



HAL
open science

Etude des mares du parc Naturel Régional des Causses du Quercy : fonctionnement, biodiversité et connectivité inter-mares. Propositions pour l'entretien et la sauvegarde.

Sandrine Angélibert

► **To cite this version:**

Sandrine Angélibert. Etude des mares du parc Naturel Régional des Causses du Quercy : fonctionnement, biodiversité et connectivité inter-mares. Propositions pour l'entretien et la sauvegarde.. Ecologie, Environnement. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2004. Français. NNT : . tel-00259814

HAL Id: tel-00259814

<https://theses.hal.science/tel-00259814>

Submitted on 29 Feb 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE
UNIVERSITE PAUL SABATIER
TOULOUSE III

**ETUDE DES MARES DU PARC NATUREL REGIONAL
DES CAUSSES DU QUERCY : FONCTIONNEMENT, BIODIVERSITE
ET CONNECTIVITE INTER-MARES.
PROPOSITIONS POUR L'ENTRETIEN ET LA SAUVEGARDE.**



Sandrine ANGELIBERT

Projet co-financé par :



**UNIVERSITE TOULOUSE III – PAUL SABATIER
UFR Sciences de la Vie**

THESE

en vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITE TOULOUSE III

Discipline : ECOLOGIE DES SYSTEMES AQUATIQUES CONTINENTAUX

par

Sandrine ANGELIBERT

**ETUDE DES MARES DU PARC NATUREL REGIONAL DES CAUSSES DU
QUERCY : FONCTIONNEMENT, BIODIVERSITE ET CONNECTIVITE INTER-
MARES. PROPOSITIONS POUR L'ENTRETIEN ET LA SAUVEGARDE.**

Directeur de thèse :

N. GIANI

Thèse soutenue le 19 juillet 2004 devant la commission d'examen :

M. J. BIGGS, Research Director, Ponds Conservation Trust, Oxford	Rapporteur
M. N. GIANI, Professeur, Université Toulouse III	
M. P. LAVANDIER, Professeur, Université Toulouse III	Président
M. B. OERTLI, Professeur HES, Ecole d'Ingénieurs HES de Lullier, Genève	Rapporteur
M. B. SAJALOLI, Maître de Conférence, Université d'Orléans	

Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes
UMR 5177 CNRS-UPS – Université Paul Sabatier – 118 route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex 4

Remerciements

Je remercie M. Rols, directeur du LEH, de m'avoir accueillie dans ce laboratoire.

Je tiens également à remercier Narcisse Giani. Merci d'avoir accepté de m'encadrer en DEA puis en thèse. Merci de m'avoir soutenu dans les moments de doutes qui parsèment la thèse. Merci pour toutes les conversations d'ordre scientifique, politique ou personnel que nous avons partagées. Merci de votre disponibilité pour les sorties de terrain malgré votre emploi du temps bien garni... Bref, merci pour tous les moments partagés, j'ai beaucoup appris à votre contact.

Un grand merci à M. Beat Oertli et M. Jeremy Biggs qui m'ont fait l'honneur d'être rapporteurs de ma thèse malgré leurs très nombreuses occupations.

M. Sajaloli et M. Lavandier, je suis très honorée de votre présence à mon jury et je vous en suis très reconnaissante.

Un merci particulier aux personnes qui ont initié cette étude sur les mares des Causses du Quercy : Mireille Remaury qui, lorsqu'elle était en poste au Parc naturel régional des Causses du Quercy, a lancé le premier inventaire des micros-zones humides de la région et Jean-Noël Tourenq qui fut le premier à prendre contact avec le Parc et qui, sachant que j'étais de la région, m'a proposé de travailler sur ces milieux "*parce que c'était vachement intéressant*" (Tourenq 1999).

Un grand merci aux personnels du Parc et tout particulièrement à Pascal Dubreuil pour sa passion pour ce territoire, qui n'est pourtant pas sa région d'origine, et pour son soutien notamment lors des recherches de financement.

Merci également à Régis Céréghino qui a cru en cette étude et qui s'est investi pour trouver des financements.

Un grand merci également à Pierre Marty (alias *Peyo*). Merci pour l'amitié et tout ce que cela englobe. Nous nous sommesentraidés et soutenus pendant ces années de travail sur les mares... j'espère que cela continuera.

Merci aussi à Jérôme Cayrou (alias *la cayre*). Nos relations ont connu des hauts et des bas mais je pense qu'au final, on s'en est bien sorti... Merci pour les bons moments partagés au bureau ou sur le terrain.

Merci à toutes les personnes qui ont à un moment ou un autre de leur cursus travaillé sur les mares : Fred, Milène, Blandine, Aurélie, Laurent, Maxime, Manon (alias *Manon des mares*), Nathalie, Prolet...

Merci les Arpims... (Tur, Malvina et Carvel bien sûr). Merci pour les fous rires, les discussions parfois animées, pour le soutien et tout et tout et tout. Nous sommes amis... que dire de plus...

Merci à toutes les personnes extérieures au laboratoire qui m'ont soutenu : Karine, Daniel, Cathy, Eric, Magali...

Je remercie également Mmes D. Galy, J. Brabet, N. Comoy, J. Guitard, G. Guiraud et D. Pantalacci pour leur gentillesse et leur disponibilité. Un grand merci également à C. Mur et D. Dalger pour leur aide lors des analyses chimiques.

Merci à Monique Couret (alias *Miss Roller*) et Yvette Durand pour votre bonne humeur et votre aide... Votre départ à la retraite (bien mérité) à laissé un vide.

Merci aux étudiants (ex et présents) et titulaires du laboratoire pour leur bonne humeur et leur amitié : Fred S., Stéphanie, Sandra, Emilie, Amaia, Yas, Sébastien, Gé, Sylvain, Fred G., Loïc...

Merci à mon père... d'être mon père... Ca y est papa, c'est fini. Merci à ma mère qui m'a transmis, entre autre, son amour de la nature...

SOMMAIRE

SOMMAIRE

PRESENTATION GENERALE DE L'ETUDE	1
I. Les Causses du Quercy	1
II. Le Parc naturel régional des Causses du Quercy.	3
III. Les "lacs de Saint-Namphaise"	4
IV. Vers une définition de l'objet mare	5
4.1. <u>La vision des mares à travers le temps</u>	5
4.2. <u>La sauvegarde des mares : une prise de conscience tardive</u>	6
4.3. <u>Une définition commune de l'objet mare</u>	7
CHAPITRE I : Variations saisonnières des caractéristiques physico-chimiques des mares : implications pour la conservation de la biodiversité.	9
I. Introduction	9
II. Choix des 3 sites d'étude	10
III. Matériel et méthodes	12
3.1. <u>Cartographie</u>	12
3.2. <u>Suivi des températures</u>	12
3.3. <u>Suivi des niveaux d'eau et bilans hydriques</u>	12
3.4. <u>Paramètres chimiques</u>	13
3.5. <u>Cycle journalier des teneurs en oxygène dissous</u>	13
3.6. <u>Etude de la faune</u>	13
IV. Résultats	15
4.1. <u>Morphométrie et couverture végétale</u>	15
4.2. <u>Suivi des paramètres abiotiques</u>	19
4.2.1. <i>Température de l'eau</i>	19
4.2.2. <i>Bilans hydriques</i>	21
4.2.3. <i>Chimie de l'eau</i>	25
4.3. <u>Cycle de l'oxygène</u>	28
4.4. <u>Inventaire de la faune</u>	29

CHAPITRE II : Etude de la distribution des espèces au sein d'un réseau de mares

I. Introduction	42
II. Sites d'étude	46
III. Matériel et Méthodes	47
3.1. <u>Prélèvements de faune</u>	47
3.2. <u>Choix des groupes étudiés</u>	47
3.3. <u>Variables environnementales</u>	47
3.3.1. <i>Morphométrie</i>	47
3.3.2. <i>Variables traduisant le niveau de comblement</i>	48
3.3.3. <i>Variables de caractérisation du milieu environnant</i>	48
3.4. <u>Choix des variables prises en compte</u>	50
3.5. <u>Affinité entre espèces et similarité entre sites</u>	50
3.6. <u>Régressions multiples pas à pas</u>	50
3.7. <u>Etude de l'imbrication des assemblages d'espèces ("The nested distribution")</u>	51
3.8. <u>Analyse SLOSS ("Single Large Or Several Small")</u>	52
IV. Résultats	54
4.1. <u>Inventaire</u>	54
4.1.1. <i>Biodiversité globale</i>	54
4.1.2. <i>Odonates</i>	58
4.1.3. <i>Coléoptères</i>	60
4.1.4. <i>Amphibiens</i>	64
4.1.5. <i>Mollusques</i>	64
4.1.6. <i>Oligochètes</i>	64
4.2. <u>Affinité entre espèces et similarité entre mares</u>	65
4.2.1. <i>Odonates</i>	66
a. Affinité entre espèces	66
b. Similarité entre mares	67
4.2.2. <i>Amphibiens</i>	67

a. Affinité entre espèces	67
b. Similarité entre mares	68
4.2.3. <i>Coléoptères</i>	69
a. Affinité entre espèces	69
b. Similarité entre mares	70
4.2.4. <i>Mollusques</i>	71
a. Affinité entre espèces	71
b. Similarité entre mares	71
4.2.5. <i>Oligochètes</i>	72
a. Affinité entre espèces	72
b. Similarité entre mares	72
4.3. <u>Choix des variables environnementales</u>	73
4.4. <u>Relations richesse spécifique-variables environnementales (régression multiple pas à pas)</u>	76
4.5. <u>Etude de l'imbrication des assemblages d'espèces</u>	76
4.6. <u>Analyse SLOSS</u>	82
V. Discussion	84
VI. Conclusions	93

CHAPITRE III : Etude de la connectivité inter-mares à travers un modèle biologique : les Odonates

I. Introduction	95
II. Sites d'étude	97
III. Méthodes	99
IV. Résultats	100
4.1. <u>Influence des paramètres environnementaux sur l'activité de vol des Odonates</u>	100
4.2. <u>Capacités de dispersion des Odonates</u>	101
V. Discussion	106
CONCLUSION GENERALE	111

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

117

ANNEXES

127

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** : Localisation du Parc naturel régional des Causses du Quercy et des différents causses du département du Lot. p. 2
- Figure 2** : Bloc diagramme présentant une coupe schématique nord-est sud-ouest des Causses du Quercy (d'après "Découvrir... Les pelouse sèches PNRCQ" (ed.)). p. 3
- Figure 3** : Localisation des 3 mares étudiées. S : source, Fl : Flaque. p. 10
- Figure 4** : Morphométrie (a) et cartographie de la végétation (b) de la mare de Sauvage. S : source. L : longueur, l : largeur. -30 -40 : ensemble des relevés de points compris entre 30 et 40 cm de profondeur. p. 15
- Figure 5** : Morphométrie (a) et cartographie de la végétation (b) de la mare d'Escazals. L : longueur, l : largeur. -30 -40 : ensemble des relevés de points compris entre 30 et 40 cm de profondeur. p. 17
- Figure 6** : Morphométrie (a) et cartographie de la végétation (b) de la mare de Naves. L : longueur, l : largeur. -30 -40 : ensemble des relevés de points compris entre 30 et 40 cm de profondeur. p. 18
- Figure 7** : Evolution mensuelle des températures de l'eau en surface et au fond. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals. Test non paramétrique de Mann-Whitney : NS= $p > 0.05$, *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$. p. 19
- Figure 8** : Exemple de fluctuations journalières des températures en surface et au fond durant 5 jours. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals. p. 20
- Figure 9** : Evolution des niveaux d'eau dans les 3 mares au cours de l'année. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals. p. 21
- Figure 10** : Détail de la période de baisse (juin à août) et de montée des eaux (septembre octobre). a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals. p. 22
- Figure 11** : Estimation de l'évaporation sur chaque mare entre juin et août durant les périodes sans pluie. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals. p. 24
- Figure 12** : Evolution des concentrations en nitrate (NO_3), phosphore total (P_{total}) et matières en suspension (MES) dans les 3 mares. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals. p. 26
- Figure 13** : Concentrations en ions majeurs dans l'eau des 3 mares et dans l'eau de pluie. p. 27
- Figure 14** : Concentrations en oxygène dissous et fluctuations de la température au cours d'un cycle de 24h (24 août). a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals. p. 28
- Figure 15** : Richesse spécifique totale et hors Chironomidae des 3 mares étudiées. p. 35

Figure 16 : Nombre d'espèces communes à chaque couple de mares (chiffre entouré) et nombre d'espèces spécifiques à chaque point d'eau. p. 35

Figure 17 : Evolution des paramètres environnementaux en fonction du niveau de comblement des mares. p. 38

Figure 18 : Localisation des 30 mares étudiées. p. 46

Figure 19 : Classement des mares en fonction des principaux paramètres environnementaux étudiés. p. 49

Figure 20 : Exemple d'une matrice théorique parfaitement imbriquée. 1 : présence de l'espèce, 0 : absence de l'espèce. Les colonnes représentent les espèces classées de la plus commune à la plus rare. Les lignes représentent les sites classés du plus riche au plus pauvre. p. 52

Figure 21 : Exemple d'analyse SLOSS montrant les courbes cumulées espèces-surface pour des sites classés dans un ordre croissant et décroissant de taille. p. 53

Figure 22 : Nombre de taxons des différents groupes recensés sur le Causse de Gramat. p. 57

Figure 23 : Exemple de densité moyenne annuelle des différents groupes de macro-invertébrés dans une mare du Parc naturel régional (mare de Naves). D'après Cayrou (2004). p. 58

Figure 24 : Pourcentages d'espèces communes et d'espèces rares dans les différents groupes taxonomiques étudiés. O : Odonates, C : Coléoptères, A : Amphibiens, M : Mollusques, Ol : Oligochètes. p. 65

Figure 25 : Dendrogramme des affinités entre espèces d'Odonates basé sur l'indice de Jaccard. p. 66

Figure 26 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Odonates. p. 67

Figure 27 : Dendrogramme des affinités entre espèces d'Amphibiens basé sur l'indice de Jaccard. p. 68

Figure 28 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Amphibiens. p. 69

Figure 29 : Dendrogramme des affinités entre espèces de Coléoptères basé sur l'indice de Jaccard. p. 69

Figure 30 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Coléoptères. p. 70

Figure 31 : Dendrogramme des affinités entre espèces de Mollusques basé sur l'indice de Jaccard. p. 71

Figure 32 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Mollusques. p. 71

Figure 33 : Dendrogramme des affinités entre espèces d'Oligochètes basé sur l'indice de Jaccard. p. 72

Figure 34 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Oligochètes. p. 73

Figure 35 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Odonates avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo. p. 77

Figure 36 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Coléoptères avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo. p. 78

Figure 37 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Amphibiens avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo. p. 79

Figure 38 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Oligochètes avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo. p. 80

Figure 39 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Mollusques avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo. p. 81

Figure 40 : Courbes cumulatives espèces-surface utilisées pour l'analyse SLOSS. a) Odonates, b) Coléoptères, c) Amphibiens, d) Oligochètes, e) Mollusques. p. 83

Figure 41 : Localisation des mares étudiées. 1 : Naves, 2 : Esquinoux, 3 : Longpech. p. 97

Figure 42 : Comparaison du "nombre de jours vivant" entre individus ayant changé de mare et individus n'ayant pas bougé.
NS : Différence non-significative (Test U de Mann-Whitney, $p > 0,1$). p. 101

Figure 43 : Schémas des mouvements entre les mares. Seuls les mouvements au départ de la mare natale sont indiqués. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au nombre de

mouvements. Les nombres indiquent le nombre total de recaptures de chaque espèce sur chaque mare. Les nombres entre parenthèses sont les pourcentages de recapture correspondants.

a) toutes les espèces, b) *C. puella*, c) *C. scitulum*, d) *L. depressa*. p. 102

Figure 44 : Effet de l'âge sur la dispersion (exprimé en % d'individus recapturés).

N= nombre de recaptures pour chaque groupe.

NS : Différence non-significative ($p > 0,05$). p. 103

Figure 45 : Comparaison du "nombre de jours vivant" en fonction du sexe.

*** : Différence significative (Test U de Mann-Whitney, $p < 0,01$)

** : Différence significative (Test U de Mann-Whitney, $p < 0,05$)

NS : Différence non-significative (Test U de Mann-Whitney, $p > 0,1$). p. 104

Figure 46 : Effet du sexe sur la dispersion (exprimé en % d'individus recapturés).

N= nombre de recaptures pour chaque groupe.

NS : Différence non-significative ($p > 0,05$)

*** : Différence significative ($p < 0,01$). p. 105

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1** : Données géographiques sur le territoire du PNRCQ. p. 4
- Tableau 2** : Récapitulatif des méthodes d'échantillonnage. p. 14
- Tableau 3** : Principales caractéristiques environnementales des 3 mares étudiées. Alt. : Altitude, Alim. : Alimentation en eau, Prof. Max. : Profondeur maximale, % vase : pourcentage de vase moyen par rapport à la profondeur maximale, ST : source temporaire, R : ruissellement, P : eau de pluie. p. 16
- Tableau 4** : Liste des plantes recensées dans les 3 mares. p. 16
- Tableau 5** : Estimation du ruissellement sur les trois mares (Esc : Escazals, Nav : Naves, Sau : Sauvage).
Sau : calcul entre le 27 et le 28 septembre (pas d'apport de la source). Sau' : calcul entre le 9 et le 11 octobre (apport de la source). Nav et Esc : calcul entre le 26 et le 29 septembre. p. 23
- Tableau 6** : Inventaire faunistique des 3 mares étudiées.
1 : Espèce présente dans la mare, * : Espèce présente uniquement dans la flaque de Sauvage.
Sau : Sauvage, Nav : Naves, Esc : Escazals. RS totale : Richesse spécifique totale, RS-Ch : Richesse Spécifique sans les Chironomidae. p. 29
- Tableau 7** : Moyenne, minimum et maximum des principales caractéristiques des mares étudiées (n=31). p. 50
- Tableau 8** : Inventaire des taxons de macro-invertébrés et vertébrés recensés sur le Causse de Gramat. p. 54
- Tableau 9** : Inventaire des Odonates dans les 22 mares échantillonnées. 0 : absence, 1 : présence. p. 59
- Tableau 10** : Inventaire des Coléoptères dans les 19 mares échantillonnées. 0 : absence, 1 : présence. p. 61
- Tableau 11** : Inventaire des Amphibiens dans les 26 mares échantillonnées. 0 : absence, 1 : présence. p. 62
- Tableau 12** : Inventaire des Mollusques (21 mares échantillonnées) et des Oligochètes (16 mares échantillonnées). 0 : absence, 1 : présence. p. 63
- Tableau 13** : Valeur moyenne du coefficient de Jaccard (C_j) pour l'affinité entre espèces et la similarité entre mares des différents groupes taxonomiques étudiés. p. 65
- Tableau 14** : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Odonates. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif. p. 74

Tableau 15 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Coléoptères. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif. p. 74

Tableau 16 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Amphibiens. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif. p. 75

Tableau 17 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Mollusques. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif. p. 75

Tableau 18 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Oligochètes. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif. p. 75

Tableau 19 : Valeurs de l'imbrication pour les différents taxa. NS : non-significatif. p. 76

Tableau 20 : Corrélations des rangs de Spearman entre l'ordre des lignes de la matrice d'imbrication et les variables environnementales. Seules les corrélations significatives sont indiquées. p. 82

Tableau 21 : Caractéristiques principales des 3 mares étudiées. 1 : Naves, 2 : Esquinoux, 3 : Longpech. p. 98

Tableau 22 : Nombre d'individus de chaque espèce marqués, recapturés et ayant changé de mare. CP : *Coenagrion puella*, CS : *C. scitulum*, LD : *Libellula depressa*. p. 100

Tableau 23 : Nombre d'individus marqués et pourcentage de recapture en fonction du sexe. CP : *Coenagrion puella*, CS : *C. scitulum*, LD : *Libellula depressa*. p. 104

PRESENTATION GENERALE DE L'ETUDE

PRESENTATION GENERALE DE L'ETUDE

I. Les Causses du Quercy

La région naturelle du Quercy est une vaste zone de calcaires déposés en milieu marin, au Jurassique moyen et supérieur, à la lisière occidentale du Massif Central (chaîne hercynienne) (Gèze & Cavaillé 1977). Culminant à 470 m d'altitude, elle s'appuie au flanc sud-ouest du Massif Central et s'abaisse progressivement vers la vallée de la Garonne.

Au quaternaire, les rivières issues du Massif Central et coulant vers la Garonne, ont creusé de profondes vallées orientées d'est en ouest entaillant profondément ce plateau calcaire qui s'est ainsi fragmenté en sous unités ou causses délimités par les rivières (Fig. 1). Le modelé de surface des Causses se caractérise par de nombreuses formations karstiques comme les lapiaz, les dolines et les combes qui résultent de la corrosion des roches calcaires par les eaux météoriques chargées en gaz carbonique (pluvio-karst). Les impuretés insolubles de la roche, souvent enrichies de résidus allochtones (sidérolithiques et phosphorites), donnent une argile rouge de décalcification appelée "terre du Causse" qui constitue le sol de ces plateaux, s'accumulant notamment dans les dépressions. Des pelouses pionnières à base d'espèces végétales annuelles ou vivaces xérophiles colonisent de façon discontinue ces surfaces calcaires qui sont le domaine du genévrier, du chêne pubescent, du caroubier et de l'érable.

La dissolution des calcaires et leur fissuration lors des divers phénomènes tectoniques ont abouti à un enfouissement progressif et général des eaux superficielles des plateaux. Le relief de surface est marqué de nombreuses vallées sèches appelées "combes" qui témoignent d'une longue évolution au quaternaire, avant l'enfouissement général des eaux. Ces vallées sont souvent caractérisées par une perte du ruisseau en amont. Certaines de ces combes sont encore suivies par les eaux lors des orages ou des périodes très pluvieuses. Cet enfouissement a eu une double conséquence :

- la formation de réseaux hydrogéologiques souterrains alimentés par la perte de nombreux ruisseaux et l'infiltration directe des eaux de pluie (Fig. 2). Parmi les réseaux attachés aux Causses du Quercy, le système karstique de l'Ouisse est l'un des plus grands de France avec un bassin d'alimentation de quelques 550 km², dont 70% sur le Causse,

- l'aridification des plateaux : les Causses sont des milieux arides où l'eau semble rare du fait de l'absence d'eau superficielle. Par exemple, sur le Causse de Gramat, l'Alzou est le

seul ruisseau superficiel connu. Il a creusé, dans les environs de Rocamadour, un profond canyon. A l'amont, des restes de voûtes effondrées dénotent qu'au moins sur une partie de son parcours, l'Alzou était primitivement souterrain. A part cet exemple, le Causse est aride et les nombreux gouffres qui le perforent servent de collecteurs à toutes les eaux superficielles.

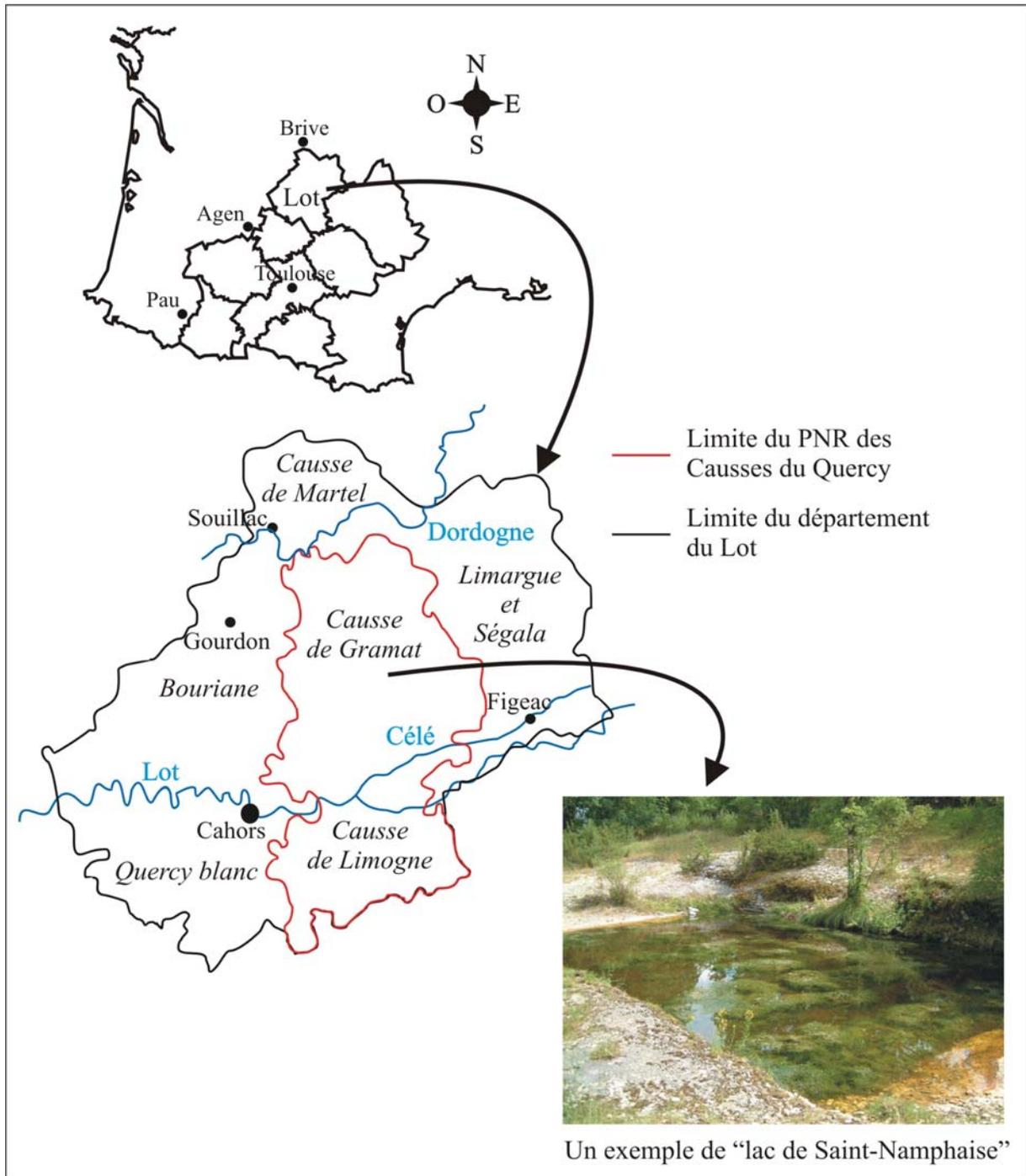


Figure 1 : Localisation du Parc naturel régional des Causse du Quercy et des différents causses du département du Lot.

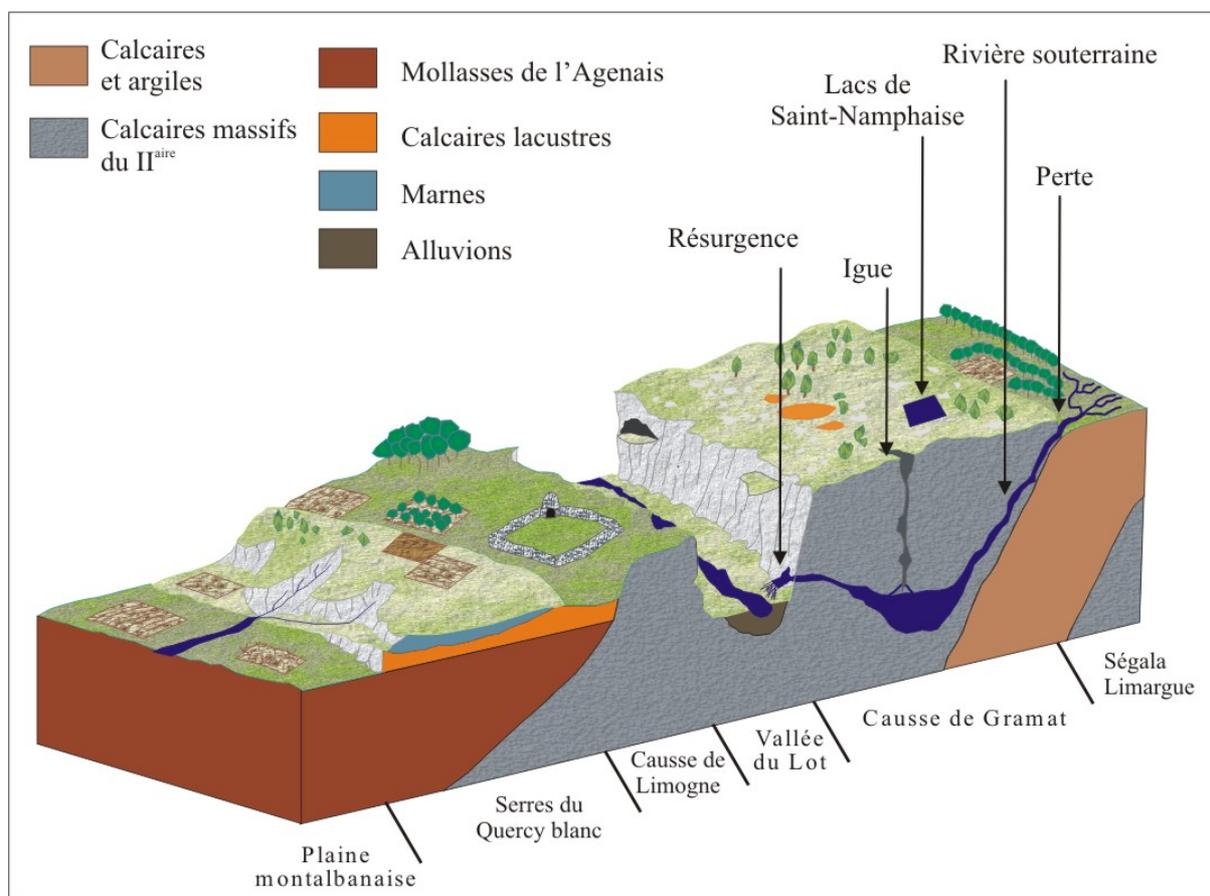


Figure 2 : Bloc diagramme présentant une coupe schématique nord-est sud-ouest des Causses du Quercy (d'après "Découvrir... Les pelouse sèches PNRCQ" (ed.)).

II. Le Parc naturel régional des Causses du Quercy

Créé en 1999, le Parc naturel régional des Causses du Quercy (PNRCQ) s'étend au nord-ouest de la région Midi-Pyrénées, de la rive sud de la Dordogne aux contreforts qui bordent le bassin Garonnais, sur la région naturelle du Quercy (Fig. 1).

Ce Parc naturel est situé en totalité dans le département du Lot, dont il occupe l'essentiel de la moitié orientale. Le territoire s'étend sur 175717 ha, soit 33% de la superficie du département et regroupe 97 communes, soit 28% du nombre de communes. La population du territoire compte 23937 habitants (recensement de 1990) dont 3258 pour la commune de Gramat (Tab. 1). Cinq autres communes ont une population de plus de 500 habitants : Lalbenque (878), Rocamadour (626), Limogne (618), Labastide-Murat (609) et Assier (534).

Cet immense plateau calcaire avec 13,6 habitants/km², alors que le territoire français en comporte 102,2 en moyenne (recensement de 1990), est très faiblement peuplé. D'un point de vue agricole, l'activité principale est l'élevage du mouton sur les plateaux.

Tableau 1 : Données géographiques sur le territoire du PNRCQ.

Population totale	23937
Population urbaine	3140
Population rurale	20797
Superficie	175717 ha
Nombre de communes	97
Nombre de cantons	13
Point culminant	470m

III. Les "lacs de Saint-Namphaise"

Du fait de l'assèchement des plateaux, l'eau a été un souci constant pour les populations des Causses du Quercy. Dans cet environnement difficile, toutes les maigres et rares ressources en eau ont été exploitées. Les sources sont peu fréquentes et rarement pérennes. Par contre, nombre d'habitations possèdent un puits permettant de capter l'eau des nombreuses rivières souterraines sillonnant le sous-sol. Mais ces puits ne sont pas suffisants pour subvenir aux besoins en eau des populations et du bétail. L'homme a donc du s'adapter et construire des réservoirs pouvant récolter les eaux de pluie. La légende attribue à Saint-Namphaise, officier de l'armée de Charlemagne, d'avoir fait creuser des bassins (abusivement qualifiés de "lacs" et nommés "lacs de Saint-Namphaise") dans les affleurements rocheux compacts, aux rares endroits où l'eau de pluie n'est pas "avalée" par le sol poreux. Typiques des Causses du Quercy, ces lacs sont creusés dans une dalle calcaire de bonne consistance (i.e. ni trop dure (bris d'outils) ni trop tendre (porosité)), homogène et sans fissure. La capacité de ces lacs doit être la plus grande possible (20 à 200m²) pour pouvoir recueillir efficacement une bonne quantité des eaux météoriques et de bonne profondeur (30 à 200cm) pour les conserver le plus possible à l'abri du gel. Parfois deux bassins sont creusés, l'un accessible aux animaux et l'autre de puisage garantissant une eau pure pour les hommes sans risque de contamination par les excréments du bétail (Vincent 2001). D'utilité publique, ces lacs sont creusés soit près des fermes soit dans les zones de pâturages du bétail. Ils ont pendant longtemps été la seule ressource en eau puisque le raccordement au réseau d'eau courante n'a eu lieu que dans les années 60 à 70. Il en existe entre 400 et 500 dans le périmètre du PNR des Causses du Quercy. Outre les "lacs de Saint-Namphaise" typiquement rectangulaires (Fig. 1), il existe d'autres types de points d'eau comme par exemple les mares de villages ou les "tsompes". L'ensemble de ces écosystèmes, généralement de superficie et

de profondeur modestes, ont un intérêt patrimonial important et sont les seuls points d'eau permettant d'abreuver le bétail et la faune sauvage (chevreuils, sangliers, oiseaux...) dans les Causses arides. Suite à la désertification rurale et à la déprise agricole, ces mares sont de moins en moins entretenues, voire laissées à l'abandon.

IV. Vers une définition de l'objet mare

4.1. La vision des mares à travers le temps

La difficulté de trouver une définition claire de l'objet mare dénote du faible intérêt porté pendant longtemps à ces milieux. Un article de Jammes (1997) permet d'avoir une idée de la multitude de définitions que l'on peut trouver. Les quelques exemples de définitions qui suivent sont extraits de cet article.

"**mare** Palus domesticus. Est une très grande citerne, souvent aussi profonde que large, que l'on pratique dans une cour ou dans les champs pour l'usage des bestiaux : son eau est toujours trouble et d'un goût terreux ou bourbeux, ainsi que toutes les eaux stagnantes ; le sol est argileux. Les eaux des mares et des marais recouvrent communément des buissons et des mousses, et servent de retraite à une infinité de petits animaux aquatiques." (Valmont-Bomare 1791).

"**mare** (écon. rur.) On appelle ainsi un amas d'eau stagnante provenant, le plus souvent, des eaux de pluie, quelquefois de sources, qui sert à abreuver et à baigner les bestiaux dans les pays privés d'eau courante. Les eaux de mares sont, en général, d'autant plus mauvaises qu'elles peuvent recevoir quelques parties des eaux ménagères d'un village, celles d'un lavoir, etc. Dans tous les cas, les boues qui s'y accumulent, remuées par le piétinement des animaux, les rendent très malsaines, et on devra les supprimer toutes les fois que ce sera possible, car leurs émanations peuvent nuire aux habitants. S'il est impossible de s'en passer, on devra les nettoyer très souvent, s'abstenir d'y jeter aucune matière putrescible et surtout des animaux morts." *Dictionnaire général des Sciences - Paris - 1905.*

"les étangs

Une des caractéristiques essentielles des petites collections d'eau est leur variabilité. Nous pourrions donc distinguer :

- les flaques d'eau ou petites collections d'eau de moins de 20 cm de profondeur dont la température est sous l'action directe du soleil, de la surface au fond et peut donc facilement atteindre 25°C en été ;
- les mares ayant jusqu'à 60 à 80 cm de profondeur et dont toutes les couches sont encore sous l'action du soleil mais qui présentent quotidiennement une stratification thermique alternant avec une période nocturne d'homothermie par suite du faible volume d'eau présent. Ces mares ont une température variant de 5°C à 15°C au fond en climat tempéré, de 30°C à 40°C en climat plus chaud tel celui de la Floride ;

- les petits étangs ou collections d'eau atteignant 1m de profondeur et ne recevant donc plus directement la chaleur solaire au fond. Ils sont polymictiques et ont déjà un "métabolisme" les apparentant à des lacs ; cependant le faible volume d'eau et son étalement relativement considérable en font des masses d'eau plus directement influencées par les variations des facteurs externes : leur inertie est faible (...)" (Dussart 1966).

Ces quelques définitions permettent de constater la variabilité des définitions données à l'objet mare ainsi que l'évolution du regard que les hommes ont porté sur ces milieux. Longtemps considérées comme insalubres, certains auteurs conseillent de les combler si possible et la diminution du nombre de mares est mise en évidence dès le XIX^{ème} siècle. A partir des années 60, une réflexion plus poussée met en évidence certaines particularités de ces milieux et conduit à des définitions basées sur des caractéristiques de fonctionnement (profondeur, ensoleillement, température...).

4.2. La sauvegarde des mares : une prise de conscience tardive

Face au développement croissant de l'industrie, de l'urbanisme et à l'évolution des pratiques agricoles, les zones humides (marais, marécages, étangs, mares...) sont en constante régression. La prise de conscience de l'ampleur de ce problème n'est que récente. L'homme a d'ores et déjà supprimé un bon nombre de ces petits écosystèmes. Durant le 20^{ème} siècle, 65% des zones humides ont disparu en France et ce chiffre varie de 40 à 90% dans différents pays d'Europe du Nord (Hull, 1997).

Au niveau européen, la Grande-Bretagne a mis en place plusieurs programmes de conservation des mares avec notamment Pond Action en 1989 suivi du National Pond Survey (http://www.ent3.orst.edu/PondFX/pondlife_main.htm). Un programme européen Life porte également sur les mares : Pond Life Project (<http://cwis.livjm.ac.uk/pondlife/pondlife.htm>). En Suisse, une étude a été menée entre 1996 et 2000 : "Diversité biologique et typologie écologique des étangs et petits lacs de Suisse" (<http://leba.unige.ch/PLOCH/ploch1.htm>).

En France, face à la forte régression des zones humides et aux conséquences graves qui en résultent le Conseil des Ministres du 22 mars 1995 a lancé un Plan d'action pour les zones humides. Créé deux ans plus tard, le Programme National de Recherche sur les Zones Humides (PNRZH) s'inscrit dans les différentes mesures retenues dans le but d'accroître les connaissances sur ces milieux. L'un des programmes de recherche vise à mieux comprendre le fonctionnement des mares : "Les mares. Des potentialités environnementales à revaloriser". En 2000, la création du pôle-relais "Mares & Mouillères de France" s'inscrit dans la

continuité du programme de recherche du PNRZH. Son but principal est de définir une gestion durable des petites zones humides et de sensibiliser le grand public et les gestionnaires à l'intérêt de ces milieux.

4.3. Une définition commune de l'objet mare

Afin d'homogénéiser les différentes perceptions de l'objet mare, une proposition de définition commune a été adoptée à la suite de l'étude menée lors du PNRZH "Les mares, des potentialités environnementales à revaloriser" : "la mare est une étendue d'eau à renouvellement généralement limité, de taille variable pouvant atteindre un maximum de 5000 m². Sa faible profondeur qui peut atteindre environ deux mètres, permet à toutes les couches d'eau d'être sous l'action du rayonnement solaire, ainsi qu'aux plantes de s'enraciner sur tout le fond. De formation naturelle ou anthropique, elle se trouve dans des dépressions imperméables, en contexte rural, périurbain voire urbain. Alimentée par les eaux pluviales et parfois phréatiques, elle peut être associée à un système de fossés qui y pénètrent et en ressortent ; elle exerce alors un rôle tampon au ruissellement. Elle peut être sensible aux variations météorologiques et climatiques, et ainsi être temporaire. La mare constitue un écosystème au fonctionnement complexe, ouvert sur les écosystèmes voisins, qui présente à la fois une forte variabilité biologique et hydrologique inter-annuelle. Elle possède un fort potentiel biologique et une forte productivité potentielle".

C'est dans ce contexte que le *Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes*, avec le soutien du *Parc naturel régional des Causses du Quercy*, a mis en place un programme de recherche qui s'inscrit dans le droit fil des programmes présentés ci-dessus et intitulé "Recherche appliquée sur le fonctionnement écologique des mares du Parc naturel régional des Causses du Quercy. Connaître pour mieux gérer". Le présent travail s'insère dans ce programme et a pour thème "Etude des mares à intérêt patrimonial du PNRCQ : fonctionnement, biodiversité et connectivité inter-mares. Propositions pour l'entretien et la sauvegarde".

Ce travail s'articule autour de trois grands thèmes. Le premier chapitre traite du fonctionnement de trois mares choisies à trois stades d'évolution vers le comblement à travers l'étude des paramètres abiotiques (température, physico-chimie, niveau d'eau, topographie...) et biotiques (inventaire de la faune et de la flore). Dans un second chapitre, nous avons élargi la zone d'étude afin d'analyser les facteurs prépondérants de la distribution des espèces au

sein du réseau de mares. Nous avons également mis en évidence des espèces rares au niveau local et des milieux à préserver en priorité. Enfin, le dernier chapitre est consacré à l'étude de la connectivité entre les mares à travers un modèle biologique ayant, à priori, de bonnes capacités de déplacements : les Odonates.

CHAPITRE I

VARIATIONS SAISONNIERES DES CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DES MARES : IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE.

Ce chapitre est tiré de l'article : Angélibert S., Marty P., Céréghino R. & Giani N. 2004. Seasonal variations in the physical and chemical characteristics of ponds: implications for biodiversity conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **14**: 439-456.

CHAPITRE I

VARIATIONS SAISONNIERES DES CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DES MARES : IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE.

I. Introduction

Les mares ont tendance à se combler naturellement au fil des années. Ce comblement est dû à plusieurs facteurs naturels dont les principaux sont : les apports de matières végétales exogènes (feuilles, branches ou troncs d'arbres), les apports de boues par ruissellement des eaux du bassin versant et les apports de matières organiques endogènes (dégradation de la végétation aquatique). Ces facteurs de comblement peuvent parfois être accentués par les activités humaines.

Sur les Causses du Quercy, le dernier facteur cité semble être prépondérant. En effet, ce plateau calcaire est caractérisé par une roche mère quasi affleurante et recouverte d'une fine couche de terre. Les eaux de pluie s'infiltrant rapidement par les nombreuses fissures, les mares ne récoltent qu'une faible partie des eaux de ruissellement de l'ensemble du bassin versant qui sont donc peu chargées en boues. De plus, nous avons pu constater que, dans la majorité des mares que nous avons visitées, le comblement était essentiellement le fait d'une prolifération des végétaux aquatiques. En effet, l'usage ancien de ces points d'eau (abreuvement du bétail, consommation humaine) fait qu'ils sont rarement localisés en zone entièrement forestière et les apports exogènes sont donc limités. Ils sont plutôt situés à proximité des anciens chemins communaux, des zones de pâturage du bétail, voire dans les villages.

Les trois mares étudiées dans ce chapitre (Sauvage, Naves et Escazals) étant à différents stades d'évolution vers le comblement, elles offrent les conditions requises pour une étude de la succession naturelle des habitats et de la faune dans ces zones humides. Nous allons plus spécifiquement étudier les différences en terme de substrat et de végétation et mettre en évidence les changements saisonniers d'un certain nombre de paramètres abiotiques (température de l'eau, évaporation, concentrations en éléments nutritifs, concentrations en oxygène dissous...). Ces résultats seront discutés en faisant référence à la biodiversité de la faune colonisant ces points d'eau. Ceci nous conduira à donner des informations quant à la gestion des mares en phase avancée de comblement.

II. Choix des trois sites d'étude

Cette étude a été menée sur trois mares permanentes (Sauvage, Naves et Escazals) situées sur le Causse de Gramat (Fig. 3).

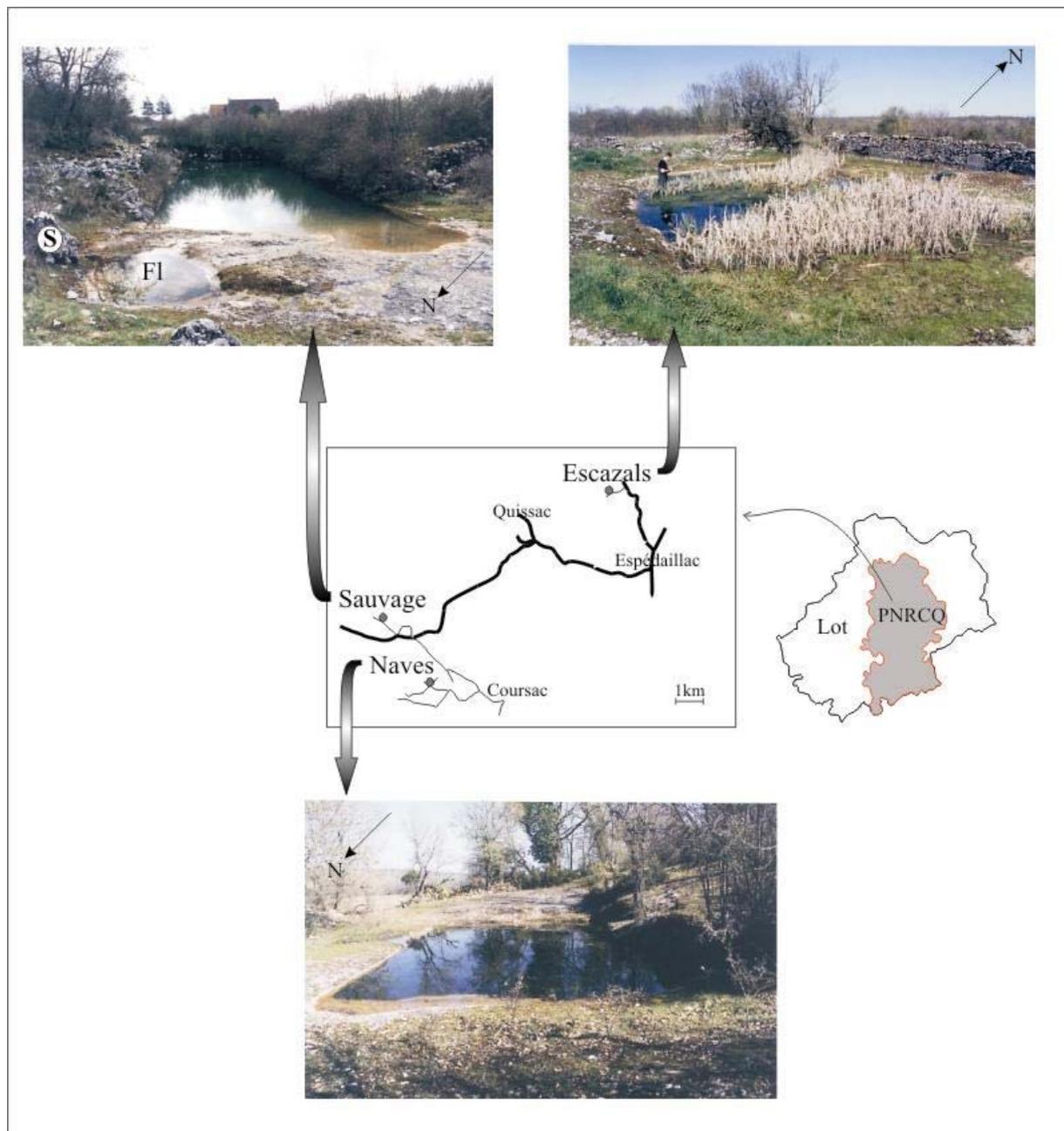


Figure 3 : Localisation des trois mares étudiées. S : source, Fl : Flaque.

Ces Saint-Namphaise ont été choisis suite à une étude préliminaire conduite en 1998 (Angélibert 1998). Lors de cette étude nous avons visité une trentaine de points d'eau et nous en avons choisi trois qui représentaient, à priori, trois stades d'évolution vers le comblement :

de Sauvage (peu de végétation aquatique et faible envasement) à Escazals (très végétalisée et envasée) en passant par Naves. Ces trois lacs de Saint-Namphaise sont très proches les uns des autres puisqu'ils sont au maximum distants de 7,5km. On peut également noter que seule la mare de Sauvage est alimentée durant une partie de l'année par une source non permanente qui est en charge entre octobre et février. Cette mare est également caractérisée par la présence d'une flaqué à proximité qui peut entrer en connexion avec la mare principale durant les périodes fortement pluvieuses. Ces trois mares ont été suivies durant la totalité de l'année 2000.

III. Matériel et méthodes

3.1. Cartographie

Afin de caractériser au mieux ces mares nous les avons cartographiées pour calculer précisément leurs surfaces totales, les surfaces végétales et leurs volumes (en associant les relevés de hauteur d'eau). Ce relevé en plan de la surface de la mare consiste à noter les altitudes relatives (i.e. par rapport à la surface de l'eau) de points situés à l'intérieur et à l'extérieur de la mare en prenant comme repère des cordeaux disposés tous les mètres. Les espèces végétales sont identifiées dans chaque quadrat. La carte de la végétation a été dressée au printemps lorsque la couverture végétale est la plus développée (Achard 2000).

3.2. Suivi des températures

Deux enregistreurs de températures en continu, de type Tinytalk Dataloggers®, ont été placés dans chaque mare afin de suivre l'évolution des températures de surface et de fond au cours de l'année. Ces enregistreurs ont été paramétrés afin d'effectuer une mesure par heure pendant la durée du suivi.

3.3. Suivi des niveaux d'eau et bilans hydriques

Pour dresser des bilans hydriques sur chaque mare, le niveau d'eau a été suivi en continu grâce à des limnigraphes enregistreurs. Parallèlement les données pluviométriques nous ont été fournies par le centre départemental de Météo France de Grimardet. Ces données proviennent de la station de Fontanes du Causse située seulement à 7km à l'est de nos sites. En parallèle, des pluviomètres, installés sur chaque mare, sont relevés chaque semaine. Ceci nous a permis d'adapter, si nécessaire, les données fournies par Météo France aux conditions locales particulières propres à chaque mare.

L'analyse de la période de montée des eaux a permis d'estimer le ruissellement sur chaque mare et l'importance des apports d'eau provenant de la source à la mare de Sauvage. L'évaporation a été estimée sur chaque mare durant les différentes périodes non pluvieuses de la saison sèche (entre juin et août). Une régression linéaire simple modélise le mieux la relation entre le niveau d'eau (W , mm ou cm) et le temps (t , nombre de jours) : $W=at+b$ où a =taux moyen d'évaporation sur la période étudiée, mm.jour^{-1} .

3.4. Paramètres chimiques

Afin de suivre l'évolution des paramètres chimiques de l'eau, des prélèvements ont été effectués chaque semaine sur chaque mare. Le pH et la conductivité ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-2}$) étaient mesurés *in situ* à l'aide de sondes de type WTW Bioblock Scientific®. Au laboratoire, nous avons dosé les éléments suivants : nitrates (N-NO₃), phosphore total (P_{total}), ions majeurs (Ca²⁺, K⁺, Na⁺, F⁻, Cl⁻ et SO₄²⁻) ainsi que les matières en suspension (MES). La station de Météo France nous a fourni les concentrations hebdomadaires en ions de l'eau de pluie durant l'année 2000.

3.5. Cycle journalier des teneurs en oxygène dissous

Des mesures des teneurs en oxygène dissous ont été effectuées toutes les 2 heures sur un cycle de 24h (entre 6h et 6h le lendemain) en été (août) à l'aide de sondes de type WTW Bioblock Scientific®. Nous avons également fait des mesures journalières lors des différentes sorties de terrain. Cependant, ces mesures ponctuelles ne permettent pas de comparer les mares entre elles car elles sont prises à des heures de la journée différentes. Ces données ne seront donc pas présentées.

3.6. Etude de la faune

L'inventaire de la faune présente dans les trois milieux résulte de la synthèse de nombreux travaux effectués sur ces trois mares : Angélibert *et al.* (1999) pour les macro-invertébrés, Azémar (2000, 2001) pour le zooplancton, Milhau (2001) pour un complément sur les Chironomidae et Cayrou (2004). Des prélèvements qualitatifs effectués au filet troubleau (vide de maille : 250 μm) tout au long de ce travail de thèse ont permis de compléter ces inventaires. Les principales techniques d'échantillonnage sont récapitulées dans le tableau 2.

Tableau 2 : Récapitulatif des méthodes d'échantillonnage.

Taxon	Nb. de prélèvements par mares	Fréquence d'échantillonnage	Méthode
Zooplancton	3	Mensuelle ou bi-mensuelle	Filtration de 10 litres d'eau sur filet de 10 μ m de vide de maille
Macro invertébrés	6	Mensuelle ou bi-mensuelle	<i>Chara</i> : boîte plastique de 1380 cm ³ (Oertli 1993, Van den Berg <i>et al.</i> 1997) Fine couche de vase et bryophytes : aspirateur à sédiment (Pearson <i>et al.</i> 1973, Boulton 1985) Dépôt vaseux : carottier à sédiment de 6cm de diamètre Tiges de <i>Typha</i> : carottier spécifique (Oertli 1993)

IV. Résultats

4.1. Morphométrie et couverture végétale

Les principales caractéristiques des trois mares sont présentées dans le tableau 2, la morphométrie et la cartographie végétale dans les figures 4, 5 et 6.

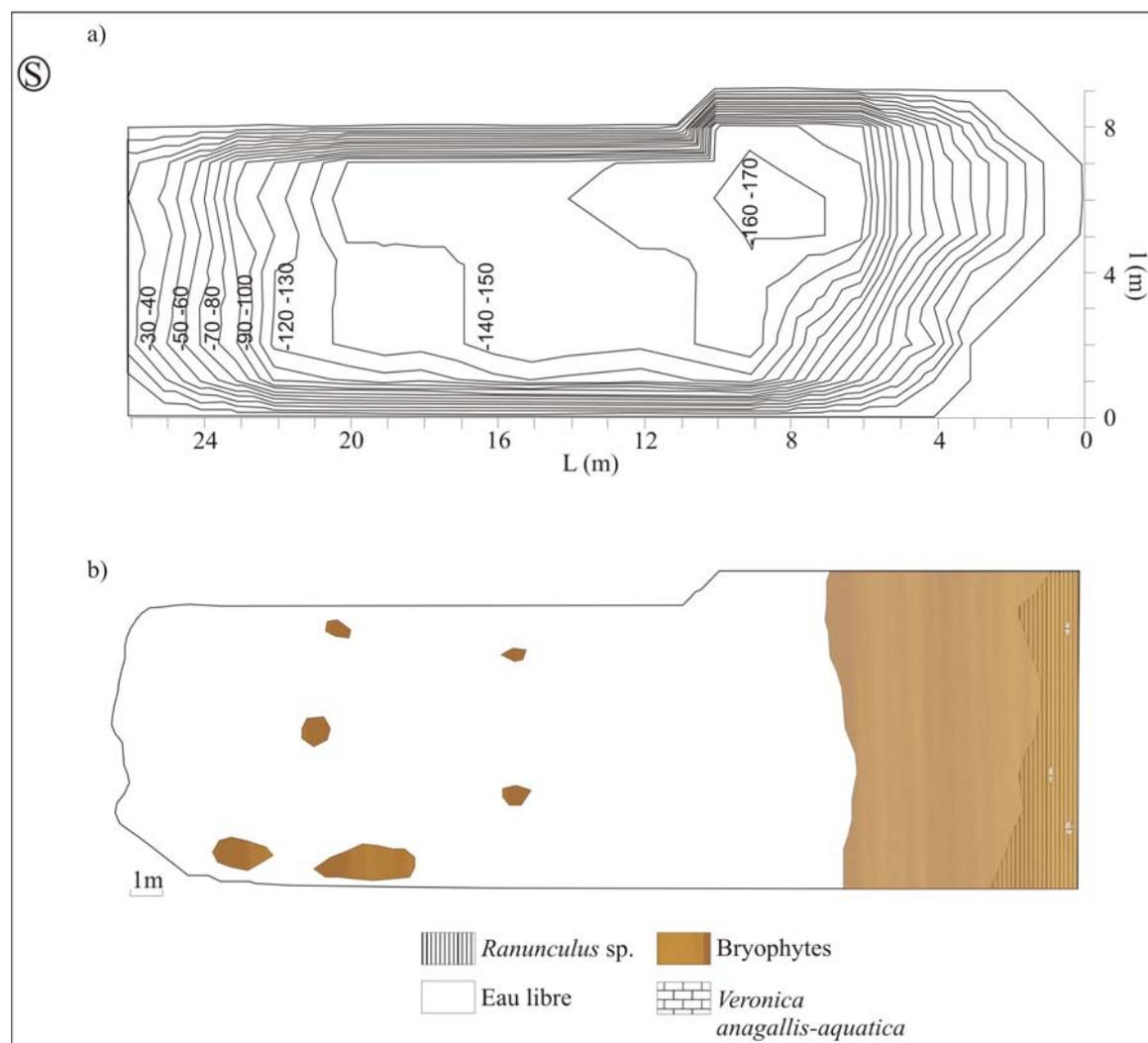


Figure 4 : Morphométrie (a) et cartographie de la végétation (b) de la mare de Sauvage. S : source. L : longueur, l : largeur. -30 -40 : ensemble des relevés de points compris entre 30 et 40 cm de profondeur.

Ces observations permettent de spécifier les caractéristiques de la végétation des trois mares à trois stades d'évolution vers le comblement. La mare de Sauvage est un bassin rocheux présentant une végétation peu dense et éparse (mare faiblement comblée). La mare de Naves est intermédiaire avec une forte densité de végétation submergée (mare moyennement

comblée). Enfin, la mare d'Escazals est quasiment comblée et est caractérisée par une forte densité de végétation à feuilles aériennes (mare fortement comblée).

Tableau 3 : Principales caractéristiques environnementales des trois mares étudiées. Alt. : Altitude, Alim. : Alimentation en eau, Prof. Max. : Profondeur maximale, % vase : pourcentage de vase moyen par rapport à la profondeur maximale, ST : source temporaire, R : ruissellement, P : eau de pluie.

Mare	Alt. (m)	Alim.	Surface (m ²)	Prof. Max. (cm)	% vase	Environnement dans un rayon de 800m			Poissons
						% forêt	% champ	% broussaille	
Sauvage	357	ST+R+P	207,4	151,2	13,2	33,8	35,3	30,9	Oui
Naves	350	R+P	79,8	54,7	27,3	44	31,5	24,5	Non
Escazals	350	R+P	65,3	67,6	22,1	44,5	49,4	6,1	Non

La mare de Sauvage est principalement colonisée par des bryophytes aquatiques qui couvrent 30% de la mare (Fig. 4). Ces bryophytes sont situées sur les pentes douces de la mare.

Les mares de Naves et Escazals possèdent les surfaces végétales les plus étendues avec 8 espèces dominantes (Tab. 3).

Tableau 4 : Liste des plantes recensées dans les trois mares.

Taxon	Mare		
	Sauvage	Naves	Escazals
<i>Chara delicatula</i> Ag.		+	
<i>Chara vulgaris</i> L. var. <i>longibracteata</i>		+	
<i>Chara</i> sp.			+
Bryophytes	+	+	
<i>Sphagnum</i> sp.			+
<i>Groenlandia densa</i> (L.)		+	
<i>Lemna minor</i> L.		+	+
<i>Wolffia arrhiza</i> (L.) Wimmer			+
<i>Typha latifolia</i> L.			+
<i>Ranunculus</i> sp.	+	+	+
<i>Carex cf. divulsa</i> (Stokes)		+	+
<i>Carex</i> sp.			+
<i>Eleocharis palustris</i> (L.)		+	
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	+		

Dans la mare de Naves (Fig. 6), la communauté végétale est dominée par deux espèces de Characea, *Chara delicatula* Ag. et *Chara vulgaris* L. var. *longibracteata*, et une espèce de Potamogetonacea *Groenlandia densa* (L.) qui couvrent respectivement 64% et 11% de la mare. Les renoncules aquatiques (*Ranunculus* sp.) sont les premières à apparaître au cours du mois de mars après un long repos hivernal. Elles sont suivies à la mi-avril par *Groenlandia*

densa puis par les *Chara* spp. début mai. Les Characea prennent peu à peu le pas sur les Potamogetonacea jusqu'à la saison chaude où les herbiers commencent à jaunir en raison de la baisse du niveau d'eau. Il faudra attendre le printemps suivant pour voir de nouveau la végétation en plein essor. La végétation de Naves est donc très dense et essentiellement constituée de plantes submergées. A Escazals le substrat végétal principal est constitué par des *Typha latifolia* L. qui couvrent 57% de la mare (Fig. 5). Ces Spermaphytes à rhizomes rampants sont caractéristiques des bords de mares. Leur multiplication se fait par division des rhizomes en été et leurs racines traçantes leur confèrent un pouvoir de colonisation des milieux très rapide. Cette mare est également caractérisée par la présence d'une espèce de Lemnacée *Wolffia arrhiza* (L.) Winner. Cette phanérogame, la plus petite du monde, n'est pas représentée sur la figure 5 car elle se développe en été dans la partie d'eau libre. La végétation d'Escazals est donc très dense mais constituée essentiellement de plantes à feuilles aériennes.

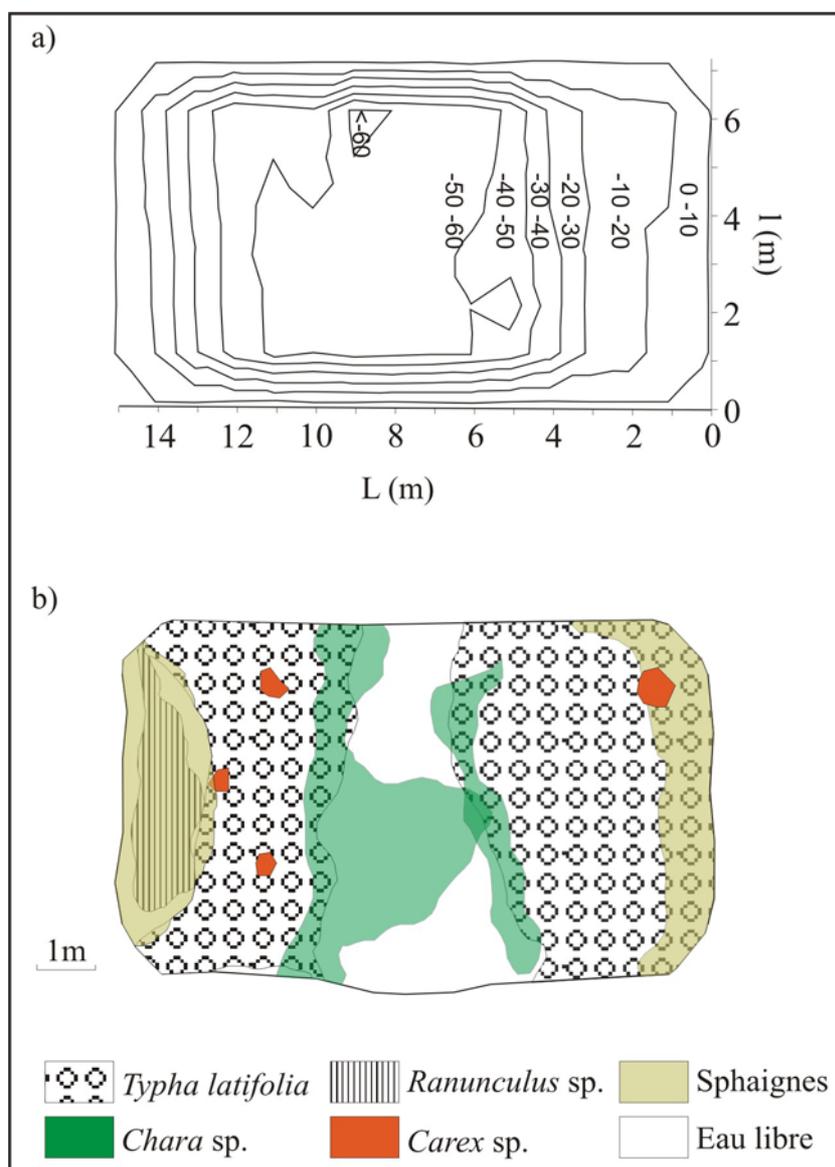


Figure 5 : Morphométrie (a) et cartographie de la végétation (b) de la mare d'Escazals. L : longueur, l : largeur. -30 -40 : ensemble des relevés de points compris entre 30 et 40 cm de profondeur.

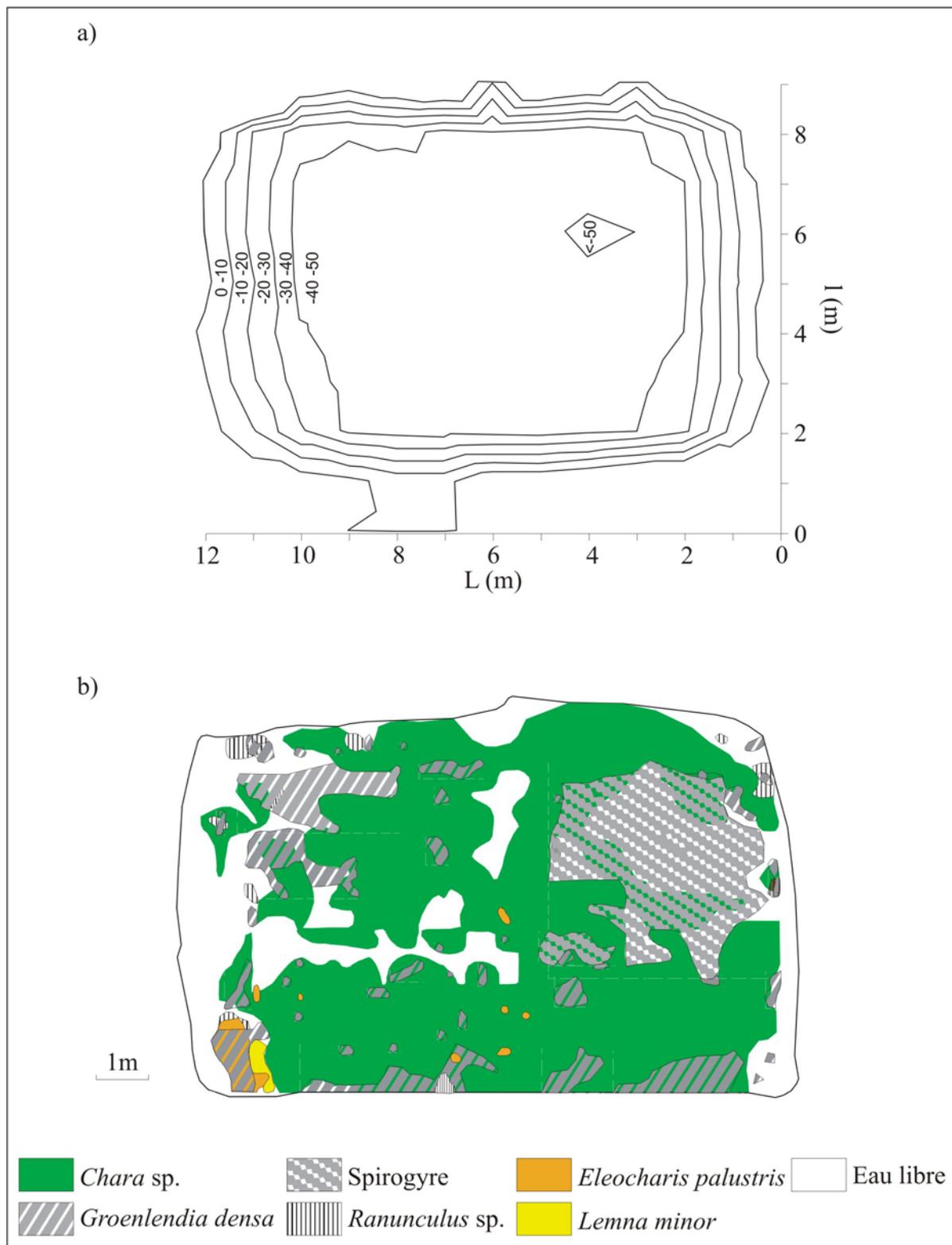


Figure 6 : Morphométrie (a) et cartographie de la végétation (b) de la mare de Naves. L : longueur, l : largeur. -30 -40 : ensemble des relevés de points compris entre 30 et 40 cm de profondeur.

4.2. Suivi des paramètres abiotiques

4.2.1. *Température de l'eau*

L'évolution mensuelle des températures est présentée dans la figure 7. Pour les trois mares, la température moyenne mensuelle est minimale en janvier avec 3,8°C en surface et 4,4°C au fond à Escazals ; 5,8°C en surface et 6,4°C au fond à Naves et 4,8°C en surface et au fond à Sauvage. Les moyennes mensuelles maximales de surface sont atteintes en juin à Escazals et Naves avec respectivement 19,9°C et 21,8°C. Les moyennes mensuelles maximales de fond ne sont pas synchrones et sont atteintes en juillet à Escazals (20,2°C) et en août à Naves (19,8°C). Pour la mare de Sauvage, les moyennes mensuelles de surface et de fond sont maximales en août avec 22,8°C en surface et 22°C au fond.

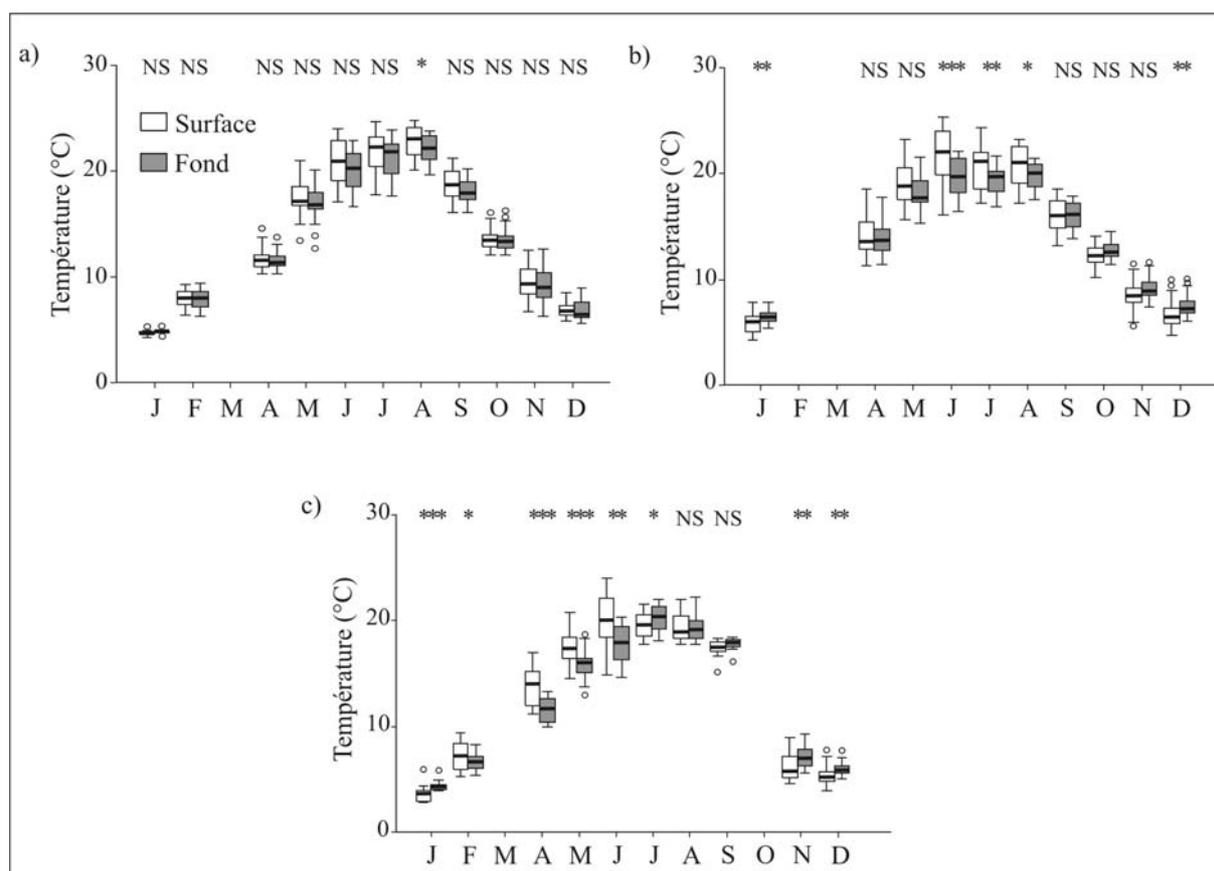


Figure 7 : Evolution mensuelle des températures de l'eau en surface et au fond. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals. Test non paramétrique de Mann-Whitney : NS= $p > 0.05$, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$.

A Sauvage, il n'existe pas de différence significative entre les températures de surface et de fond excepté au mois d'août lorsque les températures sont maximales. A Naves, la

stratification thermique est effective durant les mois les plus chauds (juin à août) et les plus froids (décembre et janvier). A Escazals, les températures de fond et de surface sont significativement différentes durant une grande partie de l'année (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$), excepté au mois d'août et septembre. On peut en conclure que le gradient de température entre la surface et le fond est significatif à Escazals et à Naves (à un moindre degré) qui sont les deux mares où la couverture végétale est la plus importante. La mare de Sauvage, qui est pourtant la plus profonde, ne présente pas de stratification thermique.

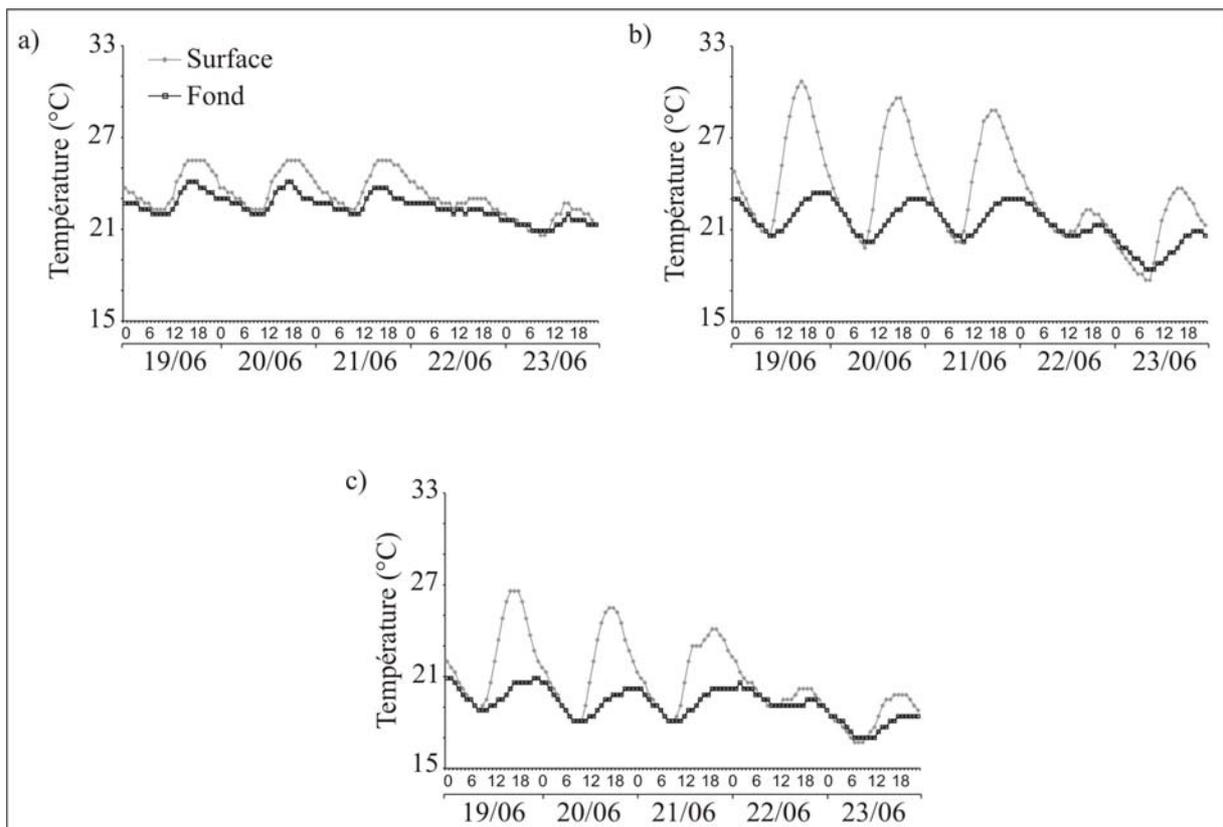


Figure 8 : Exemple de fluctuations journalières des températures en surface et au fond durant 5 jours. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals.

Ce gradient de température se retrouve dans les variations journalières de températures (Fig. 8). Naves et Escazals présentent en moyenne entre 1,5 à 2°C de différence de température entre la surface et le fond sur les 5 jours présentés. Cette différence est de seulement 0,8°C en moyenne à Sauvage. Les fluctuations de température présentent un profil similaire sur les 3 mares. Ceci indique que ces écosystèmes ont une faible inertie thermique et répondent très vite aux changements météorologiques. Les maxima en surface sont atteints entre 16h et 18h dans les trois mares. Au fond, les maxima sont atteints durant les mêmes

créneaux horaires à Sauvage. A Naves et Escazals, les maxima de fond apparaissent plus tard dans la journée, entre 20h et 22h.

4.2.2. Bilans hydriques

L'analyse de la période de montée des eaux va permettre d'évaluer la part du ruissellement dans l'alimentation des trois mares ainsi que la contribution de la source dans les apports à la mare de Sauvage.

Pour les trois mares, l'année peut être divisée en trois périodes (Fig. 9). Durant la première (entre novembre et avril), les mares sont à leur capacité hydrique maximale. Puis le niveau des mares baisse progressivement entre les mois de mai et d'août. La dernière période est celle du remplissage qui a lieu entre les mois de septembre et d'octobre.

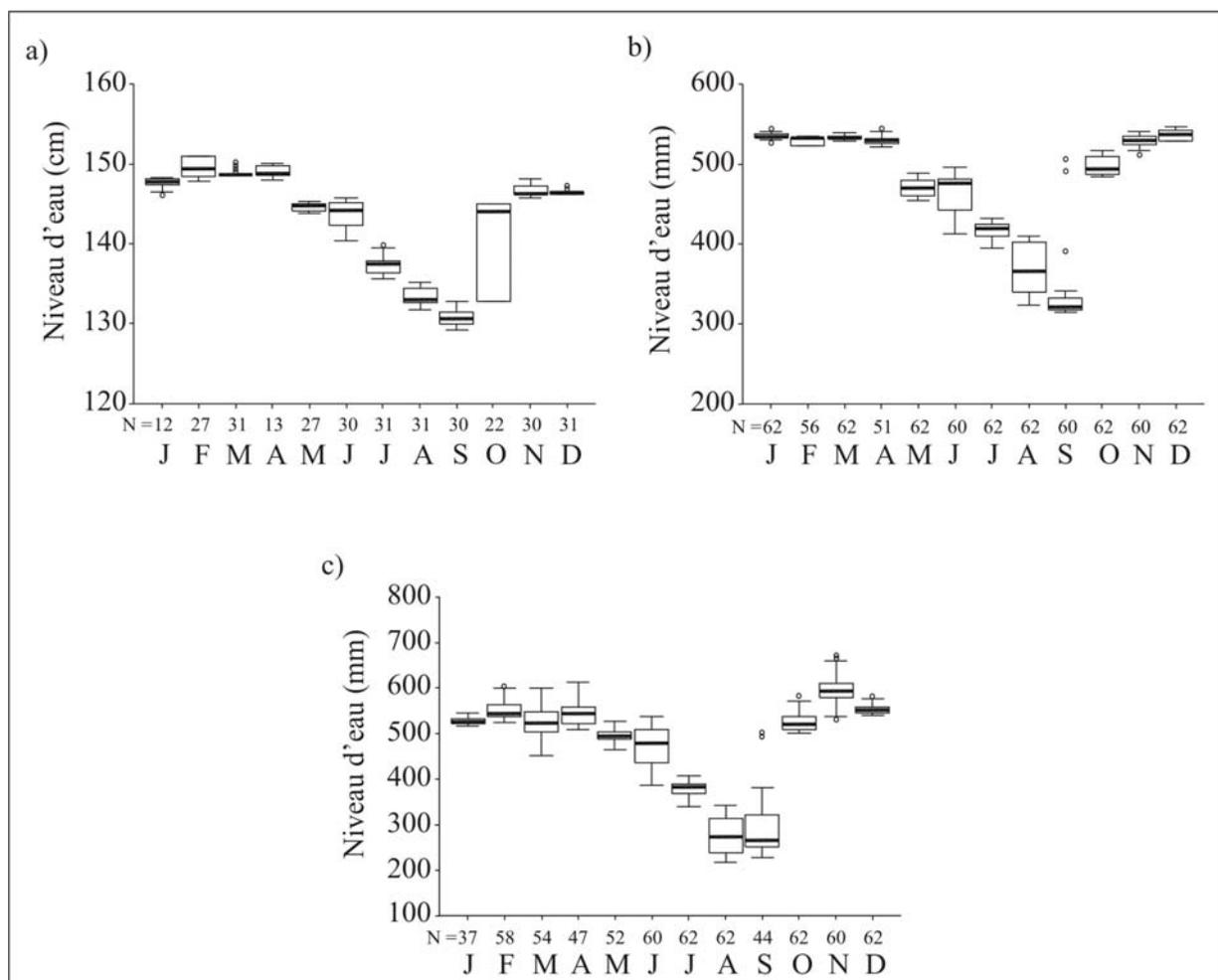


Figure 9 : Evolution des niveaux d'eau dans les trois mares au cours de l'année. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals.

En observant le détail des périodes de baisse et de montée des eaux (Fig. 10), on constate que la période de baisse du niveau d'eau s'étale du 10 juin au 30 août sur les 3 mares. La montée des eaux a lieu sur une période beaucoup plus courte à Naves et Escazals (entre le 26 et le 29 septembre) par rapport à Sauvage.

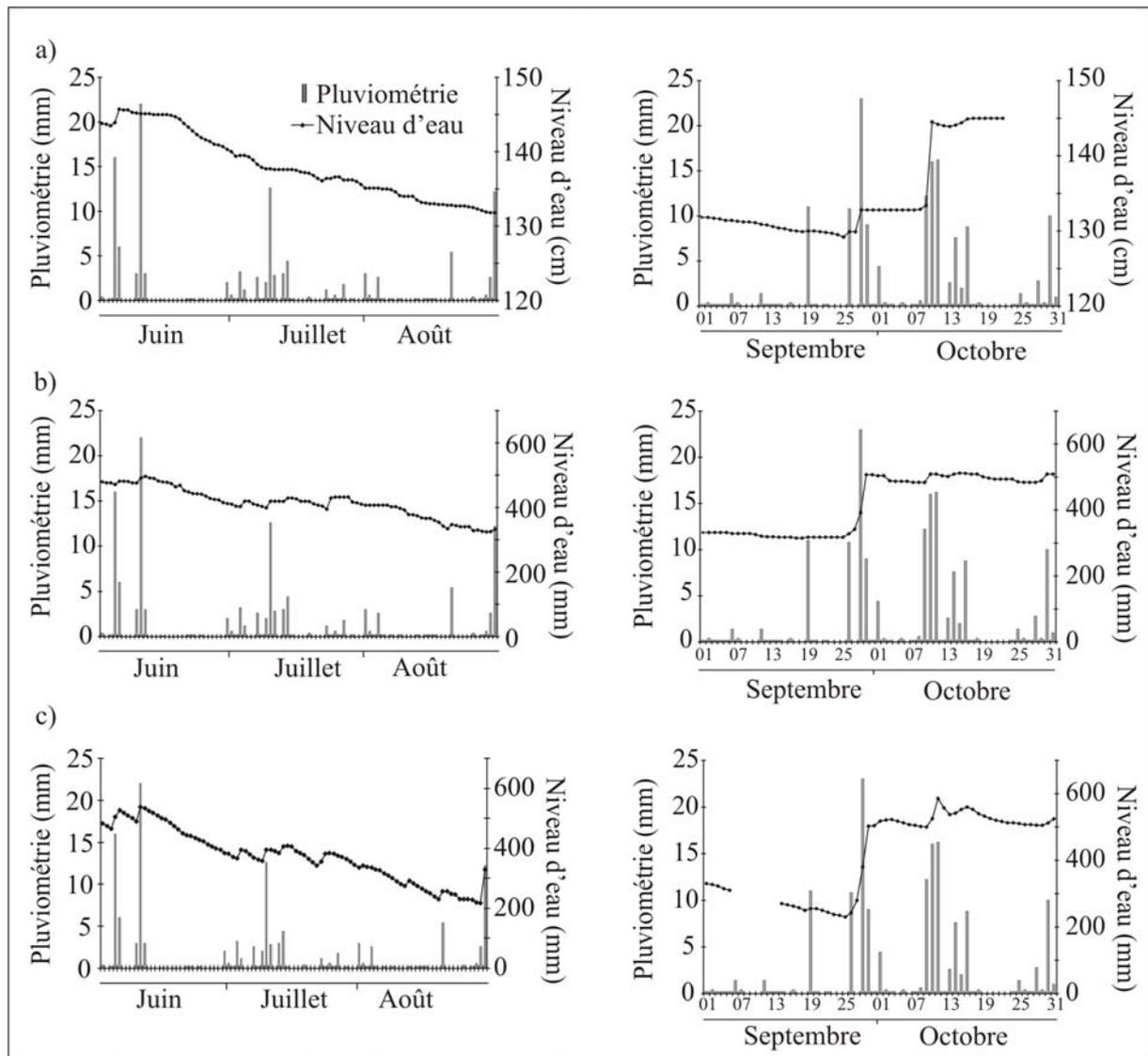


Figure 10 : Détail de la période de baisse (juin à août) et de montée des eaux (septembre octobre). a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals.

A Sauvage, la montée des eaux s'étale sur 2 périodes. Une première hausse de faible amplitude a lieu entre le 26 et le 29 septembre (pluviométrie : 42,8mm) mais l'augmentation principale s'effectue entre le 9 et le 11 octobre (pluviométrie : 44,4mm). Durant ces deux périodes, bien que la pluviométrie soit équivalente, les augmentations de niveau d'eau ne sont pas de même amplitude. Ceci indique que les apports directs de pluie ne suffisent pas à assurer un remplissage rapide et complet de la mare de Sauvage. Les apports de pluie doivent

être complétés par l'apport d'eau au niveau de la source. On peut d'ailleurs noter que, durant la première période de remplissage, la source n'était pas encore en charge alors qu'elle l'était durant la seconde période. De plus, la différence entre le niveau maximum et le niveau minimum de l'eau atteint 45,9cm à Escazals (i.e. 68% du niveau d'eau maximal), 23,2cm à Naves (i.e. 42% du niveau d'eau maximal) et 22cm à Sauvage (i.e. 22% du niveau d'eau maximal).

L'estimation des volumes manquants donne une idée des apports par ruissellement sur chaque mare (Tab. 4).

Tableau 5 : Estimation du ruissellement sur les trois mares (Esc : Escazals, Nav : Naves, Sau : Sauvage).

Sau : calcul entre le 27 et le 28 septembre (pas d'apport de la source). Sau' : calcul entre le 9 et le 11 octobre (apport de la source). Nav et Esc : calcul entre le 26 et le 29 septembre.

Mare	Hteur de départ (mm)	Volume (m ³) [A]	Hteur de fin (mm)	Volume (m ³) [B]	Apports pluie (m ³) [C]	Vol. attendu (D=A+C)	Vol. manquant (B-D)
Sau	1299	269,4	1335	275,4	4,6	274	1,4
Sau'	1334	276,7	1442	299,1	9,2	285,9	13,2
Nav	328	26,2	507	40,5	4,5	30,7	9,8
Esc	242,5	15,8	502,5	32,8	4,2	20	12,8

Bien que situé sur sol calcaire, le ruissellement à Naves et Escazals n'est pas négligeable et est indispensable au remplissage de ces mares. A Sauvage, le ruissellement paraît bien moindre que dans les autres mares.

Afin d'estimer les apports de la source à Sauvage, le volume manquant est estimé entre le 9 octobre et le 11 octobre (deuxième période de remplissage où la source était en charge) (Tab. 4). Durant cette période, les pluies seules ne suffisent pas à remplir la mare puisque le volume manquant est de 13,2m³. Nous avons vu précédemment que le ruissellement sur cette mare était d'environ 1,4m³. Les apports de la source correspondent donc à environ 11,8m³. La source a donc un rôle primordial pour le remplissage de Sauvage. On peut également noter que cette mare est bien plus grande que la plupart des Saint-Namphaise du Causse. Les constructeurs de ce point d'eau avaient donc pris en compte les apports de la source lors du creusement afin que la taille de la mare soit en rapport avec les apports d'eau qu'elle pouvait recevoir.

L'analyse de la période de diminution du niveau d'eau permet d'estimer l'évaporation sur chaque mare. Les résultats sont présentés dans la figure 11. Les pertes journalières estimées (i.e. évaporation + évapotranspiration) sont en moyenne de -7,29mm/j à Escazals ; -4,1mm/j à Naves et -2.4mm/j à Sauvage. Cela correspond à -0.48m³/j à Escazals ; -0.33m³/j à

Naves et $-0.5\text{m}^3/\text{j}$ à Sauvage. En terme de volume, les valeurs estimées sont du même ordre de grandeur pour les trois mares bien que ces points d'eau ne soient pas de surface équivalente. Les pertes d'eau journalières sont 1,8 fois plus importantes à Escazals qu'à Naves et 3 fois plus importantes à Escazals qu'à Sauvage.

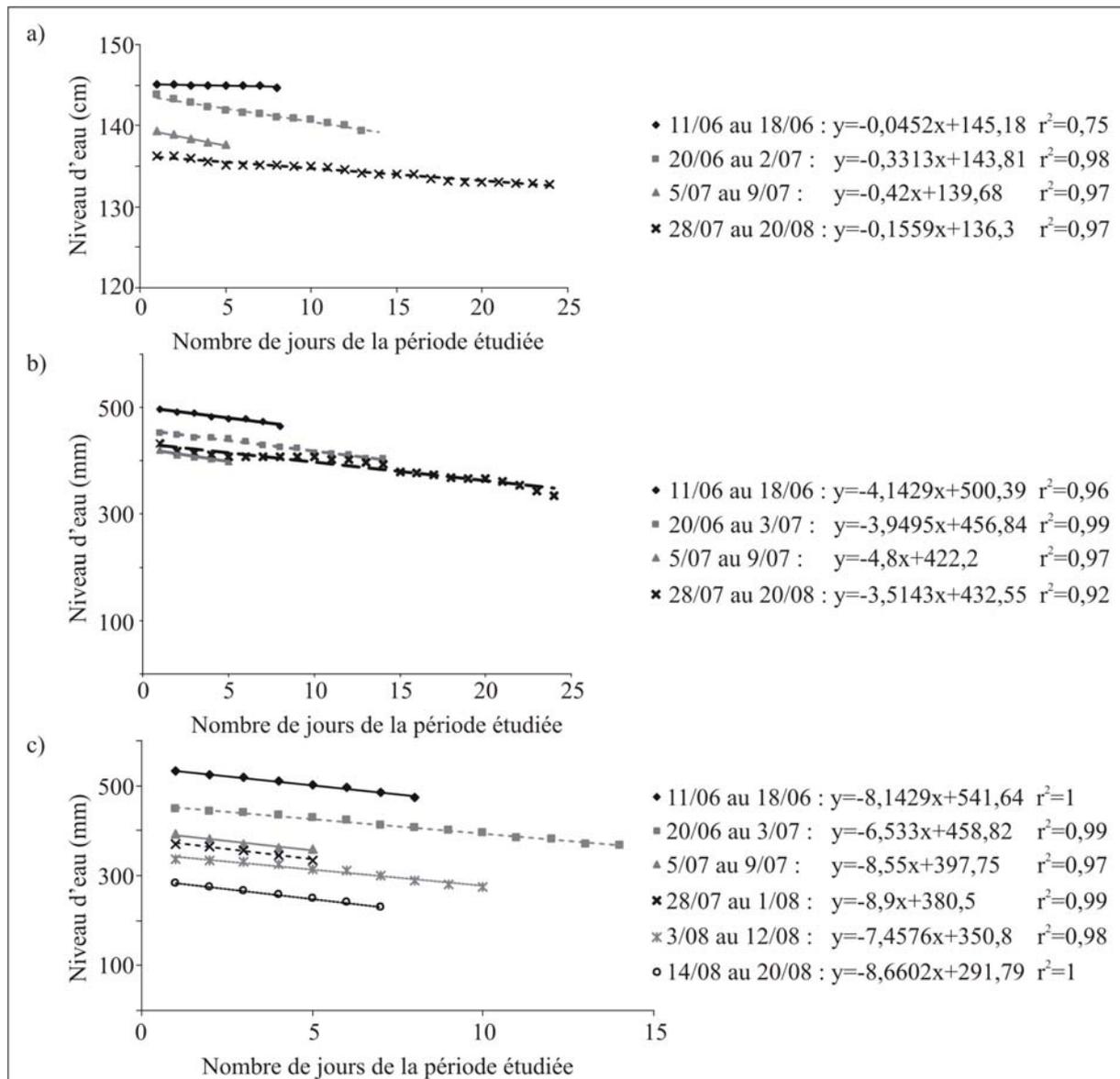


Figure 11 : Estimation de l'évaporation sur chaque mare entre juin et août durant les périodes sans pluie. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals.

4.2.3. Chimie de l'eau

Nitrates, phosphore total et matières en suspension

Les concentrations en nitrates sont faibles et stables durant l'année dans les trois mares (de 3 à 100 $\mu\text{g/l}$) excepté en septembre et octobre (Fig. 12). La concentration moyenne annuelle (\pm erreur standard) en nitrates est de 35,1 \pm 3,9 $\mu\text{g/l}$ à Sauvage ; 37,6 \pm 4,8 $\mu\text{g/l}$ à Naves et 52,5 \pm 13,8 $\mu\text{g/l}$ à Escazals. A Sauvage et Escazals, les concentrations maximales apparaissent en septembre-octobre. Dans une moindre mesure, ceci est également le cas à Naves. A Sauvage, les plus fortes concentrations sont atteintes entre le 1^{er} et le 14 octobre. Ces dates correspondent à la période de remplissage de la mare (Fig. 10). Nous avons précédemment démontré que le ruissellement était faible à Sauvage. On peut donc estimer que les eaux provenant de la source doivent être enrichies en nitrates à cette période. Ce phénomène d'enrichissement des mares en nitrates durant la période de remplissage est amplifié à Escazals du fait de l'environnement plus agricole de cette mare. Les plus fortes concentrations sont atteintes dans cette mare entre le 27 septembre et le 23 octobre. Le ruissellement est important sur cette mare et l'enrichissement en nitrate peut être directement lié au lessivage des sols durant les épisodes pluvieux. Cependant, il n'y a pas de différence significative entre les concentrations en nitrates dans les trois mares (Test U de Mann-Whitney ; mare 1-2 : U=665, p=0,8 ; mare 1-3 : U=633, p=0,6 ; mare 2-3 : U=640, p=0,6).

Les concentrations moyennes annuelles en phosphore total augmentent de Sauvage (15,3 \pm 1,9 $\mu\text{g/l}$) à Escazals (59,6 \pm 5,2 $\mu\text{g/l}$) en passant par Naves (29,3 \pm 2,2 $\mu\text{g/l}$). A Sauvage, la concentration en P_{total} tend à augmenter en été. A Naves, les concentrations en P_{total} sont relativement stables au cours de l'année. A Escazals, on observe des pics de concentrations spécialement le 24 avril avec 174,8 $\mu\text{g/l}$. Ces pics apparaissent durant les périodes où les concentrations en matières en suspension augmentent. Nous avons pu observer que ces remises en suspension du sédiment sont souvent liées à des activités anthropiques (abreuvement de chevaux ou introduction de matériel agricole dans la mare). Les concentrations en phosphore total sont significativement différentes dans les trois mares (Test U de Mann-Whitney ; mare 1-2 : U=337,5, p<0,001 ; mare 1-3 : U=41, p<0,001 ; mare 2-3 : U=187, p<0,001).

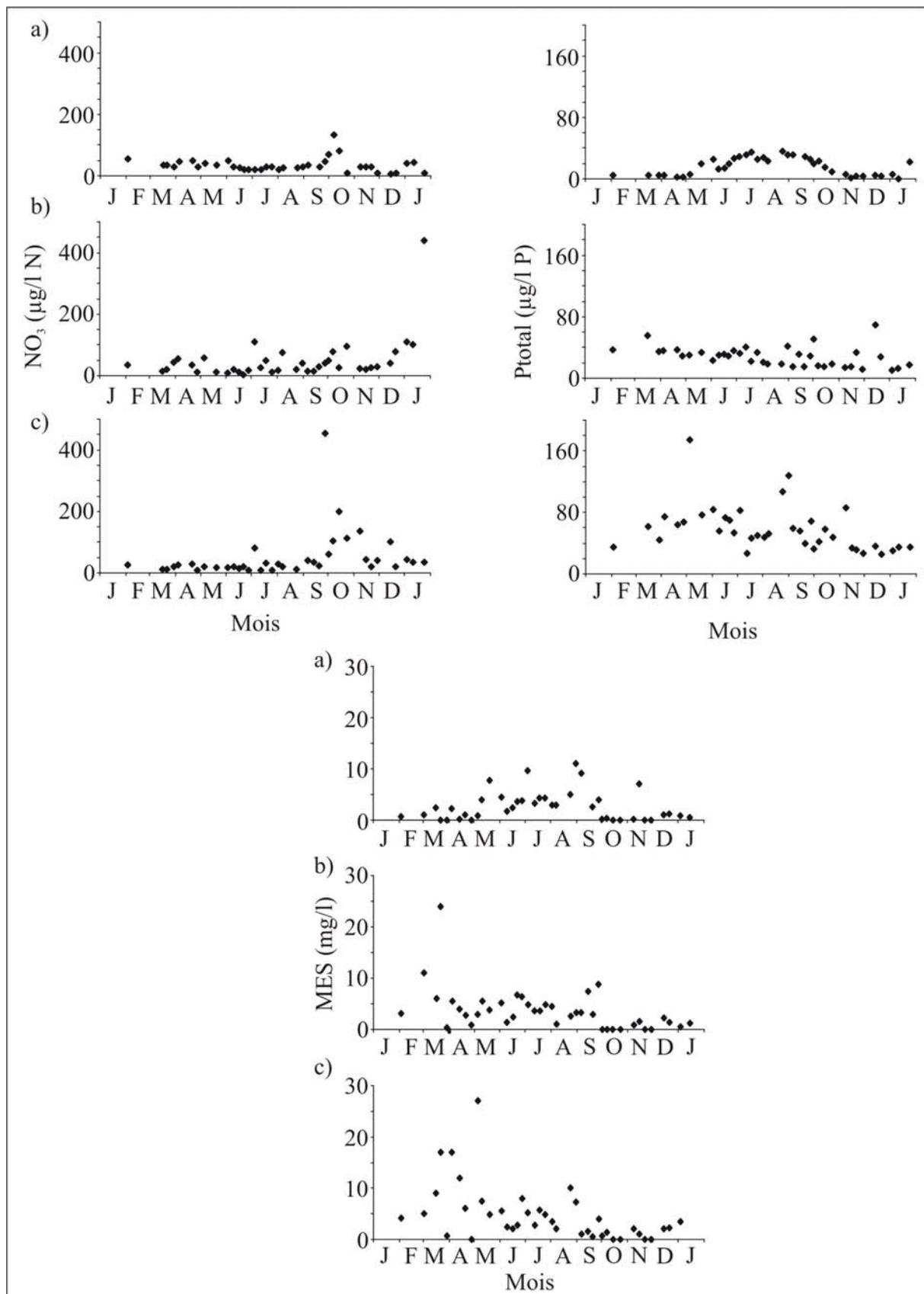


Figure 12 : Evolution des concentrations en nitrate (NO_3), phosphore total (P_{total}) et matières en suspension (MES) dans les trois mares. a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals.

Anions et cations

Les résultats des dosages des ions majeurs sont présentés dans la figure 13. L'ion calcium est l'ion dominant dans les trois mares. Les apports de Ca^{2+} par l'eau de pluie sont faibles. Les concentrations élevées dans les mares résultent de la dissolution des calcaires environnants. Il est intéressant de noter que les concentrations en ions dans la mare de Sauvage sont très proches des concentrations trouvées dans la source. Ceci confirme le fait que l'eau de la source est un élément essentiel dans l'alimentation de la mare de Sauvage.

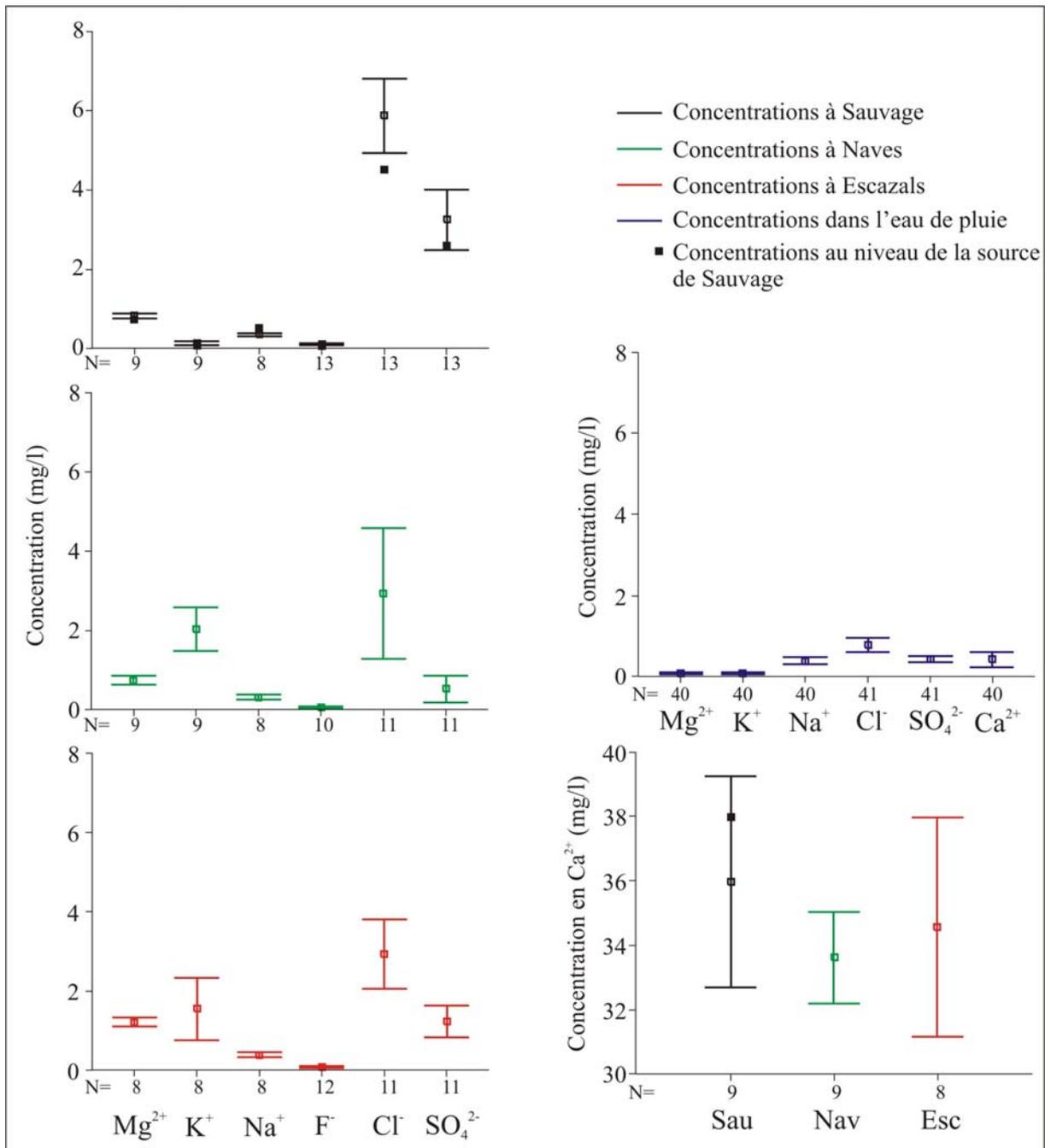


Figure 13 : Concentrations en ions majeurs dans l'eau des trois mares et dans l'eau de pluie.

4.3. Cycle de l'oxygène

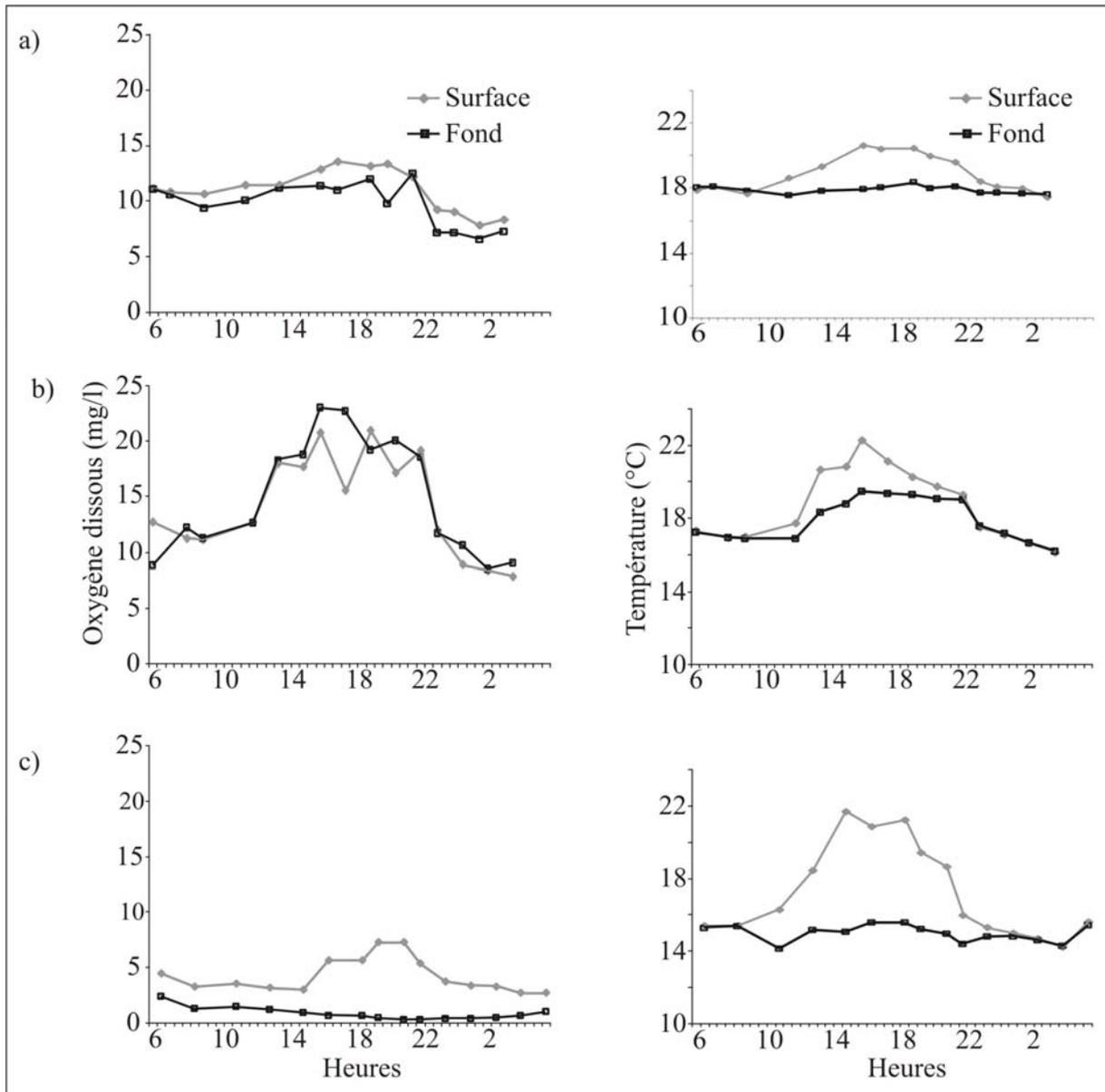


Figure 14 : Concentrations en oxygène dissous et fluctuations de la température au cours d'un cycle de 24h (24 août). a) Sauvage, b) Naves, c) Escazals.

Durant l'été, les concentrations maximales en oxygène dissous à la surface sont atteintes entre 16h et 20h (Fig. 14). Durant la journée, les plantes aquatiques et/ou les algues produisent de l'oxygène en grande quantité. Durant la nuit, la photosynthèse est stoppée. Les processus de respiration et de dégradation de la matière organique conduisent à une consommation d'oxygène et à une diminution des concentrations. Les différences de concentration entre la surface et le fond sont faibles à Sauvage et Naves (différence moyenne \pm erreur standard entre la surface et le fond : Sauvage = $1,4 \pm 0,3 \text{ mg/l}$; Naves = $1,6 \pm 0,5 \text{ mg/l}$;

Escazals = $3,5 \pm 0,5$ mg/l). Ces deux mares (Sauvage et Naves) sont bien oxygénées. A contrario, les concentrations en oxygène dissous au fond d'Escazals sont très faibles. Cette mare est la seule à présenter une différence significative entre les concentrations en oxygène dissous en surface et au fond (Mann-Whitney U-test ; $U=0$, $p<0,001$). Dans cette mare, les concentrations en oxygène dissous à la surface varient entre 2,7mg/l et 5,7mg/l. Les concentrations au fond varient entre 0,3mg/l et 2,4mg/l.

4.4. Inventaire de la faune

Le tableau 5 présente l'inventaire des différentes espèces présentes dans les trois mares étudiées.

Tableau 6 : Inventaire faunistique des trois mares étudiées.

1 : Espèce présente dans la mare, * : Espèce présente uniquement dans la flaqué de Sauvage. Sau : Sauvage, Nav : Naves, Esc : Escazals. RS totale : Richesse spécifique totale, RS-Ch : Richesse Spécifique sans les Chironomidae.

GROUPE TAXONOMIQUE	Taxons	Mares		
		Sau	Nav	Esc
BRYOZOAIRE				
	<i>Plumatella repens</i> (L.)		1	
CNIDAIRE				
	<i>Hydra</i> sp.			1
OLIGOCHAETA				
Dét. N. Giani	Tubificidae			1
	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède			1
	<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)		1	1
	Naididae			
	<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruithuisen)	1	1	
	<i>Nais communis</i> Piguet		1	
	<i>N. simplex</i> Piguet	1		
	<i>N. pardalis</i> Piguet	1		
	<i>N. variabilis</i> Piguet	1		1
	<i>Dero nivea</i> Aiyer	1		1
	Enchytraeidae			
	<i>Mesenchytraeus</i> sp.	1		
HIRUDINEA				
	Glossiphoniidae			
	<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	1	1	1
MOLLUSCA				
	Valvatidae			
	<i>Valvata piscinalis</i> (Müller)	*	1	
	Ancylidae			
	<i>Ancylus fluviatilis</i> (Müller)	1	1	1
	Lymnaeidae			
	<i>Radix labiata</i> (Rossmüller)	1	1	1
HYDRACARINA				
ROTIFERA				
Dét. F. Azémar, P. Francisco	Brachionidae			
	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas	1		
	<i>Euchlanis triquetra</i> Ehrb.	1		
	<i>E. dilatata</i> Ehrb.	1	1	1
	<i>Platylabus quadricornis</i> (Ehrb.)	1	1	1

GROUPE TAXONOMIQUE	Taxons	Mares		
		Sau	Nav	Esc
	<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrb.)	1	1	1
	<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse)		1	1
	<i>Epiphanes</i> sp.		1	1
	<i>Keratella valga</i> Ehrb.	1	1	1
	<i>K. testudo</i> (Ehrb.)	1	1	1
	<i>Squatinella tridentata</i> (Fresenius)		1	
	<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller)	1	1	1
	<i>Trichotria</i> sp.	1	1	
	<i>Colurella</i> sp.	1	1	1
	<i>Notholca</i> sp.		1	
Lecanidae	<i>Lecane</i> sp.	1	1	1
Notommatidae	<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrb.)		1	1
	<i>Monommata</i> sp.	1	1	
Trichocercidae	<i>Trichocerca</i> sp.	1	1	1
	<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse)			1
	<i>T. rousseletti</i> (Voigt)	1		
	<i>T. chattoni</i> (de Beauchamp)	1		
	<i>T. porcellus</i> (Gosse)	1		1
	<i>T. capucina</i> (Wierzejski)		1	
	<i>T. pusilla</i> (Lauterborn)	1	1	
	<i>T. dixon-nuttalli</i> (Jennings)		1	
Gastropodidae	<i>Ascomorpha</i> sp.	1	1	
Synchaetidae	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	1	1	1
	<i>Synchaeta pectinata</i> Ehbr.	1	1	1
Testudinellidae	<i>Testudinella</i> sp.		1	1
	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrb.)	1		
Rotifères Bdelloïdes		1		1
	Philodinidae		1	
	<i>Macrotrachela multispinosa</i> Thompson		1	
CLADOCERA				
Dét. F. Azémar, P. Francisco	Bosminidae	<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	1	
	Chydoridae	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	1	1
		<i>Alonella nana</i> (Baird)	1	
		<i>Alona rectangula</i> Sars	1	1
		<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller)	1	
		<i>A. costata</i> (O.F. Müller)	1	
		<i>A. rustica</i> Scott	1	1
	Daphniidae	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine)		1
		<i>C. laticaudata</i> P.E. Müller		1
		<i>Simocephalus exspinosus</i> (Koch)		1
		<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	1	
		<i>Daphnia atkinsoni</i> Baird		1
		<i>D. obtusa</i> Kurz		1
		<i>D. cucullata</i> Sars		1
COPEPODA				
Dét. F. Azémar, P. Francisco	Cyclopoidae	<i>Eucyclops speratus</i> (Lilljeborg)		1
		<i>E. serrulatus</i> (Fischer)	1	1
		<i>Macrocyclus fuscus</i> (Jurine)		1

GROUPE TAXONOMIQUE	Taxons	Mares		
		Sau	Nav	Esc
	<i>M. distinctus</i> (Richard)		1	
	<i>Paracyclops affinis</i> (Sars)		1	
	<i>Acanthocyclops</i> sp.	1	1	
	<i>Acanthocyclops robustus</i> (G.O. sars)		1	1
	<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer)	1	1	1
	<i>Cyclops strenuus</i> Fischer			1
	<i>C. bohater</i> Kozminski		1	1
	<i>Thermocyclops dybowskii</i> (Landé)		1	
BRANCHIOURA				
	<i>Argulus foliaceus</i> (L.)	1		
OSTRACODA		1	1	1
COLLEMBOLA				
Dét. L. Deharveng	Poduridae	<i>Podura aquatica</i> L.		1
	Hypogastruridae	<i>Xenylla</i> sp.	1	
	Sminthurididae	<i>Jeannenotia stachi</i> Stach		1
EPHEMEROPTERA				
Dét. A. Thomas (*), J. Cayrou (**)	Caenidae	** <i>Caenis horaria</i> (L.)		1
		* <i>C. luctuosa</i> (Burmeister)	1	
	Baetidae	* <i>Cloeon dipterum</i> (L.)		1
		* <i>C. simile</i> Eaton	1	
ODONATA				
	Coenagrionidae	<i>Coenagrion puella</i> (L.)	1	1
		<i>C. scitulum</i> Rambur		1
		<i>Ischnura</i> sp.		1
		<i>Pyrrhosoma nymphula</i> (Sulzer)	1	1
	Platycnemidae	<i>Platycnemis acutipennis</i> Sélys	1	1
		<i>P. latipes</i> Rambur	1	
	Lestidae	<i>Chalcolestes viridis</i> (Van der Linden)	1	1
	Libellulidae	<i>Libellula depressa</i> L.	1	1
		<i>Sympetrum sanguineum</i> (Müller)		1
		<i>S. striolatum</i> (Charp.)		1
		<i>Orthetrum brunneum</i> (Fonscolombe)	1	1
		<i>O. cancellatum</i> (L.)		1
		<i>Crocothemis erythraea</i> (Brullé)	1	1
	Aeshnidae	<i>Anax imperator</i> Leach	1	1
		<i>Aeshna cyanea</i> (Müller)	1	1
	Corduliidae	<i>Cordulia aenea</i> (L.)		1
HETEROPTERA				
	Pleidae	<i>Plea leachi</i> Mc Greg. & Kirk.		1
	Notonectidae	<i>Notonecta maculata</i> Fabricius	*	1
		<i>N. glauca</i> L.		1
	Naucoridae	<i>Naucoris maculatus maculatus</i> Fabricius	*	1
	Nepidae	<i>Nepa cinerea</i> L.	*	1
		<i>Ranatra linearis</i> (L.)		1
	Corixidae	<i>Corixa punctata</i> Illiger		1
		<i>Micronecta</i> sp.	1	
		<i>Cymatia</i> sp.		1
		<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber)		1

GROUPE TAXONOMIQUE	Taxons	Mares			
		Sau	Nav	Esc	
	Veliidae	<i>Microvelia reticulata</i> Burm.	*	1	
	Gerridae	<i>Gerris thoracicus</i> Schumm.		1	1
		<i>G. gibbifer</i> Schumm.	1		
COLEOPTERA					
Dét. F. Bameul (*), J. Moubayed (**)	Gyrinidae	* <i>Gyrinus substriatus</i> Steph.		1	
	Haliplidae	* <i>Haliplus lineatocollis</i> Marsham	1	1	1
		* <i>H. mucronatus</i> Stephens		1	1
	Hygrobiidae	<i>Hygrobia hermanni</i> Fabricius	*	1	1
	Noteridae	* <i>Noterus clavicornis</i> (De Geer)		1	1
		<i>Gaurodytes nitidus</i> (Fabr.)		1	
		** <i>Rhantus pulverosus</i> (Steph.)		1	
	Dysticidae	<i>Acilius sulcatus</i> L.		1	
		* <i>Hydroporus vagepictus</i> Fairm. & Laboulb.	1		
		<i>Colymbetes fuscus</i> (L.)		1	
		<i>Dytiscus marginalis</i> L.		1	
		<i>Agabus</i> sp.			1
		<i>Agabus nitidus</i> Fabr.		1	
		* <i>Hygrotus inaequalis</i> Fabr.		1	1
		<i>Yola bicarinata</i> (Latreille)	*		
		** <i>Bidessus minutissimus</i> (Germar)	*		
		<i>Nebrioporus</i> sp.	1		
	Hydrophilidae	** <i>Helochares lividus</i> (Forster)			1
		<i>Hydrophilus piceus</i> L.	1	1	
		<i>Hydrochara caraboides</i> ou <i>flavipes</i>		1	
	Helophoridae	** <i>Helophorus obscurus</i> Muls.			1
	Elmidae	<i>Oulimnius</i> sp.	1		
	Chrysomelidae	<i>Plateumaris</i> sp.			1
MEGALOPTERA					
	Sialidae	<i>Sialis lutaria</i> (L.)		1	
TRICHOPTERA					
Dét. J. Gagneur (*), J. Cayrou (**)	Ecnomidae	** <i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur)	1		
	Phryganeidae	<i>Agrypnia varia</i> (Fabricius)	1	1	
	Limnephilidae	<i>Glyptotaelius pellucidus</i> (Retzius)		1	
		* <i>Halesus</i> sp.		1	
		<i>Limnephilus</i> sp.	1		
		<i>Limnephilus binotatus</i> (Curtis)		1	
		* <i>Limnephilus</i> cf <i>politus</i> (McLachlan)		1	
LEPIDOPTERA					
	Crambidae	<i>Cataclysta lemnata</i> (L.)		1	1
DIPTERA					
Dét. H. Laville (*), J. Moubayed (**)	Chironomidae				
	Tanypodinae	* <i>Ablabesmyia monilis</i> (L.)	1	1	1
		* <i>A. longistyla</i> Fitt.	1		
		* <i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer)		1	1
		* <i>Psectrotanypus varius</i> (Fabricius)		1	1
		<i>Procladius</i> sp.	1		
		** <i>Procladius</i> cf <i>choreus/sagittalis</i>		1	1
		** <i>Xenopelopia falcigera</i> (Kieffer)			1

GROUPE TAXONOMIQUE	Taxons	Mares			
		Sau	Nav	Esc	
Orthocladiinae	* <i>Corynoneura lacustris</i> Edwards	1			
	** <i>Psectrocladius limbatellus</i> (Holm.)		1	1	
	** <i>P. octomaculatus</i> Wülker		1	1	
	* <i>P. oxyura</i> Langton	1			
	** <i>P. sordidellus</i> (Zett.)	1	1		
	* <i>Cricotopus albiforceps</i> (K.)	1			
	Chironominae	* <i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	1		
		* <i>Stictochironomus maculipennis</i> (Meigen)	1		
		* <i>Kiefferulus tendipediformis</i> (Goetghebuer)	1		
		* <i>Polypedilum nubens</i> (Edwards)	1		
		* <i>P. sordens</i> (Van der Wulp)	1		
		** <i>P. nubeculosum</i> (Meigen)	1		
		* <i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger)	1		
		** <i>D. tritonus</i> (Kieffer)	1	1	
		** <i>D. cf. lobiger</i> (Kieffer)	1		
		* <i>Cladopelma viridula</i> (L.)	1		
		* <i>Glyptotendipes pallens</i> (Meigen)	1		
		** <i>Camptochironomus pallidivittatus</i> (Mall.)			1
		** <i>Chironomus annularius</i> (Meigen)		1	1
		** <i>Einfeldia dissidens</i> (Walk.)			1
		** <i>Endochironomus</i> sp.	1		
** <i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen)		1			
** <i>Zavreliella marmorata</i> (Van der Wulp)			1		
* <i>Tanytarsus mendax</i> Kieffer		1			
* <i>T. fimbriatus</i> Reiss & Fitt.		1			
* <i>T. cf. brundini</i> Lindeberg		1			
* <i>T. Pe 23</i> Langton		1			
* <i>Paratanytarsus bituberculatus</i> (Edwards)	1				
* <i>P. dissimilis</i> Johannsen	1				
* <i>P. laetipes</i> (Zett.)	1				
* <i>Virgatanytarsus</i> sp.	1				
* <i>Micropsectra bidentata</i> G.	1				
* <i>Cladotanytarsus</i> sp.	1				
Ceratopogonidae	<i>Phaenobezzia</i> sp.1			1	
	<i>Phaenobezzia</i> sp.2		1		
	<i>Phaenobezzia</i> sp.3		1		
	<i>Bezzia</i> sp.			1	
	<i>Palpomyia</i> sp.	1			
	<i>Culicoides</i> sp.	1			
Stratiomyidae		1			
	<i>Odontomyia ornata</i> (Meigen)		1	1	
	<i>Stratiomys potamida</i> Meigen		1		
Tipulidae	<i>Tipula</i> sp.1	1			
	<i>Tipula</i> sp.2	1			
Culicidae	<i>Culex pipiens pipiens</i> L.			1	
Dét. J. Suzzoni-Blatger	<i>Anopheles maculipennis</i> Meigen	1	1		
Chaoboridae	<i>Chaoborus pallidus</i> (Fabricius)		1	1	
	<i>C. crystallinus</i> (De Geer)		1		

GROUPE TAXONOMIQUE	Taxons	Mares		
		Sau	Nav	Esc
	<i>C. obscuripes</i> (Van der Wulp)		1	
	Syrphidae <i>Eristalinus</i> sp.			1
	Empididae	1		
	Psychodidae		1	
	Dolichopodidae			1
URODELA				
	Salamandridae <i>Triturus helveticus</i> Razoumowsky	*	1	1
	<i>T. marmoratus</i> Latreille	*	1	
ANURA				
	Bufonidae <i>Bufo bufo</i> (L.)	1	1	1
	Discoglossidae <i>Alytes obstetricans</i> (Laur.)	*	1	1
	Hylidae <i>Hyla meridionalis</i> Boett.			1
RS totale		106	125	85
RS-Ch		76	115	75

Ces trois mares regroupent 203 taxons (198 invertébrés et 5 amphibiens) de niveau de détermination variable (de l'ordre à l'espèce), appartenant à 69 familles. D'une façon générale, il s'agit d'une faune classique pour ces milieux dans la région géographique concernée : zone 13 définie par Illies (1978) pour la *Limnofauna europaea*. D'un point de vue conservation, on peut noter que les 5 espèces d'amphibiens sont protégées au niveau national d'après l'arrêté du 22/07/93 (JO du 9/9/93) qui fixe la liste des amphibiens et reptiles protégés sur l'ensemble du territoire. Le triton marbré, le crapaud accoucheur et la rainette méridionale sont par ailleurs concernés par la directive habitat "Habitats, Faune et Flore" du Conseil des Communautés Européennes comme espèces citées dans l'annexe IV : "espèces animales et végétales d'intérêt communautaire qui nécessitent une protection stricte". De plus, certaines espèces sont intéressantes de par leur rareté comme *Hydroporus vagepictus* à Sauvage (Bameul *com. pers.*), *Zavreliella marmorata* qui est présente à Naves, n'est connue en France que des marais du sud de La Crau dans les Bouches du Rhône (dét. Tourenq *in* Moubayed 1978). Deux espèces de Chironomidae, *Tanytarsus* Pe 23 et *Dicrotendipes tritomus* présents seulement dans la mare de Sauvage, sont pour la première fois citées en France (Milhau 2001).

Avec 40 taxons recensés, les Chironomidae sont le groupe qui abrite la plus grande richesse spécifique. Avec un total de 125 taxons déterminés, la mare de Naves présente la plus grande richesse spécifique totale devant Sauvage (106 taxons) et Escazals (85 taxons) (Fig. 15). Compte tenu de la difficulté de récolter des exuvies de Chironomidae dans les mares de Naves et Escazals, nous tiendrons compte de la richesse spécifique hors Chironomidae (RS-

Ch) pour comparer ces trois milieux. La RS-Ch, comme la richesse spécifique totale, diminue de Naves à Escazals en passant par Sauvage avec respectivement 115, 75 et 76 taxons.

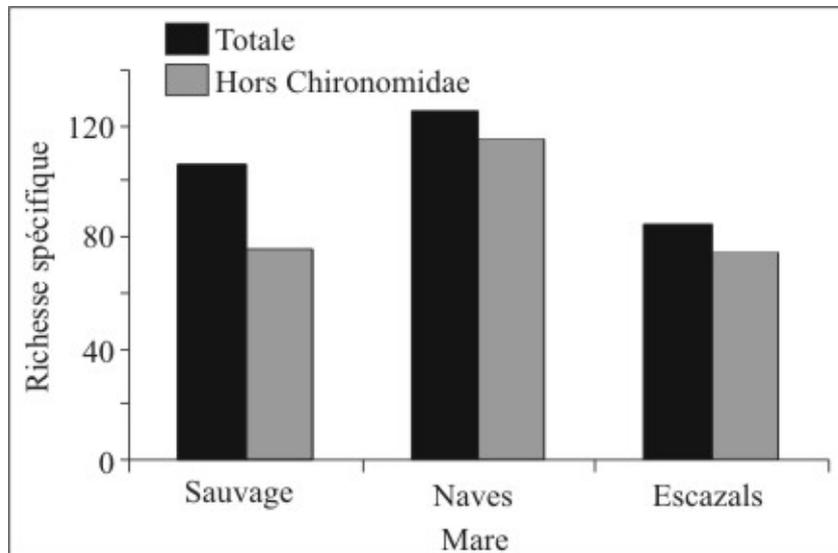


Figure 15 : Richesse spécifique totale et hors Chironomidae des trois mares étudiées.

Sur les 163 taxons déterminés (hors Chironomidae) dans les trois mares, la mare de Naves contient 70,5% des espèces inventoriées. Les mares de Sauvage et Escazals abritent respectivement 46,6% et 46% des espèces. De plus, respectivement 40,8% et 42,6% des espèces trouvées à Sauvage et Naves sont spécifiques de chacune de ces mares. 22,7% des espèces (i.e. 17 espèces) présentes à Escazals n'ont été inventoriées que dans cette mare. La figure 16 précise le nombre d'espèces communes à chacun des couples de mares ainsi que le nombre d'espèces présentes uniquement dans un des milieux.

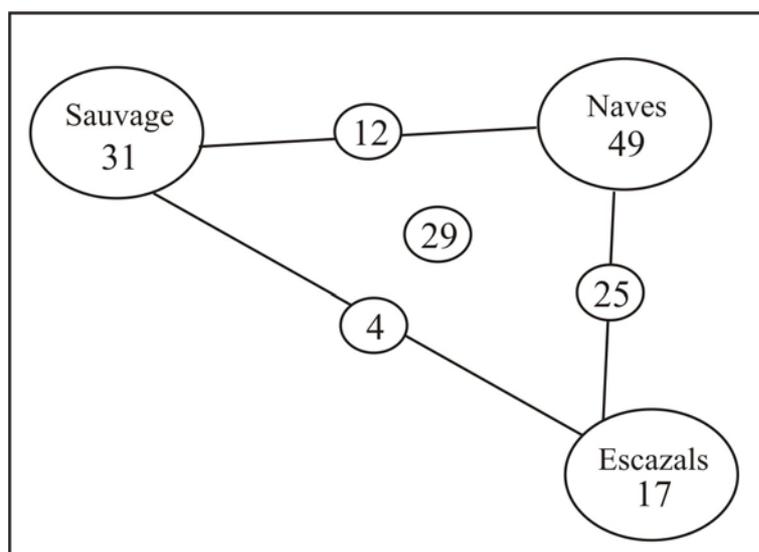


Figure 16 : Nombre d'espèces communes à chaque couple de mares (chiffre entouré) et nombre d'espèces spécifiques à chaque point d'eau. 29 : nombre d'espèces communes aux trois mares.

V. Discussion

Cette étude apporte des informations sur quelques caractéristiques écologiques des mares à différents stades de comblement.

Quel que soit le type de mare, ces milieux présentent de faibles richesses spécifiques en plantes aquatiques qui peuvent en partie être expliquées par le substrat rocheux de ces mares. De plus, la morphologie de ces points d'eau ne permet pas l'établissement de véritables ceintures végétales. En effet, ces mares creusées dans la roche possèdent deux berges abruptes et deux berges en pente douce (Fig. 4, 5 et 6). Durant la colonisation des végétaux, les plantes (et particulièrement les plantes émergées comme les *Typha* sp.) s'installent sur les berges en pente douce et progressent linéairement. Malgré les faibles richesses spécifiques en végétaux, certaines de ces espèces sont de grand intérêt. La végétation de la mare de Naves, dominée par *Chara* spp. correspond à un type d'habitat naturel d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation de la directive 92/43/CEE Faune-Flore-Habitat : 22.12X22.44 eaux oligo-mésotrophes calcaires avec une végétation benthique à characées. *Wolffia arrhiza*, présente à Escazals, bien que se rencontrant çà et là en France, est une plante assez rare et qui ne fleurit pas en Europe.

Nous avons vu que la couverture végétale des mares présente un gradient passant d'une végétation faible et éparse (bryophytes) colonisant les fines couches de vase déposées sur la roche calcaire (mare de Sauvage), à une végétation dense dominée par des plantes submergées (mare de Naves), jusqu'à une végétation de plantes à feuilles aériennes (mare d'Escazals). Ce gradient correspond aux divers stades de succession.

Une première conséquence de ces différences de couverture végétale s'observe au niveau de la stratification thermique qui est plus importante dans les mares très végétalisées. Les zones de fond sont réchauffées plus lentement dans les mares où la végétation est très dense. En effet, les plantes (rhizomes de *Typha latifolia* et *Chara* spp.) constituent un véritable écran thermique qui délimite deux couches différentes (dont une couche de fond aux températures plus froides et plus stables) bien que ces mares soient peu profondes (68cm max. à Escazals). Un tel phénomène a déjà été observé dans de petits lacs peu profonds (Juget & Rostan 1973) mais l'écran était formé par des végétaux flottants.

Dans un second temps, nous avons mis en évidence des différences dans le bilan hydrique des trois mares. L'amplitude des fluctuations de niveau d'eau augmente avec le degré de comblement des mares. Les plantes à feuilles aériennes de la mare la plus comblée

(Escazals) expliquent certainement les forts taux d'évaporation dans ce milieu. Snyder & Boyd (1987) ont d'ailleurs démontré que des bacs colonisés par *T. latifolia* présentaient des pertes d'eau supérieures aux pertes se produisant dans des bacs d'eau libre.

Enfin, la structure de la végétation a un effet majeur sur les concentrations en oxygène dissous. L'augmentation de la quantité de végétaux de Sauvage à Naves tend à améliorer l'oxygénation de l'eau. L'augmentation de végétation à feuilles aériennes de Naves à Escazals engendre, quant à elle, une augmentation de la matière organique dans cette dernière mare. Les feuilles de *T. latifolia* meurent en hiver et tombent dans l'eau. La dégradation de cette matière organique génère une couche d'eau désoxygénée au fond de la mare. Il semble clair que les concentrations en oxygène dissous sont positivement corrélées à une forte croissance végétale et qu'un excès de végétation à feuilles aériennes peut être néfaste à une bonne oxygénation. Un tel phénomène a déjà été décrit pour des plantes flottantes. Pokorny & Rejmankova (1983) ont montré que *Lemna minor* ne relâchait pas d'oxygène dans l'eau et que, donc, la respiration au niveau des sédiments conduisait à de très faibles teneurs en oxygène.

Les concentrations en nitrates sont faibles et stables au cours de l'année dans les trois mares. Ces faibles concentrations sont similaires à celles trouvées dans des lacs non affectés par les activités humaines (Amstrong & Schindler 1971; Mosello *et al.* 1991). Les concentrations en P_{total} à Sauvage suivent un cycle annuel classique. Les concentrations en P_{total} sont habituellement faibles en hiver (faible minéralisation de la matière organique) et élevées en été (activité microbienne et réduction de la couche oxygénée du sédiment, ce qui entraîne un relargage dans la colonne d'eau) (Pourriot & Meybeck 1995). Les concentrations en P_{total} sont significativement différentes dans les trois mares. Cependant, si on les compare avec la classification trophique générale des lacs et réservoirs (Wetzel 1983), les concentrations moyennes en P_{total} correspondent à celles trouvées dans les lacs mésotrophes (entre 10,9 et 95,6 μ g/l).

Sur la base de ces observations, nous proposons un schéma récapitulatif des phénomènes engendrés par le comblement des mares (Fig. 17). Les facteurs principaux influençant les variations physico-chimique sont la qualité et la quantité de la couverture végétale. Tout d'abord, le processus de comblement, à travers la végétation, induit des fluctuations de la température de l'eau. Plus une mare est comblée, plus la différence entre les températures de surface et de fond est importante générant deux couches thermiques où les conditions de vie sont différentes. Dans la couche supérieure, les températures sont plus élevées et fluctuantes. Dans la couche inférieure, les températures sont plus basses et moins

fluctuantes. De plus, la mare la plus comblée présente les plus grandes fluctuations de niveau d'eau et une désoxygénation du fond due aux processus de dégradation de la matière organique. Pour résumer, le processus naturel de comblement des mares engendre, d'une part, une augmentation de la variabilité des paramètres abiotiques (comme la température et le niveau d'eau) et, d'autre part, une augmentation des différences de conditions de vie entre la surface et le fond (i.e. différences de températures et de concentrations en oxygène dissous). Dans les mares peu comblées, les conditions de vie sont relativement homogènes au sein de la mare.

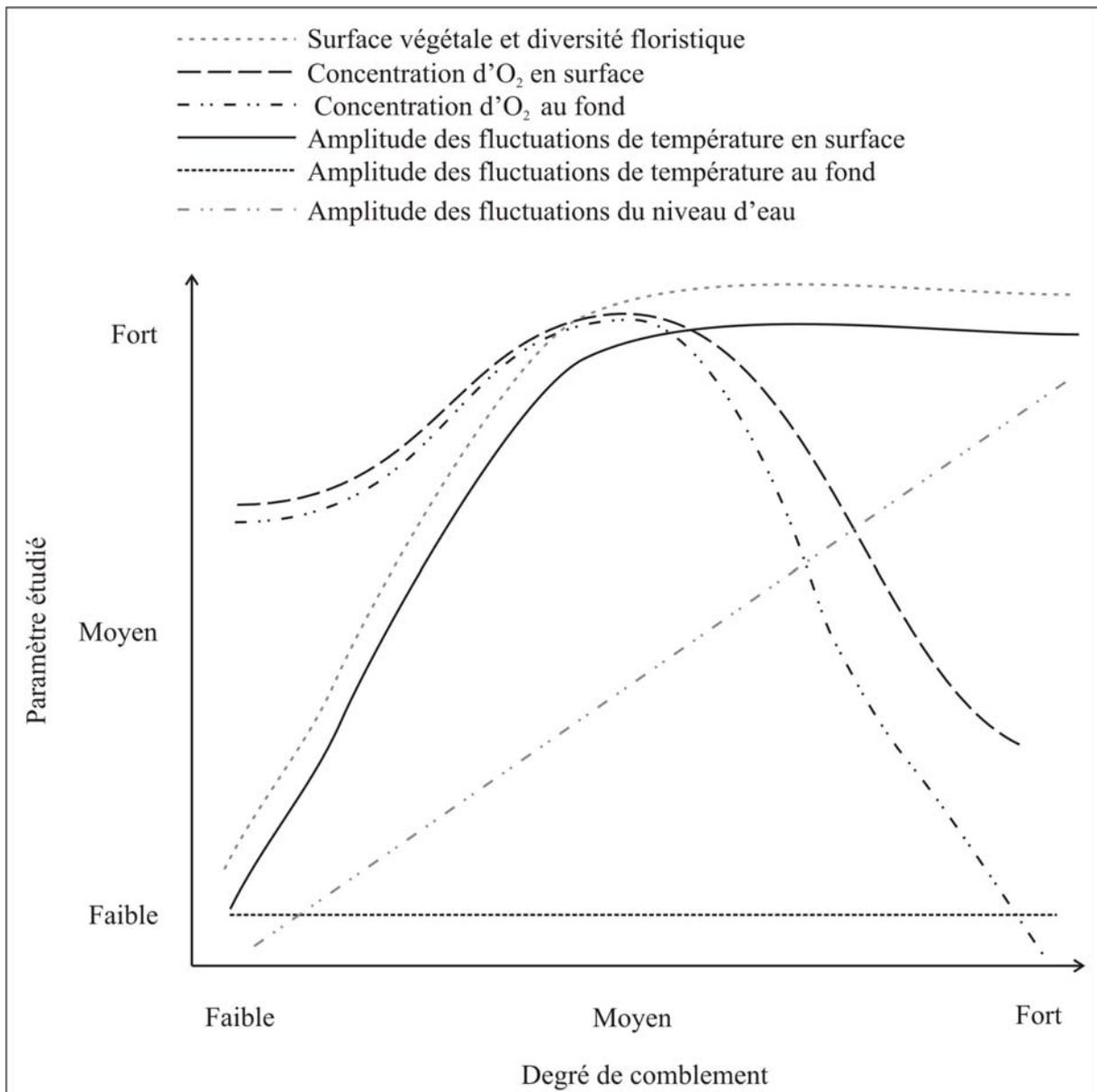


Figure 17 : Evolution des paramètres environnementaux en fonction du niveau de comblement des mares.

Concernant la biodiversité des mares, nous avons vu que la mare de Naves abritait la plus grande diversité (RS-Ch=115). Cette richesse est inférieure dans les mares de Sauvage et Escazals avec RS-Ch=76 et 75 respectivement. La végétation joue certainement un grand rôle pour expliquer ces différences : une forte diversité floristique peut être un bon indicateur d'une grande diversité d'habitat (Oertli *et al.* 2002). Comme le rappelle Rosenzweig (1995) "Plus l'habitat est diversifié, plus la diversité faunistique est importante". Dans notre étude, cette règle peut être appliquée aux mares de Sauvage et Naves. Cependant, les mares de Sauvage et Escazals présentent des diversités faunistiques similaires bien que l'habitat soit plus diversifié dans la mare d'Escazals. La dégradation de certains paramètres environnementaux dans la mare la plus comblée doit contribuer à expliquer ces richesses spécifiques. De plus, la mare de Sauvage contient des poissons. Ce sont principalement des Cyprinidae dont des gardons (*Rutilus rutilus* (L.)), des chevaines (*Leuciscus cephalus* (L.)), des rotengles (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) et des poissons rouges (*Carassius auratus* (L.)). Ces espèces sont des omnivores opportunistes. La prédation par les poissons réduit le nombre d'espèces d'insectes et principalement d'insectes prédateurs (Abjornsson *et al.* 2002). Wellborn *et al.* (1996) ont montré que les assemblages d'invertébrés benthiques dans des milieux contenant des poissons étaient dominés par les petits invertébrés. Les insectes prédateurs comme les Notonectidae sont sensibles à la prédation des poissons et sont plus abondants dans les mares sans poisson (Jansson 1996). La présence de poissons peut expliquer la faible diversité de Coléoptères et d'Hétéroptères dans la mare de Sauvage. Donc, la mare de Sauvage contient des poissons et peu de végétation alors que la mare d'Escazals ne contient pas de poisson et possède une diversité floristique plus importante. Ces deux mares présentent cependant des richesses faunistiques similaires. Ceci renforce l'idée que la dégradation des facteurs abiotiques dans la mare d'Escazals joue un rôle dans l'explication de la diversité faunistique. De plus, nous avons vu que respectivement 40,8% et 42,6% des espèces trouvées dans les mares de Sauvage et Naves sont spécifiques à ces mares. 22,7% des espèces (i.e. 17 espèces) présentes à Escazals ne se trouvent que dans cette mare. Parmi ces 17 espèces, on peut noter la présence du coléoptère *Plateumaris* sp. (Chrysomelidae). Les larves de Chrysomelidae se servent des plantes pour assurer leur besoin en oxygène. Les larves se rencontrent sur les racines et les feuilles des plantes aquatiques avec leurs spiracles postérieurs insérés dans les tissus de ces végétaux. Les larves de *Plateumaris* sp. ont une préférence pour les substrats fermes comme les racines de *Typha* sp. (Nilsson 1996). On peut également noter, dans cette mare, la présence de la Rainette méridionale (*Hyla meridionalis*).

Cette espèce est connue pour apprécier les mares entourées de joncs et plus généralement de plantes à feuilles aériennes comme les *Typha* sp.

En terme de gestion, cette étude montre que le stade intermédiaire de comblement semble être le plus attractif pour la faune en terme de diversité floristique, température et oxygénation. Cependant, tous les stades de comblement sont intéressants au regard de leur composition faunistique. Dans un but de conservation de la biodiversité globale, il semble donc nécessaire de promouvoir la conservation de toutes les mares, quel que soit leur degré de comblement. Compte tenu de la difficulté de créer des mares dans notre région d'étude, le curage est la seule possibilité pour restaurer ces points d'eau. Cependant, le curage de ces petits milieux semble devoir être envisagé lorsque le processus de comblement est très avancé (i.e. plus d'eau libre). De plus, un plan de gestion de ces mares à l'échelle du Parc naturel régional doit être mis en place afin de maintenir l'hétérogénéité de ces milieux au sein du réseau de mares. Ceci est particulièrement important vu la faible densité du réseau de mares dans cette région. En effet, dans le cas où les mares sont relativement éloignées les unes des autres, les espèces ont moins de possibilités de se réfugier dans d'autres points d'eau lorsque le milieu devient défavorable ou en cas d'intervention pour restaurer ces mares.

A ce stade de la réflexion, une étude de la biodiversité de ces milieux à plus grande échelle pourrait apporter des renseignements supplémentaires quant aux facteurs prépondérants de distributions des espèces au sein du réseau de mares. De plus, cela pourrait également permettre la mise en évidence de mares et d'espèces à forte nécessité de conservation à l'échelle régionale. Ces différents points seront développés dans le second chapitre. Enfin, nous venons de voir que, vu la faible densité du réseau de mares, les échanges de faune semblent, à priori, difficiles. Ce point sera étudié dans le dernier chapitre.

Quelques perspectives d'études :

Mettre en place un suivi à long terme de ces 3 sites et spécialement de Naves et Escazals pour étudier les successions écologiques au cours du comblement progressif de Naves et du processus d'atterrissement à Escazals (particulièrement intéressant d'un point de vue floristique).

Passer à l'étude de la colonisation des milieux en étudiant par exemple deux sites (une mare en contexte agricole et une en milieu forestier) que l'on aurait curé au préalable. Ceci permettrait de suivre à la fois les processus de colonisation de la flore et de la faune mais aussi d'estimer et de comparer les vitesses de comblement en milieux fermé et ouvert.

CHAPITRE II

<p>ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES ESPECES AU SEIN D'UN RESEAU DE MARES</p>

CHAPITRE II

ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES ESPECES AU SEIN D'UN RESEAU DE MARES

I. INTRODUCTION

Les mares entourées d'habitat terrestre peuvent être assimilées à des îles aquatiques dans une mer de terre. De même, les sommets de montagnes sont des îles de haute altitude dans une mer de basse altitude. Il peut aussi exister des îles d'un type de sol ou de végétation environnées par des types différents de sol ou de végétation (Begon *et al.* 1996). Différentes théories complémentaires existent pour expliquer la composition des communautés dans les îles. Il est depuis longtemps reconnu, dans ce type de milieu, que lorsque la taille des îles diminue, le nombre d'espèces en fait de même. Ces relations espèces-surface ont été démontrées pour différents groupes sur différents types d'îles (MacArthur & Wilson 1967, Brown 1971, Diamond & May 1976, Blake & Karr 1987, Kodric-Brown & Brown 1993). L'argument le plus évident pour expliquer ces relations espèces-surface est que les îles de grande taille englobent le plus de type d'habitats différents (Lack 1969, 1976). Cependant, cette théorie ne tient pas compte du fait que certains types d'organismes ont de très faibles probabilités de coloniser tous les habitats favorables à cause de leurs faibles capacités de dispersion. Dans la théorie des îles de MacArthur & Wilson (1967), le nombre d'espèces sur une île est déterminé par la résultante entre les processus d'immigration et d'extinction. Cette résultante est dynamique avec des extinctions d'espèces en continu qui sont remplacées (grâce à l'immigration) par les mêmes ou d'autres espèces. L'immigration va dépendre du degré d'isolement des îles par rapport à une source potentielle d'espèces colonisatrices. Ces espèces auront plus de chance d'atteindre une île proche de la source. Les taux d'immigration sont également plus élevés dans les îles de grande taille car elles constituent des "cibles" plus grandes pour les espèces colonisatrices. Le taux d'extinction des espèces augmente au fur et à mesure que le nombre d'espèces résidentes augmente. En effet, l'augmentation du nombre d'espèces entraîne une augmentation des processus d'exclusion compétitive et une réduction des tailles des populations de certaines espèces les rendant plus vulnérables à l'extinction. Les taux d'extinction seront donc plus élevés dans les îles de petite taille vu que les tailles des populations sont typiquement inférieures dans les petites îles que dans les grandes.

Approximativement au même moment où le livre de MacArthur & Wilson était publié, un modèle simple de dynamique des métapopulations était proposé par Levins (1969, 1970). Ce terme de métapopulation désigne une *population de populations*. Ce concept permet de faire la distinction entre les dynamiques de populations uniques et les dynamiques d'un ensemble de populations locales. Une métapopulation est définie comme étant un ensemble de populations locales qui interagissent par l'intermédiaire d'individus se déplaçant entre ces populations. Les concepts de métapopulation et de théorie des îles sont reliés entre eux car ce sont les mêmes processus qui sont fondamentaux : la colonisation et l'extinction. Il existe cependant une différence majeure. Dans les modèles de biogéographie des îles, il existe un continent qui est la source des espèces colonisatrices et qui n'est pas sensible aux processus d'extinction. Dans le modèle des métapopulations, la source des espèces colonisatrices est l'ensemble des populations locales qui sont elles-mêmes en état de "turnover" constant et sensibles à l'extinction (Hanski 1991). Le cas des mares entourées d'une matrice terrestre entre dans le cadre des métapopulations ; les mares représentant des "patches" d'habitat. Dans ce contexte, la dispersion des organismes entre les "patches" d'habitats constitue le facteur clé pour comprendre la dynamique des populations fragmentées (Hansson 1991, Hanski 1999). La dispersion est fondamentale dans la dynamique des métapopulations non seulement car elle est nécessaire pour compenser les extinctions locales mais aussi car elle affecte à la fois la dynamique des populations locales et de la métapopulation dans son ensemble (Pulliam 1988, Hanski *et al.* 1995).

Afin d'étudier la distribution des espèces au sein d'un réseau de mares, nous avons donc choisi d'étudier cinq groupes faunistiques présentant des capacités de dispersion différentes : les Odonates et les Coléoptères (dispersion active en milieu aérien), les Amphibiens (dispersion active en milieu terrestre), les Oligochètes et les Mollusques (dispersion passive). Dans un contexte de métapopulations, de nombreux groupes faunistiques présentent une majorité d'espèces rares (Hanski 1982, 1999). Ceci pose des problèmes pratiques quant à l'analyse de la distribution d'un grand nombre d'espèces (Berglund & Jonsson 2003). Certaines méthodes statistiques, comme les Analyses Canoniques des Correspondances, ne sont pas adaptées dans le cas où de nombreuses espèces rares sont présentes. Pour étudier la distribution des espèces des cinq groupes choisis, nous avons utilisé plusieurs méthodes complémentaires. Dans un premier temps, nous avons essayé de trouver des affinités entre les espèces sur la base du coefficient de similarité de Jaccard. Nous avons ensuite étudié les facteurs pouvant influencer sur les richesses spécifiques à l'aide de régressions multiples pas à pas (*Stepwise regression*) entre les richesses spécifiques totales des différents

groupes (variables expliquées) et les variables environnementales (variables explicatives). Ceci va notamment permettre de tester si les mares entrent dans le cadre des relations espèces-surface caractéristiques des milieux insulaires ou si d'autres relations espèces-variables environnementales permettent d'expliquer les variations de richesses spécifiques. Cependant, ce type de relations espèces-variables environnementales (et notamment espèces-surface) ne prend pas directement en compte la constitution des assemblages d'espèces. Pour pallier ce manque, nous avons ensuite étudié un type de distribution caractéristique des habitats fragmentés : la distribution imbriquée des espèces ("*nested subset pattern*") où la composition en espèces des sites les plus pauvres est un sous-échantillon des espèces présentes dans les sites les plus riches (Patterson & Atmar 1986). Ceci implique que les espèces rares sont sur-représentées dans les sites riches en espèces. Ce concept de distribution imbriquée prend en compte l'information intrinsèque de la structure des communautés des "*patches*" d'habitats. L'utilisation des données de type "qui est où ?" plutôt que simplement "combien en tout et où ?" permet une interprétation plus précise de la composition faunistique des milieux (Mac Nally *et al.* 2002). Ce phénomène d'imbrication apparaît être commun dans la nature, particulièrement dans les îles ou les habitats fragmentés (Patterson & Brown 1991, Atmar & Patterson 1993, Worthen 1996, Wright *et al.* 1998). Différents processus peuvent générer des distributions imbriquées : l'extinction sélective (Patterson 1987, Bolger *et al.* 1991, Cutler 1991), la colonisation sélective (Rity & Gilpin 1987, Cook & Quinn 1995, Lomolino 1996). De plus Wright *et al.* (1998) ont étudié plusieurs facteurs pouvant contribuer à l'observation de distributions imbriquées tels que l'effet de la distance et de la surface, l'échantillonnage passif, l'imbrication des types d'habitat. L'analyse de l'imbrication fournit donc des informations importantes sur la structure des communautés et ses relations avec les variables environnementales (Worthen 1996). Par exemple, si l'imbrication se produit au sein de "*patches*" de tailles différentes, cela implique que les petits "*patches*" ne contiennent qu'un échantillon des espèces présentes dans les grands "*patches*". Dans ce cas, le degré d'imbrication peut être relié au concept de "*Single Large Or Several Small*" (SLOSS) où la question est de savoir si c'est une seule réserve de grande taille ou un ensemble de petites réserves de surface totale équivalente qui préservera le plus d'espèces (Diamond 1975, Jarvinen 1982, Simberloff & Abele 1982, Quinn & Harrison 1988). Cependant, les biotopes ne sont jamais parfaitement imbriqués ce qui complique les relations entre imbrication et SLOSS. Certaines études ont d'ailleurs trouvé des richesses spécifiques cumulées plus importantes dans des assemblages de sites de petites tailles bien que les distributions d'espèces soit imbriquées et qu'il existe des relations significatives espèces-surface (Cook

1995, Boecklen 1997). Ceci vient du fait que l'analyse de l'imbrication ne prend pas en compte le nombre d'espèces par unité de surface dans les différents sites puisque cette analyse prend en compte le rang des sites dans un classement du plus riche au plus pauvre ou du plus grand au plus petit. Cook (1995) conclue que les analyses de l'imbrication sont importantes dans le sens où elles indiquent le degré auquel les espèces rares vont avoir tendance à être présentes dans les grands sites. Pour obtenir une réponse plus complète à la question du SLOSS, il faut y combiner des analyses incorporant explicitement la surface des sites.

Les principales questions posées dans ce chapitre seront donc les suivantes : 1) quelle est la biodiversité globale du Causse de Gramat, 2) existe-t'il des relations espèces-variables environnementales et plus particulièrement espèce-surface, 3) les distributions des espèces correspondent-elles à des distributions imbriquées, 4) dans quelle mesure la surface, la qualité de l'habitat et les capacités de dispersion sont-elles liées à l'imbrication et 5) faut-il promouvoir des grandes mares ou des ensembles de petites mares ?

II. Sites d'étude

La localisation des mares étudiées dans ce chapitre est présentée dans la figure 18.

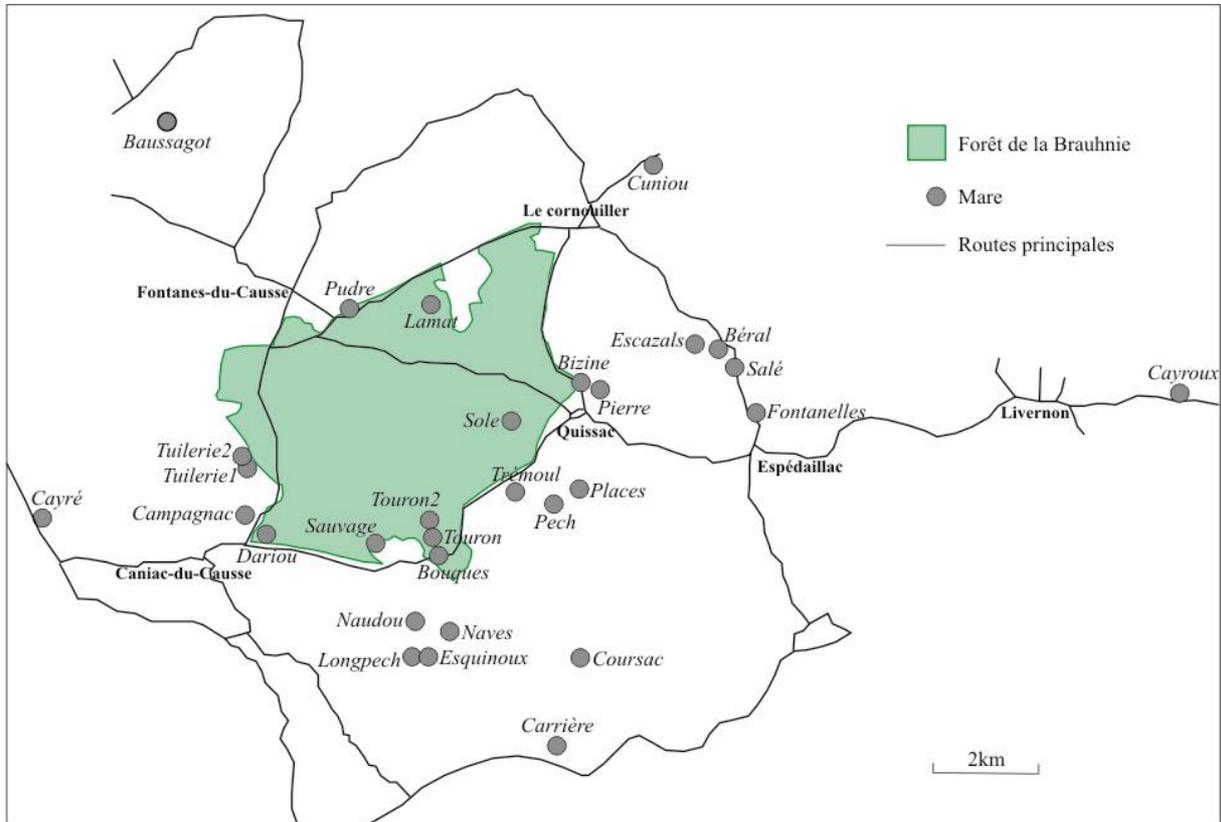


Figure 18 : Localisation des trente mares étudiées.

Les trente mares étudiées sont réparties sur 265km² du Causse de Gramat. Elles ne constituent pas la totalité des mares présentes sur cette zone mais représentent un échantillon aléatoire de ces pièces d'eau. Neuf d'entre-elles sont situées dans la forêt de la Brauhnie (défini par la charte du PNRCQ comme un site d'intérêt écologique exceptionnel). La mare de Pudre a fait l'objet de travaux de restauration. Nous différencierons les caractéristiques de cette mare avant curage (Pudreav) et après curage (Pudreap).

III. Matériel et Méthodes

3.1. Prélèvements de faune

Les mares ont été échantillonnées durant les printemps (mars) 2001 et 2002. L'échantillonnage est effectué grâce à un filet troubleau de 250 μ m de vide de maille. Des traits de troubleau sont pratiqués dans les différents substrats : vase, végétation émergée et immergée, pleine eau. Ces échantillons sont complétés par des prélèvements à la pince contre les parois des mares et sous les cailloux. Chaque prélèvement est fixé au formol 4%. Les mollusques étaient isolés à l'œil nu, dans la mesure du possible, afin de les conserver à l'alcool pour ne pas endommager leurs coquilles.

Des campagnes de prélèvements ont été effectuées en été 2001 et 2002 (entre juin et août) afin de déterminer les Odonates adultes présents sur les mares. Les adultes sont capturés à l'aide d'un filet à papillon. L'échantillonnage débute en début d'après midi, dure 2 heures par mare, durant un jour de beau temps. Seules les espèces ayant été vues en train de se reproduire sont prises en compte.

3.2. Choix des groupes étudiés

Pour l'étude de la distribution de la faune, 5 groupes ont été choisis en fonction de leurs capacités de dispersion : les deux groupes les plus diversifiés (hors Diptères ; voir plus loin) ayant une dispersion active en milieu aérien i.e. Odonates et Coléoptères, le seul groupe ayant une dispersion active en milieu terrestre i.e. les Amphibiens, les deux groupes les plus diversifiés (voir plus loin) ayant une dispersion passive i.e. Oligochètes et Mollusques.

3.3. Variables environnementales

3.3.1. *Morphométrie*

La surface

Pour les Saint-Namphaise stricts, qui sont rectangulaires, la longueur et la largeur sont relevées à l'aide d'un double décimètre. Pour les mares circulaires, nous avons relevé le diamètre. La distribution des mares en fonction de la surface est présentée dans la figure 19.

La profondeur maximale

Plusieurs relevés de profondeur sont effectués afin de déterminer la profondeur maximale de chaque point d'eau. La distribution des mares en fonction de la profondeur est présentée dans la figure 19.

3.3.2. Variables traduisant le niveau de comblement

Le pourcentage de vase

Nous avons relevé en 5 points de la mare la hauteur d'eau libre et la profondeur totale. Ceci permet de calculer la hauteur de vase en différents points de la mare. Cette valeur est ramenée à un pourcentage moyen de vase par rapport à la hauteur d'eau. La distribution des mares en fonction du pourcentage de vase est présentée dans la figure 19.

La végétation aquatique

Sur chaque point d'eau nous avons noté le pourcentage de recouvrement de la végétation immergée (vegimm) et émergée (vegem). Nous avons également recensé les principaux végétaux aquatiques présents : Characea, Potamogetonacea (essentiellement *Groenlendia densa*), Cyperacea (essentiellement *Eleocharis palustris*), Typhacea (*Typha latifolia*), Halorragidacea (*Myriophyllum* sp.) et bryophytes aquatiques. La distribution des mares en fonction du pourcentage de végétation immergée et émergée est présentée dans la figure 19.

3.3.3. Variables de caractérisation du milieu environnant

Connectivité

A partir des cartes IGN 1/25000 et du recensement des points d'eau effectué par le PNRCQ, nous avons relevé le nombre de mares présentes dans un rayon de 500m (Mare500) et de 1000m (Mare1000) autour de chaque point d'eau.

Milieu environnant

A partir des cartes IGN 1/25000 et du logiciel Mapinfo, nous avons calculé la surface de forêt, de champ et de broussailles dans un rayon de 800m autour de chaque mare. La distribution des mares en fonction du pourcentage de forêt, champ et broussaille est présentée dans la figure 19.

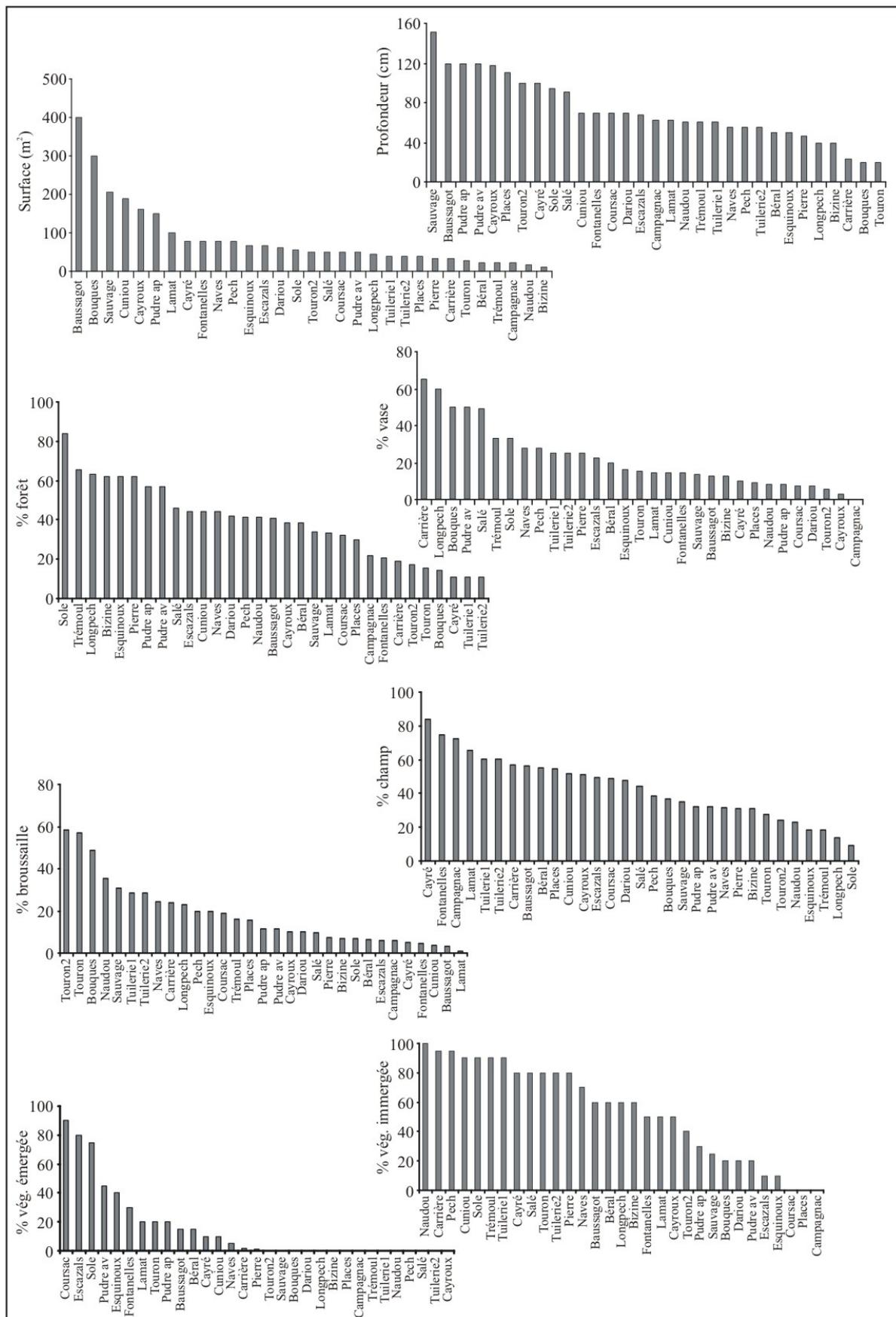


Figure 19 : Classement des mares en fonction des principaux paramètres environnementaux étudiés.

La majorité des mares sont de petite taille (85m² en moyenne) (Tab. 6). Seules 7 mares ont une surface supérieure à 100m². La profondeur maximale moyenne des mares est également faible (72cm) et 8 points d'eau ont une profondeur supérieure à 1m. Ces mares sont relativement isolées les unes des autres. 12 points d'eau n'ont aucune mare dans un rayon de 500m et 12 n'en ont qu'un seul. Le milieu environnant est principalement composé de champ et de forêt.

Tableau 7 : Valeur moyenne, minimale et maximale des principales caractéristiques des mares étudiées (n=31).

	Moyenne	Minimum	Maximum
Surface (m ²)	85	12	400
Profondeur max. (cm)	72	20	150
% vase	22	0	65
% végétation immergée	54	0	100
% végétation émergée	15	0	90
% champ	43	9	84
% forêt	39	11	84
% broussaille	18	1	58

3.4. Choix des variables prises en compte

Afin d'éviter les problèmes dus à la corrélation de certaines variables environnementales, nous avons, pour chaque groupe, réduit le nombre de variables prises en compte. Sur la base du coefficient de corrélation de Pearson, nous avons éliminé les variables corrélées entre elles.

3.5. Affinité entre espèces et similarité entre sites

Pour cette étude, nous avons utilisé le programme BIODIV (Baev & Penev 1995). Nous avons tout d'abord calculé le coefficient de similarité de Jaccard basé sur les matrices de présence/absence des différents groupes étudiés. Sur la base de ces coefficients, nous avons construit les dendrogrammes basés sur la méthode du lien moyen.

3.6. Régressions multiples pas à pas

Pour étudier l'influence de certaines caractéristiques des mares sur le nombre d'espèces présentes, nous avons effectué, pour chaque groupe, des régressions multiples pas à pas dans lesquelles le nombre d'espèces est la variable expliquée et les variables

environnementales sont les variables explicatives. Ces régressions ont été faites grâce au logiciel SPSS version 10.0.

3.7. Etude de l'imbrication des assemblages d'espèces ("The nested distribution")

L'imbrication de la distribution des espèces a été testée à l'aide du programme "*Nestedness Calculator*" développé par Atmar & Patterson (1995). Ce programme est accessible gratuitement sur <http://aics-recherche.com/research>. Ce programme utilise un modèle thermodynamique pour mesurer l'importance de l'ordre et du désordre dans la matrice de présence/absence. Le jeu de données est organisé dans une matrice de présence/absence. Les colonnes représentent les espèces classées de la plus commune à la plus rare. Les lignes représentent les sites classés du plus riche au plus pauvre en espèces. Le programme réarrange la matrice pour maximiser l'imbrication, calcule le remplissage (exprimé en %) et la température (T°) de la matrice. Puis le programme teste la probabilité de générer une matrice de température égale ou inférieure à celle calculée dans le jeu de données (Atmar & Patterson 1995). Cette probabilité est testée en comparant la température du jeu de données avec la température moyenne de 1000 matrices (appelée température du système TS°) générées au hasard par des simulations de Monte-Carlo. L'un des avantages de ce programme est que la mesure de la température (T°) est indépendante de la taille de la matrice (Wright *et al.* 1998). Une matrice parfaitement imbriquée est une matrice où les sites possèdent un sous-échantillon des espèces présentes dans les sites situés au-dessus dans la matrice. Une matrice parfaitement imbriquée (Fig. 20) présente un remplissage de 50% et une température $T^\circ=0^\circ$. Une température de 100° indique un désordre total (Atmar & Patterson 1993).

Le programme permet également de détecter des sites ou des espèces idiosyncratiques. Deux sortes de bruits contribuent à la température de la matrice : 1) les variations dues au hasard de l'environnement ou de la démographie, et 2) le bruit "cohérent" d'évènements biogéographiques spécifiques ou d'espèces à écologie particulière. Ce bruit cohérent crée des pics idiosyncratiques qui correspondent aux espèces ou aux sites qui contribuent le plus à ce bruit.

		Espèces							
		+				-			
Sites	+	1	1	1	1	1	1	1	1
	1	1	1	1	1	1	1	0	
	1	1	1	1	1	1	0	0	
	1	1	1	1	1	0	0	0	
	1	1	1	1	0	0	0	0	
	1	1	1	0	0	0	0	0	
	1	1	0	0	0	0	0	0	
	1	0	0	0	0	0	0	0	

Remplissage : 50%
T° : 0°

Figure 20 : Exemple d'une matrice théorique parfaitement imbriquée. 1 : présence de l'espèce, 0 : absence de l'espèce. Les colonnes représentent les espèces classées de la plus commune à la plus rare. Les lignes représentent les sites classés du plus riche au plus pauvre.

Afin de déterminer le ou les facteurs pouvant expliquer l'imbrication des matrices des différents groupes, les différentes variables environnementales (surface, profondeur, végétation...) sont corrélées avec l'ordre des lignes (i.e. les sites) de la matrice imbriquée au maximum en utilisant les corrélations de rangs de Spearman (Patterson & Atmar 2000).

3.8. Analyse SLOSS ("Single Large Or Several Small")

La construction de courbes d'espèces cumulées permet d'estimer si une grande mare est susceptible ou pas d'abriter plus d'espèces qu'une collection de petites mares de surface totale équivalente. Pour chaque taxa, deux courbes sont construites (Fig. 21). La première représente les richesses cumulées en fonction des surfaces cumulées pour les sites classés du plus petit au plus grand. La seconde représente les richesses cumulées en fonction des surfaces cumulées pour les sites classés du plus grand au plus petit. Les deux courbes passent par l'origine et se rejoignent à l'autre extrémité en un point représentant le nombre total d'espèces au niveau de la surface totale cumulée des sites étudiés.

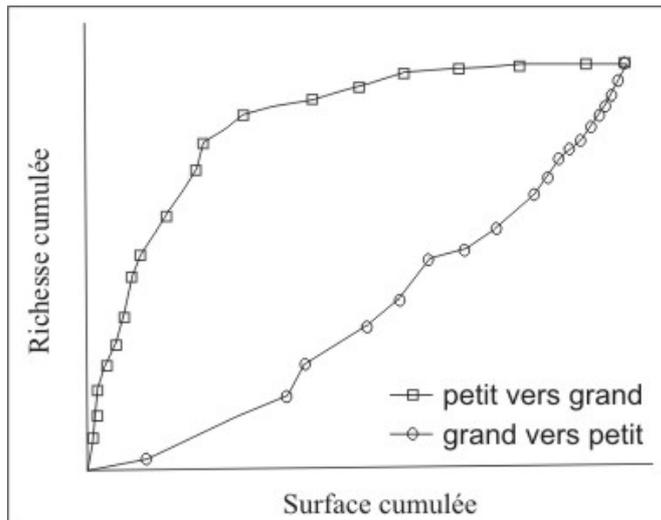


Figure 21 : Exemple d'analyse SLOSS montrant les courbes cumulées espèces-surface pour des sites classés dans un ordre croissant et décroissant de taille.

Si la courbe "grand vers petit" est constamment sous la courbe "petit vers grand" (Fig. 21), cela indique qu'un ensemble de mares de petite taille est susceptible d'abriter plus d'espèces qu'une mare de grande taille de surface équivalente. Cependant, si les deux courbes se croisent entre les deux extrêmes, l'importance de la taille des milieux s'interprète beaucoup moins aisément (Berglund & Jonsson 2003).

IV. Résultats

4.1. Inventaire

4.1.1. Biodiversité globale

Le recensement de la faune des trois mares étudiées dans le chapitre I et de celles étudiées dans ce chapitre nous permet de dresser un inventaire global de la biodiversité des macro-invertébrés et vertébrés de ces pièces d'eau à l'échelle du Causse de Gramat (Tab. 7).

Tableau 8 : Inventaire des taxons de macro-invertébrés et vertébrés recensés sur le Causse de Gramat.

Groupe taxonomique	Famille	Taxons
Oligochaeta	Tubificidae	<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)
		<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel
		<i>L. hoffmeisteri</i> Claparède
	Naididae	<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruithuisen)
		<i>Nais communis</i> Piguet
		<i>N. variabilis</i> Piguet
		<i>N. pardalis</i> Piguet
Lumbriculidae	<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller)	
	Enchytraeidae	<i>Mesenchytraeus</i> sp.
		<i>Enchytraeus</i> sp.
Hirudinae	Glossiphonidae	<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)
Mollusca	Valvatidae	<i>Valvata piscinalis</i> (Müller)
	Ancylidae	<i>Ancylus fluviatilis</i> (Müller)
	Ferrissiidae	<i>Ferrissia</i> sp.
	Planorbidae	<i>Anisus spirorbis</i> L.
	Lymnaeidae	<i>Radix labiata</i> (Rossmüller)
		<i>Lymnaea stagnalis</i> L.
		<i>Stagnicola fuscus</i> (Pfeiffer)
	Physidae	<i>Physella acuta</i> (Draparnaud)
Sphaeriidae	<i>Musculium lacustre</i> (Müller)	
Ephemeroptera	Caenidae	<i>Caenis horaria</i> (L.)
		<i>C. luctuosa</i> (Burmeister)
	Baetidae	<i>Cloeon dipterum</i> (L.)
		<i>C. simile</i> Eaton
Odonata	Lestidae	<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann)
		<i>L. virens</i> (Charpentier)
		<i>Sympecma fusca</i> (Van der Linden)
		<i>Chalcolestes viridis</i> (Van der Linden)

Groupe taxonomique	Famille	Taxons	
	Coenagrionidae	<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier) <i>Erythromma viridulum</i> (Charpentier) <i>Ceriagrion tenellum</i> (Villers) <i>Pyrrhosoma nymphula</i> (Sulzer) <i>Ischnura elegans</i> (Van der Linden) <i>I. pumilio</i> (Charpentier) <i>Coenagrion puella</i> (L.) <i>C. scitulum</i> Rambur	
	Platycnemidae	<i>Platycnemis acutipennis</i> Sélys <i>P. latipes</i> Rambur	
	Aeshnidae	<i>Anax imperator</i> Leach <i>Aeshna cyanea</i> (Müller)	
	Libellulidae	<i>Libellula depressa</i> L. <i>L. quadrimaculata</i> L. <i>Orthetrum brunneum</i> (Fonscolombe) <i>O. cancellatum</i> (L.) <i>Sympetrum striolatum</i> (Charp.) <i>S. sanguineum</i> (Müller) <i>Crocothemis erythraea</i> (Brullé)	
	Corduliidae	<i>Cordulia aenea</i> (L.)	
	<hr/>		
	Heteroptera	Pleidae	<i>Plea leachi</i> Mc Greg. & Kirk.
		Notonectidae	<i>Notonecta glauca</i> L. <i>N. obliqua</i> Gallen <i>N. maculata</i> Fabricius <i>N. marmorea</i> Delcourt
		Naucoridae	<i>Naucoris maculatus</i> Fabricius
		Nepidae	<i>Nepa cinerea</i> L. <i>Ranatra linearis</i> (L.)
	Corixidae	<i>Corixa punctata</i> Illiger <i>Sigara</i> sp. <i>Micronecta</i> sp. <i>Cymatia</i> sp. <i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber)	
	Hydrometridae	<i>Hydrometra</i> sp.	
	Veliidae	<i>Microvelia reticulata</i> Burm.	
	Gerridae	<i>Gerris gibbifer</i> Schumm. <i>G. thoracicus</i> Schumm.	
<hr/>			
Lepidoptera	Crambidae	<i>Cataclysta lemnata</i> (L.)	
<hr/>			
Coleoptera	Gyrinidae	<i>Gyrinus substriatus</i> Steph.	
	Haliplidae	<i>Haliphus heydeni</i> Wehncke <i>H. lineatocollis</i> Marsham <i>H. mucronatus</i> Stephens <i>H. variegatus</i> Sturm <i>H. obliquus</i> (Fabricius) <i>H. fulvus</i> (Fabricius)	
	Hygrobiiidae	<i>Hygrobia hermanni</i> Fabricius	
	Noteridae	<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer) <i>Gaurodytes nitidus</i> (Fabr.) <i>Rhantus pulverosus</i> (Steph.)	
	Dysticidae	<i>Hydrovatus clypaelis</i> Sharp <i>Yola bicarinata</i> (Latreille) <i>Bidessus minutissimus</i> (Germar) <i>Hygrotus inaequalis</i> Fabr. <i>Hydroporus palustris</i> L. <i>H. vagepictus</i> Fairm. & Laboulb. <i>H. planus</i> (Fabr.)	

Groupe taxonomique	Famille	Taxons
		<i>Colymbetes fuscus</i> (L.) <i>Laccophilus minutus</i> (L.) <i>Agabus nitidus</i> Fabr. <i>Hydaticus seminiger</i> (De Geer) <i>Acilius sulcatus</i> L. <i>Dytiscus marginalis</i> L. <i>Nebrioporus</i> sp.
	Hydrophilidae	<i>Hydrophilus piceus</i> L. <i>Helochares lividus</i> (Forster) <i>Hydrochara caraboides</i> ou <i>flavipes</i>
	Dryopidae	<i>Dryops</i> sp.
	Helophoridae	<i>Helophorus obscurus</i> Muls.
	Elmidae	<i>Oulimnius</i> sp. <i>Esolus</i> sp.
	Chrysomelidae	<i>Plateumaris</i> sp.
Megaloptera		
	Sialidae	<i>Sialis lutaria</i> (L.)
Trichoptera		
	Ecnomidae	<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur)
	Phryganeidae	<i>Agrypnia varia</i> (Fabricius)
	Limnephilidae	<i>Glyphotaelius pellucidus</i> (Retzius) <i>Halesus</i> sp. <i>Limnephilus binotatus</i> (Curtis) <i>Limnephilus</i> cf. <i>politus</i> (McLachlan)
Diptera		
	Chaoboridae	<i>Chaoborus obscuripes</i> (Van der Wulp) <i>C. nyblaei</i> (Zetterstedt) <i>C. pallidus</i> (Fabricius) <i>C. crystallinus</i> (De Geer)
	Culicidae	<i>Anopheles claviger</i> (Meigen) <i>A. maculipennis</i> Meigen <i>Culex hortensis</i> Ficalbi <i>C. pipiens pipiens</i> L.
	Ceratopogonidae	<i>Phaenobezzia</i> sp.1 <i>Phaenobezzia</i> sp.2 <i>Phaenobezzia</i> sp.3 <i>Bezzia</i> sp. <i>Palpomyia</i> sp. <i>Culicoides</i> sp.
	Chironomidae	<u>Voir chapitre I</u>
	Tipulidae	<i>Tipula</i> sp.1 <i>Tipula</i> sp.2
	Syrphidae	<i>Eristalinus</i> sp.
	Empididae	
	Psychodidae	
	Dolichopodidae	
	Stratiomyidae	<i>Odontomyia ornata</i> (Meigen) <i>Stratiomys potamida</i> Meigen
Urodela		
	Salamandridae	<i>Triturus helveticus</i> Razoumowsky <i>Triturus marmoratus</i> Latreille <i>Salamandra salamandra</i> (L.)
Anoura		
	Bufo	<i>Bufo bufo</i> (L.)
	Discoglossidae	<i>Alytes obstetricans</i> (Laur.)
	Hylidae	<i>Hyla meridionalis</i> Boett.

A l'échelle du Causse de Gramat, nous avons recensé jusqu'à présent un total de 172 espèces de macro-invertébrés (dont 40 espèces de Chironomidae) et 6 espèces de vertébrés. On peut noter que l'inventaire des Chironomidae est issu du premier chapitre seulement. Le nombre d'espèces de Chironomidae à l'échelle du Causse de Gramat est donc sûrement fortement sous-estimé.

Les Diptères sont le groupe le plus diversifié avec 66 taxons soit 36,6% du total des macro-invertébrés recensés (Fig. 22). Viennent ensuite les Coléoptères (33 taxons ; 19,2%), les Odonates (24 espèces ; 14%), les Hétéroptères (17 espèces ; 9,9%), les Oligochètes (13 espèces ; 7,6%), les Mollusques (9 espèces ; 5,2%), les Trichoptères (6 espèces ; 3,5%), les Ephéméroptères (4 espèces ; 2,3%) et enfin les Mégaloptères, Lépidoptères et Achètes (1 espèce de chaque ; 0,6%).

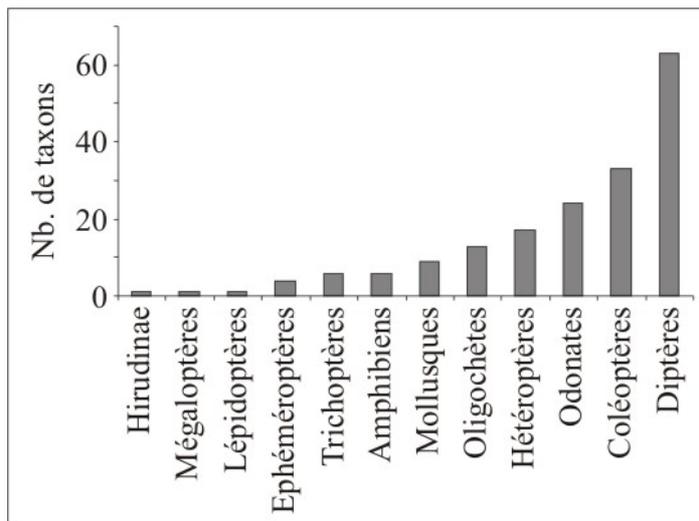


Figure 22 : Nombre de taxons des différents groupes recensés sur le Causse de Gramat.

D'un point de vue quantitatif (Fig. 23), le peuplement des mares est dominé principalement par les Oligochètes et les Diptères. Les Hirudinae, bien que très peu diversifié (1 espèce : *H. stagnalis*), peuvent être très abondant dans les mares où l'espèce est présente (en moyenne 938 ind/m² à Naves). C'est également le cas des Ephéméroptères dont la densité moyenne annuelle est de 353 ind/m². Les principaux groupes de prédateurs macro-invertébrés (Coléoptères, Odonates et Hétéroptères) sont en général peu abondants (entre 15 et 94 ind/m²).

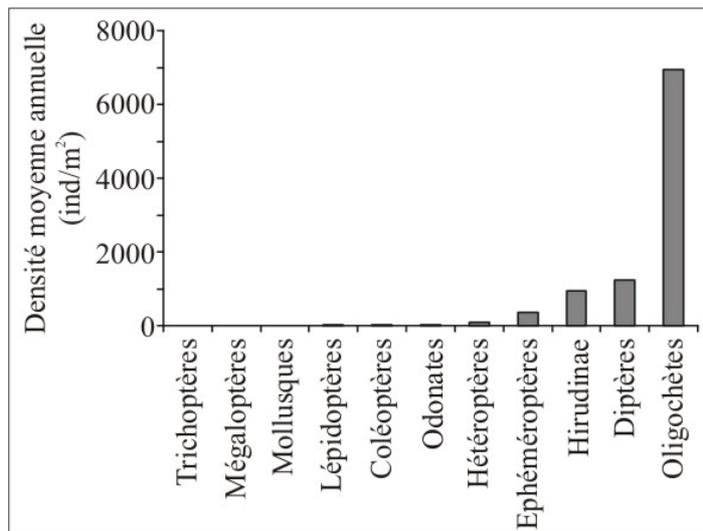


Figure 23 : Exemple de densité moyenne annuelle des différents groupes de macro-invertébrés dans une mare du Parc naturel régional (mare de Naves). D'après Cayrou (2004).

Nous allons maintenant détailler les cinq groupes choisis : Odonates, Coléoptères, Amphibiens, Oligochètes et Mollusques.

4.1.2. Odonates

Les résultats de l'inventaire des Odonates sont présentés dans le tableau 8. 20 espèces ont été déterminées sur les 22 mares prospectées. Ces 20 espèces appartiennent à 5 familles : Lestidae, Plactycnemidae, Coenagrionidae, Aeshnidae et Libellulidae. Nous avons également relevé la présence occasionnelle de 2 espèces de Calopterygidae : *Calopteryx virgo meridionalis* (L.) et *C. xanthostoma* (Charpentier). Ces espèces sont typiques des eaux courantes et claires. Les individus capturés étaient certainement en transit entre le ruisseau de l'Alzou au nord (commune de Gramat), la vallée du Célé au sud-est du département et les ruisseaux du Céou et du Vers à l'ouest (communes de Montfaucon et de Souломès). Ces Calopterygidae ne se reproduisant pas dans les mares nous ne les prendrons pas en compte pour l'étude de la biodiversité de ces milieux sur le Causse de Gramat. On peut également souligner la capture d'un mâle d'*Hemianax ephippiger* (Burmeister) le 26 mai 2000. Cet Aeshnidae est une espèce migratrice provenant d'Afrique. Des individus migrants peuvent ainsi se rencontrer en Europe. Elle peut se reproduire en Europe méridionale (Aguilar *et al.* 1985). Une fois encore, cette espèce ne se reproduisant pas dans les mares, elle n'a pas été prise en compte dans le reste de l'étude.

Tableau 9 : Inventaire des Odonates dans les 22 mares échantillonnées. 0 : absence, 1 : présence.

	Touron2	Baussagot	Béral	Cartière	Cayré	Cunton	Escazals	Esquinox	Bouques	Fontannes	Lamat	Naudou	Naves	Pech	Salé	Sauvage	Sole	Touron	Témoul	Tuilier1	Tuilier2	Coursac	Places	Longpech	Bizine	Campagnac	Cayroux	Dartou	Pierre	Pudre av	Pudre ap	Fréquence relative
<i>Libellula depressa</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0							1	0,86
<i>Coenagrion puella</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0							1	0,82
<i>Anax imperator</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0							1	0,77
<i>Coenagrion scitulum</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0							1	0,54
<i>Aeshna cyanea</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0							0	0,50
<i>Orthetrum cancellatum</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0							1	0,50
<i>Sympetrum sp.</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0							0	0,50
<i>Crocothemis erythraea</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0							1	0,41
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0							0	0,36
<i>Chalcolestes viridis</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0							0	0,18
<i>Ischnura elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							1	0,09
<i>I. pumilio</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							1	0,09
<i>Lestes sponsa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							1	0,09
<i>Ceragrion tenellum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							1	0,09
<i>Lestes virens</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							0	0,04
<i>Enallagma cyathigerum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							1	0,04
<i>Erythronma viridulum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							0	0,04
<i>Platynemis latipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0							0	0,04
<i>P. acutipennis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0							0	0,04
<i>Orthetrum brunneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0							0	0,04
Richesse spécifique	4	8	9	7	8	7	6	6	6	7	9	4	4	5	5	10	5	3	5	4	5	6	6	0						11		

Les 20 espèces identifiées sont typiques des milieux stagnants. 7 espèces ont des fréquences relatives (FR) supérieures à 0,5 : *L. depressa* (FR=0,86), *C. puella* (FR=0,82), *A. imperator* (FR=0,77), *C. scitulum* (FR=0,54), *A. cyanea* (FR=0,50), *O. cancellatum* (FR=0,50) et *Sympetrum* sp. (FR=0,50). A contrario, 10 espèces (9 Zygoptères et 1 Anisoptère) ont des fréquences relatives inférieures à 0,1 c'est à dire qu'elles ne sont présentes que dans 1 ou 2 mares. Nous considèrerons dans la suite de l'analyse que ces 10 espèces (soit 50% des espèces déterminées) peuvent être qualifiées de rares au niveau local (Fig. 24).

Les richesses spécifiques s'échelonnent de 0 (Places) à 11 espèces (Pudre ap) avec une moyenne de 6 (± 1) espèces/mare.

4.1.3. Coléoptères

Les résultats de l'inventaire des Coléoptères sont présentés dans le tableau 9. 20 espèces ont été déterminées dans les 19 mares prospectées. Ces 20 espèces appartiennent à 6 familles : Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae, Dysticidae, Hydrophilidae et Dryopidae. Les espèces inventoriées sont typiques des milieux stagnants et/ou des rivières à cours très lents. Les fréquences relatives sont plus faibles que pour les Odonates. Seul *Agabus* sp. est présent dans plus de la moitié des mares échantillonnées (FR=0,63). 11 espèces (soit 55% des espèces déterminées) peuvent être qualifiées de rares avec des fréquences relatives inférieures ou égales à 0,1 (Fig. 24). Parmi les 20 espèces présentes dans ces mares, 3 ne seront pas prises en compte dans le reste de l'analyse : *G. substriatus*, *D. marginalis* et *H. piceus*. En effet, la présence de ces 3 espèces dans les mares a certainement été sous-estimée car elles sont difficiles à capturer à l'état adulte (forte mobilité et faible densité d'individus) et nous n'avons jamais échantillonné de larves.

Les richesses spécifiques s'échelonnent de 1 à 10 espèces (Esquinoux) avec une moyenne de 3 (± 1) espèces/mare.

Tableau 10 : Inventaire des Coléoptères dans les 19 mares échantillonnées. 0 : absence, 1 : présence.

	Touron2	Baussaget	Béral	Carrière	Cayré	Cunio	Esquinox	Bouques	Fontanelles	Lamat	Naudou	Pech	Salé	Sole	Touren	Trémoul	Tuilier1	Tuilier2	Coursac	Places	Longpech	Bizine	Campagnac	Cayroux	Dartou	Pierre	Pudre av	Pudre ap	Fréquence
<i>Agabus</i> sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0,63
<i>Haliphus lineatocollis</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0,31	
<i>H. heydeni</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0,26	
<i>H. variegatus</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0,21	
<i>Acilius sulcatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,21	
<i>Gyrinus substriatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0,16	
<i>Hygrobia hermanni</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,16	
<i>Hydroporus palustris</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0,16	
<i>Dytiscus marginalis</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,16	
<i>Yola bicarinata</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,10	
<i>Laccophilus minutus</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,10	
<i>Hydrophilus piceus</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,10	
<i>Dryops</i> sp.	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0,10	
<i>Hydrovatus clypaelis</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	
<i>Haliphus obliquus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	
<i>Hygrobia inaequalis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	
<i>Hydroporus planus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0,05	
<i>Hydaticus seminiger</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	
<i>Haliphus fulvus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0,05	
<i>H. mucronatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	
Richesse spécifique	6	6	6	2	6	10	1	2	5	2	1	1	1	1	2	3	4	1	2	1	2	1	2	3	4	1	0	0,05	

Tableau 11 : Inventaire des Amphibiens dans les 26 mares échantillonnées. 0 : absence, 1 : présence.

	Touron2	Baussagot	Béral	Carrière	Cayré	Cunio	Escazals	Esquinox	Bouques	Fontanelles	Lamat	Naudou	Naves	Pech	Salé	Savage	Sole	Touren	Trémoul	Tuilier1	Tuilier2	Coursac	Places	Longpech	Bizine	Campagnac	Cayroux	Dartou	Pierre	Pudre av	Pudre ap	Fréquence relative
<i>Bufo bufo</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0,58	
<i>Alytes obstetricans</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,35	
<i>Hyla meridionalis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,04	
<i>Triturus helveticus</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0,61	
<i>T. marmoratus</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0,31	
<i>Salamandra salamandra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0,23	
Richesse spécifique	0	3	1	2	2	4	4	4	1	1	4	4	1	1	1	5	0	2	1	1	1	1	1	5	3	2	3	1	3	0		

Tableau 12 : Inventaire des Mollusques (21 mares échantillonnées) et des Oligochètes (16 mares échantillonnées). 0 : absence, 1 : présence.

	Touron2	Baussagot	Béral	Cartière	Cayré	Cunton	Escazals	Esquinox	Bouques	Fontanelles	Lamat	Naudou	Naves	Pech	Salé	Sauvage	Sole	Touron	Témoul	Tuilier1	Tuilier2	Coursac	Places	Longpech	Bizine	Campagna	Cayroux	Dartou	Pierre	Pudre av	Pudre ap	Fréquence relative
<i>Radix labiata</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0,33	
<i>Musculium lacustre</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,19	
<i>Anisus spirorbis</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,14	
<i>Ancylus fluviatilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,09	
<i>Ferrissia</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,09	
<i>Lymnaea stagnalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,09	
<i>Stagnicola fuscus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	
<i>Physella acuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,05	
Richesse spécifique	1	2	1	2	2	3	0	2	2	0	2	0	2	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	1	
<i>Dero nivea</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0,56	
<i>T. tubifex</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0,56	
<i>Nais variabilis</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0,44	
<i>Dero digitata</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,25	
<i>Nais communis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0,25	
<i>Lumbriculus variegatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,19	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,12	
<i>Nais pardalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,12	
<i>Limnodrilus claparedetanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,06	
<i>Enchytraeus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,06	
Richesse spécifique	1	4	0	0	0	3	4	4	1	1	3	0	3	0	0	4	1	2	0	0	0	5	0	1	0	4	1	1	4	0	0,06	

4.1.4. Amphibiens

Les résultats de l'inventaire des Amphibiens sont présentés dans le tableau 10. 6 espèces ont été déterminées dans les 26 mares prospectées. Les espèces dominantes sont le triton palmé (*Triturus helveticus*, FR=0,61) et le crapaud commun (*Bufo bufo*, FR=0,58). La rainette méridionale (*Hyla meridionalis*) n'a été recensée que dans une mare (Escazals). C'est une espèce qui ne semble pas fréquente sur le Causse. Cependant, cette espèce est très discrète avec des mœurs crépusculaires et nocturnes. Il est donc probable que nous avons sous estimé sa présence dans certaines mares. Tous les amphibiens étant protégés au niveau national, leur présence confère aux points d'eau les abritant une forte valeur de conservation.

Les richesses spécifiques s'échelonnent de 0 (Baussagot, Touron et Pudre av) à 5 espèces (Sole et Longpech) avec une moyenne de 2 (± 1) espèces/mare.

4.1.5. Mollusques

Les résultats de l'inventaire des Mollusques sont présentés dans le tableau 11. 8 espèces ont été déterminées dans les 21 mares prospectées. Ces 8 espèces appartiennent à 6 familles : Ancyliidae, Ferrissiidae, Planorbidae, Lymnaeidae, Physidae et Sphaeriidae. L'espèce dominante dans les mares est *Radix labiata* avec une fréquence relative de 0,33. Cinq espèces (soit 62% des espèces déterminées) peuvent être qualifiées de rares avec des fréquences relatives inférieures à 0,1 (Fig. 24).

Les richesses spécifiques s'échelonnent de 0 (9 mares) à 3 espèces (Esquinoux et Cayroux) avec une moyenne de 1 espèce/mare.

4.1.6. Oligochètes

Les résultats de l'inventaire des Oligochètes sont présentés dans le tableau 11. 10 espèces ont été déterminées dans les 16 mares prospectées. Ces 10 espèces appartiennent à 4 familles : Naididae, Tubificidae, Lumbriculidae, Enchytraeidae. Les espèces dominantes dans les mares sont *Dero nivea* et les Tubificidae avec soies capillaires avec une fréquence relative de 0,56. Les Tubificidae à soies capillaires immatures sont très certainement des *Tubifex tubifex*, seule espèce de ce groupe identifiée à l'état adulte mature. De plus, la chaetotaxie des individus immatures correspond à celle de *Tubifex tubifex*. Quatre espèces (soit 40% des

espèces déterminées) peuvent être qualifiées de rares avec des fréquences relatives inférieures ou égales à 0,12 (Fig. 24).

Les richesses spécifiques s'échelonnent de 1 (6 mares) à 5 espèces (Places) avec une moyenne de 3 (± 1) espèces/mare.

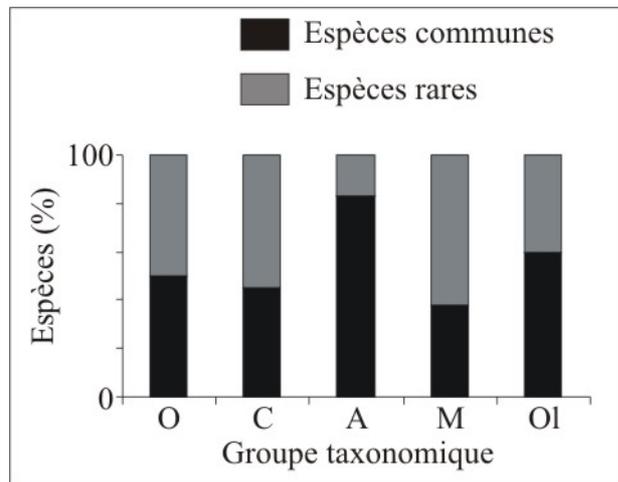


Figure 24 : Pourcentages d'espèces communes et d'espèces rares dans les différents groupes taxonomiques étudiés. O : Odonates, C : Coléoptères, A : Amphibiens, M : Mollusques, Ol : Oligochètes.

4.2. Affinité entre espèces et similarité entre mares

Les similarités moyennes des mares (Tab. 12) basées sur les distributions des Odonates ($C_j=0,41$) et des Amphibiens ($C_j=0,34$) sont significativement plus importantes que celles basées sur les distributions des Coléoptères, des Mollusques et des Oligochètes (Test-U de Mann-Whitney, $p<0,01$). Les distributions des espèces de ces trois derniers groupes sont peu homogènes et très variables. Il en est de même pour les affinités entre espèces (Tab. 12).

Tableau 13 : Valeur moyenne du coefficient de Jaccard (C_j) pour l'affinité entre espèces et la similarité entre mares des différents groupes taxonomiques étudiés.

	Espèces	Mares
Odonates	0,17	0,41
Coléoptères	0,10	0,15
Amphibiens	0,25	0,34
Mollusques	0,10	0,23
Oligochètes	0,14	0,22

4.2.1. Odonates

a. Affinité entre espèces (Fig. 25)

Le dendrogramme représentant les affinités entre espèces (Fig. 25) permet de distinguer 3 principaux groupes d'espèces. Le groupe 1 rassemble les espèces les plus communes (FR>0,3). Le groupe 2 rassemble trois espèces rares que l'on ne trouve que dans une seule mare (Sauvage). Le groupe 3 et les deux espèces restantes (*E. viridulum* et *L. virens*) sont les espèces rares (FR<0,1). Au sein du groupe 1, on constate que les espèces les plus affines sont *L. depressa*, *C. puella* et *A. imperator* qui sont également les plus fréquentes (respectivement FR=0,86 ; 0,82 et 0,77) (Tab. 8). A un moindre degré d'affinité, on trouve ensuite deux groupes *C. scitulum* et *O. cancellatum* ; *A. cyanea* et *Sympetrum* sp. Ces quatre espèces ont des fréquences relatives comprises entre 0,50 et 0,54. Le peuplement odonatologique des mares du Causse du Quercy est donc dominé par un noyau de sept espèces dont trois (*L. depressa*, *C. puella* et *A. imperator*) doivent se rencontrer dans quasiment toutes les mares que les Odonates ont colonisées.

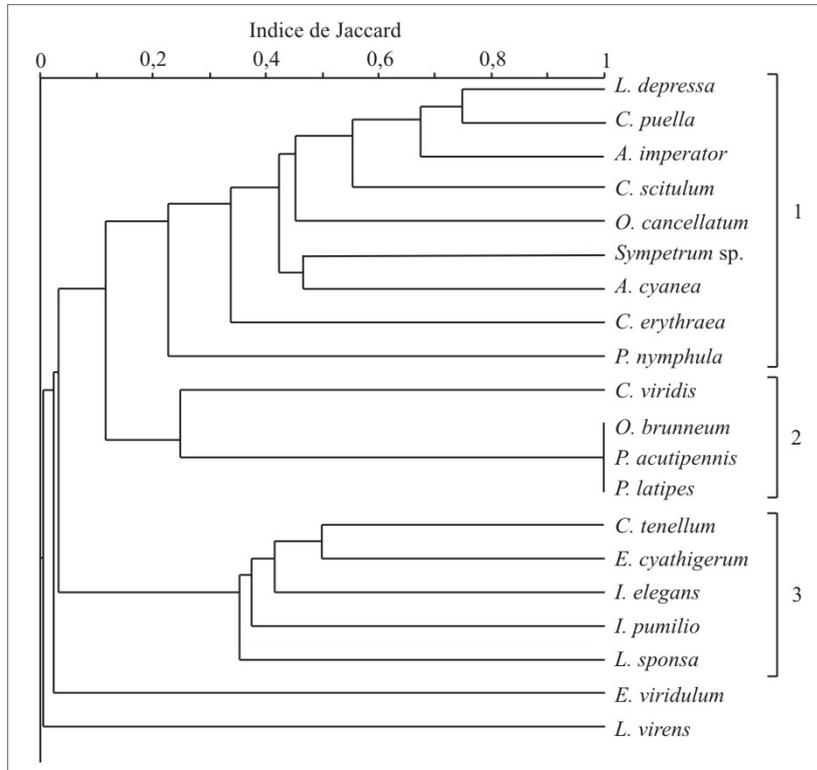


Figure 25 : Dendrogramme des affinités entre espèces d'Odonates basé sur l'indice de Jaccard.

b. Similarité entre mares (Fig. 26)

Le dendrogramme des similarités entre mares (Fig. 26) permet de mettre en évidence des groupes de mares ayant de fortes affinités. C'est par exemple le cas des mares de Béral, Cayré et Lamat. Ces trois mares sont les seules à abriter les cinq espèces les plus fréquentes et à avoir des richesses spécifiques élevées. Ce sont les trois mares qui abritent le plus d'espèces du groupe 1 défini ci-dessus. Les mares de Carrière, Cuniou et Coursac sont également très proches les unes des autres de par l'absence de *C. scitulum*, *C. erythraea* et *P. nymphula* et surtout la présence du Lestidae *C. viridis*. Les mares de Naudou, Tuilerie2 et Touron2 sont similaires de par leur faible richesse en Odonates et l'absence de nombreuses espèces du groupe 1.

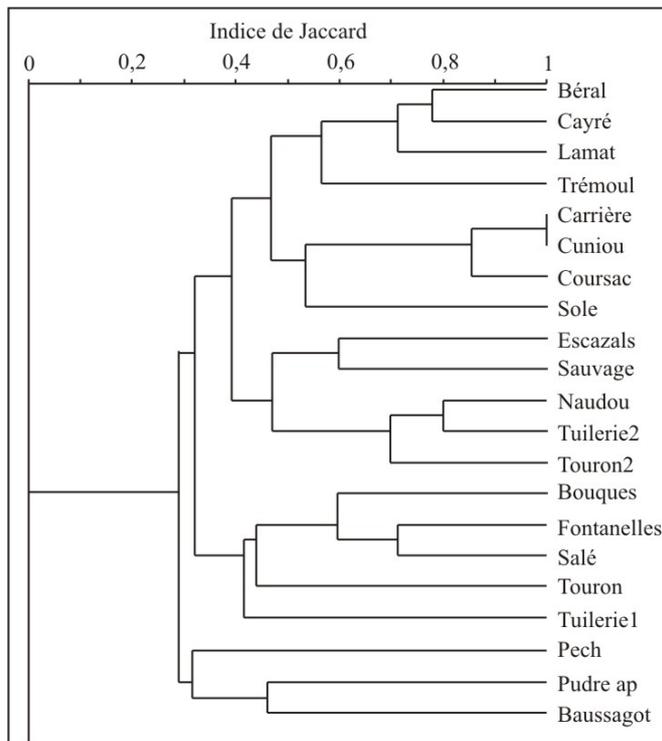


Figure 26 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Odonates.

4.2.2. Amphibiens

a. Affinité entre espèces (Fig. 27)

Les distributions des deux espèces de crapaud (*A. obstetricans* et *B. bufo*) sont très similaires. Il en est de même pour les distributions des deux espèces de tritons (*T. helveticus* et *T. marmoratus*). Les deux espèces les plus rares (*S. salamandra* et *H. meridionalis*)

s'individualisent. Concernant les Anoures, dans 89% des cas la présence du crapaud accoucheur est associée à celle du crapaud commun. Une seule mare (Carrière) ne possède que le crapaud accoucheur. Par contre, la réciproque n'est pas vraie puisque dans 47% des cas la présence du crapaud commun n'est pas associée à celle du crapaud accoucheur. Quand il est présent, le triton marbré est toujours associé au triton palmé. Quand la salamandre est présente dans une mare elle est associée dans 50% des cas aux deux espèces de tritons. Dans 33% des cas elle n'est associée qu'au triton palmé et dans 17% des cas (i.e. 1 seule mare) elle est seule. On peut également noter que cinq des six mares où la Salamandre est présente (Sole, Trémoul, Longpech, Bizine et Pierre) sont parmi les plus forestières (Fig. 19).

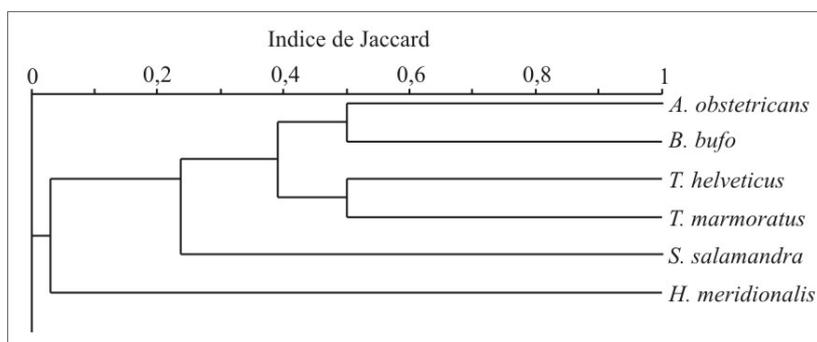


Figure 27 : Dendrogramme des affinités entre espèces d'Amphibiens basé sur l'indice de Jaccard.

b. Similarité entre mares (Fig. 28)

Le groupe 1 rassemble les mares riches en Amphibiens et qui abritent, entre autre, les 3 espèces les plus fréquentes (*T. helveticus*, *B. bufo* et *A. obstetricans*). Dans le groupe 2, on retrouve les mares qui n'abritent qu'un seul des deux crapauds : le crapaud commun. Le groupe 3 rassemble les mares qui n'abritent que des Urodèles mais qui sont exemptes d'Anoures. Parmi les mares colonisées par les Amphibiens, quatre contiennent des poissons (Pech, Salé, Sauvage et Cayroux). Au sein de ces quatre mares, trois n'abritent aucune espèce de triton. Cependant, quatre autres mares (Carrière, Trémoul, Coursac et Places) n'abritent pas de tritons tout en étant exemptes de poisson. Pour les mares de Coursac et Places, cette absence est sûrement due à l'absence de végétation immergée dans ces mares (Fig. 19). La mare de Carrière est elle située dans un contexte peu forestier (Carrière : % forêt = 20, Fig. 19). La mare de Trémoul est bien colonisée par les végétaux immergés et est située en milieu forestier. L'absence de tritons dans cette mare est donc difficilement explicable.

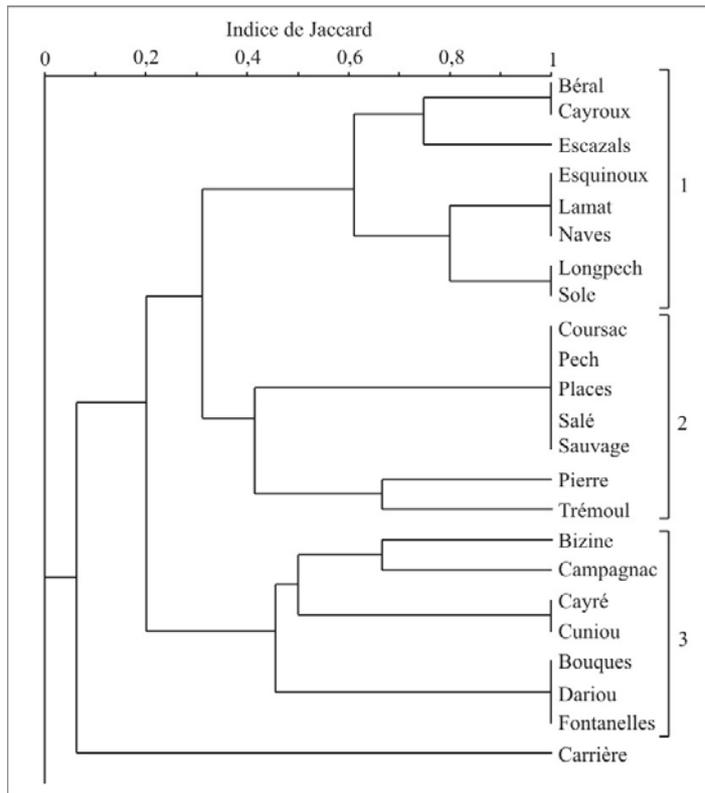


Figure 28 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Amphibiens.

4.2.3. Coléoptères

a. Affinité entre espèces (Fig. 29)

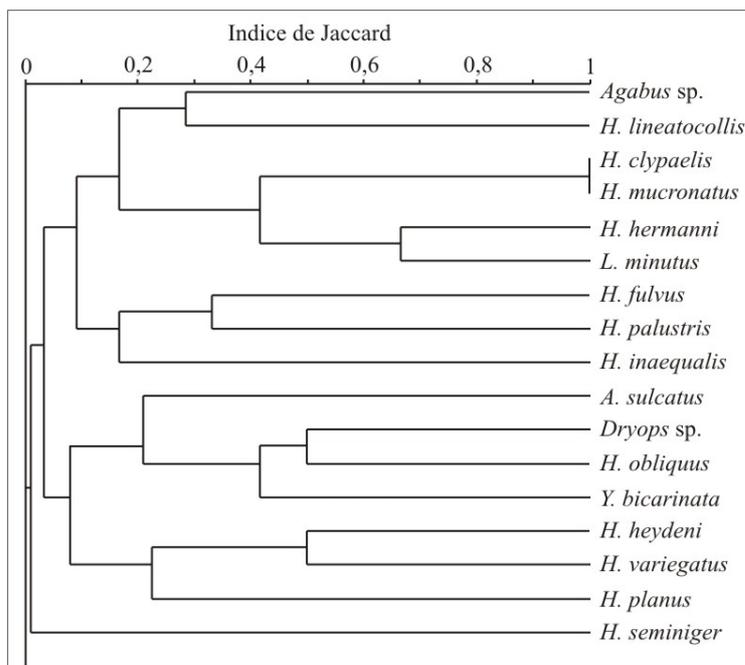


Figure 29 : Dendrogramme des affinités entre espèces de Coléoptères basé sur l'indice de Jaccard.

Comme vu dans le paragraphe 4.2., les affinités entre espèces sont peu prononcées (Coefficient de Jaccard moyen = 0,1 ; Tab. 12). Si on s'intéresse aux cinq espèces de Coléoptères les plus fréquentes (Tab. 9) on peut tout d'abord constater que *Haliphus lineatocollis* n'est jamais associé aux deux autres espèces d'*Haliphus* les plus fréquentes (*H. heydeni* et *H. variegatus*). Par contre, dans 67% des cas la présence d'*H. lineatocollis* est associée à la présence d'*Agabus* sp. L'inverse n'est absolument pas vrai puisqu' *Agabus* sp. n'est pas accompagné de *H. lineatocollis* dans huit mares sur les douze où *Agabus* sp. est présent (i.e. 67% des cas). Par contre *H. heydeni* et *H. variegatus* sont plus souvent associés. *H. heydeni* est présent dans cinq mares et dans 60% des cas il est associé à *H. variegatus*.

b. Similarité entre mares (Fig. 30)

En moyenne, les affinités entre mares sont également faibles (Coefficient de Jaccard moyen = 0,15 ; Tab. 12). On peut cependant distinguer 3 groupes de mares. Le groupe 3 rassemble les mares caractérisées par une faible diversité et l'absence du taxon le plus commun *Agabus* sp. Les groupes 1 et 2 abritent *Agabus* sp. Les mares du groupe 2 sont les seules à abriter l'association d'espèces suivantes : *Agabus* sp. + *H. heydeni* + *H. variegatus*. Les mares du groupe 1 abritent *Agabus* sp. seulement ou des associations *Agabus* sp. + *H. lineatocollis* ; *Agabus* sp. + *H. heydeni*.

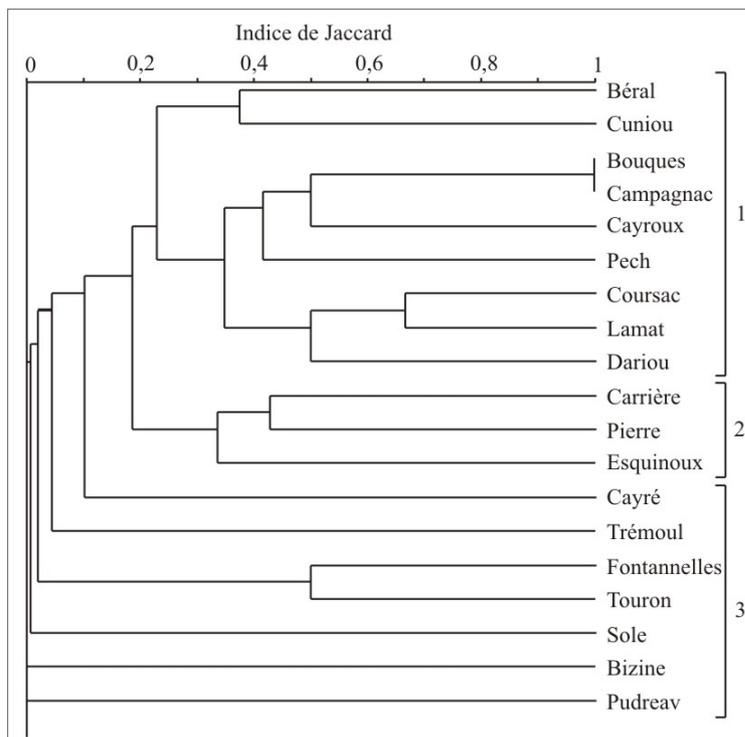


Figure 30 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Coléoptères.

4.2.4. Mollusques

a. Affinité entre espèces (Fig. 31)

Comme pour les Coléoptères, les affinités entre espèces sont peu prononcées (Coefficient de Jaccard moyen = 0,1 ; Tab. 12). Les 3 espèces les plus fréquentes ont très peu d'affinités entre elles. *Radix labiata* (FR=0,33) est principalement associée à *Physa acuta* et *Ancylus fluviatilis*. *Musculium lacustre* (FR=0,19) est principalement associé à *Stagnicola fuscus* et *Ferrissia* sp. *Anisus spirorbis* (FR=0,14) est associé à *Lymnaea stagnalis*. On peut également remarquer que lorsqu'une des trois espèces de Lymnaeidae est présente dans une mare (*R. labiata*, *S. fuscus* ou *L. stagnalis*), les deux autres ne sont pas présentes.

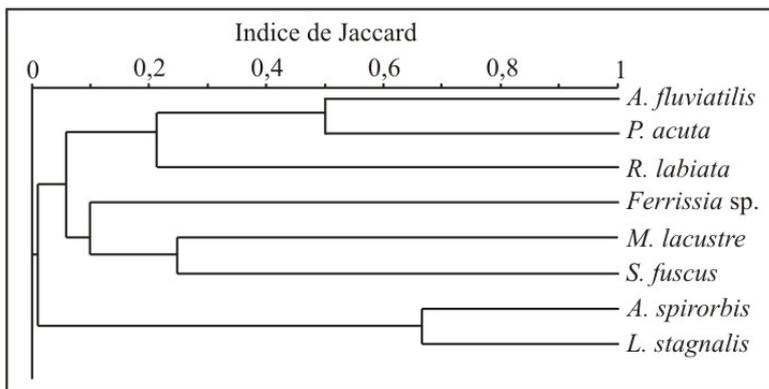


Figure 31 : Dendrogramme des affinités entre espèces de Mollusques basé sur l'indice de Jaccard.

b. Similarité entre mares (Fig. 32)

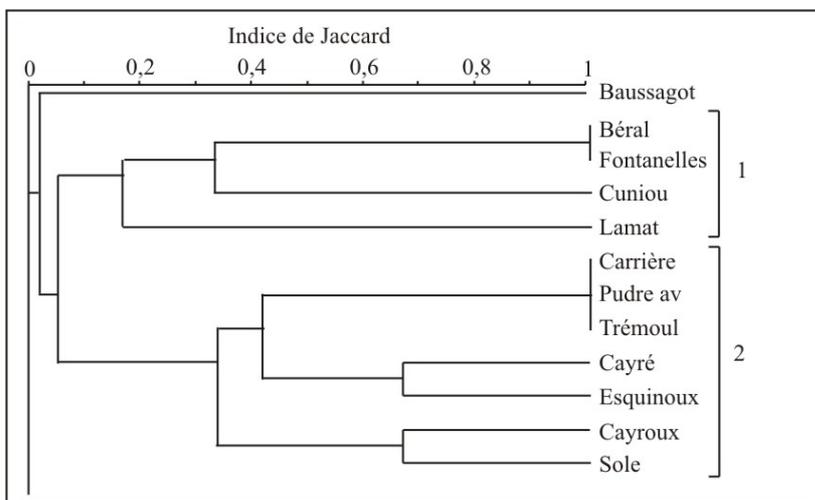


Figure 32 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Mollusques.

On peut distinguer deux groupes principaux de mares : les mares abritant l'espèce la plus commune *R. labiata* (groupe 2) et les mares où *R. labiata* est absente (groupe 1). Au sein du groupe 1, on peut distinguer une affinité plus forte entre les mares de Béral, Fontanelles et Cuniou due à la présence du Planorbidae *A. spirorbis*. Au sein du groupe 2, on peut distinguer 3 sous-groupes. Les mares de Carrière, Pudre av et Trémoul n'abritent que *R. labiata*. Cayré et Esquinoux sont les seules à abriter l'association *R. labiata* + *M. lacustre*. Cayroux et Sole sont les seules à abriter l'association *R. labiata* + *A. fluviatilis*.

4.2.5. Oligochètes

a. Affinité entre espèces (Fig. 33)

Quelques espèces d'Oligochètes présentent des affinités plus fortes. C'est par exemple les cas des deux espèces les plus communes (*T. tubifex* et *D. nivea*). Lorsqu'une de ces deux espèces est présente dans une mare, il y a deux chances sur trois que l'autre espèce s'y trouve également. *N. pardalis* et *N. communis* présentent aussi une affinité plus forte. Les deux mares où *N. pardalis* a été inventorié abritent également *N. communis* et la moitié des mares abritant *N. communis* abritent également *N. pardalis*.

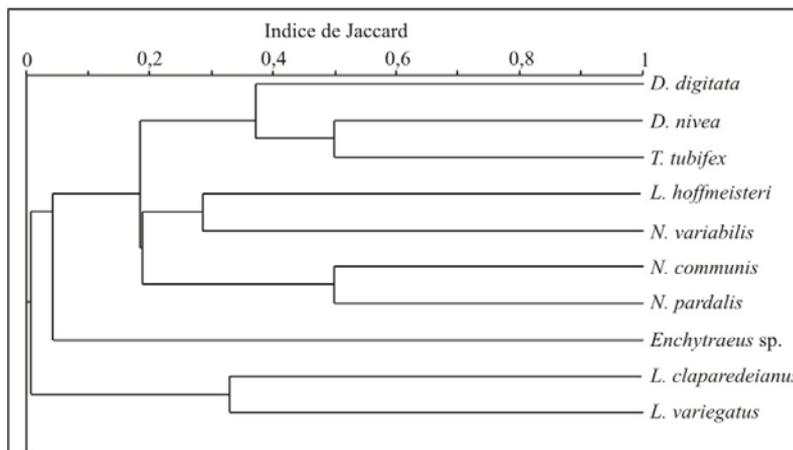


Figure 33 : Dendrogramme des affinités entre espèces d'Oligochètes basé sur l'indice de Jaccard.

b. Similarité entre mares (Fig. 34)

Le dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Oligochètes fait apparaître 3 groupes principaux de mares. Les groupes 1 et 3 sont les mares exemptes de *T. tubifex*. Les mares du groupe 1 sont les seules à abriter *L. variegatus* et les mares du groupe

3 abritent *D. nivea*. Les mares du groupe 2 sont les mares où l'on trouve *T. tubifex*. Parmi les mares échantillonnées, quatre sont colonisées par des *Typha latifolia*. Parmi ces quatre mares, trois abritent *L. variegatus* (mare du groupe 1) et une ne l'abrite pas (Pudre av). *L. variegatus* est une espèce connue pour se rencontrer dans des milieux riches en débris végétaux. Les *Typha latifolia*, lorsqu'elles meurent, enrichissent les mares en débris végétaux et ces milieux sont donc propices à l'installation de *L. variegatus*. Parmi les mares du groupe 2 on peut distinguer 3 sous-groupes : les mares présentant l'association *T. tubifex* + *D. digitata* (Carrière, Cayroux, Cuniou, Sole), les mares rassemblant les 3 espèces les plus communes (*D. nivea* + *T. tubifex* + *N. variabilis* ; Esquinoux, Pudre av) et les mares très peu diversifiées avec 1 ou 2 espèces dont *T. tubifex* (Dariou, Touron, Trémoul).

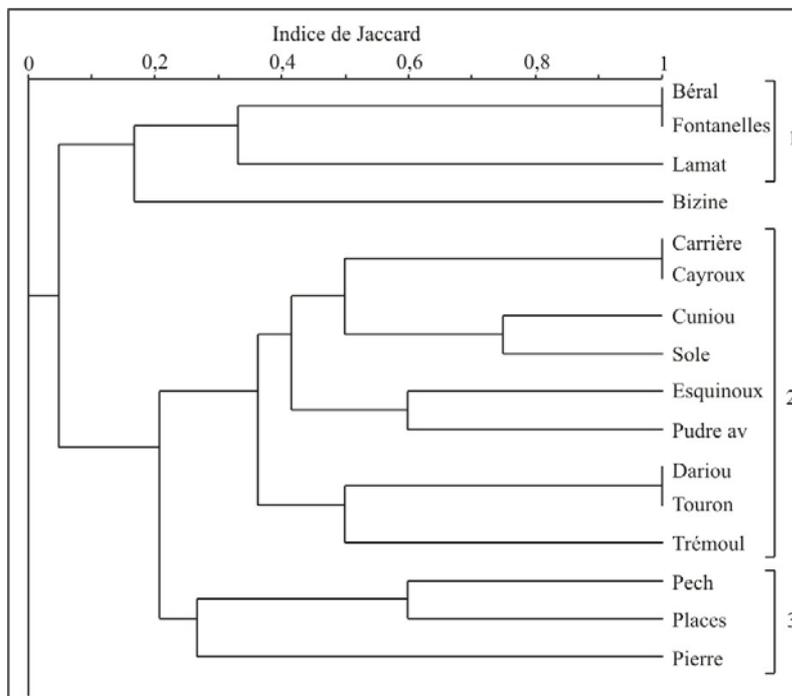


Figure 34 : Dendrogramme des similarités entre mares d'après la distribution des Oligochètes.

4.3. Choix des variables environnementales

Afin de choisir parmi les variables environnementales disponibles celles qui seront prises en compte dans les analyses suivantes, nous avons utilisé le coefficient de corrélation bivarié de Pearson. Ceci permet d'éliminer, dans chaque base de données, les variables corrélées.

Concernant les Odonates (Tab. 13), les deux variables abiotiques (surface et profondeur) sont conservées. Au niveau des variables biotiques, seules deux variables seront conservées : Vegim et Vegem. Seule une variable concernant le milieu environnant sera prise

en compte : Forêt. Pour les Coléoptères (Tab. 14), seules 3 variables ne seront pas prises en compte : Champ, Brous et Mare500. Pour les Amphibiens (Tab. 15), quatre variables ne seront pas prises en compte : Champ, Brous, Mare500 et Mare1000. Concernant les Mollusques (Tab. 16), quatre variables ne seront pas prises en compte : Champ, Brous, Mare500 et Mare1000. Pour les Oligochètes (Tab. 17), seules 2 variables ne seront pas prises en compte par la suite : Champ et Brous.

Tableau 14 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Odonates. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif.

	Surf	Prof	Vase	Vegim	Vegem	Forêt	Champ	Brous	Mare500	Mare1000
Surf		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	*
Prof			**	NS	NS	NS	NS	*	*	NS
Vase				NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegim					NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegem						NS	NS	NS	NS	NS
Forêt							**	*	NS	NS
Champ								*	NS	NS
Brous									NS	NS
Mare500										*
Mare1000										

Tableau 15 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Coléoptères. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif.

	Surf	Prof	Vase	Vegim	Vegem	Forêt	Champ	Brous	Mare500	Mare1000
Surf		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Prof			NS	NS	NS	NS	NS	***	NS	NS
Vase				NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegim					NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegem						NS	NS	NS	NS	NS
Forêt							***	NS	NS	NS
Champ								NS	NS	NS
Brous									NS	NS
Mare500										**
Mare1000										

Tableau 16 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Amphibiens. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif.

	Surf	Prof	Vase	Vegim	Vegem	Forêt	Champ	Brous	Mare500	Mare1000
Surf		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	*
Prof			NS	NS	NS	NS	NS	**	*	NS
Vase				NS	NS	NS	*	NS	NS	NS
Vegim					NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegem						NS	NS	NS	NS	NS
Forêt							***	NS	NS	NS
Champ								*	NS	NS
Brous									NS	NS
Mare500										**
Mare1000										

Tableau 17 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Mollusques. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif.

	Surf	Prof	Vase	Vegim	Vegem	Forêt	Champ	Brous	Mare500	Mare1000
Surf		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*
Prof			NS	NS	NS	NS	NS	***	*	NS
Vase				NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegim					NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegem						NS	NS	NS	NS	NS
Forêt							***	NS	NS	NS
Champ								NS	NS	NS
Brous									NS	NS
Mare500										*
Mare1000										

Tableau 18 : Matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables environnementales des mares de la matrice des Oligochètes. *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; NS : non-significatif.

	Surf	Prof	Vase	Vegim	Vegem	Forêt	Champ	Brous	Mare500	Mare1000
Surf		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Prof			NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS
Vase				NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegim					NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vegem						NS	NS	NS	NS	NS
Forêt							**	NS	NS	NS
Champ								NS	NS	NS
Brous									NS	NS
Mare500										NS
Mare1000										

4.4. Relations richesse spécifique-variables environnementales (régression multiple pas à pas)

La régression multiple pas à pas entre la richesse spécifique en Odonates et les variables environnementales prises en compte indique que seule la surface influence positivement la richesse spécifique ($r^2=0,27$; $F=7,56$; $p<0,05$).

Concernant les Coléoptères, il n'existe aucune relation significative entre les variables environnementales et la richesse spécifique.

La richesse spécifique en Amphibiens est significativement influencée par la fréquence relative de forêt dans un rayon de 800m autour de la mare ($r^2=0,30$; $F=10,12$; $p<0,01$).

Concernant les Mollusques, il n'existe aucune relation significative entre les variables environnementales et la richesse spécifique.

La régression multiple pas à pas entre la richesse spécifique en Oligochètes et les variables environnementales prises en compte indique que seul le nombre de mares dans un rayon de 500m influence négativement la richesse spécifique ($r^2=0,61$; $F=21,97$; $p<0,001$).

4.5. Etude de l'imbrication des assemblages d'espèces

Les distributions des Odonates, Coléoptères et Amphibiens sont significativement imbriquées (Tab. 18).

Tableau 19 : Valeurs de l'imbrication pour les différents taxa. NS : non-significatif.

Taxon	Remplissage de la matrice %	Température de la matrice T°	Température du système TS°	p
Odonates	31,9	26,08	56,96	<0,001
Coléoptères	15,4	14,78	30,15	<0,01
Amphibiens	39,8	19,73	45,38	<0,001
Mollusques	22,9	31,16	30,83	NS
Oligochètes	26,2	27,63	39,06	NS

Pour les Odonates, la température de la matrice est de 26,08°. Cette température est significativement différente de la température moyenne des matrices (TS=56,96°) générées au hasard par les simulations de Monte Carlo (Tab. 18, Fig. 35). Il en est de même pour les Coléoptères (Tab. 18, Fig. 36) et les Amphibiens (Tab. 18, Fig. 37). Concernant les Mollusques, la température de la matrice est de 31,16°. Cette température n'est pas

significativement différente de la température moyenne des matrices ($TS=30,83^\circ$) générées au hasard par les simulations de Monte Carlo (Tab. 18, Fig. 39). Ceci indique que la distribution des espèces de Mollusques au sein des mares ne diffère pas d'une distribution au hasard. Il en est de même de la distribution des Oligochètes (Tab. 18, Fig. 38).

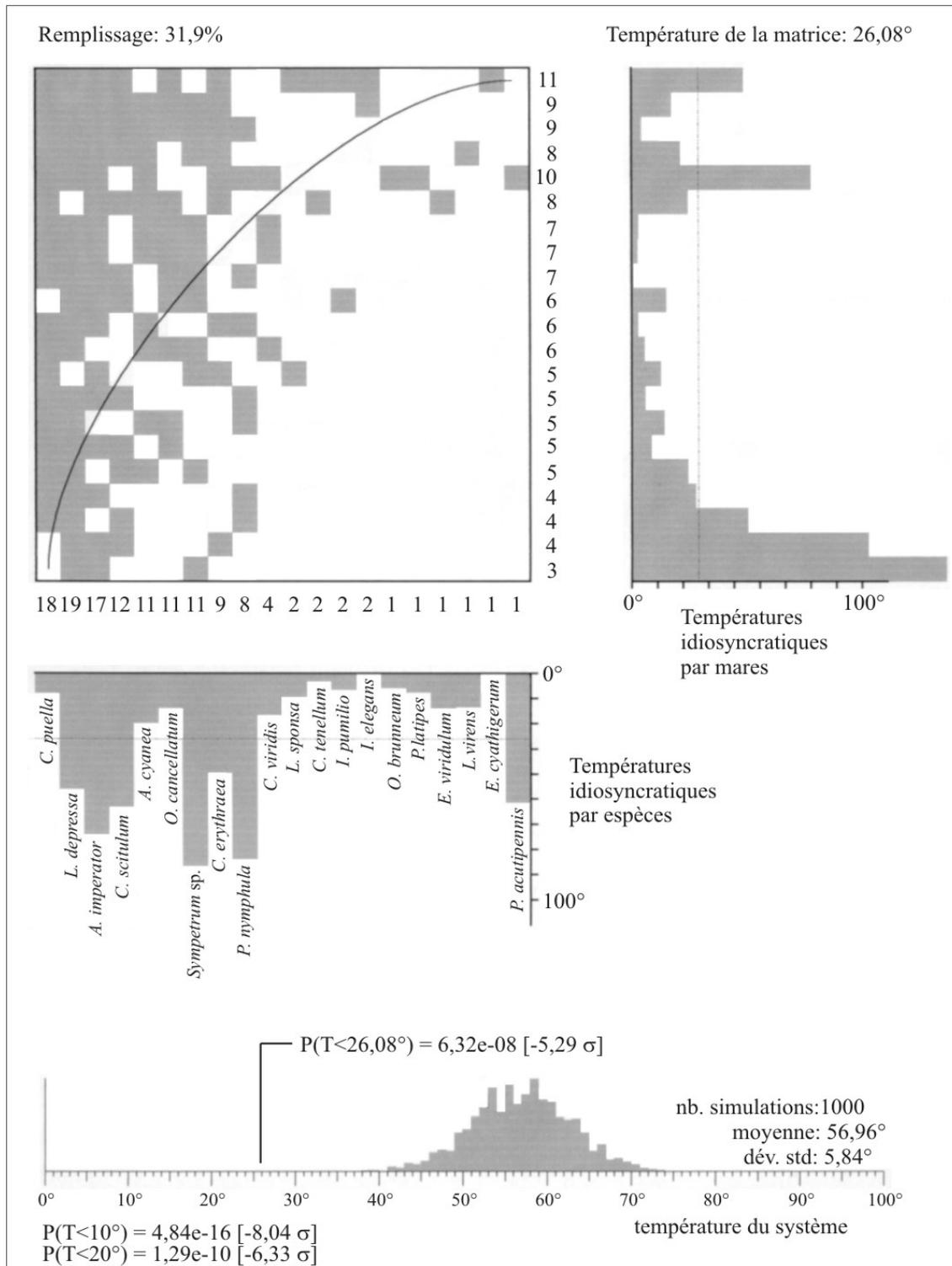


Figure 35 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Odonates avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo.

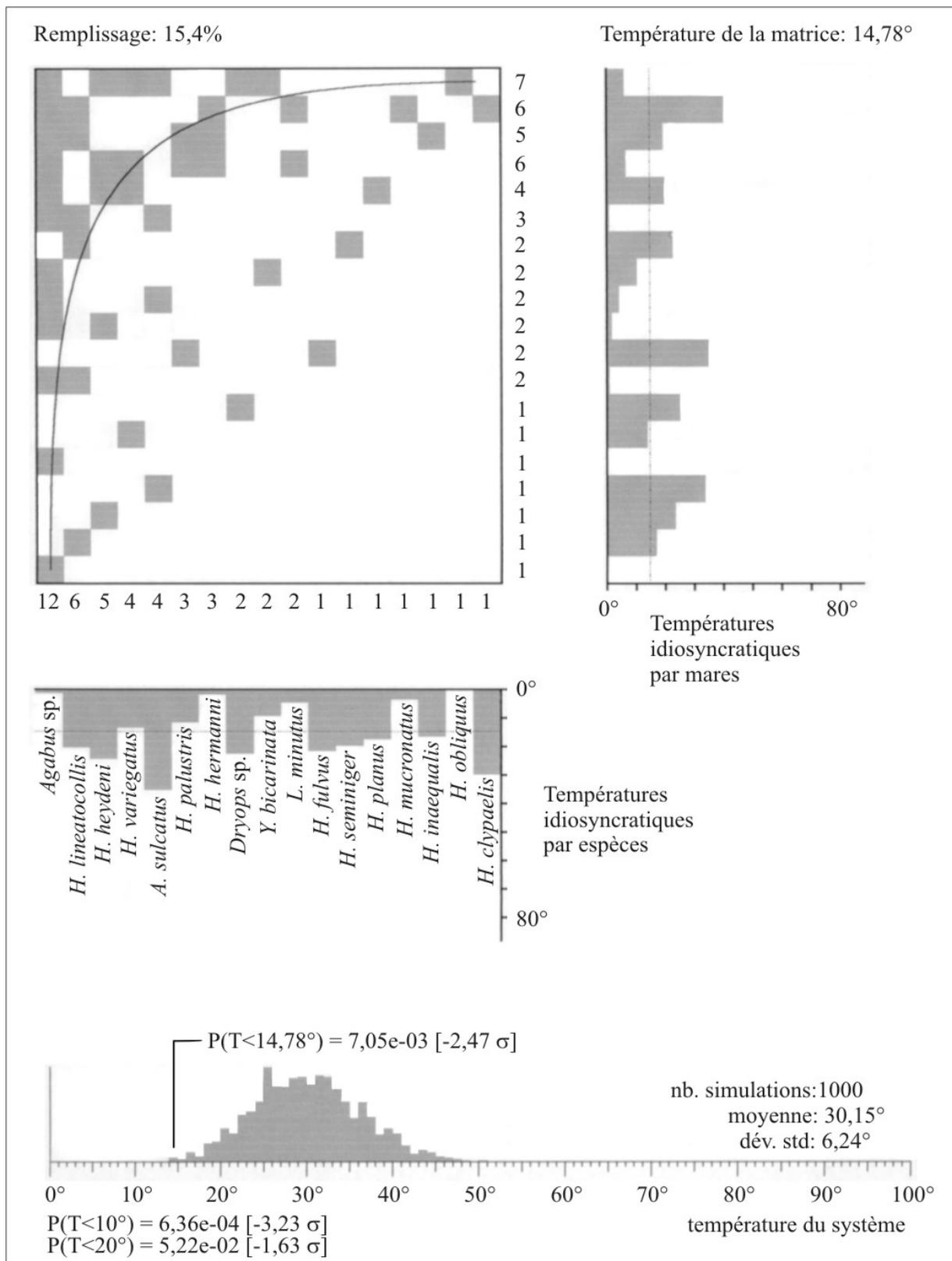


Figure 36 : Matrice imbricquée au maximum de la distribution des Coléoptères avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo.

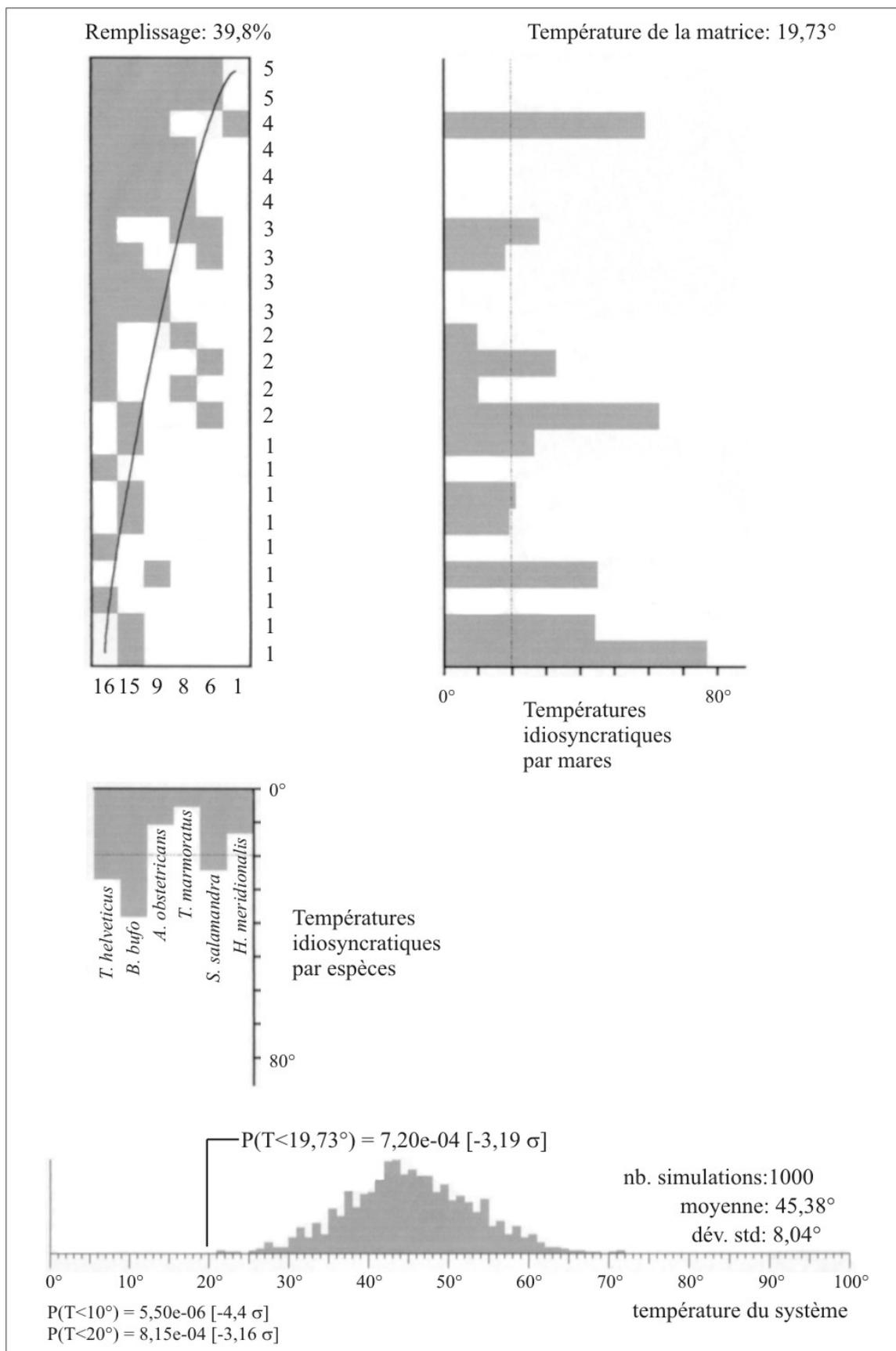


Figure 37 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Amphibiens avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo.

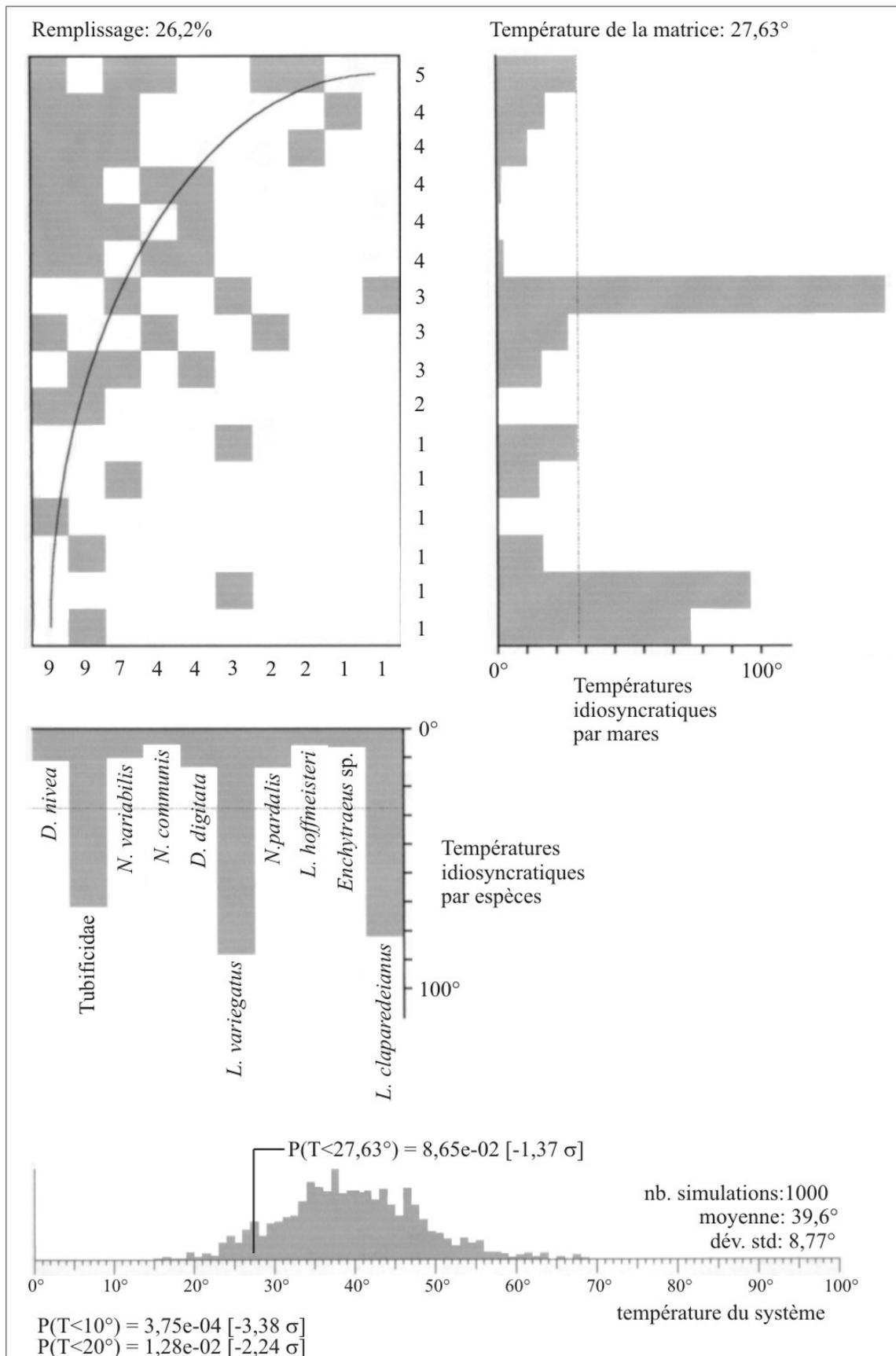


Figure 38 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Oligochètes avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo.

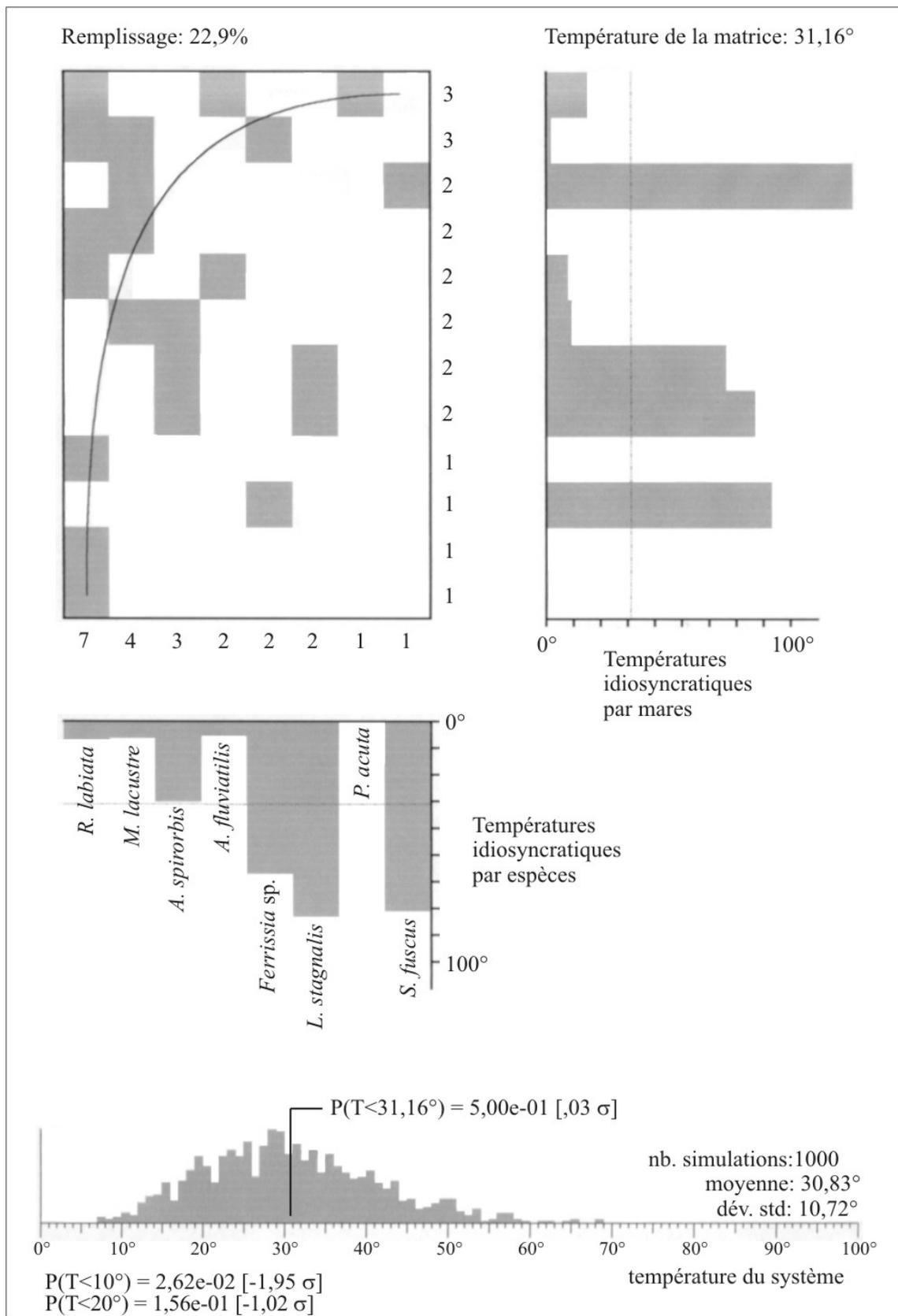


Figure 39 : Matrice imbriquée au maximum de la distribution des Mollusques avec le remplissage et la température de la matrice, les températures idiosyncratiques des mares et des espèces et la probabilité que la matrice soit générée au hasard par simulations de Monte Carlo.

Les résultats de la corrélation des rangs entre l'ordre des lignes de la matrice d'imbrication et les différentes variables environnementales sont présentés dans le tableau 19. La structure imbriquée est déterminée par la surface pour les Odonates et par la proportion de forêt autour des mares pour les Amphibiens. Concernant les Coléoptères, la structure imbriquée n'est pas corrélée avec une variable environnementale.

Tableau 20 : Corrélations des rangs de Spearman entre l'ordre des lignes de la matrice d'imbrication et les variables environnementales. Seules les corrélations significatives sont indiquées.

Taxon	Variables environnementales	r_s	p
Odonates (n=21)			
	Surface	0,586	<0,01
Coléoptères (n=19)		Aucune relation significative	
Amphibiens (n=23)			
	Forêt	0,558	<0,01

4.6. Analyse SLOSS

Les résultats de l'analyse SLOSS sont présentés dans la figure 40. Dans le cas des Coléoptères, des Amphibiens, des Oligochètes et des Mollusques la courbe "grand vers petit" reste en dessous de la courbe "petit vers grand" indiquant que les petits points d'eau ont tendance à accumuler des espèces plus rapidement que les grands points d'eau. Dans le cas des Odonates les résultats sont plus contrastés et aucune conclusion n'est possible.

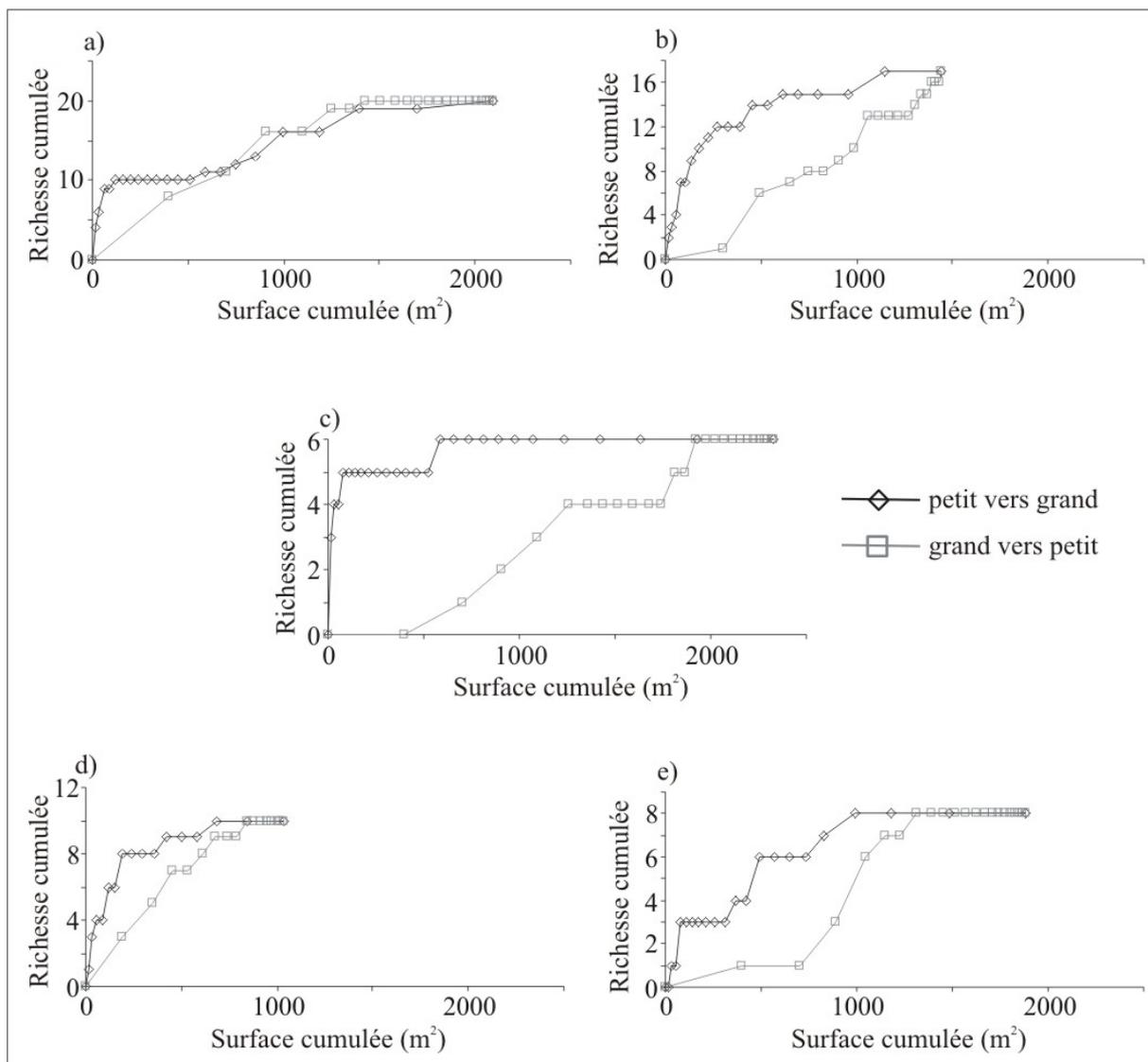


Figure 40 : Courbes cumulatives espèces-surface utilisées pour l'analyse SLOSS. a) Odonates, b) Coléoptères, c) Amphibiens, d) Oligochètes, e) Mollusques.

V. Discussion

La majorité des groupes étudiés dans cette étude présente un grand nombre d'espèces rares au niveau local. Ceci pose des problèmes pratiques quant aux choix des méthodes pour étudier la distribution des espèces. C'est pourquoi nous avons choisi d'utiliser 3 approches complémentaires : les régressions pas à pas, l'étude de l'imbrication ("*nested subsets pattern*") et l'analyse SLOSS ("*Single Large Or Several Small*").

Biodiversité du Causse de Gramat

A l'échelle du Causse de Gramat, nous avons recensé jusqu'à présent un total de 172 espèces de macro-invertébrés (dont 40 espèces de Chironomidae) et 6 espèces de vertébrés. A titre comparatif, une étude de Bazzanti *et al.* (2003) menée sur 20 mares en Italie (10 permanentes et 10 temporaires) a permis de recenser 145 taxons de macro-invertébrés. Friday (1987) a étudié 16 mares argileuses en Angleterre et déterminé 174 taxons. Une autre étude menée en Angleterre (Collinson *et al.* 1995) sur 39 mares (dont 27 permanentes) a mis en évidence un total de 208 taxons de macro-invertébrés. L'étude de Williams *et al.* (2004) portant, entre autre, sur 20 mares en Angleterre fait état de 173 espèces de macro-invertébrés dans ces milieux. Il est à noter que cette dernière étude n'a pas pris en compte les Diptères et les Oligochètes.

Nos résultats concernant l'apport des différents groupes à la biodiversité globale sont comparables à ceux de Bazzanti *et al.* (2003). Dans leur étude de 20 mares en Italie, ils ont démontré que les Diptères et les Coléoptères étaient les groupes les plus diversifiés. Ils représentent respectivement 29 et 30% de la biodiversité globale (contre 36,6 et 19,2% dans notre étude). Les Héteroptères représentent 10% des taxons comme dans notre étude, les Odonates 8% (contre 14% sur le Causse de Gramat), les Oligochètes 6% (7,6% dans notre étude) et les Mollusques 3% (5,2% dans nos sites). Des études centrées sur les Coléoptères mettent en évidence des pourcentages similaires à ceux de notre étude. Fairchild *et al.* (2000) ont étudié les Coléoptères de 18 mares aux Etats-Unis. Ils ont déterminé 77 espèces correspondant à 21% de la biodiversité globale des macro-invertébrés de leurs milieux. Hershey *et al.* (1998) ont étudié 27 zones humides aux Etats-Unis. Ils ont également trouvé que les Coléoptères représentaient 21% de la biodiversité globale de leurs milieux. De même, une étude de 2 mares permanentes en Australie a montré que les Coléoptères représentaient 28% du total des espèces (Balla & Davis 1995).

La distribution des taxons selon leur diversité spécifique (Fig. 22) est majoritairement logique compte tenu de l'importance relative des différents groupes dans les peuplements des milieux stagnants à l'échelle de l'Europe. Parmi les 3 espèces de Mégaloptères présentes dans la zone 13 de la *Limnofauna europea*, seule 1 espèce vit en milieu stagnant (*Sialis lutaria*). De même, il existe peu de Lépidoptères à larve aquatique en France (5 espèces). Ils appartiennent tous à la famille des Crambidae et ne se rencontrent en Europe que dans les milieux stagnants. De façon plus surprenante, nous n'avons recensé qu'une seule espèce d'Achètes (*Helobdella stagnalis*) dans les mares du Causse de Gramat sur les 16 espèces que l'on peut trouver en milieu stagnant dans la zone 13 de la *Limnofauna europaea*. Bazzanti *et al.* (2003) n'ont, eux aussi, recensé que deux espèces d'Achètes dans les 20 mares italiennes qu'ils ont étudiées. Les Epheméroptères sont généralement peu diversifiés dans les milieux stagnants et notamment les mares bien qu'ils puissent être parmi les groupes quantitativement dominant (Fig. 23). D'après la *Limnofauna europea* et Thomas A. (*com. pers.*), 7 espèces peuvent se rencontrer en milieu stagnant et nous en avons recensé 4 soit 57%. A contrario, il n'est pas surprenant que les Héteroptères, les Odonates, les Coléoptères et les Diptères soient bien diversifiés. Ce sont les groupes majeurs parmi les Hexapodes aquatiques. Concernant les Héteroptères, il est possible de rencontrer 49 espèces en milieu stagnant dans la zone 13 de la *Limnofauna europea*. Sur le Causse de Gramat, nous en avons recensé 17 jusqu'à présent (soit 35%). Parmi ces 17 espèces, nous avons inventorié les 4 espèces de Notonecte qu'il est possible de rencontrer. Par contre, les genres *Sigara*, *Cymatia* et *Micronecta* n'ont pas pu être déterminés à l'espèce alors qu'ils regroupent potentiellement 15 espèces différentes. La détermination de ces genres à l'espèce pourrait augmenter la diversité spécifique des Héteroptères sur le Causse de Gramat. Concernant les Odonates, il est possible de rencontrer 49 espèces en milieu stagnant dans la zone 13 de la *Limnofauna europea*. Sur le Causse de Gramat, nous en avons recensé 24 jusqu'à présent (soit 49%). Plus précisément, nous avons recensé 14 des 21 espèces de Zygoptères possibles (soit 67%) et 10 des 28 espèces d'Anisoptères (soit 36%). Les Anisoptères étant plus difficiles à capturer, il est possible qu'un effort de capture accentué sur ce dernier groupe permette d'augmenter le nombre d'espèces présentes sur le Causse. Concernant les Coléoptères, il est possible de rencontrer 184 espèces en milieu stagnant dans la zone 13 de la *Limnofauna europea*. Sur le Causse de Gramat, nous en avons recensé 33 jusqu'à présent (soit 18%). Ce groupe est sans doute celui qui, après les Diptères, permettra d'augmenter significativement le nombre d'espèce sur le Causse de Gramat. Concernant les Oligochètes, nous avons comparé les espèces recensées dans les mares du Causse de Gramat avec les espèces que nous aurions pu rencontrer dans ces milieux

selon la *Limnofauna europea* et Giani N. (*com. pers.*). Pour cette comparaison nous n'avons pas pris en compte les Enchytraeidae car la détermination a été faite au genre. De plus, cette famille abrite des espèces rencontrées aussi bien dans des biotopes aquatiques que terrestres et les spécialistes ne sont pas d'accord sur leur appartenance aux Oligochètes aquatiques. Sur le Causse de Gramat, nous avons inventorié 11 des 51 espèces que l'on aurait pu rencontrer soit 21,5%. Concernant les Mollusques Gastéropodes, nous avons recensé un pourcentage équivalent d'espèces (i.e. 22% soit 8 espèces sur 37 possibles). Par contre, nous n'avons rencontré qu'une espèce de Lamellibranche (*Musculium lacustre*) sur les 20 possibles selon la *Limnofauna europea*. Nous avons recensé 6 espèces d'Amphibiens dans les mares du Causse de Gramat. Pour les Urodèles, nous avons rencontré les 3 espèces qui pouvaient être présentes dans la région. Pour les Anoures, nous avons recensé les 3 espèces les plus fréquentes. Nous avons également capturé une Grenouille agile (*Rana dalmatina* Bonaparte) dans une mare et observé une ponte dans une autre. Cette grenouille est très terrestre et donc difficilement observable car elle ne reste que très peu de temps sur le site de ponte. Les inventaires conduits par le Parc naturel régional révèlent également la présence dans cette zone du Pélodyte ponctué (*Pelodytes punctatus* (Daudin)) et du Crapaud calamite (*Bufo calamita* Laurenti) mais nous ne les avons pas observés sur les points d'eau échantillonnés.

Richesses spécifiques et variables environnementales

Les régressions multiples pas à pas ont montré que certaines variables environnementales participaient à expliquer les richesses spécifiques en Odonates, Oligochètes et Amphibiens. Par contre, concernant les richesses spécifiques en Mollusques et en Coléoptères, aucune relation significative n'a été mise en évidence.

La régression multiple pas à pas entre les richesses en Odonates et les variables environnementales a montré que seule la surface participait à expliquer les variations de richesses spécifiques. Ce groupe semble donc suivre les relations classiques espèces-surface des milieux insulaires. Ce résultat corrobore également ceux d'autres études sur le même type de milieux (Oertli *et al.* 2002, Carchini *et al.* 2003) qui ont également démontré des relations significatives entre richesse spécifique en Odonates et surface des mares. La surface de la mare est un paramètre intégrateur de plusieurs autres paramètres. Les mares de grande surface sont à priori aptes à associer une plus grande diversité d'habitats. La diversité des substrats au sein d'un milieu peut être importante pour les adultes d'Odonates au moment de la ponte. En effet, selon les espèces, les Odonates peuvent présenter des préférences de sites d'oviposition.

Plusieurs modes d'oviposition peuvent être distingués (Miller 1987, Askew 1988). Certaines espèces déposent leurs œufs dans les tissus de plantes vivantes ou mortes (oviposition endophytique, ex. *A. imperator*, *L. sponsa*). D'autres déposent leurs œufs à la surface des plantes (oviposition épiphytique, ex. *P. acutipennis*, *Coenagrion* sp.). Enfin, certaines espèces pondent dans la vase, dans les mousses de la berge ou dispersent les œufs dans l'eau libre (oviposition exophytique, ex. *Sympetrum* sp., *Libellula* sp.). De plus, les mâles d'Odonates, et spécialement les mâles d'Anisoptères, sont des animaux très territoriaux et agressifs à l'état adulte. Corbet (1962) indique, par exemple, que lorsque la compétition pour l'espace devient importante, ce sont les petites espèces d'Anisoptères qui en souffrent le plus. Ces espèces doivent alors quitter le point d'eau. Dans certains cas, ces espèces peuvent même être mangées par les espèces les plus grandes (Corbet 1962). Les mares de grande surface peuvent donc permettre la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces.

Concernant les Amphibiens, les variations de richesse spécifique ne sont pas expliquées par la surface des mares mais sont positivement corrélées avec le pourcentage de forêt dans les environs de la mare. Au cours de leur vie, les Amphibiens doivent se déplacer de leur habitat de naissance vers un habitat terrestre puis ils devront parcourir le chemin inverse pour aller se reproduire et feront autant d'allers et retours annuels que leur longévité le leur permettra. La qualité du macro-habitat terrestre entourant les sites de reproduction est donc importante pour les Amphibiens (Beebee 1980, 1981 ; Pavignano 1988 ; Dodd & Cade 1998 ; Marty *et al.* sous presse). Les broussailles et les zones forestières sont particulièrement importantes car elles offrent des zones protégées pour les déplacements et de nombreux sites refuges lors de la phase terrestre. Plus précisément, Verell (1987) a montré que les zones boisées semblent constituer le site refuge durant la phase d'hibernation de *Triturus vulgaris* et *Bufo bufo*. Hecnar & M'Closkey (1996) ont montré que le taux de zones boisées autour des mares était la principale variable explicative des richesses spécifiques des Amphibiens. Joly *et al.* (2001) ont démontré que, entre autres variables, de fortes proportions de terrains occupés par des zones de culture étaient négativement corrélées à l'abondance de trois espèces de tritons. De plus, ces zones boisées semblent également primordiales pour favoriser les phénomènes de dispersion inter-mares des Amphibiens et principalement des tritons et salamandres (Laan & Verboom 1990).

Concernant les Oligochètes, nous avons trouvé une relation négative entre la richesse spécifique et le nombre de mares dans un rayon de 500m. D'après cette relation, la richesse spécifique diminue quand le nombre de mares autour du point d'eau étudié augmente. Bien

que cette relation soit statistiquement significative, il semble très difficile d'en donner une explication biologique. Nous reviendrons sur ce point dans le paragraphe suivant.

Imbrication des distributions des espèces et causes de cette imbrication

Les distributions des Odonates, des Coléoptères et des Amphibiens au sein du réseau de mares sont significativement imbriquées. Comme vu précédemment (voir Introduction), le phénomène d'imbrication peut être lié à des processus d'extinction, à la surface des "patches" ainsi qu'à des processus de colonisation. Dans ce dernier cas, le milieu environnant, l'hétérogénéité des "patches" et les capacités de dispersion des différentes espèces étudiées peuvent être des facteurs contribuant à l'imbrication. Dans les biotopes de type "isthmes", les processus d'extinction sélective sont prédominants alors que dans les biotopes de type "îles océaniques" ce sont les processus de colonisation sélective (Patterson & Atmar 1986, Wright & Reeves 1992). En effet, dans le premier cas, le pool d'espèces est à priori complet à l'origine alors que dans le second cas aucune espèce n'est présente.

Pour les Odonates, le gradient de surface des mares est le facteur principal de cette imbrication. Les espèces rares sont essentiellement présentes dans les grandes mares alors que les espèces communes se rencontrent dans toute la gamme de surface. Certains habitats particuliers ne sont rencontrés que dans les grandes mares qui peuvent donc abriter certaines espèces aux préférences d'habitat particulières. Par exemple, dans notre étude, la mare Baussagot (400m²) est la seule à abriter une importante surface de myriophylle. C'est également la seule mare à abriter *Erythromma viridulum*. Cette espèce est présente dans les bras morts, étangs et gravières avec de la végétation immergée, surtout cératophylle et myriophylle (Wendler & Nüß 1994). De plus, en examinant plus précisément la matrice imbriquée au maximum de la distribution des Odonates, on constate que 60% des espèces communes (FR>0,10 ; 10 espèces au total) sont des Anisoptères contre 40% de Zygoptères. A contrario, 90% des espèces rares (FR<0,10 ; 10 espèces au total) sont des Zygoptères contre 10% d'Anisoptères. Au total, 69% des espèces de Zygoptères sont rares contre seulement 14% des espèces d'Anisoptères. Les grandes espèces ont des capacités de dispersion plus importantes que les petites espèces (Michiels & Dhondt 1991, Angélibert & Giani 2003). Les espèces ayant de faibles capacités de dispersion ont tendance à être présentes dans les sites les plus grands et les plus riches. Les espèces ayant de fortes capacités de dispersion ont tendance à être présentes dans la majorité des sites. Pendant longtemps, le rôle de la colonisation dans la mise en place de distributions imbriquées n'a pas reçu beaucoup d'attention. Cependant,

Cook & Quinn (1995) ont démontré que de fortes différences de capacités de dispersion couplées à un gradient de tailles des îles étaient suffisants pour établir et maintenir un phénomène d'imbrication. De même, Loo *et al.* (2002) concluent que, dans certains cas, des potentialités de colonisation différentes peuvent influencer la mise en place de distributions imbriquées.

La distribution des Coléoptères au sein du réseau de mares est significativement imbriquée. Les espèces rares se rencontrent, en priorité, dans les sites à forte richesse spécifique. Par contre, il n'existe aucune corrélation entre le rang des mares dans la matrice d'imbrication et les variables environnementales. Fairchild *et al.* (2000) ont montré que l'assemblage des Coléoptères dans 18 mares des Etats-Unis était principalement influencé par l'âge des milieux. La majorité des espèces trouvées dans des sites nouvellement créés étaient communes alors que les espèces rares se rencontraient majoritairement dans les sites plus anciens. Cette variable n'a pas pu être prise en compte dans notre étude car nous ne connaissons pas les dates de création et/ou de dernier curage de toutes les mares. Rundle *et al.* (2002) ont, quant à eux, démontré que la richesse spécifique en Coléoptères était significativement corrélée à la surface et à la permanence des points d'eau. Ils suggèrent également que les capacités de dispersion active des Coléoptères conduisent à une distribution non hasardeuse des espèces. D'un autre côté, Oertli *et al.* (2002) n'ont pas trouvé de relation significative entre la richesse spécifique en Coléoptères et la surface de mares en Suisse. Concernant les capacités de colonisation et de dispersion, les Coléoptères sont considérés comme étant des colonisateurs rapides de nouveaux milieux (Fernando 1958, Eyre *et al.* 1992, Jeffries 1994). Les Dysticidae en particulier sont parmi les premiers grands prédateurs à coloniser de nouveaux milieux (Layton & Voshell 1991). Cependant, quand il s'agit de savoir quelles espèces arrivent en premier ou si la séquence de colonisation est définie par le temps, l'établissement dans le point d'eau de conditions d'habitat et de nourriture favorables ou des différences de capacités de dispersion, très peu d'informations sont disponibles (Fairchild *et al.* 2000). De plus, peu d'études sont disponibles concernant les capacités de dispersion individuelle des différentes espèces de Coléoptères aquatiques. Cependant la famille des Dysticidae a été plus étudiée (voir Lundkvist *et al.* (2002) pour une revue des capacités de dispersion de différentes espèces de Dysticidae). La plupart des espèces de Dysticidae possèdent de bonne capacité de dispersion bien que certaines espèces aient de faibles capacités dues à une réduction ou une absence des ailes ou des muscles alaires (Jackson 1952, 1956a, 1956b). Cette évolution vers une perte de la capacité de vol est fortement liée à des conditions stables d'habitats (Wagner & Liebherr 1992), les phénomènes migratoires étant

plus importants pour la faune des milieux temporaires que permanents. Les milieux permanents abritent plus d'espèces de Dysticidae ne pouvant pas voler et la plupart des espèces des milieux temporaires possèdent de bonnes capacités de vol (Jackson 1952, Southwood 1962). En se basant sur les informations données par Lundkvist *et al.* (2002) concernant les Dysticidae, quatre espèces dans notre étude ont de bonnes capacités de vol et des muscles alaires bien développés (*Agabus* sp., *Acilius sulcatus*, *Laccophilus minutus* et *Hydroporus planus*) ; deux espèces peuvent parfois manquer de muscles alaires (*Hygrotus inaequalis* et *Hydroporus palustris*) et il n'y a pas d'information concernant deux espèces (*Yola bicarinata* et *Hydrovatus clypaelis*). En examinant la matrice d'imbrication des Coléoptères (Fig. 36), on se rend compte que les espèces de Dysticidae ayant les meilleures capacités de vol ne sont pas forcément les plus communes (ex : *H. planus*). Nous avons également regardé si la taille des Coléoptères pouvait intervenir. Nous avons donc testé si la taille des espèces communes (taille moyenne maximale : 7,5mm) était significativement supérieure à celle des espèces rares (taille moyenne maximale : 5mm). La différence entre les deux n'est pas significative (Test-U de Mann-Whitney, $p > 0,05$). En résumé, nous ne pouvons conclure quant aux causes de la structure imbriquée de la distribution des Coléoptères.

Concernant les Amphibiens, le gradient de surface forestière dans un rayon de 800m autour des mares est une des causes de la distribution imbriquée des espèces. Les espèces les moins communes (essentiellement *Triturus marmoratus*, *Salamandra salamandra* et *Hyla meridionalis*) sont donc présentes dans les mares ayant une forte proportion de forêt dans leur milieu environnant. Concernant *H. meridionalis*, il n'existe pas d'étude précise portant sur la qualité de l'habitat terrestre favorable à cette espèce. Par contre, *S. salamandra* est une espèce essentiellement terrestre, seules les femelles adultes reviennent au bord de l'eau pour y déposer les larves. Il est reconnu que le milieu le plus favorable à la Salamandre tachetée est formé par des secteurs boisés traversés de petits ruisseaux ou abritant des mares (Griffiths 1996, Thirion *et al.* 2002). Nous avons vu que cinq des six mares où la Salamandre est présente (Sole, Trémoul, Longpech, Bizine et Pierre) sont parmi les plus forestières de l'échantillon de mares étudiées. Ce genre de milieu offre des abris ombragés et humides contre la dessiccation et les prédateurs et offre également des zones favorables pour trouver des proies. Une étude portant sur les migrations pré et post-nuptiales de *T. marmoratus* dans notre région d'étude a montré que la présence de forêt était la variable influençant en priorité la direction prise par les tritons lorsqu'ils quittent la mare (Marty *et al.* *sous presse*). Les zones forestières constituent donc le milieu refuge de cette espèce durant sa phase terrestre. Cette espèce est d'ailleurs décrite comme étant souvent associée au milieu forestier (Griffiths

1996). Les distances potentielles de dispersion des Amphibiens ne sont pas bien connues et seules quelques espèces ont été étudiées. Les variations de distance sont importantes, de moins de 100m à 1500m voir plus (voir par exemple : Turner (1960) pour *Rana pretiosa* ; Gill (1978) pour *Notophthalmus viridescens* ; Berven & Grudzien (1990) pour *Rana sylvatica* ; Baker & Halliday (1999) pour *Bufo bufo* ; Arntzen & Wallis (1991) pour *Triturus cristatus* et *T. marmoratus*). Dans ce contexte, il est difficile de lier l'imbrication de la distribution des Amphibiens avec les capacités de dispersion des différentes espèces.

Concernant les distributions des Mollusques et des Oligochètes, nous avons vu qu'il n'existe pas de structure imbriquée. Cela signifie que la distribution de ces deux groupes au sein du réseau de mares n'est pas différente d'une distribution au hasard des espèces. Les différentes espèces de Mollusques et d'Oligochètes peuvent coloniser une mare seulement si elles y sont amenées par un vecteur mais aucune preuve directe sur la nature de ces vecteurs n'a pu être apportée. Il a été évoqué dans la littérature la possibilité de dispersion des Oligochètes par l'intermédiaire d'insectes aquatiques volants, d'oiseaux ou de mammifères transportant un peu de vase. Les Oligochètes (et dans la plupart des cas leurs cocons également) ne supportent pas la déshydratation. Ce genre de transport ne peut donc être envisagé que sur de courtes distances et durant des jours où le climat est favorable (i.e. jours humides). Ceci apporte du poids au fait que la relation négative entre richesse spécifique en Oligochètes et nombre de mares dans un rayon de 500m est difficile à interpréter sur le plan biologique. Tous les Mollusques ont une dispersion passive mais aussi une reproduction sexuée. Cependant, certaines espèces sont capables d'autofécondation (voir par exemple Jarne *et al.* (2000) pour *Physa acuta*, Coutellec-Vreto *et al.* (1998) pour *Radix peregra*, Araujo & Ramos (1997) pour un bivalve *Pisidium amnicum*). L'hermaphrodisme et l'autofécondation de certaines espèces permettent donc la survie de populations composées d'un nombre restreint d'individus. Pour les autres espèces, la colonisation d'une mare implique l'arrivée d'au moins deux individus qui pourront alors se reproduire. La probabilité, à priori, que cela arrive est très faible et fortement liée au hasard. L'absence de Mollusques dans 9 des 21 mares échantillonnées (i.e. 42,8% des mares) semble confirmer le faible pouvoir colonisateur des espèces présentes.

Pour résumer, pour deux des trois groupes à dispersion active, à la fois l'imbrication de la distribution des espèces et les richesses spécifiques totales sont influencées par des variables environnementales. Concernant les Odonates, les grandes mares sont susceptibles d'abriter plus d'espèces et notamment les espèces rares. Pour les Amphibiens, les mares

forestières peuvent abriter la majorité des espèces dont les moins communes. A noter que, pour les Odonates, les capacités de dispersion des espèces participent également à l'explication de l'imbrication de la distribution. Concernant les Coléoptères, les richesses spécifiques ne sont expliquées par aucune des variables prises en compte dans cette étude. Cependant la distribution des espèces ne correspond pas à une distribution au hasard mais nous n'avons pas d'explication précise quant aux facteurs influençant l'imbrication de la distribution. Concernant les Mollusques et les Oligochètes, qui sont des animaux à dispersion passive, les résultats indiquent que la distribution des espèces est identique à une distribution au hasard au sein du réseau de mares.

Analyse SLOSS

Dans des conditions d'imbrication parfaite et de fortes relations espèces-surface, il est clair qu'un seul grand site contient plus d'espèces qu'une combinaison de petits sites de surface équivalente. Cependant, une imbrication parfaite ne peut être observée dans un système naturel. Même dans le cas où la relation entre l'imbrication et la surface est statistiquement significative, il est probable qu'il y ait assez de différence par rapport à une imbrication parfaite pour que les richesses spécifiques soient maximisées par une collection de petits sites (Cook 1995, Boecklen 1997). Ceci vient du fait que l'analyse de l'imbrication ne tient pas compte du nombre d'espèces par unité de surface. La taille des sites sert seulement à ordonner les sites durant l'analyse.

Pour les Odonates, nous avons vu qu'il existe des relations significatives entre la surface des mares, l'imbrication et les richesses spécifiques. L'analyse SLOSS n'indique cependant pas qu'une grande mare abritera plus d'espèces qu'une collection de petites. Par contre, pour les quatre autres groupes, il semble qu'une collection de petites mares accumule plus d'espèces qu'une unique grande mare. Oertli *et al.* (2002) ont trouvé des relations significatives espèces-surface pour les plantes aquatiques, les Gastéropodes et les Odonates et des relations non-significatives pour les Sphaeriidae, les Coléoptères et les Amphibiens. Lors de l'analyse SLOSS, ils ont montré, pour tous les groupes, qu'un ensemble de petites mares contenait plus d'espèces qu'une grande mare de surface équivalente.

VI. Conclusions

Cette étude montre que, à l'échelle du Causse de Gramat, certaines variables environnementales semblent influencer les richesses spécifiques et la distribution de certains groupes. Les plans de gestion des mares doivent donc promouvoir différents types de mares dont les mares forestières pour les Amphibiens et les mares de grande taille pour les Odonates. Sur le Causse de Gramat, la majorité des mares ont une superficie inférieure à 100m². Les mares de superficie supérieure sont importantes car elles peuvent abriter des espèces que l'on ne trouve pas forcément dans les mares plus petites car elles présentent des habitats que l'on ne trouve pas ailleurs ou qu'elles permettent la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces. Cette étude montre également que, pour la majorité des groupes étudiés, une mare riche en espèces tend à abriter à la fois les espèces communes et les espèces plus rares au niveau local. On peut ainsi déterminer un certain nombre de mares qui doivent être protégées en priorité car ce sont des "points chauds" de biodiversité au niveau local. Par exemple, concernant les Odonates, les 6 premières mares de la matrice d'imbrication renferment la totalité des espèces recensées (Pudre ap. RS=11, Lamat RS=9, Béral RS=9, Cayré RS=8, Sauvage RS=10 et Baussagot RS=8) (Fig. 35). De plus, nous avons vu que pour les Mollusques la distribution des espèces était semblable à une distribution au hasard. Certains points d'eau abritant des espèces de Mollusques peu fréquentes, comme *Lymnaea stagnalis*, ont donc un fort intérêt en terme de biodiversité. Il faut donc, dans les plans de gestion, prendre également en compte l'intérêt particulier de certaines mares. En matière de création de points d'eau, nous ne pouvons conclure quant à l'intérêt de créer des mares de grandes tailles. Les plans de gestion doivent être mis en place à l'échelle régionale afin de maintenir une hétérogénéité des milieux en terme de surface, de milieu environnant et de diversité d'habitat dans les mares. Il est également nécessaire de mettre en place une politique d'inventaire systématique avant toute intervention sur les milieux afin de déterminer l'intérêt faunistique des mares pour mettre en place des actions soit de sauvegarde d'espèces particulières soit d'aménagement du milieu.

Nous venons de voir dans ce chapitre que les capacités de dispersion des animaux pouvaient être un facteur important pour expliquer la distribution des espèces au sein du réseau de mares. Dans le chapitre suivant, nous allons donc nous intéresser plus précisément aux capacités de dispersion d'un groupe à dispersion active : les Odonates.

Quelques perspectives d'études :

Poursuivre l'inventaire des mares du Parc naturel régional des Causses du Quercy et notamment dans la région sud (Causse de Limogne) afin de mettre en place une banque de données sur la faune des mares.

Comparaison de nos résultats avec d'autres régions du Sud-Ouest de la France.

Passer à une technique de prélèvement quantitative ou semi-quantitative afin de travailler à la fois en présence/absence et en densités.

Concernant les Odonates, nous avons travaillé sur les adultes qui se reproduisaient sur les mares. Il serait intéressant de travailler également sur les larves et particulièrement les derniers stades larvaires. La récolte, la détermination et le comptage des exuvies lors de la période d'émergence pourrait être très instructif pour étudier le succès de reproduction en fonction des caractéristiques des mares.

CHAPITRE III

ETUDE DE LA CONNECTIVITE INTER-MARES A TRAVERS UN MODELE BIOLOGIQUE : LES ODONATES

Ce chapitre est tiré de l'article : Angélibert S. & Gianì N. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography* 26: 13-20.

CHAPITRE III

ETUDE DE LA CONNECTIVITE INTER-MARES A TRAVERS UN MODELE BIOLOGIQUE : LES ODONATES

I. Introduction

Les termes de dispersion et de migration sont utilisés pour décrire certains aspects des mouvements des organismes. La dispersion ne concerne que certains organismes qui s'éloignent de la population alors que la migration est un mouvement de masse concernant la population entière. La dispersion entre habituellement en jeu dans les processus de colonisation et permet l'installation d'individus dans de nouveaux habitats. De plus, cela contribue également à la subsistance des populations et des espèces face aux changements naturels ou anthropiques de l'environnement (Begon *et al.* 1996). La dispersion a aussi un effet potentiel profond sur la dynamique des populations et constitue un processus essentiel de la survie des espèces dans des conditions de "*patches*" d'habitat.

Les Odonates accomplissent la partie larvaire de leur cycle de vie dans les milieux aquatiques. Dans ces conditions, des mares séparées par l'environnement terrestre constituent un "*patch*" d'habitat. Les mares peuvent, dans ce cas, être comparées à des îles (*sensu* Levins 1969). Dans un tel environnement, les populations d'Odonates colonisant les différentes mares peuvent être qualifiées de métapopulations (Levins 1969). Dans ce contexte, la dynamique des populations doit être considérée à deux niveaux : à l'intérieur des "*patches*" et entre les différents "*patches*".

La dispersion des Odonates ne peut avoir lieu que lors du stade adulte ailé et mobile. Bien que la dispersion d'œufs et de larves ait été mentionnée, ces phénomènes peuvent être considérés comme extrêmement rare (Corbet 1962). Le stade adulte peut être divisé en 3 périodes : (i) la période de maturation, (ii) la période de reproduction et (iii) la période post-reproduction. Typiquement, la première phase se déroule loin du milieu aquatique. Lorsque les Odonates sont matures sexuellement, les individus reviennent sur les milieux aquatiques pour se reproduire (Corbet 1980). De nombreuses études se sont intéressées au mouvement des populations le long des milieux courants (Schutte *et al.* 1997, Stettmer 1996, Conrad & Herman 1990) mais il y a très peu d'informations concernant les mouvements entre milieux stagnants voisins (voir cependant Conrad *et al.* 1999, Van Noordwikk 1978). De plus les

données disponibles concernant la dispersion sont généralement déduites d'analyses de la densité des populations et il est souvent difficile, dans ce cas, de distinguer la part de la mortalité et de la dispersion dans les résultats (Conrad *et al.* 1999).

Peu d'études se sont intéressées à la dispersion. Une des raisons pour expliquer ce fait est qu'il est souvent extrêmement difficile de quantifier ce phénomène (Doak *et al.* 1992). Dans ce chapitre nous avons utilisé la méthode de capture-marquage-recapture pour examiner les capacités et les caractéristiques de la dispersion de 3 espèces d'Odonates (*Coenagrion puella* (Linné, 1758), *Coenagrion scitulum* (Rambur, 1842) et *Libellula depressa* Linné, 1758) durant les deux premières phases de leur vie adulte. Dans un premier temps, nous avons tout d'abord examiné l'influence des paramètres environnementaux (température, précipitations et intensité lumineuse) sur la dispersion. Dans un second temps, nous avons comparé les capacités de dispersion des espèces prises en compte. Enfin, nous avons étudié l'influence du sexe (pour les 3 espèces) et de l'âge (pour 2 espèces) sur la dispersion. Cela nous a conduit à discuter de l'importance de la gestion des mares vis-à-vis des processus de dispersion.

II. Sites d'étude

Cette étude a été conduite sur trois mares permanentes de type Saint-Namphaise du Parc naturel régional (Fig. 41) : Naves, Esquinoux et Longpech.

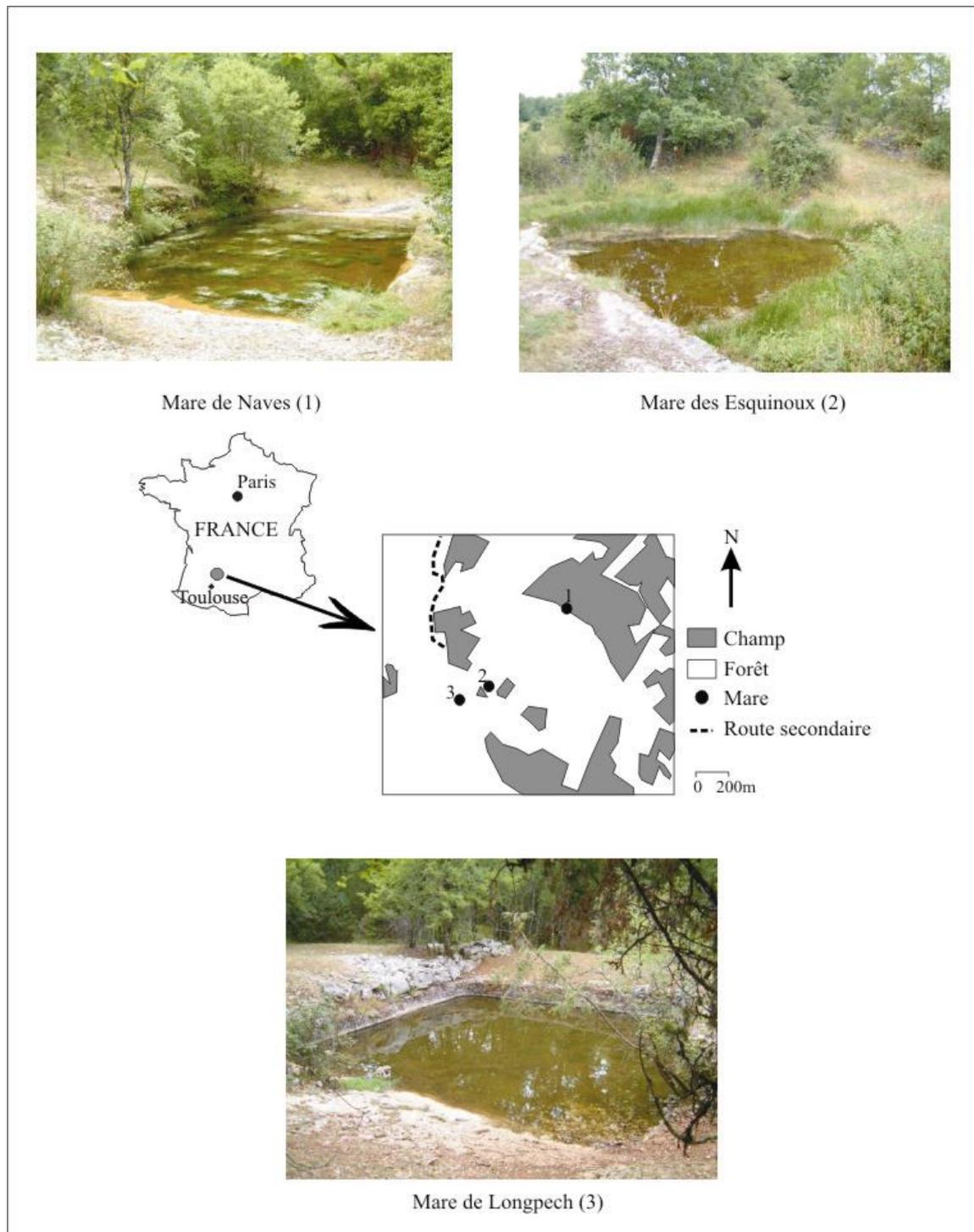


Figure 41 : Localisation des mares étudiées. 1 : Naves, 2 : Esquinoux, 3 : Longpech.

La zone d'étude a une superficie d'environ 1,77 km². C'est une zone de forêt et de champs qui contient seulement trois mares de 48 à 80 m² séparées entre elles de 200 à 775 m. Aucun autre point d'eau n'est présent dans un rayon de 800 m autour de chaque mare ce qui exclue la possibilité d'immigration d'individus de sites non étudiés. Les principales caractéristiques environnementales de chaque mare sont présentées dans le tableau 20.

Tableau 21 : Caractéristiques principales des 3 mares étudiées. 1 : Naves, 2 : Esquinoux, 3 : Longpech.

Mare	Altitude (m)	Surface (m ²)	Profondeur max. (cm)	Substrat majoritaire	Milieu environnant
1	350	80	55	Characea	Forêt et champ
2	352	75	50	Cyperacea	Forêt et champ
3	350	48	50	Potamogetonacea	Forêt

III. Méthodes

L'échantillonnage a eu lieu quotidiennement entre le 7 mai et le 30 juin 2001 (excepté 8 jours pluvieux où la capture des Odonates n'était pas possible). Les Odonates sont capturées à l'aide d'un filet à papillons. Elles sont ensuite marquées individuellement grâce à 3 marqueurs indélébiles. Chaque individu est référencé en inscrivant délicatement un numéro sur une aile. Trois couleurs d'encre sont utilisées afin d'identifier les individus appartenant à chaque mare (Photo 1).



Photo 1 : Exemple de *Libellula depressa* mâle marqué à Naves (n° 51 en noir)

Les individus immatures (i.e. venant d'émerger) sont capturés chaque matin durant l'émergence. Ils sont collectés avec beaucoup de précaution afin de ne pas abîmer leurs ailes. Ils sont conservés durant une nuit dans un vivarium en plastique équipé de tiges végétales où ils peuvent grimper. Le matin suivant, les immatures sont marqués puis relâchés en bordure de la mare d'où ils ont émergé. Les adultes sont capturés du matin à la fin de l'après-midi. Chaque mare est visitée une fois tous les 3 jours en rotation (excepté les jours de pluie). Les adultes capturés sont marqués et conservés dans un vivarium placé dans un endroit ombragé afin d'éviter des recaptures multiples d'un même individu durant une journée sur une même mare. A la fin de l'après-midi, les adultes sont relâchés à proximité de la mare. Chaque individu est identifié au niveau spécifique et sexé. Les Zygoptères sont recapturés pour lire la marque inscrite sur leur aile alors que ce n'est pas forcément nécessaire pour les Anisoptères. Les marques peuvent être lues en utilisant des jumelles ou à l'œil nu. Les campagnes de marquage et de recapture ont lieu simultanément durant toute la période d'échantillonnage.

Les paramètres environnementaux pouvant influencer l'activité des Odonates comme la température minimale et maximale de l'air (°C), les précipitations (mm) et l'intensité lumineuse (Lux) seront pris en compte grâce aux données fournies par la station météorologique de Météo France située à 7km de notre zone d'étude.

IV. Résultats

Un total de 768 individus appartenant à 6 espèces d'Odonates ont été marqués : *Coenagrion puella* (Linné, 1758), *Coenagrion scitulum* (Rambur, 1842), *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840), *Calopteryx splendens* (Harris, 1782), *Anax imperator* Leach, 1815 et *Libellula depressa* Linné, 1758. Nous nous sommes focalisés sur les 3 espèces majoritaires durant la période d'étude (i.e. les espèces pour lesquelles plus de 100 individus ont été marqués) : *C. puella* (CP), *C. scitulum* (CS) et *L. depressa* (LD) avec 413, 207 et 117 individus marqués respectivement (Tab. 21). A l'exception de *C. scitulum* qui n'est présent qu'à Naves (mare 1) et Esquinoux (mare 2), les 2 autres espèces sont présentes sur les 3 mares.

Tableau 22 : Nombre d'individus de chaque espèce marqués, recapturés et ayant changé de mare. CP : *Coenagrion puella*, CS : *C. scitulum*, LD : *Libellula depressa*.

Espèces	Nb. d'ind. marqués	Nb d'ind. recapturés	% recapture	Nb d'ind. ayant changé de mare	% d'ind. marqués ayant changé de mare	% d'ind. recapturés ayant changé de mare
CP	413	234	56,7	6	1,5	2,6
CS	207	68	32,9	3	1,4	4,4
LD	117	47	40,2	8	6,8	17

4.1. Influence des paramètres environnementaux sur l'activité de vol des Odonates

Il est évident que les précipitations influencent l'activité des Odonates. Il n'y a pas eu de vol observé les jours pluvieux. Une relation linéaire positive significative existe entre le nombre total d'individus capturés (quelle que soit l'espèce) et la température journalière maximale ($r=0.49$, $n=42$, $p<0.01$). Cependant, si l'on considère les 3 espèces séparément, *C. puella* et *C. scitulum* se montrent sensibles à la température maximale (CP: $r=0.45$, $n=42$, $p<0.01$; CS: $r=0.49$, $n=24$, $p<0.02$) alors qu'il n'existe pas de relation significative pour *L. depressa* ($r=0.16$, $n=42$, $p>0.1$). De plus, 88% des événements de capture ont été effectués à des températures maximales supérieures à 20°C.

Considérant l'intensité lumineuse, une relation significative existe avec le nombre de *C. puella* capturés ($r=0.51$, $n=34$, $p<0.01$). De plus, aucune capture n'a été effectuée à une intensité lumineuse inférieure à 6600 Lux quelle que soit l'espèce.

4.2. Capacités de dispersion des Odonates

Tout d'abord, nous avons cherché à savoir si la dispersion avait un effet sur la mortalité et si nous étions capables de détecter les animaux marqués sur une mare qui n'est pas leur mare natale. Le nombre de jours séparant la date de marquage d'un individu de sa dernière capture (i.e. "nombre de jours vivant") a été utilisé. Nous avons comparé ce "nombre de jours vivant" entre les individus ayant changé de mare et ceux qui n'ont pas bougé (Fig. 42) pour les deux espèces où le nombre d'animaux ayant changé de mare était suffisant pour cette analyse (i.e. *C. puella* et *L. depressa*). Tout d'abord, nous avons effectué cette analyse pour les individus marqués à l'état adulte. Puis, nous avons rassemblé les données provenant d'animaux marqués adultes et immatures. Comme la différence n'est pas significative dans les deux cas, nous présentons les résultats pour l'ensemble des individus (Fig. 42). Il n'existe pas de différence significative entre le "nombre de jours vivant" des individus recapturés qui ont changé de mare et ceux qui n'ont pas bougé pour les deux espèces prises en compte.

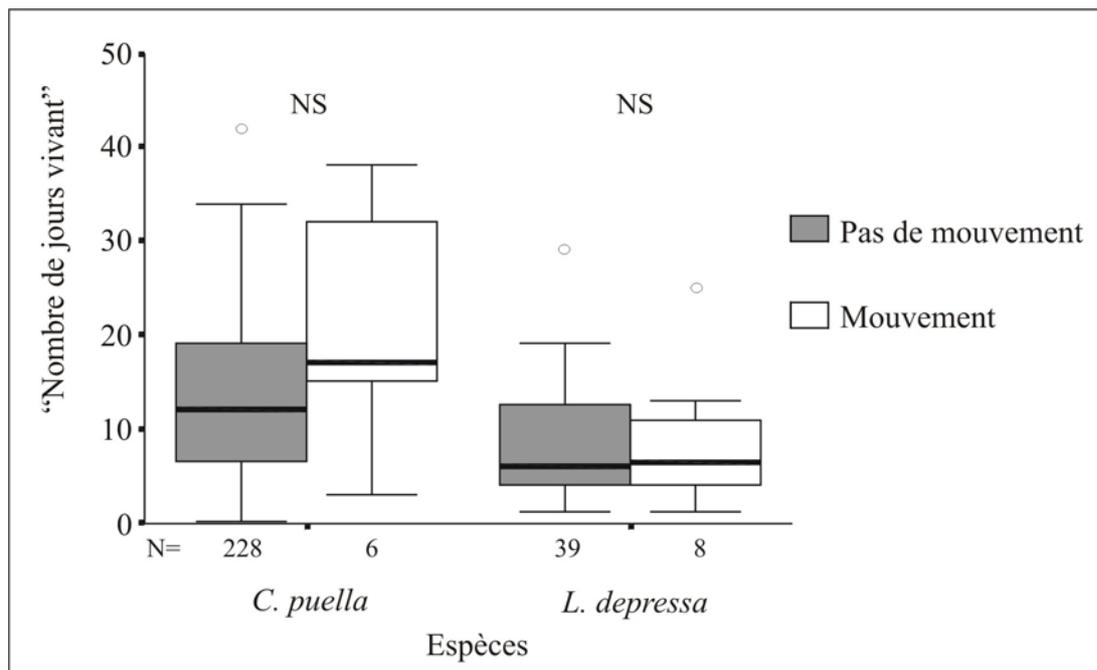


Figure 42 : Comparaison du "nombre de jours vivant" entre individus ayant changé de mare et individus n'ayant pas bougé.

NS : Différence non-significative (Test U de Mann-Whitney, $p > 0,1$).

Ceci suggère que les individus recapturés après dispersion n'ont pas souffert d'une plus grande mortalité que les individus recapturés qui n'ont pas bougé (Test U de Mann-Whitney; CP: $U=481,5$, $p=0,215$; LD: $U=125$, $p=0,412$). De plus, le nombre de captures des

individus ayant changé de mare ne diffère pas significativement de celui des individus n'ayant pas bougé (Test U de Mann-Whitney; CP: $U=480,5$, $p=0,183$; LD: $U=127$, $p=0,427$). Le succès de capture d'un individu donné ne dépend donc pas du fait qu'il soit capturé sur sa mare natale ou sur une autre mare.

Le taux de recapture est acceptable vu que plus d'un tiers des individus marqués ont été recapturés au moins une fois durant l'étude quelle que soit l'espèce considérée (Tab. 21). *C. puella* est l'espèce la plus recapturée (56,7%), suivie de *L. depressa* (40,2%) et *C. scitulum* (32,9%). Le pourcentage de dispersion varie selon les espèces. Entre 1,4 et 6,8% des individus marqués sont recapturés à une mare différente de leur mare natale et entre 2,6 et 17% des recaptures ont eu lieu sur une mare autre que la mare natale (Tab. 21). L'Anisoptère *L. depressa* est le plus enclin à changer de mare puisque 17% des recaptures ont lieu sur une mare différente de la mare natale. Viennent ensuite les deux Zygoptères *C. scitulum* (4,4%) et *C. puella* (2,6%) (Tab. 21). Concernant la distance de dispersion (Fig. 43), la majorité des mouvements se produisent entre les mares 2 et 3 (distantes de 200m) c'est à dire que le pourcentage d'individus recapturés ayant changé de mare décroît quand la distance augmente. Cependant, 29,5% des mouvements ont lieu sur des distances supérieures à 725m quelle que soit l'espèce. On peut également noter que les petites espèces comme *C. puella* sont capables de voyager sur de grandes distances puisque 33% des mouvements surviennent entre les mares 1 et 3.

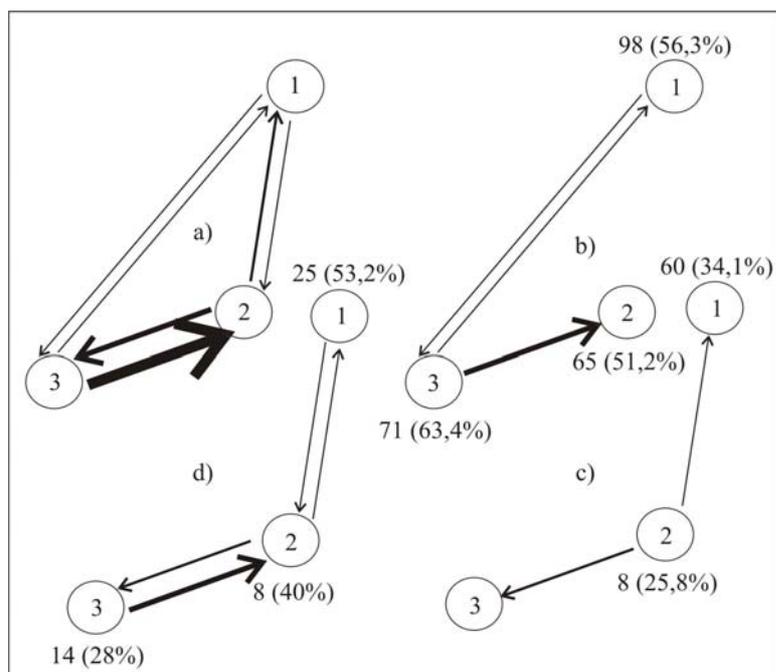


Figure 43 : Schémas des mouvements entre les mares. Seuls les mouvements au départ de la mare natale sont indiqués. L'épaisseur des flèches est proportionnelle au nombre de mouvements. Les nombres indiquent le nombre total de recaptures de chaque espèce sur chaque mare. Les nombres entre parenthèses sont les pourcentages de recapture correspondants. a) toutes les espèces, b) *C. puella*, c) *C. scitulum*, d) *L. depressa*.

Concernant l'influence de l'âge sur la dispersion, un nombre insuffisant de *C. scitulum* ont été marqués à l'état immature pour permettre une analyse réaliste des résultats. Seules deux espèces sont prises en compte : *C. puella* et *L. depressa*. 29 *L. depressa* immatures ont été marqués et 58,1% ont été recapturés. Pour *C. puella*, 46 immatures ont été capturés et 34,3% ont été recapturés. Les données concernant les mâles et les femelles sont regroupées. 6,25% des immatures recapturés le sont sur une mare différente de leur mare natale pour les deux espèces (Fig. 44). Afin de voir si les différences entre les pourcentages sont significatives d'un point de vue statistique, nous avons utilisé un test adapté aux petits échantillons ou au faible pourcentage décrit par Lamotte (1967). Bien qu'il n'y ait pas de différence significative entre les immatures et les adultes recapturés ayant changé de mare pour les deux espèces, on peut noter que les adultes de *L. depressa* ont plus souvent changé de mare que les adultes de *C. puella*. 22,6% des adultes de *L. depressa* recapturés ont changé de mare contre 2,3% pour *C. puella*.

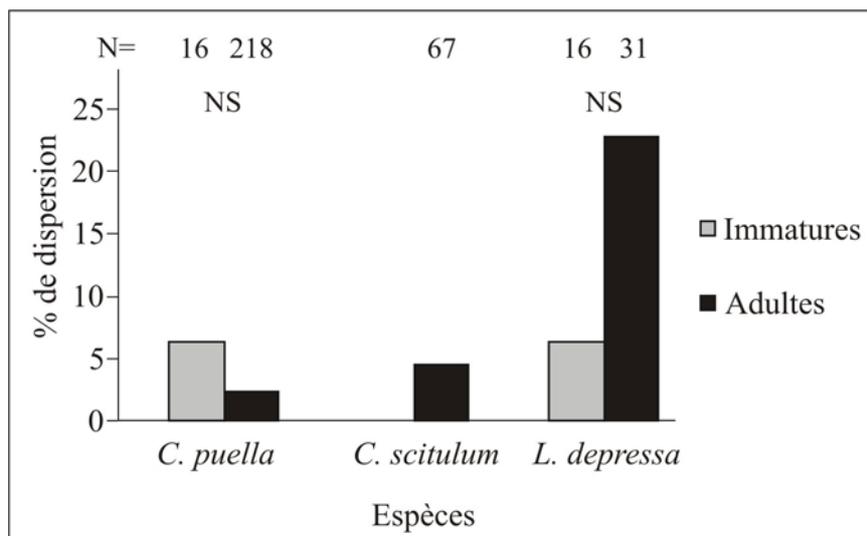


Figure 44 : Effet de l'âge sur la dispersion (exprimé en % d'individus recapturés).
N= nombre de recaptures pour chaque groupe.
NS : Différence non-significative ($p > 0,05$)

L'influence du sexe sur les capacités de dispersion a été tout d'abord appréhendée en comparant le nombre d'individus marqués au pourcentage de recapture en fonction du sexe (Tab. 22). Nous avons capturé et recapturé moins de femelles que de mâles comme déjà mentionné dans des expériences de marquage-recapture (Garrison 1978, Cordoba-Aguilar 1993) à l'exception de *C. scitulum* dans la mare 2. Ce résultat doit être pris avec précaution en raison du faible nombre de recaptures (4♂ et 4♀).

Tableau 23 : Nombre d'individus marqués et pourcentage de recapture en fonction du sexe.
 CP : *Coenagrion puella*, CS : *C. scitulum*, LD : *Libellula depressa*.

Espèces	Mares	Nb d'ind. marqués		% recapture	
		Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
LD	1	21	21	71,4	38,1
	2	11	9	54,5	22,2
	3	50	11	38,7	18,2
CP	1	131	43	69,5	16,3
	2	90	37	61,1	27
	3	67	45	74,6	46,7
CS	1	116	60	44	15
	2	22	9	18,2	44,4
Total ou moyenne		508	235	54	28,5

Le faible taux de recapture des femelles peut être expliqué par une différence de comportement. Corbet (1962) souligne qu'il est caractéristique des Odonates non migratrices, et surtout des mâles, de se reposer et de se nourrir à proximité du site de reproduction. Les femelles viennent sur le site de reproduction moins fréquemment et sont donc moins capturées. Cependant, une différence dans la durée de vie ou les capacités de dispersion pourrait également contribuer à expliquer ce faible taux de recapture des femelles. Afin de voir si de telles différences existent, nous avons dans un premier temps comparé le "nombre de jours vivant" entre les mâles et les femelles recapturés quel que soit l'âge du marquage (Fig. 45).

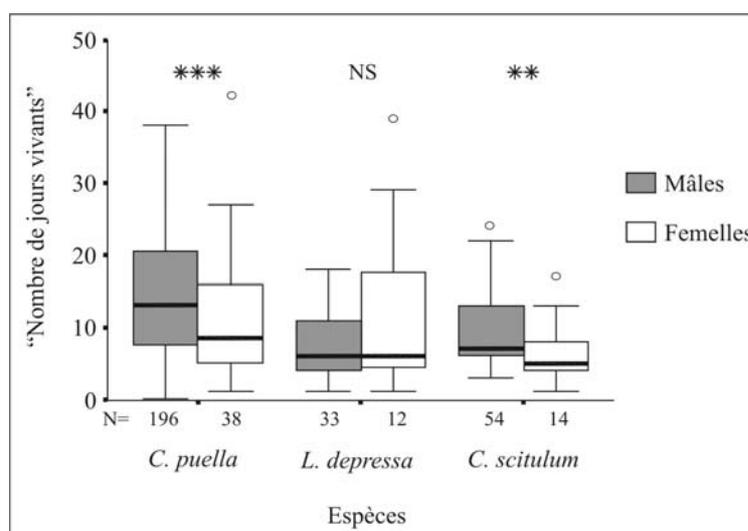


Figure 45 : Comparaison du "nombre de jours vivant" en fonction du sexe.
 *** : Différence significative (Test U de Mann-Whitney, $p < 0,01$)
 ** : Différence significative (Test U de Mann-Whitney, $p < 0,05$)
 NS : Différence non-significative (Test U de Mann-Whitney, $p > 0,1$).

Il existe une différence statistiquement significative entre le "nombre de jours vivant" des mâles et des femelles des deux Coenagrionidae mais il n'y a pas de différence pour le Libellulidae. En moyenne, le "nombre de jours vivant" des femelles Coenagrionidae est inférieur à celui des mâles (*C. puella*: femelles 11 jours, mâles 14,5 jours; *C. scitulum*: femelles 7 jours, mâles 10 jours). Dans un second temps, nous avons voulu savoir si le sexe avait un effet sur la dispersion c'est à dire savoir si les individus de l'un des deux sexes changent plus de mare que ceux de l'autre. Les résultats sont présentés dans la figure 46. Pour cette analyse, nous avons regroupé les données des individus marqués à l'état immature et ceux marqués à l'état adulte.

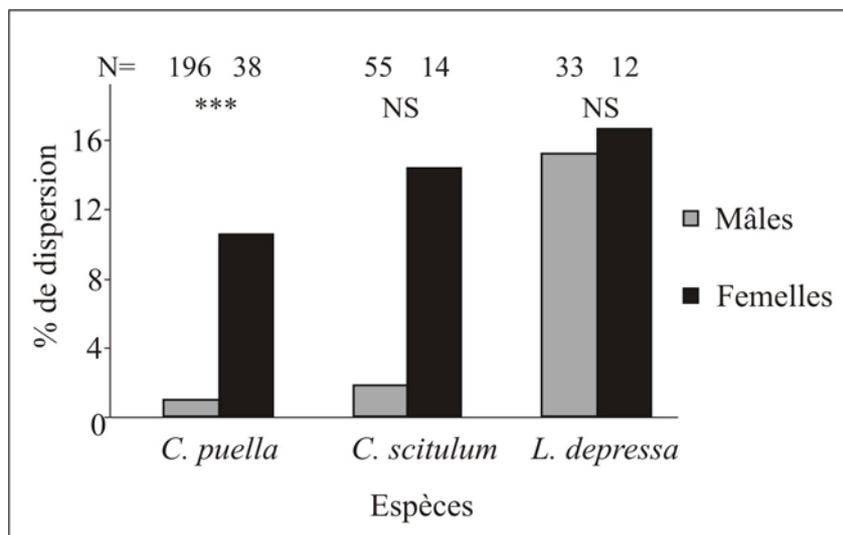


Figure 46 : Effet du sexe sur la dispersion (exprimé en % d'individus recapturés).

N= nombre de recaptures pour chaque groupe.

NS : Différence non-significative ($p > 0,05$)

*** : Différence significative ($p < 0,01$)

On peut noter que les femelles changent plus de mare que les mâles pour les 3 espèces avec des pourcentages de femelles recapturées ayant bougées compris entre 10,5 et 16,6%. En ce qui concerne *C. puella*, il existe une différence significative (Lamotte 1967) entre le pourcentage de mâles et de femelles recapturés qui ont changé de mare. On peut également noter que le pourcentage de mâles de *L. depressa* ayant bougés est élevé (15,1%) et qu'il n'existe pas de différence significative entre la dispersion des mâles et des femelles pour cette espèce.

V. Discussion

Nous avons réussi à détecter les individus ayant changé de mare. Les individus ayant changé de mare ont été recapturés aussi souvent que ceux n'ayant pas bougé et le "nombre de jours vivant" ne diffère pas significativement entre les deux (Fig. 42). Ceci sous-entend tout d'abord que les animaux qui bougent ne souffrent pas d'une plus grande mortalité que ceux qui restent sur un même point d'eau et que nous avons été capables de détecter des individus marqués sur des mares qui n'étaient pas leurs mares natales (Conrad *et al.* 1999).

Bien que les Odonates soient de grands insectes ailés, les trois espèces étudiées semblent être plus philopatriques que nous ne le pensions. Les pourcentages d'individus recapturés ayant changé de mare sont faibles exceptés pour *L. depressa* (17%) (Tab. 21). Même si des études antérieures spécifiquement centrées sur la dispersion des Odonates sont rares, des taux de dispersion supérieurs à 10% sont peu communs (Conrad *et al.* 1999).

Différences entre espèces

Il est connu que la réponse des Odonates aux conditions climatiques dépend de l'espèce considérée (Corbet 1962). Les Odonates peuvent être scindés en deux groupes : les percheurs et les voiliers. Les percheurs sont des espèces qui surveillent leur territoire à partir de postes de garde (ex : branches, tiges...) alors que les voiliers sont des espèces qui passent la majorité de leur temps en vol. En ce qui concerne les percheurs, leur rythme d'activité est moins dépendant des conditions climatiques que celui des voiliers. En effet, les percheurs, lorsqu'ils sont posés, peuvent ajuster leur posture et l'orientation de leur corps afin de réguler leur température corporelle (Corbet 1962). Des études se sont focalisées sur l'influence des paramètres météorologiques sur l'activité de vol des Odonates. Pilon *et al.* (1995) ont montré que l'activité de vol de *Libellula julia* Uhler commence quand la température et l'intensité lumineuse atteignent respectivement 14°C et 3500 Lux. De la même manière, Waringer (1982) a démontré que *C. puella* ne volait pas lorsque l'intensité lumineuse était inférieure à 6000 Lux. Pour les trois espèces que nous avons étudiées, nous avons montré que les captures survenaient lorsque la température maximale et l'intensité lumineuse atteignaient 20°C et 6600 Lux. Ceci permet d'estimer le nombre de jours où les conditions météorologiques sont optimales pour le vol et donc pour la dispersion (i.e. pas de pluie, température > 20°C et intensité lumineuse > 6600 Lux). Sur les 61 jours d'étude, seuls 41 répondent à ces critères et étaient donc propices à la dispersion.

Dans notre étude, l'Anisoptère semble plus enclin à changer de mare que les Zygoptères (Tab. 21). La probabilité de dispersion augmente généralement avec la taille des espèces, les grandes espèces étant plus aptes à parcourir de grandes distances (Michiels & Dhondt 1991, Conrad *et al.* 1999). Les Anisoptères sont plus mobiles et plus voyants. Des phénomènes de dispersion sont fréquemment observés. Par exemple, de nombreux observateurs ont rapporté de spectaculaires migrations en masse de *Libellula quadrimaculata* L. en Europe (Dumont & Hinnekint 1973, Corbet 1980).

Pour *C. puella*, le pourcentage d'individus recapturés ayant changés de mares était de 2,6% (Tab. 21). C'est environ six fois moins que dans l'étude similaire de Conrad *et al.* (1999). Ils avaient trouvé que 15,9% des *C. puella* recapturés avaient changé de mare. En raison de la faible densité du réseau de mares de notre étude, peu de phénomènes de dispersion ont pu être mis en évidence. La distance entre les points d'eau est un facteur limitant de la dispersion et les populations semblent se concentrer essentiellement sur leurs mares natales, surtout les petites espèces comme les Coenagrionidae. Le fait que *C. scitulum* est absent de la mare 3 et présent sur la mare 2 confirme cette hypothèse. Ces deux mares sont pourtant distantes de 200m seulement et sont similaires en surface, profondeur et substrat principal (Tab. 20). Nous n'avons capturé qu'un couple qui était passé de la mare 2 à la mare 3. Ce couple a été recapturé sur la mare 2 le jour suivant. Dans notre zone d'étude, une attention particulière doit être portée à la conservation des mares afin de maintenir le nombre de points d'eau et de ne pas augmenter la distance qui les sépare. Néanmoins, on peut noter que 0,9% de *C. puella* et 1,5% de *C. scitulum* ont voyagé sur des distances de plus de 725m. Ceci est en accord et apporte du poids aux résultats de Conrad *et al.* (1999) concernant *C. puella*. Ils avaient en effet trouvé que 1% des recaptures d'individus ayant changé de mare survenait à des distances supérieures à 600m.

Influence de l'âge et du sexe sur la dispersion

Il est généralement admis que les immatures sont le stade dispersif (Parr 1976, Dumont & Hinnekint 1973). Cependant, de nombreuses études indiquent que la dispersion est le fait d'individus sexuellement matures en particulier chez l'Anisoptère *Sympetrum* spp. (Lack & Lack 1951, Michiels & Dhondt 1991). Conrad *et al.* (1999) indiquent de forts taux de dispersion des adultes chez sept espèces d'Odonates en contexte agricole. Nous avons trouvé que pour *C. puella* et *L. depressa* 6,25% des immatures marqués ont été recapturés sur une mare autre que leur mare natale (Fig. 44). Pour *C. puella*, la dispersion est essentiellement

assurée par les immatures comme démontré par Anholt (1990) pour *Enallagma boreale* Selys et par Geenen *et al.* (2000) pour *Lestes viridis* (Van Der Linden). Inversement, la dispersion des adultes de *L. depressa* est plus forte que celle des immatures. Nous ne nous attendions pas à trouver de si forts taux de dispersion pour les adultes de cette espèce.

Les mâles et les femelles ont souvent des taux de dispersion différents. Ces différences entre sexes sont spécialement élevées chez certains insectes où ce sont les mâles qui participent le plus à la dispersion. Cependant, selon Begon *et al.* (1996) il existe des exceptions à cette règle générale. Concernant les Odonates, nous avons montré que les femelles changent plus de mare que les mâles pour les trois espèces étudiées (Fig. 46). Bien que cette remarque puisse être appliquée à *L. depressa*, le pourcentage des mâles ayant changé de mare est élevé. Ceci peut être dû au comportement territorial des mâles. Les mâles de *L. depressa* sont des percheurs typiques (Corbet 1980). Leur territoire inclue un poste de garde d'où ils surveillent leur territoire, ils chassent les intrus et effectuent des vols de patrouille. Il semble logique que les mâles ayant établi un territoire changent moins de mare. L'immigration va dépendre de la densité de mâles par rapport au nombre de territoires disponibles. La forte densité de mâles sur la mare 3 a pu engendrer de la dispersion. Par exemple, le 26 mai, nous avons capturé 13 mâles sur cette mare et 67% des mâles ayant bougé l'ont fait entre le 26 mai et le 4 juin. Bien que la relation entre la densité d'espèces agressives et la dispersion demeure controversée (Corbet 1980), l'influence de la densité d'adultes des populations d'Odonates est étudiée depuis longtemps (Moore 1953). Par exemple, Moore (1964) a démontré que le comportement territorial des Odonates est un avantage sélectif pour causer la dispersion de mâles sexuellement matures vers de nouveaux habitats. Plus récemment, Watanabe & Higashi (1989) ont montré que les mouvements de masse de mâles matures d'*Orthetrum japonicum* (Uhler) dans des rizières surviennent lorsque le nombre estimé de mâles est maximal et que la proportion de mâles matures augmente brutalement. De plus, Higashi (1969) a démontré que le nombre de points d'eau non utilisés décroît lorsque la densité de population de *Crocothemis servilia* Drury augmente. Henderson & Herman (1985) rapportent que durant l'introduction de mâles de *Calopteryx aequabilis* Say sur une section isolée de cours d'eau, la plupart des libellules introduites disparaissent rapidement ce qui soutient l'hypothèse de la densité dépendance de la dispersion des mâles.

En conclusion, trois facteurs influencent les possibilités de dispersion des Odonates : i) des facteurs abiotiques et spécialement les conditions climatiques qui déterminent le nombre de jours durant lesquels la dispersion est possible ; ii) des différences inter spécifiques comme

la sensibilité aux conditions météorologiques et le comportement des différentes espèces qui influencent les capacités de dispersion (la distance de dispersion par exemple) et iii) des caractéristiques intra spécifiques comme les différentes capacités de dispersion en fonction du sexe et de l'âge.

Au niveau de l'individu, la dispersion représente habituellement un risque entre la "sécurité" de rester dans un milieu déjà occupé et les dangers liés à la colonisation d'un nouvel habitat. La dispersion sera efficace si le bénéfice acquis en atteignant un nouveau site est supérieur au risque de mortalité durant la dispersion. Dans notre étude, nous avons montré que peu de phénomènes de dispersion ont été détectés. Cela signifie que soit la dispersion est très risquée car les mares sont éloignées les unes des autres (i.e. faibles opportunités de dispersion), soit la dispersion n'est pas nécessaire. Cependant, la dispersion existe et la plupart des individus ayant changés de mare se reproduisaient lorsqu'ils ont été recapturés. Seuls deux individus (un *C. puella* mâle et un *L. depressa* mâle) ont été recapturés sur une autre mare avant de finalement retourner sur leur mare natale. Nous pouvons conclure que les animaux qui changent de mare participent activement au flux des gènes.

La colonisation d'une nouvelle mare par les Odonates ne demande pas un grand nombre d'individus mais l'établissement d'une population stable requiert un large pool de populations à proximité de ce nouveau point d'eau afin de faciliter la dispersion d'un plus grand nombre d'individus. Au sein de la région d'étude, la réhabilitation et la gestion des mares ont une importance primordiale pour le maintien des populations existantes. La gestion des points d'eau est nécessaire pour conserver les pools de populations déjà en place et la réhabilitation d'habitats dégradés est fondamentale afin d'accroître les taux de dispersion entre les mares. Ceci permettra de faciliter les échanges entre les mares et rendra possible l'installation de nouvelles populations d'Odonates. De plus, la dispersion est dépendante des capacités des Odonates à atteindre une nouvelle mare. Ceci va être déterminé par la distance entre les "patches" d'habitats, le comportement des Odonates et la connectivité du paysage (Taylor *et al.* 1993, Pither & Taylor 1998). La gestion des populations d'Odonates doit prendre en compte l'ensemble de la structure paysagère et pas seulement les mares. Dans le futur l'importance de la connectivité du paysage pourra être mesurée en comparant les résultats que nous avons obtenu avec ceux d'autres études menées dans la même région avec des types et une qualité d'espace entre les mares différents.

Quelques perspectives d'études :

Prendre en compte la structure du paysage entre les mares (présence de forêts, champs, chemins, routes...) pour étudier son influence sur la dispersion des organismes (Odonates et Amphibiens par exemple).

Etudier les capacités de dispersion d'autres groupes à dispersion active, comme les Coléoptères par exemple, par la méthode de Capture-Marquage-Recapture. Il existe d'ailleurs des pièges pour capturer ces animaux (voir Lundkvist *et al.* 2002 par exemple).

Passer à une approche génétique afin de déterminer si les flux d'individus constatés sont suffisants pour assurer un brassage génétique nécessaire à la survie des populations.

CONCLUSION GENERALE

CONCLUSION GENERALE

Au terme de ce travail sur les mares du Parc naturel régional des Causses du Quercy, il convient de tirer quelques conclusions scientifiques à cette étude. Il semble également intéressant de quitter le domaine strictement scientifique pour développer quelques idées plus généralistes.

La mare : un objet toujours difficile à identifier

La difficulté à définir les mares en tant qu'objet écosystémique était bien connue et tout au long de ce travail nous avons pu percevoir cette difficulté. Définir le nombre de mares sur un territoire n'est pas chose facile. Bien souvent, elles ne sont pas référencées sur les cartes IGN même au 1/25000. Une étude menée sur la commune de Thimert en Eure-et-Loire (Teissier-Ensminger & Sajaloli 1997) a montré que la carte IGN 1/25000 comportait 55,5% d'erreurs par rapport à la localisation des mares (erreurs dues à des omissions ou des défauts de mise à jour). De plus, la bibliographie disponible sur les mares montre bien l'hétérogénéité de milieux qui se cachent sous cette appellation. Tout d'abord, il existe une grande variabilité de la taille de ces milieux : de quelques mètres carrés comme sur les Causses du Quercy à plusieurs milliers de mètres carrés. Il existe également une multitude d'usage et de localisation de ces petits écosystèmes : mares rocheuses pour le bétail ou abandonnée, mares de prairies pouvant servir à l'irrigation, mares à canards, mares d'ornement ou de jardin, mares à caractère récréatif pouvant servir pour la pêche... Le paradoxe de ces milieux tient au fait qu'ils semblent, à première vue, faciles à appréhender de par leur taille restreinte. Mais, dans un second temps, on se rend compte que ce sont des milieux extrêmement variables car fortement soumis aux variations du milieu environnant. De plus, ces milieux sont des îles aquatiques au sein d'une mer de terre et l'intérêt de ces écosystèmes ne réside donc pas dans l'objet mare lui-même mais bien dans l'ensemble de ces objets d'où l'importance de référencer l'ensemble des mares (i.e. le réseau de mares) avant toute étude.

Une biodiversité trop longtemps négligée

Les mares présentent une grande biodiversité sur une petite surface (environ 120 espèces animales pour 80m²). Avec près de 360 espèces végétales et animales recensées lors de cette étude, il est clair que les mares des Causses du Quercy constituent un compartiment très important de la biodiversité globale de cette région aride où les mares constituent les seuls points d'eau disponibles. Elles abritent, entre autres, des espèces à forte valeur de conservation comme les Amphibiens et des espèces qui se font de plus en plus rares comme le Grand Hydrophile (*Hydrophilus piceus*) ou la Grande Lymnée (*Lymnaea stagnalis*). L'étude de Williams *et al.* (2004) s'est attachée à comparer la biodiversité des rivières, ruisseaux, fossés et mares dans le sud de l'Angleterre. Leurs résultats indiquent que les mares sont particulièrement importantes pour le maintien de la biodiversité régionale des eaux continentales. Ils ont également remarqué que la plupart des pays européens possèdent à l'heure actuelle des programmes de suivi des rivières, ruisseaux et parfois des lacs. Par contre, il n'existe aucun plan de suivi des micro-zones humides comme les mares.

Peut-être parce que les mares ne représentaient qu'une infime partie du territoire national, régional ou communal, parce qu'elles ne participaient pas beaucoup à l'économie hydrique d'une région comme peuvent le faire un lac ou un fleuve, parce qu'elles ne participaient pas directement à l'économie (à travers la pêche par exemple), les mares ont longtemps été négligées notamment par les scientifiques. Il eût été choquant de travailler sur des milieux aussi triviaux, négligeables et simples à appréhender. Depuis une dizaine d'années, la tendance tend à s'inverser et la mare devient enfin objet d'étude scientifique. Le travail que nous avons mené s'inscrit dans cette logique mais montre la difficulté qu'il y a à appréhender ce type de milieu fluctuant et à évolution très rapide. Paradoxalement, la mare négligée par les scientifiques, a toujours été un objet pédagogique qui permettait d'enseigner la notion d'écosystème du primaire au baccalauréat et de faire prendre conscience aux jeunes générations des problèmes d'environnement et de protection de la nature. Cet objet pédagogique a été largement exploité par le secteur associatif mais également par le WWF (Sire 1963, La Hulotte des Ardennes 1979, De Potter 1985, WWF 1997, Le courrier de la nature 1997, Clubs CPN 1998, 1999, 2000, Conservatoire des sites de l'Allier 2001).

L'importance primordiale du réseau de mares

Nous avons tout d'abord vu que les mares comblées n'étaient pas des milieux inintéressants d'un point de vue faunistique et floristique avec la présence par exemple de *Wolfia arrhiza*, de la rainette méridionale et du Coléoptère *Plateumaris* sp. Il semble donc très important de maintenir un gradient de comblement des mares au sein du Parc naturel. Nous avons également vu que certains types de mares présentaient un intérêt pour certains groupes de faune : les mares forestières pour les Amphibiens, les mares de grande surface pour les Odonates. Là encore, l'importance de l'hétérogénéité des milieux à l'échelle régionale est mise en évidence. De plus, ces deux types de mares doivent être particulièrement surveillés et protégés car ils constituent souvent des "points chauds" de biodiversité. Nous avons également vu que la distance entre les mares dans la région d'étude était un facteur limitant de la dispersion. Il devient donc évident que la disparition d'un petit nombre de mares pourraient avoir de graves conséquences sur la survie des populations présentes sur les Causses en engendrant un isolement de ces populations. Enfin, nous avons vu que certaines mares abritaient des espèces rares sans raison apparente et que la distribution de certains groupes était avant tout due au hasard. Il est donc nécessaire de mettre en place un inventaire systématique de ces milieux notamment lorsque des travaux de rénovation sont envisagés. Notre étude a donc montré l'importance de mettre en place des plans de gestion à l'échelle régionale. Sur notre zone d'étude, le réseau de mares est certainement arrivé assez intact jusqu'à notre époque. Ceci peut s'expliquer pour plusieurs raisons. Tout d'abord, ces mares ont eu un rôle primordial dans l'élevage ovin jusqu'à une époque récente puisqu'elles étaient les seuls points d'eau superficielle sur ce plateau calcaire. De plus, ces mares sont respectées par les habitants des Causses puisqu'elles font partie d'un patrimoine transmis par les lointains aïeux qui les ont creusées. Cependant, compte tenu de la déprise agricole et de l'exode rural, ces milieux risquent maintenant de tomber dans l'oubli. L'action du Parc naturel régional visant à restaurer et à mieux faire connaître ces points d'eau prend donc une importance toute particulière.

Les capacités de dispersion des espèces

Nous avons vu que la dispersion des espèces était un élément essentiel de la survie des espèces au sein d'un réseau de mares. Cependant, les informations concernant les capacités de dispersion des organismes aquatiques sont bien souvent éparses voire inexistantes. Lors de notre programme nous avons pu aborder ce problème pour les Odonates et les Amphibiens (Marty P. thèse en cours). Les mares du Parc naturel régional des Causses du Quercy offrent un site idéal pour continuer à travailler sur cette problématique. En effet le réseau de mares de cette région n'est ni trop dense ni trop lâche et il n'existe aucun autre type de milieux humides (pas de lacs, pas de rivière, pas de ruisseau). La mise en place d'autres études de Capture-Marquage-Recapture sur des groupes comme les Coléoptères ou les Héteroptères est envisageable. De plus, il serait intéressant de faire appel à l'outil génétique en ce qui concerne les animaux à dispersion passive comme les Mollusques et les Oligochètes pour savoir si nous sommes face à des populations isolées ou pas. La dispersion de ces organismes est très mal connue et la mise en place, par exemple, de captures d'oiseaux qui seraient soigneusement examinés pourrait apporter des informations quant au transport de ces organismes.

Intérêt d'une approche historique de ces mares

Nous n'avons pu, dans notre étude, prendre en compte l'âge des mares. Cette dimension historique doit, pour les mares comme pour d'autres milieux stagnants (réservoirs artificiels), se concevoir à trois niveaux :

- la date de création (creusement et première mise en eau de la mare qui a seulement une valeur historique et patrimoniale) ;
- la date du dernier assec et donc de la dernière remise en eau qui est fonction des cycles climatiques ;
- la date de la dernière intervention de restauration : compte tenu du cycle naturel de ces milieux ils ne peuvent perdurer que par des interventions humaines de réinitialisation du système.

Ce paramètre temporel, bien que sûrement important, n'était pas disponible car nous ne connaissons aucune des dates mentionnées ci-dessus et notamment celle des derniers curages des mares que nous avons étudiées. Les habitants des Causses se sont appropriés ces petits points d'eau même s'ils sont, pour certains, communaux... et c'est bien normal ! Les

travaux de restauration ont souvent lieu lors des grandes sècheresses comme celle de l'été 2003. Un grand nombre de mares a d'ailleurs été nettoyé à cette occasion. Cependant, les interventions sur ces points d'eau se font souvent de façon aléatoire et empirique et très peu d'informations sont disponibles. Il semble donc important de mettre en place une structure pouvant centraliser ces informations et qui puisse également donner quelques conseils d'intervention (le curage est-il vraiment nécessaire ?, si oui à quelle date intervenir, quelles sont les précautions à prendre...).

Des bioindicateurs pour les mares : une utopie ?

Nous l'avons vu, les mares sont des milieux isolés, très dépendants du milieu environnant, pouvant évoluer relativement vite, ayant des usages divers et variés... Dans ces conditions, la recherche de bioindicateurs sur ces milieux est-elle une quête illusoire ? Le peuplement d'une mare est une séquence chronologique de communautés de la mise en eau de la mare à son comblement définitif. On ne peut donc comparer que des peuplements associés à un stade d'évolution du milieu. Des bioindicateurs pourraient alors indiquer le stade d'évolution de la mare sur sa trajectoire évolutive. Mais la période (au sens de durée) de chacun de ces stades va varier d'une mare à l'autre car elle est dépendante de facteurs intrinsèques mais surtout extrinsèques. Il convient alors de savoir s'il existe une trajectoire évolutive type pour l'ensemble des mares. S'il s'avère que non, il faudra faire des bioindicateurs régionaux qui n'auront pas de portée générale. Notre travail montre également que chaque mare est une entité unique en fonction de ses paramètres physiques, principalement la morphométrie et la colonisation végétale, qui vont donc déterminer des trajectoires évolutives différentes. Il montre également qu'à paramètres physiques équivalents l'évolution va dépendre du milieu environnant : contexte agricole (érosion avec apports minéraux, engrais, pesticides...) ou non (apports de matière organique : feuilles mortes...) mais aussi de l'ouverture du milieu (durée d'ensoleillement : photosynthèse, température...). Enfin les communautés vont dépendre du hasard surtout pour les espèces à faible potentialité de déplacement et ce hasard ne peut-être pris en compte par des bioindicateurs.

Une approche régionale et européenne de la biodiversité des mares

Ce travail réalisé sous l'égide d'un Parc naturel régional est de nature à créer les conditions d'adhésion sociale, et notamment des populations locales, à une politique de gestion de ces milieux au niveau local. Cependant, afin de pouvoir faire reconnaître l'objet mare dans les plans de gestion de la biodiversité, il faudrait maintenant développer une étude coordonnée à une échelle géographique supérieure, celle de la région Midi-Pyrénées ou mieux encore, du sud-ouest de la France. De nombreuses associations travaillent ça et là sur les mares. Il faudrait maintenant pouvoir centraliser ces actions afin d'homogénéiser les techniques d'échantillonnage pour pouvoir comparer les résultats.

De même, à un niveau européen, il serait bon de mettre en commun, via une base de données européennes sur la faune et la flore des mares, les différents inventaires effectués jusqu'à maintenant essentiellement en Suisse, Angleterre, France et Italie. Ceci permettrait de comparer les résultats pour définir, par exemple, s'il existe un peuplement commun à ces différents pays ou s'il est possible de délimiter des écorégions en fonction des peuplements et des caractéristiques des milieux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abjornsson K., Brönmark C. & Hansson L.A. 2002. The relative importance of lethal and non-lethal effects of fish on insect colonisation of ponds. *Freshwater Biology* **47**: 1489-1495.
- Achard F. 2000. Végétation des lacs, laquets et milieux humides de la Braunhie et de ses abords. *Quercy Recherche* **101**: 23-31.
- Aguilar J., Dommanget J.L. & Préchac R. 1985. Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé, Paris, France. 341p.
- Amstrong F.A.J. & Schindler D.W. 1971. Preliminary characterization of waters in the Experimental Lake area, North Western Ontario. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **28**: 171-187.
- Angélibert S. 1998. Etude physico-chimique et typologie des micro-zones humides des Causses du Quercy. Rapport dans le cadre du programme de gestion des micro-zones humides. Parc naturel régional des Causses du Quercy, Labastide-Murat, France. 20p.
- Angélibert S., Cayrou J., Céréghino R. & Giani N. 1999. Biodiversité de trois mares de type Saint-Namphaise du Parc naturel régional des Causses du Quercy. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle Toulouse* **135**: 37-45.
- Angélibert S. & Giani N. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography* **26**: 13-20.
- Anholt B.R. 1990. Size-biased dispersal prior to breeding in a damselfly. *Oecologia* **83**: 385-387.
- Araujo R. & Ramos M.A. 1997. Evidence of intrafollicular fertilization in *Pisidium amnicum* (Muller, 1774) (Mollusca: Bivalvia). *Invertebrate reproduction & Development* **33**: 267-272.
- Arntzen T.R. & Wallis G.P. 1991. Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* in western France. *Evolution* **45**: 805-826.
- Askew R.R. 1988. The dragonflies of Europe. Harley Books, Colchester. 291p.
- Atmar W. & Patterson B.D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* **96**: 373-382.
- Atmar W. & Patterson B.D. 1995. The Nestedness Temperature Calculator, a visual BASIC program, including 294 presence-absence matrices. AICS Research Inc., University Park, NM and The Field Museum, Chicago, USA.

- Azémar F. 2000. Structure des peuplements zooplanctoniques des mares à intérêt patrimonial du Parc naturel régional des Causses du Quercy. Rapport de DESU, Université Toulouse III, France. 61p.
- Azémar F. 2001. Etude de l'impact de la prédation exercée, dans des enclos, par le triton palmé (*Triturus helveticus*) et la notonecte (*Notonecta maculata*) sur une population naturelle de zooplankton. Rapport de DEA, Université Toulouse III, France. 30p.
- Baev P.V. & Penev L.D. 1995. BIODIV Software, a program for calculating biological diversity indices, niche overlap and cluster analysis. Pensoft, Sofia & Moscow. 45p.
- Baker J.M.R. & Halliday T.R. 1999. Amphibian colonization of new ponds in an agricultural landscape. *Herpetological Journal* **9**: 55-63.
- Balla S.A. & Davis J.A. 1995. Seasonal variation in the macroinvertebrate fauna of wetlands of differing water regime and nutrient status on the Swan coastal plain, western Australia. *Hydrobiologia* **299**: 147-161.
- Bazzanti M., Della Bella V. & Seminara M. 2003. Factors affecting macroinvertebrate communities in astatic ponds in central Italy. *Journal of Freshwater Ecology* **18**: 537-548.
- Beebee T.J.C. 1980. Habitats of the British amphibians (3): River valley marshes. *Biological Conservation* **18**: 281-287.
- Beebee T.J.C. 1981. Habitats of the British amphibians (4): Agricultural lowlands and a general discussion of requirements. *Biological Conservation* **21**: 127-139.
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. 1996. ECOLOGY: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Science, Oxford, UK. 1068p.
- Berglund H. & Jonsson B.G. 2003. Nested plant and fungal communities; the importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. *Biological Conservation* **112**: 319-328.
- Berven K.A. & Grudzien T.A. 1990. Dispersal in the wood frog (*Rana sylvatica*): implications for genetic population structure. *Evolution* **44**: 2047-2056.
- Blake J.G. & Karr J.R. 1987. Breeding birds of isolated woodlots: area and habitat relationships. *Ecology* **68**: 1724-1734.
- Boecklen W.J. 1997. Nestedness, biogeographical theory, and the design of nature reserves. *Oecologia* **112**: 123-142.
- Bolger D.T., Alberts A.C. & Soulé M.E. 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. *American Naturalist* **137**: 155-166.

- Boulton A.J. 1985. A sampling device that quantitatively collects benthic in flowing or standing waters. *Hydrobiologia* **127** : 31-39.
- Brown J.H. 1971. Species richness of boreal mammals living on the montane islands of the Great Basin. *American Naturalist* **105**: 467-478.
- Carchini G., Di Domenico M., Pacione T., Solimini A.G. & Tanzilli C. 2003. Species distribution and habitat features in lentic Odonata. *Italian Journal of Zoology* **70**: 39-46.
- Cayrou J. 2004. Dynamique des populations et structure des communautés de mares rocheuses du Parc naturel régional des Causses du Quercy (Lot, France). Thèse, Université Paul Sabatier, Toulouse. 187p.
- Clubs CPN 1998. Créer une mare : dossier technique de la Gazette des Clubs CPN. Fédération des clubs CPN, Boulton Aux Bois, France. 68p.
- Clubs CPN 1999. Gérer une mare : dossier technique de la Gazette des Clubs CPN. Fédération des clubs CPN, Boulton Aux Bois, France. 76p.
- Clubs CPN 2000. Animer une sortie mare : dossier technique de la Gazette des Clubs CPN. Fédération des clubs CPN, Boulton Aux Bois, France. 60p.
- Collinson N.H., Biggs J., Corfield A., Hodson M.J., Walker D., Whitfield M. & Williams P.J. 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation* **74**: 125-133.
- Conrad K.F. & Herman T.B. 1990. Seasonal dynamics, movements and the effects of experimentally increased female densities on a population of imaginal *Calopteryx aequabilis* (Odonata: Calopterygidae). *Ecological Entomology* **15**: 119-129.
- Conrad K.F., Willson K.H., Harvey I.F., Thomas C.J. & Sherratt T.N. 1999. Dispersal characteristics of seven Odonate species in an agricultural landscape. *Ecography* **22**: 524-531.
- Conservatoire des sites de l'Allier 2001. Mares de l'Allier : un patrimoine à découvrir. Conservatoire des sites de l'Allier, Yzeure, France. 13p.
- Cook R.R. 1995. The relationship between nested subsets, habitat subdivision, and species diversity. *Oecologia* **101**: 205-210.
- Cook R.R. & Quinn J.F. 1995. The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia* **102**: 413-424.
- Corbet P.S. 1962. A biology of dragonflies. Quadrangle Books, Chicago, USA. 247p.
- Corbet P.S. 1980. Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology* **25**: 189-217.

- Cordoba-Aguilar A. 1993. Population structure in *Ischnura denticollis* (Burmeister) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* **22**: 455-464.
- Coutellec-Vreto M.A., Jarne P., Guiller A., Madec L. & Daguzan J. 1998. Inbreeding and fitness in the freshwater snail *Lymnaea peregra*: An evaluation over two generations of self-fertilization. *Evolution* **52**: 1635-1647.
- Cutler A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology* **5**: 496-505.
- De Potter G. 1985. A la découverte de la mare. Livret de Liège Education Environnement, Liège, Belgique. 40p.
- Diamond J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves. *Biological Conservation* **7**: 129-146.
- Diamond J.M. & May R.M. 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. In: *Theoretical Ecology: Principles and applications* (R.M. May, ed.), pp. 228-252. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Doak D.F., Marino P.C. & Kareiva P.M. 1992. Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: implications for conservation. *Theoretical Population Biology* **41**: 315-336.
- Dodd C.K. & Cade B.S. 1998. Movement patterns and the conservation of amphibians breeding in small, temporary wetlands. *Conservation Biology* **12**: 331-339.
- Dumont H.J. & Hinnekint B.O.N. 1973. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis. *Odonatologica* **2**: 1-20.
- Dussart B. 1966. Limnologie : l'étude des eaux continentales. Gauthier-Villars, Paris, France. 677p.
- Eyre M.D., Carr R., McBlane R.P. & Foster G.N. 1992. The effects of varying site-water duration on the distribution of water beetle assemblages, adults and larvae (Coleoptera: Haliplidae, Dysticidae, Hydrophilidae). *Archiv für Hydrobiologie* **124**: 281-291.
- Fairchild G.W., Faulds A.M. & Matta J.F. 2000. Beetle assemblages in ponds: effects of habitat and site age. *Freshwater Biology* **44**: 523-534.
- Fernando C.H. 1958. The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects. 1. General discussion, methods and colonization in the aquatic Coleoptera. *Ceylon Journal of Science (Biological Science)* **1**: 117-154.
- Friday L.E. 1987. The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds. *Freshwater Biology* **18**: 87-104.

- Garrison R.W. 1978. A mark-Recapture study of imaginal *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) and *Argia vivida* Hagen (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* **7**: 223-236.
- Geenen S., Jordaens K. & De Block M. 2000. Genetic differentiation and dispersal among populations of the damselfly *Lestes viridis* (Odonata). *Journal of the North American Benthological Society* **19**: 312-328.
- Gèze B. & Cavallé A. 1977. Aquitaine Orientale. Guides géologiques régionaux. Masson, Paris, France. 184p.
- Gill D.E. 1978. The metapopulation ecology of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecological Monographs* **48**: 145-166.
- Griffiths R.A. 1996. Newts and salamanders of Europe. T & AD Poyser Ltd, London, UK. 188p.
- Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* **38**: 210-221.
- Hanski I. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 3-16.
- Hanski I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, UK. 324p.
- Hanski I., Pakkala T., Kuussaari M. & Lei G. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* **72**: 21-28.
- Hansson L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 89-103.
- Hecnar S.J. & M'Closkey R.T. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* **77**: 2091-2097.
- Henderson J.B. & Herman T.B. 1985. Movement patterns and behavior of *Calopteryx aequabilis* Say (Zygoptera: Calopterygidae). *Advances in Odonatology* **2**: 45-56.
- Hershey A.E., Lima A.R., Niemy G.J. & Regal R.R. 1998. Effects of *Bacillus thuringiensis israelensis* (BTI) and methoprene on nontarget macroinvertebrates in Minnesota wetlands. *Ecological Applications* **8**: 41-60.
- Higashi H. 1969. Territoriality and dispersal in the population of dragonfly, *Crocothemis servilia* Drury (Odonata: Anisoptera). *Memoirs of the faculty of Sciences of Kyushu University* (E) **5**: 95-113.
- Hull A. 1997. The PondLife project: a model for conservation and sustainability. In: *British Pond Landscape, Proceedings from the UK conference of the PondLife Project*, (Eds. Boothby J.), pp. 101-109. Pond Life Project, Liverpool, UK.

- Illies J. 1978. *Limnofauna Europaea*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Deutschland. 532p.
- Jackson D.J. 1952. Observations on the capacity for flight of water beetles. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* **27**: 57-70.
- Jackson D.J. 1956a. The capacity for flight of certain water beetles and its bearing on their origin in the western Scottish isles. *Proceedings of the Linnean Society of London* **167**: 76-96.
- Jackson D.J. 1956b. Observations on flying and flightless water beetles. *Proceedings of the Linnean Society of London/Zoology* **43**: 18-42.
- Jammes D. 1997. Définir le mare, un puzzle en trente six morceaux. In: *Radioscopie des mares* (Ed. Teissier-Ensminger A. & Sajaloli B.), pp. 77-116. L'Harmattan Collection Environnement, Paris, France.
- Jansson A. 1996. Heteroptera Nepomorpha, aquatic bugs. In: *Aquatic Insects of north Europe – A taxonomic handbook Volume 1* (Ed. A. Nilsson), pp. 91-104. Apollo Books, Stenstrup, Denmark.
- Jarne P., Perdieu M.A., Pernot A.F., Delay B. & David P. 2000. The influence of self-fertilization and grouping on fitness attributes in the freshwater snail *Physa acuta*: population and individual inbreeding depression. *Journal of Evolutionary Biology* **13**: 645-655.
- Jarvinen O. 1982. Conservation of endangered plant populations: single large or several small reserves? *Oikos* **38**: 301-307.
- Jeffries M. 1994. Invertebrate communities and turnover in wetlands ponds affected by drought. *Freshwater Biology* **32**: 603-612.
- Joly P., Miaud C., Lehmann A. & Grolet O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* **15**: 239-248.
- Juget J. & Rostan J.C. 1973. Influence des herbiers à *Trapa natans* sur la dynamique d'un étang en période estivale. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* **9**: 11-23.
- Kodric-Brown A. & Brown J.H. 1993. Highly structured fish communities in Australian desert springs. *Ecology* **74**: 1847-1855.
- Laan R. & Verboom B. 1990. Effects of pool size and isolation on amphibian communities. *Biological Conservation* **54**: 251-262.
- Lack D. 1969. The numbers of bird species on islands. *Bird study* **16**: 193-209.
- Lack D. 1976. *Island biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. 445p.

- Lack D. & Lack E. 1951. Migration of insects and birds through a Pyrenean pass. *Journal of Animal Ecology* **20**: 63-67.
- La Hulotte des Ardennes. 1979. Spécial mares n°21. 40p.
- Lamotte, M. 1967. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson & Cie, Paris, France. 144p.
- Layton R.J. & Voshell J.R.Jr. 1991. Colonization of new experimental ponds by benthic macroinvertebrates. *Environmental Entomology* **20**: 110-117.
- Le courrier de la nature 1997. Spécial mare n°161. Société Nationale pour la Protection de la Nature, Paris, France. 52p.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15**: 237-240.
- Levins R. 1970. Extinction. In: *Lectures on Mathematical Analysis of Biological Phenomena*, pp. 123-138. Annals of the New York Academy of Sciences, Vol. 231.
- Lomolino M.V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography* **23**: 699-703.
- Loo S.E., Mac Nally R. & Quinn G.P. 2002. An experimental examination of colonization as generator of biotic nestedness. *Oecologia* **132**: 118-124.
- Lundkvist E., Landin J. & Karlsson F. 2002. Dispersing diving beetles (Dysticidae) in agricultural and urban landscapes in south-eastern Sweden. *Annales Zoologici Fennici* **39**: 109-123.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ. 224p.
- Mac Nally R., Horrocks G. & Bennet A.F. 2002. Nestedness in fragmented landscapes: birds of the box-ironbark forests of south-eastern Australia. *Ecography* **25**: 651-660.
- Marty P., Angélibert S., Giani N. & Jolly P. *Sous presse*. Effects of several environmental parameters on directionality of pre and post breeding migration in a marbled newt population (*Triturus marmoratus*): implication for buffer zone management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*.
- Michiels N.K. & Dhondt A.A. 1991. Characteristics of dispersal in sexually mature dragonflies. *Ecological Entomology* **16**: 449-459.
- Milhau B. 2001. Les Chironomidae (Diptera) d'une mare rocheuse du Parc naturel régional des Causses du Quercy : suivi des populations et étude auto-écologique de deux espèces de Chironomini. Rapport de DESU, Université Toulouse III, France. 55p.
- Miller P.L. 1987. Dragonflies. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 94p.

- Moore N.W. 1953. Population density in adult dragonflies (Odonata-Anisoptera). *Journal of Animal Ecology* **22**: 344-359.
- Moore N.W. 1964. Intra- and interspecific competition among dragonflies (Odonata). *Journal of Animal Ecology* **33**: 49-71.
- Mosello R., Marchetto A., Boggero A. & Tartari G.A. 1991. Relationships between water chemistry, geographical and lithological features of the watershed of alpine lakes located in N.W. Italy. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung Limnologie* **24**: 155-157.
- Moubayed Z. 1978. Etude écologique des marais du sud de la Crau (Bouches du Rhône). Analyse des peuplements d'invertébrés dulçaquicoles et de leurs relations avec l'hydrologie, la végétation et les influences humaines. Thèse, Université Aix-marseille III, France. 222p.
- Nilsson A.N. 1996. Coleoptera Chrysomelidae Donaciinae, Water Lily Beetles. In: *Aquatic Insects of north Europe – A taxonomic handbook Volume 1* (Ed. A. Nilsson), pp. 209-216. Apollo Books: Stenstrup, Denmark.
- Oertli B. 1993. Leaf litter processing and energy flow through macroinvertebrates in a woodland pond (Switzerland). *Oecologia* **96** : 466-477.
- Oertli B., Auderset Joye D., Castella E., Juge R., Cambin D. & Lachavanne J.B. 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation* **104**: 59-70.
- Parr M.J. 1976. Some aspects of the population ecology of the damselfly *Enallagma cyathigerum* (Charpentier). *Odonatologica* **5**: 45-57.
- Patterson B.D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology* **1**: 323-334.
- Patterson B.D. & Atmar W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological journal of the Linnean Society* **28**: 65-82.
- Patterson B.D. & Atmar W. 2000. Analyzing species composition in fragments. In: *Isolated vertebrate communities in the tropics* (Ed. G. Rheinwald). Proc. 4th Int. Symp. Bonn. Zool. Monogr. **46**, pp. 9-24.
- Patterson B.D. & Brown J.H. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography* **18**: 395-402.
- Pavignano I. 1988. A multivariate analysis of habitat determinants for *Triturus vulgaris* and *T. carnifex* in northwestern Italy. *Alytes* **7**: 105-112.
- Pearson R.G., Litterick M.R. & Jones N.V. 1973. An air-lift quantitative sampling of the benthos. *Freshwater Biology* **3** : 309-315.

- Pilon J.G., Pilon L. & Caron E. 1995. Action de facteurs météorologiques sur l'activité de vol de *Libellula julia* Uhler dans les Basses Laurentides, Québec, Canada (Anisoptera : Libellulidae). *Odonatologica* **24**: 473-482.
- Pither J. & Taylor P.D. 1998. An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos* **83**: 166-174.
- Pokorny J. & Rejmankova E. 1983. Oxygen regime in a fishpond with duckweeds (Lemnaceae) and *Ceratophyllum*. *Aquatic Botany* **17**: 125-137.
- Pourriot R. & Meybeck M. 1995. Limnologie générale. Masson, Paris, France. 956p.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* **132**: 652-661.
- Quinn J.F. & Harrison S.P. 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* **75**: 132-140.
- Rosenzweig M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 436p.
- Rundle S.D., Foggo A., Choiseul V. & Bilton D.T. 2002. Are distribution patterns linked to dispersal mechanism? An investigation using pond invertebrate assemblages. *Freshwater Biology* **47**: 1571-1581.
- Ryti R.T. & Gilpin M.E. 1987. The comparative analysis of species occurrence patterns on archipelagos. *Oecologia* **73**: 282-287.
- Schutte G., Reich M. & Plachter H. 1997. Mobility of the rheobiont damselfly *Calopteryx splendens* (Harris) in fragmented habitats (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* **26**: 317-327.
- Simberloff D. & Abele L.G. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *American Naturalist* **120**: 41-50.
- Sire M. 1963. L'étang, sa flore, sa faune. Boubée & Cie, Paris, France. 198p.
- Snyder R.L. & Boyd C.E. 1987. Evapotranspiration by *Eichhornia crassipes* (Mart.) solms and *Typha latifolia* L. *Aquatic Botany* **27**: 217-227.
- Southwood T.R.E. 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation with habitat. *Biological Reviews* **37**: 171-214.
- Stettmer C. 1996. Colonisation and dispersal patterns of banded (*Calopteryx splendens*) and beautiful demoiselles (*C. virgo*) (Odonata: Calopterygidae) in south-east German streams. *European Journal of Entomology* **93**: 579-593.
- Taylor P.D., Fahrig L., Henein K. & Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**: 571-573.

- Teissier-Ensminger A. & Sajaloli B. 1997. La mare, objet géographique insaisissable ? L'exemple de la commune de Thimert en Eure-et-Loire. In: *Radioscopie des mares* (Ed. Teissier-Ensminger A. & Sajaloli B.), pp. 27-46. L'Harmattan Collection Environnement, Paris, France.
- Thirion J.M., Grillet P. & Geniez P. 2002. Les Amphibiens et les Reptiles du centre-ouest de la France. Parthénope Collection, Mèze, France. 144p.
- Turner F.B. 1960. Population structure and dynamics of the western spotted frog. *Ecological Monographs* **30**: 251-278.
- Valmont-Bomare M. 1791. Dictionnaire raisonné universel d'Histoire Naturelle en 8 tomes. 4ème éd. Tome quatrième. Lyon - M.DCC.XCI.
- Van den Berg M.S., Coops H., Noordhuis R., van Schie J. & Simons J. 1997. Macroinvertebrate communities in relation to submerged vegetation in two *Chara*-dominated lakes. *Hydrobiologia* **342/343** : 143-150.
- Van Noordwijk M. 1978. A mark-recapture study of coexisting Zygopteran populations. *Odonatologica* **7**: 353-374.
- Verell P.A. 1987. The directionality of migrations of amphibians to and from a pond in southern England, with particular reference to the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Amphibia-Reptilia* **8**: 93-100.
- Vincent A. 2001. Les lacs de Saint-Namphaise. *Quercy Recherche* **103**: 24-32.
- Wagner D.L. & Liebherr J.K. 1992. Flightlessness in insects. *Tree* **7**: 216-219.
- Waringer J. 1982. Notes on the effects of meteorological parameters on flight activity and reproductive behaviour of *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* **11**: 239-243.
- Watanabe M. & Higashi T. 1989. Sexual difference of lifetime movements in adults of the Japanese Skimmer, *Orthetrum japonicum* (Odonata: Libellulidae), in a forest-paddy field complex. *Ecological Research* **4**: 85-97.
- Wellborn G.A., Skelly D.K. & Werner E.E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 337-363.
- Wendler A. & Nüß J.H. 1994. Libellules: guide d'identification des libellules de France, d'Europe septentrionale et centrale. Société Française d'Odonatologie, Bois-d'Arcy, France. 130p.
- Wetzel R.G. 1983. Limnology, 2nd ed. Saunders College Publishing, New York, USA. 860p.

- Williams P., Whitfield M., Biggs J., Bray S., Fox G., Nicolet P. & Sear D. 2004. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation* **115**: 329-341.
- Worthen W.B. 1996. Community composition and nested subset analysis: basic descriptors for community ecology. *Oikos* **76**: 417-426.
- Wright D.H., Patterson B.D., Mikkelsen G.M., Cutler A. & Atmar W. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* **113**: 1-20.
- Wright D.H. & Reeves J.H. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* **92**: 416-428.
- WWF 1997. Sortons la mare de l'oubli : dossier pratique à l'usage des enseignants. WWF, Bruxelles, Belgique. 64p.

ANNEXES

ANNEXE I

Seasonal variations in the physical and chemical characteristics of ponds: implications for biodiversity conservation

Sandrine Angélibert, Pierre Marty, Régis Céréghino and Narcisse Giani

Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems (14) 2004: 439-456

Seasonal variations in the physical and chemical characteristics of ponds: implications for biodiversity conservation

S. ANGÉLIBERT*, P. MARTY, R. CÉRÉGHINO and N. GIANI
LEH FRE CNRS-UPS 2630, Bât 4R3, Université Paul Sabatier, Toulouse, France

ABSTRACT

1. The natural evolution of ponds leads to the filling up of these small ecosystems, and human intervention may sometimes be necessary to ensure their continued nature conservation interest.

2. In the arid karstic region of the 'Causses du Quercy' (France), there are numerous ponds bored into parts of the calcareous rock where water cannot percolate. Without human management they are destined to disappear, although they constitute the only available surface water resource on this limestone plateau.

3. Little information is available about the physical and chemical changes occurring as ponds go through different successional stages. A comparative study of three ponds at various stages of succession allowed an analysis to be made of the seasonal changes in a number of abiotic variables.

4. There was evidence that the temporal and spatial variability of abiotic factors (such as temperature, water level and dissolved oxygen concentrations) increased as ponds progressed through successional stages.

5. This study indicated that ponds varied in terms of plant and animal species richness and rarity, temperature, and oxygen concentration at different successional stages. Each pond supported a distinctive fauna. The results suggest that biotic diversity is, in part, driven by local-scale physical and chemical heterogeneity. Management plans should be drawn at a scale that maintains the heterogeneity of such pond networks.

Copyright © 2004 John Wiley & Sons, Ltd.

KEY WORDS: pond; succession; hydrology; water chemistry; temperature; biodiversity; macrophytes; invertebrates; wetland management

INTRODUCTION

During the 20th century, wetland losses reached 40–90% in a number of north-western European countries (Hull, 1997). Furthermore, whilst great emphasis has so far been given to various aspects of biodiversity in terrestrial ecosystems, wetlands have only recently started receiving some attention (Gopal *et al.*, 2001).

*Correspondence to: S Angélibert, LEH FRE CNRS-UPS 2630, Bât 4R3, Université Paul Sabatier, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex, France. E-mail: angelibe@cict.fr

Ponds are defined as wetlands by the Ramsar Convention, and recent studies have revealed the importance of ponds for the conservation of biodiversity (Friday, 1988; Linton and Goulder, 2000).

In France, a third of all wetlands have disappeared over the past 30 years. The government's reaction to this situation was to launch an Action Plan for Wetlands in 1995. Within the framework of this action plan, the French Research Programme on Wetlands (FRPW) began 2 years later, in 1997 (see <http://www.pnrzh.org>). Ponds were one of the topics of this programme. Further to the FRPW, national resource centres were set up. The most important one, called 'Mares & Mouillères de France' (see <http://www.polerelaismares.org>), intended to bring together the different initiatives concerning pond management, to set up a pond conservation strategy, and to increase public awareness of the importance of ponds. Although similar approaches to pond management and conservation have been developed in various countries (e.g. The Ponds Conservation Trust in the UK), information about the ecology and management of ponds is generally sparse (Biggs *et al.*, 1994; Gee *et al.*, 1997; Oertli *et al.*, 2002). Specifically, little is known about the physical and chemical changes occurring as ponds go through different successional stages.

In the arid karstic region of the 'Causses du Quercy' (France), water has always been essential to sustain both wildlife and human activities. Legend says that Saint-Namphaise, an officer of Charlemagne, bored numerous ponds into parts of the calcareous rock where water cannot percolate. They formed man-made ecosystems that now belong to the heritage of this region. Owing to changes in agricultural practices, they are now abandoned and progressively filling up with mud and vegetation. Without human management they are destined to disappear, although they constitute the only available surface water resource on this limestone plateau. All other superficial waters percolate through the rocks, forming underground hydrographical networks. A Regional Nature Reserve was created in 1999 in this region, with one of its main aims being to preserve and show the importance of ponds.

The ponds in this region are at various stages of natural filling; therefore, it was deemed a suitable location to assess succession in such wetland ecosystems. Specifically, the study aimed to highlight differences in terms of substrates, plant community characteristics, and seasonal variations in a number of abiotic variables (e.g. water temperature, evaporation, nitrate and phosphate concentrations, and dissolved oxygen concentrations). To this end, we carried out a comparative study of three ponds at three different stages of succession. The results are discussed with reference to the biodiversity of the fauna in these ponds, and some implications for their management are raised.

STUDY SITE

The Natural Regional Park of the 'Causses du Quercy' is located in south-western France (Plate 1). This limestone plateau (2156 km²) is at the intersection of Mediterranean, Atlantic and Continental influences in terms of weather conditions and vegetation types, and is dominated by *Quercus pubescens* Willd., *Acer monspessulanum* L. and *Juniperus communis* L. Sparsely populated (13.6 inhabitants per square kilometre), this plateau is at an altitude of 470 m a.s.l. at its highest point. Because of the lack of surface water, there is no intensive farming and the main agricultural practice is sheep farming.

In the study region, man-made ponds are typically permanent, rectangular in shape and shallow, as shown in Plate 1. The geology of the study area is homogeneous, and soils are composed of limestone from intermediate and superior Jurassic. To hold rainwater, ponds were bored into parts of the limestone plateau where calcareous rock was homogeneous and without fractures. The study was conducted during 2000 in three such permanent ponds with a rocky base (called 1, 2 and 3). Their main characteristics are presented in Table 1. The ponds are mainly fed by direct precipitation and surface water run-off, but pond 1 is also spring fed. This spring is temporary and is under load between October and February. The surrounding land cover for all three ponds is dominated by woodland and pastures, which are mainly grazed by sheep.

Table 1. Main characteristics of the three ponds studied. TS: temporary spring; SR: surface run-off; R: rainfall

Pond	Elevation a.s.l. (m)	Water supply	Area (m ²)	Max. depth (cm)	Mud (%)	Surrounding land cover at radius of 800 m around each pond (%)			Fish presence
						Woodland	Pasture	Moor	
1	357	TS+SR+R	207.4	151.2	13.2	33.8	35.3	30.9	Yes
2	350	SR+R	79.8	54.7	27.3	44	31.5	24.5	No
3	350	SR+R	65.3	67.6	22.1	44.5	49.4	6.1	No

In 1999, a study on the aquatic invertebrate and vertebrate fauna showed that these ecosystems are important reservoirs for biodiversity in this large, arid area (Angélibert *et al.*, 1999). The ponds are numerous in the natural park, but are sparsely distributed (approximately 1 km⁻² on average).

METHODS

To characterize the study sites, the three ponds were mapped in detail, and their total surface area, volume (which is associated with the water level) and vegetation cover accurately calculated. A 1 m grid was laid with ropes over each pond and depth measurement were taken against the water level at various points. Plant species were identified in each quadrat, and seasonal changes in the plant community were recorded. The vegetation map was drawn for the spring period, i.e. the season when the vegetation cover is the most developed (Achard, 2000). Water temperature was recorded hourly at the bottom and at the surface level of each pond over 1 year, using Tinytalk Dataloggers[®]. In order to calculate the water balance, a limnigraph was installed on each pond. The Departmental Centre of Meteorology in France also provided daily rainfall data, originating from the station at Fontanes du Causse, 7 km from the study site. These data were calibrated against records collected weekly with pluviometers set up on each pond. The analysis of these data provide estimates of the amount of runoff entering each pond, and of the spring water supply to pond 1. Evaporation was estimated at each pond during the dry period (June to August). A simple linear regression provided the best fit for the relationship between water level (W , mm or cm) and time (t , number of days): $W = at + b$, with a (mm day⁻¹) being the evaporation rate. Water was sampled weekly to follow variations in the concentration of nitrates (N-NO₃) and total phosphorus (P_{total}). Temperature and dissolved oxygen were monitored over a 24 h cycle at the end of summer (i.e. when vegetation cover is well developed) using multiparameter probes (WTW Bioblock Scientific[®]).

The study of the fauna, previously conducted in 1999 and 2000, provided species lists for each pond (Angélibert *et al.*, 1999, 2000; Azémar, 2000, 2001; Milhau 2001). Qualitative macroinvertebrate samples were taken monthly at each pond during the study year using a hand net (mesh size: 250 µm), and a 10 µm mesh net was used to sample zooplankton. Generally, species were keyed to species level with the help of specialists. The inventory of Odonata larvae was completed by capturing breeding adults using a butterfly net. The determination of chironomid larvae to species level is very difficult, and exuviae were collected from each pond instead. Unfortunately, insufficient exuviae were obtained from ponds 2 and 3 to allow the species richness of each pond to be compared. Species richness was calculated, therefore, without counting chironomid species, and this is hereafter called 'SR-Ch'.

RESULTS

Vegetation cover

The maps presented in Plate 1 and the list of plants in Table 2 were used to describe the vegetation structure of ponds at three stages of succession. Pond 1 is a rocky basin with low and scattered vegetation (early

Table 2. List of plants recorded in the three ponds studied

Taxon	Pond		
	1	2	3
<i>Chara delicatula</i> Ag.		+	
<i>Chara vulgaris</i> L. var. <i>longibracteata</i>		+	
<i>Chara</i> sp.			+
Aquatic moss	+	+	
<i>Sphagnum</i>			+
<i>Groenlandia densa</i> (L.)		+	
<i>Lemna minor</i> L.		+	+
<i>Wolffia arrhiza</i> (L.) Wimmer			+
<i>Typha latifolia</i> L.			+
<i>Ranunculus</i> sp.	+	+	+
<i>Carex</i> cf. <i>divulsa</i> (Stokes)		+	+
<i>Carex</i> sp.			+
<i>Eleocharis palustris</i> (L.)		+	
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	+		

succession pond); pond 2 is intermediate, with a high cover of submerged vegetation (mid-succession pond); and pond 3 is nearly filled, with a high cover of emergent vegetation (late-succession pond).

In pond 1, aquatic moss covered 30% of the surface area and only colonized gentle slopes and bare rock on the bottom of the pond. Ponds 2 and 3 had the greatest vegetation cover, with eight dominant species in each. In pond 2, the plant community was dominated by two species of Characeae (*Chara delicatulata* Ag. and *Chara vulgaris* L. var. *longibracteata*) and one species of Potamogetonaceae (*Groenlandia densa* (L.)). *Chara* spp. and *G. densa* covered 64% and 11% of the pond area respectively. *Ranunculus* sp. was present in March; this was followed by *G. densa* in April and *Chara* spp. in early May. The Characeae supplanted the Potamogetonaceae during the warm season. The vegetation in pond 2 was very dense and dominated by submerged plant species. In pond 3, the dominant plant was *Typha latifolia* L., which covered 57% of the surface area; *Chara* spp. covered 11%, and the pond was also characterized by the presence of *Wolffia arrhiza* (L.) Winner (Lemnaceae). This floating-leaved plant does not appear in Plate 1, as it only occurred in summer in the central part of the pond. Thus, the vegetation of pond 3 was dominated by a dense cover of emergent plant species.

Temperature

The seasonal changes in water temperature at the bottom and surface of the pond are presented in Figure 1 (left). Mean monthly temperature was lowest in January for all three ponds: 3.8°C at the surface and 4.4°C at the bottom of pond 3; 5.8°C at the surface and 6.4°C at the bottom of pond 2; and 4.8°C at both the surface and bottom of pond 1. Mean surface temperatures were highest in June in ponds 2 and 3, at 21.8°C and 19.9°C respectively. The maximum bottom temperatures were not synchronous, and were reached in July in pond 3 (20.2°C) and in August in pond 2 (19.8°C). In pond 1, the mean monthly temperature reached a maximum in August, with 22.8°C at the surface of the pond and 22°C at the bottom.

In pond 1 there was no difference between the surface and bottom temperatures, except in August, whereas in pond 2 there was temperature stratification during the warmest months (June, July and August) and the coolest months (December and January). In pond 3, the surface and bottom temperatures were significantly different during most of the year (Mann–Whitney *U*-test, $p < 0.05$), except in August and September.

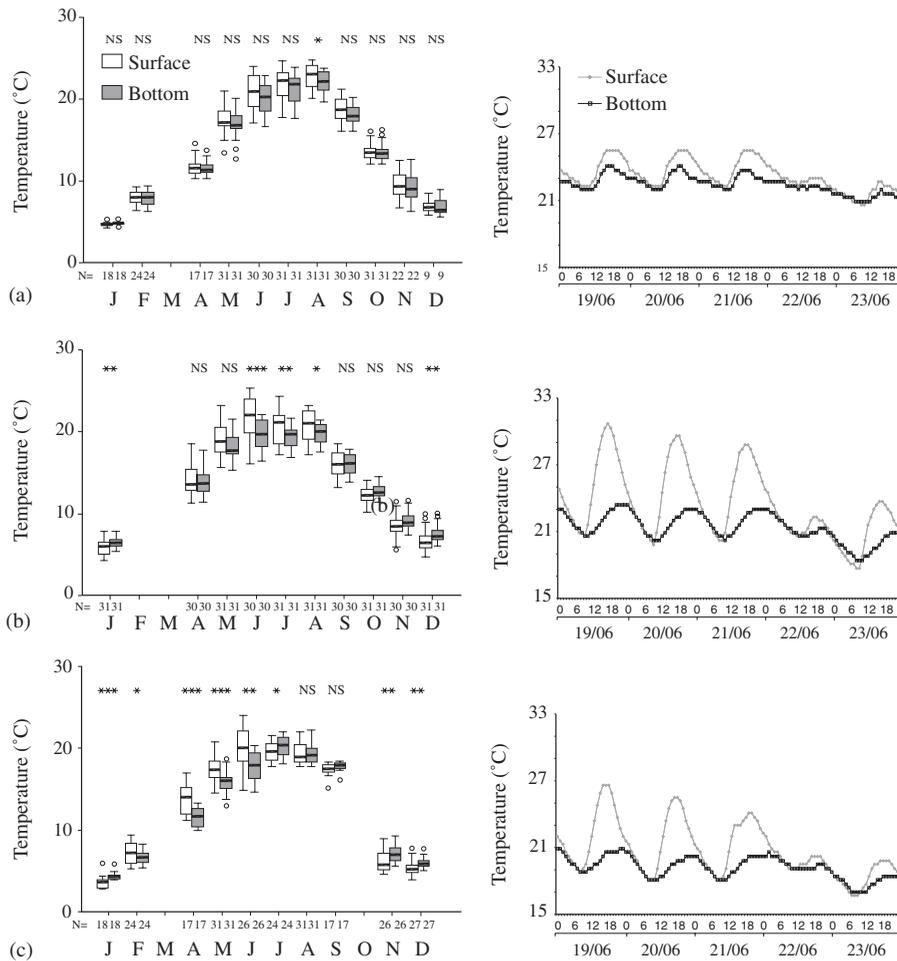


Figure 1. Changes in water temperatures at bottom and surface level (left) and example of daily fluctuations at bottom and surface level over 5 days (right). (a) Pond 1; (b) pond 2; (c) pond 3. Differences between bottom and surface temperatures were tested using Mann–Whitney U-test: *** significant difference, $p < 0.001$; ** significant difference, $p < 0.01$; * significant difference, $p < 0.05$; NS, non-significant difference, $p > 0.05$.

In ponds 2 and 3, the daily temperature difference between the surface and bottom layers was, on average, 1.5 to 2°C during the 5 days studied (Plate 1, right). On average, this difference was only 0.8°C in pond 1. This indicated that these ecosystems have a weak thermal inertia and are very sensitive to weather changes. The maximum surface temperatures were reached between 16:00 and 18:00 in the three ponds. At the bottom, the maximum values were recorded during the same period of the day in pond 1; in ponds 2 and 3, the maximum bottom temperature occurred later, between 20:00 and 22:00.

Water balance

Analysis of the inflow period allowed an evaluation to be made of the contribution of runoff to each pond, together with the contribution of the spring to the water supply of pond 1.

The study year could be divided into three distinct periods (Figure 2, left) for all ponds. Between November and April the water levels in the ponds were at their maximum, decreasing slowly between May and August and refilling in September and October. More accurately, the water level decrease occurred between 10 June and 30 August in the three ponds (Figure 2 right). The inflow period was shortest in ponds 2 and 3 (between 26 and 29 September). In pond 1, there were two periods of inflow, with the first water level increase occurring between 26 and 29 September (rainfall: 42.8 mm) and the main inflow between 9

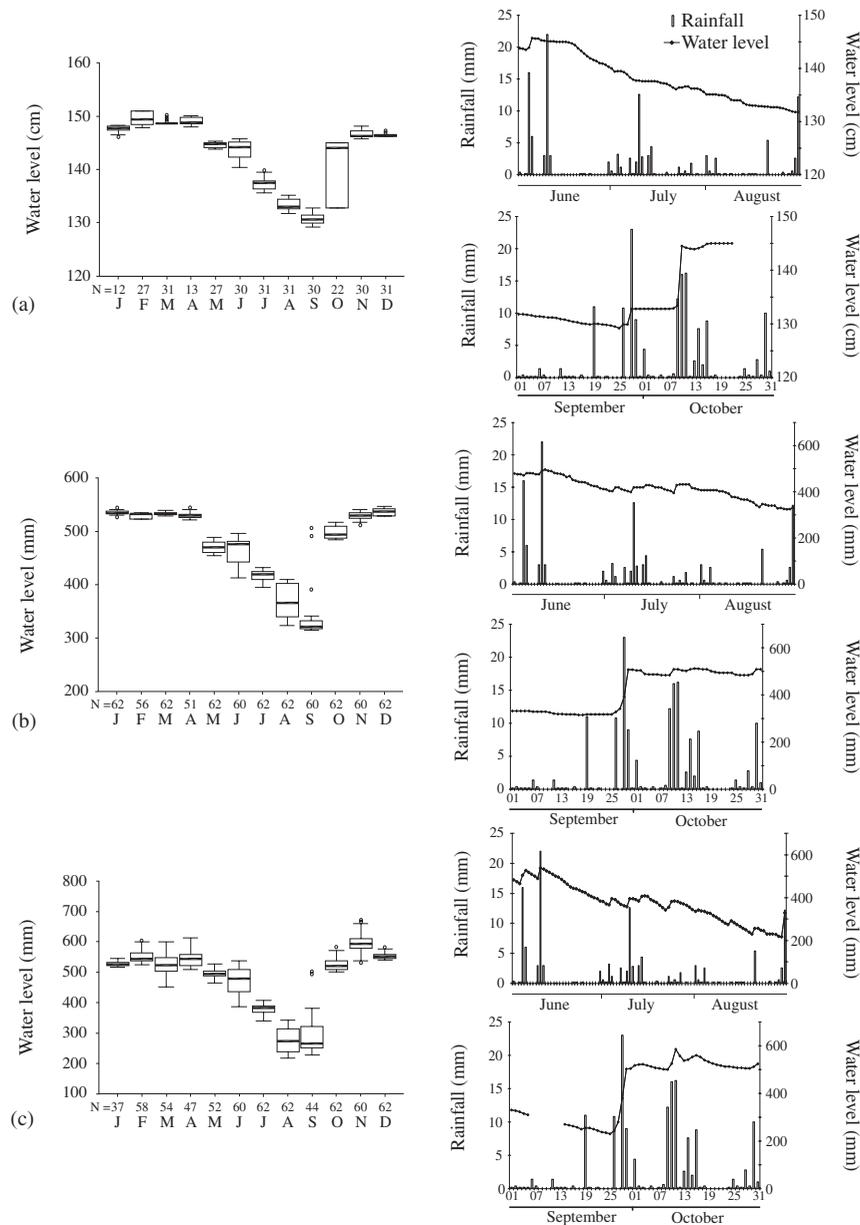


Figure 2. Changes in water level in the three ponds (left) and detail of the water decrease period (June to August) and of the inflow period (right September to October): (a) Pond 1; (b) pond 2; (c) pond 3.

Table 3. Estimation of runoff to the three ponds studied. Pond 1: calculation between 27 and 28 September (no spring input). Pond 1': calculation between 9 and 11 October (water supply by the spring). Ponds 2 and 3: calculation between 26 and 29 September

Pond	Initial water level (mm)	Volume <i>A</i> (m ³)	Final water level (mm)	Volume <i>B</i> (m ³)	Rainfall <i>C</i> (m ³)	Volume (m ³)	
						Expected (<i>A</i> + <i>C</i> = <i>D</i>)	Missing (<i>B</i> - <i>D</i>)
1	1299	269.4	1335	275.4	4.6	274	1.4
1'	1334	276.7	1442	299.1	9.2	285.9	13.2
2	328	26.2	507	40.5	4.5	30.7	9.8
3	242.5	15.8	502.5	32.8	4.2	20	12.8

and 11 October (rainfall: 44.4 mm). During these two periods, rainfall was similar but increases in water level were different, indicating that there was another source of water entering pond 1, such as spring water and runoff. It can also be seen that the spring was not under load during the first period, whereas it was during the second. The difference between maximum and minimum water levels was 45.9 cm in pond 3 (i.e. 68% of the maximum water level), 23.2 cm in pond 2 (i.e. 42% of the maximum water level), and 22 cm in pond 1 (i.e. 22% of the maximum water level).

An analysis of the water balance for each pond provides an estimation of the contribution of runoff (Table 3). As the ponds are situated on a limestone plateau, runoff was important to the filling of ponds 2 and 3. In contrast, the runoff supply seemed to be negligible in pond 1. In order to estimate the contribution of the spring to the water supply of pond 1, the 'missing volume' was estimated between 9 and 11 October (i.e. when the spring is under load; Table 3). During this period, rainfall supply was insufficient to fill the pond, because the missing volume was 13.2 m³. The estimation of runoff to pond 1 was about 1.4 m³; thus, the water supply through the spring was about 11.8 m³. It is clear that the spring is essential to fill up this pond to its maximum water level.

An estimation of evaporation for each pond can be calculated from an analysis of the drying phase (Figure 3). The estimates of daily water losses (i.e. evaporation and evapotranspiration) were, on average, -7.29 mm day⁻¹ in pond 3; -4.1 mm day⁻¹ in pond 2 and -2.4 mm day⁻¹ in pond 1. This corresponded to -0.48 m³ day⁻¹ in pond 3; -0.33 m³ day⁻¹ in pond 2 and -0.5 m³ day⁻¹ in pond 1. These values were similar for all three ponds, although the ponds differed in surface area. Daily water loss was 1.8 times more important in pond 3 than in pond 2, and three times more important in pond 3 than in pond 1.

Chemical data

Nitrate concentrations were low and stable throughout the year in all three ponds (3 to 100 µg L⁻¹) except during September and October (Figure 4). The annual mean nitrate concentrations (mean ± SE) were 35.1 ± 3.9 µg L⁻¹ in pond 1, 37.6 ± 4.8 µg L⁻¹ in pond 2 and 52.5 ± 13.8 µg L⁻¹ in pond 3. In ponds 1 and 3, the highest concentrations occurred in September and October. This was also true, to a lesser degree, in pond 2. In pond 1, the highest values were reached between 1 and 14 October, corresponding to the filling period of the pond (Figure 2). As runoff to pond 1 was negligible, it can be assumed that nitrate enrichment comes from the water from the spring. In pond 3, the highest nitrate concentrations also occurred during the filling period (27 September–23 October). Runoff to this pond was significant, and the highest concentrations are likely to be linked directly to soil leaching during rainfall. However, regardless of the water supply, there were no significant differences between the nitrate concentrations of the three ponds (Mann–Whitney *U*-test; ponds 1–2: *U* = 665, *p* = 0.8; ponds 1–3: *U* = 633, *p* = 0.6; ponds 2–3: *U* = 640, *p* = 0.6).

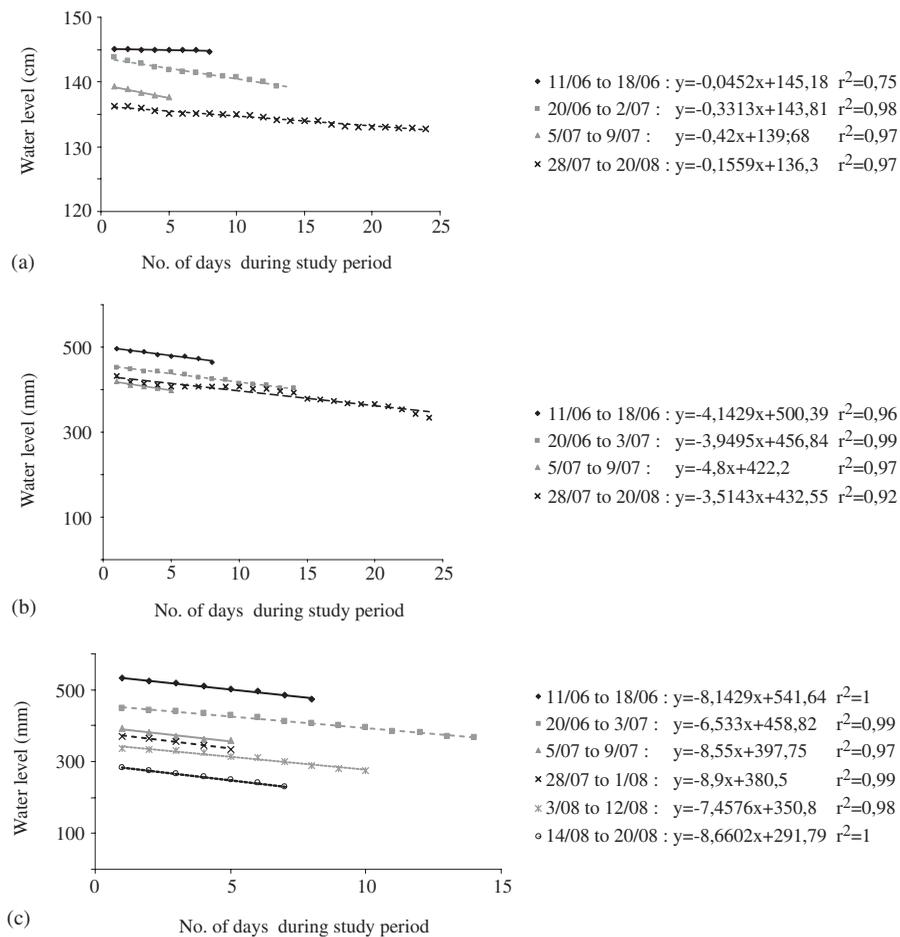


Figure 3. Estimation of evaporation from each pond from June to August during dry period. (a) Pond 1; (b) pond 2; (c) pond 3.

The mean annual concentrations (mean \pm SE) of P_{total} increased from pond 1 ($15.3 \pm 1.9 \mu\text{g L}^{-1}$) to pond 2 ($29.3 \pm 2.2 \mu\text{g L}^{-1}$) and pond 3 ($59.6 \pm 5.2 \mu\text{g L}^{-1}$). In pond 1, P_{total} concentrations tended to increase in summer, whereas in ponds 2 and 3 the concentrations were relatively stable throughout the year. The P_{total} concentrations are significantly different in the three ponds (Mann–Whitney U -test; ponds 1–2: $U = 337.5$, $p < 0.001$; ponds 1–3: $U = 41$, $p < 0.001$; ponds 2–3: $U = 187$, $p < 0.001$).

Oxygen cycle

During summer, the maximum oxygen concentrations at the water surface were reached between 16:00 and 20:00 (Figure 5). The mean differences (\pm SE) in concentration between the surface and bottom were small in ponds 1 and 2 (pond 1: $1.4 \pm 0.3 \text{ mg L}^{-1}$; pond 2: $1.6 \pm 0.5 \text{ mg L}^{-1}$; pond 3: $3.5 \pm 0.5 \text{ mg L}^{-1}$). Ponds 1 and 2 were well oxygenated, although the former had lower concentrations of dissolved oxygen than the latter in the daytime. Pond 3 was the only one to show significant differences in dissolved oxygen concentrations between the surface ($2.7\text{--}5.7 \text{ mg L}^{-1}$) and the bottom ($0.3\text{--}2.4 \text{ mg L}^{-1}$) (Mann–Whitney U -test; $U = 0$, $p < 0.001$).

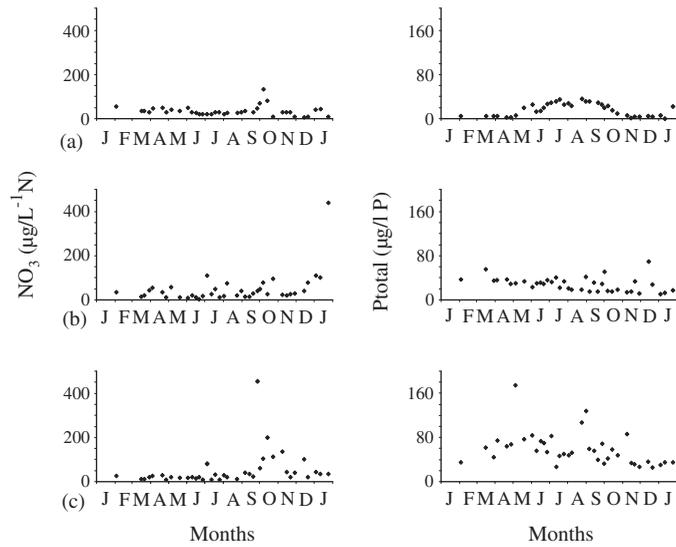


Figure 4. Changes in nitrate (NO_3) and total phosphorus (P_{total}) concentrations in the three ponds. (a) Pond 1; (b) pond 2; (c) pond 3.

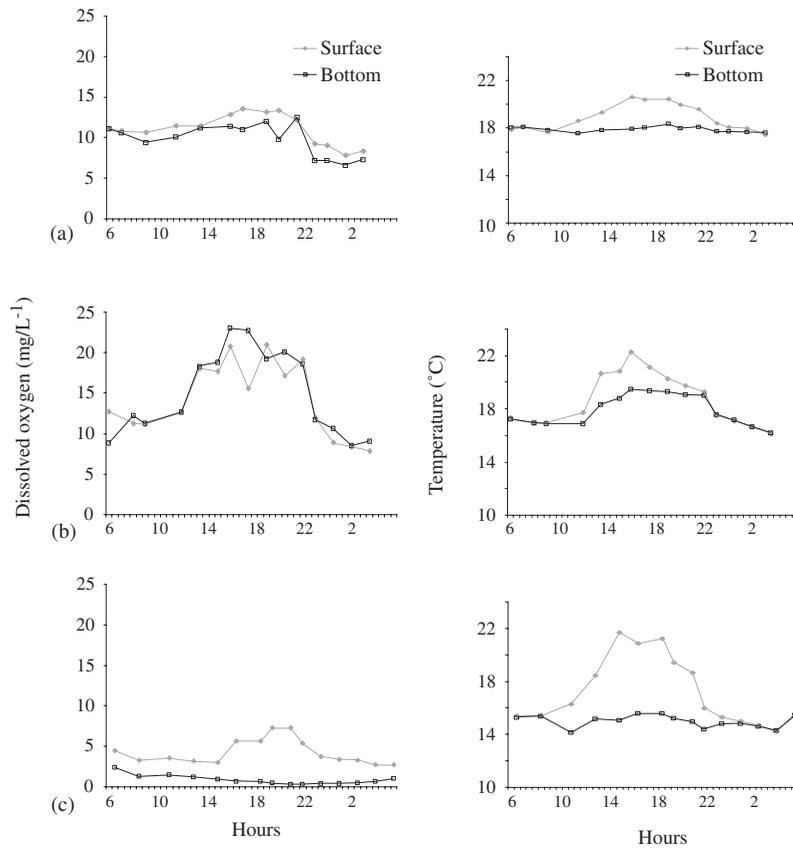


Figure 5. Concentration of dissolved oxygen and temperature fluctuation over a 24 h cycle (24 August) in the three ponds. (a) Pond 1; (b) pond 2; (c) pond 3.

Animal diversity

The list of invertebrates and vertebrates recorded in each pond is given in the Appendix.

A total of 203 taxa belonging to 69 families was found in the three ponds (198 invertebrates and five amphibians). These taxa are characteristic of still waters in this biogeographical area, i.e. zone 13 defined by Illies (1978) in the *Limnofauna Europaea*. Pond 2 was the richest, with a total of 125 taxa, 106 were recorded in pond 1, and 85 in pond 3. SR-Ch decreased from pond 2 (115 taxa) to pond 1 (76 taxa) and pond 3 (75 taxa). Of the 163 taxa found (without Chironomidae) in the three ponds, pond 2 contained 70.5% of the species, and ponds 1 and 3 46.6% and 46% respectively. Moreover, 40.8% and 42.6% of the species recorded were unique to ponds 1 and 2 respectively. For pond 3, 22.7% of species (i.e. 17 species) present during this study were recorded only at that site.

DISCUSSION

This study provides information on some ecological characteristics of ponds at varying stages of succession. Regardless of the pond, the low plant species richness can be partly explained by the rocky nature of the substrate. Moreover, the morphology of these ponds does not allow the establishment of marginal vegetation. These wetlands are drilled into the rock and have two opposite vertical banks. During plant colonization, vegetation can only become established on the gentle slopes and progress linearly. Despite the low plant diversity, some species are of great interest for conservation purposes. The vegetation of pond 2, dominated by *Chara* spp., is characteristic of a habitat type listed in Annex I of the EC Habitats Directive. '22.12 × 22.44, oligo-mesotrophic calcareous waters with benthic vegetation of Characea.' *W. arrhiza*, which is present in pond 3, is sparsely distributed in France, and is an uncommon species that does not flower in Europe.

Vegetation cover in the ponds showed a succession gradient from a low and sparse vegetation (bryophytes) colonizing thin layers of mud on the calcareous substrate (pond 1), to extensive stands of submerged vegetation (pond 2), and finally to a community dominated by emergent plant species (pond 3). As a possible consequence, temperature stratification increased with vegetation cover (Figure 1), with the deeper zones probably warming more slowly in those ponds where vegetation was more dense. Indeed, some plants (e.g. *T. latifolia* roots and *Chara* spp.) constituted a thermal shield delimiting two different layers (with the bottom one being more cold and stable), despite these ponds being quite shallow (maximum 55 cm in pond 2 and 68 cm in pond 3). This finding is in line with that of Juget and Rostan (1973), who found that temperature stratification could occur in some small and shallow lakes due to a shield formed by floating plants.

Differences in plant characteristics could also explain differences in the water balance of the three ponds. The occurrence of emergent plants in pond 3 may explain the increased water losses (Figure 3). Snyder and Boyd (1987) demonstrated that stands of *T. latifolia* in tanks increased water loss compared with that occurring from an open water surface. Moreover, the range of water-level fluctuations increased with increasing successional stage.

Finally, vegetation structure had a major effect on dissolved oxygen concentrations (Figure 5). The increase in vegetation density from pond 1 to pond 2 probably increased oxygenation of the water. The increase in emergent plant species from pond 2 to pond 3 led to an increase in organic matter. *T. latifolia* leaves die in winter and accumulate in the water, generating a deoxygenated layer at the bottom of pond 3. The evidence suggests that dissolved oxygen content was positively related to the extent of vegetation growth, and it seems clear that extensive cover by plants with emergent or floating leaves can impede oxygenation. Such a phenomenon has been described previously for floating-leaved plants by Pokorný and Rejmanková (1983), who found that *Lemna minor* did not release any oxygen to the water, so that respiration by organisms in the layer of organic sediment reduced dissolved oxygen concentrations.

Nitrate concentrations were low and stable throughout the year in the three ponds (Figure 4). These low concentrations were similar to those found in lakes unaffected by human impacts (Armstrong and Schindler, 1971; Mosello *et al.*, 1991). P_{total} concentrations in pond 1 followed a classical annual cycle (Figure 4). Values of P_{total} are usually lowest in winter (low mineralization of organic matter) and highest in summer (microbial activity and reduction of the oxidized layer of sediment permit release into the water column) (Pourriot and Meybeck, 1995). Although P_{total} concentrations were significantly different between ponds, mean concentrations of P_{total} in all ponds correspond to those found in mesotrophic lakes (i.e. between 10.9 and 95.6 $\mu\text{g L}^{-1}$; Wetzel, 1983).

Based on these observations, the key factors influencing variations in physical and chemical characteristics of the three ponds studied were the quality and quantity of vegetation cover. First, vegetation succession induced changes in water temperature. The difference between surface and bottom temperatures became more noticeable in pond 3 (the late-succession pond), thus generating two thermal layers in which life conditions were different. In the upper layer, temperatures were warmer and showed large fluctuations. In the bottom layer, temperatures were colder, with less fluctuations. Second, the late-succession pond presented greater water-level fluctuations and a deoxygenation of water in deeper zones due to the degradation of organic matter. The patterns of pond succession, during which ponds progressively fill, first result in an increased variability of abiotic factors (such as temperature and water level), and second in an increased difference in life conditions between bottom and surface levels (i.e. differences in temperature and dissolved oxygen concentration). In the early-succession pond, life conditions were more homogeneous. These observations are summarized in Figure 6.

In terms of animal biodiversity (Appendix), the highest number of taxa were recorded from pond 2 (SR-Ch = 115). The vegetation probably played a direct role in driving faunal diversity, as a greater plant diversity can be an indicator of greater habitat diversity (Oertli *et al.*, 2002). However, the degradation of abiotic factors in pond 3 must also play a role in the observed pattern of faunal diversity. Moreover, pond 1 had fish (Table 1) mainly cyprinid species such as roach (*Rutilus rutilus* (L.)), chub (*Leuciscus cephalus* (L.)), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), and goldfish (*Carassius auratus* (L.)). These species are opportunist and omnivorous, and thus fish predation may reduce the number of insect species, and especially of

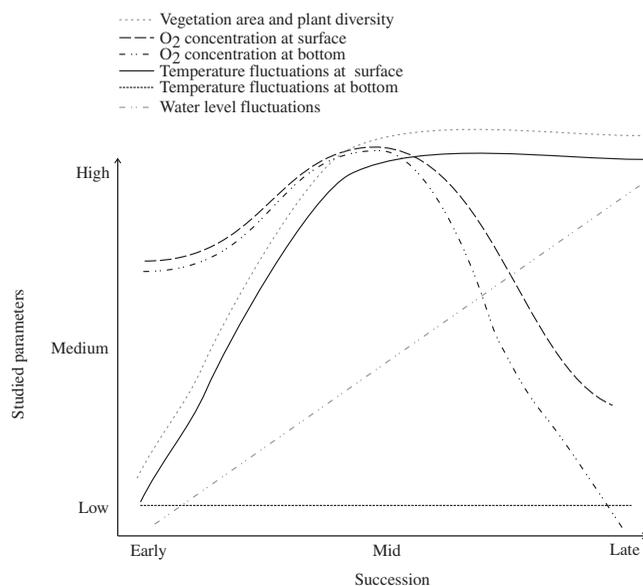


Figure 6. Schematic diagram of changes in environmental parameters according to the ponds, succession stages.

predatory insect species (Abjornsson *et al.*, 2002). Wellborn *et al.* (1996) showed that assemblages of benthic invertebrates in habitats with fish were dominated by small invertebrate prey. Predatory insects such as Notonectidae are sensitive to fish predation and, therefore, are most abundant in ponds without fish (Jansson, 1996). The presence of fish could explain the low number of Coleoptera and Heteroptera species in pond 1. Although pond 1 had fish and low plant diversity, in contrast to pond 3 which had no fish and greater plant diversity, these two ponds had similar taxon richness. This observation supports the idea that the degradation of abiotic factors in pond 3 may play a role in the pattern of animal diversity. Moreover, 40.8% and 42.6% of species found in ponds 1 and 2 respectively were unique to these ponds, and 22.7% of the species present in pond 3 (i.e. late succession pond) only occurred in this pond. The species in pond 3, included the coleopteran *Plateumaris* sp. (Chrysomelidae). Chrysomelid larvae normally rely on plants for their oxygen, as the mud surrounding larvae and roots is anoxic; therefore, larvae are found on the roots and leaves of water plants, often with their posterior spiracles inserted into plant tissues. Larvae of *Donacia* sp. are restricted to soft bottoms, whereas those of *Plateumaris* sp. may prefer a firmer substrate such as *Typha* roots (Nilsson, 1996). Pond 3 also contained the amphibian *Hyla meridionalis* Boett. This species is known to prefer ponds surrounded by reeds and, more generally, tall emergent plants, such as *Typha* sp.

This study has shown that, even though there were differences in species richness between ponds, each pond supported an interesting fauna and flora. Thus, there is a need to promote the conservation of all ponds, regardless of their successional stages. Owing to the difficulty of pond creation on this limestone plateau, dredging is the only possibility for restoring the ponds. However, dredging a small pond must only be envisaged when the process of filling up is nearly completed (i.e. when there is nearly no more free water) and where a large-scale pond management programme can be put in place to maintain the heterogeneity of such pond networks. This is especially important when the density of ponds in the network is very sparse. A study conducted in 2001 in the same area (Angélibert and Giani, 2003) showed that the dispersal capability of Odonata was low because of the distance separating ponds. Thus, following dredging, species adapted to late-succession ponds have few possibilities for finding suitable refuges in other ponds.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Natural Regional Park, and especially P. Dubreuil, who allowed us access to the ponds. Financial support for this study was provided by EU funds (FEDER), FNSE and Région Midi-Pyrénées. We gratefully acknowledge Dr P.J. Boon and the two referees, who provided valuable comments on an earlier version of this paper.

REFERENCES

- Abjornsson K, Bronmark C, Hansson LA. 2002. The relative importance of lethal and non-lethal effects of fish on insect colonisation of ponds. *Freshwater Biology* **47**: 1489–1495.
- Achard F. 2000. Végétation des lacs, laquets et milieux humides de la Brauhnie et de ses abords. *Quercy Recherche* **101**: 23–31.
- Armstrong FAJ, Schindler DW. 1971. Preliminary characterization of waters in the Experimental Lake area, north western Ontario. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **28**: 171–187.
- Angélibert S, Giani N. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography* **26**: 13–20.
- Angélibert S, Cayrou J, Céréghino R, Giani N. 1999. Biodiversité de trois mares de type Saint-Namphaise du Parc naturel régional des Causses du Quercy. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle Toulouse* **135**: 37–45.
- Angélibert S, Baraillé L, Céréghino R, Giani N. 2000. Biodiversité de mares rocheuses artificielles à usage domestique. Cas des "lacs de Saint-Namphaise" du Parc naturel régional des Causses du Quercy. In *L'eau de la Cellule au Paysage*, Wicherek S (eds). Elsevier: Paris; 195–214.
- Azémar F. 2000. Structure des peuplements zooplanctoniques des mares à intérêt patrimonial du Parc naturel régional des Causses du Quercy. DESU Report, University Toulouse III, France.

- Azémar F. 2001. Etude de l'impact de la prédation exercée, dans des enclos, par le triton palmé (*Triturus helveticus*) et la notonecte (*Notonecta maculata*) sur une population naturelle de zooplankton. DEA Report, University Toulouse III, France.
- Biggs J, Corfield A, Walker D, Whitfield M, Williams P. 1994. New approaches to the management of ponds. *British Wildlife* **5**: 273–287.
- Friday LE. 1988. The conservation and amenity value of ball-clay ponds in the Isle of Purbeck, Dorset, UK. *Biological Conservation* **43**: 165–180.
- Gee JHR, Smith BD, Lee KM, Griffiths SW. 1997. The ecological basis of freshwater pond management for biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **7**: 91–104.
- Gopal B, Junk WJ, Davis JA. 2001. *Biodiversity in Wetlands: Assessment Function and Conservation*. Backhuys Publishers: Leiden.
- Hull A. 1997. The pond life project: a model for conservation and sustainability. In *British Pond Landscape, Proceedings from the UK Conference of the Pond Life Project*, Boothby J (ed.). Pond Life Project: Liverpool; 101–109.
- Illies J. 1978. *Limnofauna Europaea*. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart.
- Jansson A. 1996. Heteroptera Nepomorpha, aquatic bugs. In *Aquatic Insects of North Europe — A Taxonomic Handbook, vol. 1*, Nilsson A (ed.). Apollo Books: Stenstrup; 91–104.
- Juget J, Rostan JC. 1973. Influence des herbiers à *Trapa natans* sur la dynamique d'un étang en période estivale. *Annales de Limnologie — International Journal of Limnology* **9**: 11–23.
- Linton S, Goulder R. 2000. Botanical conservation value related to origin and management of ponds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **10**: 77–91.
- Milhau B. 2001. Les Chironomidae (Diptera) d'une mare rocheuse du Parc naturel régional des Causses du Quercy: suivi des populations et étude auto-écologique de deux espèces de Chironomini. DESU Report, University Toulouse III, France.
- Mosello R, Marchetto A, Boggero A, Tartari GA. 1991. Relationships between water chemistry, geographical and lithological features of the watershed of alpine lakes located in N.W. Italy. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **24**: 155–157.
- Nilsson AN. 1996. Coleoptera Chrysomelidae Donaciinae, water lily beetles. In *Aquatic Insects of North Europe — A Taxonomic Handbook, vol. 1*, Nilsson A (ed.). Apollo Books: Stenstrup; 209–216.
- Oertli B, Auderset Joye D, Castella E, Juge R, Cambin D, Lachavanne JB. 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation* **104**: 59–70.
- Pokorny J, Rejmankova E. 1983. Oxygen regime in a fishpond with duckweeds (Lemnaceae) and *Ceratophyllum*. *Aquatic Botany* **17**: 125–137.
- Pourriot R, Meybeck M. 1995. *Limnologie Générale*. Masson: Paris.
- Snyder RL, Boyd CE. 1987. Evapotranspiration by *Eichhornia crassipes* (Mart.) solms and *Typha latifolia* L. *Aquatic Botany* **27**: 217–227.
- Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 337–363.
- Wetzel RG. 1983. *Limnology*, 2nd edition. Saunders College Publishing: New York.

APPENDIX: INVERTEBRATES AND AMPHIBIANS FOUND IN PONDS

Taxonomic group ^a	Taxon	Pond		
		1	2	3
Bryozoa	<i>Phumatella repens</i> (L.)		+	
Cnidaria	<i>Hydra</i> sp.			+
Oligochaeta	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>			+
Det. N. Giani	Tubificidae			
	Claparède			
	<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)		+	+
	Naididae			
	<i>Chaetogaster diastrophus</i>	+	+	
	(Gruithuisen)			

Taxonomic group ^a	Taxon	Pond			
		1	2	3	
	<i>Nais communis</i> Piguét		+		
	<i>N. simplex</i> Piguét	+			
	<i>N. pardalis</i> Piguét	+			
	<i>N. variabilis</i> Piguét	+		+	
	<i>Dero nivea</i> Aiyer	+		+	
	<i>Mesenchytraeus</i> sp.	+			
Hirudinea	Enchytraeidae				
	Glossiphoniidae	<i>Hellobdella stagnalis</i> (L.)	+	+	+
Mollusca	Valvatidae	<i>Valvata piscinalis</i> (Müller)		+	
	Ancylidae	<i>Ancylus fluviatilis</i> (Müller)	+	+	+
	Lymnaeidae	<i>Radix labiata</i> (Rossmüller)	+	+	+
Hydracarina			+	+	+
Rotifera					
Det. F. Azémar, P. Francisco	Brachionidae	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas	+		
		<i>Euchlanis triquetra</i> Ehrb.	+		
		<i>E. dilatata</i> Ehrb.	+	+	+
		<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrb.)	+	+	+
		<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrb.)	+	+	+
		<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse)		+	+
		<i>Epiphanes</i> sp.		+	+
		<i>Keratella valga</i> Ehrb.	+	+	+
		<i>K. testudo</i> (Ehrb.)	+	+	+
		<i>Squatinella tridentata</i> (Fresenius)		+	
		<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller)	+	+	+
		<i>Trichotria</i> sp.	+	+	
		<i>Colurella</i> sp.	+	+	+
		<i>Notholca</i> sp.		+	
	Lecanidae	<i>Lecane</i> sp.	+	+	+
	Notommatidae	<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrb.)		+	+
		<i>Monommata</i> sp.	+	+	
	Trichocercidae	<i>Trichocerca</i> sp.	+	+	+
		<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse)			+
		<i>T. rousseletti</i> (Voigt)	+		
		<i>T. chattoni</i> (de Beauchamp)	+		
		<i>T. porcellus</i> (Gosse)	+		+
		<i>T. capucina</i> (Wierzejski)		+	
		<i>T. pusilla</i> (Lauterborn)	+	+	
		<i>T. dixon-nuttalli</i> (Jennings)		+	
	Gastropodidae	<i>Ascomorpha</i> sp.	+	+	
	Synchaetidae	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	+	+	+
		<i>Synchaeta pectinata</i> Ehbr.	+	+	+
	Testudinellidae	<i>Testudinella</i> sp.		+	+
		<i>Filinia longiseta</i> (Ehrb.)	+		
	Rotifères Bdelloïdes		+		+
		Philodinidae		+	
		<i>Macrotrachela multispinosa</i> Thompson		+	
Cladocera					
Det. F. Azémar, P. Francisco	Bosminidae	<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	+		
	Chydoridae	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+
		<i>Alonella nana</i> (Baird)	+		

Taxonomic group ^a	Taxon	Pond		
		1	2	3
	<i>Alona rectangula</i> Sars	+	+	+
	<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller)	+		
	<i>A. costata</i> (O.F. Müller)	+		
	<i>A. rustica</i> Scott	+	+	+
	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine)		+	+
	<i>C. laticaudata</i> P.E. Müller		+	
	<i>Simocephalus exspinosus</i> (Koch)		+	+
	<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	+		
	<i>Daphnia atkinsoni</i> Baird			+
	<i>D. obtusa</i> Kurz		+	+
	<i>D. cucullata</i> Sars			+
Copepoda Det. F. Azémar, P. Francisco	Cyclopoidae			
	<i>Eucyclops speratus</i> (Lilljeborg)		+	+
	<i>E. serrulatus</i> (Fischer)	+	+	+
	<i>Macrocyclus fuscus</i> (Jurine)		+	
	<i>M. distinctus</i> (Richard)		+	
	<i>Paracyclops affinis</i> (Sars)		+	
	<i>Acanthocyclops</i> sp.	+	+	
	<i>Acanthocyclops robustus</i> (G.O. sars)		+	+
	<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer)	+	+	+
	<i>Cyclops strenuus</i> Fischer			+
	<i>C. bohater</i> Kozminski		+	+
	<i>Thermocyclops dybowskii</i> (Landé)		+	
Branchiura				
	<i>Argulus foliaceus</i> (L.)	+		
Ostracoda		+	+	+
Collembola				
Det. L. Deharveng	Poduridae			
	<i>Podura aquatica</i> L.			+
	Hypogastruridae			
	<i>Xenylla</i> sp.	+		
	Sminthurididae			
	<i>Jeannelotia stachi</i> Stach		+	
Ephemeroptera Det. A. Thomas (*), J. Cayrou (**)	Caenidae			
	<i>Caenis horaria</i> (L.) **		+	
	<i>C. luctuosa</i> (Burmeister) *	+		
	Baetidae			
	<i>Cloeon dipterum</i> (L.) *		+	+
	<i>Cl. simile</i> Eaton *	+		
Odonata				
	Coenagrionidae			
	<i>Coenagrion puella</i> (L.)	+	+	+
	<i>C. scitulum</i> Rambur		+	
	<i>Ischnura</i> sp.		+	
	<i>Pyrrhosoma nymphula</i> (Sulzer)	+	+	+
	Platycnemidae			
	<i>Platycnemis acutipennis</i> Sélys	+	+	
	<i>P. latipes</i> Rambur	+		
	Lestidae			
	<i>Chalcolestes viridis</i> (Van der Linden)	+	+	
	Libellulidae			
	<i>Libellula depressa</i> L.	+	+	+
	<i>Sympetrum sanguineum</i> (Müller)		+	
	<i>S. striolatum</i> (Charp.)		+	
	<i>Orthetrum brunneum</i> (Fonscolombe)	+	+	
	<i>O. cancellatum</i> (L.)		+	
	<i>Crocothemis erythraea</i> (Brullé)	+	+	+
	Aeshnidae			
	<i>Anax imperator</i> Leach	+	+	+
	<i>Aeshna cyanea</i> (Müller)	+	+	+
	Corduliidae			
	<i>Cordulia aenea</i> (L.)		+	

Taxonomic group ^a	Taxon	Pond			
		1	2	3	
Heteroptera	Pleidae	<i>Plea leachi</i> McGreg. & Kirk.		+	+
	Notonectidae	<i>Notonecta maculata</i> Fabricius		+	+
		<i>N. glauca</i> L.		+	
	Naucoridae	<i>Naucoris maculatus</i>		+	+
		<i>maculatus</i> Fabricius			
	Nepidae	<i>Nepa cinerea</i> L.		+	
		<i>Ranatra linearis</i> (L.)		+	
	Corixidae	<i>Corixa punctata</i> Illiger		+	
		<i>Micronecta</i> sp.	+		
		<i>Cymatia</i> sp.		+	
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber)			+		
Veliidae	<i>Microvelia reticulata</i> Burm.		+		
Gerridae	<i>Gerris thoracicus</i> Schumm.		+	+	
	<i>G. gibbifer</i> Schumm.	+			
Coleoptera					
Det. F. Bameul (*), J. Moubayed (**)	Gyrinidae	<i>Gyrinus substriatus</i> Steph. *		+	
Haliplidae	<i>Haliplus lineatocollis</i> Marsham *	+	+	+	
	<i>H. mucronatus</i> Stephens *		+	+	
	Hygrobiidae	<i>Hygrobia hermanni</i> Fabricius		+	+
		<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer) *		+	+
	Noteridae	<i>Gaurodytes nitidus</i> (Fabr.)		+	+
		<i>Rhantus pulverosus</i> (Steph.) **		+	
		<i>Acilius sulcatus</i> L.		+	
	Dysticidae	<i>Hydroporus vagepictus</i>	+		
		Fairm. & Laboulb. *			
		<i>Colymbetes fuscus</i> (L.)		+	
		<i>Dytiscus marginalis</i> L.		+	
		<i>Agabus</i> sp.			+
		<i>Agabus nitidus</i> Fabr.		+	
		<i>Hygrotus inaequalis</i> Fabr. *		+	+
	Hydrophilidae	<i>Nebrioporus</i> sp.	+		
<i>Helochares lividus</i> (Forster) **				+	
<i>Hydrophilus piceus</i> L.		+	+		
Helophoridae	<i>Hydrochara caraboides</i> ou <i>flavipes</i>		+		
	<i>Helophorus obscurus</i> Muls. **			+	
Elmidae	<i>Oulimnius</i> sp.	+			
	Chrysomelidae	<i>Plateumaris</i> sp.			+
Megaloptera					
Sialidae	<i>Sialis lutaria</i> (L.)		+		
	Trichoptera				
Det. J. Gagneur (*), J. Cayrou (**)	Ecnomidae	<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur) **	+		
Phryganeidae	<i>Agrypnia varia</i> (Fabricius)	+	+		
	Limnephilidae	<i>Glyphotaelius pellucidus</i> (Retzius)		+	
<i>Halesus</i> sp. *			+		
<i>Limnephilus</i> sp.		+			
Limnephilidae	<i>Limnephilus binotatus</i> (Curtis)		+		
	<i>Limnephilus</i> cf. <i>politus</i> (McLachlan) *		+		
Lepidoptera					
Crambidae	<i>Cataclysta lemnata</i> (L.)		+	+	
	Diptera				
Det. H. Laville (*),	Chironomidae				

Taxonomic group ^a	Taxon	Pond			
		1	2	3	
J. Moubayed (**)	Tanypodinae	<i>Ablabesmyia monilis</i> (L.) *	+	+	+
		<i>A. longistyla</i> Fitt. *	+		
		<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer) *		+	+
		<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabricius) *		+	+
		<i>Procladius</i> sp.	+		
		<i>Procladius cf choreus/sagittalis</i> **		+	+
	Orthocladiinae	<i>Xenopelopia falcigera</i> (Kieffer) **			+
		<i>Corynoneura lacustris</i> Edwards *	+		
		<i>Psectrocladius limbatellus</i> (Holm.) **		+	+
		<i>P. octomaculatus</i> Wülker **		+	+
		<i>P. oxyura</i> Langton *	+		
		<i>P. sordidellus</i> (Zett.) **	+	+	
	Chironominae	<i>Cricotopus albiforceps</i> (K.) *	+		
		<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer) *	+		
		<i>Stictochironomus maculipennis</i> (Meigen) *	+		
		<i>Kiefferulus tendipediformis</i> (Goetghebuer) *	+		
		<i>Polypedilum nubens</i> (Edwards) *	+		
		<i>P. sordens</i> (Van der Wulp) *	+		
		<i>P. nubeculosum</i> (Meigen) **	+		
		<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger) *	+		
		<i>D. tritonus</i> (Kieffer) **	+	+	
		<i>D. cf. lobiger</i> (Kieffer) **	+		
		<i>Cladopelma viridula</i> (L.) *	+		
		<i>Glyptotendipes pallens</i> (Meigen) *	+		
		<i>Camptochironomus pallidivittatus</i> (Mall.) **			+
		<i>Chironomus annularius</i> (Meigen) **		+	+
		<i>Einfeldia dissidens</i> (Walk.) **			+
		<i>Endochironomus</i> sp. **	+		
		<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen) **	+		
		<i>Zavreliella marmorata</i> (Van der Wulp) **		+	
		<i>Tanytarsus mendax</i> Kieffer *	+		
		<i>T. fimbriatus</i> Reiss & Fitt. *	+		
		<i>T. cf. brundini</i> Lindeberg *	+		
		<i>Tanytarsus</i> Pe 23 Langton *	+		
		<i>Paratanytarsus bituberculatus</i> (Edwards) *	+		
	<i>P. dissimilis</i> Johannsen *	+			
	<i>P. laetipes</i> (Zett.) *	+			
	<i>Virgatanytarsus</i> sp. *	+			
	<i>Micropsectra bidentata</i> G. *	+			
	<i>Cladotanytarsus</i> sp. *	+			
	Ceratopogonidae	<i>Phaenobezzia</i> sp.1			+
		<i>Phaenobezzia</i> sp.2		+	
		<i>Phaenobezzia</i> sp.3		+	
		<i>Bezzia</i> sp.			+
	Stratiomyidae	<i>Palpomyia</i> sp.	+		
		<i>Culicoides</i> sp.	+		
			+		
		<i>Odontomyia ornata</i> (Meigen)		+	+
		<i>Stratiomys potamida</i> Meigen		+	

Taxonomic group ^a	Taxon	Pond		
		1	2	3
	Tipulidae	<i>Tipula</i> sp.1	+	
		<i>Tipula</i> sp.2	+	
	Culicidae	<i>Culex pipiens pipiens</i> L.		+
	Det. J. Suzzoni-Blatger	<i>Anopheles maculipennis</i> Meigen	+	+
	Chaoboridae	<i>Chaoborus pallidus</i> (Fabricius)		+
		<i>C. crystallinus</i> (De Geer)		+
		<i>C. obscuripes</i> (Van der Wulp)		+
	Syrphidae	<i>Eristalinus</i> sp.		+
	Empididae		+	
	Psychodidae			+
	Dolichopodidae			+
Urodela	Salamandridae	<i>Triturus helveticus</i> Razoumowsky		+
		<i>T. marmoratus</i> Latreille		+
Anura	Bufonidae	<i>Bufo bufo</i> (L.)	+	+
	Discoglossidae	<i>Alytes obstetricans</i> (Laur.)		+
	Hylidae	<i>Hyla meridionalis</i> Boett.		+
Total SR			106	125
SR-Ch			76	115

^aDet.: name of the specialist who keyed the taxon to the specific level. Total SR: total species richness; SR-Ch: species richness without Chironomidae species.

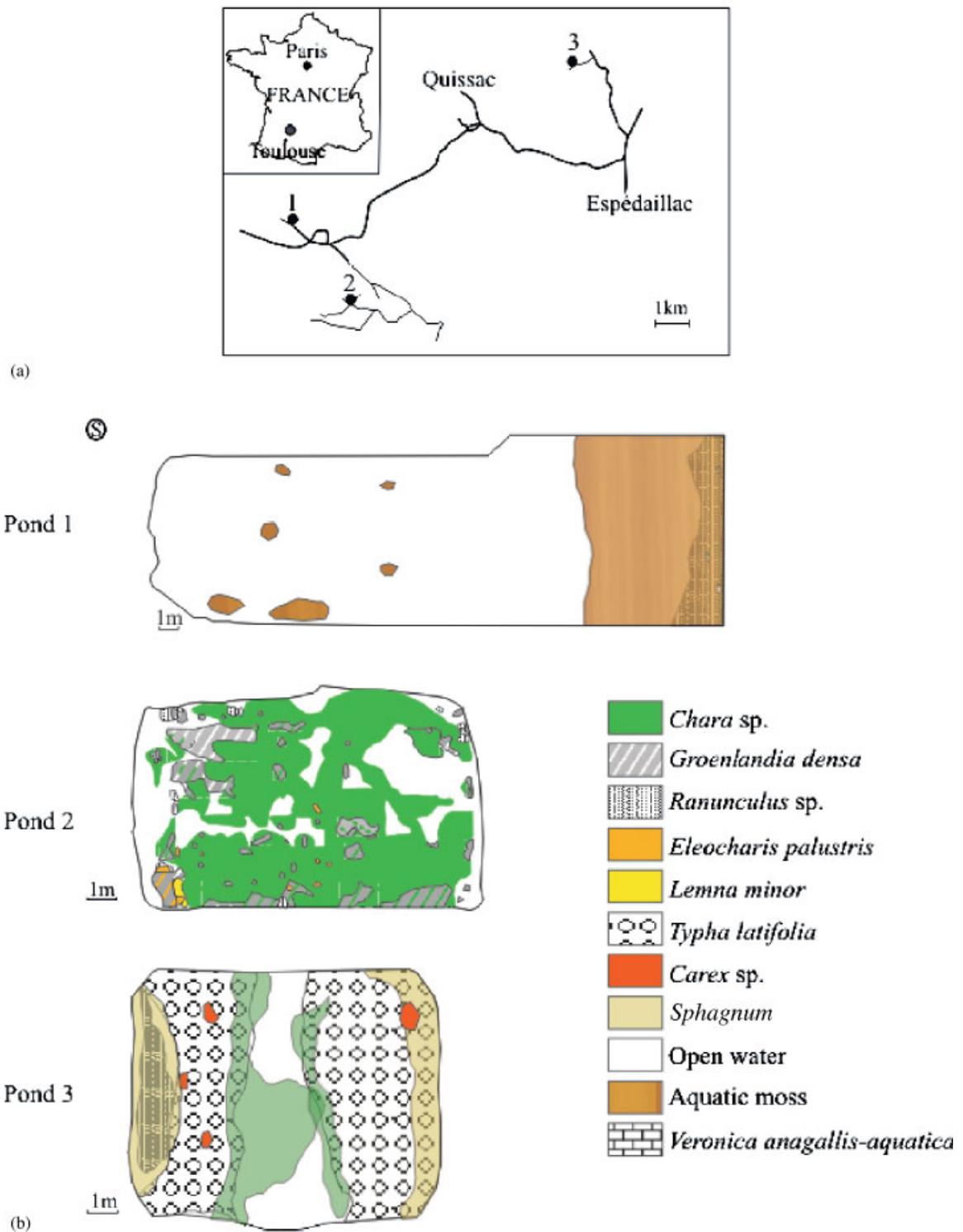


Plate 1. Location of the study area (a), and vegetation cover of the three ponds (b). S: spring.

ANNEXE II

Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat

Sandrine Angélibert and Narcisse Giani

Ecography (26) 2003: 13-20

Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat

S. Angelibert and N. Giani

Angelibert, S. and Giani, N. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. – *Ecography* 26: 13–20.

Dispersal has a potentially profound effect on the dynamics of populations especially when a population occupies a patchy habitat. Ponds surrounded by terrestrial landscape are an example of patchy distribution of physical conditions and constitute “islands” for odonates. Few studies have focussed on dispersal in odonates. We have used the direct method of dispersal observing (capture-mark-recapture technique) in order to estimate the degree of linkage in three patchy populations of odonate localised on three ponds. We also examined the differences in dispersal ability within and among three species (*Coenagrion puella*, *Coenagrion scitulum* and *Libellula depressa*). The ponds were situated in southwest France on a limestone plateau. In this arid area, these ponds constitute the only surface water available and are relatively sparsely distributed. The size of the ponds ranged from 48 to 79 m² and they were 200 and 775 m apart. We demonstrated that three factors influence the dispersal ability of these odonates. The first is represented by the abiotic factors and especially weather conditions. This determines the number of days that dispersal is possible. The second is interspecific differences. We showed that sensitivity to weather conditions, species size and species behaviour influence dispersal ability. The third factor is the intraspecific characteristics. We demonstrated that there are differences in dispersal ability according to sex and age. To conclude, we discuss the importance of pond management to maintain the existing odonate populations and to facilitate introduction of new populations in this region where little exchange occurs between ponds.

S. Angelibert (angelibe@cict.fr) and N. Giani, CESAC UMR 5576, Bât 4R3, Univ. Paul Sabatier, 118 Route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex, France.

The terms dispersal and migration are used to describe certain aspects of the movement of organisms. Dispersal represents individuals spreading away from others while migration is a mass movement of the entire population. Dispersal is usually involved in colonisation processes, and allows a population to colonise new habitats. Moreover, it also contributes to population and species subsistence along natural and anthropic environment changes (Begon et al. 1996). Dispersal therefore has a potentially profound effect on the population dynamics and constitutes an essential survival process in patchy habitats.

Considering odonates, which need water to complete the larval part of their life cycle, isolated ponds sepa-

rated by terrestrial landscape constitute a patchy habitat. Ponds can in this case be compared to islands (*sensu* Levins 1969). In such an environment, odonate populations colonising the different ponds can be considered as metapopulations (Levins 1969). In this context, the population dynamics operate at two levels: within patches and between patches.

Odonates only disperse in the mobile winged adult stage, and although egg transport and larval dispersal have been reported, they can be considered as rare and insignificant events (Corbet 1962). Adult life can be divided into 3 phases: (1) the maturation period, (2) the reproductive period and (3) the post-reproductive period. Typically, the first phase is spent away from

Accepted 24 May 2002

Copyright © ECOGRAPHY 2003
ISSN 0906-7590

water. When sexually mature, individuals return to the water bodies to reproduce (Corbet 1980). Numerous studies have focused on population movement along streams (Conrad and Herman 1990, Stettmer 1996, Schutte et al. 1997) but little is known about movements between neighbouring water bodies (but see Van Noordwijk 1978, Conrad et al. 1999). Moreover, data available about dispersal are generally deduced from analysis of population density and so provide only indirect evidence of dispersal (Conrad et al. 1999).

However, few studies have paid attention to dispersal. One of the reasons is that dispersal is usually extremely difficult to quantify (Doak et al. 1992). In this study, we used the mark-recapture method to examine the dispersal ability and characteristics of three odonate species (*Coenagrion puella* (Linné, 1758), *Coenagrion scitulum* (Rambur, 1842) and *Libellula depressa* Linné, 1758) during the first two phases of their adult life. We first investigated the influence of environmental parameters (temperature, rainfall and light intensity) on dispersal, then we compared dispersal ability according to the species considered. Finally, the influence of sex (for the three species) and age (for two species) was studied. This leads to a discussion of the importance of pond management.

karstic region, water has always been essential to sustain both wildlife and human activities. Legend says that Saint-Namphaise, an officer of Charlemagne, bored numerous ponds into parts of the calcareous rock where water cannot percolate. These ponds are typically rectangular and shallow. They form man-made ecosystems that now belong to the heritage of this region and are no longer used for human activities. They constitute the only available surface water resource on this limestone plateau. A study conducted in 1999 on invertebrate and vertebrate aquatic fauna showed that these ecosystems are important biodiversity reservoirs in this large arid area (Angelibert et al. 1999).

The ponds are numerous in the Natural Park but relatively sparsely distributed (ca 1 pond km⁻² on average). They are mainly located near villages or in forested areas. The study area is about 1.77 km² covered by forest and fields, and contains three ponds. The ponds range from 48 to 79 m² and are from 200 to 775 m apart. No other ponds were found within a radius of 800 m around each pond, which excludes the possibility of immigration from unstudied sites. The main environmental characteristics of each pond are summarised in Table 1.

Study site

The study was conducted in 3 permanent rocky ponds located in The Natural Regional Park of the "Causses du Quercy", southwest France (Fig. 1). In this arid

Methods

Sampling took place daily from 7 May to 30 June 2001 (except for eight wet days for which odonate capture was not possible). Odonates were captured using a



Fig. 1. Location of the study site.

Table 1. Main characteristics of the three ponds studied.

Pond	Altitude (m)	Area (m ²)	Max. depth (cm)	Main substrate	Surroundings
1	320	79	50	Characea	Forest and field
2	350	48	50	Potamogetonacea	Forest and field
3	352	75	50	Potamogetonacea	Forest

Table 2. Number of individuals of each species marked, recaptured and dispersing. CP: *Coenagrion puella*, CS: *C. scitulum*, LD: *Libellula depressa*.

Species	Number marked	Number recaptured	% recapt	Number moved	% marked moved	% recaptured moved
CP	413	234	56.7	6	1.5	2.6
CS	207	68	32.9	3	1.4	4.4
LD	117	47	40.2	8	6.8	17

butterfly net and were marked individually using three permanent felt-tipped pens. Each individual was referenced using the number carefully written on the wings and different ink colours were used to identify individuals belonging to each pond.

Teneral were captured each morning while emerging. Individuals were collected with great care to avoid damaging their wings, and kept overnight in a plastic vivarium fitted with stalks for the tenerals to climb on. The next morning, the tenerals were marked and released on the bank of the pond from which they emerged. Adults were sampled from the morning to the end of the afternoon. Each ponds was visited once every three days, in rotation (except rainy days). Caught adults were marked and set aside in a plastic vivarium in a shady place to avoid multiple recapture of a same individual within one day at the same pond. Caught adults were released near of the pond at the end of the afternoon. Each individual was identified to species level and sexed. Zygopteres were carefully recaptured to read the mark whereas this was not necessary with anisopteres. Marks were read directly using binoculars or the naked eye. Marking and recapture took place simultaneously during the entire sampling period.

Finally, environmental parameters which could influence odonate activity such as minimal and maximal temperature (°C), rainfall (mm) and light intensity (Lux) (Pilon et al. 1995) were obtained from the meteorological station of Meteo France located 7 km from the study area.

Results

A total of 768 individuals belonging to 6 odonate species were marked: *Coenagrion puella* (Linné, 1758), *C. scitulum* (Rambur, 1842), *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840), *Calopteryx splendens* (Harris, 1782), *Anax imperator* Leach, 1815 and *Libellula depressa* Linné, 1758. We focused on the three main species during the study period (i.e. species with > 100 specimens marked): *C. puella* (CP), *C. scitulum* (CS) and *L. depressa* (LD) with 413, 207 and 117 individuals respectively marked (Table 2). Except for *C. scitulum* which was only present in ponds 1 and 2, the two other species were present at all three ponds.

Influence of environmental parameters on odonate flight activity

Logically, rainfall influences the activity of odonates. Flying odonates were never observed in rainy weather. A significant positive linear relationship was also found between the total numbers caught (whatever the species) and the daily maximal temperature ($r = 0.49$, $n = 42$, $p < 0.01$). However, considering the three species independently, *C. puella* and *C. scitulum* were found sensitive to maximal temperature (CP: $r = 0.45$, $n = 42$, $p < 0.01$; CS: $r = 0.49$, $n = 24$, $p < 0.02$) whereas no evidence was found for *L. depressa* ($r = 0.16$, $n = 42$, $p > 0.1$). Moreover, 88% of the capture events occurred at maximal temperature over 20°C.

Considering light intensity, a significant relationship was only found with the number of *C. puella* ($r = 0.51$, $n = 34$, $p < 0.01$). However, no catches occurred with a light intensity under 6600 lux whatever the species.

Odonata dispersal capabilities

First of all, we wanted to know if dispersal had any effect on mortality and if we were likely to detect marked animals at ponds other than their natal ponds. The number of days between the marking of an individual and its last capture (i.e. “days known alive”) was used. We compared this number between individuals that moved to an another pond and those that did not (Fig. 2) for the two species where the number of

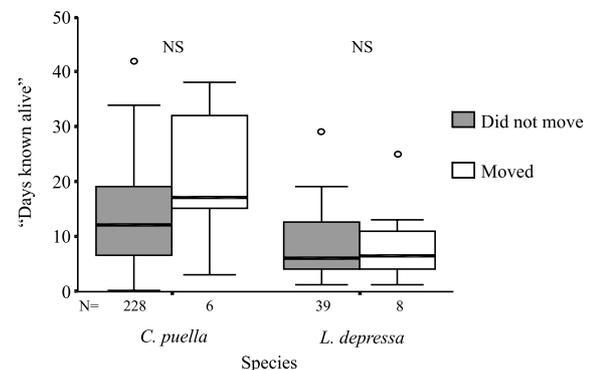


Fig. 2. Comparison of “days known alive” between individuals that moved to another pond and those that did not. NS = non-significant difference (Mann-Whitney U-test, $p > 0.1$).

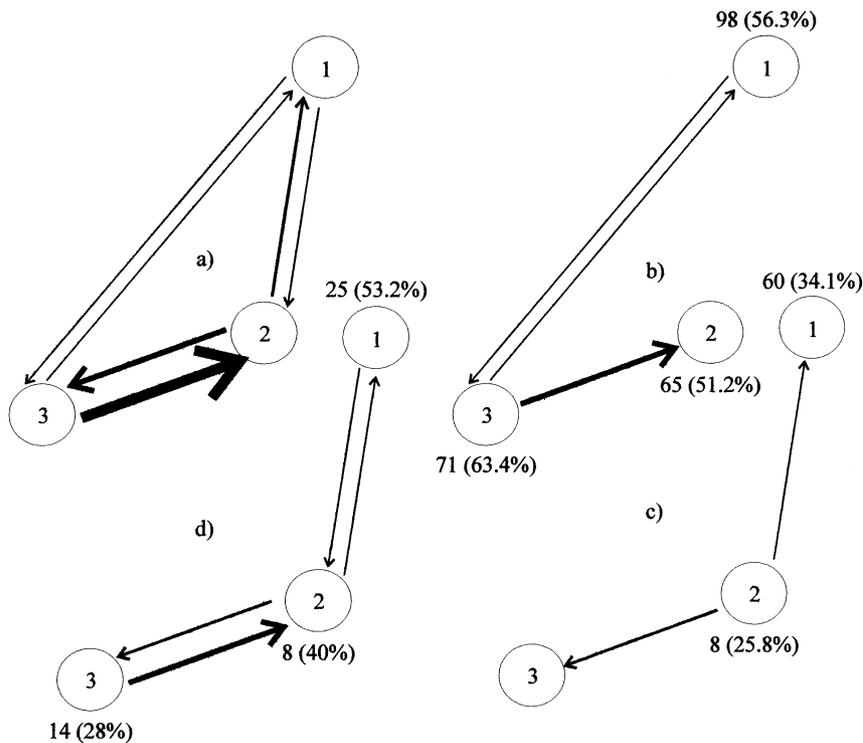


Fig. 3. Schematic diagram of movements among ponds. Only dispersal movements from the natal pond is shown. Arrow width is proportional to the number of movements. Numbers indicate the total numbers of recaptures of each species at each pond. Numbers in brackets are the corresponding percentage of recapture. a) all species, b) *C. puella*, c) *C. scitulum*, d) *L. depressa*.

dispersers was sufficient for this analysis (i.e. *C. puella* and *L. depressa*). First, we performed this analysis for individuals marked as adults. Secondly, we pooled data from individuals marked as adults and marked as teneral. As the differences were non-significant in both cases, we presented the results for all individuals pooled (Fig. 2). There was no statistical difference between the number of “days known alive” of recaptured dispersers and non-dispersers for the two species. This suggests that individuals recaptured after dispersal do not suffer greater mortality than recaptured non-dispersers (Mann-Whitney U-test; CP: $U = 481.5$, $p = 0.215$; LD: $U = 125$, $p = 0.412$). Moreover, the comparison of numbers of captures between dispersers and non-dispersers did not differ significantly (Mann-Whitney U-test; CP: $U = 480.5$, $p = 0.183$; LD: $U = 127$, $p = 0.427$). So, capture success for any given individual was the same whether they remained in their natal pond or if we found them in an another pond.

The recapture rate was acceptable as more than a third of the marked individuals were recaptured at least once during the study, whatever the species considered (Table 2). *Coenagrion puella* were recaptured most (56.7%), followed by *L. depressa* (40.2%) and *C. scitulum* (32.9%). The percentage of dispersers varied among species. Between 1.4 and 6.8% of marked individuals were recaptured at a pond different from their natal pond and 2.6–17% of recaptures occurred at a pond different from their natal pond (Table 2). The anisoptere *L. depressa* was the most likely to disperse with

17% of recaptures occurring at a pond different from the natal one. It was followed by the two zygopteres *C. scitulum* (4.4%) and *C. puella* (2.6%) (Table 2). Concerning the distance of dispersal (Fig. 3), most movements occurred between ponds 2 and 3 (200 m apart) i.e. the percentage of dispersers recaptured decreased when the distance increased. However, 29.5% of movements occurred over distances > 725 m whatever the species. We can also note that small species such as *C. puella* are able to disperse over long distances since 33% of movement took place between ponds 1 and 3.

Considering the influence of age on dispersal, an insufficient number of *C. scitulum* were marked as teneral to provide reliable statistical results or ecological evidence. Only *C. puella* and *L. depressa* were taken into account as 29 *L. depressa* teneral were marked and an average of 58.1% recaptured. For *C. puella*, 46 teneral were captured and an average of 34.3% recaptured. Data for males and females were pooled. 6.25% of the marked teneral were recaptured at a pond other than their natal one for both species (Fig. 4). In order to know if the differences between the percentages are statistically significant, we used a test adapted to small samples or small percentages described in Lamotte (1967). Although there is no statistical difference between the percentage of dispersers recaptured marked as teneral and as adults for the both species, adults of *L. depressa* seem to be more likely to disperse than adults of *C. puella*. 22.6% of *L. depressa* adults recaptured had moved against 2.3% of *C. puella*.

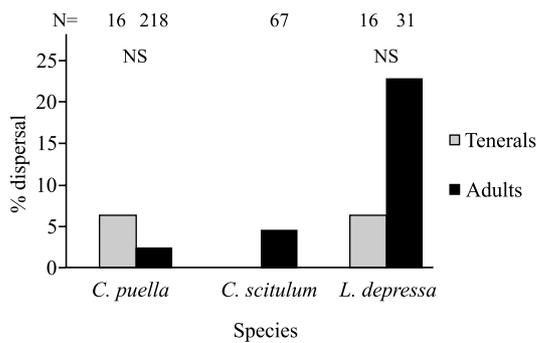


Fig. 4. Effect of age on dispersal (expressed as % of individuals recaptured). N = numbers of recaptures of each group. NS = non-significant difference ($p > 0.05$).

The influence of sex on dispersal capabilities was first assessed by comparing the number of individuals marked to the percentage of recapture according to sex (Table 3). We captured and recaptured fewer females than males as already observed in mark-recapture studies (Garrison 1978, Cordoba-Aguilar 1993) except for *C. scitulum* in pond 2. This result should be considered with caution because of the very low number of recaptures (4♂ and 4♀). The low recapture rate of females can be explained by a difference in behaviour. Corbet (1962) underlined that it is characteristic of non-migratory dragonflies, particularly males, to roost and feed near a mating site. Females visit the water less frequently than males and consequently are less frequently captured. However, a difference of lifetime or dispersal capabilities could also contribute to explain this low recapture rate of females. In order to see if such differences existed, we first compared the number of “days known alive” between males and females recaptured whatever the age of marking (Fig. 5). There was a statistically significant difference between the number of “days known alive” of males and females of the two Coenagrionidae but there was no difference for the Libellulidae. On average, the number of “days known alive” of Coenagrionidae females is shorter than that of males (*C. puella*: females 11 d, males 14.5 d; *C. scitu-*

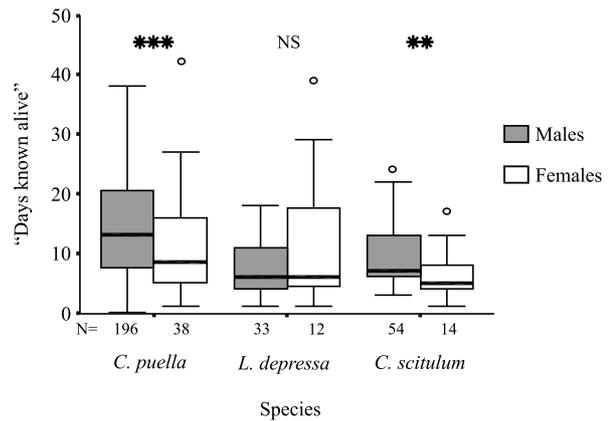


Fig. 5. Comparison of “days known alive” according to sex. *** Significant difference (Mann-Whitney U-test, $p < 0.01$). ** Significant difference (Mann-Whitney U-test, $p < 0.05$). NS = non-significant difference (Mann-Whitney U-test, $p > 0.1$).

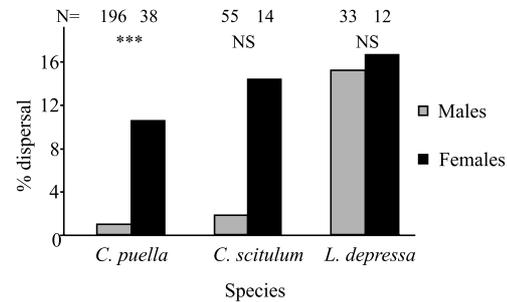


Fig. 6. Effect of sex on dispersal (expressed as % of individuals recaptured). N = numbers of recaptures of each group. NS = non-significant difference ($p > 0.05$). *** Significant difference ($p < 0.01$).

lum: females 7 d, males 10 d). Secondly, we wanted to know if sex had any effect on dispersal, that is to say if one of the sexes dispersed more than the other. The results are shown in Fig. 6. We pooled the data of individuals marked as tenerals and those marked as adults in this analysis. We can see that females moved more than males for the three species with the percent-

Table 3. Number of individuals marked and percentage of recapture according to sex. CP: *Coenagrion puella*, CS: *C. scitulum*, LD: *Libellula depressa*.

Species	Ponds	Number marked		% recapture	
		Males	Females	Males	Females
LD	1	21	21	71.4	38.1
	2	11	9	54.5	22.2
	3	50	11	38.7	18.2
CP	1	131	43	69.5	16.3
	2	90	37	61.1	27
	3	67	45	74.6	46.7
CS	1	116	60	44	15
	2	22	9	18.2	44.4
Total or mean		508	235	54	28.5

age of female dispersers recaptured ranging from 10.5 to 16.6%. Concerning *C. puella*, there was a statistically significant difference (Lamotte 1967) between the percentage of male recaptured that disperse and those of females. We can also note that the percentage of *L. depressa* males that moved was high with 15.1% of male dispersers recaptured and that the difference between the percentage obtained for male and female of this species is not statistically significant.

Discussion

We were relatively successful at detecting individuals that dispersed. Dispersers were recaptured as often as non-dispersers and the number of "days known alive" did not differ significantly between the two (Fig. 2). This suggests that dispersers did not suffer greater mortality than non-dispersers and that we were as likely to detect marked animals at other ponds as at their natal ponds (Conrad et al. 1999).

Although Odonata are large winged insects, the three species monitored seem to be more philopatric than could be expected. The percentages of recaptured dispersed individuals were low except for *L. depressa* (17%) (Table 2). Although previous studies specifically designed to assess Odonata dispersal are scarce, dispersal rates over 10% are uncommon (Conrad et al. 1999).

Differences between species

It is now accepted that dragonflies' responses to weather conditions depend on the species considered (Corbet 1962). For example, the activity rhythm of perchers is less dependent upon weather due to their posture and body orientation which can be adjusted to regulate body temperature (Corbet 1962). Other studies have focused on the effect of meteorological parameters on flight activity. Pilon et al. (1995) have shown that *Libellula julia* Uhler flight activity begins when temperature and lighting reach 14°C and 3500 lux. In the same way, Waringer (1982) pointed out that *C. puella* do not fly when lighting is below 6000 lux. Considering the three species studied, we have shown that catches occurred when maximal temperature and lighting values reached 20°C and 6600 lux. This leads to an estimation of the numbers of days for which meteorological conditions are optimal for flight and therefore for dispersal (i.e. no rain, temp > 20°C and lighting > 6600 lux). For the 61 d considered only 41 matched these criteria and were thus appropriate for dispersal.

In our study, anisopteran seem to be more likely to disperse than zygopteran (Table 2). Dispersal probability generally appears to increase with species size, larger species being more likely to disperse greater distances (Michiels and Dhondt 1991, Conrad et al. 1999). An-

isopteran were more mobile and more conspicuous. Dispersal is commonly observed with spectacular mass migrations of *Libellula quadrimaculata* L. reported for centuries in Europe (Dumont and Hinnekint 1973, Corbet 1980).

The percentage of individuals recaptured that moved was 2.6% for *C. puella* (Table 2). It was about six times less than Conrad et al. (1999) reported. They found that 15.9% of *C. puella* recaptured had moved. Due to the sparse pond network, only few dispersal phenomena can be detected. Distance is a restricting factor for dispersal and populations seem to be essentially restricted to their natal pond, especially small species such as Coenagrionidae. The fact that *C. scitulum* was absent at pond three and present at pond two confirms this hypothesis. These two ponds are 200 m apart and are similar in size, depth and main substrate (Table 1). We only captured one couple that moved from pond two to three. This couple was recaptured at pond two the day after. In the region studied, great attention must be paid to pond conservation in order to maintain the number of ponds and not increase the distance between ponds. Nevertheless, it can be noted that 0.9% of *C. puella* and 1.5% of *C. scitulum* dispersed further than 725 m. This parallels and add weight to the results of Conrad et al. (1999) on *C. puella* who found that ca 1% of dispersers recaptures occurred at distances > 600 m.

Influence of age and sex on dispersal

It is generally assumed that teneral represents the main dispersive stage (Dumont and Hinnekint 1973, Parr 1976). However, many studies show that dispersers are sexually mature and especially in the anisopteran *Sympetrum* spp. (Lack and Lack 1951, Michiels and Dhondt 1991). Conrad et al. (1999) found high dispersal rates in adults for seven odonates species in an agricultural landscape. We found that for *C. puella* and *L. depressa* 6.25% of marked teneral were recaptured at a pond other than their natal pond (Fig. 4). In *C. puella*, dispersal is essentially assumed by immatures as shown by Anholt (1990) for *Enallagma boreale* Selys and by Geenen et al. (2000) for *Lestes viridis* (Van Der Linden). On the other hand, in *L. depressa* adults disperse more than teneral. We did not expect to find such a high dispersal rate in adults of this species.

Males and females often differ in their tendency to disperse. Differences in dispersal between sexes are especially strong in some insects where the male act as the main disperser, however, according to Begon et al. (1996) there are some exceptions to this general rule. Considering odonates, we showed that females disperse more than males for the three studied species (Fig. 6). Although this rule can also be applied to *L. depressa*, the percentage of males that moved was also high. This

can be due to the territorial behaviour of males. Males of *L. depressa* are typical perchers (Corbet 1980). Their territory includes a settling base from which the male surveys the territory, makes sallies towards intruders, and embarks on intermittent patrol flights. It seems logical that males with established territories were much less likely to disperse. The net outcome would depend on the male density relative to the number of territories available. The high density of males in pond three could have caused dispersal. For example, on 26 May, we captured 13 males at this pond and 67% of the male dispersers moved between 26 May and 4 June. Although the relationship between aggressive species density and dispersal remains controversial (Corbet 1980), the influence of density on adult dragonflies populations has been studied for a long time (Moore 1953). Moore (1964) demonstrates that territorial behaviour of odonates is of selective advantage in, for example, causing dispersal of sexually mature males to new habitats. More recently, Watanabe and Higashi (1989) show that the mature male mass movement of *Orthetrum japonicum* (Uhler) in paddy fields occurred when the estimated number of skimmers showed a marked peak and when the proportion of mature males abruptly increased. Moreover, Higashi (1969) demonstrated that the number of nonutilized pools decreases as population density of *Crocothemis servilia* Drury increases. Henderson and Herman (1985) reported that during introduction of *Calopteryx aequabilis* Say males on a partially isolated section of stream, most of the introduced dragonflies disappeared quickly which sustains the hypothesis of the density dependence of male dispersal.

To conclude, three factors influence the dispersal ability of odonates: 1) abiotic factors and especially the weather conditions which determine the number of days when dispersal is possible; 2) between-species differences such as sensitivity to weather conditions, species size and species behaviour which influence dispersal ability (for example distance of dispersal) and 3) among-species characteristics such as differences in dispersal ability according to sex and age.

Dispersal is usually risky, and there will always be a balance of risk between living longer in an already occupied habitat and risking resources in an act of colonisation. Dispersal will be efficient if the benefits of reaching a better site exceed the cost from the risk of death during dispersal. We have shown, at our study site, that only few dispersal phenomena can be detected. This means that either the dispersal risk is very high because ponds are very sparse (i.e. low opportunity to disperse) or dispersal is not necessary. However dispersal did occur and most of the dispersers were breeding when they were recaptured at a pond other than their natal pond. Only two individuals (one *C. puella* male and one *L. depressa* male) were recaptured at another pond but finally returned to their natal

pond. We can conclude that dispersers contribute actively to the gene flow.

Colonisation of new ponds by odonates does not require a large number of individuals but the establishment of a stable population demands large pools of populations in the vicinity of the new water body in order to make the dispersal easier for a greater number of individuals. In this region, rehabilitation and management of ponds is essential to sustain the existing populations. Management of ponds where odonates are present is necessary for the conservation of the existing population pools and the rehabilitation of damaged habitat is fundamental in order to increase dispersal rate between ponds. This will facilitate dispersal movements and enable the installation of new odonate populations. Moreover, dispersal is dependent upon the ability of odonate to reach another pond. This will be determined by the distance between patches, the behaviour of odonate and the landscape connectivity (Taylor et al. 1993, Pither and Taylor 1998). Management of odonate populations must take into account the whole landscape structure and not only the ponds. In the future, the importance of landscape connectivity could be measured by comparing the present results with those of other studies in the same region where the type and quality of space between ponds will be different. Management of odonate populations will also require the study of species distribution at a larger scale. It will allow to understand, for example, why some ponds are poorly colonised by *C. scitulum* as observed at pond three. It will also lead to propose what kind of ponds and habitat management options might improve odonate abundance.

Acknowledgements – We thank P. Winterton for reviewing the English, S. Brosse for his useful comments and the referees for valuable criticism of the manuscript. We also thank P. Dubreuil who allowed us access to the Natural Regional Park. Financial support for this study was provided by EU funds (FEDER), FNSE and Région Midi-Pyrénées.

References

- Angelibert, S. et al. 1999. Biodiversité de trois mares de type Saint-Namphaise du Parc Naturel Régional des Causses du Quercy. – *Bull. Soc. Hist. Nat.* 135: 37–45.
- Anholt, B. R. 1990. Size-biased dispersal prior to breeding in a damselfly. – *Oecologia* 83: 385–387.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities.* – Blackwell.
- Conrad, K. F. and Herman, T. B. 1990. Seasonal dynamics, movements and the effects of experimentally increased female densities on a population of imaginal *Calopteryx aequabilis* (Odonata: Calopterygidae). – *Ecol. Entomol.* 15: 119–129.
- Conrad, K. F. et al. 1999. Dispersal characteristics of seven Odonate species in an agricultural landscape. – *Ecography* 22: 524–531.
- Corbet, P. S. 1962. *A biology of dragonflies.* – Whiterby.
- Corbet, P. S. 1980. *Biology of Odonata.* – *Annu. Rev. Entomol.* 25: 189–217.

- Cordoba-Aguilar, A. 1993. Population structure in *Ischnura denticollis* (Burmeister) (Zygoptera: Coenagrionidae). – *Odonatologica* 22: 455–464.
- Doak, D. F., Marino, P. C. and Kareiva, P. M. 1992. Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: implications for conservation. – *Theor. Pop. Biol.* 41: 315–336.
- Dumont, H. J. and Hinnekint, B. O. N. 1973. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis. – *Odonatologica* 2: 1–20.
- Garrison, R. W. 1978. A mark-recapture study of imaginal *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) and *Argia vivida* Hagen (Zygoptera: Coenagrionidae). – *Odonatologica* 7: 223–236.
- Geenen, S., Jordaens, K. and De Block, M. 2000. Genetic differentiation and dispersal among populations of the damselfly *Lestes viridis* (Odonata). – *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19: 312–328.
- Henderson, J. B. and Herman, T. B. 1985. Movement patterns and behavior of *Calopteryx aequabilis* Say (Zygoptera: Calopterygidae). – *Adv. Odonatol.* 2: 45–56.
- Higashi, H. 1969. Territoriality and dispersal in the population of dragonfly *Crocothemis servilia* Drury (Odonata: Anisoptera). – *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. (E)* 5: 95–113.
- Lack, D. and Lack, E. 1951. Migration of insects and birds through a Pyrenean pass. – *J. Anim. Ecol.* 20: 63–67.
- Lamotte, M. 1967. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. – Masson and Cie.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. – *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237–240.
- Michiels, N. K. and Dhondt, A. A. 1991. Characteristics of dispersal in sexually mature dragonflies. – *Ecol. Entomol.* 16: 449–459.
- Moore, N. W. 1953. Population density in adult dragonflies (Odonata-Anisoptera). – *J. Anim. Ecol.* 22: 344–359.
- Moore, N. W. 1964. Intra- and interspecific competition among dragonflies (Odonata). – *J. Anim. Ecol.* 33: 49–71.
- Parr, M. J. 1976. Some aspects of the population ecology of the damselfly *Enallagma cyathigerum* (Charpentier). – *Odonatologica* 5: 45–57.
- Pilon, J. G., Pilon, L. and Caron, E. 1995. Action de facteurs météorologiques sur l'activité de vol de *Libellula julia* Uhler dans les Basses Laurentides, Québec, Canada (Anisoptera: Libellulidae). – *Odonatologica* 24: 473–482.
- Pither, J. and Taylor, P. D. 1998. An experimental assessment of landscape connectivity. – *Oikos* 83: 166–174.
- Schutte, G., Reich, M. and Plachter, H. 1997. Mobility of the rheobiont damselfly *Calopteryx splendens* (Harris) in fragmented habitats (Zygoptera: Calopterygidae). – *Odonatologica* 26: 317–327.
- Stettmer, C. 1996. Colonisation and dispersal patterns of banded (*Calopteryx splendens*) and beautiful demoiselles (*C. virgo*) (Odonata: Calopterygidae) in south-east German streams. – *Eur. J. Entomol.* 93: 579–593.
- Taylor, P. D. et al. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. – *Oikos* 68: 571–573.
- Van Noordwijk, M. 1978. A mark-recapture study of coexisting Zygopteran populations. – *Odonatologica* 7: 353–374.
- Waringer, J. 1982. Notes on the effects of meteorological parameters on flight activity and reproductive behaviour of *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). – *Odonatologica* 11: 239–243.
- Watanabe, M. and Higashi, T. 1989. Sexual difference of lifetime movements in adults of the Japanese skimmer, *Orthetrum japonicum* (Odonata: Libellulidae), in a forest-paddy field complex. – *Ecol. Res.* 4: 85–97.

RESUME

Sur les Causses arides du Quercy (S.-O. de la France), de nombreuses mares ont été creusées dans la roche. Ces mares constituent les seules eaux superficielles de ce plateau calcaire où l'eau s'infiltrerait rapidement.

L'évolution naturelle des mares conduit à leur atterrissement et une étude comparative de trois mares à différents stades de comblement a montré l'évolution des paramètres abiotiques (température, concentration en oxygène dissous...) en fonction du niveau de comblement. Parallèlement, les mares varient en terme de richesse spécifique de la faune et de la flore. Chaque stade de comblement abrite une faune particulière et participe à la biodiversité globale de ces milieux et même de l'écosystème caussenard dans son ensemble.

Pour analyser ces milieux à une échelle supérieure, des échantillons ont été récoltés sur trente mares afin d'étudier les facteurs affectant la distribution de la faune dans un réseau de mares. Nous avons identifié 230 espèces d'invertébrés et 6 espèces de vertébrés. Les résultats ainsi obtenus ne permettent pas de dresser une typologie des mares ni de dégager des peuplements caractéristiques ou de réaliser une classification ascendante de ces milieux. Les mares entourées d'une matrice terrestre sont assimilables à des îles pour la faune aquatique. C'est pourquoi nous avons choisi d'étudier plus précisément la distribution de cinq groupes ayant des capacités de dispersion différentes : Odonates, Coléoptères, Amphibiens, Mollusques et Oligochètes. La surface des mares affecte la distribution des Odonates. Le pourcentage de forêt autour des mares influence la distribution des Amphibiens. Pour les Mollusques et les Oligochètes, les animaux à dispersion passive, les résultats indiquent que la distribution des espèces est similaire à une distribution au hasard. Pour les Coléoptères, la distribution des espèces n'est pas due au hasard mais nous n'avons pas pu mettre en évidence les facteurs explicatifs de cette distribution.

Nous avons utilisé la méthode de capture-marquage-recapture pour estimer le degré de lien de trois populations en *patch* d'Odonates. Nous avons montré que trois facteurs influencent la dispersion des Odonates : des facteurs abiotiques (conditions météorologiques), des différences inter spécifique (sensibilité aux conditions météorologiques, taille et comportement des espèces), des différences intra spécifiques (âge et sexe).

Ces travaux mettent en évidence le rôle des mares au niveau de la biodiversité, le rôle du réseau de mares et de l'évolution temporelle des paramètres dans le maintien de cette biodiversité. Les différents résultats obtenus sont discutés en vue de proposer une méthode de gestion rationnelle et durable de ces milieux.

ABSTRACT

In the arid karstic region of the "Causses du Quercy" (SW France), ponds constitute the only available surface water resource on this limestone plateau.

As the natural evolution of ponds leads to the filling up of these ecosystems, a comparative study of three ponds at various stages of succession showed the evolution of abiotic parameters (temperature, oxygen concentration...) as a function of stages of succession. Concurrently, ponds varied in terms of plant and animal species richness. Each pond supported a distinctive fauna and took part in the global biodiversity of these ecosystems.

At a larger scale, thirty ponds were studied to investigate factors affecting the distribution of fauna in a pond network. We identified 230 species of invertebrates and 6 species of vertebrates. Results do not permit to draw up a typology of ponds or to highlight characteristic communities of these ponds. As ponds surrounded by terrestrial landscape constitute "islands" for the aquatic fauna, five taxonomic groups were chosen based on their different capabilities of dispersion to study the species distribution: Odonata, Coleoptera, Amphibia, Mollusca and Oligochaeta. For Odonata, pond area influence species distribution. For amphibia, forested ponds are more likely to include all the species. For both Mollusca and Oligochaeta, the passive dispersers, the results indicate that the species distribution is a randomised distribution. For Coleoptera, the distribution is not a randomised distribution but we do not find the factors which could explain this distribution.

Then, we used the capture-mark-recapture technique in order to estimate the degree of linkage in three patchy populations of odonate localised on three ponds. We demonstrated that three factors influence the dispersal ability of these odonates: abiotic factors (especially weather conditions), interspecific differences (sensitivity to weather conditions, species size and behaviour), intraspecific characteristics (sex and age).

This study underlines the role of ponds in the biodiversity of the study area and the role of pond network and of the temporal evolution of these ponds in the maintenance of this biodiversity. Results are discussed in order to propose management plans to maintain the biodiversity of these ecosystems.

Mots clés : mare, plateau calcaire, comblement, conservation de la biodiversité, richesse spécifique, odonates, coléoptères, amphibiens, mollusques, oligochètes, invertébrés, vertébrés, dispersion.

Discipline : Ecologie des systèmes aquatiques continentaux