

Effet de la température sur l'installation et la croissance des plantes annuelles de marais temporaires méditerranéens

A. Bonis, J. Lepart et F. Laloé

Résumé : L'abondance des plantes annuelles des marais temporaires est soumise à de fortes fluctuations dans le temps. Celles-ci peuvent être dues à la variabilité du climat méditerranéen. Nous avons étudié expérimentalement la relation entre ces variations d'abondance et la température de l'eau. La phase d'installation et la phase de croissance des espèces ont été étudiées dans trois gammes de températures. Chaque espèce possède son propre patron de germination, lequel varie avec la température. La vitesse d'émergence des plantules de toutes les espèces change en relation avec la température. Le taux de germination n'est modifié significativement que pour les charophytes, avec une forte diminution en conditions froides. L'abondance des réserves de semences de *Chara* sp. et de *Zannichellia* spp. explique en grande partie leur dynamique de germination. Le recouvrement à la fin de la phase d'installation est maximal en conditions chaudes et le *Callitriche truncata* et les *Zannichellia* spp. présentent les plus fortes valeurs. En fin de période de croissance, le *Ranunculus baudotii* domine généralement la communauté en terme de biomasse tandis que le *C. truncata* est dominé. La biomasse des espèces est modifiée par la température de la phase d'installation et (ou) de croissance, sauf pour les *Zannichellia* spp. Il n'existe pas d'effet de « préemption » apparent : les stratégies de vie contrastées des espèces aboutissent à modifier les relations de dominance au cours du cycle de vie.

Mots clés : macrophytes, dynamique de germination, régime hydrique, « préemption ».

Abstract : The abundance of annual plants in temporary marshes is subjected to strong fluctuations through time. Such fluctuations could be linked with the variability of the Mediterranean climate. We studied experimentally the relationships between those fluctuations of abundance and the water temperature. The establishment and growth pattern of the species were studied in three temperate ranges. Each species has its own germination pattern, which varies with the temperature. The speed of seedling emergence changes with the temperature for all species. The germination rate is modified significantly only for charophytes, with a strong decrease under cold conditions. The size of the diaspore bank explains a large part of the germination dynamics for *Chara* sp. and *Zannichellia* spp. At the end of the establishment stage, the cover is maximum under warm conditions and *Callitriche truncata* and *Zannichellia* spp. have the largest cover values. At the end of the growth period, *Ranunculus baudotii* generally dominates the community in terms of biomass, whereas *C. truncata* is dominated. Species biomass varies with the temperature during the establishment or (and) the growth stage, except for *Zannichellia* spp. There is no obvious "preemption" effect: the contrasted life history strategies among species allow dominance relationship modifications during the life cycle.

Key words: macrophytes, germination dynamics, water regime, "preemption".

[Traduit par la rédaction]

Introduction

Hutchinson (1961) a le premier émis l'hypothèse que la coexistence des espèces puisse résulter de variations temporelles de leur abondance. Les variations des conditions environ-

nementales favoriseraient les espèces de façon asynchrone en fonction de leurs exigences propres. Selon Grubb (1977), les espèces diffèrent surtout par leur niche de régénération; elles n'exploiteraient pas toutes de la même façon les sites « libres » (Harper 1977). Si les caractéristiques écologiques de ces sites changeaient d'une année à l'autre, l'exclusion compétitive pourrait être évitée ou différée indéfiniment par ségrégation d'une « niche temporelle ». Ce type de processus implique que la phase d'installation soit décisive pour la structuration à terme de la communauté (Egler 1954; Sutherland 1974), par le biais du mécanisme de préemption (Harper 1977). Harper (1961), Ross et Harper (1972) et Grace (1987) ont montré que les plantes qui s'installent les premières sont avantagées par rapport à des individus qui s'installent plus tardivement, grâce à la préemption des ressources. La variabilité du recrutement des espèces en fonction des conditions environnementales pourrait générer une situation de non-équilibre, c'est-à-dire une situation dans laquelle les densités

Reçu le 17 octobre 1995.

A. Bonis¹ et J. Lepart. Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive — Centre national de la recherche scientifique.
B. P. 5051, 34 003 Montpellier Cédex, France.

A. Bonis. Station biologique Tour du Valat, 13 200 Le Sambuc, France.

F. Laloé. Institut français de la recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM), B. P. 5045, 34 032 Montpellier Cédex 1, France.

1. Auteur correspondant. Laboratoire d'écologie végétale.
Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, 35 042 Rennes Cédex, France.

Can. J. Bot. 74: 1086–1094 (1996). Printed in Canada / Imprimé au Canada

Fonds Documentaire ORSTOM



010016778

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: Bx 16778 Ex: 1

des populations sont « variables dans le temps en chaque point de l'espace » (Chesson et Case 1986). Cette variabilité permettrait leur coexistence à long terme si au moins une part du recrutement était type aléatoire et que les générations se chevauchaient (Chesson et Huntly 1989).

Des variations interannuelles de la densité des espèces ont été mises en évidence dans des prairies (Bartolome 1979; Kelly 1989; Watkinson 1990). P.J. Grubb et D. Kelly (données non publiées) ont montré que les espèces présentaient des niches de régénération contrastées vis-à-vis des paramètres climatiques.

Dans les marais temporaires, des variations interannuelles de la biomasse et des réserves de diaspores des plantes annuelles ont été mises en évidence (McCarthy 1987; Bonis et al. 1995). Chaque espèce possède une réserve abondante et pérenne de diaspores dans le sédiment (Bonis et al. 1995). Une partie des diaspores germe lors de l'inondation, généralement en automne, et la croissance s'effectue essentiellement en automne et au printemps. Il est probable que le régime hydrique joue un rôle majeur dans les fluctuations des populations. La variabilité des précipitations en climat méditerranéen conduit en effet à une forte variabilité interannuelle des dates de mise en eau et d'assèchement des marais et, par suite, des conditions d'installation et de croissance des plantes. L'assèchement des marais provoque rapidement la destruction des plantes. Après chaque période d'assèchement, au moment de l'inondation, le marais se présente comme un site de régénération relativement homogène.

Notre objectif est de mesurer l'effet de différentes dates d'inondation des marais sur la dynamique des populations de macrophytes immergées. L'hypothèse sous-jacente est que la variabilité interannuelle des dates d'inondation pourrait conduire à des variations des densités respectives de chaque espèce. Si ces variations de densité s'avèrent asynchrones entre espèces, c'est-à-dire si les espèces répondent de façon différente aux conditions du milieu, alors ces fluctuations permettraient la coexistence des espèces à long terme. Dans ces communautés, les générations se chevauchent effectivement via la réserve de diaspores (Bonis et al. 1995), satisfaisant ainsi une des conditions de base pour le maintien de la diversité spécifique.

Les caractéristiques de germination des macrophytes immergées sont mal connues (Verhoeven 1979; van Vierssen 1982). Sur le terrain, leurs graines et oospores germent dans une large gamme de conditions de milieux, mais avec des optimums différents entre espèces (Grillas et al. 1991a; van Vierssen 1982).

La température et la longueur du jour sont les facteurs qui varient le plus en fonction de la date de mise en eau. Grillas et al. (1991a) et Grillas (1992) ont montré que la température pourrait être un facteur décisif pour les patrons de germination. Nous avons choisi d'analyser son influence sur l'installation des plantes (taux et vitesse de germination) et sur la croissance végétative des espèces.

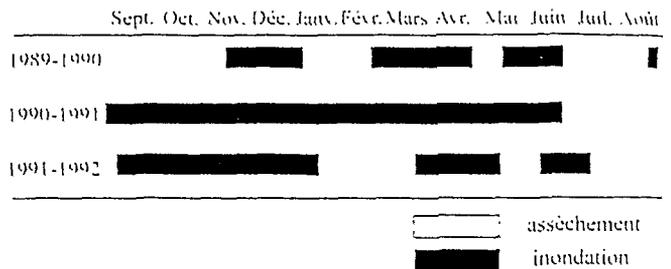
Nous nous attacherons à déterminer :

(i) dans quelle mesure les patrons de germination et de croissance sont influencés par la température et de quelle manière,

(ii) si les réponses des espèces sont identiques ou, au contraire, très différentes, lorsque cette influence existe,

(iii) jusqu'à quel point la densité de diaspores intervient dans le succès des populations et, enfin,

Fig. 1. Variabilité du régime hydrique (date de mise en eau et d'assèchement et durée de l'inondation) dans le marais de Cerisières, au cours de trois années successives.



(iv) si la structure d'une communauté peut être prédite d'après les caractéristiques de la phase d'installation, au travers du mécanisme de « préemption », c'est-à-dire si les espèces qui s'installent le plus précocement et le plus fortement sont avantagées et peuvent à terme, dominer la communauté.

Matériel et méthodes

Modèle biologique

La nomenclature suit la *Flora Europea* pour les angiospermes (Tutin et al. 1964-1980), sauf pour le genre *Zannichellia* (Talavera et al. 1986). Celle des charophytes suit Corillion (1957).

Les espèces annuelles des communautés de marais temporaires étudiées sont entièrement immergées. Seule le *Ranunculus baudotii* (Godron) présente des feuilles flottantes et une pollinisation aérienne. Outre cette espèce, trois autres angiospermes sont rencontrés dans ces habitats : les *Zannichellia* spp. (*Z. pedunculata* Reichen. ou *Z. obtusifolia* Talavera), le *Callitriche truncata* subsp. *occidentalis* (Rouy) Schotsman et le *Ruppia maritima* var. *brevirostris* L. Le genre *Chara*, qui appartient aux algues vertes, est également présent dans ces marais. Chaque espèce possède une réserve abondante et pérenne de diaspores dans le sédiment (Bonis et al. 1995). Une partie des diaspores germe lors de l'inondation, généralement en automne, et la croissance s'effectue essentiellement en automne et au printemps. Le régime hydrique des marais temporaires méditerranéens non gérés (c'est-à-dire leur date et durée de mise en eau) est très variable entre années (fig. 1). Outre l'assèchement du marais, d'autres perturbations, comme le piétinement par la faune sauvage (sangliers) et le bétail, peuvent libérer l'espace de façon plus imprévisible et plus limitée. La phase d'installation est influencée par la végétation des années précédentes par l'intermédiaire des réserves de diaspores.

Ces communautés, pauvres en espèces, se prêtent bien aux travaux expérimentaux en permettant à la fois une approche au niveau de la communauté végétale et à celui de chaque espèce. La communauté étudiée est située dans un marais de la Réserve naturelle de la Tour du Valat (marais de Cerisière sud, 43° 29' de latitude nord et 2° 57' de longitude est), dans la partie oligohaline du delta du Rhône, au sud de la France.

Protocole expérimental

Les 54 échantillons de sédiment, d'une surface de 50 cm² sur une profondeur de 12 à 15 cm, ont été prélevés dans le marais de Cerisière sud, pendant l'été 1991, dans une partie restreinte (moins de 20 m²) de la zone centrale du marais. Ils n'ont pas été remaniés et la réserve de diaspores est intacte et représentative de la communauté d'origine (Grillas et al. 1991b). Ils ont été immergés dans trois bacs remplis d'eau déminéralisée afin de réduire le risque de développement d'algues (Smart et Barko 1985); la conductivité de l'eau a été ajustée à 3 mS/cm environ (soit 1 g/L de sels totaux) par ajout de sel de mer, pour offrir des conditions favorables à la

croissance de l'ensemble des espèces (Grillas et al. 1993). Les échantillons ont été soumis à trois gammes de températures. Le bac représentant les conditions froides (T1) était placé à l'extérieur et la température de l'eau suivait les variations de la température de l'air. Deux des bacs, représentant les conditions moyennes (T2) et chaudes (T3) étaient placés dans des serres. Leur température moyenne a été obtenue par chauffage de l'eau avec des résistances électriques sans contrôle des fluctuations qui ont suivies celles de la température extérieure. Les trois gammes de températures utilisées dans les expériences correspondent à celles qui sont observées dans ce type de marais (Marazanof 1972) : T1 correspond à la température de l'eau lors d'une inondation hivernale ($0 < T$ (°C) < 10 et 7°C en moyenne); T2 correspond à une inondation automnale ($10 < T$ (°C) < 16 et 13°C en moyenne); T3 correspond à une inondation de fin d'été ($12 < T$ (°C) < 26 et 19°C en moyenne).

L'expérience a comporté deux phases : (i) une phase d'installation des plantes (phase I) qui a duré 2 mois (du 25/11/1991 au 24/01/1992), à la fin de laquelle très peu de nouvelles germinations apparaissaient dans chacune des trois conditions; (ii) une phase de croissance des plantes (ou phase II) de 2 mois également (du 25/01/1991 au 10/03/1992 pour les échantillons en T2 et T3 et au 27/03/1992 pour ceux en T1). Nous avons retenu le début de la production de diaspores mûres par les *Zannichellia* spp. comme date de fin de la période de croissance et pour arrêter l'expérience. La reproduction a été plus tardive dans les conditions froides (T1), par rapport à T2 et T3, et la phase de croissance a été prolongée de 17 jours.

Étude des taux et de la dynamique de germination

Pendant la phase I de l'expérience, le nombre de germinations a été déterminé sur six échantillons dans chaque condition de température. Les plantules ont été comptées et arrachées d'abord tous les 2 jours, puis 2 fois par semaine lorsque la dynamique de germination est devenue moins rapide. À la fin de la phase de germination (24/01/1992), les diaspores résiduelles présentes dans le sédiment (0–2 cm de profondeur) de ces 18 échantillons ont été dénombrées. Les taux de germination ont ainsi pu être calculés. Bonis et Lepart (1994) ont montré que plus de 90% des plantules de toutes les espèces émergent à partir des diaspores se trouvant dans les horizons 0–2 cm du sédiment. Le décompte des diaspores dans le sédiment a été effectué sous loupe binoculaire, après tamisage sous l'eau avec un tamis de 200 μm de maille puis séchage du sédiment. Toutes les diaspores contenant de l'amidon ont été considérées comme viables et comptabilisées. Les diaspores, de même que les plantules, ont été déterminées au niveau du genre pour le *Chara* et le *Zannichellia* et au niveau de l'espèce dans les autres cas.

Étude des relations entre germination et biomasse, en fonction de la température

Dix-huit échantillons de sédiment ont été placés dans chacune des trois conditions de température décrites plus haut, en parallèle avec l'étude de germination. Pendant la phase de germination (phase I), ils n'ont fait l'objet d'aucune intervention autre que leur redistribution au hasard dans chaque bac toute les semaines. À la fin de cette première phase, le recouvrement de chaque espèce a été estimé dans chaque échantillon.

La température de la phase d'installation et celle de la phase de croissance ont ensuite été croisées selon un plan en parcelle subdivisées (Winer et al. 1991). Parmi les 18 échantillons se trouvant en T1 pour la phase I, $\frac{1}{2}$ ont effectué leur phase de croissance en T1, $\frac{1}{2}$ en T2 et $\frac{1}{2}$ en T3. Il en a été de même pour les échantillons dont la phase de germination s'est effectuée en T2 et T3. Cette expérience a donc été réalisée avec neuf traitements et six répliques (échantillons) par traitement.

À la fin de l'expérience, les plantes de chaque échantillon ont été triées par espèce, sans distinguer les individus entre eux du fait de

leur forte croissance (rhizomateuse ou par ramification basale). La biomasse racinaire, impossible à trier par espèce, a été systématiquement exclue. La biomasse aérienne de chaque espèce a été mesurée après séchage des plantes à l'étuve pendant 48 h à 70°C .

Analyse des données

L'effet de la température sur les taux de germination de chaque espèce a été étudié par analyse de variance à deux facteurs (température et espèce) après transformation des données en logit ($\ln [x/(1-x)]$) afin de stabiliser les variances. L'effet du nombre de diaspores et de la température de l'eau sur le nombre de germinations a été analysé par régression multiple.

La variance des masses sèches par espèce a été stabilisée par transformation logarithmique. Les effets de la température d'installation, de la température de croissance et de leur interaction ont été analysés par analyse de variance à deux facteurs. Les effets respectifs du recouvrement de chaque espèce en fin de phase I et de la température de la phase II sur la biomasse ont été analysés par régression multiple.

Analyse des courbes de germination

Les courbes de germination ont été analysées par ajustement à un modèle de survie dépendant du temps, le modèle de Cox (Cox et Oakes 1984). Les courbes de survie et de germination sont analogues si on considère que, pour une population de diaspores « à risques », l'évènement « germination » est équivalent à l'évènement mortalité. Les diaspores à risques sont les diaspores viables dans le sédiment et susceptibles de germer. Comme pour la survie versus la mort, l'évènement est binaire : les diaspores restent viables dans le sédiment ou germent. On considère, pour chaque intervalle de temps, le rapport entre le nombre de diaspores ayant germé et le nombre de diaspores à risque. Le modèle de Cox transforme cette proportion en un taux de hasard et analyse son évolution en fonction des effets des facteurs étudiés et de leurs interactions. Le « log hazard rate » est égal à $\ln [-\ln (1-p)]$, p étant la probabilité de germer dans un intervalle de temps. Le nombre de germinations dans un intervalle de temps suit une loi binomiale de paramètres (N, p) , où N est le nombre de diaspores à risque.

Le modèle de départ (espèce—température—date) tient compte de tous les facteurs et de leurs effets à la fois additifs (+) et d'interaction (×). Nous avons assimilé les répétitions à une source de variation aléatoire non analysée. Lorsque celle-ci était significative, nous l'avons intégrée sous forme d'une variabilité extrabinomiale dans la variation résiduelle.

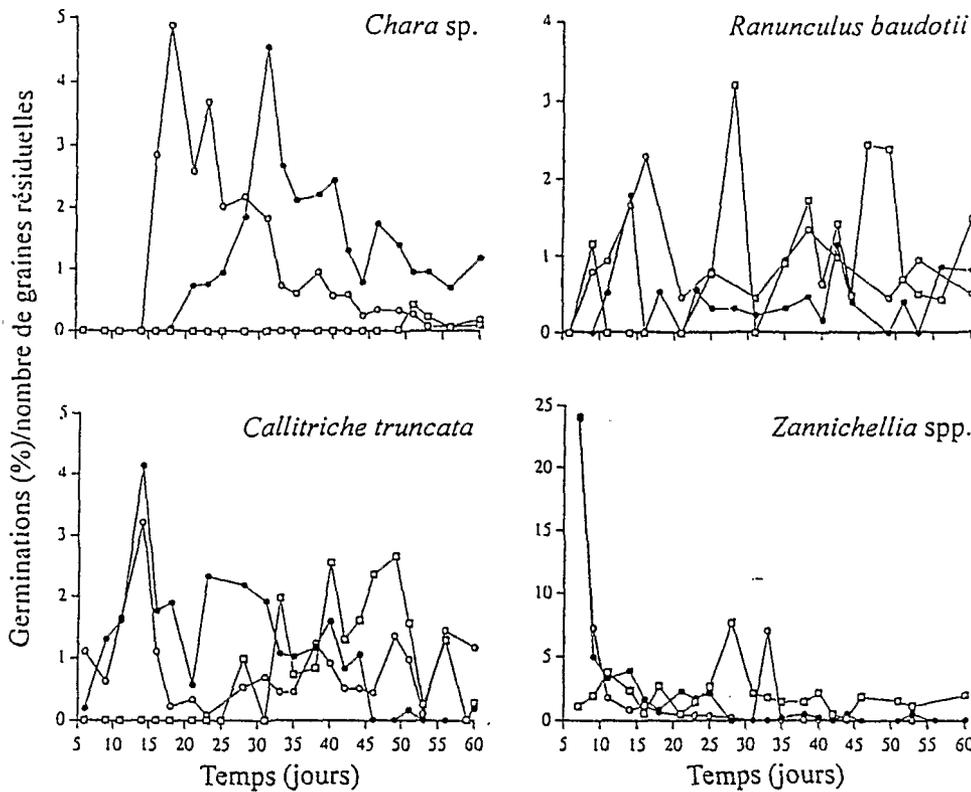
La démarche utilisée est de type pas à pas descendant et consiste à supprimer tout d'abord du modèle de départ les facteurs d'interaction, puis les effets additifs de chaque facteur, en appréciant à chaque étape leur contribution à la déviance et, donc, à la qualité de l'ajustement des données. L'importance explicative de chaque effet est testée par un test F , comparant la contribution d'un effet à la déviance résiduelle, incorporant, le cas échéant, la variabilité entre répétitions. Le modèle retenu conserve l'ensemble des effets significatifs pour l'explication des données observées. Les calculs ont été réalisés à l'aide du logiciel Genstat 5 (1988).

Résultats

Taux et dynamique de germination

Les espèces présentent des différences dans la phénologie de leur germination. De façon générale, la germination est retardée et plus lente à température basse. Les *Zannichellia* spp. sont les premières à germer, dans les trois gammes de température; sept jours après la mise en eau, seulement 3% des germinations ont eu lieu en T1 versus 53 et 62% en T2 et T3 (fig. 2). Le *Callitriche truncata* et le *Ranunculus baudotii* (fig. 2) germent au bout de 8 jours d'expérience.

Fig. 2. Effectifs de diaspores qui germent (germinations) au temps t par rapport au nombre de diaspores présentes dans le sédiment au temps t , en fonction du temps, chez les *Zannichellia* spp., *Chara* sp., *Callitriche truncata* et *Ranunculus baudotii*. □, conditions froides (T1); ●, conditions moyennes (T2); ○, conditions chaudes (T3).



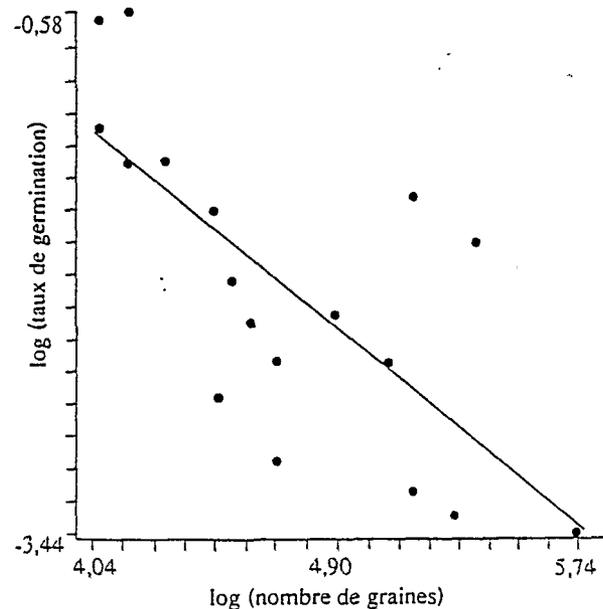
Les charophytes germent entre 14 et 16 jours après la mise en eau en T2 et T3 et seulement 50 jours plus tard en condition froide (fig. 2). En condition froide, de nombreuses plantules émergent encore à la fin de l'expérience alors qu'en T2 et T3, quasiment aucune germination n'apparaît au bout de 40 jours (fig. 2).

Le nombre de germinations est très variable d'un échantillon à l'autre : de 41 à 1973 pour le *Chara* sp. en T2 et T3 et de 0 à 37 en condition froide; de 1 à 72 pour les *Zannichellia* spp., de 0 à 13 pour le *Ranunculus baudotii* et de 5 à 36 pour le *Callitriche truncata*, la gamme étant similaire d'une condition de température à l'autre pour ces trois espèces.

Le nombre de diaspores viables dans le sédiment explique 59 et 43% de la variation du nombre de germinations de *Chara* sp. et de *Zannichellia* spp. Pour le *Ranunculus baudotii* et le *Callitriche truncata*, la relation entre le nombre de diaspores et le nombre de germinations n'est vraisemblablement pas linéaire. Un modèle monomoléculaire explique 21,7% de la variance du nombre de plantules de *Ranunculus baudotii* ($p = 0,051, n = 18$). Les résidus de cette régression tendent à varier en fonction de la température ($p = 0,078$). Par contre, le nombre de germinations de *Callitriche truncata* ne varie pas significativement pour la gamme de densité de graines qui était disponible au cours de cette expérience (soit entre 57 et 314 graines par échantillon de sédiment ou entre 36 et 197 000 par m^2). En effet, le taux de germination du *Callitriche truncata* diminue ($p < 0,05$) avec l'augmentation de la densité de graines (fig. 3).

Les taux de germination des diaspores varient entre 0,6% (*Chara* sp., en T1) et 39% (*Zannichellia* spp. en T2) en

Fig. 3. Taux de germination du *Callitriche truncata* (transformé en logarithme) en fonction du nombre de diaspores disponibles dans le sédiment (transformé en logarithme). Ajustement des données par une droite de régression. $r = -0,72, n = 18, p < 0,001$.



moyenne, selon l'espèce et la température (tableau 1). Ils sont significativement différents d'une espèce à l'autre dans la gamme de températures moyenne ($p < 0,01$) et basse

Fig. 4. Proportion de la surface de l'échantillon occupée par les différentes espèces à la fin de la phase I, dans les trois gammes de températures : T1, froides; T2, moyennes; T3, chaudes.

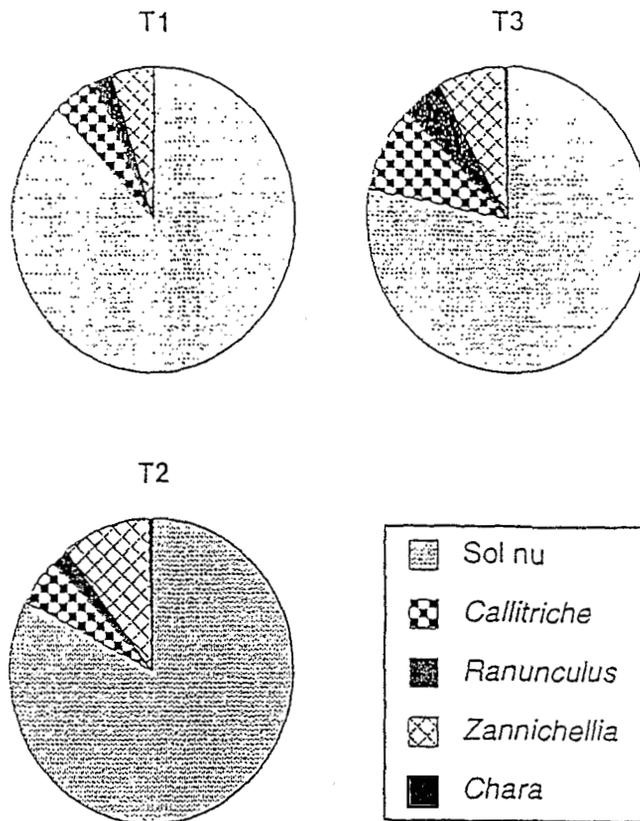


Tableau 1. Taux cumulé de germination des espèces (%) en fonction de la température^a de l'eau.

	<i>Chara</i>	<i>Callitriche</i>	<i>Ranunculus</i>	<i>Zannichellia</i>
T1	0,6	16,5	16,4	35,3
T2	23,4	21,6	7,2	38,5
T3	21,6	16,6	11,5	33,9
ANOVA ^b	***	NS	NS	NS

^aConditions froides (T1), moyennes (T2) et chaudes (T3).

^bEffet de la température pour chaque espèce : NS, non significatif.

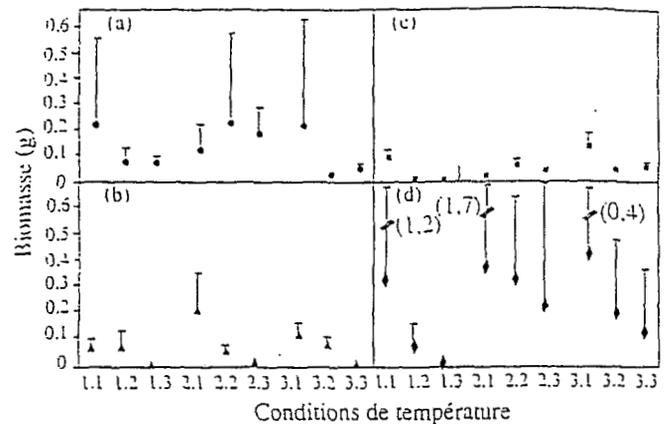
***, significatif à $p < 0,001$.

($p < 0,001$) mais pas à température élevée. Seuls le taux de germination et le nombre de plantules de *Chara* diminuent fortement avec la température ($p < 0,001$), mais les écarts sont également importants pour le *Ranunculus baudotii* (tableau 1).

Aucune espèce ne présente des taux de germination avoisinant 100%, ce qui confirme que ces espèces disposent d'une réserve pérenne de diaspores (Bonis et al. 1995).

Les courbes de germination varient sous les effets croisés des facteurs espèce, température et date (tableau 2). Chaque espèce possède donc son propre patron de germination au cours du temps (effet date) et celui-ci varie avec la température (fig. 2). Les courbes de germination du *Callitriche truncata*, du *Ranunculus baudotii* et des *Zannichellia* spp. varient

Fig. 5. Biomasse de chaque espèce (en grammes de matière sèche) en fin d'expérience, selon la température des phases I et II. (a) *Zannichellia* spp. (b) *Chara* sp. (c) *Callitriche truncata*. (d) *Ranunculus baudotii*. 1.1, température froide (T1) pour la phase I et également pour la phase II; 1.2, température froide pour la phase I et température moyenne (T2) pour la phase II, etc. Les valeurs indiquées sont des moyennes et la valeur d'un écart type est représentée sous forme de barre. Les valeurs indiquées entre parenthèses correspondent à l'écart type lorsque celui-ci est trop grand pour être représenté graphiquement.



en fonction de la date et de la température. La proportion de germinations de charophytes varie avec la date, la température et les répétitions, ces facteurs interagissant deux à deux.

Structure des communautés

À la fin de la phase d'installation, le recouvrement de la végétation est significativement plus élevé ($p < 0,001$) à forte température qu'aux températures moyenne et basse (22% en moyenne en T3 contre respectivement 18 et 12% en moyenne en T1 et T2). La surface occupée par les charophytes est réduite en T1 ($p < 0,001$), celle occupée par le *Callitriche truncata* et le *Ranunculus baudotii* est plus élevée en T3 ($p < 0,05$) tandis que celle des *Zannichellia* spp. culmine en T2 ($p < 0,05$) (fig. 5). Ce sont le *Callitriche truncata* et les *Zannichellia* spp. qui produisent les plus forts recouvrements en fin de phase I (fig. 4).

La biomasse du *Ranunculus baudotii* domine généralement la communauté; elle est significativement modifiée par la température pendant les deux phases de l'expérience ($p < 0,01$). Le *Callitriche truncata* est au contraire dominé la plupart du temps; sa biomasse varie significativement en fonction de la température de la première phase ($p < 0,05$). La biomasse des *Zannichellia* spp. en fin d'expérience n'est affectée ni par la température de début ni par celle de fin d'expérience (fig. 5). La biomasse des charophytes est influencée à la fois par la température de la phase I ($p < 0,001$), par celle de la phase II ($p < 0,001$) et par leur interaction ($p < 0,05$); ce groupe est absent des communautés soumises en permanence aux conditions chaudes (T3 × T3) mais également en T1 × T3 (fig. 6). En fin d'expérience, la biomasse totale est plus élevée ($p < 0,001$) dans les températures de croissance moyenne et faible qu'en conditions chaudes (fig. 6).

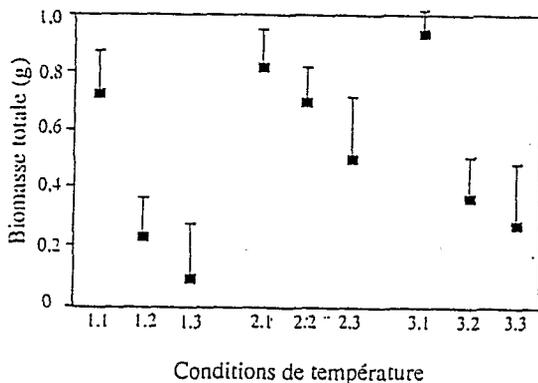
Les variations de biomasse totale sont expliquées à 25%.

Tableau 2. Résultats de la modélisation des courbes de germination selon le modèle de Cox. Effet (valeurs de F) des facteurs espèce, température et date et de leurs interactions.

	F	p
Modèle général : (espèce * température * date) + répétition		
[(Espèce * température * date) + répétition] - (espèce × température × date)	1,01	NS
[(Espèce * température * date) + répétition] - (répétition)	1,25	*
Modèle par espèce		
<i>Chara</i> sp. : (température * date * répétition) - (température × date × répétition)		
(Température * date * répétition) - (température × date)	6,6	***
(Température * date * répétition) - (température × répétition)	2,08	*
(Température * date * répétition) - (date × répétition)	2,16	*
<i>Zannichellia pedunculata</i> : température * date		
(Température * date) - (température × date)	1,53	*
<i>Callitriche truncata</i> : température * date		
(Température * date) - (température × date)	1,28	NS
<i>Ranunculus baudotii</i> : température * date		
(Température * date) - (température × date)	0,76	NS

Nota : NS, non significatif; *, significatif à $p < 0,05$; ***, significatif à $p < 0,001$. Les astérisques entre facteurs désignent à la fois les effets d'interactions (×) et additifs (+).

Fig. 6. Biomasse totale (en grammes de matière sèche) produite pendant l'expérience. Les conditions de température sont les mêmes que celles indiquées à la figure 5.



par les variations du recouvrement de toutes les espèces ($p < 0,001$). Le recouvrement du *Callitriche truncata* en fin de phase I explique 28% de la variance de sa biomasse ($p < 0,001$), celui des *Zannichellia* spp. en explique 39,4% ($p < 0,001$). Par contre, les recouvrements du *Ranunculus baudotii* et de *Chara* sp. ne sont pas des facteurs explicatifs significatifs de la biomasse finale de ces espèces.

Discussion

Germination

L'ordre d'apparition des espèces est identique, quelle que soit la température. Les plantules de *Zannichellia* spp. apparaissent les premières, groupées dans le temps. Le *Ranunculus baudotii* et le *Callitriche truncata* germent ensuite, de façon plus étalée dans le temps, puis les charophytes. Le froid retarde la germination de toutes les espèces, les charophytes dont la période de germination se prolonge au-delà de la phase I (soit 1,5 mois après le début de l'expé-

rience) étant particulièrement sensibles à cet effet. Pour les autres espèces, le taux de germination final ne dépend pas significativement de la température.

Le nombre de germinations de *Zannichellia* spp. et de *Chara* sp. dépend étroitement de leur réserve de diaspores, comme pour le *Floerkea proserpinacoides* (Smith 1983). Le recrutement du *Ranunculus baudotii* est également corrélé à la densité de graines, mais de façon non linéaire, et la part non expliquée de la variabilité du nombre de germinations est très élevée. Pour ces trois espèces, le recrutement dépend de la densité de graines disponibles, mais une part de hasard intervient également et cette situation correspond bien aux modèles de « loterie pondérée » proposés par Chesson et Warner (1981). Ceux-ci proposent que le recrutement des juvéniles soit à la fois fonction du hasard et de la fréquence des propagules disponibles (ici les diaspores viables mises en réserve dans le sol). Il est clair que ce que nous désignons hasard doit en fait fréquemment recouvrir un ensemble de facteurs non identifiés.

Dans le cas du *Callitriche truncata*, la réserve de graines semble suffisamment grande dans tous les échantillons pour n'être pas limitante et le nombre de germinations est relativement stable. Ce type de recrutement pourrait correspondre au modèle de loterie de Sale (1977) dans lequel le recrutement se fait sans forte liaison avec la réserve de propagules disponibles. La variabilité aléatoire du recrutement permet d'éviter que les effets favorables et défavorables d'une saison ne s'amplifient au cours du temps, conduisant à la dominance de certaines espèces et à l'exclusion des autres. Dans ce cas, la densité de graines mises en réserve dans le sol n'influence pas directement le succès (c.-à-d. la reproduction) de l'espèce une année donnée même si elle reste évidemment décisive pour assurer le maintien de la population sur le site, lors d'une série d'années sans reproduction.

De façon générale, la relation entre le nombre de plantules qui émergent et le nombre de graines pourrait partiellement

dépendre de la structure verticale de la réserve de diaspores. Les diaspores ont été dénombrées de façon globale, dans les deux premiers centimètres du sédiment, ce qui est suffisant puisque plus de 95% des germinations des différentes espèces proviennent de cet horizon (Bonis et Lepart 1994). Il est cependant possible qu'à l'intérieur même de cet horizon de 0–2 cm, le taux de germination des diaspores varie de façon importante selon la distance des diaspores à la surface, notamment en fonction de la quantité de lumière perçue et de l'épaisseur de sédiment à traverser avant l'émergence. De faibles différences de profondeur d'enfouissement des diaspores pourraient donc expliquer une partie de la forte variabilité des taux de germination (coefficient de variation entre 63 et 110%, selon l'espèce). La variabilité de la germination entre échantillons pourrait également refléter la variabilité des réserves de diaspores (les effectifs de diaspores en réserve dans le sol présentent un coefficient de variation qui s'étend entre 44 et 98%, selon l'espèce). Une part importante, quoique non mesurée, de cette variabilité reflète la variabilité spatiale des réserves de diaspores, laquelle est très importante au sein du marais. Cette variabilité spatiale ne suit pas un patron d'agrégation régulier (Bonis et al. 1995).

Notion de succès pour ces espèces annuelles de marais temporaires

Dans des habitats temporaires, le « succès » d'une population est fonction de la reproduction, laquelle lui permet de compléter son cycle vital. Les différences de phénologie des espèces présentent des conséquences importantes pour le niveau et la pérennité de leur réserve de diaspores, tel que discuté par Bonis et al. (1995). L'interaction entre la date de production des diaspores et la date d'assèchement du marais est le déterminant ultime du succès des espèces. Cependant, le nombre de diaspores potentiel (produit en l'absence de l'assèchement du marais avant la fin du cycle vital) est étroitement lié à la biomasse élaborée (Bonis et al. 1993). Nous pouvons donc estimer qu'une population qui présente la plus forte biomasse sera avantagée par rapport aux autres.

Recouvrement et biomasse

L'examen de la relation entre la surface occupée par chacune des espèces en milieu d'expérience et leur succès respectif (c.-à-d. leur rapport de dominance) permet d'évaluer l'efficacité d'un éventuel effet de préemption. Lorsque ce mécanisme de préemption opère, on s'attend à ce que les espèces qui s'installent le plus précocement et le plus fortement soient avantagées et puissent, à terme, dominer la communauté en terme de biomasse (Grace 1987). Dans le cas des macrophytes immergées, la surface occupée par chaque espèce en fin de la phase I reflète assez bien leur vitesse et leur taux de germination : les *Zannichellia* spp. et le *Callitriche truncata* germent en premier et produisent les plus forts recouvrements; seul un petit nombre de *Ranunculus baudotii* et de charophytes germent, et de façon très tardive, et elles occupent une surface très faible, voire nulle, 1,5 mois après la mise en eau des échantillons.

D'autre part, pour le *Callitriche truncata* et les *Zannichellia* spp. la biomasse finale est d'autant plus importante en fin d'expérience que leur recouvrement au bout de 1,5 mois était élevé.

Cependant, la hiérarchie entre espèces, en fin d'expérience, n'est absolument pas reliée à leur recouvrement en fin de phase I ni à la dynamique et au taux de germination des espèces : le *Callitriche truncata* et les *Zannichellia* spp. germent le plus rapidement et ont le plus fort recouvrement en fin de phase I. Pourtant, le *Callitriche truncata* est quasiment systématiquement dominé après 3 mois d'expérience et les *Zannichellia* spp. ne sont dominantes que dans une situation sur neuf. Le recouvrement pas ces deux espèces au bout de 1,5 mois n'est pas significativement relié à la proportion de biomasse que celles-ci représentent en fin d'expérience, c'est-à-dire à leur succès relatif. À l'inverse, la germination et la croissance du *Ranunculus baudotii* sont tardives. Or, cette espèce domine, en terme de biomasse, huit des neuf communautés expérimentales en fin d'expérience, alors qu'elle est clairement dominée en fin de phase I. Cette espèce tardive, comme les charophytes, ne semble pas avoir souffert de la préemption rapide de la surface par le *Callitriche truncata* et les *Zannichellia* spp. Le recouvrement des charophytes en fin de phase I ne fournit pas non plus un bon estimateur de leur importance relative en fin d'expérience. Ce groupe s'installe très tardivement et son recouvrement est négligeable en fin de phase I, quelle que soit la température; sa biomasse moyenne, en fin d'expérience, ne diffère cependant pas significativement de celle du *Callitriche truncata* ou des *Zannichellia* spp.

La forme de croissance des espèces pourrait modifier les relations de dominance et de compétition entre les phases d'installation et de croissance. Ainsi, le *Ranunculus baudotii* effectue une croissance tardive mais vigoureuse et importante en quantité de matière élaborée, dans un plan essentiellement vertical, au contraire des autres espèces de la communauté. Cela lui permet d'échapper, en partie, à la compétition directe pour la lumière avec les autres espèces.

Les charophytes peuvent effectuer à la fois leur germination et leur croissance pendant la seconde période expérimentale. Leur croissance est cependant très fortement limitée par les conditions chaudes en phase II, probablement à cause de la compétition avec les espèces qui se sont installées plus précocement. Le *Chara aspera* (Deth. et Willd), charophyte dominante de la communauté étudiée, est une espèce de lumière (Corillion 1957) et peut donc être fortement inhibée par la présence d'une couverture végétale en place.

Ces résultats doivent être nuancés dans la mesure où les surfaces occupées par les plantes en fin de phase I sont très faibles dans toutes les conditions, vraisemblablement sous l'effet des faibles intensités lumineuses et de la courte durée du jour pendant l'expérience (Sand-Jensen et Vindbaek Madsen 1991). Cependant, une expérience réalisée par Grillas (1992) ne montre pas non plus d'effet de préemption alors qu'elle s'est déroulée dans des conditions de photopériodes longues et de fortes intensités lumineuses.

Biomasse et température

La biomasse produite en fin d'expérience est très variable d'une condition de température à l'autre, pour toutes les espèces. Les biomasses de *Chara* sp. et de *Ranunculus baudotii* tendent à diminuer dans les conditions de températures les plus élevées. Pour le *Chara* sp. cette tendance va à l'encontre de ses caractéristiques de germination et de

rythme de croissance sur le terrain, lequel est essentiellement printanier (Grillas 1992). Le *Ranunculus baudotii* est plus typiquement une annuelle qui élabore une forte biomasse pendant l'hiver.

Pour les *Zannichellia* spp. et le *Ranunculus baudotii*, la variabilité de la biomasse produite est très forte, vraisemblablement suite à la variabilité importante de leur réserve de diaspores.

Conclusion

Les espèces réagissent de manière différente aux variations de température. Leurs fluctuations de biomasse sont partiellement décalées, ce qui pourraient limiter l'importance des interactions compétitives entre espèces. Notre hypothèse de départ, proposant que les différences interannuelles de la date d'inondation des marais (et donc de température de l'eau) conduisent à des différences asynchrones des populations, se trouve donc étayée. Ces communautés de plantes annuelles paraissent fonctionner avec de fortes fluctuations d'effectifs, sur un mode proche des propositions des modèles de coexistence en non-équilibre (Hutchinson 1961; Chesson et Warner 1981; synthèse dans Chesson et Case 1986). Les résultats obtenus pour la dynamique de leur réserve de diaspores vont dans le même sens (Bonis et al. 1995).

L'hypothèse de la préemption, qui est sous-jacente dans la plupart de ces modèles, n'est toutefois pas vérifiée. En effet, les espèces (*Callitriche*, *Zannichellia*) qui s'installent les premières ne sont pas celles qui dominent la communauté végétale en fin d'expérience; réciproquement, une espèce comme le *Ranunculus baudotii*, qui s'installe très tardivement, est dominante dans la plupart des situations. Il est possible que les protocoles expérimentaux aient occulté en partie l'expression du mécanisme de préemption : les conditions de croissance (en particulier, la durée du jour) n'ont en effet pas permis d'obtenir un recouvrement important en fin de phase d'installation. Il semble cependant clair que le succès des populations est lié aux conditions que celles-ci rencontrent pendant l'ensemble de leur cycle de vie, et non seulement pendant leur phase d'installation.

Remerciements

Nous remercions tout particulièrement J.D. Lebreton pour ses conseils quant à la modélisation des courbes de germination, ainsi que S. Bernard et L. Brun pour leur aide lors du suivi des germinations et du comptage de diaspores résiduelles dans le sédiment.

Bibliographie

- Bartolome, J.W. 1979. Germination and seedling establishment in California annual grassland. *J. Ecol.* 67 : 273-281.
- Bonis, A., et Lepart, J. 1994. Vertical structure of seed banks and the impact of depth of burial on recruitment in two temporary marshes. *Vegetatio*, 112 : 127-139.
- Bonis, A., Grillas, P., van Wijck, C., et Lepart, J. 1993. The effect of salinity of coastal submerged macrophytes from experimental communities. *J. Veg. Sci.* 4 : 461-468.
- Bonis, A., Lepart, J., et Grillas, P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos*, 74 : 91-92.
- Chesson, P.L., et Case, T.J. 1986. Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. *Dans Community ecology. Éditeurs : J. Diamond et T.J. Case.* Harper & Row, New York, pp. 229-239.
- Chesson, P.L., et Huntly, N. 1989. Short-term instabilities and long-term community dynamics. *TREE*, 4 : 293-298.
- Chesson, P.L., et Warner, R.R. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Am. Nat.* 117 : 923-943.
- Corillion, R. 1957. Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. Otto Koeltz Verlag, Koenigstein, Taunus.
- Cox, D.R., et Oakes, D. 1984. Analysis of survival data. Chapman & Hall, London.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition: a factor in old field vegetation development. *Vegetatio*, 4 : 212-417.
- Genstat 5. 1988. Reference manual. Oxford Science Publishing Committee of the Statistics Department, Rothamsted Experimental Station. Oxford University Press, Oxford.
- Grace, J.B. 1987. The impact of preemption on the zonation of two *Typha* species along lakeshores. *Ecol. Monog.* 57 : 283-303.
- Grillas, P. 1992. Les communautés de macrophytes submergées des marais temporaires oligohalins de Camargue. Étude expérimentale des causes de la distribution des espèces. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, Rennes.
- Grillas, P., van Wijck, C., et Bonis, A. 1991a. Life history traits: a possible cause for the higher frequency of occurrence of *Zannichellia pedunculata* than *Zannichellia obtusifolia* in temporary marshes. *Aquat. Bot.* 42 : 1-13.
- Grillas, P., van Wijck, C., et Boy, V. 1991b. Transferring sediment containing intact seed banks: a method for studying plant community ecology. *Hydrobiologia*, 228 : 29-36.
- Grillas, P., van Wijck, C., et Bonis, A. 1993. The effect of salinity on the dominance-diversity relations of experimental coastal macrophyte communities. *J. Veg. Sci.* 4 : 453-460.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52 : 107-145.
- Harper, J.L. 1961. Approaches to the study of plant competition. *Dans Mechanisms of biological competition. Éditeur : F.L. Milthorpe.* Symp. Soc. Exp. Biol. 15 : 1-39.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York and London.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95 : 137-145.
- Kelly, D. 1989. Demography of short-lived plants in chalk grassland. III. Population stability. *J. Ecol.* 77 : 785-798.
- Marazanof, F. 1972. Contribution à l'étude écologique des mollusques des eaux douces et saumâtres de Camargue. Thèse de doctorat, Faculté des sciences, Université d'Orléans, Orléans.
- McCarthy, K.A. 1987. Spatial and temporal distribution of species in two intermittent ponds in Atlantic county. Thèse de maîtrise, Rutgers University Picataway.
- Ross, M.A., et Harper, J.L. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* 60 : 77-88.
- Sale, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Am. Nat.* 111 : 337-359.
- Sand-Jensen, K., et Vindbaek Madsen, T. 1991. Minimum light requirements of submerged freshwater macrophytes in laboratory growth experiment. *J. Ecol.* 79 : 749-764.
- Smart, R.M., et Barko, J.W. 1985. Laboratory culture of submerged freshwater macrophytes on natural sediments. *Aquat. Bot.* 21 : 251-263.
- Smith, B.H. 1983. Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. III. Dynamics of seed and seedling populations. *J. Ecol.* 71 : 413-425.

- Sutherland, J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.* **108** : 859-873.
- Talavera, S., Garcia Murillia, P., et Smit, H. 1986. Sobre el genero *Zannichellia* (Zannichelliaceae). *Lagascalia*, **14** : 241-271.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., et Webs, D.A. 1964-1980. *Flora Europea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van Vierssen, W. 1982. The ecology of communities dominated by *Zannichellia* taxa in Western Europe. I. Characterization and autecology of *Zannichellia* taxa. *Aquat. Bot.* **12** : 103-155.
- Verhoeven, J.T.A. 1979. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. I. Distribution of *Ruppia* representatives in relation to their autecology. *Aquat. Bot.* **6** : 197-268.
- Watkinson, A.R. 1990. The population dynamics of *Vulpia fasciculata*: a nine-year study. *J. Ecol.* **78** : 196-209.
- Winer, B.J., Brown, D.R., et Michels, K.M. 1991. *Statistical principles in experimental design*. 3^e éd. McGraw-Hill, Inc., New York.

