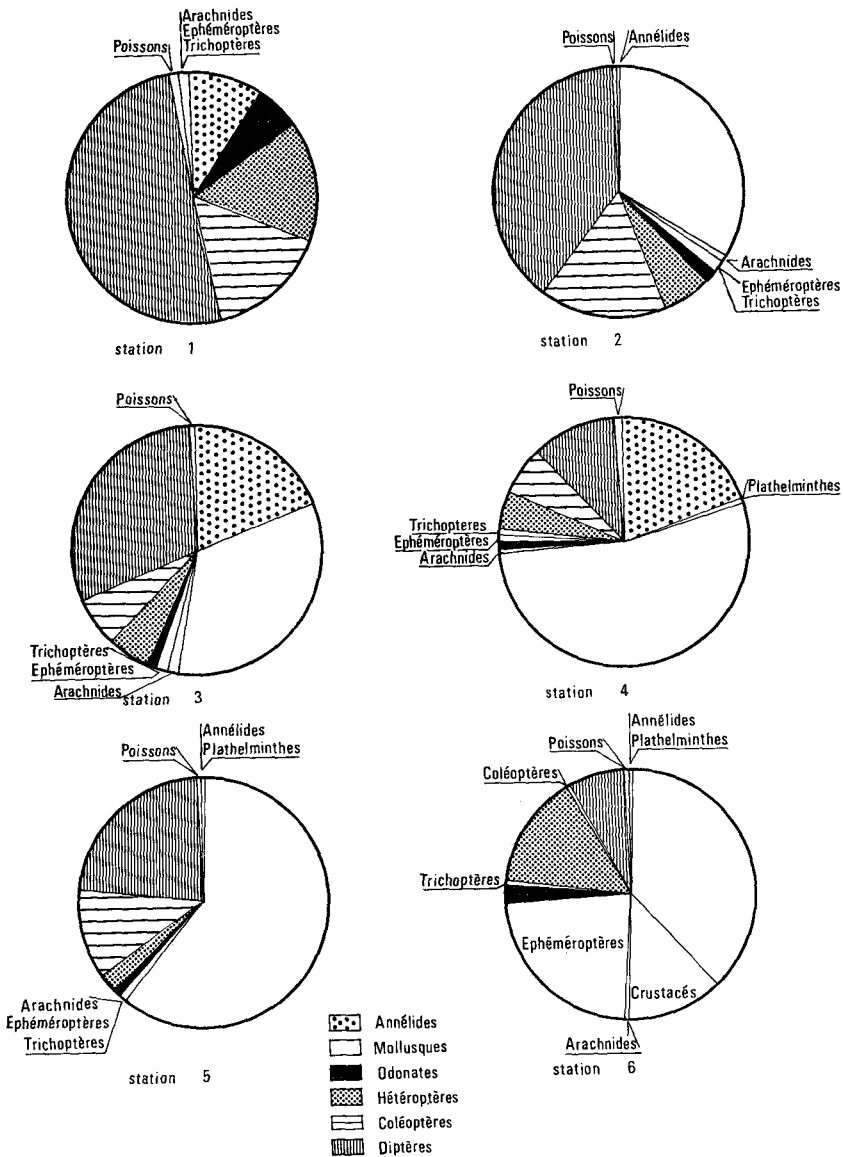


FIG. 6. — Structure des communautés stationnelles en fonction de l'abondance relative des groupes zoologiques.

Il apparaît que les groupes peu représentés ou absents dans les marais temporaires (Ephémères, Crustacés Amphipodes) prennent toute leur importance dans la phragmitaie.

Inversement, les Coléoptères et les Diptères, bien représentés dans les stations temporaires, le sont moins dans la station 6.

Le cas des Mollusques est différent car leur abondance est fonction de la fréquence des communications entre le marais et les plans d'eau permanents voisins. Leur absence de la station 1 s'explique par le fait que les tests sont arrêtés par les salicornes qui forment un réseau très dense à la périphérie du biotope.

Les Hétéroptères, grâce à leur comportement migrateur, sont représentés de façon à peu près identique dans chaque station.

Au contraire, les Annélides Oligochètes apparaissent comme de bons bioindicateurs : *Paranais littoralis* présent dans la station 1 pullule en raison du caractère saumâtre des eaux et *Limnodrilus hoffmeisteri* se cantonne dans les stations 3 et 4 dans la couche de matière organique en décomposition.

#### 4.3. Structure des peuplements

La combinaison des indices de fréquence d'occurrence (F) et d'abondance relative (Ar), calculés à partir des données quantitatives obtenues au cours de l'année 1976, permet d'établir un classement hiérarchique des espèces et de définir les noyaux de faune caractéristiques de chaque habitat.

On distingue 5 catégories d'espèces :

- |                             |              |                 |
|-----------------------------|--------------|-----------------|
| — les espèces fondamentales | Ar > 10 % et | F > 50 %        |
| — les espèces constantes    | Ar < 10 % et | F > 50 %        |
| — les espèces compagnes     |              | 20 % < F < 50 % |
| — les espèces accessoires   |              | 5 % < F < 20 %  |
| — les espèces sporadiques   |              | F < 5 %         |

Cette classification est complétée par une terminologie définissant des espèces caractéristiques exclusives (espèces strictement localisées dans un type d'habitat) et des espèces caractéristiques préférentielles (espèces qui bien qu'existant dans plusieurs habitats, caractérisent l'un d'eux par une dominance particulière).

Le tableau I rend compte de la répartition des espèces au sein des différentes catégories.

Le noyau de la station 1 est marqué par la présence de 3 espèces fondamentales : *Sigara stagnalis*, *Berosus* sp. (larves)<sup>1</sup>, et *Polypedium*

1. En raison de difficultés de détermination des stades larvaires de *Berosus*, j'ai considéré les larves comme une espèce à part entière ; en réalité elles appartiennent à *Berosus spinosus* ou à *Berosus guttalis* ou aux deux en même temps.

TABLEAU 1. — Classement hiérarchique des espèces par biotope pour l'année 1976. Les noyaux faunistiques dominants sont déterminés par l'association des espèces fondamentales et des espèces constantes.  
 — Les espèces soulignées de tirets sont caractéristiques exclusives et celles soulignées d'un trait sont caractéristiques préférentielles.

	Station 1	Station 2	Station 3	Station 4	Station 5	Station 6
Espèces fondamentales A > 10 & h >> 50	<i>Sigara stagnalis</i> <i>Berosus</i> sp. (larves) Polypedium pharao	<i>Physa acuta</i> Polypedium pharao	<i>Chironomus dorsalis</i> <i>Planorbis planorbis</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>		<i>Cloeon dipferum</i> <i>Physa acuta</i> <i>Cornonaura carriana</i>
Espèces compagnes A < 10 & h >> 50	<i>Ischnura elegans</i>	<i>Berosus</i> sp. (larves) <i>Sigara stagnalis</i>				<i>Plea leachi</i> <i>Berosus spinosus</i> <i>Sigara stagnalis</i> <i>Ischnura elegans</i> <i>Cornonaura carriana</i>
Espèces compagnes 20 < h < 50	<i>Paranais littoralis</i> <i>Berosus spinosus</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Planorbis planorbis</i> <i>Sigara lateralis</i> <i>Cricotopus sylvestris</i>	<i>Ischnura elegans</i> <i>Cloeon dipferum</i> <i>Physa acuta</i> <i>Cricotopus sylvestris</i> <i>Procladius choreus</i> <i>Chironomus dorsalis</i> <i>Ceratopogonides</i> sp. <i>Rhantus pulverosus</i> <i>Sigara lateralis</i>	<i>Aegonema aquatica</i> <i>Haliphys</i> sp. (larves) <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Lymanea ovata</i> <i>Lymanea palustris</i> <i>Bythinia tentaculata</i> <i>Sigara stagnalis</i> <i>Plea leachi</i> <i>Pseudanacolia compacta</i> <i>Berosus</i> sp. (larves) <i>Procladius choreus</i> <i>Polypedium pharao</i> <i>Cricotopus sylvestris</i>	<i>Physa acuta</i> Polypedium pharao <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Sigara stagnalis</i> <i>Lymanea ovata</i> <i>Planorbis planorbis</i> <i>Bythinia tentaculata</i> <i>Berosus</i> sp. (larves) <i>Tabanus autumnalis</i> <i>Tipula oleracea</i>	<i>Chironomus dorsalis</i> <i>Physa acuta</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Planorbis planorbis</i> <i>Helophorus brevipalpis</i> <i>Gaigochus pusillus</i> <i>Tipula oleracea</i>	<i>Gambusia affinis</i> <i>Arenurus radiatus</i> <i>Cloeon dipferum</i> <i>Berosus</i> sp. (larves) <i>Ceratopogonides</i> sp.
Espèces accessoires 5 < h < 10	<i>Plea leachi</i> <i>Limnophilus</i> sp. <i>Gambusia affinis</i> <i>Cloeon dipferum</i> <i>Physa acuta</i> <i>Berosus affinis</i> alger. <i>Helophorus brevipalpis</i> <i>Cochlebus marinus</i> <i>Tabanus autumnalis</i> <i>Ephydra</i> sp. <i>Chironomus dorsalis</i> <i>Ablamezia</i> sp. <i>Enochrus bicolor</i> <i>Ralocladus stagnorum</i> <i>Procladius choreus</i>	<i>Plea leachi</i> <i>Crocethemis erythraea</i> <i>Gambusia affinis</i> <i>Limnophilus</i> sp. <i>Gania mollis</i> <i>Lymanea ovata</i> <i>Berosus affinis</i> alger. <i>Arenurus radiatus</i> <i>Hydrodroma conjuncta</i> <i>Hydrodroma conjuncta</i> <i>Berosus affinis</i> <i>Berosus affinis</i> typique <i>Helophorus brevipalpis</i> <i>Cochlebus marinus</i> <i>Enochrus bicolor</i> <i>Ralocladus stagnorum</i> <i>Gaigochus pusillus</i> <i>Ephydra</i> sp. <i>Pseudonitzia trilobata</i> <i>Tipula oleracea</i> <i>Aedes caspius</i>	<i>Sigara lateralis</i> <i>Cloeon dipferum</i> <i>Gambusia affinis</i> <i>Limnophilus</i> sp. <i>Ischnura elegans</i> <i>Crocethemis erythraea</i> <i>Fiona paucipora</i> <i>Arenurus radiatus</i> <i>Hydrodroma conjuncta</i> <i>Hydrodroma conjuncta</i> <i>Berosus affinis</i> <i>Helophorus brevipalpis</i> <i>Cochlebus marinus</i> <i>Enochrus bicolor</i> <i>Ralocladus stagnorum</i> <i>Gaigochus pusillus</i> <i>Ephydra</i> sp. <i>Pseudonitzia trilobata</i> <i>Tipula oleracea</i> <i>Aedes caspius</i> <i>Cornonaura carriana</i>	<i>Gambusia affinis</i> <i>Ischnura elegans</i> <i>Dugesia lugubris</i> <i>Lymanea palustris</i> <i>Berosus spinosus</i> <i>Helophorus brevipalpis</i> <i>Haliphys</i> sp. <i>Haliphys macronotus</i> <i>Rhantus affinis hispan.</i> <i>Berosus affinis hispan.</i> <i>Cricotopus sylvestris</i> <i>Procladius choreus</i> <i>Ephydra</i> sp. <i>Aedes caspius</i> <i>Psychodides</i> sp. <i>Cornonaura carriana</i>	<i>Sigara lateralis</i> <i>Gambusia affinis</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Cloeon dipferum</i> <i>Ischnura elegans</i> <i>Lymanea ovata</i> <i>Berosus spinosus</i> <i>Pseudanacolia similis</i> <i>Haliphys macronotus</i> <i>Coelambus psacalolegram</i> <i>Enochrus bicolor</i> <i>Rhantus pulverosus</i> <i>Cochlebus marinus</i> <i>Berosus affinis alger.</i> <i>Procladius choreus</i> <i>Ephydra</i> sp. <i>Aedes caspius</i> <i>Polypedium pharao</i> <i>Cricotopus sylvestris</i>	<i>Crocethemis erythraea</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Sigara macripora</i> <i>Sigara lateralis</i> <i>Limnophilus</i> sp. <i>Lymanea ovata</i> <i>Batomyrgus Jenkinsi</i> <i>Haliphys macronotus</i> <i>Psychodides</i> sp.
Espèces sporadiques h < 5						
	19 sp	23 sp	16 sp	22 sp	16 sp	30 sp

pharao, d'une espèce constante *Ischnura elegans* et d'espèces compagnes *Paranais littoralis*, *Berosus spinosus*, *Sigara lateralis*, toutes très euryhalines. Ces espèces ont déjà été signalées dans des eaux ayant une salinité pouvant atteindre 35 ‰ : Aguesse (1957), Champeau (1970), Tourenq (1975). *Paranais littoralis* est caractéristique préférentielle.

Dans la station 2 le net recul des espèces halophiles au profit de *Physa acuta* avec *Cloeon dipterum* et *Planorbis planorbis* comme espèces compagnes, traduit le caractère plus hydromorphe et plus doux de l'habitat. Ce classement confirme les observations effectuées en Camargue par Schachter (1958) : « la diminution de la salinité se traduit dans l'étang du Vaccarès par l'apparition de *Physa acuta* et de *Lymnaea palustris* » et par Bigot (*ab ora*) : « la végétation à *Scirpus maritimus* caractérise bien en Camargue les milieux aquatiques temporaires faiblement halophiles ».

La communauté de la jonçaille est marquée par la disparition des espèces halophiles au profit d'espèces fondamentales très hydromorphes : *Chironomus dorsalis*, *Planorbis planorbis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*. Il est intéressant de constater que le peuplement de cette station est constitué en grande partie par des Mollusques Gastéropodes, *Planorbis planorbis*, *Physa acuta*, *Lymnaea ovata*, *Lymnaea palustris*, *Bythinia tentaculata*, *Pseudamnicola compacta*, qui constituent plus de 35 % des espèces dont la fréquence est supérieure à 20 %. *Argyroneta aquatica* est caractéristique préférentielle.

L'abondance des Chironomides Chironomini *Chironomus dorsalis* et *Chironomus thummi* ainsi que des Annélides Tubificidae *Limnodrilus hoffmeisteri* rend compte de conditions écologiques, au niveau du substrat, particulièrement défavorables à l'installation d'une faune diversifiée : l'épaisse litière recouvrant les sédiments vaseux est le siège de phénomènes d'eutrophisation avec un déficit en oxygène dissous et un dégagement d'hydrogène sulfuré. Cependant une végétation aquatique dense, (algues et macrophytes submergées), assure le morcellement du biotope en habitats variés déterminant une stratification verticale du plan d'eau ; cette hétérogénéité stationnelle aura un rôle important dans la stabilité de la communauté.

La communauté de la station 4 ne comprend qu'une espèce fondamentale : *Limnodrilus hoffmeisteri* qui, en l'absence de formes fouisseuses compétitrices (Chironomides) et de prédateurs (Anatidés), forme une population particulièrement abondante. L'absence d'espèce constante, alors que les espèces compagnes sont soit euryhalines soit hydromorphes, caractérise un biotope intermédiaire entre les milieux halophiles temporaires et les milieux doux à submersions semi-permanentes.

L'absence d'espèce fondamentale et d'espèce constante est très significative du caractère intermittent de la station 5. La présence de 7 espèces compagnes : *Chironomus dorsalis*, *Physa acuta*, *Sigara stagnalis*, *Planorbis planorbis*, *Helophorus brevipalpis*, *Guignotus pusillus*, *Tipula oleracea*, et l'absence d'espèce caractéristique montrent que la communauté est hétérogène et composée d'éléments

migrant des milieux voisins soit par voie aérienne (Insectes) soit par les débordements principalement en automne (Mollusques).

Seul *Helophorus brevipalpis*, qui affectionne les eaux temporaires, (Fernando 1958, Angus 1970) est inféodé à la station.

La phragmitaie présente le noyau faunistique le plus riche : 3 espèces fondamentales, *Cloeon dipterum*, *Physa acuta*, *Gammarus aequicauda* ; 5 espèces constantes, *Plea leachi*, *Naucoris maculatus*, *Sigara stagnalis*, *Ischnura elegans*, *Corynoneura carriana*. Quatre espèces sont caractéristiques exclusives : *Gammarus aequicauda*, *Naucoris maculatus*, *Ranatra linearis* et *Glyptotendipes gripekaweni* dont les larves creusent des galeries dans les parties tendres des phragmites et se nourrissent du parenchyme des rhizomes. *Cloeon dipterum* est caractéristique préférentielle.

Il est donc possible, en considérant les espèces ayant une fréquence d'occurrence supérieure à 50 %, de dégager un gradient de temporalité allant des milieux intermittents jusqu'aux milieux permanents :

	intermittent submersions ≤ 6 mois	temporaires 6 < submersions < 9 mois			semi-permanent à permanent
Nombre d'espèces avec une fréquence à 50 %	0	1	3	4,4	8
Station	5	4	3	1,2	6

Les invertébrés aquatiques, soit par leur qualité (espèces caractéristiques) soit par leur fréquence et leur abondance, se révèlent être, au même titre que la végétation, des éléments bioindicateurs des conditions écologiques particulières de leur biotope, ici, la durée des submersions et la salinité des eaux.

#### 4.4. Comparaison des peuplements stationnels

La structure d'un peuplement peut globalement s'exprimer par la diversité spécifique. Nous utilisons l'indice de diversité spécifique de Shannon (in Daget 1977), dont l'expression mathématique est :

$$H_{sh} = 3,322 \left( \log Q - \frac{1}{Q} \sum q_i \log q_i \right) \text{ exprimé en bits par espèce.}$$

avec Q = nombre total d'individus

$q_i$  = nombre d'individus d'une espèce.

Cet indice varie en fonction de la richesse du peuplement et de la distribution des individus entre les espèces. Aussi la comparaison des communautés stationnelles ne peut se faire qu'à l'aide d'un coefficient indépendant de la richesse des communautés : l'équitabilité qui est le rapport exprimé en pourcentage de la diversité réelle sur la diversité

maximum (la diversité maximum est la diversité théorique que peut atteindre un peuplement lorsque toutes ses espèces sont représentées par le même nombre d'individus).

$H_{Max} = \log_2 S$   $S$  étant le nombre total d'espèces.

L'expression de l'équitabilité est alors :

$$E = \frac{H_{Max}}{H_{Sh}} 100.$$

Pour calculer ces indices j'ai utilisé les données de 20 séries de prélèvements réalisés en 1976. Les résultats sont les suivants :

Station	1	2	3	4	5	6
$H_{Sh}$	3,16	3,18	4,13	3,25	2,65	2,72
$H_{Max}$	5,52	5,86	5,75	5,75	5,58	5,81
E %	57,24	54,26	71,82	56,52	47,49	46,81

En valeur absolue, les indices de diversité sont faibles, et indiquent des peuplements assez peu diversifiés. Plus spécialement pour les stations 5 et 6, les faibles valeurs de  $H_{Sh}$  et E % résultent de la dominance de quelques espèces : *Physa acuta* avec une abondance relative de 58,07 % à la station 5 ; *Physa acuta* (densité relative 36,83 %), *Cloeon dipterum* (22,68 %) et *Gammarus aequicauda* (12,54 %) à la station 6.

Pour des valeurs de la diversité maximum très voisines (5,5 à 5,8) la diversité réelle se répartit en trois groupes :

- les stations 1, 2, 4 avec une valeur proche de 3,2 ;
- les stations 5, 6 avec une valeur proche de 2,7 ;
- la station 3 avec la plus forte valeur 4,13.

L'équitabilité suit les variations de la diversité réelle. Il existe une répartition plus homogène des individus entre les espèces et une structure plus équilibrée dans le peuplement de la station 3, ceci étant très certainement lié à la stratification du plan d'eau ; ce morcellement en microhabitats joue un rôle « d'effet tampon » en atténuant les variations des facteurs abiotiques. Ce phénomène avait déjà été constaté empiriquement par Metge (1977).

## 5. — DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS ET FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES EN PHASE HYDRIQUE

La dynamique de la structure est exprimée par l'évolution de la diversité spécifique, de la diversité maximum et de l'équitabilité des peuplements.

Malgré les différences de structure biotique dues essentiellement au nombre variable des assèchements entre les stations, la dynamique des peuplements reste comparable pour les six biotopes.

Cette évolution apparaît sur le graphique de la figure 7.

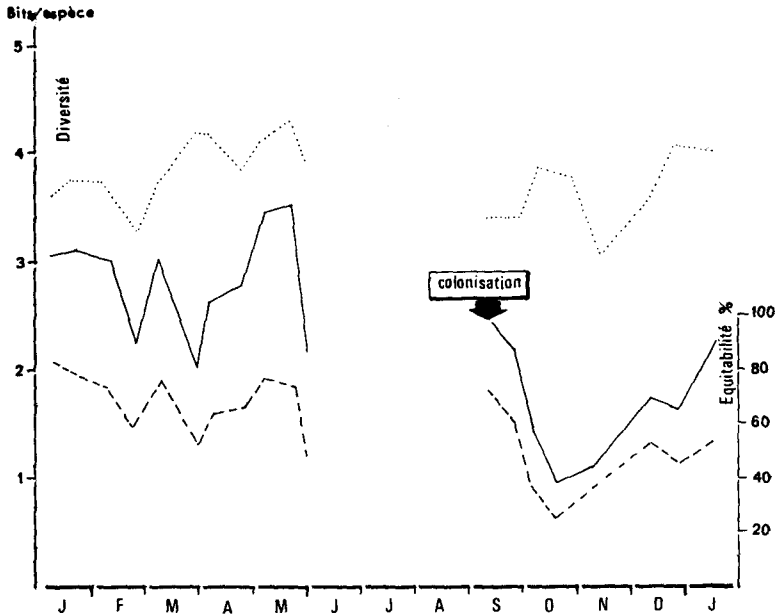


FIG. 7. — Variations annuelles de la diversité spécifique (trait plein), de l'équitabilité (tirets) et de la diversité maximum (pointillés) pour la Station 1. Ce type d'évolution se retrouve dans ses grandes lignes dans les autres biotopes à assèchement estival.

Pendant la période d'inondation des biotopes on peut distinguer plusieurs phases :

- dès la remise en eau, des espèces pionniers colonisent des milieux neufs aux niches écologiques vides. Ce sont des formes migratrices, *Sigara stagnalis*, *Sigara lateralis*, *Ochthebius marinus*, *Berosus affinis affinis*, *Berosus affinis hispanicus*, provenant des milieux permanents voisins ainsi que des formes résistantes sorties des sédiments où elles ont passé l'été en quiescence, *Berosus guttalis* et *Berosus spinosus* (Thiery 1979).

Ce sont des espèces exclusivement phytophages qui vont exploiter, d'une part, les laisses organiques accumulées à la périphérie des stations et, d'autre part, les populations de Diatomées et d'algues filamenteuses qui se développent rapidement ;

- une à deux semaines plus tard, l'éclosion des pontes de Chironomides et des Mollusques Gastéropodes détermine une forte diminution de l'équitabilité (20 à 30 %) alors que la richesse spécifique est croissante.

A ce moment la population de *Polypedilum pharao* représente plus de 80 % de l'effectif total de la communauté de la station 1.

L'abondance des Chironomides est fonction des conditions climatiques, forte pluviosité et températures élevées (Tourenq 1975), ce qui a été le cas en 1976.

Cette phase de déséquilibre dure selon les stations entre 2 et 3 mois ;

- dès la fin de l'hiver on assiste à une augmentation progressive de l'équitabilité liée à un indice de diversité spécifique en hausse. La complexité structurale s'accroît par l'introduction de nouvelles espèces et par une meilleure distribution des individus au sein des populations.

Cette phase correspond à une période de maturation *sensu* Margalef (1963).

- vers les mois de février et mars, des assèchements de courte durée provoquent des modifications dans la composition des zoocénoses. En général, les valeurs de la diversité spécifique suivent fidèlement les oscillations de la hauteur de l'eau. Cependant la diversité spécifique moyenne saisonnière, plus importante au printemps (2,8 à 3 bits) qu'en automne et en hiver (1,7 à 1,9 bits), signifie qu'un certain état d'équilibre n'est pas incompatible avec le rythme irrégulier des assèchements de printemps car, après chaque assec, la zoocénose se reconstitue très rapidement ;
- une courte période précédant l'assèchement estival se caractérise par une importante diminution des indices de diversité spécifique et de diversité maximum. L'augmentation de la température et de la chlorosité consécutive à la diminution de la hauteur de l'eau, détermine alors la fuite de nombreux Insectes, la mort d'organismes sensibles à de trop fortes variations des paramètres physiques et chimiques ou, comme c'est le cas pour *Berosus guttalis* et *Berosus spinosus*, le déclenchement de l'enfouissement des larves dans les sédiments pour s'y nymphoser et s'y métamorphoser ;
- en été la communauté aquatique disparaît presque totalement. Seules quelques espèces présentant une adaptation de leur cycle biologique à l'assèchement (cas de nombreux Coéloptères Hydrophilidae) survivent enfouies dans les sédiments.

Ce type d'évolution que l'on peut suivre en prenant comme modèle les stations 1 et 2, reste valable, malgré quelques modifications, pour les autres stations ;

- station 3 : les variations des indices sont très amorties ; l'équitabilité reste toujours supérieure à 50 % et la diversité spécifique ne descend jamais en dessous de 2 bits.

Les moyennes automnale et hivernale de  $H_{sh}$  sont voisines de la moyenne de printemps (entre 2,8 et 3,2 bits) ce qui indique que la



communauté se structure très vite, dès le mois d'octobre et souligne une nouvelle fois le caractère équilibré de cet écosystème ;

- stations 4 et 5 : l'évolution automnale et hivernale reste comparable au schéma évolutif précédent, mais au printemps les assèchements plus fréquents et plus longs perturbent de façon importante les communautés ( $H_{sh} = 0,6$  bit et  $E \% = 32$  %). Dès la remise en eau la zoocénose se reconstitue rapidement grâce à l'apport d'espèces migratrices, la plupart à cycles biologiques courts (Diptères Culicidae, Chironomidae...);
- station 6 : l'évolution type en est très proche ; cependant la prolifération d'espèces qui deviennent fortement dominantes en automne et en hiver (*Cloeon dipterum*, puis *Physa acuta* et *Gammarus aequicauda*) maintient la communauté à un niveau de diversité assez faible. Dès le mois de février  $H_{sh}$  et  $E$  % retrouvent des valeurs normales.

## 6. — CONCLUSIONS

Les marais du Plan du Bourg abritent une faune de macro-intertébrés aquatiques composée en grande partie d'espèces paléarctiques à vaste répartition géographique.

La composition des peuplements met en évidence une localisation stationnelle préférentielle des espèces liée aux caractéristiques écologiques des biotopes : salinité et durée des submersions sont les facteurs qui déterminent l'organisation des noyaux de faune ; ceux-ci apparaissent alors comme des indicateurs écologiques.

Les indices de diversité, faibles en valeur absolue, révèlent des communautés peu diversifiées. Les écosystèmes temporaires peu favorables à l'installation de peuplements variés, étant régulièrement renouvelés, sont de type jeune évolutif.

L'évolution saisonnière des indices de diversité et d'équitabilité suit la plupart du temps les rythmes hydrologiques. Après chaque assec, les zoocénoses se reconstituent rapidement grâce à des espèces à fort pouvoir de dispersion, ce qui montre la dépendance faunistique de ces biotopes vis-à-vis des milieux permanents voisins qui se comportent comme autant de réservoirs d'espèces.

## TRAVAUX CITÉS

- AGUESSE (P.). 1957. — Les effets de la vague de froid de l'hiver 1956 sur la faune des invertébrés aquatiques de Camargue. *Terre et Vie*, 104 : 241-252.
- ANGUS (R. B.). 1970. — *Helophorus orientalis* (Coleoptera Hydrophilidae). A par-

- thenogenetic water beetle from Siberia and north America and a British pleistocene fossil. *Can. Entomol.*, 102 (2) : 129-143.
- CHAMPEAU (A.). 1970. — Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des Copépodes des eaux temporaires provençales et corses. *Thèse Doct. sci. Nat. Aix-Marseille*, 360 p.
- DAGET (G.). 1977. — Les modèles mathématiques en écologie. *Masson*. Paris, 172 p.
- FERNANDO (C. H.). 1958. — The colonisation of small freshwater habitats by aquatic Insects. *Ceylon J. Sci. (B)* 1 : 117-154.
- MARGALEF (R.). 1963. — On certain unifying principles in ecology. *Amer. Natur.*, 97 : 357-374.
- METGE (G.). 1977. — Etude synécologique de la dépression du Viguiérat (B.-d.-Rh.). Essai d'écologie quantitative en milieu hydromorphe et halophile. Thèse 3<sup>e</sup> Cycle. Aix-Marseille, 464 p.
- MOLINIER (R.), VIANO (J.), LEFORESTIER (M.), DEVAUX (J. P.). 1964. — Etude phytosociologique et écologique en Camargue et sur le Plan du Bourg. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 36 : 1-100.
- SCHACHTER (D.). 1958. — Nouvelles données sur l'évolution de quelques étangs du delta du Rhône. *Congrès Soc. Savantes* : 519-520.
- THIERY (A.). 1979. — Influence de l'assèchement estival sur les peuplements d'Insectes aquatiques d'un marais saumâtre temporaire en Grau (B.-d.-Rh.). *Annls. Limnol.*, 15 (2) : 181-191.
- TOURENQ (J. N.), 1975. — Recherches écologiques sur les Chironomides (Diptères) de Camargue. Thèse d'Etat. Toulouse : 424 p.

#### REMERCIEMENTS

Je remercie vivement les spécialistes qui m'ont aidé dans la détermination de la faune : M. Bigot pour les Coléoptères, M. Champeau pour les Copépodes et Cladocères, M. Santucci pour les Hydracariens, M. Thomas pour les Diptères Tipulidae et Tabanidae, M. Tourenq pour les Diptères Chironomidae.

## ANNEXE

## Inventaire faunistique

## PLATHELMINTHES

## TRICLADES

*Dugesia lugubris* (Schmidt) 3, 4, 5, 6.

## OLIGOCHETES

*Paranais littoralis* Muller 1, 2.

*Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. 3, 4, 5, 6.

## HIRUDINEES

*Piscicola geometra* L. 3.

*Hirudo medicinalis* L. 1, 6.

## MOLLUSQUES

## PROSOBRANCHES

*Potamopyrgus jenkinsi* (Smith) 3, 6.

*Pseudamicola compacta* Pal. 3, 4.

*Pseudamicola similis* Drap. 1, 2, 4, 5.

*Bythinia tentaculata* (L.) 2, 3, 4, 5.

## PULMONES

*Physa acuta* Draparnaud 2, 3, 4, 5, 6.

*Lymnaea (Stagnicola) palustris* (Mull.) 2, 3, 4, 5.

*Lymnaea ovata* Draparnaud 2, 3, 4, 5, 6.

*Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* (Linn.) 3.

*Planorbis (Tropidiscus) planorbis* (Linn.) 2, 3, 4, 5, 6.

*Succinea putris* L. 4, 5.

## ARANEIDES

*Argyroneta aquatica* L. 3, 4, 5, 6.

## HYDRACARIENS

*Hydrachna conjecta* Koen. 1, 2, 6.

*Eylais rimosa* Piersig. 2, 3, 4.

*Hydriphantes abnormis* Koen. 2, 3, 4, 5, 6.

*Hydriphantes* sp. 4.

*Hydrodroma despiciens* Muller. 2, 6.

*Piona paucipora* Thor. 2, 3, 4, 5, 6.

## CRUSTACES

## ANOSTRACES

*Tanyastix lacunae* Daday 6.

## CLADOCÈRES

*Daphnia magna* Strauss. 1, 2, 3, 4, 5, 6.

*Simocephalus exspinosus* (Koch) 1, 2, 3, 6.

*Simocephalus vetulus* (O.F.M.) 1, 2, 3, 5, 6.

## OSTRACODES

*Cypris hispinosa* Lucas. 1.

*Eucypris virens* (Jur.) 1, 2, 3, 4, 5, 6.

## COPÉPODES

*Calanipeda aquae-dulcis* Kritch. 1, 2, 5.

*Acanthocyclops robustus* (Sars) 1, 2, 5, 6.

*Acanthocyclops vernalis* (Fisc.) 1, 2.

- Diacyclops bisetosus* (Rehbg.) 1, 2, 3, 6.  
*Diacyclops bicuspidatus-odessanus* (Claus.) 1, 2, 3, 4, 6.

## AMPHIPODES

- Gammarus aequicauda* Mart. 6.

## INSECTES

## EPHÉMÉROPTÈRES

- Cloeon dipterum* L. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Caenis moesta* Bengston 1, 2, 4, 6.

## ODONATES

## ZYGOPTÈRES

- Ischnura elegans* (Linden) 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Platycnemis latipes* Rambur 5, 6.  
*Ceriagrion tenellum* Villers 1, 6.  
*Enallagma cyathigerum* Charp. 1.

## ANISOPTÈRES

- Libellula fulva* Muller 4, 6.  
*Orthetrum cancellatum* L. 4, 5.  
*Crocothemis erythraea* Brullé 1, 2, 3, 4, 6.

## HÉTÉROPTÈRES

- Corixa affinis* Leach 6.  
*Sigara (Halicorixa) stagnalis* Leach 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Sigara (Sigara) dorsalis* Leach 1, 2, 3, 4, 6.  
*Sigara (Subsigara) falleni* Fieb. 5.  
*Sigara (Vermicorixa) lateralis* Leach 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Micronecta* sp. 1.  
*Gerris (Gerris) argentatus* Schummel 3, 4, 6.  
*Naucoris (Ilyocoris) cimicoides* L. 2, 6.  
*Naucoris (Naucoris) maculatus* Fabricius 6.  
*Ranatra linearis* L. 6.  
*Notonecta viridis viridis* Delcourt 6.  
*Plea leachi* Mc Gregor & Kirkaldy 1, 2, 3, 4, 5, 6.

## COLÉOPTÈRES

## GYRINIDAE

- Gyrinus caspius angustatus* Menetries 2.

## HALIPLIDAE

- Haliplus lineaticolis* Marsham 3, 5.  
*Haliplus mucronatus* Steph. 2, 4, 6.  
*Haliplus variegatus* Strm. 1, 2, 3.

## DYTISCIDAE

- Noterus crassicornis* Muller 2, 3, 4, 5, 6.  
*Laccophilus minutus* L. 2, 3, 6.  
*Bidessus pumilus* Aubé 6.  
*Guignotus pusillus* Fabricius 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Coelambus parallelogrammus* Ahr. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Hygrotus inaequalis* Fabricius 2, 3.  
*Hydroporus limbatus* Aubé 1.  
*Ilybius meridionalis* Aubé 1.  
*Rhantus exsoletus* Forst. 2, 3.  
*Rhantus pulverosus* Steph. 1, 2, 3, 4, 5.  
*Graphoderus austriacus* Strm. 6.  
*Cybister laterimarginalis* Deg. 6.

## HYDROPHILIDAE

- Ochthebius punctatus* Steph. 1, 2, 5.  
*Ochthebius marinus* Paykull. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Limnebius furcatus* Baudi 1.  
*Helophorus brevivalpis* Bedel 1, 2, 3, 4, 5.  
*Helophorus minutus* Fabricius 1, 2.

*Limnoxenus niger* Zschach. 2.  
*Hydrobius fuscipes* L. 5.  
*Laccobius minutus* L. 1, 2.  
*Enochrus bicolor* Fabricius 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Hydrous piceus* L. 5.  
*Berosus affinis typicus* Brullé 2, 3, 4, 5, 6.  
*Berosus affinis algericus* Kuw. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Berosus affinis hispanicus* Kus. 1, 2, 3, 4, 5.  
*Berosus affinis lineaticolis* Costa 2.  
*Berosus spinosus* Stev. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Berosus guttalis* Rey 1, 2.

## TRICHOPTÈRES

*Limnephilus* sp. 1, 2, 3, 4, 5, 6.

## DIPTÈRES

*Tipula oleracea* L. 1, 2, 3, 4, 5.  
*Symplecta strictica* Meigen 1.  
*Pericoma* sp. 3, 4.  
*Chaoborus* sp. 4, 5.  
*Anopheles maculipennis* Meigen 1, 4.  
*Aedes caspius* Pall. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Aedes detritus* Hal. 1, 2, 3.  
*Clinotanypus nervosus* Meigen 1.  
*Procladius choreus* Meigen 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Tanypus punctipennis* Meigen 1.  
*Ablamesmya* sp. 1, 6.  
*Corynoneura carriana* Edw. 1, 2, 3, 4, 6.  
*Psectrocladius sordidellus* Zett. 2, 3.  
*Pseudomittia trilobata* Edw. 2.  
*Cricotopus sylvestris* Fabricius 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Cricotopus trifasciatus* Panz. 1.  
*Halocladius stagnorum* Goetg. 1, 4.  
*Camptochironomus tentans* Fabricius 3, 6.  
*Chironomus annularius* Meigen 1, 2, 3.  
*Chironomus dorsalis* 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Chironomus halophilus* K. 1, 2, 3.  
*Chironomus plumosus* L. 3, 6.  
*Chironomus salinarius* K. 1.  
*Chironomus thummi* K. 3, 6.  
*Glyptotendipes gripekoveni* K. 6.  
*Microdentipes pedellus* De Geer 2, 4.  
*Polypedilum pharao* K. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Tanytarsus horni* Goetg. 3, 4, 5.  
*Ceratopogonide* sp. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Stratiomyiide* sp. 1, 3, 4, 5, 6.  
*Chrysops viduatus* Fabricius 1, 2.  
*Haematopota pluvialis* L. 1, 2, 3, 4, 5.  
*Tabanus autumnalis* L. 1, 2, 3, 4, 5, 6.  
*Hybomitra expollicata* Pandellé 1, 5.  
*Ephydra* sp. 1, 2, 3, 4, 5, 6.

Nous noterons enfin dans toutes les stations la présence du Poisson *Gambusia affinis holbrooki* Girard.