

Colonisation par les végétaux de mares temporaires

nouvellement creusées dans les marais de la Grande Cariçaie (lac de Neuchâtel, Suisse)

Zoé FLEURY¹ et Catherine STREHLER PERRIN²

Manuscript received November 3, 2004, accepted December 20, 2004

Résumé

Suite aux modifications du régime hydrologique de la zone marécageuse de la rive sud du lac de Neuchâtel, dues à la deuxième correction des eaux du Jura, le Groupe d'étude et de gestion de la Grande Cariçaie (GEG) tente de préserver ou de recréer des mares temporaires aujourd'hui soumises à un assèchement définitif ou à l'emboisement. Dans un but de gestion, l'objectif de cette étude était de déterminer l'âge idéal d'une mare temporaire pour la flore pionnière, souvent menacée. L'analyse de la richesse floristique d'une trentaine de mares temporaires d'âges variables a montré que les mares âgées de 2-3 ans sont les plus favorables aux espèces pionnières. Trois types de richesses spécifiques ont été étudiées: la richesse floristique totale, la richesse floristique en espèces pionnières et la richesse floristique en espèces menacées. Toutes trois montrent une même évolution, soit une rapide augmentation durant les 2-3 premières années, puis une diminution progressive.

Mots clefs: mare temporaire, espèces pionnières, âge des mares

Abstract

Vegetation colonisation of temporary ponds newly dug in the marshes of the Grande Cariçaie (lake of Neuchâtel, Switzerland)

Due to the second rectification of the water from the Jura that modified hydrological regime in the wetland, situated on the south bank of lake Neuchâtel, the study group of the Grande Cariçaie is trying to preserve or recreate temporary ponds, which are now endangered by definitive drying out or bushes colonisation. With regards to its management, the aim of this study is to determine the ideal age of a temporary pond for the pioneer flora, which is often endangered. By analysing the flora of thirty temporary ponds of various ages, it was determined that 2-3 years old are most favourable to these pioneer species. Three types of floristical richness were studied: the total richness, the richness of pioneer plants and the richness of endangered plants. All three showed the same evolution, a rapid increase during the first 2-3 years, followed by a progressive decrease.

Key-words: temporary ponds, pioneer species, pond age

Introduction

La Grande Cariçaie est un ensemble palustre bordant la rive sud du lac de Neuchâtel en Suisse (Fig. 1). Site marécageux d'importance nationale, d'une surface totale de 5776 ha, elle comprend aujourd'hui 737 ha de bas-marais répartis sur 42 km de rive (Fig. 2).

Ecosystème jeune, né de l'abaissement du niveau du lac de 3 m à la suite de la première correction des eaux du Jura, à la fin du 19^e siècle, la Grande Cariçaie ne cesse d'évoluer depuis lors.

Entre la première et la deuxième correction des eaux du Jura (1983), les marais étaient encore régulièrement inondés en période de hautes eaux. Les

¹ Ecole d'ingénieurs HES de Lullier, Filière Gestion de la Nature, 1254 Jussy, Suisse, zoe.fleury@etat.ge.ch

² Groupe d'étude et de gestion de la Grande Cariçaie, Champ-Pittet, 1400 Yverdon-les-Bains, Suisse, c.strehler@grande-cariçaie.ch

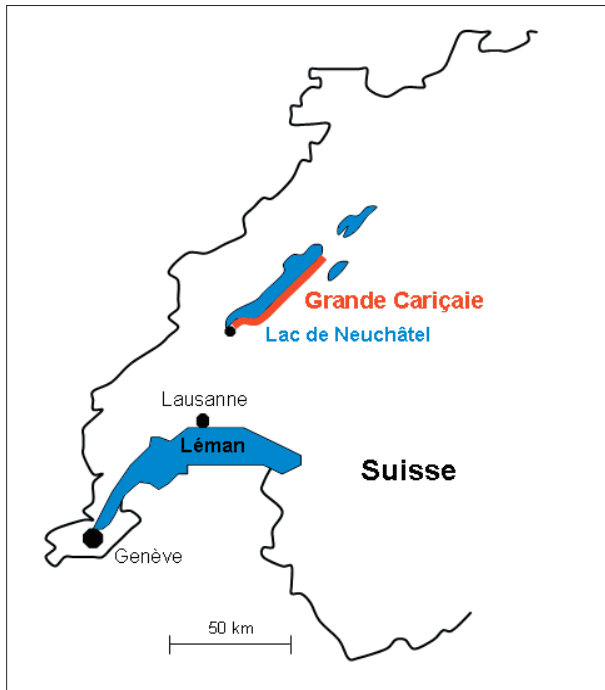


Fig. 1: Carte de localisation de la Grande Cariçaie

variations annuelles moyennes entre niveaux max et min du lac atteignaient 1.50 mètre (Buttler 1987). Ces conditions étaient favorables au maintien de mares temporaires. Or, depuis 1983, ces fluctuations sont au maximum de 85 centimètres et rendent très occasionnelles les inondations directes par le lac des séries supra-aquatiques. Ces changements du régime hydrologique ont pour conséquence aujourd'hui une dérive floristique de plusieurs groupements végétaux vers des pôles plus secs et un embroussaillage croissant (Le Nédic 2002; Clerc 2002). Avec eux, plusieurs espèces animales et végétales se voient ainsi menacées par la modification et la disparition progressive des milieux temporairement inondés.



Fig. 3: Rainette verte *Hyla arborea* L. (photo: J. Pellet)



Fig. 2: Vue aérienne des bas-marais de la Grande Cariçaie (photo: Benoît Renevey / coll. Grande Cariçaie)

Pour remédier à cette perte, des mares temporaires ont été creusées dès 1998 dans l'optique notamment d'assurer le maintien de métapopulations de rainette verte *Hyla arborea* L. (fig. 3).

Ainsi, 22 mares ont été créées afin de renforcer les populations existantes, de reconstituer un réseau fonctionnel et de recoloniser des milieux désertés. D'autres espèces, végétales cette fois, étaient également visées par ces aménagements. Il s'agit du Souchet jaunâtre *Cyperus flavescens* L., du Souchet brun noirâtre *Cyperus fuscus* L., de l'Isolépide sétacé *Isolepis setacea* B., de la Petite Centaurée élégante *Centaurium pulchellum* D. (fig. 4) et du Butome en ombelle *Butomus umbellatus* L., espèces toutes menacées à l'échelle de la Suisse (OFEFP 2002). Quatre mares supplémentaires avaient été creusées dans ce but.

La fermeture rapide de certaines mares, leur abandon ou leur non colonisation par les espèces attendues ont amené le GEG à dresser un bilan de ces aménagements. Une partie des résultats de l'étude (Fleury 2003) réalisée dans ce contexte sont présentés dans cet article.

Selon la littérature, les mares les plus aptes à abriter des espèces pionnières devraient présenter les caractéristiques suivantes:



Fig. 4: Petite centaurée élégante
Centaureum pulchellum
(photo P. Prunier)

- Âge: entre 2 et 3 ans pour une diversité maximale en espèces aquatiques et hygrophiles (Delarze 2002)
- Surface: > 200 m² (Biggs et al. 1994)
- Profondeur: entre 0 et 50 cm suivant l'espèce visée (Grillas et Roché 1997)
- Pente des berges: douce (max. 5%) pour obtenir une grande surface de battement d'eau (Grillas et Roché 1997; Williams et al. 1999)
- Substrat: couche boueuse de substrat altéré fin, notamment pour la survie lors des phases de sécheresse (Williams et al. 1999)
- Taux de recouvrement par la végétation: max. 30% avec des surfaces d'eau libre (Grillas et Roché 1997)
- Végétation environnante: sans espèces envahissantes telles que Marisque *Cladium mariscus* P., Roseau *Phragmites australis* S. ou Laiche fausse laiche aiguë *Carex acutiformis* E. (Clerc 2003, comm. pers.)

Ces paramètres ont donc été vérifiés dans la Grande Cariçaie. L'accent a plus particulièrement été mis sur l'évolution de la diversité et sur la spécificité des espèces végétales en fonction de l'âge des mares.



Fig. 5: Mare temporaire artificielle (photo Z. Fleury)

Les richesses spécifiques régionales de la Grande Cariçaie et celles spécifiques liées à une mare ont été inventoriées.

Matériel et méthodes

L'étude a porté sur une sélection de 31 mares temporaires d'âge variant entre 1 et 14 ans. Vingt-six d'entre-elles (fig. 5) avaient été creusées à la pelle mécanique dans des zones sujettes à des battements naturels de la nappe, puis laissées à leur évolution naturelle depuis leur création (entre 1988 et 1999), cinq autres s'étaient formées suite au passage des machines d'entretien en 2001 (passage annuel dans les ornières) (fig. 6).



Fig. 6: Ornière laissée par les machines d'entretien du marais (photo Z. Fleury)

Les mares étudiées sont caractérisées par une dizaine de paramètres susceptibles d'avoir une influence sur la présence d'espèces pionnières et d'augmenter la variance des résultats.

L'environnement des mares varie en effet notablement en fonction du substrat (molassique très compact et peu altérable à marno-molassique plus tendre et facilement altérable) ou de la végétation

Tableau 1: Nombre de mares (réparties en 3 classes d'âges) abritant les espèces végétales pionnières ou menacées relevées.

Noms d'espèces	Nb. de mares colonisées		
	1 à 2 ans (10 mares)	3 à 5 ans (17 mares)	> 5 ans (7 mares)
Espèces pionnières menacées *			
<i>Carex viridula</i>	7	10	1
<i>Centaureum pulchellum</i>	4		
<i>Cyperus flavescens</i>	2		
<i>Cyperus fuscus</i>	2		
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	1	1	
<i>Juncus alpinoarticulatus</i>	3	2	1
<i>Ranunculus sceleratus</i>	1		
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>	4		
Espèces pionnières non menacées			
<i>Agrostis stolonifera</i>	5	6	
<i>Alisma plantago aquatica</i>	8	6	2
<i>Juncus articulatus</i>	8	7	4
<i>Juncus bufonius</i>	7		
<i>Polygonum minus</i>	1		
<i>Sparganium erectum</i>	2		
<i>Typha latifolia</i>	2		
Espèces non pionnières menacées *			
<i>Galium elongatum</i>	2	5	1
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	2	1	
<i>Triglochin palustris</i>	4	1	
<i>Utricularia intermedia</i>			1
<i>Utricularia minima</i>		1	1
<i>Utricularia vulgaris</i>	1	3	
Espèces non pionnières non menacées			
<i>Carex acutiformis</i>		1	
<i>Carex elata</i>	2	2	3
<i>Carex hostiana</i>	1		
<i>Cladium mariscus</i>	4	3	4
<i>Eleocharis uniglumis</i>		1	1
<i>Equisetum palustre</i>	1	1	
<i>Glyceria notata</i>	2		
<i>Juncus inflexus</i>	3	2	
<i>Juncus subnodulosus</i>	3	7	1
<i>Leontodon hispidus</i>	1		
<i>Lycopus europaeus</i>	3	1	
<i>Lysimachia vulgaris</i>	2		2
<i>Lythrum salicaria</i>	6	4	
<i>Mentha aquatica</i>	3	4	5
<i>Molinia caerulea</i>	1		
<i>Peucedanum palustre</i>	1	1	1
<i>Phragmites australis</i>	5	12	3
<i>Pulicaria dysenterica</i>		1	1
<i>Ranunculus repens</i>		1	
<i>Salix alba</i>			1
<i>Salix purpurea</i>		1	
<i>Scutellaria galericulata</i>	1		
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	2	3	3
<i>Stachys palustris</i>	1	1	
<i>Typha angustifolia</i>		2	2

*Espèces menacées dans l'ouest du plateau suisse (MP1), (OFEFP 2002)

Tableau 2: Richesses spécifiques observées et réelles (*Jackknife*) et % d'espèces observées par rapport aux espèces réellement présentes.

Richesses spécifiques	Âges des mares		1 à 2 ans		3 à 5 ans		> 5 ans	
	tout âge	%		%		%		%
totale observée	46	81	37	78	29	70	19	66
totale réelle	56.7	81	47.7	78	41.6	70	28.7	66
pionnière observée	15	89	15	89	6	86	4	68
pionnière réelle	16.9	89	16.9	89		86	5.9	68
menacée observée	14	88	12	81	8	67	5	51
menacée réelle	15.9	88	14.9	81	11.9	67	9.9	51

limitrophe (prairie à choin, prairie à laiche, prairie à marisque, roselière et prairie fleurie mi-grasse extensive). C'est dans les ornières laissées par les machines d'entretien du marais que la couche de substrat altéré est la plus épaisse (jusqu'à 30 cm). Le fond des mares est généralement exempt de matière organique. Les surfaces varient de 20 et 900 m² et de 1000 à 3000 m² pour les ornières. Quant à la profondeur, elle est comprise entre 10 et 70 cm, avec toutefois de faibles variations au sein d'une même mare. Les pentes des berges varient de 10 à 40%, sauf dans quelques cas où la pente ne dépasse pas 10%, notamment dans les mares ou ornières créées par le passage répété des machines.

Toutes les mares jouissent d'un bon ensoleillement. Leur taux de recouvrement par la végétation varie de 0 à 100%. L'hydrologie des mares reste mal connue; les données concernant la durée d'inondation, les variations du niveau d'eau au cours de l'année ou la date d'inondation automnale étant lacunaires.

Des relevés floristiques ont été réalisés en juillet et août 2002 avec l'indication de présence-absence pour chaque espèce. Des relevés distincts ont été faits dans les mares ou ornières et dans leur végétation environnante sur un rayon ou une largeur de 5 m.

La délimitation de la mare a été rendue difficile du fait des fluctuations du niveau d'eau et de l'assèchement de certaines mares à cette période. Les plantes qui avaient les pieds dans l'eau ont été relevées. En cas de sécheresse, le périmètre marqué par la présence de traces d'inondations régulières a servi de repère. Une comparaison entre le relevé des abords et celui de l'intérieur de la mare a permis de mettre en évidence les espèces spécifiquement liées à la mare. Une différenciation dans la répartition spatiale a également été faite lorsque des faciès étaient bien marqués.

En ce qui concerne les ornières, les espèces ont été relevées selon une répartition en trois mésohabitats:

1. la zone la plus profonde des traces de la machine;
2. la zone formant un petit bourrelet en bordure des traces;
3. la bande médiane et les deux bordures.

L'identification des mares à caractère pionnier en fonction de l'objectif floristique a été basée sur la présence d'espèces pionnières (Clerc 2002, comm. pers.) autres que les trois espèces pionnières relevées fréquemment dans la végétation environnante, et qui sont le jonc articulé *Juncus articulatus* L., le plantain d'eau *Alisma plantago aquatica* L. et la laiche tardive *Carex viridula* M..

Le nombre de relevés obtenus étant limité, l'ensemble des relevés existants (Oihenart et Perfetta 1993; Clerc 1997; Castella-Müller 2004; Fleury 2003) ont été intégrés en vue de leurs traitements statistiques. L'échantillonnage réalisé donne une idée de la richesse «régionale» (set des mares temporaires de la Grande Caricaie). Toutefois cette richesse «observée» ne représente pas la richesse «réelle» (terminologie selon Brose et Martinez 2004) qui est plus élevée et nécessiterait un échantillonnage exhaustif. Pour estimer la valeur de cette richesse réelle, on utilise un estimateur «Jackknife» (Burnham and Overton 1979). On considère alors les étangs échantillonnés comme des échantillons élémentaires.

Les richesses spécifiques locales (liées à une mare) ont été analysées à l'aide de modèles de régression les plus significatifs. Dans la mesure où l'évolution de la diversité ne suit pas une distribution normale, un test non paramétrique (Mann-Whitney) a été effectué. Les relevés ont été regroupés en 2 classes d'âges afin d'obtenir 2 échantillons:

- les mares de 1 et 2 ans (10 valeurs)
- les mares de plus de 2 ans (24 valeurs)

Sur la base de ces 2 échantillons, une représentation statistique Box Plot a également permis de décrire l'évolution de la richesse spécifique régionale. Ces divers outils statistiques ont été appliqués à 3 types de richesses spécifiques: la richesse totale, la richesse en plantes pionnières et la richesse en plantes menacées.

■ Résultats et discussion

En ce qui concerne la qualité des relevés floristiques, la diversité floristique totale observée représente 81% de la richesse réelle estimée selon *Jackknife*.

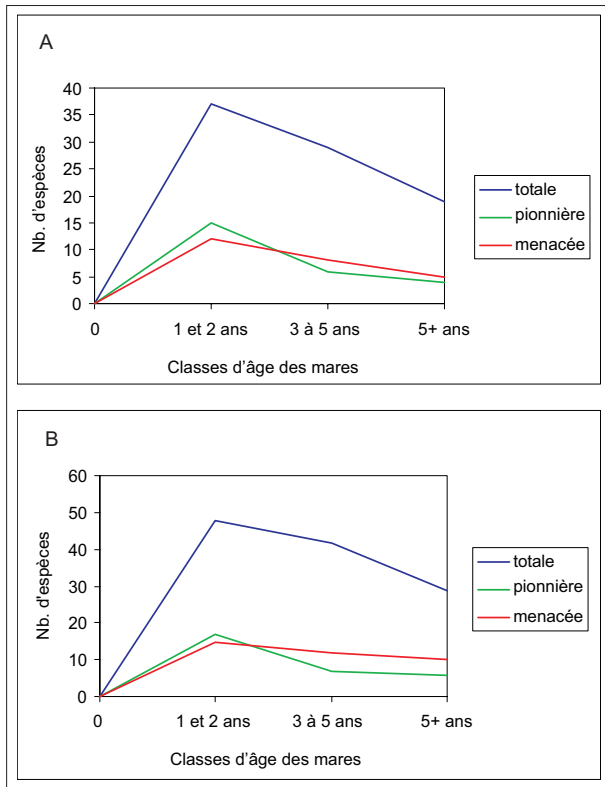


Fig. 7: Richesses spécifiques régionales observées et réelles (Jackknife) en fonction de l'âge des mares.

A) Richesses observées,

B) Richesses réelles.

Ce résultat peut être jugé satisfaisant. Toutefois, dans la mesure où 19% de la richesse réelle n'a pas été relevée, certaines espèces pionnières ou menacées présentes dans les mares de la Grande Carigaie manquent donc probablement à la liste du tableau 1.

Au vu du tableau 2, une première constatation peut être faite: la richesse spécifique régionale aussi bien totale, que pionnière ou menacée diminue au cours du temps. Etant donné que la richesse est par définition nulle au temps $t = 0$, la colonisation est très rapide durant les 2 premières années, puis diminue progressivement.

L'analyse des résultats montre que les 3 types de richesses spécifiques régionales observées et réelles (estimateur *Jackknife*) augmentent très rapidement durant les 2 premières années, puis diminuent (fig. 7). Cette diminution est particulièrement rapide pour les espèces pionnières. La richesse totale et la richesse en plantes menacées diminuent également, mais moins drastiquement que la richesse en plantes pionnières.

Les courbes de régression (Fig. 8) indiquent une diminution de la richesse floristique locale au cours du temps, aussi bien pour la richesse totale, que pour la richesse en plantes pionnières ou en plantes menacées.

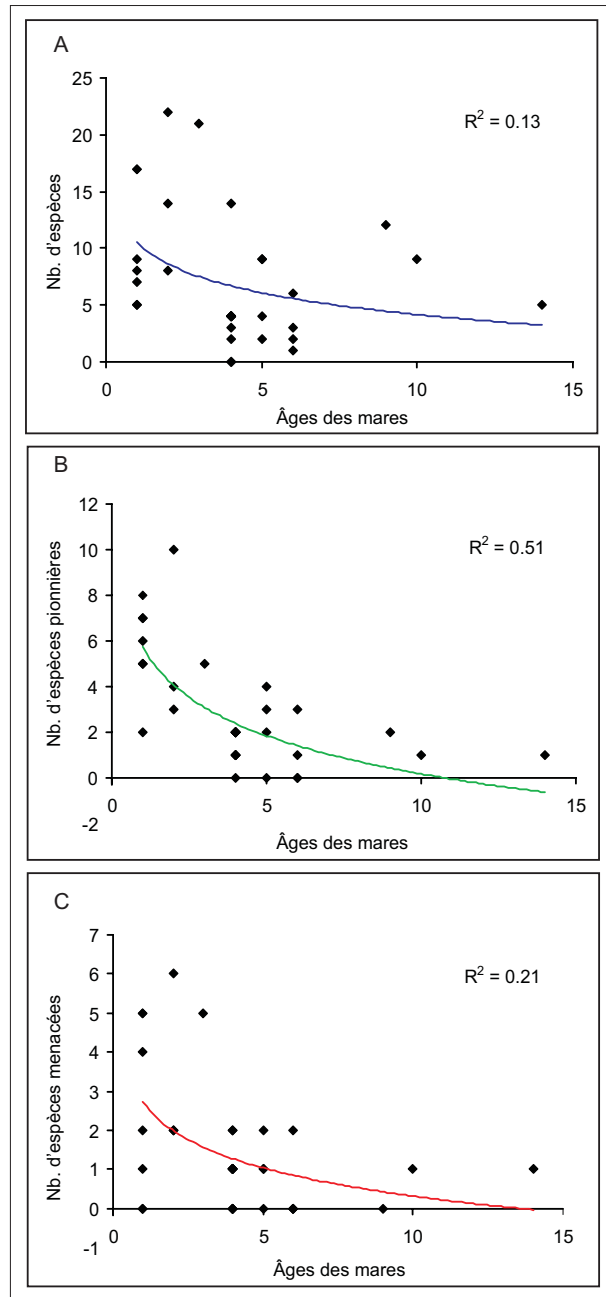


Fig. 8: Relation entre l'âge des mares et les richesses spécifiques locales (courbes de régression logarithmique).

A) Richesse spécifique globale;

B) Richesse en espèces pionnières;

C) Richesse en espèces menacées.

L'analyse des résultats regroupés en deux classes d'âges montre que la richesse floristique totale, la richesse en plantes pionnières et la richesse en plantes menacées des mares de moins de 2 ans diffèrent significativement de celles de plus de deux ans ($p < 0.01$) (Mann-Whitney).

Les graphiques de régression logarithmique (Fig. 8) et les tests statistiques Box Plot (Fig. 9) montrent également une diminution de la diversité entre les mares de 1 et 2 ans et celles de plus de 2 ans. Un

résultat identique a été obtenu lorsque ces mêmes analyses sont faites en soustrayant, pour cause de pseudo-réplication, les relevés de certaines mares inventoriées durant plusieurs années, ainsi que les 5 ornières qui ont des surfaces plus grandes que les mares. Les courbes de régression (non présentées ici) ainsi obtenues démontrent une tendance identique à celles représentant la totalité des relevés

(Fig. 8). Les Box Plots (non présentés ici) indiquent alors également une diminution significative ($p < 0.05$) entre les mares de 1 et 2 ans et les mares de plus de 2 ans.

Les résultats obtenus sont conformes aux observations faites dans les mares temporaires de la réserve naturelle des Grangettes (Delarze 2002).

Selon la littérature, l'évolution de la diversité dépend étroitement du régime hydrique et de l'assèchement total que les mares enregistrent chaque année. Ce dernier permet une minéralisation quasi complète de la végétation, évitant ainsi l'enrichissement du substrat en matière organique. Ce rajeunissement permet aux espèces pionnières de coloniser le milieu à chaque nouvelle inondation. Néanmoins, le stock grainier d'espèces en majorité pionnières qui survit au fond de la mare lors de l'assèchement augmente au cours du temps. La quantité de végétation se développant lors de l'inondation est donc toujours plus importante, ce qui rend la mare, année après année, moins favorable aux espèces pionnières. Parallèlement, les espèces aquatiques non pionnières n'augmentent pas, très peu d'entre elles supportant un assèchement de plusieurs mois.

Cette diminution de la richesse spécifique après 2-3 ans ne s'observe en revanche pas dans les mares inondées en permanence, la richesse spécifique continuant d'augmenter dans certains cas durant plus de 20 ans (Barnes 1983). Selon cet auteur, le nombre d'espèces augmente rapidement durant les 3 premières années. Au terme de celles-ci, certaines espèces devenant dominantes, l'augmentation se poursuit, mais à un rythme plus lent jusqu'à stabilisation.

Conclusion

Cette étude met en évidence que la richesse spécifique totale, la richesse en plantes pionnières et la richesse en plantes menacées des mares temporaires augmentent rapidement durant les 2 premières années, puis diminuent régulièrement. L'optimum

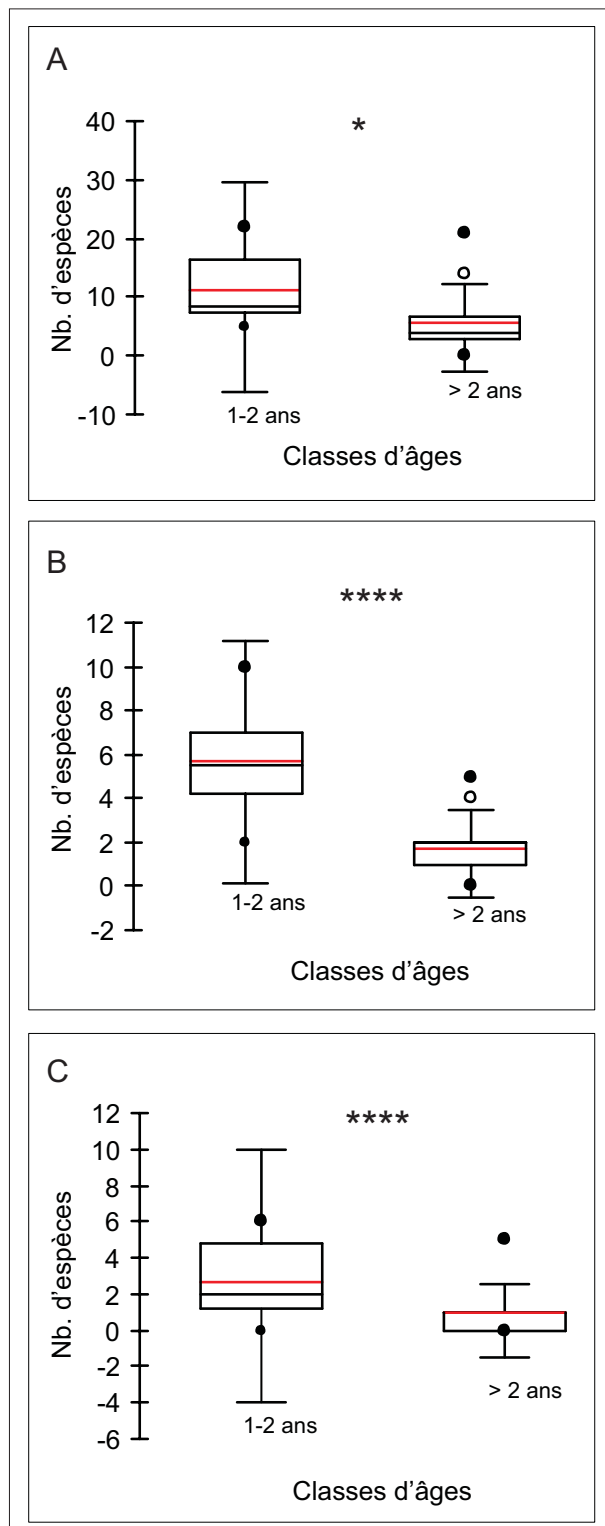


Fig. 9: Relation entre l'âge des mares et les richesses spécifiques locales. La barre horizontale rouge représente la moyenne et la noire, la médiane. Les valeurs minimales et maximales sont indiquées par les points noirs. La boîte représente le domaine occupé par 50% des valeurs médianes. La signification de la différence entre les 2 classes est indiquée par * si $p < 0.1$ et **** si $p < 0.0001$.

A) Richesse spécifique globale;

B) Richesse en espèces pionnières;

C) Richesse en espèces menacées.

pour la diversité floristique des espèces pionnières ainsi que des espèces menacées est donc de courte durée. La création naturelle ou artificielle tous les 5 à 10 ans de mares temporaires est donc indispensable à la survie de telles espèces.

■ Remerciements

Mes remerciements s'adressent à Beat Oertli, Nicola Indermühle (Ecole d'ingénieurs de Lullier, Jussy GE) et Nicolas Perrin (Université de Lausanne) pour leur aide à l'analyse statistique, ainsi qu'à Yvan Francey (Ecole d'ingénieurs de Lullier, Jussy GE) pour sa relecture attentive.

Références

- **BARNES LE.** 1983. The colonization of ball-clay ponds by macroinvertebrates and macrophytes. *Freshwater Biol.* 13(6): 561-578.
- **BIGGS J, CORFIELD A, WALKER D, WHITFIELD M, WILLIAMS P.** 1994. New approaches to the management of ponds. *British Wildlife* 5 (5): 273-287.
- **BROSE U, MARTINEZ ND.** 2004. Estimating the richness of species with variable mobility. *Oikos* 105 (2): 292-300.
- **BURNHAM KP, OVERTON WS.** 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60 : 927-936.
- **BUTTLER A.** 1987. Etude écosystémique des marais non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse): phytosociologie, pédologie, hydrodynamique et hydrochimie, production végétale, cycles biogéochimiques et influence du fauchage sur la végétation. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel (Suisse).
- **CASTELLA-MÜLLER J.** 2004. Végétation aquatique et gradients environnementaux en zone alluviale péri-lacustre (lac de Neuchâtel, Suisse). Thèse de Doctorat ès Sciences, mention biologique. Université de Genève, Genève.
- **CLERC C.** 1997. Bilan de l'évolution de la végétation des gouilles du Pré-de-Riva à Gletterens. GEG, Grande Cariçaie, Yverdon-les-Bains.
- **CLERC C.** 2002. Typologie et cartographie de la végétation de la Grande Cariçaie. Rapport de gestion No 63. GEG, Grande Cariçaie, Yverdon-les-Bains.
- **DELARZE R.** 2002. Suivi scientifique de la végétation des Grangettes, synthèse 1997-2001. Rapport n° 39, Fondation des Grangettes, Villeneuve, pp. 12-19.
- **FLEURY Z.** 2003. Etude et proposition de gestion des mares temporaires de la Grande Cariçaie (VD, FR). Travail de diplôme. Ecole d'ingénieurs HES de Lullier, Jussy.
- **GRILLAS P ET ROCHÉ J.** 1997. Végétation des marais temporaires, écologie et gestion. Tour du Valat, Le Sambuc.
- **LE NÉDIC C.** 2002. Suivi du fauchage mécanisé sur la végétation. Rapport de gestion n° 62. GEG, Grande Cariçaie, Yverdon-les-Bains.
- **OFEFP.** 2002. Liste rouge des fougères et plantes à fleurs menacées de Suisse. Berne.
- **OIHENART C ET PERFETTA J.** 1993. Colonisation des étangs de Font par la végétation de 1988 à 1992. Rapport de gestion N° 22. GEG, Grande Cariçaie, Yverdon-les-Bains, pp. 24-30.
- **WILLIAMS P, BIGGS J, WITHFIELD M, THORNE A, BRYANT S, FOX G ET NICOLET P.** 1999. The pond book, a guide to the management and creation of ponds. Ponds Conservation Trust, Oxford.